

**LA COLORATION DES BAIES DU RAISIN SYRAH
AU COURS DE LEUR MATURATION.
RELATIONS ENTRE LES DESCRIPTEURS DE LA
COULEUR, DYNAMIQUE *IN SITU* ET INFLUENCE DES
FACTEURS DE L'ENVIRONNEMENT**

**THE COLORATION OF THE SHIRAZ GRAPE BERRIES
DURING THEIR RIPENING.
RELATIONS BETWEEN THE COLOR DESCRIPTORS,
IN SITU DYNAMIC AND INFLUENCE
OF SOME ENVIRONMENTAL FACTORS**

J.P. ROBIN*, F. LOPEZ*, D. ROUJOU DE BOUBEE*, O. IGOUNET**,
F. X. SAUVAGE*, M. PRADAL*, et C. VERRIES*

*INRA, ISVV-IPV, Unité de Recherche de Biochimie Métabolique et Technologie,
34060 Montpellier (France)

**ULP, Centre d'études et de Recherches Eco-Géographiques, URA95 CNRS,
67083 Strasbourg (France)

Résumé : La coloration des baies du cépage Syrah a été étudiée tout au cours de la maturation, à l'aide du chromamètre CR 200 de la société Minolta. L'analyse des relations entre les trois principaux descripteurs de la couleur, la clarté (L^*), la saturation (C) et l'angle de teinte (H_o) montrent trois phases distinctes dans le parcours moyen suivi par la couleur d'une baie depuis son stade vert jusqu'à son stade de baie mûre et noire, ces trois phases reflétant des étapes différentes dans la biogenèse des pigments de la baie, notamment dans celle des composés anthocyaniques. Les évolutions *in situ* des descripteurs en fonction du temps permettent de renseigner sur la vitesse moyenne du changement de couleur impliquée dans la maturation de ce cépage : -1,6 unité/jour pour L^* et C et -7°/jour pour H_o . De fortes hétérogénéités, liées à l'asynchronisme des baies et à des vitesses de coloration différentes, sont mises en évidence. On montre que ces hétérogénéités sont maximales au moment de la véraison et que le démarrage de la coloration se situe 15 à 20 jours avant celle-ci. Sur la base de résultats obtenus par ailleurs, ce démarrage correspond au début du ramollissement des baies et au début de la contrainte thermique qui affecte les baies durant cette période. L'analyse de la dynamique de coloration, effectuée dans le cas de deux situations culturelles différentes modifiant le microclimat de la vigne, et comparée à celle d'une situation culturelle témoin, montre que les facteurs environnementaux peuvent moduler sensiblement l'évolution des descripteurs de la couleur et donc celle des pigments de la baie.

Abstract : The coloration of Shiraz grape berries was studied all along the ripening period using the CR 200 Minolta chromameter. The analysis of the relations between the three chromatic descriptors of the color, luminance (L^*), saturation (C) and hue (H_o), shows three distinct phases in the averaged course followed by the color of a standard berry from its unripe and green stage up to its fully ripe and black stage. These three phases are considered as reflecting different steps of the biosynthesis of the berry pigments, particularly that of the polyphenols. The first phase concerns the green berries with a constant H_o value near 115° , but with a noticeable decrease of the two quasi-linearly linked C and L^* descriptors. The beginning of the C or L^* changes could be only attributed to modifications or destruction of green and yellow-green pigments (chlorophylls and carotenoids). In this phase, green unsoftened and softened berries coexist. The second phase is characterized by the great change of H_o from 115° to near 25° (red evolution of the color), the two others descriptors being continuously decreasing. The color change of this fast and transitory phase is not easily observed by the viticulturist and could be explained by biosynthesis or migration of tanins or proanthocyanidins compounds. The third phase, where a new important change of H_o values, from 25° to near -100° (green-blue evolution of the color), with a slower decrease of C and L^* , is explained by the biosynthesis of skin anthocyanidins or by glycosylation of the previously appeared tanins or proanthocyanidins. This phase is really the color inception of berries (classical véraison). The *in situ* evolution of the color descriptors with time allows the determination of the averaged rate of the color change of Shiraz berries during their maturation : decreases of 1.6 and 6 units by day for L^* (or C) and H_o , respectively. High levels of heterogeneities due to berry asynchronism and to individual coloration rates were also observed. Results indicate that these heterogeneities were maximum at the véraison and that the onset of the color

change (not seen by the viticulturist) appears fifteen or twenty days before. Compared with previous results, the first color modification of this cultivar is exactly concomitant with the onset of the softening process and with the thermic constraint also appearing at this period in berries and clusters. The analysis of such coloration dynamics effected *in situ* on two different cultural situations, modeling important changes in the vine microclimate parameters, shows that the environmental factors of the vineyard modify the color descriptors values and consecutively, the polyphenol composition of the berries during their development and at the harvest. Conclusively, the *in situ* use of a chromameter appears as a pertinent way for studying the dynamics and biosynthesis of pigments under the various development or ripening conditions especially for the black grape cultivars.

Mots clés : *Vitis vinifera* L., Syrah, maturation, véraison, coloration des baies, descripteurs de la couleur, polyphénols, anthocyanes, facteurs environnementaux.

Key words : *Vitis vinifera* L., Shiraz, grape ripening, véraison, berry coloration, chromatic descriptors, polyphenols, anthocyanins, environmental factors.

INTRODUCTION

Comme chacun sait, des mesures précises de coloration sont indispensables à tous les niveaux de la filière œnologique, tant au niveau de l'évolution du fruit sur sa souche qu'au niveau des processus technologiques de sa transformation. De nombreuses méthodes chimiques et/ou spectrophotométriques existent pour caractériser et doser les différents composés colorés des raisins et des vins, essentiellement représentés par la famille des polyphénols. Dans le cas du fruit, les méthodes qui existent à ce jour, nécessitent généralement sa destruction. La mesure directe de la couleur des baies, notamment celle qui apparaît lors de la véraison des raisins noirs, est généralement réalisée par le viticulteur, par appréciation visuelle ; celui-ci caractérise l'état de véraison d'une baie par l'apparition de la coloration rose ou rouge-violette et celui de sa parcelle par le calcul du pourcentage de baies ainsi vérées sur un échantillon qu'il considère comme représentatif. L'usage de mesures plus objectives de la couleur des baies de raisin par chromamétrie directe n'est pas, à ce jour, très répandu bien que le matériel existe dans le commerce. Les seules utilisations connues d'un tel outil dans la filière œno-viticole concernent la mesure de la coloration des liquides, vins et jus divers (BAKKER *et al.*, 1986). Rappelons que dans d'autres domaines, des études ont été réalisées avec cet appareil, soit dans le but de corréler les mesures de couleur avec la teneur en anthocyanes de fleurs d'œillet (LEDEME *et al.*, 1988), soit encore pour caractériser le brunissement enzymatique des pommes (AUBERT *et al.*, 1992).

Les résultats présentés dans cet article montrent qu'il est possible de suivre et de caractériser, par utilisation d'un chromamètre portable, le processus de coloration d'un raisin noir, la Syrah, tout au long de sa période de maturation et notamment de sa véraison. Trois phases distinctes ont pu être définies dans les évolutions de la couleur de ce cépage, phases liées à la biosynthèse des pigments de la baie ; il a également été possible de préciser les vitesses de coloration et de montrer l'influence des facteurs de l'environnement.

MÉTHODES

I — MATÉRIEL VÉGÉTAL

Les mesures de couleur ont été réalisées pendant les campagnes 1993, 1994 et 1995, sur les baies de raisin Syrah d'une parcelle située sur le domaine de la Station expérimentale de Pech-Rouge (IPV-INRA), près de Narbonne, Aude, France (zone d'appellation Corbières). Les caractéristiques de cette parcelle sont indiquées dans le tableau I.

TABLEAU I

Caractéristiques de la parcelle expérimentale

Table I — Characteristics of experimental parcel

Lieu-dit :	Le Planas
Année de plantation :	1974
Porte-greffe :	110 R
Mode de conduite :	Guyot simple palissé (à 35 et 120 cm)
Nature du sol :	Argilo-calcaire dérivé sur marnes et marno-calcaires à orbitolines
Altitude :	60 m
Couche géologique :	Crétacé inférieur (Clansagésien)
Surface plantée :	0,5 ha
Densité de plantation :	2,25 x 1,50 m
Orientation des rangs :	NO-SE
Rendement par pied :	Environ 2 kg
Engrais :	400 kg/ha/an 4/7/7

Les mesures sont effectuées à partir du stade dit « grappe fermée » d'après BAGGIOLINI (1952), ce qui correspond dans cette région et pour ce cépage à peu près à la première semaine du mois de juillet. Elles sont arrêtées vers le 20 août lorsque toutes les baies sont devenues noires (soit environ une quinzaine de jours avant la maturité technologique).

II — MESURE DE LA COULEUR

La couleur des baies est mesurée à l'aide d'un chromamètre Minolta TM CR 200. Par flashage à l'aide d'une lampe xénon, cet appareil permet la mesure de la couleur des baies dans tout le spectre visible, dans un système de couleur non linéaire (MAC LAREN, 1980), dont les variables L^* , a^* et b^* décrivent un espace à trois dimensions. L'axe vertical représente la clarté L^* (Luminance) depuis l'opaque (0) jusqu'à la transparence complète (+100), tandis que sur le cercle des teintes, a^* et b^* caractérisent respectivement la couleur entre le vert (-60) et le rouge (+60), et entre le bleu (-60) et le jaune (+60). La saturation de la couleur C (Chroma), est donnée par $\sqrt{a^{*2} + b^{*2}}$, elle varie du lumineux (100) au terne (0). La teinte est caractérisée dans le système par son angle H_o (Hue), donné par $\text{Arctan}(b^*/a^*)$ et exprimé en degrés (BAKKER *et al.*, 1986) ; il varie donc dans le cercle des teintes entre -180° et $+180^\circ$. Les trois variables L^* , a^* , b^* sont directement liées à la perception visuelle des couleurs et leur usage est recommandé par la Commission Internationale de l'Eclairage.

Dans le cas des déterminations de couleur réalisées *in situ* au cours de la maturation, les mesures sont effectuées à heure fixe (vers midi solaire) sur environ 400 baies saines provenant de grappes différentes choisies au hasard sur la parcelle. Les résultats présentés concernant les aspects dynamiques *in situ* correspondront pour chacune des dates de mesure et pour chacun des descripteurs à la moyenne de ces 400 mesures.

Dans le cas des mesures faites au laboratoire (campagnes 1993 et 1994), après prélèvement au hasard de grappes, autres que celles utilisées pour les mesures *in situ*, des lots homogènes également d'environ 400 baies saines sont constitués selon le protocole d'échantillonnage classique (FLANZY *et al.*, 1969). Les baies de ces lots sont lavées à l'eau du robinet puis épongées sur papier type Kleenex avant d'être mesurées au chromamètre. Les résultats concernant les relations entre descripteurs de la couleur seront représentés sous la forme de nuages de points.

Avant toute série de mesures, le chromamètre est étalonné à l'aide de la plaque de calibrage blanche fournie avec l'appareil. Compte tenu de la grande variation de couleur des baies au cours de leur maturation, il n'est pas possible d'utiliser un autre étalon que l'étalon blanc qui permet d'analyser l'ensemble des couleurs. D'après les constructeurs, la sensibilité de l'appareil n'est pas complètement linéaire en fonction de l'intensité et de la longueur d'onde du flux lumineux capté. Cependant, toutes les mesures étant réalisées dans les mêmes conditions et uniquement dans un but comparatif, le caractère absolu de celles-ci n'étant pas recherché, cet

inconvenient ne perturbe pas l'étude présentée ici. La précision des mesures est par contre très bonne (inférieure à 1 p. cent si les mesures sont répétées sur le même fruit dans une même position). Seule la couleur des baies d'un diamètre supérieur ou égal à 8 mm est mesurable par le chromamètre Minolta TM CR 200.

Les résultats présentés concernent principalement les trois descripteurs de la couleur : la clarté L^* , la saturation C et l'angle de teinte H_o .

RÉSULTATS

I — RELATIONS ENTRE LES DESCRIPTEURS DE LA COULEUR

1°) Mesures au laboratoire sur des échantillons représentatifs à une date donnée

a) Relation clarté-saturation

Les ensembles des couples de valeurs clarté-saturation sont représentés sur les figures 1a et 1b, pour deux des trois échantillons de baies dont les colorations ont été mesurées au laboratoire le 20 juillet (a), le 26 juillet et le 1^{er} août 1994 (b). Les deux dates retenues pour cette illustration se situent respectivement avant et après la date d'appréciation la véraison classique (viticole). L'observation des nuages de points montre bien qu'il y a eu entre ces deux dates une modification significative de la couleur, jugée au travers du couple de descripteurs concernés : passage de valeurs élevées en clarté (50-60) et en saturation (30-40), vers des valeurs beaucoup plus faibles, 25-30 en clarté et 0-10 en saturation, respectivement. On remarquera que cette évolution suit une loi assez proche de la linéarité. Les échantillons intermédiaires de baies récoltées entre les deux dates précédentes montrent une dispersion beaucoup plus importante des points, mais les deux nuages principaux sont aussi observables.

Lorsque l'on cumule l'ensemble des couples de valeurs obtenues pour un échantillon en 1993 (le 10 août) et pour les trois échantillons de 1994, on obtient le résultat illustré par la figure 1c. On retrouve, globalement et principalement, les deux nuages de points visibles sur les figures 1a et 1b : celui concernant les baies avant véraison et celui des baies après véraison. L'analyse de régression effectuée sur l'ensemble des points montre que l'évolution suit une loi du type polynomiale du second degré. L'analyse de la distribution des points indique que la fréquence des baies en situation intermédiaire entre les deux nuages principaux est au maximum de 9 p. cent. Ce résultat indique d'une part, que le changement de la couleur, jugé par les descripteurs clarté et saturation, se fait de

façon très rapide au moment de la véraison, et d'autre part, que toutes les baies ne sont pas synchrones, au moins en ce qui concerne les métabolismes pigmentaires (chlorophyllien et polyphénolique principalement).

b) Relation angle de teinte-clarté

De la même façon que précédemment, les couples de valeurs angle de teinte-clarté sont représentés pour

les mêmes échantillons sur les figures 2a, 2b et 2c, respectivement pour les deux dates de 1994, et pour le cumul de valeurs des échantillons de 1993 et 1994. Bien que la forme de la courbe d'évolution moyenne, formée par l'ensemble des valeurs expérimentales, soit très différente et plus complexe (trois phases principales semblent apparaître), on aboutit aux mêmes types de conclusions que celles formulées au paragraphe précédent.

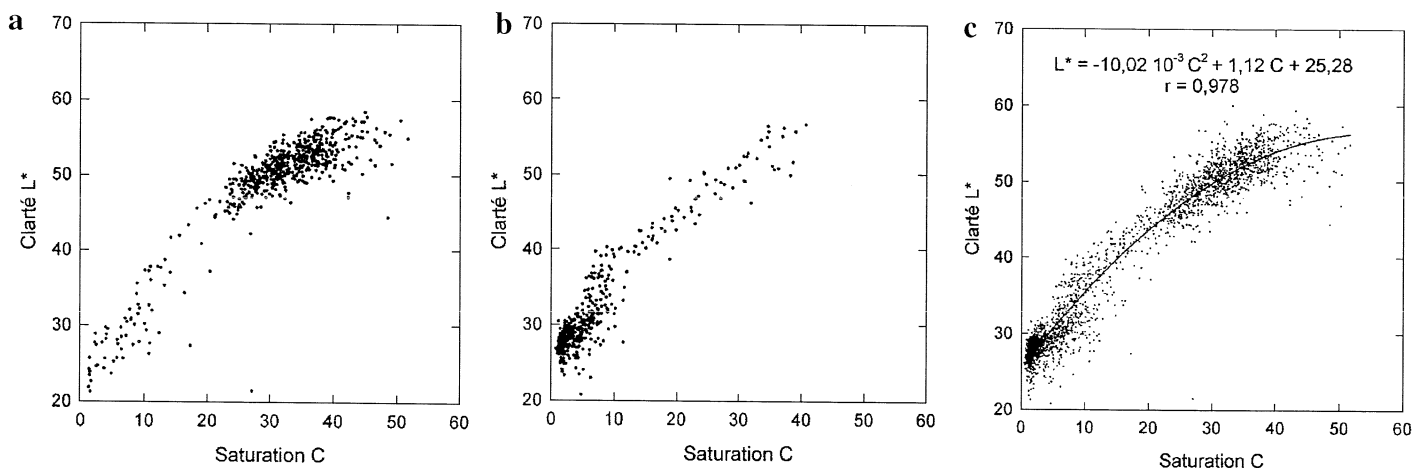


Fig. 1 — Distribution des couples clarté-saturation

**a : échantillon prélevé le 20 juillet 1994 (611 baies) - b : échantillon prélevé le 1^{er} août 1994 (462 baies)
c : cumul des trois échantillons prélevés en 1994 et d'un échantillon prélevé le 10 août 1993 (2644 baies)**

Comme dans les figures suivantes, le sens chronologique de la maturation est celui de la diminution de la valeur des paramètres chromatiques.

Fig. 1 — Distribution of the luminance-saturation couples

**a : sample taken the 20/07/94 (611 berries) - b : sample taken the 01/08/94 (462 berries)
c : combination of the three samples harvested in 1994 with one sample taken the 10/08/93 (2644 berries)**

As here, in the next figures, the chronological course of the ripening is that of the decreasing value of the chromatic parameters.

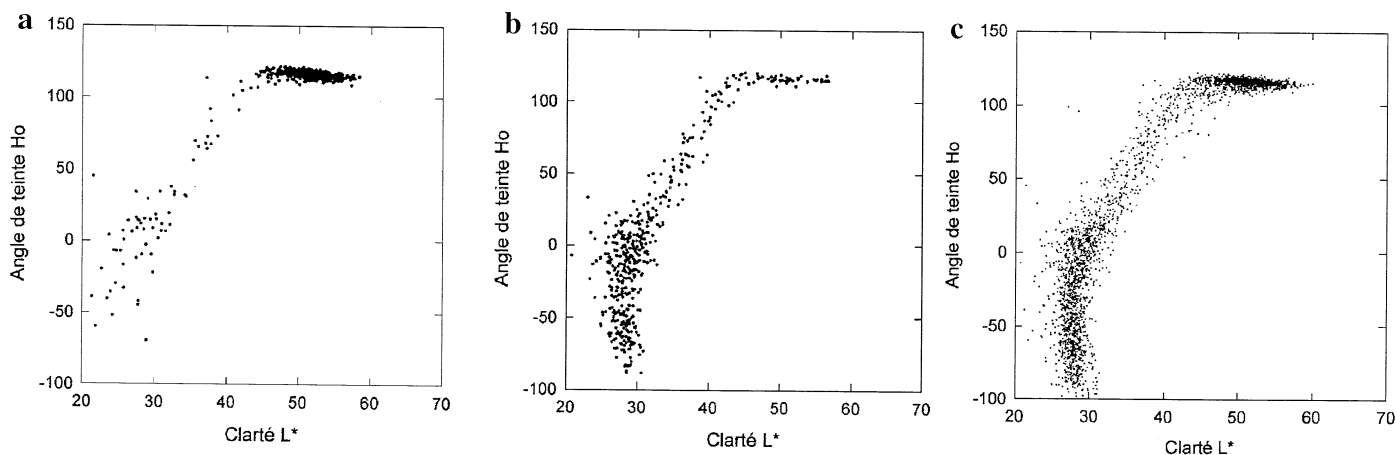


Fig. 2 — Distribution des couples angle de teinte-clarté

**a : échantillon prélevé le 20 juillet 1994 (611 baies) - b : échantillon prélevé le 1^{er} août 1994 (462 baies)
c : cumul des trois échantillons prélevés en 1994 et d'un échantillon prélevé le 10 août 1993 (2644 baies)**

Fig. 2 — Distribution of the hue-luminance couples

**a : sample taken the 20/07/94 (611 berries) - b : sample taken the 01/08/94 (462 berries)
c : combination of the three samples harvested in 1994 with one sample taken the 10/08/93 (2644 berries)**

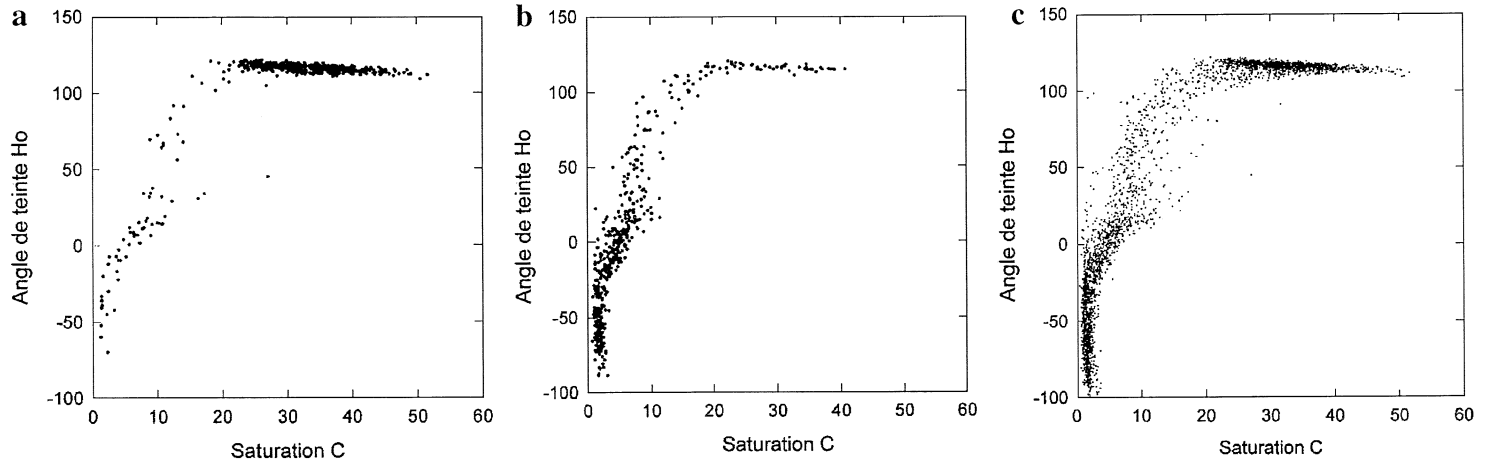


Fig. 3 — Distribution des couples angle de teinte-saturation

**a : échantillon prélevé le 20 juillet 1994 (611 baies) - b : échantillon prélevé le 1^{er} août 1994 (462 baies)
c : cumul des trois échantillons prélevés en 1994 et d'un échantillon prélevé le 10 août 1993 (2644 baies)**

Fig. 3 — Distribution of the hue-saturation couples

**a : sample taken the 20/07/94 (611 berries) - b : sample taken the 01/08/94 (462 berries)
c : combination of the three samples harvested in 1994 with one sample taken the 10/08/93 (2644 berries)**

c) Relation angle de teinte-saturation

Les résultats obtenus pour les couples angle de teinte-saturation sont représentés, dans les mêmes conditions, par les figures 3a, 3b et 3c. Si, là aussi, on peut formuler les mêmes conclusions générales, on constate cependant une forme de courbe un peu plus complexe que la précédente et qui laisse apparaître plus nettement les trois phases, avec une nette discordance ou discontinuité pour des angles de teinte voisins de 25°.

d) Evolution de la couleur d'une baie au cours de la maturation

L'observation des évolutions des différents nuages de points, dont il vient d'être question, permet de définir une courbe qui représente l'évolution de la couleur d'une baie que l'on peut qualifier de moyenne, au cours de sa maturation. Si l'on considère que l'évolution de la clarté, en fonction de la saturation, peut être représentée par une courbe simple d'allure presque linéaire (figure 1c), celle définie par le couple de descripteurs angle de teinte-saturation (figure 3c), mais également par le couple angle de teinte-clarté (figure 2c), amène à schématiser le parcours suivi par la coloration de cette « baie moyenne », par le tracé qui est reproduit sur la figure 4. À partir de ce schéma, on peut effectivement définir plusieurs stades ou vagues dans le parcours de la baie, depuis son stade vert jusqu'à son stade mûr. Trois phases principales peuvent être ainsi distinguées :

- une première phase (1) correspondant à la baie verte durant laquelle l'angle de teinte reste à peu près

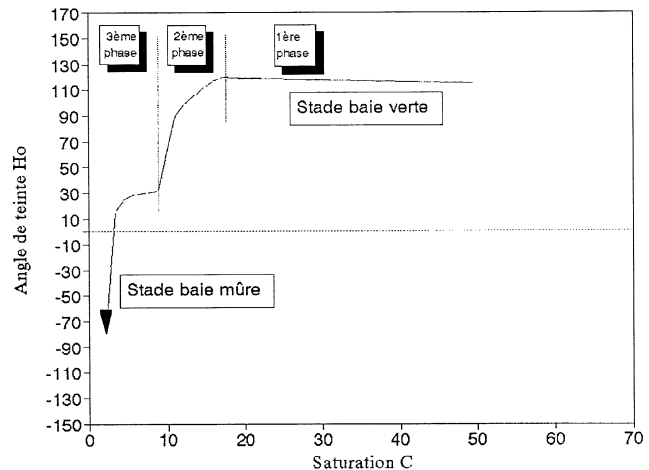


Fig. 4 — Représentation schématique du parcours moyen suivi par la coloration d'une baie de Syrah au cours de sa maturation

Fig. 4 — Scheme of the averaged course followed by the color of one Shiraz berry during its ripening

constant, à une valeur voisine de 115° (une faible augmentation de 110° à 120° semblerait cependant apparaître durant cette phase), mais avec diminution sensible de sa saturation (et de sa clarté) depuis une valeur voisine de 50 à une valeur voisine de 20 ;

- une deuxième phase (2) correspondant à une diminution rapide de l'angle de teinte jusque vers des valeurs voisines de 25°, avec une diminution d'environ 10 unités de saturation ;

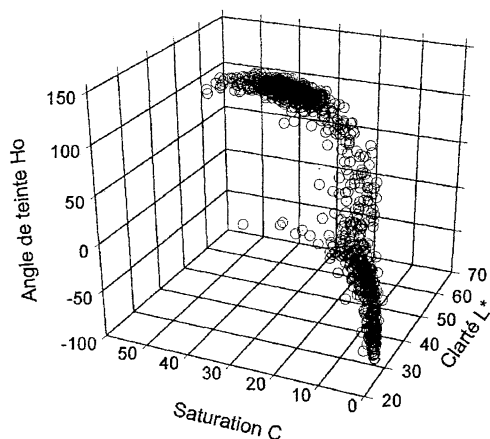


Fig. 5 — Distribution en trois dimensions des triades clarté-saturation-angle de teinte pour les mêmes baies qu'en figure 3

Fig. 5 — 3D representation of the color descriptors measured for berries shown in figures 2c and 3c

- enfin, une troisième phase (3), qui a réellement l'allure d'une vague, dans laquelle l'angle de teinte diminue encore fortement pour atteindre des valeurs au stade mûr pouvant être de l'ordre de -100° , avec une plus faible diminution ou une quasi-constance de la saturation (voisine de 2), notamment au-delà d'un angle de teinte de -25° . La clarté est également quasi-constante dans cette phase, de valeur moyenne 27,5, valeur qui correspond à une forte densité de coloration.

L'évolution de la coloration d'une baie avec ses différentes phases, évolution définie à partir de l'analyse d'échantillons représentatifs récoltés à trois dates différentes, avant, pendant et après la date de véraison classique, peut être résumée par l'illustration en représentation 3D donnée sur la figure 5. Les nuages de points correspondant aux cumuls des triades de valeurs pour les trois descripteurs, aux trois dates de prélèvements effectués en 1994, permettent bien d'imaginer quel est le parcours suivi par la couleur d'une baie de Syrah au cours de sa maturation.

La nécessité de définir des parcours moyens, tels qu'ils viennent d'être énoncés (en deux dimensions, figure 4 ; ou en 3D, figure 5), pour se représenter l'évolution de la couleur d'une baie au cours de sa maturation, résulte et se justifie par la forte hétérogénéité des baies de l'échantillon, notamment au moment de la véraison (asynchronisme de coloration).

2°) Mesures *in situ*

Les relations précédentes, qui viennent d'être présentées pour les descripteurs de la couleur dans le cas des échantillons de baies prélevées au voisinage de la véraison et qui ont été examinés au laboratoire, se

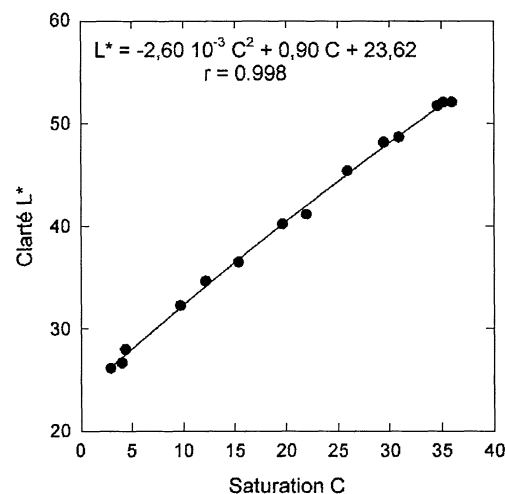


Fig. 6 — Relation liant, au cours de la maturation 1994, les valeurs moyennes de la clarté et de la saturation de baies de Syrah mesurées *in situ*

Chaque point correspond à la moyenne des 396 mesures effectuées le même jour sur les mêmes baies préalablement repérées (396 baies).

Fig. 6 — Relation between the averaged values of luminance and the averaged values of saturation, measured during the *in situ* ripening of berries in 1994

Each point is the mean of 396 measures effected, for each sample, during ripening on the same berries.

retrouvent globalement pour les baies dont la mesure de couleur est réalisée *in situ*.

La relation clarté-saturation s'ajuste ici aussi très bien ($r = 0.998$) avec une fonction de régression polynomiale du second degré (figure 6). Si la valeur des paramètres d'ordre un et zéro de cette fonction est voisine de celle déterminée dans le cas des mesures faites au laboratoire (figure 1c), on peut cependant constater que la valeur du paramètre d'ordre deux, bien que faible dans les deux cas, diffère quelque peu ; cette différence pourrait être liée aux faits que, d'une part, les baies examinées au laboratoire ont été lavées et que, d'autre part, la fonction de régression dans le cas *in situ*, a été déterminée non pas en considérant l'ensemble des mesures, mais seulement les valeurs moyennes des descripteurs à chacune des dates de mesures. Quoi qu'il en soit, la courbe est ici encore plus voisine d'une droite (dans la gamme de valeurs de clarté et de saturation concernées).

Les autres relations, entre descripteurs de la couleur *in situ*, sont illustrées globalement par la représentation 3D donnée sur la figure 7. On retrouve bien l'évolution représentée sur la figure 5. Cependant, cette évolution, qui représente ici aussi le parcours moyen suivi par la couleur d'une baie, est moins détaillée du fait que seules les valeurs moyennes ont été considé-

rées (simplification justifiée par un nombre trop important de valeurs à représenter : 5600 triades clarté-saturation-angle de teinte).

Si l'on se limite à la représentation des coordonnées primaires, a^* et b^* , qui définissent la saturation et l'angle de teinte sur le cercle chromatique, l'ensemble des points de mesure *in situ* se répartit également en deux nuages principaux (figure 8) et définissent une trajectoire moyenne qui montre aussi les trois phases

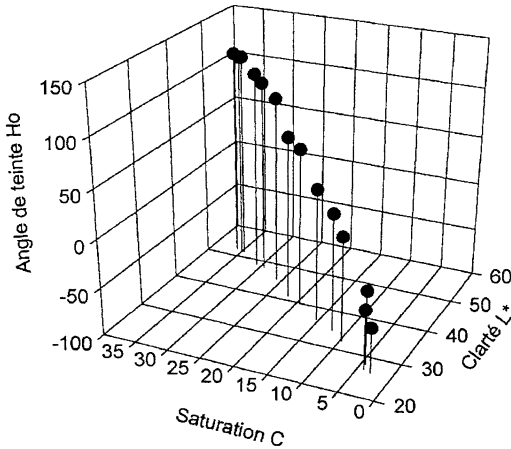


Fig. 7 — Représentation en trois dimensions de la relation liant, au cours de la maturation *in situ*, les valeurs moyennes des trois descripteurs la couleur, pour les mêmes baies qu'en figure 6

Fig. 7 — 3D representation of the averaged color descriptors for the berries shown in figure 6

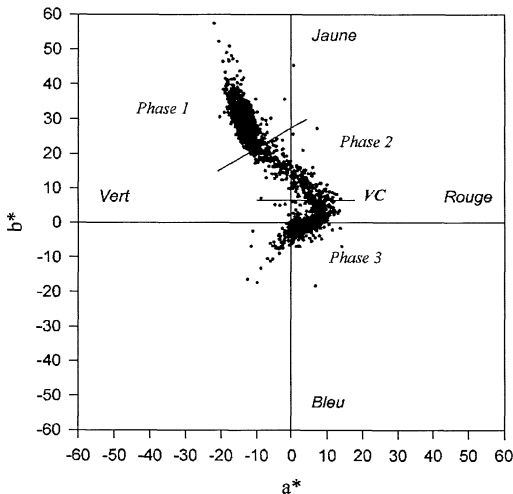


Fig. 8 — Représentation des couples a^* , b^* dans le plan normalisé des teintes, pour l'ensemble des mesures effectuées sur les prélèvements de 1993, 1994 et 1995 (5640 baies). VC : véraison au sens classique.

Fig. 8 — Representation of the a^* , b^* couples in the normalized plan of the hue descriptor, for all the measures effected in 1993, 1994 and 1995 (5640 berries). VC is the classical véraison

principales de l'évolution de la baie. On remarque que, pendant les phases 1 et 2, la couleur évolue vers le rouge alors qu'au moment de la véraison (phase 3), la coloration rouge rétrograde vers le vert avec évolution de b^* vers le bleu.

II — DYNAMIQUE DE COLORATION *IN SITU*

L'analyse présentée au paragraphe précédent, donne une idée du parcours moyen suivi par la couleur d'une

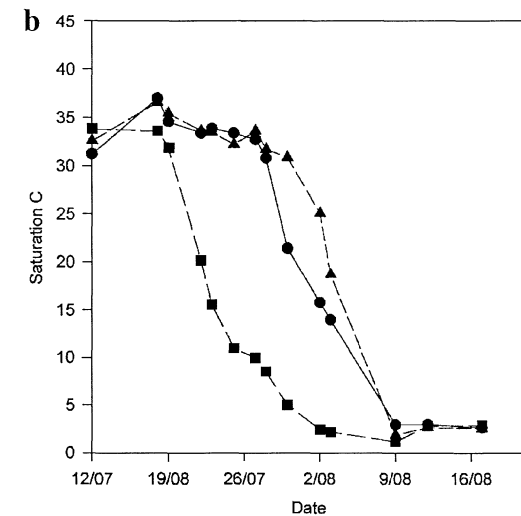
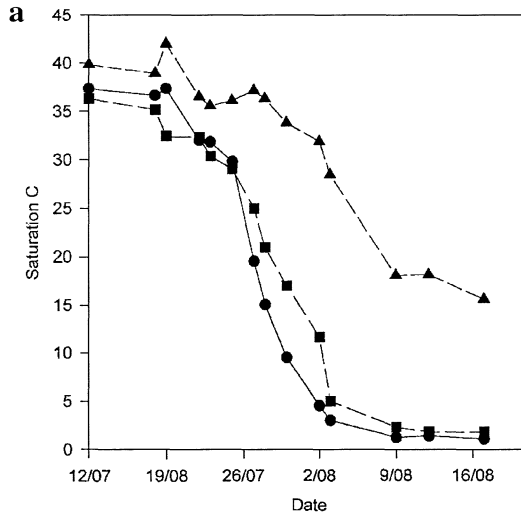


Fig. 9 — Évolutions de la saturation de quelques baies individuelles suivies *in situ* tout au long de la maturation en 1995.

a : trois baies qui démarrent leur coloration à peu près en même temps

b : trois baies dont les colorations se produisent à des moments différents

Fig. 9 — Evolutions of the saturation descriptor for some berries *in situ* followed all along their ripening in 1995

a : 3 berries triggering their coloration approximately at the same time

b : three other berries triggering their coloration at different times

baie au cours de sa maturation, mais elle ne renseigne pas réellement sur la dynamique qui y est associée. Les résultats suivants précisent celle-ci, d'une part, pour des baies individuelles, d'autre part, pour les populations de baies mesurées *in situ*.

1) Dynamiques individuelles

Sur les figures 9a et 9b sont représentées pour exemple, quelques courbes d'évolution du descripteur saturation. D'une façon générale, les cinétiques sont globalement d'allure sigmoïde (en S inversé), comme d'ailleurs pour les deux autres descripteurs, clarté et angle de teinte (pour certaines baies, la diminution de l'angle de teinte peut s'effectuer 8 à 15 jours plus tard que celle de la clarté ou de la saturation, ce qui est conforme aux conclusions issues de la figure 4). On remarque que l'on peut trouver des baies qui démarrent leur coloration à peu près en même temps, mais avec des pentes moyennes sensiblement différentes (figure 9a). On peut aussi observer des courbes avec un asynchronisme notable au niveau du démarrage de la coloration, mais avec des pentes moyennes très voisines (figure 9b). Ces hétérogénéités de comportement ou ces asynchronismes de coloration, détectées par chromamétrie, sont bien connues du viticulteur qui les observe notamment au moment de la véraison ; elles reflètent l'individualité de la réponse de la baie, en fonction de conditions comme : la physiologie propre de la souche, la position de la baie dans la grappe, la position de la grappe sur la souche, ou encore l'influence des facteurs environnementaux...

2) Dynamique de populations représentatives

Les figures 10, 11 et 12 représentent respectivement les évolutions de la clarté, de la saturation et de l'angle de teinte, en fonction de la date des mesures *in situ* réalisées en 1994. Les évolutions des descripteurs, d'allures sigmoïdes, sont conformes à celles qui ont été précédemment décrites, mais il est possible d'estimer ici les vitesses moyennes d'évolution des différents descripteurs au cours de la campagne considérée (les courbes étant sigmoïdes, les courbes de vitesse qui en dérivent présentent un maximum à leur point d'inflexion). Ainsi, la vitesse maximum de diminution de la clarté, comme celle de la saturation, est-elle d'environ 1,6 unités/jour et celle de l'angle de teinte d'environ 7°/jour. Quel que soit le descripteur considéré, on voit donc que la durée du passage de la baie verte à la baie mûre peut être estimée pour une baie moyenne à environ quatre semaines. On remarque toutefois que ces cinétiques *in situ* ne permettent pas de distinguer le retard dans la diminution de l'angle de teinte, retard qui est visible sur certaines cinétiques individuelles et auquel on pouvait s'attendre compte tenu de la quasi-stabilité de ce paramètre pendant la première phase,

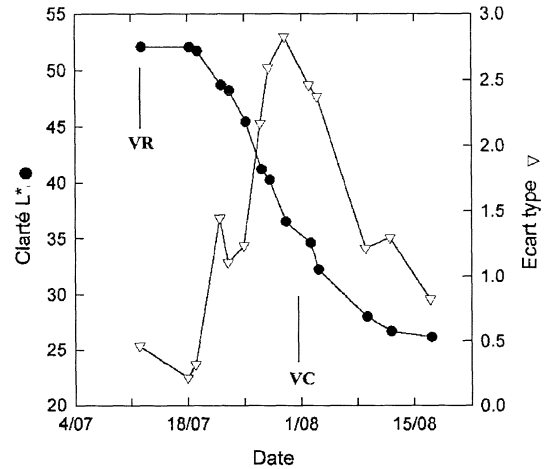


Fig. 10 — Évolution de la clarté moyenne (●) et de son écart type (▽) en fonction de la date des mesures réalisées *in situ* en 1994

Chaque point correspond à la moyenne des 396 mesures effectuées le même jour sur les mêmes baies préalablement repérées (396 baies). VC : véraison au sens classique - VR : véraison au sens rhéologique.

Fig. 10 — Evolutions of the averaged luminance (●) and of the standard deviation (▽) versus the date of the measures effected *in situ* in 1994

Each point is the mean of 396 measures effected, for each sample, during ripening of the same berries. VC is the classical véraison ; VR is the rheological (softening) véraison.

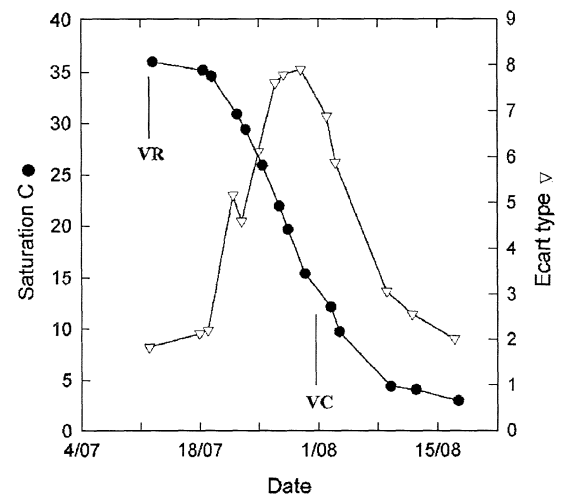


Fig. 11 — Évolution de la saturation moyenne (●) et de son écart type (▽) en fonction de la date des mesures réalisées *in situ* en 1994

Chaque point correspond à la moyenne des 396 mesures effectuées le même jour sur les mêmes baies préalablement repérées (396 baies).

Fig. 11 — Evolutions of the averaged saturation (●) and of the standard deviation (▽) versus the date of the measures effected *in situ* in 1994

Each point is the mean of 396 measures effected, for each sample, during ripening of the same berries.

les deux autres descripteurs ayant largement commencé à diminuer. Un tel résultat suggère que la première phase doit être en moyenne nettement plus rapide que la seconde. Cette période n'apparaîtrait donc pas précisément sur les cinétiques.

La date de début de la véraison viticole ou classique, déterminée par le comptage des baies vérees ou pigmentées, se situant vers le 1^{er} août en 1994 lors des mesures *in situ*, il est facile de constater que la couleur de la baie a déjà fortement évolué depuis le démarrage de la diminution des différents descripteurs, démarrage qui se situe vers le 18 juillet. Il est à noter que ce démarrage correspond au début de l'augmentation des écarts thermiques entre la température des grappes et celle de l'air environnant (IGOUNET *et al.*, 1995), mais également au début du ramollissement de la baie jugée à l'aide du rhéomètre Pénélaup (ROBIN *et al.*, 1995) ; c'est pour cette dernière raison que l'on a qualifié de « véraison rhéologique » (notée VR sur les figures) cette période où commencent les principales modifications physiologiques de la maturation. Ainsi, on voit qu'un décalage minimum d'une quinzaine de jours peut exister entre le début des modifications physiologiques, et ce que l'on peut observer « à l'œil » et qui correspond à la véraison au sens classique ou viticole du terme (celle-ci est notée VC sur les figures). Cette véraison classique ne serait donc jugée que lorsque les descripteurs de la couleur des baies sont respectivement inférieurs à 35 pour la clarté, à 10-15 pour la saturation et à 20-25° pour l'angle de teinte. Si l'on tient compte des trois phases qui ont été définies à partir de la figure 4, le décalage indiqué correspondrait à la durée des phases 1 et 2 et la véraison classique ne démarrerait qu'à la phase 3, lorsque les valeurs des descripteurs deviennent inférieures aux valeurs ci-dessus mentionnées. Si, comme on a pu le définir, la maturation jugée par le changement de couleur dure environ quatre semaines, la vitesse de pigmentation, ou de véraison au sens strict, apparaît par contre plus rapide, d'une durée d'environ huit jours, si l'on se base sur le passage d'une valeur de saturation proche de 10 à la valeur 2 (estimation faite sur le début de la vague correspondant à la phase 3 en figure 3c).

Les évolutions des écarts types, sur chaque population examinée et pour chacun des descripteurs, sont aussi reportées sur les figures 10, 11 et 12. On observe, quel que soit le descripteur, une évolution sous forme de courbe en cloche. Il est remarquable de constater que le maximum de ces courbes correspond à peu près à la date de la véraison classique (VC). Ce résultat se justifie en fait très bien si l'on se rapporte à la figure 3c dont il vient d'être question : c'est effectivement au moment du début de la troisième phase caractérisant la pigmentation que l'on observe la plus grande dis-

persion des points de mesure. L'observation de courbes en cloche pour les écarts types traduit également l'hétérogénéité de coloration déjà mentionnée. L'hétérogénéité maximale observée au moment de la véraison, a pour origine les différences de vitesse de pigmentation d'une baie à l'autre et aussi l'asynchronisme dans le démarrage de celle-ci, comme on a pu le préciser à partir des figures 9a et 9b.

3) Influence des conditions environnementales

Si les mécanismes de base commandant la coloration du raisin, comme d'ailleurs l'ensemble des mécanismes liés à la maturation en général, sont sous la dépendance du génome, il apparaît que les conditions de l'environnement (température, éclairage, statut hydrique) conjuguées avec celles imposées par la phytotechnie, peuvent moduler à des degrés variables la dynamique de la coloration des baies. Certaines des irrégularités et des asynchronismes observés pour les évolutions individuelles sont sans doute la conséquence des conditions microclimatiques au voisinage de la grappe et/ou de la souche.

Des résultats permettant de corroborer cette hypothèse, ont été récemment obtenus à partir de l'analyse des dynamiques de coloration *in situ* des baies de Syrah de deux situations culturales modèles où l'on a modifié artificiellement les propriétés optiques et spectrales de la surface du sol sous les souches (sol recou-

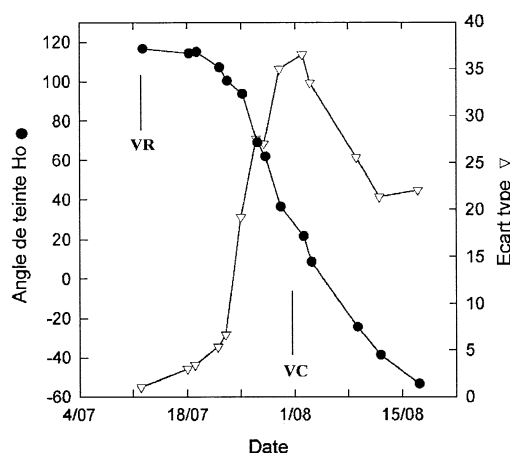


Fig. 12 — Evolution de l'angle de teinte moyen (●) et de son écart type (▽) en fonction de la date des mesures réalisées *in situ* en 1994

Chaque point correspond à la moyenne des 396 mesures effectuées le même jour sur les mêmes baies préalablement repérées (396 baies).

Fig. 12 — Evolutions of the averaged hue (●) and of the standard deviation (▽) versus the date of the measures effected *in situ* in 1994

Each point is the mean of 396 measures effected, for each sample, during ripening of the same berries.

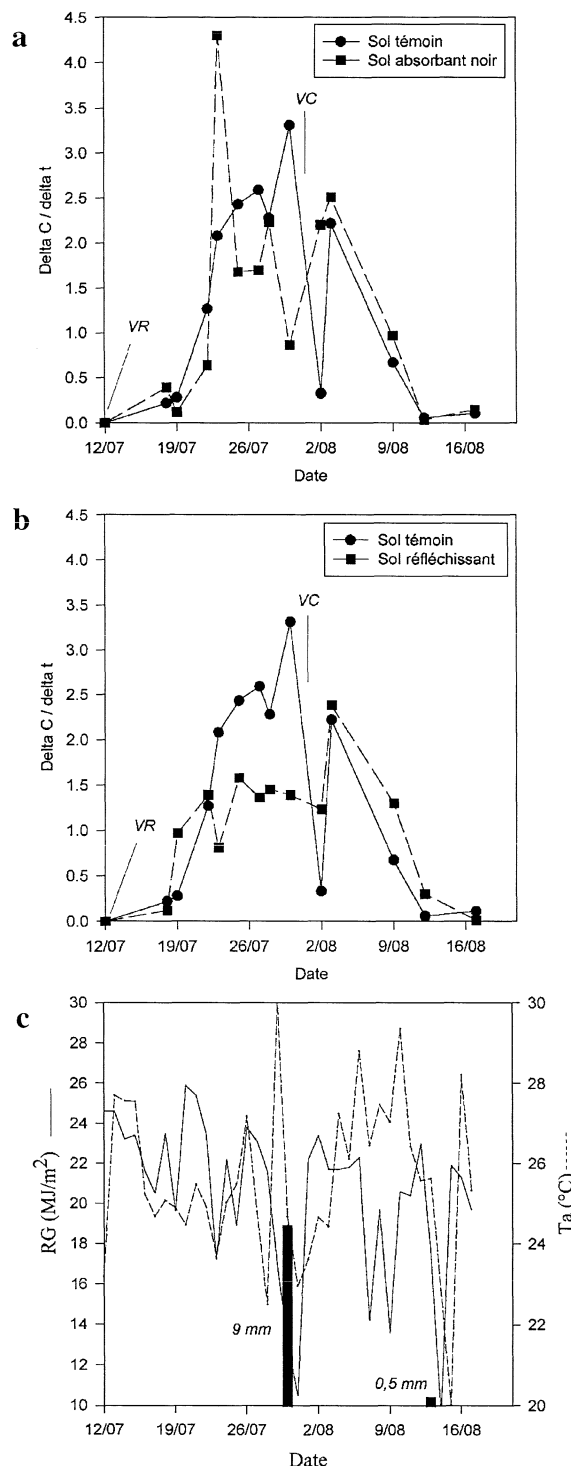


Fig. 13 — Évolutions comparées des vitesses de coloration des baies de Syrah, jugées à partir de la saturation, pour deux situations culturales où l'on a modifié la nature du revêtement de sol (vers la mi-juin).

- a : sol revêtu d'un film absorbant noir comparé au sol témoin
- b : sol revêtu d'un film réfléchissant aluminisé comparé au sol témoin
- c : évolution des principaux paramètres météo sur la période

Fig. 13 — Evolutions of the calculated saturation rates during the ripening of berries, for two cultural situations differing by modification, at the berry onset, of the nature of the soil surface coverage, compared with standard situation (naked soil) and of some climatic parameters.

- a : soil recovered with a black polyethylene film
- b : soil recovered with a light reflecting aluminized film
- c : evolutions of air temperatures, visible sun irradiances and rainfalls during the period.

vert d'un film absorbant en polyéthylène noir, sol recouvert d'un film aluminisé réfléchissant (SAUVAGE *et al.*, 1995). Les effets de ces situations sur la dynamique de coloration sont comparés à l'effet du sol nu témoin. Les résultats de cette expérimentation présentés sur les figures 13a et 13b, suggèrent en effet que les conditions radiatives et/ou thermiques, imposées au microclimat de la souche par les revêtements artificiels (ROBIN *et al.*, 1996), ont une incidence sur la vitesse de coloration jugée ici à partir du paramètre saturation C (la vitesse de coloration est estimée à partir du rapport DC/Dt qui représente la différence entre deux mesures successives de C, rapportée au temps ayant séparé ces deux mesures). Les courbes, globalement en cloche montrent des différenciations significatives qui sont à relier à la nature de la couverture déposée au sol, couverture qui modifie les microclimats radiatif et thermique dans la canopée. On remarque aussi l'effet vraisemblablement dû, à la fin juillet, à une pluie de 9 mm et/ou à une forte diminution du rayonnement global (figure 13c).

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

La pertinence des relations exposées et la bonne définition des « parcours », suivis par les trois descripteurs de la couleur des baies du cépage Syrah au cours de sa maturation, ont été rendues possibles grâce à l'usage du chromamètre Minolta CR 200, appareil qui permet d'effectuer rapidement un grand nombre de mesures, que ce soit au champ sur des baies non détachées de leur grappe, ou bien au laboratoire sur des baies prélevées par ciselage au niveau du pédicelle. On a pu par ailleurs observer pour ce cépage qu'il y avait superposition des nuages de points d'une façon indépendante du millésime. Cette constatation a donc permis le cumul des couples ou des triades de valeurs sur le même graphique, ce qui a contribué à une meilleure définition tant des relations entre descripteurs que de leurs évolutions au cours de la maturation.

L'analyse des relations entre l'angle de teinte et la saturation permet de définir le trajet suivi par une baie moyenne au cours de sa maturation, depuis son stade vert jusqu'à son stade mûr (figure 4). Ce trajet peut être

décomposé en trois phases distinctes. Si cette évolution représente celle des composés anthocyaniques du raisin, on retrouve là les conclusions formulées par de nombreux auteurs qui distinguent effectivement, mais par des méthodes chimiques, trois phases dans l'évolution de ces composés au cours de la maturation (RIBÉREAU-GAYON, 1982 ; ROGGERO *et al.*, 1986 ; GONZALES *et al.*, 1986 ; POPESCU *et al.*, 1986). Cependant dans le cas présent, il doit être tenu compte du fait que les variations de couleur mesurées résultent principalement des métabolismes chlorophyllien et polyphénolique.

Ainsi, durant la première phase, où l'angle de teinte est à peu près constant, la diminution très sensible de la saturation (ou de la clarté) pourrait être associée à la destruction des chloroplastes (BRANAS, 1974) ou à la disparition des pigments chlorophylliens (RAZUNGLES, 1985). On rappellera que le démarrage de cette phase correspond au début du ramollissement des baies (ROBIN *et al.*, 1995) ; ce ramollissement ou « véraison rhéologique » (VR) s'effectuerait donc à angle de teinte constant, c'est-à-dire sans modification sensible de la teinte (les baies restent vertes).

La seconde phase, pendant laquelle se produit une importante modification de la teinte des baies, l'angle de teinte passant d'environ 115° à des valeurs voisines de 25° (le paramètre a^* évolue vers le rouge, figure 8), pourrait correspondre à la biosynthèse de composés proanthocyanidiques dans les pellicules. La modification de couleur, durant cette phase, n'est pas visible, l'appréciation de la véraison au sens classique (VC) n'étant possible qu'à la fin de cette phase. Cette hypothèse pourrait s'accorder avec les observations effectuées par DARNÉ en 1991, qui précise que la synthèse des composés anthocyaniques s'effectuerait bien avant que le changement de couleur caractérisant la véraison ne soit visible.

Enfin, la troisième phase, qui se présente sous la forme d'une vague sans continuité avec la précédente, se caractérise par une importante variation de teinte à saturation (ou clarté) pratiquement constante (pour $Ho < 0$ notamment). Elle correspondrait à l'accumulation des composés anthocyaniques ou à la transformation de ceux précédemment apparus, le paramètre a^* retournant vers le vert et le paramètre b^* continuant son évolution vers le bleu (figure 8). Si l'on se réfère à DARNÉ (1995), cette accumulation d'anthocyanes dans la pellicule pourrait aussi être le résultat de la migration des tanins proanthocyanidiques depuis les pépins vers la pellicule. La discontinuité caractérisant le début de cette phase est à rapprocher de la brusque discontinuité observée par GONZALEZ *et al.* (1986) dans leur étude sur

l'accumulation des composés anthocyaniques dans la pellicule de la variété Cencibel.

Le changement significatif du sens de coloration des baies qui se produit au début de la troisième phase, changement particulièrement visible sur la figure 8, pourrait aussi s'expliquer par l'augmentation significative du pH vacuolaire (environ une unité pH entre état vert et état mûr) suite à la chute d'acidité caractérisant la véraison. En effet, une diminution d'acidité modifiant l'état d'ionisation du noyau flavonoïde entraîne un bluissement des composés anthocyaniques (BROUILLARD, 1988). Si cette hypothèse explicative était réelle, l'effet de la désacidification au moment de la véraison entraînerait donc un changement de couleur des composés phénoliques apparus en seconde phase, vers plus de bleu mais également vers plus de vert. La discontinuité observée entre les phases 2 et 3, suggérant que les composés de la phase 2 ne sont pas à l'origine des composés anthocyaniques de la phase 3, ainsi que le changement drastique du sens d'évolution du paramètre a^* (retour vers le vert), ne semblent pas cependant aller dans le sens d'une telle hypothèse. L'indépendance des phénomènes d'accumulation pelliculaire des deux types de composés polyphénoliques respectivement au cours des phases 2 et 3, peut être argumentée par le fait que, d'après les résultats obtenus par HRAZDINA (1986) sur le cépage De Chaunac, l'apparition des anthocyanes et l'activation des principales enzymes commandant la synthèse des phénylpropanoïdes et des flavonoïdes, se produisent justement au moment de l'accumulation des sucres, accumulation qui caractérise spécifiquement la phase de véraison, c'est-à-dire la phase 3. Des résultats récents (BOSS *et al.* 1996), indiquent plus précisément que c'est à ce moment qu'est exprimée l'UDP-flavoïde 3-o-glucosyl transférase, enzyme impliquée dans la coloration des pigments polyphénoliques et régulée de façon indépendante. On ne peut non plus exclure totalement les incidences éventuelles d'autres phénomènes susceptibles de modifier *in vivo* la couleur (BROUILLARD, 1986), comme l'association entre molécules d'anthocyanes ou encore l'effet de l'hydratation croissante de ces molécules du fait du gonflement vacuolaire à la véraison. Il n'est pas impossible qu'au sein d'une cellule de la pellicule et plus spécialement au sein de sa vacuole, plusieurs des phénomènes précédemment envisagés puissent intervenir concomitamment, la modification de la teinte étant alors la résultante de ces divers phénomènes.

L'analyse effectuée sur la base des relations entre descripteurs, bien que permettant de distinguer trois phases majeures dans l'évolution du phénomène de coloration des baies, ne permet pas de déterminer les vitesses relatives à chacune d'entre elles. Une idée sur

leur dynamique respective est apportée par l'examen des cinétiques de coloration *in situ* (figures 10, 11 et 12). On peut constater une évolution similaire en S inversé pour les trois paramètres chromatiques, la diminution de ces trois paramètres s'effectuant sur environ 4 semaines, depuis le démarrage des modifications de couleur (noté VR sur les figures) jusqu'à la pleine maturité, en passant par la période de véraison *stricto sensu* (notée VC sur les figures). Comme déjà indiqué, on notera qu'un décalage d'environ 3 semaines existe entre le démarrage du ramollissement des baies, le début des modifications de couleur non visibles à l'œil mais détectées par le chromamètre (VR), et la véraison classique (VC). Compte tenu de la faible durée de la première phase, cette période correspondrait surtout à la phase 2. La phase 3 serait plus rapide, une semaine environ, ce qui correspond à peu près à la durée de la véraison telle qu'elle peut être observée au vignoble.

Il est bien connu que la lumière et la température sont des facteurs qui modulent très sensiblement la biosynthèse des composés polyphénoliques dans les pellicules (RIBÉREAU GAYON, 1982). Le ralentissement ou l'inhibition de la biosynthèse des composés phénoliques par des températures élevées a été particulièrement souligné par SEPULVEDA *et al.* (1986), SEPULVEDA et KLIEWER (1986) et par SMART *et al.*, (1988). Comme on a pu le montrer récemment (ROBIN *et al.*, 1996), l'état thermique des baies d'une grappe dépend des conditions radiatives environnantes et notamment du pouvoir réflecteur ou absorbant du sol. En plus de l'effet de conditions climatiques ponctuelles, comme une pluie par exemple, les résultats présentés sur les figures 13a et 13b illustrent bien l'impact que peuvent avoir les conditions radiatives et thermiques de l'environnement proche des grappes sur la dynamique de pigmentation des baies, notamment sur la pigmentation associée aux composés anthocyaniques.

L'ensemble des résultats présentés dans cette étude soulignent finalement l'utilité de l'outil chromamétrique dans toutes les études qui concernent la maturation du raisin. Cet outil nous paraît apte à donner des renseignements pertinents sur la biosynthèse des composés phénoliques en liaison avec les divers effets prédisposant à la physiologie de la vigne, et à ses réponses en fonction des facteurs variétaux, culturels, environnementaux ou de terroir.

Remerciements : Une partie des travaux présentés dans ce rapport a été réalisée grâce aux soutiens financiers de la Région Languedoc Roussillon et de l'ONIVINS.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AUBERT S., AMIOT M.J. et NICOLAS J., 1992. Les critères de brunissement des pommes. *Sci. Aliments*, **12**, 625-647.
- BAGGIOLINI M., 1952. Les stades repères dans le développement annuel de la vigne et leur utilisation pratique. *Rev. Romande Agric. Vitic.*, **8**, 4-6.
- BAKKER J., BRIDLE P. et TIMBERLAKE C.F., 1986. Tristimulus measurements (CIELAB 76) of port wine colour. *Vitis*, **25**, 67-78.
- BOSS P. K., DAVIES C. et ROBINSON S.P., 1996. Analysis of the expression of anthocyanin pathway genes in developing *Vitis vinifera* L. cv Shiraz berries and the implications for pathway regulation. *Plant Physiol.*, **111**, 1059-1066.
- BRANAS, 1974. *Viticulture*. Ed. Dehan, Montpellier, 990 p.
- BROUILLARD R., 1988. Flavonoids and flower colour. *In: The flavonoids, Advances in research since 1980*. Harborne J.B. ed., Chapman and Hall, NY and London, 525-538.
- BROUILLARD R., JAY M., BIOLLET J.P. et CHIROL N., 1993. Polyphenol and pigmentation in plant. *In: Polyphenolic phenomena*. Ed. INRA, Paris, 41-48.
- DARNÉ G., 1991. Recherches sur la composition en anthocyanes des grappes et des feuilles de vigne. *Thèse de Doctorat ès Sciences*, Bordeaux I, 206 p.
- DARNÉ G., 1995. Synthèse des anthocyanes et maturation des pépins dans les baies des raisins noirs. *V^e Symp. int. Œnol.*, 15-17 juin 1995, Bordeaux, 33-37.
- FLANZY C., FLANZY M., ANDRE P. et CHAMBROY Y., 1969. Fixation à l'obscurité du ¹⁴CO₂ gazeux dans les baies de raisin en anaérobiose. II. Devenir du ¹⁴C au cours de la fermentation intracellulaire. *Ann. Technol. Agric.*, **18**, 307-325.
- GONZALEZ M.L., GARRIDO J.L., DIEZ C. et SANTA MARIA G., 1986. Évolution des composés anthocyaniques au cours de la maturation des fruits de *Vitis vinifera* L. (var. Cencibel). *XIII^e Congr. int. Groupe Polyphénols*, 9-11 juillet 1986, Montpellier, 389-393.
- HRAZDINA G., 1986. Biosynthesis and accumulation of phenolics in grapes. *XIII^e Congr. int. Groupe Polyphénols*, 9-11 juillet 1986, Montpellier, 462-465.
- IGOUNET O., BALDY C., ROBIN J.P., BOULET J.C., SANON M. et SUARD B., 1995. Effets de revêtements artificiels du sol sur la température à l'intérieur des grappes de raisins au cours de la maturation. *J. Int. Sci. Vigne Vin*, **29**, n°3, 131-142.
- IGOUNET O., BALDY C., SUARD B., SAUVAGE F.X., LOPEZ F., BOULET J.C. et ROBIN J.P., 1995. Régime thermique du raisin (*Vitis vinifera* L., cépage Syrah) en cours de maturation. Influence de la couleur des baies, du degré de compacité des grappes et

- du régime éolien local. *J. Int. Sci. Vigne Vin*, **29**, n°4, 193-204.
- LEDEME P., GONNET J.F. et JAY M., 1988. Relation entre les données colorimétriques et le contenu anthocyanique des fleurs d'œillet (*Dianthus caryophyllus*). *XIV^e Congr. int. Groupe Polyphénols*, 16-19 août 1988, Sainte Catharines, Canada, 32-36.
- MAC LAREN, 1980. Food colorimetry. In : *Developments in food colours*, tome 1. Walford J. ed., London, Applied Science Publishers Ltd., 27-45.
- POPESCU I.V., IONITA V., TUDORACHE A., MARI-NESCU E. et BILCIURESCU A., 1986. Quantitative and qualitative evolution of anthocyanins during grapes maturation in case of some *Vitis* cultivars. *XIII^e Congr. int. Groupe Polyphénols*, 9-11 juillet 1986, Montpellier, 491-493.
- RAZUNGLES A., 1985. Contribution à l'étude des caroténoïdes du raisin : teneur et localisation dans la baie, évolution au cours de la maturation. *Thèse*, Montpellier.
- RIBÉREAU-GAYON P., 1982. The anthocyanins of grapes and wines. In : *Anthocyanins as food colors*. Markakis P. ed., Acad. Press, NY and London, 209-244.
- ROBIN J.P., ABBAL P. et FLANZY C., 1995. La fermeté des baies de raisin : définition d'un indice de fermeté, corrélation avec les modifications de couleur et application à la détection précoce de la véraison. *V^e Symp. int. Œnol.*, 15-17 juin 1995, Bordeaux.
- ROBIN J.P., SAUVAGE F.X., BOULET J.C., SUARD B. et FLANZY C. 1996. Reinforcement of the radiative and thermic stresses of the grapevine in field conditions using a reflective soil cover. Repercussions on the must composition and on the wine quality. *IVth Int. Symp. on Cool Climate Viticulture and Enology*, 16-20 juillet, Rochester, NY, USA.
- ROGGERO J.P., COEN S. et RAGONNET B., 1986. High performance liquid chromatography : survey on changes in pigments content in ripening grapes of Syrah. An approach to anthocyanin metabolism. *Am. J. Enol. Vitic.*, **37**, 77-83.
- SAUVAGE F.X., O. IGOUNET, BOULET J.C., RAZUNGLES A., BALDY C. et ROBIN J.P., 1995. Modification du microclimat radiatif chez la vigne : stress thermique des grappes, répercussions sur la composition du moût et sur la qualité du vin. *V^e Symp. int. Œnol.*, 15-17 juin 1995, Bordeaux, 55-61.
- SEPULVEDA G., KLIEWER M.W. et RYUGO K., 1986. Effects of high temperature on grapevines (*Vitis vinifera* L.). translocation of ¹⁴C-photosynthetats. *Am. J. Enol. Vitic.*, **37**, 13-19.
- SEPULVEDA G. et KLIEWER M.W., 1986. Stomatal response of three grapevine cultivars (*Vitis vinifera* L.) to high temperature. *Am. J. Enol. Vitic.*, **37**, 44-52.
- SMART R.E., SMITH S.M. et WINCHESTER R.V., 1988. Light quality and quantity effects on fruit ripening for Cabernet Sauvignon. *Am. J. Enol. Vitic.*, **39**, 250-257.

Manuscrit reçu le 27 août 1996 ;
accepté pour publication le 4 novembre 1996

