

ÉTUDE DES INTERACTIONS ENTRE LEVURES ET BACTÉRIES LACTIQUES DANS LE MOUT DE RAISIN

Aline LONVAUD-FUNEL, J.-Ph. MASCLEF, Annick JOYEUX et Y. PARASKEVOPOULOS

Institut d'Oenologie, Université de Bordeaux II
351, cours de la Libération, 33405 Talence Cedex (France).

La microflore présente dans le jus de raisin tout à fait au début de la fermentation alcoolique est variée. Elle est constituée d'un mélange de levures, de bactéries lactiques et acétiques qui sont par la suite sélectionnées, naturellement, par les conditions de milieu. Dès les premiers jours de fermentation, les microorganismes à métabolisme oxydatif régressent ou disparaissent. En même temps, les levures inhibent les bactéries lactiques dont la population reste faible jusqu'à la fin de la dégradation des sucres. Une compétition pour l'assimilation de certains substrats nutritifs provoquant une carence nutritionnelle pour les bactéries expliquerait ce phénomène (BOIDRON, 1969). Mais des produits inhibiteurs, dont la nature n'a pas été déterminée sont aussi impliqués (KING et BEELMAN, 1986). Il s'agit, en partie au moins, des acides gras synthétisés par les levures (LONVAUD-FUNEL, 1986).

Par la suite, au cours de la vinification, normalement, les bactéries se multiplient et assurent la fermentation malolactique. Le milieu devient plus favorable à leur développement grâce à l'enrichissement en vitamines, acides aminés et peptides libérés par les levures (LAFON-LAFOURCADE et PEYNAUD, 1961; GUILLOUX-BENATIER et al., 1985).

Lorsque les interactions, antagonismes et synergies, restent dans certaines limites, les deux fermentations se succèdent sans problème. Dans certains cas, au contraire, on observe des difficultés pour le déclenchement de la fermentation malolactique, alors que les paramètres bien connus, température, pH, alcool, teneur en anhydride sulfureux ne sont pas limitants.

D'un autre côté, diverses observations dans la pratique nous ont conduit à supposer une participation des bactéries lactiques aux arrêts ou aux ralentissements de la fermentation alcoolique. Nous avons étudié quelques facteurs qui contrôlent ces phénomènes afin de préciser ultérieurement les mécanismes mis en jeu.

MATÉRIELS ET MÉTHODES

Les levures utilisées sont des préparations commerciales (Gist-Brocades) de *S. cerevisiae* Fermivin et *S. bayanus* Fermichamp. Les souches de bactéries lactiques proviennent de la collection de l'Institut d'Oenologie (*Lactobacillus plantarum* (86-03), *Lactobacillus brevis* (85-11), *Pediococcus cerevisiae* (JA2), *Leuconostoc oenos*

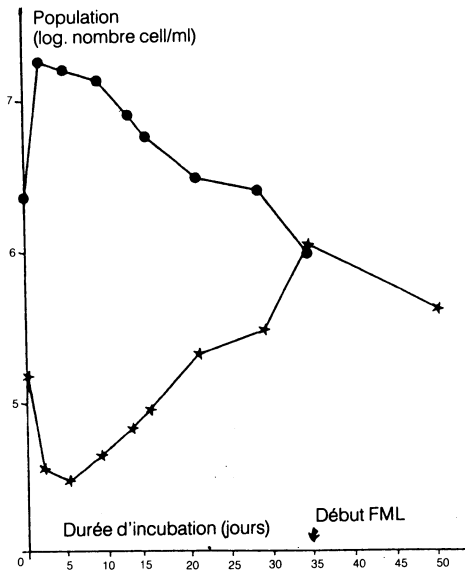


Fig. 1. — Évolution des populations de levures et bactéries lactiques au cours de la fermentation alcoolique.

● levures ★ bactéries lactiques
Moût de raisin, pH 3,4, 220 g/l de sucres.

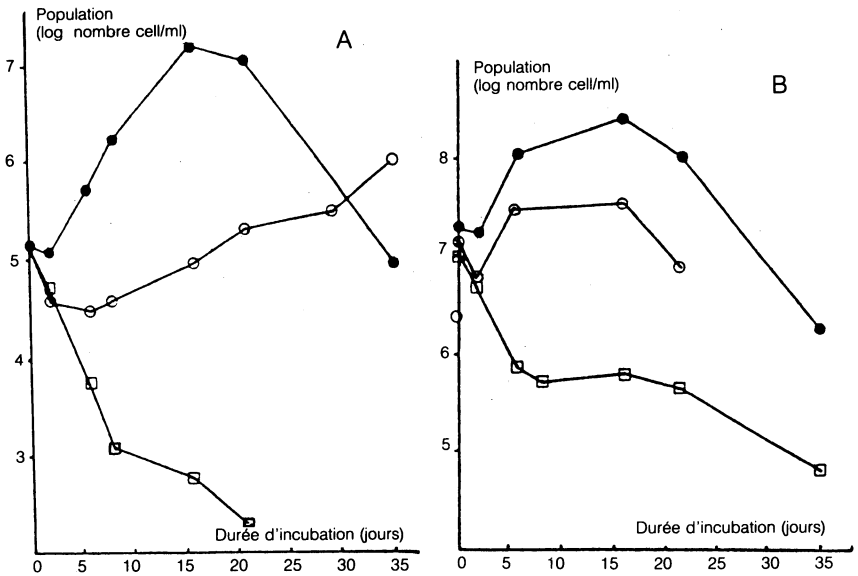


Fig. 2. — Évolution de la population de *L. oenos* pendant la fermentation alcoolique.

Influence du pH : □ pH 3,2; ○ pH 3,4; ● pH 3,6;
Moût de raisin : 220 g/l sucres, inoculation par *S. cerevisiae* 10⁸ cell/ml.
A - inoculum *L. oenos* 10⁸ cell/ml B - inoculum *L. oenos* 10⁷ cell/ml

(84-06) ou de productions industrielles (CHR Hansen's Lab., Copenhague et Microlife Technics, Sarasota).

Les milieux d'expérimentation sont, soit le jus de raisin (Muscat, Salins du Midi), soit le vin obtenu à partir de ce moût par fermentation avec *S. cerevisiae*.

Les dénombrements de levures et bactéries sont effectués soit par comptage de colonies développées sur milieux solides (LAFON-LAFOURCADE et JOYEUX, 1979) soit par bioluminescence (LONVAUD-FUNEL et JOYEUX, 1982).

Les différents constituants du milieu, sucre, acides lactique, acétique et malique sont dosés par les méthodes enzymatiques (Boehringer-Manheim).

RÉSULTATS

I — ÉVOLUTION DES POPULATIONS DE LEVURES ET BACTÉRIES LACTIQUES EN CULTURE MIXTE.

1) Mise en évidence d'antagonismes entre levures *Saccharomyces sp.* et *Leuconostoc oenos*

Les deux principaux protagonistes de la fermentation alcoolique et malolactique *S. cerevisiae* d'une part, et *L. oenos* d'autre part, ont été inoculés à un jus de raisin. L'évolution des deux types de microorganisme montre le phénomène couramment décrit lors d'une vinification normale. Les levures se multiplient rapidement et réalisent la fermentation alcoolique. Pendant ce temps, la population de bactéries lactiques chute, dès les premiers jours, et augmente à nouveau dès le début de la phase de déclin des levures (figure 1). Cette évolution dépend beaucoup de la constitution du milieu lui-même (pH, teneur en SO_2) et du rapport des populations initiales de levures et de bactéries (figures 2 et 3). Également, la souche de levure est déterminante; toutes les autres conditions étant égales, la croissance de *L. oenos* affectée pendant la fermentation par *S. cerevisiae*, ne l'est pas par *S. bayanus* (figure 4).

Par ailleurs, dans les mêmes essais, une inhibition exercée par les bactéries à l'égard des levures a été mise en évidence. Elle se manifeste par une faible diminution de la croissance totale des levures mais surtout par une accélération de la phase de déclin, d'autant plus importante que la population bactérienne est élevée (tableau I). La conséquence de ce phénomène est un ralentissement, puis un arrêt de la fermentation alcoolique. Les sucres sont en partie assimilés par les bactéries qui forment du D-lactate et de l'acétate.

Le résultat est à peu près identique si l'on réussit à limiter la croissance bactérienne par sulfitage. Mais, dans ce cas, on n'observe pas de piqûre lactique, donc pas d'activité métabolique intense à l'égard des sucres. Cependant, il reste des sucres non fermentés par les levures (tableau II).

Dans un autre essai, les bactéries (*L. oenos GM*) ont été inoculées, à 10^6 cell/ml et 10^7 cell/ml, dans des vins en fin de fermentation alcoolique où la population des levu-

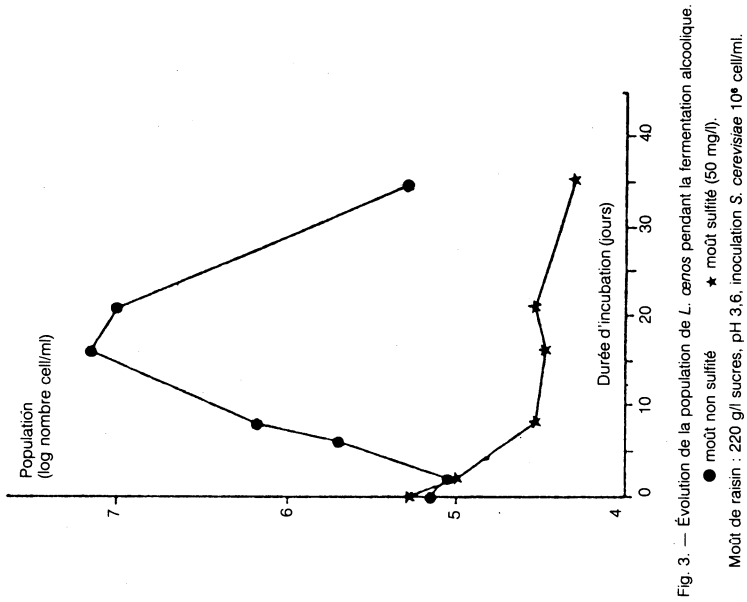


Fig. 3. — Évolution de la population de *L. ceros* pendant la fermentation alcoolique.
 ● moût non suflité ★ moût suflité (50 mg/l).
 Moût de raisin : 220 g/l sucres, pH 3,6, inoculation *S. cerevisiae* 10⁸ cell/ml.

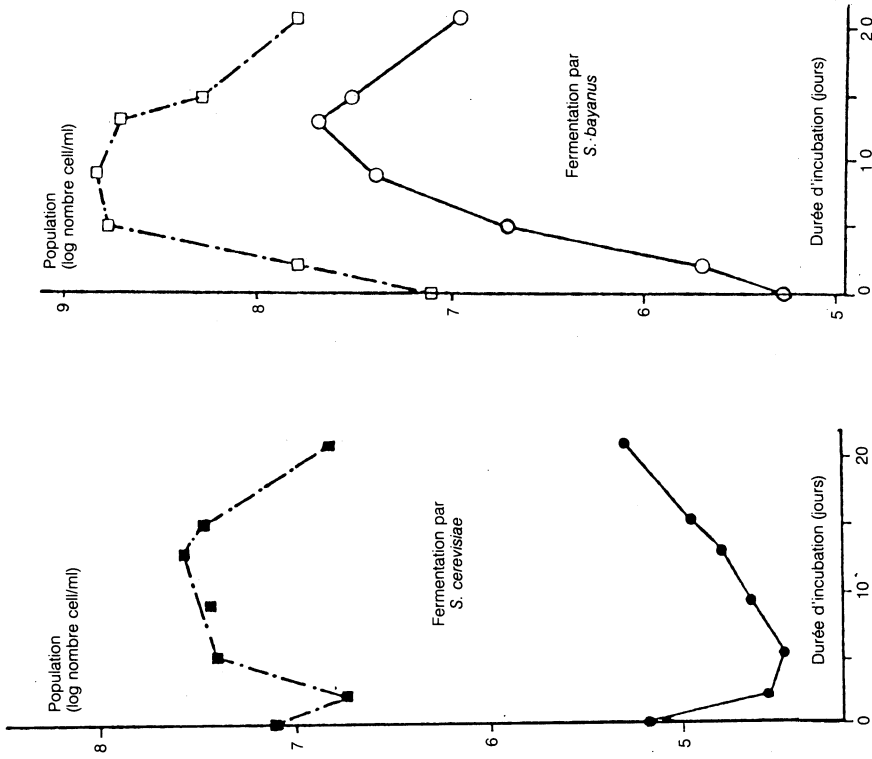


Fig. 4. — Évolution de la population bactérienne pendant la fermentation alcoolique.
 Moût de raisin : 220 g/l sucres, pH 3,4, inoculum en levures 10⁸ cell/ml.

res était 8×10^7 cell/ml. Dès le début de l'inoculation, on remarque une chute plus rapide de la viabilité des levures dans les lotsensemencés par des bactéries. La différence entre les lots ayant reçu 10^6 et 10^7 bactéries par ml, est faible (tableau III).

TABLEAU I

Influence de la présence des bactéries lactiques pendant la fermentation alcoolique sur la population des levures.

Moût de raisin : 220 g de sucres par litre; pH : 3,4;
Inoculum : $2,4 \times 10^6$ levures par ml (*S. cerevisiae*);
Bactéries : *L. œnos* G.M.

Les chiffres représentent le nombre de cellules de levure par ml.

Population	Témoin	Bactéries lactiques (cell/ml)		
		10^5	10^7	10^6
Phase stationnaire (moyenne)	$6,6 \times 10^7$	$1,6 \times 10^7$	$3,3 \times 10^7$	$1,2 \times 10^7$
Début phase déclin (9 ^e jour)	$3,7 \times 10^7$	$1,3 \times 10^7$	$9,4 \times 10^6$	$6,2 \times 10^6$
Phase de déclin (21 ^e jour)	$6,5 \times 10^6$	3×10^6	$2,8 \times 10^5$	$3,5 \times 10^4$

TABLEAU II

Analyses de vins obtenus par fermentation en présence de *L. œnos*.

Sucre initial : 240 g/l;
Acide malique initial : 4,2 g/l.

	Témoin	Moût non sulfité			Moût sulfité (50 mg/l)	
		10^5	10^6	10^7	10^5	10^6
Inoculum bactérien (cell/ml)	0	10^5	10^6	10^7	10^5	10^6
Sucres (g/l)	3	35	45	66	28	29
Acide D-lactique (g/l)	0,12	0,28	0,38	1,61	0,12	0,07
Acide malique (g/l)	3,6	0	0	0	2,9	0

2) Comportement de souches de lactobacilles pendant la fermentation alcoolique; comparaison avec *L. œnos*

Un même moût (sucres : 160 g/l; SO₂ : 50 mg/l; pH : 3,7) a été inoculé par *S. cerevisiae* (7×10^5 cell/ml) et quatre souches de lactobacilles homofermentaires (environ 10^7 cell/ml).

TABLEAU III**Influence de l'addition de *L. œnos* pendant la phase de déclin de *S. Cerevisiae*.**

Les chiffres représentent le nombre de cellules de levures par ml.

Durée d'incubation (jours)	Bactéries lactiques (cell/ml)		
	Témoin	+ 10 ⁶	+ 10 ⁷
3	8 x 10 ⁶	5 x 10 ⁶	4 x 10 ⁶
10	3 x 10 ⁶	1,5 x 10 ⁶	7 x 10 ⁵
20	5 x 10 ⁵	3,2 x 10 ⁴	3 x 10 ⁴
30	1 x 10 ⁵	2 x 10 ⁴	1 x 10 ⁴

Trois souches proviennent d'isolements réalisés à partir de vins en fermentation en 1986, l'autre est une préparation industrielle. Un échantillon est inoculé par *L. œnos* à titre de comparaison. Les populations ont été suivies pendant les dix premiers jours de la fermentation (tableau IV). Après trois jours d'incubation les levures sont peu affectées par la présence des bactéries; mais, surtout dans les échantillons n° 2 et 4, une différence sensible apparaît au 10^e jour.

TABLEAU IV**Évolution des populations de levures et bactéries en culture mixte dans un moût de raisin.**

Inoculum en levures : 7 x 10⁵ cell/ml.

Inoculum bactérien (cell/ml)	Levures (Nt/No)		Bactéries (Nt/No)		
	Incubation (jours)		Incubation (jours)		
	3	10	3	7	10
Témoin	57	54	—	—	—
<i>L. œnos</i> (6 x 10 ⁶)	43	33	2,2	12	4
Lactobacille n° 1 (1 x 10 ⁷)	51	37	0,8	0,2	0,01
Lactobacille n° 2 (1 x 10 ⁷)	40	7	1,0	5,0	3,0
Lactobacille n° 3 (9 x 10 ⁶)	37	57	1,0	6,0	2,0
Lactobacille n° 4 (8 x 10 ⁶)	43	21	1,0	5,0	5,0

Nt : population après incubation
No : population initiale.

La multiplication des bactéries reste limitée dans tous les cas, sauf pour *L. œnos* dont la population augmente d'une unité logarithmique au 7^e jour. Le lactobacille n° 1 est éliminé peu à peu dès le début de l'expérimentation.

Dans ce dernier échantillon, 40 % de l'acide malique sont dégradés alors que la fermentation malolactique a été complète dans les autres lots. Tous les vins ainsi obtenus présentent un taux d'acide D-lactique et une acidité volatile supérieure à ceux du témoin. Les lactobacilles dont le métabolisme est homofermentaire, forment moins d'acide acétique mais beaucoup plus d'acide lactique que *L. œnos* (tableau V).

Le résultat est différent si l'inoculum bactérien est plus faible : à partir de 10⁶ cell/ml la population des lactobacilles chute rapidement et disparaît presque totalement après huit jours de fermentation. Dans un échantillon inoculé par 8 x 10⁵ cell/ml, *L. œnos* perd sa viabilité plus lentement que les lactobacilles.

TABLEAU V

**Concentrations (g/l) en acides D-lactique et acétique
des vins obtenus par fermentation en présence de bactéries.**

(Conditions expérimentales cf Tableau IV)

	Acide acétique	Acide D-lactique
Témoin	0,38	0,20
+ <i>L. œnos</i>	1,67	0,39
Lactobacille n° 1	0,65	1,60
Lactobacille n° 2	0,55	1,08
Lactobacille n° 3	0,70	1,21
Lactobacille n° 4	0,75	1,22

II — INFLUENCE DES LEVURES SUR LA CROISSANCE DES BACTÉRIES.

Deux phénomènes sont à étudier séparément. Il s'agit, d'une part, de l'inhibition des bactéries lactiques observée au début de la fermentation alcoolique et, d'autre part, de la stimulation de leur croissance en fin de fermentation.

1) Inhibition des bactéries au début de la fermentation

Un moût de raisin a été fermenté par *S. cerevisiae* pendant deux jours seulement, puis centrifugé et filtré stérilement, avant d'êtreensemencé par *L. œnos* à 2 x 10⁴ cell/ml. L'inhibition des bactéries est rapide puisque 24 heures après cette inoculation on ne compte plus de cellule viable. Ce même essai a été renouvelé avec trois souches

différentes de levures et un temps d'incubation de 24 heures. La croissance de trois souches de bactéries inoculées à ces milieux, a été suivie par mesure de la densité optique. La comparaison de ces lots avec le témoin non fermenté par les levures montre clairement une inhibition de la croissance des bactéries lactiques (tableau VI).

TABLEAU VI

Influence de la préculture du moût pendant 24 heures par les levures sur la croissance des bactéries lactiques.

	D.O à 600 nm après 16 jours d'incubation (25°C)		
	Lactobacille homofermentaire	Lactobacille hétérofermentaire	Coque hétérofermentaire
Témoin	0,498	0,330	0,560
précultivé par <i>S. cerevisiae</i> 1	0,212	0,180	0,246
précultivé par <i>S. bayanus</i>	0,214	0,162	0,268
précultivé par <i>S. cerevisiae</i> 2	0,280	0,202	0,305

TABLEAU VII

Évolution de la population bactérienne de *L. œnos* en culture avec *S. cerevisiae*.

Les chiffres représentent le nombre de cellules de bactéries viables par ml.

Durée d'incubation (jours)	5	10
Témoin	$1,5 \times 10^7$	8×10^7
Culture mélangée	5×10^4	4×10^3
Culture séparée par membrane dialyse	3×10^3	< 10

De même, si la culture est conduite en séparant les microorganismes par une membrane de dialyse, la population bactérienne régresse rapidement pendant que les levures se multiplient et fermentent activement les sucres. L'inhibition est plus forte qu'en culture mélangée (tableau VII).

2) Stimulation de la croissance des bactéries en fin de fermentation alcoolique

Leuconostoc oenos (GM) a été inoculé à raison de 10^6 et 10^7 cell/ml à des milieux en fin de fermentation alcoolique. Les levures étaient en phase de déclin. Dans chaque cas, un lot conservait les levures, un autre en était débarrassé par filtration (tableau VIII). La croissance des bactéries n'a été réellement possible qu'en présence des levures en phase de déclin.

TABLEAU VIII

Évolution de la population de *L. oenos* inoculé en fin de fermentation alcoolique.

Inoculum bactérien cell/ml		Durée d'incubation (jours)		
		3	10	20
$\approx 10^5$	A	9×10^5	$1,5 \times 10^6$	$1,9 \times 10^6$
	B	9×10^5	$1,0 \times 10^7$	$4,3 \times 10^7$
$\approx 10^7$	A	8×10^6	$1,2 \times 10^7$	$1,2 \times 10^7$
	B	8×10^6	$5,3 \times 10^7$	6×10^7

A : échantillon dont les levures sont éliminées par filtration avant inoculation par *L. oenos*

B : échantillon contenant levures et bactéries en culture.

III — INFLUENCE DES BACTÉRIES LACTIQUES SUR LA POPULATION DES LEVURES.

Le ralentissement de la fermentation alcoolique, lié à une accélération de la phase de déclin, pourrait être attribué à la présence des bactéries lactiques.

Pour vérifier cette hypothèse, un jus de raisin a été précultivé avec 4 souches de bactéries jusqu'à la fin de la phase exponentielle. Les milieux obtenus ont été inoculés par *S. cerevisiae*, après élimination ou non des bactéries. L'évolution de la fermentation des sucres est identique à celle du témoin si les bactéries sont éliminées; sinon, elle est plus ou moins perturbée (figure 5). C'est le cas surtout avec les souches A (*Lactobacille* homofermentaire, 86-03) et D (coque hétérofermentaire, 84-06) qui provoquent un arrêt de fermentation laissant respectivement 22 à 44 grammes de sucres réducteurs par litre. Le phénomène est plus limité avec les souches B (*Lactobacille* hétérofermentaire, 85-11) et C (coque homofermentaire, Ja2); dans ces milieux, restent respectivement 10 et 6 grammes de sucres résiduels par litre.

Le ralentissement ou l'arrêt de la fermentation est en corrélation avec une population de levures viables inférieure à celle du témoin (tableau IX).

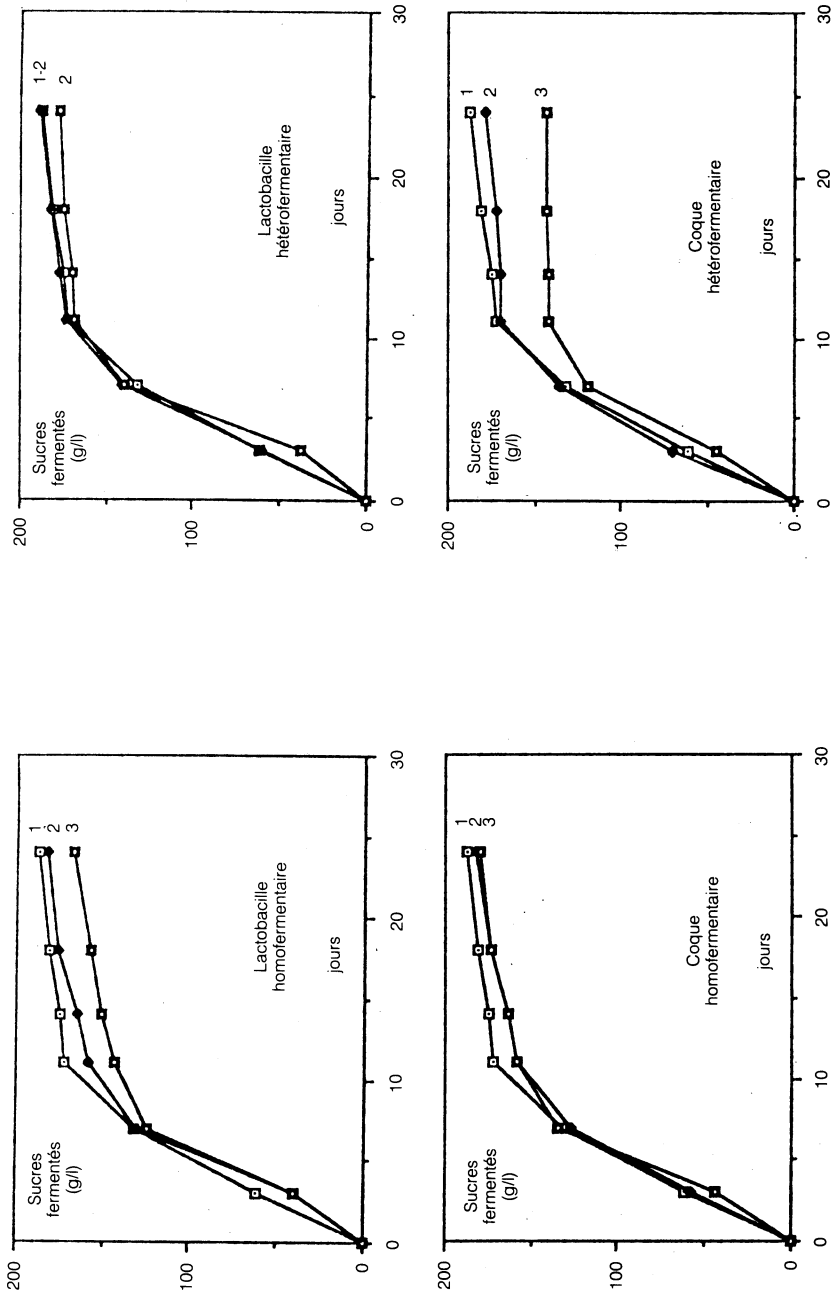


Fig. 5. — Evolution de la fermentation alcoolique par *S. cerevisiae* dans les milieux préincubés avec des bactéries lactiques.
 1 : Témoin (moult non inoculé par les bactéries); 2 : bactéries éliminées avant inoculation par les levures; 3 : bactéries restant dans le milieu.

TABLEAU IX

Influence de la préculture du moût par les bactéries sur la population des levures.

Les chiffres représentent le nombre de cellules de levures par ml au 14^e jour.

		Élimination des bactéries	
		oui	non
Témoin		4 x 10 ⁷	4 x 10 ⁷
Lactobacilles	homofermentaire	2 x 10 ⁷	7 x 10 ⁶
	hétérofermentaire	1,3 x 10 ⁷	1,4 x 10 ⁷
Coques	homofermentaire	1,2 x 10 ⁷	1,5 x 10 ⁷
	hétérofermentaire	2,6 x 10 ⁷	5 x 10 ⁶

DISCUSSION

L'inhibition brutale des bactéries exercée dès les premiers jours de la fermentation alcoolique, est provoquée par une modification de la constitution du milieu. Elle n'exige pas le contact entre les deux populations, puisqu'elle se manifeste, même si une membrane de dialyse sépare les microorganismes ou bien si le milieu préfermenté est stérilisé avant l'inoculation par les bactéries. L'éthanol ne peut être mis en cause à ce moment là, puisque sa teneur inférieure à 5 p. 100 ne gêne pas la croissance bactérienne. Des études récentes nous ont montré que les acides gras, décanoïque et dodécanoïque, synthétisés par les levures sont toxiques pour les bactéries. D'autres substances toxiques, dialysables, issues du métabolisme des levures pourraient intervenir. Enfin, il est possible que, momentanément, le milieu soit carencé par suite du développement rapide des levures. En tous cas, ce phénomène dépend considérablement des conditions de milieu (pH, SO₂), mais aussi des souches de levures et de bactéries en présence. *Leuconostoc oenos* est mieux adapté pour se multiplier en présence de levures que les lactobacilles rapidement éliminés.

Au contraire, la croissance des bactéries est plus facile dans un milieu en fin de fermentation où demeurent les cellules de levure en phase de déclin. Cet effet, bien connu, est lié à l'enrichissement du milieu en vitamines, et en acides aminés et peptides (FEUILLAT et al., 1977). Des substances d'un poids moléculaire supérieur à 12.000, non dialysables, peuvent participer à cette stimulation puisque la chute de la viabilité des bactéries est plus rapide quand elles sont séparées des levures. Il pourrait s'agir de polypeptides ou de polysaccharides libérés lors de la lyse. On sait, en effet, que les polysaccharides exocellulaires de champignons sont capables de stimuler les bactéries en détoxifiant le milieu (LONVAUD-FUNEL et al., 1986).

D'un autre côté, il existe un effet inhibiteur des bactéries à l'égard des levures. Ce phénomène jusqu'ici méconnu a été suggéré par l'observation de ralentissements de la fermentation alcoolique alors que la fermentation malolactique était déclenchée. Il a été facilement reproduit au laboratoire où les milieux précultivés par les bactéries se sont avérés moins fermentescibles. Des différences existent selon les souches de bactéries expérimentées. En outre, même si les bactéries ne se multiplient pas de façon intense, le maintien d'une population de l'ordre de 10^5 cell/ml suffit à gêner l'activité fermentaire des levures en accélérant la phase de déclin. Des substances synthétisées par les bactéries sont probablement impliquées. Un autre mécanisme peut intervenir nécessitant le contact entre les deux populations.

Il est donc essentiel que les deux microorganismes, levures et bactéries lactiques, se multiplient successivement et non simultanément. Le développement précoce d'une population bactérienne importante entraîne le ralentissement ou même l'arrêt de la fermentation alcoolique.

En général, le pH acide des moûts assure des conditions favorables, les levures, dont la multiplication tolère une acidité plus élevée, limitent la croissance des bactéries. Au contraire, lorsque le pH est plus élevé, c'est le cas notamment les années d'excellente maturité, les bactéries se développent pendant la fermentation alcoolique, le plus souvent au début de la phase de déclin des levures. Cette situation peut être évitée en sulfitant correctement la vendange, c'est-à-dire en tenant compte du pH du moût. Ce sulfitage a son importance, même si les conditions de maturation ont conduit à une vendange saine. A l'inverse, pour des moûts plus acides, si l'état sanitaire le permet, la réduction du sulfitage s'impose afin de ne pas compromettre le développement des bactéries après la fermentation alcoolique.

CONCLUSION

Les deux types de microorganismes, levures et bactéries lactiques se multiplient dans le moût et le vin pour assurer les fermentations alcoolique et malolactique. Les interactions qui s'exercent naturellement entre eux, assurent en général leur succession. Les levures plus adaptées à la croissance en milieu acide inhibent les bactéries par les produits toxiques qu'elles libèrent, éthanol, acides gras et autres molécules non identifiées. Par la suite, grâce aux produits de leur autolyse, elles enrichissent le milieu en divers éléments, vitamines, acides aminés, facteurs de la croissance des bactéries. Mais dans un moût d'acidité faible, les bactéries se multiplient facilement et inhibent les levures surtout dans leur phase de déclin. Le mécanisme pourrait être une lyse, accélérée des parois de levure sous l'action d'enzymes bactériennes. Ces phénomènes d'antagonismes règlent donc le déroulement des vinifications. Leur intensité varie avec la constitution du milieu, mais aussi avec les souches en présence. L'étude de ces interactions est poursuivie afin d'élucider les mécanismes qu'elles mettent en jeu et d'interpréter certains incidents microbiologiques de vinification.

Manuscrit reçu le 5 novembre 1987 ; accepté pour publication le 12 janvier 1988.

RÉSUMÉ

Les interactions entre levures et bactéries lactiques sont déterminées par la nature des souches en présence, leur population et la constitution chimique du moût et du vin. Normalement, pendant la fermentation, les bactéries lactiques sont inhibées par les produits du métabolisme levurien. Mais dans certaines conditions, la croissance précoce des bactéries provoque une chute de la viabilité des levures et, par conséquent, un ralentissement ou un arrêt de la dégradation des sucres. Tous les mécanismes mis en jeu ne sont pas connus.

SUMMARY

In wine-making, lactic acid bacteria succeed to yeasts to promote the malolactic fermentation (MLF), after the completion of the alcoholic fermentation.

Yeasts are better adapted than bacteria to growth in grape must. So their development easily starts and the alcoholic fermentation triggers soon after the harvest. In the same time, the natural bacterial inoculum decreases, due to an antagonism between these two microorganisms. In addition to ethanol, fatty acids synthesized by actively growing yeasts exert their toxic effect against lactic acid bacteria.

At the end of the alcoholic fermentation, the remaining bacterial population (10^4 to 10^3 cell.p.ml) begins growing. It is mainly constituted by *Leuconostoc oenos* more resistant than lactobacilli. At that time, autolysis products from decline phase yeasts act as bacterial growth factors. Then, when the bacterial population is large enough (about 10^6 cell.p.ml) MLF happens. So, normally, MLF follows alcoholic fermentation within a few days.

But in some conditions, the interactions between yeasts and bacteria do not work in this way. If the weather is particularly hot and dry during the last weeks of the maturation, the pH of the must may be high and generally sulfiting is lowered as there are no rotten grapes. Growing conditions are better than usually for bacteria that, in such a case, compete with yeasts. The bacterial population reach a sufficient level that can actually increase the yeast decline rate. Hydrolase activities of bacteria against yeast cell walls may occur. That leads to a fermentation stuck.

These antagonism effects between yeasts and lactic acid bacteria in fermenting must control the wine-making process. Their extent vary with must composition even with both yeast and bacteria strains. Further research is needed to clear up involved mechanisms.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BOIDRON A.M., 1969. Étude de l'antagonisme entre les levures et les bactéries lactiques du vin. *Connaissance Vigne Vin*, **3**, N° 2, 315-378.
- FEUILLAT M., BIDAN P. et ROSIER Y., 1977. Croissance des bactéries lactiques à partir des principaux constituants azotés de vins. *Ann. Technol. Agric.*, **26**, 435-447.
- GUILLOUX-BENATIER M., FEUILLAT M. et CIOLFI B., 1985. Contribution à l'étude de la dégradation de l'acide L. malique par les bactéries isolées du vin. Effet stimulant des autolysats de levure. *Vitis*, **24**, N° 1, 59-74.
- KING S.W. et BEELMAN R.B., 1986. Metabolic interactions between *Saccharomyces cerevisiae* and *Leuconostoc oenos* in a model grape juice/wine system. *Am. J. Enol. Vitic.* **37**, N° 1, 53-60.

- LAFON-LAFOURCADE S. et JOYEUX A., 1979. Techniques simplifiées pour le dénombrement et l'identification des microorganismes vivants dans les moûts et les vins. *Connaissance Vigne Vin*, **13**, N° 4, 295-310.
- LAFON-LAFOURCADE S. et PEYNAUD E., 1961. Composition azotée des vins en fonction des conditions de vinification. *Ann. Technol. Agric.*, **10**, N° 2, 143-160.
- LONVAUD-FUNEL A. et JOYEUX A., 1982. Application de la bioluminescence au dénombrement des microorganismes vivants dans les vins. *Connaissance Vigne Vin*, **14**, N° 4, 207-217.
- LONVAUD-FUNEL A., 1986. Recherches sur les bactéries lactiques du vin : fonctions métaboliques, croissance, génétique plasmidique. *Thèse Doctorat ès Sciences*, Université Bordeaux II.
- LONVAUD-FUNEL A., SAN ROMAO M.V., JOYEUX A. et CHAUVET S., 1987. Effect of certain grape-parasitic fungi on the activity of wine lactic acid bacteria. (*Leuconostoc oenos*). *Sc. Aliments*, **7**, N° 2, 267-274.