Les bases génétiques de la composition biochimique et des qualités organoleptiques de la tomate

Mathilde M. Causse

▶ **To cite this version:**

Mathilde M. Causse. Les bases génétiques de la composition biochimique et des qualités organoleptiques de la tomate. Innovations Agronomiques, 2010, 9, pp.59-66. hal-02665417

HAL Id: hal-02665417
https://hal.inrae.fr/hal-02665417

Submitted on 31 May 2020

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

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

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

Innovations Agronomiques 9 (2010), 59-66

Les bases génétiques de la composition biochimique et des qualités organoleptiques de la tomate

Causse M.

INRA UR Génétique et Amélioration des fruits et Légumes, BP 94, 84 143 Montfavet

Correspondance : mathilde.causse@avignon.inra.fr

Résumé

Compte tenu de la demande des consommateurs, la qualité organoleptique de la tomate devient un enjeu important. La sélection de la qualité gustative est compliquée car (1) il s'agit d'un caractère composite, (2) sous la dépendance de nombreux gènes, (3) fortement influencés par l'environnement. Afin de mieux comprendre comment améliorer ces composantes, depuis plusieurs années, l'UR GAFL conduit un programme de dissection des bases génétiques des composantes de la qualité. A la suite de la cartographie des régions chromosomiques contrôlant plusieurs composantes de la qualité, un schéma de sélection a été mis en œuvre conduisant à la création de prototypes améliorés. L'analyse de ces prototypes a permis d'identifier certains aspects limitant le progrès génétique, notamment des interactions entre fonds génétique et expression des caractères, des interactions entre gènes et l'effet de l'environnement se traduisant par une expression non répétable de certains QTL. Plusieurs autres descendances ont également été étudiées et les perspectives en matière de recherche seront discutées.

Mots-clés : tomate, qualité des fruits, sélection assistée par marqueurs.

Abstract: Genetic bases of biochemical composition and organoleptic quality of tomato

In order to help breeders in their attempt at improving organoleptic quality of fresh market tomato, a QTL mapping experiment was performed, followed by marker-assisted breeding. The detection of QTLs controlling the variation of several fruit quality traits was performed in the progeny of a cross between a cherry tomato chosen for its good flavour and a line with bigger but less tasty fruits. The lines were evaluated for physical, chemical and sensorial traits. A marker-assisted selection scheme was then set up to transfer into elite lines the chromosome regions carrying the most important QTLs for fruit quality. A backcross scheme was optimised taking into account both theoretical aspects and practical constraints. Three recurrent lines were chosen in order to study the effect of genetic background on QTL expression. After three backcrosses and two selfing generations, lines carrying one to five introgressed regions were selected and evaluated. About half of the QTLs appeared to be stable over genetic backgrounds and generations. A positive improvement of quality components was observed, but fruit weight could not be recovered as expected. Several interactions among QTLs were shown, which limit the possible progress.

Keywords: tomato, fruit quality, marker assisted selection

Introduction

La qualité organoleptique d'un fruit représente l'ensemble des sensations perçues par les cinq sens à son contact. Face aux exigences de la filière, la tomate est devenue un produit de plus en plus standardisé. Certaines composantes de la qualité organoleptique, notamment les aspects visuels, sont maintenant irréprochables, alors que d'autres sont encore largement critiqués. Jusqu'à présent, la

qualité gustative n'a pas été un critère de sélection prioritaire, d'autant qu'il s'agit d'un critère subjectif et difficile à évaluer. Aujourd'hui, le meilleur moyen de caractériser la qualité organoleptique des fruits reste l'analyse sensorielle. L'analyse de la diversité génétique offerte au public révèle une structuration des préférences des consommateurs suivant l'axe des saveurs (sucré, acide, intensité aromatique…) d'une part, de la texture (ferme, fondant, farineux…) d'autre part (Causse *et al.*, 2010). La substitution de l'analyse sensorielle par des mesures physiques et chimiques semble envisageable pour des caractères tels que la saveur sucrée ou acide, mais, en revanche la texture ou les propriétés aromatiques du fruit ne peuvent pas être fidèlement estimées à l'aide de mesures instrumentales (Causse *et al.*, 2003). Néanmoins, le recours à l'analyse sensorielle est lourd et coûteux. On comprend donc aisément que la sélection phénotypique pour la qualité organoleptique du fruit soit difficile.

Les progrès réalisés ces dernières années en biologie moléculaire nous permettent d'appréhender de plus en plus finement le déterminisme génétique des caractères complexes par la cartographie de QTL (Quantitative Trait Loci, ou régions chromosomiques impliquées dans le contrôle de la variation de caractères quantitatifs). La caractérisation de ces QTL en termes de localisation et d'effet, permet d'envisager une sélection assistée par marqueurs (SAM) et donc une amélioration simultanée de différents caractères d'intérêt, sans avoir systématiquement recours aux évaluations phénotypiques. C'est ainsi que, dans un objectif d'amélioration de la qualité organoleptique de la tomate, un programme de sélection assistée par marqueurs a été entrepris et des prototypes ont été créés.

1- Cartographie de QTL de qualité du fruit de tomate[1]

Une cartographie de QTL a été réalisée sur une descendance de lignées recombinantes issues du croisement entre Cervil et Levovil (Causse *et al*., 2001 ; Saliba-Colombani *et al*., 2001). Cervil est une lignée de type cerise, ayant un goût et une intensité aromatique remarquables. Levovil est une lignée à gros fruit, de goût moyen. Les composantes physiques (poids, couleur, fermeté), chimiques (pH, acidité titrable, teneur en matière sèche, en sucres, en solides solubles, en lycopène, en carotène), et sensorielles (saveurs, arômes, texture) ont été évaluées sur chacune des 150 lignées recombinantes. Les principaux résultats à retenir sont les suivants (Causse *et al*., 2002) :

- de 1 à 6 QTL ont pu être détectés par caractère ;

- les allèles favorables de qualité sont tous apportés par Cervil, ceux de gros calibre par Levovil ;

- les QTL de qualité détectés se regroupent dans quelques régions du génome (Figure 1). Dans certaines régions (sur les chromosomes 2, 3, 11 et 12), un antagonisme entre les QTL de qualité et de calibre a été observé (Saliba-Colombani *et al*., 2001), et devra être pris en compte dans un souci d'amélioration de la qualité organoleptique de la tomate sans perte significative de poids.

1-1. Choix des régions à sélectionner

Les allèles de Cervil au niveau de cinq régions chromosomiques ont été choisis pour être introgressés dans des lignées élites. Il s'agit des régions localisées sur les chromosomes 1, 2, 4, 9A et 9B (Figure 1). Ce choix a été effectué de manière à limiter la perte de poids du fruit, à augmenter les teneurs en sucres et en acides, et selon des critères sensoriels, notamment de texture et d'arômes. Par conséquent, hormis la région du chromosome 2, toutes les régions où apparaissait un antagonisme calibre/qualité ont été contre sélectionnées, malgré leur implication dans la qualité organoleptique du

[1] Ce programme de recherche, financé par le Ministère de l'Agriculture et de la Pêche, a été initié en 1991 à l'INRA de Montfavet (dans les unités de génétique et amélioration des fruits et légumes, ainsi que de technologie des produits végétaux), en collaboration avec le CTIFL, le laboratoire des arômes de l'INRA de Dijon, des sélectionneurs du GIE Clause-Limagrain (Clause, Tézier, Vilmorin) et le partenaire associé Gautier Graines.

fruit. Seule la région du chromosome 2 a été retenue, puisque cette dernière contient certes un QTL majeur pour le poids du fruit, mais également les QTL aux effets les plus forts pour plusieurs caractères chimiques (la teneur en matière sèche, en solides solubles, en sucres et en carotène) et sensoriels (sucrosité, intensité aromatique, arôme citron, arôme bonbon et jutosité).

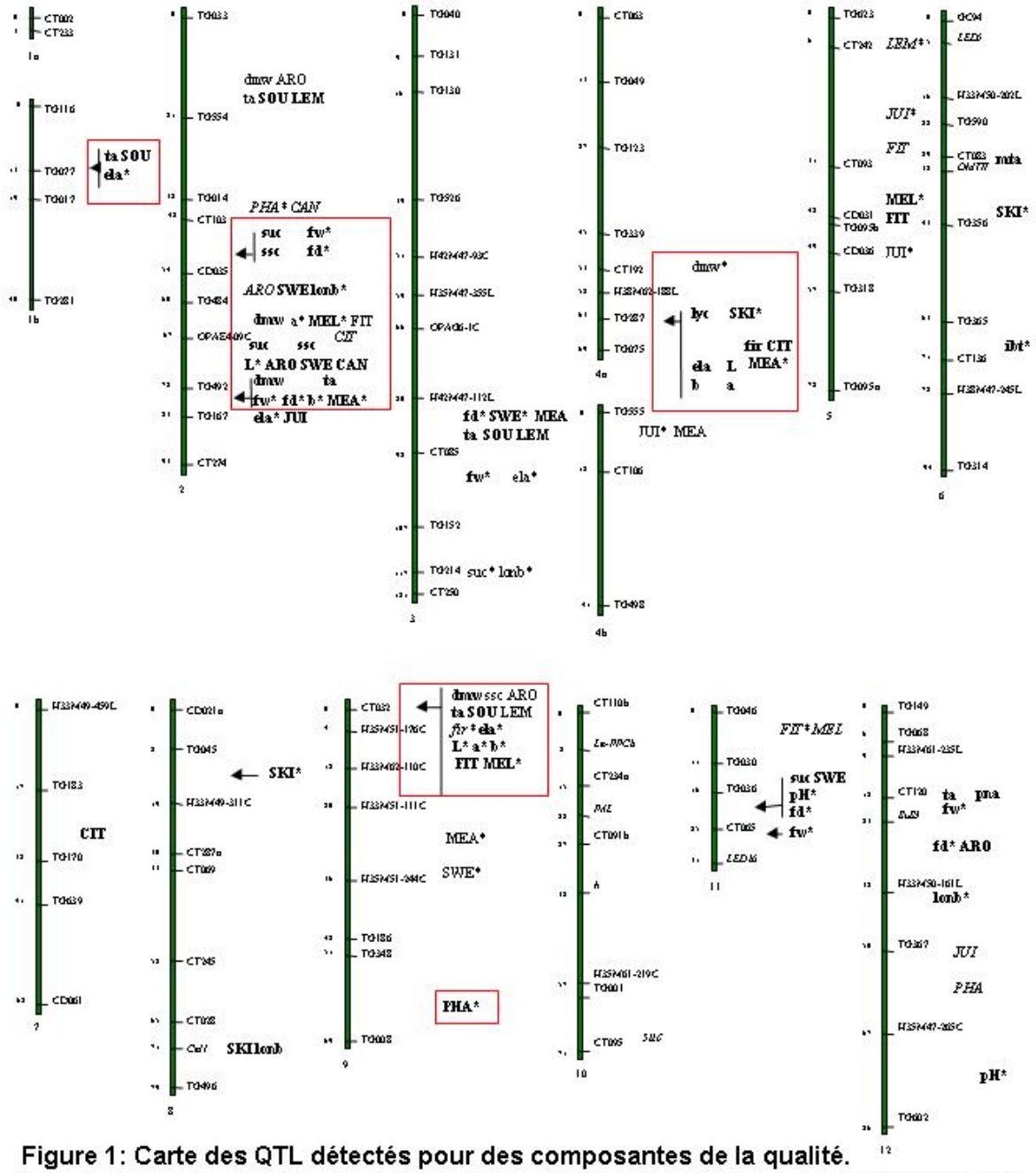

Figure 1: Carte des QTL détectés pour des composantes de la qualité.
Composantes sensorielles (SWE: sucré; SOU: acide; ARO: intensité aromatique; JUI : juteux; MEL : fondant; FIT: ferme; MEA : farineux; SKI: peau difficile à avaler; LEM : arôme citron; CIT: arôme pamplemousse; CAN: arôme bonbon; PHA : arôme pharmaceutique)
Composantes physiques (fw: poids; fd: diamètre; ela, fir :fermeté; L a b : couleur; lonb : nb de loges)
Composantes chimiques (suc : teneur en sucres; dmw : matière sèche; ssc: solides solubles; ta : acidité titrable)
Une étoile indique les QTL où le parent à gros fruits apporte les allèles favorables
D'après Causse et al, 2001; 2002; Saliba-Colombani et al, 2001

1-2. Le schéma de Sélection Assistée par Marqueurs

D'un point de vue pratique, le choix s'étant limité à cinq régions chromosomiques, la mise en œuvre d'un programme de backcross assisté par marqueurs a été envisagée, tout en manipulant des populations de taille raisonnable (environ 300 individus) à chaque génération (Hospital et Charcosset, 1997). La stratégie de cumul a été préférée à une stratégie de pyramidage, puisque (1) les allèles favorables sont tous apportés par le même parent et (2) l'introgression selon la stratégie de cumul par backcross assisté par marqueurs (BCAM) de cinq régions chromosomiques pendant trois générations permet de gagner une génération par rapport à la stratégie de pyramidage.

Le transfert a été réalisé dans trois lignées présentant des différences de fermeté, de durée de conservation et d'architecture de plante, de façon à se rapprocher des pratiques des sélectionneurs qui cherchent, à partir des régions intéressantes détectées, à améliorer différentes lignées simultanément, et non pas seulement celle ayant servi à la détection de QTL. Le schéma de BCAM[2] a consisté en trois rétrocroisements successifs suivis de deux autofécondations. Les trois mêmes schémas de sélection ont été conduits en parallèle avec chacune des trois lignées récurrentes et chacun a permis d'obtenir une lignée possédant les allèles Cervil à l'état homozygote aux cinq régions sélectionnées (appelée lignée améliorée). Les trois lignées récurrentes et les trois lignées améliorées ont toutes ensuite été croisées entre elles selon un plan de croisement demi-diallèle. Les six lignées et les quinze hybrides du demi-diallèle ont été évalués pour leur qualité, afin d'estimer les effets des régions sélectionnées et du fonds génétique (Lecomte *et al.*, 2004a). Les caractéristiques sensorielles et les préférences des consommateurs pour certains de ces génotypes ont été mesurées au cours d'un deuxième essai. Ces essais ont permis d'évaluer l'efficacité de la sélection pour l'amélioration de la qualité organoleptique de la tomate, ainsi que le potentiel des lignées améliorées comme parent d'hybride. Au cours du processus de SAM, plusieurs expériences ont été conduites pour évaluer la stabilité des QTL suivant les générations et le fonds génétique.

1-3. Stabilité des QTL

Au cours du schéma de backcross assisté par marqueurs et pour chacun des trois fonds génétiques étudiés, la descendance BC3S1 a été génotypée et phénotypée. Ces populations, ségrégeant toutes pour les cinq régions d'intérêt, ont permis de réaliser une nouvelle détection de QTL dans chacune des régions. Par la suite, des génotypes fixés pour les cinq régions sélectionnées ont été créés et étudiés. Plus précisément, plusieurs génotypes ont été créés pour chacun des fonds génétiques, certains ne possédant les allèles favorables (c'est à dire issus de Cervil) que pour l'une des cinq régions (appelés QTL-NIL), d'autres possédant les allèles favorables pour trois, quatre, voire les cinq régions d'intérêt. Les QTL-NIL ont permis non seulement de valider à nouveau les effets de chacune des régions sélectionnées, mais elles ont également été utilisées afin de prédire les effets attendus dans des génotypes possédant les allèles favorables à plusieurs régions. Ces prédictions ont, par comparaison avec les effets réellement observés, permis de progresser dans la connaissance du déterminisme génétique de chacun des caractères étudiés et de mesurer l'influence du fonds génétique.

A l'issue des différentes évaluations, il est apparu que la stabilité des QTL aussi bien en générations avancées de sélection que dans différents fonds génétiques est très variable. Moins de la moitié des QTL détectés dans les RIL ont été retrouvés dans les générations avancées. Néanmoins, les meilleurs individus des populations BC3S1 (d'après leur performance phénotypique) possédaient les allèles Cervil pour la plupart des régions d'intérêt (Chaïb *et al*., 2006).

[2] Ce travail a été financé par un second contrat de branche du Ministère de l'Agriculture et de la Pêche, en partenariat entre l'INRA, le CTIFL, la Maison de l'Alimentation et sept entreprises de sélection privées (Vilmorin, Clause, Gautier Graines, Rijkzwaan, Seminis, Syngenta, Takii).

Les résultats de cette étude tendent à montrer que les caractères quantitatifs seraient contrôlés par de nombreux QTL à effets faibles, finement liés et dont l'expression dépendrait en partie de l'environnement et d'interactions épistatiques. Une étude récente a suggéré que l'importance des effets de l'environnement et des interactions épistatiques était certainement largement sous-estimée (Causse *et al*, 2007), et que leur prise en compte pourrait permettre d'envisager avec plus d'efficacité l'amélioration des caractères quantitatifs chez les plantes. L'ensemble de ces résultats explique les limites observées au progrès génétique attendu par SAM. La fermeté des fruits est le caractère le moins stable suivant les années et le plus difficile à prédire. Les lignées introgressées, au génotype bien caractérisé et aux qualités contrastées ont fait l'objet d'une caractérisation phénotypique fine par analyse sensorielle, profil métabolomique (Zanor *et al.*, 2009) et profil aromatique (Birtic *et al*., 2009). Elles diffèrent à de multiples titres.

2- L'efficacité du schéma de sélection

L'efficacité du schéma de sélection peut se juger à deux niveaux : du point de vue strictement pratique et technique, c'est à dire concernant les méthodes et moyens mis en œuvre afin de mener à bien le schéma de sélection, mais également du point de vue du progrès génétique réalisé par rapport aux objectifs fixés (Lecomte, 2003).

2-1. Une conduite du schéma de sélection efficace

A partir des résultats de détection de QTL et des régions retenues pour la sélection, les aspects pratiques de la mise en place du backcross assisté par marqueurs ont été déterminés d'après les études théoriques de Hospital et Charcosset (1997). Les marqueurs retenus ainsi que les effectifs étudiés ont été convenablement déterminés, puisque plusieurs individus possédant les allèles d'intérêt aux cinq régions ont pu être sélectionnés à l'issue de chacune des générations de backcross et pour chacun des parents récurrents. Le choix de réaliser deux générations d'autofécondation afin de fixer les lignées pour les cinq régions a permis de diminuer le nombre d'individus qu'il aurait fallu étudier si une seule génération avait été conduite (plus de 1000). Ainsi, sur l'ensemble du schéma de sélection, moins de 900 plantes ont été étudiées pour chacun des parents récurrents.

L'efficacité du schéma de sélection peut se juger aussi d'après le niveau de similitude de la lignée retenue avec le parent récurrent pour le fonds génétique. Dans cette optique, le schéma de sélection a été engagé avec une lignée recombinante présentant déjà 47% de son génome de type récurrent. Ainsi, les estimations faites sur les prototypes en génération BC3S2 faisaient état d'un fonds génétique (sans tenir compte de la longueur des régions sélectionnées) revenu à plus de 75% au type récurrent. Ce pourcentage reflète une bonne efficacité du schéma de sélection, néanmoins, en prenant en compte les régions sélectionnées dans le calcul, on aboutit à une proportion de génome de type donneur qui varie entre un tiers et un quart du génome total en fin de sélection, ce qui en réalité est encore très large puisque les régions d'intérêt ne représentent à elles seules que 12% du génome. De nombreux QTL défavorables ont ainsi pu être transmis, en plus des QTL d'intérêt. Nous avons donc confronté les génotypes graphiques (Lecomte *et al*., 2004b) à la carte des QTL (Causse *et al*., 2002) pour les prototypes : aucun QTL défavorable n'a été mis en évidence dans les régions du fonds génétique qui n'étaient pas encore revenues au type parent récurrent. Ces dernières se répartissent essentiellement autour des QTL sur les chromosomes porteurs. Cela confirme que, pour un schéma de sélection faisant intervenir plus de trois générations de backcross, la sélection pour le fonds génétique doit être en priorité exercée au niveau des chromosomes porteurs (Hospital et Charcosset, 1997). Dans cette étude, la sélection pour le fonds génétique n'a pas été forte, puisqu'au plus sept marqueurs, majoritairement localisés sur les chromosomes non porteurs, ont été utilisés à chaque génération de backcross, sur un effectif de seulement quatre à huit individus. Un effort de sélection aurait donc pu être réalisé, essentiellement au niveau des chromosomes porteurs.

Enfin, l'efficacité du schéma de sélection dépend aussi des techniques de marquage moléculaire utilisées. A chaque génération de sélection, quelques marqueurs basés sur la méthode de PCR ont dans un premier temps été utilisés (RAPD ou PCR spécifique). Ce type de marqueur est efficace et essentiel puisqu'il permet un tri rapide et efficace des descendances. Ainsi, pour une population de 300 individus environ, des marqueurs de type PCR localisés sur trois des cinq régions nous ont permis de réduire, en quelques jours, la population à une trentaine d'individus. Des marqueurs de type RFLP ont par la suite été utilisés. Ces derniers sont plus lourds et longs à mettre en œuvre. Des transformations de marqueurs AFLP et RFLP (localisés dans les régions d'intérêt) en marqueurs PCR spécifiques ont été tentées, mais une seule a permis de retrouver du polymorphisme. La SAM ne sera donc efficace à grande échelle qu'à condition de disposer de marqueurs PCR polymorphes.

2-2. Le potentiel des prototypes sélectionnés

Le but de cette étude étant de valider une méthode de sélection pour l'amélioration de la qualité organoleptique de la tomate, nous avons mis en place des tests hédoniques sur des hybrides issus du croisement des prototypes avec un certain nombre de lignées. Dans la plupart des cas, les hybrides étaient préférés de manière significative aux hybrides témoins (Tableau 1). D'après les corrélations établies avec l'analyse sensorielle effectuée sur les mêmes génotypes, les préférences des consommateurs semblent se porter en priorité sur la sucrosité, l'intensité de l'arôme tomate et la fermeté, tandis que la farinosité est rejetée. Si la sucrosité et la fermeté peuvent être relativement bien substituées par des mesures instrumentales de teneur en sucres ou en solides solubles pour la sucrosité (Causse *et al*., 2002), et grâce au Durofel pour la fermeté (Navez *et al*., 1999), en revanche, ce n'est pas le cas pour l'intensité de l'arôme tomate et la farinosité (Lecomte, 2003).

Génotype	Note	Différence
L5 x D	5,38	ns
L x D	4,13	
L5 x B	5,56	ns
B x L	4,56	
B5 x L	6,27	***
B x L	4,56	
B5 x D	6,15	***
B x D	4,54	

Tableau 1 : Notes de préférences attribuées par 300 consommateurs aux hybrides impliquant des prototypes ayant introgressé 5 QTL (L5, B5) ou leurs lignées parentales (L, B) ou la lignée D

** signifie que l'hybride impliquant une lignée introgressée est significativement meilleure que son isogénique

Le schéma de sélection a donc été efficace puisqu'il a permis de créer des génotypes dotés d'une qualité organoleptique supérieure, tout en évitant de mettre en œuvre des évaluations hédoniques à chaque étape. Le gain de temps réalisé par rapport à une sélection phénotypique classique est donc très important. Néanmoins, une importante diminution du poids du fruit a été observée, ce qui constitue un obstacle majeur à l'exploitation pratique des prototypes obtenus par ce travail. La compréhension de l'antagonisme poids du fruit – teneur en sucres a été approfondie, notamment par l'intermédiaire d'une approche physiologique et par cartographie fine (Lecomte *et al*. 2004c). Il semble que l'antagonisme est dû pour partie à un effet de dilution qu'il sera impossible de surmonter, mais aussi pour partie à une liaison entre des QTL de taille de fruits et de teneur en sucres aux effets alléliques opposés qui peut donc être surmontée en sélectionnant des recombinants par marquage moléculaire.

Conclusion

Cette étude a fourni aux sélectionneurs des informations qui peuvent aider la sélection d'une caractéristique aussi complexe que la qualité organoleptique, grâce aux marqueurs moléculaires. La stratégie de sélection qui a été retenue a en effet été efficace puisqu'elle a permis de mener à bien les programmes de sélection conduits avec chacune des lignées récurrentes. En revanche, les prototypes obtenus ne permettront pas une création directe d'hybrides commerciaux. Les fruits des hybrides créés à partir de ces lignées sont certes dotés d'une qualité organoleptique supérieure, mais également d'un calibre inférieur à celui d'un hybride classique, ce qui n'est pas acceptable dans les conditions commerciales actuelles.

Aujourd'hui, plusieurs descendances ont été caractérisées pour des critères de qualité et la synthèse des QTL montre des régions qui pourraient être particulièrement intéressantes pour la sélection (Labate *et al*., 2009). Par ailleurs un grand nombre de marqueurs moléculaires de type SNP est désormais disponible, ce qui va faciliter la SAM.

Si l'amélioration variétale constitue une première étape dans l'amélioration de la qualité organoleptique de la tomate, il ne faut pas exclure l'influence de nombreux autres paramètres. Le suivi de règles optimales pour la conduite des cultures, le choix du stade de récolte, la conservation après récolte et la commercialisation sont en effet également déterminants pour le niveau de qualité final de la tomate. Par conséquent, c'est par l'intermédiaire d'une approche multidisciplinaire, combinant la génétique, la physiologie, la technologie et l'agronomie que la compréhension et la maîtrise de la qualité organoleptique pourront progresser.

Enfin, l'amélioration de la qualité organoleptique de la tomate ne sera valorisée qu'à condition d'être reconnue dans le circuit commercial. Cette reconnaissance peut passer par la création de labels de qualité identifiables par le consommateur, mais aussi par la création de nouveaux segments de marché. En effet, à l'image des tomates grappes qui ont su se faire une place et une réputation sur le marché de la tomate, le calibre intermédiaire de tomates dotées d'une qualité organoleptique supérieure pourrait tout aussi bien favoriser leur succès !

Références bibliographiques

Birtic S., Ginies C., Causse M., Renard C.M.G.C., Page D., 2009. Changes in volatiles and glycosides during fruit maturation of two contrasted tomato (*Solanum lycopersicum*) lines. Journal of Agricultural and Food Chemistry 57, 591-598

Causse M., Saliba-Colombani V., Lesschaeve I., Buret M., 2001.. Genetic analysis of organoleptic quality in fresh market tomato. 2. Mapping QTLs for sensory attributes. Theor Appl Genet 102, 273-283.

Causse M., Saliba-Colombani V., Lecomte L., Duffé P., Rousselle P., Buret M., 2002. QTL analysis of fruit quality in fresh market tomato: a few chromosome regions control the variation of sensory and instrumental traits. J Exp Bot 53, 2089-2098.

Causse M., Buret M., Robini K., Verschave P., 2003. Inheritance of nutritional and sensory quality traits in fresh market tomato and relation to consumer preferences. J Food Sci 68, 2342-2350

Causse M., Chaïb J., Lecomte L., Buret M., Hospital F., 2007. Both additivity and epistasis control the genetic variation for fruit quality traits in tomato. Theor Appl Genet 115,429-442

Chaïb J., Lecomte L., Buret M., Causse M., 2006. Stability over genetic backgrounds, generations and years of quantitative trait locus (QTLs) for organoleptic quality in tomato Theor Appl Genet 5, 934-944

Hospital F., Charcosset A., 1997. Marker-assisted introgression of quantitative trait loci. Genetics 147, 1469-1485.

Labate J.A., Grandillo S., Fulton T., Muños S., Caicedo A.L., Peralta I., Ji Y., Chetelat R.T., Scott J.W., Gonzalo M.J., Francis D., Yang W., van der Knaap E., Baldo A.M., Smith-White B., Mueller L.A., Prince J.P., Blanchard N.E., Storey D.B., Stevens M.R., Robbins M.D., Fen Wang J., Liedl B.E., O'Connell M.A., Stommel J.R., Aoki K., Iijima Y., Slade A.J., Hurst S.R., Loeffler D., Steine M.N., Vafeados D.,

McGuire C., Freeman C., Amen A., Goodstal J., Facciotti D., Van Eck J., Causse M., 2007. 1- Tomato. In: C. Kole (Ed.), “Genome Mapping and Molecular Breeding in Plants”, Volume 5, Vegetables, Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 11-135

Lecomte L., 2003. Efficacité de la sélection assistée par marqueurs pour l’amélioration de la qualité organoleptique de la tomate. Thèse de l’Université de Marseille-Luminy, 129p

Lecomte L., Duffé P., Buret M., Hospital F., Causse M., 2004a. Marker-assisted introgression of five QTLs controlling fruit quality traits into three tomato lines revealed interactions between QTLs and genetic backgrounds. Theor Appl Genet 109, 658-668.

Lecomte L., Gautier A., Luciani A., Duffé P., Hospital F., Buret M., Causse M., 2004b. Recent advances in molecular breeding: the exemple of tomato breeding for flavor traits. IHC Acta Hortic 637, 231-237

Lecomte L., Saliba-Colombani V., Gautier A., Gomez-Jimenez M.C., Duffé P., Buret M., Causse M., 2004c. Fine mapping of QTLs of chromosome 2 affecting the fruit architecture and composition of tomato. Molecular Breeding 13, 1-14.

Liao C.Y., Wu P., Hu B., Yi K.K., 2001. Effects of genetic background and environment on QTLs and epistasis for rice (*Oryza sativa* L.) panicle number. Theor Appl Genet 103, 104-111.

Navez B., Letard M., Grasselly D., Jost M., 1999. Les critères de qualité de la tomate. Infos-Ctifl 155: 41-47.

Saliba-Colombani V., Causse M., Langlois D., Philouze J., Buret M., 2001. Genetic analysis of organoleptic quality in fresh market tomato. 1. Mapping QTLs for physical and chemical traits. Theor Appl Genet 102, 259-272.

Zanor M.I., Rambla J.L., Chaïb J., Steppa A., Medina A., Granell A., Fernie A., Causse M., 2009. Metabolic characterization of loci affecting sensory attributes in tomato allows an assessment of the influence of the levels of primary metabolites and volatile organic contents. J Exp Bot 60, 2139-2154