

Décembre 2014  
volume n° 4 / numéro n° 2  
www.agronomie.asso.fr

# Agronomie

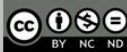
## environnement & sociétés

La revue de l'association française d'agronomie



## Variétés et systèmes de culture

Quelle co-évolution ? Quelles implications pour l'agronomie et la génétique ?



Agronomie, Environnement & Sociétés est une revue à comité de lecture et en accès libre éditée par l'Association Française d'Agronomie (AFA) sous le numéro ISSN 1775-4240. Plus d'informations [www.agronomie.asso.fr/aes](http://www.agronomie.asso.fr/aes). L'AFA est une association à but non lucratif qui publie des travaux en accès libre.

Les articles sont publiés sous la licence Creative Commons 2.0. La citation ou la reproduction de tout article doit mentionner son titre, le nom de tous les auteurs, la mention de sa publication dans la revue AE&S et de son URL, ainsi que la date de publication.

## Variétés et systèmes de culture de tomate : les apports conjoints de la génétique et de l'agronomie

François LECOMPTE\* - Mathilde CAUSSE\*\*

\*UR1115 Plantes et Systèmes de culture Horticoles - INRA  
Domaine Saint Paul - Site Agroparc - 84914 Avignon Cedex  
9 - France

E-mail : francois.lecomppte@avignon.inra.fr

\*\*UR1052 - Unité de Génétique et Amélioration des Fruits  
et Légumes - INRA - Domaine Saint-Maurice - 84143 Mont-  
favet Cedex - France

E-mail : mathilde.causse@avignon.inra.fr

### Résumé

La tomate est produite dans des conditions variées, du champ aux cultures hors-sol sous serre. Cette diversification a suivi l'évolution variétale et les innovations techniques des dernières décennies. Les variétés ont été acclimatées pour la culture sous abri tout au long de l'année. Des résistances variétales aux bioagresseurs ont été introgressées à partir des espèces sauvages. L'offre variétale a été perfectionnée pour aboutir aujourd'hui à une gamme permettant l'adaptation fine, sous serre, des conduites climatiques. La diversification variétale pour différents segments de marché est un objectif majeur des sélectionneurs. Les ruptures dans les systèmes de culture ont aussi été nombreuses, notamment la généralisation de la culture hors sol, le développement des outils de pilotage et la lutte biologique. Les évolutions rapides des méthodes d'amélioration des plantes, couplées au décryptage du génome de la tomate et à la modélisation, préfigurent des évolutions majeures des variétés et des systèmes de culture.

### Mots-clés

*Solanum lycopersicum*, production, gène, rendement, qualité, techniques culturales.

### Abstract

Tomatoes are produced in various conditions, ranging from the open field (mainly for processing tomatoes) to soilless greenhouses. This adaptation of cropping systems and the technological innovations that have accompanied it largely drove the evolution of varieties in recent decades. Varieties were acclimated to protected cultivation throughout the year. Varietal resistances to specific pests, adapted to the different conditions, were introduced from wild related species. In addition, varietal diversification for different markets, focusing on fruit size and shape, has emerged as a new breeding objective. However progress has been more limited for complex traits related to fruit quality or adaptation to abiotic stress. Yields and input efficiencies have also benefited from advances in agronomic sciences: nutrient recycling in soilless cultivation, fine tuning of the greenhouse climate or introduction of efficient biological control methods have characterized the recent evolution of cropping systems. A more thorough understanding of genotype x environment interactions, which is of importance for plant resilience against stresses, and a better control of fruit flavour and nutritional quality, are major challenges for the scientific community. Rapid changes in plant breeding methods, the description of the tomato genome and enhanced capacities for crop modelling

foreshadow major developments in tomato varieties and cropping systems in the near future.

### Key-words

*Solanum lycopersicum*, production, gene, yield, quality, cultural technics.

La tomate est une liane d'origine tropicale de la famille des Solanacées, appartenant au genre *Solanum* qui comprend plus de 1300 espèces. La plante produit des bouquets de fruits charnus toutes les trois feuilles, au cours d'une croissance naturellement indéterminée. La tomate est un fruit populaire qui s'est adapté à une consommation de masse, dans toutes les régions du monde. Sa culture a été accommodée à de nombreux climats, principalement en raison des possibilités offertes par la production sous serre. Deux grands types de production coexistent : la production de fruits frais, qui selon les régions est issue de serres, d'abris, ou de plein champ, et la production de fruits destinés à la transformation industrielle, essentiellement issue de cultures en plein champ. Quel que soit le mode de production, la culture est irriguée. Du fait de la taille du marché, l'amélioration génétique de la tomate constitue un enjeu commercial et industriel important, et le secteur semencier est très dynamique. D'autre part, la tomate, qui peut facilement être génétiquement transformée, est un modèle majeur en physiologie végétale. De nombreux caractères ont pu être améliorés et les variétés modernes associent productivité, résistances aux bioagresseurs, aux stress abiotiques, ainsi que certains critères de qualité liés à l'apparence et à la conservation. La segmentation des marchés et les difficultés techniques d'introgession de caractères complexes limitent cependant la rapidité de l'évolution variétale, alors que les sélectionneurs sont incités à proposer des variétés accumulant une somme toujours croissante de caractères d'intérêts. Les techniques culturales ont quant à elles largement évolué pour accompagner la segmentation de la production, mais aussi pour obtenir des résultats agronomiques complémentaires de ceux portés par l'amélioration génétique. L'objet de cet article est de dresser une vue d'ensemble des évolutions génétiques et agronomiques de la tomate ces dernières décennies et de proposer quelques pistes sur l'évolution possible des modes de production grâce au progrès génétique, en renvoyant les lecteurs qui souhaiteraient plus de détail aux nombreuses références bibliographiques citées.

### Les principaux traits de l'évolution variétale aux XX<sup>e</sup> et XXI<sup>e</sup> siècles

Domestiquée par les populations indigènes d'Amérique, d'où la plante est issue, la tomate a fait l'objet d'une amélioration génétique continue au cours du XX<sup>e</sup> siècle, permettant l'adaptation des variétés à tous les modes de production. La tomate est cultivée en plein champ, sous abri plastique ou en serre, en sol ou sur substrat artificiel, dans une large gamme de variation des facteurs de production : lumière, température, teneur en CO<sub>2</sub>, eau et éléments minéraux. Le progrès génétique a pu être fortuit, avec par exemple la découverte de la mutation récessive sur le gène *self-pruning*, observée en 1914, donnant naissance aux variétés de tomates déterminées à récolte synchronisée (Carmel-Goren et al., 2003). Cette caractéristique a été exploitée

pour la tomate d'industrie, et est à l'origine de progrès techniques déterminants, comme la récolte mécanique. Cependant, la majeure partie de l'amélioration variétale est le fruit de la domestication par l'homme, chaque décennie apportant au long du XX<sup>e</sup> et du début du XXI<sup>e</sup> siècle des évolutions génétiques majeures. Les principales d'entre elles peuvent être classées en trois catégories portant sur l'adaptation au milieu, la résistance aux bioagresseurs et le rendement et la qualité du fruit (tableau 1).

Années	Adaptation à des conditions de culture	Résistances aux bioagresseurs	Critères de Qualité
1950	Précocité de floraison	Verticilliose Fusariose Nématodes	Résistance à l'éclatement
1960	Abris - Hybrides F1	TMV	Forme Homogénéité du calibre
1970	Jours courts Froid	Cladosporiose	Couleur Fermeté
1980	Hors-sol	Fusariose racinaire	Conservation Uniformité de maturation
1990	Hors-sol Durée de culture	Pseudomonas TSWV	"Long life" Variétés grappe
2000	Diversification	TYLCV - Insectes	Segmentation

Tableau 1: Dates d'apparition des principales évolutions variétales de la tomate cultivée

L'adaptation des plantes à leur milieu a été permise par l'introduction de la précocité de floraison pour la production en primeur. La plante a également été adaptée aux jours courts pour la production en hiver, et au froid. Ainsi, la floraison continue de la plante a permis d'allonger le cycle de culture et de production à volonté, y compris durant les périodes froides et d'ensoleillement réduit.

La liste des résistances aux bioagresseurs - la tomate connaît plus de deux cents espèces nuisibles : champignons, virus, insectes, nématodes - n'a cessé de s'allonger depuis les années 1950. Des gènes R de résistance ont été découverts depuis cette époque contre tous les types de bioagresseurs, et introduits dans les variétés modernes. Ces gènes, principalement de la classe « Nucleotide binding site leucine-rich repeat proteins » (NBS-LRR) et généralement race-spécifique, déclenchent une cascade de réactions de défense dans la plante, notamment la réaction d'hypersensibilité, et permettent d'obtenir une résistance qualitative. Cependant l'adaptation des bioagresseurs constitue une menace perpétuelle pour la stabilité de ce type de résistances, une évolution génétique chez le bioagresseur pouvant compromettre leur efficacité. Dans le cas de la fusariose par exemple, causée par *Fusarium oxysporum*, les formes évoluent en races dont certaines peuvent s'avérer pathogènes sur une plante ne portant pas le gène R associé. À ce jour, trois R gènes (I-1, I-2 et I-3) efficaces contre les races 1, 2, et 3 de *F. oxysporum* ont été découverts chez la tomate (Simons *et al.*, 1998). Des contextes similaires peuvent être décrits pour la résistance à *Verticillium dahliae* (conférée par un seul gène dominant Ve, codant pour un récepteur de surface) et à *Cladosporium fulvum* (Joosten and de Wit, 1999 ; Kawchuk *et al.*, 2001). Le locus Mi confère à la tomate une résistance à plusieurs espèces de nématodes du genre *Meloidogyne* spp.

Plusieurs gènes homologues ont été décrits (Williamson and Kumar, 2006) mais seul le gène Mi-1 a été introduit dans les variétés de tomate dès 1940, et figure dans la plupart des cultivars modernes (Milligan *et al.*, 1998 ; Williamson, 1998). Comparée à la résistance offerte par d'autres gènes, celle portée par Mi-1 est large : elle confère une résistance à de nombreuses espèces de nématodes, dont *Meloidogyne incognita*, *M. javanica* et *M. arenaria*. Le locus Mi confère également une résistance au puceron de la pomme de terre et à la mouche blanche *Bemisia tabaci* (Nombela *et al.*, 2003). Comme avec les autres R-gènes, il a été observé dans de nombreuses régions du monde des isolats de nématodes virulent contre des tomates portant le gène Mi. Des études récentes indiquent que la virulence acquise contre des plantes portant le gène Mi est héritée de manière stable par des isolats s'étant développés sur des plantes sensibles. Mi présente des similarités avec le gène Pto, nécessaire à la résistance aux souches de la race o de *Pseudomonas syringae* pv tomato, agent causal de la moucheture de la tomate (Salmeron *et al.*, 1996). Cette résistance, largement présente dans les variétés de tomate d'industrie, n'a remarquablement pas été contournée mais l'évolution rapide des souches de pathogène se traduit par des évolutions alléliques diminuant la réponse immune de la plante (Cai *et al.*, 2011). Enfin, depuis les années 60 a été introduite la résistance au tobacco mosaic virus (TMV) (Hall, 1980), et plus récemment des résistances contre le virus de l'enroulement de la feuille (TYLCV) ou le virus de la maladie bronzée de la tomate (TSWV), ont fait leur apparition dans les variétés (Vidavsky and Czosnek, 1998). Beaucoup moins de progrès génétiques ont été réalisés concernant l'introduction de résistances contre les insectes (Foolad, 2007), et la lutte contre les ravageurs repose principalement sur des moyens chimiques ou physiques, ou des techniques de contrôle biologique. Tous les gènes de résistance à des bioagresseurs utilisés chez la tomate proviennent d'espèces apparentées collectées dans les années 1950 en Amérique du Sud et conservées dans des collections mises à la disposition de tous les chercheurs.

Le nombre et la taille des fruits, ainsi que la plupart des critères de qualité, sont des caractères hérités de manière quantitative. La sélection a essentiellement porté sur les caractères de taille, de forme, de couleur, de fermeté et de conservation, au détriment de la qualité organoleptique (voir plus loin). La taille et la forme du fruit sont des caractéristiques issues des premières phases de développement post anthèse, conséquences de processus de multiplication cellulaire puis d'endoréduplication et de grandissement des cellules. La phase de murissement débute après la croissance cellulaire, et implique des transformations chimiques et structurales qui déterminent l'arôme, la composition, la texture et la couleur. Environ 30 QTLs déterminent l'essentiel de la variation de la taille et de la forme des fruits, mais leurs effets sont d'inégale importance, et une grande partie de cette variabilité est contenue dans moins de dix loci répartis sur sept chromosomes (Tanksley, 2004). Dans quelques cas seulement, les gènes sous-jacents à ces QTL ont été identifiés (Rodriguez *et al.*, 2011). À l'instar de ce qui a été observé pour d'autres fruits charnus, le principal objectif de la sélection de la tomate a été, et reste, la productivité et la stabilité du calibre. Cet effort, largement couronné

de succès, s'est décliné sur les différents segments de production constitués par les types variétaux : ronde, allongée, coeur de boeuf, etc... La forme du fruit, qui détermine l'appartenance à un de ces types, est contrôlée par quelques loci, dont les variations alléliques et les mutations ont permis de sélectionner des fruits de forme très variées. La tomate est un fruit climactérique, dont le murissement s'accompagne d'une respiration accrue et de la synthèse d'éthylène. Des mutations sur des gènes contrôlant le métabolisme de l'éthylène, sa synthèse, sa perception, ou la signalisation induite (entre autres dans les gènes *ripening inhibitor (rin)*, *non ripening (nor)* ou *never ripe (Nr)*), conduisent à des fruits ne murissant pas (Moore et al., 2002 ; Giovannoni, 2007). La plupart de ces gènes sont récessifs : si les mutations sont homozygotes, le murissement est inhibé, tandis que les plantes hétérozygotes ont des fruits murissant lentement et présentant une longue durée de conservation. L'introduction dans les variétés modernes des gènes *rin* ou *nor*, ou, moins fréquente, d'autres gènes contrôlant le métabolisme de l'éthylène, est un des traits saillant de l'amélioration variétale de la tomate à la fin du XX<sup>e</sup> siècle. Cependant, les cultivars ayant une longue tenue post-récolte sont fréquemment associés à une moindre qualité organoleptique (Causse et al., 2003). Enfin, les fruits ont été sélectionnés pour leur couleur. Celle-ci s'établit durant le murissement, et est essentiellement liée au contenu en caroténoïdes, lycopène, et dans une moindre mesure,  $\beta$ -carotène. Plusieurs mutants affectés pour la couleur des fruits ont été découverts, et utilisés dans les programmes de sélection. Pour ce qui concerne la tomate d'industrie, des caractères communs à la tomate de frais ont été sélectionnés, comme la taille des fruits et l'homogénéité des calibres. Mais une attention particulière a été portée au contenu en solides solubles (TSS ou °Brix), à la taille des plantes, la synchronisation de la floraison, ainsi qu'au taux de récolte (*harvest index*) (Grandillo et al., 1999 ; Foolad, 2007).

Du point de vue de l'industrie des semences et des plants, deux faits marquants caractérisent l'évolution de la production de tomate ce dernier demi-siècle. Le premier est concomitant de la généralisation du commerce des variétés par les sociétés semencières, conduisant au développement des hybrides F1. Ces hybrides combinent les caractéristiques des deux parents ainsi qu'un effet modéré d'hétérosis. Comme les caractères ségrégent ensuite dans la descendance, les utilisateurs de ces semences sont encouragés à racheter chaque année de nouvelles graines, ce qui assure la rentabilité du marché et des investissements dans l'amélioration des variétés. Les avantages comparatifs de ces variétés hybrides par rapport à celles obtenues par pollinisation ouverte sont cependant importants, et désormais toutes les variétés destinées au marché de frais, ainsi qu'une bonne partie de celles destinées à l'industrie, sont des hybrides (Bai and Lindhout, 2007). L'autre point marquant est la généralisation, plus récente, du greffage. Initialement, le greffage a été développé pour introduire dans le porte-greffe des résistances contre certaines maladies telluriques, notamment les maladies vasculaires comme la fusariose ou la verticilliose. Mais la sélection des porte-greffe a vite inclus des caractères de vigueur, importants pour les cultures longues sous serre (King et al., 2010). Plus récemment, le greffage s'est développé pour apporter un meilleur comportement des greff-

fons face aux stress abiotiques, températures basses ou élevées, présence de métaux lourds, et surtout résistance à la sécheresse et aux stress salins (Estan et al., 2005 ; Roupshael et al., 2010).

### **Une base génétique limitée de l'espèce domestiquée, et de nombreuses ressources issues des espèces sauvages**

La variabilité génétique au sein de l'espèce *Solanum lycopersicum* est limitée, du fait de plusieurs goulots d'étranglement durant la domestication et l'évolution des cultivars modernes, et l'on estime qu'environ 5% seulement de la variabilité génétique totale du genre *Solanum* est trouvée chez la tomate cultivée (Miller and Tanksley, 1990). En conséquence, une grande partie des caractères décrits ci-dessus, et introduits dans les variétés de *S. lycopersicum*, est issue des espèces sauvages apparentées (Figure 1). Celles-ci sont au nombre de 8 : *S. pimpinellifolium*, *S. cheesmaniae*, *S. peruvianum*, *S. chmielewskii*, *S. neorickii*, *S. chilense*, *S. habrochaites* et *S. pennellii*. Ces espèces sont réparties en deux groupes ou complexes, fonction des possibilités de croisements interspécifiques. *S. chilense* et *S. peruvianum* appartiennent au complexe *peruvianum*, et se croisent très difficilement avec la tomate cultivée, contrairement aux autres espèces, qui appartiennent au complexe *esculentum* et peuvent se croiser. L'hybridation avec des espèces du complexe *peruvianum* est cependant possible par des techniques de cultures d'embryons (Foolad, 2007).

Le recours aux espèces sauvages a été particulièrement important pour l'obtention des résistances aux bioagresseurs. Ainsi par exemple, *S. pimpinellifolium* (sans doute l'espèce sauvage dont est issue la tomate cultivée) a fourni des ressources pour l'introduction de résistances à *Pseudomonas syringae*, *Ralstonia solanacearum*, *Alternaria solani*, *Fusarium oxysporum* et *Cladosporium fulvum*. L'ensemble des résistances aux nématodes a été introduit à partir de croisements avec *S. peruvianum*, qui a également fourni des ressources génétiques contre *Pyrenocheta lycopersici*, la fusariose des racines (*Fusarium oxysporum* f.sp. *radicis lycopersici*), et *Clavibacter michiganensis*. Quant aux résistances contre les virus, elles ont été introduites notamment à partir de *S. habrochaites* (plusieurs potyvirus, TYLCV, TMV). La sélection assistée par marqueurs, qui s'est développée depuis les années 1990 est devenue généralisée, permettant d'accumuler des gènes d'intérêts dans les nouvelles variétés. Une variété hybride moderne contient par exemple entre cinq et dix gènes de résistance aux bioagresseurs.



Figure 1: Exemples d'espèces sauvages apparentées à *S. lycopersicum*. A : *S. pimpinellifolium* ; B : *S. cheesmaniae* ; C : *S. habrochaites* ; D : *S. pennellii*.

Les caractères d'adaptation au milieu ont également été identifiés, et pour certains introduits chez *S. lycopersicum* à partir des espèces sauvages. Chez *S. lycopersicum*, la variabilité intraspécifique relative à l'adaptation aux basses températures est assez faible (Miltau *et al.*, 1986). En revanche, plusieurs espèces sauvages se développent naturellement en altitude, et l'adaptation au froid a pu être introduite à partir de *S. pennellii* ou *S. habrochaites*. Certains caractères peuvent être introduits via les porte-greffes. Par exemple, une variété moderne greffée sur un porte-greffe de *S. habrochaites* présente une meilleure adaptation aux températures froides qu'un assemblage *S. lycopersicum* \* *S. lycopersicum*, du fait d'un meilleur fonctionnement du système racinaire (Venema *et al.*, 2008). Certains caractères d'adaptation à la sécheresse ont été trouvés chez *S. pennellii* et *S. chilense*. Ces espèces sauvages, adaptées aux milieux désertiques, présentent une meilleure efficacité d'utilisation de l'eau (Water Use Efficiency ou WUE). On observe néanmoins une corrélation négative entre le WUE et le poids sec des plantes (Martin *et al.*, 1989 ; Xu *et al.*, 2008), qui obère les possibilités d'amélioration du WUE dans les variétés modernes. Par ailleurs, l'intérêt du WUE dans la sélection pour des plantes résistantes à la sécheresse a été questionné (Blum, 2009). Concernant le stress salin, des caractéristiques d'adaptation ont été identifiées chez *S. cheesmanie* et plusieurs autres espèces sauvages (Cuartero and Fernandez-Munoz, 1999).

### Les choix de la sélection, et les limites des variétés modernes

La productivité reste le critère principal d'amélioration de la tomate. Le progrès génétique a indéniablement contribué à l'augmentation continue des rendements depuis les années 1960-70, que ce soit en tomate de frais ou en tomate d'industrie. Les rendements moyens en tomate cultivée

sous serre sont passés, dans le nord de l'Europe (Pays Bas, Angleterre, France) de 100 t.ha<sup>-1</sup> dans les années 1970 à plus de 500 t.ha<sup>-1</sup> à la fin des années 2000 (van der Ploeg *et al.*, 2007), avec de nos jours des maximum de 800 t.ha<sup>-1</sup> dans certaines conditions de production, soit une progression supérieure à 5% par an, ce qui est considérable. Ce gain de productivité est, pour une part significative, lié à l'allongement des cycles de culture sous serre, qui durent désormais 11 mois, et à l'optimisation des techniques de culture (voir plus bas). On estime cependant que le potentiel de rendement des cultivars modernes est d'environ 40% plus élevé que celui des variétés produites dans les années 1950 (van der Ploeg *et al.*, 2007), soit un progrès génétique d'environ 1% par an. C'est principalement la taille des fruits et la stabilité du calibre qui ont été augmentées, le nombre de fruits par plante étant resté stable. Plusieurs caractères morphologiques et physiologiques sont en jeu, mais une partie de l'amélioration est due à la plus forte production de matière sèche des cultivars modernes, du fait d'une meilleure efficacité d'interception de la lumière et d'une photosynthèse nette plus élevée. En tomate d'industrie, les rendements ont doublé en 50 ans aux Etats-Unis (Barrios-Masias and Jackson, 2014), passant de 40 t.ha<sup>-1</sup> à 80-90 t.ha<sup>-1</sup> de rendement commercialisable moyen, et peuvent dans certaines conditions dépasser 100t/ha. Des rendements supérieurs à 100 t.ha<sup>-1</sup> sont aussi observés en Italie (Elia and Conversa, 2012), dont la majeure partie de la production est destinée à l'industrie. Le progrès génétique sur le rendement durant le dernier quart du XXe siècle a été de l'ordre de 1.5% par an pour les variétés d'industrie aux Etats-Unis et de 0.4% par an en Israël (Grandillo *et al.*, 1999), l'introduction des variétés hybrides ayant contribué pour environ un tiers à ce progrès. La part de la génétique dans l'augmentation des rendements est estimée à 19% en Israël, et 67% aux Etats-Unis, ces différences s'expliquant notamment par des rendements moyens plus élevés en Israël durant la période.

Les rendements observés dans les autres zones de production de tomate dépendent largement du mode de production et de la durée du cycle de culture. En culture en frais de cinq à six mois en sol sous abri non chauffé, on observe des rendements comparables de 120-170 t.ha<sup>-1</sup> en France, en Espagne, et en Turquie (Kirda *et al.*, 2004 ; Lecompte, 2012 ; Thompson *et al.*, 2013). En Chine, dans les typiques serres "bioclimatiques" qui couvrent plusieurs centaines de milliers d'hectares, les rendements pour des cycles de durée similaire sont de 70-100 t.ha<sup>-1</sup> (He *et al.*, 2007). L'augmentation de productivité en culture en sol est plus faible qu'en serre hors sol, et il n'existe pas à notre connaissance d'études permettant d'évaluer la part de la génétique dans cette progression. Actuellement, la production par unité de temps et de surface est environ une fois et demi à deux fois plus faible en abri froid en sol qu'en serre hors-sol (Gravel *et al.*, 2010). Une partie de cette meilleure productivité est probablement due à un meilleur indice de récolte en serre hors-sol, dans la mesure où la culture de gros fruits, typique de la culture hors-sol, est à même d'augmenter l'indice de récolte (Ho, 1996).

La diversification des types variétaux a été importante ces dernières années, avec le développement des types cerise, coeur de boeuf et allongées. L'amélioration génétique sur ces types variétaux s'est, au-delà du caractère de productivité, beaucoup portée sur les caractères de résistance et de conservation des fruits. Quel que soit le segment de production, la qualité organoleptique des fruits a été pendant longtemps délaissée par la sélection variétale (Beckles, 2012). La qualité organoleptique repose sur plusieurs critères (Causse *et al.*, 2003), ayant trait au goût et au caractère sucré ou acide du fruit, que l'on peut relier à son contenu en sucres et acides ; aux arômes, qui dépendent du contenu en composés volatils ; à la texture (fermeté, farinosité, jutosité) qui dépend de nombreux critères dont la taille du fruit, son contenu en eau, son degré de maturation, l'épaisseur de la peau, les agencements cellulaires... À cette qualité organoleptique s'ajoute la qualité nutritionnelle, notamment la teneur en antioxydants et en acide ascorbique. Plusieurs raisons peuvent expliquer l'absence de sélection pour la qualité organoleptique ces dernières décennies, mais la principale est probablement la relation négative observée entre rendement et qualité, notamment la corrélation négative observée entre poids frais des fruits et teneur en éléments solubles (Tanksley *et al.*, 1996 ; Fulton *et al.*, 1997 ; Grandillo *et al.*, 1999 ; Causse *et al.*, 2003). Il existe une variabilité génétique significative pour la teneur en solides solubles totaux (TSS), celle-ci pouvant s'étendre de 3% à plus de 10% dans les variétés à petits fruits type tomate cerise (Balibrea *et al.*, 2006 ; Beckles, 2012). Le contrôle génétique de la teneur en matière sèche est au moins autant déterminé par des QTL liés à l'accumulation d'eau dans les fruits qu'à des gènes contrôlant l'importation de sucres (Bertin *et al.*, 2009), et la sélection pour le calibre des fruits a pu encourager le développement de variétés accumulant de grandes quantités d'eau dans leurs fruits. Les évolutions des modes de commercialisation, en particulier les distances entre bassin de production et de consommation, ont également abouti à des récoltes de fruits ayant un degré de mûrissement moindre, empêchant l'importation de saccharose dans les fruits jusqu'à maturité complète. La production

d'arômes se poursuit également tardivement sur la plante, mais elle est stoppée à la récolte, en particulier lors de la conservation au froid. Suite à des plaintes répétées des consommateurs, la sélection a néanmoins pris conscience de la nécessité d'une amélioration de la qualité organoleptique et nutritionnelle, surtout depuis les années 2000. La difficulté repose sur la nature polygénique de la plupart des caractères impliqués, puisqu'on dénombre par exemple 23 QTL pour le contenu en TSS (Fridman *et al.*, 2000). D'autre part, le contrôle environnemental de ces caractères est fort, résultant en des interactions génotype x environnement complexes à identifier et à maîtriser.

Un autre enjeu pour la sélection variétale contemporaine est l'introduction de résistances variétales dans des situations où ces résistances sont de nature quantitative et à déterminisme polygénique. C'est le cas notamment pour le champignon nécrotrophe *Botrytis cinerea*, qui est un bioagresseur majeur de la tomate produite sous serre et abri. Dix QTL conférant une résistance partielle à *B. cinerea* ont été identifiés à partir de lignées quasi isogéniques issues de croisements entre *S. lycopersicum* et *S. habrochaites* (Finkers *et al.*, 2007), et ces QTLs ont été retrouvés chez d'autres espèces sauvages apparentées (Davis *et al.*, 2009). La résistance est croissante avec le nombre de QTLs présents chez un individu, suivant un modèle additif, ce qui ne rend pas facile un éventuel travail de sélection pour cette résistance. Une difficulté se pose également lorsque la durabilité d'un gène de résistance quantitative est liée au fond génétique dans lequel cette résistance est introgressée. La lutte contre le mildiou, causé par *Phytophthora infestans*, tient principalement à l'utilisation de gènes majeurs, dont le nombre est limité, et dont l'utilité est plus ou moins condamnée à moyen terme du fait de la forte capacité d'évolution du champignon et de contournement de ces gènes de résistance (Fry, 2008). Une plus grande durabilité de la résistance pourrait survenir de l'introduction de ces gènes R dans un fond génétique contenant d'autres loci conférant une résistance partielle (Andrison, 2009). Si certaines de ces résistances partielles ont d'ores et déjà été identifiées (Brouwer *et al.*, 2004 ; Li *et al.*, 2011), leur introduction dans du matériel végétal commercialisé n'est pas à l'ordre du jour, probablement du fait des difficultés techniques et de la faible rentabilité à court terme de ce type de programmes de sélection. La résistance à *Ralstonia solanacearum*, agent bactérien causant des dégâts majeurs dans les cultures de tomate des régions tropicales et sub-tropicales, est également à déterminisme polygénique (Thoquet *et al.*, 1996). Il s'agit en fait d'une tolérance, puisque tous les cultivars, même les moins sensibles, accumulent des colonies bactériennes dans leur système racinaire, et que les symptômes observés chez dépendent des conditions environnementales (Lebeau *et al.*, 2011). Par ailleurs, la complexité phylogénétique de *R. solanacearum* complique l'obtention de matériel résistant dans la mesure où l'activité des QTLs identifiés dans la tolérance dépendent des races testées (Carmeille *et al.*, 2006). La lutte contre cette maladie repose dans l'état actuel des connaissances sur une complémentarité entre les résistances génétiques et d'autres méthodes de défense.

## Les progrès des techniques culturales : quelles évolutions au-delà de l'accompagnement du progrès génétique ?

Les techniques de culture ont indéniablement accompagné l'évolution des variétés, avec des spécificités propres à chaque mode de production. La recherche de productivité ayant, on l'a vu, guidé l'évolution de la culture de la tomate ces dernières décennies, de nombreux travaux agronomiques ont porté sur les moyens d'atteindre le potentiel de production permis par la plante. Sans surprise, ces travaux portent sur l'environnement des cultures et la maîtrise des facteurs de production. Et c'est sous serre, où la maîtrise des conditions environnementales est la meilleure, que les évolutions agronomiques ont été les plus importantes. La plupart des changements sont intervenus entre les années 1970 et les années 1990, avec l'introduction successive du chauffage, de l'enrichissement de l'air en CO<sub>2</sub>, de la culture hydroponique sur substrat, et enfin l'apport de lumière supplémentaire (Ho, 1998). Le chauffage a été déterminant dans l'évolution de la culture de la tomate, car malgré l'introduction de caractères d'adaptation au froid et aux jours courts, la tomate reste une espèce sensible à la température, avec un optimum de croissance entre 23 et 25°C. Si la plante peut intégrer des variations de température sans trop affecter la répartition de sa biomasse, le temps de développement du fruit est en revanche rallongé de manière importante lorsque la température diminue, avec une forte influence négative sur le rendement (Adams *et al.*, 2001). À l'inverse, des températures élevées perturbent la nouaison et diminuent le nombre de fruits (Picken, 1984). Une conduite thermique fine est donc nécessaire pour maintenir un rendement élevé pendant une longue période, ce qui est l'objectif en culture sous serre. Au chauffage l'hiver succèdent des dispositifs de contrôle de l'aération (naturelle ou forcée), de refroidissement par *cooling*, et d'ombrage ou de blanchiment des serres en été. Pour maximiser la production, il est nécessaire d'augmenter la photosynthèse nette de la plante, via un quasi doublement de la concentration en CO<sub>2</sub> dans l'air par rapport à sa concentration naturelle, et un apport de lumière supplémentaire, notamment aux latitudes élevées, et lorsque la photopériode est inférieure à l'optimum, qui est de 14h pour la tomate (Demers *et al.*, 1998). La recherche des meilleures configurations des différents types de serres et d'abri plastique, notamment vis-à-vis de leur aération, a été un souci constant des dernières décennies (Boulard *et al.*, 1997), et a accompagné des évolutions majeures, comme l'allongement de la hauteur sous chéneaux et l'apparition des filets anti-insectes (Fatnassi *et al.*, 2006). Les coûts énergétiques induits par la maîtrise du climat sous serre restent cependant élevés, et constituent l'essentiel des besoins totaux en énergie - ainsi que l'essentiel des impacts environnementaux - estimés par analyse en cycle de vie à environ 30 MJ/kg de tomate produit, en Hollande comme en France (Boulard *et al.*, 2011 ; Anton *et al.*, 2012). Ce bilan est en constante amélioration, du fait de l'augmentation de la production par m<sup>2</sup> de serre, mais aussi des technologies disponibles. Le développement de serres semi-fermées, plus efficaces énergétiquement, est rapide, tandis que des perspectives de serres totalement closes se dessinent (Montero *et al.*, 2009). Les producteurs serristes sont

très demandeurs de techniques, mais aussi de variétés, permettant de diminuer les coûts énergétiques. Les productions en sol, sous abri non chauffé, sont quant à elles beaucoup moins énergivores : environ 5 MJ/kg de tomate. La conduite de la plante a également évolué avec l'évolution des variétés et du greffage. La conduite vise en premier lieu à veiller à un bon équilibre entre production végétative et production fruitière. Un déséquilibre sources/puits influence fortement la nouaison et la croissance des fruits (Bertin, 1995). Une limitation de la photosynthèse peut affecter le flux phloémien vers les fruits et pénaliser le rendement (Heuvelink and Buiskool, 1995 ; Ho, 1996). Mais le déséquilibre peut être aussi lié à une trop forte charge en fruits : ceux-ci entrent alors en compétition, ce qui aboutit à une baisse de calibre du fait d'une diminution du nombre et, selon les génotypes, de la taille des cellules (Prudent *et al.*, 2010). Une trop forte charge en fruits peut également pénaliser la croissance du reste de la plante, et sa capacité de production ultérieure de matière sèche (Gautier *et al.*, 2001). La taille des "gourmands" et l'ajustement de la charge en fruits constituent dès lors des opérations culturales indispensables, ajustées pour chaque type variétal et chaque génotype. La maîtrise de la charge est d'autant plus importante pour les variétés grappe qu'elles demandent des récoltes synchrones de fruits de taille et de degré de murissement comparables. Le greffage, qui le plus souvent apporte un surcroît de vigueur végétative, a aussi conduit à modifier la conduite architecturale des plantes. Désormais la plupart des variétés greffées bénéficient d'une conduite à "deux têtes", correspondant à la taille précoce du bourgeon apical pour laisser se développer deux tiges correspondant aux bourgeons axillaires. Cela conduit à diminuer par deux le nombre de graines à l'hectare, cette baisse de coût permettant de compenser le coût du greffage, réalisé en pépinière. Les observations ci-dessus sont surtout valables pour des plantes à très haut rendement, et en situation de lumière faible. Dans beaucoup de cas où les conditions lumineuses sont plus favorables, la plante est limitée par ses puits plutôt que ses sources (Hocking and Steer, 1994 ; Ho, 1996). Le transport d'assimilats vers les fruits est par ailleurs relativement tamponné chez la tomate, qui est, comme toutes les plantes, capable d'exprimer une certaine plasticité phénotypique en réponse à des variations des facteurs de l'environnement. Dans les cas où la photosynthèse n'est pas limitante, la plante accumule de la matière sèche dans ses parties végétatives et diminue son indice de récolte, via notamment un ajustement du rapport masse/surface des feuilles (Heuvelink and Buiskool, 1995 ; Elia and Conversa, 2012). La plante peut aussi ajuster la répartition de ses assimilats en réponse à des stimuli environnementaux, en jouant sur les équilibres aériens et souterrains des organes végétatifs, sans pénaliser la croissance des fruits. Une déficience en azote se traduit classiquement par une augmentation de la taille du compartiment racinaire (Lecompte *et al.*, 2008). Des niveaux largement sous-optimaux d'azote du point de vue de la production de matière sèche peuvent être appliqués avec un faible impact sur le poids frais des fruits, et un gain qualitatif important du fait d'une plus grande teneur en matière sèche et en polyphénols des fruits (Benard *et al.*, 2009). Cependant, malgré des efforts de rationalisation, notamment des apports d'azote, la sur-

fertilisation reste générale, en sol comme en hors-sol, dans de nombreuses régions de production. L'efficacité d'utilisation de l'eau (WUE) d'une tomate sans restriction d'apport varie entre 0.6 et 2.3 g de fruit sec par litre d'eau (Ayars *et al.*, 1999 ; Katerji *et al.*, 2003 ; Kirda *et al.*, 2004 ; Mayak *et al.*, 2004 ; Lecompte, 2012). Elle est plus élevée pour la tomate de frais que pour la tomate d'industrie, légèrement plus élevée en hors-sol qu'en sol, et plus faible dans les régions chaudes à forte demande climatique. L'efficacité peut grimper jusqu'à 3-3.5 en condition de stress salin ou hydrique (Mayak *et al.*, 2004). Des techniques d'irrigation partielle (*Partial Root Drying*, PRD), consistant à alterner les apports d'eau sur chaque moitié du système racinaire, ont été testées avec succès pour la tomate de frais (Kirda *et al.*, 2004) ou d'industrie (Zegbe *et al.*, 2004), sans perte importante de rendement. Du fait de cette large plasticité phénotypique, et parce que l'irrigation permet de jouer sur cette plasticité, la gestion de l'eau reste au moins autant une problématique de gestion agronomique que d'amélioration génétique. La salinité de l'eau d'irrigation est un problème crucial dans de nombreuses régions de production. La tomate est une espèce modérément sensible, dont le rendement n'est pas affecté pour des eaux dont la conductivité est inférieure à 3 dS.m<sup>-1</sup> (Cuartero and Fernandez-Munoz, 1999), ce seuil étant plus élevé lorsque la demande évaporative est faible (Ehret and Ho, 1986 ; Adams, 1991). Une salinité d'environ 2.5 dS.m<sup>-1</sup> est obtenue en sol ou en hors-sol par des apports de nutriments seulement légèrement supérieurs à ceux nécessaires pour l'obtention du rendement maximum, ce qui implique de disposer d'une eau d'irrigation peu chargée en éléments non utiles au métabolisme de la plante. Au-delà, la croissance, la photosynthèse, et le flux phloémien vers les fruits sont affectés. L'adaptation variétale à la salinité est un enjeu important. D'une manière générale, les variétés à petits fruits sont mieux à même de résister au stress salin (Cuartero and Fernandez-Munoz, 1999), et la teneur en matière sèche des fruits augmente quasi-linéairement avec la salinité (Ehret and Ho, 1986 ; De Pascale *et al.*, 2001). Certaines régions de production, notamment l'Italie du sud, ont adapté leur offre variétale à l'utilisation d'eaux modérément salines, pour obtenir des fruits à forte qualité gustative.

### **La lutte biologique a progressé largement indépendamment de l'évolution variétale**

On observe une variation assez forte de la tolérance aux ravageurs chez les espèces sauvages apparentées à la tomate cultivée (Lange and Bronson, 1981). Les espèces du genre *Solanum* développent sur leurs feuilles et tiges des trichomes, amas cellulaires leur conférant une protection physique et pouvant, au contact des insectes, rejeter des molécules répulsives ou toxiques - acyles, polyphénols, terpènes (Simmons and Gurr, 2005). Cependant ces molécules peuvent être néfastes aussi bien aux ravageurs de la tomate qu'à leurs ennemis, et les variétés modernes de tomate ne sont pas sélectionnées pour la quantité et l'efficacité de leurs trichomes. La lutte génétique représente aujourd'hui, en dehors du cas unique de la résistance à plusieurs bioagresseurs conférée par le gène Mi-1 (voir plus haut), un recours limité contre les ravageurs. Les Arthropodes consti-

tuent cependant des menaces à plusieurs titres. Les piqueurs-suceurs (notamment les pucerons, les thrips, les aleurodes et les acariens) peuvent affaiblir la plante et induire des dégâts divers sur les fruits, les rendant non commercialisables, et sont également vecteurs de virus. Les phyllophages (mouches mineuses, noctuelles) affectent la surface photosynthétique, et certains lépidoptères, en particulier *Tuta absoluta*, se développent également sur les tiges et les fruits. La lutte chimique a été pendant plusieurs décennies le principal recours contre ces bioagresseurs. Outre les dégâts environnementaux occasionnés, cela a nécessité le développement régulier de nouvelles molécules, et l'élaboration de stratégies complexes de gestion des résistances aux insecticides développées par les cibles (Palumbo *et al.*, 2001 ; Espinosa *et al.*, 2002 ; Lietti *et al.*, 2005). Depuis les années 1970, la lutte biologique contre les insectes et les agents pathogènes s'est considérablement développée. Il convient de distinguer le contrôle biologique fondé sur les auxiliaires, prédateurs ou parasitoïdes, destiné à limiter le développement des ravageurs, de celui fondé sur des microorganismes, qui vise essentiellement au contrôle des maladies. La lutte biologique a trouvé un terrain d'application favorable avec la serre, où la maîtrise du climat et la possibilité de limiter les échanges biotiques avec l'extérieur constituent des facilitateurs du succès du biocontrôle, même si l'environnement et l'utilisation de substrats artificiels peuvent être aussi dans certains cas favorables au développement des bioagresseurs (Paulitz and Belanger, 2001). Des programmes de lutte intégrée fondés sur la combinaison de lâchers de mirides prédateurs et d'hyménoptères parasitoïdes ont été développés avec succès pour lutter contre les deux principaux fléaux de la tomate ces dernières décennies, les aleurodes (Castane *et al.*, 2004) et plus récemment *Tuta absoluta* (Urbaneja *et al.*, 2009 ; Desneux *et al.*, 2010). Des produits commerciaux sont également disponibles contre les thrips, les pucerons et les acariens. La lutte biologique contre les noctuelles est fondée sur l'utilisation de *Bacillus thuringiensis*. Les techniques reposent sur la pulvérisation de suspensions microbiennes sur les plantes et il n'y a pas en production de recours à des plantes transformées, dont les premières générations ont été produites il y a 25 ans (Fischhoff *et al.*, 1987), capables d'exprimer une protéine issue d'un gène cry. En France, le développement de la lutte intégrée s'est généralisé sous serre (plus de 80% des surfaces en bénéficiant), ce qui a permis une baisse significative des usages d'insecticides de synthèse: en moyenne actuellement, une douzaine de matières actives par cycle sont appliquées sous serre, essentiellement des fongicides, contre plus d'une trentaine à la fin du XXème siècle. En revanche, la lutte intégrée commence seulement à se développer en production en sol sous tunnel, où elle est plus difficile à appliquer. Le recours aux insecticides y est en conséquence beaucoup plus systématique.

La mise au point de techniques de lutte biologique a aussi concerné les maladies fongiques, les bactérioses, et les dégâts causés par les nématodes. Ces techniques sont fondées pour la plupart sur l'introduction de bactéries ou champignons non pathogènes, parfois bénéfiques au développement de la plante et regroupées sous le nom de *Plant Growth Promoting Rhizobacteria* (PGPR) et *Plant Growth*



*Promoting Fungi* (PGPF), ainsi que sur des souches antagonistes de champignons apparentés à des agents pathogènes. Les modes d'actions sont variés : antibiose, compétition, parasitisme, stimulation des défenses des hôtes. Plusieurs espèces de *Bacillus* et de *Pseudomonas* ont une action contre le pythium, le rhizoctone, la fusariose et certaines bactérioses (Mpiga *et al.*, 1997 ; Larkin and Fravel, 1998 ; Paulitz and Belanger, 2001 ; Guo *et al.*, 2004). Les champignons, en particulier ceux du genre *Trichoderma* spp. peuvent agir par compétition ou mycoparasitisme, contre *Rhizoctonia solani*, *Pythium* spp, *Botrytis cinerea*, *Ralstonia solanacearum* et le nématode *Meloidogyne javanica* (Elad *et al.*, 1996 ; Larkin and Fravel, 1998 ; Sharon *et al.*, 2001 ; Jogaiah *et al.*, 2013). Malgré l'intense effort de recherche ces vingt dernières années, l'efficacité au champ de ces méthodes reste partielle et fortement dépendante de leur mode de mise en œuvre. Par ailleurs, la législation européenne, plus contraignante en matière d'autorisation de mise sur le marché, peut limiter leur développement commercial en Europe (Alabouvette *et al.*, 2006). Une meilleure efficacité est attendue à relativement court terme, fondée sur la combinaison de plusieurs agents biologiques et l'association du biocontrôle à d'autres méthodes de lutte (van Lenteren, 2000 ; Guetsky *et al.*, 2001 ; Anith *et al.*, 2004). Ces dernières portent entre autre sur l'apport d'amendements spécifiques, l'utilisation de techniques déjà anciennes de désinfection thermique par vaporisation ou solarisation (Katan *et al.*, 1976), la stimulation de la défense des plantes par des molécules de synthèse ou la manipulation de leur nutrition (Lecompte *et al.*, 2010) et, bien sûr, la lutte génétique, évoquée plus haut. Il faut noter enfin que l'utilisation de PGPR ou de PGPF, qui stimulent la défense systémique induite chez les plantes, les rend à même de mieux se défendre contre les attaques d'herbivores, du fait d'une capacité accrue à synthétiser des composés organiques volatils toxiques ou susceptibles d'attirer des auxiliaires (Thaler, 1999 ; Turlings and Ton, 2006).

## Perspectives

Il existe aujourd'hui environ 3900 variétés de tomate inscrites au catalogue européen. Une cinquantaine de nouvelles variétés de tomate sont inscrites au catalogue Français chaque année. Malgré ce dynamisme et cette diversité, on observe de manière récurrente la domination, par segment de marché (type de tomate x mode de production), de quelques variétés et porte-greffe phares. Cette domination dure quelques années, parfois plus longtemps pour les porte-greffes, avant l'apparition de variétés qui les remplacent. Malgré la multiplicité des objectifs de sélection, la course à la productivité reste de mise dans le choix des producteurs, du fait de la concurrence commerciale internationale, de la pression foncière qui accroît les investissements nécessaires dans de nombreuses zones de production et des coûts de l'énergie pour la production sous serre.

La tomate est une plante modèle pour la recherche. Le récent séquençage du génome d'une variété de *Solanum lycopersicum* et d'une accession sauvage de *Solanum pimpinellifolium* permet de connaître les séquences de plus de 33.000 gènes (*The tomato genome consortium*, 2012). Les nouvelles technologies de séquençage permettent de reséquencer

aisément de nouvelles accessions (Causse *et al.*, 2013) et de faire des analyses à l'échelle du génome entier (Xu *et al.*, 2013) pour la recherche de gènes contrôlant des caractères d'intérêts. Ces progrès technologiques devraient accélérer la découverte de gènes d'intérêt et augmenter la précision de la recherche de recombinants. Les ressources disponibles pour la recherche en physiologie sont importantes : on dispose de plusieurs milliers de plantes mutées, qui permettent d'explorer les voies métaboliques et le développement de la plante et du fruit. La mutagenèse permet d'aller au-delà de la variabilité génétique naturelle disponible par croisement au sein du genre *Solanum*. Les mutations positionnelles ne peuvent actuellement pas induire de modification majeure des caractères quantitatifs comme les principales fonctions d'élaboration du rendement, mais plutôt des adaptations à des traits aigus de l'environnement, ou des suppressions de caractère simples.

Les progrès futurs vont vers l'adaptation dans les variétés de caractères d'efficacité de transformation des facteurs de production et de qualité, avec une évolution plus marquée, via la diversification, vers la valeur santé des fruits. Au-delà de la maîtrise conjointe des variétés et des conditions de production, l'accès à la qualité organoleptique pour le consommateur impose une intégration de l'ensemble de la filière, notamment pour la maîtrise des conditions post récolte - que nous n'avons volontairement pas abordée ici. Pour les plus optimistes, l'amélioration des connaissances en biologie et en écologie permet d'envisager la disparition à relativement court terme des pesticides de synthèse sous serre (van Lenteren, 2000). Malgré un volume commercial pour l'instant limité, les productions en agriculture biologique - qui bénéficient pleinement de l'amélioration variétale et des techniques de lutte biologique évoquées plus haut - permettent d'obtenir, en culture en sol, une production en quantité et en qualité équivalente à l'agriculture conventionnelle (Clark *et al.*, 1998 ; Colla *et al.*, 2000 ; Gravel *et al.*, 2010). Pour la production conventionnelle, l'absence de reconnaissance par les marchés de consommation de fruits issus d'une culture de saison en sol est peut être préjudiciable au développement de ce segment de production. Il n'a pas les mêmes contraintes que celui de la serre, et pourrait probablement plus facilement valoriser des fruits portant des garanties de qualité et de valeur nutritionnelle.

## Bibliographie

- Adams, P., 1991. Effects of increasing the salinity of the nutrient solution with major nutrients or sodium-chloride on the yield, quality and composition of tomatoes grown in rockwool. *Journal of Horticultural Science* **66**, 201-207
- Adams, S.R., Cockshull, K.E., Cave, C.R.J., 2001. Effect of temperature on the growth and development of tomato fruits. *Annals of Botany* **88**, 869-877
- Alabouvette, C., Olivain, C., Steinberg, C., 2006. Biological control of plant diseases: The european situation. *European Journal of Plant Pathology* **114**, 329-341
- Andrivoon, D., 2009. Plants, parasites and pathologists: From understanding interaction to sustainable management of resistance. *Cahiers Agricultures* **18**, 486-492

- Anith, K.N., Momol, M.T., Kloepper, J.W., Marois, J.J., Olson, S.M., Jones, J.B., 2004. Efficacy of plant growth-promoting rhizobacteria, acibenzolar-s-methyl, and soil amendment for integrated management of bacterial wilt on tomato. *Plant Disease* **88**, 669-673
- Anton, A., Torrellas, M., Montero, J.I., Ruijs, M., Vermeulen, P., Stanghellini, C., 2012. Environmental impact assessment of dutch tomato crop production in a venlo glasshouse. In: Castilla, N., VanKooten, O., Sase, S., Meneses, J.F., Schnitzler, W.H., VanOs, E. (Eds.), *Xxviii international horticultural congress on science and horticulture for people*, pp. 781-791
- Ayars, J.E., Phene, C.J., Hutmacher, R.B., Davis, K.R., Schoneman, R.A., Vail, S.S., Mead, R.M., 1999. Subsurface drip irrigation of row crops: A review of 15 years of research at the water management research laboratory. *Agricultural Water Management* **42**, 1-27
- Bai, Y., Lindhout, P., 2007. Domestication and breeding of tomatoes: What have we gained and what can we gain in the future? *Annals of Botany* **100**, 1085-1094
- Balibrea, M.E., Martinez-Andujar, C., Cuartero, J., Bolarin, M.C., Perez-Alfocea, F., 2006. The high fruit soluble sugar content in wild lycopersicon species and their hybrids with cultivars depends on sucrose import during ripening rather than on sucrose metabolism. *Functional Plant Biology* **33**, 279-288
- Barrios-Masias, F.H., Jackson, L.E., 2014. California processing tomatoes: Morphological, physiological and phenological traits associated with crop improvement during the last 80 years. *European Journal of Agronomy* **53**, 45-55
- Beckles, D.M., 2012. Factors affecting the postharvest soluble solids and sugar content of tomato (*Solanum lycopersicum* L.) fruit. *Postharvest Biology and Technology* **63**, 129-140
- Benard, C., Gautier, H., Bourgaud, F., Grasselly, D., Navez, B., Caris-Veyrat, C., Weiss, M., Genard, M., 2009. Effects of low nitrogen supply on tomato (*Solanum lycopersicum*) fruit yield and quality with special emphasis on sugars, acids, ascorbate, carotenoids, and phenolic compounds. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* **57**, 4112-4123
- Bertin, N., 1995. Competition for assimilates and fruit position affect fruit-set in indeterminate greenhouse tomato. *Annals of Botany* **75**, 55-65
- Bertin, N., Causse, M., Brunel, B., Tricon, D., Genard, M., 2009. Identification of growth processes involved in qtls for tomato fruit size and composition. *Journal of Experimental Botany* **60**, 237-248
- Blum, A., 2009. Effective use of water (euw) and not water-use efficiency (wue) is the target of crop yield improvement under drought stress. *Field Crops Research* **112**, 119-123
- Boulard, T., Feuilloley, P., Kittas, C., 1997. Natural ventilation performance of six greenhouse and tunnel types. *Journal of Agricultural Engineering Research* **67**, 249-266
- Boulard, T., Raepffel, C., Brun, R., Lecompte, F., Hayer, F., Carmassi, G., Gaillard, G., 2011. Environmental impact of greenhouse tomato production in france. *Agronomy for Sustainable Development* **31**, 757-777
- Brouwer, D.J., Jones, E.S., St Clair, D.A., 2004. Qtl analysis of quantitative resistance to phytophthora infestans (late blight) in tomato and comparisons with potato. *Genome* **47**, 475-492
- Cai, R., Lewis, J., Yan, S., Liu, H., Clarke, C.R., Campanile, F., Almeida, N.F., Studholme, D.J., Lindeberg, M., Schneider, D., Zaccardelli, M., Setubal, J.C., Morales-Lizcano, N.P., Bernal, A., Coaker, G., Baker, C., Bender, C.L., Leman, S., Vinatzer, B.A., 2011. The plant pathogen pseudomonas syringae pv. Tomato is genetically monomorphic and under strong selection to evade tomato immunity. *Plos Pathogens* **7**
- Carneille, A., Caranta, C., Dintinger, J., Prior, P., Luisetti, J., Besse, P., 2006. Identification of qtls for ralstonia solanacearum race 3-phylo type ii resistance in tomato. *Theoretical and Applied Genetics* **113**, 110-121
- Carmel-Goren, L., Liu, Y.S., Lifschitz, E., Zamir, D., 2003. The self-pruning gene family in tomato. *Plant Molecular Biology* **52**, 1215-1222
- Castane, C., Alomar, O., Goula, M., Gabarra, R., 2004. Colonization of tomato greenhouses by the predatory mirid bugs macrolophus caliginosus and dicyphus tamaninii. *Biological Control* **30**, 591-597
- 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. *Journal of Food Science* **68**, 2342-2350
- Causse, M., Desplat, N., Pascual, L., Le Paslier, M.C., Sauvage, C., Bauchet, G., Berard, A., Bounon, R., Tchoumakov, M., Brunel, D., Bouchet, J.P., 2013. Whole genome resequencing in tomato reveals variation associated with introgression and breeding events. *Bmc Genomics* **14**
- Clark, M.S., Ferris, H., Klonsky, K., Lanini, W.T., van Bruggen, A.H.C., Zalom, F.G., 1998. Agronomic, economic, and environmental comparison of pest management in conventional and alternative tomato and corn systems in northern california. *Agriculture Ecosystems & Environment* **68**, 51-71
- Colla, G., Mitchell, J.P., Joyce, B.A., Huyck, L.M., Wallender, W.W., Temple, S.R., Hsiao, T.C., Poudel, D.D., 2000. Soil physical properties and tomato yield and quality in alternative cropping systems. *Agronomy Journal* **92**, 924-932
- Cuartero, J., Fernandez-Munoz, R., 1999. Tomato and salinity. *Scientia Horticulturae* **78**, 83-125
- Davis, J., Yu, D., Evans, W., Gokirmak, T., Chetelat, R.T., Stotz, H.U., 2009. Mapping of loci from solanum lycopersicoides conferring resistance or susceptibility to botrytis cinerea in tomato. *Theoretical and Applied Genetics* **119**, 305-314
- De Pascale, S., Maggio, A., Fogliano, V., Ambrosino, P., Ritieni, A., 2001. Irrigation with saline water improves

- carotenoids content and antioxidant activity of tomato. *Journal of Horticultural Science & Biotechnology* **76**, 447-453
- Demers, D.-A., Dorais, M., Wien, C.H., Gosselin, A., 1998. Effects of supplemental light duration on greenhouse tomato (*Lycopersicon esculentum* mill.) plants and fruit yields. *Scientia Horticulturae* **74**, 295-306
- Desneux, N., Wajnberg, E., Wyckhuys, K.G., Burgio, G., Arpaia, S., Narváez-Vasquez, C., González-Cabrera, J., Catalán Ruescas, D., Tabone, E., Frandon, J., Pizzol, J., Poncet, C., Cabello, T., Urbaneja, A., 2010. Biological invasion of european tomato crops by *tuta absoluta*: Ecology, geographic expansion and prospects for biological control. *Journal of Pest Science* **83**, 197-215
- Ehret, D.L., Ho, L.C., 1986. The effects of salinity on dry-matter partitioning and fruit-growth in tomatoes grown in nutrient film culture. *Journal of Horticultural Science* **61**, 361-367
- Elad, Y., Malathrakis, N.E., Dik, A.J., 1996. Biological control of botrytis-incited diseases and powdery mildews in greenhouse crops. *Crop Protection* **15**, 229-240
- Elia, A., Conversa, G., 2012. Agronomic and physiological responses of a tomato crop to nitrogen input. *European Journal of Agronomy* **40**, 64-74
- Espinosa, P.J., Bielza, P., Contreras, J., Lacasa, A., 2002. Insecticide resistance in field populations of *frankliniella occidentalis* (pergande) in murcia (south-east spain). *Pest Management Science* **58**, 967-971
- Estan, M.T., Martínez-Rodríguez, M.M., Pérez-Alfocea, F., Flowers, T.J., Bolarin, M.C., 2005. Grafting raises the salt tolerance of tomato through limiting the transport of sodium and chloride to the shoot. *Journal of Experimental Botany* **56**, 703-712
- Fatnassi, H., Boulard, T., Poncet, C., Chave, M., 2006. Optimisation of greenhouse insect screening with computational fluid dynamics. *Biosystems Engineering* **93**, 301-312
- Finkers, R., van Heusden, A.W., Meijer-Dekens, F., van Kan, J.A.L., Maris, P., Lindhout, P., 2007. The construction of a *solanum habrochaites* lyc4 introgression line population and the identification of qtls for resistance to botrytis cinerea. *Theoretical and Applied Genetics* **114**, 1071-1080
- Fischhoff, D.A., Bowditch, K.S., Perlak, F.J., Marrone, P.G., McCormick, S.M., Niedermeyer, J.G., Dean, D.A., Kusano-Kretzmer, K., Mayer, E.J., Rochester, D.E., Rogers, S.G., Fraley, R.T., 1987. Insect tolerant transgenic tomato plants. *Nat Biotech* **5**, 807-813
- Foolad, M.R., 2007. Genome mapping and molecular breeding of tomato. *International journal of plant genomics* **2007**, 64358-64358
- Fridman, E., Pleban, T., Zamir, D., 2000. A recombination hotspot delimits a wild-species quantitative trait locus for tomato sugar content to 484 bp within an invertase gene. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **97**, 4718-4723
- Fry, W., 2008. *Phytophthora infestans*: The plant (and r gene) destroyer. *Molecular Plant Pathology* **9**, 385-402
- Fulton, T.M., BeckBunn, T., Emmatty, D., Eshed, Y., Lopez, J., Petiard, V., Uhlig, J., Zamir, D., Tanksley, S.D., 1997. Qtl analysis of an advanced backcross of *lycopersicon peruvianum* to the cultivated tomato and comparisons with qtls found in other wild species. *Theoretical and Applied Genetics* **95**, 881-894
- Gautier, H., Guichard, S., Tchamitchian, M., 2001. Modulation of competition between fruits and leaves by flower pruning and water fogging, and consequences on tomato leaf and fruit growth. *Annals of Botany* **88**, 645-652
- Giovannoni, J.J., 2007. Fruit ripening mutants yield insights into ripening control. *Current Opinion in Plant Biology* **10**, 283-289
- Grandillo, S., Zamir, D., Tanksley, S., 1999. Genetic improvement of processing tomatoes: A 20 years perspective. *Euphytica* **110**, 85-97
- Gravel, V., Blok, W., Hallmann, E., Carmona-Torres, C., Wang, H., Van de Peppel, A., Condor Golec, A.F., Dorais, M., Van Meeterens, U., Heuvelink, E., Rembialkowska, E., Van Bruggen, A.H.C., 2010. Differences in n uptake and fruit quality between organically and conventionally grown greenhouse tomatoes. *Agronomy for Sustainable Development* **30**, 797-806
- Guetsky, R., Shtienberg, D., Elad, Y., Dinooor, A., 2001. Combining biocontrol agents to reduce the variability of biological control. *Phytopathology* **91**, 621-627
- Guo, J.H., Qi, H.Y., Guo, Y.H., Ge, H.L., Gong, L.Y., Zhang, L.X., Sun, P.H., 2004. Biocontrol of tomato wilt by plant growth-promoting rhizobacteria. *Biological Control* **29**, 66-72
- Hall, T.J., 1980. Resistance at the tm-2 locus in the tomato to tomato mosaic-virus. *Euphytica* **29**, 189-197
- He, F.F., Chen, Q., Jiang, R.F., Chen, X.P., Zhang, F.S., 2007. Yield and nitrogen balance of greenhouse tomato (*lycopersicon esculentum* mill.) with conventional and site-specific nitrogen management in northern china. *Nutrient Cycling in Agroecosystems* **77**, 1-14
- Heuvelink, E., Buiskool, R.P.M., 1995. Influence of sink-source interaction on dry-matter production in tomato. *Annals of Botany* **75**, 381-389
- Ho, L.C., 1996. The mechanism of assimilate partitioning and carbohydrate compartmentation in fruit in relation to the quality and yield of tomato. *Journal of Experimental Botany* **47**, 1239-1243
- Ho, L.C., 1998. Improving tomato fruit quality by cultivation. In: Cockshull, K.E., Gray, D., Seymour, G.B., Thomas, B. (Eds.), *Genetic and environmental manipulation of horticultural crops*. CAB International, New York, pp. 17-29
- Hocking, P.J., Steer, B.T., 1994. The distribution and identity of assimilates in tomato with special reference to stem reserves. *Annals of Botany* **73**, 315-325.
- Jogaiah, S., Abdelrahman, M., Tran, L.-S.P., Shin-ichi, I., 2013. Characterization of rhizosphere fungi that mediate

- resistance in tomato against bacterial wilt disease. *Journal of Experimental Botany* **64**, 3829-3842
- Joosten, M., de Wit, P., 1999. The tomato - cladosporium fulvum interaction: A versatile experimental system to study plant-pathogen interactions. *Annual Review of Phytopathology* **37**, 335-367
- Katan, J., Greenberger, A., Alon, H., Grinstein, A., 1976. Solar heating by polyethylene mulching for control of diseases caused by soil-borne pathogens. *Phytopathology* **66**, 683-688
- Katerji, N., van Hoorn, J.W., Hamdy, A., Mastrorilli, M., 2003. Salinity effect on crop development and yield, analysis of the salt tolerance according to several classification methods. *Agricultural Water Management* **62**, 37-66
- Kawchuk, L.M., Hachey, J., Lynch, D.R., Kulcsar, F., van Rooijen, G., Waterer, D.R., Robertson, A., Kokko, E., Byers, R., Howard, R.J., Fischer, R., Pruffer, D., 2001. Tomato ve disease resistance genes encode cell surface-like receptors. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **98**, 6511-6515
- King, S.R., Davis, A.R., Zhang, X., Crosby, K., 2010. Genetics, breeding and selection of rootstocks for solanaceae and cucurbitaceae. *Scientia Horticulturae* **127**, 106-111
- Kirda, C., Cetin, M., Dasgan, Y., Topcu, S., Kaman, H., Ekici, B., Derici, M.R., Ozguven, A.I., 2004. Yield response of greenhouse grown tomato to partial root drying and conventional deficit irrigation. *Agricultural Water Management* **69**, 191-201
- Lange, W.H., Bronson, L., 1981. Insect pests of tomatoes. *Annual Review of Entomology* **26**, 345-371
- Larkin, R.P., Fravel, D.R., 1998. Efficacy of various fungal and bacterial biocontrol organisms for control of fusarium wilt of tomato. *Plant Disease* **82**, 1022-1028
- Lebeau, A., Daunay, M.C., Frary, A., Palloix, A., Wang, J.F., Dintinger, J., Chiroleu, F., Wicker, E., Prior, P., 2011. Bacterial wilt resistance in tomato, pepper, and eggplant: Genetic resources respond to diverse strains in the ralstonia solanacearum species complex. *Phytopathology* **101**, 154-165
- Lecompte, F., 2012. Management of soil nitrate heterogeneity resulting from crop rows in a lettuce–tomato rotation under a greenhouse. *Agronomy for Sustainable Development* **32**, 811-819
- Lecompte, F., Abro, M.A., Nicot, P., 2010. Contrasted responses of botrytis cinerea strains developing on tomato plants grown under different nitrogen nutrition regimes. *Plant Pathology* **59**, 891-899
- Lecompte, F., Bressoud, F., Parès, L., De Bruyne, F., 2008. Root and nitrate distribution as related to the critical plant-n status of a fertigated tomato crop. *Journal of Horticultural Science and Biotechnology* **83**, 223-231
- Li, J., Liu, L., Bai, Y., Finkers, R., Wang, F., Du, Y., Yang, Y., Xie, B., Visser, R.G.F., van Heusden, A.W., 2011. Identification and mapping of quantitative resistance to late blight (phytophthora infestans) in solanum habrochaites la1777. *Euphytica* **179**, 427-438
- Lietti, M.M.M., Botto, E., Alzogaray, R.A., 2005. Insecticide resistance in argentine populations of tuta absoluta (meyrick) (lepidoptera : Gelechiidae). *Neotropical Entomology* **34**, 113-119
- Martin, B., Nienhuis, J., King, G., Schaefer, A., 1989. Restriction fragment length polymorphisms associated with water-use efficiency in tomato. *Science* **243**, 1725-1728
- Mayak, S., Tirosh, T., Glick, B.R., 2004. Plant growth-promoting bacteria confer resistance in tomato plants to salt stress. *Plant Physiology and Biochemistry* **42**, 565-572
- Miller, J.C., Tanksley, S.D., 1990. Rflp analysis of phylogenetic-relationships and genetic-variation in the genus lycopersicon. *Theoretical and Applied Genetics* **80**, 437-448
- Milligan, S.B., Bodeau, J., Yaghoobi, J., Kaloshian, I., Zabel, P., Williamson, V.M., 1998. The root knot nematode resistance gene mi from tomato is a member of the leucine zipper, nucleotide binding, leucine-rich repeat family of plant genes. *Plant Cell* **10**, 1307-1319
- Miltau, O., Zamir, D., Rudich, J., 1986. Growth-rates of lycopersicon species at low-temperatures. *Zeitschrift Fur Pflanzenzuchtung-Journal of Plant Breeding* **96**, 193-199
- Montero, J.I., Stanghellini, C., Castilla, N., 2009. Greenhouse technology for sustainable production in mild winter climate areas: Trends and needs. *International Symposium on Strategies Towards Sustainability of Protected Cultivation in Mild Winter Climate* **807**, 33-44
- Moore, S., Vrebalov, J., Payton, P., Giovannoni, J., 2002. Use of genomics tools to isolate key ripening genes and analyse fruit maturation in tomato. *Journal of Experimental Botany* **53**, 2023-2030
- Mpiga, P., Belanger, R.R., Paulitz, T.C., Benhamou, N., 1997. Increased resistance to fusarium oxysporum f. Sp. Radicis-lycopersici in tomato plants treated with the endophytic bacterium pseudomonas fluorescens strain 63-28. *Physiological and Molecular Plant Pathology* **50**, 301-320
- Nombela, G., Williamson, V.M., Muniz, M., 2003. The root-knot nematode resistance gene mi-1.2 of tomato is responsible for resistance against the whitefly bemisia tabaci. *Molecular Plant-Microbe Interactions* **16**, 645-649
- Palumbo, J.C., Horowitz, A.R., Prabhaker, N., 2001. Insecticidal control and resistance management for bemisia tabaci. *Crop Protection* **20**, 739-765
- Paulitz, T.C., Belanger, R.R., 2001. Biological control in greenhouse systems. *Annual Review of Phytopathology* **39**, 103-133
- Picken, A.J.F., 1984. A review of pollination and fruit-set in the tomato (lycopersicon-esculentum mill). *Journal of Horticultural Science* **59**, 1-13
- Prudent, M., Bertin, N., Genard, M., Munos, S., Rolland, S., Garcia, V., Petit, J., Baldet, P., Rothan, C., Causse, M., 2010. Genotype-dependent response to carbon availability in growing tomato fruit. *Plant Cell and Environment* **33**, 1186-1204

- Rodriguez, G.R., Munos, S., Anderson, C., Sim, S.C., Michel, A., Causse, M., Gardener, B.B.M., Francis, D., van der Knaap, E., 2011. Distribution of sun, ovate, lc, and fas in the tomato germplasm and the relationship to fruit shape diversity. *Plant Physiology* **156**, 275-285
- Rouphael, Y., Schwarz, D., Krumbein, A., Colla, G., 2010. Impact of grafting on product quality of fruit vegetables. *Scientia Horticulturae* **127**, 172-179
- Salmeron, J.M., Oldroyd, G.E.D., Rommens, C.M.T., Scofield, S.R., Kim, H.S., Lavelle, D.T., Dahlbeck, D., Staskawicz, B.J., 1996. Tomato prf is a member of the leucine-rich repeat class of plant disease resistance genes and lies embedded within the pto kinase gene cluster. *Cell* **86**, 123-133
- Sharon, E., Bar-Eyal, M., Chet, I., Herrera-Estrella, A., Kleifeld, O., Spiegel, Y., 2001. Biological control of the root-knot nematode *Meloidogyne javanica* by *Trichoderma harzianum*. *Phytopathology* **91**, 687-693
- Simmons, A.T., Gurr, G.M., 2005. Trichomes of lycopersicon species and their hybrids: Effects on pests and natural enemies. *Agricultural and Forest Entomology* **7**, 265-276
- Simons, G., Groenendijk, J., Wijbrandi, J., Reijans, M., Groenen, J., Diergaarde, P., Van der Lee, T., Bleeker, M., Onstenk, J., de Both, M., Haring, M., Mes, J., Cornelissen, B., Zabeau, M., Vos, P., 1998. Dissection of the fusarium i2 gene cluster in tomato reveals six homologs and one active gene copy. *Plant Cell* **10**, 1055-1068
- Tanksley, S.D., 2004. The genetic, developmental, and molecular bases of fruit size and shape variation in tomato. *Plant Cell* **16**, S181-S189
- Tanksley, S.D., Grandillo, S., Fulton, T.M., Zamir, D., Eshed, Y., Petiard, V., Lopez, J., BeckBunn, T., 1996. Advanced backcross qtl analysis in a cross between an elite processing line of tomato and its wild relative *L-pimpinellifolium*. *Theoretical and Applied Genetics* **92**, 213-224
- Thaler, J.S., 1999. Jasmonate-inducible plant defences cause increased parasitism of herbivores. *Nature* **399**, 686-688
- Thompson, R.B., Gallardo, M., Rodríguez, J.S., Sánchez, J.A., Magán, J.J., 2013. Effect of n uptake concentration on nitrate leaching from tomato grown in free-draining soilless culture under mediterranean conditions. *Scientia Horticulturae* **150**, 387-398
- Thoquet, P., Olivier, J., Sperisen, C., Rogowsky, P., Prior, P., Anais, G., Mangin, B., Bazin, B., Nazer, R., Grimsley, N., 1996. Polygenic resistance of tomato plants to bacterial wilt in the french west indies. *Molecular Plant-Microbe Interactions* **9**, 837-842
- Turlings, T.C.J., Ton, J., 2006. Exploiting scents of distress: The prospect of manipulating herbivore-i Fulton, T.M., BeckBunn, T., Emmatty, D., Eshed, Y., Lopez, J., Petiard, V., Uhlig, J., Zamir, D., Tanksley, S.D., 1997. Qtl analysis of an advanced backcross of lycopersicon peruvianum to the cultivated tomato and comparisons with qtls found in other wild species. *Theoretical and Applied Genetics* **95**, 881-894. nduced plant odours to enhance the control of agricultural pests. *Current Opinion in Plant Biology* **9**, 421-427
- Urbaneja, A., Monton, H., Molla, O., 2009. Suitability of the tomato borer *tuta absoluta* as prey for *macrolophus pygmaeus* and *nesidiocoris tenuis*. *Journal of Applied Entomology* **133**, 292-296
- Van der Ploeg, A., van der Meer, M., Heuvelink, E., 2007. Breeding for a more energy efficient greenhouse tomato: Past and future perspectives. *Euphytica* **158**, 129-138
- Van Lenteren, J.C., 2000. A greenhouse without pesticides: Fact or fantasy? *Crop Protection* **19**, 375-384
- Venema, J.H., Dijk, B.E., Bax, J.M., van Hasselt, P.R., Elzenga, J.T.M., 2008. Grafting tomato (*solanum lycopersicum*) onto the rootstock of a high-altitude accession of *solanum habrochaites* improves suboptimal-temperature tolerance. *Environmental and Experimental Botany* **63**, 359-367
- Vidavsky, F., Czosnek, H., 1998. Tomato breeding lines resistant and tolerant to tomato yellow leaf curl virus issued from *lycopersicon hirsutum*. *Phytopathology* **88**, 910-914
- Williamson, V.M., 1998. Root-knot nematode resistance genes in tomato and their potential for future use. *Annual Review of Phytopathology* **36**, 277-293
- Williamson, V.M., Kumar, A., 2006. Nematode resistance in plants: The battle underground. *Trends in Genetics* **22**, 396-403
- Xu, J.X., Ranc, N., Munos, S., Rolland, S., Bouchet, J.P., Desplat, N., Le Paslier, M.C., Liang, Y., Brunel, D., Causse, M., 2013. Phenotypic diversity and association mapping for fruit quality traits in cultivated tomato and related species. *Theoretical and Applied Genetics* **126**, 567-581
- Xu, X., Martin, B., Comstock, J.P., Vision, T.J., Tauer, C.G., Zhao, B., Pausch, R.C., Knapp, S., 2008. Fine mapping a qtl for carbon isotope composition in tomato. *Theoretical and Applied Genetics* **117**, 221-233
- Zegbe, J.A., Behboudiana, M.H., Clothier, B.E., 2004. Partial rootzone drying is a feasible option for irrigating processing tomatoes. *Agricultural Water Management* **68**, 195-206