

# Contribuidores do sabor em tomate (*Solanum lycopersicum* var. Moneymaker) e suas inter-relações

Danilo C. Centeno<sup>1</sup>, Natália Rust Neves<sup>2</sup>

**Resumo** - Este trabalho teve como objetivo relacionar o característico sabor dos frutos de tomate (*Solanum lycopersicum* var. Moneymaker) à compostos sintetizados em diferentes vias metabólicas ao longo do amadurecimento dos frutos. Técnicas de cromatografia gasosa e espectrometria de massa (GCMS) e cromatografia líquida de alta performance (HPLC) foram utilizadas para a identificação dos compostos. Frutos verdes apresentaram em geral níveis mais baixos de açúcares, contrastando com maiores quantidades encontradas em frutos vermelhos. Acúmulo de pigmentos como  $\beta$ -caroteno e licopeno e declínio dos níveis de clorofila foram observados. Mudanças nos níveis de alguns amino ácidos também foram encontradas entre os diferentes estádios de maturação. Estas alterações no metabolismo propiciaram condições para que compostos voláteis fossem produzidos, contribuindo assim para o sabor final dos frutos. Os dados obtidos foram discutidos focando a interação entre o metabolismo primário e secundário nos frutos de tomate e sua importância para o resultado final do processo de maturação.

**Palavras-chave:** Tomate, flavor, metabolismo, compostos orgânicos voláteis, GCMS.

## Contributors to tomato (*Solanum lycopersicum* var. Moneymaker) flavor and their interrelations

**Abstract** - The aim of the present work is to relate the characteristic flavor of tomato fruits (*Solanum lycopersicum* var. Moneymaker) to compounds synthesized by different metabolic pathways during different stages of fruit development. Gas chromatography coupled to mass spectrometry (GCMS) as well as high performance liquid chromatography (HPLC) were used to identify the compounds. Green fruits presented generally lower levels of sugars, contrasting to the higher amounts of sugars found in red fruits. Accumulation of pigments such as  $\beta$ -carotene and lycopene and decrease in chlorophyll were observed. Changes in amino acids contents were also present in the different developmental stages. The alterations in the metabolism create conditions for volatile organic compounds synthesis, thus contributing to the final flavor of the fruits. The data was discussed focusing the interaction between the primary and secondary metabolism in the fruits and its importance for the maturation.

**Keywords:** Tomato, flavor, metabolism, volatile organic compounds, GCMS.

## INTRODUÇÃO

A relevância econômica de frutos de tomate está intimamente ligada à quantidade de ácidos orgânicos, açúcares e compostos voláteis, os quais são envolvidos diretamente no aroma dos frutos (Petro-Turza, 1987, Baldwin et al., 1991, Marconi et al., 2007). O característico sabor dos tomates é devido à combinação de açúcares e ácidos orgânicos (Malundo et al., 1995, Yilmaz, 2001). Tandon et al. (2003) observou que frutos de tomate descritos como saborosos foram caracterizados por altos teores de açúcares, sólidos solúveis, compostos voláteis aromáticos e baixas quantidades de ácidos orgânicos do que aqueles considerados como pobres em sabor. Por outro lado, Malundo et al. (1995) sugeriu que existe uma concentração ácida ótima em tomates preferida para melhor qualidade do sabor, no qual concentrações mais altas afetariam negativamente a aceitabilidade dos consumidores. Entretanto, ambos estudos concordam que o aroma característico do tomate não está relacionado aos açúcares ou ácidos orgânicos, mas aos compostos aromáticos, os quais são atribuídos aos compostos orgânicos voláteis (COV) (Stevens et al., 1979).

Os compostos orgânicos voláteis são sintetizados a partir de vários precursores, incluindo amino ácidos, lipídios e carotenoides, porém, enquanto algumas das vias de síntese são conhecidas, para a maioria dos compostos voláteis estas ainda permanecem ignoradas (Tieman et al., 2006). Alguns nor-isoprenóides como  $\beta$ -ionona e geranilacetona são produzidos através da degradação de longos terpenóides como  $\beta$ -caroteno e licopeno, respectivamente (Stevens et al., 1979). Estudos recentes também sugerem que diferentes padrões de pigmentação, em tomate e melão, levam a diferentes grupos de compostos voláteis, influenciando diretamente as propriedades aromáticas e o sabor dos

---

Recebido e aceito

<sup>1</sup> Instituto de Botânica de São Paulo – Av. Miguel Stéfano, 3031 – 04301-012 – São Paulo – SP – centeno@daad-alumni.de E-mail: centeno@daad-alumni.de

<sup>2</sup> Instituto Estadual de Florestas – Regional Januária – Januária - MG -. E-mail: natalia.neves@meioambiente.mg.gov.br

frutos (Lewinsohn et al., 2005). Carotenoides estão entre os mais importantes pigmentos acumulados em frutos e, devido às suas características químicas, fornecem a flores e frutos distintas cores que são designadas para atrair animais. Em plantas, carotenoides são sintetizados dentro dos plastídios e são formados a partir do composto de cinco carbonos isopentenil difosfato (IPP), o qual é sintetizado a partir do piruvato e gliceraldeído-3-fosfato (Lichtenthaler et al., 1997).

Além dos carotenoides, acredita-se que importantes compostos voláteis orgânicos, como 3-metilbutanal e 3-metilbutanol, têm como precursor o amino ácido leucina, sintetizado a partir do piruvato (Yu et al., 1968). Outros compostos, que contribuem como elementos traços ao aroma de frutos de tomate, como eugenol e guaiacol, são derivados também de compostos envolvidos no metabolismo primário, a partir da via do ácido xiquímico (Lewinsohn et al., 2001). Dessa maneira, frutos de tomate foram analisados quanto ao perfil do metabolismo central, pigmentação e formação de compostos orgânicos voláteis com a intenção de relacionar o metabolismo em geral com o sabor destes frutos.

## MATERIAL E MÉTODOS

### Material vegetal

Sementes de tomate (*Solanum lycopersicum* L.) cv. Moneymaker foram germinadas em meio MS (Murashige & Skoog, 1962) contendo sacarose 2% (p/v) e crescidas em câmara de crescimento (250  $\mu\text{mol}$  fótons  $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , 22°C) sob um regime de 16 h luz / 8 horas escuro antes de serem transferidas para casa de vegetação, onde cresceram com um mínimo de 250  $\mu\text{mol}$  fótons  $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , 22°C, sob um regime de 16 h luz / 8 horas escuro (Carrari et al., 2003). Os experimentos foram conduzidos usando frutos verdes completamente expandidos com 35 dias após a floração (DAF) e frutos vermelhos maduros com 65 DAF.

### Análise do perfil metabólico

Os níveis dos metabólitos foram quantificados por GC-MS (cromatografia gasosa e espectrometria de massa) como descrito por (Roessner-Tunali et al., 2003). Pericarpo de frutos de tomate (250 mg) foram extraídos em 1400 ml de metanol, como descrito por (Roessner et al., 2000). 50  $\mu\text{l}$  do padrão interno (2 mg de ribitol  $\text{ml}^{-1}$  água) foi utilizado para quantificação. A mistura foi extraída por 15 min à 70°C, misturada vigorosamente com 1 volume de água, centrifugada a 3.750 rpm e subsequentemente seca em vácuo. O resíduo foi redissolvido e derivatizado por 90 min a 30°C (em 80  $\mu\text{l}$  de 20 mg  $\text{ml}^{-1}$  metoxiamina hidrocloreto em piridina) seguido por tratamento por 30 min a 37°C (com 80  $\mu\text{l}$  de N-metil-N-[trimetilsilil]trifluoroacetamida). Amostras de 1  $\mu\text{l}$  foram injetadas em um sistema GC-MS composto de um amostrador AS 200, um cromatógrafo a gás GC 8000 e um espectrômetro de massa quadrupolo Voyager (Thermo Quest, Manchester, UK). GC foi executado em uma coluna de 30 m SPB-50 com espessura de 0,25  $\mu\text{m}$  (Supleco, Bellfonte, CA). A temperatura de injeção foi de 230°C, a interface a 250°C, e a fonte de íons ajustada para 200°C. Helium foi usado como gás carreador a uma taxa de 1  $\text{ml min}^{-1}$ . A análise foi executada utilizando-se o seguinte programa: 5 min de aquecimento isotérmico a 70°C, seguido de aumento da temperatura a 5°C  $\text{min}^{-1}$  até 310°C, e um minuto final de aquecimento a 310°C. O sistema foi então equilibrado por 6 min a 70°C antes da injeção da próxima amostra. O espectro de massa foi gravado a 2 scan  $\text{s}^{-1}$  com uma taxa de scan de 50 a 600 m/z. Ambos cromatogramas e espectro de massa foram avaliados usando o programa MASSLAB (ThermoQuest). As substâncias identificadas foram comparadas com padrões, como descrito em (Roessner et al., 2000).

### Quantificação dos compostos voláteis

A quantificação dos compostos orgânicos voláteis foi executada segundo (Tikunov et al., 2005) modificado. 500 mg de pericarpo de frutos vermelhos congelado foram macerados e pesados em um tubo de vidro com rosca de 10 ml, fechado e incubado a 37°C por 10 min. 1 ml da solução EDTA-

NaOH pH 7,5 foi adicionada à amostra para uma concentração final de 50 mM EDTA. CaCl<sub>2</sub> foi imediatamente adicionado resultando em uma concentração final de 5 M (saturado). 100 µl de uma solução estoque de 1 ppm de 2-octanona foi também adicionado como padrão interno. Os frascos fechados foram então sonicados por 5 min e usados para análise em micro-extração em fase sólida (SPME)-GC-MS. Os compostos voláteis foram extraídos por exposição a uma fibra do tipo StableFlex SPME – 65 µm PDMS-DVB Coating Supelco, Bellefonte, PA, USA) no espaço aéreo do frasco por 20 min sob agitação contínua e aquecimento a 50°C. A fibra foi inserida dentro de um cromatógrafo a gás Agilent Technologies 6890N (Agilent Technologies, Palo Alto, CA) e os compostos voláteis foram removidos da fibra durante 1 min a 250°C. A cromatografia foi executada em uma coluna Agilent Technologies DB-5 com gás hélio como carreador (37 kPa). A temperatura do programa do cromatógrafo a gás iniciou a 45°C (2 min), foi aumentado gradativamente a uma taxa de 5°C min<sup>-1</sup> até 250°C e finalmente mantida a 250°C por 5 min. O espectro de massa na faixa de 28 a 600 m/z foi medido por um espectrofotômetro de massa Agilent Technologies 5975B a uma velocidade de 5,0 scans s<sup>-1</sup> e energia de ionização de 70 eV. Os dados de cromatografia e espectro foram analisados usando o programa TagFinder (Erban et al., 2007).

### Quantificação de pigmentos

Os níveis de clorofilas a e b, luteína, β-caroteno e licopeno foram determinados como descrito por (Thayer & Bjorkman, 1990) modificado. O material, obtido a partir de 100-150 mg do pericarpo dos frutos, foi extraído em 500 µl de acetona 80%, centrifugado por 10 min, o sobrenadante coletado e o precipitado extraído novamente com 500 µl de acetona 100%. O extrato foi centrifugado novamente por 10 min e os sobrenadantes combinados. Os pigmentos foram separados em extratos (volume de injeção de 100 µl) por Cromatografia Líquida de Alta Performance (HPLC) em uma coluna YMC Pack ODC – A-303 250 x 4,6 mm I.D., S 5 µm, 12 mm. Os pigmentos foram detectados pela absorvância a 450 nm e identificados por comparação com uma curva padrão. Os pigmentos foram eluídos com (A) 87% (v/v) acetonitrila, 10% (v/v) metanol, 3% (v/v) 100 mM Tris-HCl, pH 8,0, e (B) 67% (v/v) metanol, 32% (v/v) etetilacetato. O gradiente aplicado foi de 5 min a 100% (A), seguido por um gradiente linear até 100% (B) durante 20 min a uma taxa de 0,75 ml min<sup>-1</sup>. Após 25 min, um gradiente linear até 100% (A) foi aplicado e estas condições mantidas por 10 min

## RESULTADOS E DISCUSSÃO

O aumento da produção climatérica de etileno, durante o processo de amadurecimento em frutos é caracterizada por controlar o início das alterações da coloração, aromas, textura, sabor, entre outras mudanças bioquímicas em frutos de tomate (Alexander & Grierson, 2002). Quando analisados frutos de tomate em dois diferentes estádios de desenvolvimento, frutos verdes e vermelhos maduros (35 e 65 DAF), um pronunciado aumento dos níveis de glicose e frutose são encontrados (Tabela 1). Este aumento está associado à quebra de amido transitório, o qual é acumulado em frutos verdes e degradado nos estágios finais de desenvolvimento (Robinson et al., 1988, Cuartero & Fernandez-Munoz, 1999). Em contrapartida, os níveis de sacarose decresceram (Tabela 1), possivelmente pelo aumento da atividade total da enzima invertase, responsável pela degradação deste composto durante o amadurecimento dos frutos (Schaffer & Petreikov, 1997).

O amadurecimento de frutos de tomate, marcado por um pico respiratório concomitante com a produção de etileno (McMurchie et al., 1972), resultou em grandes alterações no metabolismo, como aumento marcante dos níveis de açúcares e diminuição dos ácidos orgânicos, em acordo com trabalhos anteriores (Robinson et al., 1988, Carrari et al., 2006). O aumento de frutose, o qual é conhecido por ser duas vezes mais doce que a sacarose, contribui diretamente para o sabor em frutos maduros.

O sabor característico dos frutos de tomate ainda é resultante do decréscimo significativo de alguns importantes ácidos orgânicos, como ácido málico e ácido ascórbico, embora ácido cítrico,

outro importante ácido orgânico em frutos de tomate, não tenha sido alterado entre os diferentes níveis de maturação (Tabela 1).

**Tabela 1.** Perfil metabólico analisado em pericarpo de frutos verdes (35 DAF) e vermelhos maduros de tomate (65 DAF).

	Frutos verdes		Frutos maduros	
	Média Relativa	SE	Média Relativa	SE
<i>açúcares</i>				
glucose	1,00	± 0,07	<b>4,71</b>	± <b>0,59</b>
galactose	1,00	± 0,06	<b>6,39</b>	± <b>1,05</b>
frutose	1,00	± 0,10	<b>2,39</b>	± <b>0,25</b>
sacarose	1,00	± 0,04	<b>0,36</b>	± <b>0,07</b>
maltose	1,00	± 0,02	<b>1,77</b>	± <b>0,29</b>
trealose	1,00	± 0,10	<b>2,10</b>	± <b>0,35</b>
ribose	1,00	± 0,20	<b>4,08</b>	± <b>0,36</b>
arabinose	1,00	± 0,10	<b>2,01</b>	± <b>0,17</b>
xilose	1,00	± 0,05	<b>1,96</b>	± <b>0,15</b>
<i>ácidos orgânicos</i>				
citrato	1,00	± 0,11	1,22	± 0,12
isocitrato	1,00	± 0,30	0,80	± 0,17
succinato	1,00	± 0,13	1,03	± 0,11
fumarato	1,00	± 0,08	1,48	± 0,27
malato	1,00	± 0,10	<b>0,45</b>	± <b>0,04</b>
aspartato	1,00	± 0,12	<b>2,41</b>	± <b>0,48</b>
ascorbato	1,00	± 0,11	<b>0,33</b>	± <b>0,07</b>
<i>amino ácidos</i>				
glutamato	1,00	± 0,20	<b>3,21</b>	± <b>0,53</b>
treonina	1,00	± 0,16	1,13	± 0,06
serina	1,00	± 0,12	0,96	± 0,14
glicina	1,00	± 0,12	<b>2,50</b>	± <b>0,27</b>
isoleucina	1,00	± 0,16	0,84	± 0,08
leucina	1,00	± 0,14	<b>0,66</b>	± <b>0,07</b>
valina	1,00	± 0,11	<b>0,31</b>	± <b>0,03</b>
alanina	1,00	± 0,20	<b>9,77</b>	± <b>1,46</b>
β-alanina	1,00	± 0,12	<b>0,38</b>	± <b>0,06</b>
asparagina	1,00	± 0,23	0,49	± 0,03
fenilalanina	1,00	± 0,05	<b>0,38</b>	± <b>0,03</b>

Médias relativas dos frutos verdes foram obtidos através das médias das áreas integradas dos picos detectados por GCMS e considerados 1,00. As médias dos frutos vermelhos foram normalizadas em relação às médias obtidas para frutos verdes. Valores apresentados em negrito diferem significativamente entre os estádios de maturação, como determinado pelo teste *t* ao nível de 5% de probabilidade

**Tabela 2.** Compostos voláteis presentes em pericarpo de frutos vermelho maduro (65 DAF).

	Resposta	SE
β-ionona	0,0232	0,0036
Hexanal	0,0492	0,0045
1-penten-3-ol	0,0059	0,0008
3-metilbutanal	0,0018	0,0007
(E)-2-hexenal	0,1150	0,0063
2-isobutiltiazol	0,1219	0,0387
(E)-2-heptenal	0,0312	0,0036
6-metil-5-hepten-2-ona	0,0679	0,0050
3-metilbutanol	0,0044	0,0011
Geranilacetona	0,1487	0,0170
Geranial	0,0267	0,0050
1-pentanol	0,0053	0,0007
(E)-2-pentenal	0,0048	0,0006
Butanol	0,0008	0,0001
2-etilfurano	0,0011	0,0001
2-metil-1-butanol	0,0046	0,0018
3-metil-butanonitrilo	0,0054	0,0010
α-pineno	0,0008	0,0001
2-pentilfuran	0,0043	0,0004
Benzaldeído	0,0088	0,0011
Octanal	0,0019	0,0002
(E)-2-octenal	0,0133	0,0012
Nonanal	0,0088	0,0010
Guaiacol	0,0511	0,0092
Decanal	0,0013	0,0001
(E,E)-2,4-decadial	0,0142	0,0027
Eugenol	0,0211	0,0037

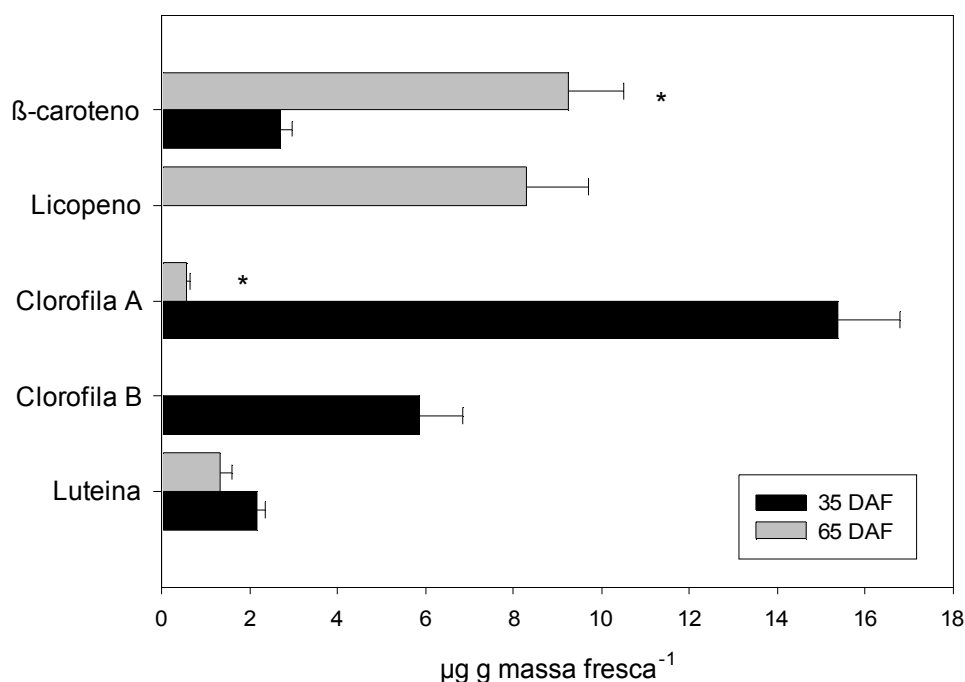
Dados representam a razão das respostas médias obtidas através das áreas integradas dos picos detectados por GCMS para as áreas dos picos de um padrão interno quantitativo (2-octanona).

Apesar de não haver um padrão de mudanças em relação aos amino ácidos, o estudo isolado destes compostos pode auxiliar no entendimento das alterações no metabolismo secundário de frutos de tomate. Os amino ácidos leucina e valina, por exemplo, tem seus níveis diminuídos durante o amadurecimento, possivelmente pela sua utilização na produção de compostos voláteis (Tabela 2) como 3-metilbutanal e 3-metilbutanol (Yu et al., 1968). Estes compostos contribuem diretamente para o aroma dos frutos (Baldwin et al., 2000), resultando em incremento do aroma de

malte (<http://www.flavornet.org/>). Da mesma maneira, o decréscimo de fenilalanina, precursora da síntese de benzaldeído (Lamascolo et al., 2001), pode também ser resultado do aumento da síntese deste composto volátil, o qual contribui para o aroma adocicado dos frutos maduros.

O amadurecimento dos frutos ainda foi acompanhado pela diminuição dos níveis de clorofila e aumento de outros pigmentos, como licopeno e  $\beta$ -caroteno (Figura 1). Carotenoides são conhecidos por determinar o padrão de coloração de frutos, e sua síntese está intimamente relacionada à produção de etileno durante o amadurecimento (Jeffery et al., 1984, Oeller et al., 1991). Estes compostos são produzidos nos plastídios pela via do DOPX (1- desoxixilulose 5-fosfato) (Lichtenthaler et al., 1997), cujos precursores piruvato e gliceraldeído-3-fosfato estão envolvidos em outras rotas metabólicas no metabolismo primário. No entanto, carotenoides também podem atuar como precursores para a síntese de compostos voláteis (Lewinsohn et al., 2005). Os aumentos observados nos níveis de licopeno e  $\beta$ -caroteno em frutos vermelhos propiciam portanto condições para que compostos voláteis, como geranial e  $\beta$ -ionona (Tabela 2) respectivamente, sejam sintetizados. A síntese e volatilização destes compostos resulta assim no incremento do odor de menta e de flores em frutos maduros (<http://www.flavornet.org/>). Outro importante composto volátil, geranil acetona, o qual também contribui com aroma de flores aos frutos maduros, também tem como precursores carotenóides (Lewinsohn et al., 2005), destacando assim a importância dos pigmentos não apenas na qualidade visual, mas também na composição aromática dos frutos.

Outros importantes compostos voláteis possuem ainda como precursores lipídios e lignina, como guaiacol e eugenol, os quais também contribuem para o aroma adocicado dos frutos vermelhos, sendo ainda de extrema importância o estudo destes no contexto do amadurecimento dos frutos de tomate.



**Figura 1.** Teor de pigmentos em pericarpo de frutos verdes (35 DAF) e vermelho maduro (65 DAF) de tomate. Asteriscos indicam valores significativamente diferentes entre os estágios de desenvolvimento, como determinado pelo teste *t* ao nível de 5% de probabilidade.

## CONCLUSÕES

A síntese e o acúmulo de compostos envolvidos no metabolismo primário de frutos de tomate,

aliado às importantes variações ao longo do desenvolvimento do fruto, fornecem, além de contribuir diretamente no sabor dos frutos, substratos para a síntese de compostos envolvidos no metabolismo secundário e propiciam assim condições favoráveis para que os compostos voláteis sejam sintetizados, resultando no característico sabor dos frutos de tomate.

## REFERÊNCIAS

- ALEXANDER, L.; GRIERSON, D. Ethylene biosynthesis and action in tomato: a model for climacteric fruit ripening. **Journal of Experimental Botany**, v.53: p.2039-2055, 2002.
- BALDWIN, E.A.; NISPEROS-CARRIEDO, M.O.; MOSHONAS, M.G. Quantitative-analysis of flavor and other volatiles and for certain constituents of 2 tomato cultivars during ripening. **Journal of the American Society for Horticultural Science**, v.116, p.265-269, 1991.
- BALDWIN, E.A.; SCOTT, J.W.; SHEWMAKER, C.K.; SCHUCH, W. Flavor trivia and tomato aroma: Biochemistry and possible mechanisms for control of important aroma components. **Hortscience**, v.35, p.1013-1022, 2000.
- CARRARI, F.; BAXTER, C.; USADEL, B.; URBANCZYK-WOCHNIAK, E.; ZANOR, M.I.; NUNES-NESE, A.; NIKIFOROVA, V.; CENTENO, D.; RATZKA, A.; PAULY, M.; SWEETLOVE, L.J.; FERNIE, A.R. Integrated analysis of metabolite and transcript levels reveals the metabolic shifts that underlie tomato fruit development and highlight regulatory aspects of metabolic network behavior. **Plant Physiology**, v.142, p.1380-1396, 2006.
- CARRARI, F.; NUNES-NESE, A.; GIBON, Y.; LYTOVCHENKO, A.; LOUREIRO, M.E.; FERNIE, A.R. Reduced expression of aconitase results in an enhanced rate of photosynthesis and marked shifts in carbon partitioning in illuminated leaves of wild species tomato. **Plant Physiology**, v.133, p.1322-1335, 2003.
- CUARTERO, J.; FERNANDEZ-MUNOZ, R. Tomato and salinity. **Scientia Horticulturae**, v.78, p.83-125, 1999.
- ERBAN, A.; SCHAUER, N.; FERNIE, A.R.; KOPKA, J. Nonsupervised construction and application of mass spectral and retention time index libraries from time-of-flight gas chromatography-mass spectrometry metabolite profiles. **Methods in Molecular Biology**, p.19-38, 2007.
- JEFFERY, D.; SMITH, C.; GOODENOUGH, P.; PROSSER, I.; GRIERSON, D. Ethylene-independent and ethylene-dependent biochemical changes in ripening tomatoes. **Plant Physiology**, v.74, p.32-38, 1984.
- LEWINSOHN, E.; SCHALECHET, F.; WILKINSON, J.; MATSUI, K.; TADMOR, Y.; NAM, K.H.; AMAR, O.; LASTOCHKIN, E.; LARKOV, O.; RAVID, U.; HIATT, W.; GEPSTEIN, S.; PICHERSKY, E. Enhanced levels of the aroma and flavor compound S-linalool by metabolic engineering of the terpenoid pathway in tomato fruits. **Plant Physiology**, v.127, p.1256-1265, 2001.
- LEWINSOHN, E.; SITRIT, Y.; BAR, E.; AZULAY, Y.; IBDAH, M.; MEIR, A.; YOSEF, E.; ZAMIR, D.; TADMOR, Y. Not just colors - carotenoid degradation as a link between pigmentation and aroma in tomato and watermelon fruit. **Trends in Food Science & Technology**, v.16, p.407-415, 2005.
- LICHTENTHALER, H.K.; ROHMER, M.; SCHWENDER, J. Two independent biochemical pathways for isopentenyl diphosphate and isoprenoid biosynthesis in higher plants. **Physiologia Plantarum**, v.10, p.643-652, 1997.
- LOMASCOLO, A.; ASTHER, M.; NAVARRO, D.; ANTONA, C.; DELATTRE, M.; LESAGE-MEESSEN, L. Shifting the biotransformation pathways of L-phenylalanine into benzaldehyde by *Trametes suaveolens* CBS 334.85 using HP20 resin. **Letters in applied microbiology**, v.32, p. 262-

267, 2001.

MALUNDO, T.M.M.; SHEWFELT, R.L.; SCOTT, J.W. Flavor quality of fresh tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill) as affected by sugar and acid levels. **Postharvest Biology and Technology**, v.6, p.103-110, 1995.

MARCONI, O.; FLORIDI, S.; MONTANARI, L. Organic acids profile in tomato juice by HPLC with UV detection. **Journal of Food Quality**, v.30, p.253-266, 2007

McMURCHIE, E.J.; McGLASSON, W.B.; EAKS, I.L. Treatment of fruit with propylene gives information about the biosynthesis of ethylene. **Nature**, v.237, p.235-236, 1972.

MURASHIGE, T.; SKOOG, F. A revised medium for a rapid growth and bio assays with tobacco tissue cultures. **Physiologia Plantarum**, v.15, p.473-&, 1962

OELLER, P.W.; WONG, L.M.; TAYLOR, L.P.; PIKE, D.A.; THEOLOGIS, A. Reversible inhibition of tomato fruit senescence by antisense RNA. **Science**, v.254, p.437-439, 1991.

Petro-Turza, M. 1987. Flavor of tomato and tomato products. *Food Rev. Int.*

ROBINSON, N.L.; HEWITT, J.D.; BENNETT, A.B. Sink metabolism in tomato fruit. 1. Developmental changes in carbohydrate metabolizing enzymes. **Plant Physiology**, v.87, p.727-730, 1988.

ROESSNER, U.; WAGNER, C.; KOPKA, J.; TRETHERWEY, R.N.; WILLMITZER, L. Simultaneous analysis of metabolites in potato tuber by gas chromatography-mass spectrometry. **Plant Journal**, v.23, p.131-142, 2000.

ROESSNER-TUNALI, U.; HEGEMANN, B.; LYTOVCHENKO, A.; CARRARI, F.; BRUEDIGAM, C.; GRANOT, D.; FERNIE, A.R. Metabolic profiling of transgenic tomato plants overexpressing hexokinase reveals that the influence of hexose phosphorylation diminishes during fruit development. **Plant Physiology**, v.133, p.84-99, 2003.

SCHAFFER, A.A.; PETREIKOV, M. Sucrose-to-starch metabolism in tomato fruit undergoing transient starch accumulation. **Plant Physiology**, v.113, p.739-746, 1997.

STEVENS, M.A.; KADER, A.A.; ALBRIGHT, M. Potential for increasing tomato flavor via increased sugar and acid content. **Journal of the American Society for Horticultural Science**, v.104, p.40-42, 1979.

TANDON, K.S.; BALDWIN, E.A.; SCOTT, J.W.; SHEWFELT, R.L. Linking sensory descriptors to volatile and nonvolatile components of fresh tomato flavor. **Journal of Food Science**, v.68, p.2366-2371, 2003.

THAYER, S.S.; BJORKMAN, O. Leaf xanthophyll content and composition in sun and shade determined by HPLC. **Photosynthesis Research**, v.23, p.331-343, 1990.

TIEMAN, D.M.; ZEIGLER, M.; SCHMELZ, E.A.; TAYLOR, M.G.; BLISS, P.; KIRST, M.; KLEE, H.J. Identification of loci affecting flavour volatile emissions in tomato fruits. **Journal of Experimental Botany**, v.57, p.887-896, 2006.

TIKUNOV, Y.; LOMMEN, A.; DE VOS, C.H.R.; VERHOEVEN, H.A.; BINO, R.J.; HALL, R.D.; BOVY, A.G. A novel approach for nontargeted data analysis for metabolomics. Large-scale profiling of tomato fruit volatiles. **Plant Physiology**, v.139, p.1125-1137, 2005.

YILMAZ, E. The Chemistry of Fresh Tomato Flavor. **Turk. J. Agric. For**, v.25, p.149-155, 2001

YU, M.H.; SALUNKHE, D.K.; OLSON, L.E. Production of 3-methylbutanal from L-leucine by tomato extract. **Plant and Cell Physiology**, v.9, p.633-&, 1968