



Para lá da nutrição orgânica das levedura enológicas: Uma estratégia avançada baseada na funcionalidade

D. Ferreira, A. Ortiz-Julien, E. Lordat, J. M. Heras

RESUMO

O desempenho da fermentação alcoólica depende de muito mais do que apenas o nitrogênio facilmente assimilável pelas leveduras (NFA ou YAN); os lipídios, as vitaminas e os minerais desempenham funções essenciais no metabolismo das leveduras. A crescente variabilidade na composição dos mostos está a provocar desequilíbrios nutricionais e deficiências funcionais que podem comprometer o sucesso da fermentação. A diversidade lipídica, especialmente aquela associada às gotas lipídicas, para além do papel tradicionalmente atribuído aos esteróis, surge como um fator-chave para o desempenho das leveduras e a sua resistência ao stress.

PERFORMENS M™ proporciona esta funcionalidade através de uma combinação equilibrada de autolisados de levedura provenientes de estirpes específicas de *Metschnikowia pulcherrima* e *Saccharomyces cerevisiae*, constituindo um nutriente orgânico concebido para favorecer fermentações robustas e uma qualidade do vinho consistente.

INTRODUÇÃO

Os nutrientes e micronutrientes são fundamentais para o correto desenvolvimento da fermentação alcoólica realizada pela levedura enológica *Saccharomyces cerevisiae* e para a sua contribuição positiva para o perfil aromático do vinho final.

Tradicionalmente, o nitrogênio facilmente assimilável pelas leveduras (NFA ou YAN) tem sido o parâmetro de referência utilizado pelos enólogos para avaliar a aptidão de um mosto para uma fermentação bem sucedida. Embora continue a ser um indicador essencial, já não é suficiente no contexto da enologia moderna. Para além do NFA, vitaminas, minerais e, especialmente, lipídios são marcadores-chave de uma fermentação saudável. Embora estes compostos estejam naturalmente presentes nos mostos de uva, as suas concentrações podem variar consideravelmente.

As práticas vitícolas e enológicas, juntamente com fenómenos climáticos como secas, ondas de calor, inundações ou ventos fortes, afetam o solo e aumentam o stress das plantas, modificando a composição da uva. Como consequência, podem ocorrer deficiências ou desequilíbrios de um ou mais nutrientes, com um impacto negativo direto no desempenho das leveduras.

Perante situações de deficiência ou desequilíbrio nutricional, a melhor estratégia consiste em planear a fermentação de forma otimizada, utilizando as ferramentas mais eficazes disponíveis. Há mais de vinte anos que a nutrição das leveduras ocupa um lugar central nos nossos programas de investigação e desenvolvimento. Diversas teses de doutoramento centradas nos lipídios, nas vitaminas e nas leveduras *Saccharomyces* e não-*Saccharomyces* (Duc, 2017; Bouyx, 2021; Piva, 2022; Mbuyane, 2022) contribuíram para o desenvolvimento de um nutriente metabolicamente coerente que combina os principais nutrientes e micronutrientes necessários para a levedura: **PERFORMENS M™**.

PERFORMENS M™ é um nutriente orgânico avançado para leveduras enológicas que se destaca por oferecer uma composição nutricional particularmente diversificada e completa. O seu desenvolvimento teve como objetivo fornecer à levedura todos os nutrientes necessários para uma atividade ótima, permitindo compensar diferentes tipos e graus de deficiências nutricionais. Para isso, foi concebida uma formulação única e complementar baseada em dois autolisados específicos:

- Um autolisado de *Metschnikowia pulcherrima* (estirpe Mp77), caracterizado pelo seu elevado teor em lípidos diversos e específicos, como os ácidos gordos polinsaturados e as gotas lipídicas.
- Um autolisado de *Saccharomyces cerevisiae* (estirpe Sc88), com uma composição equilibrada de vitaminas, minerais e nitrogénio facilmente assimilável pelas leveduras (NFA ou YAN).

A estirpe Mp77 contém ácidos gordos polinsaturados e gotas lipídicas com características únicas, capazes de exercer um impacto muito positivo sobre a levedura responsável pela fermentação. Além disso, apresenta naturalmente elevadas concentrações de vitaminas do complexo B.

Por sua vez, a estirpe Sc88 fornece um perfil equilibrado de vitaminas, minerais e nitrogénio assimilável, complementando a contribuição nutricional de *M. pulcherrima*.

Estes microrganismos foram selecionados da nossa vasta coleção de estirpes pelas suas propriedades funcionais específicas e posteriormente transformados em autolisados através de um processo baseado na nossa experiência exclusiva de produção.

1. COMPREENDER AS NECESSIDADES NUTRICIONAIS DAS LEVEDURAS ENOLÓGICAS

1.1 LÍPIDOS

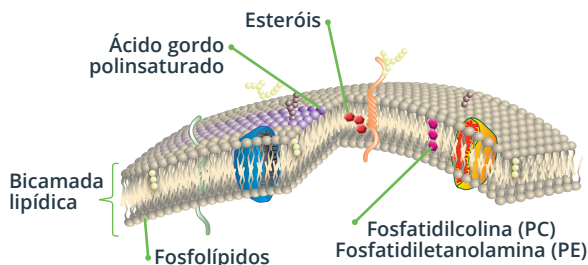
Os lípidos têm um impacto importante em parâmetros-chave da fermentação, como o crescimento das leveduras, a sua viabilidade, a velocidade de fermentação e a produção de compostos aromáticos (Bell e Henschke, 2005). Estes compostos provêm geralmente das partes sólidas do mosto, principalmente da polpa e das películas, e são extraídos em maior ou menor grau durante as operações de esmagamento, prensagem e maceração.

Os lípidos desempenham funções essenciais no metabolismo das leveduras, principalmente porque constituem componentes fundamentais da membrana celular da levedura fermentativa. Nesta localização, são indispensáveis para garantir um funcionamento ótimo da célula e, consequentemente, um bom desempenho fermentativo (Figura 1).

Para lá da nutrição orgânica das leveduras enológicas: Uma estratégia avançada baseada na funcionalidade

- Crescimento, viabilidade e resistência ao etanol
- Assimilação completa dos açúcares

- Estabilidade da membrana, resistência celular e transporte de nutrientes
- Divisão celular e produção de biomassa



- Regulação da síntese lipídica das leveduras
- Resistência ao stress (composição da membrana)
- Formação de ésteres: precursores

Figura 1. Representação esquemática da composição da membrana de uma levedura, destacando a diversidade de lípidos que a constituem.

Embora o papel e o impacto de um tipo de lípidos, os esteróis, tenham sido amplamente documentados, em particular a sua utilização recomendada durante a reidratação das leveduras secas ativas, estudos recentes demonstram que outros lípidos também desempenham um papel importante durante a fermentação alcoólica, como será analisado mais adiante.

A concentração e a disponibilidade de lípidos variam consideravelmente em função das práticas pré-fermentativas, sendo a clarificação estática (desfangamento) o principal fator determinante na vinificação de vinhos brancos e rosés devido à remoção de sólidos ricos em lípidos (Karagiannis e Lanaridis, 2002). Um desfangamento excessivo aumenta o risco de fermentações lentas ou paradas, reduz a formação de compostos aromáticos e pode afetar negativamente a qualidade do vinho.

Além disso, os microrganismos indígenas podem diminuir ainda mais a disponibilidade de lípidos ao consumi-los nas primeiras etapas da fermentação e ao esgotarem rapidamente o oxigénio, limitando assim a síntese de esteróis e de ácidos gordos por parte de *Saccharomyces cerevisiae*. As alterações climáticas acrescentam uma fonte adicional de variabilidade ao modificarem a composição da uva em consequência do stress sofrido pela videira.

Uma vez que as leveduras dependem de uma reserva limitada de lípidos no início da fermentação, que se dilui à medida que a biomassa aumenta, tanto a quantidade como a qualidade dos lípidos presentes no mosto constituem fatores críticos que determinam o crescimento, a viabilidade das leveduras e o sucesso da fermentação.

1.2 VITAMINAS E MINERAIS

As vitaminas e os minerais são micronutrientes essenciais naturalmente presentes nos mostos de uva e desempenham um

papel fundamental no metabolismo fermentativo das leveduras enológicas. Ao contrário de outros nutrientes, como o nitrogénio, as vitaminas e os minerais são necessários em concentrações vestigiais (da ordem de µg/L a mg/L), mas desempenham funções catalíticas insubstituíveis como cofatores enzimáticos nos principais processos metabólicos relacionados com o carbono, o nitrogénio, o equilíbrio redox e o metabolismo lipídico.

Entre estes, as vitaminas do complexo B, bem como o Mg, Mn e Zn, são os micronutrientes mais relevantes para *Saccharomyces cerevisiae* durante a fermentação alcoólica (Ribéreau-Gayon et al., 2006; Walker e Stewart, 2016), como se mostra na Figura 2 e na Figura 3.

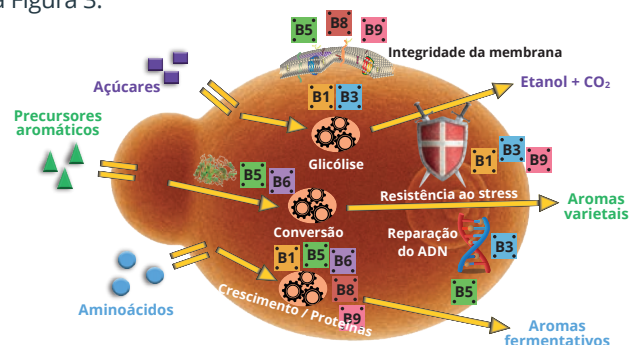


Figura 2. Função e importância das diferentes vitaminas em processos metabólicos-chave de *S. cerevisiae*.

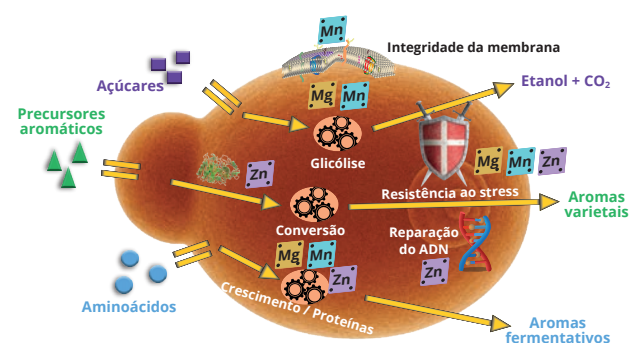


Figura 3. Função e importância dos diferentes minerais em processos metabólicos-chave de *S. cerevisiae*.

Provêm principalmente da polpa e das películas da uva e, em menor grau, dos microrganismos nela presentes. A sua extração depende da intensidade do esmagamento, da prensagem e da maceração. A casta, a composição do solo, as práticas vitícolas, o grau de maturação da uva e as operações enológicas também podem influenciar a sua presença. Como se mostra na Tabela 1, as vitaminas e os minerais desempenham um papel fundamental no metabolismo das leveduras (ver página seguinte).

Resultados recentes demonstraram que o impacto negativo destas deficiências pode ser amplificado quando combinado com um desequilíbrio de outros nutrientes, como o nitrogénio facilmente assimilável pelas leveduras (NFA).

	Vitamina ou mineral	Função metabólica principal	Vias metabólicas-chave / alvos metabólicos	Impacto da deficiência
1	B1 (Tiamina)	Cofator essencial no metabolismo do carbono	Glicólise, via das pentoses fosfato (PPP), formação de etanol	Fermentação lenta ou difícil, acumulação de piruvato e de α -cetoácidos, defeitos aromáticos
2	B3 (Niacina)	Equilíbrio redox ($\text{NAD}^+ / \text{NADP}^+$)	Glicólise, produção de etanol	Desequilíbrio redox, deterioração da cinética fermentativa
3	B5 (Ácido pantoténico)	Precursor da CoA $\rightarrow$ "metabolismo da acetil-CoA"	Lípidos, esteróis, ésteres	Redução do crescimento, fermentação lenta, $\uparrow \text{H}_2\text{S}$
4	B6 (Piridoxina)	Cofator das aminotransferases	Metabolismo do nitrogénio, via de Ehrlich	Assimilação deficiente de nitrogénio, perfil aromático alterado
5	B8 (Biotina)	Biossíntese de ácidos gordos	Síntese de membranas, adaptação ao stress	Interrupção do crescimento, fermentações bloqueadas, perda de viabilidade
6	B9 (Folato)	Metabolismo de um carbono	Nucleótidos, aminoácidos, biomassa	Divisão celular deficiente, baixa população celular, fermentação fraca
7	Mg^{2+}	Reações dependentes de ATP	Glicólise, transporte, ribossomas	Metabolismo reduzido, sensibilidade ao stress, fermentação lenta ou difícil.
8	Mn^{2+}	Cofator enzimático + defesa antioxidante	Mn-SOD, destoxificação de espécies reativas de oxigénio (ROS)	Stress oxidativo, perda de viabilidade
9	Zn^{2+}	Cofator enzimático e de transcrição	ADH, regulação génica	$\downarrow$ produção de etanol, cinética fermentativa lenta, $\uparrow$ acetaldeído

Tabela 1. Vitaminas e minerais necessários para as leveduras vínicas durante a fermentação alcoólica.

Quando o nitrogénio é abundante, mas as vitaminas-chave do complexo B são limitantes, o metabolismo das leveduras torna-se desacoplado, resultando numa assimilação ineficiente do nitrogénio, perda de viabilidade, fermentações lentas e maior sensibilidade ao stress (Bisson, 1999; Walker e Stewart, 2016).

As investigações de Duc *et al.* (2017) evidenciaram a importância do equilíbrio nutricional, mais do que da concentração absoluta de nitrogénio facilmente assimilável pelas leveduras (NFA). Os seus estudos demonstraram que uma suplementação excessiva com nitrogénio inorgânico em mostos deficientes em vitaminas favorece a acumulação de intermediários sulfurados e o desequilíbrio redox, aumentando significativamente o risco de perda de viabilidade e de produção de H_2S , bem como de outros defeitos aromáticos reductivos (Duc *et al.*, 2017; Duc *et al.*, 2020). A deficiência de ácido pantoténico, por exemplo, foi identificada como um importante fator desencadeador da desregulação do metabolismo do enxofre em condições de elevada disponibilidade de nitrogénio.

1.3 NITROGÉNIO: O CORAÇÃO DE UMA GESTÃO BEM-SUCEDIDA DA FERMENTAÇÃO ALCOÓLICA

O nitrogénio é um dos nutrientes mais importantes para o metabolismo das leveduras enológicas e é amplamente reconhecido como um fator determinante do desempenho fermentativo, juntamente com os lípidos, as vitaminas e os minerais.

Favorece o crescimento das leveduras e a síntese de proteínas, enzimas e transportadores, bem como a assimilação de açúcares, a velocidade de fermentação e a produção de compostos aromáticos. No mosto de uva, o nitrogénio encontra-se sob diversas formas, mas apenas uma fração deste, denominada nitrogénio facilmente assimilável pelas leveduras (NFA), está diretamente disponível para as leveduras durante a fermentação (Bisson, 1999; Bell e Henschke, 2005).

A fração não assimilável inclui proteínas, polipeptídeos e outros compostos nitrogenados de maior peso molecular. A fração de NFA, geralmente expressa em mg N/L, pode ser dividida em nitrogénio inorgânico, principalmente sob a forma de iões amónio (NH_4^+), e nitrogénio orgânico, que inclui aminoácidos livres e pequenos péptidos de até seis aminoácidos (Bell e Henschke, 2005; Crépin *et al.*, 2012).

As alterações climáticas afetam o teor de NFA devido ao aumento das temperaturas e ao stress hídrico, fatores que alteram a absorção de nitrogénio pela videira, modificam os padrões de acumulação de aminoácidos e favorecem concentrações mais elevadas de açúcares sem um aumento proporcional do nitrogénio. Como consequência, os mostos atuais apresentam uma diluição do YAN em relação ao teor de açúcar e uma composição atípica de aminoácidos, o que aumenta o stress fermentativo, os riscos de desvios fermentativos e a deterioração da qualidade do vinho (van Leeuwen *et al.*, 2019).

2. UMA SOLUÇÃO INTEGRADA: PERFORMENS M™

Sabendo que os nutrientes presentes nas uvas estão a mudar devido ao facto de a sua disponibilidade e o seu equilíbrio serem afetados pelas alterações climáticas, as leveduras enológicas enfrentam um ambiente cada vez menos favorável para completar com sucesso a fermentação alcoólica.

O conhecimento sobre a nutrição das leveduras continua a evoluir, uma vez que o NFA não é o único parâmetro que deve ser considerado. Como foi descrito anteriormente, também é necessário ter em conta os lípidos, as vitaminas e os minerais. Determinados derivados de levedura obtidos a partir de estirpes específicas de *Metschnikowia pulcherrima* (Mp77) e *Saccharomyces cerevisiae* (Sc88) cumprem estes requisitos.

2.1 PERFORMENS M™ : CONTRIBUIÇÃO NUTRICIONAL 360°

2.1.1 INTRODUÇÃO ÀS GOTAS LIPÍDICAS

Em condições fermentativas (anaeróbias), a limitação de oxigénio restringe a síntese de novo de lípidos, obrigando as leveduras enológicas a dependerem em grande medida de fontes externas de lípidos. Até à data, as estratégias de suplementação durante a reidratação têm-se centrado principalmente em autolisados de *Saccharomyces cerevisiae* ricos em esteróis, em particular ergosterol, que é essencial para manter a fluidez e a integridade da membrana perante condições de stress associadas à fermentação, como o etanol (Alexandre *et al.*, 1994; Girardi Piva *et al.*, 2022). Contudo, para além dos esteróis, existe uma maior diversidade de espécies lipídicas que também são críticas, e o fornecimento de fontes lipídicas mais complexas representa uma ferramenta importante para otimizar o desempenho fermentativo na enologia moderna.

O metabolismo diferenciado de *Metschnikowia pulcherrima*, predominantemente respiratório, tem um impacto direto na sua composição lipídica, favorecendo a acumulação de uma ampla diversidade de lípidos, igualmente necessários às leveduras durante a fermentação (Morata *et al.*, 2019; Puyo *et al.*, 2023). O autolisado de *M. pulcherrima* presente em **PERFORMENS M™**, proveniente da estirpe Mp77, foi especificamente selecionado pela sua maior acumulação de determinados lípidos, entre os quais ácidos gordos polinsaturados como o ácido linoleico (C18:2) e o ácido linolénico (C18:3), bem como lípidos neutros (também designados por **gotas lipídicas**).

Demonstrou-se que *S. cerevisiae* capta ativamente estes e outros lípidos presentes no mosto desde o início da fermentação, o que demonstra que a suplementação com lípidos exógenos favorece o desenvolvimento da fermentação (Belviso *et al.*, 2004; Tesnière *et al.*, 2013; Ramousse *et al.*, 2026). Em *Saccharomyces cerevisiae*, a captação de gotas lipídicas (Figuras 4a e 4b) é particularmente importante porque estas constituem organelos dinâmicos que atuam como reservatórios, tampões metabólicos e reguladores celulares.

As suas principais funções consistem em armazenar lípidos para utilização posterior, de acordo com as necessidades da levedura (por exemplo, para a reorganização da membrana). Integram processos de síntese, armazenamento, destoxificação e mobilização de lípidos, contribuindo ativamente para a resistência ao stress, a homeostase das membranas e a viabilidade celular a longo prazo (Tesnière *et al.*, 2019; Ramousse *et al.*, 2026). A sua contribuição positiva para as leveduras fermentativas inclui ainda:

1. **Aumentar a robustez e o sucesso da fermentação**, estimular a velocidade de fermentação e reduzir o stress oxidativo (Zara *et al.*, 2019; Ramousse *et al.*, 2026).
2. **Modular a atividade das ATF (álcool acetiltransferases) e o equilíbrio redox**, originando alterações qualitativas no perfil de ésteres (Liu *et al.*, 2019; Ramousse *et al.*, 2026).
3. **Reconstituir as reservas de gotas lipídicas**, fundamentais para a sobrevivência perante o stress e para o metabolismo na fase estacionária, desempenhando um papel-chave na gestão do metabolismo lipídico e na manutenção da viabilidade durante as etapas finais da fermentação (Peng *et al.*, 2018; Lairón-Peris *et al.*, 2021).



Figura 4a. Ilustração de uma gota lipídica.

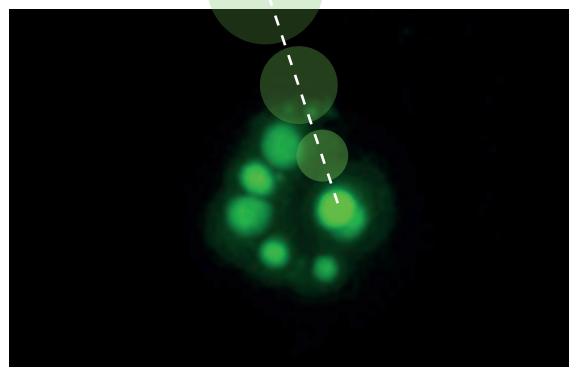


Figura 4b. Gotas lipídicas em verde em *Saccharomyces cerevisiae*, coradas com Bodipy 493/503, mostrando a sua dimensão e a sua importância no interior da célula de levedura (Bouyx, 2021).

2.1.2 TODAS AS VITAMINAS E MINERAIS NECESSÁRIOS

O autolisado de *Metschnikowia pulcherrima* Mp77 presente no nosso novo nutriente, **PERFORMENS M™**, possui uma elevada reserva intracelular de todas as vitaminas do complexo B, especialmente de ácido pantoténico, piridoxina e biotina,

o que está relacionado com o metabolismo respiratório da espécie e com a sua composição celular rica em lípidos, que favorece uma elevada capacidade de armazenamento (Morata *et al.*, 2019; Mbuyane *et al.*, 2021). O teor de minerais também é elevado, uma vez que esta estirpe específica de *M. pulcherrima* Mp77 apresenta uma estratégia distinta de acumulação de iões positivos relacionada com o seu metabolismo respiratório e com a gestão do stress oxidativo. Vários estudos demonstraram que as células de *M. pulcherrima* tendem a acumular reservas intracelulares relativamente elevadas de zinco e manganês, o que favorece a atividade enzimática e as defesas antioxidantes (Morata *et al.*, 2019; Mbuyane *et al.*, 2021). Quando aplicada sob a forma de derivados de levedura durante a fermentação, esta composição apresenta um elevado potencial para:

- Melhorar a eficiência da assimilação do nitrogénio, favorecendo o crescimento das leveduras e a fiabilidade da fermentação através da manutenção da atividade enzimática (Crépin *et al.*, 2012).
- Reduzir a sensibilidade ao stress, reforçando o equilíbrio redox e o metabolismo central do carbono (Duncan *et al.*, 2024; Walker e Stewart, 2016).
- Aumentar a resistência ao stress oxidativo graças a sistemas antioxidantes dependentes do manganês (Cot *et al.*, 2007).

Os derivados de levedura naturalmente ricos em vitaminas do complexo B e minerais, como **PERFORMENS M™**, representam uma estratégia segura e metabolicamente coerente, uma vez que garantem a sincronização entre a absorção de nitrogénio, o fornecimento de cofatores, a atividade fermentativa e uma produção aromática equilibrada (Duc *et al.*, 2020).

2.1.3 NÃO APENAS NITROGÉNIO

A combinação dos dois autolisados provenientes de *Metschnikowia pulcherrima* Mp77 e *Saccharomyces cerevisiae* Sc88 apresenta uma elevada concentração de NFA orgânico.

PERFORMENS M™ possui uma composição única de aminoácidos, fornecendo aminoácidos que:

- Favorecem diretamente o crescimento, a viabilidade e a velocidade de fermentação (32 % dos seus aminoácidos).
- Participam direta e/ou indiretamente na síntese de compostos aromáticos (32 % dos seus aminoácidos).
- Contribuem para a resistência ao stress, através de funções relacionadas com a regulação do pH e com os mecanismos antioxidantes (19 % dos seus aminoácidos).
- Pertencem a outras categorias funcionais (17 % dos seus aminoácidos) (Figura 5).

Do ponto de vista do NFA, a levedura recebe suporte para as suas atividades metabólicas mais importantes, sem comprometer o seu desempenho nem as suas contribuições para o processo fermentativo.

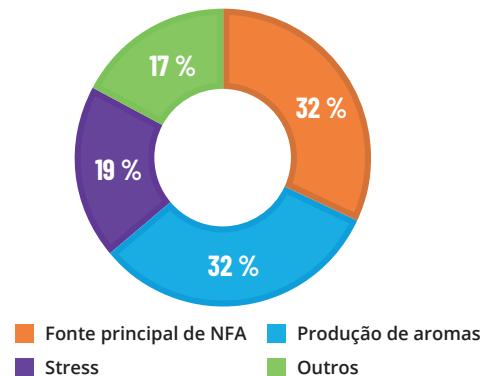


Figura 5. Distribuição dos aminoácidos em **PERFORMENS M™** de acordo com a sua categoria ou função metabólica.

2.2 DO CONCEITO À PROVA

Durante os nossos ensaios, os resultados demonstraram o impacto positivo de **PERFORMENS M™**. A Figura 6 apresenta os resultados de uma fermentação realizada num mosto altamente clarificado, sem lípidos, mas sem deficiências de vitaminas, minerais ou NFA.

Pode observar-se que a duração da fermentação foi mais curta com **PERFORMENS M™** e que, além disso, a fermentação foi concluída, sem açúcares residuais.

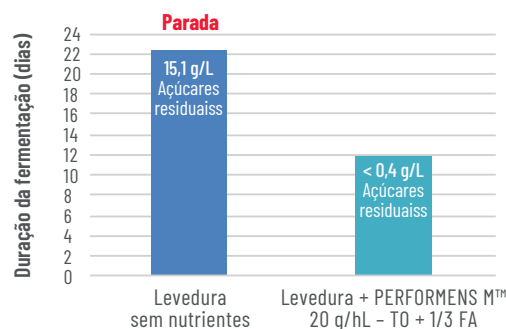


Figura 6. Duração da fermentação num mosto sintético com deficiência de lípidos, com **PERFORMENS M™** aplicado à dose de 20 g/hL no início da fermentação alcoólica (FA) e de 20 g/hL no primeiro terço da fermentação.

Outro ensaio (Figura 7) foi realizado num mosto deficiente em vários nutrientes, como NFA, vitaminas e lípidos, simulando um mosto globalmente pobre do ponto de vista nutricional. Mais uma vez, a duração da fermentação foi mais curta com **PERFORMENS M™** (aproximadamente uma semana menos) e a fermentação foi concluída, sem açúcares residuais.

Para lá da nutrição orgânica das leveduras enológicas: Uma estratégia avançada baseada na funcionalidade

Este resultado foi explicado, em parte, por uma maior viabilidade celular e, consequentemente, por um melhor estado fisiológico das leveduras, uma vez que **PERFORMENS M™** forneceu os componentes necessários, especialmente lípidos sob a forma de gotas lipídicas. A viabilidade foi 22 % superior (Figura 8).

Estes resultados demonstram que, em condições difíceis frequentemente encontradas no terreno, este nutriente desempenha um papel fundamental no sucesso da fermentação e contribui para garantir uma melhor qualidade do vinho.

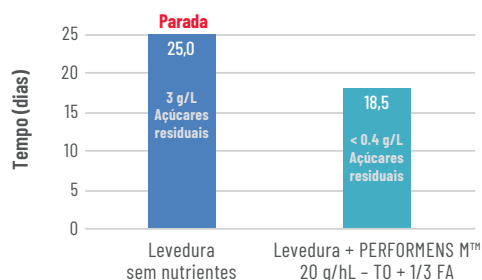


Figura 7. Duração da fermentação num mosto sintético com deficiências nutricionais, com **PERFORMENS M™** adicionado à dose de 20 g/hL no início da fermentação alcoólica (FA) e de 20 g/hL no primeiro terço da fermentação.

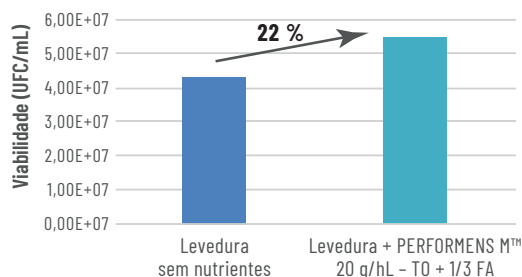


Figura 8. Viabilidade das leveduras num mosto sintético com deficiências nutricionais, com **PERFORMENS M™** adicionado à dose de 20 g/hL no início da fermentação alcoólica (FA) e de 20 g/hL no primeiro terço da fermentação.

CONCLUSÃO

PERFORMENS M™ é um nutriente orgânico avançado para leveduras enológicas, com uma composição equilibrada e única. Esta singularidade deve-se à combinação específica do autolisado de *Metschnikowia pulcherrima* (Mp77) com o autolisado de *Saccharomyces cerevisiae* (Sc88).

Fornece múltiplas fontes de lípidos, ricos em ácidos gordos polinsaturados (AGPI) e com elevado teor de gotas lipídicas, além de níveis elevados e diversificados de vitaminas e minerais essenciais. Estas reservas estratégicas melhoram diretamente a funcionalidade, o crescimento, o metabolismo e o desempenho das células de levedura, compensando deficiências nutricionais e funcionais.

Como resultado, favorece uma cinética fermentativa fluida e fiável, especialmente em mostos com desequilíbrios nutricionais, e contribui para a melhoria da qualidade sensorial global do vinho.

REFERÊNCIAS

- Alexandre, H., Long, T. N., Feuillat, M., and Charpentier, C. (1994). **Contribution à l'étude des bourbes : influence sur la fermentescibilité des moûts.** *Revue Française d'Enologie*, **146**, 11–17.
- Bell, S. J., and Henschke, P. A. (2005). **Implications of nitrogen nutrition for grapes, fermentation and wine.** *Australian Journal of Grape and Wine Research*, **11**(3), 242–295.
- Belviso, S., Bardi, L., Biondi Bartolini, A., and Marzona, M. (2004). **Lipid nutrition of *Saccharomyces cerevisiae* in winemaking.** *Canadian Journal of Microbiology*, **50**(9), 669–674.
- Bisson, L. F. (1999). **Stuck and sluggish fermentations.** *American Journal of Enology and Viticulture*, **50**(1), 107–119.
- Bouyx, C. (2021). **Étude du rôle du gène FLO11 et de son implication potentielle dans les propriétés pariétales et membranaires des levures.** PhD thesis, TBI - Toulouse Biotechnology Institute, Bio and Chemical Engineering, France.
- Casalta, E., Cervi, M. F., Salmon, J. M., and Sablayrolles, J. M. (2013). **White wine fermentation: Interaction of assimilable nitrogen and grape solids on alcoholic fermentation under oenological conditions.** *Australian Journal of Grape and Wine Research*, **19**(1), 47–52.
- Charrier, F., Guérin, L., Roland, A., and Samson, A. (2013). **Opérations préfermentaires.** In *Les vins blancs : de la démarche marketing à la vinification – Les clés d'un pilotage réussi*. Dunod, Paris.
- Cot M, et al. (2007) **Physiological behaviour of *Saccharomyces cerevisiae* in aerated fed-batch fermentation for high level production of bioethanol.** *FEMS Yeast Res* **7** (1):22-32.
- Crépin, L., Nidelet, T., Sanchez, I., Dequin, S., and Camarasa, C. (2012). **Sequential use of nitrogen compounds by *Saccharomyces cerevisiae* during wine fermentation: A model based on kinetic and regulation characteristics of nitrogen permeases.** *Applied and Environmental Microbiology*, **78**(22), 8102–8111.
- Ding, J., Huang, X., Zhang, L., Zhao, N., Yang, D., and Zhang, K. (2009). **Tolerance and stress response to ethanol in the yeast *Saccharomyces cerevisiae*.** *Applied Microbiology and Biotechnology*, **85**, 253–263.
- Duc, C. (2017). **Nitrogen and vitamin interactions in *Saccharomyces cerevisiae* during wine fermentation.** PhD thesis, Université de Montpellier, France.
- Duc, C., Pradal, M., Sanchez, I., Noble, J., Tesnière, C., and Blondin, B. (2017). **A set of nutrient limitations trigger yeast cell death in a nitrogen-dependent manner during wine alcoholic fermentation.** *PLoS ONE*, **12**(9), e0184838.
- Duc, C., Pradal, M., Sanchez, I., Noble, J., Blondin, B., and Tesnière, C. (2020). **Specific gene regulations of unusual micronutrient starvations leading to cell death during wine fermentation.** *OENO One*, **54**(2), 359–371.

Duncan, J. D., Setati, M. E., and Divol, B. (2024). **Nicotinic acid availability impacts redox cofactor metabolism in *Saccharomyces cerevisiae* during alcoholic fermentation.** *FEMS Yeast Research*, **24**, foae015.

Girardi Piva, G., Casalta, E., Legras, J. L., Nidelet, T., Pradal, M., Macna, F., Ferreira, D., Ortiz Julien, A., Tesnière, C., Galeote, V., and Mouret, J. R. (2022). **Influence of ergosterol and phytosterols on wine alcoholic fermentation with *Saccharomyces cerevisiae* strains.** *Frontiers in Microbiology*, **13**, 899214

Groat, M., and Ough, C. S. (1978). **Effects of insoluble solids added to clarified musts on fermentation rate, wine composition, and wine quality.** *American Journal of Enology and Viticulture*, **29**(2), 112–119.

Henderson, C. M., and Block, D. E. (2014). **Examining the role of membrane lipid composition in determining the ethanol tolerance of *Saccharomyces cerevisiae*.** *Applied and Environmental Microbiology*, **80**(9), 2966–2972.

Karagiannis, S., and Lanaridis, M. (2002). **Insoluble grape material present in must affects the overall fermentation aroma of dry white wines made from three grape cultivars cultivated in Greece.** *Journal of Food Science*, **67**(9), 3693–3698

Lairón Peris, M., Routledge, S. J., Linney, J. A., Alonso Del Real, J., Spickett, C. M., Pitt, A. R., Guillamón, J. M., Barrio, E., Goddard, A. D., and Querol, A. (2021). **Lipid composition analysis reveals mechanisms of ethanol tolerance in the model yeast *Saccharomyces cerevisiae*.** *Applied and Environmental Microbiology*, **87**(6), e02320 20.

Liu, P. T., Duan, C. Q., and Yan, G. L. (2019). **Comparing the effects of different unsaturated fatty acids on fermentation performance of *Saccharomyces cerevisiae* and aroma compounds during red wine fermentation.** *Molecules*, **24**(3), 538.

Mbuyane, L. (2022). **Investigating the lipid requirements of wine-related non-*Saccharomyces* yeast.** PhD thesis, Stellenbosch University, South Africa

Mbuyane, L. L., Bauer, F. F., Bloem, A., Camarasa, C., Ortiz Julien, A., and Divol, B. (2022). **Species dependent metabolic response to lipid mixtures in wine yeasts.** *Frontiers in Microbiology*, **13**, 843051.

Mbuyane, L. L., Bauer, F. F., and Divol, B. (2021). **The metabolism of lipids in yeasts and applications in oenology.** *Food Research International*, **141**, 110142.

Morata, A., Loira, I., Escott, C., del Fresno, J. M., Bañuelos, M. A., and Suárez Lepe, J. A. (2019). **Applications of *Metschnikowia pulcherrima* in wine biotechnology.** *Fermentation*, **5**(3), 63.

Peng, H., He, L., and Haritos, V. S. (2018). **Metabolic engineering of lipid pathways in *Saccharomyces cerevisiae* and staged bioprocess for enhanced lipid production and cellular physiology.** *Journal of Industrial Microbiology and Biotechnology*, **45**, 851–864.

Piva, G. (2022). **Étude des besoins en stérols des souches de levures oenologiques (*Saccharomyces cerevisiae*).** PhD thesis, École Doctorale GAIA, Université de Montpellier, France

Puyo, M., Simonin, S., Bach, B., Klein, G., Alexandre, H., and Tourdot Maréchal, R. (2023). **Bio protection in oenology by *Metschnikowia pulcherrima*: From field results to scientific inquiry.** *Frontiers in Microbiology*, **14**, 1143736.

Ramousse, L., Pais de Barros, J. P., Roullier Gall, C., and Alexandre, H. (2026). **Early and diverse lipid consumption by *Saccharomyces cerevisiae*: An extensive targeted lipidomics approach and new perspectives for managing wine fermentation.** *npj Science of Food*, **10**, 3.

Ribéreau Gayon, P., Dubourdieu, D., Donèche, B., and Lonvaud, A. (2006). **Handbook of Enology, Volume 1: The Microbiology of Wine and Vinifications.** Wiley, Chichester.

Rollero, S., Bloem, A., Ortiz Julien, A., Sablayrolles, J. M., Dequin, S., and Mouret, J. R. (2016). **Lipid composition of grape must and role in fermentation.** *Food Chemistry*, **210**, 37–44.

Tesnière, C. (2019). **Importance and role of lipids in wine yeast fermentation.** *Applied Microbiology and Biotechnology*, **103**(20), 8293–8300.

Tesnière, C., Pradal, M., Legras, J. L., and Mouret, J. R. (2013). **Importance of lipids in yeast physiology and wine fermentation.** *Applied Microbiology and Biotechnology*, **97**, 8293–8300.

Van Leeuwen, C., Pieri, P., Gowdy, M., Ollat, N., and Roby, J.-P. (2019). **Reduced density is an environmentally friendly and cost-effective solution to increase resilience to drought in vineyards in a context of climate change.** *OENO One*, **53**(2).

Walker, G. M., & Stewart, G. G. (2016). ***Saccharomyces cerevisiae* in the production of fermented beverages.** *Beverages*, **2**(4), 30.

Zara, G., van Vuuren, H. J. J., Mannazzu, I., Zara, S., and Budroni, M. (2019). **Transcriptomic response of *Saccharomyces cerevisiae* during fermentation under oleic acid and ergosterol depletion.** *Fermentation*, **5**(3), 74.