



HAL
open science

La qualité de la mangue (*Mangifera indica*) : une étude du continuum pré et post-récolte par analyse expérimentale et modélisation

Antoine Drouillard

► **To cite this version:**

Antoine Drouillard. La qualité de la mangue (*Mangifera indica*) : une étude du continuum pré et post-récolte par analyse expérimentale et modélisation. Sciences agricoles. Université d'Avignon, 2021. Français. NNT : 2021AVIG0734 . tel-03648402

HAL Id: tel-03648402

<https://theses.hal.science/tel-03648402>

Submitted on 21 Apr 2022

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.



THÈSE DE DOCTORAT D'AVIGNON UNIVERSITÉ

École Doctorale ED536

École doctorale Sciences Agronomiques

Présentée par Antoine Drouillard

La qualité de la mangue (*Mangifera indica*) : une étude du continuum pré et post-récolte par analyse expérimentale et modélisation

Soutenue publiquement le 6 Décembre 2021 devant le jury composé de :

M Gerhard Buck-Sorlin, Professeur, l'institut Agro, AGROCAMPUS OUEST, Angers **Rapporteur**

M Christophe Bugaud, chercheur (HDR), CIRAD Montpellier **Rapporteur**

Mme Florence Charles, Maître de conférence (HDR), Université d'Avignon **Examinatrice**

M Laurent Urban, Professeur, Université d'Avignon **Examinateur**

M Michel Génard, Directeur de recherche, INRAE-Avignon **Directeur de thèse**

Mme Isabelle Grechi, chercheur, CIRAD Saint-Pierre **Co-Encadrant de thèse**

Membre invité :

M Mathieu Lechaudel, chercheur, CIRAD Sainte-Marie **Co-Encadrant de thèse**



Table des matières

Table des figures	vi
Liste des tableaux	viii
Table des Equations	x
Financements	xi
Remerciements	xi
Résumé	xii
Introduction	1
Contexte de la thèse	1
Production du manguier et élaboration de la qualité de la mangue	2
Objectifs et démarche scientifique	6
1 Analysis of quality variations in mango fruit in response to management factors on a pre- and post-harvest continuum	8
1.1 Abstract	9
1.2 Introduction	10
1.3 Materials and Methods	11
1.3.1 Plant material and experimental treatments	11
1.3.2 Measurements of fruit quality	12
1.3.3 Statistical Analysis	13
1.4 Results	14
1.5 Discussion	23
2 Process-based analysis of the sugar kinetics in mangoes	27
2.1 Calculs et modélisation des émissions de carbone par respiration.	28
2.1.1 Protocole de mesure pour les saisons de production de 2003 à 2006	28
2.1.2 Protocole de mesure pour les saisons de production de 2017 à 2019	30
2.1.3 Modèle de respiration	31
2.2 Sweetness modelling in the mango pre-post-harvest continuum	37
2.2.1 Introduction	38
2.2.2 Materials and Methods	39
2.2.3 Results	48
2.2.4 Sensitivity analysis	51
2.2.5 Discussion	54
3 Étude de l'effet de pratiques agronomiques et de conservation sur l'élaboration de la qualité des mangues Cogshall sur le continuum pré et post-récolte par une approche de modélisation	57
3.1 Résumé	58
3.2 Introduction	58
3.3 Matériels et méthodes	59
3.3.1 Structure du modèle « mangue virtuelle »	59

3.3.2	Données expérimentales	62
3.3.3	Évaluation du modèle mangue virtuelle et analyse par simulation de l'élaboration de la qualité	64
3.4	Résultats	67
3.4.1	Évaluation des performances du modèle mangue virtuelle	67
3.4.2	Analyse par simulation des effets des pratiques et des conditions environnementales sur la qualité des fruits	70
3.4.3	Identification des scénarios maximisant la qualité du fruit à maturité	75
3.5	Discussion	77
	Discussion	83
	L'élaboration de la qualité des mangues Cogshall en pré et post-récolte	83
	Limites et perspectives du travail de thèse	88
	Annexe 1 : Matériel supplémentaire du chapitre 1	93
	Annexe 2 : Matériel supplémentaire du chapitre 2	96
	Annexe 3 : Matériel supplémentaire du chapitre 3	100
	Annexe 4 : Article publié dans Acta Horticulturae	109
	Bibliographie	127

Table des figures

1	Évolution du marché de la mangue, du mangoustan et de la goyave dans le monde entre 1961 et 2019.	1
2	Deux cultivars les plus produits sur l'île de la Réunion. La photo de gauche est une mangue Cogshall et celle de droite une mangue José (Vincenot & Normand, 2009)	2
3	Zones de productions de mangues sur l'île de la Réunion (Vincenot & Normand, 2009).	3
4	Cycle phénologique des manguiers Cogshall à la Réunion.	4
1.1	Kinetics of mango fruit fresh mass (a), pulp dry matter content (b), sucrose (c), starch (d), glucose (e), and fructose (f) concentrations in the pulp, fruit respiration (g), total titratable acidity of the pulp (h) and pulp color (i) of on-tree fruits according to the leaf-to-fruit ratio (LF 25, LF 100), during the 2017-2018 and 2018-2019 production seasons in orchard A. Time is expressed in Days after bloom (DAB). Points are measured values (one point represents one fruit) and curves are values predicted with GAM models. The shape and color of points and curves referred to the leaf to fruit ratio (LF 100 : dark green dots and solid lines : LF 25 : light green triangles and dashed lines).	17
1.2	Kinetics of mango fruit fresh mass (a), pulp dry matter content (b), sucrose (c), starch (d), glucose (e), and fructose (f) concentrations in the pulp, fruit respiration (g), total titratable acidity of the pulp (h) and pulp color (i) of stored fruits according to the leaf-to-fruit ratio (LF Ref, LF 25, LF100), maturity stage at harvest (G : Green, GM : Mature Green) and storage temperature (12°C, 20°C) during the 2017-2018 production season in orchard B and the 2018-2019 production season in orchard A. Time is expressed in Days after harvest (DAH). Points are measured values (one point represents one fruit) and curves are values predicted with GAM models. The color of points and curves referred to the storage temperature (red triangles : 20°C, cyan circles : 12°C). These dynamics were restricted to the period of 0 to 18 DAH (18 DAH is the date when fruits stored at 12°C were switch at 20°C).	21
1.3	Kinetics of fruit sweetness during the 2018-2019 production season in orchard A according to leaf-to-fruit ratio (LF 100, LF 25), harvest conditions (G : fruits harvested at the green stage, MG : fruits harvested at the mature-green stage, On-tree : fruits maintained on the tree until the ripe stage) and storage temperature for harvested fruits (12°C, 20°C). Points are measured values (one point represents one fruit). Curves, obtained by fitting GAM models (limited to 3 basis functions) are only used to bring out kinetic trends. The color of points referred to the harvest and storage conditions of fruits (blue : harvest fruits stored at 12°C, red : harvest fruits stored at 20°C, green : On-tree fruits). Vertical black and dotted lines represent harvest dates. Vertical red and solid lines represent the dates when the sweetness kinetic changed from the stationary phase to the increasing phase, which were estimated with the threshold analysis.	22

2.1	Cinétiques des respirations des fruits en pré-récolte et en post récolte, avec une température de conservation de 12°C puis 20°C et 20°C, en 2018-2019. Les points sont les respirations observées et les courbes sont les respirations simulées. Les rapports de 100 feuilles par fruit sont représentés en bleu et ceux de 25 feuilles par fruit sont représentés en rouges	34
2.2	Représentation des respirations observées et simulées des fruits en pré-récolte et en post-récolte, pour tous les jeux de données obtenus entre 2002 et 2019. Les couleurs représentent les saisons étudiées (première ligne), les ratios feuilles/fruits appliqués (deuxième ligne) et les températures testées (troisième ligne). Les points noirs correspondent à des points mesurés sans traitements.	35
2.3	Conceptual representation of the sugar model. λ represents the carbon entering into the fruit from phloem flux and used for fruit respiration and pulp dry mass increase. k_{1-8} are the reaction rates that controls the daily flux of carbon between each carbon-based compound.	40
2.4	Observed and predicted respiration values of fruits ($gC.day^{-1}$) during the pre-harvest and post-harvest stages. NRMSE are the Normalized Root Mean Squared Errors with mean normalization ($NRMSE_{mean}$). The observed values are the means of the respiration of the fruit at one given date since the model predict a single point and should represent a theoretical medium fruit.	49
2.5	Kinetics of the pulp fresh mass (g), pulp dry mas (g), sucrose, fructose, glucose and starch concentrations ($g.gFM^{-1}$) and sweetness ($g_{eq.sucrose}.gFM^{-1}$) of fruits over time, expressed in Days after Bloom (DAB), during the pre- and post-harvest stages in the 2018-2019 production season. The panels A and B represent the kinetics of the fruits on trees (green) and stored respectively under the 12°C (blue) and 20°C (orange) treatments, according to the leaf-to-fruit ratio (100 or 25 leaves per fruits). Stored fruits were harvested at three harvest dates (LF 100 : 93, 110 and 127 DAB, LF 25 : 93, 110 and 138 DAB, at respectively the G, MG and YP stages). Only the two first harvest were tested at 12°C. Points and segments are means and standard errors of observed data. Lines are model predictions.	50
2.6	Comparison of reaction rates simulated for pre- and post-harvest stages used for all production seasons. Blue dashed curves represents the reaction rates for the post-havrest fruits and the solid green curves for the pre-havrest ones.	52
2.7	Sensitivity of starch, sucrose, fructose, and glucose concentrations at different time in days (DAB or DAH) to pre-harvest (A) and post-harvest (B) model parameters. Significance index, obtained by the FAST99 method, is the main (first order) effect of the parameters on the variability of model outputs.	53
3.1	Valeurs des masses fraîches du fruit (MF, g), des taux de matière sèche de la pulpe (TxMS, $gMS.gFM^{-1}$) et des sucrosités du fruit (sucrosité, $g_{eq.saccharose}.gMF^{-1}$) simulées par le modèle mangue virtuelle comparées aux valeurs observées entre 2001 à 2007 et 2017 à 2019, en pré-récolte (a) et en post-récolte (b). Chaque point représente un fruit.	68
3.2	Cinétiques simulées en utilisant le modèle mangue en pré-récolte pour un traitement de LF à 100 feuilles par fruit sur la saison fruitière 2018-2019. Les courbes rouges correspondent aux prédictions pour des fruit fortement exposé à la lumière, les courbes bleues pour des fruits moyennement exposées et les vertes pour les fruits très peu exposés à la lumière.	69
3.3	Cinétiques simulées en utilisant le modèle mangue stockées à 20°C et récoltées au stade G (90 DAB). Les fruits qui ont un FF de 25 feuilles par fruits sont représentés en bleu et les fruits qui ont un LF de 100 feuilles par fruits sont en rouge.	70

3.4	Résultat de l'ACP sur les résultats des simulations. Figure a) Cercle de corrélation des indicateurs de qualité pour des fruits simulés à maturité en fonction des facteurs étudiés représentés sur les axes 1 et 2 de l'ACP. Figure b) Représentation des scénarios sur les deux axes principaux de l'ACP avec les groupes identifiés par HCPC. La limite des groupes a été déterminée arbitrairement en fonction des résultats de la méthode. Figure c) Représentation des barycentres de trois facteurs (récolte, température et MS_{ini}) sur les deux premiers axes principaux identifiés par ACP et des ellipses de confiance des individus avec un seuil de confiance à 75%.	71
3.5	Moyenne des masses fraîches de fruit (MF, g), des taux de matière sèche de pulpe (TxMS, $gMS.gMS^{-1}$) et des sucrosités (sucrosité, $g_{eq.saccharose}.gMF^{-1}$) de fruits à maturité simulés par le modèle de mangue virtuelle pour chacun des trois niveaux des sept facteurs testés. Les facteurs testés et leurs niveaux sont définis dans la Table 3.2. Le gradient de couleur varie du vert (valeurs les plus faibles) à rouge (valeurs les plus hautes). Pour chacun des facteurs, les moyennes suivies d'une lettre identique ne sont pas significativement différentes au seuil $P = 0.01$.	73
3.6	Analyse de sensibilité du modèle mangue virtuelle utilisant une analyse FAST99. Les indices de sensibilité de la masse fraîche du fruit (MF, g), du taux de matière sèche de la pulpe (TxMS, $gMS.gMF^{-1}$) et de la sucrosité du fruit (sucrosité, $g_{eq.sucrose}.gFM^{-1}$) à chacun des facteurs agronomiques et de conservation testés (FF, MS_{ini} , irrigation, humidité et température, définis dans la Table 3.2) sont indiqués pour chacune des trois dates de récolte (90, 110 et 130 DAB). Les indices de sensibilité sont représentés avec l'indice principal du facteur qui prend en compte l'influence venant du facteur ainsi que l'indice total qui prend en compte l'influence venant du facteur seul mais aussi de toutes les interactions avec les autres facteurs.	74
S2.1	Kinetics of the fructose and glucose concentrations ($g.gFM^{-1}$) and sweetness ($g_{eq.sucrose}.gFM^{-1}$) of fruits over time, expressed in Days after Bloom (DAB), according to the leaf-to-fruit ratio (LF ratio) and storage treatments ($12^{\circ}C$ and $20^{\circ}C$) during the pre-harvest and post-harvest stages in the 2018-2019 production season. Stored fruits were harvested at three harvest dates (at 93, 110 and 127 DAB). Points are observed data. Lines are model predictions.	96
S2.2	: Kinetics of the sucrose, fructose, glucose and starch concentrations ($g.gFM^{-1}$) and sweetness ($g_{eq.sucrose}.gFM^{-1}$) of fruits over time, expressed in Days after Bloom (DAB), during the pre-harvest stage for four datasets used for model testing. The panels A, B, C and D represent the data from 2017-2018 with a high LF ratio of 100 (A), the data from 2017-2018 with a low LF ratio of 25 (B), the data from 2002-2003 with a high LF ratio of 100 (C), and the data from 2002-2003 with a low LF ratio of 10 (D). Points are observed data (one points represent one fruit). Lines are model predictions.	97
S2.3	Kinetics of the fructose and glucose concentrations ($g.gFM^{-1}$) of fruits over time, expressed in Days after Bloom (DAB), during the pre- and post-harvest stages in the 2018-2019 production season. The panels A and B represent the kinetics of the fruits on trees (green) and stored respectively under the $12^{\circ}C$ (blue) and $20^{\circ}C$ (orange) treatments, according to the leaf-to-fruit ratio (100 or 25 leaves per fruits). Stored fruits were harvested at three harvest dates (at 93, 110 and 127 DAB) for the $20^{\circ}C$ treatments and only the two fruits harvest at $12^{\circ}C$. Points and segments are means and standard errors of observed data. Lines are model predictions.	98
S2.4	Sensitivity of starch, sucrose, fructose, and glucose concentrations at different time in days (DAB or DAH) to pre-harvest (A) and post-harvest (B) model parameters. The total significance index, obtained by the FAST99 method, is the main (first order) plus the interaction effects of the parameters on the variability of model outputs.	99
S3.1	Proportion des rayonnements lumineux captés par les feuilles dans par heure. Les quartiles q_{25} , q_{50} et q_{75} ont été utilisés pour effectuer les simulations étudiées dans ce travail.	100
S3.2	Résultats du modèle mangue comparés aux valeurs observées entre 2002 et 2019 en pré-récolte	101

S3.3	Résultats du modèle mangue comparés aux valeurs observées entre 2002 et 2019 en post-récolte	102
S3.4	Cinétiques observées et simulées des neuf indicateurs de qualité (définis dans la Table 3.1) en pré-récolte sur la saison fruitière 2018-2019 et pour un traitement LF de 100 feuilles par fruit. Les points représentent les observations et les courbes représentent les simulations du modèle mangue virtuelle. Les courbes rouges, bleues et vertes correspondent aux simulations pour des fruits portés par des rameaux fortement (q90), moyennement (q50) et faiblement (q10) exposés à la lumière	103
S3.5	Cinétiques observées et simulées des neuf indicateurs de qualité (définis dans la Table 3.1) en pré-récolte sur la saison fruitière 2018-2019 et pour un traitement LF de 25 feuilles par fruit. Les points représentent les observations et les courbes représentent les simulations du modèle mangue virtuelle. Les courbes rouges, bleues et vertes correspondent aux simulations pour des fruits portés par des rameaux fortement (q90), moyennement (q50) et faiblement (q10) exposés à la lumière	104
S3.6	Cinétiques observées et simulées des neuf indicateurs de qualité (définis dans la Table 3.1) en post-récolte sur la saison fruitière 2018-2019, pour des traitements LF de 25 et 100 feuilles par fruit et des fruits récoltés au stade G (à 90 DAB) et conservés à 20°C. Les points représentent les observations et les courbes représentent les simulations du modèle mangue virtuelle.	105
S3.7	Cinétiques observées et simulées des neuf indicateurs de qualité (définis dans la Table 3.1) en post-récolte sur la saison fruitière 2018-2019, pour des traitements LF de 25 et 100 feuilles par fruit et des fruits récoltés au stade G (à 90 DAB) et conservés à 12°C. Les points représentent les observations et les courbes représentent les simulations du modèle mangue virtuelle.	106
S3.8	Résultats complets de l'ACP sur résultats des simulations avec les entrées du modèles en variables supplémentaires.	107

Liste des tableaux

1.1	Treatments applied for both pre- and post-harvest studies carried out in the orchards A and B in the 2017-2018 and 2018-2019 production seasons	12
1.2	Variables used to describe fruit quality traits and fruit maturation	13
1.3	P-values of the Wald test analysis testing the effect of leaf-to-fruit ratio (LF) and time in days after bloom (DAB) on the kinetics of fruits quality traits and maturation indicator of non-harvested fruits during the 2017-2018 and 2018-2019 production seasons in orchard A. For the effect of the time (DAB), a p-value was generated for each factor (LF) modality. ^a p-values for the 100 and 25 leaf-to-fruit ratios respectively	15

1.4	P-values of the Wald test analysis testing the effect of leaf-to-fruit ratio (LF), maturity stage of the fruit at harvest (Stage), storage temperature (Temp) and time in days after harvest (DAH) on the kinetics of fruits quality traits and maturation indicator of harvested fruits during the 2017-2018 (orchard B) and 2018-2019 (orchard A) production seasons. For the effect of the time, a p-value was generated for each combination of factor modalities a : p-values for the 100 and 25 leaf-to-fruit ratios respectively b : p-values for the 12°C and 20°C temperatures respectively c : p-values for the G and MG stages respectively d : except for the MG stage at 12°C (ns) e : except for the MG stage at 12°C and 25 leaf-to-fruit ratios (ns) f : except for 25-MG-20 (p-value = 0.049) g : except for ref-G-20 (p-value = 0.02) h : p-value<0.05 only for ref-G-12 and ref-MF-20 i : at least one significant p-values, without any specific pattern j : p-value =0.043 for Ref-G-12	19
1.5	Linear trends (slopes) between log-transformed sweetness and DAB and log-transformed EMMs computed for all the combinations of factor modalities of stored fruits and on tree fruits during the maturation phase. Factors are leaf-to-fruit ratio (LF 25, LF 100) maturity stage of fruits at harvest (G : green, MG : mature green) and storage temperature (12°C, 20°C). Ripe refers to non-harvest fruits maintained on the tree until the ripe stage. P-values are given for the comparison test of each treatment of stored fruits with on-tree fruits (On-tree) with the same LF modality.	23
2.1	Paramètres du modèle de respiration. ^a les jours sont exprimés en jours après floraison en pré-récolte et en jours après récolte en post-récolte.	33
2.2	Values of the parameters used for the sugar model. All values of c_i not given in the table were set at 0. Days are expressed in DAB at pre-harvest and in DAH at post-harvest.	43
2.3	Normalized Root Mean Errors with mean normalization ($NRMSE_{mean}$) obtained from the pre- and post- harvest calibration and test datasets for sucrose, fructose, glucose and starch concentrations and sweetness. Values are the medians and standard errors of the $NRMSE_{mean}$ calculated on each dataset.	49
3.1	Tableau des indicateurs de qualité utilisés pour l'évaluation du modèle "mangue virtuelle". Les abréviations utilisées pour ces indicateurs ont été homogénéisées avec celles utilisées dans les chapitres précédents.	64
3.2	Différents facteurs testés avec les valeurs de trois niveaux sélectionnés. ^a : Nombre de feuilles par fruit à l'échelle d'un rameau annelé ^b : q25, q50 et q75 sont les environnements lumineux empiriques correspondant respectivement au 25 ^{me} , 50 ^{me} et 75 ^{me} percentile d'un ensemble d'environnements lumineux mesurés sur un arbre (cf Annexe S3.1) ^c : les dates de récolte correspondent aux stades de maturités V (90 DAB), VM (110 DAB) et PJ avancé (130 DAB) ^d : coefficient multiplicateur du potentiel hydrique du rameau qui indique son statut hydrique. Plus le coefficient est élevé, plus le stress hydrique est fort	65
3.3	Résultats des solutions sélectionnées par date de récolte en utilisant un front de pareto relaxé par ϵ -dominance	76
S1.1	P-values of the Wald test analysis testing the effect of leaf-to-fruit ratio (LF) and time in days after bloom (DAB) on the kinetics of fruits quality traits and maturation indicator of non-harvested fruits during the 2017-2018 and 2018-2019 production seasons in orchard A. For the effect of the time (DAB), a p-value was generated for each factor (LF) modality. a : first value is the p-value of the DAB for a LF of 25 and the right p-value correspond to the effect of DAB with a LF of 100	93

S1.3 P-values of the Wald test analysis testing the effect of leaf-to-fruit ratio (LF), maturity stage of the fruit at harvest (Stage) and storage temperature (Temp) on the kinetics of fruits quality traits and maturation indicator of harvested fruits during the 2017-2018 (orchard B) and 2018-2019 (orchard A) production seasons.	93
S1.2 P-values of the Wald test analysis testing the effect of the DAH on the kinetics of fruits quality traits and maturation indicator of harvested fruits during the 2017-2018 (orchard B) and 2018-2019 (orchard A) production seasons.	94
S1.4 Results of the threshold analysis. All values are expressed in DAB. The lower and upper limits correspond to the minimal and maximal estimated values for the threshold.	95

Table des Equations

2.1	Respiration totale du fruit en $g_{CO_2}.jour^{-1}$	29
2.2	Calcul de la respiration émise en g_{CO_2} durant une journée en utilisant des Reaction Rates en $mol.gFM^{-1}.h^{-1}$	29
2.3	Formule de l'IR décrite par Nordey <i>et al.</i> (2016)	29
2.4	Calcul de la surface d'une ellipsoïde par formule de Knud Thomsen (2004)	29
2.5	Calcul des concentration en CO_2 en $mol.m^{-3}$ à partir des Reaction Rate.	29
2.6	CO_2 concentration from IR	30
2.7	Gaz concentration in $mol.m^{-3}$ from ppm	30
2.8	Qty CO_2 from ppm	30
2.9	Calcul de la diffusion de CO_2 au travers de la peau d'un fruit	31
2.10	Calcul de la diffusion à partir des mesures des prélèvements 1h et 2h.	31
2.11	Calcul du coefficient de perméabilité au CO_2 de la peau de la mangue	31
2.12	Total of CO_2 emission in g formula	31
2.13	Ancien modèle de respiration (Léchaudel <i>et al.</i> , 2005b)	32
2.14	Modèle de respiration avec l'ajout de la respiration climactérique	32
2.15	Variation of sucrose over time	40
2.16	Variation of glucose over time	40
2.17	Variation of fructose over time	40
2.18	Variation of starch over time	40
2.19	Variation of other carbon-based compounds over time	41
2.20	Equation of k_i using curve	41
2.21	Calcul du λ	41
2.22	Respiration model including the climacteric respiration	42
2.23	Calculation of the concentration of the carbohydrates i in $g.FW^{-1}$	42
2.24	Sweetness calculation	42
2.25	Carbon mass for any given carbohydrate	44
2.26	Formula of NRMSE normalized by standard deviation	45
2.27	Sucrose criterion	46
2.28	Starch criterion	46
2.29	Hexoses criterion	46
2.30	Minimization formula	46
2.31	Formula of NRMSE normalized by mean	46
2.32	Formula of NRMSE normalized by range	47
3.2	Variations quotidienne du saccharose	60
3.3	Variations quotidienne du glucose	60
3.4	Variations quotidienne du fructose	60
3.5	Variations quotidienne de l'amidon	60
3.6	Variations quotidienne des autres composés carbonés.	61
3.7	Équation des taux de réaction k_i	61
3.8	Calcule de la sucrosité	61

3.9 Respiration du fruit dans le modèle mangue virtuelle 61
3.10 Équation de modélisation de la transpiration 62
3.11 NRMSE formula 64
3.12 ϵ dominance utilisée pour la sélection des solutions 67

Financements

Ce travail de thèse a été exécuté dans le cadre : i) du projet Étendard « Interfaces », qui a bénéficié d'une aide de l'état générée par l'agence Nationale de la Recherche au titre du programme « Investissements d'avenir » portant la référence ANR-10-LABX-001-01 Labex Agro et coordonnée par Agropolis fondation sous la référence 1603-001 ; et ii) du programme de recherche agronomique du Cirad à la Réunion, DPP COSAQ (activités 2015-2021), cofinancé par l'Union Européenne (fond structurel FEDER) et le Conseil Régional de La Réunion.

Remerciements

Je tiens à remercier les membres du jury pour avoir accepté d'étudier et analyser mon travail de thèse. Je tiens tout particulièrement à vous remercier pour vos nombreux retours qui m'ont permis de prendre du recul sur mon travail et l'améliorer.

J'ai pu réussir à produire ce travail de thèse en grande partie grâce à l'aide de mes encadrants qui sont restés patients et présents malgré les retards, la distance et les nombreuses contraintes liées au COVID. Je tiens à remercier avant tout Isabelle Grechi qui m'a suivi au quotidien pendant plusieurs années et sans qui je n'aurais probablement pas pu achever ma thèse. Je voulais aussi remercier Michel Génard pour sa patience, ses retours qui m'ont beaucoup appris et sa disponibilité malgré la distance et le COVID. Enfin merci à Mathieu Léchaudel pour son soutien et sa compréhension tout au long de ces années de thèse.

Je tiens aussi à remercier Anna Doizy et Mohammed Mahmoud Memah pour avoir eu le plaisir et la chance de travailler avec eux. Leurs participations très actives dans mon travail m'ont permis d'approfondir mes analyses ainsi que mes connaissances. Et j'aimerais aussi les remercier pour leur gentillesse et amitié.

Ce travail n'aurait pas pu être réalisé sans l'accueil chaleureux et les échanges du personnel de la station Bassin-Plat et 3P du CIRAD à Saint-Pierre ainsi que l'unité PSH de l'INRAE d'Avignon. Ce remerciement est aussi en la mémoire de André Hoarau qui a été un très bon ami durant mes années à la Réunion.

Enfin je tiens à remercier mes amis, ma famille et mes collègues de l'ISARA-Lyon pour leur assistance et encouragements constants. Et un grand merci à Floriane Bidault pour son soutien au quotidien durant plus de deux ans et sa patience qui m'ont permis de persévérer pour mener à terme ma thèse.

Résumé

Ce travail de thèse s'inscrit dans le cadre d'un projet initié au CIRAD en 2000 (Léchaudel, 2004; Nordey, 2014) visant l'amélioration de la qualité des mangues Cogshall à la Réunion. L'objectif central de la thèse est l'analyse des facteurs sources de variation de la qualité de la mangue tout au long du continuum entre le pré et le post-récolte afin d'identifier des leviers de contrôle disponibles pour améliorer la qualité des mangues Cogshall. Trois approches complémentaires ont été réalisées.

La première approche a été une étude expérimentale permettant de suivre la qualité des fruits en fonction de pratiques agronomiques (rapport feuilles/fruits), des dates de récolte et des conditions de conservation (température et temps de conservation). La qualité a été évaluée en utilisant des indicateurs de maturité (respiration et concentration en éthylène), de qualité physique (poids frais, poids sec, couleur, etc.) et de qualité gustative (concentrations des sucres, acidité, etc.). Cette étude a montré l'importance de la relation source-puits entre le fruit et le rameau sur la croissance du fruit. De plus, la qualité du fruit à la récolte va déterminer en grande partie la qualité potentielle des fruits en conservation. La récolte force le fruit à mûrir et les pratiques de conservation permettent de contrôler et optimiser cette maturation induite. Les températures basses vont permettre de prolonger le temps de conservation des fruits et d'assurer une concentration maximale en sucres avant d'atteindre la pleine maturité. Cette pratique va ainsi permettre d'assurer une qualité relativement bonne et homogène sur les fruits conservés.

La deuxième approche a été construite autour de l'étude des variations des sucres dans les fruits au travers d'un modèle. Ce modèle a été calibré en utilisant des données existantes (Léchaudel *et al.*, 2005a; Joas *et al.*, 2009) et les données de l'approche expérimentale. Ce modèle sucres simule les variations des 4 sucres majeurs (amidon, sucrose, fructose et glucose) durant la croissance et la maturation sur l'arbre et en chambre froide. Cette approche a suggéré une forte importance, en pré-récolte, des métabolismes de synthèse de l'amidon et du saccharose. Alors que les flux les plus importants en post-récolte ont été la synthèse du saccharose, la dégradation de l'amidon en sucres solubles ainsi que le flux représentant l'action de la phosphoglucose isomérase permettant de transformer des molécules de glucose en molécules de fructose.

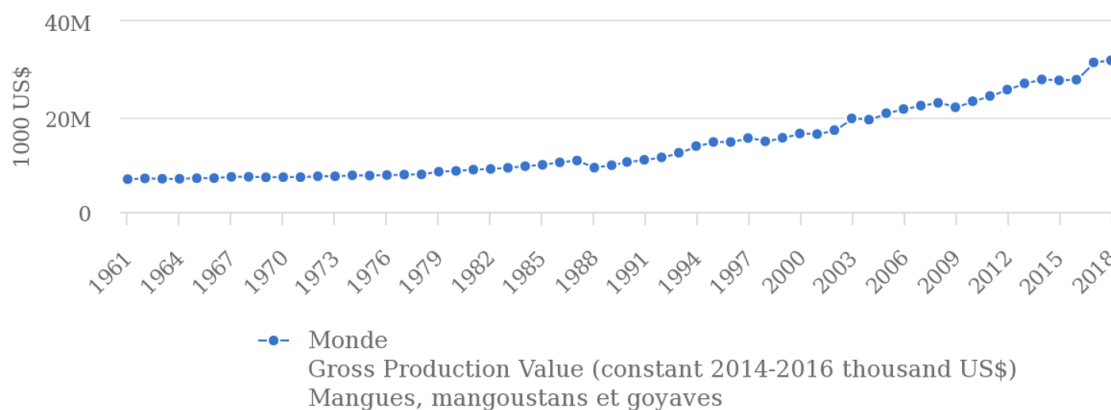
Le modèle sucres a ensuite été implanté dans les modèles de croissances de Léchaudel *et al.* (2005b, 2007) pour permettre de modéliser la croissance du fruit ainsi que les variations de sucres et des flux de carbone dans le fruit. Puis ce modèle a été simplifié et adapté pour pouvoir simuler la perte en masse des fruits lors de leur conservation. Ce modèle couplé a été appelé « mangue virtuelle » et utilisé pour simuler de multiples scénarios possibles d'opération culturales et de conditions de conservation. Ces simulations ont été réalisées pour tester virtuellement des milliers de combinaisons de pratiques et leurs effets sur le poids frais du fruit, le taux de matière sèche et la sucrosité. Ces simulations ont à nouveau montré l'importance des conditions de croissance et de la date de la récolte sur la qualité des fruits à pleine maturité. Les résultats ont suggéré que des conditions non-limitantes avec une bonne irrigation, un bon ensoleillement et une charge en fruit raisonnée permet l'obtention de meilleurs fruits. Les dates de récolte ainsi que les pratiques de conservation seront elles décidées en fonction des conditions de croissance et des marchés souhaités. Les récoltes tardives conviendront le mieux pour une vente sur un marché local avec des fruits de très bonne qualité et au temps de conservation de quelques jours. Alors que des récoltes à la fin de la croissance du fruit correspondent plus à des pratiques de conservation de longues durées (export, allongement de la mise sur le marché, etc.) avec une légère diminution de la qualité des fruits à maturité.

L'ensemble des analyses et des modèles produits dans ce travail représentent des outils efficaces permettant de mieux comprendre et piloter l'élaboration de la qualité des mangues sur tout le continuum pré et post-récolte. Cependant, des améliorations ont été identifiées pour donner la capacité au modèle de s'adapter à de nouvelles conditions environnementales.

Introduction

Contexte de la thèse

La mangue (*Mangifera indica*) est l'un des fruits les plus produits et exportés dans le monde. L'Asie est le premier bassin de production de mangue au niveau mondial avec 70.5% en tonnes en 2019 (FAO, 2021). Ainsi, l'Inde est le plus grand producteur de mangues avec plus de 25 millions de tonnes produites en 2019, suivi de loin par l'Indonésie avec 3.3 millions de tonnes. Les deux autres zones de production sont, pour la plupart, situées sur le continent américain (principalement Amérique latine) et africain (principalement Afrique subsaharienne). La mangue est aussi un fruit qui est très exporté principalement en Amérique du Nord et en Europe. En 2019, la mangue était le troisième fruit tropical le plus exporté (FAO, 2021) avec 26% des exportations derrière l'avocat (29%) et l'ananas (41%). Les plus grands pays exportateurs comme le Mexique et les Philippines ont exporté plus de 400 000 tonnes de mangues en 2019 (FAO, 2021). La production de mangues revêt une importance alimentaire et économique pour de nombreux pays. Le marché mondial de la mangue est en constante croissance depuis les années 90 (figure 1) dépassant la valeur marchande de 25 milliards d'euros en 2017.



Source: FAOSTAT (août 30, 2021)

FIGURE 1 – Évolution du marché de la mangue, du mangoustan et de la goyave dans le monde entre 1961 et 2019.

Il y a actuellement plus de 1000 variétés de mangues produites dans le monde (Crane, 2008). Ces différentes variétés ont des propriétés physiques et gustatives ainsi que des exigences pédoclimatiques parfois très différentes. La majorité de ces variétés ne sont cultivées que très localement et sont introuvables hors de leurs bassins de production. Il y a cependant deux grandes classifications pouvant aider à regrouper les variétés de mangues en fonction des caractéristiques physiques et de qualités des fruits. La première catégorie réfère aux mangues dites asiatiques qui sont pour la majorité originaires et produites en Asie (Inde, Chine, Indonésie, etc.). Deux exemples populaires des mangues asiatiques sont les mangues Alphonso originaires de l'Inde et Nam Dok Mai qui sont originaires de la Thaïlande (Yaacob & Subhadrabandhu, 1995). La deuxième catégorie correspond aux mangues dites floridiennes. Ces variétés sont pour la majorité originaires de Floride. Ces mangues sont extrêmement populaires dans les marchés occidentaux. Les variétés Keitt et Kent sont des exemples connus dans tous les marchés occidentaux y compris le marché français. Cette classification permet de regrouper les mangues par leurs bassins de production originaux mais comporte des variétés très différentes en aspects et en qualité (Crane, 2008). Chaque catégorie regroupe des mangues aux propriétés très différentes et utilise des critères choisis arbitrairement (origine de la variété, caractéristiques du fruit, etc.)

La production de mangue sur le territoire français est réduite aux départements et territoires d'outre-

mer. Ainsi, les mangues vendues sur le marché français sont toutes importées. L'île de la Réunion est l'une des rares zones de production française avec 329 ha cultivés (Normand *et al.*, 2011). En 2011, 3500 tonnes de mangues ont été produites sur l'île. Cette production est centrée principalement autour de deux variétés qui couvrent 80% des mangues produites (Figure 2). La première variété est la mangue José qui domine très largement la production de l'île. Cette mangue est caractérisée par une coloration de la peau très verte à maturité et avec une pulpe orangée. La deuxième variété appelée Cogshall appartient au groupe des mangues floridiennes. La variété Cogshall a une couleur de peau vive avec des teintes allant du jaune au rouge suivant l'exposition lumineuse des fruits. Cette variété répond mieux aux exigences du marché français. La filière mangue à la Réunion est centrée sur le marché local mais l'exportation, qui reste à l'heure actuelle marginale avec 110 tonnes exportées en 2011, présente néanmoins une opportunité économique grandissante grâce à la demande croissante des pays européens (Normand *et al.*, 2011).



FIGURE 2 – Deux cultivars les plus produits sur l'île de la Réunion. La photo de gauche est une mangue Cogshall et celle de droite une mangue José (Vincenot & Normand, 2009)

Cependant, l'exportation nécessite un contrôle et une amélioration de la qualité pour atteindre les standards du marché international. La qualité des mangues doit être contrôlée autant au niveau agronomique (conduite culturale) que durant la conservation des fruits après la récolte pour obtenir les meilleurs fruits possibles pour le consommateur avec le moins d'hétérogénéité possible.

Production du manguier et élaboration de la qualité de la mangue

La production du manguier

Chaque variété de mangues a des besoins particuliers et des exigences pédoclimatiques propres. Cependant, la culture de la mangue a des besoins clairs et communs à presque toutes les variétés. Les arbres ont besoin de subir une succession de deux saisons très distinctes. La première est une période fraîche et sèche durant deux ou trois mois. La diminution d'apport en eau et les températures plus fraîches permettent de limiter le développement végétatif et de favoriser l'induction de la floraison. Les températures doivent permettre d'éviter le gel tout au long de l'année et rester supérieures à 15°C durant la floraison. La deuxième saison est une saison humide et chaude pour permettre le bon développement et la maturation des fruits (Crane, 2008;

Vincenot & Normand, 2009). De plus, la production de mangue est très sensible aux vents (Crane, 2008). Les inflorescences et les fruits sont les deux organes les plus fragiles et facilement endommagés pas des rafales de vents. Les haies brise-vent sont alors indispensables pour réduire les pertes de production (Vincenot & Normand, 2009).

Les manguiers peuvent s'adapter à une grande variété de sol avec des pH (potentiels Hydrogène) variants de 5,5 à 7.5 (Vincenot & Normand, 2009). Les racines pivotantes du manguiers sont à l'origine de cette adaptation permettant à la fois une grande stabilité de l'arbre même dans des sols sableux tout en limitant les effets des stress hydriques à condition que les terrains soient assez profonds pour permettre un bon développement racinaire (Crane, 2008). L'utilisation des greffes et porte greffes est relativement commune pour la culture des manguiers. Cela permet de conserver le choix de la variété et la qualité de la production fruitière tout en sélectionnant le système racinaire le plus adapté aux sols et conditions environnementales des zones de productions.

La production de la mangue sur l'île de la Réunion est regroupée autour de trois bassins de production (figure 3). Ces bassins sont tous situés sur la côte ouest de l'île et jusqu'à 400 m d'altitude. Ce sont les seules zones présentant toutes les caractéristiques pédoclimatiques optimales pour la production de mangues (Vincenot & Normand, 2009). Les manguiers produisant des fruits à la Réunion suivent un cycle annuel précis alternant entre le développement végétatif et la production fruitière. Tout d'abord, les vergers sont préparés et des portes greffes sont plantés avec une densité entre 200 et 350 plants par ha. Puis les greffons sélectionnés sont installés sur les portes-greffes (Vincenot & Normand, 2009). Il y aura une période de 3 à 5 ans entre la pose des greffons et le déclenchement de la production de mangue (Crane, 2008).

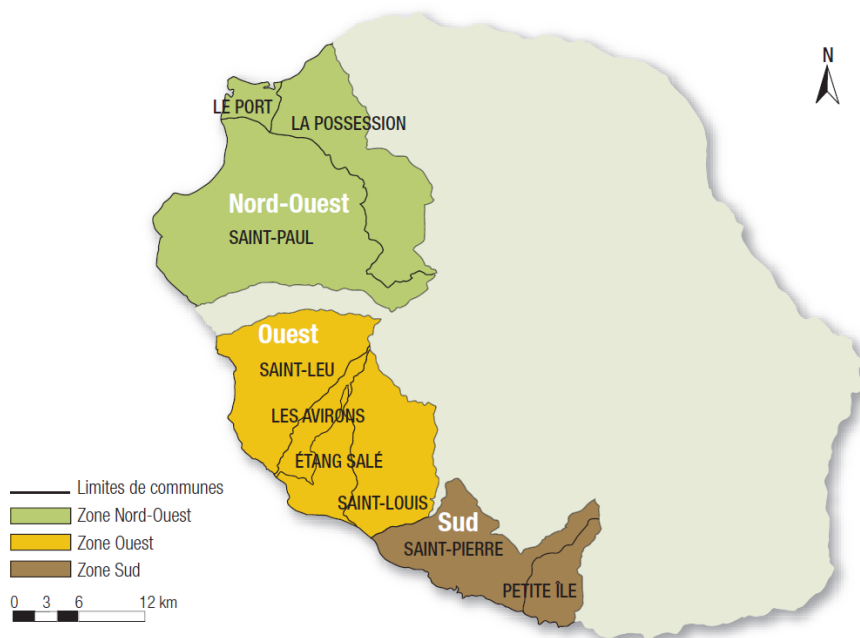


FIGURE 3 – Zones de productions de mangues sur l'île de la Réunion (Vincenot & Normand, 2009).

Il y a pour la majorité des variétés une alternance de la production entre les différents cycles successifs (Saúco, 1997). Les années très productives sont suivies d'années peu productives et ce tout au long de la vie de l'arbre. Le cycle phénologique présenté dans la figure 4 correspond à celui de la mangue Cogshall à la Réunion. La croissance végétative a lieu principalement entre les mois de janvier à avril (Vincenot & Normand, 2009). La période de floraison couvre la période de juillet à septembre. Plusieurs floraisons auront

lieu mais la variété Cogshall a pour particularité d’avoir un nombre de floraisons limité et rapproché (Vincenot & Normand, 2009). Après la floraison, les fruits commencent à se former et grandir au cours du temps. Entre 0 et 60 jours après pleine floraison (DAB, floraison où le maximum de fleurs sont produites), le fruit grandit majoritairement par division cellulaire (Léchaudel, 2004). Après 60 DAB, la croissance s’effectue principalement par extension cellulaire sous l’effet de la pression de turgescence (Léchaudel *et al.*, 2007). La récolte des mangues se fait soit précocement juste avant la crise climactérique pour les fruits conservés sur une longue durée (exportation, grossistes, etc.), soit juste avant la maturité quand le fruit prend une coloration jaune pour une conservation à courte durée (vente directe, transformation sur place, etc.).

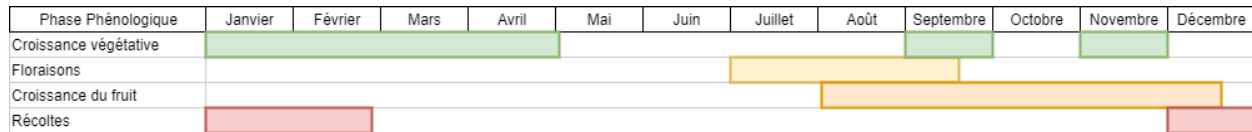


FIGURE 4 – Cycle phénologique des manguiers Cogshall à la Réunion.

Élaboration de la qualité de la mangue sur l’arbre et en post-récolte

Les conditions de croissance et les pratiques agronomiques sont des facteurs clés dans l’élaboration de la qualité de tous les fruits (Musacchi & Serra, 2018). La qualité des mangues s’élabore elle aussi durant les phases de croissance et de maturation (Wongmetha *et al.*, 2012). Le CIRAD a mené de nombreuses études axées sur l’élaboration de la qualité en fonction des facteurs agronomiques (Léchaudel *et al.*, 2005a; Léchaudel & Joas, 2006) et de conservation (Joas *et al.*, 2009; Nordey *et al.*, 2016).

La qualité peut être définie par de très nombreux critères (Palmer *et al.*, 2010; Musacchi & Serra, 2018; Hor *et al.*, 2020) couvrant les caractéristiques physiques (calibre, forme, couleur, texture, etc.) et chimiques (extrait sec soluble, concentrations des sucres, acidité titrable, etc.). Les changements de concentrations des sucres dans la mangue sont des aspects clés pour l’élaboration de la qualité des mangues (Castrillo *et al.*, 1992; Silva *et al.*, 2008) et du bon développement du fruit (Wongmetha *et al.*, 2012). Une meilleure compréhension et un contrôle de la qualité des mangues peuvent devenir un levier majeur pour le développement de la filière mangue réunionnaise autant localement que pour l’exportation. L’évolution des sucres ainsi que les cinétiques des concentrations ont fait l’objet d’études approfondies pour la mangue (Castrillo *et al.*, 1992; Silva *et al.*, 2008) ainsi que sur de nombreuses autres espèces des fruits (Hubbard *et al.*, 1991; da Mota *et al.*, 2002; Moriguchi *et al.*, 2019).

La mangue est un fruit climactérique qui subi de nombreux changements physico-chimiques au cours de sa maturation (Singh *et al.*, 2013; Bonghi *et al.*, 2018). Différents stades de développement du fruit peuvent être définis pour la mangue au cours de la période pré-climactérique (Vincenot & Normand, 2009; Léchaudel *et al.*, 2010; Hernández Delgado *et al.*, 2011). Entre 0 à 60 DAB, la mangue Cogshall n’a encore accumulé que très peu de sucres et le fruit reste relativement petit avec un poids frais inférieur à 50 g (Léchaudel *et al.*, 2005a). Ce n’est qu’après cette période que l’accumulation des différents composés prend place pour permettre aux mangues Cogshall d’atteindre des poids moyens frais d’environ 350 g (Vincenot & Normand, 2009). La coloration de la peau reste verte tout au long de la croissance et ce n’est que lors de la crise climactérique que la coloration jaune apparaît. A maturité physiologique, la mangue Cogshall a une coloration jaune et rouge avec une chair orangée (Campbell & Zill, 2009). La mangue Cogshall suit une maturation classique pour des mangues floridiennes. Ces mangues accumulent de l’amidon dans la pulpe en grande quantité (Léchaudel *et al.*, 2005a). Cet amidon sera ensuite dégradé pour former des différents sucres solubles (Fuchs *et al.*, 1980; Silva *et al.*, 2008). Cette dégradation est d’autant plus importante pour les fruits récoltés car l’amidon est alors la seule source de carbone disponible pour former des sucres solubles (Castrillo *et al.*, 1992; Gill *et al.*, 2017b).

Pour les mangues qui mûrissent sur l'arbre, les évolutions des sucres suivent le schéma suivant. Comme pour la majorité des fruits, les sucres entrant dans les fruits sont le produit de la photosynthèse ayant lieu dans les feuilles de l'arbre (Urban *et al.*, 2004). Cette source de carbone est contrôlée par de nombreux facteurs environnementaux (Behboudian *et al.*, 1994; Damour *et al.*, 2009; Urban *et al.*, 2009) et mobilisée pour la croissance du fruit (Famiani *et al.*, 1999; Léchaudel *et al.*, 2005a). Un des moyens de contrôle couramment utilisés est par l'application de charge en fruit ou de ratios de feuilles disponibles par fruit (Famiani *et al.*, 1999; Léchaudel *et al.*, 2005a). Dans un premier temps, les sucres entrant dans le fruit seront utilisés pour fabriquer les structures du fruit (parois cellulaires, ...). Les sucres non utilisés pour les structures sont surtout transformés et stockés sous forme d'amidon (Silva *et al.*, 2008; Wongmetha *et al.*, 2015). Le saccharose est le deuxième sucre le plus accumulé durant cette phase (Wongmetha *et al.*, 2012). Les hexoses (i.e. glucose et fructose) sont aussi accumulés mais ils sont considérés minoritaires comparés à l'amidon et au saccharose (Léchaudel *et al.*, 2005a). Après 110 DAB pour les mangues Cogshall (Léchaudel *et al.*, 2005a), l'amidon sera progressivement consommé pour former du saccharose et du fructose (Wongmetha *et al.*, 2012). Cette augmentation de sucres solubles est suivie, de quelques jours, par le début de la crise climactérique. Lors de la crise, le fruit va émettre de grandes quantités de CO_2 et d'éthylène (Nordey, 2014). De nombreux changements ont alors lieu en parallèle de l'augmentation de la concentration des sucres solubles (Fuchs *et al.*, 1980; Deshpande *et al.*, 2017). L'aspect extérieur du fruit va passer d'une coloration verte à une coloration de jaune à rouge. La pulpe du fruit change aussi de couleur pour avoir une coloration orangée à pleine maturité (Nordey *et al.*, 2014a). De plus, la texture ferme du fruit lors de la croissance change avec la crise pour obtenir une pulpe très tendre (Eccher Zerbini *et al.*, 2015) et juteuse à maturité. Enfin, l'augmentation des sucres dans la pulpe sera accompagnée par une augmentation du pH et une diminution d'acidité titrable (Wongmetha *et al.*, 2012). Les mangues Cogshall sont généralement mûres entre 130 et 140 DAB. Cependant, les fruits sont récoltés dès l'apparition d'une coloration jaune sur la peau du fruit pour permettre une conservation de 3 à 5 jours à une température de 20°C (Vincenot & Normand, 2009).

Les mangues récoltées évoluent différemment que celles restant sur l'arbre (Castrillo *et al.*, 1992; Léchaudel *et al.*, 2005a; Silva *et al.*, 2008; Joas *et al.*, 2009). Le stade du fruit à la récolte est un facteur décisif pour la qualité potentielle des fruits (Guerra & Casquero, 2008; Joas *et al.*, 2012). Les fruits récoltés trop tôt auront des masses inférieures et des concentrations en sucres inférieures comparées à des fruits récoltés plus tardivement (Joas *et al.*, 2009). Cependant, une récolte trop tardive proche de la sénescence ne permettra qu'une conservation de quelques jours maximum (Vincenot & Normand, 2009; Watanawan *et al.*, 2013). La date de récolte conseillée pour des fruits conservés pendant une longue durée (15 à 25 jours) se situe entre 90 DAB et 120 DAB au stade dit "vert mature" (Vincenot & Normand, 2009) pour limiter la perte en qualité tout en conservant un bon contrôle sur la maturation des fruits. La maturation des fruits après la récolte est contrôlée par les conditions de conservation telles que la température, l'humidité et le temps de conservation (Singh *et al.*, 2013; FAO, 2018). Les faibles températures permettent de ralentir les métabolismes et ainsi de conserver les fruits plus longtemps tout en retardant au maximum l'apparition de la crise climactérique (Asiche *et al.*, 2017; Gill *et al.*, 2017b; Alkan & Kumar, 2018). La récolte va forcer les mangues à mûrir en créant un stress provoquant des effets proches de la crise climactérique. L'amidon sera immédiatement dégradé pour former du saccharose et du fructose (Fuchs *et al.*, 1980; Peroni *et al.*, 2008). Les fruits matures ont une forte concentration de saccharose suivie par le fructose et le glucose (Castrillo *et al.*, 1992). L'amidon étant quasi totalement dégradé en sucre soluble a une concentration presque nulle (Joas *et al.*, 2009). Dans le même temps, les changements de couleurs, de fermeté et la diminution de l'acidité sont rapidement observés après la récolte (Nordey *et al.*, 2016; Bonghi *et al.*, 2018). Tous ces changements sont impactés par la température. Les températures faibles (10°C) ralentissent la dégradation de l'amidon et l'augmentation de la concentration des sucres solubles (Joas *et al.*, 2009; Hossain *et al.*, 2014) et stoppent quasiment les changements de couleurs, de fermeté et d'acidité. Les fruits conservés à des températures plus élevées (> 20°C) ont une accumulation des sucres solubles plus rapide ainsi qu'un changement de couleur et

de fermeté rapide accompagné d'une diminution de l'acidité de la pulpe (Joas *et al.*, 2009).

Objectifs et démarche scientifique

Objectifs de la thèse

Ce travail de thèse s'inscrit dans le cadre du projet Interface : "The interfaces between agricultural raw material and processing, a key point for bridging variability of raw materials and versatility of processing for innovative food systems" (Agropolis Fondation, 2017-2020).

L'évolution de la qualité des fruits, mangue incluse, a été étudiée dans de très nombreuses études en champs (Léchaudel *et al.*, 2005a; Bertin & Génard, 2018; Musacchi & Serra, 2018) et en conservation (De La Cruz Medina & García, 2002; Singh *et al.*, 2013; Alkan & Kumar, 2018). Cependant, seules quelques études ont pris en compte les effets des pratiques agronomiques lors du stockage-maturation après récolte (Léchaudel & Joas, 2007; Guerra & Casquero, 2008; Joas *et al.*, 2012). Fort de ce constat, l'objectif central de ce travail de thèse a été l'étude expérimentale et la modélisation de l'effet de pratiques pré et post récolte (charge en fruit du rameau, âge du fruit à la récolte, température et durée de conservation) sur l'élaboration de la qualité des mangues Cogshall afin d'acquérir des connaissances pour mieux piloter les pratiques agronomiques et de conservation.

Démarche de la thèse

Pour traiter cet objectif, le travail de thèse se décline en trois étapes complémentaires, dont le cadre commun est de prendre en compte à chaque étape le continuum entre les fruits attaché à l'arbre et ceux en conservation.

La première étape à consister à étudier le continuum pré post-récolte à partir d'une approche expérimentale entre 2017 et 2019 couvrant deux saisons fruitières. Ces expérimentations ont été construites afin de quantifier l'influence de facteurs agronomiques et de conservation sur les cinétiques d'élaboration de nombreux indicateurs de la qualité des fruits. Ainsi, les caractéristiques physiques (masses fraîches, couleur, taux de matière sèche, etc.) et gustatives (concentrations des sucre, acidité totale, extrait sec soluble, etc.) ont été mesurés à la fois sur des fruits sur arbres et d'autres mis en conservation. Le facteur agronomique testé a été une application de ratio feuilles/fruits pour faire varier artificiellement la source de carbone. La relation source-puits est connue pour être un facteur important pour la croissance et pour l'élaboration de la qualité des fruits (Famiani *et al.*, 1999; Urban *et al.*, 2004; Grechi & Normand, 2019). L'effet de la date de récolte a aussi été étudiée en réalisant trois récoltes à trois stades de développement très différents (fin de croissance, début de maturation et entrée dans la crise climactérique respectivement). La date de récolte va fortement influencer les maturations en chambre froide et les qualités finales des fruits conservés (Guerra & Casquero, 2008; Casquero & Guerra, 2009; Zhao *et al.*, 2021). Enfin des traitements de température ont été utilisés lors de la conservation. Ces traitements ont été choisis pour valider les effets connus de la température sur la qualité des fruits (Asiche *et al.*, 2017; Gill *et al.*, 2017a) tout en simulant des scénarios de conservations réels.

La deuxième étape porte sur l'étude des flux de carbone responsables des évolutions des sucres principaux contenus dans la pulpe des mangues. Une approche de modélisation des processus a été sélectionnée pour répondre à cette problématique. Ce modèle sucres a été construit pour suivre les concentrations des

sucres de la mangue (amidon, saccharose, fructose et glucose) durant la période de croissance et de maturation des fruits sur l'arbre ainsi que la maturation des fruits en conservation. La démarche de modélisation s'inspire d'un modèle développé pour la pêche par Génard *et al.* (1998) à l'INRAE d'Avignon. L'objectif du modèle mangue a été initialement de prédire les sucres en utilisant un modèle d'échange de carbone entre les différents sucres. Ces flux échangés étaient alors modélisés par des équations variant uniquement en fonction du temps. Ce modèle utilisait initialement des données mesurées pour la croissance du fruit et pour la respiration. Après de multiples essais de calibration en changeant la structure du modèle, les équations des flux et le format des données d'entrées, la dernière structure retenue est présentée dans le deuxième chapitre de la thèse. Le modèle sucre a alors pris deux formes pour mieux s'adapter aux cinétiques des sucres pour les fruits sur arbre ou conservés en chambre froide. De plus, les données de respiration, initialement des courbes de données mesurées, ont été remplacées par un modèle de respiration estimant la quantité de carbone respirée par jour. Enfin, le modèle sucre permet de prédire les variations de sucres en masse de carbone et peut ainsi facilement simuler les évolutions de concentration par jour en utilisant les données mesurées de masses fraîches des pulpes de fruits.

La troisième étape a permis d'analyser le fonctionnement du fruit par l'utilisation d'un modèle intégré de croissance et d'élaboration de la qualité de la mangue sur l'arbre et en conservation. Ce modèle, appelé « mangue virtuelle », permet de simuler la croissance en biomasses ainsi que les variations de plusieurs indicateurs (matière sèche, sucres, etc.) au cours de la vie des fruits en fonction de pratiques agronomiques (irrigation et ratio feuilles par fruits) et des conditions environnementale (précipitations, rayonnement lumineux, etc.). De plus le modèle mangue virtuelle permet aussi d'étudier les pertes en eau et en masses des fruits durant la conservation et l'évolution des sucres en fonction des températures et durées de conservation. Ce modèle "mangue virtuelle" a été utilisé pour réaliser un grand nombre de simulations en faisant varier les différents paramètres d'entrée du modèle, puis pour identifier les effets de ces paramètres sur la qualité du fruit. Les combinaisons potentiellement avantageuses pour améliorer la qualité des fruits en fonction des pratiques agronomiques (éclaircissage, charge en fruit, rayonnement lumineux et irrigation), des dates de récoltes, des pratiques de conservation (température, humidité relative et durées de conservation) et du devenir du fruit souhaité ont été identifiées et discutées.

Chapitre 1

Analysis of quality variations in mango fruit in response to management factors on a pre- and post-harvest continuum

Antoine Drouillard¹, Isabelle Grechi¹, Mathieu Lechaudel², Anna Doizy⁴, Michel Génard³

¹CIRAD, UPR HortSys, F-97455 Saint-Pierre, La Réunion, France

²CIRAD, UMR QualiSud, F-97130 Capesterre-Belle-Eau, Guadeloupe, France

³INRA, UR PSH, 228 route de l'Aérodrome, 84914 Avignon, France

⁴DoAna, Réunion, France

Résumé

La qualité des fruits est un facteur clé, du producteur au consommateur final en passant par la chaîne d'approvisionnement et les grossistes. Cette qualité est décrite par de multiples indicateurs qui représentent des aspects spécifiques de la qualité et varient au cours de la croissance et de la maturation du fruit. Ces indicateurs reflètent la qualité physique (masse fraîche, texture, couleur, forme, etc.) et organoleptique (douceur, acidité, arôme, etc.) des fruits. Cette étude s'est concentrée sur deux aspects principaux de la qualité des mangues Cogshall : i) la qualité physique du fruit avec la masse fraîche, la teneur en matière sèche et la coloration de la pulpe ; ii) la qualité organoleptique interne avec les concentrations en sucres, la douceur et l'acidité de la pulpe. Ces indicateurs ont été suivis sur les fruits sur l'arbre, à partir de 60 jours après la floraison (DAB) jusqu'à maturité. Les mêmes indicateurs ont également été suivis sur les fruits récoltés et stockés dans des chambre froide durant la maturation. En outre, l'effet des pratiques agronomiques (rapport feuilles/fruits), de la date de récolte et de la température de stockage sur les variations de ces indicateurs a été testé. Le rapport feuilles/fruit a principalement influencé la croissance du fruit en masse fraîche et sa teneur en matière sèche tout en ayant un impact limité sur l'évolution de sa qualité interne (i.e., sucres, acides, etc.). La maturité du fruit à la récolte a eu un impact important sur la plupart des indicateurs suivis. Ces observations suggèrent que la date de récolte doit être un facteur clé pour la détermination de la qualité potentielle maximale à maturité du fruit. Par ailleurs, la température n'a affecté que les variations des indicateurs de la qualité interne des fruits. L'utilisation des températures de conservation froide a ralenti l'accumulation des sucres tout en arrêtant la variation de la coloration, de l'acidité et de la respiration. Enfin, les résultats suggèrent que la récolte a déclenché la maturation des fruits indépendamment du stade de maturité à la récolte des fruits ou des pratiques agronomiques. Cette maturation forcée pourrait être contrôlée par la température utilisée lors de la conservation. Cette étude a permis d'observer l'évolution de plusieurs indicateurs à travers le continuum pré et post récolte. Cependant, une étude plus approfondie des mécanismes impliqués dans la maturation est nécessaire pour expliquer précisément l'effet des pratiques et leurs interactions sur la qualité des fruits.

1.1 Abstract

Fruit quality is a key factor from the producers to the final consumers including the supply chain and retailers. This quality is described by multiple indicators that represent specific aspects of quality and vary during the growth and the maturation of the fruit. Those indicators reflect the physical (fresh mass, texture, colour, shape, etc.) and organoleptic (sweetness, acidity, aroma, etc.) quality of the fruits. This study was focused on two main aspects of the quality of Cogshall mangoes : i) the physical quality of the fruit with the fresh mass, the dry matter content, and the pulp coloration ; ii) the internal organoleptic quality with the concentrations of sugars, the sweetness, and the acidity of the pulp. These indicators were monitored on fruits on the tree, from 60 days after bloom (DAB) until full maturity. The same indicators were also monitored on fruits harvested and stored in cold storage units during ripening. Furthermore, the effect of agronomical practices (leaves to fruit ratio), harvesting date and storage temperature on the variations these indicators were tested. The leaves to fruit ratio mainly impacted the fruit growth in fresh mass and its dry matter content while having a limited impact on its internal quality evolution (i.e., sugars, acids, etc.). Fruit maturity at harvest heavily impacted most of the followed indicators. Those observations suggested that the date of harvest must be a key factor for the determination of the maximum potential quality at maturity for the fruit. Besides, the temperature only affected the variations of the indicators of the internal quality of the fruits. The uses of cold temperature during storage slowed down the accumulation of sugars while

stopping the variation in coloration, acidity, and respiration. Finally, the results suggested that the harvest triggered the maturation of the fruits independently of the maturity at harvest of the fruits or the agronomical practices. The forced maturation induced by the harvest could be controlled by the temperature used during the conservation. This studied allowed to observe the evolution of several indicators through the continuum pre and post harvest. However, a deeper studies of the mechanisms involved in the maturation is needed to explain precisely the effect of the combined practices on the quality

1.2 Introduction

Mango production is one of the four largest productions of tropical fruit in tons. The tonnage exported has been steadily increasing worldwide over the last few years (FAO, 2021). The importance of fruit quality has also increased with the growth of exports and the growing demand for fruits. The quality of any fruit can be estimated using a wide variety of indicators. Those indicators cover several aspects of fruit properties, from the physical properties (e.g., size, shape, colour) to the internal properties (e.g., sugars, acids, polyphenols) of the fruit.

One commonly used indicator of gustatory quality of the fruit is the sugar perception. The total soluble sugar concentration (TSSC) and the balance between the soluble sugars are universally used to assess the sugar perception (Magwaza & Opara, 2015; Aprea *et al.*, 2017). Brix analysis is a simple and common way to estimate TSSC in the pulp (Magwaza & Opara, 2015). It is a slower and pricier measurements than TSSC measurements. However, this Brix indicator is not well correlated to the sugar taste (Aprea *et al.*, 2017). Sugar taste is more related to the internal balance of the various soluble sugars than TSSC. Sweetness would thus be a more accurate indicator of sugar taste, as it accounts for the sugar balance. Sweetness is indeed calculated from the concentration of each soluble sugars pondered by the corresponding relative sweetness, so that it better approximates the sugar perception (Magwaza & Opara, 2015). Another factor involved in the sugar perception is the acid content of the fruit (Borsani *et al.*, 2009; Aprea *et al.*, 2017). Fruit acidity can be estimated using various approaches and indicators, from a pH test to a dosage of each individual acids. The Total Titrable Acidity (TTA) is a commonly used indicator of acidity that gave a more complete information than the pH without requiring a measurement of all acids (Lobit *et al.*, 2002). The balance between the acidity and the soluble sugars is arguably one of the most important aspect of the gustatory quality of fruits. The quality of a fruit is also assessed by using various external and physical properties such as fruit shape, mass, and colour. The fresh mass of the fruit is a crucial aspect of fruit quality as it is used to sort fruits according to size categories. The coloration of the skin and the pulp are also central points to take into consideration when assessing the visual quality of the fruits. Finally, the dry matter content (DMC) of the pulp, i.e. the ratio of pulp dry mass over pulp fresh mass, is used as an index of internal (Gamble *et al.*, 2010) and textural (Palmer *et al.*, 2010) quality.

The growing conditions of the fruit and its quality at harvest, when harvested before maturity, are key factors of its final quality corresponding to a ripe fruit ready for consumption (Léchaudel & Joas, 2006; Joas *et al.*, 2009; Kour *et al.*, 2018). During their growth on the tree, fruits are exposed to ever changing environmental conditions (e.g., water availability, temperature, light exposition, etc.) which can be modified by agricultural practices (Bertin & Génard, 2018; Musacchi & Serra, 2018). For instance, fruit thinning is a practice commonly used to control the growth of fruits by modifying the source/sink relationship. Thinning is used to increase the size of the fruits and ensure an overall better quality of harvested fruits (Léchaudel *et al.*, 2007). The age of the fruit at harvest is a critical point in controlling fruit quality. Actually, an early harvest could reduce the size and quality of the fruits while a later harvest could reduce the shelf life of

the fruits (Joas *et al.*, 2009; Singh *et al.*, 2013). Besides, harvesting fruits deeply changes carbohydrates metabolisms, fruit ethylene emissions and respiration, and induces changes in fruit texture and coloration. The conditions of storage (e.g., temperature, humidity, atmosphere composition) are easily controllable and could be managed not only to increase the storage time but also to control the maturation process of the fruits (Léchaudel *et al.*, 2007; Der Agopian *et al.*, 2011; Mitalo *et al.*, 2019). Whereas the effect of pre- and post-harvest factors have been widely studied, only few studies reported the combined impact of pre-harvest agricultural practices and post-harvest storage conditions on maturation process and quality of fruits throughout the pre- and post-harvest continuum (Léchaudel *et al.*, 2007; Joas *et al.*, 2009; Zhao *et al.*, 2021).

The first objective of the study was to identify and quantify the impact of carbohydrate availability modified by leaf-to-fruit ratio, fruit age (or maturity stage) at harvest and storage temperature on the kinetics of a broad range of quality traits in stored mangoes compared to a on-tree one. The four main carbohydrates (starch, sucrose, fructose, and glucose), total titratable acidity, pulp colouration, pulp dry matter content, and fruit fresh mass were monitored throughout the maturation in both stored and on-tree fruits to assess fruit quality in its entirety. Fruit respiration was also monitored as an indicator of fruit maturation. The second objective of the study was to provide information to support the possible forced maturation induced by the harvest. Understanding changes in fruit quality and ripening process in response to pre-harvest agricultural practices and post-harvest storage conditions could be useful for all actors related to mangoes productions and retail to improve fruit quality management throughout the pre- and post-harvest continuum.

1.3 Materials and Methods

1.3.1 Plant material and experimental treatments

The data were collected during two fruit production seasons from 2017 to 2019, in two orchards of mango trees (cv. ‘Cogshall’) grafted onto ‘Maison Rouge’ rootstock and located in Réunion Island. The first orchard (orchard A) is an experimental orchard located at the CIRAD (French Agricultural Research Center for International Development) research station in Saint-Pierre. The second orchard (orchard B) is a commercial orchard located in Saint-Gilles les Bains. The two orchards were well irrigated and managed according to standard commercial practices.

In orchard A, two leaf-to-fruit ratios (LF) were applied at 58 ± 1 Days After Bloom (DAB) on girdled branches with a diameter of about 10 mm. It was assumed that the cellular division of the fruit stops at around 60 DAB, and that fruit growth is then due only to cell expansion (Léchaudel *et al.*, 2005a, 2007). Girdling is used to isolate the branch from the tree. It ensures that the only source of carbon for the fruits is supplied by the photosynthesis of branch’s leaves. The two leaf-to-fruit ratios applied were 100 leaves per fruit to simulate a non-restrictive supply of carbon, and 25 leaves per fruit to heavily restrain carbon supply to the fruits. For pre-harvest monitoring, three fruits per LF modality were sampled on the trees every 7 to 15 days, starting from 60 DAB up to fruit maturity at 145 ± 10 DAB. For post-harvest monitoring, two samples of fruits were harvested at two different maturity stages. The first stage called Green (G) relates to immature fruits harvested at 93 DAB. The second stage called Mature Green (MG) corresponds to fruits harvested at 110 DAB. MG fruits are physiologically mature but not yet ripe. These two stages are generally used when a transport and storage delay is required for fruit marketing, and especially for export market. While the colour of the fruit peel was identical between the G and MG stages, changes in the internal composition of the fruit and chlorophyll activities started to occur in the MG stage. The two stages were identified by using chlorophyll fluorescence (Lechaudel *et al.*, 2010). Variable chlorophyll fluorescence of the fruit peel

ranges 800-950 for MG fruits and 1000-1200 for G fruits. Four batches of fruits were harvested for each combination of the two maturity stages and the two LF ratio treatments. Within each batch of fruits, three fruits were used for analysis at harvest, and the remaining fruits were randomly assigned to two storage treatments. The first storage treatment, called 20°C, corresponded to a storage of fruits at 20°C during 15 ± 1 days to assess their fully ripe stage. It represents storage conditions of mangoes for local market. The second storage treatment, called 12°C, corresponded to a storage of fruits during 18 days at 12°C to simulate the export conditions of mangoes, and then a storage at 20°C during 23 ± 1 days to assess their fully ripe stage. The relative humidity in the storage chamber was kept between 74% to 96% for both temperatures. During storage, three to five fruits were randomly sampled for analysis every 2 to 7 days. The experiment was carried out in orchard A during both the 2017-2018 and 2018-2019 production seasons for the pre-harvest study, and only during the 2018-2019 production season for the post-harvest study.

In orchard B, girdling was not applied and LF ratio could not be strictly defined. The leaf to fruit ratio conditions were assumed to be non-restrictive and considered as a reference LF treatment (called Ref). The results of the LF Ref treatment were expected to be close to the LF 100 one. The orchard B was exclusively used for post-harvest study, and the experiment was carried out only during the 2017-2018 production season. Fruits were harvested at the G and MG maturity stages (at 94 and 103 DAB, respectively), randomly assigned to the two storage treatments (12°C and 20°C), and sampled for analysis as described for the orchard A.

The experiments carried out in orchards A and B in the 2017-2018 and 2018-2019 production seasons resulted into four independent datasets. Table 1.1 summarizes the applied treatments for the four datasets related to the pre- and post-harvest studies.

Variable	Pre-harvest study		Post-harvest study					
	A 2017-2018	A 2018-2019	A 2018-2019				B 2017-2018	
Girdling	Yes	Yes	Yes				No	
Leaf-to-Fruit ratio (LF)	25 100	25 100	25		100		Ref	
Maturity stage at harvest (stage)	-	-	G 12°C	MG 12°C	G 12°C	MG 12°C	G 12°C	MG 12°C
Storage temperature (Temp)	-	-	20°C	20°C	20°C	20°C	20°C	20°C

TABLE 1.1 – Treatments applied for both pre- and post-harvest studies carried out in the orchards A and B in the 2017-2018 and 2018-2019 production seasons

1.3.2 Measurements of fruit quality

The measured physical and chemical proprieties of the fruits were fruit respiration, fruit fresh mass, and pulp colour, total titratable acidity, sugar (sucrose, glucose, fructose, and starch) concentrations and dry matter content (Table 1.2). All fruits for both pre- and post-harvest studies were measured using a unique protocol ending with destructive analysis. The protocol started with the random sampling of the fruits made the day prior their destructive analysis. Non-destructive CO_2 measurements were made according to Nordey (2014) protocol, on on-tree fruits in the orchard for the pre-harvest study and on fruits stored in storage chambers for the post-harvest study. Just after fruit sampling, glass vials of 31 mL were attached on their open side on the fruit surface using a ring of putty. The other side of the vials was sealed with a septum. The vials were always attached in the centre of one of the two sides of the fruit (the side that faced the sun

was selected in on-tree fruits). Then, 2 mL of gas was sampled from the vials using gas-tight glass syringe and injected into an Agilent M Series micro GC M200 gas chromatograph to measure the concentration in CO_2 of the gas sample. This measurement was done at 1 h, 2 h and 24 h after installing the vial on the fruit. The three measurements allowed to calculate fruit respiration (i.e., the daily grams of carbon produced as CO_2) as described in Chapter 2.1. After CO_2 measurements, mangoes were first weighed to measure fruit fresh mass (FM). Then, fruits were peeled, the seed was taken out and the pulp was weighed. The pulp was sliced to expose a flat portion of both sides of the fruit on which CIELAB coordinates (L^* , a^* , b^*) were measured using a Minolta Chroma Meter CR-400. The colour of the pulp was described using Hue angle ($^\circ$) calculated from CIELAB coordinates. Lastly, pulp samples were put into liquid nitrogen and grinded into a fine powder stored at $-80^\circ C$ for further chemical analysis. The total titratable acidity (TTA) was measured on 2 g of pulp powder firmly mixed with 18 mL of water, using an automatic titrator (TitroLine@ 5000, SI Analytics) with a solution of NaOH at 0.05 mol.L^{-1} . Another fraction of the powder was put in an oven at $60^\circ C$ for 72 hours to measure the dry matter content (DMC) of the pulp. Finally, the rest of the powder was freeze-dried and used for carbohydrates titration using micro-plate array (Gomez *et al.*, 2007).

In this study, fruits which were destructively analysed the day of harvest were called “on-tree” fruits. All other fruits, which were destructively analysed after a storage period were called “stored” fruits.

Variable	Units	Abbreviation
Fruit fresh mass	g	FM
Pulp dry matter content	$gDM.gFM^{-1}$	DMC
Pulp sucrose concentration	$g.gFM^{-1}$	Sucrose
Pulp starch concentration	$g.gFM^{-1}$	Starch
Pulp fructose concentration	$g.gFM^{-1}$	Fructose
Pulp glucose concentration	$g.gFM^{-1}$	Glucose
Fruit respiration	$gC.day^{-1}$	CO_2
Pulp total titratable acidity	$meq.100gFM^{-1}$	TTA
Pulp coloration	$^\circ$	Hue angle

TABLE 1.2 – Variables used to describe fruit quality traits and fruit maturation

1.3.3 Statistical Analysis

The first analysis aimed to assess the effect of pre-harvest agricultural practices and post-harvest storage conditions (i.e., the tested factors) on the kinetics of fruit quality traits and maturation indicator (i.e., response variables). It was performed i) for on-tree fruits with the leaf-to-fruit ratio as tested factor (pre-harvest study), and ii) for stored fruits with the leaf-to-fruit ratio, maturity stage at harvest and storage temperature as tested factors (post-harvest study). For the post-harvest study, the analysis was restricted to the 0 to 18 Days After Harvest (DAH) period that is common to the two storage treatments (only fruits of the $12^\circ C$ treatment were stored more than 18 DAH).

First, a maximum likelihood-like approach of Box & Cox (1964) was applied on each response variable to test and, when required, select a power transformation of the variable for normality and homoscedasticity (selected transformations are given in Annex A). Then, non-linear kinetics were fitted using generalized additive models (GAM) (Wood, 2003). GAMs are generalized linear models in which the response variable depends linearly on non-parametric smooth functions of covariates plus possibly parametric terms. In this study, the fitted GAM models comprised both smooth terms representing the effect of time for each

combination of factor modalities, and parametric terms associated with the effect of each factor (including their main and interaction effects). Time was expressed in DAB for the pre-harvest study and in DAH for the post-harvest study. Smoothing parameters were estimated using the REML (Restricted Maximum Likelihood) method (Wood, 2004), and a constraint on the number of equations was added in case of overfitting. Finally, the significance of each parametric and smooth term was estimated with Wald tests.

The second analysis aimed to provide information to support the possible forced maturation of fruits induced by harvest, when compared to the on-tree fruits. The sweetness was selected as an indicator of fruit maturation to test this hypothesis. Fruit sweetness ($g_{eq.sucrose}.gFM^{-1}$) was calculated according to the concentration of each soluble sugar pondered by its relative sweetness as follows : $Sweetness = 1 \times [suc] + 1.75 \times [frc] + 0.75 \times [glc]$, where [suc], [frc] and [glc] ($g.gFM^{-1}$) are the sucrose, fructose and glucose concentrations (Génard *et al.*, 2003; Magwaza & Opara, 2015). The above hypothesis was tested by a two steps analysis performed on the pre-harvest and post-harvest datasets collected in orchard A during the 2018-2019 production season (Table 1.1).

The sweetness was supposed to evolve according to two distinct monotonic phases : i) a stationary phase when carbohydrates were stored as starch, and ii) an increasing phase when the climacteric crisis and maturation start, leading to a rapid accumulation of soluble sugars. Thus, the first step of the analysis was a threshold model estimation used to estimate the time, expressed in DAB, when the sweetness kinetic changed from the first phase to the second one. Previously to the analysis, the post-harvest dataset was extended to cover the period from 60 DAB to harvest dates. For that, the post-harvest dataset was completed with the sweetness values from the pre-harvest dataset that were measured during this period on on-tree fruits subjected to the same LF treatment. Then, a threshold model was fit to each of the 10 data subsets corresponding to all possible combinations of factor modalities (i.e., 2 LF modalities for the pre-harvest dataset with on-tree fruits, and 8 $LF \times Stage \times Temp$ modality combinations for the post-harvest dataset with stored fruits). The selected type of threshold model to fit was a continuous two-phase linear model.

The second step was a linear trends and estimated marginal means (EMMs) analysis performed on the second phase of the sweetness kinetics. The second phase of the sweetness kinetics was defined as the period starting from the threshold date estimated in the previous step. Linear trends (or slopes) and EMMs were estimated for all the 10 combinations of factor modalities in the linear model relating log-transformed sweetness to DAB and tested factors. Then, linear trends and EMMs computed for the stored fruits were compared to those computed for the on-tree fruits with the same LF modality. On-tree fruits were used as the reference for these comparisons.

All analysis and plots were performed using the R software version 4.0.4 (R Core Team, 2021). The Box-Cox tests were performed using the function *powerTransform()* of the car package (Fox & Weinsberg, 2019). GAM models were built using the function *gam()* of the mgcv package (Wood, 2017). The threshold analysis was performed using the *chngptm()* function of the chngpt package (Fong *et al.*, 2017). Finally, functions *emmeans()* and *emtrends()* of the emmeans package (Russell, 2021) were used for the comparison of the EMMs and linear trends, respectively.

1.4 Results

Effect of the leaf-to-fruit ratio on the quality kinetics of on-tree fruits

The effects of leaf-to-fruit ratio and time (expressed in DAB) on the kinetics of fruit quality traits and maturation indicator of on-tree fruits in orchard A in the 2017-2018 and 2018-2019 production seasons are summarized in Table 1.3 (exact p-values in Table S1.1).

Variable (units)	Orchard A (2017-2018)		Orchard A (2018-2019)	
	DAB	LF	DAB	LF
FM (g)	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001
DMC (gDM/gFM)	ns; < 0.05 ^a	<0.01	<0.001	<0.001
Sucrose (g/gFM)	<0.001	ns	<0.001	<0.001
Starch (g/gFM)	ns	<0.05	<0.05	ns
Fructose (g/gFM)	<0.001	ns	<0.001	ns
Glucose (g/gFM)	<0.05; <0.01 ^a	ns	<0.01	<0.05
CO ₂ (gC/day)	ns; < 0.01 ^a	ns	<0.001	<0.001
TTA (meq/100mL)	<0.001	ns	<0.001	ns
Hue angle (°)	<0.001	ns	<0.001	ns

TABLE 1.3 – P-values of the Wald test analysis testing the effect of leaf-to-fruit ratio (LF) and time in days after bloom (DAB) on the kinetics of fruits quality traits and maturation indicator of non-harvested fruits during the 2017-2018 and 2018-2019 production seasons in orchard A. For the effect of the time (DAB), a p-value was generated for each factor (LF) modality. ^a p-values for the 100 and 25 leaf-to-fruit ratios respectively

In both production seasons, FM significantly increased from about 100 g at 60 DAB to 300-450 g at full maturity (p-values <0.001; Fig.1.1a), due to water and dry matter accumulation. This increase was impacted by the LF ratio (p-values < 0.001). Fruits with a high LF ratio attained a FM up to 50% higher than the fruits with a low LF ratio. The DMC of the pulp ranged from about 0.10 to 0.25 gDM.gFM⁻¹ (Fig.1.1b). In 2018-2019, DMC also increased with DAB (p-values < 0.001) and was significantly higher on fruits with high LF ratio (p-value < 0.001). In 2017-2018, DMC displayed a high variability : the LF ratio effect was also significant (p-value < 0.01) but the effect of DAB was significant only for the low LF ratio (p-value < 0.05). The DMC kinetics observed in 2018-2019 were in lined with those observed in a previous study (Léchaudel *et al.*, 2005a), suggesting that the bell-shaped kinetics observed in 2017-2018 for the fruits with high LF ratio might be unusual.

Sucrose and fructose concentrations increased over time in both production seasons (p-values < 0.001, Fig.1.1c,f). The kinetics of starch concentrations were more complex, with a significant effect of DAB observed only in 2018-2019 (p-values < 0.05). Starch concentration displayed a bell-shaped kinetic : it increased from 60 to 110 DAB, when it reached 0.025-0.050 g.gFM⁻¹, and then decreased (Fig.1.1d). Those variations were less clearly observed in 2017-2018 (p-value = 0.06). The kinetics of glucose concentrations were slightly different between the two production seasons (Fig.1.1e). Glucose concentration decreased over time in 2017-2018 (p-values < 0.05) while in 2018-2019 it decreased from 60 to 115 DAB and then increased (p-values < 0.01). Fructose concentration was not significantly affected by the LF ratio, whereas sucrose and glucose concentrations were significantly affected by LF ratio but only in 2018-2019 (p-value <0.001 and p-value < 0.05, respectively). For starch concentration, the effect of LF ratio was significant in 2017-2018 (p-value < 0.05) and a marginal effect was observed in 2018-2019 (p-value = 0.05). When the LF ratio effect was significant, higher concentrations of sucrose, glucose and starch were observed for the high LF ratio. Sucrose was the main soluble sugar in the fruits with a concentration that reached 0.10-0.15g.gFM⁻¹ in ripe fruits, whereas fructose and glucose concentrations were < 0.025g.gFM⁻¹ and < 0.010g.gFM⁻¹, respectively.

In both production seasons, TTA decreased over time from about $> 40 \text{ meq.}100.\text{gFM}^{-1}$ at 60 DAB to $10 \text{ meq.}100.\text{gFM}^{-1}$ at full maturity (p-values <0.001), and was not significantly affected by the LF ratio (Fig.1.1h). Pulp colour, characterized by Hue angle, also changed over time (p-values < 0.001) and was not strictly affected by LF ratio in both production seasons but still showed a marginal effect with a p-value of 0.07) (Fig. 1.1i). The fruits were characterized by a light green coloration of the pulp (Hue angle = $110\text{-}115^\circ$) at 60 DAB. This colour changed over time to end up with a light orange coloration at fully ripe stage (Hue angle = $90\text{-}95^\circ$). The respiration of the fruit increased over time, especially after 125 DAB when the climacteric crisis started. The DAB effect was significant in both seasons (p-values <0.01), except in 2017-2018 for the high LF ratio treatments. At fully ripe stage, 0.5 up to $>1 \text{ gC.day}^{-1}$ were produced per fruit. The effect of the LF ratio was not significant in 2017-2018 but significant in 2018-2019 (p-value <0.001). In this case, the respiration was higher on high than low LF ratio treatments.

In both production seasons, TTA decreased over time from about 40 g.L^{-1} at 60 DAB to 10 g.L^{-1} at full maturity (p-values <0.001), and was not significantly affected by the LF ratio (Fig.1.1g). Pulp colour, characterized by Hue angle, changed over time (p-values < 0.001) but was not affected by LF ratio in both production seasons (Fig.1.1i). The fruits were characterized by a light green coloration of the pulp (Hue angle = 113°) at 60 DAB. This colour changed over time to end up with a light orange coloration at 140 DAB (Hue angle = 92°). The respiration of the fruit increased over time, especially after 125 DAB when the climacteric crisis started (p-values <0.001 in both seasons). At full maturity, 0.5 up to 1 gC.day^{-1} were produced per fruit. The effect of the LF ratio was not significant in 2017-2018 but significant in 2018-2019 (p-value <0.001). In this case, the respiration was higher on high than low LF ratio treatments.

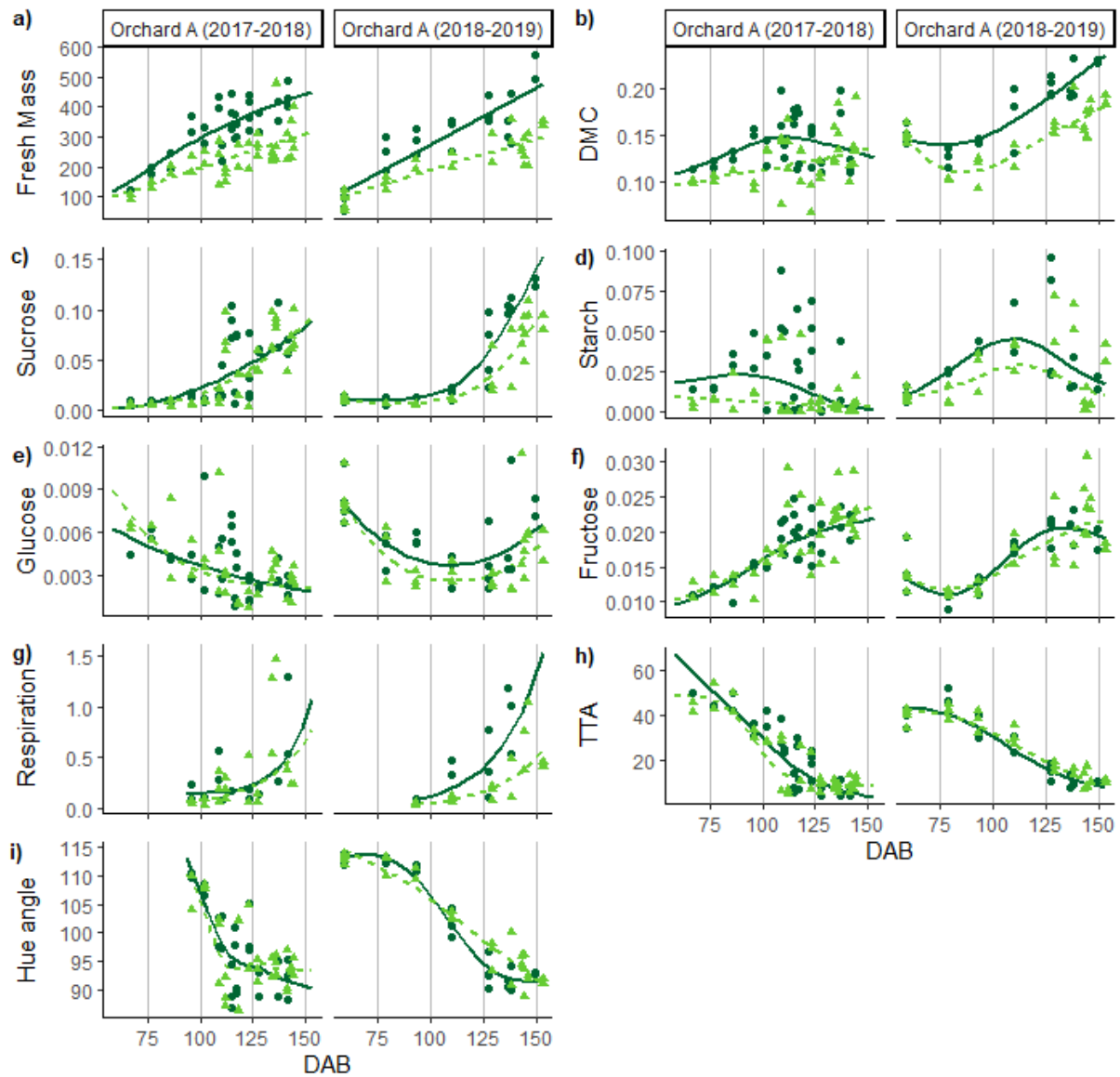


FIGURE 1.1 – Kinetics of mango fruit fresh mass (a), pulp dry matter content (b), sucrose (c), starch (d), glucose (e), and fructose (f) concentrations in the pulp, fruit respiration (g), total titratable acidity of the pulp (h) and pulp color (i) of on-tree fruits according to the leaf-to-fruit ratio (LF 25, LF 100), during the 2017-2018 and 2018-2019 production seasons in orchard A. Time is expressed in Days after bloom (DAB). Points are measured values (one point represents one fruit) and curves are values predicted with GAM models. The shape and color of points and curves referred to the leaf to fruit ratio (LF 100 : dark green dots and solid lines : LF 25 : light green triangles and dashed lines).

Effect of the leaf-to-fruit ratio, maturity stage at harvest and storage temperature on the quality kinetics of stored fruits

The effects of leaf-to-fruit ratio, maturity stage of the fruit at harvest, storage temperature and time (expressed in DAH) on the kinetics of fruit quality traits and maturation indicator of harvested fruits in orchard A in the 2018-2019 production season and orchard B in the 2017-2018 production season are summarized in Table 1.4 (exact p-values in Table S1.2 and S1.3). No interaction terms were found significant, except for

the orchard A during the 2018-2019 production season. In this case, significant interactions were identified between the maturity stage at harvest and LF ratio for the fructose concentration (p-value < 0.05), between the maturity stage at harvest and storage temperature for TTA (p-value < 0.05) and between all treatments for the glucose concentration (p-values < 0.05).

In both production seasons, FM tended to slightly decrease over time during storage (Fig. 1.2a). On average, fruits lost 5% of their fresh masses during storage. However, due to the variability of the initial FM between fruits, those slight decreases were not significant. DMC was globally not affected by storage time and displayed a quite constant kinetics over time with most values ranging between 0.15 and 0.25 $gDM.gFM^{-1}$ (Fig.1.2b). The storage temperature of fruits (12°C or 20°C) did not affect the FM nor the DMC. On the contrary, FM and DMC were significantly affected by the stage of maturity of the fruits at harvest and the LF ratio (tested only in 2018-2019). In both production seasons, fruits harvested at the G stage had a lower FM and DMC than those harvested at the MG stage (p-values <0.05 and <0.001 respectively). In orchard A in 2018-2019, the high LF ratios displayed higher FM and DMC compared to the low LF ratios (p-value <0.001 and <0.01 respectively). In orchard B in 2017-2018, fruits with the non-restrictive LF treatment (LF Ref) tended to have higher FM and DMC than those with high and low LF ratios (LF 100 and 25) in orchard A in 2018-2019.

In both production seasons, the sucrose concentration increased with storage time, from harvest until 18 DAH (p-values <0.05, Fig.1.2c). In 2018-2019, the LF ratio had only a marginal effect on the concentration of sucrose (p-value = 0.06). Fruits with a high LF ratio had a slightly higher sucrose concentration than fruits with a low LF ratio and tended to have a slightly lower sucrose concentration than fruits with non-restrictive LF treatment (LF Ref in 2017-2018). On the contrary, sucrose concentrations were significantly affected by the maturity stage of the fruit at harvest (p-values < 0.05) and the storage temperature (p-values < 0.05) in both production seasons. Fruits harvested at the G stage had slightly lower sucrose concentrations than fruits harvested at the MG stage. Fruits stored at 12°C had a lower sucrose concentration than fruits stored at 20°C. This difference was more important in orchard B in 2017-2018, on fruits with the non-restrictive LF treatment.

Unlike sucrose, the starch concentration decreased over time in both production seasons, from 0.04-0.12 $g.gFM^{-1}$ at 0 DAH to < 0.015 $g.gFM^{-1}$ after storage in most fruits (p-values < 0.001, Fig.1.2d). In 2018-2019, the LF ratio had a marginal effect (p-value = 0.11) on starch concentration. A tendency indicated a higher starch concentration on fruits with non-restrictive LF treatment (LF ref), followed by fruits with high and low LF ratio, particularly few days after harvest on fruits harvested at the MG stage. The effect of the maturity stage of fruits at harvest was significant in orchard B in 2017-2018 (p-value < 0.001) and a marginal effect was observed in orchard A in 2018-2019 (p-value = 0.08). Fruits harvested at the MG stage had higher starch concentration than fruits harvested at the G stage, particularly for fruits with non-restrictive and high LF ratios (LF Ref and LF 100). Besides, the storage temperature had a significant effect on starch concentrations in both production seasons (p-values <0.01). Fruits stored at 20°C had lower starch concentrations than fruits stored at 12°C. Starch concentrations decreased regularly from harvest until 18 DAH for fruits stored at 12°C, whereas it rapidly decreased from harvest until about 10 DAH for fruits stored at 20°C, when a low value is reached.

In most cases, fructose concentration tended to slightly increase over time (p-values < 0.05 ; Fig.1.2f) whereas glucose concentration barely varied (Fig.1.2e). Besides, responses of fructose and glucose concentrations to treatments did not display clear patterns, which were even more complexified by significant interactions. For instance, fruits with high LF ratio had slightly higher fructose and glucose concentrations than fruits with low LF ratio (p-value < 0.01 and 0.001 for fructose and glucose, respectively). However, this effect was clearly observed only for few combinations of treatment modalities. In a same way, the signifi-

Variable (units)	Orchard A (2018-2019)				Orchard B (2017-2018)		
	DAH	LF	Stage	Temp	DAH	Stage	Temp
FM (g)	ns	<0.001	<0.05	ns	ns	<0.01	ns
DMC (gDM/gFM)	ns ^f	<0.01	<0.001	ns	ns ^g	<0.001	ns
Sucrose (g/gFM)	<0.001 ; <0.05 ^a	ns	<0.05	<0.05	<0.01	<0.01	<0.001
Starch (g/gFM)	<0.001	ns	ns	<0.01	<0.001	<0.001	<0.001
Fructose (g/gFM)	<0.05 ^e	<0.01	<0.001	ns	<0.01 ; ns ^c	<0.001	<0.05
Glucose (g/gFM)	ns	<0.001	<0.05	<0.001	ns ; <0.05 ^h	ns	ns
TTA (g/L)	ns ; <0.001 ^b	ns	<0.001	<0.001	<0.01 ^d	<0.001	<0.001
CO ₂ (gC/day)	<i>i</i>	<0.001	ns	<0.001	ns ^j	ns	ns
Hue angle (°)	<0.001 ^d	ns	<0.001	<0.001	<0.01 ^d	<0.01	<0.001

TABLE 1.4 – P-values of the Wald test analysis testing the effect of leaf-to-fruit ratio (LF), maturity stage of the fruit at harvest (Stage), storage temperature (Temp) and time in days after harvest (DAH) on the kinetics of fruits quality traits and maturation indicator of harvested fruits during the 2017-2018 (orchard B) and 2018-2019 (orchard A) production seasons. For the effect of the time, a p-value was generated for each combination of factor modalities

a : p-values for the 100 and 25 leaf-to-fruit ratios respectively | b : p-values for the 12°C and 20°C temperatures respectively | c : p-values for the G and MG stages respectively | d : except for the MG stage at 12°C (ns) | e : except for the MG stage at 12°C and 25 leaf-to-fruit ratios (ns) | f : except for 25-MG-20 (p-value = 0.049) | g : except for ref-G-20 (p-value = 0.02) | h : p-value < 0.05 only for ref-G-12 and ref-MF-20 | i : at least one significant p-values, without any specific pattern | j : p-value = 0.043 for Ref-G-12

cant effect of storage temperature on fructose concentration (in 2017-2018 only, p-value < 0.05) and glucose concentration (in 2018-2019 only, p-value < 0.001) resulted from an effect on specific combinations of treatment modalities. Finally, a quite clear pattern was observed regarding the effect of maturity stage of fruits at harvest on fructose concentration : fruits harvested at the MG stage had a higher fructose concentration than fruits harvested at the G stage (p-values < 0.001). As for on-tree fruits, sucrose was the main soluble sugar in the fruits with a concentration that reached 0.05 up to 0.15 g.gFM⁻¹ at the end of storage, whereas fructose and glucose concentrations were generally < 0.04 g.gFM⁻¹ and < 0.01 g.gFM⁻¹, respectively.

TTA decreased over time in both production seasons (p-values < 0.01, Fig.1.2h), except in most of the fruits stored at 12°C from 0 to 18 DAH (Table 1.4). The effect of storage temperature on TTA was significant in both production seasons (p-values < 0.001). TTA highly decreased over time for the fruits stored at 20°C, whereas TTA decrease was much more limited for fruits stored at 12°C. As a result, after 15 days of storage, TTA was about 5 meq.100.gFM⁻¹ for fruits stored at 20°C whereas it was > 20 meq.100.gFM⁻¹ for fruits stored at 12°. Besides, TTA was not significantly affected by the LF ratio (tested only in 2018-2019) but it was significantly affected by the maturity stage of fruits at harvested in both production seasons (p-values < 0.001). At harvest, fruits harvested at the MG stage had lower TTA values than fruits harvested at the G stage. At 15 DAH, this difference did no longer exist for fruits stored at 20°C, but still remained at 18 DAH for fruits stored at 12°C.

Pulp colour, characterized by Hue angle, responded to time and treatments in a similar way as TTA (Fig.1.2i). In both production seasons, it decreased significantly over time (p-values < 0.01), except for fruits harvested at MG stage and stored at 12°C (Table 1.4), and was significantly affected by maturity stage of fruits at harvest (p-values < 0.01) and storage temperature (p-values < 0.001). The fruits were characterized by a light green coloration of the pulp at harvest (Hue angle ≈ 110° and 100° for fruits harvested at the G

and MG stages, respectively). Hue angle highly decreased over time for the fruits stored at 20°C, whereas the decrease was much more limited or even non-significant for fruits harvested respectively at the G and MG stages and stored at 12°C. As a result, pulp colour of fruits at 15 DAH turned light orange (Hue angle < 90°) for fruits stored at 20°C but remained light green for fruits stored at 12°C (Hue angle ≈ 100°). Besides, pulp colour was not significantly affected by the LF ratio.

The effect of time on fruit respiration was significant only in orchard A in 2018-2019 (Table 1.4 and Fig.1.2g) for few datasets (i.e., some combinations of treatment modalities). Respiration of fruits stored at 20°C tended to slightly increase over time whereas it remained mostly constant for fruits stored at 12°C. Those trends resulted in significantly higher quantity of C produced as CO₂ by respiration for fruits stored at 20°C (up to 0.3 gC.day⁻¹) than for fruits stored at 12°C (< 0.1 gC.day⁻¹) (p-values < 0.001). Fruit respiration was not significantly affected by maturity stage of fruits at harvest but it was affected by LF ratio (p-value < 0.001). Fruit respiration was slightly higher for fruits with high LF ratio than fruits with low LF ratio.

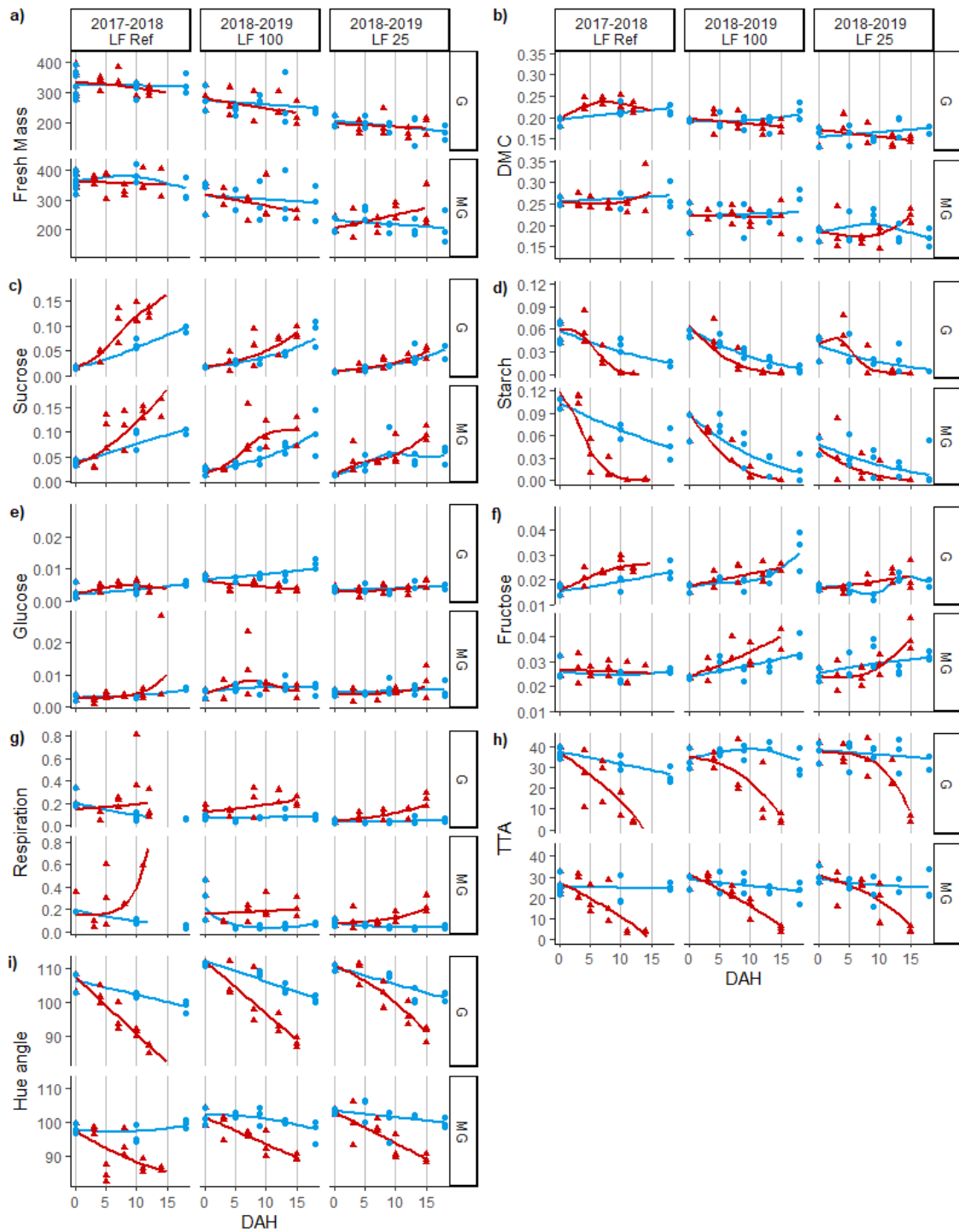


FIGURE 1.2 – Kinetics of mango fruit fresh mass (a), pulp dry matter content (b), sucrose (c), starch (d), glucose (e), and fructose (f) concentrations in the pulp, fruit respiration (g), total titratable acidity of the pulp (h) and pulp color (i) of stored fruits according to the leaf-to-fruit ratio (LF Ref, LF 25, LF100), maturity stage at harvest (G : Green, GM : Mature Green) and storage temperature (12°C , 20°C) during the 2017-2018 production season in orchard B and the 2018-2019 production season in orchard A. Time is expressed in Days after harvest (DAH). Points are measured values (one point represents one fruit) and curves are values predicted with GAM models. The color of points and curves referred to the storage temperature (red triangles : 20°C , cyan circles : 12°C). These dynamics were restricted to the period of 0 to 18 DAH (18 DAH is the date when fruits stored at 12°C were switch at 20°C).

Effect of harvest on maturation induction of fruits

The 10 kinetics of sweetness corresponding to all possible combinations of LF ratio, maturity stage of fruits at harvest and storage temperatures applied on on-tree and stored fruits in orchard A in the 2018-2019 production season were represented in Figure 1.3.

According to the threshold model fittings (Fig.1.3 and detailed results in appendix S1.4), the date when the sweetness kinetic changed from the stationary phase to the increasing phase was earlier for fruits harvested at the G stage (93 DAB) than on-tree fruits (110 DAB), for which maturation was initiated on the tree. For the fruits harvested at the MG stage, the estimated threshold date was 110 DAB, except for fruits with LF 25 treatment and stored at 12°C for which it was 93 DAB. Those results suggested that the sweetness started to increase at the same date as the date of harvest. Besides, the threshold dates estimated for the fruits harvested at MG stage and on-tree fruits were mostly the same, suggesting that maturation process is naturally initiated at the MG stage. However, the estimated dates showed standard errors up to 11 days, and these results should only be considered as indicative.

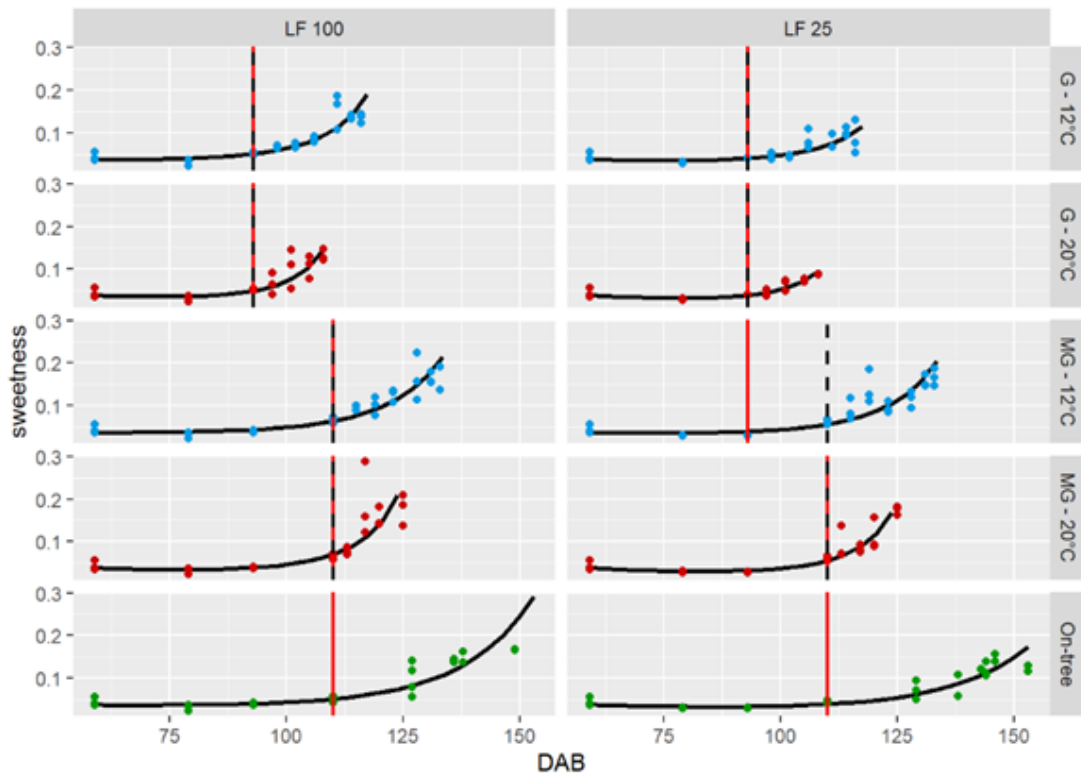


FIGURE 1.3 – Kinetics of fruit sweetness during the 2018-2019 production season in orchard A according to leaf-to-fruit ratio (LF 100, LF 25), harvest conditions (G : fruits harvested at the green stage, MG : fruits harvested at the mature-green stage, On-tree : fruits maintained on the tree until the ripe stage) and storage temperature for harvested fruits (12°C, 20°C). Points are measured values (one point represents one fruit). Curves, obtained by fitting GAM models (limited to 3 basis functions) are only used to bring out kinetic trends. The color of points referred to the harvest and storage conditions of fruits (blue : harvest fruits stored at 12°C, red : harvest fruits stored at 20°C, green : On-tree fruits). Vertical black and dotted lines represent harvest dates. Vertical red and solid lines represent the dates when the sweetness kinetic changed from the stationary phase to the increasing phase, which were estimated with the threshold analysis.

The results of the linear trends (or slopes) and EMMs analysis performed on the second phase of sweetness kinetic are summarized in the Table 1.5. Stored fruits displayed higher EMMs compared to the on-tree ones (p-values <0.05 or <0.001). This indicated that the stored fruits showed higher mean sweetness during the maturation phase compared to the fruits still attached to the tree.

Treatment	EMMs		Slopes	
	Estimate ± se	p-value	Estimate ± se	p-value
G- LF 25 - 12°C	-2.37 ± 0.08	<0.001	0.04 ± 0.006	ns
G - LF 100 - 12°C	-1.94 ± 0.08	<0.001	0.05 ± 0.006	ns
G - LF 25 - 20°C	-2.02 ± 0.17	<0.001	0.06 ± 0.010	ns
G - LF 100 - 20°C	-1.57 ± 0.017	<0.001	0.06 ± 0.011	ns
MG - LF 25 - 12°C	-2.53 ± 0.05	<0.001	0.04 ± 0.004	<0.05
MG - LF 100 - 12°C	-2.45 ± 0.07	<0.05	0.04 ± 0.004	ns
MG - LF 25 - 20°C	-2.45 ± 0.06	<0.001	0.06 ± 0.011	<0.05
MG - LF 100 - 20°C	-2.25 ± 0.06	<0.001	0.07 ± 0.011	<0.01
On-tree - LF 25	-3.02 ± 0.01	-	0.03 ± 0.004	-
On-tree - LF 100	-2.78 ± 0.01	-	0.03 ± 0.004	-

TABLE 1.5 – Linear trends (slopes) between log-transformed sweetness and DAB and log-transformed EMMs computed for all the combinations of factor modalities of stored fruits and on tree fruits during the maturation phase. Factors are leaf-to-fruit ratio (LF 25, LF 100) maturity stage of fruits at harvest (G : green, MG : mature green) and storage temperature (12°C, 20°C). Ripe refers to non-harvest fruits maintained on the tree until the ripe stage. P-values are given for the comparison test of each treatment of stored fruits with on-tree fruits (On-tree) with the same LF modality.

The slope analysis relating sweetness to DAB during the maturation phase showed two different results according to the temperature of storage. The slopes estimated for fruits stored at 12°C were not significantly different from those estimated for on-tree fruits, except for MG fruits with LF 25 treatment and stored at 12°C (p < 0.05). On the contrary, the slopes estimated for fruits stored at 20°C were higher than those estimated for on-tree fruits. The difference was significant for fruits harvested at the MG stages (+ 2.5 and 40.8%, p-value < 0.05 and 0.01 for LF 25 and LF 100 respectively), and marginally significant for fruits harvested at the G stage and stored at 20°C (+ 2.7 and 2.9%, p-value = 0.07 and 0.06 for LF 25 and LF 100 respectively).

1.5 Discussion

The quality of ripe fruits at ready-to-eat stage is determined by both pre-harvest (Léchaudel & Joas, 2007; Bertin & Génard, 2018) and post-harvest (Joas *et al.*, 2009; Wu *et al.*, 2020) conditions. The present study further investigated the effect of these conditions on the kinetics of a wide range of mango quality traits and on the induction of fruit ripening on-tree or during storage.

Evolution of fruit quality and maturation induction on the pre- and post-harvest continuum

Fruit quality is characterized by several physical and chemical properties that evolved during fruit growth and ripening. Fresh mass of on-tree fruits increased during fruit growth and ripening, due to water

and dry matter accumulation. The proportion of dry matter that accumulates in the fruit also increased over time, as previously observed in (Léchaudel *et al.*, 2005a). Water and dry matter supplies stop after harvest, so that fresh mass of stored fruits slightly decreased during storage due to fruit transpiration (Castellanos & Herrera, 2014) and dry matter use for fruit maintenance (Colombié *et al.*, 2017), whereas DMC remained almost constant. The constant DMC suggests that the loss by transpiration is comparable to the loss of mass by respiration. Pulp acidity (TTA) and colour (Hue angle) displayed monotonic and decreasing kinetics on both on-tree and stored fruits and were impacted in similar ways by pre- and post-harvest factors. As the fruit was growing and ripening, TTA decreased as previously observed in (Léchaudel *et al.*, 2005a; Joas *et al.*, 2009; Gill *et al.*, 2017b), and colour changed from light green to yellow-orange (Hue angle decreased). The shift in coloration from a light green to a yellow-orange coloration is due to an accumulation in β -carotene (Nordey *et al.*, 2014). The synthesis of the *beta*-carotene follows a complex metabolic pathway involving numerous enzymes (Liang *et al.*, 2020) and is known to increase suddenly during the maturation process (Nordey *et al.*, 2016). The acids are known to be linked to the maturation (Medlicott *et al.*, 1986) and to also regulates some aspects of the ripening process (McAtee *et al.*, 2013). Fruit respiration mostly increases when the fruit ripens, and the climacteric crisis starts (Nordey *et al.*, 2016; Colombié *et al.*, 2017). In our study, the TTA and fruit respiration variations seemed to be related. Fruit respiration tended to highly or slightly increased as TTA decreased, on on-tree fruits and fruits stored at 20°C. Those results partly supports the current understanding of the ripening process with the acids not directly impacting the respiration while triggering some metabolisms (production of amylases, SPS, etc.) related to the carbohydrates (Miranda Rossetto *et al.*, 2003).

Reversely to the pulp coloration and TTA, sucrose concentration displayed monotonic and increasing kinetics. The kinetic of starch concentration was different and displayed a bell-shaped curve. As in other studies on fruits containing starch, starch is first accumulated during fruit growth and then degraded to form soluble sugars as the fruit ripens (Wongmetha *et al.*, 2012; Peroni *et al.*, 2008). Sucrose is the main soluble sugar produced in mangoes (Wongmetha *et al.*, 2012; Léchaudel *et al.*, 2005a). The observed concentrations of fructose and glucose were accordingly low as compared to sucrose and starch, and displayed more variable patterns, particularly on stored fruits. The balance between fructose and glucose varies between cultivars and depends on many factors including the maturity at harvest (Joas *et al.*, 2009) and temperature of storage (Hossain *et al.*, 2014).

The results suggested that harvest forces the fruit maturation process, leading to an accumulation of sweetness (i.e. soluble sugars) earlier in stored fruits than in on-tree ones, particularly when harvest occurred at an early maturity stage. Maturation induction might occur right after the harvest. These results support previous results from Nordey *et al.* (2016), arguing that harvest creates a stress inducing multiple metabolic changes ended up in the maturation of the fruit and climacteric crisis. When harvest occurred at a stage close to physiological maturity, forced and natural maturation process initialization would occur simultaneously. As maturation process started at the same date on fruits harvested at the MG stage and on-tree fruits, it could suggest that maturation process is naturally initiated at the MG stage.

A high variability was observed between fruits in the orchard A in the 2017-2018 production season. This variability was especially visible for DMC and starch concentration which displayed unusual kinetics, as compared to those observed in 2018-2019 or in other studies (Castrillo *et al.*, 1992; Léchaudel *et al.*, 2005a). This variability could explain that the effects of storage time and LF ratio were globally less significant in 2017-2018 than in 2018-2019. The observed fruit variability could be explained by sampling, measurement methodology or other uncontrolled fruit-specific factors (e.g., bloom date, or light environment of the branch bearing the fruit). For instance, the limited availability of fruits in the orchard in 2017-2018, makes the sampling of homogenous branches and fruits more difficult.

Effect of management factors on fruit quality on the pre- and post-harvest continuum

The most impacted quality traits by the LF ratio were fruit fresh mass and pulp DMC. Fruit fresh mass and DMC were higher on fruits with a high LF ratio. Fruits on girdled branches are supplied with carbohydrates produced by the photosynthesis of branch's leaves or stored as reserves. Even if the photosynthesis could be stimulated by unbalanced source/sink relationships (Urban *et al.*, 2004; Léchaudel *et al.*, 2005b), these results suggested that 25 leaves per fruits were restrictive conditions of carbohydrate supply. Besides, a difference in fresh mass and DMC was visible between the two orchards (A and B). Fruit fresh mass and DMC were higher in orchard B with non-girdled branches than in orchard A with girdled branches. Accordingly, 100 leaves per fruits on girdled branches could still be considered as restrictive conditions as compared to the non-restrictive conditions of non-girdled branches. Fruits with a high LF ratio generally showed the highest sucrose and starch concentrations in on-tree fruits, whereas fructose and glucose concentrations, pulp colour and TTA seemed to be not or only slightly affected. The effect of the LF ratio during the pre-harvest stage affects the fruit in the post-harvest stage as it determines the initial quality of the fruit in early storage. Those results confirmed the observations made in previous studies on Cogshall mangoes (Léchaudel *et al.*, 2005a). In addition, CO_2 emissions tended to be higher on fruits with a higher LF ratio. This could result from the larger size of those fruits which therefore used more energy provided by respiration for growth and cell maintenance and had a larger surface area for gas exchange than smaller fruits obtained with a low LF ratio. Finally, alterations to the source of carbon is known to also impact the date of physiological maturity (Souty *et al.*, 1999; Léchaudel *et al.*, 2005a). A restrictive LF usually delays maturation. However, this delay was not observed for both on-tree and stored fruits in this study.

The harvest date, which controls the maturity stage of fruits at harvest, had a consistent and clear effect on fruit quality traits at the post-harvest stage. For those quality traits that display a monotonic kinetic, the earlier the fruit was harvested the lower (for increasing kinetics, e.g. fresh mass, dry matter content, sucrose and fructose concentrations) and the higher (for decreasing kinetics, e.g. TTA, Hue angle) the value was at harvest. The fruits harvested at a green (G) stage are still accumulating carbohydrates as starch (Joas *et al.*, 2009) and have a poor quality (i.e., more limited amount of sugars and limited calibres). Starch concentration on stored fruits decreased during ripening as starch is changed into soluble sugars. At the MG stage (at about 100 DAB), starch concentration of stored fruits was close to the maximum value, as previously observed in (Léchaudel *et al.*, 2005a). It suggested that the MG stage could ensure a satisfactory fruit quality for storage, especially for traits related to primary compounds and also starch accumulation but less to secondary compounds (Joas *et al.*, 2009). However, the climacteric crisis was probably initiated but not yet fully occurring (CO_2 emissions steep increased after 120 DAB). Harvesting fruit at a later stage did not improve quality traits related to sweetness according to (Joas *et al.*, 2009). MG stage is probably a good compromise between fruit quality and shelf-life control.

Whereas the maturation processes were forced by fruit harvest, these processes were differentially affected between the two storage temperatures (12 °C and 20 °C). The cold storage temperature of 12 °C slightly slowed down the hydrolysis of starch and the accumulation of sucrose compared to the fruits stored at 20 °C, but without completely stopping them. The same effect of cold storage temperature was observed in banana fruits (Der Agopian *et al.*, 2011; Peroni-Okita *et al.*, 2013), kiwifruits (Asiche *et al.*, 2017) and melon fruits (Wu *et al.*, 2020). Pulp acidity, pulp colour, and fruit respiration were more strongly affected by the temperature of storage. The fruits stored at 12 °C displayed nearly no emission of CO_2 , and only a slight change in pulp colour and a small decrease of TTA. On the contrary, the fruits stored at 20 °C showed signs of rapid maturation with a high respiration, a quick change of pulp colour and steep decrease of TTA. These results indicated that the maturation processes initiated by harvest can be reduced by low storage temperature that is known to almost stop the processes relative to secondary metabolism and slow down those relative to primary metabolism (Rosalie *et al.*, 2018). Storage at a colder temperature could thus be used to extend the

potential time a fruit can be stored, as for many other fruits (Jacobi *et al.*, 2002; Der Agopian *et al.*, 2011; Peroni-Okita *et al.*, 2013). Fruits stored at 20 °C were ripe at < 18 DAH but fruits stored at 12°C were not yet ripe. After 18 days at 12 °C, fruits spend 5 to 7 days at 20 °C for being fully matured and completing the changes in pulp colour, TTA and sugar concentrations. As the post-harvest study was limited to 0-18 DAH, these results allow assessing the effect of storage temperature on the quality kinetics but not on the final quality of fruits when they are ripe and ready to consumption.

Conclusion

The pre-harvest conditions influence deeply the quality of fruits for both on-tree and stored fruits. The leaf-to-fruit ratio had a significant influence on the fresh mass of the fruit and the DMC of the pulp. Higher leaf-to-fruit ratio increased the available source of carbon and could be used to improve the calibre of the fruit. This ratio could be applied easily by pruning. While the current study did not identify an optimal LF ratio, it suggested that 100 leaves per fruits could still be considered as restrictive conditions. The maturity stage was also a key factor for the final quality of fruits. The results, in line with other studies, suggested that MG was an optimal stage for both long conservation at cold temperature for export market and shorter conservation at ambient temperature for local market. Those fruits were harvested near the end of starch accumulation and just before the climacteric crisis, so that their maturation could still be controlled while the negative impact of an early harvest on their fresh mass and internal quality (sweetness, acidity, coloration, etc.) was limited. In particular, storage conditions can be used to control or delay the maturation induced by the harvest. This study covered the kinetics of various indicator while covering the continuum pre- and post-harvest. However, the mechanisms responsible for that kinetics were not studied and remains understudied. Further study of the mechanisms (biological and physical) could highlight the effect of practices (agronomic, harvesting and storage) on fruit quality and related metabolisms. Such a study could provide avenues for improving mango quality management.

Chapitre 2

Process-based analysis of the sugar kinetics in mangoes

2.1 Calculs et modélisation des émissions de carbone par respiration.

L'étude et la quantification du CO_2 émis par respiration au cours du développement du fruit est un point important dans la compréhension du caractère sucré d'un fruit, mais aussi de sa masse sèche. La respiration des fruits non climactériques est très faible lors des premiers stades de développement puis se stabilise tout en restant relativement faible. Au contraire, chez les fruits climactériques comme la mangue, la respiration va ensuite très fortement augmenter lors du début de la crise climactérique, montrant une forte corrélation avec les augmentations d'émission d'éthylène (Hiwasa *et al.*, 2003; Gwanpua *et al.*, 2017; Musacchi & Serra, 2018).

L'une des hypothèses avancées par des études précédentes est que la respiration permet de fournir une partie de l'énergie nécessaire pour les modifications physiologiques causées par l'éthylène (Nordey, 2014; Colombié *et al.*, 2017). Cette énergie est fournie par la dégradation des sucres. La respiration pourrait donc avoir un effet assez discret sur le fruit encore sur l'arbre car l'arbre a le potentiel de fournir les sucres nécessaires à la respiration du fruit. La situation est très différente lorsque le fruit a été récolté car celui-ci doit puiser dans ses sucres pour assurer sa respiration. De plus, la température de conservation peut avoir des effets importants sur la respiration (Nordey, 2014).

Dans ce travail de thèse, deux protocoles ont été utilisés pour mesurer le CO_2 émis journalièrement par la respiration. Le premier décrit dans Léchaudel *et al.* (2005b) et Nordey *et al.* (2016) et résumé ci-après, a été utilisé de 2003 à 2006 et le second présenté ci-après a été utilisé de 2017 à 2019.

2.1.1 Protocole de mesure pour les saisons de production de 2003 à 2006

Lors des saisons de production de 2003 à 2006, les mesures de respiration des fruits ont été réalisées avec le même protocole (Léchaudel *et al.*, 2005b; Nordey *et al.*, 2016). Des mesures d'intensité respiratoire ont été réalisées sur des fruits détachés, soit le jour de la récolte, soit tout au long de la conservation et de la maturation des mangues. Chaque fruit est placé dans une enceinte étanche de 2 L reliée par un sélecteur multivoie à un chromatographe en phase gazeuse (Agilent M200). L'appareil est équipé de deux voies : une colonne poropak Q de 8 m et une colonne MS-5A de 4 m, utilisant respectivement de l'hélium et de l'argon comme gaz vecteur et alimentant deux catharomètres pour la détection du O_2 et du CO_2 . Les enceintes sont placées dans une chambre de conservation à $20^\circ C$ et le confinement des fruits est limité à 2 h. En moyenne, 5 prélèvements gazeux sont réalisés par enceinte au cours de ces 2 h. L'appareil mesure la teneur en CO_2 dans l'enceinte à chaque prélèvement. L'intensité respiratoire (IR, en $mol\ CO_2.gFM^{-1}.h^{-1}$), qui correspond à l'émission de CO_2 au cours d'une heure pour un fruit de masse fraîche FM, est calculée à partir du suivi sur 2 h.

Cependant les mesures d'intensité respiratoire doivent être converties en grammes de carbone expiré par le fruit sous forme de CO_2 par jour pour être utilisées dans un modèle de respiration. Cette quantité de carbone expiré par le fruit sous forme de CO_2 correspond à la quantité totale de CO_2 émis par le fruit, additionnée à la variation de la quantité interne de CO_2 de la mangue. Cette respiration totale du fruit, $Resp$ ($gC.jour^{-1}$), est calculée en utilisant l'équation 2.1.

$$Resp = Resp_{emissions} + \frac{dCO_{2interne}}{dt} \quad (2.1)$$

Où $Resp_{emissions}$ ($gC \cdot jour^{-1}$) est la quantité de carbone émis sous forme de CO_2 par le fruit, et $dCO_{2interne}/dt$ ($gC \cdot jour^{-1}$) est la variation de la quantité de carbone sous forme de CO_2 contenu dans l'atmosphère du fruit au cours d'une journée. Les deux composantes de la respiration totale sont calculées en utilisant les mesures d'IR.

Le calcul de la quantité interne du fruit en carbone sous forme de CO_2 ($CO_{2interne}$, en gC) par le fruit ($Resp_{emissions}$, $gC \cdot jour^{-1}$) est la composante la plus simple à calculer en utilisant l'IR. Pour ce faire l'équation 2.2 a été utilisée.

$$Resp_{emissions} = FM_{fruit} \times IR \times 24 \times M_C \quad (2.2)$$

Où FM_{fruit} (g) est la masse fraîche du fruit, et M_C est la masse molaire du carbone égale à $12 g \cdot mol^{-1}$.

Le calcul de la quantité interne du fruit en carbone sous forme de CO_2 ($CO_{2interne}$, gC) est plus complexe et demande plus d'étapes de conversion. L'IR donne une mesure des émissions de CO_2 par le fruit qu'il est possible d'utiliser pour calculer la concentration interne en CO_2 du fruit, notée $[CO_2]_{fruit}$ et exprimée en $mol CO_2 \cdot m^{-3}$, selon l'équation 2.3 (Nordey *et al.*, 2016). Pour ce calcul, l'hypothèse est que le volume de la chambre lors de la mesure est assez grand pour que la concentration externe du fruit, c'est à dire dans l'enceinte, reste proche de 0 même avec la respiration du fruit.

$$IR \times FM_{fruit} = \left(\frac{A_{fruit}}{R_{CO_2}} \times 3600 \right) \times [CO_2]_{fruit} \quad (2.3)$$

Où R_{CO_2} est la résistance de la peau de la mangue à la diffusion du CO_2 ($R_{CO_2} = 3.27.105 s \cdot m^{-1}$; Nordey *et al.* (2016)), et A_{fruit} (m^2) est la surface du fruit. Cette surface est calculée en utilisant la formule de Knud Thomsen (2004) pour le calcul de l'aire d'un ellipsoïde représenté par l'équation 2.4 :

$$A_{fruit} \approx 4\pi \left(\frac{a^p b^p + a^p c^p + b^p c^p}{3} \right)^{\frac{1}{p}} \quad (2.4)$$

Où a (m), b (m) et c (m) sont les trois rayons du fruit assimilé à une ellipsoïde, et p un paramètre sans dimension égal à 1.6075.

La concentration interne en CO_2 du fruit, $[CO_2]_{fruit}$ ($mol \cdot m^{-3}$), est finalement calculée à partir de l'équation 2.5 selon la formule suivante :

$$[CO_2]_{fruit} = \frac{IR \times FM_{fruit}}{\frac{A_{fruit}}{R_{CO_2}} \times 3600} \quad (2.5)$$

Une fois les concentrations internes en CO_2 du fruit obtenues, il est possible de calculer les quantités internes de carbone sous forme de CO_2 dans le fruit (CO_2 interne, gC), au moment de chaque mesure, en utilisant l'équation 2.6.

$$CO_{2\text{interne}} = [CO_2]_{\text{fruit}} \times V_{\text{fruit}} \times Mc \quad (2.6)$$

Où V_{fruit} (m^3) est le volume du fruit. Il est obtenu à partir de la masse fraîche du fruit (FM_{fruit} , g) en utilisant l'approximation sur la densité du fruit (i.e., $1g = 10^{-6} m^3$) : $V_{\text{fruit}} = FM_{\text{fruit}} \cdot 10^{-6}$.

2.1.2 Protocole de mesure pour les saisons de production de 2017 à 2019

Le protocole d'analyse et de mesure du CO_2 est en grande partie identique à celui de l'étude de Nordey (2014). Une vialle (de volume $V_{\text{viale}} = 31.27 \cdot 10^{-6} m^3$) est posée sur la face de la mangue la plus exposée au soleil. Une heure après la pose de la vialle, 2 mL de gaz est prélevé en utilisant une seringue scellée pour être analysé en utilisant le même analyseur de gaz que pour les saisons de 2003 à 2006 (chromatographe en phase gazeuse Agilent M200). Un deuxième prélèvement a été effectué 2 h après la pose de la vialle. Ces deux prélèvements vont permettre de mesurer les émissions de CO_2 du fruit et de calculer la perméabilité de la peau au CO_2 . Après 24 h, les concentrations entre l'atmosphère du fruit et celui de la vialle se seront équilibrées. Un dernier échantillon de gaz a donc été prélevé 24 h après la pose de la vialle pour obtenir la concentration interne en CO_2 du fruit. Les mesures obtenues par analyses au chromatographe correspondent à la concentration en CO_2 de l'air dans la vialle (à 1h, 2h et 24h après la pose de la vialle), notée $[CO_2]_{\text{ppm}}$ et exprimée en ppm de CO_2 . Sachant que 1 ppm de CO_2 équivaut à $1 cm^3 CO_2 \cdot m^{-3}$, cette concentration en ppm de CO_2 a été convertie en $mol CO_2 \cdot m^{-3}$, notée $[CO_2]$ en utilisant la formule 2.7.

$$[CO_2] = \frac{[CO_2]_{\text{ppm}} \times 10^{-6}}{Vm} \quad (2.7)$$

Où Vm ($m^3 \cdot mol^{-1}$) est le volume molaire de l'air à $20^\circ C$, qui a été estimé en utilisant la formule des gaz parfait ($Vm = 0.02405 m^3 \cdot mol^{-1}$). Il est donc possible d'obtenir la quantité interne du fruit en carbone sous forme de CO_2 ($[CO_2]_{\text{interne}}$, gC) en utilisant la concentration en CO_2 de l'air dans la vialle mesurée à 24 h ($[CO_2]_{24h}$, $mol CO_2 \cdot m^{-3}$) à l'aide de la formule 2.8.

$$CO_{2\text{interne}} = [CO_2]_{24h} \times V_{\text{fruit}} \times Mc \quad (2.8)$$

La quantité de carbone émis sous forme de CO_2 par le fruit ($Resp_{\text{émission}}$, gC.jour $^{-1}$) ne peut pas être calculée directement à partir des concentrations mesurées. Il est tout d'abord nécessaire de calculer la résistance de la peau de la mangue à la diffusion du CO_2 , R_{CO_2} ($s \cdot m^{-1}$) pour estimer la valeur propre à chaque fruit étudié. R_{CO_2} est calculé à partir de la formule 2.9 de diffusion des gaz introduite par Nordey *et al.* (2016).

$$D_{CO_2} = \frac{A_{vial}}{R_{CO_2}} \times ([CO_2]_{24h} \times Q_{10}^{\frac{T_t - T_{24h}}{10}} - [CO_2]_t) \quad (2.9)$$

Où D_{CO_2} ($molCO_2.s^{-1}$) est la diffusion de CO_2 contenu dans l'atmosphère du fruit dans l'air ambiant, A_{viale} est la surface d'échange entre le fruit et la vial, égale à $7.66 \times 10^{-4} m^{-2}$, T_{24h} et T_t ($^{\circ}C$) sont les températures à 24h et à l'heure t du prélèvement (soit 1 h ou 2 h), $[CO_2]_t$ ($molCO_2.m^{-3}$) est la concentration en CO_2 de l'air dans la vial mesurée à l'heure t du prélèvement (soit 1h ou 2h), et Q_{10} est un coefficient sans dimension égale à 1.9 pour la mangue (Léchaudel *et al.*, 2005b). La diffusion D_{CO_2} peut aussi être calculée à partir de la différence de concentration observée entre les deux prélèvements effectués à 1h et 2h après la pose de la vial sur le fruit, en utilisant la formule 2.10.

$$D_{CO_2} = \frac{([CO_2]_{2h} - [CO_2]_{1h})}{\Delta t} \times V_{vial} \times \frac{1}{3600} \quad (2.10)$$

Où $\Delta t = 1h$.

Il est alors possible d'estimer la résistance R_{CO_2} ($s.m^{-1}$) en combinant les équations 2.9 et 2.10 :

$$R_{CO_2} = \frac{A_{viale} \times ([CO_2]_{24h} \times Q_{10}^{\frac{T_t - T_{24h}}{10}} - [CO_2]_t)}{D_{CO_2}} \quad (2.11)$$

Sur la base des données mesurées sur les saisons de production de 2017 à 2019, R_{CO_2} a été estimé à $3.32.10^5 s.m^{-1}$. Cette valeur est très similaire à celle estimée par Nordey (2014) qui était de $3.27.10^5 s.m^{-1}$.

Avec les données de R_{CO_2} calculées il est alors possible de calculer les émissions de CO_2 avec l'équation 2.12, sachant que la concentration de l'air en CO_2 $[CO_2]_{air}$ est égale à $0,017 mol.m^{-3}$.

$$Resp_{emissions} = \frac{A_{fruit}}{R_{CO_2}} \times ([CO_2]_{24h} - [CO_2]_{air}) \times Mc \times 24 \times 3600 \quad (2.12)$$

2.1.3 Modèle de respiration

Les estimations de respiration calculées selon les protocoles précédents ont été utilisées pour créer un modèle de prédiction de la respiration de la mangue.

La respiration a déjà été modélisée sur d'autres fruits avec des approches différentes. Certains modèles estiment les variations des IR du fruit au cours du temps, avec différents degrés de complexité suivant les différents métabolismes représentés (Finnegan *et al.*, 2013; Castellanos & Herrera, 2014). D'autres modèles estiment la respiration en quantité de carbone émis par le fruit au cours du temps, en différenciant deux types

de respiration : la respiration de croissance qui est la respiration nécessaire pour la croissance du fruit, et la respiration de maintenance qui est la respiration utilisée pour fournir l'énergie nécessaire pour assurer les métabolismes de base et la survie des cellules (Léchaudel *et al.*, 2005b; Desnoues *et al.*, 2018; Casagrande *et al.*, 2021). L'objectif dans cette étude étant de modéliser la respiration de la mangue en limitant au maximum le nombre de paramètres et surtout de données nécessaires en entrée du modèle, la seconde approche a été privilégiée. Un modèle basé sur cette approche a été calibré lors d'études précédentes pour la mangue. Il simule la respiration des mangues lors de leur développement sur l'arbre (Léchaudel *et al.*, 2005b). Ce modèle correspond au modèle proposé par Thornley & Johnson (1990), représenté dans l'équation 2.13. Il est constitué de deux parties. La première partie correspond à la respiration de croissance qui varie avec la croissance en masse sèche du fruit. La seconde partie correspond à la respiration de maintenance qui varie en fonction de la température du fruit et de la masse sèche du fruit.

$$Resp = q_g \times \frac{dDM}{dt} + q_m \times Q_{10}^{\frac{T-20}{10}} \times DM \quad (2.13)$$

Où $Resp$ ($gC.jour^{-1}$) est la respiration du fruit, q_g ($gCgDM^{-1}$) est le coefficient de la respiration de croissance, q_m ($gC.gDM^{-1}.jour^{-1}$) est le coefficient de la respiration de maintenance, DM (g) est la masse sèche du fruit, T ($^{\circ}C$) est la température du fruit, et Q_{10} est un coefficient sans dimension avec une valeur de 1.9 pour la mangue (Léchaudel *et al.*, 2005b).

Le modèle a montré de bons résultats sur certains fruits comme la pêche (Lescourret *et al.*, 1998). Cependant la mangue est un fruit climactérique qui subit une très forte hausse de la respiration lors de la crise climactérique, or cette composante climactérique de la respiration n'est pas prise en compte dans le modèle actuel. Le modèle représenté par l'équation 2.13 simule des courbes de respiration croissante au cours de la croissance car la masse sèche du fruit augmente au cours du temps, mais il ne peut pas simuler l'augmentation de la respiration due à la respiration climactérique observée pendant la phase de maturation du fruit (Colombié *et al.*, 2017). Pour la mangue Cogshall, cette respiration climactérique se déclenche lorsque le fruit atteint le stade Point Jaune, vers 115 jours après floraison (notés DAB). L'augmentation de la respiration est très forte puis se stabilise avant de redescendre au moment de la sénescence du fruit (Léchaudel *et al.*, 2005b; Nordey *et al.*, 2016).

Afin de rendre compte de l'augmentation de la respiration lors de la crise climactérique du fruit, un facteur traduisant la part de la respiration climactérique a été ajoutée au modèle de respiration initial (Eq. 2.13). Ce facteur est sous la forme d'une équation logistique qui évolue en fonction du temps (t) exprimé en jour. Plusieurs modifications du modèle de respiration initial ont été testées et la solution choisie est représentée par l'équation 2.14.

$$Resp = q_g \times \frac{dDM}{dt} + \left(q_m + \frac{q_c}{1 + e^{-k.(t-d)}} \right) \times Q_{10}^{\frac{T-20}{10}} \times DM \quad (2.14)$$

Où q_c ($gC.gDM^{-1}.jour^{-1}$) est le coefficient de respiration climactérique, et k ($jour^{-1}$) et d (jour) sont des paramètres.

Le coefficient q_c est la valeur maximale de la respiration climactérique à $20^{\circ}C$. Le paramètre k traduit la vitesse de l'augmentation de la respiration lors de la crise climactérique. Et le paramètre d correspond

au jour où l'augmentation de la respiration climactérique a atteint 50% de la valeur maximale q_c . Comme la respiration de maintenance, la respiration climactérique varie aussi en fonction de la température et de la masse sèche du fruit.

Le nouveau modèle de respiration (Eq. 2.14) a d'abord été calibré pour les fruits en pré-récolte en utilisant six jeux de données couvrant des rapports de 10, 25 et 100 feuilles par fruit et collectées sur 3 saisons de production entre 90 et 150 DAB. Cette calibration a été faite en utilisant la méthode Nonlinear Least Square (fonction $nls()$ de R) (Milliken, 1990; Nocedal & Wright, 2006). Les paramètres q_g et q_m ont été recalibrés, en même temps que les nouveaux paramètres k , d et q_c du modèle, pour prendre en compte l'ajout de la respiration climactérique. Pour le modèle de respiration en pré-récolte, les jours sont exprimés en jours après floraison. Les valeurs des paramètres du modèle sont données dans le tableau 2.1.

Le modèle a ensuite été calibré pour les fruits récoltés et mis en conservation. Dans ce cas q_g n'est pas utilisé car la croissance du fruit est nulle, et la valeur des paramètres q_m et q_c sont supposés identiques à celles estimées en pré-récolte. En revanche, les valeurs des paramètres k et d sont supposées différentes pour les fruits en pré et post-récolte, puisque la récolte accélère le déclenchement de la crise climactérique. Ces deux paramètres ont donc été recalibrés en utilisant toutes les données disponibles en post-récolte. Ces données couvrent deux températures de conservation ($12^\circ C$ puis $20^\circ C$ et $20^\circ C$) ainsi que des rapports de 10, 25 et 100 feuilles par fruit. Pour le modèle de respiration en post-récolte, les jours sont exprimés en jours après récolte. Les valeurs des paramètres du modèle sont données dans le tableau 2.1.

Paramètres	Valeur		Unité	Référence
	Pré-récolte	Post-récolte		
q_m	0.0023		$gC.gDM^{-1}.jour^{-1}$	estimé
q_g	$3.14.10^{-8}$		$gC.gDM^{-1}$	estimé
Q_{10}	1.9		dimensionless	Léchaudel <i>et al.</i> (2005b)
q_c	0.0042		$gC.gDM^{-1}.jour^{-1}$	estimé
k^a	13.39	0.1946	$jour^{-1}$	estimé
d^a	133.3	9.95	$jour$	estimé

TABLE 2.1 – Paramètres du modèle de respiration.^a les jours sont exprimés en jours après floraison en pré-récolte et en jours après récolte en post-récolte.

Les cinétiques de respiration prédites par le modèle en 2018-2019 sont représentées, à titre d'exemple, dans la figure 2.1. Les prédictions en pré-récolte rendent bien compte de l'augmentation tardive de la respiration observée, et correspondant à la crise climactérique. Cependant le modèle n'arrive pas à prédire les augmentations très fortes observées pour certains fruits cette année-là et sous-estime les respirations observées pendant la maturation des fruits. A l'inverse, le modèle tend à surestimer la faible émission observée dans certains jeux de données, par exemple ceux de 2002-2003. Les cinétiques de respiration prédites en post récolte arrivent dans la majorité des cas à capter les cinétiques observées à la fois pour les conservations à $12^\circ C$ et $20^\circ C$.

La qualité d'ajustement du modèle est évaluée en calculant les erreurs entre les respirations observées et prédites sur tous les jeux de données obtenus en pré et post-récolte entre 2002 et 2019. Les respirations observées et prédites sont représentées sur la figure 2.2. Les erreurs calculées sont les NRMSE (Normalized Root Mean Squared Errors). Les NRMSE sont obtenues en normalisant les RMSE en utilisant les moyennes des données observées par date. Le modèle de respiration parvient à bien prédire la respiration du fruit en post récolte quel que soit la température de stockage, le stade de maturité à la récolte et le rapport

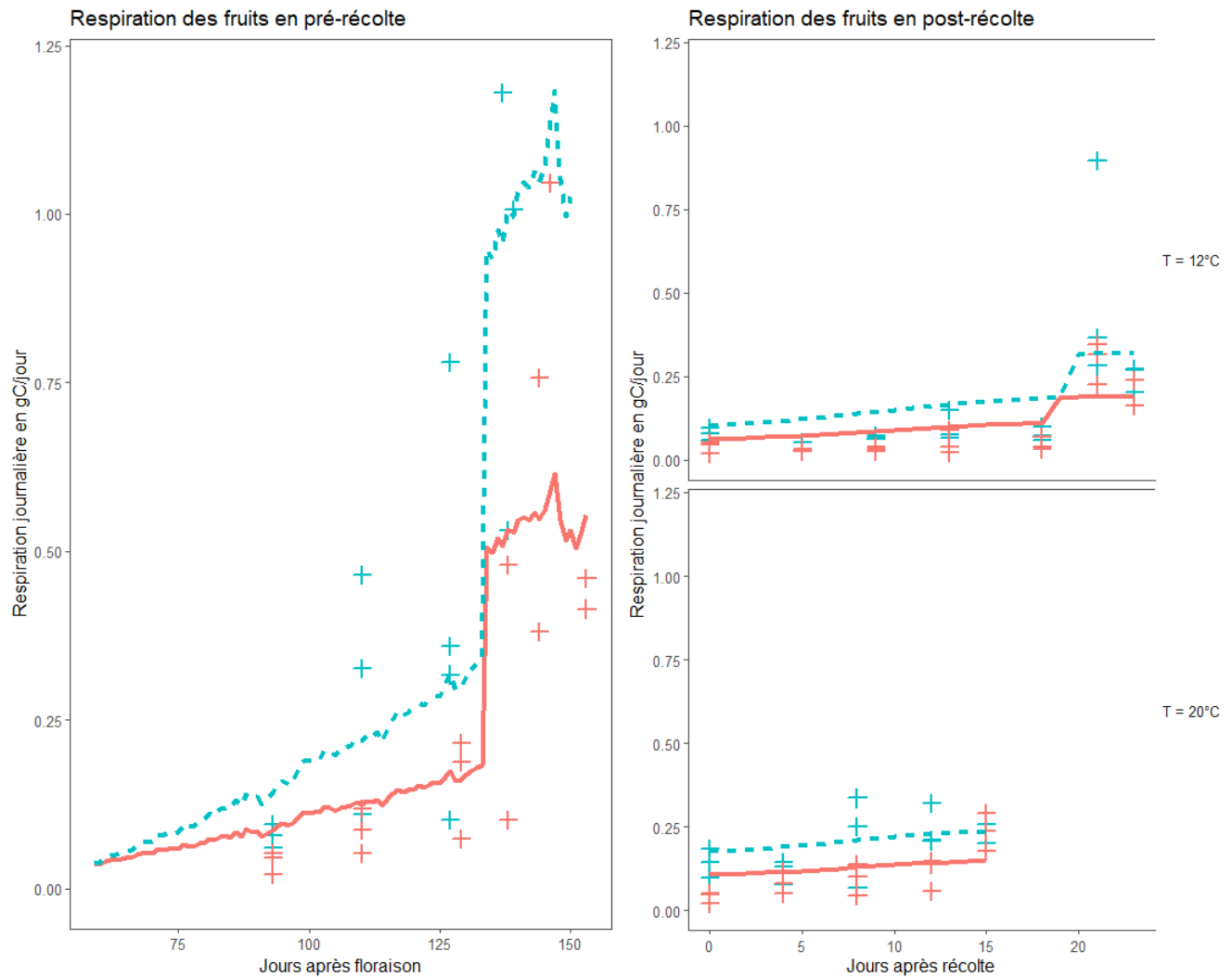


FIGURE 2.1 – Cinétiques des respirations des fruits en pré-récolte et en post récolte, avec une température de conservation de 12°C puis 20°C et 20°C, en 2018-2019. Les points sont les respirations observées et les courbes sont les respirations simulées. Les rapports de 100 feuilles par fruit sont représentés en bleu et ceux de 25 feuilles par fruit sont représentés en rouges

feuilles :fruit. Cependant la respiration des fruits en pré-récolte est un peu moins bien prédite (NRMSE =0.8) qu'en post-récolte (NRMSE = 0.57). Les résultats en pré-récolte montrent plus de variabilité de la respiration observées (Figure 2.1), et une tendance du modèle à constamment sous-estimer la respiration pour les valeurs élevées (figure 2.2). La forte variabilité des respirations observées en pré-récolte contribue aux erreurs plus importantes obtenues en pré-récolte comparées à celles obtenues en post récolte. Par exemple, les respirations simulées sont surestimées pour les saisons 2002-2003 où les fruits n'ont pas montré d'augmentation de respiration très forte en phase de maturation, tandis qu'elles sont sous-estimées pour les saisons 2018-2019 où les fruits ont montré une augmentation de respiration très forte. Ces variabilités sont observées non seulement entre les différentes saisons de production, mais aussi entre les fruits d'une même saison de production à une même date et pour un même traitement (figure 2.1).

Pour conclure, le modèle de respiration produit des simulations satisfaisantes, en tenant compte des variations des données mesurées, du nombre d'années et de facteurs étudiés en pré et post-récolte. Le modèle

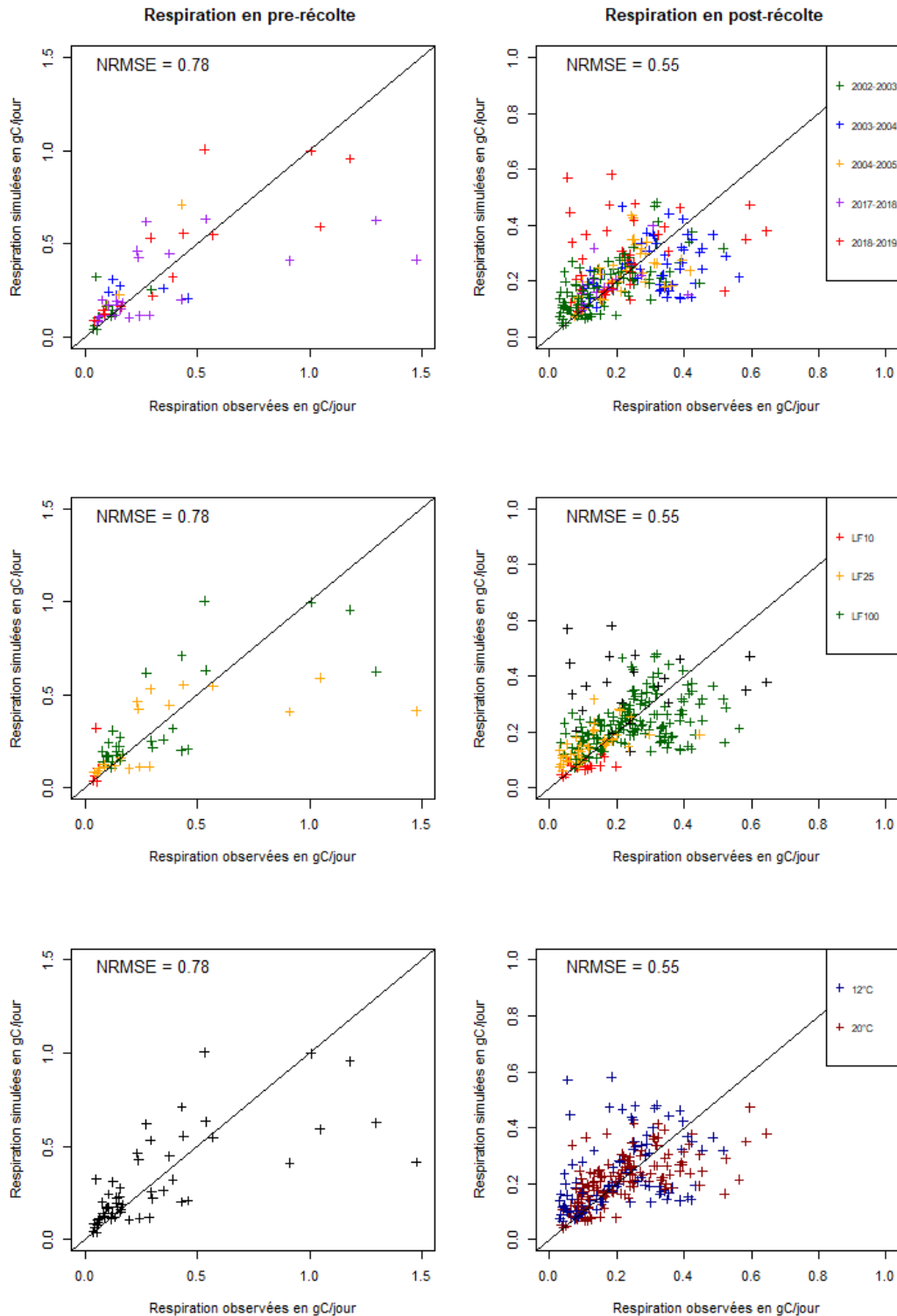


FIGURE 2.2 – Représentation des respirations observées et simulées des fruits en pré-récolte et en post-récolte, pour tous les jeux de données obtenus entre 2002 et 2019. Les couleurs représentent les saisons étudiées (première ligne), les ratios feuilles/fruits appliqués (deuxième ligne) et les températures testées (troisième ligne). Les points noirs correspondent à des points mesurés sans traitements.

parvient à prédire des respirations moyennes des fruits précises pour tous les traitements en post-récolte. En pré-récolte le modèle prédit des respirations moyennes des fruits très précises avant le début de la crise climactérique, mais il est moins précis lors de cette crise climactérique du fait d'une grande variabilité des respirations observées.

2.2 Sweetness modelling in the mango pre-post-harvest continuum

Antoine Drouillard¹, Isabelle Grechi¹, Mathieu Lechaudel², Mohamed-Mahmoud Memah³, Michel Génard³

¹CIRAD, UPR HortSys, F-97455 Saint-Pierre, La Réunion, France

²CIRAD, UMR QualiSud, F-97130 Capesterre-Belle-Eau, Guadeloupe, France

³INRAE, UR PSH, 228 route de l'Aérodrome, 84914 Avignon, France

Résumé

La perception du goût sucré est une composante importante de la qualité des fruits. Ce critère se développe pendant la croissance des fruits sur les arbres et après la récolte, durant le transport et le stockage avant la transformation ou la consommation. L'élaboration de la qualité des fruits a déjà été étudiée en pré ainsi qu'en post-récolte sur de nombreux fruits. Cependant, le continuum entre ces deux stades reste, à l'heure actuelle, relativement peu étudié. En conséquence, cette étude vise à développer un modèle permettant de décrire les métabolismes des sucres dans les mangues, et d'étudier l'effet du rapport feuilles disponibles par fruits, du stade de maturité à la récolte et des températures de conservation sur ce métabolisme sur le continuum pré et post-récolte. Le modèle parvient à prédire correctement les valeurs ainsi que les cinétiques des concentrations des principaux sucres (amidon, saccharose, fructose et glucose) et de la perception du goût sucré pour de nombreuses saisons d'expérimentations réalisées entre 2001 et 2019. Il permet également de rendre compte de la modification profonde des cinétiques des sucres solubles et de l'amidon induites par la récolte. Cependant, le modèle n'est pas parvenu à représenter précisément les effets de la température de conservation sur ces cinétiques. Les résultats du modèle ont permis d'identifier plusieurs éléments majeurs. Le glucose est mis comme un élément intermédiaire central dans ce modèle. Le glucose est impliqué dans de très nombreuses réactions même si peu de variations sont observées. Les résultats ont montré l'importance des flux de carbone à l'origine de l'utilisation du glucose pour former de l'amidon et du fructose pour les fruits sur arbre. Cependant les variations dans les concentrations de sucres étaient principalement sensibles à la synthèse du sucrose et de l'amidon ainsi qu'à la transformation du glucose en fructose. Pour le post-récolte, les flux ont montré que l'amidon sera consommé pour fournir principalement le carbone nécessaire à la synthèse du saccharose. De plus, les variations d'amidon sont seulement sensibles au flux résumant les actions des amylases. Alors que le saccharose et le fructose étaient sensibles aux variations dans les flux représentant la dégradation et synthèse du saccharose ainsi que le flux représentant le changement du glucose en fructose.

Summary

Sweetness which is an important component of fruit quality is built both during the fruit growth on trees and the fruit ripening after harvest, during shipping and storage before processing or consumption. Models were used to study fruits in both pre- and post-harvest stages to better understand fruit metabolisms, kinetics of various fruit's compounds and the impact of agricultural practices on fruit quality and sweetness. However, there is currently a gap of knowledge of the continuum between pre- and post-harvest stages. Most studies were focused on only the pre- or post-harvest stages while a few studied both sides. Accordingly, this paper presents a model built to evaluate the effect of the leaf-to-fruit ratio, fruit maturity stage at harvest and storage temperature on the sweetness throughout the fruit growth and ripening over the pre-post-harvest

continuum. The model correctly predicts the order of magnitude and temporal trends of main carbohydrate composition (namely starch, sucrose, fructose, and glucose) and sweetness of mangoes as observed in numerous experiments conducted between 2001 and 2019. Several major components were identified from the model results. Glucose is put as a central intermediate in this model. Glucose is involved in very many reactions even though little variation is observed. The results showed the importance of carbon fluxes in the utilization of glucose to form starch and fructose for tree fruits. However, variations in sugar concentrations were mainly sensitive to sucrose and starch synthesis as well as to the transformation of glucose to fructose. For postharvest, the fluxes showed that starch will be consumed to provide primarily the carbon for sucrose synthesis. Furthermore, starch variations are only sensitive to flux summarizing the actions of amylases. Whereas sucrose and fructose were sensitive to variations in the fluxes representing sucrose degradation and synthesis as well as the flux representing the change from glucose to fructose.

2.2.1 Introduction

Fruit sweetness is an indicator generally accepted and used by producers and actors of the food chain to assess fruit gustatory quality. This indicator estimates the sugar perception of fruits using their composition in individual soluble sugars and the sweetness rating of each sugar (Magwaza & Opara, 2015). The variations of soluble sugars during the growth and the maturation of fruit depend on a complex process that involves carbohydrate supply to the fruit and enzymatic reactions between the various carbon-based compounds. The source/sink relationships control carbohydrate supply to the fruit, mostly provided by leaf photosynthesis (Lenz, 1979; Urban *et al.*, 2004). The area of leaves available per fruits determines the carbon availability for fruits and influences their fresh mass and dry matter content (Grechi & Normand, 2019). During fruit growth, the supplied carbohydrates are either used to form new cells and their pectocellulosic walls or stored as soluble sugars and starch (Cakpo *et al.*, 2020; Casagrande *et al.*, 2021) or other carbon-based compounds. Fruit content in soluble sugars increases during fruit growth and ripening whereas starch increased only during fruit growth. During the ripening process, the starch is hydrolyzed into soluble sugars (Castrillo *et al.*, 1992; Léchaudel *et al.*, 2005b; Magwaza & Opara, 2015). The age of the fruit is thus an important factor to take into account for the quality of the fruit, as soluble sugars and starch content depends on the age of the fruit at harvest. Fruits harvested before maturity have a long shelf life, but their gustatory quality can be reduced (Guerra & Casquero, 2008; Joas *et al.*, 2009). The sweetness of the fully ripe fruit, after storage and ripening, is mainly determined by soluble sugars and starch contents at harvest (Léchaudel & Joas, 2007; Zhao *et al.*, 2021)

The harvest deeply alters the metabolisms of the fruits and the evolution of the carbohydrates (Léchaudel & Joas, 2006; Silva *et al.*, 2008; Borsani *et al.*, 2009). The harvest created a stress that starts the maturation of the fruits. The concentration of soluble sugars highly increases, and the concentration of starch decreases. Storage conditions after harvest also influence fruit metabolism and maturation. The cold temperature slowed down primary metabolisms and nearly stopped the secondary ones (Hossain *et al.*, 2014; Nordey *et al.*, 2016). Storing fruits at a low temperature is a widely used practice to slow down fruit maturation and related metabolisms in order to increase the storage time of fruits (Castellanos & Herrera, 2014; Asiche *et al.*, 2017).

Many studies have investigated carbohydrates evolution and their variation according to environmental conditions and management practices during fruit growth and storage. Some of those studies addressed the pre-post-harvest continuum by studying the impact of pre-harvest management practices on the quality of a fruit during storage (Léchaudel & Joas, 2007; Joas *et al.*, 2009; Yingjie *et al.*, 2021; Zhao *et al.*, 2021). However, few studies reported the combined impact of pre-harvest practices and post-harvest storage conditions

on maturation process and fruit quality evolution throughout the pre-post-harvest continuum, or they solely addressed this continuum by comparing harvested and stored fruits to non-harvested ones (Casagrande *et al.*, 2021). A better understanding of the processes involved in quality elaboration and their control by pre- and post-harvest factors is important to improve fruit quality management along the pre-post-harvest continuum. The use of models is a promising approach for studying this continuum

Complex models were built to mimic as much as possible the sugar metabolisms, metabolite transportation and even gene expression (Beauvoit *et al.*, 2014; Desnoues *et al.*, 2018). However, they use many parameters and require a broad range of analysis and a large set of data for calibration while avoiding overfitting. An opposite approach is to use simpler empirical or statistical models (Dorey *et al.*, 2016a; Luo *et al.*, 2020). Even if this approach is easier to set up, those models were centered on predicting the effect of agricultural practices and external factors on the sugar concentration but gave less information on internal mechanisms. A compromise can be to rely on process-based models of intermediate complexity, that is models describing only main processes respective to sugar metabolism and without requiring too many parameters and complex measurements for their calibration. This approach had already been successfully applied to predict sugar contents in fleshy fruits during the pre- (Génard *et al.*, 1998; Cakpo *et al.*, 2020) or post- (Casagrande *et al.*, 2021) harvest stages. Those models simulated sugar content in fruits by estimating the flows of carbon between the various sugars without simulating any specific enzymatic activities or metabolic reactions. Flows of carbon between every carbohydrate were controlled by reaction rates used to summarize the actions of many enzymes along the main metabolic pathways.

The objective of the study was to comprehend the effects of carbon availability (corresponding to different leaf-to-fruit ratios), fruit maturity stage at harvest and storage temperature on the variations of sugar concentration in mangoes throughout their growth and their ripening, either on the tree or during storage. The scope was set on the three main soluble sugars of mangoes (sucrose, fructose, and glucose) and starch. A processbased model of intermediate complexity was developed to predict sugar variations in fruits along the pre-post-harvest continuum, i.e. from growing fruits attached to a tree to fully ripe fruits after storage. The model gave information on the seasonal variation of reaction rates and on possible effects of pre- and post-harvest practices (i.e., carbon availability, fruit maturity stage at harvest, storage temperature) on the accumulation and changes of sugar concentrations and sweetness in non-harvested and harvested mangoes

2.2.2 Materials and Methods

2.2.2.1 Model description

The model was built according to two main simplifications to simulate the variations of sugars in the pulp. The first simplification was to represent the mango as a single cell that contains all the components without any cellular compartmentalization. In this sense, the model did not account for metabolite transportation. The second simplification is to consider explicitly in the model only the main compounds of interest (i.e. starch, sucrose, glucose and fructose). In this sense, all other carbon-based compounds (e.g., pectin, cellulose, malic acid, citric acids, etc.) are gathered into a single group of compounds (called “other compounds” in the model). The general structure of the model, which considers the five classes of carbon-based compounds studied, their carbon mass and the carbon flows between them along the main metabolic pathways, is summarized in 2.3.

At the pulp scale, an influx of carbon is provided by phloem and an outflux of carbon is due to pulp

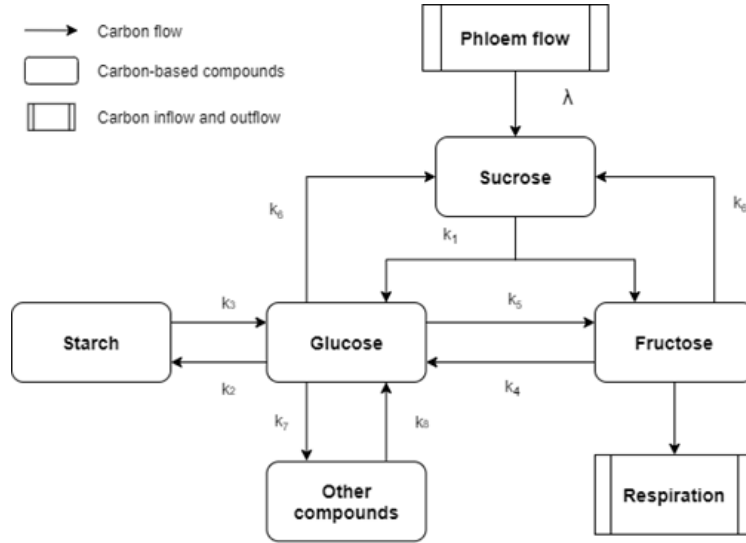


FIGURE 2.3 – Conceptual representation of the sugar model. λ represents the carbon entering into the fruit from phloem flux and used for fruit respiration and pulp dry mass increase. k_{1-8} are the reaction rates that controls the daily flux of carbon between each carbon-based compound.

respiration (Resp). Carbon is supplied to the pulp as sucrose with a daily flow λ . As the respiration consumes fructose 6-phosphate as the last metabolic intermediary, it was assumed that respiration is provided by fructose in the model. The carbohydrate equilibrium is then assured by a mass balance system of conversion fluxes. For each carbohydrate, the mass balance is the difference between incoming and outgoing fluxes, and the evolution of the sucrose (suc), fructose (fru), glucose (glc), starch (sta) and other carbon-based compounds (OC) in the pulp are represented by the following equations :

$$\frac{dm_{suc}}{dt} = \lambda - k_1 \cdot m_{suc} + k_6 \cdot m_{glc} \cdot m_{fru} \quad (2.15)$$

$$\frac{dm_{glc}}{dt} = \frac{1}{2} \cdot k_1 \cdot m_{suc} + k_3 \cdot m_{sta} + k_4 \cdot m_{fru} + k_8 \cdot m_{OC} - (k_2 + k_5 + k_7) \cdot m_{glc} - \frac{1}{2} \cdot k_6 \cdot m_{glc} \cdot m_{fru} \quad (2.16)$$

$$\frac{dm_{fru}}{dt} = \frac{1}{2} \cdot k_1 \cdot m_{suc} + k_5 \cdot m_{glc} - k_4 \cdot m_{fru} - \frac{1}{2} \cdot k_6 \cdot m_{glc} \cdot m_{fru} - Resp \quad (2.17)$$

$$\frac{dm_{sta}}{dt} = k_2 \cdot m_{glc} - k_3 \cdot m_{sta} \quad (2.18)$$

$$\frac{dm_{OC}}{dt} = k_7 \cdot m_{glc} - k_8 \cdot m_{OC} \quad (2.19)$$

where m_x (gC) is the mass of carbon in the compound x at time t , and k_{1-8} are reaction rates related to each metabolic reaction. All k_i are expressed in day^{-1} except for the k_6 expressed in $gC^{-1}.day^{-1}$.

The eight reaction rates are dynamic. They are computed as a function of time t using a unique and generic function described in equation 2.20 :

$$k_i = \begin{cases} a_i.e^{-b_i.t}, & \forall i \neq 2 \\ a_i.e^{-b_i.(t-c_i)^2}, & i = 2 \end{cases} \quad (2.20)$$

where a_i , b_i and c_i are parameters, and time t is expressed in Day After Bloom (DAB) for pre-harvest and in Days After Storage (DAH) for post-harvest models

The reaction rate k_1 accounts for the degradation of the sucrose into glucose and fructose by the action of SuSy enzymes coupled with the invertase enzymes (Castrillo *et al.*, 1992; Hubbard *et al.*, 1991). The opposite reaction rate k_6 accounts for the synthesis of sucrose from glucose and fructose by the action of SuSy and Sucrose-Phosphate Synthase (SPS) (Castrillo *et al.*, 1992; Silva *et al.*, 2008; Wongmetha *et al.*, 2015). The quantity of fructose and glucose are unbalanced in favor of the fructose (Léchaudel *et al.*, 2005a; Joas *et al.*, 2009; Wongmetha *et al.*, 2015). The two hexoses interact with each other through the action of the phosphoglucose isomerase. The hexose-phosphates are in relatively low quantity and used as metabolic intermediary in many reactions (Beauvoit *et al.*, 2014). In the model, the phosphate forms of both hexoses were included in their corresponding hexoses for simplification. The enzymatic process to convert fructose into glucose was represented by the reaction rate k_4 . The opposite action of the enzyme converting glucose into fructose was represented by the reaction rate k_5 . Starch is at first stored as the main form of sugar/carbohydrate in mangoes (Léchaudel *et al.*, 2005a; Wongmetha *et al.*, 2015) and hydrolyzed during ripening to form soluble sugars. Most of the reactions involved in starch synthesis and degradation use a phosphate form of glucose as an intermediary. The synthesis of starch is a complex chain of reactions regulated by various enzymes (Fuchs *et al.*, 1980; Lloyd & Kossmann, 2019). In the model, it was summarized into the reaction rate k_2 related to glucose. The degradation of starch into soluble sugars is caused by the actions of various amylases (Fuchs *et al.*, 1980; N'tchobo *et al.*, 1999; da Mota *et al.*, 2002; Silva *et al.*, 2008; Peroni *et al.*, 2008) and represented by the reaction rate k_3 . Glucose is also the only sugar that interacts with the other compounds (e.g., pectin, cellulose). Most of the other carbon-based compounds are synthesized from or degraded to a phosphate form of glucose (e.g : G6P, GDP-glucose). The synthesis of the other compounds is especially important for pre-harvested fruits during the early stage of fruit development (Léchaudel *et al.*, 2005b), and represented by the reaction rate k_7 . The degradation of those compounds into glucose is represented by the reaction rate k_8 .

The variable λ ($gC.day^{-1}$) represents the carbon entering into the fruit from phloem flux and used for pulp respiration (Resp, $gC.day^{-1}$) and pulp dry mass (DM_{pulp}, g) increase. It is modelled as follow :

$$\lambda = cc_{DM} \frac{dDM_{pulp}}{dt} + Resp \quad (2.21)$$

where $cc_{DM} = 0.4239 gC.DM^{-1}$ is the estimated carbon content in the pulp dry matter (Léchaudel

et al., 2005b) (Léchaudel *et al.*, 2005a).

In previous models (Génard *et al.*, 1998; Léchaudel *et al.*, 2005b), the daily loss of carbon by pulp respiration (Resp, $gC.day^{-1}$) was considered using the Thornley formalism for growth and maintenance respirations. Because mangoes are climacteric fruits (Gwanpua *et al.*, 2017), a climacteric component was added to this previous model to better account for the rapid increase of respiration as the fruit ripens during the climacteric crisis. The updated respiration model is represented in equation 2.22

$$Resp = q_g \times \frac{dDM_{pulp}}{dt} + \left(q_m + \frac{q_c}{1 + e^{-k \cdot (t-d)}} \right) \times Q_{10}^{\frac{T-20}{10}} \times DM_{pulp} \quad (2.22)$$

where DM_{pulp} (g) is the dry mass of the pulp, t is time expressed in days, T ($^{\circ}C$) is the mean daily temperature, q_g ($gC.DM^{-1}$), q_m ($gC.DM^{-1}.day^{-1}$) and q_c ($gC.DM^{-1}.day^{-1}$) are the growth, maintenance and climacteric respiration coefficients, and k (day^{-1}) and d (day) are parameters indicating the rate and the date of the inflexion point for the climacteric respiration increase, respectively. Days (for time t and parameters k and d) are expressed in DAB at pre-harvest and DAH at post-harvest. All parameters are summarized in Table 2.2.

The model predicts sucrose, fructose, glucose and starch quantity as an amount of carbon in the pulp. However, these quantities are not enough for fruit quality assessment. They had to be converted into a concentration per gram of fresh mass to account for water dilution. The concentration of each compound x in the pulp fresh mass, $[x]$ ($g.gFM^{-1}$), is calculated using the equation 2.23.

$$[x] = \frac{m_x}{FM_{pulp} \times cc_x} \quad (2.23)$$

where m_x (gC) is the mass of carbon in the compound x at a time t , FM_{pulp} (g) is the fresh mass of the pulp and cc_x ($gC.g^{-1}$) is the carbon content in compound x ($cc_{sucrose} = 0.421$, $cc_{frc} = 0.400$, $cc_{glc} = 0.400$, $cc_{sta} = 0.444$, $cc_{OC} = 0.424$ (Léchaudel *et al.*, 2005b)).

The sweetness ($g.eq_{sucrose}.gFM^{-1}$) is then calculated according to the concentration of each soluble sugar using the following formula (Génard *et al.*, 2003; Magwaza & Opara, 2015) :

$$Sweetness = 1 \times [suc] + 1.75 \times [frc] + 0.75 \times [glc] \quad (2.24)$$

The structure of the model presented previously (Fig 2.3) was set as a common framework for both pre- and postharvest modelling. Two sets of parameters were then generated for pre- and post-harvest stages by considering the specificities of each stage. In the pre-harvest stage, the first hypothesis formulated is related to the starch flow. The degradation of starch (k_3) was supposed to be constant according to hypotheses made in previous studies (Fuchs *et al.*, 1980; Peroni *et al.*, 2008; Cakpo *et al.*, 2020). The degradation of OC (k_8) was supposed null in accordance with the observed increase in mass of the OC. Finally, the last hypothesis was regarding the exchange between the glucose and the fructose. In mangoes, the fructose is a few times more concentrated than the glucose (Léchaudel *et al.*, 2005b; Do Nascimento *et al.*, 2006). To account for

Name	Value		Unit	Source or hypothesis
	Pre-harvest	Post-harvest		
q_m	0.0023		$gC.gDM^{-1}.day^{-1}$	estimated
q_g	$3.14.10^{-8}$		$gC.gDM^{-1}$	estimated
Q_{10}	1.9		dimensionless	Léchaudel <i>et al.</i> (2005b)
q_c	0.0042		$gC.gDM^{-1}.day^{-1}$	estimated
k	13.39	0.1946	day^{-1}	estimated
d	133.3	9.95	day	estimated
a_1	18.04	2.5967	day^{-1}	
b_1	0.032	0.0336	day^{-1}	
a_2	16.01	0	day^{-1}	Supposed null in post-harvest
b_2	0.00096	0	day^{-2}	Supposed null in post-harvest
c_2	117	0	day	Supposed null in post-harvest
a_3	0.29	0.0468	day^{-1}	
b_3	0	-0.00408	day^{-1}	Supposed null in pre-harvest
a_4	2.7373	0	day^{-1}	Supposed null in post-harvest
b_4	0	0	day^{-1}	Supposed null
a_5	7.69	3.1048	day^{-1}	
b_5	-0.012	0.0108	day^{-1}	
a_6	19.38	8.5579	$gC^{-1}.day^{-1}$	
b_6	0.011	0.0195	day^{-1}	
a_7	6.99	0	day^{-1}	Supposed null in post-harvest
b_7	0.023	0	day^{-1}	Supposed null in post-harvest
a_8	0	0.0332	day^{-1}	Supposed null in pre-harvest
b_8	0	-0.000274	day^{-1}	Supposed null in pre-harvest

TABLE 2.2 – Values of the parameters used for the sugar model. All values of c_i not given in the table were set at 0. Days are expressed in DAB at pre-harvest and in DAH at post-harvest.

this difference between hexoses, parameter k_4 was supposed to be constant and relatively small as compared to parameter k_5 . Accordingly, parameters b_3 , b_4 , a_8 and b_8 were set at 0 in the pre-harvest stage. In the post-harvest stage, the flow of carbon incoming from phloem (λ) becomes null. The starch started to decrease right after the harvest (Léchaudel *et al.*, 2006; Joas *et al.*, 2009). The reaction rate k_2 was accordingly assumed to be null. Besides, a second hypothesis is related to the mass of the OC that also decreased after the harvest and the reaction rate k_7 was supposed null. According to those hypotheses, no pectocellulosic wall nor starch are synthesized after the harvest. The need to synthesize glucose is then greatly reduced and the parameter k_4 was supposed null as well. Accordingly, parameters a_2 , b_2 , c_2 , a_4 , b_4 , a_7 and b_7 were set at 0 in the post-harvest stage.

To simulate the kinetics of the various carbohydrates, the model requires several inputs : i) the daily fresh and dry masses of the pulp (FM_{pulp} and DM_{pulp}) ii) the initial quantity of the carbohydrates (m_{sta} , m_{suc} , m_{fre} and m_{glc}) either at 60 DAB for fruits simulated during pre-harvest stage, or at harvest for fruits simulated only during storage, and iii) the daily mean temperature (T), either in the field or in the storage units. Finally, the date of full bloom is needed to calculate DAB.

2.2.2.2 Plant materials and experimental data

Plant material and experimental treatments

The data used for model calibration and testing were collected on 'Cogshall' mango trees grafted onto 'Maison Rouge' rootstock, in Reunion Island (20°52'48"S, 55°31'48"E) from 2001 to 2006 (Léchaudel *et al.*, 2005a; Joas *et al.*, 2009) and from 2017 to 2019. After splitting those data per year and treatment modalities, there were a total of 14 datasets for the pre-harvest stage and 52 datasets for the post-harvest stage. Every dataset consisted of the carbohydrate contents measured over time for at least 3 fruits per date. Six datasets covering the pre-harvest stage (from 60 to 150 DAB) and 35 datasets covering the post-harvest stage were selected for model calibration. The remaining datasets (i.e., 8 for pre-harvest and 17 for post-harvest) were used for an independent model testing. Fruits were grown under well irrigated conditions, except for two pre-harvest datasets for which they were grown under non-irrigated conditions

Treatments consisted of different leaf-to-fruit ratios (LF) in pre-harvest datasets, and different stages of fruit maturity at harvest and storage temperatures in post-harvest datasets. Leaf-to-fruit ratios, varying from 10 to 100 leaves per fruit, were applied on girdled branches at about 60 DAB. This date corresponds approximately to the end of the cellular division (Léchaudel *et al.*, 2005a; Nordey, 2014). Girdling cut off the phloem flow from the rest of the tree to the fruiting branch, so that only the leaves of the branch and the stored carbon can supply the fruit with carbohydrates. The low LF ratio treatments limit the availability of carbon for the fruits. Fruits of the pre-harvest datasets were harvested at three different stage of maturity, called Green (G), Mature Green (MG) and Yellow Point (YP). Maturity stages were assessed according to the coloration and chlorophyll fluorescence (Léchaudel *et al.*, 2010) of the peel. The G stage relates to immature and green fruits. While the color of the fruit peel was identical between the G and MG stages, changes in the internal composition of the fruit and chlorophyll activities started to occur at the MG stage. The YP stage is characterized by a yellow coloration appearing on the bottom of the fruit that grows up to the top of the fruit as it ripens. Fruits were harvested at around 93 ± 5 , 102 ± 8 and 126 ± 14 DAB for the G, GM and YP stages, respectively. Except for the YP fruits, for which the ripening has already started (Léchaudel *et al.*, 2010), mangoes were either stored at 20°C till maturity to mimic storage conditions for local market (modality 20°C), or stored at 12°C for about 18 days and then put at 20°C till maturity to mimic storage conditions for export market (modality 12°C).

Fruit sampling and measurements

In each dataset, three to five fruits were sampled on the trees or in cold chambers at several dates during the fruit growth or ripening periods, for measurements and destructive analysis. First, the fruit was peeled, the stone was separated from the pulp, and fruit peel, stone and pulp were weighed. Then, pulp was grinded after immersion in a liquid nitrogen bath for a few minutes and stored at -80°C for further chemical analysis. The dry matter content of the pulp was measured by drying pulp powder during 72 hours at 60°C. Soluble sugars and starch concentrations of the pulp were measured by HPLC for the datasets from 2001 to 2006 (Léchaudel *et al.*, 2005a), and on freeze-dried powder using micro-plate array chromatography (Gomez *et al.*, 2007) for datasets from 2017 to 2019. The mass of carbon in the compound x in the pulp of each fruit (m_x) was calculated using the following equation :

$$m_x = C_x \times DM \times cc_x \quad (2.25)$$

where C_x ($g.gDM^{-1}$) is the concentration of the compound x in the pulp dry mass, DM_{pulp} (g) is the dry mass of the pulp, and cc_x ($gC.g^{-1}$ carbon content in compound x ($cc_{suc} = 0.421$, $cc_{frc} = 0.400$, $cc_{glc} = 0.400$, $cc_{sta} = 0.444$, $cc_{OC} = 0.424$ (Léchaudel *et al.*, 2005b)). C_x was measured for soluble sugars and starch, and calculated for OC as follow : $C_{OC} = 1 - (C_{suc} + C_{frc} + C_{glc} + C_{sta})$.

Gases were measured on fruits of 8 pre-harvest datasets (out of 14) and 52 post-harvest datasets (out of 52). At pre-harvest, they were measured only on fruits sampled after 90 DAB because hardly any variation of CO_2 emission can be observed before this date (Nordey *et al.*, 2016). Fruit internal concentrations and emissions of CO_2 were non-destructively measured with gas collection apparatus and gas chromatography using an Agilent M Series micro-GC M200. Two different protocols described in Léchaudel *et al.* (2005b) and Nordey *et al.* (2016) were used. The respiration variable Resp ($gC.day^{-1}$) was then calculated from these measurements as described in Chapter 2.1.

For each dataset, daily fresh mass and dry mass of the pulp (FM_{pulp} and DM_{pulp}) were estimated using a loess fitting method applied on the measured data. Then, daily growth of the pulp in dry mass was calculated as the differences of daily dry masses. In the orchards, temperature was taken from a meteorological station located at 2 km away from the orchards. In the storage units, temperature was measured using Hygro-Buttons (ProgesPlus). Each year, the date of full bloom was set at the orchard scale and corresponded to the date when more than 50% of the panicles on all the trees of the orchard were open.

2.2.2.3 Model calibration and evaluation

Model calibration

In a first step, the respiration model (Eq. 2.22) was calibrated, independently from the rest of the model (see details in Chapter 2.1) using the Nonlinear Least Squares (NLS) method for both pre-harvest and post-harvest stages, with respectively 6 and 52 datasets. It was assumed that harvest only influences the date and the increase rate of the climacteric respiration, while the growth, maintenance, and climacteric respiration coefficients as well as the Q_{10} remained unchanged between pre- and post-harvest stages. Accordingly, only parameters k and d had a different value for the pre- and post-harvest stages.

In a second step, the rest of the model (Eq. 2.15-2.19) was calibrated using the 6 pre-harvest and 35 post-harvest datasets selected for model calibration. The objective was to calibrate the model to minimize prediction errors on soluble sugars and starch. For that, we used the Normalized Root Mean Squared Errors, a dimensionless indicator which was normalized by the standard deviation (NRMSE_{sd}). According to (Wallach *et al.*, 2018), $NRMSE_{sd_i}$ is defined for any variable i as follow :

$$NRMSE_{sd_i} = \frac{\sqrt{\frac{1}{N} \sum_{j=1}^N (O_{i,j} - S_{i,j})^2}}{\sqrt{\frac{1}{N} \sum_{j=1}^N (O_{i,j} - \bar{O}_i)^2}} \quad (2.26)$$

where $O_{i,j}$ and $S_{i,j}$ are respectively, the observed and simulated values of the variable i for the fruit j , N is the number of fruits, and \bar{O}_i is the mean of the observed values of the variable i . $NRMSE_{sd_i}$ was calculated for sucrose, glucose, fructose, and starch carbon mass in the pulp (i.e., m_{suc} , m_{glc} , m_{frc} , and m_{sta}). For the sake of simplicity, we combined the two hexoses into one objective. Therefore, our model calibration has been

formulated as a three-objective optimization problem. The three objectives were the $NRMSE_{sd_i}$ calculated for sucrose (f_1), for starch (f_2), and a combined function of the $NRMSE_{sd_i}$ calculated for fructose and glucose (f_3) :

$$f_1(X) = NRMSE_{Suc}(X) \quad (2.27)$$

$$f_2(X) = NRMSE_{Sta}(X) \quad (2.28)$$

$$f_3(X) = NRMSE_{Hex}(X) \quad (2.29)$$

where $X = (a_1, b_1, a_2, b_2, c_2, a_3, b_3, a_4, a_5, b_5, a_6, b_6, a_7, b_7, a_8, b_8)^T$ is the vector of parameters to be estimated. The model calibration was therefore formulated as a multi-objective minimization problem as follows :

$$\min_{X \in D} (f_1(X), f_2(X), f_3(X))^T \quad (2.30)$$

where D is the possible research space defined by the boundaries of the parameters set according to the expertise and literature.

Estimation of the vector of parameters X was done using the Non-dominated Sorting Genetic Algorithm II (NSGA-II) developed by Deb *et al.* (2002) that has proven to be an effective and efficient multi-objective optimization algorithm. The NSGA-II algorithm was run with a population size set at 200 and a number of generations set at 250. As the NSGA-II algorithm is stochastic, the optimization process was repeated 24 times in the calibration phase. All solutions (set of parameters) resulting from the calibration of the model were first pooled together and then filtered in order to identify the Pareto-optimal set of solutions, i.e. solutions allowing the best tradeoffs between the three calibration objectives.

As the resulting Pareto-set consisted of thousands of candidate solutions and was still too large, a selection strategy was proposed to choose a limited number of solutions among all these candidates. First, we considered more indicators to account for different aspects of model accuracy as suggested in (Mayer & Butler, 1993; Krause *et al.*, 2005). Two more indicators were selected : the NRMSE normalized by the mean and the minimal-maximal range values (respectively $NRMSE_{mean}$ and $NRMSE_{minmax}$). They are defined for any variable i as follow :

$$NRMSE_{mean_i} = \frac{\sqrt{\frac{1}{N} \sum_{j=1}^N (O_{i,j} - S_{i,j})^2}}{\overline{O_{i,j}}} \quad (2.31)$$

$$NRMSE_{minmax_i} = \frac{\sqrt{\frac{1}{N} \sum_{j=1}^N (O_{i,j} - S_{i,j})^2}}{max_{O_i} - min_{O_i}} \quad (2.32)$$

where min_{O_i} , max_{O_i} are respectively the min and max of the observed values of the variable i . These three indicators were calculated for each candidate solution for sucrose, fructose, glucose, and starch carbon mass (m_x), and sweetness. Pareto fronts were generated for each of the three indicators and the solutions contained in the intersection of the three Pareto fronts were selected. Then, a relaxed version of Pareto-dominance, namely the ε -dominance, was used to reduce the number of selected solutions in the intersection of the three Pareto fronts by eliminating those that are redundant or similar. A ε dominated Pareto front was first carried out using the three indicators calculated for soluble sugars and starch, without sweetness. A unique ε was applied. It was set at 0.05 and at 0.02 respectively for the pre and post-harvest solutions. Solutions in the intersection of the new ε dominated Pareto fronts were selected. A last ε dominated Pareto front was then carried out using the three indicators calculated only for sweetness to select the final solutions. The sweetness was the final criterion since this indicator summarizes the information regarding the sugar taste and the concentration of the soluble sugars.

Model testing and sensitivity analysis

The goodness-of-fit of the sugar model was assessed on the 6 pre-harvest and 35 post-harvest datasets selected for model calibration. The model was also tested on independent datasets, i.e. the remaining 8 pre-harvest and 17 post-harvest datasets not used for model calibration. For this purpose, observed and simulated values of sucrose, fructose, glucose and starch quantity in the pulp (m_x) and sweetness were compared by using graphical representations and $NRMSE_{mean}$. This NRSMEmean is an indicator commonly used to assess model goodness-of-fit in agronomical studies (Génard *et al.*, 2003; Wu *et al.*, 2020). The lowest the NRSMEmean is, the most accurate the model is. The goodness-of-fit of the respiration model was evaluated on all datasets with respiration measurements available (i.e., 8 pre-harvest and 52 post-harvest datasets), using graphical representations of observed and simulated values and NRSMEmean indicator.

The model was evaluated numerically and graphically on the 2018-2019 season to assess its accuracy, to account for the main kinetic trends of sugars and the effect of treatments. This season was selected because it was the only season that provided both pre and post harvest data on a unique set of fruits (from the same orchard) and for all treatments tested (LF, harvest date, storage temperature). This season was especially important because it allowed to study the accuracy of the modeled continuum against the observed one between pre and post harvest. Then, the reaction rates were graphically represented and analyzed. The reaction rates and the flow that they represent allow to estimate the main effects of the metabolic pathways during the maturation.

Subsequently, the sensitivity of the main model outputs (i.e., sucrose, fructose, glucose and starch concentrations in the pulp) to its parameters was evaluated within the neighborhood of the suitable parameters' values. This sensitivity analysis has been conducted separately for the pre- and post-harvest models, for each of the four carbohydrates and at various dates. At the pre-harvest stage, the analysis was performed from 60 DAB to 150 DAB with a time step of 10 days, using initial conditions averaged over all available pre-harvest datasets. At the post-harvest stage, the analysis was performed for both 12°C and 20°C treatments (according to the datasets and using averaged initial conditions), from 0 to 22 DAH and from 0 to 15 DAH respectively, with a time step of 3 days. All sensitivity analyses were performed using the same protocol. First, the model was used to simulate the variations of each sugar for each dataset using the corresponding initial quality, growth curves, environmental conditions and date of full maturity. Then, the Fourier

Amplitude Sensitivity Test (FAST) method was used for this analysis (Saltelli *et al.*, 1999; Saltelli, 2002). FAST analysis calculates the main (first order) effect of the parameters on the variability of model outputs (significance index) and their main effect added with their interaction effects (total significance index). The significance index represents the sensitivity of only one parameter on a selected variable : it varies from 0 (for no sensitivity) to 1 (for an extremely high sensitivity). This analysis allows to identify to which parameters of the model and at which stage of maturity (indicated by the date) each sugar is sensitive.

The model was written in R language, and all simulations, optimization algorithms, analyses and graphs were carried out with R software, version 4.0.4 (R Core Team, 2021). Loess fitting method was applied to observed data with the *loess()* function. Calibration with NLS method was performed using the *nls()* function. The differential equations of the model were solved using the "DeSolve" package with a variant of Runge-Kutta method (Dormand & Prince, 1980). All NRMSEs were calculated with the *nrmse()* function of the "HydroGOF" package (Zambrano-Bigiarini, 2014). The NSGA-II algorithm was applied through the "mco" package (Mersmann, 2020). The Pareto-optimal set of solutions was obtained using the *is_dominated()* function of the "emoa" package (Mersmann, 2015). Finally, sensitivity analysis was performed using the function *fast99()* of the "sensitivity" package (Iooss *et al.*, 2021).

2.2.3 Results

2.2.3.1 Model accuracy and goodness-of-fit

Respiration Model

The goodness-of-fit of the respiration model is represented in the Figure 2.4. The model was able to predict fruit respiration fairly accurately for all considered treatments and production seasons, especially in post-harvest. Whereas the respiration data in post-harvest showed a limited variability, data obtained in pre-harvest showed a wide disparity between each fruiting seasons and treatments and a large variability between fruits at given date. Especially the data obtained in 2002-2003 showed a relatively limited increase in respiration during the climacteric crisis in pre-harvest compared to the data obtained from 2017 to 2019 (see Fig. 2.2 in Chapter 2.1). Nevertheless, the model was globally able to reproduce the observed respiration kinetics in both pre- and post-harvest stages regardless the treatment and production season, as long as respiration did not reach excessively high values (i.e. $> 1 \text{ gC.day}^{-1}$).

Sugar model

The performances of the model are presented in Table 2.3, which provides various information of the goodness-of-fit of the model respective to the concentration of the four main carbohydrates (i.e., Sucrose, Starch, Fructose, and Glucose) and sweetness. The $NRMSE_{mean}$ calculated on the calibration datasets suggested that the model was able to estimate accurately the sweetness ($NRMSE_{mean} = 0.37$) and the fructose ($NRMSE_{mean} = 0.29$) in pre-harvest. The starch ($NRMSE_{mean} = 0.47$) and the sucrose ($NRMSE_{mean} = 0.53$) were also estimated quite accurately, whereas the glucose was the less accurately estimated of all indicators ($NRMSE_{mean} = 0.81$). Nevertheless, the errors observed on glucose did not penalize sweetness estimations too much since the concentrations of glucose were relatively low compared to the other soluble sugars. The post-harvest model provided overall better estimations than the pre-harvest one. The $NRMSE_{mean}$ calculated in post-harvest were lower than those calculated in pre-harvest for all indicators except fructose. The $NRMSE_{mean}$ were low for the sucrose, fructose, and the sweetness (0.34, 0.32 and 0.27 respectively). The

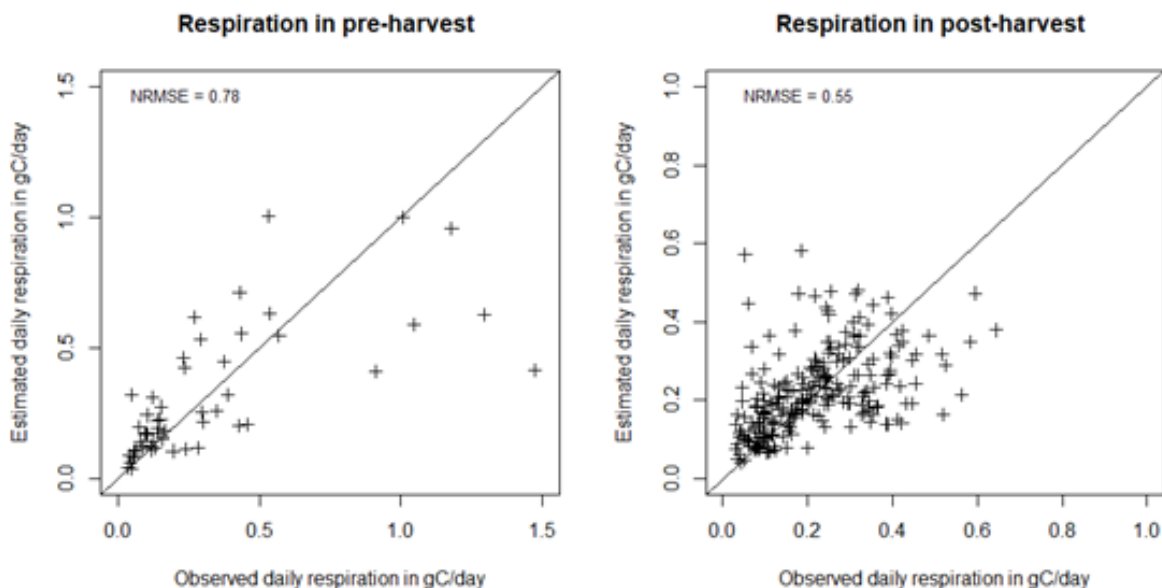


FIGURE 2.4 – Observed and predicted respiration values of fruits ($gC.day^{-1}$) during the pre-harvest and post-harvest stages. NRMSE are the Normalized Root Mean Squared Errors with mean normalization ($NRMSE_{mean}$). The observed values are the means of the respiration of the fruit at one given date since the model predict a single point and should represent a theoretical medium fruit.

errors found for the glucose ($NRMSE_{mean} = 0.47$) and the starch ($NRMSE_{mean} = 0.46$) were slightly higher. On the testing datasets, the errors followed trends (in terms of indicator ranking) mostly similar to those observed on the calibration datasets. Fructose and sweetness ranked first at pre-harvest ($NRMSE_{mean} = 0.28$ and 0.32 , respectively), and sweetness, sucrose and fructose ranked first at post-harvest ($NRMSE_{mean} = 0.24$, 0.33 and 0.33 respectively). As for the calibration datasets, the performance of the model at pre-harvest was lower than at post-harvest for all indicators except fructose. Those results indicated that the model was able to provide numerically accurate simulations for most of the testing datasets.

Dataset	$NRMSE_{mean}$				
	[Sucrose]	[Fructose]	[Glucose]	[Starch]	[sweetness]
Pre-harvest calibration	0.53 ± 0.10	0.29 ± 0.06	0.81 ± 0.08	0.47 ± 0.29	0.37 ± 0.09
Pre-harvest test	0.58 ± 0.31	0.28 ± 0.19	0.47 ± 0.42	0.44 ± 0.97	0.32 ± 0.26
Post-harvest calibration	0.34 ± 0.22	0.32 ± 0.20	0.47 ± 0.58	0.46 ± 0.33	0.27 ± 0.18
Post-harvest test	0.33 ± 0.14	0.33 ± 0.13	0.45 ± 0.26	0.44 ± 0.223	0.24 ± 0.13

TABLE 2.3 – Normalized Root Mean Errors with mean normalization ($NRMSE_{mean}$) obtained from the pre- and post- harvest calibration and test datasets for sucrose, fructose, glucose and starch concentrations and sweetness. Values are the medians and standard errors of the $NRMSE_{mean}$ calculated on each dataset.

The model was able to simulate the continuum between pre- and post- harvest. As an illustration, the results for the 2018-2019 production season are shown in the figure 2.5 (kinetics with a focus set on the two hexoses are also available in Fig. S2.2). These results showed that the current model was able to represent the general trends of sugar and sweetness variations over time during the pre- and post-harvest stages. In 2018-2019, the predicted values followed the observed kinetics for the most part. For non-harvested fruits,

the starch concentration followed a bell-shaped kinetic. It increased up to 0.07 g.gFM^{-1} from 60 DAB to about 125 DAB, and then decreased. The model was able to accurately simulate these variations in both time and concentration values. It was also able to simulate the slow increase of sucrose concentration and sweetness from 60 to 110-115 DAB, and then their stronger increase until full maturity. The concentration of sucrose increased by about 0.01 g.gFM^{-1} over the first 55 days, and by 0.073 g.gFM^{-1} over later 35 days. In addition, the model was able to simulate the drastic changes of kinetics observed after fruit harvest. It accurately simulated the decrease of starch concentration and the faster increase of sucrose concentration and sweetness occurring just after harvest. However, the predictions for fructose and glucose concentrations were less accurate. Nevertheless, the predicted values for the two hexoses were within reasonable range of concentrations throughout the fruit growth and ripening process.

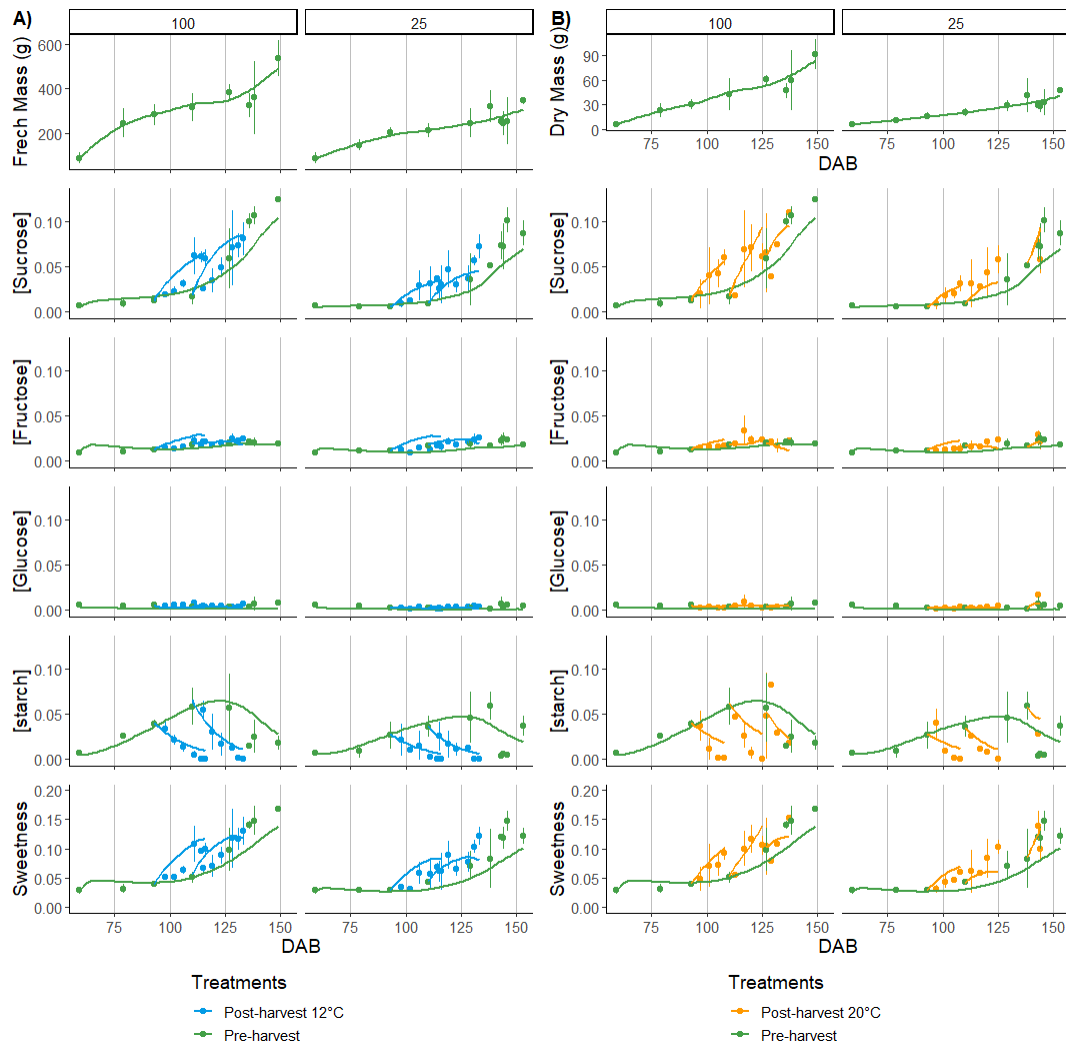


FIGURE 2.5 – Kinetics of the pulp fresh mass (g), pulp dry mas (g), sucrose, fructose, glucose and starch concentrations (g.gFM^{-1}) and sweetness ($\text{g}_{eq.sucrose}.\text{gFM}^{-1}$) of fruits over time, expressed in Days after Bloom (DAB), during the pre- and post-harvest stages in the 2018-2019 production season. The panels A and B represent the kinetics of the fruits on trees (green) and stored respectively under the 12°C (blue) and 20°C (orange) treatments, according to the leaf-to-fruit ratio (100 or 25 leaves per fruits). Stored fruits were harvested at three harvest dates (LF 100 : 93, 110 and 127 DAB, LF 25 : 93, 110 and 138 DAB, at respectively the G, MG and YP stages). Only the two first harvest were tested at 12°C . Points and segments are means and standard errors of observed data. Lines are model predictions.

The model had acceptable performances accounting for the effect of leaf-to-fruit (LF) ratio and maturity stage at harvest on sugar concentrations in pre- and post-harvest stages. As illustrated in the 2018-2019 production season, LF ratio (which determines carbon availability) primary affect the pulp dry and fresh masses (Fig. 2.5), which are the main model inputs. They were both higher for high LF ratio. The model predicted higher concentrations of sucrose and starch, and sweetness in non-harvested and harvested fruits with high LF ratio, in accordance with observed data (Fig.S2.1). According to the model, the maturity of fruits at harvest impacted their quality at post-harvest. The model, in line with observed data, predicted that fruits harvested at the Mature Green (MG) stage reached higher concentrations of sucrose at full maturity than those harvested at the green (G) stage, particularly for fruits with high LF ratio. Fruits harvested at the Yellow Point (YP) stage showed the highest sucrose concentration at both harvest and full maturity, out of the three stages. The model predicted that starch concentration at harvest was lower on G fruits as compared to GM and YP fruits. However, after starch had decreased during storage, those differences became limited. Besides, neither model predictions nor observed data evidenced an effect of the LF ratio and maturity stage at harvest on fructose and glucose concentrations in both non-harvested and harvested fruits (Fig.S2.3). Contrary to the two previous treatments, the effect of storage temperature on the kinetics of sugar concentrations was poorly accounted by the model in 2018-2019 production season. During storage, the model don't account enough for the slowdown of sugar metabolism by low temperature.

2.2.3.2 Behavior of reaction rates

The reaction rates calculated by the model for the 2018-2019 production season are presented in Figure 2.6. Their kinetics indicated that there were significant metabolic changes between pre- and post-harvest stages. These changes are of two types. Firstly, there were temporal variations for some reaction rates (e.g., k_5 increased at post-harvest, whereas it decreased at post-harvest). Secondly, the values of the reaction rates were overall much higher in pre-harvest than in post-harvest stage.

The reaction rates k_1 and k_6 followed a same kinetic at pre- and post-harvest stages. They always decreased with the age of the fruit, showing that sucrose was less and less transformed into hexoses, and that hexoses were less and less transformed into sucrose. From 60 to about 120 DAB, glucose was used to synthesize starch intensively, as indicated by the high reaction rate k_2 increasing up to 16 day^{-1} . After 120 DAB, k_3 decreased sharply down to 5.6 day^{-1} at 150 DAB. After fruit harvest, it was assumed that no more starch synthesis occurred. Glucose production from starch (k_3), assumed to be constant in pre-harvest (0.29 day^{-1}), increased after harvest from 0.07 to 0.09 day^{-1} . The production of glucose from fructose (k_5), was assumed to be constant in pre-harvest (2.7 day^{-1}) and null in post-harvest. In contrast, fructose production from glucose (k_5) was very high and increased with fruit age in pre-harvest (from 15.8 to 46.5 day^{-1}), whereas it was much lower and decreased during storage after harvest (from 0.6 to 1.48 day^{-1}). In pre-harvest, the model predicted that the synthesis of other compounds (k_7) decreased with the age of the fruit from 1.75 at 60 DAB to 0.22 day^{-1} at 150 DAB. After harvest, it was assumed that the synthesis of other compounds was null. Finally, the model predicted that these other compounds could produce some glucose in post-harvest, but this process remained limited ($k_8 < 0.03 \text{ day}^{-1}$).

2.2.4 Sensitivity analysis

The results of the sensitivity analysis for the significance effect of first order are presented in Figure 2.7. The analysis for the pre-harvest parameters showed that sucrose concentration is strongly dependent

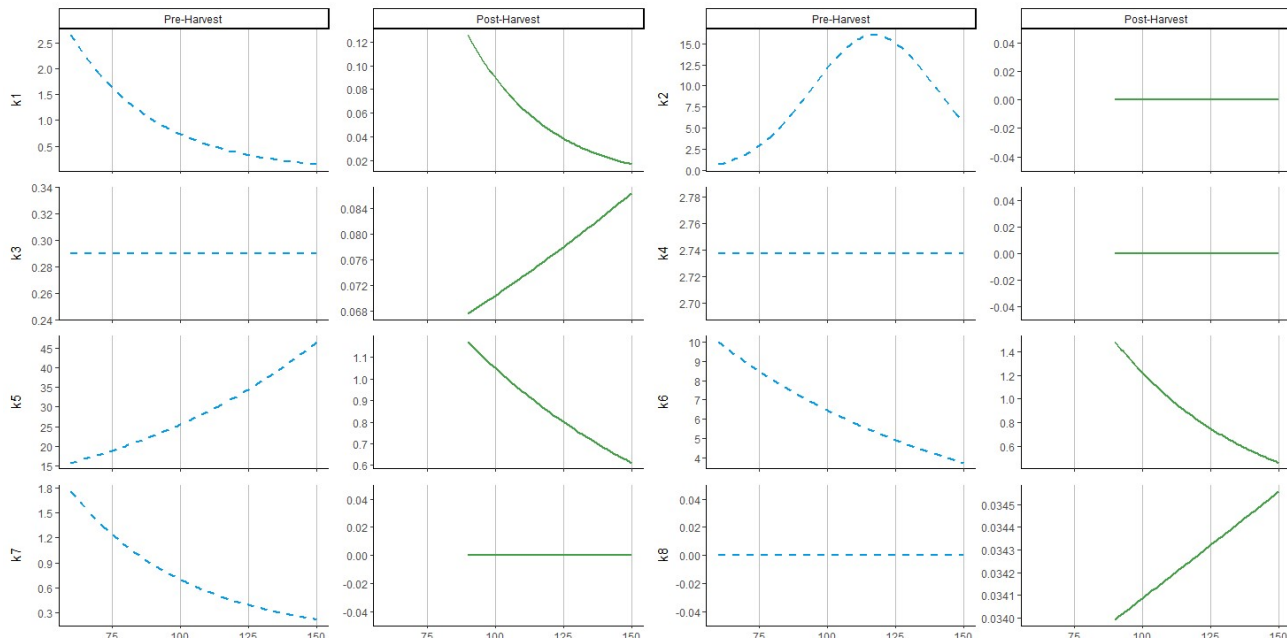


FIGURE 2.6 – Comparison of reaction rates simulated for pre- and post-harvest stages used for all production seasons. Blue dashed curves represents the reaction rates for the post-harvest fruits and the solid green curves for the pre-harvest ones.

on the variations of the reaction rate k_1 related to the degradation of sucrose into glucose and fructose. The sensitivity to the parameter a_1 slightly decreased over time (significance index varying from 0.55 to 0.39) whereas the sensitivity to b_1 increased over time till reaching a maximum value at 140 DAB (index = 0.50). In post-harvest stage, sucrose concentration was still highly sensitive to k_1 , but only through the parameter b_1 (index varying from 0.38 to 0.50). It was also lightly sensible to the variations of the parameter b_6 (index = 0.13 to 0.16) related to the production of sucrose from the hexoses (k_6). Sucrose concentration showed limited to no sensitivity to all other parameters in pre- and post-harvest (index < 0.11).

Concerning sensitivity of glucose concentrations, the parameters related to k_2 were the most important ones at pre-harvest. Glucose was highly sensitive to the parameters a_2 (index = 0.06 to 0.37), b_2 (index = 0.048 to 0.095), and c_2 (index = 0.14 to 0.28) and lightly sensitive to the parameter a_5 (index = 0.05 to 0.1) related to the conversion of glucose into fructose. At post-harvest, glucose was only sensitive to the parameters a_5 (index = 0.32 to 0.51) and b_5 (index = 0.08 to 0.3). The significance index was null or negligible for all the other parameters (index < 0.03). This indicates that variations of glucose concentrations were mostly due to the variations in the reaction rates that control the use of glucose to synthesize both starch (k_2) and fructose (k_5) at pre-harvest and only fructose at post-harvest, but not to the reaction rates that control the biosynthesis of glucose from sucrose (k_1), starch (k_3) and fructose (k_4).

Fructose concentration in pre-harvest has a relatively high sensitivity to k_2 controlling starch biosynthesis from glucose, particularly to parameter c_2 (index = 0.09 to 0.36), and k_5 controlling fructose biosynthesis from glucose (index of a_5 = 0.12 to 0.18; index of b_5 = 0.044 to 0.18). The reaction rate controlling the synthesis of glucose (k_5) has a small significance compared to the previous parameters (index of a_4 = 0.037 to 0.081). It also showed limited to no sensitivity to all other parameters (index < 0.009), in particular to certain reaction rates controlling its biosynthesis (k_1) or its use to produce sucrose (k_6). The sensitivity profile of fructose in pre-harvest was very similar to that of glucose. In post-harvest, the sensitivity profile of fructose concentration was very similar to that of sucrose. Fructose concentration was highly sensitive to

parameter b_1 (index = 0.28 to 0.44), followed by b_6 (index = 0.12 to 0.16) and also a_5 (index = 0.07 to 0.13) and b_5 (index = 0.08 to 0.14).

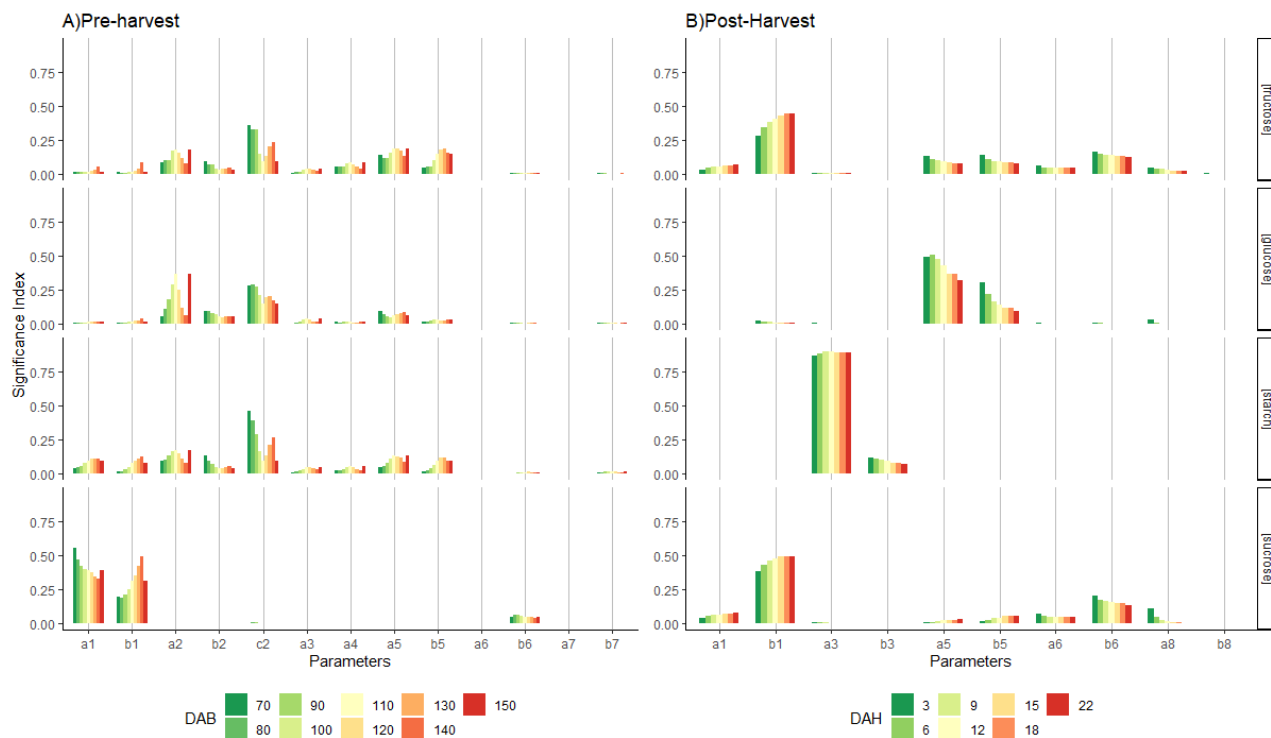


FIGURE 2.7 – Sensitivity of starch, sucrose, fructose, and glucose concentrations at different time in days (DAB or DAH) to pre-harvest (A) and post-harvest (B) model parameters. Significance index, obtained by the FAST99 method, is the main (first order) effect of the parameters on the variability of model outputs.

The sensitivity profile of starch concentration at pre-harvest is close to that of glucose and fructose. Starch concentration was mostly sensitive to the parameters related to k_2 (index of $a_2 = 0.07$ to 0.17 ; index of $b_2 = 0.04$ to 0.13 , index of $c_2 = 0.09$ to 0.46), followed by parameters related to k_5 (index of $a_5 = 0.05$ to 0.13 ; index of $b_5 = 0.02$ to 0.13) and also k_1 (index of $a_1 = 0.03$ to 0.11 ; index of $b_1 = 0.01$ to 0.13). Starch had a higher sensitivity for the parameter c_2 , which is the age of the fruit at which starch biosynthesis is maximal. The significance index was null or negligible for all the other parameters (index < 0.05). At post-harvest, starch concentration is only sensitive to the reaction rate k_3 that controls the starch hydrolysis into glucose and fructose. It was particularly sensitive to parameter a_3 (index = 0.87 to 0.89), and lightly sensitive to b_3 (index = 0.07 to 0.12).

The total significance indexes with the interaction effects are showed in Figure S2.4. Their values are clearly higher than the first order indexes, which means that there are interactions between parameters and shows the complexity of the system studied with our model. On both pre- and post-harvest, the total significance indexes were different from 0 for all parameters except for starch concentration in post-harvest for which only parameters related to rate k_3 were different from 0. The total significance indexes followed trends (in terms of ranking) similar to those observed for the first order significance indexes.

2.2.5 Discussion

This paper dealt with the development, the implementation, and the evaluation of a sugar model for mango fruits. Many studies have successfully produced similar models on various fruit species using a wide variety of approaches (Génard *et al.*, 2003; Beauvoit *et al.*, 2014; Castellanos & Herrera, 2014; Desnoues *et al.*, 2018; Cakpo *et al.*, 2020). However, many of these models have been developed for either the pre-harvest or post-harvest stages, and only a few have been developed to cover both successive stages (Casagrande *et al.*, 2021). The developed model used a process-based approach (Génard *et al.*, 2003; Cakpo *et al.*, 2020; Casagrande *et al.*, 2021) and required few inputs and a limited number of parameters. A unique structure was used to simulate sugars metabolism during the pre- and post-harvest stages with stage-specific set of parameters. The predicted values of sugar concentrations were relatively accurate in reproducing the observed trends of sugar kinetics under different conditions of fruit growth and maturation.

The harvest and the subsequent conservation are known to cause a stress that induces the maturation of fruits and impact their primary and secondary metabolisms (Mworia *et al.*, 2012; Singh *et al.*, 2013; Asiche *et al.*, 2017). For instance, it causes an increase in respiration, a degradation of starch and an accumulation of soluble sugars (Joas *et al.*, 2009). The relative accuracy of the model to reproduce the deeply changes in the observed sugar kinetics after harvest supported the hypothesis that a common structure could represent sugars metabolism of both harvested and non-harvested fruits, with only a limited number of changes required to account for harvest effect. These changes comprised only few simplifications regarding sugars metabolism (e.g., assuming that the synthesis of carbon-based compounds other than sugars was null ($k_7 = 0$) in post-harvest, whereas their degradation was null ($k_8 = 0$) in pre-harvest, etc.). The model showed that harvest deeply changed the estimated reaction rates. All reaction rates (except k_8) were higher at pre-harvest than after harvest. It suggested that the metabolisms are more active in on-tree fruits than in harvested fruits, probably because the supply of fruits with sucrose from the phloem completely disappeared after harvest.

Leaf-to-fruit ratio (which controls carbohydrates availability for fruits) has a major impact on fruit growth (Urban *et al.*, 2004) and quality (Link, 2000; Léchaudel *et al.*, 2005a). Fruits exposed to low leaf to fruit ratios (LF) showed low fresh and dry mass. In addition, a LF of 100 showed higher concentrations in sugars compared to LF 25 and LF 10 (Léchaudel *et al.*, 2005b). In the model, the effect of carbohydrate availability was only considered through the daily growth of the fruits in fresh and dry mass, used as inputs. The model satisfactorily reproduced the observed effect of LF ratio on sugar concentrations. It supported the hypothesis that the LF ratio solely modifies the amount of carbon entering the fruit from phloem flux but does not significantly modify the reaction rates.

The temperature during storage has a wide range of effects on fruits, including effects on fruit internal quality, physical aspect, and gas emissions (Der Agopian *et al.*, 2011; Hossain *et al.*, 2014; Shin *et al.*, 2018; Rosalie *et al.*, 2018). Slow temperatures have a slowing down effect on metabolic reactions (Der Agopian *et al.*, 2011). This effect was strong on secondary metabolism (e.g. related to TTA, color). Regarding sugars, the slowing down effect of cold temperature on the kinetics was not as strong. In addition, this effect was more limited on Cogshall mangoes than on other species (Der Agopian *et al.*, 2011; Peroni-Okita *et al.*, 2013; Casagrande *et al.*, 2021). Accordingly, the storage temperatures (12°C and 20°C) selected in the experiments used for model calibration and testing induced some changes in the sugar kinetics. The starch was still hydrolyzed, and the sucrose was still accumulating at 12°C, but only slower than at 20°C. In the model, the effect of storage temperature was only considered through fruit respiration. As the model does not predict a sufficiently large slowdown in sugar metabolism at 12°C, it suggested that not only respiration but also the reaction rates could be modified by temperature.

The eight reaction rates (k_i) used in the model are summarizing complex chains of enzymatic reactions that took place in various compartments in the cells. The addition of the vacuole (Osorio *et al.*, 2013; Beauvoit *et al.*, 2014) and other cellular structure (Etienne *et al.*, 2014) could both increase the accuracy and add more biological realism to the model. First, the addition of the vacuole to the model would add all reaction link to the vacuolar transporters proteins (Shiratake & Martinoia, 2007; Hedrich *et al.*, 2015). Those transporters are currently ignored in the current model. Besides, the current reaction rates used simple equation to summarize numerous complex metabolic reactions happening at the same time. Allocating more complex and fitted equations to each reaction rates could increase both the accuracy and robustness of the model.

However, the impossibility of predicting observed data very accurately may also be due to the heterogeneity of these data. Indeed, the datasets used for both calibration and testing for the pre-harvest parameters showed a significant variability between the fruiting seasons and between the fruits sampled at high DAB. This could be caused by uncontrolled factors other than the applied treatments, such as the position of the tree in the orchard (Musacchi & Serra, 2018), fruit age, or the position of the fruit within the canopy and light exposition (Léchaudel & Joas, 2007; Rosales *et al.*, 2007). After harvest, nearly all external factors were controlled and monitored. Fruit quality at harvest was the most significant source of variations for both the ripening process and final quality during storage (Joas *et al.*, 2009; Kour *et al.*, 2018; Zhao *et al.*, 2021). The controlled and homogeneous conditions during storage and the partial control of initial fruit quality by fruit selection allowed to obtain a relatively low variability between fruits replicant (Joas *et al.*, 2009). The actual structure of the sugar model performed adequately in most of the datasets. The additions of more parameters and more complex reaction rates' equations would most likely improve both the accuracy and the robustness of the model. However, the current form is a compromise between a limited number of parameters while ensuring a satisfactory accuracy for all tested treatments.

The model was built using eight reaction rates that only varied according to the time (DAB). However other candidate variables could affect the reaction rates. For instance, in the Casagrande *et al.* apple model, the degradation of sucrose into hexoses depends on growing degree-days and the synthesis of other compounds other than sugars was related to the Relative Growth Rate (RGR) (Casagrande *et al.*, 2021). In addition, an effect of temperature on the reaction rates in post-harvest stage, either directly by using various numerical integrations in the reaction rates like Arrhenius equations (Casagrande *et al.*, 2021) or indirectly by using growing degree-days instead of DAB (Léchaudel *et al.*, 2005b; Dorey *et al.*, 2016b) showed promising results on other models. On the one hand, adding the effect of the temperature on several to all reaction rate k_i could improve the accuracy of the model in post-harvest, to better account for the slowing-down effect of low temperature on sugar kinetics. The model has been calibrated using only two different temperatures (12°C and 20°C). The addition of an explicit effect of temperature would also make it possible to test the effect of a wider range of storage temperatures. On the other hand, the addition of the temperature effect on reaction rates would increase the number of model parameters and it should be tested if the gain in model accuracy is worthwhile.

The model was used to explore the behavior of the reaction rates during fruit growth and ripening. The results showed that most of the reaction rates related to glucose transformation (k_2 , k_5 and k_6) were relatively high. Glucose is a metabolic intermediate between all carbohydrates in this model. The mass of glucose exchanged daily was always several times greater than its total daily mass. As glucose is only stored in small amounts, any excess glucose mass might be immediately consumed to form other carbohydrates which could explain the high reaction rates predicted by the model. This finding was supported by the sensitivity analysis results. Glucose concentration was not sensitive to the fluxes that feed it from sucrose (k_1), starch (k_3) and fructose (k_4), which suggested that if these fluxes increase, the output fluxes must increase in order to maintain a relatively constant glucose concentration. From 60 to 120 DAB before harvest, most of the

glucose was used to synthesize fructose (k_5) and starch (k_2) which is typical of many fruit species. The increase of the synthesis of fructose using the glucose (k_5) seems to be a key aspect in this model especially to supply the carbon used for respiration. On the other hand, the decrease in the reaction rate related to the use of glucose to synthesize other compounds (k_7) can be interpreted as a reduction in the synthesis of carbon-based compounds other than sugars (cell walls, acids, etc.) after 60 DAB, which is consistent at a time when cell division is completed. In all solutions obtained by the calibration, the reaction rate from glucose to fructose (k_5) was estimated to be 5 to 15 times higher than the opposite flux (k_4). This suggests that in pre-harvest, the action of the phosphoglucose-isomerase is mainly used to form fructose from glucose and that the reverse synthesis of glucose from fructose is negligible. This illustrates the possible role of this enzyme in allowing high fructose concentration in this mango (Silva *et al.*, 2008). In addition, it is interesting to note that the sensitivity profile of starch concentration to the model reaction rates is close to that of glucose and fructose concentrations in pre-harvest, which shows the strong link between these three compounds. On the contrary, in post-harvest, these compounds are each sensitive to specific reaction rates, which shows the disconnection of these metabolisms as soon as the fruit is detached from the tree. Lastly, the sensitivity profile of fructose and sucrose concentration to the two reaction rates that link them (k_1 and k_6) and their age-dependent variations were quite similar in post-harvest.

The model could also be used to deeper explore the effect of growing and storage conditions on sugars kinetics and reaction rates throughout the pre-/post-harvest continuum. The model simplicity make it easy to couple with other models. For instance, the sugar model could be coupled to a model of mango fruit growth in dry and fresh mass (Léchaudel *et al.*, 2005b). Such a coupled model would make it possible to simulate the fruit growth on the tree according to various environmental parameters and agricultural practices, and the evolution of fruit quality both on the tree and after harvest. It could provide deeper information on the carbon-based processes occurring during fruit growth and maturation in response to environmental and pre and post-harvest management factors, and could also be used to improve and optimize the management of the mango quality.

Chapitre 3

Étude de l'effet de pratiques agronomiques et de conservation sur l'élaboration de la qualité des mangues Cogshall sur le continuum pré et post-récolte par une approche de modélisation

Antoine Drouillard¹, Isabelle Grechi¹, Mathieu Lechaudel², Mohamed-Mahmoud Memah³, Michel Génard³

¹CIRAD, UPR HortSys, F-97455 Saint-Pierre, La Réunion, France

²CIRAD, UMR QualiSud, F-97130 Capesterre-Belle-Eau, Guadeloupe, France

³INRAE, UR PSH, 228 route de l'Aérodrome, 84914 Avignon, France

3.1 Résumé

L'étude de la qualité des fruits et des impacts des pratiques à la fois agronomiques et de conservation est un sujet prometteur pour de nombreux acteurs de la filière. L'étude de ce continuum présente de très nombreux défis humains, matériels et temporels. C'est dans ce contexte particulier que les modèles peuvent être des outils pertinents pour permettre de s'affranchir de certaines de ces contraintes. Ainsi le modèle mangue virtuelle a été créé pour investiguer le continuum pré et post-récolte ainsi que les leviers de contrôle de la qualité. Ce modèle est un couplage de plusieurs modèles déjà existants (Léchaudel *et al.*, 2005b; Léchaudel & Joas, 2007) et permet de simuler la croissance du fruit en fonction des pratiques agronomiques et des pertes de masses durant la conservation. De plus, ce modèle simule aussi les variations de certains indicateurs de qualité tels que le taux de matière sèche et la sucrosité. Les cinétiques et les valeurs prédites sont proches de celles observées sur plusieurs saisons fruitières et permettent de comprendre les effets des pratiques sur la croissance et la maturation du fruit. Les simulations produites par le modèle mangue virtuelle a mis en avant des pratiques clés dans l'amélioration de la qualité des fruits. Des charges en fruits élevée et une bonne exposition lumineuse sont nécessaires pour assurer un bon développement du fruit. De plus le stade de maturité à la récolte conditionne le potentiel de qualité des fruits. Le contrôle des températures influence principalement les durées de conservations alors que les humidités relatives impactent la perte en eau et la concentration des composés solubles par transpiration. Les simulations ont permis de sélectionner des scénarios potentiellement avantageux parmi des milliers de combinaisons de facteurs disponibles. Ces scénarios pourront alors être utilisés pour cadrer de nouvelles études sur l'amélioration des pratiques utilisées dans la filière mangue.

3.2 Introduction

La mangue est l'un des fruits tropicaux les plus cultivés et exportés dans le monde, et sa production est toujours en pleine expansion (FAO, 2021). Cependant, la production de mangue présente de fortes variations en termes de rendements et de qualité des fruits produits (De Bie, 2004; Rajan *et al.*, 2013). En particulier, les fruits présentent des vitesses de maturation variables ainsi qu'une hétérogénéité de leur qualité à maturité. Ces différences de qualité peuvent être expliquées par des facteurs environnementaux (Léchaudel & Joas, 2007; Nordey, 2014) et des pratiques agronomiques et de conservation (Léchaudel *et al.*, 2005a; Joas *et al.*, 2009).

La qualité d'un fruit peut être appréciée à travers de nombreux critères. Un premier critère, simple à mesurer et utilisable par les producteurs et les consommateurs, est la masse fraîche du fruit qui définit son calibre (Musacchi & Serra, 2018). Le calibre est une mesure arbitraire permettant de classer les fruits en fonction de leur taille. Un deuxième critère, également facile et peu coûteux à mesurer, est le taux de matière sèche de la pulpe qui permet d'approximer la texture (Palmer *et al.*, 2010, 2013). Enfin, la qualité d'un fruit ne peut pas être évaluée sans considérer l'aspect gustatif, et plus particulièrement la perception du goût sucré. Cette perception varie en fonction des concentrations en différents sucres dans le fruit et de leurs pouvoirs sucrants respectifs (Génard *et al.*, 1998; Magwaza & Opara, 2015). Le goût sucré (ou sucrosité) du fruit est un critère prenant en compte ces deux aspects. Ce troisième critère est central pour toutes les utilisations du fruit, que ce soit la consommation en frais ou la transformation.

La qualité d'un fruit est fortement dépendante des conditions de croissance du fruit, ainsi que de sa date de récolte et de ses conditions de conservation (Léchaudel & Joas, 2007; Joas *et al.*, 2009; Asiche *et al.*,

2017; Bertin & Génard, 2018; Musacchi & Serra, 2018). L'irrigation (Santesteban & Royo, 2006; Zhao *et al.*, 2021) et les pratiques impactant la disponibilité en carbone (Génard *et al.*, 1998; Léchaudel *et al.*, 2005b; Zhen *et al.*, 2020) sont connues pour influencer la croissance et la qualité du fruit. La disponibilité en carbone du fruit, qui est souvent indiquée par un nombre de feuilles par fruit, peut notamment être modulée par l'éclaircissage, l'effeuillage ou la taille. De plus, la date de la récolte est un facteur déterminant pour la qualité des fruits à pleine maturité, ainsi que pour leur capacité de conservation. Une récolte précoce réduira le potentiel de qualité des fruits (Joas *et al.*, 2009; Zhao *et al.*, 2021) mais augmentera leur temps de conservation, en comparaison à des fruits récoltés plus tardivement. La sélection d'une date de récolte optimale (Léchaudel *et al.*, 2006; Kour *et al.*, 2018; Zhao *et al.*, 2021) et de conditions de conservation adaptées (Joas *et al.*, 2009; Peroni-Okita *et al.*, 2013; Asiche *et al.*, 2017) en fonction des objectifs de commercialisation sont nécessaires pour obtenir des fruits de meilleure qualité et moins hétérogènes à maturité.

Toutes ces pratiques et leurs effets sur la qualité des fruits nécessitent de nombreuses expérimentations pour être étudiées. Les expérimentations peuvent être conduites durant de nombreuses années et/ou sur de multiples vergers. Cependant, le cycle de production en arboriculture ne permet de conduire les expérimentations qu'une fois par an, ce qui constitue une forte limitation à la démarche expérimentale. Une des approches pour réduire les limitations liées aux expérimentations est l'utilisation de modèles de simulation. Les modèles ont été utilisés avec succès dans plusieurs études pour évaluer l'impact de pratiques et de conditions environnementales sur la croissance et la composition de nombreux fruits (Génard *et al.*, 1998; Beauvoit *et al.*, 2014; Cakpo *et al.*, 2020; Luo *et al.*, 2020; Casagrande *et al.*, 2021). L'utilisation de modèles permet de tester l'effet d'un grand nombre de pratiques culturales et de modes de conservation post-récoltes ainsi que leurs interactions avec les conditions environnementales (exposition lumineuse, condition climatiques, etc.), et *in fine* d'identifier des pratiques potentiellement avantageuses pour améliorer la qualité des fruits.

Cette étude visait tout d'abord à développer un modèle « mangue virtuelle » permettant de simuler l'évolution de critères de qualité du fruit au cours de sa croissance et de sa maturation, sur l'arbre ou en conservation, en réponse à des pratiques culturales et des conditions de conservation. Trois critères de qualité majeurs ont été considérés : la masse fraîche du fruit, le taux de matière sèche de la pulpe et la sucrosité du fruit. Le développement du modèle mangue virtuelle résulte de la modification, du couplage et de l'extension de plusieurs modèles existants qui ont été développés sur mangue. Il s'agit d'une part de modèles de croissance en matière sèche et fraîche du fruit, développés en pré-récolte (Léchaudel *et al.*, 2005b, 2007), et d'autre part d'un modèle de métabolisme des sucres dans la pulpe, développé en pré-récolte et en post-récolte (Chapitre 2). Ensuite, en mobilisant le modèle mangue virtuelle, cette étude visait à tester l'effet de pratiques culturales (irrigation, rapport feuille :fruit, date de récolte) et de conditions de conservation (température, humidité) sur l'élaboration de la qualité des fruits, et à identifier les combinaisons des niveaux de ces pratiques qui optimiseraient cette qualité. Ce modèle mangue virtuelle peut ainsi s'affranchir des nombreuses contraintes temporelles et économiques des études agronomiques en ciblant les combinaisons de pratiques à tester *in situ*.

3.3 Matériels et méthodes

3.3.1 Structure du modèle « mangue virtuelle »

Le modèle « mangue virtuelle » intègre trois modèles majeurs. Il s'agit d'une part de deux modèles de croissance du fruit qui permettent de prédire les variations de masse sèche (Léchaudel *et al.*, 2005b) et de

masse fraîche (Léchaudel *et al.*, 2007) du fruit en pré-récolte, et d'autre part d'un modèle de métabolisme des sucres qui prédit l'évolution des concentrations en sucres solubles et en amidon dans la pulpe en pré et post-récolte (Drouillard *et al.*, 2021 ;Chapitre 2).

Le modèle de croissance en matière sèche du fruit (Léchaudel *et al.*, 2005b) prédit l'évolution journalière de la masse sèche du fruit et de ses compartiments (i.e, peau, pulpe et noyau), depuis la fin de la période de division cellulaire (à environ 60 DAB) jusqu'à la maturité du fruit, en fonction de sa masse sèche initiale, du rapport feuille :fruit, de l'exposition lumineuse du rameau qui porte le fruit, et des conditions climatiques. Ce modèle représente les principaux processus écophysologiques liés au carbone qui se produisent à l'échelle du rameau (i.e., photosynthèse, mobilisation/stockage des réserves, respiration, allocation du carbone). Le modèle de croissance en matière fraîche du fruit (Léchaudel *et al.*, 2007) prédit l'évolution journalière de la masse fraîche du fruit et de ses compartiments, ainsi que la composition de la pulpe en solutés (sucres, acides organiques et minéraux), en fonction des données de croissance en matière sèche simulées ainsi que des conditions climatiques. Ce modèle représente les principaux processus biophysiques liés aux flux d'eau à l'échelle du fruit, avec un flux entrant piloté par les potentiels hydriques du rameau et du fruit et un flux sortant piloté par la transpiration du fruit. Le potentiel hydrique du rameau est vu ici comme un indicateur du statut hydrique de l'arbre et du niveau d'irrigation. Le potentiel hydrique du fruit dépend en partie de la composition de la pulpe en solutés. L'accumulation des solutés dans la pulpe est modélisée par des relations empiriques prenant en compte la masse sèche de la pulpe et les degrés-jours cumulés depuis la pleine floraison.

Le modèle de métabolisme des sucres (Chapitre 2) prédit l'évolution journalière des quantités des différents sucres solubles (saccharose, glucose et fructose) et de l'amidon dans la pulpe du fruit, en fonction de leurs quantités initiales et de la croissance en masse sèche de la pulpe (dMS_{pulpe}/dt). Ces variations sont calculées en utilisant les équations 3.1 à 3.6 qui décrivent les principaux processus impliqués dans le métabolisme des sucres.

$$\lambda = \frac{dMS_{pulpe}}{dt} \times CC_{MS} + Resp_{pulpe} \quad (3.1)$$

$$\frac{dm_{sacc}}{dt} = \lambda - k_1 \cdot m_{sacc} + k_6 \cdot m_{glc} \cdot m_{fru} \quad (3.2)$$

$$\frac{dm_{glc}}{dt} = \frac{1}{2} \cdot k_1 \cdot m_{sacc} + k_3 \cdot m_{amid} + k_4 \cdot m_{fru} + k_8 \cdot m_{AC} - (k_2 + k_5 + k_7) \cdot m_{glc} - \frac{1}{2} \cdot k_6 \cdot m_{glc} \cdot m_{fru} \quad (3.3)$$

$$\frac{dm_{fru}}{dt} = \frac{1}{2} \cdot k_1 \cdot m_{sacc} + k_5 \cdot m_{glc} - k_4 \cdot m_{fru} - \frac{1}{2} \cdot k_6 \cdot m_{glc} \cdot m_{fru} - Resp_{pulpe} \quad (3.4)$$

$$\frac{dm_{amid}}{dt} = k_2 \cdot m_{glc} - k_3 \cdot m_{amid} \quad (3.5)$$

$$\frac{dm_{AC}}{dt} = k_7 \cdot m_{glc} - k_8 \cdot m_{AC} \quad (3.6)$$

où m_x (gC) sont les masses de carbone contenu dans la pulpe sous la forme de chaque sucre x (*amid* : amidon, *sacc* : saccharose, *glc* : glucose, *fru* : fructose) ou des autres composés carbonés (*AC*), $Resp_{pulpe}$ ($gC \cdot jour^{-1}$) est la respiration journalière de la pulpe, exprimée en gramme de carbone, λ ($gC \cdot jour^{-1}$) est le flux de carbone entrant dans le fruit sous forme de saccharose, fournissant le carbone nécessaire pour la croissance et la respiration de la pulpe, et k_i ($jour^{-1}$ pour $k_i, i \neq 6$ et $gC^{-1} \cdot jour^{-1}$ pour k_6) sont les taux de réaction (ou « reaction rates ») calculés en utilisant l'équation 3.7.

$$k_i = \begin{cases} a_i \cdot e^{-b_i \cdot t}, & \forall i \neq 2 \\ a_i \cdot e^{-b_i \cdot (t-c_i)^2}, & i = 2 \end{cases} \quad (3.7)$$

où a_i , b_i et c_i sont des paramètres du modèle et t le temps exprimé en jours après floraison (DAB) pour les fruits sur arbre et en jours après récolte (DAH) pour les fruits récoltés et conservés en chambre froide. Les quantités de sucres m_x sont ensuite converties en concentration de sucres dans la pulpe $[x]$ ($g \cdot gMF^{-1}$), en fonction des données de masse fraîche de la pulpe. Enfin, la sucrosité (sweetness en $g_{eq.saccharose} \cdot gMF^{-1}$) du fruit est calculée par la formule suivante (Génard *et al.*, 2003; Magwaza & Opara, 2015) :

$$Sucrosit = 1 \times [sacc] + 1.75 \times [fru] + 0.75 \times [glc] \quad (3.8)$$

Le développement du modèle « mangue virtuelle », à partir des trois modèles originaux précédemment présentés, a nécessité trois modifications majeures.

La première modification concerne le couplage du modèle de métabolisme des sucres et des modèles de croissances existants. Les relations empiriques initialement utilisées dans le modèle de croissance en matière fraîche du fruit pour déterminer la quantité de chaque sucre dans la pulpe (Léchaudel *et al.*, 2007) ont été remplacées par le modèle mécaniste de métabolisme des sucres (Chapitre 2). Les données de croissance en masse fraîche et sèche du fruit qui sont utilisées en entrée du modèle de métabolisme des sucres sont désormais celles simulées par les modèles de croissance du fruit.

La seconde modification concerne le modèle de respiration du fruit utilisé dans le modèle original de croissance en matière sèche du fruit (Léchaudel *et al.*, 2005b). Le modèle de respiration utilisé était celui proposé par Thornley & Johnson (1990) qui décrit la respiration de croissance et de maintenance du fruit mais ne prend toutefois pas en compte de composante climactérique. La mangue est pourtant un fruit climactérique qui subit une augmentation intense et rapide de sa respiration lors de la maturation (Colombié *et al.*, 2017). Lors de la crise climactérique, le fruit subit de nombreux changements métaboliques incluant une accumulation des sucres solubles (Joas *et al.*, 2009), un changement de coloration (Nordey, 2014) et de fermeté (Bonghi *et al.*, 2018). L'augmentation de la respiration permet de fournir l'énergie nécessaire à ces changements. Un élément climactérique a donc été ajouté et le nouveau modèle de respiration du fruit utilisé dans le modèle de croissance en matière sèche est représenté par l'équation 3.9.

$$Resp = q_g \times \frac{dMS}{dt} + \left(q_m + \frac{q_c}{1 + e^{-k \cdot (t-d)}} \right) \times Q_{10}^{\frac{T-20}{10}} \times MS \quad (3.9)$$

où q_g ($gC.gMS^{-1}$), q_m ($gC.gMS^{-1}.jour^{-1}$) et q_c ($gC.gMS^{-1}.jour^{-1}$) sont respectivement les constantes de respiration de croissance, de maintenance et climactérique, Q_{10} est une constante sans dimension avec une valeur de 1.9 (Léchaudel *et al.*, 2005b), T ($^{\circ}C$) est la température moyenne de l'air, MS (g) est la masse sèche du fruit, k ($jour^{-1}$) est le coefficient d'augmentation de la respiration climactérique, d ($jour$) est la date du point d'inflexion de l'augmentation de la respiration climactérique et t ($jour$) est le temps. Les jours sont exprimés en DAB en pré-récolte et en DAH en post-récolte. A noter qu'il s'agit du même modèle de respiration que celui utilisé dans le modèle de métabolisme des sucres pour la respiration de la pulpe ($Resp_{pulpe}$), mais dans lequel MS_{pulpe} est remplacé par MS .

Enfin, la troisième modification concerne l'extension des modèles de pré en post-récolte. Les modèles de croissance en matière sèche et fraîche ont été développés en pré-récolte, uniquement pour des fruits non récoltés restant sur l'arbre. Après la récolte, le fruit est isolé de l'arbre : les flux de carbone et d'eau entrant dans le fruit sont nuls et toute croissance est alors stoppée. Cependant la respiration et la transpiration continuent, et réduisent respectivement la matière sèche et fraîche du fruit par des pertes de carbone et d'eau. En post-récolte, c'est-à-dire pour les fruits récoltés et mis en conservation, ces modèles sont alors des modèles de « décroissance » en matière sèche et fraîche du fruit qui ont été réduits aux simples composantes de respiration et de transpiration du fruit. Le modèle de respiration du fruit en post-récolte est le même que celui en pré-récolte (Eq. 3.9), avec la composante de croissance qui devient nulle (puisque $dDM/dt = 0$). Pour la transpiration, les pertes en eau du fruit ($g.jour - 1$) sont modélisées en post-récolte exactement comme en pré-récolte (Léchaudel *et al.*, 2007), selon l'équation 3.10 :

$$transpiration = S_{fruit} \times M_{eau} \times \frac{P^*}{R \times (T + 272)} \times (\rho \times 24) \times (HR_{fruit} - HR_{air}) \quad (3.10)$$

où S_{fruit} (cm^2) est la surface du fruit estimée en utilisant la formule de Knud-Thomson (2004), HR_{air} et HR_{fruit} sont les humidités relatives de l'air ambiant et interne du fruit (HR_{fruit} est fixée à 0.996), $M_{eau} = 18 g.mol^{-1}$ est la masse molaire de l'eau, P^* (MPa) est la pression de vapeur saturante, $R = 8.3 cm^3 MPa.mol^{-1}.K^{-1}$ est la constante des gaz parfait, T ($^{\circ}C$) est la température moyenne de l'air, et ρ ($cm.h^{-1}$) est la perméabilité de la peau à l'eau. Cette perméabilité avait été estimée en pré-récolte (Léchaudel *et al.*, 2007). Elle a aussi été estimée en post-récolte, de telle sorte que le paramètre ρ ait une valeur spécifique en pré (231 $cm.h^{-1}$) et post-récolte (152.4 $cm.h^{-1}$).

Tous les paramètres des différents modèles présentés ci-dessus et leur calibration sont détaillés dans Léchaudel *et al.* (2005b, 2007) pour les modèles de croissance en matière sèche et fraîche du fruit, et dans le Chapitre 2 pour le modèle de métabolisme des sucres et de respiration.

3.3.2 Données expérimentales

Les données utilisées pour la calibration des modèles ont été collectées sur des manguiers de la variété 'Cogshall' sur le porte-greffe 'Maison Rouge', à l'île de la Réunion (20°52'48"S, 55°31'48"E) de 2001 à 2007 (Lechaudel *et al.*, 2005a,b; Joas *et al.*, 2009) puis de 2017 à 2019. Les modèles originaux de croissance ont été calibrés uniquement à partir des données collectées de 2000 à 2002 (Léchaudel *et al.*, 2005b, 2007), celui du métabolisme des sucres et le modèle de respiration incluant la composante climactérique ont été calibrés à partir des données collectées de 2001 à 2006 et de 2017 à 2019 (Chapitre 2), et le modèle de transpiration a été calibré à partir des données collectées de 2017 à 2019. Une partie de ces jeux de données (14

en pré-récolte et 52 en post-récolte) ont été utilisées pour l'évaluation du modèle mangue virtuelle présenté dans cet article. Chaque jeu de données correspond à une combinaison spécifique de saisons de production et de traitements.

Pour les 10 jeux de données en pré-récolte, les traitements appliqués consistent en différents rapports feuille :fruit (10, 25 et 100 feuilles par fruit) et deux niveaux d'irrigation (irrigué et non irrigué). Pour les 52 jeux de données en post-récolte, les traitements appliqués consistent en différents stades de maturité des fruits à la récolte et différentes températures de conservation. Trois stades de maturité, appelés « Vert » (V), « Vert Mature » (VM) et « Point Jaune » (PJ), ont été considérés. Les fruits ont été récoltés à 93 ± 5 , 102 ± 8 and 126 ± 14 DAB pour les stades V, VM et PJ, respectivement. Les deux premiers stades, V et VM, peuvent être vus comme des stades de références couramment utilisés pour des fruits destinés à l'exportation et conservés à basse température. Le stade PJ est caractérisé par une coloration jaune apparaissant à l'apex du fruit, et correspond à des fruits dont le mûrissement a déjà commencé (Léchaudel *et al.*, 2010). Les fruits récoltés au stade PJ ont été uniquement conservés à 20°C , tandis que les fruits récoltés aux stades V et VM ont été conservés soit directement à 20°C , soit à 12°C pendant environ 18 jours puis à 20°C pour permettre le mûrissement complet des fruits.

Pour chaque jeu de données, 3 à 5 fruits ont été échantillonnés tous les 7 à 14 jours sur les arbres, ou tous les 2 à 7 jours dans les chambres froides. Le fruit a d'abord été pesé, puis sa transpiration a été suivie pendant 5 heures en mesurant la perte en masse fraîche du fruit toutes les heures. Ensuite, le fruit a été épluché et le noyau a été séparé de la pulpe. La peau, le noyau et la pulpe ont été pesés séparément. La pulpe a alors été broyée après un passage dans un bain d'azote liquide pendant quelques minutes. La poudre de pulpe a ensuite été utilisée pour effectuer toutes les analyses chimiques. La teneur en matière sèche de la pulpe (TxMS) a été mesurée en séchant de la poudre de pulpe pendant 72 heures à 60°C . Les sucres solubles et l'amidon ont été analysés à l'aide d'une méthode de chromatographie par micro-plaque (Gomez *et al.*, 2007) en utilisant de la poudre de pulpe préalablement lyophilisée. Cette analyse a permis de mesurer la teneur en saccharose, glucose, fructose et amidon dans la pulpe. Les concentrations internes des fruits en CO_2 et leurs émissions de CO_2 ont été mesurées par chromatographie en phase gazeuse en utilisant un micro-GC M200 Agilent M Series. Deux protocoles différents décrits dans Léchaudel *et al.* (2005b) et Nordey *et al.* (2016) ont été utilisés pour collecter les gaz de manière non destructive. La respiration a ensuite été calculée à partir de ces mesures comme décrit dans le Chapitre 2. La température et l'humidité relative de l'air ont été mesurées à partir d'une station météorologique située à environ 2 km du verger pour les données en pré-récolte, et des hygro-boutons (ProgesPlus) placés dans les chambres froides pour les données en post-récolte. Chaque année, la date de pleine floraison a été fixée à l'échelle du verger.

3.3.3 Évaluation du modèle mangue virtuelle et analyse par simulation de l'élaboration de la qualité

Évaluation des performances du modèle mangue virtuelle

La qualité d'ajustement du modèle « mangue virtuelle » aux données a été évaluée en comparant les valeurs simulées par le modèle aux valeurs observées pour un ensemble d'indicateurs de qualité du fruit. Les indicateurs de qualité du fruit qui ont été retenus pour cette évaluation sont listés dans la Table 3.1.

Indicateur de qualité	Unité
Masse fraîche du fruit (MF)	g
Masse sèche de la pulpe (MS)	g
Taux de matière sèche de la pulpe (TxMS)	$gMS.gMF^{-1}$
Concentration en saccharose (saccharose)	$g.gMF^{-1}$
Concentration en fructose (fructose)	$g.gMF^{-1}$
Concentration en glucose (glucose)	$g.gMF^{-1}$
Concentration en amidon (amidon)	$g.gMF^{-1}$
Respiration du fruit (respiration)	$gC.jour^{-1}$
Sucrosité (sucrosité)	$g_{eq.saccharose}.gMF^{-1}$

TABLE 3.1 – Tableau des indicateurs de qualité utilisés pour l'évaluation du modèle "mangue virtuelle". Les abréviations utilisées pour ces indicateurs ont été homogénéisées avec celles utilisées dans les chapitres précédents.

La qualité d'ajustement du modèle aux données a été évaluée avec le critère $NRMSE_{sd}$ qui est équivalent au RMSE normalisé par l'écart-type. Il est calculé pour la variable i en la formule suivante :

$$NRMSE_{sd_i} = \frac{\sqrt{\frac{1}{N} \sum_{j=1}^N (O_{i,j} - S_{i,j})^2}}{\sqrt{\frac{1}{N} \sum_{j=1}^N (O_{i,j} - \bar{O}_i)^2}} \quad (3.11)$$

Où $S_{i,j}$ et $O_{i,j}$ sont respectivement les données simulées par le modèle et observées pour la variable i du fruit j , N est le nombre de fruits sur l'ensemble des jeux de données, et (\bar{O}_i) est la valeur moyenne des données observées pour la variable i sur l'ensemble des fruits. Ce critère varie entre $[0; +\infty[$. La qualité d'ajustement du modèle est d'autant meilleure que la valeur de $NRMSE_{sd_i}$ est proche de 0.

Les variables simulées pour chaque fruit sont obtenues en utilisant comme variables d'entrée du modèle les valeurs propres à chaque jeu de données auquel appartient le fruit. Ces variables d'entrée correspondent aux valeurs initiales des masses sèches et fraîches du fruit et de la pulpe et des concentrations en sucres dans la pulpe, au rapport feuille :fruit (FF) appliqué, à l'environnement lumineux du rameau, à la date de pleine floraison ou à la date de récolte du fruit (pour les données en pré-récolte et en post-récolte, respectivement), et aux données climatiques (température et humidité relative de l'air). L'environnement lumineux du rameau est caractérisé par la fraction horaire des feuilles exposées au rayonnement lumineux direct. Il varie au cours de la journée en fonction de la course du soleil et de la position du rameau dans l'arbre. Cet environnement n'ayant pas été mesuré pour chaque rameau individuellement, il a été fixé un environnement lumineux empirique correspondant au 50^{me} percentile (noté q50) d'un ensemble d'environ-

nements lumineux mesurés sur un arbre (cf Annexe S3.1). Ce 50^{me} percentile a été comparé graphiquement aux 10^{me} et 90^{me} percentile (notés q10 et q90). La fraction de feuilles exposée au rayonnement lumineux direct augmente avec le rang du quantile. Les valeurs initiales des biomasses et des concentrations en sucres des fruits correspondent aux données mesurées à la première date de suivi.

Analyse par simulation des effets des pratiques et des conditions environnementales sur la qualité des fruits

Le modèle a été utilisé pour analyser l'effet de sept facteurs relatifs aux conditions initiales (masse sèche du fruit à 60 DAB MS_{ini}), à des pratiques agronomiques (FF, irrigation, récolte), à des conditions de conservation (température, humidité) et environnementales (lumière) (Table 3.2) sur les indicateurs de qualité de la mangue décrits dans la Table 3.1. Pour cela, 2 187 scénarios résultant de la combinaison de 3 niveaux pour chacun des 7 facteurs ont été simulés. Les simulations ont été réalisées de 60 DAB (correspondant à la fin de la période de division cellulaire du fruit) jusqu'à la maturité du fruit. Les dates de maturité des fruits sont déterminées en fonction de la date de récolte des fruits et des températures de conservation qui leur sont appliquées. Ces dates ont été estimées à partir des données expérimentales. Ainsi, les fruits récoltés à 90 et 110 DAB (i.e. aux stades V et VM) sont conservés pendant 18 jours à 10°C puis 5 jours à 20°C pour un traitement 10°C, 15 jours à 20°C pour un traitement 20°C, et 10 jours à 30°C pour un traitement 30°C. Pour les fruits récoltés à 130 DAB (i.e. à un stade PJ avancé), les durées de conservation sont plus courtes car les fruits sont déjà dans la phase climactérique et atteindront la maturité plus rapidement. Ils sont conservés pendant 7 jours à 10°C puis 2 jours à 20°C pour le traitement 10°C, 5 jours à 20°C pour le traitement 20°C et 2 jours à 30°C pour le traitement 30°C.

Facteurs	Unité	Valeurs minimums	Valeurs minimums
Rapport feuilles :fruit (FF)	-	25	75
Environnement Lumineux (lumière)	-	q25	q75
Masse sèche initiale du fruit à 60 DAB (MS_{ini})	g	6	18
Date de récolte (récolte)	jours	90	130
Température de conservation (température)	°C	10	30
Humidité relative de conservation (humidité)	-	0.78	0.92
Irrigation (irrigation)	-	1.5	0.5

TABLE 3.2 – Différents facteurs testés avec les valeurs de trois niveaux sélectionnés.

^a : Nombre de feuilles par fruit à l'échelle d'un rameau annelé

^b : q25, q50 et q75 sont les environnements lumineux empiriques correspondant respectivement au 25^{me}, 50^{me} et 75^{me} percentile d'un ensemble d'environnements lumineux mesurés sur un arbre (cf Annexe S3.1)

^c : les dates de récolte correspondent aux stades de maturités V (90 DAB), VM (110 DAB) et PJ avancé (130 DAB)

^d : coefficient multiplicateur du potentiel hydrique du rameau qui indique son statut hydrique. Plus le coefficient est élevé, plus le stress hydrique est fort

Le lien entre les différents facteurs testés (Table 3.2) et l'ensemble des indicateurs de qualité du fruit, excepté la respiration (Table 3.1), a d'abord été étudié par une ACP suivie d'une classification hiérarchique (HCPC). Les données analysées sont sous la forme d'un tableau composé de 2 187 lignes (les scénarios) et 15 colonnes (les 8 indicateurs de qualité qui sont utilisés comme variables actives dans l'ACP et la classification, plus les 7 facteurs qui sont utilisés comme variables illustratives - c'est-à-dire qu'elles ne contribuent pas à l'analyse mais sont utilisées a posteriori pour caractériser les groupes obtenus). Les données ont été centrées et normées préalablement à l'analyse.

Ensuite, les effets des facteurs sur les trois principaux indicateurs de qualité (i.e., *MF*, *txMS* et *sucrosité* ; cf. Table 3.1) ont été testés par une ANOVA. Le seuil de significativité a été fixé à $P = 0.01$ pour n'identifier que les facteurs très significatifs, et compenser la forte puissance des tests liée à la grande taille de l'échantillon. Quand une différence significative est observée, un test de comparaisons multiples (Tukey HSD) est réalisé pour identifier les niveaux des facteurs qui sont différents. Si les conditions d'application de l'ANOVA ne sont pas respectées, le test non-paramétrique de Kruskal-Wallis a été utilisé, suivi d'un test de comparaisons multiples de Wilcoxon.

Enfin une analyse de sensibilité a été effectuée sur les valeurs des trois principaux indicateurs de qualité (*MF*, *txMS* et *sucrosité*) pour permettre d'identifier les facteurs qui génèrent le plus de variabilité sur ces indicateurs. L'analyse de sensibilité FAST (Saltelli *et al.*, 1999; Saltelli, 2002) a été effectuée en utilisant un total de 1500 individus et en utilisant les valeurs des niveaux 1 et 3 comme bornes de variation possible des facteurs. Cependant, quelques adaptations ont été nécessaires pour réaliser ces analyses. Premièrement, seuls les facteurs suivants ont été considérés : MS_{ini} , FF, irrigation, température, humidité. L'environnement lumineux (lumière) a été fixé q50. Et le facteur relatif à la date de récolte (récolte) a été pris en compte séparément, en faisant une analyse de sensibilité pour chacune des trois dates de récolte. Deuxièmement, les durées de conservation des fruits sont conditionnées à la date de récolte et à la température de conservation. Pour les dates de récolte de 90 et 110 DAB, les fruits soumis aux traitements de $10^{\circ}C$ à $15^{\circ}C$ sont conservés 18 jours à ces températures puis 5 jours à $20^{\circ}C$, ceux soumis aux traitements entre $16^{\circ}C$ à $25^{\circ}C$ sont conservés 15 jours à ces températures, et enfin ceux soumis aux traitements de $26^{\circ}C$ à $30^{\circ}C$ sont conservés 10 jours à ces températures. Pour la date de récolte de 130 DAB, les fruits soumis aux traitements de $10^{\circ}C$ à $15^{\circ}C$ sont conservés 7 jours à ces températures puis 2 jours à $20^{\circ}C$, ceux soumis aux traitements de $16^{\circ}C$ à $25^{\circ}C$ sont conservés 5 jours à ces températures, et enfin ceux soumis aux traitements de $26^{\circ}C$ à $30^{\circ}C$ sont conservés 2 jours à ces températures.

Identification des scénarios maximisant la qualité du fruit à maturité

Une démarche a été conduite pour identifier parmi les 2 187 scénarios simulés, résultant de la combinaison des 3 niveaux définis pour chacun des 7 facteurs considérés (Table 3.2), ceux qui maximisent la qualité du fruit à maturité. Ces scénarios optimaux sont recherchés pour chacune des trois dates de récolte considérées (i.e., à 90, 110 et 130 DAB). Ainsi, pour chacune de ces trois dates, les combinaisons de l'ensemble des 6 facteurs relatifs aux conditions et pratiques appliquées en pré et post-récolte (i.e., *FF*, *lumière*, MS_{ini} , *irrigation*, *humidité* et *température*) qui optimisent la qualité des fruits seront identifiées.

Les indicateurs de qualité sélectionnés pour cette recherche de scénarios optimaux sont les trois principaux indicateurs, c'est-à-dire la masse fraîche du fruit (*MF*), le taux de matière sèche de la pulpe (*txMS*) et la sucrosité du fruit (*sweetness*). Pour les facteurs à optimiser pour chaque date de récolte, l'objectif est d'identifier les niveaux de facteurs permettant de maximiser ces trois indicateurs de qualité. Pour ce faire, une sélection de front de Pareto relaxée (Dupont *et al.*, 2008) a été effectuée en utilisant une méthode d' ϵ -dominance. Pour être considérées optimales, les solutions doivent répondre à deux conditions : i) tous les indicateurs de qualité de ces solutions doivent être supérieurs ou égaux à ceux des autres solutions (réduite par un pourcentage ϵ), et ii) au moins un indicateur de ces solutions doit être strictement supérieur à celui des autres solutions (réduite par un pourcentage ϵ). Le critère ϵ correspond au pourcentage utilisé pour relaxer les différences considérées significatives entre les solutions, et ainsi conserver les solutions présentant des résultats quasi-similaires (détail dans l'équation 3.12). La valeur ϵ retenue est de 2% pour les récoltes à 90 et 110 DAB et de 1.5% pour les récoltes à 130 DAB.

$$\vec{x}_i \succ \vec{x}_j \leftrightarrow \begin{cases} \forall k \in [1, N], f_k(\vec{x}_i) \geq f_k(\vec{x}_j) \cdot (1 - \varepsilon) \\ \exists k' \in [1, N], f_{k'}(\vec{x}_i) > f_{k'}(\vec{x}_j) \cdot (1 - \varepsilon) \end{cases} \quad (3.12)$$

L'ensemble des simulations, analyses et graphiques ont été réalisés avec le logiciel R version 4.0.4 (R Core Team, 2021). Les $NRMSE_{sd}$ ont été calculés avec la fonction $nrmse()$ du package HydroGOF (Zambrano-Bigiarini, 2014). Les analyses ACP et HCPC ont été effectuées en utilisant les fonction $pca()$ et $hpc()$ du package FactoMineR (Lê *et al.*, 2008). Les analyses de sensibilité FAST ont été réalisées à l'aide de la fonction $fast99()$ du package sensitivity (Iooss *et al.*, 2021). Enfin les test de Tukey et Kruskall-Wallis ont été effectué en utilisant les fonctions de base de R $TukeyHSD()$ et $Kruskall.test()$. Les sélections utilisant des fronts de pareto relaxés par ε -dominance ont été codées sur R.

3.4 Résultats

3.4.1 Évaluation des performances du modèle mangue virtuelle

La figure 3.1 représente la qualité d'ajustement du modèle aux données collectées de 2001 à 2007 et de 2017 à 2019 en pré et post-récolte, pour trois indicateurs de qualité majeurs : la masse fraîche du fruit (MF), le taux de matière sèche de la pulpe (TxMS) et la sucrosité du fruit (sweetness) en utilisant le 90^{me} percentile pour l'environnement lumineux. Les résultats complets comprenant les autres indicateurs de qualité, i.e., les concentrations en saccharose (saccharose), glucose (glucose), fructose (fructose) et amidon (amidon) de la pulpe, la masse sèche de la pulpe (MS_{pulp}) et la respiration du fruit (respiration), sont disponibles en Annexe (Fig. S3.2 et S3.3).

En pré-récolte (Fig. 3.1a et S3.2), le modèle mangue virtuelle prédit MF, MS_{pulp} et sucrosité de façon relativement satisfaisante compte tenu du nombre d'années étudiées et de la variabilité observée entre les jeux de données, avec des précisions très similaires pour les trois indicateurs ($NRMSE_{sd} = 0.75, 0.75$ et 0.76 respectivement). Le modèle tend cependant à surestimer MF et MS_{pulp} et à sous-estimer sweetness pour les valeurs élevées qui sont observées en fin de croissance du fruit. Les simulations du saccharose et de la respiration montrent également des résultats satisfaisants ($NRMSE_{sd} = 0.71, 0.85$ respectivement). Les résultats pour le amidon et le fructose sont un peu moins bons ($NRMSE_{sd} = 0.93, 1.09$ respectivement). Comme pour la sweetness, le saccharose tend à être sous-estimé pour les valeurs élevées, tandis que celles du amidon tendent à être surestimées. Les prédictions de TxMS sont toutefois beaucoup moins bonnes ($NRMSE_{sd} = 1.29$). Les variations du glucose sont également très mal prédites ($NRMSE_{sd} = 1.35$), mais les valeurs prédites restent malgré tout dans l'ordre de grandeur des observations.

En post-récolte (Fig. 3.1b et S3.3), le modèle prédit tous les indicateurs de qualité du fruit avec plus de précision qu'en pré-récolte, à l'exception de la respiration dont les prédictions restent tout de même acceptables ($NRMSE_{sd} = 0.94$). Les erreurs observées entre les données simulées et observées de MF, MS_{pulp} , TxMS, sucrosité et saccharose sont similaires et très satisfaisantes ($NRMSE_{sd} = 0.57, 0.51, 0.56, 0.59$ et 0.58 respectivement). Contrairement en pré-récolte, il n'y pas de tendance à sur- ou sous-estimer certaines valeurs. De plus, les prédictions pour le amidon et le fructose ont aussi une erreur bien plus faible que celles observées en pré-récolte ($NRMSE_{sd} = 0.61$ et 0.78 respectivement). Seuls le glucose et la respiration restent moins bien prédits ($NRMSE_{sd} = 0.95$ et 0.94 , respectivement).

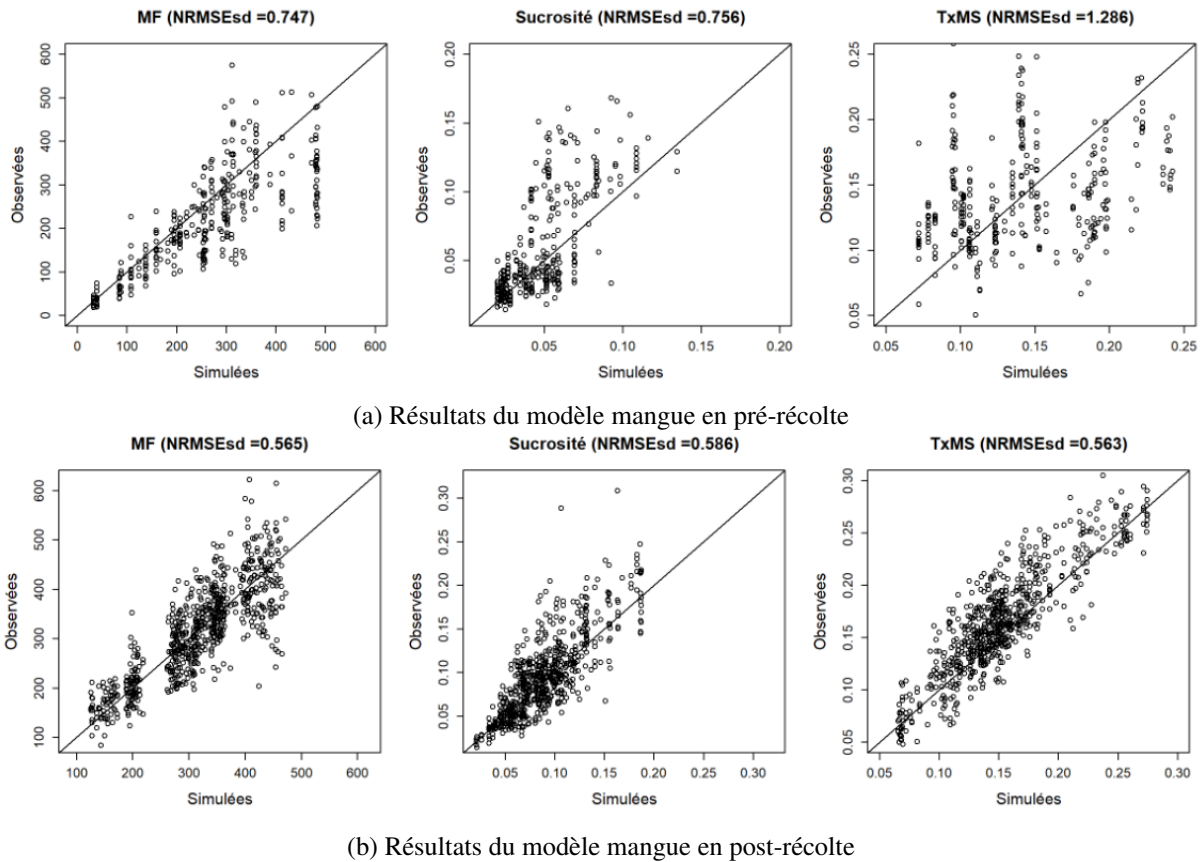


FIGURE 3.1 – Valeurs des masses fraîches du fruit (MF, g), des taux de matière sèche de la pulpe (TxMS, $gMS.gFM^{-1}$) et des sucrosités du fruit (sucrosité, $g_{eq.saccharose}.gMF^{-1}$) simulées par le modèle mangue virtuelle comparées aux valeurs observées entre 2001 à 2007 et 2017 à 2019, en pré-récolte (a) et en post-récolte (b). Chaque point représente un fruit.

Pour compléter ces résultats globaux, les cinétiques des différents indicateurs de qualité du fruit observées et simulées en pré et post-récolte pour la saison de production 2018-2019, choisie à titre illustratif, sont présentées sur les Figures 3.2 et 3.3 et en Annexe (Fig. S3.4-S3.7).

La figure 3.2 représente les cinétiques de MF, TxMS et sucrosité en pré-récolte pour un FF de 100 feuilles par fruit. Les résultats complets comprenant les autres indicateurs de qualité pour les traitements FF 100 et FF 25 sont présentés dans les Figures S3.4 et S3.5, respectivement. Les cinétiques ont été simulées pour trois niveaux d'environnement lumineux (q10, q50 et q90) représentatifs la variabilité observée en verger. Pour le traitement FF 100, les cinétiques de croissance de MF et MS_{pulpe} sont relativement bien simulées jusqu'à environ 110 DAB avec les environnements lumineux moyen à fort (q50 et q90). Au-delà de cette date, ces cinétiques atteignent un plateau, et MF en particulier tend à être sous-estimé. Avec le faible environnement lumineux (q10), les croissances simulées atteignent ce plateau plus tard, à environ 130-140 DAB, et le modèle sous-estime fortement MF et MS_{pulpe} sur l'ensemble des cinétiques. Pour le traitement FF 25 (Fig. S3.5), pour lequel la capacité d'assimilation du carbone est plus faible, le plateau de croissance est atteint plus tard, à environ 140 DAB. Dans ce cas, et avec les environnements lumineux q50 et q90, le modèle estime très bien MF mais sur-estime MS_{pulpe} . Globalement, les cinétiques de croissance simulées sous les environnements lumineux q50 et q90 sont similaires, tandis qu'elles sont très inférieures pour l'environnement lumineux q10. Ceci suggère qu'à partir du niveau q50, l'environnement lumineux n'est plus limitant pour l'assimilation du carbone. De plus, passé le 50^{me} percentile, les fractions de feuilles exposées

au rayonnement lumineux direct sont relativement similaires (Annexe S3.1). Le niveau de l'environnement lumineux ne semble avoir que très peu d'effet sur les autres indicateurs de qualité, hormis sur la sucrosité et le saccharose dont les valeurs simulées sous q10 sont inférieures à celles sous q50 et q90 pour le traitement FF 25 (Fig. S3.5). L'augmentation du TxMS au cours du temps est de manière générale bien représentée par le modèle. Toutefois, TxMS est très bien estimé pour le traitement FF 100 mais surestimé pour le traitement FF 25. Les cinétiques des sucres (amidon, saccharose et fructose) et de la sweetness sont relativement bien estimées pour les deux traitements FF. Les variations au cours de la saison du amidon, caractérisées par une accumulation puis une diminution de concentration, et l'augmentation du saccharose et de la sucrosité sont bien représentées par le modèle. Il a toutefois tendance à surestimer l'amidon en fin de cinétique, indiquant que le modèle tend à sous-estimer la dégradation de l'amidon lors de la maturation du fruit. La cinétique du glucose simulée par le modèle devient très rapidement constante, ce qui ne permet pas de se rendre compte des variations observées. Toutefois, les valeurs prédites sont faibles et dans le même ordre de grandeur que les valeurs observées.

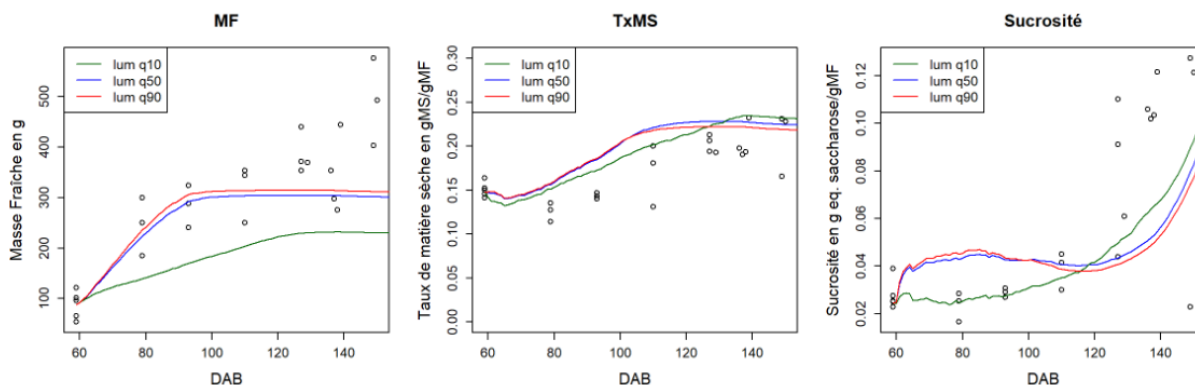


FIGURE 3.2 – Cinétiques simulées en utilisant le modèle mangue en pré-récolte pour un traitement de LF à 100 feuilles par fruit sur la saison fruitière 2018-2019. Les courbes rouges correspondent aux prédictions pour des fruit fortement exposé à la lumière, les courbes bleues pour des fruits moyennement exposées et les vertes pour les fruits très peu exposés à la lumière.

Cinétiques observées et simulées de la masse fraîche du fruit (MF, g), du taux de matière sèche de la pulpe (TxMS, $gMS.gMF^{-1}$) et de la sucrosité du fruit (sucrosité, $g_{eq.saccharose}.gMF^{-1}$) en pré-récolte sur la saison de production 2018-2019 et pour un traitement FF de 100 feuilles par fruit. Les points représentent les observations et les courbes représentent les simulations du modèle mangue virtuelle. Les courbes rouges, bleues et vertes correspondent aux simulations pour des fruits portés par des rameaux fortement (q90), moyennement (q50) et faiblement (q10) exposés à la lumière.

La figure 3.3 représente les cinétiques de MF, TxMS et sucrosité en post-récolte pour les traitements FF de 25 et 100 feuilles par fruit, pour des fruits récoltés au stade V à 90 DAB et conservés 15 jours à 20°C jusqu'à pleine maturité. Les cinétiques de tous les indicateurs de qualité pour les fruits conservés selon les traitements 20°C et 12°C (i.e., 18 jours à 12°C puis 5 jours à 20°C) sont disponibles en Annexe (Fig. S3.6 et S3.7, respectivement). Pour les fruits conservés à 20°C (Fig. 3.3 et Fig. S3.6), le modèle parvient à simuler fidèlement les cinétiques observées pour l'ensemble des indicateurs de qualité, quelque soit le traitement FF. Les très faibles mais régulières diminutions de MF et MS pulpe simulées au cours de la conservation sont conformes aux cinétiques observées, indiquant que les modèles de transpiration et de respiration, à l'origine de cette « décroissance » en biomasse du fruit, sont performants. Les bonnes simulations des pertes en eau par transpiration et de matière sèche par respiration permettent de simuler fidèlement TxMS qui est relativement constant au cours de la conservation. Le modèle parvient également à reproduire la diminution de l'amidon, et dans le même temps, l'augmentation du saccharose, du fructose et de la sucrosité qui sont observées dès la

récolte, tandis que le glucose reste relativement stable durant toute la durée de conservation. Les différences observées entre les traitements FF 100 et FF 25 sont également simulées, et résultent essentiellement de différences existant dès la récolte. Pour les fruits conservés à 12°C (Fig. S3.7), le modèle parvient également à simuler les cinétiques observées pour les deux traitements FF pour MF, MSpulpe, TxMS, amidon et respiration. Le modèle simule la faible respiration des fruits qui est observée tant qu'ils sont conservés à 12°C, puis l'augmentation de la respiration quand les fruits sont transférés à 20°C. Pour les autres indicateurs, les cinétiques observées sont bien simulées pour le traitement FF 25 mais quelque peu surestimées (sucrosité et saccharose) ou sous-estimées (glucose) pour le traitement FF 100. Ainsi le modèle simule des différences entre FF 100 et FF 25 pour la sucrosité et le saccharose qui sont pourtant peu marquées sur les données observées. Et à l'inverse, les différences observées pour le glucose ne sont pas reproduites par le modèle. Seules les cinétiques du fructose sont mal simulées pour les fruits conservés à 12°C, à la fois pour FF 100 et FF 25.

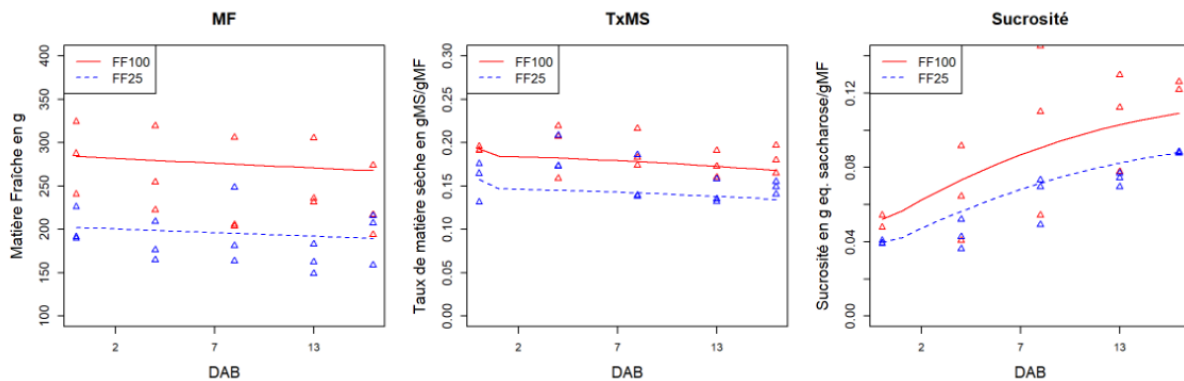


FIGURE 3.3 – Cinétiques simulées en utilisant le modèle mangue stockées à 20°C et récoltées au stade G (90 DAB). Les fruits qui ont un FF de 25 feuilles par fruits sont représentés en bleu et les fruits qui ont un LF de 100 feuilles par fruits sont en rouge.

3.4.2 Analyse par simulation des effets des pratiques et des conditions environnementales sur la qualité des fruits

Les simulations par le modèle mangue virtuelle des 2 187 scénarios correspondant à toutes les combinaisons possibles des facteurs listés dans la Table 3.2 ont été analysées en utilisant une ACP suivie d'une classification hiérarchique (HCPC). Les inerties cumulées sur les deux premiers axes de l'ACP sont de 89% (axe.1 : 58% et axe.2 : 30%). L'axe 1 est corrélé positivement aux indicateurs de qualités relatifs aux biomasses (MF, MSpulpe et TxMS) ainsi qu'au amidon et au glucose (Fig. 3.4a), et corrélé négativement au fructose. Le amidon et le glucose sont très corrélés et sont tous les deux en opposition au fructose. L'axe 2 est très fortement et positivement corrélé au saccharose et à la sucrosité. La classification HCPC a permis d'identifier 4 groupes de solutions, indiquant que la variabilité observée entre les fruits à maturité peut être structurée en quatre profils différents de qualités de fruits (Fig. 3.4a). Enfin, les différents facteurs utilisés pour produire les simulations ont été projetés a posteriori sur le plan composé des deux premiers axes de l'ACP. Cette projection a permis d'identifier les facteurs les plus fortement corrélés aux axes principaux, et qui expliquent ainsi la variabilité observée entre les fruits en termes de qualité. Les trois facteurs les plus corrélés aux axes sont la date de récolte (récolte), la masse initiale du fruit à 60 DAB (MS_{ini}), ainsi que les températures de conservation (température) (Fig 3.4a). Tous les autres facteurs sont très peu corrélés aux axes. Le facteur récolte est corrélé à l'axe 1. Les récoltes tardives sont corrélées positivement avec les facteurs de biomasses (MF, MSpulpe et TxMS), indiquant que les fruits sont plus gros pour des récoltes à 130

DAB. Le facteur température est corrélé à l'axe 2. Les conservations à température faible sont corrélées positivement avec le saccharose et sucrosité. Cela indique que les fruits conservés à 10°C ont des sucrosité et des concentrations en saccharose supérieures. Enfin, le facteur MS_{ini} est partiellement corrélé aux deux axes. Les valeurs plus élevées de MS_{ini} correspondent à des fruits plus gros et plus sucrés.

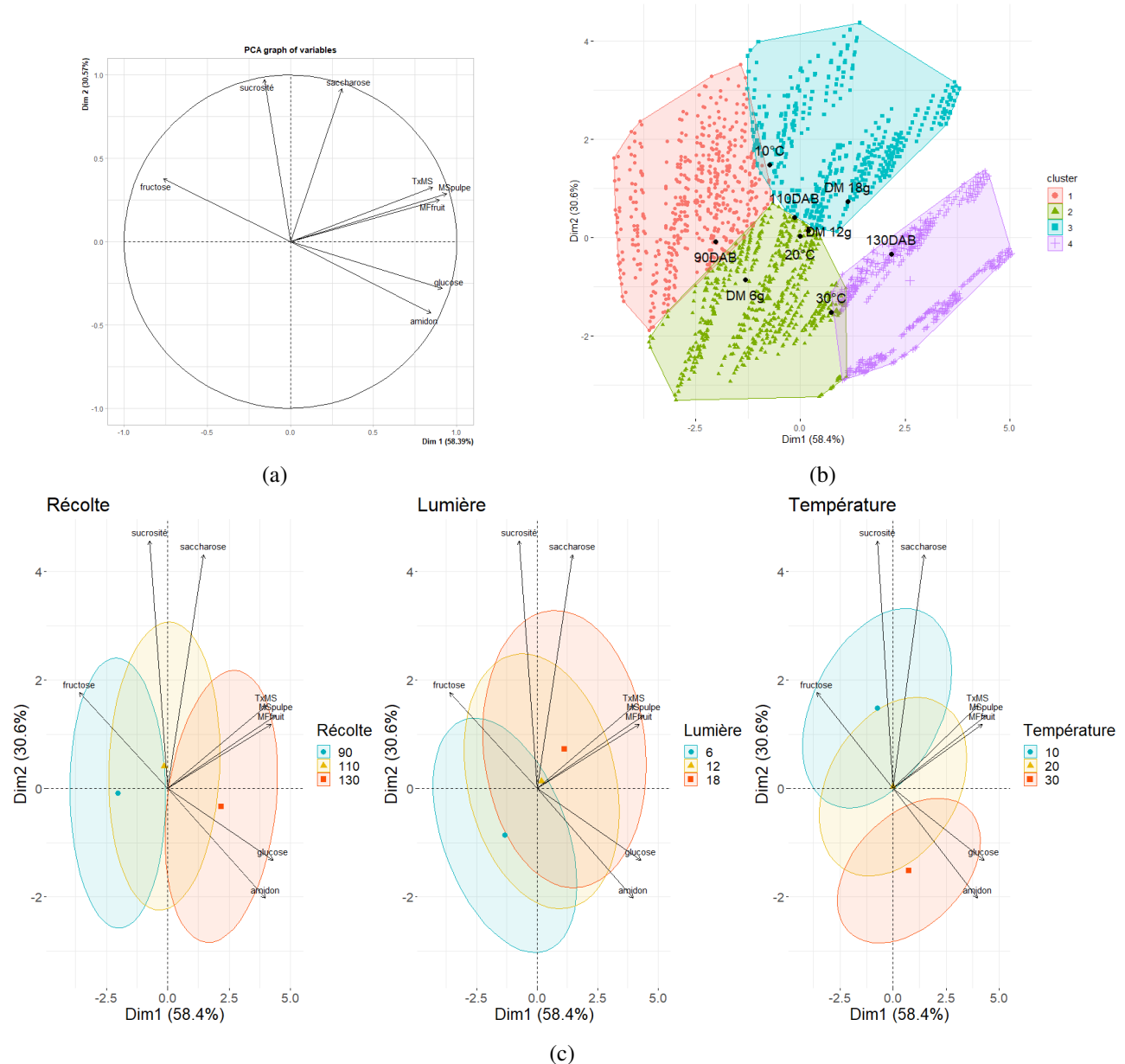


FIGURE 3.4 – Résultat de l'ACP sur les résultats des simulations. Figure a) Cercle de corrélation des indicateurs de qualité pour des fruits simulés à maturité en fonction des facteurs étudiés représentés sur les axes 1 et 2 de l'ACP. Figure b) Représentation des scénarios sur les deux axes principaux de l'ACP avec les groupes identifiés par HCPC. La limite des groupes a été déterminée arbitrairement en fonction des résultats de la méthode. Figure c) Représentation des barycentres de trois facteurs (récolte, température et MS_{ini}) sur les deux premiers axes principaux identifiés par ACP et des ellipses de confiance des individus avec un seuil de confiance à 75%.

Les effets des facteurs relatifs aux pratiques agronomiques, aux modes de conservation et aux condi-

tions environnementales (Table 3.2) sur les indicateurs de qualité de la mangue à maturité ont été analysés plus en détail pour trois indicateurs principaux : la masse fraîche du fruit (MF), le taux de matière sèche de la pulpe (TxMS) et la sucrosité du fruit (sucrosité). La figure 3.5 synthétise les résultats de cette analyse.

Tous les facteurs testés ont eu un effet très significatif sur les trois indicateurs de qualité (p -value < 0.001), à l'exception de la température qui n'a pas eu d'effet sur MF et TxMS. Ces fortes significativités sont toutefois en partie liées au grand nombre d'individus utilisés dans l'analyse statistique qui devient alors très sensible à de faibles variations.

Les valeurs moyennes de MF par niveau de facteur varient de 216 à 358 g. MF augmente fortement avec la date de récolte (récolte) et la masse sèche initiale du fruit (MS_{ini}). Les fruits récoltés tardivement à 130 DAB (niveau 3) ont une masse fraîche moyenne de 358 g, supérieure à celle des fruits récoltés à 110 DAB (302 g), et à celle des fruits récoltés à 90 DAB (216 g). Les fruits avec un MS_{ini} de 18 g (niveau 3) atteignent une masse fraîche moyenne de 345 g, qui est supérieure à celle des fruits avec un MS_{ini} de 12 g (310 g), et à celle des fruits avec un MS_{ini} de 6 g (241 g). Le rapport feuille :fruit (FF), l'exposition lumineuse du rameau (lumière), l'irrigation (irrigation) et l'humidité en conservation (humidité) ont aussi un effet significatif sur FF. Cependant les différences entre les différents niveaux de ces facteurs sont plus faibles, de l'ordre de 40-50 g (FF, lumière, irrigation) et 20 g (humidité) en moyenne. Pour ces quatre facteurs, MF augmente avec le niveau croissant du facteur. Pour le facteur irrigation, les trois niveaux sont significativement différents, tandis que seul le niveau 1 pour les facteurs FF et lumière et seul le niveau 3 pour le facteur humidité sont significativement différents des deux autres niveaux. Enfin, avec des différences de l'ordre de 8 g, les niveaux de températures testés n'ont pas montré de différences significatives.

Les valeurs moyennes de TxMS par niveau de facteur varient de 0.099 à 0.135. TxMS augmente significativement avec MS_{ini} et la date de récolte. Les variations de TxMS sont de l'ordre de 0.03 entre les niveaux 1 et 3 de ces deux facteurs, et tous les niveaux sont significativement différents. Les facteurs irrigation et humidité ont également un effet relativement élevé sur TxMS, avec des différences de 0.01 à 0.02 entre les niveaux des facteurs. Les trois niveaux sont significativement différents. Cet effet est toutefois différent de l'effet des précédents facteurs puisque les valeurs les plus élevées de TxMS sont observées pour les niveaux 1. Les effets des facteurs FF et lumière sont également significatifs mais provoquent des variations plus faibles, avec des différences < 0.01 entre les niveaux des facteurs. Enfin, pour le facteur température aucune différence significative n'est observée entre les différents niveaux.

Les valeurs moyennes de sucrosité par niveau de facteur varient de 0.052 à 0.088. Le profil obtenu est très différent de ceux obtenus pour MF et TxMS. La sucrosité varie fortement avec la température de conservation des fruits. Les fruits conservés à 10°C pendant 18 jours puis à 20°C pendant 5 jours ont une sucrosité moyenne de 0.088 qui est significativement plus élevée que celle des fruits conservés à 20°C ou 30°C jusqu'à maturité (sucrosité de 0.072 et 0.052 respectivement). Les facteurs irrigation et MS_{ini} ont également un effet sur la sucrosité mais plus faible, avec des différences de 0.013 et 0.012 entre les niveaux des facteurs, respectivement. Enfin, les quatre autres facteurs (FF, lumière, récolte et humidité) ont également un effet significatif mais encore plus faible avec des différences < 0.01. Les effets des facteurs récolte, irrigation et humidité sont similaires à celui de la température puisque la sucrosité diminue avec le niveau croissant du facteur. A l'inverse, l'effet des facteurs FF, lumière et MS_{ini} est différent puisque la sucrosité augmente avec le niveau croissant du facteur.

Les analyses de sensibilité réalisées aux trois dates de récolte ont permis d'estimer plus finement les effets des facteurs sur les principaux indicateurs de qualité du fruit (MF, TxMS et sucrosité). Les résultats ont montré (cf Fig.3.6) que les effets principaux de chaque facteur ont les poids les plus importants tandis que les indicateurs sont peu sensibles aux interactions entre les facteurs.

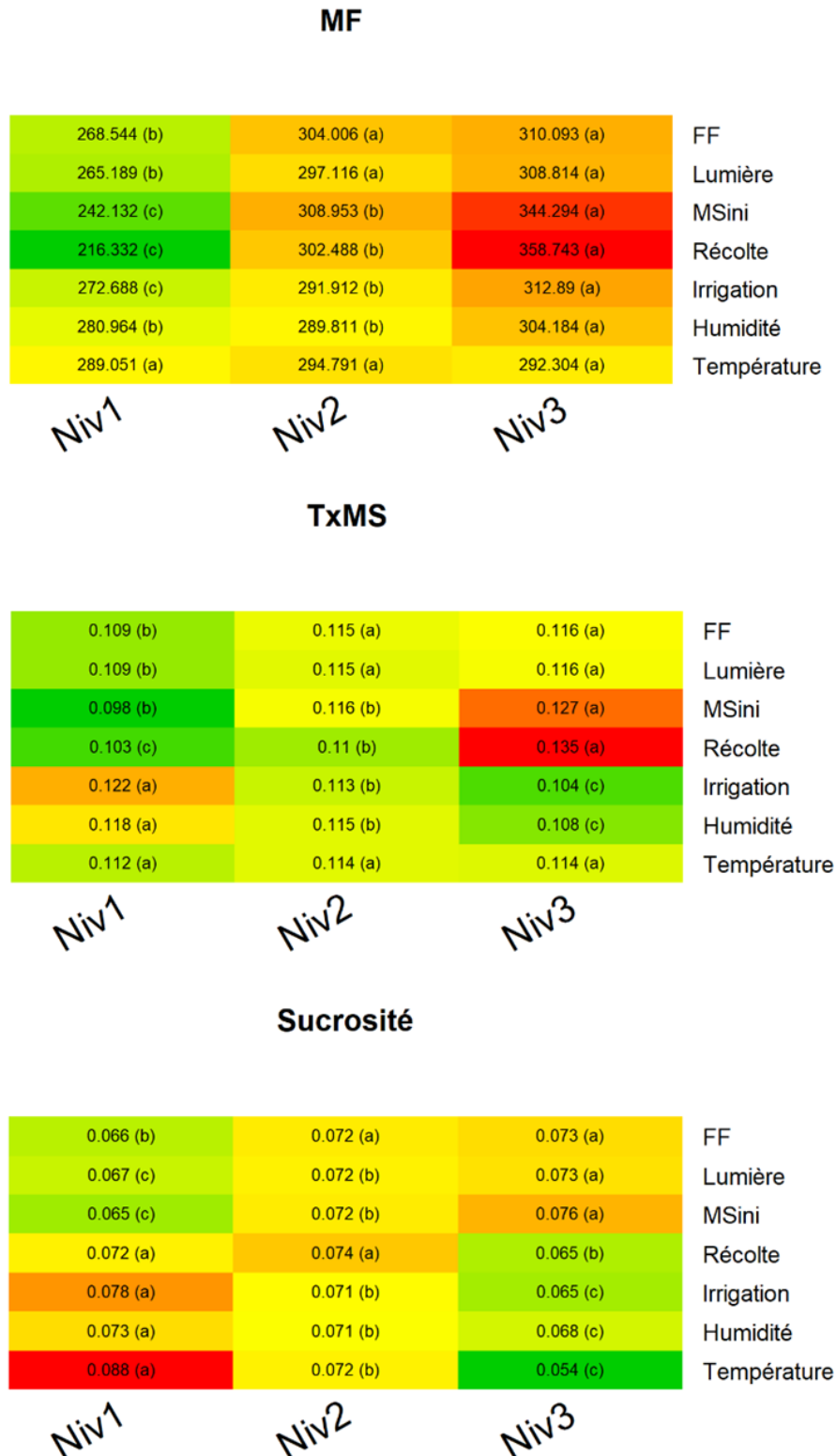


FIGURE 3.5 – Moyenne des masses fraîches de fruit (MF, g), des taux de matière sèche de pulpe (TxMS, $gMS.gMS^{-1}$) et des sucrosités (sucrosité, $g_{eq.saccharose}.gMF^{-1}$) de fruits à maturité simulés par le modèle de mangue virtuelle pour chacun des trois niveaux des sept facteurs testés. Les facteurs testés et leurs niveaux sont définis dans la Table 3.2. Le gradient de couleur varie du vert (valeurs les plus faibles) à rouge (valeurs les plus hautes). Pour chacun des facteurs, les moyennes suivies d'une lettre identique ne sont pas significativement différentes au seuil $P = 0.01$.

Pour MF, le facteur MS_{ini} est le facteur majoritairement responsable des variations observées. Pour les récoltes à 110 DAB et 130 DAB, MF montre une forte sensibilité à MS_{ini} (indice de sensibilité > 0.7) alors qu'il est très peu sensible à tous les autres facteurs (indice < 0.2). Pour les fruits récoltés à 90 DAB, FM est toujours sensible au facteur MS_{ini} (indice de 0.78) mais il est aussi sensible au facteur irrigation (indice de 0.15). Les fruits récoltés à 130 DAB sont eux légèrement sensibles aux traitement FF (index de 0.14). Les facteurs humidité et température ont des indices très faibles (indice < 0.05).

Pour TxMS, le profil de sensibilité aux facteurs partage des similitudes avec la sensibilité de MF. TxMS est très sensible au facteur MS_{ini} (indice 90 DAB = 0.38, 110 DAB = 0.61, 130 DAB = 0.69). La sensibilité au facteur irrigation est aussi relativement haute pour les trois récoltes (indice 110 DAB = 0.22, 130 DAB = 0.24) avec une plus forte sensibilité à la récolte 90 DAB (indice = 0.47). Enfin les facteurs relatifs au mode de conservation (humidité et température) ont vu une légère augmentation de leur indice entre les récoltes à 90 et 110 DAB avec des indice de 0.12 et 0.10 respectivement pour l'humidité et de 0.01 à 0.02 pour la température.

Pour la sucrosité, le profil de sensibilité aux facteurs est extrêmement différent. La sucrosité montre une sensibilité très forte au facteur température pour les trois dates de récolte (indice > 0.75). Les changements de températures et de durées de conservations sont à l'origine de la majeure partie des variations observées de sucrosité. De plus, les fruits récoltés à 90 DAB sont légèrement sensibles au facteur irrigation (indice de 0.12) alors que les fruits récoltés à 130 DAB sont légèrement sensible au facteur LF (indice de 0.07).

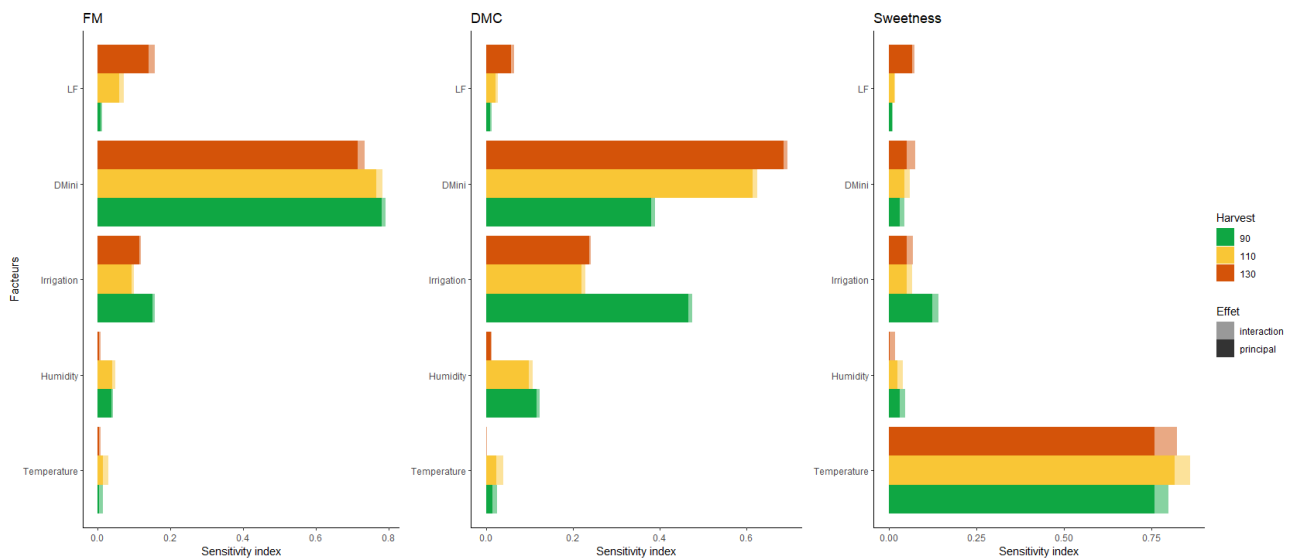


FIGURE 3.6 – Analyse de sensibilité du modèle mangue virtuelle utilisant une analyse FAST99. Les indices de sensibilité de la masse fraîche du fruit (MF, g), du taux de matière sèche de la pulpe (TxMS, $gMS.gMF^{-1}$) et de la sucrosité du fruit (sucrosité, $g_{eq.sucrose}.gFM^{-1}$) à chacun des facteurs agronomiques et de conservation testés (FF, MS_{ini} , irrigation, humidité et température, définis dans la Table 3.2) sont indiqués pour chacune des trois dates de récolte (90, 110 et 130 DAB). Les indices de sensibilité sont représentés avec l'indice principal du facteur qui prend en compte l'influence venant du facteur ainsi que l'indice total qui prend en compte l'influence venant du facteur seul mais aussi de toutes les interactions avec les autres facteurs.

3.4.3 Identification des scénarios maximisant la qualité du fruit à maturité

Parmi les 2 187 scénarios correspondant à toutes les combinaisons possibles des facteurs listés dans la Table 3.2, la démarche d'optimisation a permis d'identifier ceux qui maximisent la masse fraîche du fruit (MF), le taux de matière sèche de la pulpe (TxMS) et la sucrosité du fruit (sucrosité) pour chacune des trois dates de récolte (i.e., 90, 110 et 130 DAB). Un total de 25 scénarios différents ont été retenus par la sélection du front de Pareto utilisant l' ε -dominance (Table 3.3). Le nombre de solutions diminue avec la date de récolte : il y a respectivement 14, 7 et 4 solutions optimales pour des récoltes à 90, 110 et 130 DAB.

Le profil de qualité des fruits pour les scénarios sélectionnés varie selon les dates de récolte. Ainsi, les fruits des scénarios sélectionnés à 90 DAB présentent les valeurs les plus faibles de MF (204 à 284 g) et de TxMS (0.10 à 0.14). Les fruits des scénarios sélectionnés à 110 DAB ont un profil avec des valeurs globalement plus élevées qu'à 90 DAB pour MF (307 à 378 g) et TxMS (0.12 et 0.15). Enfin, les fruits des scénarios sélectionnés à 130 DAB sont à la fois ceux avec les valeurs de MF (351 à 396 g) et TxMS (0.15 à 0.17) les plus élevées. Concernant les valeurs de sucrosité, elles sont très variables entre les scénarios pour chaque date de récolte (0.07 à 0.12 à 90 DAB, 0.08 à 0.11 à 110 DAB et 0.09 à 0.10 à 130 DAB).

Un résultat intéressant est que les 25 solutions retenues ont toutes le niveau maximal parmi les trois niveaux possibles pour les facteurs lumière, FF et MS_{ini} . Les trois indicateurs de qualité sont donc maximisés par des niveaux élevés d'environnement lumineux, de rapport feuille :fruit et de masse sèche initiale de fruit. Pour les autres facteurs, il existe plus de variabilité entre les solutions.

Les trois niveaux du facteur irrigation sont représentés dans les solutions retenues à chacune des trois dates de récolte. Il est donc possible d'obtenir des fruits avec des indicateurs de qualités élevés pour chaque niveau d'irrigation. Cependant ces fruits ont des profils différents. Pour une même date de récolte, les fruits obtenus sous des conditions très irriguées (irrigation à 0.5) présentent des valeurs de MF parmi les plus élevées, mais au détriment de valeurs de TxMS et de sweetness qui sont parmi les plus faibles. Inversement, les fruits obtenus sous des conditions de stress hydrique fort (irrigation à 1.5) ont les valeurs de MF parmi les plus faibles mais en contrepartie ont les valeurs de TxMS et de sweetness parmi les plus élevées. Enfin, les fruits obtenus sous des conditions d'irrigation modérée s'affichent comme étant un compromis entre les deux profils précédents.

Les facteurs liés aux modes de conservation (humidité et température) sont un peu moins représentés que le facteur irrigation. Tout d'abord, les trois niveaux du facteur humidité sont représentés dans les solutions retenues à 90 et 110 DAB, mais seulement deux niveaux (0.85 et 0.92) sont représentés à 130 DAB. Pour le facteur température, le traitement 30°C n'est pas représenté dans les solutions retenues. Les deux autres niveaux de température sont représentés à 90 et 110 DAB, mais seulement un niveau (10°C) est représenté à 130 DAB. De nombreuses combinaisons possibles entre les facteurs irrigation, humidité et température sont représentées parmi les solutions retenues à 90 DAB (14 solutions sur les 18 possibles, en excluant le traitement 30°C). Cependant à 110 et 130 DAB moins de combinaisons sont représentées, avec seulement 8 et 4 solutions retenues, respectivement.

Harvest	Indicateur de Qualité			Facteurs Testés					
	MF	TxMS	Sucrosité	FF	Lumière	MS_{ini}	Irrigation	Humidité	Température
90 DAB	246	0.12	0.10	75	q75	18	0.5	0.78	10
	254	0.11	0.08	75	q75	18	0.5	0.78	20
	263	0.11	0.09	75	q75	18	0.5	0.85	10
	269	0.11	0.08	75	q75	18	0.5	0.85	20
	281	0.10	0.09	75	q75	18	0.5	0.92	10
	284	0.11	0.07	75	q75	18	0.5	0.92	12
	231	0.13	0.09	75	q75	18	1	0.78	20
	244	0.12	0.08	75	q75	18	1	0.85	20
	257	0.12	0.08	75	q75	18	1	0.92	10
	259	0.12	0.08	75	q75	18	1	0.92	20
	204	0.14	0.12	75	q75	18	1.5	0.78	10
	211	0.14	0.09	75	q75	18	1.5	0.78	20
	224	0.13	0.09	75	q75	18	1.5	0.85	20
	237	0.13	0.09	75	q75	18	1.5	0.92	20
110 DAB	375	0.12	0.09	75	q75	18	0.5	0.92	10
	378	0.12	0.08	75	q75	18	0.5	0.92	20
	319	0.14	0.11	75	q75	18	1	0.78	10
	340	0.13	0.10	75	q75	18	1	0.85	10
	362	0.12	0.10	75	q75	18	1	0.92	10
	307	0.14	0.11	75	q75	18	1.5	0.78	10
130 DAB	316	0.15	0.09	75	q75	18	1.5	0.78	20
	388	0.15	0.09	75	q75	18	0.5	0.85	10
	396	0.15	0.09	75	q75	18	0.5	0.92	10
	372	0.16	0.09	75	q75	18	1	0.85	10
	351	0.17	0.10	75	q75	18	1.5	0.78	10

TABLE 3.3 – Résultats des solutions sélectionnées par date de récolte en utilisant un front de pareto relaxé par ε -dominance

De manière générale il y a trois profils majeurs qui se dégagent des solutions retenues. Le premier (solutions n°11, 12, 21 et 25) correspond à une volonté d'augmenter au maximum les valeurs de TxMS et sucrosité au détriment de celles de MF. Pour ce faire il est possible de conserver des fruits ayant subi un stress hydrique fort dans des conditions de conservation avec des humidités relatives faible à basse (90 et 130 DAB) ou (90 et 110 DAB) à une température moyenne pour allonger la conservation. Le deuxième profil (solutions n°6, 16 et 29), s'oppose au premier profil, et correspond à une volonté d'augmenter au maximum les valeurs de MF au détriment de celles de TxMS et sucrosité. La stratégie est alors d'irriguer fortement et de conserver les fruits à des humidités relatives élevées pendant un temps relativement court à une température modérée (90 et 110 DAB) à faible (130 DAB). Le troisième profil correspond à un compromis visant à n'impacter que très faiblement chacun des trois indicateurs, sans favoriser certains au détriment des autres. C'est ce profil qui est probablement le plus intéressant et celui laissant le plus de possibilité dans le choix des pratiques. De manière générale, plus la date de récolte est tardive plus la qualité globale des fruits sera élevée. Les fruits récoltés à 90 DAB montrent des valeurs de MF et TxMS très inférieures à celles des fruits récoltés à 130

DAB, pour une amélioration des valeurs de sucrosité qui reste limitée qu'à quelques rares solutions.

3.5 Discussion

Développement et évaluation du modèle mangue virtuelle

Le développement du modèle mangue virtuelle résulte du couplage et de l'extension de modèles de croissance en matière sèche et fraîche du fruit, développés en pré-récolte (Léchaudel *et al.*, 2005b, 2007), et d'un modèle de métabolisme des sucres dans la pulpe, développé en pré-récolte et en post-récolte (Chapitre 2). Des modifications ont été apportées à ces modèles originaux afin de palier certaines de leurs limites. Cela concerne notamment le modèle de respiration du fruit dans le modèle de croissance en matière sèche qui ne prenait pas en compte la composante climactérique de la respiration, et prédisait des respirations augmentant proportionnellement à l'augmentation de la masse sèche du fruit. Bien que cela ne soit pas pénalisant pour prédire la croissance en matière sèche du fruit pendant la phase de croissance du fruit (Léchaudel *et al.*, 2005b, 2007), où la respiration est relativement faible, ce modèle ne permet pas de rendre compte de la forte augmentation de la respiration qui est observée pendant la maturation du fruit. Ceci peut potentiellement impacter le métabolisme des sucres (Colombié *et al.*, 2017). Une composante climactérique augmentant avec la masse sèche du fruit et le temps a alors été ajoutée aux respirations de croissance et de maintenance initialement prises en compte. La relation entre la respiration climactérique et le temps a été considérée sous la forme empirique d'une relation sigmoïdale. Ce modèle parvient à simuler la forte augmentation de la respiration observée dans la mangue quand elle entre en maturation en pré-récolte. En post-récolte, la respiration de maintenance diminue légèrement avec le temps de conservation avec les pertes de matière sèche. De plus, la respiration climactérique est plus faible que celle observée pour des fruits sur arbre, et son niveau est comparable à celui de la respiration de maintenance. La respiration en post-récolte est très sensible aux variations de température. L'augmentation de la température de conservation, passant de 12°C à 20°C, induit une forte augmentation de la respiration des fruits. Ce modèle reste relativement simple, et ne prend pas en compte les nombreux métabolismes impliqués dans la synthèse de CO_2 , incluant les transports des sucres entre la vacuole et le cytoplasme (Desnoues *et al.*, 2018) et le cycle de Krebs (Weis, 2014; Hewitt & Dhingra, 2020). Ce modèle actuellement utilisé parvient à prédire précisément les respirations lors de la croissance et la maturation. Cependant, la faible respiration climactérique en post-récolte semble indiquer que le modèle équilibre l'augmentation de respiration entre la respiration utilisée pour la maintenance et celle utilisée pour les changements prenant place lors de la crise climactérique. L'ajout de certains de ces mécanismes ou la relation auto-catalytique de la respiration utilisée pour produire de l'éthylène (Hewitt & Dhingra, 2020) pourraient permettre de modéliser des taux de respiration de maintenance et climactérique plus proche de la réalité.

Les relations empiriques utilisées dans le modèle de croissance du fruit pour prédire les variations des sucres en pré-récolte ne permettaient pas de simuler l'évolution de la qualité pendant la conservation des fruits en post-récolte. Le recours au modèle de métabolisme des sucres, en remplacement de ces relations empiriques, permet de lever cette limite. Ce modèle mécaniste utilise une structure déjà utilisée sur d'autres espèces (Génard *et al.*, 2003; Cakpo *et al.*, 2020) et qui a permis d'obtenir des résultats satisfaisants. Il a l'avantage d'être générique et permet, avec une même structure, d'étendre les simulations aux fruits en conservation. Par ailleurs, il permet non seulement de prédire les variations des sucres mais aussi de quantifier les échanges de carbone quotidiens durant la croissance et la maturation du fruit sur l'arbre en pré-récolte et en conservation en post-récolte. Les effets des conditions environnementales et des pratiques culturales sur l'évolution des sucres sont indirectement pris en compte dans ce modèle à travers les cinétiques d'évolution

de la matière sèche et fraîche de la pulpe du fruit, et de sa respiration qui sont utilisées en entrée du modèle. Les prédictions satisfaisantes de ces trois entrées permettent d'obtenir des bonnes estimations des effets environnementaux et des pratiques, suggérant que la prise en compte indirecte de ces effets est suffisante. Le modèle présente toutefois des difficultés à prédire les variations des hexoses, et tout particulièrement le glucose. Cette mauvaise prédiction a été causée en partie par la sélection des paramètres du modèle qui a favorisé les prédictions de l'amidon et du saccharose. De plus, outre un effet indirect via la respiration, l'effet de la température sur le métabolisme des sucres n'a pas été pris en compte. Bien que cet effet soit supposé limité en pré-récolte pour la mangue, il est bien plus important en conservation (Gill *et al.*, 2017b). L'une des options pour améliorer les prédictions et permettre une meilleure adaptabilité du modèle aux spécificités climatiques de différentes saisons pourrait être l'ajout d'un effet de la température sur les taux de réaction (ou « reaction rates ») par une relation d'Arrhenius (Castellanos & Herrera, 2014; Casagrande *et al.*, 2021). La structure actuelle du modèle sucre est très rigide et ne prend en compte que les variations de masse sèche ainsi qu'un aspect temporel (DAB en pré-récolte et DAH en post-récolte). Les prédictions en pré-récolte suggèrent que de bonnes prédictions de croissances et l'âge du fruit (DAB) permettent de simuler relativement précisément les variations de sucres. Cependant, le modèle prédit des variations de sucres médianes en conservation et les pratiques ont peu d'effets sur les cinétiques simulées. Il y a donc un réel besoin d'ajouter plus de composante pour permettre un modèle en post-récolte de mieux s'adapter aux pratiques.

Le couplage du modèle de croissance du fruit au modèle de métabolisme des sucres et l'ajout de la composante climactérique de la respiration ont permis d'étendre les possibilités d'utilisation du modèle de mangue virtuelle du pré-récolte au post-récolte. Le modèle permet de simuler de façon relativement satisfaisante les variations de biomasses et de concentrations en sucres du fruit qui sont observées à la fois en pré et en post-récolte, pour une diversité de conditions combinant diverses saisons de production, pratiques de culture et conditions de conservation. Il n'a cependant pas été possible d'adapter complètement le modèle de croissance pour des fruits récoltés, et le modèle a été réduit aux modèles de respiration et de transpiration du fruit. De ce fait, le modèle ne pourra simuler en post-récolte que les variations des masses sèches et fraîches de la pulpe et du fruit et des concentrations en sucres. Les autres composés d'intérêt pour la qualité du fruit et les variables liées au fonctionnement du fruit simulés par le modèle mangue virtuelle en pré-récolte, tels que les variations des acides organiques ou de potentiel hydrique du fruit (Léchaudel *et al.*, 2007), ne sont pas simulés en post-récolte.

Identification des facteurs sources de variabilité de la qualité des mangues

L'étude du modèle mangue virtuelle, à travers trois approches complémentaires, a permis de mieux comprendre l'effet de divers facteurs relatifs aux conditions physiologiques initiales du fruit (i.e., masse fraîche du fruit à la fin de la division cellulaire), aux pratiques culturales (i.e., rapport feuille :fruit, irrigation, date de récolte), aux conditions de conservation des fruits (i.e., température et humidité dans la chambre froide) et aux conditions environnementales dans l'arbre (i.e., exposition lumineuse du rameau) sur la qualité des mangues. Un ensemble de 2 187 scénarios résultant de la combinaison des sept facteurs considérés ont été générés par simulation à partir du modèle. Une analyse globale de ces scénarios par ACP a permis de mettre en évidence les liens entre l'ensemble des indicateurs de qualité du fruit. Ensuite, une analyse plus approfondie a été faite pour quantifier l'effet des facteurs sur trois indicateurs de qualité majeurs : la masse fraîche du fruit permettant d'approximer le calibre du fruit (FAO, 2020), la teneur en matière sèche de la pulpe utilisée comme un indicateur de texture (Palmer *et al.*, 2010, 2013), et la sucrosité du fruit (Magwaza & Opara, 2015). Enfin, la troisième approche qui a consisté en une analyse de sensibilité du modèle, a permis d'identifier à quels facteurs ces trois indicateurs de qualité majeurs étaient les plus sensibles. L'ensemble de ces analyses ont conduit à des résultats qui convergent vers les mêmes conclusions.

Il existe des liens forts entre certains indicateurs de qualité. Ainsi, les indicateurs relatifs à la biomasse du fruit (masse fraîche du fruit, masse sèche de la pulpe et teneur en matière sèche de la pulpe), ainsi que les concentrations en amidon et en glucose sont positivement corrélés. Les concentrations en fructose sont cependant corrélées négativement aux concentrations en amidon et en glucose. Enfin, la sucrosité du fruit est étroitement corrélée aux concentrations en saccharose, qui est le principal sucre dans la mangue, et dans une moindre mesure aux concentrations en fructose qui est le sucre ayant le plus fort pouvoir sucrant. Ces groupes d'indicateurs, relatifs à la biomasse et à la sucrosité, sont relativement indépendants.

La date de récolte a un effet majeur sur la qualité du fruit et détermine en grande partie la qualité finale. Cet effet a aussi été mis en évidence par des expérimentations, non seulement sur la mangue (Léchaudel & Joas, 2006 ; Joas *et al.*, 2009 ; chapitre 1) mais aussi sur d'autres fruits tels que la prune (Guerra & Casquero, 2008), la pomme (Musacchi & Serra, 2018) ou le jujube (Zhao *et al.*, 2021). Une récolte précoce des mangues à 90 DAB limite l'accumulation en eau et en carbone dans le fruit et provoque une limitation de sa masse fraîche. Récoltés plus tardivement, à 110 DAB, les fruits simulés (à traitements équivalents) sont en moyenne 40% plus gros que ceux récoltés à 90 DAB mais en moyenne 19% plus légers que des fruits récoltés à 130 DAB. Une récolte précoce réduit également la teneur en matière sèche de la pulpe. Cependant, la sucrosité du fruit reste relativement moins affectée par la date de récolte que ces deux autres indicateurs. A 110 DAB, les mangues Cogshall sont au stade vert mûre (Léchaudel *et al.*, 2010) qui est propice pour l'exportation des fruits ainsi que pour une consommation locale après une période de conservation. A ce stade le fruit n'est pas encore entré dans la phase de crise climactérique qui se déclenche aux alentours de 125 DAB (Léchaudel *et al.*, 2010) et qui se caractérise sur la mangue Cogshall par l'apparition d'une coloration jaune du fruit. Les fruits peuvent alors être conservés plus longtemps sans avoir de changement de couleur ou de texture (Pech *et al.*, 2012; Bonghi *et al.*, 2018). Il est en effet possible de contrôler la maturation et la coloration des fruits en variant la durée et les conditions de conservation comme la température et la concentration en éthylène (Hiwasa *et al.*, 2003; Asiche *et al.*, 2017; Saraiva *et al.*, 2018). Un fruit récolté plus tardivement, vers 130 DAB, aura le calibre le plus élevé ainsi que la plus grande teneur en matière sèche de pulpe. Cependant, la sucrosité du fruit peut parfois être inférieure aux fruits récoltés plus précocement. Cela peut être expliqué par un effet de dilution car le fruit aura eu plus de temps pour non seulement accumuler plus de sucres mais aussi plus d'eau.

Les simulations ont aussi montré qu'une limitation de la source de carbone pour le fruit limite fortement le calibre, le taux de matière sèche et la sucrosité du fruit. Cette limitation a été représentée dans les simulations par un faible nombre de feuilles par fruit et par une exposition lumineuse limitée des feuilles du rameau. La photosynthèse des feuilles est la source principale de carbone pour le fruit (Lenz, 1979; Urban *et al.*, 2004) et impacte aussi l'accumulation d'eau dans le fruit (Wibbe & Blanke, 1995). Les simulations ont aussi mis en évidence que la masse sèche initiale du fruit à 60 DAB, a un effet important sur la qualité du fruit à maturité, en particulier la masse fraîche du fruit et la teneur en matière sèche de la pulpe et la sucrosité dans une moindre mesure. La croissance de la mangue Cogshall est décomposée en deux phases principales : une première phase de multiplication cellulaire jusqu'à environ 60 DAB, puis une deuxième phase d'extension cellulaire (Léchaudel *et al.*, 2007). Le nombre total de cellule, qui pourrait être approximé par la masse sèche du fruit à 60 DAB, pourrait alors être considéré comme un indicateur du potentiel de croissance maximum du fruit. Un contrôle plus fin de ces masses initiales et l'homogénéisation des fruits à 60 DAB pourrait permettre d'augmenter le calibre, la texture et la sucrosité des fruits tout en réduisant l'hétérogénéité des fruits. La pratique agronomique suggérée par ces résultats serait un éclaircissage raisonné, visant à retirer préférentiellement les petits fruits et ceux positionnés sur des rameaux très ombragés. Le contrôle de l'exposition lumineuse peut être effectué par une sélection des fruits situés sur des rameaux à l'extérieur de la canopée (Trad *et al.*, 2013) ou en taillant l'arbre pour augmenter la pénétration de la lumière dans la canopée.

L'irrigation va impacter les masses sèches et fraîches des fruits. En cas de stress hydrique, les masses fraîches simulées sont en moyenne 30 g inférieures à celles des fruits très irrigués. Cette légère différence est en accord avec l'effet non-significatif de l'irrigation sur la croissance en masse fraîche et sèche observée dans l'étude de Léchaudel *et al.* (2005a). Cependant, l'augmentation du calibre du fruit par l'irrigation se fait au détriment de la teneur en matière sèche de la pulpe et de la sucrosité du fruit. L'humidité en conservation a un effet similaire, certes moins fort, à celui de l'irrigation. L'augmentation de la teneur en matière sèche de la pulpe et de la sucrosité du fruit en cas de stress hydrique fort limitant les apports d'eau ou de très faible humidité augmentant la transpiration du fruit, est causée par la concentration de la matière sèche et des sucres solubles dans le fruit. L'augmentation de la température de conservation augmente les pertes en eau par transpiration et de matière sèche par respiration (Gill *et al.*, 2017b). Cependant, les effets de la température sont plus complexes à prendre en compte car ils se confondent à un aspect temporel lié à la durée de conservation. Des fruits conservés à 10°C auront des transpirations journalières inférieures à ceux conservés à 20°C ou 30°C, mais ces fruits seront aussi conservés sur des périodes plus longues. Finalement, la température de conservation n'a pas d'effet sur la masse fraîche du fruit et la teneur en matière sèche du fruit. A l'inverse, la sucrosité du fruit est très sensible à la température de conservation des fruits. Les faibles températures sont utilisées pour ralentir le métabolisme des fruits (Der Agopian *et al.*, 2011; Gill *et al.*, 2017b) et repousser l'entrée en maturation des fruits (Asiche *et al.*, 2017). Plus les fruits sont conservés longtemps plus le temps de dégradation de l'amidon en sucres est long, permettant d'augmenter fortement la sucrosité du fruit à maturité. Les températures élevées accélèrent les métabolismes mais réduisent la durée de conservation. Les résultats ont suggéré qu'une conservation longue à 10°C permet d'augmenter la sucrosité du fruit.

Identification des pratiques pré et post-récolte permettant potentiellement d'améliorer la qualité des mangues en fonction de la date de récolte

Une sélection des scénarios optimaux par date de récolte a permis d'identifier les combinaisons de facteurs qui sont potentiellement les plus avantageuses pour améliorer la qualité des mangues. Les scénarios identifiés sont très nombreux aux récoltes à 90 DAB et se réduisent de plus en plus avec le temps passé par le fruit sur arbre.

Les scénarios sélectionnés présentent certaines similitudes. Ainsi, les scénarios qui maximisent la qualité des fruits sont ceux pour lesquels la source de carbone est la plus importante, c'est-à-dire avec un rapport feuille :fruit élevé, une forte exposition lumineuse, ainsi qu'une masse sèche du fruit à 60 DAB élevée. Ces trois facteurs permettent d'augmenter tous les indicateurs de qualité et sont relativement aisés à contrôler par des pratiques culturales. De plus, le traitement de température à 30° n'a jamais été sélectionné. Il est donc suggéré que toutes les mangues récoltées avant la maturité devraient être conservées en chambre froide pour améliorer la qualité des fruits et éviter une maturation et sénescence trop précoce du fruit (Vincenot & Normand, 2009).

La récolte à 90 DAB est caractéristique d'une récolte trop précoce dans le développement physiologique du fruit. Ces fruits sont encore relativement petits et peinent à atteindre une masse fraîche de 284 g. Ce poids frais est alors classé en tant que catégorie C qui est la plus petite gamme de fruit trouvée sur le marché international (FAO, 2020). Cependant, il est possible d'obtenir des taux de matière sèche et une sucrosité comparable à des fruits récoltés plus tardivement. Deux stratégies très opposées ressortent des solutions sélectionnées. La première stratégie serait de fortement irriguer et d'utiliser des températures de conservations comprises entre 10° et 20° avec une humidité relative entre 0.85 et 0.92 pour avoir des fruits relativement gros pour la récolte et une qualité interne (DMC et sweetness) modérée. L'autre stratégie serait de limiter fortement l'irrigation et de conserver les fruits longtemps entre 10° et 20° à faible humidité pour maximiser les pertes en eau par transpiration (Mahajan *et al.*, 2008; Caleb *et al.*, 2013), permettant ainsi de concentrer

légèrement les composés dans le fruit mais au détriment de la masse fraîche. Une troisième stratégie se présente alors comme un compromis, où les fruits sont moyennement irrigués et conservés à 10°. Ce compromis permet d'obtenir un calibre satisfaisant avec une bonne qualité interne.

La récolte à 110 DAB se présente comme étant l'une des dates optimales pour la récolte des fruits. Elle correspond aussi à la date la plus précoce conseillée sur l'île de la Réunion (Vincenot & Normand, 2009). Cette date est le point de transition entre la phase de croissance des mangues et le début de la phase de maturation. Les fruits ont pour la majorité atteint un poids proche du poids maximum et ont alors un potentiel de qualité quasi maximal. Ces fruits peuvent atteindre des masses en moyenne supérieures à 350 g, les classant ainsi comme des fruits de calibre B (FAO, 2020) plus attractifs sur les marchés. Les pratiques optimales présentent un profil en termes de stratégies assez similaire à celui identifié pour une récolte à 90 DAB.

Enfin la récolte à 130 DAB peut être considérée comme le stade limite pour la récolte des mangues. Ces fruits sont entrés dans la crise climactériques et seront à maturité physiologiques en quelques jours. Les simulations ont unanimement suggérées que la meilleure pratique de conservation serait alors de conserver ces fruits à 10° avec une humidité égale ou supérieure à 0.85. Enfin, pour l'irrigation les trois niveaux sont représentés dans les solutions retenues. Les pertes en masses fraîche causées par un stress hydrique s'élèveraient de l'ordre d'une trentaine de grammes et sans réel avantage pour la qualité interne.

Selon les stratégies de commercialisation, deux profils de gestion des fruits se dégagent. Premièrement si l'objectif est l'exportation des fruits ou un étalement de la mise sur le marché, alors la date préférentielle de récolte se situe aux alentours de 110 DAB. Les fruits récoltés précocement à 90 DAB ont un calibre trop réduit pour être viable sur le marché. Ces fruits devront être issus de branches fortement exposées au soleil, avec peu de fruits sur le même rameau et une masse initiale élevée, et devront aussi avoir une irrigation modérée à élevée. Une irrigation modérée permettrait de réduire l'utilisation d'eau et éviter ainsi des surcoûts pour le producteur pour une perte de qualité relativement faible par rapport à une irrigation élevée. Ces fruits devront alors être conservés avec une humidité relative supérieure à 0.85 soit à 20° pour une conservation courte dans le cas d'une vente sur le marché local (GMS, transformateur, etc.) ou à 10° dans le cas de fruits conservés plus longtemps (export). Deuxièmement, si l'objectif est la vente directe pour une consommation rapide ou la transformation locale, il n'est pas nécessaire que les fruits soient conservés longtemps. Dans ce cas, il n'y a que peu d'intérêt à récolter les fruits précocement et une récolte à 130 DAB est bien plus adaptée pour ces marchés. Ces fruits qui commencent à mûrir ont déjà une bonne qualité à la récolte. Une conservation à 10° permettrait d'augmenter la concentration des sucres. Cela permet d'obtenir à la fois la meilleure qualité possible du fruit et un meilleur contrôle du stade de maturité du fruit. Ces résultats, qui s'appuient sur des simulations, restent néanmoins théoriques et il y a un besoin de les valider en conditions réelles. Il serait également intéressant de compléter ces résultats par des analyses de type coût-bénéfices pour mesurer le gain économique réel de certaines pratiques, par exemple d'une conservation plus longue à des températures plus basses ou à l'utilisation d'une forte irrigation.

Discussion

L'objectif principal de cette thèse a été l'étude du continuum pré et post-récolte sur l'élaboration de la qualité de la mangue. Trois approches différentes et complémentaires ont été utilisées pour étudier les interactions entre des pratiques agronomiques et de conservation sur la qualité des mangues Cogshall. Une approche expérimentale a permis d'étudier ce continuum au travers du suivi de nombreux indicateurs de qualité. La deuxième approche a été la création et l'étude d'un modèle « sucre » permettant d'évaluer les changements métaboliques liés à l'élaboration des teneurs en sucres du fruit en pré et post-récolte. La dernière approche a été centrée sur l'utilisation d'un modèle « mangue virtuelle » pour effectuer une étude plus générale sur les effets potentiels des pratiques agronomiques et de conservation sur la qualité de la mangue.

L'approche expérimentale présentée dans le chapitre 1 a montré de nombreux effets du ratio feuilles sur fruit, de la date de récolte et des conditions de conservation (température et durée) sur l'élaboration de la qualité des mangues. Ces observations ont permis de confirmer et approfondir de nombreux résultats déjà connus sur la mangue Cogshall (Léchaudel *et al.*, 2005a; Joas *et al.*, 2009; Nordey *et al.*, 2016) ainsi que sur d'autres variétés (Fuchs *et al.*, 1980; Castrillo *et al.*, 1992; Wongmetha *et al.*, 2015; Gill *et al.*, 2017b). Elles ont pu être utilisées pour appuyer les hypothèses de modélisation utilisées dans les chapitres 2 et 3. L'approche de modélisation utilisée dans le chapitre 2 a été basée sur des modèles produits sur d'autres fruits (Génard *et al.*, 1998; Cakpo *et al.*, 2020; Casagrande *et al.*, 2021). Ce modèle permet de prédire les variations des sucres au cours de la maturation en pré et post-récolte en modélisant les flux de carbone. Le modèle mangue virtuelle présenté dans le chapitre 3 a permis de simuler la croissance des fruits ainsi que la décroissance après la récolte. Cela a permis de simuler et de suivre des indicateurs théoriques de qualité comme la masse fraîche (Musacchi & Serra, 2018), le taux de matière sèche (Palmer *et al.*, 2010) et la perception du goût sucré (Magwaza & Opara, 2015).

L'élaboration de la qualité des mangues Cogshall en pré et post-récolte

Les facteurs agronomiques : une influence forte sur la croissance et la qualité des fruits lors de la récolte à maturité

Les protocoles expérimentaux utilisés pour récolter les données nécessaires au travail de thèse ont été établis sur la base de ceux utilisés par Léchaudel *et al.* (2005a) pour les fruits sur arbres et Joas *et al.* (2009) pour les fruits en conservation. La continuité au niveau des protocoles facilite et renforce la comparaison des résultats. Les critères de qualité étudiés décrivent des aspects de la qualité physiques (masse fraîche, taux de matière sèche, dimensions, coloration de la pulpe, etc.), de la qualité interne (concentration en sucres, sucrosité, acidité, etc.) et des indicateurs de maturité (respiration et éthylène).

Mes travaux et ceux d'autres auteurs ont mis en avant l'importance de la relation source-puits qui prend place entre le rameau et le fruit (Lenz, 1979). Cette relation a été étudiée sur de nombreux fruits tel que la pomme (Wibbe & Blanke, 1995), la prune (Seehuber *et al.*, 2011), la myrtille (Jorquera-Fontena *et al.*, 2018), et la mangue (Léchaudel & Joas, 2006; Grechi & Normand, 2019). La disponibilité en carbone a été manipulée expérimentalement en modifiant le nombre de feuilles par fruit par effeuillage et/ou éclaircissage, sur des rameaux bien exposés à la lumière et isolés du reste de l'arbre par une décortication annulaire pour contrôler précisément la disponibilité en carbone. Les expérimentations effectuées entre 2017 et 2019 ont confirmé de nombreux résultats obtenus par Léchaudel *et al.* (2005a) pour des fruits sur arbre et par Joas *et al.* (2009) pour des fruits en conservation. L'application d'un nombre de feuilles par fruit variable a permis de créer des disparités entre les fruits. Ces différences ont été surtout observées sur les aspects physiques des

mangues. Comme observé par Léchaudel *et al.* (2005a), les fruits ayant un nombre de feuilles par fruit élevé ont des masses en moyenne de 100 à 150 g supérieures aux fruits avec un faible nombre de feuilles par fruit lors d'une récolte à maturité. De plus, ces fruits ont aussi un taux de matière sèche bien supérieur. Ces taux peuvent être indicateurs d'une meilleure texture et d'une plus grande sucrosité des fruits (Palmer *et al.*, 2010). Cependant lors de cette étude, le nombre de feuilles par fruit n'a pas eu d'influence significative sur la concentration des sucres. Ces résultats sont en contradiction avec les observations faites par Léchaudel *et al.* (2005a) et Joas *et al.* (2009) sur mangue. Les tests réalisés dans ce travail ont permis d'analyser les cinétiques des sucres en utilisant des modèles GAM (Wood, 2003, 2004) pour interpoler des valeurs entre les mesures. Cette méthode est très différente des analyses par dates réalisées dans ces deux études et pourrait expliquer ces différences observées. Enfin, l'hétérogénéité des données entre 2017 et 2019 (en particulier en 2017) a impacté la précision de ces tests. Cette hétérogénéité aurait pu être causée par des problèmes survenus lors de l'échantillonnage, de la conservation des pulpes jusqu'au transport des échantillons.

De plus, la limitation des sources de carbone est connue pour créer un retard de maturation (Souty *et al.*, 1999; Léchaudel & Joas, 2006). Cependant, ce retard en maturation n'a pas pu être observé lors des deux saisons fruitières étudiées. Les fruits étudiés ont atteint le stade de maturité physiologique à des dates très variées même au sein d'un même traitement de nombre de feuilles par fruit. Cette forte variabilité est en grande partie responsable de l'absence de preuve concrète sur un éventuel retard de la maturation lorsque le nombre de feuilles par fruit est faible. De plus, l'absence d'effet de ce nombre de feuilles par fruit a été confirmée pour les fruits conservés en chambre froide. Ces résultats ont renforcé l'hypothèse que les limitations de la source de carbone influencent uniquement la croissance du fruit et n'a pas d'effet sur la maturation des mangues lors de la conservation.

L'utilisation du modèle mangue virtuelle a permis d'étudier les effets potentiels des facteurs influençant directement la relation source-puits (rapport feuille :fruit, exposition lumineuse, masse initiale du fruit à 60 DAB), en considérant un grand nombre de combinaisons entre plusieurs niveaux pour chacun de ces facteurs, ce qui était difficilement réalisable expérimentalement. De plus, les effets de l'irrigation ont pu être ajoutés à cette étude en considérant le potentiel hydrique du rameau comme un indicateur du niveau d'irrigation. L'effet de l'irrigation et du stress hydrique a été uniquement testé durant la saison 2001 à 2002 par Léchaudel *et al.* (2005a). L'utilisation d'un modèle a pour avantage de s'affranchir de la complexité des protocoles de mesures et de construire des plans d'expérience virtuels optimaux. Il est alors possible de tester en un temps réduit et pour un faible coût, des centaines voire des milliers de scénarios pour estimer les effets de facteurs potentiels sur l'élaboration de la qualité (Grechi *et al.*, 2021). Dans le cadre de cette étude, plus de 2 000 scénarios qui croisent les nombreuses pratiques agronomiques et de conservation ont été générés par le modèle mangue virtuelle. Les fruits irrigués avec une large source de carbone (grand nombre de feuilles et une bonne exposition lumineuse) ont montré une plus grande qualité à maturité. Ces conditions théoriquement optimales nécessitent à la fois une sélection des plus gros fruits lors de l'éclaircissage, une gestion de la taille et du verger pour maximiser l'exposition lumineuse ainsi qu'une forte irrigation pour éviter tout stress hydrique lors de la croissance des fruits. Cependant, ces conditions théoriquement optimales entraîneraient des surcoûts par les fortes consommations d'eau, de temps humain pour appliquer les traitements ainsi que des baisses de rendement pour des éclaircissages trop importants. Les simulations ont aussi suggéré que les différences entre une forte irrigation et une irrigation raisonnée sont relativement faibles. En revanche, les simulations suggèrent que l'effet d'un stress hydrique va limiter fortement la croissance du fruit en altérant la relation source-puits entre le fruit et l'arbre (Damour *et al.*, 2009; Dong & Beckles, 2019). De plus, dépasser 80 feuilles par fruits n'apporterait que des augmentations limitées en poids frais des fruits et en taux de matière sèche de la pulpe. Ces observations suggèrent alors qu'un bon scénario serait de conserver les régimes d'irrigations raisonnées utilisés actuellement (Vincenot & Normand, 2009; Normand *et al.*, 2011) tout en ajustant au mieux les autres pratiques agronomiques facilement contrôlables. L'éclaircissage pourrait alors se limiter au retrait des fruits présentant un développement limité (Léchaudel *et al.*, 2005b; Léchaudel

& Joas, 2007) ou des défauts physiques importants (décoloration, dommages, etc.). Il faudrait en parallèle utiliser des pratiques de taille permettant d'assurer une exposition suffisante des rameaux portant des fruits dans toute la canopée. Les pratiques agronomiques tiennent un rôle central quant au potentiel de qualité des fruits après la récolte (Léchaudel & Joas, 2007; Bertin & Génard, 2018). La qualité des fruits à la récolte détermine en grande partie la qualité des fruits à maturité, après conservation (Guerra & Casquero, 2008; Kour *et al.*, 2018). Les pratiques de conservation peuvent être alors considérées comme des leviers de contrôle pour atteindre cet optimum de qualité. Les résultats expérimentaux ainsi que les modèles appuient ce lien entre qualité à la récolte et qualité finale. Une fois récoltés, les fruits n'ont plus accès aux sources de carbone et d'eau de l'arbre. Les fruits récoltés perdent ainsi de l'eau par leur transpiration (Caleb *et al.*, 2013) et consomment des sucres pour leur respiration (Weis, 2014; Colombié *et al.*, 2017). Ces fruits mûrissent en convertissant la quasi-totalité de l'amidon en sucres solubles qui sont stockés dans la pulpe ou consommés pour fournir l'énergie nécessaire à toutes les modifications prenant place lors de la maturation (changement de texture, couleur, crise climactérique, etc.).

La récolte : point clé de la qualité des mangues

La date de récolte est un facteur clé dans la vie du fruit qui impactera sa qualité à maturité (Léchaudel & Joas, 2006; Guerra & Casquero, 2008; Joas *et al.*, 2012; Kour *et al.*, 2018). Le choix de la date de récolte prend en compte une multitude de facteurs (agronomiques, humains, marchés de commercialisation, etc.). Seules deux caractéristiques majeures ont été considérées pour ce travail de thèse : la qualité du fruit lors de la récolte et le temps de conservation nécessaire pour obtenir des fruits mûrs prêts à être consommés ou transformés. Ces deux caractéristiques sont en opposition l'une à l'autre. Une récolte précoce cause des pertes de qualité importantes au profit d'un temps de conservation allongé (Casquero & Guerra, 2009). Des fruits récoltés tardivement présentent de meilleures qualités physiques et internes, mais ils présentent aussi des durées de conservation bien plus réduites (Joas *et al.*, 2009). Cette relation antagoniste a été observée sur les données expérimentales et simulées et est un des sujets centraux de cette étude du continuum entre le pré et le post-récolte.

Les mangues Cogshall sont généralement récoltées à deux stades de maturité (Vincenot & Normand, 2009). Le premier stade, plus précoce, correspond à un stade appelé "Vert Mature". A ce stade physiologique le fruit est en fin de croissance et n'est pas encore entré dans la phase climactérique. Cependant, le stade "Vert Mature" est impossible à distinguer visuellement des mangues encore en pleine croissance (Léchaudel *et al.*, 2010) dite "Verte". Le stade "Vert" correspond à une transition durant laquelle le fruit accumule de l'amidon et où peu de changements prennent place (Vincenot & Normand, 2009; Léchaudel, 2004). Ce stade peut être considéré comme la phase principale de croissance et d'accumulation en amidon du fruit. Vers 110 DAB, cette phase d'accumulation prend fin et la maturation est alors initiée (Léchaudel *et al.*, 2005a). Les récoltes précoces au stade "Vert" n'apportent aucun réel avantage. Ces fruits présentent des temps de conservation presque identiques à des fruits récoltés au stade "Vert Mature" mais avec une qualité générale réduite. Le deuxième stade, appelé "Point Jaune", correspond à des mangues ayant entamées leur processus de maturation et qui entrent dans la crise climactérique. Durant la crise climactérique, les fruits subissent de nombreuses modifications internes et externes en un temps relativement limité. Une fois que la crise climactérique a débuté, le fruit ne pourra être conservé que quelques jours en chambre froide (Joas *et al.*, 2009; Vincenot & Normand, 2009).

Les résultats des années 2018-2019 ont montré que la maturation des fruits sur arbre est potentiellement initiée aux alentours de 110 DAB, alors qu'aucune réelle émission d'éthylène ne soit encore détectable (Nordey, 2014). La crise climactérique n'apparaît en général qu'une vingtaine de jours plus tard vers 130 DAB. Cette courte période peut être considérée comme l'initialisation de la maturation où les sucres solubles seront alors concentrés mais sans qu'aucun changement physique (aspect et texture) ne soit encore obser-

vable. Cette période de maturation lente peut être considérée comme le moment optimal de récolte pour des conservations nécessitant un contrôle fin du processus de maturation. De plus, les fruits peuvent alors être conservés à minima une quinzaine de jour avec des températures de conservation comprises entre 10°C et 20°C (Joas *et al.*, 2009).

La récolte des fruits modifie profondément leurs métabolismes (Etienne *et al.*, 2002; Casagrande *et al.*, 2021). La récolte semble, d'une manière générale, déclencher la maturation des mangues Cogshall. En effet, les résultats expérimentaux ainsi que les modèles ont montré que le fruit entre dans un processus de maturation peu de temps après la récolte. La récolte va forcer le fruit à mûrir précocement dans les cas des fruits "Vert" et "Vert Mature". La mangue émet de large quantité d'éthylène lorsque qu'elle est sujette à certains chocs physiques ou stress (FAO, 2018). L'émission d'éthylène liée à la récolte peut être bloquée par un abaissement rapide des températures (De La Cruz Medina & García, 2002). Cette maturation induite par la récolte est cependant fortement influencée par les conditions de conservation et diffère de celle observée sur les fruits encore sur arbre. Une conservation avec des températures comprises entre 10°C et 20°C permet de contrôler efficacement les émissions de gaz (i.e., CO₂ et éthylène) (Pech *et al.*, 2012; Nordey *et al.*, 2016), les métabolismes secondaires ainsi que les variations d'acidité des fruits. Les conservations à 10°C ont cependant montré des ralentissements moins marqués sur les concentrations des sucres après récolte. Les résultats observés lors des expérimentations confirment que les traitements à 10°C ralentissent les métabolismes liés aux sucres (Joas *et al.*, 2009) et l'arrêt presque total des variations d'acidité (Hossain *et al.*, 2014) et de la respiration (Rosalie *et al.*, 2018). Cet arrêt de variation de respiration est accompagné d'un arrêt d'émission presque total d'éthylène permettant ainsi de conserver les fruits longtemps à un stade non mature. Cependant cela ne sera possible que si le fruit n'est pas encore entré dans la crise climactérique.

Il y a généralement deux profils de récolte qui peuvent être identifiés. Le premier profil correspond à des mangues destinées à une conservation dite de moyenne à longue durée. Les fruits conservés à moyenne durée peuvent être exportés par avion ou simplement conservés pour être vendus localement avec l'objectif d'allonger la mise sur le marché. Les fruits à conservation longue durée correspondent à des fruits destinés à de l'exportation par bateau. Les mangues sont conservées à des températures avoisinant les 10°C pendant plusieurs semaines pour bloquer totalement l'apparition de la crise climactérique. Les fruits seront récoltés entre 90 et 110 DAB, au stade Vert-Mature où la maturation est initiée. Puis les conditions de conservation seront fixées en fonction des objectifs de conservation de moyenne ou longue durée. Le deuxième scénario correspond à des fruits récoltés au début de la crise climactérique. Ces fruits récoltés entre le "Point Jaune" et la pleine maturité, sont destinés à de la vente locale directe ou alors exportés par avion. Ces fruits présenteront les meilleures qualités physiques et gustatives possibles mais ne pourront être conservés que quelques jours maximums après la récolte (Vincenot & Normand, 2009).

Les pratiques de conservation : des objectifs variés selon les marchés souhaités

Les conditions de croissance des fruits, les pratiques agronomiques et le stade physiologique à la récolte impactent la qualité potentielle des fruits à maturité. Les conditions de conservations sont alors utilisées pour allonger la durée de vie du fruit (Zhao *et al.*, 2021), limiter les pertes de fruits et assurer les meilleures conditions de maturation pour exprimer au maximum ce potentiel de qualité à la récolte.

Les critères de conservation testés dans cette thèse ont été des traitements de température avec des temps de conservations différents (18 jours à 12°C puis à 20°C jusqu'à pleine maturité ou 20°C jusqu'à pleine maturité). Les limitations matérielles n'ont pas permis de contrôler les humidités relatives et la composition atmosphérique des chambres froides. Les humidités relatives ont été mesurées tout au long des conservations et sont restées comprises entre 85% et 95% avec une moyenne avoisinant les 91%. La composition atmosphérique de la chambre a été supposée constante tout au long de l'étude et la concentration d'éthylène présent

naturellement a été supposée suffisamment basse pour ne pas de modifier la maturation des fruits entreposés (De La Cruz Medina & García, 2002).

Le premier traitement étudié correspondait à des fruits stockés à 20°C jusqu'à atteindre leur maturité physiologique. La maturité physiologique a été définie comme étant le point où le fruit ne montre plus aucune coloration verte. Ce stade est le dernier point dans la maturation avant le début de la sénescence. Pour les deux premières récoltes ("Vert" et "Vert Mature"), les fruits ont atteint cette maturité physiologique après 15 jours de conservation en moyenne. Les fruits récoltés au stade "Point Jaune" ont atteint la maturité physiologique en moyenne 5 jours après la récolte. Ces fruits ont, pour la grande majorité, des poids frais, des concentrations en sucres et des taux de matières fraîches plus élevées que des fruits récoltés plus précocement. Il est alors impératif de consommer ou transformer ces mangues avant que la sénescence ne commence. Cette limitation en temps va limiter la vente de ces fruits au marché local ou nécessite d'exporter ces mangues par avion entraînant ainsi une forte augmentation des coûts de transport et des prix de ventes comparés à des fruits exportés par conteneurs. La conservation à 20°C a pour avantage de permettre une maturation lente du fruit. Les sucres vont pouvoir être concentrés au maximum tout en assurant une acidité finale faible et une coloration jaune conforme aux attentes du marché. Et aucun changement de température ou de traitement d'éthylène ne seront utile pour ces fruits (De La Cruz Medina & García, 2002). La conservation à 20°C reste relativement peu froide ce qui permet de n'impacter que légèrement les métabolismes primaires (Joas *et al.*, 2009; Gill *et al.*, 2017b) et secondaires (Rosalie *et al.*, 2018) tout en limitant les dommages causée par le froid, comme des lésions de l'épiderme ou des changement de coloration causés par un séchage du fruit (Der Agopian *et al.*, 2011; Junmatong *et al.*, 2012). De plus, même si les modèles suggèrent que les pertes quotidiennes en eau et par respiration sont aussi plus importantes, les mesures et les simulations ont suggérées que les pertes cumulées sont dans tous les cas négligeables comparées à la masse totale du fruit car les humidités relatives ont été constamment maintenue a des valeurs élevées ce qui a limité la transpiration. Certaines études (Matas *et al.*, 2005; Mahajan *et al.*, 2008) et les simulations du modèle mangue virtuelle mettent en avant que les phénomènes de transpiration sont plus influencés par l'humidité relative que par la température de conservation.

Le deuxième traitement de température (18 jours à 12°C puis 5 jours à 20°C) a pour objectif de simuler des conditions possibles de conservation pour des fruits conservés plusieurs semaines (Vincenot & Normand, 2009; De La Cruz Medina & García, 2002). Ces durées de conservations peuvent être utiles pour l'exportation utilisant des conteneurs réfrigérés (par bateaux ou camions) ou pour étaler la vente des mangues au-delà de la saison de récolte (généralement entre décembre et février pour la mangue Cogshall, Vincenot & Normand (2009)). Durant la phase à 12°C, les fruits ne présentaient aucun signe de maturation ni de dégradation (lésion, maladie, décoloration, etc.). Cependant les mesures ont montré que les concentrations de sucres étaient proches de celles des fruits à maturité et que la quasi-totalité de l'amidon avait été dégradé. Cette température crée un ralentissement drastique des métabolismes secondaires (Rosalie *et al.*, 2018) mais a très peu d'effet sur le métabolisme primaire. La respiration et la production d'éthylène sont elles aussi relativement limitées à cette température (Nordey *et al.*, 2016). En revanche, les sucres solubles sont synthétisés tant qu'il y a de l'amidon à dégrader (Silva *et al.*, 2008). Après les 18 jours à 12°C, les mangues ont été placées à 20°C pour permettre de finir la maturation complète des fruits. Cette étape est indispensable pour obtenir la coloration, la texture attendue et également d'abaisser l'acidité de la mangue sans injection d'éthylène dans la chambre froide (De La Cruz Medina & García, 2002). Ces changements sont très similaires à ceux observés sur des fruits entrant dans la crise climactérique sur arbre. En revanche, ils se font beaucoup plus rapidement dans ce traitement que pour des fruits stockés à 20°C ou sur arbre.

Cette conservation au froid peut présenter quelques limitations. Premièrement les températures basses de conservation sont coûteuses et probablement difficiles à mettre en place sur les continents les plus pauvres (Afrique et Asie du Sud) qui sont des grands bassins de production. Deuxièmement, le contrôle de la tempé-

rature et de l'humidité relative est bien plus important pour ces conservations longues sous des températures faibles. En effet, en dessous de 10°C les risques de lésions de l'épiderme (séchage, brûlures, craquelures, etc.) augmentent rapidement (Phakawatmongkol *et al.*, 2004). D'autre part, le modèle mangue virtuelle suggère que l'effet de l'humidité relative est très fort à température basse à cause des durées de conservation bien plus longues. Ainsi les pertes en eau peuvent rapidement se traduire par un "séchage par le froid" des fruits si les humidités tombent en dessous de 90%.

Limites et perspectives du travail de thèse

Limites et forces de notre approche expérimentale

Les expérimentations effectuées durant cette thèse ont été limitées par deux facteurs : la disponibilité en fruit et le contrôle de l'humidité des chambres froides.

La faible disponibilité en fruits sur le verger de la station expérimentale a été une limitation qui a demandé un remaniement profond des protocoles d'échantillonnage lors de la saison fruitière 2017-2018. Il n'a pas été possible de réaliser un plan expérimental croisant les pratiques agronomiques et de conservation comme cela a été fait pour la saison 2018-2019. Une année supplémentaire de donnée aurait permis d'analyser plus précisément les différents effets étudiés dans le premier chapitre de cette thèse en incluant l'effet de la saison. De plus, l'ajout de l'effet de la saison et l'augmentation du nombre de points aurait pu permettre d'obtenir des résultats plus conformes avec ceux observés dans les études précédentes (Léchaudel *et al.*, 2005a; Joas *et al.*, 2009). Il serait nécessaire de réaliser une nouvelle étude identique à celle réalisée en 2018-2019 pour pouvoir affiner les résultats et les confirmer.

Le problème principal des chambres froides utilisées lors des expérimentations était le manque de contrôle de l'humidité relative. Ceci ne nous a pas permis de prendre en compte ce facteur dans notre étude. Ces humidités ont été gérées ponctuellement par l'ajout d'une source d'eau au sein de la chambre froide quand les valeurs approchaient de 85%. Cependant les humidités entre les chambres utilisées se sont avérées parfois assez différentes allant de 89% à 94%.

Un point important de cette thèse a été le choix et la diversité des mesures réalisées. L'objectif a été de réaliser un ensemble de mesures complémentaires permettant d'évaluer la qualité générale du fruit. Ces mesures ont permis d'évaluer les propriétés physiques (masse fraîche, masse sèche, couleur, dimensions), chimiques (acidité titrable, dosage des sucres, °brix, etc.), hydriques (transpiration du fruit, potentiel hydrique et osmotique de la pulpe) des mangues, ainsi que leur capacité à émettre des gaz (CO_2 et éthylène).

Néanmoins, en ce qui concerne les mesures des gaz, quelques limites de la méthode ont été identifiées. Un soucis potentiel venait de l'utilisation de viales apposées sur la peau du fruit pour pouvoir effectuer des mesures non destructives de respiration et d'éthylène (Léchaudel *et al.*, 2005a; Nordey *et al.*, 2016). Les viales sont faciles à poser et permettent de mesurer les émissions des fruits en utilisant des seringues hermétiques pour échantillonner du gaz dans la viale. Ces viales sont surtout utiles pour mesurer les émissions de gaz facilement pour des fruits sur arbres. Cependant, le volume relativement limité de l'enceinte crée une zone propice pour favoriser la concentration des gaz. Ce volume va limiter la quantité de gaz prélevé et la pause va créer des dommages localisés qui peuvent provoquer un mûrissement local du fruit. Il a parfois été observé sur des fruits proches du "Point Jaune" que la peau et la pulpe situées sous cette viale avaient mûries précocement. Le stress de la pause de la vial peut déclencher une émission locale d'éthylène qui entraînera

une augmentation de la synthèse d'éthylène par auto-régulation (Génard & Gouble, 2005). En revanche, cet effet local de la vialité n'impacterait pas la maturation du fruit entier, compte tenu que la vialité n'est posée que 24h avant l'analyse destructive du fruit. Par ailleurs, les conditions météorologiques (vents, pluies, etc.) et la position du fruit peu accessible dans la canopée ont parfois rendu les prélèvements de gaz dans la vialité hasardeux. Il est alors possible que des contaminations ou des pertes de gaz aient pu avoir lieu sans pour autant être détectées et quantifiées. Pour permettre une comparaison exacte des émissions de gaz entre les fruits sur arbres et ceux en chambre froide, les mêmes vialités ont été utilisées pour l'étude des fruits en conservation. Des mesures auraient pu être effectuées en installant les fruits entiers dans une enceinte relativement large pour éviter tout effet de maturation locale forcée, comme cela avait été fait par Nordey (2014). Ce type de mesures a pour avantage de supprimer les erreurs dues au prélèvement des gaz et de limiter au maximum les effets de l'enceinte sur les émissions naturelles d'éthylène.

En résumé, la démarche expérimentale a répondu à l'ensemble des attentes initiales de ce travail de thèse à l'exception du plan expérimental partiellement couvert lors de la saison 2017-2018. Une meilleure maîtrise de l'humidité permettrait d'aborder l'effet de ce facteur. Un point fort est la mise en place d'un protocole de mesure complet sur le continuum pré- et post-récolte, qu'il faudrait néanmoins affiner pour la partie gaz.

La simplicité du modèle de métabolisme des sucres est autant une force que l'origine de ses faiblesses

Le modèle de métabolisme des sucres créé dans le cadre de la thèse s'inspire de l'approche de modélisation utilisée pour de nombreux fruits (Génard *et al.*, 1998; Cakpo *et al.*, 2020; Casagrande *et al.*, 2021). Cette approche décrit les variations des teneurs en sucres en utilisant une structure de modèle relativement simple (basée sur la modélisation des flux entre sucres) et un nombre de paramètres limités. Cette approche de modélisation se présente comme de complexité intermédiaire entre les modèles mécanistes décrivant les flux métaboliques qui prennent place dans une cellule (Etienne *et al.*, 2015; Desnoues *et al.*, 2018) et des modèles empiriques (Dorey *et al.*, 2016a).

Le modèle de métabolisme des sucres développé lors de ce travail sur la mangue a été construit autour de trois grandes hypothèses permettant de simplifier sa structure générale. Premièrement, le fruit est considéré comme une cellule unique et sans compartiment interne (vacuole, mitochondrie, etc.). Cette simplification permet de s'affranchir des interactions complexes entre ces structures cellulaires et de l'action des nombreux transporteurs (Shiratake & Martinoia, 2007; Desnoues *et al.*, 2018). Deuxièmement, les seuls composés suivis étaient le saccharose, l'amidon, le fructose et le glucose. Tous les autres composés carbonés (acides, parois cellulaires, etc.) (Léchaudel *et al.*, 2005a) ont été regroupés en un seul bloc n'interagissant que peu avec le reste des composés. La troisième hypothèse de construction a été de ne faire varier les flux entre composés qu'en fonction du temps. Cette hypothèse se présente en opposition avec l'approche intégrant des effets de température ou de croissance comme implémenté dans d'autres modèles (Lescourret *et al.*, 1998; Casagrande *et al.*, 2021). Cela a permis de n'inclure les effets de l'environnement et des pratiques qu'au travers du flux de carbone entrant dans les cellules du fruit et de sa respiration. Ces trois hypothèses de construction ont permis de simuler les variations du saccharose, fructose, glucose et de l'amidon relativement précisément en pré et post-récolte en utilisant une structure unique. Cependant, nous avons montré que les paramètres prenaient des valeurs très différentes entre ces deux périodes ce qui traduit d'importants changements métaboliques.

Ce modèle parvient à s'adapter assez correctement aux différentes conditions de croissance et de conservation testées dans les études précédentes (Léchaudel *et al.*, 2005a, 2007; Joas *et al.*, 2009) et celles testées lors de cette thèse. Ces résultats suggèrent que cette approche simpliste du fruit permet de créer un modèle se rapprochant des variations réellement observées. Toutefois, il présente quelques limites quant à sa

capacité de prédiction des hexoses ainsi que l'adaptabilité aux conditions de conservations. Dans la forme actuelle, le glucose est utilisé comme un intermédiaire métabolique avec une concentration faible et stable mais qui participe à de nombreux échanges. Même si les prédictions restent proches des valeurs réelles, le modèle ne parvient pas à modéliser les variations du glucose. De plus, le fructose est régulièrement surestimé en début de croissance en pré-récolte pour éviter une baisse trop forte lors de l'apparition de la respiration climactérique. Enfin, le modèle en post-récolte prédit des variations de sucres uniquement en fonction du temps et des concentrations en sucres à la récolte et l'effet de la température a été uniquement ajouté au travers de la respiration. Le modèle sucre ne parvient donc pas à simuler les variations de cinétiques induites par la température.

Des études sur la pêche ont montré la dépendance de certain flux de sucres au RGR (relative growth rate) en pré-récolte et à la température en post-récolte (Lescourret *et al.*, 1998; Casagrande *et al.*, 2021). La dépendance au RGR a été étudiée dans le cadre de cette thèse, mais elle n'a montré qu'un lien très limité avec les variations des concentrations en sucres dans la mangue (données non présentées). En revanche, les résultats expérimentaux ont mis en avant l'importance de la température sur l'élaboration de la qualité en conservation. Dans l'état actuel, le modèle ne prend en compte la température que dans le calcul de la respiration ce qui n'a pas permis de simuler correctement les différences de teneurs en sucres suivant les traitements de température. Il serait possible d'améliorer le modèle par l'ajout d'équations d'Arrhenius (Rahayu & Bintoro, 2019; Casagrande *et al.*, 2021) qui permettent de prendre en compte l'impact de la température sur les flux de sucres. Il est possible d'ajouter ces équations pour le calcul de chaque flux ce qui augmenterait le nombre de paramètres de 10 à 15. L'étude de la réponse des flux et éventuellement des enzymes impliquées (amylases, SuSy, SPS, phospho-glucose isomérase, etc.) à la température pourrait permettre de déterminer les flux réellement sensibles à la température et donc de diminuer l'augmentation du nombre de paramètres.

Le modèle mangue virtuelle : un modèle couplant croissance du fruit et qualité dans le continuum pré et post-récolte

Le modèle mangue virtuelle ainsi construit permet de tester de très nombreuses pratiques agronomiques pour servir d'appui à la recherche d'itinéraires techniques plus performants. La possibilité de simuler en quelques secondes une saison de culture est un aspect important de ce travail de thèse qui permettra de réduire le temps et les coûts pour de futures recherches. Ainsi, le modèle pourra-être utilisé pour rechercher virtuellement les meilleures expérimentations à réaliser sur le terrain pour répondre à diverses questions de recherche. Un aspect qui n'a pas été abordé dans cette thèse est celui de la variabilité génétique. Celle-ci est importante chez la mangue et ce type de modèle est un outil a priori très puissant pour analyser la diversité génétique (Quilot *et al.*, 2005a,b). Il peut aussi permettre d'aborder virtuellement le phénotypage de nombreux génotypes en évaluant un ensemble de caractères parfois difficiles d'accès à la mesure (Génard *et al.*, 2010). Le modèle mangue virtuelle peut également être extrêmement utile pour tester des nouvelles combinaisons de pratique pour améliorer la production des mangues Cogshall en prenant en compte l'alternance de production (Normand, 2014) et des conditions météorologiques atypiques.

Cependant, dans l'état actuel, deux aspects majeurs manquent dans le modèle mangue virtuelle. Le premier concerne la prédiction de la maturité. L'éthylène peut être utilisé comme indicateur de maturité car l'augmentation des émissions signifie le début de la maturation rapide du fruit et la stabilisation des émissions permet d'identifier la maturité physiologique (Léchaudel, 2004). Enfin, les émissions d'éthylène vont provoquer un ramollissement du fruit (Pech *et al.*, 2012; Bonghi *et al.*, 2018) ainsi qu'un changement de coloration du fruit pour obtenir des mangues avec un épiderme jaune et une chair orangée (Nordey *et al.*, 2014, 2016). Même si les données d'émission d'éthylène ont été collectées dans cette thèse, aucun modèle "gaz" regroupant un modèle de respiration et d'émission d'éthylène n'existe sur la mangue. Le modèle de

respiration comprenant l'effet de la respiration climactérique permet d'obtenir des estimations de respiration correctes sur l'ensemble des jeux de données à disposition. Un premier prototype de modèle de production d'éthylène chez la mangue avait été proposé par Nordey (2014). Ce modèle se basait sur le cycle de Yang (Génard & Gouble, 2005; Pech *et al.*, 2012) pour représenter la synthèse des composés (ACC, MACC, etc.) permettant l'obtention de l'éthylène. Une étape prochaine pour le modèle mangue virtuelle sera de finaliser ce travail sur la mangue, de le tester avec les mesures effectuées dans cette thèse et de l'intégrer au modèle mangue virtuelle.

Deuxièmement, le modèle mangue virtuelle doit pouvoir prédire les variations des acides en pré et en post-récolte car ce sont (1) des osmoticums importants pour la gestion des flux d'eau dans le fruit et (2) des composés dont la concentration joue un rôle central sur la perception du goût sucré des fruits (Musacchi & Serra, 2018). Pour le moment les acides sont prédits en pré-récolte en utilisant une relation empirique basée sur les degrés jours et la masse sèche de la pulpe des fruits. Il n'est pas possible de prédire les concentrations en acides pendant la phase de conservation avec cette relation. Un modèle empirique pourrait être établi en post-récolte. De façon à avoir un modèle plus générique, il serait plus pertinent d'envisager une modélisation mécaniste en nous basant par exemple sur les travaux de Lobit *et al.* (2003, 2006) et de Etienne *et al.* (2014).

L'objectif général de ce travail de thèse a permis d'approfondir des connaissances sur l'élaboration de la qualité de la mangue au travers du continuum pré et post-récolte. Cette thèse couplant des approches expérimentales et de modélisation a été presque exclusivement centrée sur trois indicateurs majeurs de la qualité des fruits : la masse fraîche du fruit, le taux de matière sèche de la pulpe et la concentration en sucres. Il serait pertinent d'élargir ce spectre dans le futur. Le modèle mangue virtuelle intègre une part importante des informations qui ont été collectées dans cette thèse. C'est une représentation d'un monde (ici la mangue) virtuel, mais qui aidera à l'exploration de la complexité du monde réel tant pour une meilleure compréhension du fonctionnement du fruit que pour des objectifs appliqués de choix des actes techniques pertinents (en pré ou en post-récolte) en fonction des objectifs des producteurs de mangues.

Annexes

Annexe 1 : Matériel supplémentaire du chapitre 1

Variable (units)	Orchard A (2017-2018)		Orchard A (2018-2019)	
	DAB ^a	LF	DAB ^a	LF
FM (g)	10 ⁻⁸ ; 10 ⁻⁷	10 ⁻¹¹	10 ⁻¹⁶ ; 10 ⁻¹⁴	10 ⁻⁶
DMC (gDM/gFW)	0.23; 0.01	0.002	10 ⁻¹³ ; 10 ⁻¹¹	10 ⁻⁹
Sucrose (g/gFM)	10 ⁻⁶ ; 10 ⁻¹¹	0.27	10 ⁻¹⁶ ; 10 ⁻¹⁶	10 ⁻⁵
Starch (g/gFM)	0.061; 0.24	0.016	0.015; 0.048	0.050
Fructose (g/gFM)	10 ⁻⁴ ; 10 ⁻⁶	0.45	10 ⁻⁵ ; 10 ⁻⁷	0.87
Glucose (g/gFM)	0.012; 0.0022	0.63	0.0058; 10 ⁻⁴	0.022
CO ₂ (gC/day)	0.11; 0.0017	0.48	10 ⁻⁴ ; 10 ⁻⁷	10 ⁻⁴
TTA (meq/100mL)	10 ⁻¹¹ ; 10 ⁻¹¹	0.39	10 ⁻¹⁶ ; 10 ⁻¹⁶	0.13
Hue angle (°)	10 ⁻⁵ ; 10 ⁻⁴	0.83	10 ⁻¹⁶ ; 10 ⁻¹⁶	0.076

TABLE S1.1 – P-values of the Wald test analysis testing the effect of leaf-to-fruit ratio (LF) and time in days after bloom (DAB) on the kinetics of fruits quality traits and maturation indicator of non-harvested fruits during the 2017-2018 and 2018-2019 production seasons in orchard A. For the effect of the time (DAB), a p-value was generated for each factor (LF) modality. a : first value is the p-value of the DAB for a LF of 25 and the right p-value correspond to the effect of DAB with a LF of 100

Variable (units)	Orchard A (2018-2019)			Orchard B (2017-2018)	
	LF	Stage	Temp	Stage	Temp
FM (g)	10 ⁻⁷	0.0184	0.52	0.0029	0.83
DMC (gDW/gFW)	10 ⁻³	10 ⁻⁴	0.43	10 ⁻⁷	0.30
Sucrose (g/gFW)	0.063	0.049	0.036	0.0075	10 ⁻⁴
Starch (g/gFW)	0.11	0.084	0.0036	10 ⁻⁵	10 ⁻⁴
Fructose (g/gFW)	0.0024	10 ⁻⁷	0.035	10 ⁻⁵	0.014
Glucose (g/gFW)	10 ⁻⁷	0.017	10 ⁻⁴	0.47	0.40
TTA (g/L)	0.93	10 ⁻⁷	10 ⁻⁹	10 ⁻⁴	10 ⁻⁶
CO ₂ (gC/day)	10 ⁻⁴	0.63	10 ⁻⁷	0.96	0.2
Hue angle (°)	0.40	10 ⁻⁷	10 ⁻¹⁰	0.0015	10 ⁻⁵

TABLE S1.3 – P-values of the Wald test analysis testing the effect of leaf-to-fruit ratio (LF), maturity stage of the fruit at harvest (Stage) and storage temperature (Temp) on the kinetics of fruits quality traits and maturation indicator of harvested fruits during the 2017-2018 (orchard B) and 2018-2019 (orchard A) production seasons.

Variable (units)	DAH							
	LF 100				LF 25			
	G - 12°C	G - 20°C	MG - 12°C	MG - 20°C	G - 12°C	G - 20°C	MG - 12°C	MG - 20°C
Orchard A (2018-2019)	G - 12°C	G - 20°C	MG - 12°C	MG - 20°C	G - 12°C	G - 20°C	MG - 12°C	MG - 20°C
FM (g)	0.40	0.11	0.47	0.11	0.093	0.46	0.29	0.028
DMC (gDW/gFW)	0.48	0.31	0.63	0.81	0.31	0.17	0.22	0.048
Sucrose (g/gFW)	10 ⁻⁵	10 ⁻⁶	10 ⁻⁷	10 ⁻⁹	0.0065	0.0063	0.012	10 ⁻⁶
Starch (g/gFW)	10 ⁻⁴	10 ⁻¹⁰	10 ⁻⁵	10 ⁻¹¹	0.0051	10 ⁻⁸	10 ⁻⁴	10 ⁻⁷
Fructose (g/gFW)	10 ⁻⁶	0.0018	0.0036	10 ⁻⁶	0.034	0.0063	0.081	10 ⁻⁵
Glucose (g/gFW)	0.14	0.051	0.40	0.052	0.034	0.018	0.44	0.011
TTA (g/L)	0.27	10 ⁻⁸	0.18	10 ⁻⁶	0.33	10 ⁻⁹	0.43	10 ⁻⁵
CO ₂ (gC/day)	0.52	0.046	10 ⁻⁶	0.12	0.35	10 ⁻⁶	0.053	0.0038
Hue angle (°)	10 ⁻⁶	10 ⁻¹⁶	0.086	10 ⁻⁷	10 ⁻⁵	10 ⁻¹⁶	0.098	10 ⁻⁹
Orchard B (2017-2018)	G - 12°C	G - 20°C	G - 20°C	MG - 12°C	MG - 12°C	MG - 20°C	MG - 20°C	
FM (g)	0.81	0.35	0.22	0.66				
DMC (gDW/gFW)	0.10	0.021	0.037	0.024				
Sucrose (g/gFW)	10 ⁻⁸	10 ⁻¹¹	0.0016	10 ⁻⁸				
Starch (g/gFW)	10 ⁻⁵	10 ⁻¹⁶	10 ⁻⁴	10 ⁻¹⁶				
Fructose (g/gFW)	0.0023	10 ⁻⁴	0.56	0.59				
Glucose (g/gFW)	0.011	0.050	0.17	0.012				
TTA (g/L)	0.0080	10 ⁻¹²	0.83	10 ⁻⁸				
CO ₂ (gC/day)	0.043	0.56	0.13	0.26				
Hue angle (°)	0.0070	10 ⁻¹²	0.73	10 ⁻⁴				

TABLE S1.2 – P-values of the Wald test analysis testing the effect of the DAH on the kinetics of fruits quality traits and maturation indicator of harvested fruits during the 2017-2018 (orchard B) and 2018-2019 (orchard A) production seasons.

Treatment	Estimated date	Standard Error	Lower	Upper
G - LF 25 - 12°C	93	5.9	93	102
G - LF 100 - 12°C	93	2.3	93	102
G - LF 25 - 20°C	93	2.0	93	101
G - LF 100 - 20°C	93	6.6	79	105
MG - LF 25 - 12°C	93	8.9	93	128
MG - LF 100 - 12°C	110	6.6	93	119
MG - LF 25 - 20°C	110	6.8	93	128
MG - LF 100 - 20°C	110	4.3	93	110
Ripe - LF 25	110	11.5	93	138
Ripe - LF 100	110	8.7	90	127

TABLE S1.4 – Results of the threshold analysis. All values are expressed in DAB. The lower and upper limits correspond to the minimal and maximal estimated values for the threshold.

Annexe 2 : Matériel supplémentaire du chapitre 2

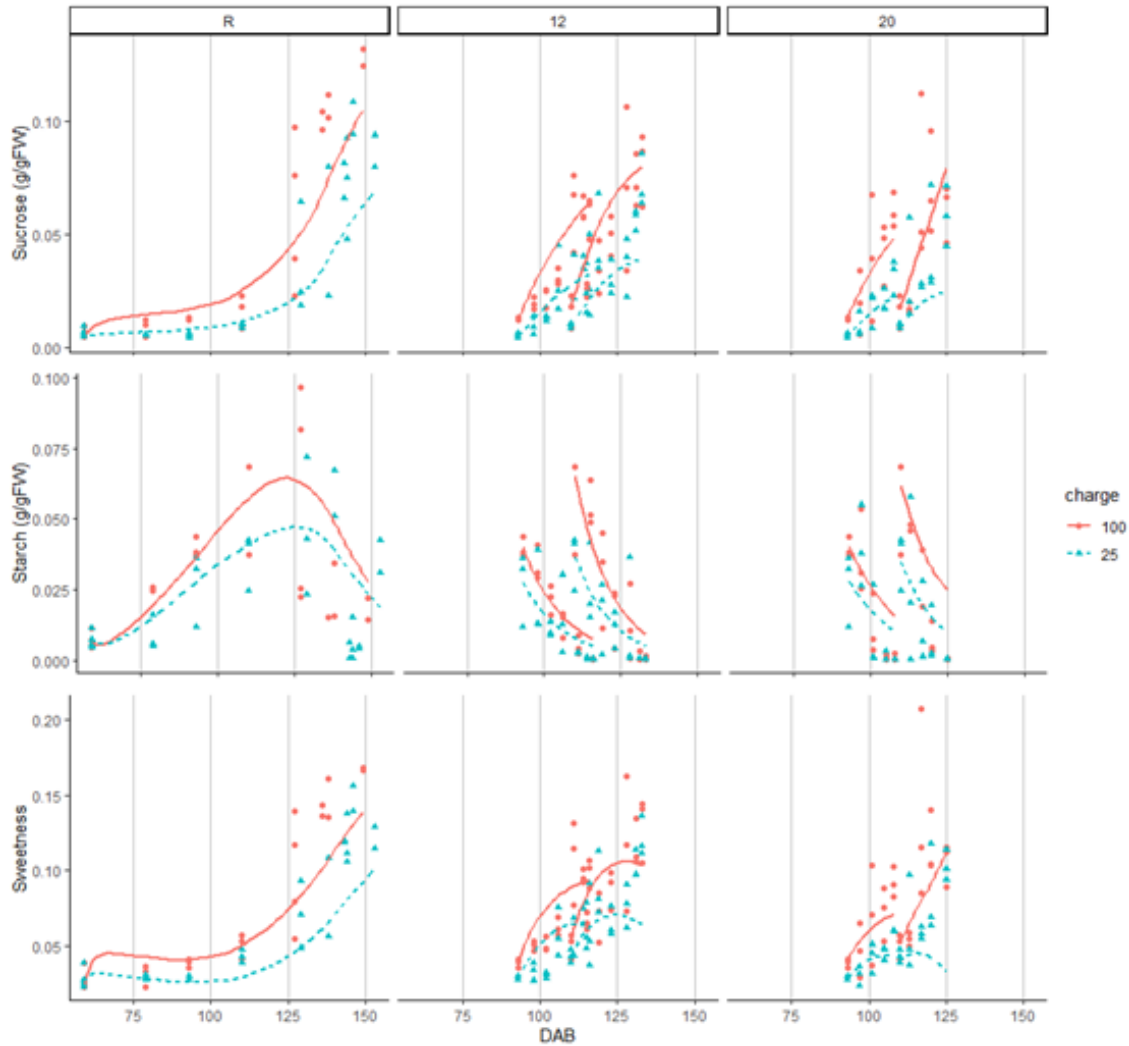


FIGURE S2.1 – Kinetics of the fructose and glucose concentrations ($g \cdot gFM^{-1}$) and sweetness ($g_{eq.sucrose} \cdot gFM^{-1}$) of fruits over time, expressed in Days after Bloom (DAB), according to the leaf-to-fruit ratio (LF ratio) and storage treatments ($12^{\circ}C$ and $20^{\circ}C$) during the pre-harvest and post-harvest stages in the 2018-2019 production season. Stored fruits were harvested at three harvest dates (at 93, 110 and 127 DAB). Points are observed data. Lines are model predictions.

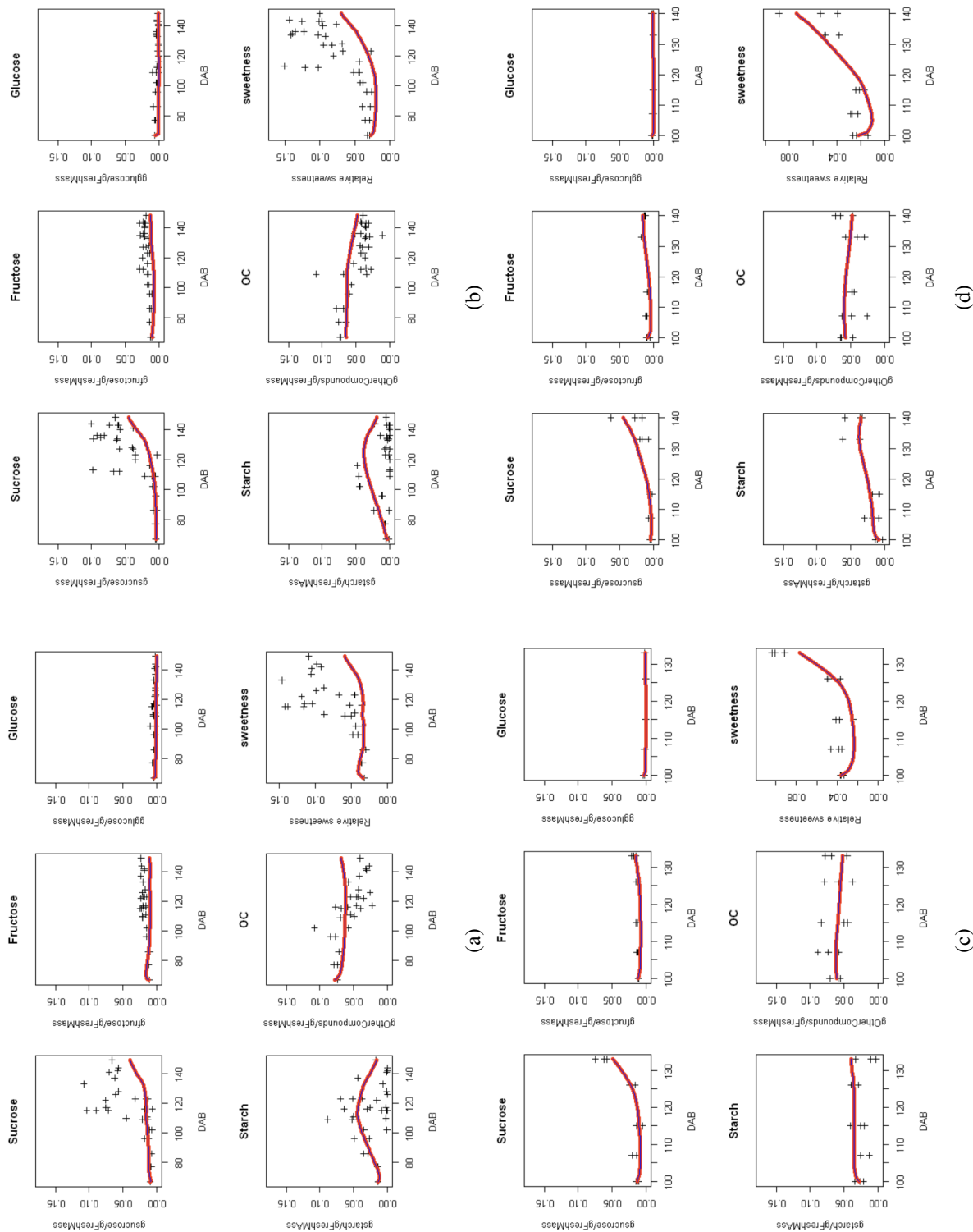


FIGURE S2.2 – : Kinetics of the sucrose, fructose, glucose and starch concentrations ($g \cdot gFM^{-1}$) and sweetness ($g_{eq.sucrose} \cdot gFM^{-1}$) of fruits over time, expressed in Days after Bloom (DAB), during the pre-harvest stage for four datasets used for model testing. The panels A, B, C and D represent the data from 2017-2018 with a high LF ratio of 100 (A), the data from 2017-2018 with a low LF ratio of 25 (B), the data from 2002-2003 with a high LF ratio of 100 (C), and the data from 2002-2003 with a low LF ratio of 10 (D). Points are observed data (one point represents one fruit). Lines are model predictions.

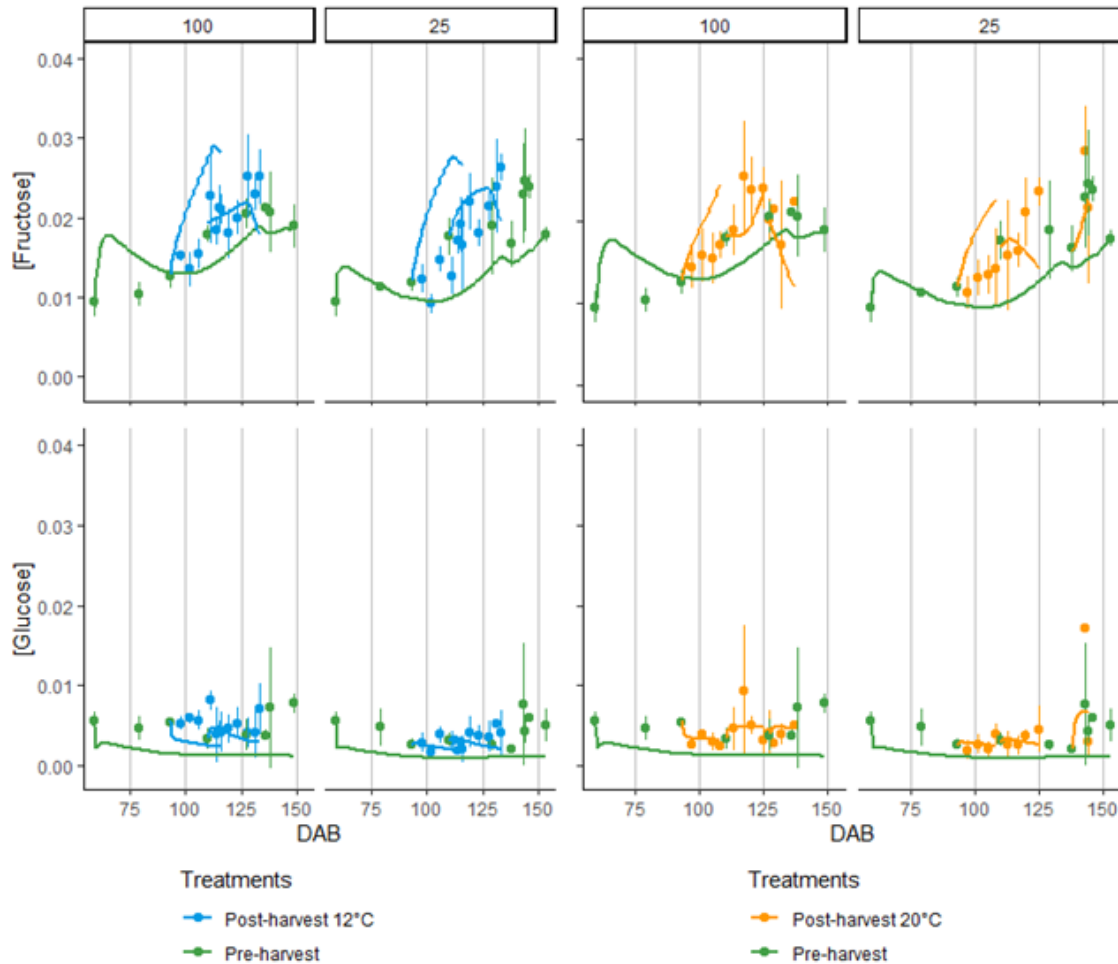


FIGURE S2.3 – Kinetics of the fructose and glucose concentrations ($g.gFM^{-1}$) of fruits over time, expressed in Days after Bloom (DAB), during the pre- and post-harvest stages in the 2018-2019 production season. The panels A and B represent the kinetics of the fruits on trees (green) and stored respectively under the 12°C (blue) and 20°C (orange) treatments, according to the leaf-to-fruit ratio (100 or 25 leaves per fruits). Stored fruits were harvested at three harvest dates (at 93, 110 and 127 DAB) for the 20°C treatments and only the two fruits harvest at 12°C. Points and segments are means and standard errors of observed data. Lines are model predictions.

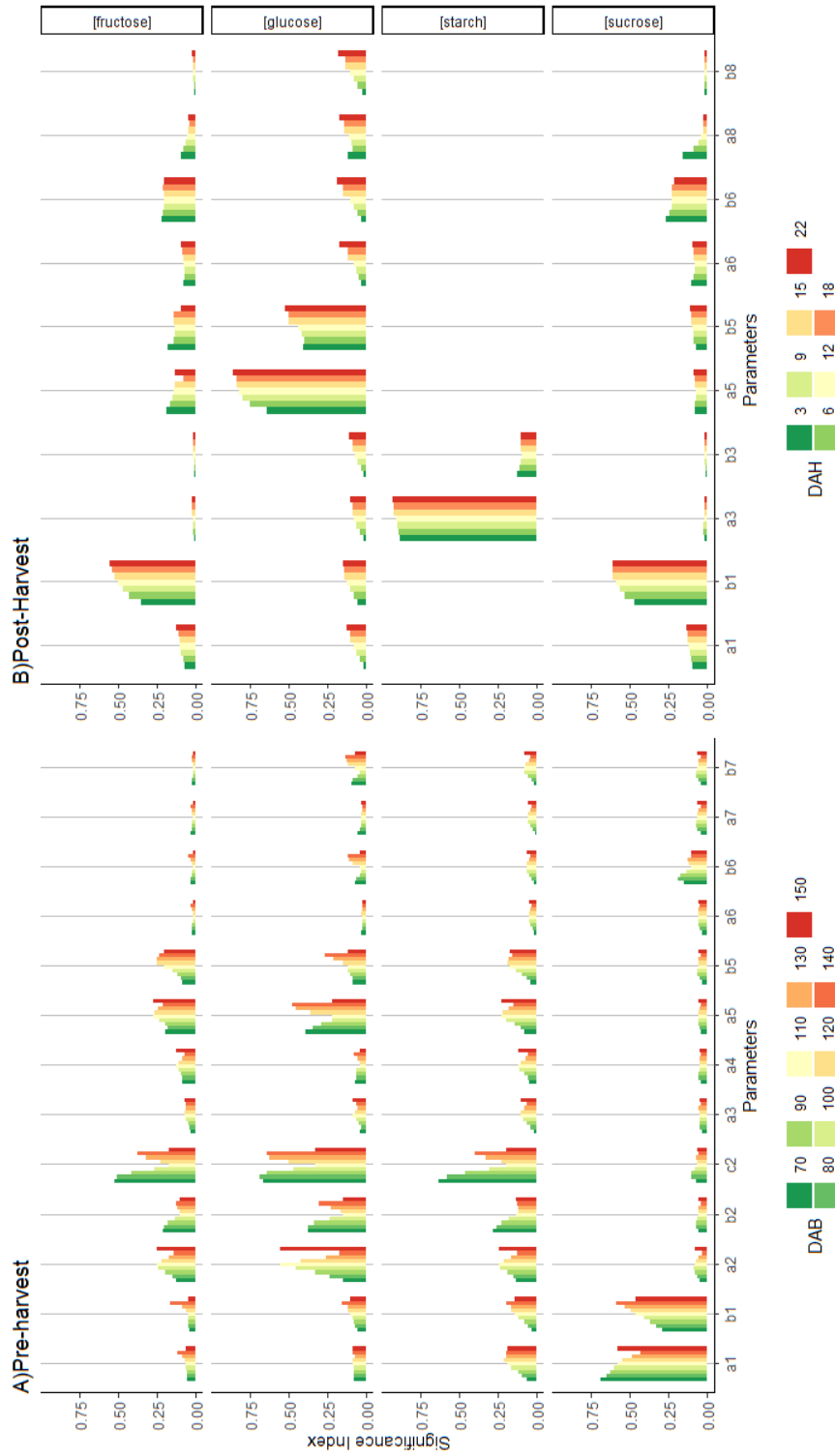
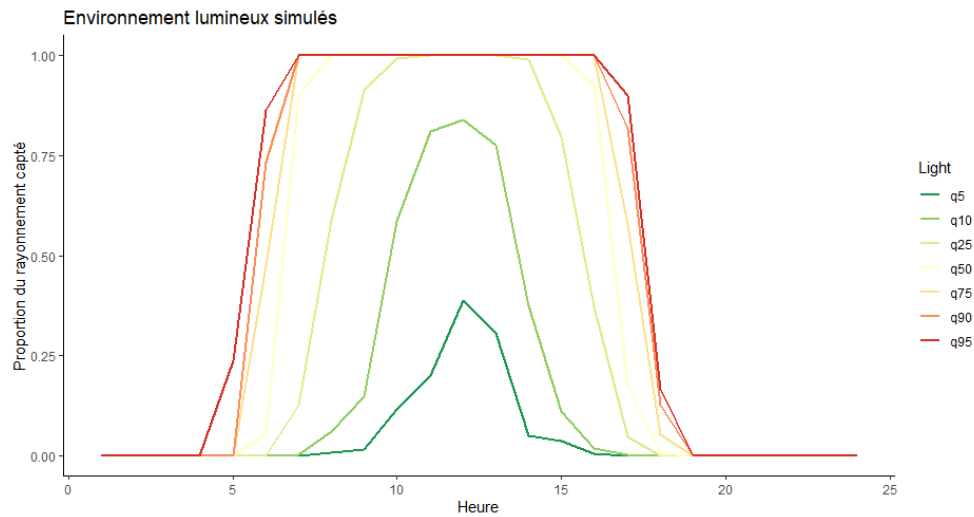


FIGURE S2.4 – Sensitivity of starch, sucrose, fructose, and glucose concentrations at different time in days (DAB or DAH) to pre-harvest (A) and post-harvest (B) model parameters. The total significance index, obtained by the FAST99 method, is the main (first order) plus the interaction effects of the parameters on the variability of model outputs.

Annexe 3 : Matériel supplémentaire du chapitre 3

Heure	q5	q10	q25	q50	q75	q90	q95
1	0	0	0	0	0	0	0
2	0	0	0	0	0	0	0
3	0	0	0	0	0	0	0
4	0	0	0	0	0	0	0
5	0	0	0	0	0	0	0.2375
6	0	0	0.001329784	0.053595792	0.476068341	0.732725305	0.862467363
7	0	0.002576737	0.127518165	0.903799567	1	1	1
8	0.006793106	0.05971618	0.587955259	1	1	1	1
9	0.016730759	0.148387686	0.914365914	1	1	1	1
10	0.11552774	0.585545097	0.991459349	1	1	1	1
11	0.201523652	0.810345489	1	1	1	1	1
12	0.386997989	0.837956288	1	1	1	1	1
13	0.306776618	0.774916717	1	1	1	1	1
14	0.05145345	0.373464741	0.989380223	1	1	1	1
15	0.03717448	0.111291792	0.796152968	1	1	1	1
16	0.004194766	0.018924779	0.37293605	0.925591051	1	1	1
17	0	0.001522419	0.046407966	0.176417148	0.577797951	0.816822173	0.899763505
18	0	0	0.000270248	0.005688648	0.052708876	0.127349519	0.166046175
19	0	0	0	0	0	0	0
20	0	0	0	0	0	0	0
21	0	0	0	0	0	0	0
22	0	0	0	0	0	0	0
23	0	0	0	0	0	0	0
24	0	0	0	0	0	0	0

(a) Tableau des proportions des rayonnements captés



(b) Représentation graphique des proportions des rayonnements captés

FIGURE S3.1 – Proportion des rayonnements lumineux captés par les feuilles dans par heure. Les quartiles q25, q50 et q75 ont été utilisés pour effectuer les simulations étudiées dans ce travail.

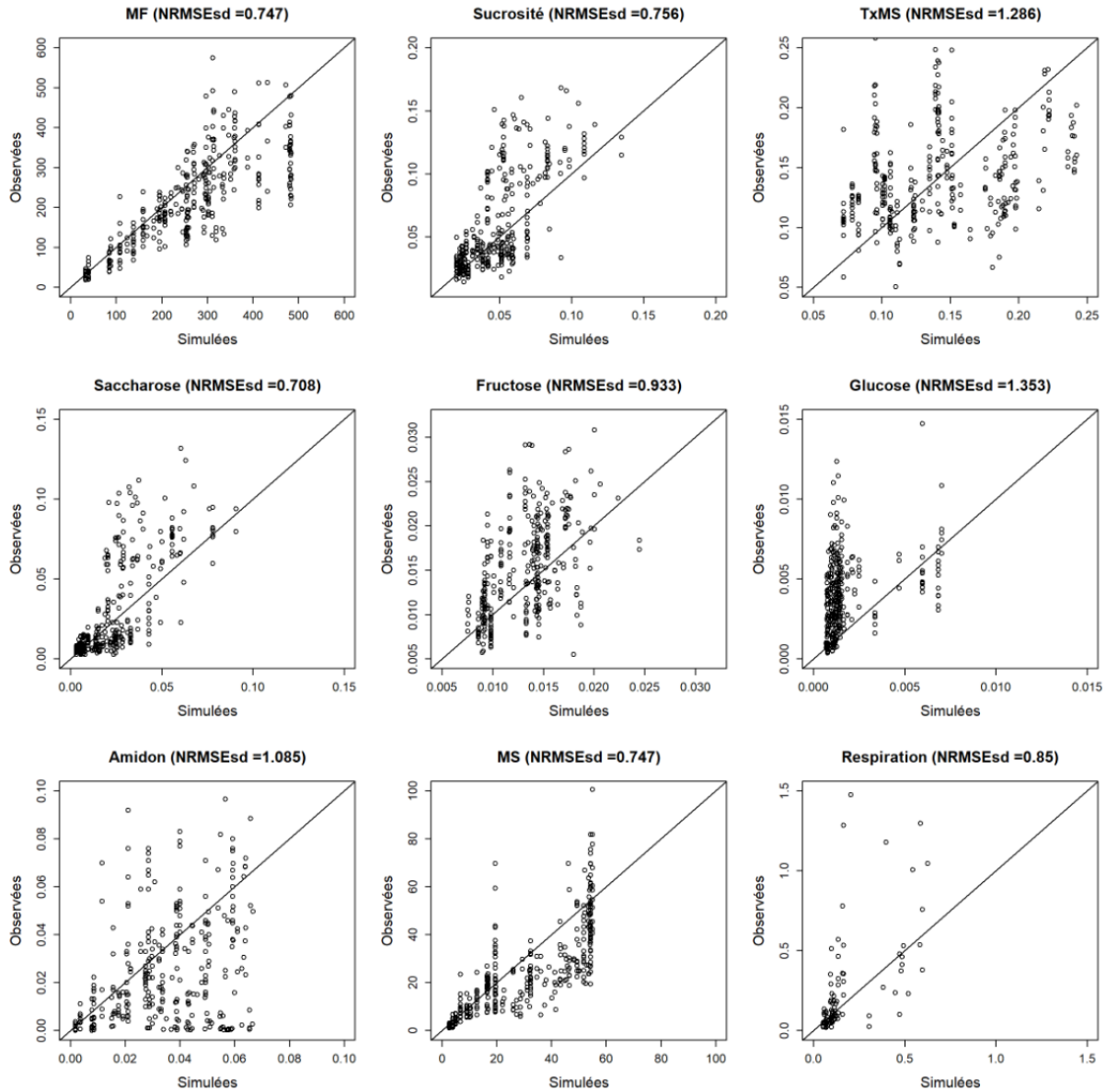


FIGURE S3.2 – Résultats du modèle mangue comparés aux valeurs observées entre 2002 et 2019 en pré-récolte

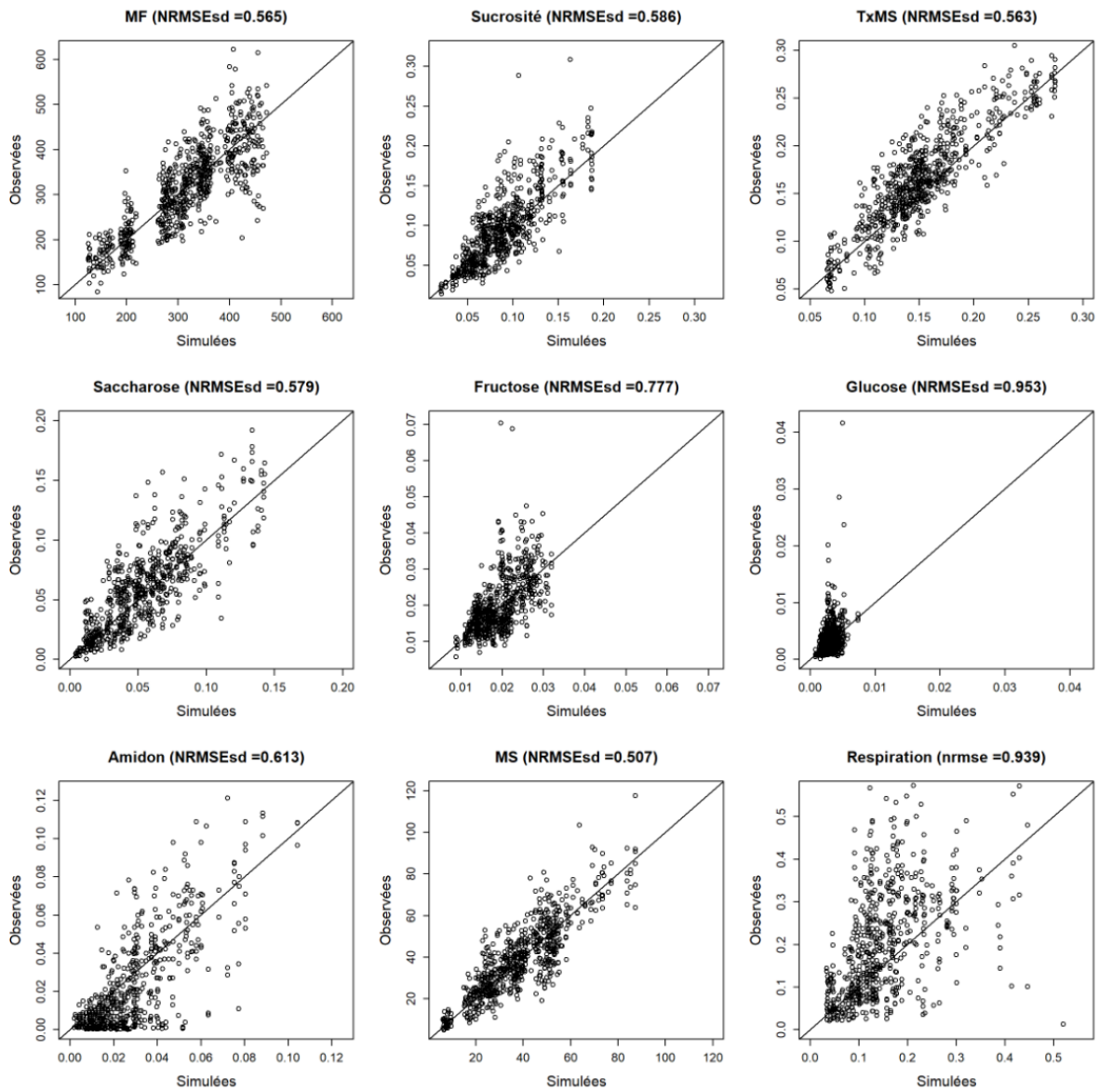


FIGURE S3.3 – Résultats du modèle mangue comparés aux valeurs observées entre 2002 et 2019 en post-récolte

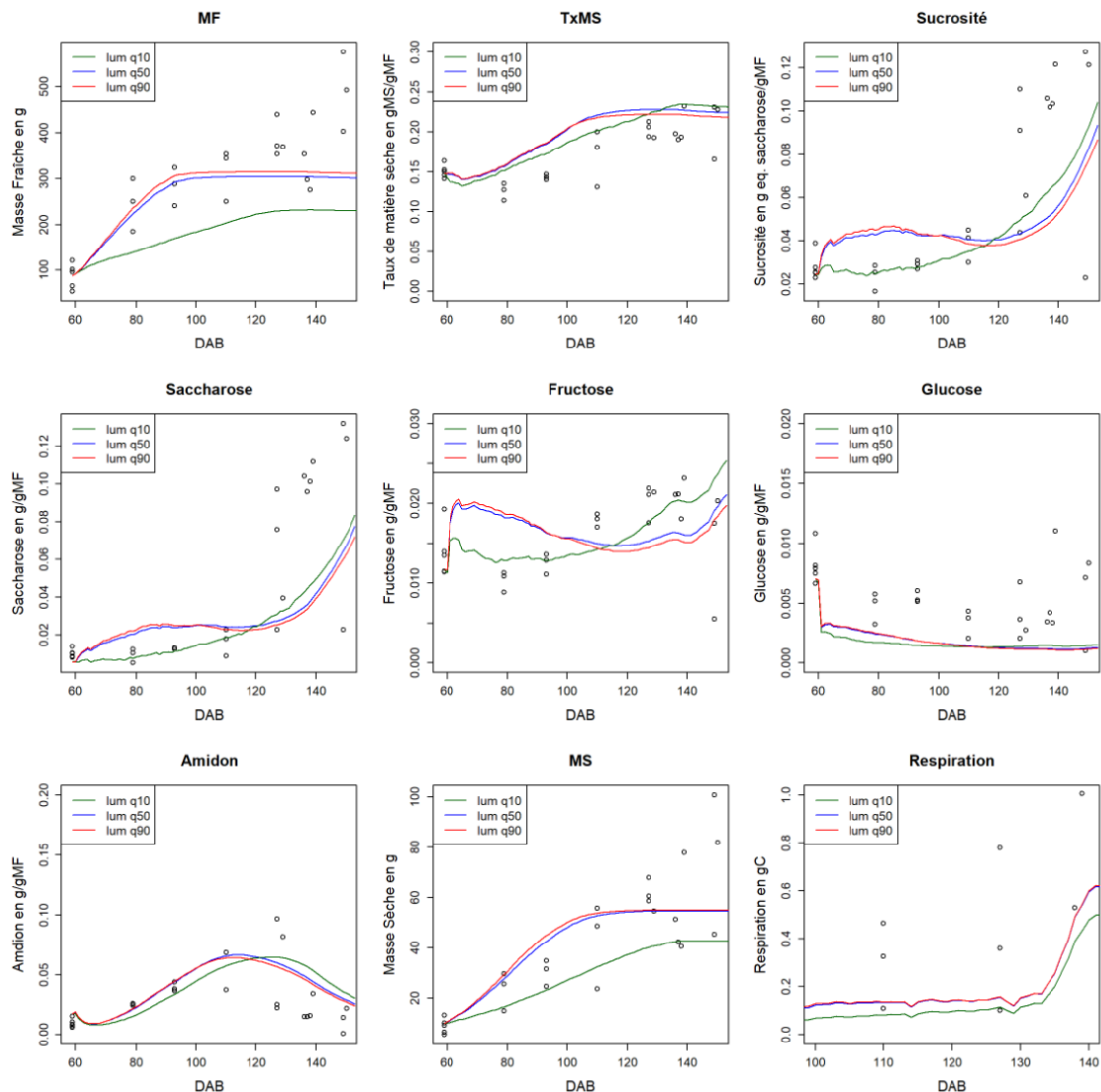


FIGURE S3.4 – Cinétiques observées et simulées des neuf indicateurs de qualité (définis dans la Table 3.1) en pré-récolte sur la saison fruitière 2018-2019 et pour un traitement LF de 100 feuilles par fruit. Les points représentent les observations et les courbes représentent les simulations du modèle mangue virtuelle. Les courbes rouges, bleues et vertes correspondent aux simulations pour des fruits portés par des rameaux fortement (q90), moyennement (q50) et faiblement (q10) exposés à la lumière

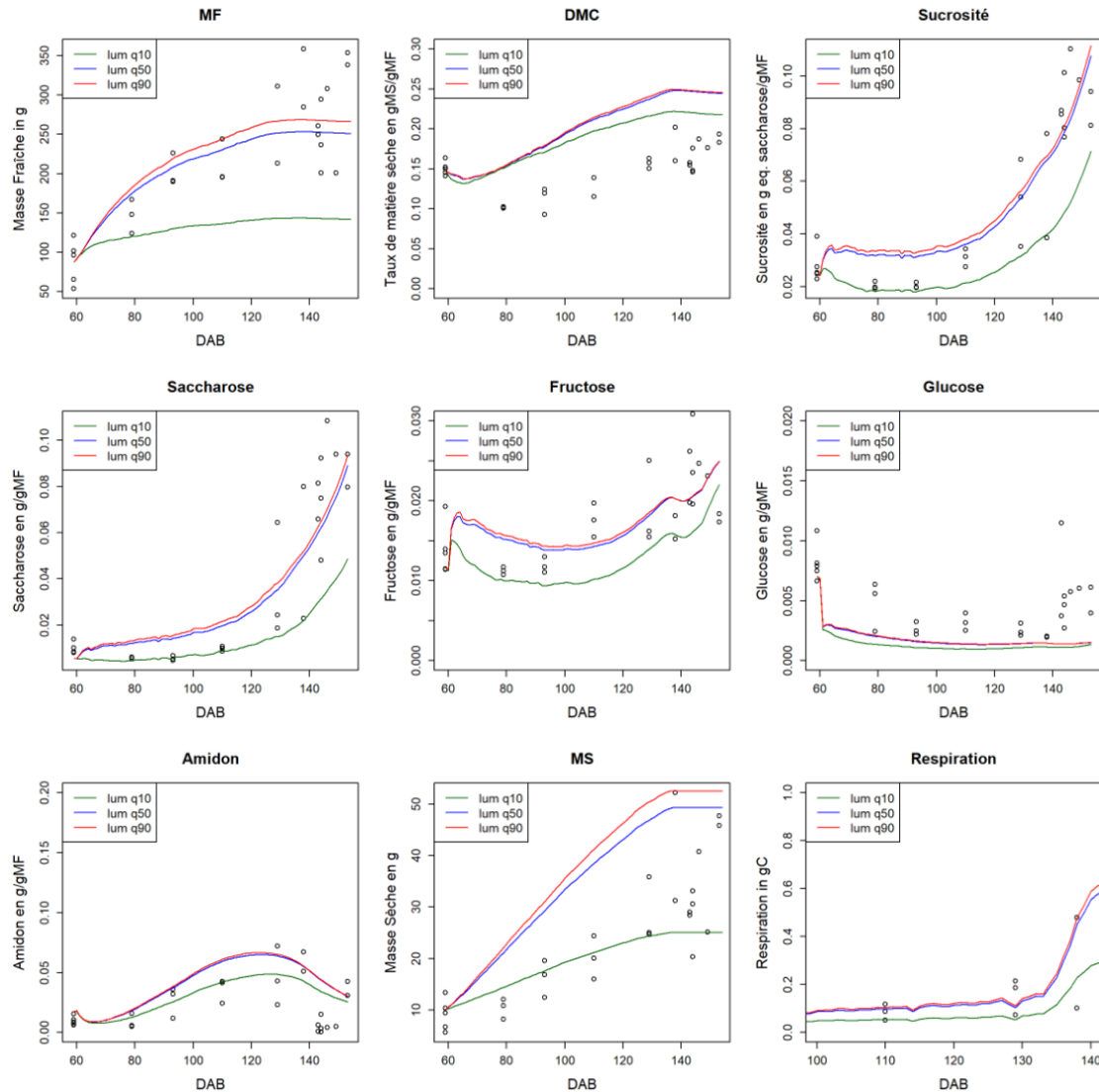


FIGURE S3.5 – Cinétiques observées et simulées des neuf indicateurs de qualité (définis dans la Table 3.1) en pré-récolte sur la saison fruitière 2018-2019 et pour un traitement LF de 25 feuilles par fruit. Les points représentent les observations et les courbes représentent les simulations du modèle mangue virtuelle. Les courbes rouges, bleues et vertes correspondent aux simulations pour des fruits portés par des rameaux fortement (q90), moyennement (q50) et faiblement (q10) exposés à la lumière

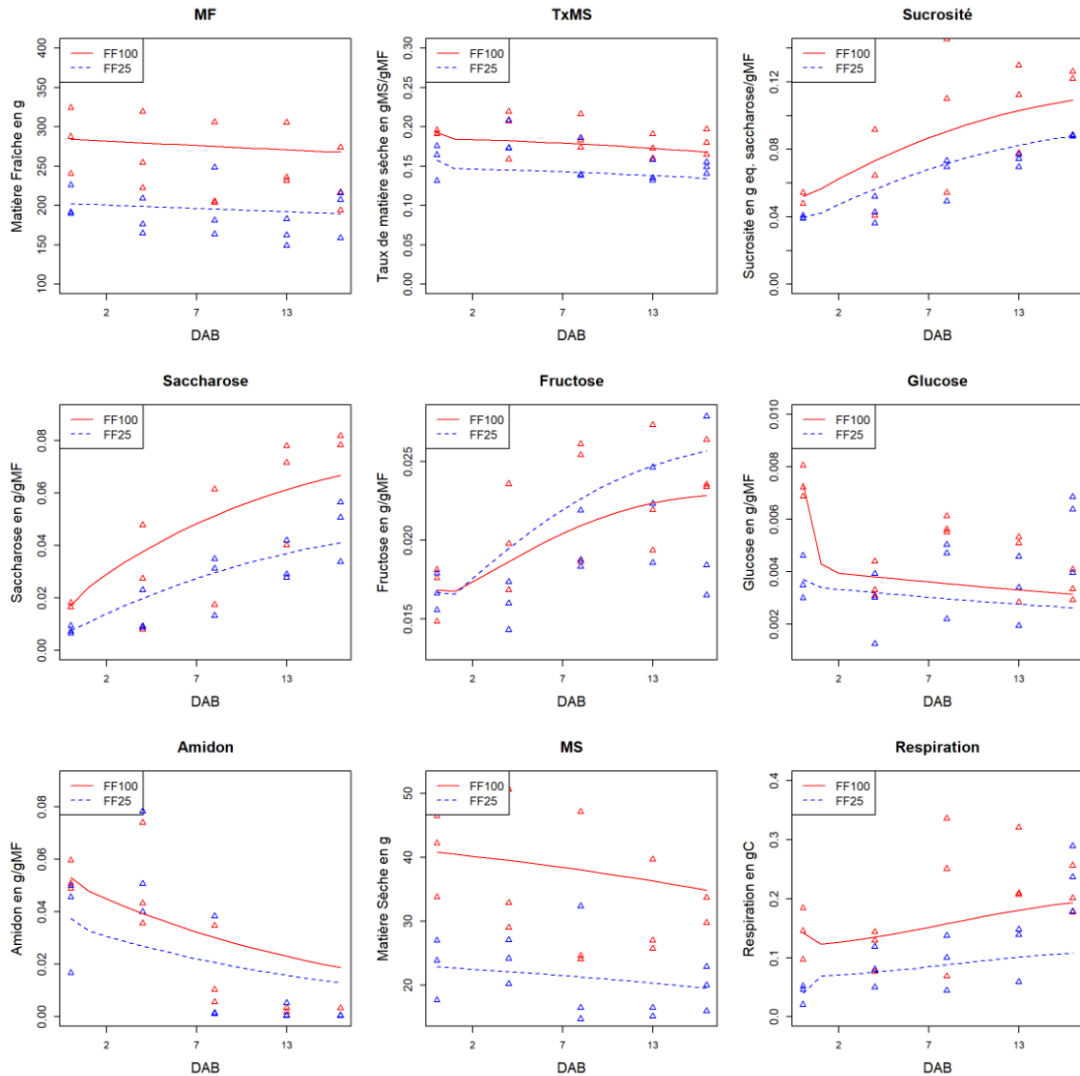


FIGURE S3.6 – Cinétiques observées et simulées des neuf indicateurs de qualité (définis dans la Table 3.1) en post-récolte sur la saison fruitière 2018-2019, pour des traitements LF de 25 et 100 feuilles par fruit et des fruits récoltés au stade G (à 90 DAB) et conservés à 20°C. Les points représentent les observations et les courbes représentent les simulations du modèle mangue virtuelle.

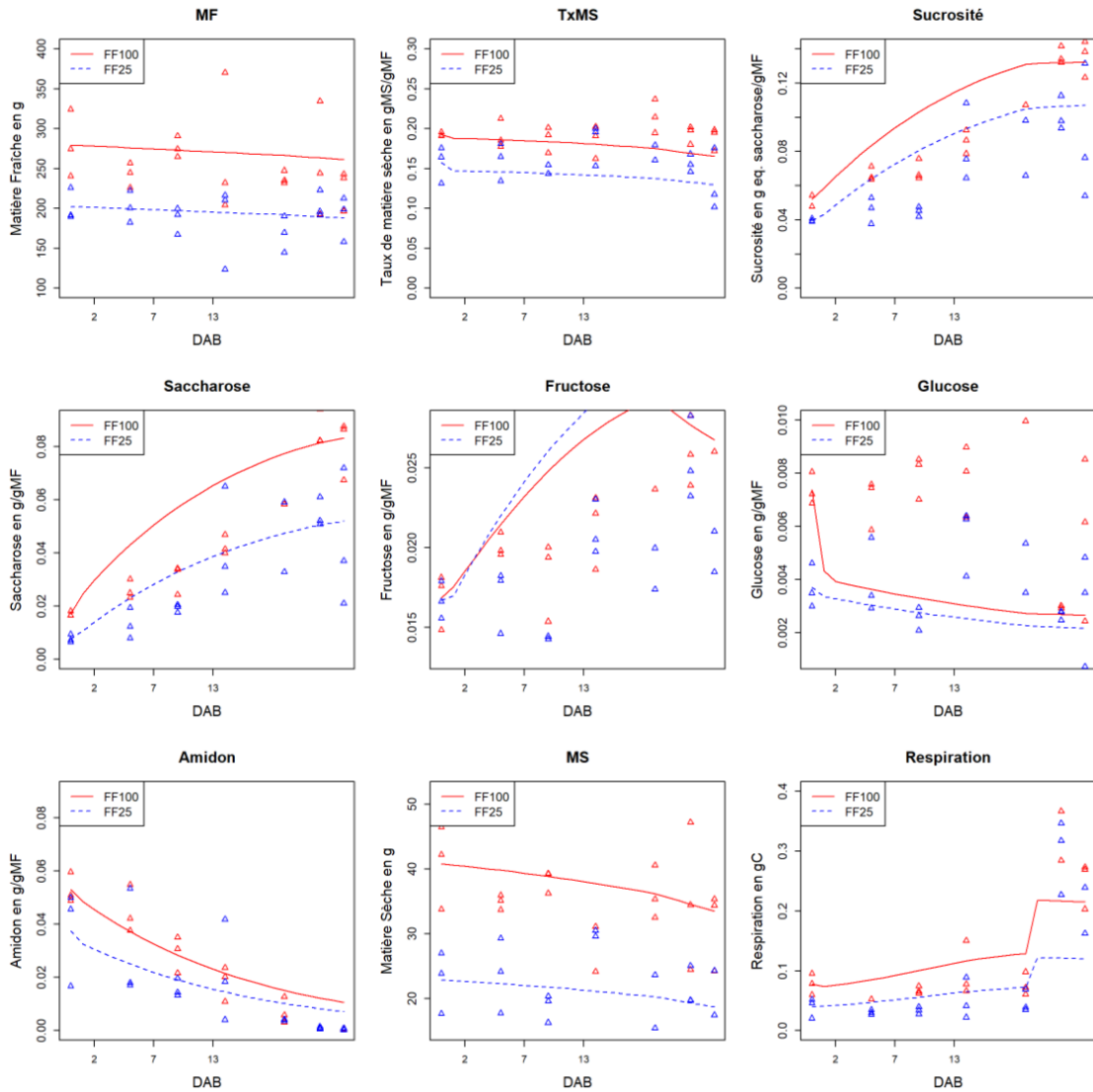
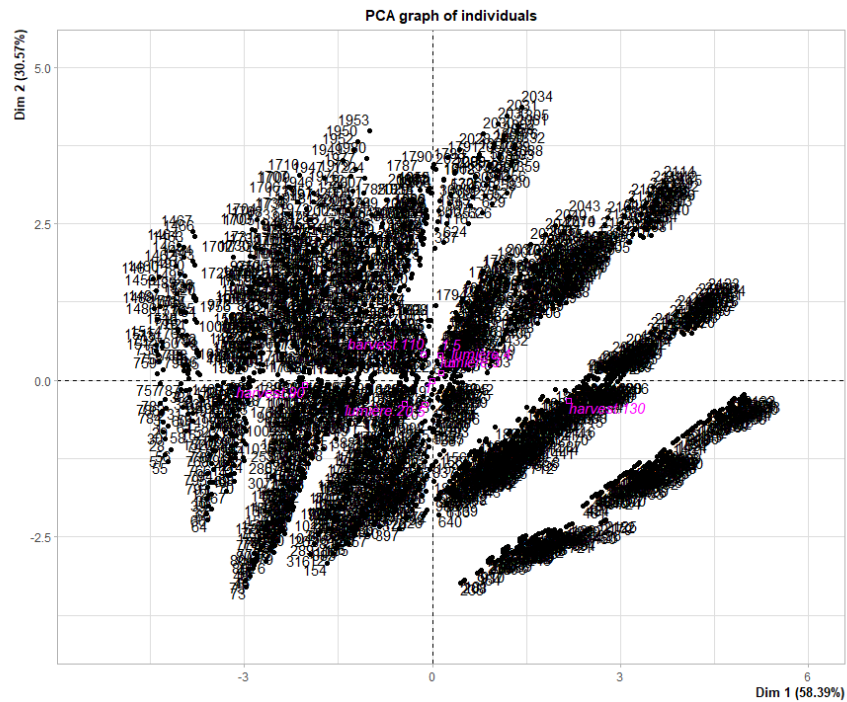
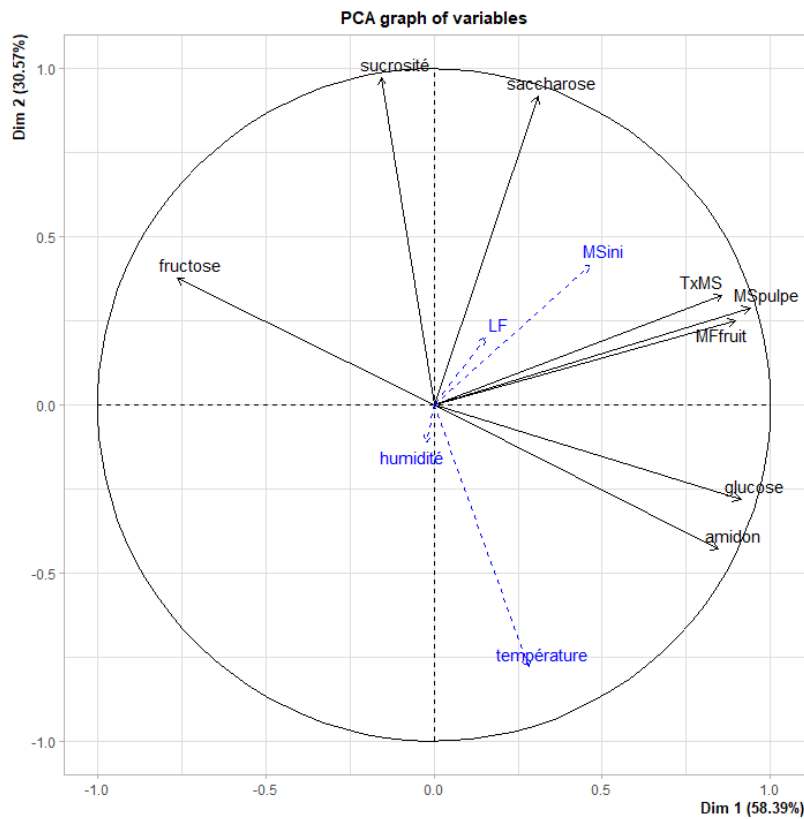


FIGURE S3.7 – Cinétiques observées et simulées des neuf indicateurs de qualité (définis dans la Table 3.1) en post-récolte sur la saison fruitière 2018-2019, pour des traitements LF de 25 et 100 feuilles par fruit et des fruits récoltés au stade G (à 90 DAB) et conservés à 12°C. Les points représentent les observations et les courbes représentent les simulations du modèle mangue virtuelle.



(a) Résultat de l'ACP sur résultats des simulations en fonction avec les variables qualitatives.



(b) Résultat de l'ACP sur résultats des simulations en fonction avec les variables quantitatives.

FIGURE S3.8 – Résultats complets de l'ACP sur résultats des simulations avec les entrées du modèles en variables supplémentaires.

Annexe 4 : Article publié dans Acta Horticulturae

A process-based model to predict the evolution and final concentration of sugars in mangoes

A. Drouillard^{1,4}, I. Grechi^{1,4}, M. Lechaudel^{2,5}, Y. Laridon³ and M. Génard³

¹CIRAD, UPR HortSys, F-97455 Saint-Pierre, La Réunion, France; ²CIRAD, UMR QualiSud, F-97130 Capesterre-Belle-Eau, Guadeloupe, France; ³INRA, PSH, 228 route de l'Aérodrome, 84914 Avignon, France; ⁴HortSys, Univ Montpellier, CIRAD, Montpellier, France; ⁵QualiSud, Univ Montpellier, CIRAD, Montpellier SupAgro, Univ d'Avignon, Univ de La Réunion, Montpellier, France.

Abstract

Mango (*Mangifera indica*) is a major tropical fruit that is known for its delicious taste. However, a wide heterogeneity of sugar contents is reported between mangoes. To tackle this issue, the main objective of this study has been to develop a predictive model of sugars concentration in mangoes during the fruit growth and maturation. This dynamic model is based on differential equations which describe the action of enzymes on the accumulation and degradation of the various compounds of interest and predict the accumulation and the degradation of soluble sugars and starch inside the pulp of the fruit. This model considers pre- and postharvest factors that affect changes in sugars content, like carbohydrate supply to the fruit and storage temperature. Overall, the model is used to simulate the evolution of soluble sugars and starch during: i) fruit growth (after the end of the cell division) and maturation on fruits still on the tree; and ii) ripening of harvested fruits during storage. Furthermore, it allows to simulate effects of fruit growth intensity, fruit maturity at harvest and storage temperature on the concentrations of sugars. The model is developed for the cultivar Cogshall in Réunion Island. Model parameters were either taken from the literature or estimated with experimental data. The ongoing modelling approach and preliminary results are presented and discussed.

Keywords: fruit quality, *Mangifera indica*, dynamic model, soluble sugars, starch, preharvest, postharvest

INTRODUCTION

Mangoes (*Mangifera indica*) represent the 5th largest fruit production worldwide. However, despite the ranking of this tropical fruits, yield and quality of fruits are heterogeneous. Quality is a broad notion that depends on physical and chemical properties. Particularly, soluble solids content (mainly sugars), titratable acidity and texture are important components in the perception of fruit taste and quality. The sweetness is a common quality indicator that is highly related to sugar concentration and can be measured through different methods (Magwaza and Opara, 2015). However, every soluble carbohydrate contributes differently, which is not considered with degree Brix measurement. The sweetness could be approximated by weighted contributions accounting for the composition of the fruits in the individual sugars and sweetness coefficients of each sugar. Thus, the balance of the different sugars also provided important information on the quality of the fruits.

The four main carbohydrates in mangoes are starch, sucrose, fructose and finally glucose (Wongmetha et al., 2015). The balance between soluble sugars and starch has already been studied in various mango cultivars (Castrillo et al., 1992; Léchaudel et al., 2005a; Prasad et al., 2014; Wongmetha et al., 2012). The various sugar concentrations vary a lot in mango especially during the climacteric stage. During the growth period until the beginning of the ripening the starch accumulates inside the fruit as the main form of carbohydrates (Lechaudel et al., 2007). Then during the ripening, after harvest or on the tree, the starch is used to form soluble sugars (Joas et al., 2009; Silva et al., 2008). Finally, the climacteric stage is the critical period for ripening. The fruits begin to display production of ethylene that induces a steep



increase of respiration (Colombié et al., 2017; Nordey et al., 2016). In the end starch is nearly totally converted into sucrose and fructose.

This paper is centered on the development of a model to predict changes of carbohydrates in mangoes. Furthermore, this model is used to describe the behavior of the four main carbohydrates (starch, sucrose, glucose, and fructose) in preharvest and postharvest conditions. On the one hand, at preharvest the study focused on a cultivation parameter, the leaf/fruit ratio. This agronomical factor influences directly the carbon supply provided to the fruit and induces clear differences between fruit quality, size and weight (Léchaudel et al., 2005a; Seager et al., 1995). On the other hand, storage temperature and fruit maturity at harvest were the main parameters tested at postharvest (Léchaudel and Joas, 2006). The objective is not to accurately consider all the cellular structures and every metabolic pathway in the fruit, but to use a representation of them as simple as possible while able to describe the concentrations of each carbohydrate and observe their variations according to the applied external factors. This model is more complex than some centered around the sweetness (Dorey et al., 2016) while remaining simple unlike more realistic ones (Beauvoit et al., 2014; Desnoues et al., 2018). Thus, quite a few choices and assumptions have been made in order to create this model, representing a simplification of the structure and metabolisms of a mango. In the end the model should be used to simulate changes in the concentration of soluble sugars (sucrose, glucose, fructose) and starch in mangoes in pre and postharvest conditions according to the external conditions (fruit load and storage temperature) and harvest dates.

MATERIALS AND METHODS

Plant material and experimental treatments

Mangoes ('Cogshall') were grown on trees grafted onto 'Maison Rouge' rootstock from 2001 to 2005 and from 2017 to 2018, in Réunion Island (20°52'48"S, 55°31'48"E). So, data were collected on 6 different fruiting seasons, and the experiments were focused on monitoring the effects of various factors on the quality of the fruits either on preharvest on field or on postharvest in climacteric chamber.

For the experiments on field, the observed preharvest factor was the leaf/fruit ratio. From 2001 to 2005, three leaf/fruit ratios were used (10/1, 25/1, 100/1) and two from 2017 to 2018 (25/1 and 100/1). In addition, all trees were irrigated to avoid water stress. Climatic data were recorded at a nearby weather station. Preharvest experiments started around 90 days after full bloom (DAB). The date of full bloom was recorded at the orchard scale.

Then during storage, the fruit maturity at harvest and the storage conditions were the main factors studied. Mangoes were either stored at 20 or 12°C, while the relative humidity was set between 80 to 90% in every batch of fruits. Three main stages for fruit maturity were identified by a prior study (Lechaudel et al., 2010). The first stage, called green, is harvested at around 90 days after blossom (DAB). At that point mangoes are relatively small and barely started to accumulate starch. The second stage, called mature green, is at around 110 DAB when mangoes are larger and heavier thanks to an accumulation of starch (Léchaudel et al., 2005a). Finally, the last stage, called yellow point is harvested at around 125 DAB, when the yellow coloration appears at the apex of the fruit. However, these dates (in DAB) can vary between years according to environmental conditions and between fruits according to individual blooming date and fruit load on the branch. To reduce this variability, the dates of each harvest were adjusted and the fruits sampled at each harvest date selected based on the yellow coloration of the fruit apex, which is typical for 'Cogshall' cultivar, and chlorophyll fluorescence of fruit skin, which is an indicator of fruit maturity (Lechaudel et al., 2010).

Measurements of fruit quality and maturity

Fruits were sampled at different dates either directly from the tree (starting from 60 DAB) or from the storage units (starting from day of harvest). Quality variables of these fruits were then analyzed destructively. In this paper only the quantity of each soluble sugar and starch plus the gas measurements and dry weight of the flesh are used, even if several

chemical and physical variables were measured.

Gas measurement (CO_2 and C_2H_4) was done either by putting hermetically a glass container on the fruit skin (Nordey, 2014) or the whole fruit was put inside a glass container (Léchaudel and Joas, 2006). Sampling and analysis by gas chromatography were done few hours after the apparatus installation. Then, concentrations of soluble sugars and starch and dry weight of the flesh were destructively measured on the same fruits.

Finally, these data were used to build the kinetic model of each individual sugar during fruit growth and ripening and a kinetic of respiration throughout the ripening.

MODEL DESCRIPTION

Model overview and main assumptions

First, the mango is represented as a single cell that contains all the components inside it without any cellular compartment. All interactions and enzymatic actions then take place inside the same place. With this fruit representation, all transportation between the vacuole and cytoplasm and all physical changes (cell walls) included by the action of ethylene (Schouten et al., 2018) are neglected in the model. This approach is based on the assumptions that the intracellular transportation and physical properties are of lesser importance than the reaction.

Carbohydrates contained in fruit are divided into five groups of compounds, comprising three groups for soluble sugars (sucrose, fructose, and glucose), one group for starch, plus one more group for the other carbon-based compounds such as pectin and cellulose. For simplification, the two hexoses-phosphate (glucose-6-phosphate and fructose-6-phosphate) were contained in the same group as their corresponding non phosphate form (glucose and fructose, respectively). This approach is based on the hypothesis that hexose-phosphate are nearly negligible when compared to their non phosphate form. These carbohydrate groups interact between each other following the main metabolic pathways (Figure 1). Those interactions are represented as a flow of carbon in gram per day. Even if this representation is not following all pathways in the most realistic way possible, the number of parameters remains relatively low in comparison with other possibilities (Beauvoit et al., 2014; Desnoues et al., 2018).

Model structure and metabolic pathways

The model has three inputs: dry matter of the pulp (DM), fruit respiration and temperature. Values for dry matter of the pulp were either measured or simulated (Léchaudel et al., 2005b). For respiration, it requires more tuning to be able to simulate them (Nordey, 2014) and for the time being, only measurements are used.

The model considers that there is one entry and one point of loss for carbon in the fruit. The entry is the carbon supply provided from the tree to the pulp. This supply is represented by the growth in dry matter of the pulp. This value is converted in sucrose. The loss of carbon is from fruit respiration. The respiration consists of growth respiration (GR), maintenance respiration (MR), and climacteric respiration (CR).

With only the growth and maintenance components, the respiration remains nearly constant throughout the all maturity, whereas climacteric respiration highly increases during the ripening process. The growth and maintenance components were modelled in previous study (Léchaudel et al., 2005b; Nordey et al., 2016). However, the climacteric respiration is yet to be modelled. In this study, respiration measurements were thus used as an input of the model. Finally, the supply of sucrose from the tree, called λ , is computed by adding the respiration of the fruit to the daily growth rate in dry matter of the pulp. Then, sucrose is converted into other sugars or compounds according to metabolic pathways (Figure 1). This value is turned to 0 at harvest.

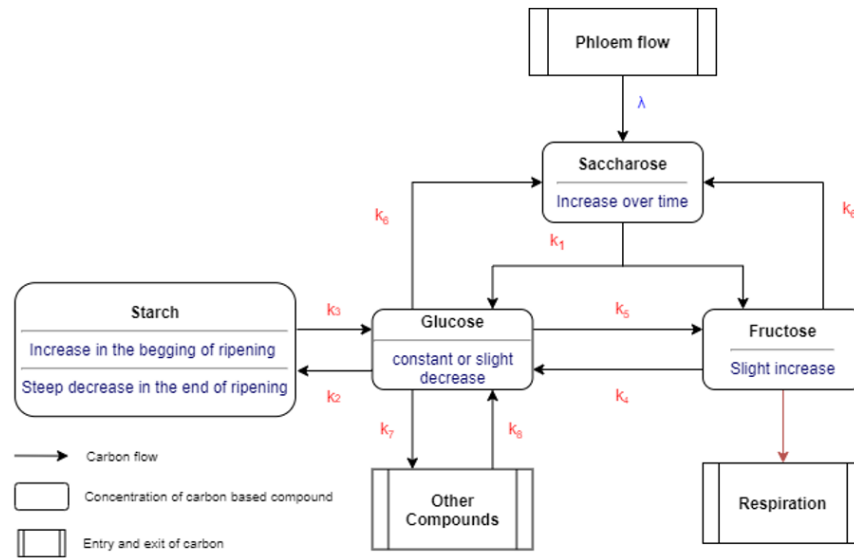


Figure 1. Conceptual representation of the current sugar model.

All flows of carbon are represented by a factor called k_i that follows the metabolic pathways actions to change one compound to another one. The sucrose is the main soluble sugar found in mangoes. The first source is the supply from the tree, λ . Then the other source of sucrose comes from the action of the sucrose synthase (SuSy), used in both synthesis and degradation of sucrose, and sucrose-phosphate synthase (SPS). SuSy and SPS enzymes are grouped into the parameter k_6 with the chosen configuration for this model since they both interact with the glucose and fructose in the same way. This parameter is supposed to be increasing over time (Castrillo et al., 1992; Silva et al., 2008; Wongmetha et al., 2015). Besides the sucrose is used to form one molecule of glucose and one of fructose by the action of SuSy from sucrose to hexoses and invertase enzymes. Those enzymes are represented by the parameter k_1 , supposed constant (Castrillo et al., 1992; Hubbard et al., 1991), and produces one molecule of sucrose from one molecule of glucose and fructose.

Starch in mangoes is at first stored as the main form of carbon in mangoes. But during the ripening it is used to form soluble sugars and mainly sucrose. The glucose is used as the only molecule interacting with starch since most of those reactions use a glucose-phosphate as an intermediary. First, the synthesis of starch is a complex chain of reaction done by various enzymes. All those reactions are summarized by the parameter k_2 . For now the synthesis of starch is supposed null in postharvest (da Mota et al., 2002; N'tchobo et al., 1999). Then the degradation of starch is done by amylases represented by parameter k_3 . This parameter is at first low creating an accumulation of starch. However, it increases over time to simulate the degradation to soluble sugars (da Mota et al., 2002; Silva et al., 2008).

Fructose is also represented by a straightforward relation. The sources of fructose are the sucrose degradation (k_1) and the phospho-glucose isomerase that changes a molecule of glucose into one molecule of fructose (k_5). Even if this enzyme is a two-way transformation, the transformation from fructose to glucose (k_4) is supposed to be low or even negligible. The last phosphate form included in this model that is used by the respiration is the fructose-6-phosphate. So, the carbon used for the respiration is coming from the fructose in this structure.

Following the same logic of selecting the last form of each carbohydrate as source for the flow of carbon, glucose is then used as the main intermediary between all soluble sugars and the other carbohydrates. In that configuration glucose is the only sugar used to create

other carbonate compounds like pectin and cellulose (k_7). Furthermore, the flow of carbon coming from the degradation of those compounds is directed to the glucose (k_8). It was assumed that k_7 is 0 in postharvest and k_8 is 0 in preharvest.

Finally, the carbon mass of every carbohydrate is calculated daily by differential equations. Every change in carbon mass for each compound is calculated by summing all inflows of carbon (i.e. flows directed from other compounds to that given compound) and subtracting all outflows of carbon (i.e. flows directed from that given compound to others compounds). A flow of carbon between a given compound to another is the product between the parameter k_i linking the two compounds and the carbon mass of the given compounds. The daily quantity of sucrose, glucose, fructose, starch, and other compounds in the pulp is represented in the following equations:

$$\frac{dm_{suc}}{dt} = \lambda - k_1 \cdot m_{suc} + k_6 \cdot m_{glc} \cdot m_{fru} \quad (1)$$

$$\frac{dm_{glc}}{dt} = \frac{1}{2} \cdot k_1 \cdot m_{suc} + k_3 \cdot m_{sta} + k_4 \cdot m_{fru} + k_8 \cdot m_{OC} - (k_2 + k_5 + k_7) \cdot m_{glc} - \frac{1}{2} \cdot k_6 \cdot m_{glc} \cdot m_{fru} \quad (2)$$

$$\frac{dm_{fru}}{dt} = \frac{1}{2} \cdot k_1 \cdot m_{suc} + k_5 \cdot m_{glc} - k_4 \cdot m_{fru} - \frac{1}{2} \cdot k_6 \cdot m_{glc} \cdot m_{fru} - Resp \quad (3)$$

$$\frac{dm_{sta}}{dt} = k_2 \cdot m_{glc} - k_3 \cdot m_{sta} \quad (4)$$

$$\frac{dm_{OC}}{dt} = k_7 \cdot m_{glc} - k_8 \cdot m_{OC} \quad (5)$$

with m_x the total mass (in gram) of carbon of a compound x in the fruit pulp at a time t .

The mass of the other compounds group (Figure 1) is simply the total dry mass of the pulp (DM) minus all the mass of soluble sugars and starch: $m_{OC} = DM - m_{sta} - m_{suc} - m_{glc} - m_{fru}$. As the concentration of every sugar and starch plus the total dry mass of the pulp over time are known, the parameter k_7 in preharvest can be calculated directly from the measurements with the follow relationship:

$$k_7 = \frac{dm_{OC}/dt}{m_{glc}} \quad (6)$$

The same logic is applicable for k_8 in postharvest:

$$k_8 = -\frac{dm_{OC}/dt}{m_{OC}} \quad (7)$$

The estimation of the other parameters will be done by using Equation 8.

$$k_i = a_i \cdot e^{-b_i t} \quad (8)$$

The constant and exponential parameter can grasp general trends in the evolution of enzymatic activities over time. As the enzymatic activities were not monitored, trends were assumed from the literature on mangoes and other fruits. So only the trends of those kinetics are used to estimate the parameters and their evolution.

RESULTS AND DISCUSSION

This model was built on very massive simplifications of biological mechanisms. The objective is not to simulate accurately the processes that are happening in a mango cell. The objective is to simulate the concentration of the main soluble sugars from a fruit still attached on the tree to a harvested fruit stored for ripening. This transition from pre- and postharvest is at the same time the main interest of this work but also the most challenging aspect of it.



The modelling framework is currently under development and first calibration attempts was performed. Preliminary results are given in Figure 2, for fruits harvested at the mature-green stage and stored at 12 and 20°C. Even if these first results are encouraging and show that the structure can simulate roughly the changes in carbohydrates, a few problems still need to be addressed.

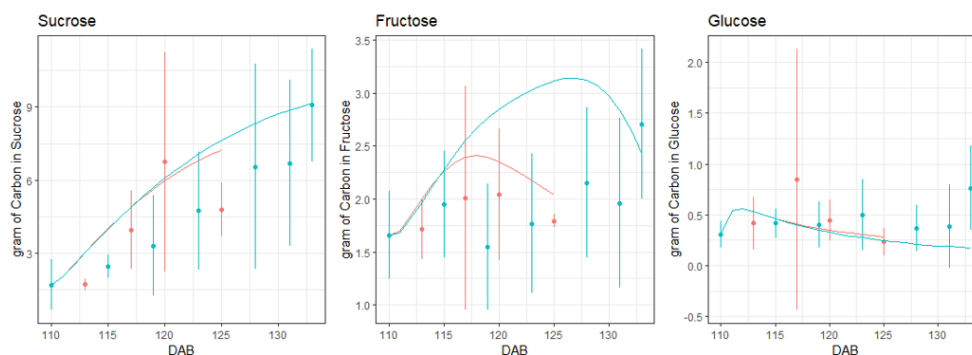


Figure 2. Simulated (lines) and observed (points: mean and segments: standard errors) mass of carbon (in g) as sucrose, fructose, glucose and in the fruit pulp according to days after bloom (DAB) for fruits harvested at the mature-green stage at 110 DAB and stored at 12°C (blue) and 20°C (red).

First, the estimation of parameters k_i , accounting for enzymatic activities of main metabolic pathways of sugars, will rely on a relatively easy equation. However, two main issues arise with this simple approach. First, better results could probably be obtained by using the more suited relation for each parameter instead of a common one. Furthermore, the kinetics for starch degradation and sucrose synthesis during the climacteric stage are not that straightforward. So other approaches are currently studied to optimise the estimation of those parameters. Another main issue comes from the fact the temperature is not considered in the model except for the respiration. In preharvest the temperature only varies of few degrees during the studied period. However, temperature variations mostly affect fruit ripening during postharvest storage in climacteric chamber, in which temperature can be easily managed. Temperature strongly affects the starch degradation and the sucrose synthesis (Der Agopian et al., 2011; Peroni-Okita et al., 2013). One solution to consider the temperature can be the use of Arrhenius equations instead of the current solution. In addition, more changes to this structure could be added if needed.

Second, this model currently depends on fruit dry mass and respiration measurements, used as inputs. One objective is to simulate those values using models. The model predicting the dry and fresh weigh of the fruit is already available on Cogshall mangoes (Léchaudel et al., 2005b). A model of climacteric respiration and ethylene production has already been studied but not completed yet (Nordey, 2014). So, completing this work could improve greatly the use and requirements to optimise this model.

Finally, two sets of parameters are used currently, one in preharvest and one for postharvest. Even if the structure of the model is the same in both cases, two sets have to be used because the metabolisms are drastically different between pre- and postharvest. With this model, parameters and their evolutions do not differ according to the external factors, such as agronomical practices and storage conditions. Various effects of the practices are currently only included in the input (variation of flesh dry mass and fruit respiration), assuming that the practices do not impact the metabolisms.

CONCLUSIONS

This model is in its composition quite simple, but it allows to consider a few interesting

points. First the same model framework is used to simulate pre- and postharvest evolutions of sugars in mangoes pulp. Furthermore, it also partially considers the temperature and the climacteric respiration. This model could further be linked with a model of fruit growth in dry and fresh mass (Léchaudel et al., 2005b) and a gas model (Nordey, 2014). This assembly could then be used to do simulation and observe interactions between different factors and their effect on the sweetness from agricultural practices to storage conditions. Besides, the model could be used to optimize agricultural and storing parameters to obtain certain quality standards used in fresh or dried consumption. However further observations and conclusions require to estimate and to resolve the remaining limitations encountered.

ACKNOWLEDGEMENTS

This work was carried out as part of the CIRAD DPP COSAQ agronomical research program (period: 2015-2018) funded by a grant from European Union (ERDF) and the Conseil Régional de La Réunion, and as part of “Interfaces” flagship project, publicly funded through ANR (the French National Research Agency) under the “Investissements d’avenir” program with the reference ANR-10-LABX-001-01 Labex Agro and coordinated by Agropolis Fondation under the reference ID 1603-001.

Literature cited

- Beauvoit, B.P., Colombié, S., Monier, A., Andrieu, M.-H., Biais, B., Bénard, C., Chéniclet, C., Dieuaide-Noubhani, M., Nazaret, C., Mazat, J.-P., and Gibon, Y. (2014). Model-assisted analysis of sugar metabolism throughout tomato fruit development reveals enzyme and carrier properties in relation to vacuole expansion. *Plant Cell* 26 (8), 3224–3242 <https://doi.org/10.1105/tpc.114.127761>. PubMed
- Castrillo, M., Kruger, N.J., and Whatley, F.R. (1992). Sucrose metabolism in mango fruit during ripening. *Plant Sci.* 84 (1), 45–51 [https://doi.org/10.1016/0168-9452\(92\)90206-2](https://doi.org/10.1016/0168-9452(92)90206-2).
- Colombié, S., Beauvoit, B., Nazaret, C., Bénard, C., Vercambre, G., Le Gall, S., Biais, B., Cabasson, C., Maucourt, M., Bernillon, S., et al. (2017). Respiration climacteric in tomato fruits elucidated by constraint-based modelling. *New Phytol.* 213 (4), 1726–1739 <https://doi.org/10.1111/nph.14301>. PubMed
- Da Mota, R.V., Cordenunsi, B.R., Do Nascimento, J.R., Purgatto, E., Rosseto, M.R., and Lajolo, F.M. (2002). Activity and expression of banana starch phosphorylases during fruit development and ripening. *Planta* 216 (2), 325–333 <https://doi.org/10.1007/s00425-002-0858-6>. PubMed
- Der Agopian, R.G., Peroni-Okita, F.H.G., Soares, C.A., Mainardi, J.A., Do Nascimento, J.R.O., Cordenunsi, B.R., Lajolo, F.M., and Purgatto, E. (2011). Low temperature induced changes in activity and protein levels of the enzymes associated to conversion of starch to sucrose in banana fruit. *Postharvest Biol. Technol.* 62 (2), 133–140 <https://doi.org/10.1016/j.postharvbio.2011.05.008>.
- Desnoues, E., Génard, M., Quilot-Turion, B., and Baldazzi, V. (2018). A kinetic model of sugar metabolism in peach fruit reveals a functional hypothesis of a markedly low fructose-to-glucose ratio phenotype. *Plant J.* 94 (4), 685–698 <https://doi.org/10.1111/tpj.13890>. PubMed
- Dorey, E., Fournier, P., Léchaudel, M., and Tixier, P. (2016). A statistical model to predict titratable acidity of pineapple during fruit developing period responding to climatic variables. *Sci. Hortic. (Amsterdam)* 210, 19–24 <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2016.07.014>.
- Hubbard, N.L., Pharr, D.M., and Huber, S.C. (1991). Sucrose phosphate synthase and other sucrose metabolizing enzymes in fruits of various species. *Physiol. Plant.* 82 (2), 191–196 <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1991.tb00080.x>.
- Joas, J., Caro, Y., and Lechaudel, M. (2009). Comparison of postharvest changes in mango (cv Cogshall) using a ripening class index (Rci) for different carbon supplies and harvest dates. *Postharvest Biol. Technol.* 54 (1), 25–31 <https://doi.org/10.1016/j.postharvbio.2009.04.008>.
- Léchaudel, M., and Joas, J. (2006). Quality and maturation of mango fruits of cv. Cogshall in relation to harvest date and carbon supply. *Aust. J. Agric. Res.* 57 (4), 419–426 <https://doi.org/10.1071/AR05159>.
- Léchaudel, M., Joas, J., Caro, Y., Génard, M., and Jannoyer, M. (2005a). Leaf:fruit ratio and irrigation supply affect seasonal changes in minerals, organic acids and sugars of mango fruit. *J. Sci. Food Agric.* 85 (2), 251–260 <https://doi.org/10.1002/jsfa.1968>.
- Léchaudel, M., Génard, M., Lescouret, F., Urban, L., and Jannoyer, M. (2005b). Modeling effects of weather and source-sink relationships on mango fruit growth. *Tree Physiol.* 25 (5), 583–597 <https://doi.org/10.1093/treephys/25.5.583>. PubMed



- Lechaudel, M., Vercambre, G., Lescourret, F., Normand, F., and Génard, M. (2007). An analysis of elastic and plastic fruit growth of mango in response to various assimilate supplies. *Tree Physiol.* 27 (2), 219–230 <https://doi.org/10.1093/treephys/27.2.219>. PubMed
- Lechaudel, M., Urban, L., and Joas, J. (2010). Chlorophyll fluorescence, a nondestructive method to assess maturity of mango fruits (Cv. 'Cogshall') without growth conditions bias. *J. Agric. Food Chem.* 58 (13), 7532–7538 <https://doi.org/10.1021/jf101216t>. PubMed
- Magwaza, L.S., and Opara, U.L. (2015). Analytical methods for determination of sugars and sweetness of horticultural products: A review. *Sci. Hortic. (Amsterdam)* 184, 179–192 <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2015.01.001>.
- N'tchobo, H., Dali, N., Nguyen-Quoc, B., Foyer, C.H., and Yelle, S. (1999). Starch synthesis in tomato remains constant throughout fruit development and is dependent on sucrose supply and sucrose synthase activity. *J. Exp. Bot.* 50 (338), 1457–1463 <https://doi.org/10.1093/jxb/50.338.1457>.
- Nordey, T. (2014). Analyse expérimentale et modélisation de l'hétérogénéité de la qualité et de la maturité des mangues.
- Nordey, T., Léchaudel, M., Génard, M., and Joas, J. (2016). Factors affecting ethylene and carbon dioxide concentrations during ripening: incidence on final dry matter, total soluble solids content and acidity of mango fruit. *J. Plant Physiol.* 196-197, 70–78 <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2016.03.008>. PubMed
- Peroni-Okita, F.H.G., Cardoso, M.B., Agopian, R.G.D., Louro, R.P., Nascimento, J.R.O., Purgatto, E., Tavares, M.I.B., Lajolo, F.M., and Cordenunsi, B.R. (2013). The cold storage of green bananas affects the starch degradation during ripening at higher temperature. *Carbohydr. Polym.* 96 (1), 137–147 <https://doi.org/10.1016/j.carbpol.2013.03.050>. PubMed
- Prasad, S.R.S., Reddy, Y.T.N., Upreti, K.K., and Rajeshwara, A.N. (2014). Studies on changes in carbohydrate metabolism in regular bearing and "Off" season bearing cultivars of mango (*Mangifera indica* L.) during flowering. *Int. J. Fruit Sci.* 14 (4), 437–459 <https://doi.org/10.1080/15538362.2014.897891>.
- Schouten, R.E., Fan, S., Verdonk, J.C., Wang, Y., Kasim, N.F.M., Woltering, E.J., Tijskens, L.M.M., Fauzana Mohd Kasim, N., Woltering, E.J., and Tijskens, M. (2018). Mango Firmness Modeling as Affected by Transport and Ethylene Treatments. *Front. Plant Sci.* 9, 1647 <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01647>. PubMed
- Seager, N.G., Hewett, E.W., and Warrington, J. (1995). Manipulation of carbohydrate concentrations in kiwifruit. *N. Z. J. Crop Hortic. Sci.* 23 (2), 213–218 <https://doi.org/10.1080/01140671.1995.9513889>.
- Silva, A.P.F.B., Do Nascimento, J.R.O., Lajolo, F.M., and Cordenunsi, B.R. (2008). Starch mobilization and sucrose accumulation in the pulp of keitt mangoes during postharvest ripening. *J. Food Biochem.* 32 (3), 384–395 <https://doi.org/10.1111/j.1745-4514.2008.00175.x>.
- Wongmetha, O., Ke, L.S., and Liang, Y.S. (2012). Sucrose metabolism and physiological changes during mango cv. Irwin growth and development. *Hortic. Environ. Biotechnol.* 53 (5), 373–377 <https://doi.org/10.1007/s13580-012-0078-3>.
- Wongmetha, O., Ke, L.-S., and Liang, Y.-S. (2015). The changes in physical, bio-chemical, physiological characteristics and enzyme activities of mango cv. Jinhwang during fruit growth and development. *NJAS Wagening. J. Life Sci.* 72–73, 7–12 <https://doi.org/10.1016/j.njas.2014.10.001>.

Bibliographie

- Alkan, Noam, & Kumar, Anirudh. 2018. Post-harvest storage management of mango fruit.
- Apréa, Eugenio, Charles, Mathilde, Endrizzi, Isabella, Laura Corollaro, Maria, Betta, Emanuela, Biasioli, Franco, & Gasperi, Flavia. 2017. Sweet taste in apple : The role of sorbitol, individual sugars, organic acids and volatile compounds. *Scientific Reports*, **7**.
- Asiche, William Olubero, Mitalo, Oscar Witere, Kasahara, Yuka, Tosa, Yasuaki, Mworio, Eric Gituma, Ushijima, Koichiro, Nakano, Ryohei, & Kubo, Yasutaka. 2017. Effect of storage temperature on fruit ripening in three kiwifruit cultivars. *Horticulture Journal*, **86**(3), 403–410.
- Beauvoit, Bertrand P., Colombié, Sophie, Monier, Antoine, Andrieu, Marie-Hélène HéLèNe, Biais, Benoit, Bénard, Camille, Chéniclet, Catherine, Dieuaide-Noubhani, Martine, Nazaret, Christine, Mazat, Jean-Pierre Pierre, & Gibon, Yves. 2014. Model-assisted analysis of sugar metabolism throughout tomato fruit development reveals enzyme and carrier properties in relation to vacuole expansion. *Plant Cell*, **26**(8), 3224–3242.
- Behboudian, M. H., Lawes, G. S., & Griffiths, K. M. 1994. The influence of water deficit on water relations, photosynthesis and fruit growth in Asian pear (*Pyrus serotina* Rehd.). *Scientia Horticulturae*, **60**(1-2), 89–99.
- Bertin, Nadia, & Génard, Michel. 2018 (3). *Tomato quality as influenced by preharvest factors*.
- Bonghi, Claudio, Alexandre Neuwald, Daniel, Crisosto, Carlos H, Schouten, Rob E., Fan, Shuang, Verdonk, Julian C., Wang, Yuchen, Fauzana Mohd Kasim, Nur, Woltering, Ernst J., M Tijskens, L M, Kasim, Nur Fauzana Mohd, Woltering, Ernst J., & Tijskens, L. M. M. 2018. Mango Firmness Modeling as Affected by Transport and Ethylene Treatments. *Frontiers in Plant Science*, **9**(11), 1647.
- Borsani, Julia, Budde, Claudio O., Porrini, Lucía, Lauxmann, Martin A., Lombardo, Verónica A., Murray, Ricardo, Andreo, Carlos S., Drincovich, María F., & Lara, María V. 2009. Carbon metabolism of peach fruit after harvest : Changes in enzymes involved in organic acid and sugar level modifications. *Journal of Experimental Botany*, **60**(6), 1823–1837.
- Box, G. E. P., & Cox, D. R. 1964. An Analysis of Transformations. *Journal of the Royal Statistical Society : Series B (Methodological)*, **26**(2), 211–243.
- Cakpo, Coffi Belmys, Vercambre, Gilles, Baldazzi, Valentina, Roch, Leá Léa, Dai, Zhanwu, Valsesia, Pierre, Memah, Mohamed-Mahmoud Mahmoud, Colombié, Sophie, Moing, Annick, Gibon, Yves, & Génard, Michel. 2020. Model-assisted comparison of sugar accumulation patterns in ten fleshy fruits highlights differences between herbaceous and woody species. *Annals of Botany*, **126**(3), 455–470.
- Caleb, O J, Mahajan, P V, Al-Said, Fahad A, & Opara, Umezuruike Linus. 2013. Transpiration rate and quality of pomegranate arils as affected by storage conditions. *CYTA - Journal of Food*, **11**(3), 199–207.

- Campbell, R. J., & Zill, G. 2009. Mango selection and breeding for alternative markets and uses. *Pages 189–195 of : Acta Horticulturae*, vol. 820. International Society for Horticultural Science.
- Casagrande, Enrico, Génard, Michel, Lurol, Sébastien, Charles, Florence, Plénet, Daniel, & Lescourret, Françoise. 2021. A process-based model of nectarine quality development during pre- and post-harvest. *Postharvest Biology and Technology*, **175**(5), 111458.
- Casquero, Pedro Antonio, & Guerra, Marcos. 2009. Harvest parameters to optimise storage life of European plum 'Oullins Gage'. *International Journal of Food Science and Technology*, **44**(10), 2049–2054.
- Castellanos, Diego Alberto, & Herrera, Aníbal Orlando. 2014. Review Article Mathematical Models for the Representation of Some Physiological and Quality Changes during Fruit Storage. *Journal of Postharvest Technology*, **03**(01), 18–35.
- Castrillo, Marisol, Kruger, Nicholas J., & Whatley, F.R. 1992. Sucrose metabolism in mango fruit during ripening. *Plant Science*, **84**(1), 45–51.
- Colombié, Sophie, Beauvoit, Bertrand, Nazaret, Christine, Bénard, Camille, Vercambre, Gilles, Le Gall, Sophie, Biais, Benoit, Cabasson, Cécile, Maucourt, Mickaël, Bernillon, Stéphane, Moing, Annick, Dieuaide-Noubhani, Martine, Mazat, Jean-Pierre Pierre, & Gibon, Yves. 2017. Respiration climacteric in tomato fruits elucidated by constraint-based modelling. *New Phytologist*, **213**(4), 1726–1739.
- Crane, Jonathan. 2008. *Mangifera indica Mango. The Encyclopedia of Fruit and Nuts*. CABI.
- da Mota, Renata, Cordenunsi, Beatriz, do Nascimento, João, Purgatto, Eduardo, Rosseto, Maria, & Lajolo, Franco. 2002. Activity and expression of banana starch phosphorylases during fruit development and ripening. *Planta*, **216**(2), 325–333.
- Damour, Gaele, Vandame, Marc, & Urban, Laurent. 2009. Long-term drought results in a reversible decline in photosynthetic capacity in mango leaves, not just a decrease in stomatal conductance. *Tree Physiology*, **29**(5), 675–684.
- De Bie, C. A.J.M. 2004. The yield gap of mango in Phrao, Thailand, as investigated through comparative performance evaluation. *Scientia Horticulturae*, **102**(1), 37–52.
- De La Cruz Medina, J, & García, H S. 2002. MANGO Post-harvest Operations-Post-harvest Compendium. *FAO Food And Agriculture Organization of the United Nations*.
- Deb, Kalyanmoy, Pratap, Amrit, Agarwal, Sameer, & Meyarivan, T. 2002. A fast and elitist multiobjective genetic algorithm : NSGA-II. *IEEE Transactions on Evolutionary Computation*, **6**(2), 182–197.
- Der Agopian, Roberta Ghedini, Peroni-Okita, Fernanda Helena Gonçalves, Soares, Claudinéia Aparecida, Mainardi, Janaína Aparecida, Do Nascimento, João Roberto Oliveira, Cordenunsi, Beatriz Rosana, Lajolo, Franco Maria, & Purgatto, Eduardo. 2011. Low temperature induced changes in activity and protein levels of the enzymes associated to conversion of starch to sucrose in banana fruit. *Postharvest Biology and Technology*, **62**(2), 133–140.
- Deshpande, Ashish B., Anamika, Krishanpal, Jha, Vineet, Chidley, Hemangi G., Oak, Pranjali S., Kadoo, Narendra Y., Pujari, Keshav H., Giri, Ashok P., & Gupta, Vidya S. 2017. Transcriptional transitions in Alphonso mango (*Mangifera indica* L.) during fruit development and ripening explain its distinct aroma and shelf life characteristics. *Scientific Reports*, **7**(1), 8711.
- Desnoues, Elsa, Génard, Michel, Quilot-Turion, Bénédicte, Baldazzi, Valentina, Quilot-Turion, Bénédicte, & Baldazzi, Valentina. 2018. A kinetic model of sugar metabolism in peach fruit reveals a functional hypothesis of a markedly low fructose-to-glucose ratio phenotype. *Plant Journal*, **94**(4), 685–698.

- Do Nascimento, João Roberto Oliveira, Júnior, Adair Vieira, Bassinello, Priscila Zaczuk, Cordenunsi, Beatriz Rosana, Mainardi, Janaína Aparecida, Purgatto, Eduardo, & Lajolo, Franco Maria. 2006. Beta-amylase expression and starch degradation during banana ripening. *Postharvest Biology and Technology*, **40**(1), 41–47.
- Dong, Shaoyun, & Beckles, Diane M. 2019. Dynamic changes in the starch-sugar interconversion within plant source and sink tissues promote a better abiotic stress response. *Journal of Plant Physiology*, **234-235**, 80–93.
- Dorey, Elodie, Fournier, Patrick, Léchaudel, Mathieu, & Tixier, Philippe. 2016a. A statistical model to predict titratable acidity of pineapple during fruit developing period responding to climatic variables. *Scientia Horticulturae*, **210**(10), 19–24.
- Dorey, Elodie, Fournier, Patrick, Léchaudel, Mathieu, & Tixier, Philippe. 2016b. Modeling sugar content of pineapple under agro-climatic conditions on Reunion Island. *European Journal of Agronomy*, **73**(2), 64–72.
- Dormand, J. R., & Prince, P. J. 1980. A family of embedded Runge-Kutta formulae. *Journal of Computational and Applied Mathematics*, **6**(1), 19–26.
- Drouillard, A., Grechi, I., Lechaudel, M., Laridon, Y., & Génard, M. 2021. A process-based model to predict the evolution and final concentration of sugars in mangoes. *Pages 91–98 of : Acta Horticulturae*, vol. 1311. International Society for Horticultural Science.
- Dupont, Gérard, Adam, Sébastien, Lecourtier, Yves, & Grilhère, Bruno. 2008. Multi objective particle swarm optimization using enhanced dominance and guide selection. *International Journal of Computational Intelligence Research*, **4**(2), 145–158.
- Eccher Zerbini, Paola, Vanoli, Maristella, Rizzolo, Anna, Grassi, Maurizio, Pimentel, Rodrigo Meirelles de Azevedo, Spinelli, Lorenzo, & Torricelli, Alessandro. 2015. Optical properties, ethylene production and softening in mango fruit. *Postharvest Biology and Technology*, **101**, 58–65.
- Etienne, Audrey, Génard, Michel, Lobit, Philippe, & Bugaud, Christophe. 2014. Modeling the vacuolar storage of malate shed lights on pre- and post-harvest fruit acidity. *BMC Plant Biology*, **14**(1), 310.
- Etienne, Audrey, Génard, Michel, & Bugaud, Christophe. 2015. A process-based model of TCA cycle functioning to analyze citrate accumulation in pre- and post-harvest fruits. *PLoS ONE*, **10**(6), e0126777.
- Etienne, C., Rothan, C., Moing, A., Plomion, C., Bodénès, C., Svanella-Dumas, L., Cosson, P., Pronier, V., Monet, R., & Dirlewanger, E. 2002. Candidate genes and QTLs for sugar and organic acid content in peach [*Prunus persica* (L.) Batsch]. *Theoretical and Applied Genetics*, **105**(1), 145–159.
- Famiani, F., Proietti, P., Palliotti, A., Antognozzi, E., & Ferranti, F. 1999. Effect of leaf to fruit ratios on fruit growth in chestnut. *Pages 155–160 of : Acta Horticulturae*, vol. 494. International Society for Horticultural Science.
- FAO. 2018. *Post-harvest management of mango for quality and safety assurance : Guidance for horticultural supply chain stakeholders*. Tech. rept.
- FAO. 2020. *Major tropical fruits market review 2020*. Rome. Tech. rept.
- FAO. 2021. *FAOSTAT*.

- Finnegan, E, Mahajan, P. V., O'Connell, M., Francis, G. A., & O'Beirne, D. 2013. Modelling respiration in fresh-cut pineapple and prediction of gas permeability needs for optimal modified atmosphere packaging. *Postharvest Biology and Technology*, **79**, 47–53.
- Fong, Youyi, Huang, Ying, Gilbert, Peter B., & Permar, Sallie R. 2017. chngpt : Threshold regression model estimation and inference. *BMC Bioinformatics*, **18**(1), 1–7.
- Fox, John, & Weinsberg, Sanford. 2019. *An R Companion to Applied Regression*. Third edn. Thousand Oaks {CA} : Sage.
- Fuchs, Yoram, Pesis, Edna, & Zauberman, Giora. 1980. Changes in amylase activity, starch and sugars contents in mango fruit pulp. *Scientia Horticulturae*, **13**(2), 155–160.
- Gamble, Joanna, Harker, F Roger, Jaeger, Sara R, White, Anne, Bava, Christina, Beresford, Michelle, Stubbings, Barbara, Wohlers, Mark, Hofman, Peter J, Marques, Roberto, & Woolf, Allan. 2010. The impact of dry matter, ripeness and internal defects on consumer perceptions of avocado quality and intentions to purchase. *Postharvest Biology and Technology*, **57**(1), 35–43.
- Génard, M., Lescourret, F., Ben Mimoun, M., Besset, J., & Bussi, C. 1998. A simulation model of growth at the shoot-bearing fruit level. II. Test and effect of source and sink factors in the case of peach. *European Journal of Agronomy*, **9**(2-3), 189–202.
- Génard, M., Lescourret, F., Gomez, L., Habib, R., Génard, M., Lescourret, F., Gomez, L., & Habib, R. 2003. Changes in fruit sugar concentrations in response to assimilate supply, metabolism and dilution : A modeling approach applied to peach fruit (*Prunus persica*). *Tree Physiology*, **23**(6), 373–385.
- Génard, Michel, & Gouble, Barbara. 2005. ETHY. A theory of fruit climacteric ethylene emission. *Plant Physiology*, **139**(1), 531–45.
- Génard, Michel, Bertin, Nadia, Gautier, Hélène, Lescourret, Françoise, & Quilot, Bénédicte. 2010. Virtual profiling : A new way to analyse phenotypes. *Plant Journal*, **62**(2), 344–355.
- Gill, P. P.S., Jawandha, S. K., & Kaur, Navdeep. 2017a. Transitions in mesocarp colour of mango fruits kept under variable temperatures. *Journal of Food Science and Technology*, **54**(13), 4251–4256.
- Gill, P. P.S. S., Jawandha, S. K., Kaur, Navdeep, & Singh, Navprem. 2017b. Physico-chemical changes during progressive ripening of mango (*Mangifera indica* L.) cv. Dashehari under different temperature regimes. *Journal of Food Science and Technology*, **54**(7), 1964–1970.
- Gomez, Laurent, Bancel, Doriane, Rubio, Emilie, & Vercambre, Gilles. 2007. The microplate reader : An efficient tool for the separate enzymatic analysis of sugars in plant tissues - Validation of a micro-method. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, **87**(10), 1893–1905.
- Grechi, I., & Normand, F. 2019. Effect of source-sink relationships from the branch to the tree scale on mango fruit size and quality at harvest. *Acta Horticulturae*, **1244**, 93–100.
- Grechi, Isabelle, Preterre, Anne Laure, Caillat, Aude, Chiroleu, Frédéric, & Ratnadass, Alain. 2021. Linking mango infestation by fruit flies to fruit maturity and fly pressure : A prerequisite to improve fruit fly damage management via harvest timing optimization. *Crop Protection*, **146**(8), 105663.
- Guerra, M, & Casquero, P A. 2008. Effect of harvest date on cold storage and postharvest quality of plum cv. Green Gage. *Postharvest Biology and Technology*, **47**(3), 325–332.

- Gwanpua, Sunny George, Verlinden, Bert E, Hertog, Maarten LATM, Nicolai, Bart M, & Geeraerd, An-nemie H. 2017. A mechanistic modelling approach to understand 1-MCP inhibition of ethylene action and quality changes during ripening of apples. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, **97**(11), 3802–3813.
- Hedrich, Rainer, Sauer, Norbert, & Neuhaus, H Ekkehard. 2015. Sugar transport across the plant vacuolar membrane : nature and regulation of carrier proteins. *Current Opinion in Plant Biology*, **25**, 63–70.
- Hernández Delgado, P. M., Aranguren, M, Reig, C, Fernández Galván, D, Mesejo, C, Martínez Fuentes, A., Galán Saúco, V., & Agustí, M. 2011. Phenological growth stages of mango (*Mangifera indica* L.) according to the BBCH scale. *Scientia Horticulturae*, **130**(3), 536–540.
- Hewitt, Seanna, & Dhingra, Amit. 2020. Beyond Ethylene : New Insights Regarding the Role of Alternative Oxidase in the Respiratory Climacteric. *Frontiers in Plant Science*, **11**.
- Hiwasa, Kyoko, Kinugasa, Yuichi, Amano, Satomi, Hashimoto, Akiko, Nakano, Ryohei, Inaba, Akitsugu, & Kubo, Yasutaka. 2003. Ethylene is required for both the initiation and progression of softening in pear (*Pyrus communis* L.) fruit. *Journal of Experimental Botany*, **54**(383), 771–779.
- Hor, Sivmey, Léchaudel, Mathieu, Mith, Hasika, & Bugaud, Christophe. 2020. Fruit density : A reliable indicator of sensory quality for mango. *Scientia Horticulturae*, **272**(10), 109548.
- Hossain, Md Anowar, Rana, Md Masud, Kimura, Yoshinobu, & Roslan, Hairul Azman. 2014. Changes in biochemical characteristics and activities of ripening associated enzymes in mango fruit during the storage at different temperatures. *BioMed Research International*, **2014**(7), 232969.
- Hubbard, Natalie L., Pharr, D. Mason, & Huber, Steven C. 1991. Sucrose phosphate synthase and other sucrose metabolizing enzymes in fruits of various species. *Physiologia Plantarum*, **82**(2), 191–196.
- Iooss, Bertrand, Veiga, Sebastien Da, Janon, Alexandre, Pujol, Gilles, with contributions from Bap-tiste Broto, Boumhaout, Khalid, Delage, Thibault, Amri, Reda El, Fruth, Jana, Gilquin, Laurent, Guillaume, Joseph, Idrissi, Marouane Il, Le Gratiel, Loic, Lemaitre, Paul, Marrel, Amandine, Meynaoui, Anouar, Nelson, Barry L., Monari, Filippo, Oomen, Roelof, Rakovec, Oldrich, Ramos, Bernardo, Rous-tant, Olivier, Song, Eunhye, Staum, Jeremy, Sueur, Roman, Touati, Taieb, & Weber, Frank. 2021. *sensitivity : Global Sensitivity Analysis of Model Outputs*. Tech. rept. R package version 1.25.0.
- Jacobi, Keryl K., Hetherington, S. E., & MacRae, E. A. 2002. Starch degradation in 'Kensington' mango fruit following heat treatments. *Australian Journal of Experimental Agriculture*, **42**(1), 83–92.
- Joas, Jacques, Caro, Yanis, & Léchaudel, Mathieu. 2009. Comparison of postharvest changes in mango (cv Cogshall) using a Ripening class index (Rci) for different carbon supplies and harvest dates. *Postharvest Biology and Technology*, **54**(1), 25–31.
- Joas, Jacques, Vulcain, Emmanuelle, Desvignes, Claire, Morales, Emeline, & Léchaudel, Mathieu. 2012. Physiological age at harvest regulates the variability in postharvest ripening, sensory and nutritional characteristics of mango (*Mangifera indica* L.) cv. Cogshall due to growing conditions. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, **92**(6), 1282–1290.
- Jorquera-Fontena, E, Pastenes, C, Meriño-Gergichevich, C, & Franck, N. 2018. Effect of source/sink ratio on leaf and fruit traits of blueberry fruiting canes in the field. *Scientia Horticulturae*, **241**, 51–56.
- Junmatong, Chanikan, Uthaibutra, Jamnong, Boonyakiat, Danai, Faiyue, Bualuang, & Saengnil, Kobkiat. 2012. Reduction of Chilling Injury of 'Nam Dok Mai No. 4' Mango Fruit by Treatments with Salicylic Acid and Methyl Jasmonate. *Journal of Agricultural Science*, **4**(10).

- Kour, Ramandeep, Singh, Mandeep, Gill, P. P.S., & Jawandha, S. K. 2018. Ripening quality of Dusehri mango in relation to harvest time. *Journal of Food Science and Technology*, **55**(7), 2395–2400.
- Krause, P, Boyle, D P, & Bäse, F. 2005. Comparison of different efficiency criteria for hydrological model assessment. *Advances in Geosciences*, **5**, 89–97.
- Lê, Sébastien, Josse, Julie, & Husson, François. 2008. FactoMineR : An R package for multivariate analysis. *Journal of Statistical Software*, **25**(1), 1–18.
- Léchaudel, Mathieu. 2004. Croissance et qualité organoleptique de la mangue (*Mangifera indica*) : analyse expérimentale et modélisation de l'effet de la disponibilité hydrique et carbonée. <http://www.theses.fr>, 1, 145.
- Léchaudel, Mathieu, & Joas, Jacques. 2006. Quality and maturation of mango fruits of cv. Cogshall in relation to harvest date and carbon supply. *Australian Journal of Agricultural Research*, **57**(4), 419–426.
- Léchaudel, Mathieu, & Joas, Jacques. 2007. An overview of preharvest factors influencing mango fruit growth, quality and postharvest behaviour. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, **19**(4), 287–298.
- Léchaudel, Mathieu, Joas, Jacques, Caro, Yanis, Génard, Michel, & Jannoyer, Magalie. 2005a. Leaf :fruit ratio and irrigation supply affect seasonal changes in minerals, organic acids and sugars of mango fruit. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, **85**(2), 251–260.
- Léchaudel, Mathieu, Génard, Michel, Lescourret, Françoise, Urban, Laurent, & Jannoyer, Magalie. 2005b. Modeling effects of weather and source-sink relationships on mango fruit growth. *Tree Physiology*, **25**(5), 583–597.
- Léchaudel, Mathieu, Normand, Frédéric, & Génard, Michel. 2006. Predicting harvest date and quality of mango (cv 'Cogshall') fruit according to environmental factors. *8th International Mango Symposium, 05-10 february 2006, Sun City, South Africa*.
- Léchaudel, Mathieu, Vercambre, Gilles, Lescourret, Françoise, Normand, Frederic, & Génard, Michel. 2007. An analysis of elastic and plastic fruit growth of mango in response to various assimilate supplies. *Tree Physiology*, **27**(2), 219–230.
- Léchaudel, Mathieu, Urban, Laurent, & Joas, Jacques. 2010. Chlorophyll fluorescence, a nondestructive method to assess maturity of mango fruits (Cv. 'cogshall') without growth conditions bias. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, **58**(13), 7532–7538.
- Lenz, Fritz. 1979. Sink-Source Relationships in Fruit Trees. *Pages 141–153 of: Plant Regulation and World Agriculture*. Springer, Boston, MA.
- Lescourret, Françoise, Ben Mimoun, M, & Génard, M. 1998. *A simulation model of growth at the shoot-bearing fruit level I. Description and parameterization for peach*. Tech. rept.
- Liang, Minhua, Su, Xinguo, Yang, Zhenfeng, Deng, Hongling, Yang, Zhao, Liang, Ruijin, & Huang, Jiajia. 2020. Carotenoid composition and expression of carotenogenic genes in the peel and pulp of commercial mango fruit cultivars. *Scientia Horticulturae*, **263**.
- Link, H. 2000. Significance of flower and fruit thinning on fruit quality. *Plant Growth Regulation*, **31**(1-2), 17–26.
- Lloyd, James R., & Kossmann, Jens. 2019. Starch Trek : The Search for Yield. *Frontiers in Plant Science*, **9**.

- Lobit, P., Génard, M., Wu, B. H., Soing, P., & Habib, R. 2003. Modelling citrate metabolism in fruits : Responses to growth and temperature. *Journal of Experimental Botany*, **54**(392), 2489–2501.
- Lobit, Philippe, Soing, Patrick, Génard, Michel, & Habib, Robert. 2002. Theoretical analysis of relationships between composition, pH, and titratable acidity of peach fruit. *Journal of Plant Nutrition*, **25**(12), 2775–2792.
- Lobit, Philippe, Génard, Michel, Soing, Patrick, & Habib, Robert. 2006. Modelling malic acid accumulation in fruits : Relationships with organic acids, potassium, and temperature. *Journal of Experimental Botany*, **57**(6), 1471–1483.
- Luo, Anrong, Kang, Shaozhong, & Chen, Jinliang. 2020. SUGAR Model-Assisted Analysis of Carbon Allocation and Transformation in Tomato Fruit Under Different Water Along With Potassium Conditions. *Frontiers in Plant Science*, **11**(6).
- Magwaza, Lembe Samukelo, & Opara, Umezuruike Linus. 2015 (3). *Analytical methods for determination of sugars and sweetness of horticultural products-A review*.
- Mahajan, P V, Oliveira, F. A.R., & Macedo, I. 2008. Effect of temperature and humidity on the transpiration rate of the whole mushrooms. *Journal of Food Engineering*, **84**(2), 281–288.
- Matas, Antonio J, López-Casado, Gloria, Cuartero, Jesús, & Heredia, Antonio. 2005. Relative humidity and temperature modify the mechanical properties of isolated tomato fruit cuticles. *American Journal of Botany*, **92**(3), 462–468.
- Mayer, D. G., & Butler, D. G. 1993. Statistical validation. *Ecological Modelling*, **68**(1-2), 21–32.
- McAtee, Peter, Karim, Siti, Schaffer, Robert, & David, Karine. 2013. *A dynamic interplay between phytohormones is required for fruit development, maturation, and ripening*.
- Medlicott, Andrew P, Reynolds, Stephen B, & Thompson, Anthony K. 1986. *Tropical Development and Research Institute, 56-62 Grays Inn Road*. Tech. rept.
- Mersmann, O. 2015. *CRAN- Package emoa*.
- Mersmann, Olaf. 2020 (10). *Multiple Criteria Optimization Algorithms and Related Functions*.
- Milliken, George A. 1990. Nonlinear Regression Analysis and Its Applications. *Technometrics*, **32**(2), 219–220.
- Miranda Rossetto, Maria Rosecler, Purgatto, Eduardo, Oliveira Do Nascimento, João Roberto, Lajolo, Franco Maria, & Cordenunsi, Beatriz Rosana. 2003. Effects of gibberellic acid on sucrose accumulation and sucrose biosynthesizing enzymes activity during banana ripening. *Plant Growth Regulation*, **41**(3), 207–214.
- Mitalo, Oscar W., Tokiwa, Sumire, Kondo, Yuki, Otsuki, Takumi, Galis, Ivan, Suezawa, Katsuhiko, Kataoka, Ikuo, Doan, Anh T., Nakano, Ryohei, Ushijima, Koichiro, & Kubo, Yasutaka. 2019. Low temperature storage stimulates fruit softening and sugar accumulation without ethylene and aroma volatile production in kiwifruit. *Frontiers in Plant Science*, **10**(7), 888.
- Moriguchi, Takaya, Abe, Kazuyuki, Sanada, Tetsuro, & Yamaki, Shohei. 2019. Levels and Role of Sucrose Synthase, Sucrose-phosphate Synthase, and Acid Invertase in Sucrose Accumulation in Fruit of Asian Pear. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, **117**(2), 274–278.

- Musacchi, Stefano, & Serra, Sara. 2018. Apple fruit quality : Overview on pre-harvest factors. *Scientia Horticulturae*, **234**, 409–430.
- Mworia, Eric G., Yoshikawa, Takashi, Salikon, Nadiyah, Oda, Chisato, Asiche, William O., Yokotani, Naoki, Abe, Daigo, Ushijima, Koichiro, Nakano, Ryohei, & Kubo, Yasutaka. 2012. Low-temperature-modulated fruit ripening is independent of ethylene in 'Sanuki Gold' kiwifruit. *Journal of Experimental Botany*, **63**(2), 963–971.
- Nocedal, Jorge, & Wright, Stephen J. 2006. Numerical optimization. *Pages 1–664 of : Springer Series in Operations Research and Financial Engineering*. Springer New York.
- Nordey, Thibault. 2014 (Dec.). *Analyse expérimentale et modélisation de l'hétérogénéité de la qualité et de la maturité des mangues*. Theses, Université d'Avignon.
- Nordey, Thibault, Léchaudel, Mathieu, Génard, Michel, & Joas, Jacques. 2014. Spatial and temporal variations in mango colour, acidity, and sweetness in relation to temperature and ethylene gradients within the fruit. *Journal of Plant Physiology*, **171**(17), 1555–1563.
- Nordey, Thibault, Léchaudel, Mathieu, Génard, Michel, & Joas, Jacques. 2016. Factors affecting ethylene and carbon dioxide concentrations during ripening : Incidence on final dry matter, total soluble solids content and acidity of mango fruit. *Journal of Plant Physiology*, **196-197**(6), 70–78.
- Normand, Frédéric. 2014. *Floraison et phénologie des arbres fruitiers tropicaux : une recherche appliquée à l'agronomie*. Ph.D. thesis.
- Normand, Frédéric, Michels, Thierry, Lechaudel, Mathieu, Joas, Jacques, Vincenot, Didier, Hoarau, Ignace, Desmulier, X., & Barc, G. 2011. Approche intégrée de la filière mangue à La Réunion.
- N'tchobo, Hyacinthe, Dali, Najeh, Nguyen-Quoc, Binh, Foyer, Christine H., & Yelle, Serge. 1999. Starch synthesis in tomato remains constant throughout fruit development and is dependent on sucrose supply and sucrose synthase activity. *Journal of Experimental Botany*, **50**(338), 1457–1463.
- Osorio, Sonia, Scossa, Federico, & Fernie, Alisdair R. 2013. Molecular regulation of fruit ripening. *Frontiers in Plant Science*, **4**(JUN).
- Palmer, John, Diack, Robert, Johnston, Jason, & Boldingh, Helen. 2013. Manipulation of fruit dry matter accumulation and fruit size in 'Scifresh' apple through alteration of the carbon supply, and its relationship with apoplastic sugar composition. *Journal of Horticultural Science and Biotechnology*, **88**(4), 483–489.
- Palmer, John W, Harker, F. Roger, Tustin, D. Stuart, & Johnston, Jason. 2010. Fruit dry matter concentration : A new quality metric for apples. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, **90**(15), 2586–2594.
- Pech, Jean Claude, Purgatto, Eduardo, Bouzayen, Mondher, & Latché, Alain. 2012. Ethylene and Fruit Ripening. *Pages 275–304 of : The Plant Hormone Ethylene*, vol. 44. Oxford, UK : Wiley-Blackwell.
- Peroni, Fernanda Helena Gonçalves, Koike, Claudia, Louro, Ricardo Pereira, Purgatto, Eduardo, Do Nascimento, João Roberto Oliveira, Lajolo, Franco Maria, & Cordenunsi, Beatriz Rosana. 2008. Mango starch degradation. II. The binding of α -amylase and β -amylase to the starch granule. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, **56**(16), 7416–7421.
- Peroni-Okita, Fernanda H G, Cardoso, Mateus B., Agopian, Roberta G D, Louro, Ricardo P., Nascimento, João R O, Purgatto, Eduardo, Tavares, Maria I B, Lajolo, Franco M., & Cordenunsi, Beatriz R. 2013. The cold storage of green bananas affects the starch degradation during ripening at higher temperature. *Carbohydrate Polymers*, **96**(1), 137–147.

- Phakawatmongkol, Wandee, Ketsa, Saichol, & Van Doorn, Wouter G. 2004. Variation in fruit chilling injury among mango cultivars. *Postharvest Biology and Technology*, **32**(1), 115–118.
- Quilot, B., Kervella, J., Génard, M., & Lescourret, F. 2005a. Analysing the genetic control of peach fruit quality through an ecophysiological model combined with a QTL approach. *Journal of Experimental Botany*, **56**(422), 3083–3092.
- Quilot, B., Génard, M., Lescourret, F., & Kervella, J. 2005b. Simulating genotypic variation of fruit quality in an advanced peach x *Prunus davidiana* cross. *Journal of Experimental Botany*, **56**(422), 3071–3081.
- R Core Team. 2021. *R : A Language and Environment for Statistical Computing*.
- Rahayu, D., & Bintoro, N. 2019. Mathematical analysis and modelling of respiration rate of tropical climacteric produces during storage under various temperatures. In : *IOP Conference Series : Earth and Environmental Science*, vol. 355.
- Rajan, S., Kumar, R., Yadava, L. P., Sharan, R., Bhal, C., & Verma, J. P. 2013. Variability pattern in mango (*Mangifera indica* L.) accessions of diverse geographical origins. *Acta Horticulturae*, **992**, 341–352.
- Rosales, Miguel A, Rubio-Wilhelmi, María M, Castellano, Rosa, Castilla, Nicolás, Ruiz, Juan M, & Romero, Luis. 2007. Sucrolytic activities in cherry tomato fruits in relation to temperature and solar radiation. *Scientia Horticulturae*, **113**(3), 244–249.
- Rosalie, Rémy, Léchaudel, Mathieu, Dhuique-Mayer, Claudie, Dufossé, Laurent, & Joas, Jacques. 2018. Antioxidant and enzymatic responses to oxidative stress induced by cold temperature storage and ripening in mango (*Mangifera indica* L. cv. ‘Cogshall’) in relation to carotenoid content. *Journal of Plant Physiology*, **224-225**(5), 75–85.
- Russell, V. Lenth. 2021. *emmeans : Estimated Marginal Means, aka Least-Squares Means*.
- Saltelli, A., Tarantola, S., Chan, K. P.-S., & Chan, P.-S. 1999. A Quantitative Model-Independent Method for Global Sensitivity Analysis of Model Output. *Technometrics*, **41**(1), 39–56.
- Saltelli, Andrea. 2002 (6). Sensitivity analysis for importance assessment. *Pages 579–590 of : Risk Analysis*, vol. 22.
- Santesteban, Luis G, & Royo, J Bernardo. 2006. Water status, leaf area and fruit load influence on berry weight and sugar accumulation of cv. ‘Tempranillo’ under semiarid conditions. *Scientia Horticulturae*, **109**(1), 60–65.
- Saraiva, Lorenzo A., Castelan, Florence P., Gomes, Bruna L., Purgatto, Eduardo, & Cordenunsi-Lysenko, Beatriz R. 2018. Thap Maeo bananas : Fast ripening and full ethylene perception at low doses. *Food Research International*, **105**(3), 384–392.
- Saúco, Victor Galán. 1997. Horticultural practices of mango. *Pages 391–400 of : Acta Horticulturae*, vol. 455. International Society for Horticultural Science.
- Seehuber, Claudia, Damerow, Lutz, & Blanke, Michael. 2011. Regulation of source : Sink relationship, fruit set, fruit growth and fruit quality in European plum (*Prunus domestica* L.)-using thinning for crop load management. *Plant Growth Regulation*, **65**(2), 335–341.
- Shin, Mi Hee, Kwack, Yong Bum, Kim, Yun Hee, & Kim, Jin Gook. 2018. Storage Temperature Affects the Ripening Characteristics of ‘Garmrok’, ‘Hayward’, ‘Goldone’, and ‘Jecy Gold’ Kiwifruit Treated with Exogenous Ethylene. *korean Journal of Horticultural Science&Technology*, **36**(5), 730–740.

- Shiratake, Katsuhiko, & Martinoia, Enrico. 2007. Transporters in fruit vacuoles. *Plant Biotechnology*, **24**(1), 127–133.
- Silva, Ana Paula Fioravante Bernardes, Do Nascimento, João Roberto Oliveira, Lajolo, Franco Maria, & Cordenunsi, Beatriz Rosana. 2008. Starch mobilization and sucrose accumulation in the pulp of keitt mangoes during postharvest ripening. *Journal of Food Biochemistry*, **32**(3), 384–395.
- Singh, Zora, Singh, Rajesh K., Sane, Vidhu A, & Nath, Pravendra. 2013. Mango - Postharvest Biology and Biotechnology. *Critical Reviews in Plant Sciences*, **32**(4), 217–236.
- Souty, M, Génard, M, Reich, Maryse, & Albagnac, G. 1999. Influence de la fourniture en assimilats sur la maturation et la qualité de la pêche (*Prunus persica* L. 'Suncrest'). *Canadian Journal of Plant Science*, **79**(2), 259–268.
- Thornley, J. H. M, & Johnson, Ian R. 1990. *Plant and crop modelling : a mathematical approach to plant and crop physiology*. Oxford, England : Oxford University Press.
- Trad, Mehdi, Gaaliche, Badii, Renard, Catherine M.G.C., & Mars, Messaoud. 2013. Inter- and intra-tree variability in quality of figs. Influence of altitude, leaf area and fruit position in the canopy. *Scientia Horticulturae*, **162**, 49–54.
- Urban, L., Normand, F., & Montpied, P. 2009. Modelling the effects of flowering, drought and fruit load on mango leaf photosynthesis. *Pages 271–279 of : Acta Horticulturae*, vol. 820. International Society for Horticultural Science.
- Urban, Laurent, Léchaudel, Mathieu, & Lu, Ping. 2004. Effect of fruit load and girdling on leaf photosynthesis in *Mangifera indica* L. *Journal of Experimental Botany*, **55**(405), 2075–2085.
- Vincenot, Didier, & Normand, Frédéric. 2009. Guide de production intégrée de mangues à La Réunion. ... *Chambre d'Agriculture de la Réunion ...*, 122.
- Wallach, Daniel., Makowski, David., Jones, James W., & Brun, François. 2018. *Working with dynamic crop models : Methods, tools and examples for agriculture and environment*.
- Watanawan, C., Wasusri, T., Wongs-Aree, C., Srilaong, V., & Kanlayanarat, S. 2013. Harvest maturity determination for export mango (*Mangifera indica* L. 'Nam Dok Mai'). *Acta Horticulturae*, **989**, 111–114.
- Weis, Judith S. 2014. Respiration and Metabolism. *Pages 65–95 of : Physiological, Developmental and Behavioral Effects of Marine Pollution*. Springer, Dordrecht.
- Wibbe, Michael L, & Blanke, Michael M. 1995. Effects of defruiting on source-sink relationship, carbon budget, leaf carbohydrate content and water use efficiency of apple trees. *Physiologia Plantarum*, **94**(3), 529–533.
- Wongmetha, Orathai, Ke, Lih Shang, & Liang, Yu Shen. 2012. Sucrose metabolism and physiological changes during mango cv. Irwin growth and development. *Horticulture Environment and Biotechnology*, **53**(5), 373–377.
- Wongmetha, Orathai, Ke, Lih-Shang, & Liang, Yu-Shen. 2015. The changes in physical, bio-chemical, physiological characteristics and enzyme activities of mango cv. Jinhwang during fruit growth and development. *NJAS - Wageningen Journal of Life Sciences*, **72-73**(6), 7–12.
- Wood, Simon N. 2003 (2). *Thin plate regression splines*.

- Wood, Simon N. 2004. Stable and efficient multiple smoothing parameter estimation for generalized additive models. *Journal of the American Statistical Association*, **99**(467), 673–686.
- Wood, Simon N. 2017. *Generalized additive models : An introduction with R, second edition*.
- Wu, Zhangfei, Tu, Mingmei, Yang, Xingping, Xu, Jinhua, & Yu, Zhifang. 2020. Effect of cutting and storage temperature on sucrose and organic acids metabolism in postharvest melon fruit. *Postharvest Biology and Technology*, **161**.
- Yaacob, O, & Subhadrabandhu, S. 1995. *The production of economic fruits in South-East Asia*. Oxford, UK : Oxford University Press.
- Yingjie, Sun, Zedong, Shi, Yaping, Jiang, Xinhua, Zhang, Xiaoan, Li, Fujun, Li, Sun, Yingjie, Shi, Zedong, Jiang, Yaping, Zhang, Xinhua, Li, Xiaoan, & Li, Fujun. 2021. Effects of preharvest regulation of ethylene on carbohydrate metabolism of apple (*Malus domestica* Borkh cv. Starkrimson) fruit at harvest and during storage. *Scientia Horticulturae*, **276**(1), 109748.
- Zambrano-Bigiarini, Mauricio. 2014. *hydroGOF : Goodness-of-fit functions for comparison of simulated and observed hydrological time series*.
- Zhao, Yating, Zhu, Xuan, Hou, Yuanyuan, Pan, Yanfang, Shi, Ling, & Li, Xihong. 2021. Effects of harvest maturity stage on postharvest quality of winter jujube (*Zizyphus jujuba* Mill. cv. Dongzao) fruit during cold storage. *Scientia Horticulturae*, **277**, 304–4238.
- Zhen, Jingbo, Lazarovitch, Naftali, & Tripler, Effi. 2020. Effects of fruit load intensity and irrigation level on fruit quality, water productivity and net profits of date palms. *Agricultural Water Management*, **241**.