



**HAL**  
open science

# VARIATION GENETIQUE ET POTENTIEL D'AMELIORATION DE LA QUALITE NUTRITIONNELLE DES LEGUMES

Mathilde Causse

► **To cite this version:**

Mathilde Causse. VARIATION GENETIQUE ET POTENTIEL D'AMELIORATION DE LA QUALITE NUTRITIONNELLE DES LEGUMES. Association des Sélectionneurs Français, Feb 2018, Paris, France. hal-03562894

**HAL Id: hal-03562894**

**<https://hal.inrae.fr/hal-03562894>**

Submitted on 9 Feb 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.

# VARIATION GENETIQUE ET POTENTIEL D'AMELIORATION DE LA QUALITE NUTRITIONNELLE DES LEGUMES

**Mathilde CAUSSE**

INRA- Unité de Recherche Génétique et Amélioration des Fruits et Légumes

CS 60094 – 84143 Montfavet

*Mathilde.Causse@inra.fr*

## RESUME

Les espèces potagères représentent un groupe d'espèces très hétérogènes, présentant des compositions en phytonutriments très variées. Leur consommation est reconnue comme favorable à l'équilibre nutritionnel et la santé. De nombreuses sources de variation des teneurs en phytonutriments existent (d'ordre physiologique, génétique ou liées aux conditions de production, de récolte, de conservation et de consommation), mais la variation génétique en est souvent la principale. La sélection directe a surtout porté sur l'élimination de composés antinutritionnels ou défavorables plutôt que sur l'amélioration de teneurs en composés spécifiques. Avec l'avènement des marqueurs moléculaires et de la génomique, les voies de synthèse de la plupart des composés importants ont été disséquées, notamment chez la tomate et de nombreux QTL cartographiés. Quelques gènes ont pu être caractérisés. Le recours aux biotechnologies pour la biofortification a également été envisagé.

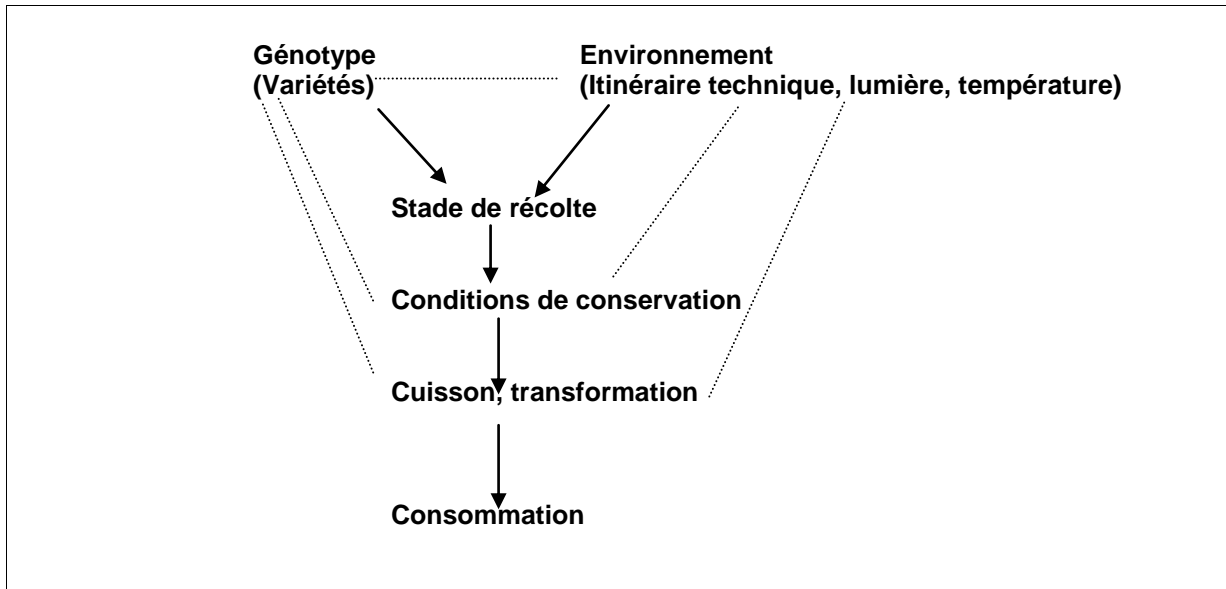
**Mots clefs :** qualité nutritionnelle, potagères, diversité génétique, sélection

## 1 -INTRODUCTION

Les espèces potagères représentent un groupe d'une soixantaine d'espèce très hétérogène, que ce soit dans les genres botaniques, les parties consommées ou l'importance dans notre alimentation. Néanmoins la consommation de fruits et légumes est reconnue pour sa valeur nutritionnelle, non seulement par la faible valeur énergétique, mais aussi par la présence de nombreux métabolites secondaires, vitamines et éléments minéraux contribuant à leur qualité nutritionnelle notamment par leur fort pouvoir anti-oxidant (caroténoïdes, polyphénols, vitamines) mais aussi par la présence de fibre et de minéraux. Ces espèces présentent une grande diversité de composition et de teneur en phytonutriments. Au delà de la diversité des compositions entre espèces, de nombreuses sources de variations vont moduler ces teneurs au sein de chaque espèce. Les principales sources de variations sont inhérentes aux produits, d'ordre physiologique (liées au développement ou à la localisation dans la plante) ou génétique (lié au grand nombre de variétés disponibles), ou au contraire dépendantes des techniques culturales, des conditions environnementales, et enfin des conditions de conservation et de transformation après récolte (**Figure 1**).

## 2 LES SOURCES DE VARIATION D'ORDRE PHYSIOLOGIQUE ET GENETIQUE

La plupart des résultats présentés ici sont issus de l'expertise collective réalisée en 2007 sur « Les fruits et Légumes dans l'alimentation et le détail des références bibliographique peut y être trouvé (Combris et al, 2007 ; <http://institut.inra.fr/Missions/Eclairer-les-decisions/Expertises/Toutes-les-actualites/Les-fruits-et-legumes-dans-l-alimentation>).



**Figure 1.** Le choix des variétés, les conditions de culture, puis les conditions de conservation et éventuellement de transformation influent sur la qualité nutritionnelle des fruits et légumes. Des interactions (----) entre les différents facteurs viennent moduler les effets individuels de chaque facteur.

## 2.1 - Variations physiologiques

La teneur de la plupart des composés évolue au cours du développement des organes. Certains s'accumulent précocement puis ont tendance à disparaître à la maturation, tandis que d'autres vont s'accumuler au cours du développement. De même suivant les organes, les compositions peuvent varier fortement. Ainsi, les caroténoïdes, associés à des pigments colorés ( $\beta$ -carotène, lycopène) ont tendance à s'accumuler au cours de la maturation des fruits, notamment chez la tomate ou le melon (Dragovic-Uzelac et al, 2007), au détriment de pigments présents dans les chloroplastes dont les teneurs diminuent au cours de la maturation. La teneur en vitamine C est deux fois plus importante dans les fruits immatures que dans les fruits matures chez les fraises, la tomate, le piment, au contraire du pois (Breene 1994). Ces tendances peuvent néanmoins être contredites chez certains cultivars. Chez les choux la teneur en glucosinolates augmente avec l'âge des feuilles (Velasco et al 2007). Des variations de teneur en lutéine au cours de la maturation sont observées, avec une diminution des teneurs chez le poivron, tandis qu'elle augmente chez les légumes feuilles avec l'âge des feuilles.

Il n'y a pas de relation systématique entre les teneurs en différents métabolites secondaires. Vitamines, composés phénoliques et caroténoïdes ont en effet des voies métaboliques différentes et donc des régulations différentes. Néanmoins, on observe souvent une relation négative entre taille des fruits et composition en matière sèche et par conséquent entre teneur en composés bioactifs et taille des fruits. Ceci est principalement dû à un effet de dilution.

## 2.2 - Variations suivant les parties de l'organe consommé

Beaucoup de métabolites secondaires ont un rôle antioxydant protecteur pour les végétaux contre les agressions de l'environnement (température, lumière) ou celles de pathogènes. On les trouve donc souvent en plus grande concentration dans la peau des fruits ou dans les feuilles externes des légumes feuilles. Chez la tomate, vitamine C, lycopène et polyphénols s'accumulent majoritairement dans la peau et les couches cellulaires sous la peau (Davies et Hobson 1981). Cela constitue un dilemme pour le consommateur. Faut-il peler les fruits afin de limiter les risques d'absorption de résidus de pesticides, mais perdre les effets bénéfiques des composés présents dans la peau ?

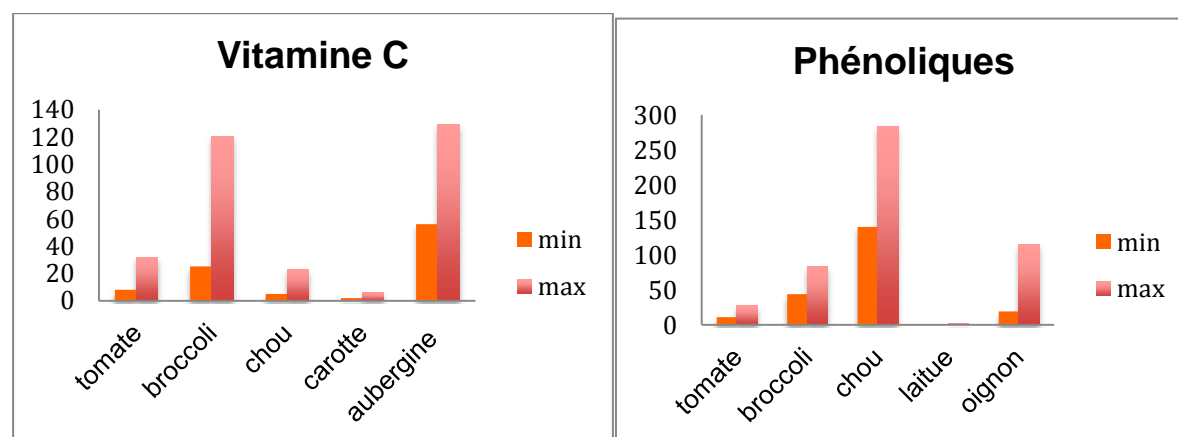
### 2.3 - Quelle relation entre qualité nutritionnelle et organoleptique ?

La qualité organoleptique est liée à l'aspect, aux saveurs, aux arômes et à la texture. L'aspect peut agir directement sur la composition en certains métabolites participant à la couleur, tels que les caroténoïdes et les anthocyanes. Concernant les saveurs (sucré, acide, amer, salé), elles peuvent être liées à la qualité nutritionnelle. Une corrélation entre teneur en vitamine C et teneur en sucres dans la tomate est fréquemment observée (Causse et al, 2003), mais il semble possible de rompre cette liaison. Par contre, plusieurs composés phénoliques aux vertus nutritionnelles potentielles participent à l'amertume et ont plutôt été contre sélectionnés (voir plus loin). Enfin, plusieurs composés aromatiques dérivent de la dégradation des caroténoïdes (notamment la  $\beta$ -ionone à odeur de violette) et la sélection de variétés plus aromatiques dépendra de leur composition en caroténoïdes, notamment chez la tomate (Tieman et al 2006).

## 3 - Variabilité Génétique de la Qualité nutritionnelle des Fruits et Légumes

### 3.1 - La diversité génétique naturelle

La création de nouvelles variétés n'est possible que si il y a variabilité génétique et héritabilité. De nombreuses études ont comparé la composition pour un (ou quelques composés) chez plusieurs variétés cultivées dans les mêmes conditions. Ces études sont destinées à connaître la gamme de variation offerte aux consommateurs pour une espèce, mais aussi à identifier des géniteurs potentiels pour la sélection. Une grande gamme de variation est observée (Combris et al, 2007). Des variations du simple au double sont fréquemment observées, mais on note également des variations beaucoup plus importantes dans certains cas (**figure 2**). Par exemple, la comparaison de 50 variétés de brocoli révèle que la teneur en  $\beta$ -carotène peut varier jusqu'à 6 fois, tandis que la teneur en glucosinolates varie d'un facteur 20 entre les plus faibles et les plus fortes teneurs (Jeffery et al, 2003). Les variations sont encore plus marquées lorsqu'on s'intéresse précisément aux molécules et non aux familles de molécules. Par exemple, parmi les 12 composés phénoliques principaux identifiés chez le brocoli, Robbins et al (2005) notent une prépondérance de flavonoïdes dans une variété, et d'esters hydroxycinnamique chez une autre. Chez la laitue, certaines variétés sont pauvres en flavonoïdes, d'autres contiennent de grandes quantités de flavonols et d'anthocyanes (Dupont et al, 2000). Les variations de composition en caroténoïdes sont directement liées aux différences de couleur de certains fruits: seules les tomates rouges accumulent du lycopène en liaison avec la couleur, tandis que les mutants à fruits orange ou jaunes ont des compositions différentes (Cox et al 2003); les piments jaunes n'accumulent pas de capsantine ou de capsorubine, contrairement aux rouges (Hornero-Mendez et al, 2000).



**Figure 2.** Gamme de variation observée entre variétés de plusieurs espèces de légumes pour la vitamine C et les composés phénoliques

### **3.2 - La sélection a-t-elle réduit la valeur nutritionnelle des fruits et légumes ?**

La sélection pour la productivité n'a pas systématiquement réduit la valeur nutritionnelle des fruits et légumes. Notamment lorsque les composés sont liés à la couleur (comme c'est le cas de plusieurs caroténoïdes), la sélection n'a pas beaucoup modifié les compositions, la couleur étant parmi les principaux critères de choix des consommateurs. Chez la tomate, Causse et al (2003) observent des teneurs plus faibles en vitamine C chez les variétés modernes, mais des teneurs en caroténoïdes identiques aux variétés anciennes. En revanche, lorsque les composés sont liés à des caractéristiques défavorables, ils ont été fortement contre sélectionnés. De nombreux composés phénoliques, par exemple, sont responsables de l'amertume ou de l'astringence (Drewnowski et al 2000). C'est le cas du concombre dont la teneur en cucurbitacines a été réduite par sélection dans les années 50, des glucosinolates des choux, de la capsaïcine responsable du caractère piquant des piments (Pitrat et Foury 2003)...

### **3.3 - Les espèces sauvages et les mutants, des ressources inestimables**

Les espèces sauvages apparentées aux espèces cultivées et pouvant se croiser avec elles offre une autre possibilité d'étendre la gamme de variation disponible. Le recours aux espèces sauvages a jusqu'à maintenant principalement été réalisé pour rechercher de nouvelles sources de résistances aux pathogènes, mais ces espèces sauvages peuvent se révéler des sources de variabilité inattendue pour des métabolites secondaires, avec des teneurs très supérieures en certains composés (Espinosa-Alonso et al, 2006)

Les généticiens ont également collecté de nombreux mutants naturels (ou créé de nouveaux mutants par des traitements mutagènes) dont la composition peut être modifiée et s'avérer utile soit directement en sélection, soit pour comprendre la régulation des compositions en métabolites. Chez la tomate, par exemple, la caractérisation de mutants altérés dans leurs profils de caroténoïdes ont permis d'identifier plusieurs gènes participant à la synthèse du lycopène (Fraser et Bramley 2004) et d'en élucider la régulation au cours de la maturation du fruit (**Figure 3**). En criblant plus d'une centaine de plantes issues d'un programme de mutagenèse aléatoire, Stevens et al (2006) ont identifié 6 nouveaux mutants présentant des teneurs accrues en vitamine C.

## **4 - LA SÉLECTION POUR LA QUALITÉ NUTRITIONNELLE**

La sélection des fruits et légumes est généralement multi-caractère et doit prendre en compte des aspects de productivité, d'adaptation aux conditions pédoclimatique, de résistances aux bioagresseurs et enfin de qualité. La qualité est avant tout la qualité commerciale (aspect des produits, tenue post récolte), mais la qualité organoleptique devient un nouvel enjeu pour les sélectionneurs. La qualité nutritionnelle n'a que rarement été un critère de sélection direct, sauf pour contre-sélectionner des aspects défavorables, liés à des facteurs anti-nutritionnels ou à des caractéristiques gustatives défavorables. Cependant, la compétition pour les marchés nationaux ou internationaux peut rendre attractive la sélection pour de nouvelles propriétés.

### **4.1 - La sélection indirecte via des caractéristiques organoleptiques**

Parmi les premiers critères nutritionnels sélectionnés on peut citer la réduction de l'amertume des endives ou des concombres (Drewnowski et al, 2000), la réduction de teneur en glucosinolates des crucifères ou celle du caractère piquant des piments lié à leur teneur en un composé caractéristique, la capsaïcine (Pitrat et Foury 2003). Radovich et al (2005) a montré que l'amertume détectée dans différents variétés de chou était directement liée à leur teneur en glucosinolates. La sélection s'est très tôt intéressée à la diversification des types par la couleur des fruits ou des légumes (chez les salades, les patates douces ou les oignons, par exemple). En effet il s'agit d'un

critère visuel très facile à sélectionner, qui facilite la reconnaissance par le consommateur. Cette diversification entraîne des variations de composition en pigments.

#### 4.2 - La sélection contre des facteurs antinutritionnels

Les tanins, présents dans les légumes secs, ont des effets négatifs sur la digestibilité des protéines et sur la digestibilité des minéraux (Siegenberg et al, 1991). La plupart des tanins se trouvent dans les enveloppes des graines. Les haricots présentent une grande variabilité de teneur en tanins, qui peut être plus ou moins liée à la couleur des graines. Il a été montré qu'il était possible de réduire les teneurs en tanins sans modifier la couleur des graines (Graham et al, 1999).

Le phytate est également un facteur antinutritionnel majeur des légumes secs, pois et haricots, qui réduit l'absorption intestinale du fer et du zinc (Siegenberg et al, 1991). L'existence d'une variabilité pour la teneur en phytate des haricots a été reportée depuis longtemps, mais la part de variation génétique est limitée par rapport à l'impact des facteurs environnementaux, ce qui rend difficile la sélection de variétés pauvres en phytate. L'analyse physiologique des voies métaboliques conduisant à la synthèse ou la dégradation du phytate offre de nouvelles voies pour la sélection (Brinch-Pedersen et al, 2002).

#### 4.3 - Une hérédité souvent complexe

Quelques études d'hérédité des teneurs en phytonutriments ont été réalisées et montrent des hérédités souvent complexes, mais conduisent parfois à des innovations variétales :

- Farnham et al (2000) montre par exemple que la teneur en glucosinolates d'hybrides de brocoli est intermédiaire entre celles des 2 parents, mais fréquemment plus proche du parent aux faibles teneurs, ce qui limite les possibilités d'amélioration.
- Causse et al (2003) étudient l'hérédité de composantes de qualité organoleptique et nutritionnelle de la tomate. Si la prédiction est difficile dans le cas de croisements entre variétés de gros calibres, les croisements plus distants entre tomate cerise et gros calibre donnent des teneurs de vitamine C et de caroténoïdes intermédiaires entre celles des lignées parentales.
- Chez la carotte, la teneur en caroténoïdes totaux ou individuels est très héritable, ce qui facilite la sélection (Santos et Simon, 2006) et des variétés enrichies en carotènes ont été développées et recommandées pour la nourriture pour enfants et les jus.
- Navazio et Simon (2001) étudient de la même manière l'hérédité de la teneur en caroténoïdes du concombre. Ils montrent une dominance chez les hybrides des faibles teneurs, et une forte interaction entre génotype et environnement qui rendront délicate toute sélection.
- Chez le piment, des variétés enrichies en caroténoïdes sont développées pour la production industrielle de paprika (Hornero-Mendez et al, 2002)

Cette sélection reste limitée par l'accès à des mesures à haut débit, tout processus d'amélioration demandant de caractériser de grands nombres d'individus.

#### 4.4 - L'accès aux cartes et aux séquences du génome des plantes ouvre de nouvelles perspectives

Plusieurs études de cartographie de QTL pour les teneurs en phytonutriments ont été réalisées chez les légumes. La tomate a été une des premières plantes chez qui ce type d'approche a été envisagé, principalement pour des caractéristiques de rendement et de qualité commerciale ou organoleptique, mais les teneurs en caroténoïdes et en vitamine C ont également été étudiées (Causse et al, 2002; Liu et al, 2003; Stevens et al, 2007). Ces travaux révèlent la dispersion des gènes impliqués dans le contrôle de ces caractères et la forte influence de l'environnement. Les QTL de teneur en lycopène sont fréquemment localisés à proximité de QTL de couleur du fruit révélant le lien entre les deux aspects (**Figure 4**). Par contre, si les mutants de couleur correspondent souvent à des gènes codant pour les enzymes de la voie de synthèse des caroténoïdes, ce n'est plus le cas pour les QTL (Liu et al, 2003). La confrontation des QTL localisés dans différentes descendance permet d'identifier certaines régions du génome plus généralement impliquées dans la variation et d'autres spécifiques d'une seule descendance (Stevens et al, 2007). Les régions communes à plusieurs descendance seront les premières cibles à sélectionner. Chez la tomate, les marqueurs moléculaires se

sont révélés particulièrement utiles pour révéler le potentiel inattendu d'espèces sauvages (Liu et al 2003). Le même type d'approche a été utilisé pour cartographier des QTL de teneur en caroténoïdes chez la carotte (Santos et Simon, 2002 ; Jourdan et al, 2015) ou le concombre (Navazio et Simon, 2001). Aujourd'hui, l'accès aux séquences des génomes accélère la découverte de nouveaux gènes et QTL impliqués dans la variation de ces critères.

La détection de QTL, tout comme la sélection à grande échelle n'est possible que si il existe une méthode facile et rapide de quantification, ce qui reste une limite pour de nombreux composés. On sera alors tenté d'étudier des caractères plus globaux tels que le pouvoir antioxydant, ou de développer des méthodes rapides de dosage (Stevens et al, 2006, pour la vitamine C). Pour les teneurs en folate, plusieurs méthodes de dosage sont établies (revues par Storozhenko et al. 2005), mais de nouveaux développements sont nécessaires pour pouvoir analyser de grands effectifs.

#### **4.5 - Utilisation des marqueurs moléculaires pour améliorer la qualité nutritionnelle**

Just et al (2007) ont développé des marqueurs pour augmenter la teneur en caroténoïdes des carottes. Des marqueurs facilitant le tri de variétés de piment suivant la couleur des fruits ou leur caractère piquant ont également été développés (Prasad et al, 2006). Chez la tomate, les marqueurs moléculaires se sont révélés particulièrement utiles pour révéler le potentiel inattendu d'espèces sauvages pour améliorer la couleur des fruits via la teneur en lycopène, alors que les fruits des espèces sauvages n'en produisent pas et restent verts à maturité (Liu et al, 2003).

#### **4.6 - Faut-il créer de nouvelles variétés de fruits et légumes enrichies en composés bioactifs ?**

Puisque la modification des habitudes alimentaires et l'augmentation de la consommation de fruits et légumes n'est pas aisée, plusieurs articles suggèrent de créer de nouvelles variétés de fruits et légumes spécifiquement enrichies dans leur composition en composés à valeur nutritionnelle reconnue (Cox et al, 2003 ; Farnham et al 1999). Si l'identification des cibles à sélectionner n'est pas si aisée, la valorisation de variétés potentiellement plus intéressantes sur le plan nutritionnel n'est pas facile non plus. En effet, le choix des variétés offertes aux consommateurs jusqu'à présent est réalisé par les producteurs sur la base de critères de productivité et d'adaptation, et par le circuit de commercialisation sur la base de la qualité commerciale (aspect, tenue...). Pour la plupart des fruits et légumes frais, aucune information concernant la variété n'est donnée au consommateur, pour qui le prix reste un critère de choix primordial. Par ailleurs, si une segmentation du marché est souhaitée sur la qualité nutritionnelle, il faudra trouver le moyen de commercialiser les variétés présentant des teneurs supérieures en phytonutriments. En effet l'inscription de variétés présentant des compositions spécifiques pose un problème car l'inscription au catalogue officiel des variétés de légumes ne comprend que des critères de Distinction, d'Homogénéité et de Stabilité pour des critères notés visuellement ou des résistances aux bioagresseurs et aucun critère de valeur agronomique ou technologique. Par ailleurs, si une nouvelle variété dépasse la gamme de variation traditionnelle, elle devra être déclarée comme « Novel Food ».

Pour l'industrie de transformation, on peut s'attendre à une sélection nouvelle pour des aliments fonctionnels, dont l'intérêt serait rapidement relayé par les médias (Premier, 2002). Il est donc essentiel d'identifier tant les cibles positives que négatives pour la sélection, mais aussi de valider l'absence de risque à fortes doses de ces composés, ou pour certaines populations (Premier, 2002).

### **5. LES GENES EN JEU ET LE RECOURS AUX OGM**

Depuis longtemps physiologistes et généticiens essaient d'identifier les gènes responsables de caractéristiques végétales, mais c'est l'avènement de la génomique depuis une dizaine d'années qui a permis d'accéder à la physiologie de la plupart des caractères qui nous intéressent et à en clarifier les

voies de synthèse. L'identification des gènes de ces voies et de leurs régulateurs a énormément progressé, que ce soit pour les caroténoïdes (Ronnen et al, 2002), le tocopherol (Quadrano et al, 2013) ou les flavonoïdes (Ballester et al, 2012). L'ingénierie métabolique de la biosynthèse des caroténoïdes notamment bénéficierait énormément de l'identification de mécanismes régulateurs, en particulier de facteurs de transcription contrôlant spécifiquement la biosynthèse des caroténoïdes, pour surmonter les limitations des flux vers des tissus particuliers qui sont consommés.

## **5.1 - Les allergènes des fruits et légumes**

Un grand nombre de fruits et légumes (fraises, melon, tomate, lentilles...) induisent des réactions allergiques chez certains patients. Plusieurs protéines ont été identifiées comme responsables de ces allergies. Il s'agit fréquemment de gènes codés par des familles de gènes (Thaumatine –like, profiline, lipid transfer protein ...), mais on observe des différences d'intensité des réactions allergiques suivant les variétés. Il peut donc être intéressant d'identifier les variations dans les gènes responsables de ces allergies afin de réaliser une sélection directe en faveur des formes les moins allergisantes.

## **5.2 - Le recours aux OGM**

Une fois un gène identifié, la transgénèse est utilisée pour en modifier l'expression (sous- ou sur-expression) de façon à en étudier la régulation. Dans ce domaine, la tomate est encore une espèce modèle. L'identification d'un gène et de son mode de régulation peut ensuite soit être utile en sélection en utilisant le gène directement en sélection assistée par marqueurs, ou pour étudier la diversité des allèles de ce gène dans les collections de ressources génétiques, soit être utilisé pour créer des variétés transgéniques (OGM), sous réserve d'acceptation par les consommateurs. Aujourd'hui les nouvelles méthodes de type CrispRCas9 ouvrent de nouvelles possibilités.

Les généticiens s'intéressent désormais à la création de plantes transgéniques présentant un intérêt direct pour le consommateur, avec la qualité nutritionnelle comme cible de choix (Tucker 2003). L'amélioration chez la tomate de la composition en caroténoïdes a été envisagée en modulant plusieurs gènes de la voie de synthèse, mais avec des résultats parfois inattendus notamment au niveau de la croissance des plantes (revue par Botella-Pavia et al, 2006). Plus récemment c'est en modifiant la voie de perception de la lumière qu'une augmentation de la teneur en a été obtenue, grâce à l'usage d'un promoteur ciblant spécifiquement l'expression du gène dans le fruit et non dans toute la plante (Liu et al. 2004). En plus d'une teneur accrue en caroténoïdes (jusqu'à 10 x la teneur en caroténoïdes et le double de lycopène par rapport à la variété témoin non transformée), les fruits transgéniques accumulent plus de flavonoïdes. Néanmoins, le profil métabolique des fruits transgéniques montre qu'ils sont affectés à de nombreux niveaux, ce qui rend leur utilisation délicate.

Des chercheurs sont également parvenus à augmenter la teneur des tomates en flavonol en introduisant deux gènes de maïs déficitaires chez la tomate, l'un participant à la voie de synthèse de la quercétine, l'autre ciblant la concentration dans la chair du fruit et non seulement dans la peau (Bovy et al, 2002). Plus récemment, des concentrations encore plus élevées de flavonols (rutine et kaempférol 3-rutinoside), de l'ordre de 100 mg/g MS, ont été élaborées en utilisant le gène AtMYB12 (Zhang et al 2015). la voie de synthèse du folate a été élucidée et la biofortification en folate des tomates proposée (Diaz et al, 2004 ; Quadrana et al, 2013). Les travaux visant à moduler la teneur en ascorbate ont clairement montré que la régulation de l'ascorbate est complexe et finement modulée (Truffaut et al, 2016). L'ensemble de ces résultats montre qu'il reste beaucoup à apprendre des mécanismes physiologiques de régulation des composés antioxydants dans les fruits et légumes avant de pouvoir en moduler les teneurs.



## 6 - CONCLUSION

De très nombreuses sources de variation contrôlent les teneurs en phytonutriments des fruits et légumes, qu'elles soient d'ordre physiologique, génétique, agronomique, environnementale ou liées à la conservation et la transformation des produits.

Il existe un potentiel d'amélioration pour la plupart des espèces et des composés que ce soit par sélection traditionnelle ou avec l'aide de marqueurs moléculaires. Des travaux dans ce sens sont déjà engagés dans plusieurs laboratoires ou sociétés de semences. Il faut aujourd'hui s'interroger sur l'intérêt d'une telle amélioration. Les modifications possibles par transgénèse élargissent le champ des possibles. Si aucune variété améliorée pour la qualité nutritionnelle n'est commercialisée aujourd'hui, plusieurs laboratoires travaillent dans ce sens et des variétés OGM pourraient voir le jour dans le monde dans un futur proche, notamment chez la tomate.

Si l'augmentation d'un composé précis n'est pas forcément une finalité, l'amélioration de la qualité organoleptique est une des clés pour assurer le maintien, voire l'augmentation de la consommation de fruits et légumes. De même, l'assurance d'une stabilité de la composition et de la qualité organoleptique est un enjeu pour l'avenir.

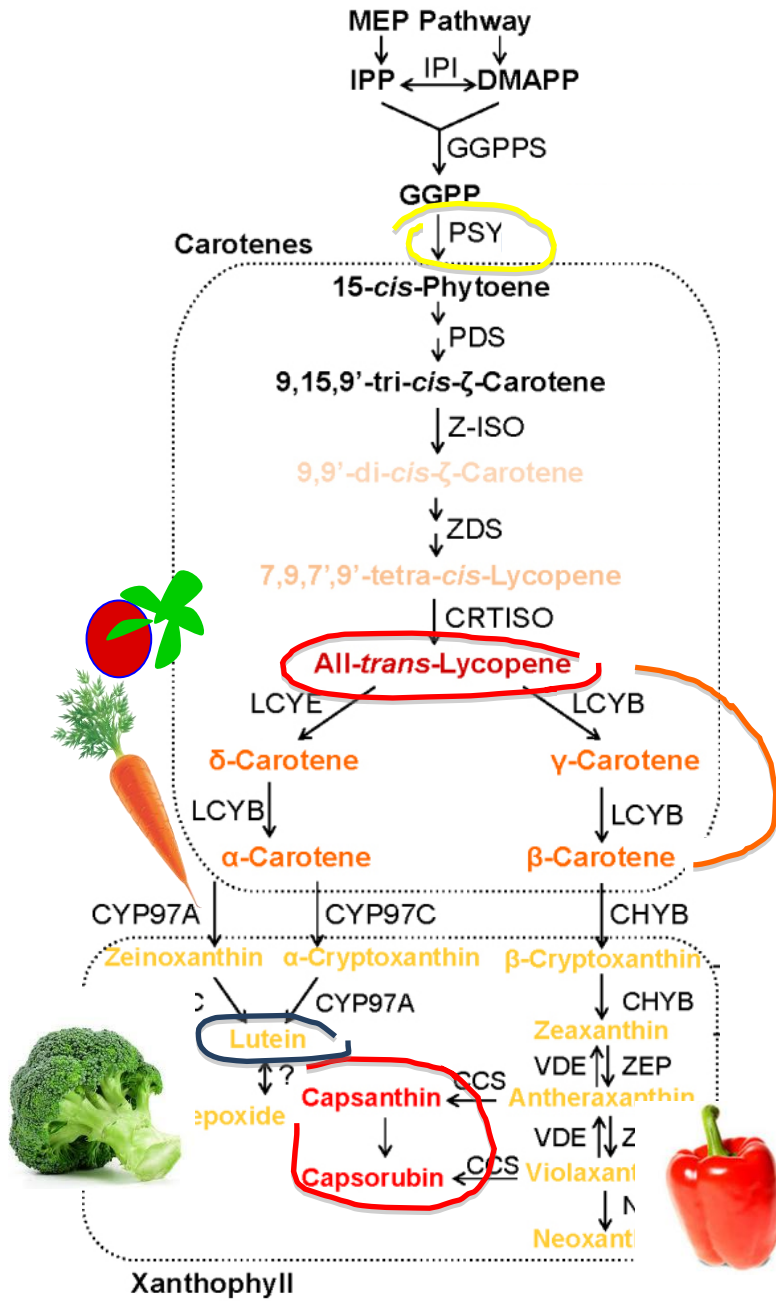
## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Ballester, A.R. et al. Biochemical and molecular analysis of pink tomatoes: deregulated expression of the gene encoding transcription factor SIMYB leads to pink tomato fruit color. *Plant Physiol.* 152, 71–84 (2010)
- Botella-Pavia P, Rodriguez-Concepcion M. 2006. Carotenoid biotechnology in plants for nutritionally improved foods. *Physiologia Plantarum* 126(3): 369-381.
- Bovy A, de Vos R, Kemper M, Schijlen E, Pertejo MA, Muir S, Collins G, Robinson S, Verhoeven M, Hughes S, Santos-Buelga C, van Tunen A. 2002. High-flavonol tomatoes resulting from the heterologous expression of the maize transcription factor genes LC and C1. *Plant Cell* 14(10): 2509-2526.
- Breene WM. 1994. Healthfulness and nutritional quality of fresh versus processed fruits and vegetables : a review. *Foodservice Research International* 8(1): 1-45.
- Brinch-Pedersen H, Sorensen LD, Holm PB (2002) Engineering crop plants: getting a handle on phosphate *Trends In Plant Science* 7 (3): 118-125
- Causse M, M. Buret, K. Robini, P. Verschave 2003 Inheritance of Nutritional and Sensory Quality Traits in Fresh Market Tomato and Relation to Consumer Preferences. *Journal of Food Science* 68, Issue 7: 2342-2350
- Causse M., Saliba-Colombani V., Lecomte L., Duffé P, Rousselle P., Buret M. (2002) Genetic analysis of fruit quality attributes in fresh market tomato. *J Exp Bot* 53/377: 2089-2098
- Combris P, M-J Amiot-Carlin, F Caillavet, M Causse, J Dallongeville, M Padilla, C Renard, L-G Soler (éditeurs). 2007. Les fruits et légumes dans l'alimentation. Enjeux et déterminants de la consommation. Expertise scientifique collective, rapport complet, INRA, 360p
- Cox SE, Stushnoff C, Sampson DA. 2003. Relationship of fruit color and light exposure to lycopene content and antioxidant properties of tomato. *Canadian Journal of Plant Science* 83(4): 913-919.
- Davies JN, Hobson GE (1981) The constituents of tomato fruit - The influence of environment, nutrition and genotype. *Crit Rev Food Sci Nutr* 15: 205-280
- Díaz de la Garza R.I. , J.F. Gregory III, and A.D. Hanson 2007 Folate biofortification of tomato fruit *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104, 10, 4218-4222
- Dragovic-Uzelac V, B Levaj, V Mrkic, D Bursac, M Boras (2007) The content of polyphenols and carotenoids in three apricot cultivars depending on stage of maturity and geographical region. *Food chemistry* 102, 966-975
- Drewnowski A, Gomez-Carneros C. 2000. Bitter taste, phytonutrients, and the consumer: a review. *American Journal of Clinical Nutrition* 72(6): 1424-1435.
- DuPont MS, Mondin Z, Williamson G, Price K (2000) Effect of variety, processing, and storage on the flavonoid glycoside content and composition of lettuce and endive. *JOURNAL OF AGRICULTURAL AND FOOD CHEMISTRY* 48 (9): 3957-3964
- Espinosa-Alonso LG, Lygin A, Widholm JM, Valverde ME, Paredes-Lopez O. 2006. Polyphenols in wild and weedy Mexican common beans (*Phaseolus vulgaris* L.). *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 54(12): 4436-4444.
- Farnham MW, Simon PW, Stommel JR 1999. Improved phytonutrient content through plant genetic improvement.

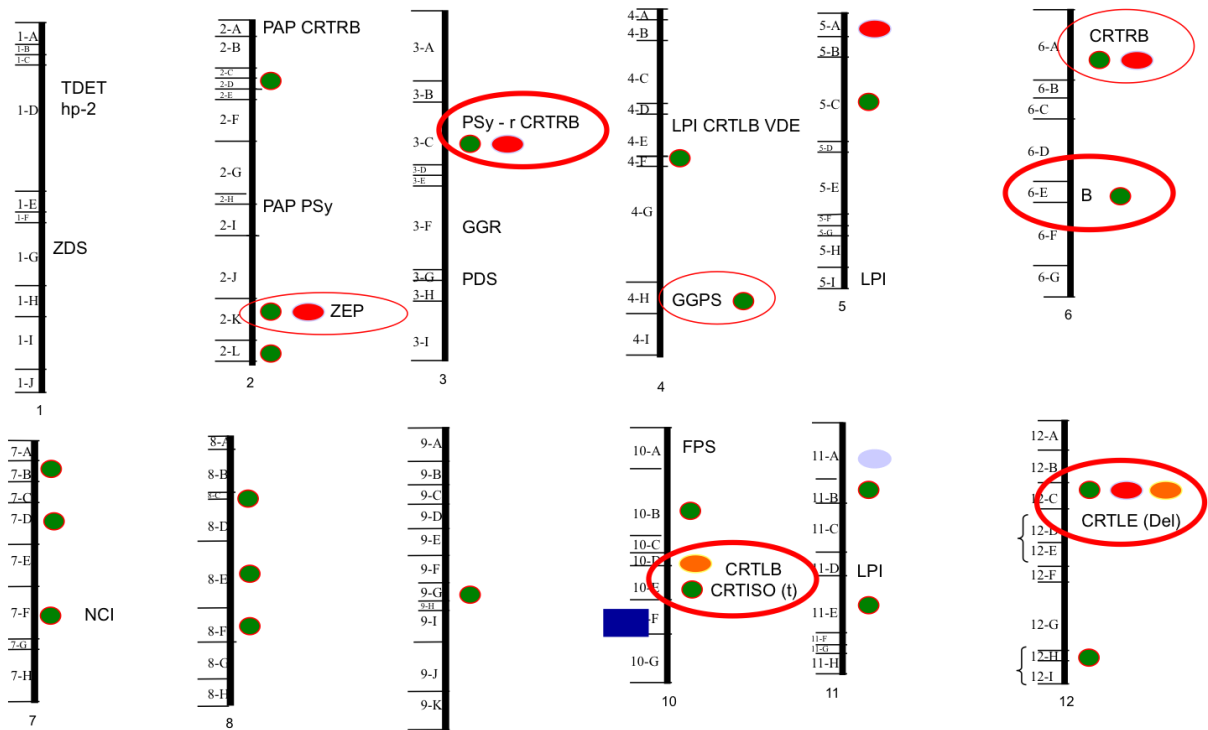
- Farnham MW, Stephenson KK, Fahey JW. 2000. Capacity of broccoli to induce a mammalian chemoprotective enzyme varies among inbred lines. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 125(4): 482-488.
- Fraser PD, Bramley PM (2004) The biosynthesis and nutritional uses of carotenoids. *PROGRESS IN LIPID RESEARCH* 43 (3): 228-265
- Graham, R.; Senadhira, D.; Beebe, S.; Iglesias, C.; Monasterio, I. (1999) Breeding for micronutrient density in edible portions of staple food crops: conventional approaches. *Field Crops Research* 60 (1/2) : 57-80
- Hornero-Mendez D, Costa-Garcia J, Minguez-Mosquera MI. 2002. Characterization of carotenoid high-producing *Capsicum annuum* cultivars selected for paprika production. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 50(20): 5711-5716.
- Hornero-Mendez D, de Guevara RGL, Minguez-Mosquera MI. 2000. Carotenoid biosynthesis changes in five red pepper (*Capsicum annuum* L.) cultivars during ripening. Cultivar selection for breeding. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 48(9): 3857-3864.
- Jeffery EH, Brown AF, Kurilich AC, Keck AS, Matusheski N, Klein BP, Juvik JA. 2003. Variation in content of bioactive components in broccoli. *Journal of Food Composition and Analysis* 16(3): 323-330.
- Jourdan M., Gagné S., Dubois-Laurent C., Maghraoui M., Huet S., Suel A., Hamama L., Briard M., Peltier D., Geoffriau E. « Carotenoid Content And Root Color Of Cultivated Carrot: A Candidate-Gene Association Study Using An Original Broad Unstructured Population ». *PLoS ONE*. 2015. p. 1-19
- Just BJ, Santos CAF, Fonseca MEN, Boiteux L. S., Oloizia BB, Simon PW (2007) Carotenoid biosynthesis structural genes in carrot (*Daucus carota*): isolation, sequence-characterization, single nucleotide polymorphism (SNP) markers and genome mapping. *Theoretical And Applied Genetics* 114 (4): 693-704
- Liu Y, Roof S, Z Ye, C Barry, A van Tuinen, J Vrebalov, C Bowler, J Giovannoni. 2004. Manipulation of light signal transduction as a means of modifying fruit nutritional quality in tomato. *PNAS* 101 no. 26 : 9897-9902
- Liu YS, Gur A, Ronen G, Causse M, Damidaux R, Buret M, Hirschberg J, Zamir D (2003) There is more to tomato fruit colour than candidate carotenoid genes. *Plant Biotechnology Journal* 1 (3): 195-207
- Navazio JP, Simon PW. 2001. Diallel analysis of high carotenoid content in cucumbers. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 126(1): 100-104.
- Pitrat M, Foury C 2003 *Histoire des légumes, des origines à l'orée du XXIe siècle*. INRA editions, 410 p
- Prasad BCN, Kumar V, Gururaj HB, 2006. Characterization of capsaicin synthase and identification of its gene (*csy1*) for pungency factor capsaicin in pepper (*Capsicum* sp.). *Proceedings Of The National Academy Of Sciences Of The United States Of America* 103 (36): 13315-13320
- Premier R. 2002. Phytochemical composition: A paradigm shift for food-health considerations. *Asia Pacific Journal of Clinical Nutrition* 11(S197-S201).
- Quadrana, L.; Almeida, J.; Otaiza, S.N.; Duffy, T.; Corrêa da Silva, J.V.; de Godoy, F.; Asís, R.; Bermúdez, L.; Fernie, A.R.; Carrari, F.; et al. Transcriptional regulation of tocopherol biosynthesis in tomato. *Plant Mol. Biol.* 2013, 81, 309–325.
- Radovich TJK, Kleinhenz MD, Streeter JG, Miller AR, Scheerens JC. 2005. Planting date affects total glucosinolate concentrations in six commercial cabbage cultivars. *Hortscience* 40(1): 106-110.
- Robbins RJ, Keck AS, Banuelos G, Finley JW. 2005. Cultivation conditions and selenium fertilization alter the phenolic profile, glucosinolate, and sulfuraphane content of broccoli. *Journal of Medicinal Food* 8(2): 204-214.
- Santos CAF, Simon PW. 2002. QTL analyses reveal clustered loci for accumulation of major provitamin A carotenoids and lycopene in carrot roots. *Molecular Genetics and Genomics* 268(1): 122-129.
- Siegenberg, D., Baynes, R.D., Bothwell, T.H., Macfarlane, B.J., Lamparelli, R.D., Car, N.G., Macphail, P., Schmidt, U., Tal, A. and Mayet, F., 1991. Ascorbic acid prevents the dose-dependent inhibitory effects of polyphenols and phytates on nonheme-iron absorption. *Am. J. Clin. Nutr.* 53, pp. 537–541
- Stevens R, M Buret, P Duffé, C Garchery, P Baldet, C Rothan, M Causse (2007) Candidate Genes and Quantitative Trait Loci Affecting Fruit Ascorbic Acid Content in Three Tomato Populations. *Plant Physiol.* 2007 143: 1943-1953.
- Stevens R, M. Buret, C. Garchery, Y Carretero, M. Causse (2006) Technique for rapid, small-scale analysis of vitamin C levels in fruit and application to a tomato mutant collection. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 54 (17): 6159-6165
- Storozhenko S, Ravanel S, Zhang GF, Rébeillé F, Lambert W, Van Der Straeten D (2005) Folate enhancement in staple crops by metabolic engineering. *Trends Food Sci Technol* 16, 271–281

- Tieman DM, Zeigler M, Schmelz EA, Taylor MG, Bliss P, Kirst M, Klee HJ. 2006. Identification of loci affecting flavour volatile emissions in tomato fruits. *Journal of Experimental Botany* 57(4): 887-896.
- Truffault V, Gest N, Garchery C, Florian A, Fernie AR, Gautier H, Stevens RG (2016) Reduction of MDHAR activity in cherry tomato suppresses growth and yield and MDHAR activity is correlated with sugar levels under high light. *Plant Cell and Environment*.
- Velasco P, M E Cartea, C Gonzalez, M Vilar, A Ordas (2007) Factors Affecting the Glucosinolate Content of Kale (*Brassica oleracea acephala* Group). *J. Agric. Food Chem.*, 55 (3), 955 -962
- Zhang et al (2015) Multi-level engineering facilitates the production of phenylpropanoid compounds in tomato. *Nature Communications* 6, 8635

« Journée ASF du 1<sup>er</sup> février 2018 »  
« Qualité sanitaire et nutritionnelle en amélioration des plantes »



**Figure 3.** Voie de synthèse des caroténoïdes. Principaux composés et gènes identifiés ; les principaux composés accumulés chez la tomate, la carotte, le brocoli et le piment sont soulignés



**Figure 4.** Carte des gènes de synthèse des caroténoïdes chez la tomate et des QTL identifiés pour la couleur du fruit (rond vert), et les teneurs en carotène (rond orange) et lycopène (rond rouge). Les cas de colocalisation QTL/gènes candidat sont encerclés (D'après Liu et al, 2003)