

Déviatión de la maturation chez l'ananas : le "jaune" ou translucidité.

II. Caractérisation enzymatique du fruit translucide

A. SOLER

CIRAD-FLHOR
BP 5035
34032 Montpellier cedex 01
France

Déviatión de la maturation chez l'ananas : le "jaune" ou translucidité.
II. Caractérisation enzymatique du fruit translucide.

RÉSUMÉ

L'ananas (*Ananas comosus* L. MERR.) est un fruit non climactérique qui mûrit avant récolte. Sa maturation peut être déviée vers une sénescence rapide sous l'action de stress d'origine climatique et de facteurs nutritionnels et génétiques. Le phénomène, appelé translucidité du fruit, le fragilise et change ses caractéristiques biochimiques. Des modifications d'activités enzymatiques sont induites, notamment des activités hydrolasiques comme les β -galactosidases dont le taux augmente dans les fruits atteints pouvant ainsi expliquer partiellement le processus d'apparition de translucidité. Par ailleurs, les mécanismes protecteurs du fruit sont renforcés pour retarder la sénescence : ce sont des processus enzymatiques réduisant les effets toxiques des composés phénoliques ou des ions. Les fruits translucides présentent des caractéristiques de sénescence avancée bien qu'étant relativement "jeunes".

Fruits, vol. 49, n°2, p. 83-91

MOTS CLÉS

Ananas (fruit), Côte-d'Ivoire, maturation, stade de développement végétal, analyse enzymatique, peroxidase, hydrolase.

Yellowing or Translucence: Ripening Deviation in Pineapple.
II. Enzymatic Characterization.

ABSTRACT

Pineapple (*Ananas comosus* L. MERR.) is a nonclimacteric fruit which ripens before harvest. Ripening can deviate and senescence accelerated under the influence of climatic stress and nutritional and genetic factors. The phenomenon, flesh translucence, makes the fruit fragile and induces changes in the biochemical characteristics. Slight increases of some hydrolase activities in ill fruits can partly explain the mechanism of appearance of translucence. On the other hand, the protective systems are enhanced, tending to delay senescence. Highly translucent fruits show characteristics of advanced senescence at a relatively young age.

KEYWORDS

Pineapples, Côte d'Ivoire, ripening, plant developmental stages, enzymatic analysis, peroxidases, hydrolases.

Desviación de la maduración en la piña (translúcida).
II. Caracterización enzimática.

RESUMEN

La piña (*Ananas comosus* L. MERR.) es una fruta no climacterica que madura antes de ser cosechada. Su maduración puede ser desviada hacia una senescencia rápida mediante la inducción de un estrés de origen climático y por factores nutricionales y genéticos. El fenómeno llamado translucidez vuelve a la fruta débil y modifica sus características bioquímicas. Modificaciones de actividad enzimática son inducidas, particularmente las actividades de hidrolasas como la β -galactosidasa. La tasa de actividad enzimática aumenta dañando a los frutos, propiciando la aparición de la translucidez. Por otra parte, los mecanismos protectores de las frutas aumentan retardando la senescencia. Estos mecanismos son procesos enzimáticos que reducen los efectos tóxicos de los compuestos fenólicos o de iones. Las frutas muy translúcidas tienen características senescentes aunque sean relativamente jóvenes.

PALABRAS CLAVES

Piña, Côte d'Ivoire, maduración, etapas de desarrollo de la planta, análisis enzimático, peroxidasas, hidrolasas.

●●●● introduction

L'ananas peut subir des déviations de la maturation dont l'une des plus étudiées a été le brunissement interne (TEISSON, 1979 ; SMITH, 1983). Ce phénomène se traduit par des modifications des activités enzymatiques induites par un stress de basse température ; elles conduisent à l'oxydation des composés phénoliques.

Une autre déviation de la maturation, la translucidité de la pulpe, a été définie dans un article précédent (SOLER, 1994) comme une réponse à un stress de nature climatique associé à des facteurs sensibilisants nutritionnels et génétiques. Le fruit semble subir une sénescence accélérée de sa chair. Le mécanisme d'apparition de ce phénomène est probablement différent de celui de la sénescence normale et pourrait être associé à des modifications de divers systèmes enzymatiques, en réponse au stress initial.

Le mécanisme physique conduisant à la translucidité résulte de la disparition de l'air dans les espaces intercellulaires ; cela rend le milieu plus uniforme ; il devient translucide car la lumière y est moins déviée (SOLER, 1994). A un stade avancé, la translucidité de la pulpe d'ananas est un processus physiologique présentant diverses caractéristiques chimiques de la sénescence qui s'observent cependant sur des fruits encore "jeunes". La diminution de l'acidité libre et la moindre augmentation de la teneur en acide ascorbique s'accroissent. L'évolution du stade de demi-translucidité vers celui d'une translucidité totale correspond aussi à une dégénérescence physique accrue des tissus (SOLER, 1994).

Selon ROMANI (1987) le fruit mûr maintient son homéostasie avec une efficacité qui décroît au fur et à mesure du vieillissement. Cependant les systèmes de protection, contre une dégradation trop rapide par les processus oxydatifs liés à la sénescence, fonctionnent encore dans le fruit. Des protecteurs enzymatiques sont associés aux protecteurs non enzymatiques (acide ascorbique, thiols).

Plusieurs de ces systèmes pouvant avoir un rôle important dans la sénescence ont

été étudiés indépendamment les uns des autres dans diverses plantes ou fruits : certains, comme les hydrolases acides, seraient liés à la dégradation des parois et des membranes. Les α et β -galactosidases pourraient être responsables de certaines modifications de la perméabilité membranaire par attaque des galactolipides de la membrane cellulaire (DOUCE et JOYARD, 1980 ; CASSAB et VARNER, 1988). La disparition de ces systèmes est d'ailleurs observée, comme chez la tomate, en cas de sénescence induite par le froid (NGUYEN et MAZLIAK, 1990).

Comme pour d'autres fruits, les hydrolases acides pourraient aussi accentuer la fragilisation de la pulpe par dégradation directe des parois (poire japonaise : YAMAKI et MATSUDA, 1977 ; melon : RANWALA *et al.*, 1992). Cependant pour le kiwi, ces activités ne varient pas au cours de la maturation (WEGRZYN et MACRAE, 1992) et, dans d'autres cas, elles n'ont pu être directement liées à la dégradation des polysaccharides pariétaux (BARTLEY, 1977 ; WALLNER, 1978).

L' α -mannosidase peut jouer un rôle dans la régulation de la synthèse des hydrolases acides du fait de leur nature glycoprotéique (GAUDREAU *et al.*, 1985). Le rôle de l'N-acétyl-glucosaminidase chez les végétaux, autre que celui de la défense contre des pathogènes, est mal connu ; cette substance pourrait cependant être nécessaire dans la synthèse ou le "turn-over" de protéines glycosylées par l'N-acétyl-glucosamine. Certaines seraient des récepteurs membranaires de l'acide indole-acétique (AIA) (HESSE *et al.*, 1989, cités par ROSSIGNOL, 1991), ce qui impliquerait un rôle indirect de l'enzyme dans le métabolisme hormonal.

D'autres systèmes peuvent être liés à la protection de la cellule contre les phénomènes oxydatifs. Les peroxydases et la catalase ont un rôle détoxifiant vis à vis des composés phénoliques et de H_2O_2 (LAURIÈRE, 1983 ; CRESTIN, 1984 ; MEHLHORN et KUNERT, 1986). On peut noter que, dans les organes chlorophylliens, l'évolution de l'activité catalasique est considérée comme un meilleur marqueur de la sénescence que celle des peroxydases (LAURIÈRE, 1983).

La glutathion réductase maintient le glutathion à l'état réduit, celui-ci permettant à son tour la réduction de l'acide ascorbique, autre antioxydant important de la cellule. La NADH quinone réductase et la superoxyde-dismutase ont un rôle dans la protection des cellules contre les formes toxiques de l'oxygène (D'AUZAC *et al.*, 1984 ; LESHEM *et al.*, 1986).

Les évolutions conjointes de ces diverses activités enzymatiques ont été examinées chez l'ananas. A l'issue de ces travaux un schéma de fonctionnement des systèmes de protection contre la sénescence peut être suggéré, notamment dans le cas de la translucidité des fruits.

● ● ● ● matériel et méthodes

Les protocoles des analyses enzymatiques ont été décrits avec précision par SOLER (1991). Elles ont été réalisées sur des extraits protéiques obtenus à partir de broyats de pulpe de fruits en milieu tamponné à 0 °C : 50 g de pulpe ont subi deux broyages successifs dans 75 ml de tampon TRIS-maléate 0,2 M de pH = 8,3, avec 50 µl de mercaptoéthanol et 1 % de NaCl. Les protéines précipitées au $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ sont transférées dans du tampon phosphate 0,01 M de pH = 7 pour être dialysées en cellule Amycon sous azote.

Les prélèvements de pulpe sont exclusivement faits dans des zones susceptibles de devenir translucides, et identiques pour tous les fruits : zone médiane du fruit, en excluant le cœur et la chair sous-jacente à la peau. Les ananas proviennent de parcelles conduites selon des techniques pratiquées au CIRAD-FLHOR. Deux lots de fruits, récoltés à des périodes différentes de l'année, ont été utilisés.

L'étude principale a été réalisée sur un lot récolté à une période propice à l'apparition de la translucidité. Quatre stades de maturité (149, 156, 164 et 171 jours après le traitement d'induction florale ou TIF) et deux intensités de translucidité (demi et

totale, correspondant à 156 et 164 jours après TIF) ont été définis. Huit fruits homogènes par leur aspect et leur poids ont été choisis pour chacun des stades. L'ensemble des fruits, constitué par une population de 48 individus, a été analysé en mesurant quatre caractéristiques chimiques et quinze variables enzymatiques (tableau 1). Les résultats ont été traités par des analyses en composantes principales (ACP) et des analyses factorielles discriminantes (AFD). La mesure des variables chimiques a permis de vérifier l'état de maturité des fruits (tableau 2).

Un second lot de fruits récoltés à une période d'apparition occasionnelle de translucidité a été étudié pour confirmer les résultats obtenus avec les premiers fruits. Les stades de maturité ont été de 152, 160 et 169 jours après TIF, la translucidité a été choisie soit partielle, soit totale, et cinq fruits, choisis sur les mêmes critères que précédemment, ont été retenus pour chacun des cinq cas.

● ● ● ● résultats

fruits récoltés en période propice à la translucidité

Les valeurs des variables enzymatiques obtenues pour chaque catégorie de fruits considérée sont présentées dans le tableau 2.

La phosphatase (PHO) et la peroxydase (PER) sont deux enzymes plus actives aux stades très mûrs et demi-translucides. Les autres enzymes du type peroxydase, AIA oxydase (AIA), polyphénoloxydase (POX) et ascorbate peroxydase (AAX), n'ont pas d'activités significativement différentes d'après le test de Newman et Keuls.

L'activité de la NADH quinone réductase (NQR) augmente avec l'âge des fruits normaux ou translucides.

L'enzyme malique (MDH) et la β -galactosidase (BGL) sont significativement plus actives dans tous les fruits translucides, alors que la catalase (CAT) et l' α -galactosidase (AGL) le sont seulement dans les fruits demi-translucides.

Tableau 1
Variables mesurées pour l'analyse des fruits normaux ou translucides échantillonnés.

• Variables chimiques

Abréviation	Dénomination	Unités de mesure
ACL	acidité libre	meq / 100 ml de jus
ASC	acide ascorbique	mg / 100 ml de jus
ESS	extrait sec soluble	%
THI	thiols	mM

• Variables enzymatiques

Abréviation	Dénomination	Unités de mesure
AAX	ascorbate peroxydase	dDO 285 nm / mn / mg de protéine
AGL	α -galactosidase	μ m de p-nitrophénol / h / mg de protéine
AIA	AIA oxydase	μ l O ₂ / mn / mg de protéine
BGL	β -galactosidase	μ m de p-nitrophénol / h / mg de protéine
CAT	catalase	μ l O ₂ / mn / mg de protéine
GSG	glutathion réductase	dDO 340 nm / mg de protéine
MAN	α -mannosidase	μ m de p-nitrophénol / h / mg de protéine
MDH	enzyme malique	dDO 340 nm / mg de protéine
NAG	N-acétyl-glucosaminidase	μ m de p-nitrophénol / h / mg de protéine
NQR	NADH quinone réductase	dDO 340 nm / mg de protéine
PER	peroxydase	dDO 470 nm / mn / mg de protéine
PGA	polygalacturonase	mg d'acide galacturonique / h / mg de protéine
PHO	phosphatase	μ m de p-nitrophénol / h / mg de protéine
POX	polyphénoloxydase	dDO 450 nm / mn / mg de protéine
SOD	superoxyde dismutase	unités / mg de protéine

L' α -mannosidase (MAN) a une forte activité (notamment par rapport aux autres hydrolases, exceptée la phosphatase) pendant toute la maturation du fruit et les différences ne sont pas significatives. Cependant, les fruits demi-translucides présentent une activité plus importante que les autres, pour cet enzyme.

La polygalacturonase (PGA) est caractérisée par un maximum d'activité vers 156 jours après le TIF, celle-ci diminue ensuite avec la sénescence. Les fruits demi-translucides ont des activités normales pour des fruits de leur âge, alors qu'au contraire les fruits les plus translucides ont des activités proches de celles des fruits sénescents.

Enfin, la glutathion réductase (GSG) est plus active aux stades les plus mûrs et translucides.

analyses en composantes principales (ACP)

première ACP

En prenant en compte toutes les variables enzymatiques et chimiques, les valeurs propres correspondant aux axes 1, 2 et 3 sont respectivement de 5,71, 3,90 et 2,06. L'information apportée par chacun des axes est respectivement de 27,6 %, 17,1 % et 11,9 % soit 56,6 % au total. Sur la figure 1, les fruits sont représentés sur le plan formé par les axes 1 et 2 et repérés selon leur stade de maturité ou de translucidité : les fruits normaux sont positionnés en fonction de leur maturité le long de l'axe 1, alors que la plupart des fruits translucides sont localisés le long de l'axe 2, mais au dessus de l'axe 1.

Tableau 2

Evolution des variables enzymatiques et chimiques de la pulpe d'ananas en fonction de l'âge et du degré de translucidité des fruits, en période propice à l'observation du phénomène (TIF = traitement d'induction florale).

• Variables chimiques

	Jours après le TIF				Degré de translucidité	
	149	156	164	171	1/2 translucide	translucide
ACL	11,20 (a)	9,66 (b)	8,74 (bc)	7,65 (c)	8,46 (bc)	8,93 (bc)
ASC	115,5 (cd)	131,9 (b)	108,1 (cd)	102,6 (cd)	99,0 (d)	104,9 (cd)
ESS	15,20 (b)	16,46 (ab)	17,56 (a)	17,10 (a)	16,90 (a)	15,30 (b)
THI	0,195 (b)	0,123 (d)	0,109 (d)	0,113 (d)	0,118 (d)	0,101 (d)

• Variables enzymatiques

	Jours après le TIF				Degré de translucidité	
	149	156	164	171	1/2 translucide	translucide
AAX	0,034 (ab)	0,037 (ab)	0,057 (a)	0,058 (a)	0,049 (ab)	0,049 (ab)
AGL	1,52 (b)	1,44 (b)	1,29 (b)	1,27 (b)	1,99 (a)	1,65 (b)
AIA	45,3 (a)	46,9 (a)	53,7 (a)	53,1 (a)	52,3 (a)	50,2 (a)
BGL	4,03 (b)	3,99 (b)	3,92 (b)	4,03 (b)	4,92 (a)	4,92 (a)
CAT	1175 (b)	1466 (b)	1346 (b)	1428 (b)	2131 (a)	1493 (b)
GSG	0,293 (cd)	0,373 (bc)	0,410 (ab)	0,478 (a)	0,503 (a)	0,487 (a)
MAN	5,44 (b)	5,87 (b)	7,03 (ab)	7,75 (ab)	8,65 (a)	6,17 (b)
MDH	0,218 (b)	0,239 (b)	0,232 (b)	0,232 (b)	0,304 (a)	0,302 (a)
NAG	2,24 (a)	2,14 (a)	1,91 (ab)	1,78 (b)	2,26 (a)	1,97 (ab)
NQR	1,65 (d)	2,86 (c)	3,51 (ab)	3,92 (a)	3,13 (bc)	2,63 (c)
PER	8,64 (d)	8,52 (d)	14,50 (bc)	17,63 (b)	14,50 (bc)	11,00 (cd)
PGA	0,58 (ab)	0,62 (a)	0,48 (bc)	0,47 (bc)	0,68 (a)	0,45 (c)
PHO	14,13 (b)	15,62 (b)	15,68 (b)	18,75 (a)	19,38 (a)	13,56 (b)
POX	0,626 (b)	0,644 (b)	0,763 (ab)	0,750 (ab)	0,748 (ab)	0,717 (ab)
SOD	11,4 (bc)	17,2 (a)	16,8 (a)	16,7 (a)	14,1 (ab)	15,4 (ab)

Les lettres a, b et c désignent les groupes significativement différents au seuil de 1 %, définis par le test de Newman et Keuls.

Les unités de mesure sont celles qui sont présentées sur le tableau 1.

L'axe 1 est déterminé principalement par un premier groupe de variables enzymatiques, NADH quinone réductase (NQR), peroxydase (PER) et polyphénoloxydase (POX) (coefficient vecteurs propres $\geq 0,3$) qui s'opposent aux variables chimiques acidité libre (ACL) et thiols (THI). Les variables α -galactosidase (AGL), β -galactosidase (BGL) et enzyme malique (MDH) ont les coefficients les plus faibles pour

cet axe 1 le long duquel se répartissent les individus par stades de maturité croissants (figure 1).

L'axe 2 est déterminé par un second groupe de variables enzymatiques : l' α -galactosidase (AGL), la β -galactosidase (BGL) et la N-acétyl-glucosaminidase (NAG) (coefficient vecteurs propres proche de 0,4). Les autres hydrolases ont des coefficients de l'ordre de 0,2. Les

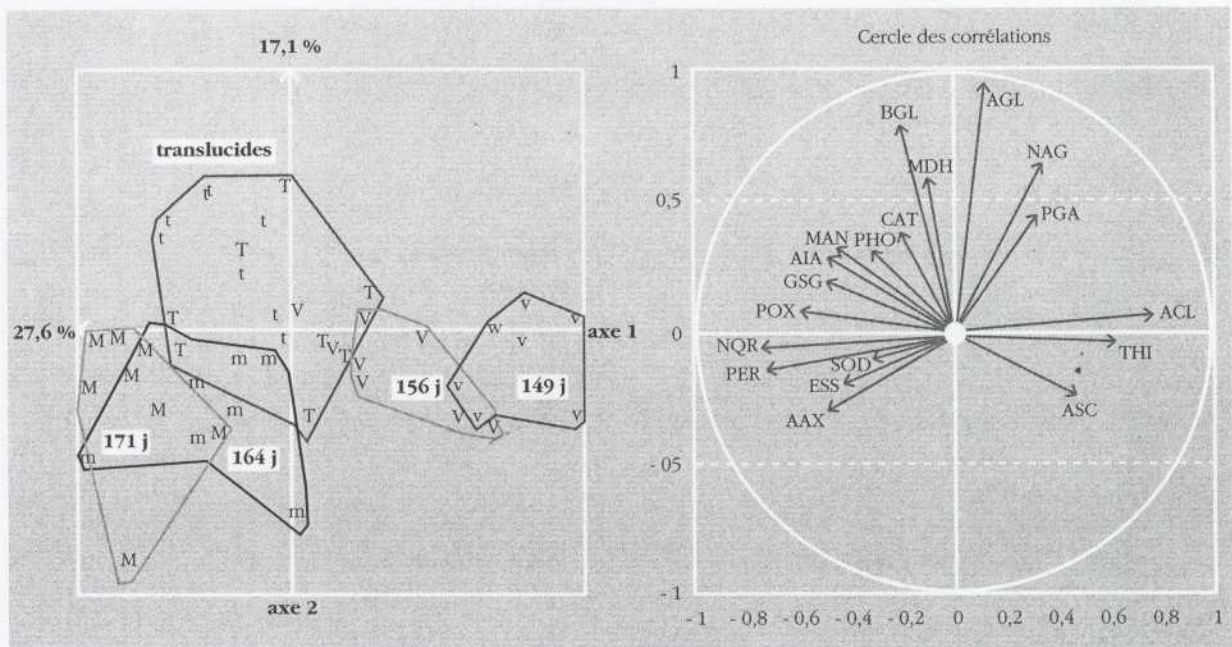


Figure 1
Première ACP effectuée sur la série de fruits récoltés en période propice à la translucidité.

- v = fruits très jeunes (149 jours après TIF),
- V = fruits jeunes (156 jours après TIF),
- m = fruits mûrs (164 jours après TIF),
- M = fruits très mûrs (171 jours après TIF),
- t = fruits demi-translucides (156 jours après TIF),
- T = fruits très translucides (164 jours après TIF).

coefficients les plus faibles sont ceux des variables suivantes : superoxyde dismutase (SOD), peroxydase (PER), polyphénoxydase (POX) et NADH quinone réductase (NQR) (coefficients < 0,1). Le long de cet axe se répartissent les individus translucides ou demi-translucides.

Enfin un troisième groupe de variables participe à la formation des deux axes mais faiblement, il s'agit de la catalase (CAT), l' α -mannosidase (MAN), l'ascorbate peroxydase (AAX), la phosphatase (PHO), la glutathion réductase (GSG) et la polygalacturonase (PGA).

deuxième ACP

Dans cette seconde ACP, seules les variables enzymatiques ont été prises en compte. La description de la population de fruits est semblable à la précédente. Les axes 1 (27,0 %) et 2 (21,1 %) sont déterminés par les 3 mêmes groupes de variables précédemment définis (figure 2). Les individus se répartissent aussi le long des axes et de façon similaire.

analyses factorielles discriminantes (AFD)

Les AFD sont effectuées sur la même population de fruits et ne prennent en compte que les variables enzymatiques. Dans ce type d'analyse, on définit *a priori* des groupes dans la population de fruits et on cherche à les discriminer au mieux à l'aide des variables disponibles.

première AFD

Deux groupes, celui des fruits translucides et celui des fruits normaux, ont été déterminés indépendamment de leur stade de maturité.

Leur discrimination par AFD peut être faite à 87,5 % par la seule variable β -galactosidase (BGL), les autres variables apportant peu d'information complémentaire (tableau 3). L' α -galactosidase (AGL), prépondérante dans les ACP, n'apparaît pas ici ; cela pourrait signifier qu'elle apporte une information très proche de celle de la β -galactosidase (BGL).

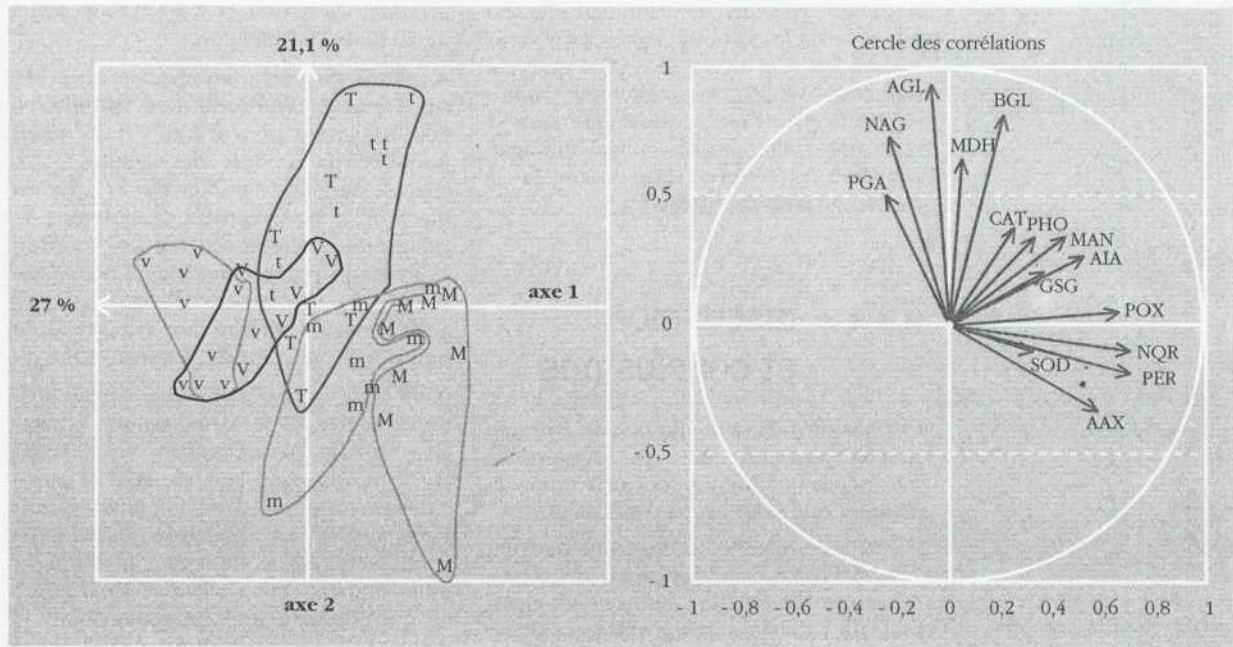


Figure 2
Deixième ACP effectuée sur la série de fruits récoltés en période propice à la translucidité.

v = fruits très jeunes (149 jours après TIF),
V = fruits jeunes (156 jours après TIF),
m = fruits mûrs (164 jours après TIF),
M = fruits très mûrs (171 jours après TIF),
t = fruits demi-translucides (156 jours après TIF),
T = fruits très translucides (164 jours après TIF).

deuxième AFD

Six groupes ont été définis à partir de quatre stades de maturité différente et de deux degrés de translucidité des fruits.

Dans cette analyse, la discrimination est réalisée à 50 % par la NADH quinone réductase (NQR) ; elle atteint 64,6 % si on ajoute la β -galactosidase (BGL).

fruits récoltés en période non propice à l'apparition de la translucidité

Les activités enzymatiques, seules variables considérées ici, diffèrent peu de celles obtenues avec la première série de fruits. Les résultats assez semblables justifient qu'un compte rendu assez bref en soit donné.

L'ACP réalisée fait ressortir globalement les mêmes types d'activité enzymatique comme variables explicatives pour les axes 1 (maturation) et 2 (translucidité) : activités de type peroxydatives augmentant avec la maturation, et activités de type hydrolasiques augmentant avec la translucidité. L'information apportée par

les axes 1 et 2 représente respectivement 25,5 % et 20 %, soit au total 45,5 %.

Comme dans la première série, l'activité catalasique est beaucoup plus élevée dans les fruits à moitié translucides, puis elle diminue dans les fruits très translucides. L'activité de l' α -mannosidase (MAN) se confirme être beaucoup plus forte que celle des autres hydrolases, exceptée la phosphatase, surtout dans les fruits translucides.

Quelques différences ont pu cependant être notées, parmi lesquelles il s'avère que l'activité polyphénoloxydase (POX)

Tableau 3
Discrimination des divers stades de maturité et translucidité par les variables enzymatiques (% de fruits bien classés).

	Taux de discrimination des variables
AFD 1 :	87,5 % pour BGL
2 groupes ont été définis :	89,6 % pour BGL + NAG
Groupe des fruits normaux	91,7 % pour BGL + NAG + NQR
Groupe des fruits translucides	95,8 % pour BGL + NAG + NQR + CAT
	95,8 % pour BGL + NAG + NQR + CAT + GSG
AFD 2 :	50,0 % pour NQR
6 groupes ont été définis :	64,6 % pour NQR + BGL
4 groupes de maturité différente	62,5 % pour NQR + BGL + PGA
2 groupes de translucidité différente	70,8 % pour NQR + BGL + PGA + PER
	83,3 % pour NQR + BGL + PGA + PER + PHO

n'est pas explicative de l'axe maturité, car elle est déjà importante dès le début de la maturation. De même la NADH quinone réductase (NQR) est nettement moins explicative de l'axe maturité que dans la série de fruits étudiée précédemment. L'inverse est observé dans le cas de la glutathion réductase (GSG).

●●●● discussion et conclusions

La translucidité se révèle ne pas être une simple manifestation de sénescence puisqu'elle en diffère par diverses caractéristiques que nous avons confirmées :

- en fin de maturation, les fruits peuvent être classés suivant un degré de sénescence qui est fonction de l'activité croissante des diverses peroxydases et d'une enzyme qui leur est associée, la NADH quinone réductase ;

- les fruits apparaissant moyennement translucides se différencient des autres par l'activité de différentes hydrolases acides, surtout β -galactosidase, puis α -galactosidase et à un moindre degré N-acétyl-glucosaminidase, ensuite viennent les α -mannosidase et phosphatase et enfin l'enzyme malique ; en outre, ces fruits présentent les plus fortes activités catalasiques, mais celles-ci chutent ensuite quand le processus catabolique est très avancé ;

- dans les fruits totalement translucides, les activités diminuent et se retrouvent pratiquement au même niveau que celles des fruits normaux de même âge.

Le phénomène de translucidité ne se développe que pendant la phase finale de maturation au cours de laquelle l'évolution chimique du fruit est plus faible que celle observée lors des autres étapes de son développement. Les variations d'activités enzymatiques sont donc relativement faibles, et seule l'utilisation d'outils statistiques descriptifs comme les ACP et les AFD nous a permis de mettre en évidence les relations entre activités enzymatiques et développement de la translucidité. Les niveaux de signification ne sont cependant pas très élevés, puisque, dans

les ACP, les axes 1 et 2 apportent moins de 50 % de l'information.

A ces réserves près, les résultats observés sur l'ananas renforcent des hypothèses déjà suggérées pour d'autres fruits selon lesquelles la réponse des cellules à un stress extérieur se traduit par la mise en place ou le renforcement de systèmes de protection contre la sénescence. En effet, à un stade peu avancé du phénomène, l'augmentation des activités hydrolasiques acides peut conduire au symptôme le plus apparent, celui de la translucidité de la pulpe.

Cependant dans le même temps, la catalase, et son rôle détoxifiant vis-à-vis du H_2O_2 , se distingue par une activité particulièrement forte dans les fruits demi-translucides. La glutathion réductase contrôle la régénération du glutathion, et indirectement celle de l'acide ascorbique, ce qui confirme les observations précédemment réalisées montrant que le glutathion est effectivement maintenu à l'état réduit même dans les fruits très atteints (SOLER, 1994). L'enzyme malique à NADP produit du pouvoir réducteur nécessaire en quantité plus importante, qui peut être utilisé par la glutathion réductase pour lutter plus efficacement contre les phénomènes oxydatifs accrus. Elle peut également jouer un rôle dans le maintien du pH cellulaire dans des fruits où la baisse de l'acidité est particulièrement forte (SOLER, 1994).

Globalement, le système permettant de lutter contre les effets toxiques des oxydations (production d'ions superoxydes et de H_2O_2 ou de peroxydes lipidiques) semble renforcé dans les fruits demi-translucides. Il pourrait s'agir d'une réaction de la plante pour ralentir l'évolution vers la translucidité et la sénescence.

Notons enfin que l'augmentation de l'activité des enzymes peut aussi s'expliquer comme une réaction non spécifique des cellules à une perturbation qui va conduire à la dégénérescence des tissus. Ces activités seraient alors induites par l'accroissement de la teneur en éthylène (SOLER, 1991), en réponse au stress initial, mais ne présenteraient pas un rôle spécifique dans le phénomène de translucidité. ●

références

- BARTLEY I.M., 1977.
A further study of β -galactosidase activity in apples ripening in store. *J. Exp. Bot.*, 28 (105), 943-948.
- CASSAB G.I., VARNER J.E., 1988.
Cell wall proteins. *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, 39, 321-353.
- CHRESTIN H., 1984.
Le compartiment vacuo-lysosomal des lutoïdes du latex d'Hevea brasiliensis, son rôle dans le maintien de l'homéostasie et dans les processus de sénescence des cellules laticifères. Montpellier (France) : université de Montpellier II USTL, thèse de doctorat d'état, 425 p.
- D'AUZAC J., SANIER C., CHRESTIN H., 1984.
Study of a NADH quinone reductase producing toxic oxygen from *Hevea latex*. *Proceedings of the international rubber conference, Kuala Lumpur*, 3, 102-112.
- DOUCE R., JOYARD J., 1980.
Plant galactolipids. In: *The biochemistry of plants: Lipids, structure and functions*, P.K. Stumph and E.E. Conn, eds, 4, 321-357.
- GAUDREAU P.R., KILMARTIN M.A., BEEVERS L., 1985.
The association of hydrolase activity with the microsomal fraction from pea cotyledons *Pisum sativum* L. *J. Exp. Bot.*, 36 (165), 590-601.
- LAURIÈRE C., 1983.
Enzymes and leaf senescence. *Physiol. Veg.*, 21 (6), 1159-1177.
- LESHEM Y.Y., HALEVY A.H., FRENKEL C., 1986.
Processes and control of plant senescence. In: *Developments in crop science*. The Netherlands: Elsevier, 8, 215.
- MEHLHORN H., KUNERT K.J., 1986.
Ascorbic acid, phenolic compounds and plant peroxidases: a natural defense against peroxidative stress in higher plants? In: *Molecular and physiological aspects of plant peroxidases*. Genève (Suisse) : H. Greppin, C. Penel and Th. Gaspar, eds, université de Genève, 437-439.
- NGUYEN X.V., MAZLIAK P., 1990.
Chilling injury induction is accompanied by galactolipid degradation in tomato pericarp. *Plant Physiol. Biochem.*, 28 (2), 283-291.
- RANWALA A.P., SUEMATSU C., MASUDA H., 1992.
The role of β -galactosidase in the modification of cell wall components during muskmelon fruit ripening. *Plant Physiology*, 100, 1318-1325.
- ROMANI R.J., 1987.
Senescence and homeostasis in postharvest research. *Hortscience*, 22 (5), 865-868.
- ROSSIGNOL M., 1991.
Le mode d'action des auxines : données biochimiques et moléculaires. In: *ANPP, Annales du 3^e colloque sur les substances de croissance et leur utilisation en agriculture*. Paris (France).
- SOLER A., 1991.
Maturation et sénescence de l'ananas (Ananas comosus L. Merr.). Montpellier (France) : université de Montpellier II, mémoire de thèse, 262 p.
- SOLER A., 1994.
Déviation de la maturation chez l'ananas (*Ananas comosus* L. Merr.) : le jaune ou translucidité. I. Caractéristiques physiques et chimiques du fruit translucide. *Fruits*, 49 (1), 5-15.
- SMITH L.G., 1983.
Cause and development of bleak heart in pineapple. *Trop. Agric.*, 60, 31-35.
- TEISSON C., 1979.
Enquête à propos du jaune sur l'exploitation de l'Anguédédou. Montpellier (France) : CIRAD-IRFA, document interne de réunion annuelle IRFA, note n°13, 9 p.
- WEGRZYN T.F., MACRAE E.A., 1992.
Pectinesterase, polygalacturonase and β -galactosidase during softening of ethylene-treated kiwifruit. *Hortscience*, 27, 900-902.
- WALLNER S.J., 1978.
Apple fruit β -galactosidase and softening in storage. *J. Am. Soc. Hort. Sci.*, 103, 364-366.
- YAMAKI S., MATSUDA K., 1977.
Changes in the activities of some cell-wall degrading enzymes during development and ripening of Japanese pear fruit *Pyrus serotina* Rehder var. *culta* Rehder. *Plant Cell Physiol.*, (18), 81-93.