



**HAL**  
open science

## Elaboration de la qualité du fruit : composition en métabolites primaires et secondaires

Michel M. Génard, Christophe Robin, Hélène Gautier, Capucine Massot,  
Camille Benard, Romain Larbat, Nadia Bertin, Jacques Le Bot, Stephane  
Adamowicz, Frederic Bourgaud

### ► To cite this version:

Michel M. Génard, Christophe Robin, Hélène Gautier, Capucine Massot, Camille Benard, et al..  
Elaboration de la qualité du fruit : composition en métabolites primaires et secondaires. *Innovations  
Agronomiques*, 2010, 9, pp.47-57. 10.17180/06vt-nf25 . hal-02664249

**HAL Id: hal-02664249**

**<https://hal.inrae.fr/hal-02664249>**

Submitted on 31 May 2020

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



Distributed under a Creative Commons Attribution - NonCommercial - NoDerivatives 4.0  
International License

## **Elaboration de la qualité du fruit : composition en métabolites primaires et secondaires**

**Génard M.<sup>1</sup>, Robin C.<sup>2</sup>, Gautier H.<sup>1</sup>, Massot C.<sup>1</sup>, Bénard C.<sup>2</sup>, Larbat R.<sup>2</sup>, Bertin N.<sup>1</sup>, Le Bot J.<sup>1</sup>,  
Adamowicz S.<sup>1</sup>, Bourgaud F.<sup>2</sup>**

<sup>1</sup> : INRA, UR 1115 Plantes et Systèmes Horticoles, Domaine Saint-Paul, site Agroparc, 84914 Avignon Cedex 9

<sup>2</sup> : UMR 1121 Nancy Université-INRA 'Agronomie et Environnement', ENSAIA BP 172 54505 Vandoeuvre Les Nancy Cedex

Correspondance : Christophe.robin@ensaia.inpl-nancy.fr

### **Résumé**

L'amélioration de la qualité des produits est un enjeu économique, de santé publique et scientifique. Comment s'élabore la composition des fruits est une question de recherche de plusieurs équipes INRA travaillant sur la qualité. L'objectif de cet article est d'exposer les connaissances sur le thème à l'aide d'exemples tirés de nos résultats sur la tomate. La croissance du fruit résulte de la multiplication des cellules et de leur croissance en taille et en volume ; ces deux processus sont fortement modulés par le nombre de fruits en croissance sur la plante. Des molécules très diverses en nature et en concentration s'accumulent, sont transportées ou utilisées dans le fruit pendant sa formation ou au cours de la maturation des tissus, déterminant leur composition et leur qualité. La composition en sucres, acides, vitamine C et métabolites secondaires est déterminée par le stade de développement du fruit, les paramètres de l'environnement (température, rayonnement) et par les modes de gestion de la culture (taille, charge en fruits, fertilisation azotée, génotype). Un modèle « fruit virtuel » est présenté ; il est capable de simuler la croissance du fruit, le niveau de maturité et l'évolution des teneurs en matière sèche et en composés, sous l'influence de facteurs comme la disponibilité en eau.

**Mots-clés** : croissance du fruit, composition, sucres, acides, vitamine C, composés secondaires, modèle fruit virtuel

### **Abstract: Elaboration of fruit quality: composition in primary and secondary metabolites**

Improving the quality of products quality is an economic, public health and scientific issue. How the fruit composition is elaborated is a research question for some INRA research teams working on quality. The objective of this paper is to present recent knowledge on this topic using some examples from our results on tomato. The fruit growth results from the multiplication of cells and their growth in size and volume, these two processes being strongly mediated by the number of fruits growing on the plant. Molecules very different in nature and concentrations accumulate or are transported or used in the fruit during fruit growth or maturation of tissues, determining their composition and quality. The composition in sugars, acids, vitamin C and secondary metabolites is determined by the stage of fruit development, the environmental parameters (temperature, radiation) and culture management (size, fruit load, N fertilization, genotype). A model "virtual fruit" is presented; it is able to simulate fruit growth, degree of maturity and change in dry matter and compounds, under the influence of factors, such as water availability.

**Keywords**: fruit growth, composition, sugars, acids, vitamin C, secondary compounds, virtual fruit model

## Introduction

Depuis quelques années, la demande en produits de qualité est devenue si importante que les divers acteurs de la filière fruit confèrent à la qualité un statut privilégié. Mais il n'est pas si évident de définir la "qualité" : celle-ci peut dépendre de contraintes immédiates de production et de commercialisation (calibre, résistance aux manipulations, attractivité du produit,...) et de l'évolution du marché. Ainsi, l'allongement des circuits de distribution et l'augmentation de la consommation de masse ont fait apparaître des difficultés techniques et logistiques pour maintenir une qualité de consommation lors des étapes de conservation et de distribution. La recherche de la qualité peut également résulter d'un souci d'anticipation stratégique comme en témoigne la réflexion actuelle sur les labels de qualité gustative des fruits et sur leur qualité nutritionnelle. Ceci rend nécessaire une meilleure compréhension de l'élaboration de la composition des fruits, aspect qui fera l'objet de cet article.

L'élaboration de la composition au cours de la croissance du fruit est un élément clef dont la compréhension est un thème de recherche transversal, commun à de nombreuses espèces. Cette élaboration est liée temporellement au processus de croissance. En effet, le métabolisme du fruit, qui dépend du stade de croissance, conditionne fortement la synthèse ou au contraire la dégradation des composés impliqués dans l'expression de la qualité. Par ailleurs, indépendamment de cet aspect temporel, la croissance du fruit détermine la taille du fruit à la récolte et donc le volume dans lequel s'accumulent les composés qui nous intéressent. Toute chose égale par ailleurs, l'augmentation du volume du fruit fera baisser la teneur en composés. La taille du fruit est donc non seulement un critère majeur de la valeur marchande du fruit, mais aussi une caractéristique essentielle à prendre en compte pour comprendre comment s'élabore la composition du fruit.

## 1- Une vision intégrée du fonctionnement du fruit

### 1.1 Croissance du fruit

La croissance du fruit résulte de deux processus : la multiplication cellulaire et la croissance cellulaire. **La multiplication cellulaire** se déroule précocement, dure en général quelques semaines et permet l'acquisition d'un effectif cellulaire définitif. Elle détermine le potentiel de croissance du fruit et peut être variable selon la position du fruit dans la plante ou au sein d'une inflorescence comme chez la tomate. Elle est sensible à différents facteurs comme l'alimentation hydrique et carbonée ou la température. Par exemple, chez la tomate, une diminution de la température peut induire un allongement de la période de division et donc une augmentation du nombre de cellules produites par fruit (Bertin, 2005). La pression dans la cellule, dite de turgescence, est le moteur de la **croissance cellulaire**, ce qui implique que l'augmentation du volume cellulaire dépend de l'approvisionnement en eau et de la richesse en solutés. Après la phase de division cellulaire, le fruit peut être vu comme une collection de cellules en croissance. Il est intéressant de noter que la taille moyenne des cellules diminue en général avec le nombre de cellules. Ce phénomène qui ressemble à de la compétition entre cellules limite un peu l'effet positif du nombre de cellules sur la croissance du fruit (Quilot et Génard, 2008). De manière générale, bien que la taille des cellules contribue le plus à la croissance en volume du fruit, la variabilité génétique ou environnementale de la taille du fruit est fortement liée à la variabilité du nombre de cellules.

La croissance en volume du fruit peut être également analysée sous l'angle des flux d'eau et de carbone. En effet, les variations de volume du fruit résultent du bilan entre les entrées d'eau et de carbone par le xylème et le phloème et des sorties par la transpiration et la respiration. Les sucres sont apportés par le phloème et une bonne compréhension de l'importance respective des flux permet de mieux comprendre comment les sucres et l'eau s'accumulent dans le fruit. Ces différents flux peuvent être appréciés expérimentalement. Nous avons particulièrement étudié le flux transpiratoire qui dépend de la perméabilité de l'épiderme à l'eau. La perméabilité dépend de facteurs de l'environnement (par exemple elle est diminuée en cas de stress salin) et elle est très variable selon les espèces et au sein d'une même espèce selon les variétés. Cette variabilité génétique entraîne une large gamme de

sensibilité des fruits à la transpiration ce qui a des conséquences sur la croissance du fruit et l'établissement de sa teneur en matière sèche (Lescourret *et al.*, 2001).

### 1.2 Elaboration de la qualité au cours du développement du fruit

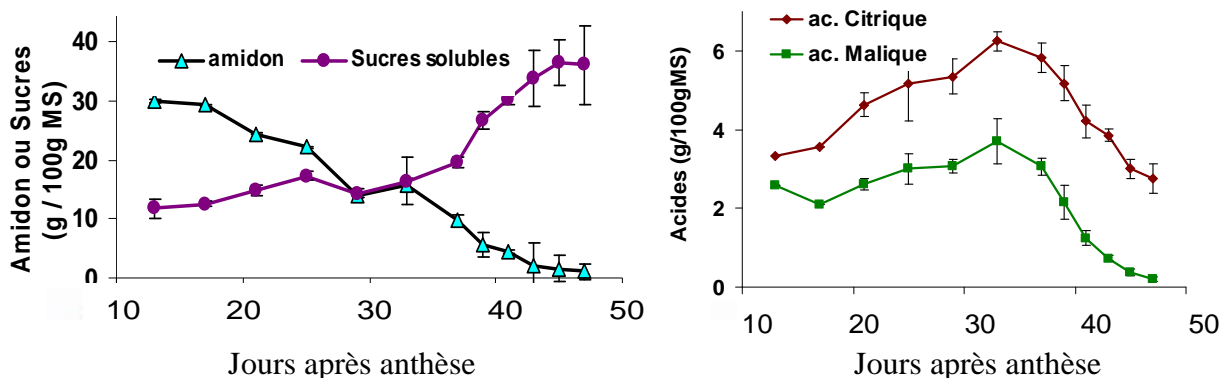
Nous nous intéressons à l'accumulation de sucres et acides dans le fruit en tant que composés majoritaires issus du métabolisme primaire, caractérisant la qualité gustative, et à des composés minoritaires tels que la vitamine C, les caroténoïdes et les composés phénoliques pour leur rôle dans la valeur nutritionnelle du fruit.

Quatre processus sont pris en compte pour la composition du fruit :

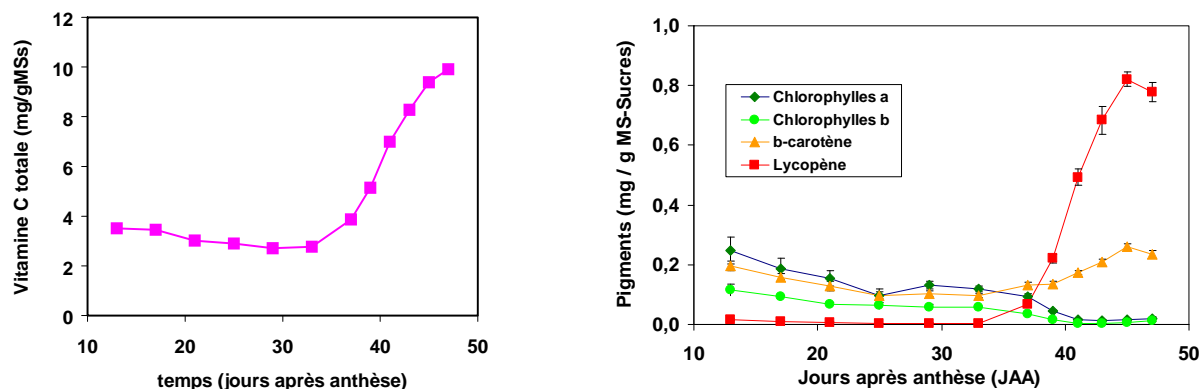
- le transport de métabolites depuis les autres organes de la plante. C'est particulièrement vrai pour les sucres tels que le saccharose qui sont transportés par la sève depuis les feuilles ;
- la synthèse de métabolites dans le fruit au travers des voies de biosynthèse du métabolisme primaire (cas du glucose ou du fructose) et du métabolisme secondaire ;
- leur utilisation pour la respiration (fructose, acides) ou la synthèse d'amidon (glucose) ou d'autres composés ;
- leur dilution dans l'eau du fruit. Plus la quantité d'eau est importante, plus les composés sont dilués et se trouvent en faible concentration dans le fruit.

**La composition en sucres et acides** évolue au cours du développement du fruit. Par exemple, chez la tomate, alors que la concentration en sucres solubles augmente, celle en amidon augmente dans les phases précoces (jusqu'à 14 jours après floraison pour la tomate cerise), puis décroît jusqu'à maturité (Figure 1). Les concentrations en acides citrique et malique augmentent pendant la croissance du fruit puis diminuent fortement ensuite pendant la maturation (Figure 1) mais ces dynamiques varient en fonction des génotypes.

**La teneur en vitamine C** du fruit diminue au cours des premières phases du développement du fruit, essentiellement par phénomène de dilution lié à l'accumulation d'eau et d'autres composés carbonés dans le fruit (Figure 2). La concentration en vitamine C diminue lentement puis elle augmente rapidement au cours de la maturation. Cette dernière étape est corrélée à l'accumulation des sucres dans le fruit. Cependant, nous avons montré qu'il ne s'agissait pas d'une liaison fonctionnelle, puisque l'augmentation de la teneur en sucres des fruits observée suite à une diminution de la charge en fruits sur les plants de tomate, n'induisait pas d'augmentation des concentrations en vitamine C (Massot *et al.*, 2010).



**Figure 1** : Evolution des principaux métabolites influençant la qualité gustative (glucides : graphe de gauche - acides : graphe de droite) au cours du développement du fruit de tomate (type cerise).



**Figure 2** : Evolution de la concentration en vitamine C totale (graphe de gauche) et en pigments (graphe de droite) dans le fruit de tomate depuis l'anthèse.

**La composition du fruit en métabolites dits « secondaires »** présente une extrême diversité tant sur le plan des voies métaboliques impliquées (phénylpropanoïdes : flavonoïdes et polyphénols, alcaloïdes, terpenoïdes, caroténoïdes), que des molécules synthétisées. A titre d'illustration, une analyse du fruit chez un cultivar de tomate montre 869 métabolites présents dont 494 nouvellement caractérisés (Lijima *et al.*, 2008). Plus de 100 molécules phénylpropanoïdes sont détectables (Slimestad et Verheul, 2009). Beaucoup de métabolites n'ont pas encore été identifiés !

Leur synthèse dans les tissus est stimulée lorsque la plante est agressée par des parasites ou sujette à des contraintes de l'environnement telles que le rayonnement ultra-violet. À ce titre, ils participent aux mécanismes de défense de la plante, en raison de leurs propriétés antioxydantes notamment. Leur valeur santé pour l'Homme, souvent controversée, fait actuellement l'objet de nombreux travaux qui tendent à montrer leur rôle hépatoprotecteur, hypoglycémique, antiviral ou leur action contre l'hypertension ou certains cancers.

Comme pour les composés primaires, la composition du fruit en métabolites secondaires évolue avec son degré de maturité (Fleuriet et Macheix, 1981; Gautier *et al.*, 2008) et dépend des cultivars. Les tomates cerise sont généralement plus riches en composés que les autres types de tomates (Raffo *et al.*, 2002). La composition dépend du tissu considéré, certainement en relation avec la capacité du tissu à stocker et/ou à synthétiser les molécules. Les flavonoïdes sont majoritairement localisés dans la partie externe du fruit (peau et péricarpe). Les acides hydroxycinnamiques (esters de glucose et d'acide quinique ou de glucosides formés avec les acides caféique, férulique et para-coumarique) sont plus présents au niveau de la chair et dans les graines et le gel qui les entoure (Fleuriet et Macheix, 1976). Le composé phénolique le plus abondant dans le fruit est l'acide chlorogénique dont la concentration est la plus élevée au stade fruit vert et chute au cours du mûrissement (Gautier *et al.*, 2008). Au contraire, la rutine et des dérivés de l'acide caféique voient leur concentration augmenter dans le fruit mûr (Gautier *et al.*, 2008). Des phénols ont également été identifiés parmi les composés volatils de la tomate, comme le gäicol. Ces composés volatils participent à la qualité organoleptique du fruit de tomate, plus particulièrement à l'odeur et à l'arôme du fruit (Crouzet, 2006).

## 2. Les pratiques culturales influencent la composition du fruit

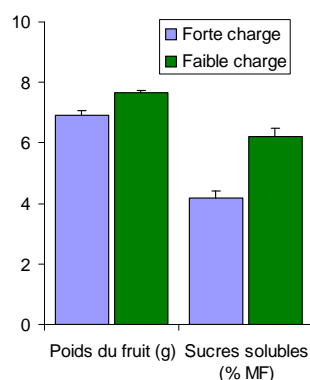
### 2.1 Gestion des plantes (densité de plantation, charge en fruit)

La diminution de la densité de plantation de tomate favorise la photosynthèse de la plante et l'accumulation de matière sèche, de sucres, de lycopène et de vitamine C dans le fruit. La teneur en acide et en  $\beta$ -carotène est peu affectée par la densité (Tableau 1).

**Tableau 1 :** Effets d'une diminution de densité de plantation sur le poids frais du fruit, son pourcentage de matière sèche et sa concentration en métabolites (sucres solubles, acide, caroténoïdes et vitamine C). Les concentrations sont exprimées par kg de fruit frais.

	Poids (g/fruit)	MS (%)	Acides meq H <sup>+</sup>	Sucres sol. (g/kg)	Lycopène (mg/kg)	β- carotène (mg/kg)	Vitamine C (mg/kg)
Témoin	6,5	12,4	11,6	4,9	2,9	1,41	28,2
Faible densité	7,9	13,8	10,7	6,2	3,1	1,49	31,1
Impact faible densité	+ 21 %	+ 11 %	- 7,7 %	+ 26,3 %	+ 7,4%	+ 5,5 %	+ 10,1 %

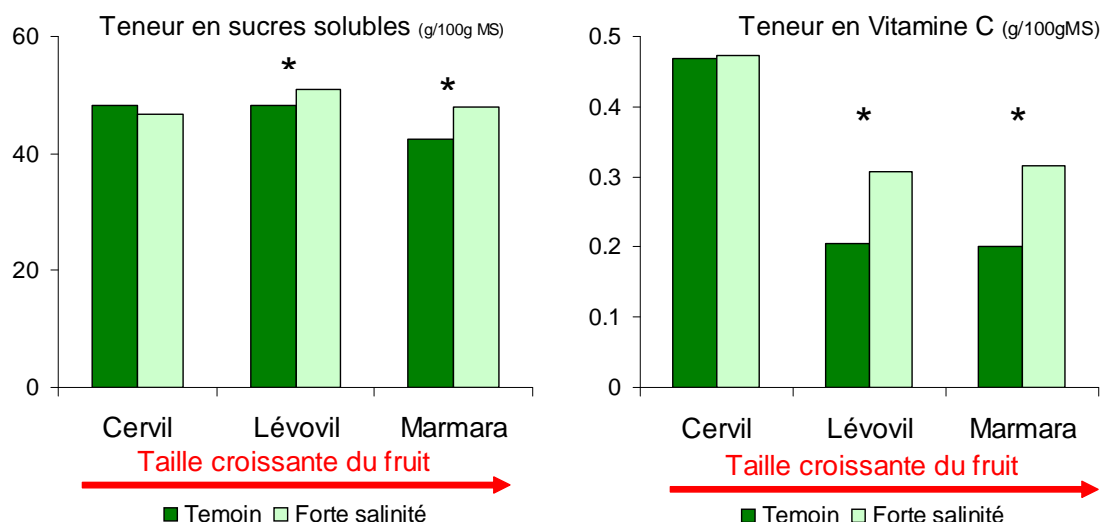
Une diminution de la charge en fruits (obtenue par ablation des fleurs des bouquets) favorise l'accumulation de matière sèche et de sucres solubles dans le fruit (Figure 3).



**Figure 3 :** Masse du fruit (en g par fruit) et concentration en sucres solubles (en % de la matière fraîche) dans le fruit selon deux modalités de charge en fruits (en bleu : forte charge en fruits ; en vert : faible charge en fruits)

## 2.2 Gestion de l'eau : influence d'un manque d'eau et effets d'un stress salin

La disponibilité et la qualité des eaux d'irrigation peuvent considérablement affecter la qualité des fruits. Une réduction de l'irrigation ou une irrigation avec de l'eau de forte conductivité (solution saline) réduit l'entrée d'eau dans le fruit et, de ce fait, limite le phénomène de dilution des sucres et autres composés d'intérêt. Les stress salins peuvent également avoir une action plus complexe et influencer l'accumulation des composés indépendamment de celle de l'eau. Ainsi, la teneur en sucres (exprimée par 100 g de matière sèche) est augmentée pour 2 des cultivars étudiés lorsque la solution nutritive est plus saline (Figure 4). La teneur en vitamine C dépend à la fois du cultivar et de la concentration en sels de la solution (Gautier *et al.*, 2010).



**Figure 4** : Effets de la salinité de la solution nutritive sur la teneur en sucres solubles et en vitamine C (en g pour 100g de matière sèche) de trois cultivars de tomate : Cervil, Léovivil et Marmara.

### 2.3 Fertilisation azotée

Une réduction de la fertilisation azotée favorise l'accumulation de sucres, réduit la concentration en acides. En conséquence, le ratio sucres/acides, utilisé comme indicateur de la qualité gustative des fruits, est fortement augmenté (Tableau 2). Les fruits collectés sur les tomates cultivées à faible niveau d'azote ont tendance à être plus riches en polyphénols, alors que la concentration en caroténoïdes n'est pas affectée par l'azote (Tableau 2).

**Tableau 2** : Effet de la fertilisation azotée sur les concentrations en composés primaires et secondaires du fruit de tomate. Concentrations exprimées en g/kg de matière sèche (d'après Bénard *et al.*, 2009)

Fertilisation azotée	Sucres solubles	Acides	Sucres/acides	Vitamine C	$\beta$ -carotène	Lycopène	Glucoside Acide caféique
12 meq NO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	261	60	4,3	2,5	0,20	0,63	0,18
4 meq NO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	306	51	6,0	2,8	0,21	0,63	0,26
Δ de NO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	+17%	-15%	+40%	+ 13%	+ 5%	0%	+44%
Effet azote	P<0.0001	P<0.0001	P<0.0001	P=0.09	NS	NS	P=0.10

En cours de culture, la composition en caroténoïdes, en composés phénoliques et en vitamine C des fruits produits sur les bouquets successifs varie plus fortement avec la saison qu'en fonction de la nutrition azotée de la plante (données non présentées ; Bénard *et al.*, 2009). Ces différences de composition entre bouquet sont déterminées par le climat dans la serre et par des différences d'architecture de la plante entière. Ainsi, l'éclairement du fruit et sa température apparaissent plus déterminants que l'azote dans la composition en micronutriments (cf. paragraphe suivant).

## 3. L'environnement influence la composition du fruit

### 3.1 La température et le rayonnement

Des expériences d'ombrage localisé ont montré que l'ombrage des feuilles diminue légèrement la teneur en vitamine C dans les fruits, suggérant l'existence d'un transfert de vitamine C ou de précurseur

de la vitamine C depuis les feuilles vers les fruits. Par contre, l'ombrage des fruits a un effet plus marqué sur les concentrations en vitamine C, indiquant que l'essentiel de l'accumulation de vitamine C dépend du microclimat lumineux du fruit (Gautier *et al.*, 2009). Pour comprendre les mécanismes sous-jacents, nous étudions la régulation de la synthèse, du recyclage et de la dégradation de cette molécule en fonction de la température et du rayonnement. La teneur en composés phénoliques est également modifiée par le microclimat du fruit ; l'ombrage du fruit réduit la concentration en rutine. L'augmentation de la température du fruit de 27 à 32°C réduit la concentration en dérivés de l'acide caféique et accroît la concentration en rutine et glucosides de l'acide caféique (Gautier *et al.*, 2008).

### 3.2 Effet Saison

La composition de fruit est déterminée par la saison de récolte, conséquence de multiples facteurs qui interagissent (température, éclairage, photopériode...). Ainsi, les tomates produites en été sont plus riches en sucres, acides, vitamine C et rutine, alors que la concentration en lycopène, dont la synthèse est inhibée à forte température, est plus élevée en hiver (Tableau 3).

**Tableau 3** : Effet de la saison de récolte sur les concentrations en composés primaires et secondaires du fruit de tomate. Concentrations exprimées en g/kg de matière sèche

Date de récolte	Sucres solubles	Acides	Sucres/ acides	Vitamine C	β-carotène	Lycopène	Glucoside Acide caféique
24 février	238	55,5	4,3	2,9	0,21	1,0	0,17
4 juillet	295	58,7	5,0	3,3	0,21	0,76	0,24
Différence entre été et hiver	+ 24 %	+ 6 %	+ 17 %	+ 13 %	- 3 %	- 24 %	+ 38 %
Effet saison	P<0.0001	P=0.03	P<0.001	P=0.05	NS	P<0.01	P<0.02

## 4. La modélisation pour mieux comprendre la qualité

La modélisation est une manière efficace de synthétiser des connaissances acquises par différentes équipes de recherche. Elle permet de valoriser de nombreux efforts expérimentaux en utilisant leurs résultats dans un cadre conceptuel qui les met en cohérence. Modéliser favorise en outre le dialogue entre chercheurs de disciplines différentes.

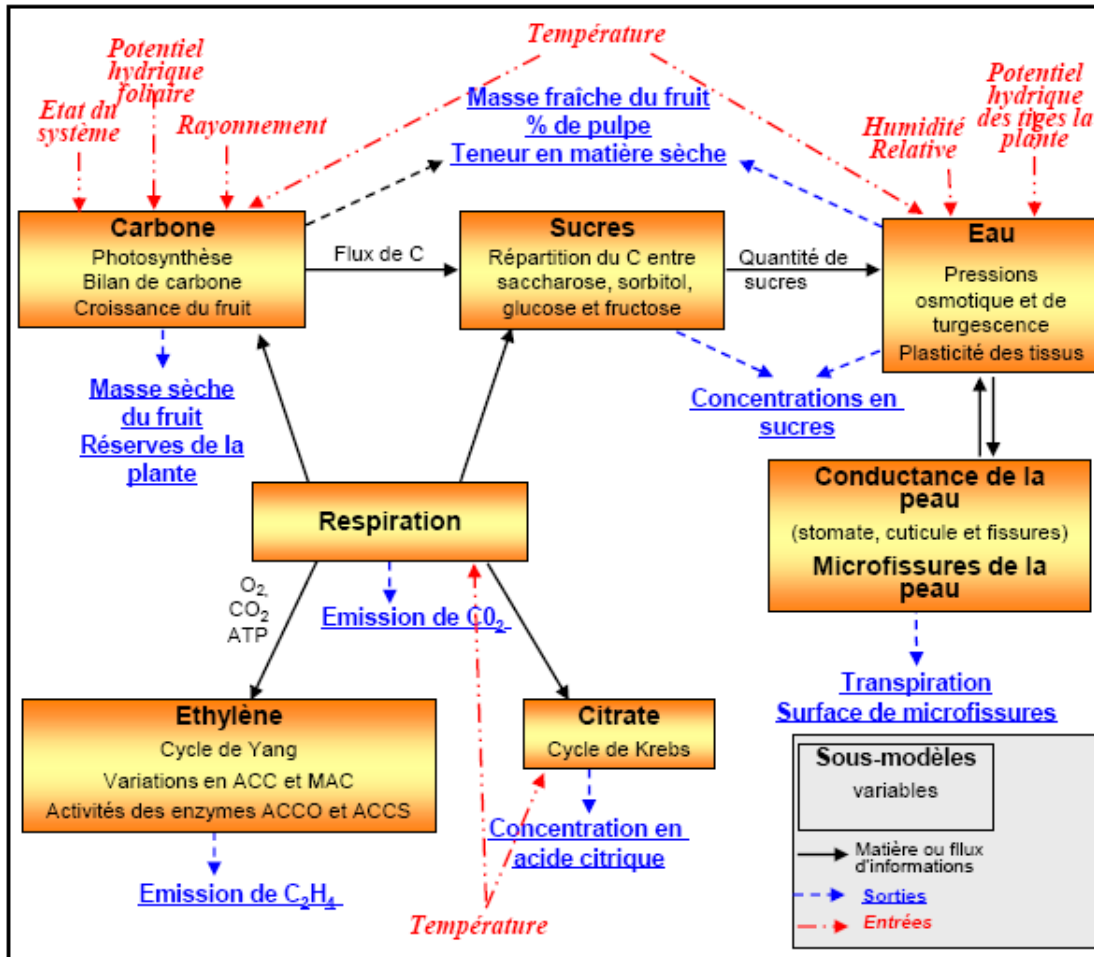
Les modèles sont des outils d'analyse qui permettent de mieux comprendre comment fonctionnent les systèmes étudiés (ici le fruit) et qui peuvent être utilisés comme outils de simulation et de prédiction.

Le fruit est le siège de nombreux processus tels que l'accumulation des sucres et leur transformation en parois cellulaires et en acides. La modélisation représente ces phénomènes de façon simplifiée car les processus impliqués sont nombreux et leur régulation encore mal connue. Un « Fruit Virtuel », regroupant sept modèles décrivant les principaux aspects du fonctionnement du fruit, a été construit (Figure 5 ; Génard *et al.*, 2010). Il est capable de simuler la croissance du fruit et l'évolution des teneurs en matière sèche et en ses principaux sucres et acides, ainsi que le niveau de maturité du fruit.

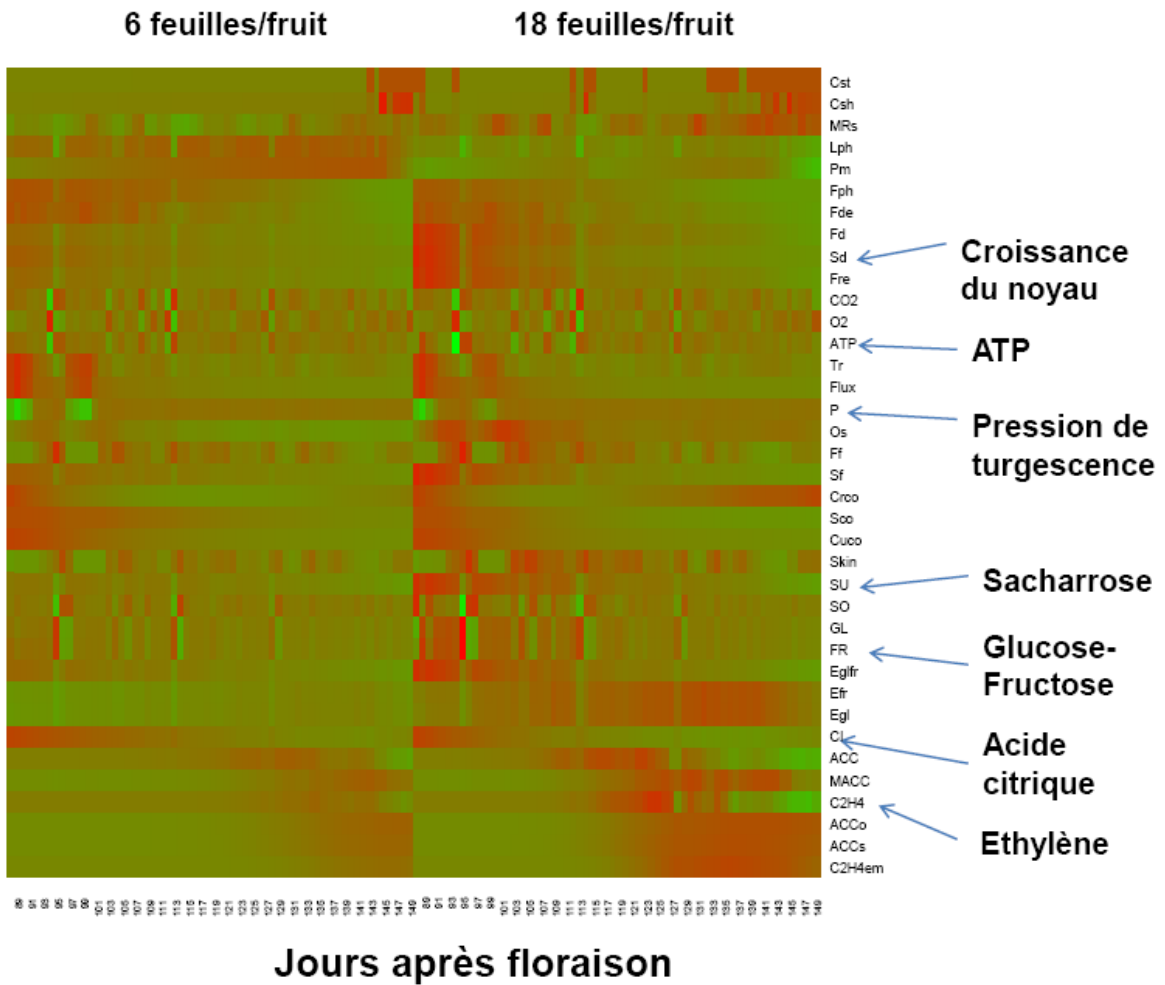
L'utilisation du « Fruit Virtuel » a montré que l'application d'un stress hydrique après une période de bonne irrigation diminuait fortement la croissance, alors que les fruits de plantes stressées en continu ont une croissance continue. Ceci suggère que les fruits peuvent s'adapter aux situations de stress. Le « Fruit Virtuel » appliqué au cas du pêcher a également permis de montrer qu'un simple changement dans le nombre de feuilles par fruit avait une influence importante sur divers aspects de son fonctionnement (Figure 6) et sur sa qualité (Figure 7).



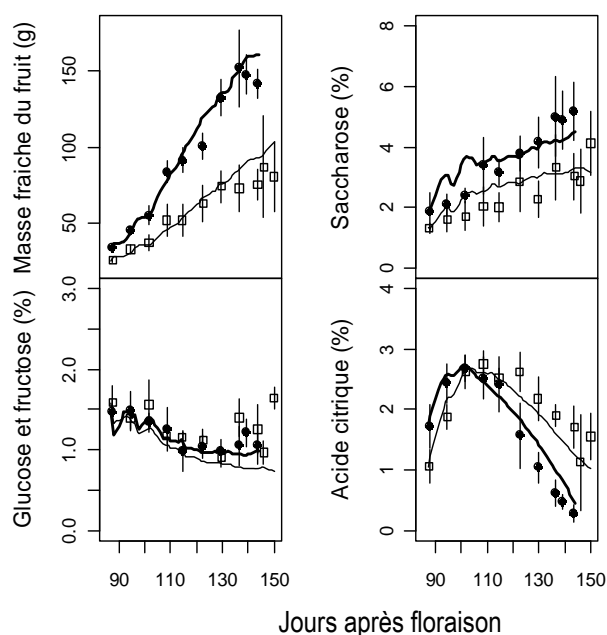
Le « Fruit Virtuel » a été couplé avec des modèles génétiques. Ce couplage ouvre une voie intéressante pour la sélection assistée par modèle et la recherche d'idéotypes qui répondent aux attentes des consommateurs en termes de qualité des produits.



**Figure 5** : Sous modèles inclus dans le Fruit virtuel. Les variables d'entrées du modèle sont indiquées en rouge et les variables prédites sont indiquées en bleu.



**Figure 6** : Heatmap simulé par le Fruit Virtuel, donnant une image des bouleversements dans le fonctionnement du fruit suite à un changement dans nombre de feuilles par fruits chez le pêcher. Chaque ligne représente l'évolution au cours du temps de variables décrivant le fonctionnement du fruit pour les situations avec 6 et 18 feuilles par fruit. Les zones rouges correspondent à des fortes valeurs des variables, alors que les zones vertes correspondent à de faibles valeurs.



**Figure 7** : Effet du nombre de feuilles par fruit sur la qualité de la pêche. Les points représentent les observations et les lignes les simulations du Fruit Virtuel (carrés blanc et lignes fines pour 6 feuilles par fruit ; ronds noirs et lignes épaisses pour 18 feuilles par fruit).

## Conclusions

Les fruits présentent une grande diversité de composition, de par leur richesse en composés primaires et en métabolites secondaires. La nature et la concentration de ces composés sont sous l'influence de l'environnement et peuvent être modulées par les pratiques culturales. Ces facteurs agissent en interaction, ce qui complique la compréhension et la prédiction de la qualité du fruit, et renforce l'intérêt des modèles pour ces études. Les connaissances sur les relations entre génotypes, environnement et pratiques en vue d'orienter la composition en sucres, acides, métabolites secondaires restent encore parcellaires. L'effort de recherche est à renforcer dans ce domaine car nous pensons que l'amélioration de la qualité passe en grande partie par un choix judicieux des pratiques culturales adaptées à chaque variété. Une partie de nos travaux vise à intégrer des connaissances dans des modèles de fonctionnement du fruit potentiellement importants pour l'innovation. En effet, ce sont des composants essentiels de modèles de culture pouvant être utilisés pour une conception de conduites dirigée vers la maîtrise d'une qualité complexe et de sa variabilité.

## Références bibliographiques

- Bénard C., Gautier H., Bourgaud F., Grasselly D., Navez B., Caris-Veyrat C., Weiss M., Génard M., 2009. Effects of low nitrogen supply on tomato (*Solanum lycopersicum*) fruit yield and quality with special emphasis on sugars, acids, ascorbate, carotenoids, and phenolic compounds. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 57, 4112-4123.
- Bertin N., 2005. Analysis of the tomato fruit growth response to temperature and plant fruit load in relation to cell division, cell expansion and DNA endoreduplication. *Annals of Botany* 95, 439-447.
- Fleuriet A., Macheix J.J., 1976. Effets des conditions anaérobies sur les composés phénoliques de fruits de Tomates « Cerise ». *Physiologie Végétale* 14, 407-414.

- Fleuriet A., Macheix J.J., 1981. Quinyl ester and glucose derivatives of hydroxycinnamic acids during growth and ripening of tomato fruit. *Phytochemistry* 20, 667-671.
- Gautier H., Diakou-Verdin V., Benard C., Reich M., Buret M., Bourgaud F., Poessel J-L., Génard M., 2008. How does tomato quality (sugar, acid, and nutritional quality) vary with ripening stage, temperature, and irradiance? *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 56, 1241-1250.
- Gautier H., Lopez-Lauri F., Massot C., Murshed R., Marty I., Grasselly D., Keller C., Sallanon H., Génard M., 2010. Impact of ripening and salinity on tomato fruit ascorbate content and enzymatic activities related to ascorbate recycling. *Functional Plant Science and Biotechnology* 4(special issue), 66-75.
- Gautier H., Massot C., Stevens R., Serino S., Génard M., 2009. Regulation of tomato fruit ascorbate content is more highly dependent on fruit irradiance than leaf irradiance. *Annals of Botany* 103, 495-504.
- Génard, M., N. Bertin, H. Gautier, F. Lescourret, Quilot B., 2010. Virtual profiling: a new way to analyse phenotypes. *The Plant Journal* 62, 344-355.
- Lescourret F., Génard M., Habib R., Fishman S., 2001. Variation in surface conductance to water vapor diffusion in peach fruit and its effects on fruit growth assessed by a simulation model. *Tree Physiology* 21, 735-741.
- Lijima Y., Nakamura Y., Ogata Y., Tanaka K., Sakurai N., Suda K., Suzuki T., Suzuki H., Okazaki K., Kitayama M., Kanaya S., Aoki K., Shibata D., 2008. Metabolite annotations based on the integration of mass spectral information. *The Plant Journal* 54, 949-962.
- Massot C., Stevens R., Génard M., Gautier H., 2010. Fluctuations in sugar content are not determinant in explaining variations in vitamin C in tomato fruit. *Plant Physiology and Biochemistry* 48, 751-757.
- Quilot, B., Génard M., 2008. Is competition between mesocarp cells of peach fruits (*Prunus davidiana*) affected by the percentage of wild species genome? *Journal of Plant Research*, 121, 55-63.
- Raffo A, Leonardi C, Fogliano V, Ambrosino P, Salucci M, Gennaro L, Bugianesi R, Giuffrida F, Quaglia G, 2002. Nutritional value of cherry tomatoes (*Lycopersicon esculentum* Cv Naomi F1) harvested at different ripening stages. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 50, 6550-6556.
- Slimestad R., Verheul M., 2009. Review of flavonoids and other phenolics from fruits of different tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) cultivars. *Journal of the Science of Food and Agriculture* 89, 1255-1270.