

TOMSEC - Déterminants génétiques et conception d'idéotypes cultureux adaptés à la contrainte hydrique et améliorés sur des critères de qualité chez la tomate

Causse M.¹, Bertin N.²

¹ INRAE, UR 1052, Génétique et Amélioration des Fruits et Légumes, F-84143 Montfavet

² INRAE, UR 1115, PSH, Site Agroparc Domaine Saint Paul, F-84914 Avignon Cedex 9

Correspondance : mathilde.causse@inrae.fr

Résumé

Dans un contexte de changement climatique, notamment de raréfaction des ressources naturelles (en particulier l'eau), les systèmes de production doivent évoluer vers des systèmes moins intensifs et plus durables. Dans ce projet, des connaissances fondamentales acquises en génétique, en écophysiologie et en modélisation sur les mécanismes d'adaptation au stress hydrique et d'élaboration de la qualité des fruits, ont été utilisées pour tenter de définir des idéotypes variétaux de tomate adaptés à la contrainte hydrique et améliorés sur des critères de qualité du fruit. Pour cela des modèles de fonctionnement de la plante et du fruit ont été utilisés afin de prédire le comportement de combinaisons alléliques aux QTL dans des situations de stress variables ainsi que des algorithmes d'optimisation multicritères. Une population de lignées recombinantes issue du croisement entre une variété de tomate cerise et une tomate de calibre moyen a été génotypée et phénotypée en conditions contrôle et de stress hydrique afin de cartographier des QTL de réponse au stress, en lien avec la croissance de la plante et la qualité du fruit. Ces données de QTL ont permis d'une part de rechercher d'éventuelles colocalisations avec des gènes candidats, d'autre part d'alimenter la partie modélisation et d'identifier des paramètres physiologiques et des gènes susceptibles d'être impliqués dans la tolérance au stress hydrique. Parallèlement, une collection de 140 accessions de tomate cultivées a été caractérisée dans les mêmes conditions, afin d'évaluer la diversité génétique des réponses au stress et rechercher des associations entre génotypes et phénotypes. Ce projet a permis d'identifier des idéotypes, ressources, des marqueurs et des gènes potentiellement utiles pour la sélection de variétés moins gourmandes en eau et de bonne qualité gustative. La démarche peut être poursuivie avec d'autres stress (thermiques ou nutritionnels). Elle montre l'intérêt de combiner les modèles génétiques et écophysiologiques.

Mots-Clés : Durabilité, Efficience de l'eau, Idéotypes, Qualité des fruits, QTL

Abstract : Tomato response to water stress

In a context of climate change, especially the scarcity of natural resources (particularly water), production systems must evolve towards less intensive and more sustainable systems. In this project, the fundamental knowledge acquired in genetics, ecophysiology and modeling on the mechanisms of adaptation to water stress and the development of fruit quality, have been used in an attempt to define tomato variety ideotypes adapted to the water constraint and improved for fruit quality traits. For this purpose, plant and fruit function models have been used to predict the behavior of allelic combinations at QTL in variable stress situations as well as multi-criteria optimization algorithms. A population of recombinant inbred lines from a cross between a cherry tomato variety and a medium-sized tomato was genotyped and phenotyped under control and water stress conditions to map stress response QTL, related to plant growth and fruit quality. These QTL were used on the one hand, to look for possible colocalisations with candidate genes, on the other hand to feed the modeling part and to identify physiological parameters and genes likely to be involved in tolerance to water stress. At the same time, a collection of 140 cultivated tomato accessions was characterized under the same conditions, in order to

evaluate the genetic diversity of stress responses and to look for associations between genotypes and phenotypes. This project has identified ideotypes, resources, markers and genes potentially useful for the selection of varieties that will be less demanding for water and having a good quality.

Keywords: Sustainability, Water use efficiency, Ideotypes, Fruit quality, QTL

Introduction

Alors que la sélection naturelle a favorisé les mécanismes d'adaptation aux contraintes environnementales multiples, la sélection génétique des plantes cultivées orientée principalement vers des objectifs de productivité économique, a entraîné la perte des caractères de tolérance au stress, en particulier concernant les facteurs de stress abiotiques. En effet, la domestication et la sélection moderne ont fortement érodé la diversité allélique des gènes présents chez les espèces sauvages, rendant les espèces cultivées de moins en moins tolérantes aux stress environnementaux (Gur et Zamir, 2004 ; Gorovits et Czosnek, 2007). Or, dans un contexte de changement climatique, notamment de raréfaction des ressources naturelles (en particulier l'eau), les systèmes de production doivent évoluer vers des systèmes moins intensifs et plus durables. Néanmoins certaines contraintes, abiotiques ou biotiques, subies ou imposées, sont susceptibles de modifier le développement et la croissance de la plante, donc le rendement et la qualité des produits récoltés. Parmi ces contraintes, l'eau est le principal facteur limitant pour les productions agricoles et les pressions sur l'utilisation de cette ressource naturelle va s'accroître au cours des prochaines décennies (Gao et Georgi, 2008). L'augmentation de l'efficacité d'utilisation de l'eau des plantes cultivées est donc aujourd'hui nécessaire pour anticiper l'évolution du contexte de production. L'une des difficultés principales réside dans le développement de stratégies efficaces pour définir les idéotypes culturaux, en particulier du fait de la complexité des mécanismes impliqués dans la réponse des plantes à la contrainte hydrique (Tardieu *et al.*, 2011).

Une limitation en eau a des effets rapides et multiples sur le fonctionnement de la plante. En particulier la fermeture stomatique et la diminution de la photosynthèse qui conduisent à une diminution du rendement et de la qualité. Chez la tomate, toutefois, un stress hydrique léger, en particulier pendant la phase de maturation du fruit, peut avoir des effets positifs sur la qualité organoleptique dus à une moins forte dilution des composés d'intérêt (sucres, acides). De plus, l'accumulation de certains composés secondaires (vitamines, caroténoïdes, polyphénols...) peut être stimulée par le stress (Poiroux-Gonord *et al.*, 2010). Cependant la recherche de compromis entre rendement et qualité est nécessaire. Cela requiert entre autre de mieux explorer la variabilité génétique des caractères de résistance au stress hydrique et leur lien avec la qualité. Parmi les génotypes/espèces résistants plusieurs stratégies d'adaptation des plantes ont été mises en évidence (Tardieu *et al.* 2011). Les génotypes qui maintiennent leur rendement en conditions de stress léger présentent en général des adaptations particulières en termes de régulation stomatique et hydraulique (en lien avec la synthèse d'ABA), de capacité photosynthétique et d'allocation du carbone entre organes sources et puits, d'adaptations architecturale et anatomique, et d'activation de la signalisation cellulaire et des systèmes anti-oxydants (Sanchez-Rodriguez *et al.*, 2010).

Du point de vue génétique, de nombreux travaux ont été réalisés sur les gènes induits par le stress hydrique et les principaux mécanismes moléculaires établis, en particulier chez *Arabidopsis* (Blum, 2011). Cependant chez la tomate, seule une petite proportion de ces gènes impliqués dans l'adaptation au stress hydrique est connue (Labate *et al.*, 2007 ; Fischer *et al.*, 2011). De plus les gènes qui varient en réponse au stress hydrique sont impliqués dans une multitude de processus d'adaptation (ex. régulation osmotique au niveau cellulaire) mais ne confèrent pas forcément un phénotype résistant (Gong *et al.*, 2010). L'identification de gènes de résistance nécessite en parallèle l'identification de QTL de traits de résistance et la comparaison de génotypes ayant des comportements contrastés en conditions de stress (Labate *et al.*, 2007). A ce jour, la connaissance de la variabilité génétique disponible comme source de sélection est très dispersée et concerne un petit nombre d'accessions (Foolad et Lin, 1999). Elle porte

principalement sur les espèces sauvages, *S chilense* et *S pennellii*, apparentées à la tomate cultivée, adaptées à des conditions de stress majeurs, mais leur exploitation en sélection est souvent longue et difficile (Labate *et al.*, 2007). Peu de travaux de cartographie de QTL de tolérance au stress hydrique ont été réalisés à ce jour, à l'exception de l'analyse de lignées d'introgression de *S pennellii* (Semel *et al.*, 2007 ; Gur *et al.*, 2011) ou d'études réalisées à des stades jeunes (Foolad *et al.*, 2003).

Cet ensemble de connaissances génétiques et (éco)-physiologiques est théoriquement exploitable pour concevoir des idéotypes variétaux présentant des traits d'adaptation aux conditions de stress hydrique. Les progrès sont toutefois lents en raison de la complexité des caractères de résistance et des fortes interactions génotypes x environnement. Plusieurs études montrent que les modèles de simulation intégrant l'effet de l'environnement et les pratiques culturales sont des outils très utiles pour identifier des interactions complexes entre les plantes, leur environnement, et les pratiques culturales (Bertin *et al.* 2010 ; Martre *et al.* 2011). Ces modèles couplés à des algorithmes d'optimisation efficaces peuvent aider à concevoir, *in silico*, des systèmes de culture alternatifs et performants. La conception assistée par modèles a ainsi pris de l'ampleur ces dernières années (Ould-Sidi et Lescourret, 2011). Il s'agit d'identifier les meilleures combinaisons de variables de décision de façon à satisfaire au mieux un ensemble de critères (économiques, environnementaux, de qualité) tout en respectant un certain nombre de contraintes. Pour tenter de résoudre les problèmes d'optimisation liés à ce type d'approche, les métaheuristiques (algorithmes évolutionnaires, essais particuliers) sont un recours crédible (Cardoso *et al.* 2009 ; deVoil *et al.*, 2006 ; Letort *et al.*, 2008).

Dans ce contexte, les connaissances fondamentales acquises en génétique, en écophysiologie et en modélisation sur les mécanismes d'adaptation au stress hydrique et d'élaboration de la qualité des fruits ont été utilisées, pour tenter de définir des idéotypes variétaux de tomate adaptés à la contrainte hydrique et améliorés sur des critères de qualité gustative et nutritionnelle. Pour cela des modèles de fonctionnement du fruit ont été utilisés afin de prédire le comportement de combinaisons alléliques aux QTL dans des situations de stress variables ainsi que des algorithmes d'optimisation multicritères. Une population de lignées recombinantes (RIL) issue du croisement entre une variété de tomate cerise et une tomate de calibre moyen a été génotypée et phénotypée en conditions contrôle et de stress hydrique afin de cartographier des QTL de réponse au stress, en lien avec la croissance de la plante et la qualité du fruit. Ces données de QTL ont permis d'une part de rechercher d'éventuelles colocalisations avec des gènes candidats préalablement identifiés comme influencés par le stress, d'autre part d'alimenter la partie modélisation et d'identifier des paramètres physiologiques et des gènes susceptibles d'être impliqués dans la tolérance au stress hydrique. Parallèlement, une collection de 140 accessions de tomate cultivées, de tomate cerise et de leur ancêtre sauvage (*Solanum pimpinellifolium*) a été caractérisée dans les mêmes conditions, afin d'évaluer la diversité génétique des réponses au stress (en termes de croissance et de qualité des fruits). Cette collection a été caractérisée pour plus de 7000 marqueurs SNP et des associations entre traits et SNP mis en évidence.

1. Etude des déterminants génétiques et moléculaires de la réponse au stress hydrique dans une population de lignées recombinantes de tomate

La première population étudiée consistait en 120 lignées recombinantes obtenues à partir du croisement entre Cervil (lignée de type cerise de bonne qualité organoleptique) et Levovil (lignée de calibre normal). Cette population est bien caractérisée pour des traits de qualité organoleptique (Causse *et al.*, 2002) et les deux parents, dont le génome a été séquencé, présentent des phénotypes contrastés en termes de réponse au stress hydrique. Une carte génétique saturée de 500 marqueurs SNP a été construite. Ces lignées ont été phénotypées en conditions témoin (bien irrigué) et en condition de déficit hydrique (DH, - 50% d'apport en eau) en 2 lieux, Avignon et au Maroc (essai réalisé chez Gautier Semences) sur des plantes en phase de production. De nombreux caractères agronomiques et de composition des fruits ont été évalués.

Chez les deux parents, des diminutions significatives des diamètres des tiges et des longueurs des feuilles sous l'effet du DH ont été observées alors que les hauteurs de plantes et dates de floraison n'ont pas été affectées de façon significative par le DH quel que soit l'essai. Les caractères de qualité physique et biochimique des fruits (fermeté, poids frais, teneur en MS, teneur en sucres solubles) présentaient des interactions génotype x traitement (G x T) fortement significatives lors des deux essais. Celles-ci reflétaient une diminution plus importante du poids frais des fruits chez Levovil (génotype à gros fruits), par rapport à Cervil (génotype à petits fruits), associée à une hausse plus importante de la teneur en matière sèche et de la concentration des différents composés biochimiques exprimés en pourcentage de matière fraîche (Vitamine C, sucres, acides). Lorsque les concentrations en sucres et en vitamines C sont exprimées en pourcentage de matière sèche, les interactions G x T ne sont plus significatives.

Chez les RIL, une importante variabilité phénotypique en condition de DH et en condition témoin a été observée. De même, une importante variabilité phénotypique de la plasticité des caractères (mesurée par le ratio $\Delta Var = (Var_{DH} - Var_T)/Var_T$) a été constatée. Des interactions G x T très fortement significatives ont été relevées pour la majorité des caractères étudiés, à l'exception du nombre de fruits et de fleurs et des concentrations en glucose, fructose, acide malique et acide citrique exprimées en % de matière sèche. De nombreux QTL ont été détectés (Figure 1).

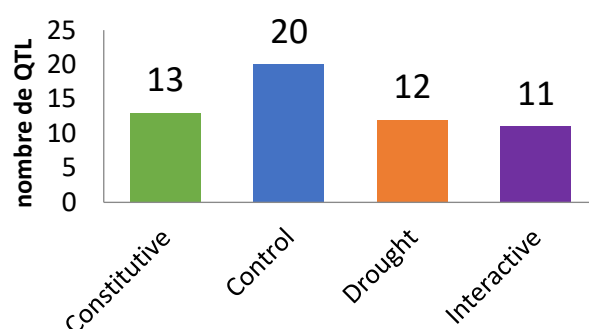


Figure 1 : Synthèse des nombres de QTL détectés dans les RILs sur les mesures sur plante et fruit à Avignon et Agadir. Les QTL sont représentés suivant leur type : en orange, QTL constitutifs (communs aux conditions contrôle et DH) ; en bleu, détectés seulement en condition contrôle ; en rouge, détectés seulement en condition de stress ; en violet, QTL interactifs.

1.1 Recherche de gènes candidats

Sur la base de la bibliographie, une liste de gènes/fonctions susceptibles d'intervenir dans la réponse au stress hydrique a été établie. La liste a été complétée par une analyse de transcriptomique des gènes différentiellement exprimés chez les 2 lignées parentales suivant le régime hydrique (Figure 2).

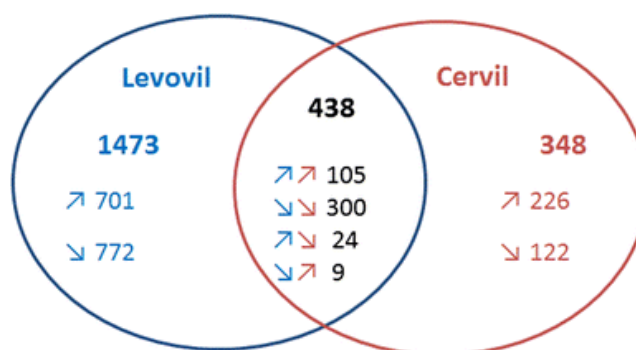


Figure 2 : Diagramme de Venn montrant les nombres de gènes différentiellement exprimés entre les deux conditions d'irrigation dans les fruits des lignées parentales Cervil et Levovil. Les flèches indiquent le sens des modifications (vers le haut si les gènes sont plus exprimés en déficit hydrique, et inversement)

Ces gènes ont été localisés *in silico* sur le génome et leurs localisations comparées à celle des QTL et associations observées. Dans les régions présentant des QTL/associations et un nombre limité de gènes, des gènes candidats ont été recherchés et leur diversité étudiée. L'ensemble de ces résultats ont été publiés (Albert *et al.*, 2016).

2. Analyse d'association pour la réponse au stress hydrique dans un panel de lignées de tomate cerise

Une collection de 120 accessions qui compte essentiellement des tomates de type cerise a également été phénotypée dans les mêmes conditions de stress. En moyenne on observe une réduction du rendement de 20% en DH et une augmentation du taux de solides solubles de 13%. Néanmoins une grande diversité génétique est observée pour la plupart des traits, la condition (stress hydrique vs contrôle) ne représentant une grande part de la variation que pour les critères de diamètre des tiges et longueur des feuilles (Figure 3).

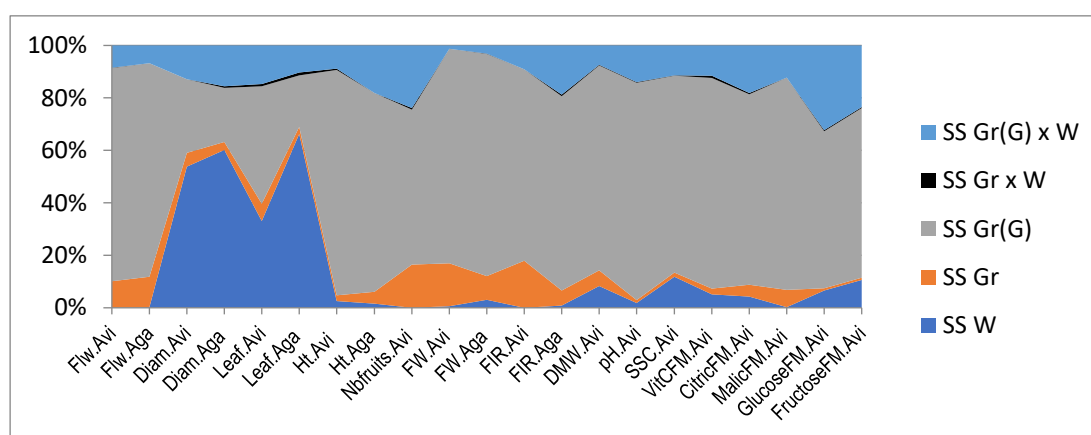


Figure 3 : Proportion des différents facteurs dans la variation totale décomposée en somme des carrés des écarts : W condition stressée ou contrôle, Gr groupe génétique, G génotype.

La recherche d'associations a ensuite été réalisée avec un modèle mixte multi-locus (package R MLM condition par condition et sur les variables de Delta) et multi-trait (MTMM qui permet de mettre en évidence des associations présentant une interaction significative entre Génotype et Condition. Le modèle prend en compte la structure (PCoA) et l'apparentement (K) entre les accessions. 141 associations ont été détectées, se répartissant en 25 associations interactives, 44 associations stables dans les 2 conditions, 41 seulement détectées en contrôle et 31 détectées en DH (Figure 4). Parmi celles-ci, 31 associations apparaissent « colocalisées » avec un QTL identifié dans la population RIL pour le même trait. Les intervalles de confiance autour des associations ont été estimés suivant la décroissance du DL et de 1 à plus de 600 gènes ont été listés sous les associations (Albert *et al.*, 2017).

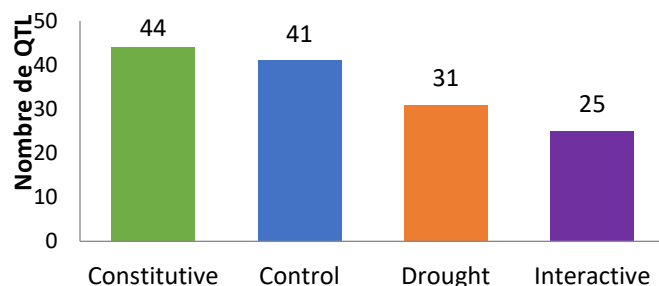


Figure 4 : Distribution du nombre d'associations suivant leur type : en orange, QTL constitutifs (communs aux conditions contrôle et DH) ; en bleu, détectés seulement en condition contrôle ; en rouge, détectés seulement en condition de stress ; en violet, QTL interactifs.

2.1 Recherche de gènes candidats

Parmi les 186 QTL, 88 présentaient un intervalle contenant moins de 100 gènes. Pour ces QTL, la fonction des gènes a été étudiée, ainsi que leur expression et les polymorphismes détectés dans les gènes candidats. Une liste de 41 gènes candidats dont la variation pourrait être impliquée dans des traits de qualité et en réponse au stress hydrique a été établie.

3. Modélisation de la croissance et de la qualité du fruit en conditions de contrainte hydrique

Un modèle de développement et de croissance du fruit en matière fraîche et sèche a été implémenté et utilisé pour analyser la variabilité génétique observée dans la population et identifier des combinaisons de paramètres physiologiques du modèle qui permettaient de limiter la chute de rendement en condition de déficit hydrique chez des génotypes de qualité supérieure (fort taux de matière sèche des fruits en condition témoin). Comme la sensibilité au stress hydrique des fruits est plus importante chez les lignées à gros fruits, l'optimisation a été faite pour 3 classes de calibre. Dans une première étape le modèle « fruit Virtuel » a été utilisé. Ce modèle prédit les flux d'eau et de carbone dans le pédicelle et le fruit à partir d'un état physiologique de la plante caractérisé par le potentiel hydrique de tige, la concentration en carbone de la sève et un certain nombre de paramètres liés au transport de l'eau et du carbone, de la croissance cellulaire et du métabolisme et stockage des sucres (Figure 5).

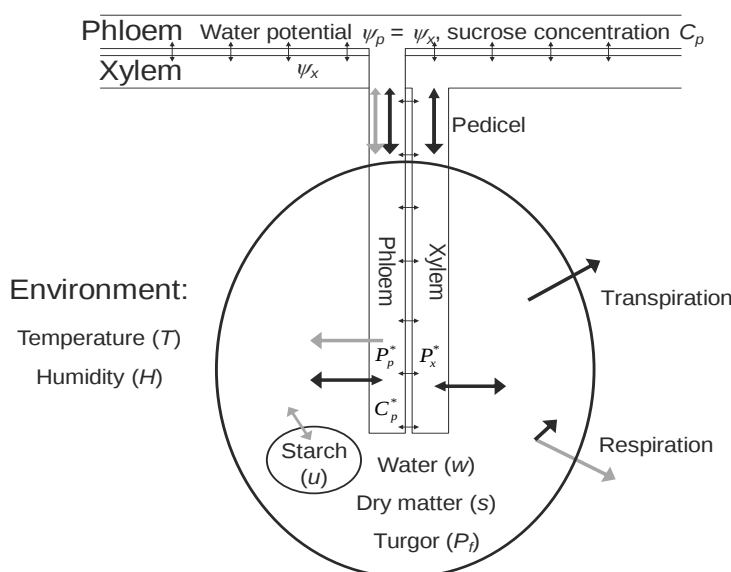


Figure 5 : Flux d'eau et de matière sèche dans le modèle tomate. Les flèches noires indiquent des flux d'eau, les flèches grises indiquent des flux de sucres ou de matière sèche.

Une première analyse de sensibilité du modèle a permis de sélectionner 8 paramètres qui ont un poids important sur les variables simulées qui nous intéressent (poids frais, poids sec, teneur en ms du fruit). 3 de ces paramètres sont impliqués dans le transport de l'eau, 4 autres paramètres sont impliqués dans le transport du carbone, et le huitième paramètre est lié à l'extensibilité de la paroi cellulaire. Ces 8 paramètres indépendants de l'environnement, ont été estimés par optimisation sur la population à partir des mesures réalisées en cinétique sur les lignées recombinantes (Figure 6).

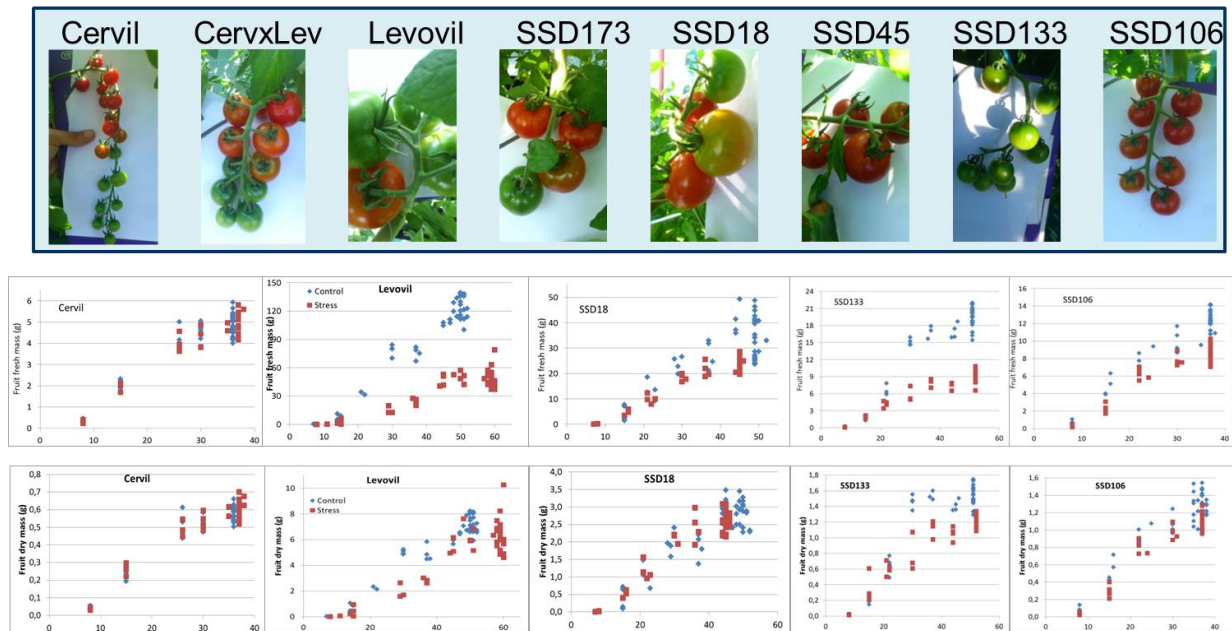


Figure 6 : Cinétiques de croissance en masse fraîche et sèche observées en condition témoin (bleu) et stress (rouge) pour 8 génotypes représentatifs de la population étudiée

Cette première étape a révélé un certain nombre de comportements inattendus à savoir des efflux d'eau importants du fruit vers la plante en conditions de stress. Ces efflux sont compatibles avec le flétrissement de certains fruits, observé en serre pendant l'expérimentation. De plus, au sein de la population observée, les effets du stress sur la croissance en matière fraîche et en matière sèche du fruit étaient très variables et parfois contraires entre génotypes. Ces réponses nous ont amené à questionner/modifier certaines hypothèses du modèle en ce qui concerne le fonctionnement du fruit en conditions de stress hydrique. La qualité des ajustements est illustrée Figure 7. L'erreur moyenne sur la population est de 17%, ce qui est très satisfaisant étant donné le faible nombre de paramètres ajustés.

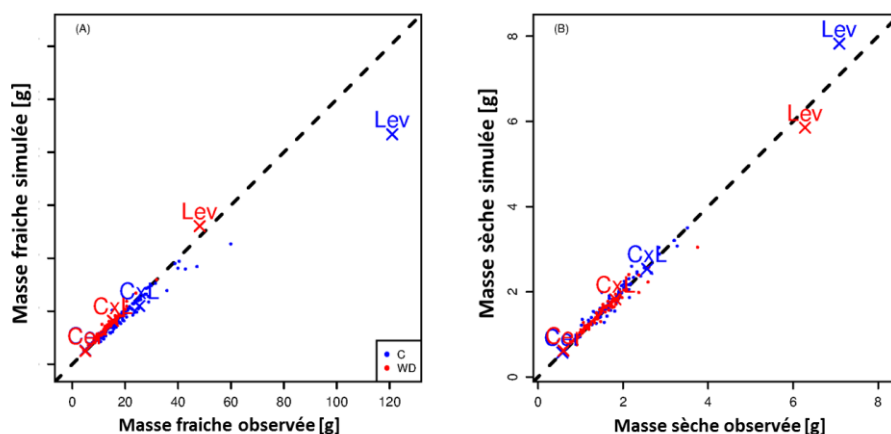


Figure 7 : Valeurs de masse fraîche (A) et sèche (B) finale du fruit (à maturité) simulées par le modèle (ordonnées) et mesurées (abscisses) en conditions témoin (bleu) et de déficit hydrique (rouge). Chaque point est l'un des 120 génotypes de la population étudiée.

Ce travail a permis de réaliser une analyse QTL des 8 paramètres du modèle et d'analyser au sein de la population de lignées recombinantes les interactions complexes entre les différents processus impliqués dans la réponse au stress hydrique au cours du développement du fruit et de définir les meilleures stratégies d'adaptation sur le long terme ainsi que leurs impacts sur la qualité des fruits.

La Figure 8 montre une Analyse en Composantes Principales (ACP) réalisée sur les paramètres du modèle estimés sur la population qui a permis de segmenter la population en 5 groupes.

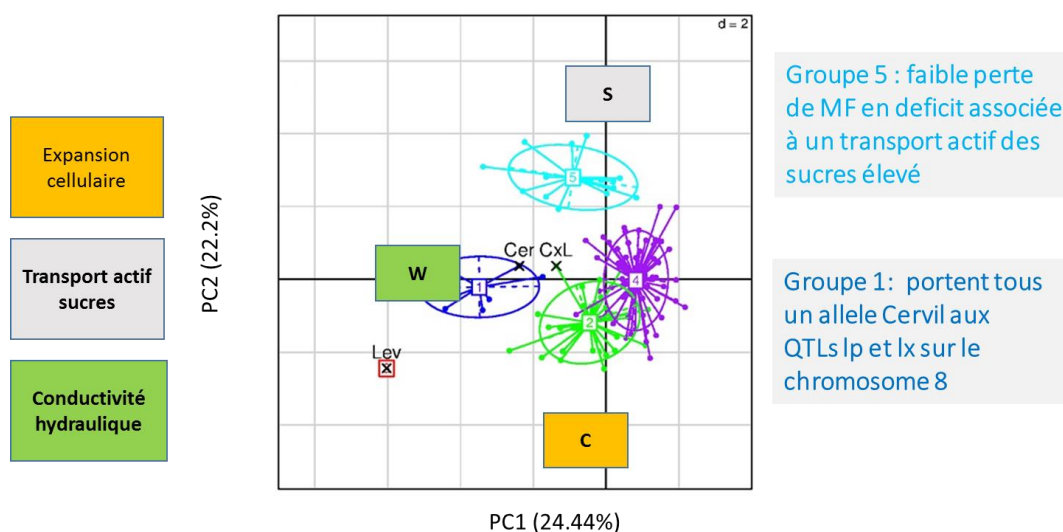


Figure 8 : ACP réalisée sur les paramètres du modèle et positionnement de 5 clusters sur les coordonnées dans l'espace PC1-PC2.

4. Conception d'idéotypes cultureux adaptés à la contrainte hydrique et améliorés sur la qualité

La gamme des valeurs de paramètres obtenue dans l'action précédente a enfin été utilisée pour explorer la relation entre calibre du fruit et teneur en matière sèche dans différentes gammes d'alimentation en eau. L'enjeu principal de cette action était de déterminer des combinaisons de paramètres/QTL (idéotypes) et des pratiques pour augmenter l'efficacité de l'eau et améliorer la qualité des produits, afin de fournir aux sélectionneurs des cibles (locus) optimales pour la sélection. Plusieurs accessions ont été identifiées, se rapprochant des idéotypes. Un second enjeu scientifique était également de comparer l'efficacité de ces algorithmes d'optimisation pour la conception des systèmes de culture innovants dans le but de mettre à la disposition de notre communauté un outil efficace aussi générique que possible et d'ancrer l'utilisation de ce type d'approches dans la communauté car il est encore trop peu exploité. Les résultats sont publiés dans Constantinescu *et al.* (2016).

Conclusions et perspectives

Ce projet a permis d'identifier des combinaisons de paramètres physiologiques (idéotypes), ressources, des marqueurs et des gènes potentiellement utiles pour la sélection de variétés moins gourmandes en eau et de bonne qualité gustative. La démarche peut être poursuivie en validant les paramètres/gènes identifiés, mais aussi en appliquant cette approche pour d'autres stress (thermiques ou nutritionnels) ou d'autres populations (Ripoll *et al.*, 2016). Elle montre l'intérêt de combiner les modèles génétiques et écophysiologiques.

Remerciements

Les résultats décrits ci-dessous ont été acquis dans le cadre du projet Tomsec qui a bénéficié du soutien financier du Ministère en charge de l'Agriculture, grâce au fond CASDAR Semences 2012, avec la participation des établissements Vilmoren et Gautier Semences.

Références bibliographiques

- Bertin N., Martre P., Génard M., Quilot B., Salon C., 2010. Why and how can process-based simulation models link genotype to phenotype for complex traits? Case-study of fruit and grain quality traits. Review article. *J. of Exp. Botany*, 61: 955-967.
- Blum A., 2011. Drought resistance – is it really a complex trait? *Functional Plant Biology*, CSIRO Publishing, 38: 753-757.
- 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.
- Cardoso R.T.N., Cruz A.R.D., Wanner E.F., Takahashi R.H.C., 2009. Multi-objective evolutionary optimization of biological pest control with impulsive dynamics in soybean crops. *Bulletin of Mathematical Biology* 71: 1463-1481.
- deVoil P., Rossing W.A.H., Hammer G.L., 2006. Exploring profit. Sustainability trade-offs in cropping systems using evolutionary algorithms. *Environmental modelling and software* 21, 1368-1374.
- Fischer I., Camus-Kulandaivelu L., Allal F., Stephan W., 2011. Adaptation to drought in two wild tomato species: the evolution of the *Asr* gene family. *New Phytologist*, 190: 1032-1044.
- Foolad M.R., Lin G.Y., 1999. Relationships between cold- and salt-tolerance during seed germination in tomato: Germplasm evaluation. *Plant Breeding*, 118: 45–48.
- Foolad M.R., Zang L.P., Subbiah P., 2003. Genetics of drought tolerance during seed germination in tomato: inheritance and QTL mapping. *Genome* 46 : 536-545
- Gao X., Giorgi F., 2008. Increased aridity in the Mediterranean region under greenhouse gas forcing estimated from high resolution simulations with a regional climate model. *Global and Planetary Change* 62: 195-209.
- Gong P., Zhang J., Li H., Yang C., Zhang C., Zhang X., Khurram Z., Zhang Y., Wang T., Fei Z., Ye Z., 2010. Transcriptional profiles of drought-responsive genes in modulating transcription signal transduction, and biochemical pathways in tomato. *Journal of experimental botany*, 61: 3563-3575.
- Gorovits R., Czosnek H., 2007. Biotic and abiotic stress responses in breeding tomato lines resistant and susceptible to Tomato yellow leaf curl virus. In: *The Tomato Yellow Leaf Curl Virus Disease: Management, Molecular Biology And Breeding For Resistance*. Czosnek H. (Ed). Pp 223-237. Springer, The Netherlands.
- Gur A., Semel Y., Osorio S. et al., 2011. Yield quantitative trait loci from wild tomato are predominately expressed by the shoot. *Theoretical and applied genetics*, 122: 405-420.
- Gur A., Zamir D., 2004. Unused natural variation can lift yield barriers in plant breeding. *PLoS biology* 2: e245
- Labate J.A., Grandillo S., Fulton T., Muñoz S., Caicedo A.L., Peralta I., Ji Y., Chetelat R.T., Scott J.X., Gonzalo M.J., Francis D., Yang W., van der Knaap E., Baldo A.M., Smith-White B., Mueller L.A., Prince J.P., Blanchard N.E., Storey D.B., Stevens M.R., Robbins M.D., Fen Wang J., Liedl B.E., O'Connell M.A., Stommel J.R., Aoki K., Iijima Y., Slade A.J., Hurst S.R., Loeffler D., Steine M.N., Vafeados D., McGuire C., Freeman C., Amen A., Goodstal J., Facciotti D., Van Eck J., Causse M., 2007. 1 Tomato. In *"Genome Mapping and Molecular Breeding in Plants"*, Volume 5, Vegetables, C. Kole (Ed.), Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 11-135.
- Letort V., Mahe P., Cournede P.-H., de Reffye P., Courtois B., 2008. Quantitative genetics and functional-structural plant growth models: Simulation of quantitative trait loci detection for model parameters and application to potential yield optimization. *Annals of Botany* 101(8), 1243-1254.
- Martre P., Bertin N., Salon C., Génard M., 2011. Modelling the size and composition of fruit, grain and seed by process-based simulation models. *New Phytologist Tansley Review* 191: 601–618.
- Ould-Sidi M.M., Lescourret F., 2011. Model-based design of innovative cropping systems: state of the art and new prospects. *Agronomy for Sustainable Development* 31: 571-588.
- Poiroux-Gonord F., Bidel L.P.R., Fanciulino A.L., Gautier H., Lauri-Lopez F., Urban L., 2010. Health benefits of vitamins and secondary metabolites of fruits and vegetables and prospects to increase their concentrations by agronomic approaches. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 58: 12065-12082.

Sánchez-Rodríguez E., Rubio-Wilhelmi M., Cervilla L.M., Blasco B., Rios J.J., Rosales M.A., Romero L., Ruiz J.M., 2010. Genotypic differences in some physiological parameters symptomatic for oxidative stress under moderate drought in tomato plants. *Plant Science*, 178: 30-40.

Semel Y., Schauer N., Roessner U., Zamir D., Fernie A.R., 2007. Metabolite analysis for the comparison of irrigated and non-irrigated field grown tomato of varying genotype. *METABOLOMICS* 3: 289-295.

Steppe K, De Pauw D.J.W., Lemeur R., 2008 A step towards new irrigation scheduling strategies using plant-based measurements and mathematical modelling. *Irrig Sci* (2008) 26:505–517.

Tanksley S.D., McCouch S.R., 1997. Seed banks and molecular maps: Unlocking genetic potential from the wild. *Science* 277: 1063–1066. Tardieu et al., 2011. Water deficit and growth. Co-ordinating processes without an orchestrator? *Curr Op Plant Biol* 14: 283-289.

Tardieu F., Simonneau T., 1998. Variability among species of stomatal control under fluctuating soil water status and evaporative demand. Modelling isohydric and anisohydric behaviours. *J. Exp Bot* 49: 419-432.

Publications issues du projet

Albert E., Segura V., Gricourt J., Bonnefoi J., Derivot L., Causse M., 2017. Association mapping reveals the genetic architecture of tomato response to water deficit: focus on major fruit quality traits. *J Exp Bot* 67: 6413-30

Albert E., Gricourt J., Bertin N., Bonnefoi J., Pateyron S., Tamby J.P., Bitton F., Causse M., 2016. Genotype by watering regime interactions in cultivated tomato: lessons from linkage mapping and gene expression. *Theor Appl Genet* 129: 395-418

Constantinescu D., Memmah M., Vercambre G., Génard M., Baldazzi V., Causse M., Albert E., Brunel B., Valsesia P., Bertin N., 2016. Model-Assisted Estimation of the Genetic Variability in Physiological Parameters Related to Tomato Fruit Growth under Contrasted Water Conditions. *Frontiers Plant Sci* 7:1841. doi: 10.3389/fpls.2016.01841

Ripoll J., Urban L., Bertin N., 2016. The Potential of the MAGIC TOM Parental Accessions to Explore the Genetic Variability in Tomato Acclimation to Repeated Cycles of Water Deficit and Recovery. *Front. Plant Sci.* 6:1172. doi: 10.3389/fpls.2015.01172

Cet article est publié sous la licence Creative Commons (CC BY-NC-ND 3.0).



<https://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/3.0/fr/>

Pour la citation et la reproduction de cet article, mentionner obligatoirement le titre de l'article, le nom de tous les auteurs, la mention de sa publication dans la revue « *Innovations Agronomiques* », la date de sa publication, et son URL).