

FACTORES GENÉTICOS QUE AFECTAN LA CALIDAD DEL FRUTO DE TOMATE

Gustavo Rubén Rodríguez¹, Guillermo Raúl Pratta¹, Roxana Zorzoli², Liliana Amelia Picardi²

Cátedra de Genética, Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Rosario, CC 14 (S2125ZAA) Rosario, Argentina.

Historia del cultivo de tomate y su importancia económica y nutricional

El centro de origen del tomate cultivado (*Solanum lycopersicum*) es la región andina de Sur América y se extiende desde Ecuador hasta el norte de Chile donde crecen naturalmente 13 especies silvestres que producen frutos redondos, pequeños (con pesos cercanos a 1 gramo) y de color rojo o verde a la madurez. El tomate fue domesticado en Perú o México (Candolle, 1886; Jenkins, 1948) aunque también se ha propuesto que la domesticación ocurrió independientemente en ambas áreas (Peralta *et al.*, 2008). Dos etapas en la domesticación del tomate han sido propuestas. La primera fue la selección de frutos de tamaño moderado, tipo cherry, con la fijación de la autogamia en el mismo centro de origen mientras que la segunda se produjo con la transferencia desde los Andes hacia América Central con la selección de frutos de tamaño mayor (Ranc *et al.*, 2008). Después del descubrimiento de América, el tomate fue llevado a Europa desde donde se dispersó al resto del mundo con materiales marcadamente uniformes y por consiguiente con una base genética extremadamente reducida. Estudios moleculares estimaron que en los cultivos existe menos del 5% de la variación genética disponible mientras que el 95% restante se encuentra en las especies silvestres (Miller y Tanksley, 1990).

El cultivo de tomate es económicamente importante en el mundo y en nuestro país. En la Argentina es una de las hortalizas más importantes por el nivel de consumo (16 kilogramos/habitante/año), el valor económico de la producción y por la superficie destinada al cultivo (18.000 ha) que representa el 0,36% de la superficie dedicada a este cultivo a nivel mundial (FAO, 2009). Es un alimento poco energético, ya que aproximadamente el 95% de su peso es agua y cerca de un 4% son hidratos de carbono, sin embargo por el alto nivel de consumo es una fuente importante de ciertas sales minerales (principalmente, potasio y magnesio). De su contenido en vitaminas se destacan la B1, B2, B5, vitamina C y carotenoides como el licopeno (pigmento que da el color rojo característico al fruto). Las propiedades antioxidantes del licopeno convierten al tomate en un alimento nutracéutico capaz de prevenir enfermedades coronarias y cancerígenas (Blum *et al.*, 2005).

¹Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET).

²Consejo de Investigaciones de la Universidad Nacional de Rosario (CIUNR).

Calidad de los frutos de tomate y su vida poscosecha

La calidad de los frutos en tomate juega un rol muy importante tanto en la elección de los cultivares por parte de los productores como en la demanda del producto obtenido por parte de los consumidores. El consumidor de frutas y hortalizas establece como criterios más importantes de selección para aceptar un producto: la madurez, la frescura, el sabor y el aspecto, relegando a un segundo plano el valor nutritivo y el precio. Los atributos externos del tomate que pueden ser percibidos por la vista y el tacto determinan la elección inicial por el consumidor. Por ello es posible diferenciar las características de calidad que inciden en la compra del tomate, que son fundamentalmente color y firmeza (Beattie *et al.*, 1983; Wolters y Gembert, 1990) y los atributos que contribuyen a la calidad de consumo que corresponden al equilibrio entre azúcares y acidez y el contenido de aromas volátiles (Jones y Scott, 1983; Buttery *et al.*, 1989). En las últimas décadas se ha podido observar una pérdida de calidad en el tomate por la propia naturaleza de los nuevos genotipos obtenidos y/o por la recolección del fruto en un estado excesivamente verde.

Un carácter relacionado a la calidad de fundamental importancia y altamente apreciado para la comercialización del fruto fresco, es la prolongación de su vida poscosecha. La vida poscosecha se define como los días transcurridos desde la cosecha hasta el deterioro del fruto, que se convierte en inaceptable para el consumo por un excesivo ablandamiento o la aparición de manchas o arrugas. Las pérdidas poscosechas de frutos y vegetales alcanzan en países en desarrollo entre 35 a 40 % de la producción por lo que la prolongación de la vida poscosecha de los frutos de tomate resulta en un carácter de fundamental importancia en los programas de mejora del cultivo.

Estrategias tecnológicas para lograr frutos con prolongada vida poscosecha

La biotecnología ha hecho considerables progresos para modificar vías metabólicas involucradas en la madurez del fruto. Así por ejemplo, Smith *et al.* (1988) han desarrollado la técnica de ARN *antisense* para reducir la expresión de la enzima poligalacturonasa alterando específicamente el metabolismo de la pectina y la textura del fruto. Recientemente, se ha descubierto una compleja red de factores de transcripción que regulan la madurez del fruto de tomate y hacen posible su manipulación a través de la ingeniería genética para lograr frutos larga vida (Matas *et al.*, 2009; Meli *et al.*, 2010). Las plantas modificadas producen frutos que retardan su proceso de madurez permaneciendo intactos por extensos períodos. Pero estos materiales transgénicos aún presentan resistencia por parte de los consumidores (Boyazoglu, 2002; Qaim, 2009).

Otra alternativa para prolongar la vida poscosecha ha sido incorporar en materiales de *S. lycopersicum* genes mutantes que afectan el proceso natural de la madurez, tales como *rin* (*ripening inhibitor*), *nor* (*non ripening*), *Nr* (*never ripe*) y *alc* (alcobaca) (Barry y Giovannoni, 2006). Estos genes bloquean

y/o alargan el proceso de la madurez, confiriendo larga vida a los frutos. La mayoría de los híbridos actuales de larga vida comercial llevan en heterocigosis el gen *rin*, el *alc* o el *nor*, los que producen una disminución en la calidad debido a los efectos pleiotrópicos que tienen sobre otras vías metabólicas involucradas en brindar al fruto un adecuado sabor, aroma y textura (Kovács *et al.*, 2009).

La biodiversidad en tomate como fuente de genes para mejorar la calidad y la vida poscosecha

La biodiversidad presente en el tomate es una fuente subexplotada que puede enriquecer las bases genéticas de las plantas cultivadas con alelos nuevos que mejoren la productividad, calidad y/o adaptación (Gur y Zamir, 2004). Existen antecedentes sobre cómo las especies emparentadas con *S. lycopersicum* han aportado resistencias a insectos y enfermedades y a condiciones ambientales adversas tales como sequía y/o salinidad (entre otros, Rick, 1991). Estas especies también suelen presentar variabilidad para las características de calidad de los frutos, como son el sabor, el aroma, la coloración y la textura, dado que en su hábitat nativo estas características los harían más atractivos a los predadores, asegurando la dispersión de las semillas.

Pratta *et al.* (1996) y Zorzoli *et al.* (1998) han demostrado que los frutos de las formas silvestres *S. lycopersicum* var. *cerasiforme* y *S. pimpinellifolium* tienen una mayor vida poscosecha en los frutos que los cultivares comerciales de tomate, aunque menor a los genotipos homocigotos para los mutantes *nor* y *rin* de *S. lycopersicum*. Además, los híbridos entre el genotipo mutante *nor* y el silvestre *S. lycopersicum* var. *cerasiforme* mostró una mayor vida poscosecha en comparación con los cruzamientos entre *nor* y los cultivares comerciales (Pratta *et al.*, 2001). Tomando en cuenta estos antecedentes, Rodríguez *et al.* (2006) obtuvieron 17 líneas recombinantes a través de una selección divergente para las características peso y vida poscosecha de los frutos a partir del cruzamiento entre el cultivar Caimanta (*S. lycopersicum*) y una entrada de la especie silvestre *S. pimpinellifolium*, LA722. Las líneas obtenidas presentaron una gran diversidad para características de calidad de fruto como son el color, la acidez y el contenido de azúcares y algunas de ellas mostraron valores de vida poscosecha superior a ambos progenitores.

Si bien el germoplasma de *S. lycopersicum* var. *cerasiforme* ha sido evaluado y usado intensamente como fuente de resistencia a enfermedades y para aumentar la calidad nutritiva (Rick, 1991; Georgelis *et al.*, 2006), existe escasa experiencia sobre su aporte genético para prolongar la vida poscosecha de los frutos. Estos antecedentes sugieren que explorar la contribución genética de la forma silvestre *S. lycopersicum* var. *cerasiforme* sería un avance en el conocimiento de la herencia de los atributos que confieren calidad al fruto del tomate junto con una larga vida poscosecha.

Tres genotipos de tomate y un modelo genético para estudiar la herencia de caracteres de calidad de fruto



A - cv. 'Caimanta' de *S. lycopersicum*



B - entrada 804627 portadora del gen *nor* de *S. lycopersicum*



B - entrada LA1385 *S. lycopersicum* var. *cerasiforme*

1 cm

Figura 1. Frutos y racimos de los genotipos progenitores: A) cv. 'Caimanta' de *S. lycopersicum*, B) entrada 804627 portadora del gen *nor* de *S. lycopersicum* y C) entrada LA1385 de *S. lycopersicum* var. *cerasiforme*.

Tres genotipos de tomate se utilizaron para construir un modelo genético que permita dilucidar la herencia de los caracteres relacionados con la calidad de los frutos especialmente para la vida poscosecha en tomate (Figura 1). Dos genotipos de *S. lycopersicum* fueron analizados: el cultivar de origen argentino 'Caimanta' (C), que produce los característicos frutos redondos y de color rojo a la madurez con una corta vida poscosecha, y la entrada 804627, homocigota para el gen *nor*, (N), con frutos de color rosado pálido. El genotipo silvestre fue la entrada LA1385 de *S. lycopersicum* var. *cerasiforme* (Ce), que produce frutos redondos de tamaño pequeño, de color rojo a la madurez (Figura 1).

El genotipo silvestre tuvo un comportamiento significativamente diferente de los genotipos cultivados para las características de calidad evaluadas ya que tuvo mayor contenido en sólidos solubles y mayores valores para los índices relacionados con el color y la acidez, aunque sus frutos fueron de tamaño reducido y bajo peso, características distintivas de las formas silvestres de tomate. Es de destacar que el valor medio de 24 días para la vida poscosecha de la entrada LA1385 de *S. lycopersicum* var. *cerasiforme* fue significativamente diferente del valor medio del cultivar 'Caimanta' (15 días) y del progenitor portador de los genes *nor* (52 días). En los híbridos entre estos genotipos (Figura 2), el híbrido entre 'Caimanta' y LA1385 se comportó como el progenito silvestre mientras que el híbrido entre 'Caimanta' y el genotipo mutante se comportó como el progenitor 'Caimanta' que tiene un comportamiento normal para la madurez del fruto.

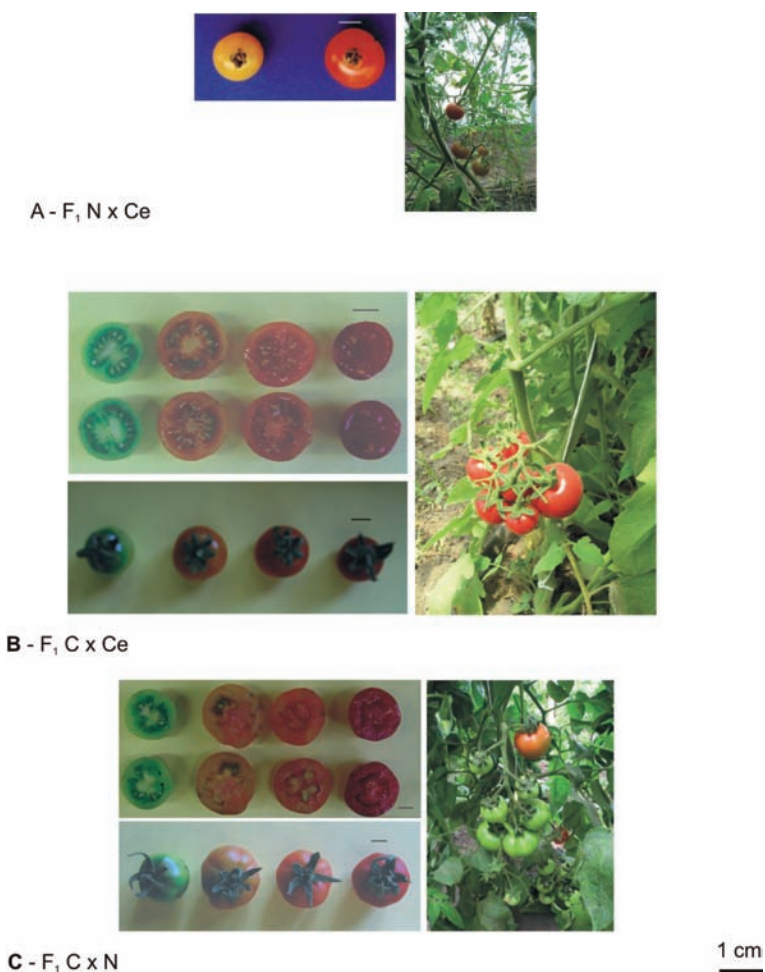


Figura 2. Frutos y racimos de los genotipos híbridos: A) $F_1 N \times Ce$, B) $F_1 C \times Ce$ y C) $F_1 C \times N$. Abreviaturas: C: cv. "Caimanta", N: entrada 804627 portadora del gen *nor* y Ce: entrada LA 1385)

Es importante destacar que el híbrido entre el genotipo mutante y el silvestre mostró un valor significativamente mayor a cualquiera de ambos progenitores lo que indicaría un sinergismo en los efectos de los genes de larga vida presentes en el mutante con los que aporta la forma silvestre. Estos resultados sugieren que los genes que prolongan la vida poscosecha provenientes de las especies silvestres serían distintos a los del locus *nor*. Por lo tanto, a partir de los valores de los progenitores *per se* y de sus híbridos, se puede inferir que estos genotipos aportan genes que permitirían obtener tomates «larga vida» sin provocar deterioro en aspectos que hacen a la calidad de los frutos como lo hacen los genes mutantes *nor*. Por autofecundación de

los híbridos y cruzamientos dirigidos de estos hacia ambos progenitores se obtuvieron las generaciones segregantes F_2 y retrocruzas (Figura 3) de cada F_1 . Este modelo para el análisis de la variabilidad genética en las generaciones segregantes permitió diseñar estrategias de mejoramiento tendientes a obtener materiales que combinen durabilidad del producto con gusto, textura y apariencia agradables. Los componentes de variancia así estimados y los valores de heredabilidad señalan que en el cruzamiento CxCe sería posible obtener una respuesta al seleccionar por peso, vida poscosecha, contenido en sólidos solubles y dureza, en el cruzamiento NxCe por vida poscosecha, índice a/b del color y dureza, mientras que en el cruzamiento CxN sería por vida poscosecha, pH, acidez y color. Por otro lado, para mejorar el contenido en sólidos solubles a partir de los cruzamientos NxCe y CxN o índice L del color del cruzamiento CxCe se debería tener como estrategia la producción de híbridos para aprovechar las interacciones dentro o entre *loci* encontradas.

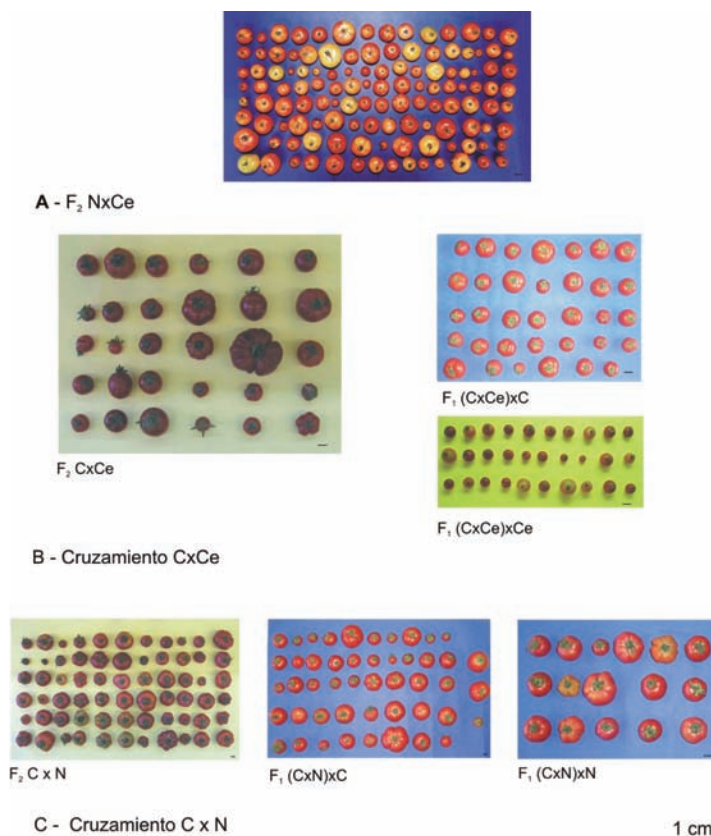


Figura 3. Segregación para tamaño y color de fruto en las generaciones segregantes. A) Cruzamiento NxCe, B) Cruzamiento CxCe y C) Cruzamiento CxN: cv. 'Caimanta' de *S. lycopersicum* var. *esculentum*, N: entrada 804627 portadora del gen *nor* de *S. lycopersicum* y Ce: entrada LA1385 de *S. lycopersicum* var. *cerasiforme*.

Está demostrado que la selección direccional por un solo carácter puede dar una respuesta rápida y exitosa (Kearsey y Pooni, 1996). Sin embargo, los planes selectivos para más de un carácter pueden dar nuevos materiales genéticos más ventajosos. Por ejemplo, la vida poscosecha de los frutos no tuvo una correlación fenotípica significativa con ningún otro carácter en el cruzamiento NxCe, pero en el cruzamiento CxN esta asociación fue significativa con la forma, el contenido en sólidos solubles y la acidez de los frutos. En el cruzamiento CxCe la vida poscosecha estuvo positivamente correlacionada con la altura y el índice L del color y en forma negativa con el pH del fruto.

Herramientas biotecnológicas para complementar los programas tradicionales de mejora del cultivo

En el desarrollo del fruto de tomate se produce una fase de división celular, una de expansión celular y una etapa final en la que el fruto alcanza su madurez. En esta última no hay incremento significativo ni en el número ni en el tamaño de las células, ya que el tamaño del fruto permanece constante, pero se producen múltiples cambios metabólicos que confieren el color, aroma, sabor, textura y consistencia característicos del fruto maduro. La madurez del fruto de tomate es el resultado de cambios bioquímicos y fisiológicos altamente sincronizados que incluyen la síntesis de etileno, el ablandamiento del fruto y la acumulación de carotenoides en un período relativamente corto de tiempo.

Mediante el uso de marcadores moleculares se puede aumentar la eficiencia de la selección fenotípica practicada en los programas de mejoramiento. Los perfiles proteicos han sido exitosamente utilizados en diversas especies como marcadores moleculares (De Luca *et al.*, 2000; Garelo *et al.*, 2000). Aunque son menos polimórficos que los marcadores de ADN brindan información sobre la presencia de variabilidad genética para caracteres que estarían asociados a distintos aspectos que hacen a la calidad de los frutos. Puesto que la síntesis proteica parece ser un componente esencial en el proceso de madurez de los frutos, la obtención de fracciones proteicas por medio de SDS-PAGE se convierte en un método sencillo y poco costoso que en una primera etapa permitiría caracterizar, seleccionar y manejar material genético exótico (Bretting y Widrechner, 1995). Si bien existen antecedentes en los que se han caracterizados genotipos uniformes de tomate en diferentes estados de madurez por la técnica de SDS-PAGE (Jagadeesh *et al.*, 2004; Pratta *et al.*, 2001), esta metodología no ha sido utilizada en generaciones que presentan variabilidad genética tal como son las generaciones segregantes. En una generación segregante como la F₂, la co-segregación de las bandas de proteínas polimórficas con caracteres relacionados a la calidad de los frutos permitiría identificar asociaciones genéticas que explicarían las diferencias observadas entre los genotipos de esta generación.

Los perfiles proteicos en dos estados de madurez del fruto, verde y rojo maduro, fueron obtenidos y evaluados en los genotipos progenitores, los híbridos y las generaciones segregantes de los tres cruzamientos. Resultaron

ser polimórficos entre genotipos progenitores e híbridos para un mismo estado de madurez así como también permitieron diferenciar estados de madurez para un mismo genotipo (Figura 4).

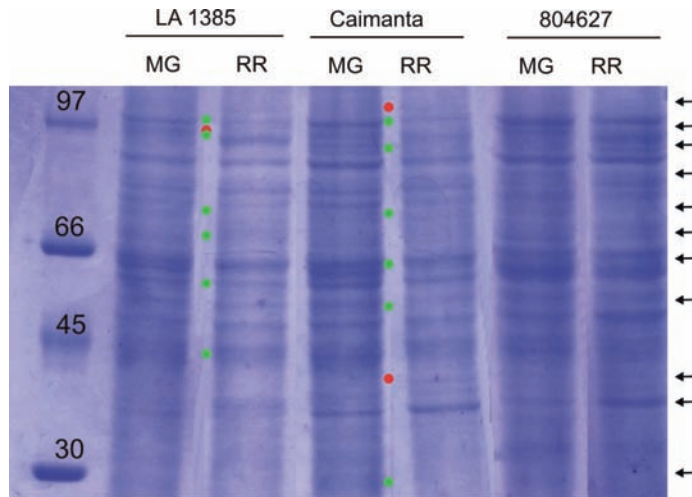
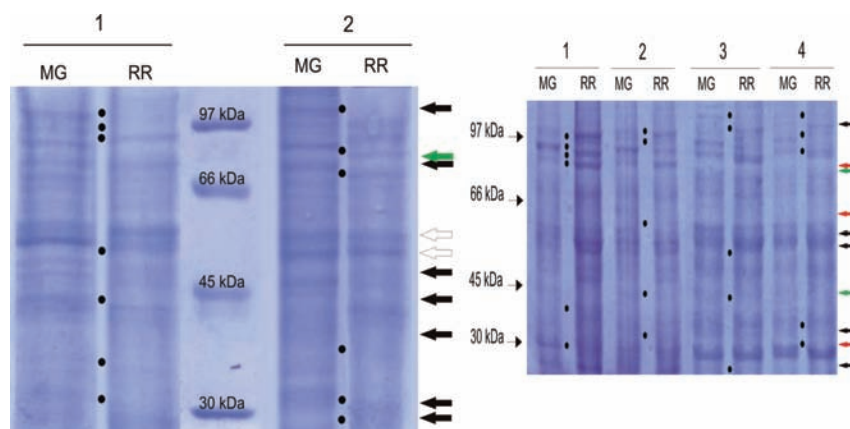


Figura 4. Perfiles proteicos de la entrada LA1385 de *S. lycopersicum* var. *cerasiforme*, el cultivar 'Caimanta' y la entrada 804627 de *S. lycopersicum*.

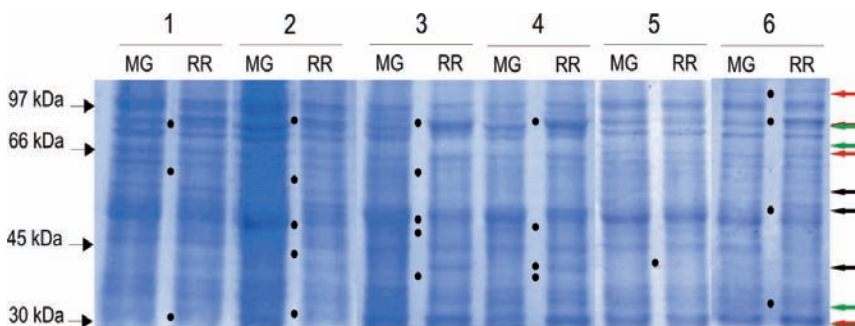
En la primera calle se muestran los marcadores de peso molecular y su masa. Los círculos verdes indican la presencia de la banda en el estado MG y ausente en el RR en la comparación entre estados para cada genotipo. Los círculos rojos indican la presencia de la banda en el estado RR y ausente en el MG. Las flechas a la derecha señalan alguno de los polimorfismos detectados entre los genotipos progenitores para un mismo estado de madurez del fruto.

En el análisis de las generaciones segregantes, los perfiles proteicos estuvieron asociados a caracteres de calidad de fruto (diámetro, altura, forma, peso, color, pH, acidez, dureza, contenido en sólidos solubles y vida poscosecha de los frutos) en los diferentes cruzamientos (Figura 5).



A - Perfiles proteicos de dos individuos F_2 (NxCe)

B - Perfiles proteicos de cuatro individuos F_2 (CxCe)



C - Perfiles proteicos de seis individuos F_2 (CxN)

Figura 5. Perfiles proteicos en las generaciones segregantes F_2 en los estados verde maduro (MG) y rojo maduro (RR).

En la Figura A se muestran los marcadores de peso molecular (calle 3); en las Figuras B y C se indican, a la izquierda, los pesos en kDa. Los círculos señalan el polimorfismo entre estados de madurez para cada genotipo. Las flechas a la derecha indican polimorfismos detectados entre los genotipos para un mismo estado de madurez del fruto. Las flechas blancas indican bandas monomórficas entre estados y genotipos. La flecha verde indica las bandas asociadas a caracteres cuantitativos en el estado verde maduro y las rojas en el estado rojo maduro.

Conclusiones y perspectivas

Tanto por las evaluaciones fenotípicas como moleculares, se pudo verificar que la vida poscosecha de los frutos puede ser prolongada por la acción de genes provenientes de cada uno de los genotipos progenitores utilizados. Entre los cruzamientos estudiados, el realizado entre el cv. 'Caimanta' y la entrada LA1385 de *S. lycopersicum* var. *cerasiforme* ofrece las mejores posibilidades para un programa de mejora para la vida poscosecha y otros caracteres de calidad en el fruto. Por lo tanto este modelo de análisis y los resultados así obtenidos permitirán lograr nuevos genotipos de tomate con calidad diferencial en sus frutos y una mayor vida poscosecha complementando al mejoramiento tradicional con la asistencia de herramientas moleculares.

Bibliografía

- Barry, C.S. and Giovannoni, J.J. 2006. Ripening in the tomato Green-ripe mutant is inhibited by ectopic expression of a protein that disrupts ethylene signaling. PNAS 10(20):7923–7928
- Boyazoglu, J. 2002. Point of view on GM organisms and traditional products - genuineness or innovation? Livest. Prod. Sci. 74:287-290.
- Beatti, B.B.; Kavanagh, E.E.; Mc Glasson, W.B.; Adams, K.H.; Smith, E.F.; Best, D.J. 1983. Fresh market tomatoes: A study of consumer attitudes and quality of fruit offered for sale in Sydney 1981 - 1982. Food Technol. in Austral. 35: 450.
- Blum, A.; Merei, M.; Wirsansky, I.; Ben-Arzi, S. 2005. The beneficial effects of tomatoes. E. J. Internal Medic. 16: 402-404.
- Bretting, P.K. and Widrechner, M.P. 1995. Genetic Markers and Plant Genetic Resource Management. Plant Breeding Rev. 13: 11-86.
- Buttery, R.G.; Teranishi, R.; Ling, R.C.; Flath, R.A.; Stern, D.J. 1989. Quantitative studies on origins of fresh tomato volatiles. J. Agr. Food Chem. 36:1247.
- Candolle A.D. 1886. Origine des plantes cultivees. Paris, F. Alcan, 1886.
- De Luca, S.; Creus, J.; O'Grazi, D.; Dondini, L.; Bregoli, A.; Serafín-Fracassini, D. 2000. Suber vegetative stages and cell cycle in *Helianthus tuberosus* protein pattern and their modification by spermidine. Plant Physiol. 156: 17-25.
- FAO. Base de datos Estadísticos 2009. FAOSTAT Agriculture data. <http://faostat.fao.org>
- Garello, G; Barthe, P.; Bonelli, M.; Bianco-Trinchant, J.; Le Page-Degivry, M.T. 2000. Abscisic acid regulated responses of dormant and non-dormant embryos of *H. annuus*: Role of ABA-inducible proteins. Plant Physiol. Bioch. 38: 473-482.

- Georgelis, N.; Scott, J.W.; Baldwin, E.A. 2006. Inheritance of high sugars from tomato accession PI 270248 and environmental variation between seasons. *J.Amer. Soc. Hort. Sci.* 131:41-45.
- Gur, A. and Zamir, D. 2004. Unused natural variation can lift yield barriers in plant breeding. *PLoS Biol* 2(10):1610-1615.
- Jagadeesh, B.H.; Prabha, T. N.; Srinivasan, K. 2004. Activities of glycosidases during fruit development and ripening of tomato (*Lycopersicum esculentum* L.): implication in fruit ripening. *Plant Sci.* 166: 1451–1459.
- Jenkins, J.A .1948. The origin of the cultivated tomato. *Economic Botany* 2: 379-392.
- Jones, R.A. and Scott, S.J. 1983. Improvement of tomato flavor by genetically increasing sugar and acid contents. *Euphytica* 32:845.
- Kearsey, M.J. and Pooni, H.S. 1996. The genetical analysis of quantitative traits. Chapman and Hall, London.
- Kovács, K.; Fray, R.G.; Tikunov, Y.; Graham, N.; Bradley, G., Seymour, G.B.; Bovy, A.G.; Grierson, D. 2009. Effect of tomato pleiotropic ripening mutations on flavour volatile biosynthesis. *Phytochemistry* 70: 1003-1008.
- Matas, A.J.; Gapper, N.E.; Chung, M.Y.; Giovannoni, J.J.; Rose, J.K.C. 2009. Biology and genetic engineering of fruit maturation for enhanced quality and shelf-life. *Curr. Opinion Biotech.* 20:197-203.
- Meli, V.S.; Ghosh, S.; Parva, T.N.; Chakraborty, S.; Datta, A. 2010. Enhancement of fruit shelf life by suppressing *N*-glycan processing enzymes. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 107: 2413-2418.
- Miller, J.C. and Tanksley, S.D. 1990. RFLP analysis of phylogenetic relationships and genetic variation in the genus *Lycopersicon*. *Theor. Appl. Gent.* 80: 437-448.
- Peralta, I.E.; Knapp, S.; Spooner, D.M. 2008. Taxonomy of wild tomatoes and their relatives (*Solanum* sect. *Lycopersicoides*, sect. *Juglandifolia*, sect. *Lycopersicon*; Solanaceae) / Iris E. Peralta, David M. Spooner, Sandra Knapp. Systematic botany monographs, v 84. Ann Arbor, Mich.: American Society of Plant Taxonomists.
- Pratta, G.R; Zorzoli, R.; Picardi, L.A. 1996. Evaluación de caracteres de interés agronómico en especies del género *Lycopersicon*. *Horticultura Argentina.* 15 (39): 25-32.
- Pratta, G.R.; Zorzoli, R.; Picardi, L.A.; Valle, E.M.; Carrillo, N. 2001. Characterization of tomato genotypes that differ in their fruit shelf-life by analysis of total pericarp protein patterns at two ripening stages. *Acta Hortic.* 546:483 – 487.

- Qaim, M. 2009. The Economics of Genetically Modified Crops. *Annu Rev Resour Econ* 1:665-693.
- Ranc, N.; Munos, S.; Santoni, S.; Causse, M. 2008. A clarified position for *Solanum lycopersicum* var. *cerasiforme* in the evolutionary history of tomatoes (*Solanaceae*). *BMC Plant Biology* 8.
- Rick, C.M. 1991. Tomato resources of South America reveal many genetic treasures. *Diversity* 7: 54-56.
- Rodríguez, G.R.; Pratta, G.R.; Zorzoli, R.; Picardi, L.A. 2006. Recombinant lines obtained from an interspecific cross between *Lycopersicon* species selected by fruit weight and fruit shelf life. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 131(5): 651-656.
- Smith, C.J.S.; Watson, C.F.; Ray, J.; Bird, C.R.; Morris, P.C.; Schuch, W.; Grierson, D. 1988. Antisense RNA inhibition of polygalacturonase gene expression in transgenic tomatoes. *Nature* 334:724-726.
- Wolters, C.J. and Gembert, L.J. van. 1990. Towards an integrated model of sensory attributes, instrumental data and consumer perception of tomatoes. Part I. Relation between consumer perception and sensory attributes. *Acta Hortic.* 259:91-106.
- Zorzoli, R.; Pratta, G.R.; Picardi, L.A. 1998. Efecto de los mutantes *nor* y *rin* y de genes silvestres sobre características del fruto en *Lycopersicon*. *Mendeliana* 13: 12-19.