

# TRAITÉ D'ŒNOLOGIE

TOME 1

- Microbiologie  
du vin
- Vinifications

7<sup>e</sup> édition

  
LA VIGNE

DUNOD

Tout le catalogue sur  
[www.dunod.com](http://www.dunod.com)



Photo de couverture : © JackF – istockphoto.com

Le pictogramme qui figure ci-contre mérite une explication. Son objet est d'alerter le lecteur sur la menace que représente pour l'avenir de l'écrit, particulièrement dans le domaine de l'édition technique et universitaire, le développement massif du photocopillage.

Le Code de la propriété intellectuelle du 1<sup>er</sup> juillet 1992 interdit en effet expressément la photocopie à usage collectif sans autorisation des ayants droit. Or, cette pratique

d'enseignement supérieur, provoquant une baisse brutale des achats de livres et de revues, au point que la possibilité même pour

les auteurs de créer des œuvres nouvelles et de les faire éditer correctement est aujourd'hui menacée.

Nous rappelons donc que toute reproduction, partielle ou totale, de la présente publication est interdite sans autorisation de l'auteur, de son éditeur ou du Centre français d'exploitation du

droit de copie (CFC, 20, rue des Grands-Augustins, 75006 Paris).



© Dunod, Paris, 1998, 2004, 2012, 2017

11 rue Paul Bert, 92240 Malakoff

[www.dunod.com](http://www.dunod.com)

ISBN 978-2-10-076559-1

Le Code de la propriété intellectuelle n'autorisant, aux termes de l'article L. 122-5, 2° et 3° a), d'une part, que les « copies ou reproductions strictement réservées à l'usage privé du copiste et non destinées à une utilisation collective » et, d'autre part, que les analyses et les courtes citations dans un but d'exemple et d'illustration, « toute représentation ou reproduction intégrale ou partielle faite sans le consentement de l'auteur ou de ses ayants droit ou ayants cause est illicite » (art. L. 122-4).

Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé que ce soit, constituerait donc une contrefaçon sanctionnée par les articles L. 335-2 et suivants du Code de la propriété intellectuelle.

# TABLE DES MATIÈRES

---

<b>Avant-propos</b>	XIII
<b>Préface de la cinquième édition</b>	XV
<b>Préface de la quatrième édition</b>	XVII
Remarques concernant l'expression de certains paramètres de la constitution des moûts et des vins	XXI

## A

---

### Microbiologie du vin

<b>1 • Les levures</b>	3
<b>1.1 Introduction</b>	3
<b>1.2 La paroi cellulaire</b>	5
1.2.1 Le rôle général de la paroi	5
1.2.2 La structure chimique de la paroi et la fonction des constituants pariétaux	5
1.2.3 L'organisation générale de la paroi et les facteurs affectant sa composition	9
<b>1.3 La membrane plasmique</b>	10
1.3.1 La composition chimique et l'organisation de la membrane	10
1.3.2 Les fonctions de la membrane plasmique	14
<b>1.4 Le cytoplasme et ses organites</b>	16
1.4.1 Le cytosol	16
1.4.2 Le réticulum endoplasmique, l'appareil de Golgi et les vacuoles	16
1.4.3 Les mitochondries	18
<b>1.5 Le noyau</b>	19
<b>1.6 La reproduction et le cycle biologique des levures</b>	21
1.6.1 La multiplication végétative	21
1.6.2 La reproduction sexuée	22
<b>1.7 Le phénomène killer</b>	26
1.7.1 Introduction	26
1.7.2 La physiologie et la génétique du phénomène killer	27
1.7.3 Le rôle du phénomène killer dans la vinification	28
<b>1.8 La classification des espèces de levures</b>	30
1.8.1 Généralités	30
1.8.2 L'évolution des principes généraux de la taxonomie des levures et délimitations des espèces	31

1.8.3	Les classifications successives du genre <i>Saccharomyces</i> et la position des levures de vinification dans la classification actuelle	35
1.8.4	Les hybrides interspécifiques	43
<b>1.9</b>	<b>L'identification des souches de levure de vinification</b>	<b>44</b>
1.9.1	Principes généraux	44
1.9.2	L'analyse de l'ADN mitochondrial	45
1.9.3	L'analyse des caryotypes	46
1.9.4	L'analyse des profils de restriction de l'ADN génomique associée à l'hybridation de l'ADN par des sondes spécifiques ( <i>fingerprinting</i> )	48
1.9.5	La réaction de polymérisation en chaîne (PCR) associée aux séquences d	48
1.9.6	La PCR associée aux microsatellites	51
1.9.7	Le séquençage des génomes	52
<b>1.10</b>	<b>L'écologie des levures du raisin et du vin</b>	<b>53</b>
1.10.1	La succession des espèces de levures du raisin au vin	53
1.10.2	L'écologie des souches de <i>Saccharomyces cerevisiae</i>	58
<b>2 •</b>	<b>Le métabolisme des levures</b>	<b>71</b>
<b>2.1</b>	<b>Introduction</b>	<b>71</b>
<b>2.2</b>	<b>Les voies réactionnelles de la dégradation des sucres</b>	<b>72</b>
2.2.1	La glycolyse	72
2.2.2	La fermentation alcoolique	75
2.2.3	La fermentation glycéropyruvique	76
2.2.4	La respiration	77
<b>2.3</b>	<b>La régulation des voies métaboliques d'utilisation des sucres</b>	<b>81</b>
2.3.1	La régulation fermentation-respiration : l'effet Pasteur et l'effet Crabtree	81
2.3.2	La régulation fermentation alcoolique-fermentation glycéropyruvique : accumulation du glycérol	82
2.3.3	La formation des produits secondaires à partir du pyruvate de la fermentation glycéropyruvique	82
2.3.4	La formation et l'accumulation d'acide acétique par la levure	84
2.3.5	Les autres produits secondaires de la fermentation des sucres	90
2.3.6	La dégradation de l'acide malique par la levure	91
<b>2.4</b>	<b>Le métabolisme des constituants azotés</b>	<b>92</b>
2.4.1	Les voies de synthèse des acides aminés	92
2.4.2	Les mécanismes d'assimilation de l'ammonium et des acides aminés	95
2.4.3	Le catabolisme des acides aminés	96
2.4.4	La formation des alcools supérieurs et des esters	98
<b>3 •</b>	<b>Les conditions du développement des levures</b>	<b>103</b>
<b>3.1</b>	<b>Introduction</b>	<b>103</b>
<b>3.2</b>	<b>Le contrôle de la fermentation</b>	<b>104</b>
3.2.1	Le dénombrement des micro-organismes	104
3.2.2	Le suivi de la cinétique de la fermentation	104
3.2.3	La prise de la température	106
3.2.4	Le pilotage des fermentations	106
3.2.5	La prévention de la formation de mousse	108

<b>3.3 Le cycle de croissance des levures et la cinétique de la fermentation</b>	109
<b>3.4 Les besoins nutritifs</b>	110
3.4.1 L'alimentation carbonée	110
3.4.2 L'alimentation azotée	111
3.4.3 Les besoins en éléments minéraux	116
<b>3.5 Les activateurs de la fermentation</b>	117
3.5.1 Les facteurs de croissance	117
3.5.2 Les facteurs de survie	119
3.5.3 Autres activateurs de la fermentation	122
3.5.4 Le levurage	123
<b>3.6 L'inhibition de la fermentation</b>	124
3.6.1 L'inhibition par l'éthanol	125
3.6.2 L'inhibition par les sous-produits de la fermentation L'emploi des enveloppes cellulaires	125
3.6.3 Les inhibitions d'origines diverses	128
<b>3.7 Les facteurs physicochimiques affectant la croissance des levures et la marche de la fermentation</b>	129
3.7.1 L'incidence de la température	129
3.7.2 L'incidence de l'oxygène. Les effets de l'aération du moût	134
3.7.3 L'incidence de la clarification des moûts de vendanges blanches	137
<b>3.8 Les arrêts de fermentation</b>	139
3.8.1 Les causes des arrêts de fermentation	139
3.8.2 Les conséquences des arrêts de la fermentation	143
3.8.3 L'intervention en cas d'arrêt de fermentation	144
<b>4 • Les bactéries lactiques</b>	149
<b>4.1 La constitution de la cellule bactérienne</b>	149
4.1.1 La paroi	151
4.1.2 La membrane plasmique	153
4.1.3 Le cytoplasme	157
4.1.4 Le matériel génétique	158
4.1.5 La multiplication des bactéries	159
<b>4.2 La taxonomie des bactéries lactiques</b>	160
4.2.1 L'espèce bactérienne	160
4.2.2 La classification des bactéries lactiques du vin	161
<b>4.3 L'identification des bactéries lactiques</b>	163
4.3.1 Les principes généraux	163
4.3.2 Les méthodes d'analyses phénotypiques	164
4.3.3 Les méthodes d'analyses génotypiques	170
<b>4.4 L'espèce <i>Oenococcus oeni</i></b>	178
<b>5 • Le métabolisme des bactéries lactiques</b>	183
<b>5.1 Généralités. Rappel</b>	183
<b>5.2 Le métabolisme des sucres : la fermentation lactique</b>	184
5.2.1 Le métabolisme homofermentaire des hexoses	185
5.2.2 Le métabolisme hétérofermentaire des hexoses	187
5.2.3 Le métabolisme des pentoses	189

<b>5.3 Le métabolisme des principaux acides organiques du vin</b>	190
5.3.1 La transformation de l'acide malique	191
5.3.2 Le métabolisme de l'acide citrique	194
5.3.3 Le métabolisme de l'acide tartrique	196
<b>5.4 Les autres transformations susceptibles d'intervenir en vinification</b>	198
5.4.1 La dégradation du glycérol	198
5.4.2 La formation d'amines biogènes	200
5.4.3 Le métabolisme de l'arginine	202
5.4.4 La synthèse de polysaccharides exocellulaires	204
<b>5.5 L'incidence du métabolisme des bactéries lactiques sur la composition et la qualité des vins</b>	206
<b>6 • Le développement des bactéries lactiques dans le vin</b>	211
<b>6.1 La nutrition des bactéries lactiques dans le vin</b>	211
6.1.1 Les sources d'énergie	211
6.1.2 Les nutriments, vitamines et oligo-éléments	212
<b>6.2 Les facteurs physicochimiques de la croissance bactérienne</b>	214
6.2.1 L'influence du pH	214
6.2.2 L'effet du dioxyde de soufre	216
6.2.3 L'influence de l'éthanol	217
6.2.4 L'effet de la température	217
6.2.5 Effets des composés phénoliques	218
6.2.6 Effet de l'oxygène	219
6.2.7 Adaptation des bactéries lactiques à la croissance dans le vin	219
<b>6.3 L'évolution de la microflore bactérienne lactique. Incidence sur la composition du vin</b>	222
6.3.1 L'évolution de la population totale des bactéries lactiques	222
6.3.2 L'état viable non cultivable (VNC) des bactéries	225
6.3.3 L'évolution des différentes espèces bactériennes	226
6.3.4 L'évolution de la composition du vin dans les différentes phases du développement bactérien	226
<b>6.4 Les interactions microbiennes pendant l'élaboration du vin</b>	231
6.4.1 Les interactions entre levures et bactéries lactiques	231
6.4.2 Les interactions entre bactéries lactiques	236
<b>6.5 L'importance des bactériophages</b>	237
<b>7 • Les bactéries acétiques</b>	243
<b>7.1 Les caractéristiques principales. Cytologie</b>	243
<b>7.2 La classification et l'identification</b>	244
7.2.1 La classification	244
7.2.2 L'isolement et l'identification	245
<b>7.3 Les caractères physiologiques principaux</b>	246
<b>7.4 Le métabolisme des bactéries acétiques</b>	247
7.4.1 Le métabolisme des sucres	248
7.4.2 Le métabolisme de l'éthanol	250
7.4.3 Le métabolisme de l'acide lactique et du glycérol	251
7.4.4 La formation d'acétoïne	251

7.5	L'importance du développement des bactéries acétiques dans le moût de raisin	252
7.6	L'évolution des bactéries acétiques pendant la vinification et l'élevage des vins. Incidence sur la qualité	253
<b>8</b>	<b>L'emploi du dioxyde de soufre (anhydride sulfureux) dans le traitement des moûts et des vins</b>	<b>257</b>
8.1	Introduction	257
8.2	Les effets physiologiques	261
8.3	La chimie du dioxyde de soufre	263
8.3.1	Le dioxyde de soufre libre	263
8.3.2	Le dioxyde de soufre combiné	265
8.4	Les molécules combinant le dioxyde de soufre	268
8.4.1	L'éthanal	268
8.4.2	Les acides cétoniques	269
8.4.3	Les sucres et les dérivés des sucres	270
8.4.4	Les molécules dicarbonylées	273
8.4.5	Les autres combinaisons	273
8.4.6	Bilan de la combinaison du dioxyde de soufre dans les vins issus de raisins botrytisés	274
8.5	Les conséquences pratiques État du dioxyde de soufre dans les vins	277
8.5.1	Les réactions d'équilibre	277
8.5.2	L'influence de la température	278
8.5.3	Les lois empiriques de la combinaison	278
8.6	Les propriétés antimicrobiennes du dioxyde de soufre	279
8.6.1	Les propriétés des différentes formes	279
8.6.2	Les activités antilevuriennes	279
8.6.3	Les activités antibactériennes	281
8.7	L'emploi du dioxyde de soufre en vinification	282
8.7.1	Avantages et inconvénients	282
8.7.2	La protection contre les oxydations	283
8.7.3	L'inhibition, l'activation et la sélection des levures	285
8.7.4	La sélection entre levures et bactéries	286
8.7.5	Le pouvoir dissolvant et les effets généraux sur le goût	287
8.8	Les conditions d'emploi du dioxyde de soufre	288
8.8.1	Les doses d'utilisation en vinification	288
8.8.2	Les doses de conservation et d'embouteillage	290
8.8.3	La diminution du dioxyde de soufre par oxydation au cours de la conservation	292
8.8.4	Les formes d'utilisation du dioxyde de soufre	293
8.8.5	Le sulfitage des vins par méchage des fûts	294
<b>9</b>	<b>Les produits et procédés agissant en complément du dioxyde de soufre</b>	<b>299</b>
9.1	Introduction	299
9.2	L'acide sorbique	300
9.2.1	Les propriétés physiques et chimiques	300
9.2.2	Les propriétés antimicrobiennes	300

9.2.3	La stabilité et l'incidence gustative	302
9.2.4	Les conditions d'emploi	303
<b>9.3</b>	<b>Les acides octanoïque et décanoïque (acides gras à courtes chaînes)</b>	<b>303</b>
<b>9.4</b>	<b>Le diméthylidcarbonate (DMDC)</b>	<b>305</b>
<b>9.5</b>	<b>Le lysozyme</b>	<b>307</b>
9.5.1	Nature et propriétés	307
9.5.2	Applications œnologiques	308
<b>9.6</b>	<b>La destruction thermique des levures (pasteurisation)</b>	<b>310</b>
9.6.1	Introduction	310
9.6.2	Les données théoriques sur la thermorésistance des levures dans le vin	311
9.6.3	Les applications pratiques	313
<b>9.7</b>	<b>L'acide ascorbique</b>	<b>315</b>
9.7.1	Les propriétés et le mode d'action	315
9.7.2	La protection contre les oxydations enzymatiques	317
9.7.3	La protection contre la casse ferrique	317
9.7.4	La protection organoleptique des vins aérés	319
<b>9.8</b>	<b>L'emploi des gaz inertes</b>	<b>320</b>
9.8.1	La conservation des vins sous gaz inertes	320
9.8.2	Le réglage de la teneur en dioxyde de carbone	322

## **B**

---

### Vinifications

<b>Réflexions sur le goût mondial et la typicité des vins</b>	<b>329</b>	
<b>10 • Le raisin et sa maturation</b>	<b>333</b>	
10.1	Introduction	333
10.2	La description et la composition du raisin à maturité	334
10.2.1	Le fruit de la vigne	334
10.2.2	La formation du fruit	335
10.2.3	Les étapes du développement du raisin	339
10.2.4	La morphologie du raisin	341
10.2.5	La composition de la grappe à maturité	343
10.3	Les transformations du raisin au cours de la maturation	347
10.3.1	Les caractères généraux de la maturation	347
10.3.2	L'accumulation des sucres	348
10.3.3	L'évolution des acides organiques	351
10.3.4	L'accumulation des substances minérales	354
10.3.5	L'évolution des substances azotées	354
10.3.6	La modification des parois cellulaires	356
10.3.7	La production des composés phénoliques	357
10.3.8	L'évolution des substances aromatiques	359



<b>10.4 La définition de la maturité et la notion de millésime</b>	372
10.4.1 L'état de maturité	372
10.4.2 L'échantillonnage et l'étude de la maturation	373
10.4.3 L'appréciation de l'état de maturité et les indices de maturation	374
10.4.4 L'effet de la lumière sur les processus biochimiques de la maturation	377
10.4.5 L'influence de la température sur les processus biochimiques de la maturation	378
10.4.6 L'incidence du régime hydrique de la vigne sur la maturation du raisin	381
10.4.7 Les conditions météorologiques de l'année et la notion de millésime	392
<b>10.5 L'incidence d'autres facteurs sur la maturation et la composition des raisins à maturité</b>	399
10.5.1 Le cépage et le porte-greffe	399
10.5.2 La nature du sol et son entretien	402
10.5.3 Apport foliaires, protection phytosanitaire et composante aromatique	404
10.5.4 Le système de conduite	406
10.5.5 Le contrôle du végétal par l'homme	407
10.5.6 Les effets des maladies et des accidents météorologiques	409
<b>10.6 L'intervention de Botrytis cinerea</b>	410
10.6.1 La pourriture grise et la pourriture noble	410
10.6.2 La sensibilité du raisin à Botrytis cinerea	411
10.6.3 Le processus d'infection dans le cas de la pourriture noble	414
10.6.4 Les modifications de la composition chimique des raisins atteints de pourriture noble	417
10.6.5 La pourriture grise et les autres formes de pourriture	423
10.6.6 L'appréciation de l'état sanitaire de la vendange	427
<b>11 • Les vendanges et les transformations des raisins après récolte</b>	439
<b>11.1 Introduction</b>	439
<b>11.2 L'amélioration des vendanges par surmaturation</b>	440
11.2.1 Le passerillage sur souche	440
11.2.2 Le passerillage hors souche	441
11.2.3 La surmaturation artificielle	441
<b>11.3 Le choix de la date de récolte et les conditions pratiques de la récolte</b>	442
11.3.1 La récolte des raisins	442
11.3.2 Le transport de la vendange	445
11.3.3 Le nettoyage et le tri de la vendange	448
11.3.4 La sélection des raisins et l'extraction sélective des moûts par pressurage à basse température	448
<b>11.4 Les corrections de l'acidité des vendanges</b>	450
11.4.1 L'acidification	450
11.4.2 La désacidification	452
<b>11.5 L'augmentation de la teneur en sucres</b>	454
11.5.1 Les techniques soustractives	455
11.5.2 Les techniques additives	459
<b>11.6 Les transformations enzymatiques du raisin après sa récolte</b>	462
11.6.1 Les enzymes d'hydrolyse	462
11.6.2 Les enzymes d'oxydation	466

<b>11.7 L'utilisation de préparations enzymatiques industrielles en vinification</b>	471
11.7.1 L'extraction des jus	471
11.7.2 La clarification des moûts	472
11.7.3 Extraction et stabilisation de la couleur	473
11.7.4 La libération des arômes	473
<b>12 • La vinification en rouge</b>	477
<b>12.1 Notions générales</b>	477
<b>12.2 Le traitement mécanique de la vendange</b>	479
12.2.1 La réception de la vendange	479
12.2.2 Le foulage des raisins	482
12.2.3 L'égrappage	483
<b>12.3 La mise en cuve</b>	486
12.3.1 La mise en cuve de la vendange et les interventions éventuelles	486
12.3.2 Le principe des dispositifs de cuvaïson	488
12.3.3 La construction des cuves	489
12.3.4 Les équipements des cuves	491
<b>12.4 La conduite de la fermentation alcoolique</b>	493
12.4.1 L'incidence des conditions ambiantes	493
12.4.2 Le remontage et l'aération du moût	495
12.4.3 Le suivi de la fermentation et l'appréciation de son achèvement	499
<b>12.5 La conduite de la macération</b>	501
12.5.1 Le rôle de la macération	501
12.5.2 Les différents types de macération	503
12.5.3 Le principe de la macération	504
12.5.4 L'influence du temps de macération	505
12.5.5 L'influence des remontages et des pigeages	508
12.5.6 L'influence de la température	509
12.5.7 L'influence du sulfitage de la vendange et de l'alcool formé par la fermentation	512
12.5.8 L'influence de différents procédés mécaniques et physiques agissant directement sur le marc (flash-détente) et champs électriques pulsés	513
12.5.9 La conduite de la macération : qualité de la vendange et concentration tannique des vins	515
<b>12.6 L'écoulage et le pressurage</b>	520
12.6.1 La fixation du moment de l'écoulage	520
12.6.2 Les facteurs accidentels justifiant un écoulage prématuré	522
12.6.3 La réalisation pratique de l'écoulage du vin, en cuve ou en fût	524
12.6.4 Le pressurage du marc	526
12.6.5 La constitution et l'utilisation des vins de presse	529
<b>12.7 La conduite de la fermentation malolactique</b>	532
12.7.1 Rappel historique	532
12.7.2 Les transformations du vin par la fermentation malolactique	537
12.7.3 Le contrôle de la fermentation malolactique	539
12.7.4 Les conditions nécessaires à la réalisation de la fermentation malolactique	541
12.7.5 Les différentes possibilités d'inoculation de la fermentation malolactique	545
<b>12.8 Les procédés de vinification en rouge comportant une automatisation des opérations</b>	550
12.8.1 Introduction	550
12.8.2 La vinification continue	551
12.8.3 La vinification avec chauffage de la vendange (thermovinification)	553

<b>12.9 La vinification avec macération carbonique</b>	556
12.9.1 Principe – Bases théoriques	556
12.9.2 Les échanges gazeux	558
12.9.3 Le métabolisme anaérobie	558
12.9.4 La transformation du raisin par la macération carbonique	561
12.9.5 La microbiologie de la macération carbonique	563
12.9.6 La conduite de la macération carbonique	564
12.9.7 Les caractéristiques des vins de macération carbonique	567
<b>13 • La vinification en blanc</b>	571
<b>13.1 Les caractères distinctifs de la vinification en blanc</b>	571
13.1.1 Le rôle essentiel des opérations préfermentaires dans la vinification des vins blancs secs	571
13.1.2 La diversité des types de vins blancs et les principaux styles actuels	573
<b>13.2 Les critères de qualité et la cueillette des raisins blancs</b>	576
13.2.1 L'état sanitaire	576
13.2.2 La maturité et la fixation de la date des vendanges	581
13.2.3 Les vendanges	584
<b>13.3 L'extraction du moût</b>	585
13.3.1 Principes généraux	585
13.3.2 L'extraction immédiate en continu	587
13.3.3 L'extraction immédiate discontinue sans foulage	588
13.3.4 L'opportunité du foulage et de l'éraflage dans l'extraction immédiate	594
13.3.5 La macération pelliculaire	595
13.3.6 La cryosélection et la supraextraction	599
<b>13.4 La protection des moûts contre l'oxydation</b>	599
13.4.1 Historique et diversité des pratiques	599
13.4.2 Rappels sur les mécanismes d'oxydation des moûts	601
13.4.3 Les techniques de protection des moûts contre l'oxydation	604
<b>13.5 Le débourage</b>	605
13.5.1 La formation et la composition des bourbes	605
13.5.2 L'incidence du débourage sur la composition des vins blancs secs	607
13.5.3 L'incidence du débourage sur le déroulement des fermentations	611
13.5.4 La pratique du débourage	613
13.5.5 Les procédés de clarification des dépôts bourbeux	616
<b>13.6 La correction des moûts et l'opportunité du traitement des moûts à la bentonite</b>	616
<b>13.7 La conduite des fermentations</b>	617
13.7.1 La mise en cuve	617
13.7.2 Le levurage	617
13.7.3 L'addition de sels d'ammonium et l'aération des moûts	619
13.7.4 La maîtrise des températures	620
13.7.5 L'achèvement de la fermentation alcoolique	621
13.7.6 L'éventualité et la conduite de la fermentation malolactique	622
<b>13.8 L'élaboration des vins blancs secs en barrique</b>	623
13.8.1 Principes	623
13.8.2 Le rôle des colloïdes exocellulaires et pariétaux de la levure	623
13.8.3 Les phénomènes d'oxydoréduction associés à la présence de lies	627

13.8.4	La nature et la transformation par la levure des substances volatiles cédées par le bois	627
13.8.5	La pratique de l'élaboration des vins blancs en fûts	629
<b>13.9</b>	<b>La maîtrise des défauts olfactifs de réduction au cours de l'élevage des vins blancs</b>	<b>631</b>
13.9.1	L'évolution des composés soufrés volatils dans un vin blanc sec lors de son élevage en cuve ou en barrique	631
13.9.2	L'élevage des vins blancs secs sur lies en cuve de grand volume	634
<b>14</b>	<b>• Quelques vinifications particulières</b>	<b>637</b>
<b>14.1</b>	<b>Les vins rosés</b>	<b>637</b>
14.1.1	Définition	637
14.1.2	L'importance de la couleur dans la caractérisation des différents types de vins rosés	639
14.1.3	Vinification des vins rosés par pressurage direct	640
14.1.4	La vinification des vins rosés par macération pelliculaire ou par saignée	641
<b>14.2</b>	<b>Les vins blancs liquoreux de pourriture noble (Sauternes, Tokay)</b>	<b>643</b>
14.2.1	Introduction	643
14.2.2	La pourriture noble	644
14.2.3	La constitution des moûts provenant de raisins atteints par la pourriture noble et des vins correspondants	646
14.2.4	L'extraction des moûts de pourriture noble	647
14.2.5	La conduite de la fermentation	652
14.2.6	L'élevage et la stabilisation	654
14.2.7	Le Tokay	657
<b>14.3</b>	<b>Le Champagne et les vins mousseux</b>	<b>657</b>
14.3.1	Introduction	657
14.3.2	La vinification des vins de base	658
14.3.3	La prise de mousse par la méthode champenoise	662
14.3.4	La constitution des vins de Champagne	666
14.3.5	Autres procédés de prise de mousse	671
<b>14.4</b>	<b>Les vins de liqueur</b>	<b>674</b>
14.4.1	Introduction	674
14.4.2	Les vins doux naturels français	675
14.4.3	Les vins de Porto	679
<b>14.5</b>	<b>Les vins sous voile</b>	<b>681</b>
14.5.1	Définition	681
14.5.2	Les vins de Xérès	682
14.5.3	Les vins jaunes du Jura	686
<b>Index</b>		<b>689</b>

# AVANT-PROPOS

---

Il y a près de 70 ans, en 1949, paraissait sous la direction du professeur Jean Ribéreau-Gayon, la première édition du *Traité d'Œnologie*. Cet ouvrage visait à rassembler une somme de connaissances scientifiques et techniques dans les principaux domaines d'une science à l'époque encore jeune, née de travaux de Louis Pasteur. Par la suite, le *Traité d'Œnologie* a été régulièrement réédité en intégrant à chaque époque les résultats de travaux expérimentaux, menés en particulier par l'école bordelaise d'œnologie. En 1997, la 4<sup>e</sup> édition parue sous la direction du professeur Pascal Ribéreau-Gayon et des professeurs Denis Dubourdiou, Yves Glories, Aline Lonvaud, Bernard Donèche et Alain Maujean, a été complètement refondue en 2 volumes.

Le présent ouvrage, 7<sup>e</sup> édition du *Traité d'Œnologie*, concerne la réactualisation et l'enrichissement des connaissances de l'édition en 2 volumes parue il y a 20 ans, édition complétée en 2004 puis en 2012. Comme le rappelle Émile Peynaud dans *Le Vin et les Jours*, « ...l'œnologie est au service du vin, une science en mouvement, avançant à la fois dans ses activités de recherche et d'application... ». En tant que science appliquée, elle est irriguée par les connaissances en sciences fondamentales (chimie, biochimie, microbiologie, génie des procédés, psychophysique et psychologie cognitive...) et alimentée par les observations empiriques. L'état d'esprit du *Traité d'Œnologie* est donc toujours le même. Il s'agit d'apporter aux praticiens, vinificateurs, techniciens et étudiants en œnologie, des connaissances solides, intégrant les résultats récents de la recherche. Ces connaissances ont vocation à contribuer à une meilleure définition de la qualité du raisin et du vin, à mieux comprendre les paramètres chimiques et microbiologiques permettant d'assurer des fermentations satisfaisantes et de prédire l'évolution des vins, à mieux maîtriser leur processus de stabilisation. De fait, cet ouvrage a pour but de les guider dans leur réflexion en vue de la préservation et de la valorisation de l'identité du goût du vin, de son potentiel de vieillissement, c'est-à-dire, comme l'évoquait le regretté Pr Denis Dubourdiou « ...pour l'obtention de produits originaux, suffisamment complexes, fins, qui soient appréciés des consommateurs contemporains... », et ceci, dans un contexte d'évolution des caractéristiques de maturité des raisins et de vigilance quant à l'usage des intrants chimiques.

Le plan du *Traité d'Œnologie* n'est pas différent de celui des éditions précédentes. Certains chapitres ont été remaniés significativement en raison de récents travaux de recherche tandis que d'autres n'ont été que peu ou pas modifiés. Il s'agit d'un travail collectif, fruit de l'implication de chercheurs et enseignant-chercheurs de l'unité de recherche Œnologie, au sein de l'Institut des Sciences de la Vigne et du Vin, qui ont apporté leur compétence pour la mise à jour de ce tome 1 :

- Patricia BALLESTRA, Maître de Conférences, IUT Périgueux, Université de Bordeaux, chercheur au sein de l'Unité de recherche Œnologie, ISVV, Université

de Bordeaux, (Tome 1, Chap. 5) concernant les microorganismes associés à l'altération « goût de souris » ;

- Philippe DARRIET, Directeur de l'Unité de recherche Œnologie, Université de Bordeaux, (Tome 1, Chap. 10, 13) concernant la biochimie des arômes au cours de la maturation et la surmaturation en présence de *Botrytis cinerea*, les vinifications spéciales ;
- Marguerite DOLS-LAFFARGUE, Professeur, ENSCBP, chercheur au sein de l'Unité de recherche Œnologie, ISVV, Université de Bordeaux, (Tome 1, Chap. 5) concernant le métabolisme des sucres chez les bactéries lactiques ;
- Laurence GENY, Professeur, ISVV, Université de Bordeaux, chercheur au sein de l'Unité de recherche Œnologie (Tome 1, Chap. 10) concernant la biochimie du raisin et sa maturation ;
- Aline LONVAUD, Professeur émérite, ISVV, Université de Bordeaux, chercheur au sein de l'Unité de recherche Œnologie (Tome 1, Chap. 1, 4, 5, 6, 7) concernant la microbiologie des levures et des bactéries du vin ;
- Patrick LUCAS, Professeur, ISVV, Directeur adjoint de l'Unité de recherche Œnologie, Université de Bordeaux, chercheur au sein de l'Unité de recherche Œnologie (Tome 1, Chap. 4) concernant la microbiologie des bactéries du vin ;
- Axel MARCHAL, Maître de Conférences, ISVV, Université de Bordeaux, chercheur au sein de l'Unité de recherche Œnologie (Tome 1, Chap. 12) concernant la vinification en rouge et l'évolution de composants du goût au cours de l'élevage des vins ;
- Isabelle MASNEUF-POMAREDE, Professeur, Bordeaux Sciences Agro, chercheur au sein de l'Unité de recherche Œnologie, ISVV, Université de Bordeaux (Tome 1, Chap. 1) concernant la cytologie, l'écologie, la taxonomie levurienne.
- Cécile THIBON, Ingénieur de recherche, INRA, chercheur au sein de l'Unité de recherche Œnologie, ISVV, Université de Bordeaux (Tome 1, Chap. 10) concernant la biochimie des arômes au cours de la maturation et la surmaturation en présence de *Botrytis cinerea*, les arômes de cépages.

Ont également participé à la 6<sup>e</sup> édition du tome 1 :

- Marina BELY, Maître de Conférences HDR, ISVV, Université de Bordeaux, chercheur au sein de l'unité de recherche Œnologie (Tome 1, Chap. 1, 2, 3) concernant la microbiologie des levures ;
- Bernard DONÈCHE, Professeur à la Faculté d'Œnologie, ISVV, Université de Bordeaux, ancien directeur du département formation de l'ISVV (Tome 1, Chap. 10) concernant la biochimie du raisin et sa maturation ;
- Pierre-Louis TEISSEDE, Professeur, ISVV, Université de Bordeaux (Tome 1, Chap. 8, 9, 12) concernant le dioxyde de soufre et produits complémentaires, la vinification en rouge.

# PRÉFACE DE LA CINQUIÈME ÉDITION

---

Les deux tomes du *Traité d'œnologie* sont sortis en librairie en 1998. Ils ont fait l'objet de plusieurs tirages ; ils ont été traduits et publiés en anglais, en espagnol et en italien. Il semble donc avoir rencontré un certain succès auprès des étudiants pour affiner leur formation et auprès des professionnels qui ont probablement trouvé dans ces ouvrages des solutions aux problèmes techniques auxquels ils sont confrontés et les bases scientifiques qui en permettent l'interprétation.

Il a donc été jugé opportun aujourd'hui de préparer une nouvelle édition entièrement revue et corrigée, afin d'actualiser les connaissances œnologiques qui ont continué à évoluer au cours de ces dernières années. Le plan des ouvrages et leur conception n'ont pas changé. Certains chapitres ont été peu modifiés parce que les auteurs ont estimé que l'évolution des connaissances n'était pas suffisamment significative ; d'autres, par contre, ont subi des modifications beaucoup plus importantes, soit parce que la rédaction initiale semblait pouvoir être améliorée, soit, le plus généralement, parce qu'il était nécessaire de signaler les résultats de nouveaux travaux de recherche et leurs conséquences pratiques ; dans certains cas, on a même été conduit à introduire des paragraphes supplémentaires. Ces deux nouveaux ouvrages peuvent être considérés comme une cinquième édition du *Traité d'œnologie*, publié pour la première fois en 1947 et remanié à plusieurs reprises.

En tout cas, nous avons cherché à maintenir le même esprit qui a marqué la précédente édition et qui correspond d'ailleurs à une conception constante de l'œnologie bordelaise. Il s'agit, à partir de bases scientifiques indiscutables, s'appuyant sur la microbiologie, la biochimie et la chimie, d'expliquer les mécanismes intimes intervenant dans la maturation du raisin, les fermentations et les différentes étapes successives de l'élaboration des vins, permettant de choisir, dans chaque situation, la solution la mieux appropriée. Il est remarquable que cette approche scientifique, qui d'ailleurs a trouvé ses meilleures applications dans l'œnologie des plus grands vins, se soit naturellement imposée pour valoriser les qualités et les spécificités des différents terroirs. L'œnologie scientifique n'a pas eu pour conséquence une standardisation et une banalisation de la qualité ; tout au contraire, en permettant d'éliminer les défauts, elle a permis de mettre en valeur les éléments qualitatifs spécifiques des différentes vendanges, en relation directe avec la nature du cépage et celle du terroir, qui ne sont plus masqués par des imperfections techniques.

L'intérêt porté au vin au cours des dernières décennies, qui dépasse l'aspect purement qualitatif, pour atteindre une consonance vraiment culturelle, a pu inciter certains à mettre en avant des pratiques diverses qui ne représentent pas forcément un progrès significatif ; certaines sont la reprise, sous une forme différente, de procédés connus depuis longtemps, d'autres ne disposent pas des bases scientifiques permettant leur interprétation et la définition de leur domaine d'application. Par contre, nous nous

sommes attachés à décrire des méthodes parfaitement validées, dont on connaît bien les conditions les meilleures pour leur utilisation.

Comme nous l'avons fait dans la précédente édition, trois aspects importants de l'œnologie, l'analyse des vins, la dégustation et le génie œnologique, ne sont volontairement pas pris en compte dans cette nouvelle édition ; compte tenu de leur importance, ces différents thèmes doivent faire l'objet de publications séparées.

À l'occasion de cette nouvelle édition, les auteurs renouvellent leurs sincères remerciements à tous ceux qui ont bien voulu apporter leur compétence pour la mise à jour de cet ouvrage :

– Marina Bely pour la cinétique fermentaire et la production d'acidité volatile (chapitres 2.3.4 et 14.2.5)

– Isabelle Masneuf pour l'alimentation azotée des levures (chapitre 3.4.1)

– Gilles de Revel pour la chimie du SO<sub>2</sub> et en particulier la nature de ses combinaisons (chapitre 8.4)

– Gilles Masson pour les vins rosés (chapitre 14.1)

– Cornelis Van Leeuwen pour l'incidence du régime hydrique de la vigne sur la maturité du raisin (chapitre 10.4.6)

– André Brugirard pour les vins doux naturels français (chapitre 14.4.2)

– Paulo Barros et Josa Nicolau de Almeida pour les vins de Porto (chapitre 14.4.3)

– Justo F. Casas Lucas pour les vins de Xérès (chapitre 14.5.2)

– Alain Maujean pour la remise à jour complète du paragraphe concernant les vins de Champagne (chapitre 14.3).

Enfin, ils remercient tout particulièrement Blanche Masclef pour le rôle essentiel qu'elle a joué pour la dactylographie de cette nouvelle édition et sa remarquable efficacité pour la coordination de la mise au point du manuscrit.

*Bordeaux, le 17 mai 2004*

Professeur Pascal Ribéreau-Gayon

*Membre correspondant de l'Institut*

*Membre de l'Académie d'agriculture de France*



# PRÉFACE DE LA QUATRIÈME ÉDITION

---

On l'a souvent fait remarquer, le vin est probablement le produit de notre alimentation ayant donné lieu au plus grand nombre de recherches scientifiques et de publications. Certainement, l'intérêt porté au vin par des savants de grande notoriété a contribué au développement de l'œnologie, en montrant que cette discipline, à côté de son utilité pratique indéniable, peut donner lieu à des travaux scientifiques authentiques.

Au premier plan, il faut citer Louis Pasteur, pour lequel les maladies du vin ont constitué un modèle simplifié en vue de l'approche de l'étude des maladies contagieuses de l'homme et des animaux. Il l'exprime parfaitement en quelques mots : « Lorsque l'on voit la bière et le vin éprouver de profondes altérations parce que ces liquides ont donné asile à des organismes microscopiques, qui se sont introduits de manière invisible et fortuitement dans leur intérieur, où ils ont ensuite pullulé, comment n'être pas obsédé par la pensée que des faits du même ordre peuvent et doivent se présenter quelquefois chez l'homme et les animaux. »

À partir du XIX<sup>e</sup> siècle, la connaissance du vin, sa constitution et ses transformations, ont profondément évolué en fonction du développement des disciplines scientifiques (chimie, biochimie, microbiologie) sur lesquelles les phénomènes correspondants s'appuient. Régulièrement, il en résulte un meilleur contrôle des conditions pratiques de la préparation et la conservation du vin et finalement une amélioration de sa qualité. Cette démarche impose une mise au point régulière de l'état des connaissances acquises sur les sciences et techniques du vin.

Depuis longtemps, l'école bordelaise a largement contribué à cette diffusion des progrès de l'œnologie par la publication successive (éditions Béranger puis Dunod) de nombreux ouvrages qui ont été traduits dans plusieurs langues :

<i>Analyse du vin</i>	U. Gayon et J. Laborde (1912)
<i>Traité d'œnologie</i>	J. Ribéreau-Gayon (1949)
<i>Analyse et contrôle du vin</i>	J. Ribéreau-Gayon et É. Peynaud (1947 et 1958)
<i>Traité d'œnologie (2 tomes)</i>	J. Ribéreau-Gayon et É. Peynaud (1960 et 1961)
<i>Connaissance et travail du vin</i>	É. Peynaud (1971 et 1981)
<i>Traité d'œnologie – Sciences</i>	J. Ribéreau-Gayon et É. Peynaud
<i>et techniques du vin (4 tomes)</i>	P. Ribéreau-Gayon et P. Sudraud (1975 à 1982).

Pour faire le point sur les connaissances actuelles, les auteurs proposent un ouvrage intitulé *Traité d'œnologie. Tome 1 : Microbiologie du vin. Vinifications*. Il est complété par un deuxième tome, *Traité d'œnologie. Tome 2 : Chimie du vin. Stabilisation et traitements*.

Ces livres, écrits par des chercheurs, ne s'adressent pas exclusivement aux chercheurs. Bien entendu, ceux-ci, en particulier les plus jeunes, trouveront la possibilité de situer leurs travaux personnels dans le cadre de la connaissance œnologique globale ; aujourd'hui, la complexité de l'œnologie ne permet pas à un unique chercheur d'embrasser toute la discipline.

Mais ces livres s'adressent aussi aux étudiants et aux techniciens des entreprises. Ils doivent y trouver l'interprétation théorique des problèmes auxquels la pratique des chais est confrontée, afin de définir, parmi les solutions qui sont proposées pour les résoudre, celles qui sont les mieux adaptées à chacune des situations. Pour pouvoir atteindre cet objectif, les œnologues doivent disposer des connaissances scientifiques correspondantes. Dans le domaine de la microbiologie du vin, la mise en œuvre des techniques de la biologie moléculaire et du génie génétique est aujourd'hui indispensable. De même, pour aborder les problèmes de la chimie du vin, les méthodes physico-chimiques d'analyse quantitative et d'analyse structurale (chromatographie, RMN, spectrométrie de masse) doivent être maîtrisées.

La conception même de ces ouvrages ne justifiait pas une bibliographie exhaustive sur chaque sujet. Elle se limite aux publications qui nous ont semblé les plus significatives. Nous n'avons pas hésité à privilégier la bibliographie en langue française, car elle semble parfois mal connue.

Nous avons également cherché à faire prévaloir une certaine conception française et plus particulièrement bordelaise de l'œnologie et de « l'art de faire le vin » ; elle cherche à valoriser la qualité potentielle des différentes vendanges, basée sur des conditions naturelles spécifiques qui constituent les terroirs.

Le rôle de l'œnologie est de permettre l'expression de la qualité et de la typicité du raisin qui dépendent de la nature du cépage et des techniques de culture de la vigne, mais aussi des conditions de la maturation, commandées elles-mêmes par les facteurs naturels de sol et de climat.

Cependant, ce serait certainement une erreur de penser que les plus grands vins sont exclusivement le résultat d'une tradition ancestrale, s'appuyant sur des conditions naturelles exceptionnelles et que seuls les vins plus ordinaires, produits dans des installations de grande capacité, peuvent bénéficier des progrès des sciences et des techniques. Certes, ces derniers valorisent le mieux la performance des installations et l'industrialisation des opérations. Cependant, l'histoire nous apprend, sans équivoque, que les progrès de l'œnologie les plus significatifs sur la qualité du vin en général (par exemple la fermentation malolactique) ont été acquis sur les grands vins et les techniques correspondantes ont été ensuite transférées aux productions moins prestigieuses.

Une technologie de haute performance est indispensable pour les plus grands vins, car leur grande qualité est la plus susceptible d'être affectée par une maîtrise imparfaite des techniques, qui serait sans conséquence pour des vins moins raffinés.

Nous utilisons le mot « vinification » qui fait partie du langage technique de la tradition française. Cette expression représente une première phase de la technologie du vin qui englobe tous les problèmes techniques allant du ramassage du raisin jusqu'à la fin des phénomènes fermentaires (fermentation alcoolique et éventuellement fermentation malolactique). Elle est suivie par une deuxième phase, conduisant le produit jusqu'à sa mise en bouteille et désignée par les mots « élevage, stabilisation, traitements » ; l'expression « vieillissement » est spécifiquement réservée aux transformations du vin en bouteille.

Cette distinction en deux étapes découle certainement des habitudes commerciales. Traditionnellement, en France, la vigne était cultivée par un vigneron qui assurait aussi la transformation du raisin en vin brut ; celui-ci était transféré dans les chais d'un négociant qui affinait la présentation du produit et le commercialisait, éventuellement après sa mise en bouteille. Même si aujourd'hui la « mise en bouteille à la propriété » est fortement généralisée, les anciennes habitudes tendent à maintenir une distinction entre l'« œnologie du viticulteur » et l'« œnologie du négociant ». Dans les pays de viticulture plus récente, généralement de langue anglaise, la coutume veut que le vigneron, responsable de la culture de la vigne, transfère directement sa vendange à une *winery* qui assure toutes les opérations techniques jusqu'à la mise en bouteille et également la commercialisation. Pour cette raison, la tradition anglo-saxonne parle plus volontiers de *wine making* qui englobe l'ensemble des opérations, allant de la réception de la vendange jusqu'à la mise en bouteille.

Dans ces ouvrages, nous avons souhaité maintenir la distinction entre « vinifications » et « stabilisation, traitements », parce que la première étape s'appuie essentiellement sur la microbiologie et la seconde sur la chimie ; c'était donc une solution pour rattacher les opérations individuelles à leurs sciences de base. Nous avons bien conscience des limites de cette démarche. Des phénomènes chimiques interviennent en vinification et la stabilisation des vins au cours de leur conservation inclut la prévention des contaminations microbiennes.

Par conséquent, la description des différentes étapes de l'œnologie n'obéit pas toujours à une logique aussi nette que les titres des ouvrages pourraient le laisser supposer. À titre d'exemple, les contaminations microbiennes au cours de la conservation sont envisagées dans le tome 1. Également, les propriétés antiseptiques du dioxyde de soufre incitaient à décrire son utilisation dans le tome 1 ; ceci a entraîné la description des propriétés chimiques antioxydantes de ce corps dans le même chapitre. Un raisonnement identique s'applique aux adjuvants du SO<sub>2</sub>, tantôt antiseptiques (acide sorbique), tantôt antioxydants (acide ascorbique).

Une autre remarque concerne l'élevage sur lies des vins blancs et les transformations chimiques qu'il entraîne ; elles ne peuvent pas être dissociées de la vinification et sont traitées dans le tome 1. Enfin, les composés phénoliques du vin rouge reposent sur une chimie complexe ; il était opportun de reporter dans un même chapitre du tome 2 tous les aspects comprenant la nature des substances correspondantes, leurs propriétés, leur évolution, au cours de la maturation, de la vinification et de l'élevage.

Ces ouvrages n'envisagent pas le problème d'équipements utilisés pour les différentes opérations ; seuls les principes de chacun d'eux et leur incidence sur le produit sont évoqués. Par exemple, on ne décrit pas les appareils de régulation thermique, les fouloirs, les égrappoirs et les pressoirs, également les matériels de filtration, d'osmose inverse et d'échange d'ions ; enfin, la pratique de la mise en bouteille n'est pas abordée. Il s'agit d'un choix délibéré, estimant que ces questions importantes justifiaient un ouvrage spécifique consacré au « Génie des procédés œnologiques ».

La dégustation est un autre aspect essentiel du métier d'œnologue qui n'est pas envisagé dans ces ouvrages, mais qui donne lieu régulièrement à des publications documentées. Une dernière remarque concerne l'analyse du vin, dont la maîtrise est indispensable pour l'œnologue, mais qui n'est pas traitée dans ces ouvrages, sauf dans quelques cas particuliers, par exemple les composés phénoliques, dont les différentes familles sont souvent définies par des critères analytiques.

Les auteurs tiennent à adresser leurs remerciements à ceux qui les ont aidés dans la réalisation de cet ouvrage :

- M. J.-F. Casas Lucas, chapitre 14.5.2, Xérès ;
- M. A. Brugirard, chapitre 14.4.2, Vins doux naturels ;
- M. J.-N. de Almeida, chapitre 14.4.3, Porto ;
- M. A. Maujean, chapitre 14.3 ; Champagne ;
- M. C. Poupot pour la préparation matérielle des chapitres 1, 2 et 13 ;
- M<sup>elle</sup> F. Luye-Tanet pour sa participation à la dactylographie.

Ils remercient tout particulièrement M<sup>me</sup> B. Masclef qui a assuré une part importante de la dactylographie et la coordination de la mise au point du manuscrit.

*Bordeaux, le 20 décembre 1997*

Professeur Pascal Ribéreau-Gayon

*Membre correspondant de l'Institut  
Membre de l'Académie d'agriculture de France*

## Remarques concernant l'expression de certains paramètres de la constitution des moûts et des vins

### ■ Unités

Les unités du système métrique de longueur (m), de volume (L) et de poids (g) ont été exclusivement utilisées. Leur conversion dans d'autres unités, d'utilisation commune dans les pays anglo-saxons (*inch, foot, gallon, pound*), se trouve dans un ouvrage d'œnologie bien documenté : *Principles and practices of Wine Making*, R. B. Boulton, V. L. Singleton, L. F. Bisson, R. E. Kunkee, 1995, The Chapman and Hall Enology Library, New York.

### ■ Expression de l'acidité totale et de l'acidité volatile

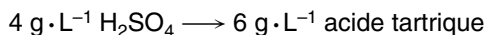
Bien que la réglementation de l'Union européenne recommande l'expression de l'acidité totale en poids équivalent d'acide tartrique, la coutume s'est maintenue en France de donner cette expression en poids équivalent d'acide sulfurique. L'expression en milli-équivalents (még) par litre qui serait la plus correcte ne s'est pas imposée. Nous avons largement fait appel à l'expression en acide sulfurique, en donnant, dans certains cas, la correspondance en acide tartrique, très utilisée dans les autres pays.

À partir du poids du milliéquivalent des différents acides, le tableau suivant permet simplement de passer d'une expression à l'autre.

Coefficients multiplicateurs permettant de passer d'une expression de l'acidité totale ou de l'acidité volatile à une autre.

Expression connue	Expression cherchée			
	még·L <sup>-1</sup>	g·L <sup>-1</sup> H <sub>2</sub> SO <sub>4</sub>	g·L <sup>-1</sup> acide tartrique	g·L <sup>-1</sup> acide acétique
még·L <sup>-1</sup>	1,00	0,049	0,075	0,060
g·L <sup>-1</sup> H <sub>2</sub> SO <sub>4</sub>	20,40	1,00	1,53	1,22
g·L <sup>-1</sup> acide tartrique	13,33	0,65	1,00	
g·L <sup>-1</sup> acide acétique	16,67	0,82		1,00

Plus particulièrement, pour passer de l'acidité totale, exprimée en H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>, à celle exprimée en acide tartrique, on ajoute la moitié :



dans l'autre sens, il faut retirer un tiers.

Dans le cas de l'acidité volatile également, la coutume française d'expression en poids équivalent d'acide sulfurique est toujours utilisée de façon courante. Plus généralement, dans les autres pays, elle est donnée en poids équivalent d'acide acétique. L'expression en milliéquivalent par litre est peu utilisée. Le même tableau permet de passer simplement d'une expression à l'autre.

On remarque que l'expression en acide acétique est approximativement de 20 % supérieure à celle en acide sulfurique.

## ■ Appréciation du titre alcoométrique potentiel des moûts (TAP)

Il s'agit d'une détermination importante pour le suivi de la maturation, le contrôle de la vinification, éventuellement pour prévoir l'enrichissement en sucre du moût (chaptalisation) nécessaire.

Cette détermination est toujours faite à partir d'une mesure physique, densimétrie ou réfractométrie. L'expression du résultat peut être donnée selon plusieurs échelles dont certaines sont aujourd'hui peu utilisées (degré Baumé, degré Oechsle ; il existe deux systèmes principaux (10.4.3) :

1. Le TAP est donné directement par l'appareil qui est gradué en utilisant une échelle correspondant à 17,5 ou 17 g·L<sup>-1</sup> de sucre pour 1 % vol. d'alcool ; aujourd'hui la CEE recommande 16,83 g·L<sup>-1</sup>. Le « mustimètre » est un densimètre muni de deux graduations, l'une exprime la masse volumique (densité), l'autre donne directement le TAP. Il existe différentes méthodes, plus ou moins précises, pour calculer le TAP à partir de la densité en tenant compte de différents éléments de la constitution du moût (Boulton *et al.*, 1995).

2. Le degré Brix représente le pourcentage de sucre en poids ; en multipliant le degré Brix par 10, on obtient le poids de sucre dans 1 kg de moût, qui représente un peu moins de 1 L. Un tableau de conversion entre le degré Brix et le TAP existe (10.4.3) ; 17° Brix correspond à peu près à un TAP de 10 % vol. et 20° Brix à un TAP de 12 % vol. En première approximation, dans la gamme des degrés alcooliques les plus courantes en œnologie, on peut multiplier le degré Brix par 10, puis diviser par 17, pour avoir une assez bonne approximation du TAP.

En tout état de cause, la détermination du TAP du moût est forcément approximative. D'abord, il n'est pas toujours possible d'obtenir un échantillon représentatif d'un ensemble de vendanges ou de moûts sur lequel est effectuée la mesure. Ensuite, certes la mesure physique, densité ou indice de réfraction, est très précise, mais elle exprimerait rigoureusement la teneur en sucre, si le moût était un mélange d'eau et de sucre ; cette mesure est affectée par les autres constituants du raisin et cette différence est aussi variable. Enfin, le taux de conversion du sucre en alcool est variable (approximativement 17 à 18 g·L<sup>-1</sup>) et dépend des conditions de la fermentation et de la nature de la levure ; la généralisation des levures sélectionnées a permis d'abaisser la valeur de ce taux de conversion.

## ■ Déterminations utilisant la spectrométrie dans le visible et l'ultraviolet

La mesure de la densité optique (ou absorbance) est largement utilisée pour la détermination de la couleur des vins (Tome 2, 6.4.5) et de leur teneur en composés phénoliques totaux (Tome 2, 6.4.1). Dans ces ouvrages, la densité optique est notée DO ou encore DO 420 (couleur jaune), DO 520 (couleur rouge), DO 620 (couleur bleue) ou DO 280 (absorption dans l'ultraviolet) pour indiquer la densité optique aux longueurs d'onde indiquées.

– L'intensité de la coloration est exprimée par : IC = DO 420 + DO 520 + DO 620 ou quelquefois sous forme simplifiée ; IC = DO 420 + DO 520.

– La teinte de la coloration est exprimée par :

$$T = \frac{DO\ 420}{DO\ 520}$$

– La teneur en composés phénoliques totaux est exprimée par DO 280.

Les modes opératoires sont décrits dans le chapitre 6 du tome 2.

**A**

---

Microbiologie  
du vin





## 1.1 Introduction

Bien que l'Homme fabrique du pain et des boissons fermentées depuis des temps immémoriaux, le rôle des levures dans la fermentation alcoolique, en particulier dans la transformation du raisin en vin, n'a été clairement établi qu'au milieu du XIX<sup>e</sup> siècle. Les Anciens expliquaient le bouillonnement de la fermentation (du latin *fervere* bouillir) par la mise en contact, lors du foulage du raisin, de corps réagissant entre eux pour produire une effervescence. C'est un marchand drapier hollandais, Antonie van Leeuwenhoek, qui, en 1680, grâce à un microscope de sa fabrication, fit les premières observations de levures à partir d'un moût de bière, sans établir pour autant de lien entre ces corpuscules et la fermentation alcoolique. Il faut attendre la fin du XVIII<sup>e</sup> siècle pour que débute, grâce aux travaux de Lavoisier, l'étude chimique de la fermentation alcoolique, poursuivie au siècle suivant par Gay-Lussac. On doit à un savant italien, Fabroni, dès 1785, la première interprétation de la composition chimique du ferment alcoolique, qu'il qualifie de substance végéto-animale ; cette matière, comparable, selon lui, au gluten de la farine, siège dans des utricules particulières, notamment sur le raisin ou le blé. Sa mise en contact avec le sucre du moût est la cause de la fermentation alcoolique. Mais la première démonstration que la levure soit un organisme vivant, capable de se multiplier, appartenant au règne végétal, et dont l'activité vitale soit à l'origine de la fermentation des liquides sucrés fut apportée par un physicien français, Charles Cagnard de La Tour, en 1837. Cette théorie, fut confirmée par le naturaliste allemand Schwann qui démontra en outre que la fermentation alcoolique peut être arrêtée par la chaleur ou certains produits chimiques ; il appela la levure de bière « zuckerpilz » c'est-à-dire « champignon du sucre », d'où vient le terme *Saccharomyces* utilisé pour la première fois par Meyen en 1838.

Cette conception vitaliste ou biologique du rôle de la levure dans la fermentation alcoolique, qui aujourd'hui nous paraît évidente, fut longue à s'imposer en particulier contre l'opinion de certains chimistes organiciens et non des moindres tel Liebig, convaincus que des réactions chimiques plutôt que l'activité de cellules vivantes pouvaient expliquer la fermentation des sucres. C'est finalement Louis Pasteur, qui, dans ses deux fameux ouvrages, *Études sur le vin* (1866) et *Études sur la bière* (1876), accrédita définitivement la thèse vitaliste de la fermentation alcoolique. Il démontra que les levures responsables de la fermentation spontanée de la vendange foulée ou du moût proviennent de la surface du raisin et qu'il en existe plusieurs races et espèces que l'on peut isoler. Il imagina même que les caractères gustatifs des vins puissent être influencés par la nature des levures effectuant la fermentation alcoolique. Il précisa l'effet de l'oxygène sur l'assimilation des sucres par les levures et apporta la preuve que celles-ci, outre l'alcool et le gaz carbonique, forment d'autres produits en quantité moindre dont le glycérol.

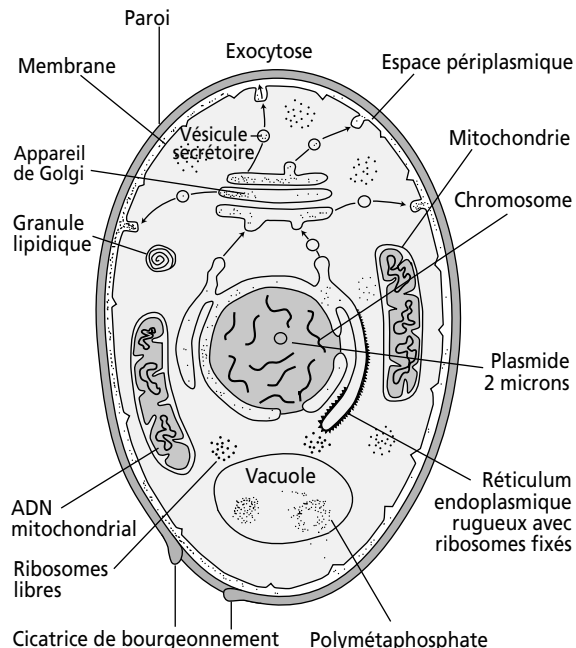
Depuis Pasteur, les levures et la fermentation alcoolique ont suscité un nombre considérable de travaux, intégrant les progrès croissants de la microbiologie puis de la biochimie et actuellement de la génétique et de la biologie moléculaire.

Taxonomiquement, les levures sont définies comme des champignons unicellulaires se reproduisant par bourgeonnement ou scissiparité. Certains champignons pluricellulaires dont le cycle biologique comporte un stade unicellulaire sont rattachés aux levures. Groupe complexe et hétérogène, les levures se rencontrent parmi trois classes de champignons, caractérisées par leur mode de reproduction : les Ascomycètes, les Basidiomycètes et les Champignons Imparfaites. Mais les levures du raisin et du vin appartiennent seulement aux Ascomycètes et aux Champignons Imparfaites. Chez les Ascomycètes, les spores ou ascospores haploïdes sont contenues dans des asques, sortes de sacs formés à partir de la cellule végétative. Les levures asporogènes dont on n'a pas pu mettre en évidence un mode de reproduction sexuée sont classées parmi les Champignons Imparfaites

Nous traiterons dans ce premier chapitre successivement, de la cytologie, de la reproduction, de la taxonomie et de l'écologie des levures du raisin et du vin.

La cytologie est l'étude morphologique et fonctionnelle des composants structuraux de la cellule (Rose et Harrison, 1991).

La levure est le plus simple des organismes eucaryotes ; sa cellule comporte des enveloppes cellulaires, un cytoplasme contenant des organites et un noyau vrai, entouré d'une membrane et renfermant des chromosomes (Fig. 1.1).



**Figure 1.1** — Représentation schématique d'une cellule de levure (d'après Gaillardin et Heslot, 1987).

Comme toute cellule végétale, la levure possède deux enveloppes cellulaires : la paroi et la membrane plasmique. L'espace entre paroi et membrane plasmique est appelé espace périplasmique. L'ensemble cytoplasme-membrane plasmique constitue le proto-

plasme. Le terme de protoplaste ou sphéroplaste désigne une cellule débarrassée « artificiellement » de sa paroi. Compte tenu du rôle capital joué par les enveloppes cellulaires de la levure, tant sur le déroulement de la fermentation alcoolique du moût de raisin que sur la composition du vin, auquel elles cèdent certains de leurs constituants, il importe que le vinificateur ou l'œnologue ait une connaissance approfondie de ces organites.

## 1.2 La paroi cellulaire

### 1.2.1 Le rôle général de la paroi

Grâce aux travaux réalisés par différents auteurs, les connaissances sur la paroi des levures ont considérablement progressé (Fleet, 1991 ; Klis, 1994 ; Stratford, 1994 ; Klis *et al.*, 2002).

Représentant 15 à 25 % du poids sec de la cellule, la paroi de la levure, de nature essentiellement polysaccharidique, est une enveloppe rigide, néanmoins dotée d'une certaine élasticité.

Elle assure d'abord la protection de la cellule. Sans paroi, la cellule éclaterait sous la poussée de la pression osmotique interne, déterminée par la composition du milieu. Ainsi des protoplastes de levure placés dans l'eau pure sont immédiatement lysés. L'élasticité de la paroi peut être facilement mise en évidence en plaçant dans un milieu hypertonique (NaCl) des levures entières prélevées pendant leur phase de croissance ; leur volume cellulaire décroît d'environ 50 %, leur paroi apparaît plus épaisse, alors que la membrane cytoplasmique ne s'en détache pratiquement pas. Replacées en milieu isotonique, les cellules retrouvent leur forme initiale.

Mais la paroi ne peut être considérée comme une « armure » semi-rigide inerte. C'est au contraire un organite dynamique multifonctionnel, dont la composition et les fonctions évoluent au cours de la vie de la cellule et selon les facteurs de son environnement. Outre son rôle de protection, la paroi, par son organisation macromoléculaire, confère à la cellule sa forme propre. Elle est également le siège de molécules déterminant certaines interactions cellulaires comme l'union sexuelle, la floculation, le facteur killer, qui seront évoquées plus loin dans ce chapitre. Enfin de nombreuses enzymes, généralement des hydrolases, sont associées à la paroi ou logées dans l'espace périplasmique ; leurs substrats sont des substances nutritives de l'environnement et les macromolécules de la paroi elle-même, constamment remaniées au cours de la morphogenèse cellulaire.

### 1.2.2 La structure chimique de la paroi et la fonction des constituants pariétaux

La paroi de la levure est formée de deux constituants principaux : les  $\beta$ -glucanes et les mannoprotéines. La chitine y est minoritaire. Les travaux les plus détaillés sur la paroi des levures ont été effectués chez *Saccharomyces cerevisiae*, principale levure responsable de la fermentation alcoolique du moût de raisin.

• **Les glucanes** représentent environ 60 % du poids sec de la paroi de *S. cerevisiae*. Ils peuvent être chimiquement fractionnés en trois catégories :

1. Un  $\beta$ -1,3 glucane insoluble dans l'eau et insoluble dans les alcalis et dans l'acide acétique. Il est très faiblement ramifié et les points de branchement font intervenir des liaisons  $\beta$ -1,6. Son degré de polymérisation est de 1 500. En microscopie électronique, ce glucane apparaît fibreux. Il assure la forme et la rigidité de la paroi. Il est toujours associé à de la chitine.

2. Un  $\beta$ -1,3 glucane, d'environ 1 500 unités glucose, insoluble dans l'eau, soluble dans les alcalis ; aussi peu ramifié que le glucane précédent, il comporte, outre les rares points de branchement, un petit nombre de liaisons osidiques  $\beta$ -1,6 ; son aspect est amorphe en microscopie électronique. On lui attribue l'élasticité de la paroi. Il sert d'ancrage aux mannoprotéines et peut constituer une substance de réserve extraprotoplasmique.

3. Un  $\beta$ -1,6 glucane libéré du glucane insoluble dans les alcalis par extraction par l'acide acétique ; le produit ainsi purifié est amorphe, soluble dans l'eau ; il est hautement ramifié par des liaisons osidiques  $\beta$ -1,3 ; son degré de polymérisation est de 140. Il sert de lien entre les différents constituants de la paroi. C'est aussi un site récepteur du facteur killer (1.7).

Vraisemblablement, le  $\beta$ -1,3 glucane fibreux, insoluble dans les alcalis résulte d'une incorporation de chitine au  $\beta$ -1,3 glucane amorphe.

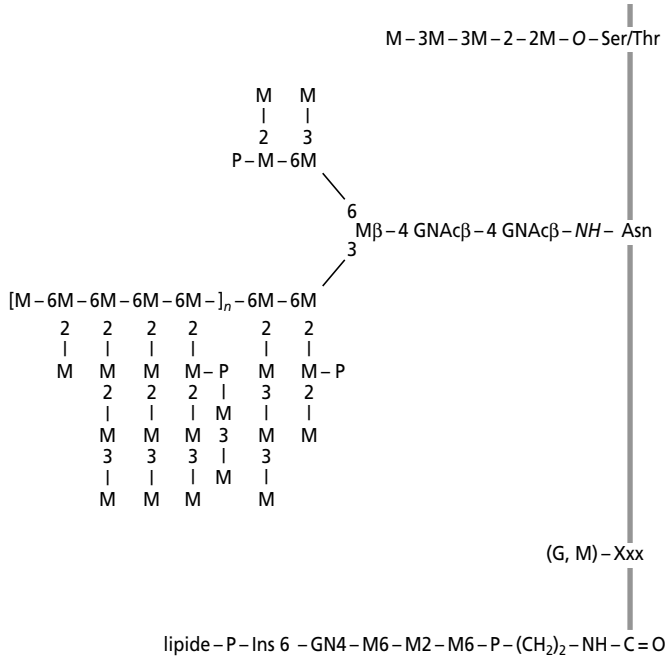
• **Les mannoprotéines** constituent 25 à 50 % de la paroi de *S. cerevisiae*. Elles peuvent être extraites des cellules entières ou des parois isolées par des méthodes chimiques ou enzymatiques. Les méthodes chimiques utilisent l'autoclavage dans des alcalis ou dans un tampon citrate à pH 7. Les méthodes enzymatiques libèrent les mannoprotéines par digestion du glucane. Elles sont moins dénaturantes que les méthodes chimiques pour la structure des mannoprotéines. La préparation enzymatique la plus couramment utilisée pour extraire les mannoprotéines pariétales de *S. cerevisiae* est la zymolyase obtenue d'une bactérie (*Arthrobacter luteus*). L'efficacité de ce complexe enzymatique tient essentiellement à son activité  $\beta$ -1,3 glucanase, mais il n'est pas exclu que des activités protéases contaminantes de la zymolyase concourent aussi à la libération de mannoprotéines. Nous avons démontré (Dubourdieu et Moine, 1995) qu'une autre préparation industrielle de  $\beta$ -glucanase (Glucanex), produite par un champignon (*Trichoderma harzianum*) possédant des activités endo- et exo- $\beta$ -1,3- et endo- $\beta$ -1,6-glucanase, permet aussi d'extraire facilement des mannoprotéines de la paroi des cellules de *S. cerevisiae*.

Les mannoprotéines de *S. cerevisiae* ont des poids moléculaires compris entre 20 000 et plus de 450 000 Da. Elles possèdent des degrés de glycosylation variables, mais certaines, contenant environ 90 % de mannose et 10 % de peptides, sont hypermannosylées.

Quatre formes de glycosylation ont été décrites (Fig. 1.2), mais elles ne se rencontrent pas forcément à la fois chez toutes les mannoprotéines.

Le mannose des mannoprotéines peut constituer de courtes chaînes linéaires, de 1 à 5 résidus, liés à la chaîne peptidique par des liaisons O-glycosyl sur les résidus sérine et thréonine. Les liaisons osidiques de ces chaînes latérales sont de type  $\alpha$ -1,2 et  $\alpha$ -1,3.

La partie glucidique des mannoprotéines peut aussi être un polysaccharide, lié à un résidu asparagine de la chaîne peptidique par une liaison N-glycosyl, faisant intervenir une double unité N-acétyl-glucosamine (ou chitobiose) liée en  $\beta$ -1,4. Le mannane ainsi lié à l'asparagine comprend une région d'attache, constituée d'une dizaine de résidus mannose et une chaîne périphérique ou extérieure hautement ramifiée de 150 à 250 unités mannose. La région d'attache comporte, outre le résidu chitobiose, un squelette de mannose lié en  $\alpha$ -1,6, avec des branches latérales possédant 1, 2 ou 3 résidus mannose avec des liaisons  $\alpha$ -1,2 et/ou  $\alpha$ -1,3. La chaîne extérieure est également formée d'un squelette d'unités mannose liées en  $\alpha$ -1,6, portant des courtes chaînes



**Figure 1.2** — Les 4 types de glycosylation des mannoprotéines pariétales de levure (Klis, 1994).

M : mannose ; G : glucose ; GN : glucosamine ; GNAC : N-acétylglucosamine ; Ins : inositol ; Ser : Sérine ; Thr : thréonine ; Asn : asparagine ; P : phosphate ; Xxx : la nature de la liaison est inconnue.

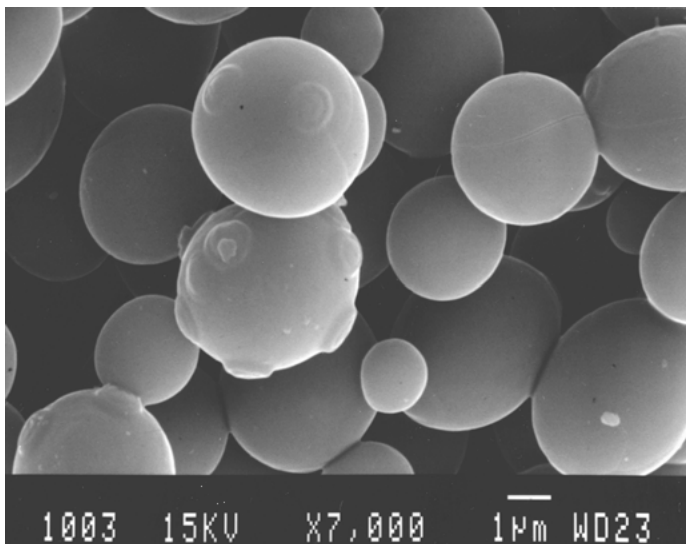
latérales, constituées de résidus mannose liés en  $\alpha$ -1,2 et d'un mannose terminal en  $\alpha$ -1,3. Quelques-unes de ces branches latérales portent elles-mêmes une ramification par l'intermédiaire d'une liaison phosphodiester.

Un troisième type de glycosylation, pouvant intervenir dans les mannoprotéines pariétales de levure, a été plus récemment décrit. Il s'agit d'une chaîne de glucomannane contenant essentiellement des résidus mannose liés en  $\alpha$ -1,6 et des résidus glucose liés en  $\alpha$ -1,6. La nature du point d'attache glycane-peptide reste à préciser, mais il pourrait s'agir de liaisons asparaginy-glucose. Par ailleurs, comme ce type de glycosylation caractérise des protéines libérées de la paroi par action de  $\beta$ -1,3 glucanase, on doit imaginer, qu'*in vivo*, la chaîne glucomannane comporte aussi des résidus glucose liés en  $\beta$ -1,3.

Le quatrième type de glycosylation des mannoprotéines de levure est l'ancre glycosyl-phosphatidyl-inositol (GPI). Cette attache, entre la partie carboxylique terminale de la chaîne peptidique et un phospholipide membranaire, permet à certaines mannoprotéines, traversant la paroi, d'être ancrées dans la membrane plasmique. La région d'attache fait intervenir la séquence caractéristique suivante (Fig. 1.2) : éthanolamine-phosphate-6-mannose- $\alpha$ -1,2-mannose- $\alpha$ -1,6-mannose- $\alpha$ -1,4-glucosamine- $\alpha$ -1,6-inositol-phospholipide. La présence d'une telle ancre chez certaines mannoprotéines ne signifie pas que celles-ci demeurent liées à la membrane. Elles peuvent s'en détacher par coupure enzymatique du phospholipide. Ainsi une phospholipase C, spécifique du phosphatidyl inositol, donc capable de réaliser cette

coupure a été mise en évidence chez *S. cerevisiae* (Flick et Thorner, 1993). Plusieurs mannoprotéines à ancre GPI ont ainsi été identifiées dans la paroi de *S. cerevisiae*.

- **La chitine**, qui est un polymère linéaire de résidus N-acétyl-glucosamine liés en  $\beta$ -1,4, est généralement peu représentée dans la paroi des levures. Chez *S. cerevisiae*, la chitine constitue 1 à 2 % de la paroi et se trouve majoritairement, mais pas exclusivement, localisée dans la zone de cicatrice de bourgeonnement, sorte de cratère surélevé, bien visible en microscopie électronique sur la cellule mère (Fig. 1.3) Cette cicatrice chitinique est essentielle pour l'intégrité de la paroi et la survie des cellules. Ainsi, des levures traitées à la polyoxine D, antibiotique inhibant spécifiquement la synthèse de chitine, ne sont pas viables ; elles éclatent après le bourgeonnement.



**Figure 1.3** — Photographie en microscopie électronique à balayage de cellules proliférantes de *Saccharomyces cerevisiae*. On distingue les cicatrices de bourgeonnement sur les cellules mères. (Photographie M. Mercier, département de microscopie électronique de l'université de Bordeaux I.)

La présence de lipides dans la paroi n'est pas clairement démontrée. Certes, les parois préparées au laboratoire en contiennent (2 à 15 % chez *S. cerevisiae*) ; mais il peut s'agir d'une contamination par les lipides de la membrane cytoplasmique, adsorbés par les parois lors de leur isolement. La paroi pourrait aussi fixer les lipides du milieu extérieur, en particulier les différents acides gras activateurs et inhibiteurs de la fermentation (3.6.2).

- **Plusieurs enzymes** sont associées à la paroi ou logées dans l'espace périplasmique. L'une des mieux caractérisées chez *S. cerevisiae* est l'invertase ou  $\beta$ -fructofuranosidase, catalysant l'hydrolyse du saccharose en glucose et fructose.