

Évolution des composés phénoliques au cours de la croissance et de la maturation des fruits de tomates «cerise» (*Lycopersicum esculentum* var. *cerasiforme*).

A. FLEURIET

EVOLUTION DES COMPOSES PHENOLIQUES AU COURS DE LA CROISSANCE ET DE LA MATURATION DES FRUITS DE TOMATES «CERISE» (*LYCOPERSICUM ESCULENTUM* VAR. *CERASIFORME*)

A. FLEURIET

Fruits, Fev. 1976, vol. 31, n°2, p. 117-126.

RESUME - La croissance et la maturation des fruits de tomates «cerise» sont marquées par la présence d'un nombre de plus en plus grand de composés phénoliques, en particulier de monophénols. Les concentrations en acide chlorogénique augmentent pendant les tout premiers jours de la vie du fruit puis diminuent pendant la croissance et la maturation. Dans tous les cas, les quantités d'acide chlorogénique sont beaucoup plus importantes dans la pulpe que dans le péricarpe des fruits.

INTRODUCTION

Le rôle des composés phénoliques dans la maturation des fruits a fait depuis quelques années l'objet de diverses recherches, en particulier dans les cas où la maturation est perturbée. Ainsi, au cours de la conservation de fruits tropicaux et subtropicaux, comme les dattes (MAIER et METZLER, 1965), les avocats (RAMÍREZ-MARTÍNEZ et LUH, 1973) et les ananas (TEISSON, 1972 ; DIEUDONNE, communication personnelle) on observe fréquemment l'apparition de brunissements enzymatiques où interviennent les composés phénoliques. Par ailleurs, la maturation des fruits peut être accélérée à la suite de blessures et on note alors une évolution très caractéristique des composés phénoliques (TRONCHET 1971 ; FLEURIET et MACHEIX, 1974). Dans tous les cas, l'intervention possible de ces composés

dans la synthèse même de l'éthylène, hormone qui permet le déclenchement de la maturation, est maintenant envisagée (YANG 1967, MAPSON ET WARDALE 1968 ; WARDALE 1973).

Les fruits de tomates «cerise» (*Lycopersicum esculentum* var. *cerasiforme*), pour lesquels nous avons déjà rapporté quelques observations préliminaires (FLEURIET et MACHEIX, 1974) semblent être un bon matériel pour étudier les relations existant entre blessures et maturation. Cependant, la connaissance préalable des principaux composés phénoliques de ces fruits ainsi que de leur évolution qualitative et quantitative au cours de la croissance et de la maturation, est indispensable et les résultats majeurs s'y rapportant font l'objet du présent travail.

Parmi les divers composés phénoliques déjà mis en évidence dans les tomates, l'acide chlorogénique est toujours le plus abondant, aussi bien dans le péricarpe ou la pulpe

* Laboratoire de Physiologie des Organes végétaux, CNRS, et Laboratoire de Physiologie végétale appliquée, Université Pierre et Marie Curie, 4 ter route des Gardes, 92190 Meudon.

que dans le jus des fruits (HERMANN, 1957 ; JURICS, 1966 ; RIVAS et LUH, 1968 ; TRONCHET, 1970 a et b ; WALKER, 1962 a ; WARDALE, 1973). Les acides p-coumarique, caféique, férulique et sinapique y ont été souvent signalés bien qu'il soit rare de trouver ces acides à l'état libre dans les fruits où ils sont généralement liés à l'acide quinique ou aux sucres (VAN BUREN, 1970). Il est probable que les acides hydroxycinnamiques libres, ainsi mis en évidence, proviennent d'une hydrolyse préalable des extraits, processus pouvant partiellement survenir en cours d'extraction, ou qui peut être volontairement utilisé à des fins analytiques (WARDALE, 1973). A côté des acides hydroxycinnamiques ou de leurs dérivés, plusieurs travaux font état de l'importance des dérivés de la quercétine dans l'épiderme des fruits de tomates, en particulier de la rutine (quercétine 3 - rhamnoglucoside) qui est le plus abondant (WU et BURREL, 1958 ; TRONCHET, 1970 a et b).

L'évolution des composés phénoliques au cours de la croissance et de la maturation des tomates a été très peu étudiée. Seules les variations de l'acide chlorogénique et des acides hydroxycinnamiques ont été suivies, soit d'une manière semi-quantitative basée sur l'observation des chromatogrammes en lumière ultra-violette (WALKER, 1962 a), soit par estimation colorimétrique des acides libres résultant de l'hydrolyse des extraits (WARDALE, 1973) ; cependant, aucune donnée précise n'est fournie quant à l'évolution des dérivés des acides hydroxycinnamiques tels qu'ils existent naturellement dans les fruits.

Aussi, après avoir séparé et déterminé les principaux composés phénoliques présents dans les tomates « cerise » et tout particulièrement les formes estérifiées des acides hydroxycinnamiques, avons-nous suivi l'évolution de ces composés au cours de la vie du fruit.

MATÉRIEL

Les fruits étudiés sont obtenus au jardin expérimental du laboratoire à Meudon, sous serre ou en plein champ, pouvant ainsi être récoltés de juin à octobre. Leur taille maximale varie de 15 à 18 mm et leur développement dure de 40 à 60 jours selon les saisons. La constitution des lots expérimentaux est basée sur deux critères : couleur et diamètre des fruits. L'évolution de ces critères au cours de la croissance et de la maturation des fruits (LAVAL-MARTIN, 1969 ; FLEURIET, 1975) a permis de choisir cinq stades physiologiques dont les caractéristiques sont rassemblées dans le tableau 1. Le virage de couleur caractérisant la maturation de la tomate fait suite à une étape particulière du métabolisme respiratoire, dite crise climactérique, qui précède une chute considérable de l'intensité respiratoire au cours de la maturation (ULRICH, 1947). La situation des stades étudiés par rapport à la crise climactérique a été également rapportée dans le tableau 1.

Quelles que soient les saisons, le poids frais moyen des fruits jeunes augmente d'abord rapidement, puis beaucoup plus lentement pendant la maturation (figure 1 A) ; la teneur en matière sèche varie assez peu durant toute la vie des fruits (figure 1 B).

METHODES

Extraction et dosage des principaux composés phénoliques

Toutes les phases d'extraction sont conduites à 0°C. Le matériel congelé ou lyophilisé est broyé au broyeur à billes (type DANGOUMAU) puis la poudre obtenue est reprise par un mélange d'éthanol et d'eau (80 p. cent). Après 30 mn d'agitation, l'extrait est filtré et le résidu est épuisé plusieurs fois par de l'alcool à 80 p. cent (MACHEIX, 1968). Le filtrat obtenu est concentré puis directement utilisé pour la séparation des composés phénoliques par chromatographie mono ou bidimensionnelle sur papier Whatman n°3, en utilisant divers solvants :

- Butanol - acide acétique - eau (B.A.E.) (4/1/5, phase supérieure),
- Butanol - ammoniaque (B.A.) (1/1, phase supérieure). Ce solvant permet de séparer les esters des acides hydroxycinnamiques avec les sucres et ceux des mêmes acides avec l'acide quinique (HARBORNE et CORNER, 1961).
- Acétate de butyle - acide acétique - eau (A.B.A.E.) (4/1/5/ phase supérieure).
- Acide acétique à 2 p. cent (A.A.).

Les composés phénoliques sont repérés sur les chromatogrammes par observation en lumière ultra-violette à 345 nm, en présence ou non de vapeurs d'ammoniac. La présence d'un groupement o-diphénolique libre dans les molécules est mis en évidence par utilisation du réactif de Benedikt (REZNIK et EGGER, 1961).

Les méthodes utilisées pour l'identification des composés phénoliques ont été préalablement décrites (MACHEIX, 1974) ; révélation des chromatogrammes, étude des spectres d'absorption après dilution dans l'alcool à 80 p. cent ; comparaison des Rf et chromatographie avec quelques substances témoins, hydrolyses acide, basique ou enzymatique.

Après séparation chromatographique de l'acide chlorogénique dans l'A.B.A.E. et de la rutine dans l'A.A., ces deux composés sont dosés par spectrophotométrie en lumière ultra-violette, les mesures étant faites aux maximums d'absorption, respectivement à 328 et 362 nm. Dans tous les cas, afin d'éliminer les impuretés que le solvant est susceptible d'extraire du papier, une feuille de papier Whatman est développée dans le même solvant et une surface identique à celle de la tache à doser est éluee et sert de témoin. Les concentrations sont obtenues par référence

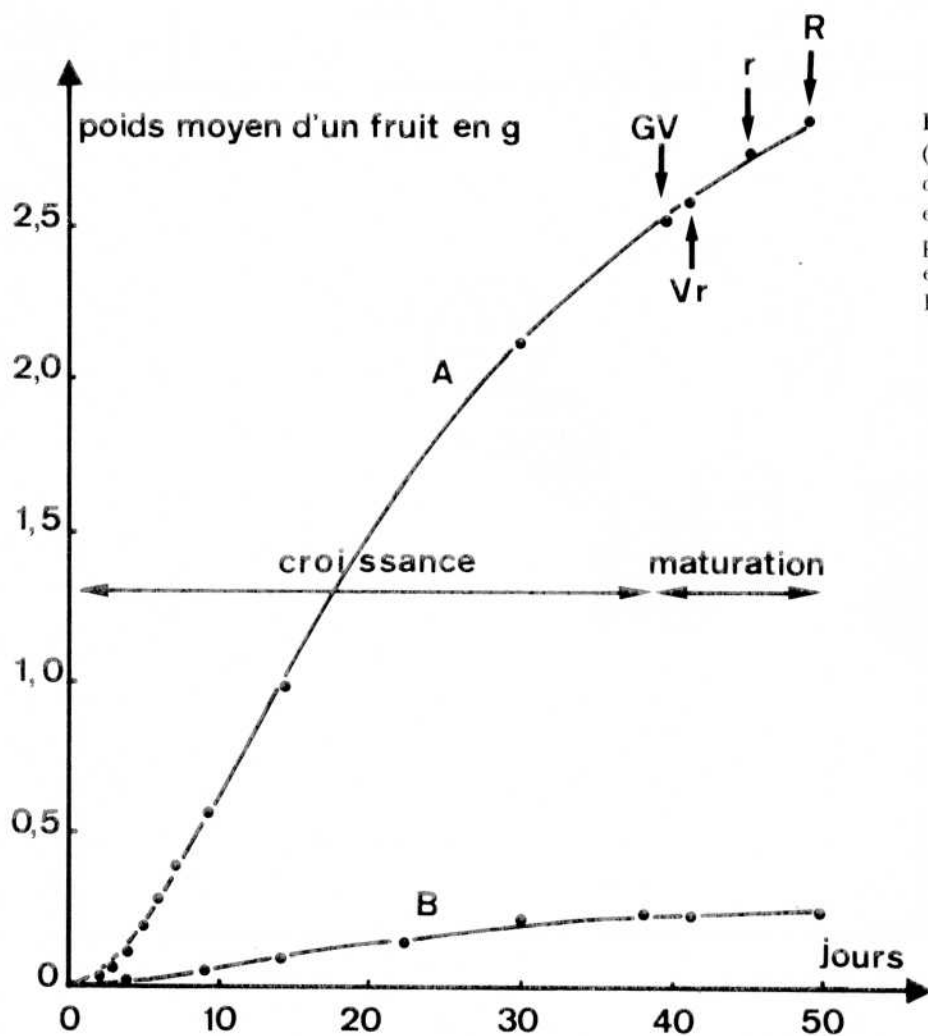


Figure 1. Variations du poids frais (A) et du poids sec (B) moyens d'un fruit au cours de la croissance et de la maturation (fruits développés en septembre). G.V. : fruits gros et verts ; V_r : vert rose ; r : roses ; R : rouges.

TABLEAU 1 - Caractéristiques des cinq stades choisis au cours de la croissance et de la maturation des fruits de tomates « cerise ».

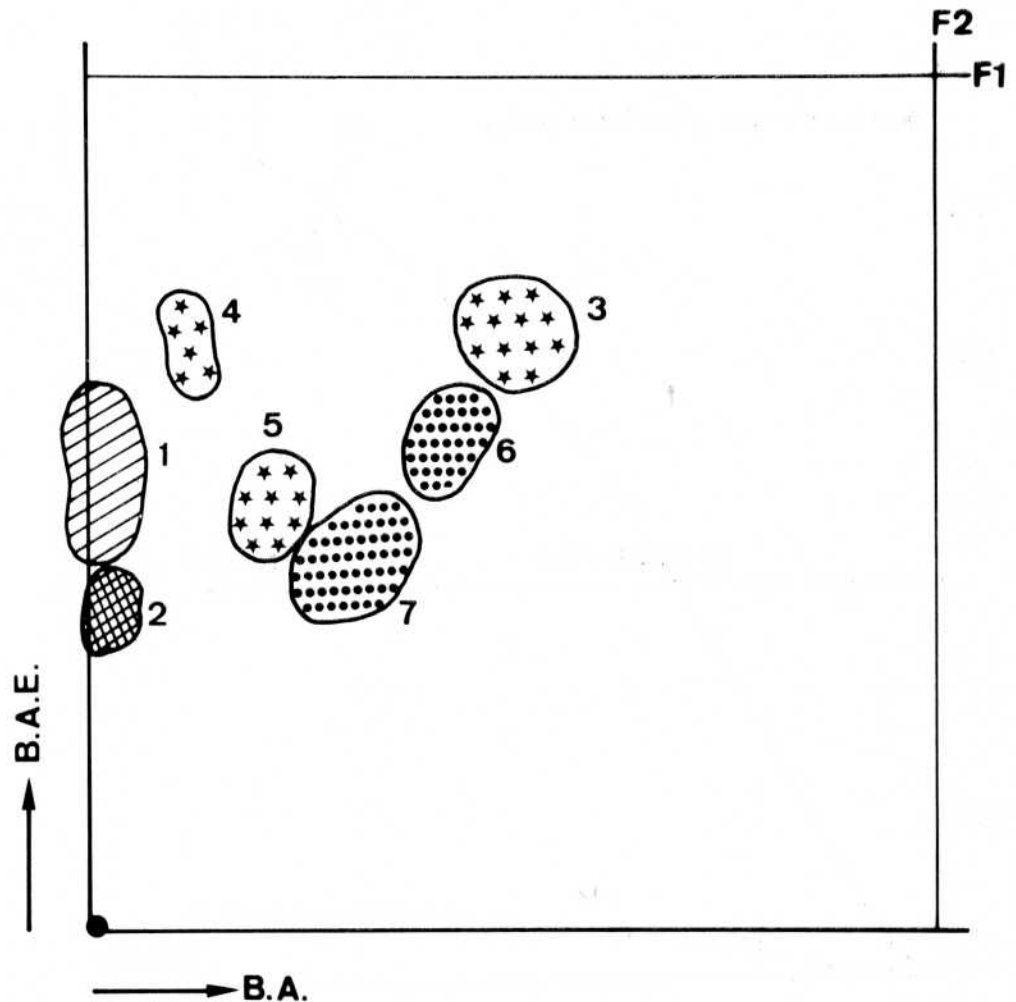
CROISSANCE		MATURATION		
stade P.V.	stade M.V.	stade G.V.	stade r	stade R
fruits petits et vert mat 4 mm de diamètre	fruits moyens et verts 12 mm de diamètre	fruits gros et vert brillant 16 mm de diamètre	fruits roses 16 mm de diamètre	fruits rouges 16 mm de diamètre
préclimactériques		climactériques	post-climactériques	

Figure 2. Chromatogramme bidimensionnel d'un extrait de fruits de tomates « cerise » au stade M.V. (12 mm).

Identification des composés phénoliques :

- 1 : acide chlorogénique,
- 2 : rutine,
- 3 : p-coumarylglucose,
- 4 : acide p-coumarylquinique,
- 5 : dérivé de l'acide p-coumarique (?)
- 6 : férulylglucose,
- 7 : dérivé de l'acide sinapique (?)

F1 et F2 : fronts des solvants.



à des courbes d'étalonnage effectuées à partir des produits témoins.

Le pourcentage de perte par défaut dû aux diverses étapes du dosage, chromatographie et élution en particulier, est d'environ 8 p. cent (MACHEIX, 1967).

RÉSULTATS

Identification des principaux composés phénoliques.

L'identification des composés phénoliques a été faite à partir d'extraits de fruits au stade M.V. La révélation des chromatogrammes par le réactif de Benedikt montre, parmi sept taches bien individualisées (figure 2), que deux correspondent à des o-diphénols (n°1 et 2) et les cinq autres à des monophénols ou tout au moins des composés ne présentant pas de groupement o-diphénolique libre. Parmi ces cinq derniers composés, trois présentent les caractéristiques des dérivés de l'acide p-coumarique (n°3, 4 et 5), en particulier ils ne sont fluorescents qu'en présence d'ammoniac.

Les différentes méthodes citées précédemment ont permis l'identification de cinq substances : composé n°1 = acide chlorogénique ; composé n°2 = rutine ; composé n°3 = p-coumarylglucose ; composé n°4 = acide p-coumarylquinique ; composé n°6 = férulylglucose. (tableau 2).

L'identification des composés n°5 et 7 n'a pu être menée que partiellement : il pourrait s'agir d'un troisième dérivé de l'acide p-coumarique (n°5) et d'un dérivé de l'acide sinapique (n°7).

Différences entre pulpe et péricarpe.

Les fruits de tomates « cerise » sont bicarpellés et des coupes transversales permettent de définir deux régions appelées pulpe et péricarpe. Comme SHUPHAN (1965), DUCKWORTH (1966) et HOBSON et DAVIES (1971), nous entendons par péricarpe les parois interne et externe du fruit et nous réservons le terme de pulpe à l'ensemble des graines et de la gelée les entourant.

Plusieurs différences existent entre les deux régions

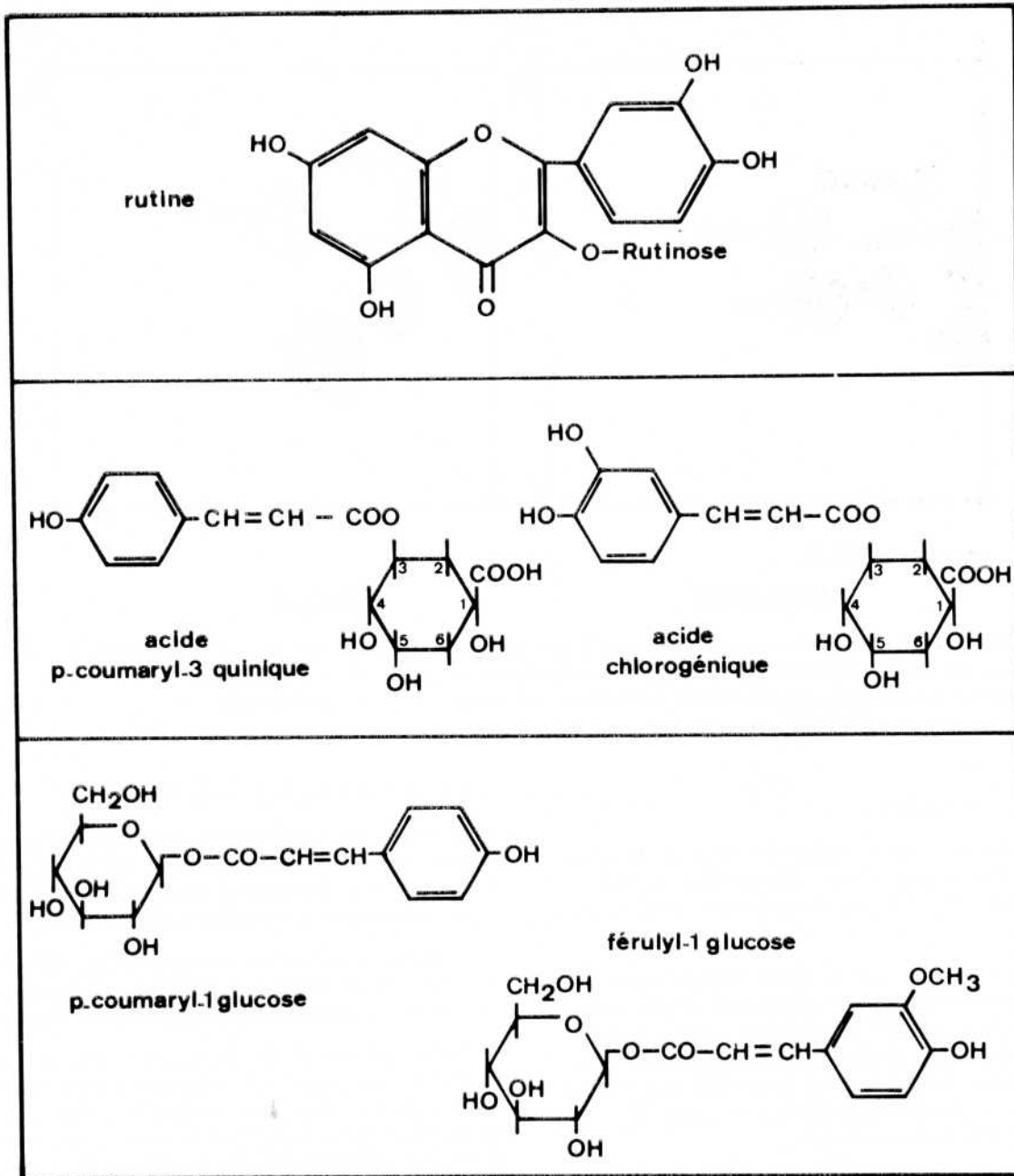


TABLEAU 2 - Formules des composés phénoliques identifiés dans les extraits de tomates « cerises ».

(figure 3) :

- la rutine et le composé n°6 n'existent que dans le péricarpe, la localisation de la rutine étant vraisemblablement uniquement épidermique (TRONCHET, 1970 a et b).

- le composé n°7 n'existe que dans la pulpe et tous les autres composés sont beaucoup plus abondants dans la pulpe que dans le péricarpe où ils n'existent bien souvent qu'à l'état de traces.

Évolution au cours de la croissance et de la maturation.

Aspects qualitatifs et semi-quantitatifs.

L'évolution qualitative des composés phénoliques a été suivie par chromatographie à partir des stades définis précédemment et la comparaison des chromatogrammes donne une indication semi-quantitative basée sur la taille et l'intensité de fluorescence des taches.

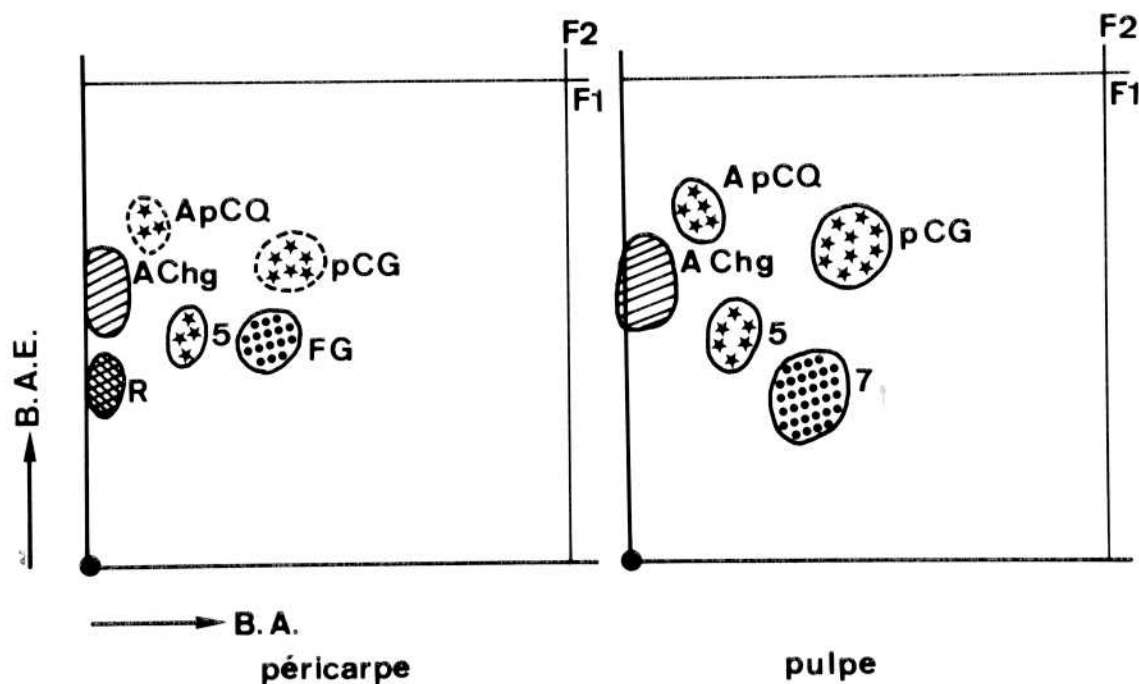


Figure 3. Chromatogrammes bidimensionnels d'extraits de péricarpe et de pulpe de tomates « cerise » au stade M.V. (12 mm).
Identification des composés phénoliques : A Chg : acide chlorogénique ; pCG : p-coumarylglucose ;
 ApCQ : acide p-coumarylquinique ; 5 : dérivé de l'acide p-coumarique (?) ; FG : férulylglucose ;
 7 : dérivé de l'acide sinapique (?) ; R : rutine. F1 et F2 : fronts des solvants.

● pendant la croissance.

Les fruits très jeunes contiennent uniquement quatre composés phénoliques : l'acide chlorogénique, la rutine et les composés n°5 et 7, ces deux derniers étant les plus abondants.

Au cours de la croissance, l'acide chlorogénique et la rutine augmentent alors que les composés 5 et 7 diminuent ; par contre, le nombre des monophénols s'accroît en liaison avec l'apparition de l'acide p-coumarylquinique, du p-coumarylglucose et du férulylglucose ; l'ensemble de l'évolution conduit à la situation caractéristique des fruits M.V. que nous avons précédemment étudiée.

Lorsque les fruits atteignent leur taille maximale (stade G.V.) un composé nouveau apparaît, non encore identifié (composé n°8).

● au cours de la maturation.

Alors que la plupart des composés semblent diminuer, le p-coumarylglucose, l'acide p-coumarylquinique et le composé n°8 augmentent. De plus, au stade rose, apparaît un nouveau composé (n°9) de nature orthodiphénolique qui devient ensuite très important au stade rouge. Comme le précédent, ce composé n'apparaît que dans la pulpe des fruits et il a été identifié au caféylglucose.

Evolution de la teneur en acide chlorogénique.

La teneur en acide chlorogénique, rapportée à un gramme de matière fraîche ou sèche, augmente dès les tout premiers jours de la vie du fruit puis diminue ensuite rapidement au cours de la croissance et pendant la maturation (figure 4 A).

Rapportée à un fruit, la quantité d'acide chlorogénique augmente jusqu'à la fin de la croissance (600 μ g/fruit en moyenne) puis diminue pendant la maturation (figure 4 B).

Quelles que soient les saisons, les courbes d'évolution sont identiques (figure 4 A et B) mais les quantités maximales rapportées à un fruit sont plus importantes en août et septembre qu'en juillet, ceci en raison du diamètre plus élevé des fruits lorsqu'ils sont récoltés sur des plantes cultivées en pleine terre ; par contre, les concentrations maximales sont peu différentes d'un mois à un autre et sont toujours obtenues pour des fruits ayant moins de dix jours (figure 4 A), d'un diamètre inférieur à 10 mm et pesant moins de 0,4 g (FLEURIET, 1975).

Les concentrations et les teneurs globales en acide chlorogénique de la pulpe des fruits sont toujours supérieures à celles du péricarpe (figure 5 A). Comme pour le fruit entier, les concentrations sont maximales dans les jeunes fruits, mais l'augmentation de l'acide chlorogénique pendant les tout premiers jours de la vie des fruits n'est visible ici que dans la pulpe. Peut-être existe-t-elle à des

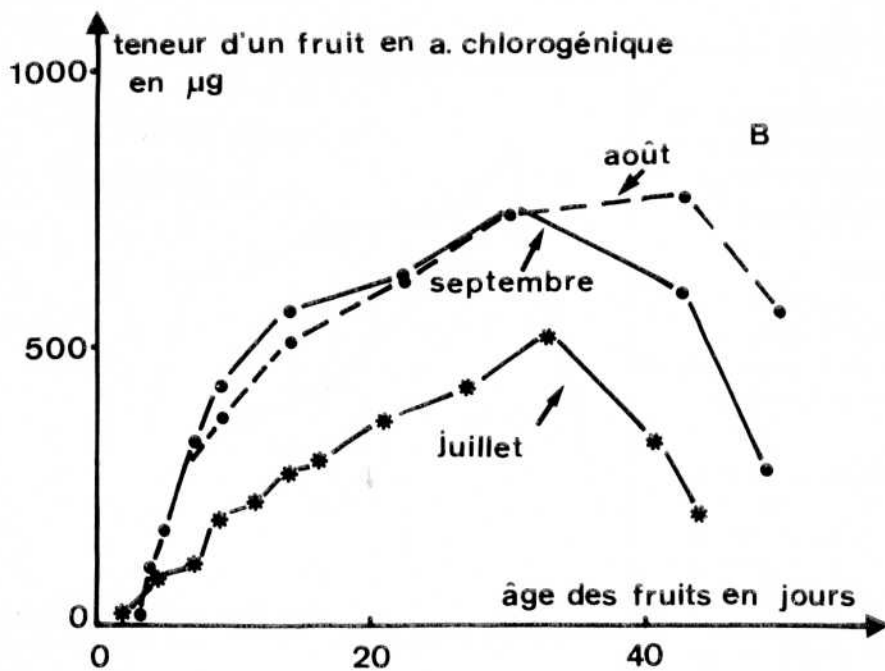
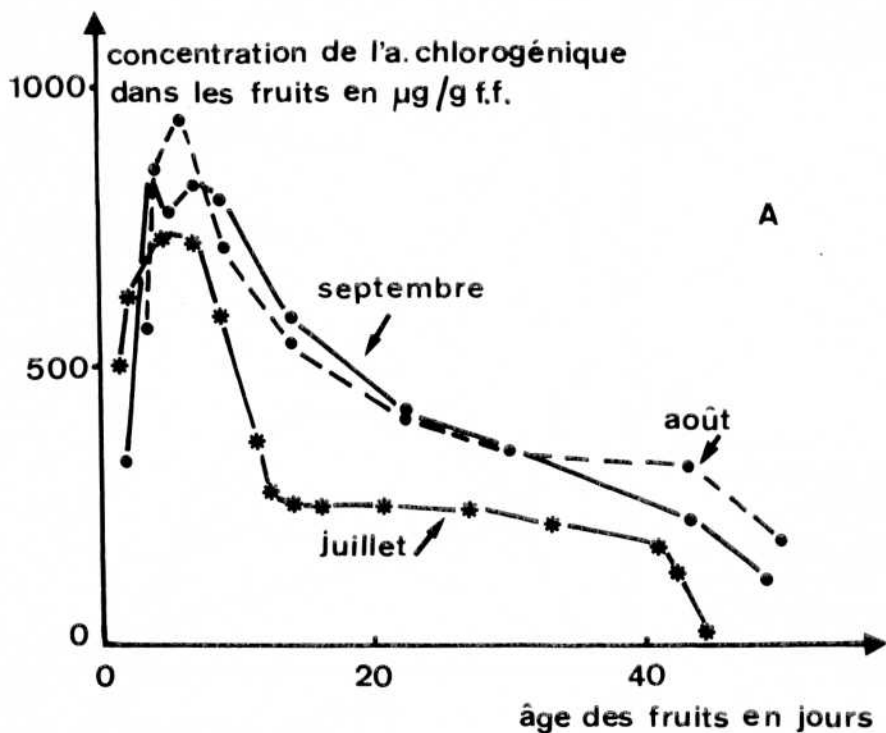


Figure 4. Évolution de l'acide chlorogénique dans les fruits développés en juillet, août, septembre.

A : variation de la concentration

B : résultats rapportés à un fruit.

stades plus jeunes dans le péricarpe, mais la séparation entre les deux zones du fruit est alors impossible. Par ailleurs, on constate que le rapport des quantités d'acide chlorogénique de la pulpe à celle du péricarpe (figure 5 B) augmente dans les fruits jeunes puis diminue au cours de la croissance et la maturation.

Évolution de la teneur en rutine.

Dans le péricarpe, seule région du fruit où la rutine est présente, les teneurs sont toujours légèrement supérieures à celles en acide chlorogénique, mais les variations en fonction de l'âge des fruits sont identiques (figure 6) : les concentra-

Figure 5. Comparaison des teneurs en acide chlorogénique du péricarpe et de la pulpe au cours de la vie des fruits.

A : évolution des teneurs
B : variations relatives.

tions en rutine sont maximales dans les fruits jeunes (figure 6 A) et la plus forte quantité est présente dans un fruit ayant atteint sa taille maximale (figure 6 B).

Au cours de la maturation, la rutine disparaît pour laisser place à un nouveau dérivé dont le spectre d'absorption présente un maximum vers 320 nm ; il pourrait s'agir d'un nouveau dérivé de la quercétine.

CONCLUSION

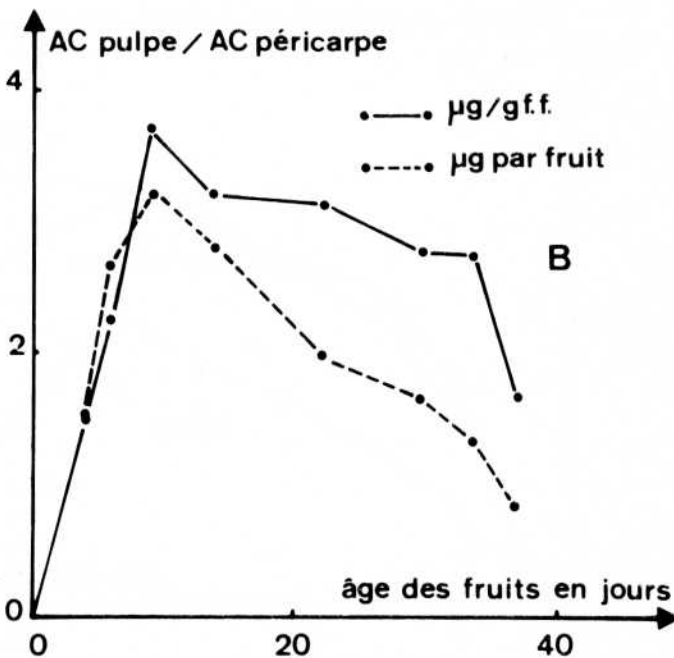
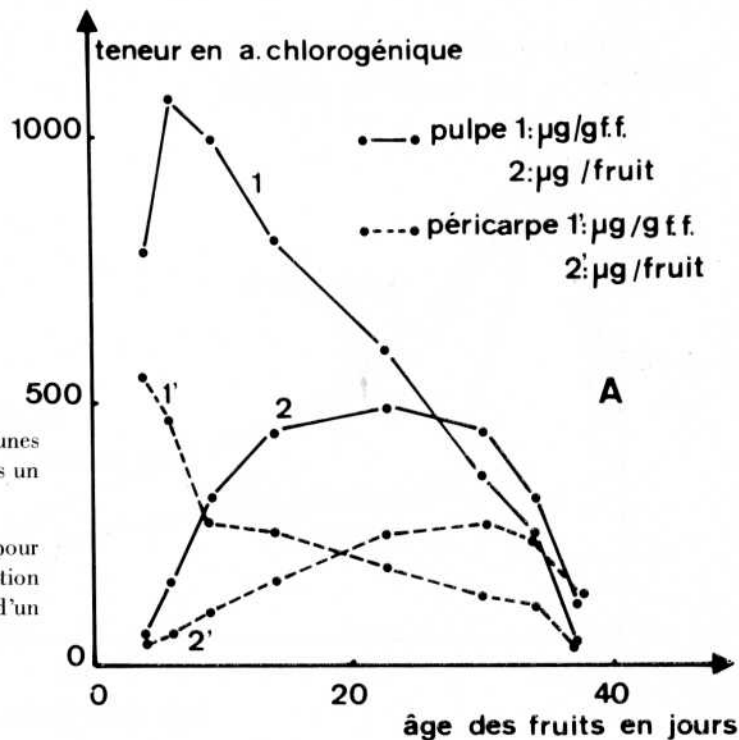
Plusieurs idées générales peuvent être dégagées de cette étude :

- la croissance et la maturation sont marquées par la présence dans le fruit d'un nombre de plus en plus grand de composés phénoliques, en particulier de monophénols.
- certains composés apparaissent à des moments précis de la vie du fruit :
 - en fin de croissance pour le composé n°8 ;
 - au stade rose pour le caféylglucose, c'est-à-dire à un moment où la maturation est nettement avancée.
- certains dérivés disparaissent au cours de la vie du fruit, après avoir été les plus importants dans les stades jeunes, en particulier les composés n°5 et 7.

Pour WARDALE (1973), un seul composé est caractéristique de la maturation des fruits de tomate : il s'agit de la naringénine (aglycone de la naringine) présente dans les extraits hydrolysés. Cependant, dans le cas de la variété de tomate que nous avons étudiée, et malgré les nombreuses expériences consacrées à la mise en évidence de ce composé, aucune des taches détectées sur nos chromatogrammes ne correspond aux témoins de naringine ou de naringénine, les résultats étant identiques dans le cas d'essais effectués à partir de tomates rouges de la variété Marmande.

La maturation est marquée quantitativement par une très nette diminution de la teneur en acide chlorogénique qui est par contre très importante dans les fruits jeunes.

Comme dans le cas de la pomme (MACHEIX, 1974) il



existe deux périodes bien différentes pendant le développement du fruit :

- jusqu'à la fin de la croissance, l'accumulation d'acide chlorogénique se poursuit, traduisant une synthèse prédominante sur son éventuelle utilisation ; dans le cas de la tomate, le phénomène est plus accentué que pour la pomme où l'accumulation cesse dès la fin de la période de grande

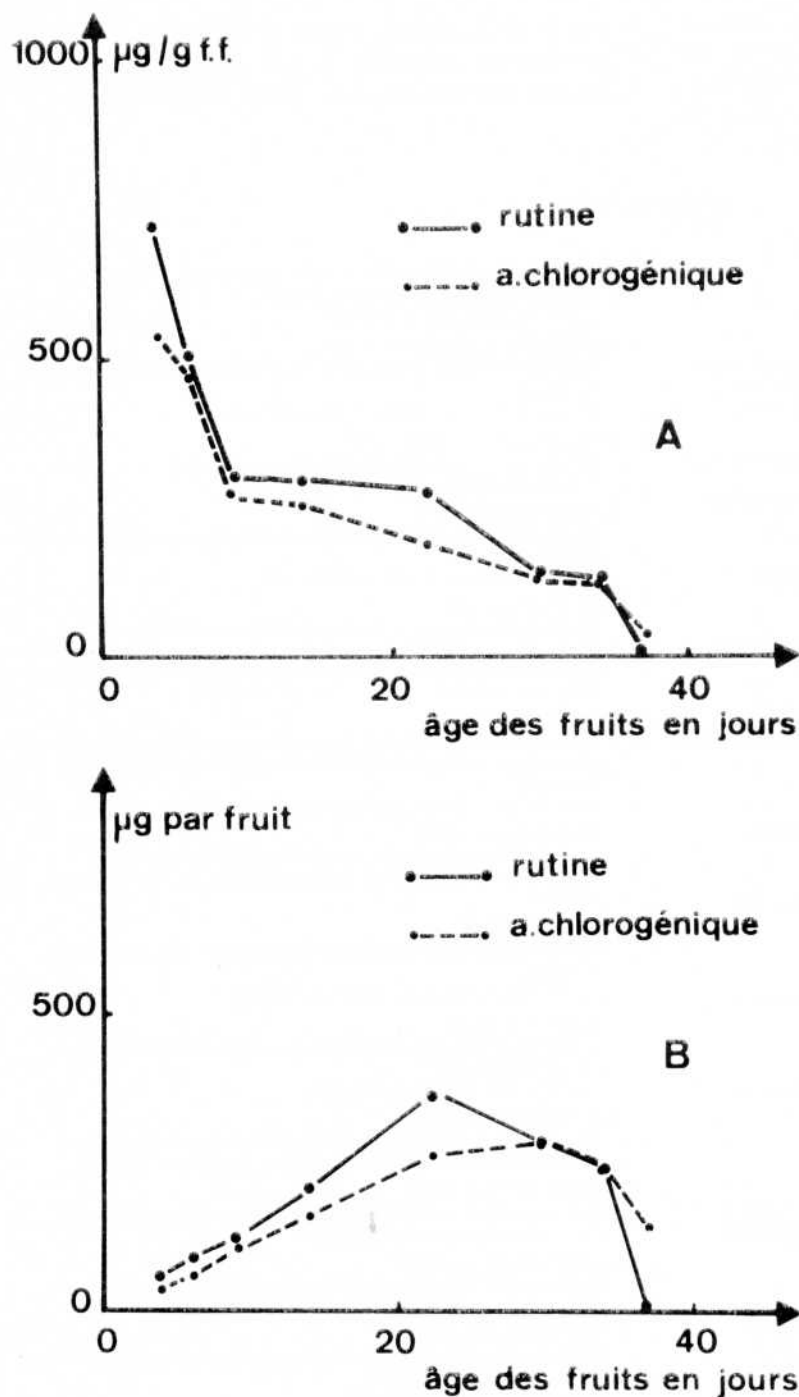


Figure 6. Évolution des teneurs en rutine et en acide chlorogénique du péricarpe des fruits.

A : résultats exprimés en concentration
B : résultats rapportés à un fruit.

premiers jours de la vie du fruit. Le même phénomène a déjà été observé pour les pommes de la variété Cox's Orange (WALKER, 1962 b) et Calville (MACHEIX, 1974). Cette augmentation correspond dans le cas des tomates « cerise » à une phase de croissance très rapide des fruits.

La capacité importante de brunissement des fruits jeunes (stade P.V.) est alors vraisemblablement liée à leur forte concentration en acide chlorogénique. En effet, seule la forte teneur en polyphénols des tomates jeunes de la variété Potentate ou Immuna explique, d'après HOBSON (1967), leur capacité de brunissement car l'activité de la polyphénoloxydase est faible dans les jeunes fruits puis augmente pendant la croissance et la maturation.

L'étude de l'évolution du rapport des quantités d'acide chlorogénique de la pulpe à celle du péricarpe conduit par ailleurs à des observations complémentaires.

- dans les fruits jeunes, l'acide chlorogénique s'accumule beaucoup plus dans la pulpe que dans le péricarpe.

- pendant la maturation, il semble que l'acide chlorogénique soit plus vite utilisé dans la pulpe que dans le péricarpe, mais cette évolution devrait être précisée par une étude complémentaire des composés phénoliques propres aux graines du fruit.

Les résultats obtenus rendent compte de l'accumulation de l'acide chlorogénique mais ne permettent pas de tirer des conclusions précises quant au métabolisme de ce composé, les valeurs déterminées résultant d'une part d'un bilan entre synthèse et utilisation et d'autre part de variations éventuelles de l'accumulation dans le fruit.

croissance.

- au contraire, pendant la maturation, l'acide chlorogénique est plus rapidement dégradé et utilisé que synthétisé puisque sa teneur décroît.

Les concentrations en acide chlorogénique, rapportées à un gramme de matière fraîche, augmentent pendant les

La diminution d'acide chlorogénique observée au cours de la maturation et l'augmentation du nombre des monophénols au cours de la vie des fruits de tomates « cerise » pourraient intervenir dans le métabolisme de l'éthylène. En effet, les composés monophénoliques, comme l'acide p-coumarique, sont activateurs de la synthèse de ce composé,

alors que les o-diphénols, en particulier les acides caféiques et chlorogéniques sont inhibiteurs ; mais plus que la concentration individuelle de ces composés, ce sont leurs variations relatives qui peuvent être l'un des facteurs de régulation de la synthèse de l'éthylène (YANG, 1967).

Seule la connaissance précise de l'évolution de tous les esters hydroxycinnamiques du fruit, nous permettra d'envisager leur intervention possible dans la maturation.

BIBLIOGRAPHIE

- DUCKWORTH (R.B.). 1966.
Fruit and Vegetables.
Pergamon Press, Londres, 306 p.
- FLEURIET (A.). 1975.
Effet des blessures et de l'anaérobiose sur les composés phénoliques des fruits de tomate (*Lycopersicum esculentum* var. *cerasiforme*).
Thèse, troisième cycle, Université Pierre et Marie Curie, 70 p.
- FLEURIET (A.) et MACHEIX (J.J.). 1974.
Relations entre la maturation accélérée de fruits blessés et leur teneur en composés phénoliques.
Coll. intern. CNRS, 238, «Facteurs et régulation de la maturation des fruits», Paris, p. 147-152.
- HARBÖNNE (J.B.) et CORNER (J.J.). 1961.
Plant Polyphenols 4-Hydroxycinnamic acid sugar derivatives.
Biochem. J., 81, p. 242-250.
- HERRMANN (K.). 1957.
Über Oxydationsfermente und phenolische Substrate in Gemüse und Obst.
Z. Lebensm. Unters. u.-Forsch., 106, p. 341-348.
- HOBSON (G.E.). 1967.
Phenolase activity in tomato fruit in relation to growth and to various ripening disorders.
J. Sci. Fd Agric., 18, p. 523-526.
- HOBSON (G.E.) et DAVIES (J.N.). 1971.
The tomato. In the Biochemistry of fruits and their products.
Hulme A.C. ed., 2, 787 p.
- JURICS (E.W.). 1966.
Papierchromatographische Bestimmung der Feryla-Kaffee und Chlorogensäure in pflanzlichen Lebensmitteln.
Z. Lebensmittel-Unters.u.-Forsch., 132, p. 193-200.
- LAVAL-MARTIN (D.). 1969.
Evolution des pigments et des plastes au cours de la maturation de la tomate «Cerise».
Bull. Soc. Fr. Physiol. Végét., 15, p. 77-97.
- MACHEIX (J.J.). 1967.
Sur l'acide chlorogénique des pommes : méthode de dosage et variations au cours de la croissance, de la maturation et de la conservation.
C.R. Acad. Sci., Paris, 264, p. 3010-3013.
- MACHEIX (J.J.). 1968.
Quelques observations sur les composés phénoliques des pommes. Recherches préliminaires à une étude particulière de l'acide chlorogénique.
Fruits, 23, p. 13-20.
- MACHEIX (J.J.). 1974.
Les esters hydroxycinnamiques de la pomme : identification, variations au cours de la croissance du fruit et métabolisme.
Thèse Doct. d'Etat (Sc. nat.), Université Paris VI, numéro d'enregistrement CNRS : A.O. 10703.
- MAIER (V.P.) et METZLER (D.M.). 1965.
Quantitative changes in date polyphenols and their relation to browning.
J. Food Sci., 30, p. 80-84.
- MAPSON (L.W.) et WARDALE (D.A.). 1968.
Biosynthesis of ethylene. Enzymes involved in its formation from methional.
Biochem. J., 107, p. 433-442.
- RAMÍREZ-MARTÍNEZ (J.R.) et LUH (B.S.). 1973.
Phenolic compounds in frozen avocados.
J. Sci. Fd Agric., 24, p. 219-225.
- REZNIK (H.) et EGGER (K.). 1961.
Benedikts' reagents als Indicator für phenolische ortho-dihydroxygruppen.
Zeitschrift für Anal. Chem., 183, p. 196-199.
- RIVAS (N.) et LUH (B.S.). 1968.
Polyphenolic compounds in canned tomato pastes.
J. Food Sci., 33, p. 358-363.
- SHUPHAN (W.). 1965.
Nutritional values in crops and plants. Problems for producers and consumers.
Faber et Faber ed., Londres, 280 p.
- TEISSON (C.). 1972.
Etude préliminaire sur le brunissement interne de l'ananas.
Fruits, 27, p. 603-612.
(L'étude complète a été réalisée sous contrat par l'IRFA mais n'est pas encore publiée).
- TRONCHET (J.). 1970a.
Evolution des flavonols dans la peau des tomates (*Lycopersicum esculentum* var. *Marmande*) cultivées en plein air, de l'ovaire au fruit mûr.
Ann. Sci. Univ. Besançon, 3ème sér., Bot., fasc. 7, p. 27-31.
- TRONCHET (J.). 1970b.
Les flavonols des fruits de *Lycopersicum esculentum* MILL.
95ème Congrès national des Sociétés savantes. Sc. Biol. Vég., Reims.
- TRONCHET (J.). 1971.
Effets de traumatisme sur la peau des bananes : disparition des flavonols.
Plantes Médic., Phytoth., V, n°2, p. 147-153.
- ULRICH (R.). 1947.
Variations de l'activité respiratoire de quelques fruits au cours de leur développement.
Bull. Soc. Bot. Fr., 94, p. 387-392.
- VAN BUREN (J.). 1970.
Fruit phenolics. In the Biochemistry of fruits and their products, vol. 1, HULME A.C. ed. Academic Press, Londres, p. 269-304.
- WALKER (J.R.L.). 1962a.
Phenolic acids in «Cloud» and normal tomato fruit wall tissues.
J. Sci. Food Agric., 13, p. 363-367.
- WALKER (J.R.L.). 1962 b.
Studies on the enzymic browning of apple fruit.
N.Z.J. Sci., 5, p. 316-324.
- WARDALE (D.A.). 1973.
Effect of phenolic compounds in *Lycopersicum esculentum* on the synthesis of ethylene.
Phytochem., 12, p. 1523-1530.
- WU (M.A.) et BURREL (R.C.). 1958.
Flavonoids pigments of the tomato (*Lycopersicum esculentum* MILL).
Arch. Biochem. et Biophys., 74, p. 114-118.
- YANG (S.F.). 1967.
Biosynthesis of ethylene. Ethylene formation from methional by Horseradish peroxidase.
Arch. Biochem. Biophys., 122, p. 481-487.