**Universidade de São Paulo
Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”**

**Regulação do balanço vegetativo-reprodutivo pelo crescimento
semi-determinado em tomateiro (*Solanum lycopersicum* L. cv
Micro-Tom) e seu impacto na produtividade e eficiência no uso da
água**

Mateus Henrique Vicente

Dissertação apresentada para obtenção do título de
Mestre em Ciências. Área de concentração:
Fisiologia e Bioquímica de Plantas

**Piracicaba
2013**

Mateus Henrique Vicente
Engenheiro Agrônomo

Regulação do balanço vegetativo-reprodutivo pelo crescimento semi-determinado em tomateiro (*Solanum lycopersicum* L. cv Micro-Tom) e seu impacto na produtividade e eficiência no uso da água

Orientador:
Prof. Dr. **LÁZARO EUSTÁQUIO PEREIRA PERES**

Dissertação apresentada para obtenção do título de
Mestre em Ciências. Área de concentração:
Fisiologia e Bioquímica de Plantas

Piracicaba
2013

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação
DIVISÃO DE BIBLIOTECA - DIBD/ESALQ/USP

Vicente, Mateus Henrique

Regulação do balanço vegetativo-reprodutivo pelo crescimento semi-determinado em tomateiro (*Solanum lycopersicum* L. cv Micro-Tom) e seu impacto na produtividade e eficiência no uso da água / Mateus Henrique Vicente.- - Piracicaba, 2013.
87 p: il.

Dissertação (Mestrado) - - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", 2013.

1. Micro-Tom 2. Hábitos de crescimento 3. Produtividade 4. Eficiência no uso da água
5. Single flower truss 6. Water economy locus in *lycopersicum* 7. Self-pruning I. Título

CDD 635.642
V632r

"Permitida a cópia total ou parcial deste documento, desde que citada a fonte -O autor"

*Aos meus amados pais, Nilton e Lourdes
Pelo apoio incondicional e exemplo de vida.*

*Ao meu querido irmão, Felipe
Pelo companheirismo e amizade.*

*E aos meus tios, Luiz e Sônia
Por toda ajuda e convívio.*

Dedico.

*A minha amada amiga,
companheira e namorada, Adriane
Pelo incentivo, compreensão e carinho.*

Ofereço.

AGRADECIMENTOS

Acima de tudo e de todos, agradeço a Deus, pois sem Ele nada é possível.

Aos meus pais, Nilton e Lourdes e meu irmão Felipe pelo convívio fraternal, amizade e ajuda em vários momentos de minha vida.

A Adriane, aquela que sempre esteve ao meu lado tanto nos momentos de alegria quanto nos de tristeza, pela paciência, dedicação e amor. Te amo muuuiitoo! Ah, muito obrigado pela ajuda com os *imprints*.

Ao Prof. Dr. Lázaro Eustáquio Pereira Peres pelas orientações assíduas, ensinamentos, amizade, e confiança depositada em mim, o que faz dele não apenas um grande orientador, mas também um grande amigo. Graças a você pude perceber quão linda e, ao mesmo tempo intrigante, é a ciência.

À CAPES e à FAPESP pelo apoio financeiro durante da execução deste trabalho.

À ESALQ pela acolhida e apoio acadêmico.

Aos professores do programa de Fisiologia e Bioquímica de Plantas da ESALQ, Beatriz Appezzato, Daniel Scherer, Paulo de Castro; Ricardo Ferraz e Ricardo Kluge, pelo conhecimento transmitido.

Ao Prof. Dr. Rafael Vasconcelos Ribeiro por toda ajuda e contribuição para com a realização deste trabalho.

A Solizete pela amizade e toda a eficiência que lhe cabe.

A toda confraria do Laboratório do Controle Hormonal do Desenvolvimento muito obrigado pela amizade e “camaradagem”!!! No organograma do poleiro faço ressalva aos nomes: Ivan, Lucas, Cássia, Alice, Fred, Mariana, Maísa, Ariadne, Marcela, João Pedro, Eloísa, Ana, Fernanda, Guilherme (vulgo Ninfim), Stevan (mais conhecido como Cabelo), Gabriel, e Jonata. E também aos agregados mais frequentes Geraldo e Juliana. Espero que todos me entendam, pois tenho plena consciência de que todos me ajudaram, e muito, na execução deste trabalho, mas devo salientar a ajuda dos amigos Ivan, João Pedro, Fred, Eloísa, Mariana e Cássia.

Ao Agustin (novamente membro de nosso laboratório) pelas orientações e amizade.

Ao Joni pela ajuda na realização das análises de composição isotópica de carbono dos genótipos utilizados em experimentação.

Ao Vitti pelos cuidados com a casa de vegetação.

Aos professores da Fundação de Ensino Superior de Passos, em especial, aos professores Dr. Eduardo Collares e Dr. Antônio Paulino pela contribuição na minha formação e introdução a extensão e pesquisa científica, respectivamente.

Aos companheiros da república Lesma Lerda-PG Diego (Passa Tempo), Endson (Baiano), Guilherme, Hugo, Lucas, Mateus (Kiabo), Otávio (Alemão), Rafael (Carioca), Rubén, Stevan (Cabelo), Thiago, Yuri, e a Dona Elza pela ótima convivência, companheirismo e aprendizagem.

A todos os meus familiares e amigos que me incentivaram e apoiaram nesta caminhada, em especial, aos meus avós maternos (Terezinha e José Messias) e paternos (Ana Luzia e José Francisco) pelos exemplos de vida e perseverança.

Muito obrigado!!!

*"Se você quer ser bem sucedido,
precisa ter dedicação total,
buscar seu último limite e
dar o melhor de si."*

Ayrton Senna

*"Jamais considere seus estudos uma obrigação,
mas uma oportunidade invejável...
para aprender a conhecer a influência
libertadora da beleza do reino do espírito,
para seu próprio prazer pessoal e
para proveito da comunidade a qual seu
futuro trabalho pertencer."*

Albert Einstein

SUMÁRIO

RESUMO.....	11
ABSTRACT	13
LISTA DE FIGURAS	15
LISTA DE TABELAS	21
LISTA DE ABREVIATURAS.....	23
1 INTRODUÇÃO	25
2 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA.....	27
2.1 Padrão de crescimento dos vegetais e hábitos de crescimento do tomateiro	27
2.2 Base genética da transição do estágio vegetativo para o reprodutivo em tomateiro	29
2.3 Família gênica <i>SELF-PRUNING</i>	31
2.4 Balanço vegetativo/reprodutivo dos diferentes tipos de crescimento de tomateiro	33
2.5 Eficiência no uso da água	33
2.6 Micro-Tom como modelo genético e fisiológico.....	35
2.7 Objetivo	37
3 MATERIAL E MÉTODOS.....	39
3.1 Material vegetal	39
3.2 Obtenção dos genótipos.....	39
3.3 Condições de cultivo	40
3.4 Caracterização dos hábitos de crescimento na cultivar MT e seu desempenho produtivo.....	41
3.5 Eficiência no uso da água a longo prazo e discriminação isotópica de carbono	42
3.6 Determinação do balanço vegetativo/reprodutivo e da área foliar específica.....	45
3.7 Densidade estomática abaxial e adaxial	45
3.8 Variáveis fisiológicas baseadas em trocas gasosas.....	46
3.9 Resistência à seca	47
3.10 Análise estatística	48
4 RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	51
4.1 Caracterização dos hábitos de crescimento na cultivar de tomateiro Micro- Tom.....	51

4.2 Regulação do balanço vegetativo-reprodutivo pelo crescimento semi-determinado e a implicação desse hábito de crescimento na produtividade do tomateiro	59
4.3 Impacto do balanço vegetativo-reprodutivo ótimo na eficiência no uso da água.....	66
4.4 Impacto do crescimento semi-determinado sobre a resistência à seca de plântulas de tomateiro.....	71
5 CONCLUSÕES	77
REFERÊNCIAS.....	79

RESUMO

Regulação do balanço vegetativo-reprodutivo pelo crescimento semi-determinado em tomateiro (*Solanum lycopersicum* L. cv Micro-Tom) e seu impacto na produtividade e eficiência no uso da água

O hábito de crescimento influencia o balanço entre o desenvolvimento vegetativo e o reprodutivo das plantas. Este, por sua vez, está diretamente vinculado a diversas variáveis de interesse agrônomo, como produtividade e consumo de água. Em tomateiro, existem três hábitos de crescimento conhecidos: determinado, indeterminado e semi-determinado, sendo esse último na verdade determinado, porém com uma extensão do ciclo vegetativo. Cultivares de crescimento determinado são largamente utilizadas para produção de tomates destinados à indústria (molhos e ketchups), e as indeterminadas destinadas ao consumo *in natura*. Por outro lado, genótipos de crescimento semi-determinado, embora ainda sejam pouco explorados, apresentam-se como ótimas opções tanto para indústria quanto para o consumo *in natura*. Diante disto, o presente trabalho teve por objetivo avaliar a implicação do hábito de crescimento semi-determinado no desempenho produtivo e na eficiência no uso da água de plantas de tomateiro. Para tal, genótipos com diferentes hábitos de crescimento foram produzidos, por meio de introgressões de variações alélicas que afetam o hábito de crescimento das plantas, no *background* genético da cultivar miniatura de tomateiro Micro-Tom (MT). A caracterização desses genótipos demonstrou que os materiais de crescimento semi-determinado apresentam um atraso no florescimento, emitindo em média uma folha a mais antes da formação da primeira inflorescência. Além disso, verificasse que essas plantas apresentam uma altura intermediária entre genótipos de crescimento determinado e indeterminado, aos 50 dias após a semeadura. Já para características agrônomicas, constatou-se um aumento significativo na produtividade e no conteúdo de sólidos solúveis totais (brix) nos frutos dos genótipos de crescimento semi-determinado em comparação com o de crescimento determinado. Os dados sugerem que esse efeito seja resultante de um balanço mais equilibrado entre o desenvolvimento vegetativo e o reprodutivo, evidenciado pela ausência de diferença significativa na partição de massa seca oriunda do desenvolvimento vegetativo e do reprodutivo nesses genótipos, quando comparados aos genótipos de crescimento determinado e indeterminado. A eficiência no uso da água (EUA) foi avaliada tanto gravimetricamente (massa seca total produzida por quantidade de água transpirada), quanto através de discriminação isotópica. Os genótipos de crescimento semi-determinado apresentaram maior EUA do que os genótipos determinado e indeterminado aos 50 dias após a semeadura. Curiosamente, as plantas de crescimento semi-determinado mostraram-se mais resistentes, quando submetidas a um estresse de seca, que o genótipo de crescimento determinado utilizado como controle nas avaliações. Entretanto, são necessários estudos para elucidar o mecanismo envolvido nesta resistência. Em conclusão, os resultados aqui apresentados sugerem que os genótipos de crescimento semi-determinado atingiram o balanço ótimo entre desenvolvimento vegetativo e reprodutivo, de forma a aumentar concomitantemente, produtividade, conteúdo de brix nos frutos, e eficiência no uso da água.

Palavras-chave: Micro-Tom; Hábitos de crescimento; Produtividade; Eficiência no uso da água; Single flower truss; Water economy locus in *lycopersicum*; Self-pruning

ABSTRACT

Regulation of the vegetative-to-reproductive balance through the semi-determinate growth habit in tomato (*Solanum lycopersicum* L. cv Micro-Tom) and its impact in the productivity and water use efficiency

Growth habit influences the balance between vegetative and reproductive development of plants. This, in turn, is directly linked to several variables of agronomic interest, such as yield and water-use efficiency (WUE). In tomato, there are three growth habits: determinate, indeterminate and semi-determinate, the latter being actually determinate, but with an extension of the vegetative cycle. Cultivars of determinate growth are widely used for processing-tomato industry (sauces and ketchups), and indeterminate for *in natura* consumption (production to salads). On the other hand, semi-determinate growth genotypes, although are still poorly explored, they present an excellent option for both the industry and *in natura* consumption. Thus, the aim of the present study was to evaluate the implication of the semi-determinate growth habit in productive performance and in WUE of tomato plants. For this reason, genotypes with different growth habits were produced through introgression of allelic variations that affect the plants growth habit, in the genetic background of the tomato cultivar Micro-Tom (MT). The characterization of these genotypes showed that the semi-determinate growth materials exhibit a delay in flowering, producing on average one extra leaf before the first inflorescence formation. In addition, this architecture presents an intermediate height between determinate and indeterminate growth genotypes, 50 days after sowing. As for agronomic traits, we found a significant increase in yield and total soluble solids content (brix) in the fruits of semi-determinate growth genotypes compared with determinate growth. Our data suggest this effect is resulting from a more balanced vegetative and reproductive development, evidenced by the absence of significant difference on the dry matter partition derived from the vegetative and reproductive development in these genotypes, when compared to determinate and indeterminate growth genotypes. WUE was evaluated both gravimetrically (dry mass produced per amount of water transpired), and through isotopic discrimination. The semi-determinate growth genotypes showed higher WUE than determinate and indeterminate genotypes at 50 days after sowing. Interestingly, the plants of semi-determinate growth were more resistant than determinate growth genotype used as control, when exposed to drought stress. However, studies are needed to elucidate the mechanism involved in this resistance. In conclusion, the results presented here suggest that the genotypes of semi-determinate growth reached the optimal balance between vegetative and reproductive development, in order to increase concomitantly, productivity, brix content in the fruits, and WUE.

Keywords: Micro-Tom; Growth habits; Productivity; Water use efficiency; Single flower truss; Water economy locus in *lycopersicum*; Self-pruning

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1 – Hábito de crescimento do tomateiro. (A) indeterminado, (B) determinado e (C) semi-determinado. P_n representa a última folha emitida antes da transição do meristema vegetativo para floral, que ocorre após a formação de 6-12 folhas no caule principal, podendo variar em função da interação com o meio ambiente e com o *background* genético. SI representa as folhas das unidades simpodiais, sendo estas representadas pela alternância de cores (azul e cinza). Note que, em tomateiro de crescimento indeterminado a unidade simpodial é composta por três folhas (SI1-SI3) e uma inflorescência, e que, embora a terceira folha de cada unidade simpodial forme-se antes da inflorescência, ela posiciona-se acima desta, devido ao crescimento vigoroso da gema localizada na axila da mesma. Já em tomateiro de crescimento determinado, esse número de folhas por unidade simpodial reduz gradativamente, terminando em duas inflorescências consecutivas. Em cultivares de crescimento semi-determinado, a unidade simpodial é formada por duas folhas e uma inflorescência. Neste esquema as brotações laterais não foram representadas. Adaptado de Fridman et al.(2002).....29
- Figura 2 – Localização aproximada dos genes da família *SELF-PRUNING* (*SP*). O alelo *SP6A* não se expressa em tomateiro, sendo sua transcrição observada somente em outras espécies do gênero *Solanum* (CARMEL-GOREN et al., 2003; NAVARRO et al., 2011). O alelo *SP3D* trata-se do *SFT*, o qual, apesar de homólogo em termos de sequência, possui função contrária ao *SP*, isto é, ele induz o florescimento (LIFSCHITZ; ESHED, 2006)32
- Figura 3 – Hábitos de crescimento no *background* genético MT. (A) Determinado, (B) Semi-determinado, (C) Indeterminado. P, R e SI representam as folhas no caule principal, no secundário e na unidade simpodial, respectivamente. Note que o material de crescimento determinado, normalmente, cessa o crescimento após a formação de duas inflorescências, e o semi-determinado

após a emissão de três, o que difere do padrão de crescimento apresentado por plantas de tomateiro em outros *backgrounds*, embora o resultado final seja a determinação das plantas. Além disto, crescimento semi-determinado também apresenta um pequeno atraso no florescimento quando comparado aos crescimentos determinado e indeterminado, e formação de uma unidade simpodial antes da determinação. Por outro lado, o crescimento indeterminado na cultivar MT segue o mesmo padrão que em outros *backgrounds*, isto é, formando unidades simpodiais compostas por três folhas e uma inflorescência. A alternância de cores (azul e cinza) das letras SI em C delimitam as unidades simpodiais do material de crescimento determinado.....36

Figura 4 – Representação do ângulo (α) de inserção da folha no caule principal determinado com auxílio do programa AutoCad 201041

Figura 5 – (A) Visão geral do vaso tipo Leonard ou vaso capilar, a seta vermelha indica o ponto de encache entre os dois compartimentos do vaso. (B) Compartimento onde é colocado o substrato para estabelecimento da planta. Observe o cordão de algodão (seta azul), através do qual se estabelece a capilaridade e, conseqüentemente, o fornecimento de água. (C) Representação de como o papel alumínio foi colocado sobre o vaso para minimizar a evaporação de água do substrato43

Figura 6 – Comparativo entre os diferentes tipos de hábito de crescimento de plantas de tomateiro no background genético da cultivar MicroTom (MT) crescidas em casa de vegetação. (A) Imagem representativa dos genótipos utilizados em experimentação, aos 55 dias após a semeadura (DAS). Da esquerda para direita: MT, crescimento determinado; MT-*Sp* e MT-*sft*, crescimento indeterminado; *sft*+, MT-*Well* e *Well*+, crescimento semi-determinado. As setas indicam o local de inserção da primeira inflorescência de cada genótipo. Barra = 5 cm. (B) Quinta folha completamente expandida de cada genótipo, aos 50 DAS. Note as alterações no padrão de dissecação e de número de folíolos decorrentes da expressão diferenciada dos genes *SP* e *SFT*, corroborando Shalit et al. (2009). Barras = 5 cm. Os dados quantitativos da área dessas folhas são apresentados na

Figura 7E. (C) Secção transversal do caule de cada um dos genótipos, aos 70 (DAS). Observe que o gene *SFT* apresenta grande influência na expansão radial do caule. Barras = 5 mm52

Figura 7 – Caracterização da fenologia foliar dos tipos de hábito de crescimento no background MT. (A) Número de folhas emitidas antes da primeira inflorescência ($n = 10$ plantas). Note que os genótipos de crescimento semi-determinado apresentam um atraso no florescimento, assim como, o genótipo indeterminado MT-*sft*. (B) Número total de folhas no caule principal de plantas com 55 DAS ($n = 10$ plantas). (C) Altura média de 10 plantas de cada genótipo no local de inserção da primeira inflorescência do caule principal (55 DAS). (D) Altura das plantas no caule principal aos 55 DAS ($n = 10$ plantas). Note que a altura do caule principal de genótipos semi-determinados é intermediária entre o determinado e o indeterminado. (E) Área foliar da quinta folha completamente expandida e (F) área foliar total de cada genótipo aos 50 DAS ($n = 12$ plantas). Barras com as mesmas letras não diferem entre si pelo teste de Tukey ao nível de 1 % de probabilidade. Os dados são média $\pm$ erro padrão55

Figura 8 – Caracterização fenológica dos genótipos. (A) Representação esquemática de uma planta Micro-Tom indicando o caule principal (seta azul) e o caule secundário (seta vermelha). (B) Altura das plantas no caule secundário aos 55 DAS ($n = 10$ plantas). (C) Massa seca total das plantas de cada genótipo ($n = 12$ plantas). Barras com as mesmas letras não diferem entre si pelo teste de Tukey ao nível de 1 % de probabilidade. Os dados são média $\pm$ erro padrão57

Figura 9 – Componentes de produtividade avaliados em plantas com 95 DAS. (A) Produtividade de fruto por planta de cada genótipo ($n = 10$ plantas). (B) Peso médio do fruto por genótipo ($n = 10$ frutos). (C) Porcentagem média de sólidos solúveis totais (SST ou brix) de 10 frutos de cada genótipo, quantificado ao fim do experimento. Barras com as mesmas letras não diferem entre si pelo teste de Tukey ao nível de 1 % de probabilidade. Os dados são média $\pm$ erro padrão61

Figura 10 – Interação do balanço vegetativo-reprodutivo e os diferentes hábitos de crescimento na produtividade do tomateiro. (A) Número total de frutos por planta de cada genótipo. Valor médio de 10 plantas aos 95 DAS. (B) Frequência de frutos colhidos em 10 plantas de cada genótipo (95 DAS) e separados em quatro classes de acordo com a massa dos mesmos (FARINHA, 2008): Classe A = frutos com mais de seis gramas; Classe B = frutos com massa entre 4 e 6 gramas; Classe C = frutos com massa entre 2,5 e 3,9 gramas; e Classe D = frutos com menos de 2,5 gramas. (C-D) Balanço entre o desenvolvimento vegetativo (C) e o reprodutivo (D) dos diferentes genótipos utilizados em experimentação, aos 105 DAS (n = 10 plantas), representado através da contribuição, em porcentagem, dos componentes do desenvolvimento vegetativo (raízes, caules e folhas) e do reprodutivo (flores e frutos), na massa seca total das plantas. Barras com as mesmas letras não diferem entre si pelo teste de Tukey ao nível de 1 % de probabilidade. Os dados são média $\pm$ erro padrão.....62

Figura 11 – Comparativo da variável estimada resultante da multiplicação do teor de Brix (%) pela produtividade de fruto dividido por 100, a qual é de grande importância da indústria de processamento de tomate, pois quanto maior esse valor, mais eficiente será a produção de concentrados desses frutos (ESHED; GERA; ZAMIR, 1996; TANKSLEY et al., 1996; GRANDILLO; ZAMIR; TANKSLEY, 1999; KRIEGER; LIPPMAN; ZAMIR, 2010). Em (A) foi levado em consideração à produtividade total de frutos de cada genótipo, ou seja, frutos maduros e verdes. Em (B) considerou-se apenas a produtividade de frutos maduros (n = 10 plantas). Barras com mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey ao nível de 1 % de probabilidade. Os dados são média $\pm$ erro padrão64

Figura 12 – Comparativos do rendimento de fruto entre plantas representativas de cada genótipo. (A) MT, (B) MT-*Sp*, (C) MT-*sft*, (D) MT-*sft*+, (E) MT-*W18* e (F) MT-*W18*+. Barras de escala = 5 cm. (G) Número médio de frutos por planta (n = 10 plantas). Note que as plantas que carregam o alelo *Well* (MT-*Well* e *Well*+) apresentam uma

maior uniformidade na maturação dos frutos. Barras com as mesmas letras, maiúsculas nas barras vermelhas e minúsculas nas barras verdes, não diferem entre si pelo teste de Tukey ao nível de 1 % de probabilidade. Os dados são média $\pm$ erro padrão 65

Figura 13 – Economia do uso de água dos diferentes tipos de hábitos de crescimento no background genético MT. (A) Eficiência no uso da água a longo prazo ($n = 12$ plantas) obtida por método gravimétrico, ou seja, através da relação entre massa seca total (em gramas) e volume de água consumida (em quilogramas) pelas plantas durante 32 dias após o transplante (50 DAS). (B) Discriminação isotópica de carbono avaliada em folhas de plantas com 50 DAS ($n = 5$ plantas). Observe que, a exceção do genótipo MT-*sft*, todos os genótipos apresentam valores de $EUA_{\text{longo prazo}}$ e de discriminação isotópica de carbono inversamente proporcionais. Barras com mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey ao nível de 1 % de probabilidade. Os dados são média $\pm$ erro padrão 67

Figura 14 – Teste comparativo de resistência à dessecação de genótipos de tomateiro com diferentes hábitos de crescimento. Percentual médio de plântulas murchas de cada genótipo no vaso após o início do murchamento ($n = 2$ vasos), sendo (A) referente aos valores médios dos genótipos MT e MT-*Sp*; (C) MT e *sft*/+; (E) MT e MT-*sft*; (G) MT e MT-*Well*^f; e (I) MT e *Well*^f/+. Note que os genótipos de crescimento semi-determinado (*sft*/+, MT-*Well*^f e *Well*^f/+) apresentam uma maior resistência à dessecação quando comparados ao controle de crescimento determinado MT. Imagem demonstrativa do estado das plântulas momentos antes da reidratação, onde (B) refere-se ao vaso contendo MT e MT-*Sp*; (D) MT e *sft*/+; (F) MT e MT-*sft*; (H) MT e MT- *Well*^f; e (J) MT e *Well*^f/+. As áreas hachuradas em azul e vermelho representam, respectivamente, a maior e menor resistência à dessecação de um dado genótipo em comparação ao controle MT. Barra = 15 cm 72

Figura 15 – Porcentagem de plântulas túrgidas de cada genótipo ao longo de 120 horas após a reidratação das mesmas, sendo (A) referente as

plântulas dos genótipos MT e MT-*Sp*; (C) MT e *sft*/+; (E) MT e MT-*sft*; (G) MT e MT-*Well*; e (I) MT e *Well*/+. Observe que os genótipos de crescimento semi-determinado exibem uma maior recuperação das plântulas quanto comparado ao controle MT. Imagens representativas dos genótipos 120 horas após a reidratação, onde (B) representa o vaso no qual foram semeados MT e MT-*Sp*; (D) MT e *sft*/+; (F) MT e MT-*sft*; (H) MT e MT-*Well*; e (J) MT e *Well*/+. As áreas hachuradas em azul e vermelho representam, respectivamente, a maior e menor taxa de recuperação de plântulas de um genótipo em comparação ao controle MT Barra = 15 cm.....73

Figura 16 – Conteúdo relativo de água (CRA) de plântulas de tomateiro cv. MT com diferentes hábitos de crescimento, ao longo de um período compreendido entre a interrupção da irrigação e início do murchamento das plântulas. (A-E) CRA das folhas (referente as duas primeiras folha acima do cotilédono), onde (A) refere-se aos genótipos MT e MT-*Sp*; (B) a MT e MT-*sft*; (C) a MT e *sft*/+; (D) a MT e MT-*Well*; e (E) a MT e *Well*/+. Observe que os genótipos *sft*/+ e MT-*Sp* mantêm valores de CRA nas folhas mais alto que o controle MT a medida que o estresse hídrico torna-se mais severo. (F-I) CRA do caule (referente a toda extensão caulinar das plântulas), sendo que (F) representa os valores de CRA dos materiais MT e MT-*Sp*; (G) MT e MT-*sft*; (H) MT e *sft*/+; (I) MT e MT-*Well*; e (J) MT e *Well*/+. Note que os materiais que carregam o alelo *Well* apresentam valores de CRA_{caule} evidentemente maiores que o controle MT. Cada ponto nos gráficos representam os valores médios de quatro amostras experimentais. Os dados são média ± erro padrão75

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 – Genótipos no <i>background</i> genético MT utilizados em experimentação e seu hábito de crescimento.....	39
Tabela 2 – Valores médios e coeficiente de variação do ângulo de inserção da quarta folha, do diâmetro do caule ($\emptyset$) no sexto, sétimo e oitavo entrenó, e do comprimento do caule no terceiro, quarto e quinto entrenó de plantas tomateiro cv. MicroTom com diferentes hábitos de crescimento.	53
Tabela 3 – Valores médios e coeficiente de variação referente à densidade estomática (DE) nas faces abaxial e adaxial das folhas, área foliar específica (AFE), assimilação de CO ₂ (A), condutância estomática (gs), transpiração (E), EUA _{intrínseca} (A/gs), e EUA _{instantânea} (A/E) de plantas tomateiro cv. MicroTom com diferentes hábitos de crescimento.....	70

LISTA DE ABREVIATURAS

- A – assimilação de CO_2
 AFE – área foliar específica
 CRA – conteúdo relativo de água
 DAS – dias após a semeadura
 E – transpiração
 EUA – eficiência no uso da água
 g_s – condutância estomática
 MT – Micro-Tom
sft – *single flower truss*
Sp – *Self-pruning*
Well – *Water economy locus in lycopersicon*
 $\Delta^{13}\text{C}$ – discriminação isotópica de carbono

1 INTRODUÇÃO

O hábito de crescimento das plantas tem grande impacto no desempenho produtivo de várias culturas de importância agronômica, pois afeta diversos parâmetros, como produtividade, maturação do produto de interesse, e manejo cultural. Em tomateiro (*Lycopersicon esculentum* Mill. Syn *Solanum lycopersicum* L.), cujo padrão de crescimento é simpodial, existem três tipos de hábito de crescimento, denominados como determinado, semi-determinado e indeterminado (FRIDMAN et al., 2002).

A definição do hábito de crescimento em tomateiro é controlada principalmente pelos genes da família *SELF-PRUNING* (*SP*), a qual é composta por seis membros (CARMEL-GOREN et al., 2003). Entre eles, destacam-se: *SP*, cujo alelo defectivo *sp* em homozigose produz plantas de hábito de crescimento determinado (PNUELI et al. 1998); *SP9D* e *SP5G*, cujos alelos oriundos da espécie selvagem *S. pennellii* conferem crescimento semi-determinado quando introgridido em cultivares de tomateiro contendo o alelo *sp* (FRIDMAN et al., 2002; JONES et al., 2007); e *SINGLE FLOWER TRUSS* (*SFT* ou *SP3D*), cujo alelo defectivo *sft* em heterozigose e em conjunto com o alelo recessivo *sp* em homozigose produz plantas com crescimento semi-determinado (KRIEGER; LIPPMAN; ZAMIR, 2010).

Genótipos de tomateiro com crescimento determinado são utilizados na indústria devido a sua uniformidade na maturação de frutos, o que facilita a colheita mecanizada. Porém, nesses genótipos, a priorização do desenvolvimento reprodutivo em detrimento do vegetativo conduz a uma diminuição na produtividade e no conteúdo de sólidos solúveis (brix) dos frutos (FRIDMAN et al., 2002). Já as cultivares de crescimento indeterminado, destinadas à produção de tomate para consumo *in natura*, limitam a produtividade pelo desenvolvimento vegetativo mais acentuado.

Por outro lado, plantas de crescimento semi-determinado costumam apresentar um aumento concomitante na produtividade e no conteúdo de brix dos frutos (FRIDMAN et al., 2002; CARMEL-GOREN et al., 2003; KRIEGER et al., 2010). Aparentemente, essas plantas parecem atingir um balanço ótimo entre o desenvolvimento vegetativo e o reprodutivo, fazendo jus a expressão de filósofo

grego Aristóteles: “*in medius virtus est*”¹. Logo, considerando que um melhor balanço vegetativo-reprodutivo pode significar uma regulação fina dos processos de assimilação de CO₂ e transpiração, também pode se esperar uma maior eficiência no uso da água (EUA) em plantas com crescimento semi-determinado.

Desta forma, o presente trabalho teve como objetivo avaliar o impacto do crescimento semi-determinado no desempenho produtivo e na eficiência no uso da água de plantas de tomateiro. Além disso, buscou-se avaliar a regulação do balanço vegetativo-reprodutivo em genótipos com diferentes hábitos de crescimento. Para tal, foi analisado a produtividade e a eficiência no uso da água de genótipos de crescimento semi-determinado em comparação com materiais de crescimento determinado e indeterminado, em um mesmo background genético, que é a cultivar Micro-Tom. Posteriormente, foi determinado se o aumento na produtividade e no conteúdo de brix dos frutos de plantas com hábito de crescimento semi-determinado é decorrente de um balanço ótimo entre o desenvolvimento vegetativo e reprodutivo.

¹ “*In medius virtus est*” expressão em latim que significa “no meio está à virtude”.

2 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

2.1 Padrão de crescimento dos vegetais e hábitos de crescimento do tomateiro

A arquitetura das plantas apresenta grande importância na determinação de características agrônomicas, pois pode influenciar na produção, alterando o balanço entre desenvolvimento vegetativo e reprodutivo, e na facilidade de colheita, pois afeta o porte da planta e o estágio de maturação dos frutos. A diversidade de arquitetura apresentada pelas plantas é resultante de modificações nos padrões de ramificação, denominados de crescimento monopodial e simpodial (BELL, 2002; JONES et al., 2007).

No padrão de crescimento monopodial, o mesmo meristema apical mantém sua atividade durante todo ciclo de vida da planta, havendo, portanto, uma clara distinção entre as fases vegetativa e reprodutiva (SCHMITZ; THERES, 1999). Em *Antirrhinum* e *Arabidopsis*, espécies monopodiais, o meristema apical produz folhas até que haja um sinal de indução floral (e.g. fotoperíodo), que resulta na transição final do desenvolvimento vegetativo para o reprodutivo (BRADLEY et al., 1996; SHANNON; MEEKS-WAGNER, 1993; MA, 1998; PNEULI et al., 1998). Muitas dessas espécies são anuais, mas espécies perenes com crescimento monopodial possuem um crescimento contínuo do ápice meristemático, sendo que as inflorescências somente surgem nas gemas axilares, como, por exemplo, nos ramos plagiotrópicos do cafeeiro (*Coffea arabica* e *C. canephora*).

No padrão de crescimento simpodial as fases vegetativa e reprodutiva alternam regularmente ao longo do desenvolvimento das unidades simpodiais (PNEULI et al., 1998). Em tomateiro (*Lycopersicum esculentum* Mill. Syn *Solanum lycopersicum* L.), uma espécie simpodial, o ápice vegetativo primário termina em uma inflorescência, após a formação de 6-12 folhas; porém o crescimento da planta continua a partir do meristema lateral logo abaixo desta inflorescência (SAMACH; LATAN, 2007). Esse meristema, por sua vez, forma de 1-3 folhas, dependendo do hábito de crescimento da planta, antes de lançar uma nova inflorescência, caracterizando assim, uma unidade simpodial (PNEULI et al., 1998). Espécies simpodiais podem apresentar três tipos de hábito de crescimento: determinado, semi-determinado e indeterminado (Figura 1).

Em plantas de tomateiro com hábito de crescimento indeterminado, as unidades simpodiais são compostas geralmente por três folhas e uma inflorescência (Figura 1A) (SAMACH; LATAN, 2007). Entretanto, nas cultivares de crescimento determinado, a partir da emissão da primeira inflorescência, o número de folhas por unidade simpodial vai reduzido gradativamente, terminando em duas inflorescências consecutivas, após a formação de cinco ou seis inflorescências no eixo principal (Figura 1B). Por fim, todos os meristemas vegetativos dessa planta, os quais formam folhas e ramos, se transformam em meristemas florais (FRIDMAN et al., 2002).

Já em cultivares com hábito de crescimento semi-determinado, as unidades simpodiais apresentam duas folhas, havendo interrupção do crescimento vegetativo normalmente após a oitava inflorescência (Figura 1C) (FRIDMAN et al., 2002). Desse modo, o hábito de crescimento semi-determinado representa uma extensão do crescimento vegetativo, embora o resultado final seja a predominância do crescimento reprodutivo, como no crescimento determinado.

Figura 1 – Hábito de crescimento do tomateiro. (A) indeterminado, (B) determinado e (C) semi-determinado. P_n representa a última folha emitida antes da transição do meristema vegetativo para floral, que ocorre após a formação de 6-12 folhas no caule principal, podendo variar em função da interação com o meio ambiente e com o *background* genético. SI representa as folhas das unidades simpodiais, sendo estas representadas pela alternância de cores (azul e cinza). Note que, em tomateiro de crescimento indeterminado a unidade simpodial é composta por três folhas (SI1-SI3) e uma inflorescência, e que, embora a terceira folha de cada unidade simpodial forme-se antes da inflorescência, ela posiciona-se acima desta, devido ao crescimento vigoroso da gema localizada na axila da mesma. Já em tomateiro de crescimento determinado, esse número de folhas por unidade simpodial reduz gradativamente, terminando em duas inflorescências consecutivas. Em cultivares de crescimento semi-determinado, a unidade simpodial é formada por duas folhas e uma inflorescência. Neste esquema as brotações laterais não foram representadas. Adaptado de Fridman et al.(2002)

2.2 Base genética da transição do estágio vegetativo para o reprodutivo em tomateiro

O hábito de crescimento é moldado pela transição do estágio vegetativo para o reprodutivo, o qual se inicia com a indução da primeira inflorescência. Em

tomateiro, o principal determinante do hábito de crescimento é o gene *SELF-PRUNING* (*SP*). Plantas contendo o alelo funcional (*Sp*) apresentam crescimento indeterminado, devido à formação sucessiva de unidades simpodiais. No entanto, o alelo recessivo *sp*, que apareceu espontaneamente na Flórida em 1914 (RICK, 1978), limita o número de unidades simpodiais formadas, resultando em uma planta mais compacta, com crescimento limitado das ramificações, caracterizando assim um hábito de crescimento determinado (YEAGER, 1927; MACATHUR, 1932). Tal mutação vem sendo explorada desde então no desenvolvimento de cultivares destinadas à produção de “tomate industrial” (para produção de molhos e ketchups), devido a facilidade de manejo e colheita mecanizada, já que não necessitam de estaqueamento e possuem uma maturação bem uniforme dos frutos.

O gene *SP* pertence à mesma família dos genes *CENTRORADIALIS* (*CEN*) e *TERMINAL FLOWER 1* (*TFL1*) presentes em *Antirrhinum* e *Arabidopsis*, respectivamente, e é considerado um inibidor do florescimento, requerido para manter, embora de modo cíclico, o estágio vegetativo do meristema apical (PNUELI et al., 1998, 2001; CARMEL-GOREN et al., 2003; LIFSCHITZ et al., 2006). Em tomateiro, a primeira inflorescência forma-se quando há uma redução nos níveis de expressão do gene *SP* no meristema apical primário. Esse processo se reinicia a cada unidade simpodial, sendo que no caso do alelo recessivo *sp*, a não expressão desse gene leva a formação de duas inflorescências consecutivas (PNUELI et al., 1998).

Essa transição do desenvolvimento vegetativo para o reprodutivo em plantas superiores é controlada por sinais internos e ambientais (LIFSCHITZ; ESHED, 2006). Na década de 1930, Mikhail Chailakhyan postulou a existência de um fitohormônio universal responsável pela indução do florescimento, o qual foi denominado florigeno. As evidências que apoiam a existência deste hormônio vêm de experimentos pioneiros de enxertia, onde plantas não induzidas ao florescimento floresciam após receberem enxerto de plantas induzidas (TAIZ; ZEIGER, 2009).

Durante mais de 70 anos, a identidade do florigeno manteve-se como uma incógnita, apesar da abundância de dados experimentais comprovando a transmissão desse “fitohormônio” (ZEEVAART, 2008). Atualmente, sabe-se que um dos componentes do florigeno é a proteína codificada pelo gene *Flowering Locus T* (*FT*), que induz o florescimento em plantas de dia longo e de dia curto, como *Arabidopsis* e arroz, respectivamente (LIFSCHITZ; ESHED, 2006; TOAKA et al.,

2011). Em tomateiro, o gene que codifica uma proteína homóloga ao *FT* de *Arabidopsis* é o *Single Flower Truss (SFT)* (LIFSCHITZ et al., 2006), o qual inicialmente foi denominado como *SP3D* (CARMEL-GOREN et al., 2003) e também como *Tomato Flowering Locus T (TFT)* (TEPER-BAMNOLKER; SAMACH, 2005).

Plantas carregando o alelo recessivo *sft* apresentam florescimento tardio, florescendo somente após a emissão de 15 a 20 folhas, e formação de flores únicas separadas por um número variado de folhas, resultante da conversão de uma inflorescência com desenvolvimento normal para uma inflorescência vegetativa indeterminada (MOLINERO-ROSALES et al., 2004; LIFSCHITZ; ESCHED, 2006; SHALIT et al., 2009). Por outro lado, em plantas transgênicas exibindo superexpressão de *SFT* a primeira inflorescência aparece precocemente após três ou quatro folhas ao invés de 6 a 12, como ocorre comumente no tomateiro (LIFSCHITZ et al., 2006; SHALIT et al., 2009). Contudo, plantas que carregam o alelo recessivo *sp* e a mutação *sft* em heterozigose, apresentam um hábito de crescimento semi-determinado (KRIEGER; LIPPMAN; ZAMIR, 2010).

2.3 Família gênica ***SELF-PRUNING***

Embora os genes *SP* e *SFT* tenham funções opostas, sendo *SP* um repressor e *SFT* um indutor do florescimento (LIFSCHITZ et al., 2006), são genes homólogos que atuam no controle do hábito de crescimento das plantas e estão localizados, respectivamente, nos cromossomos 6 e 3 do tomateiro (Figura 2). Hanzawa, Money e Bradley (2005) demonstraram que os ortólogos desses genes em *Arabidopsis* codificam proteínas altamente semelhantes, tanto que, a substituição de um aminoácido na proteína *FT* converte a mesma em repressor do florescimento. Lifschitz et al. (2006) analisando a sequência de cinco alelos *sft* mutados constataram que dois deles eram oriundos também da substituição de um aminoácido por outro, no caso uma treonina por uma isoleucina. Logo, ambos os genes pertencem a uma pequena família gênica, denominada *Self-pruning*, a qual é composta por mais quatro genes que foram mapeados nos cromossomos 2 (*SP2I*), 5 (*SP5G*), 6 (*SP6A*) e 9 (*SP9D*) (CARMEL-GOREN et al., 2003).

Apesar, do gene *SP6A* estar presente no tomateiro, sua expressão não é observada nesta espécie, sendo verificada apenas em outras espécies do gênero *Solanum*, como *S. pennellii* (CARMEL-GOREN et al., 2003) e *S. tuberosum*

(NAVARRO et al., 2011). Assim, dentre essas variações alélicas naturais, destaca-se os alelos *SP9D* e *SP5G* de *S. pennellii*, os quais conferem ao tomateiro um crescimento semi-determinado quando introgridido em cultivares contendo o alelo recessivo *sp* (FRIDMAN et al., 2002; JONES et al., 2007).

Particularmente, em genótipo de crescimento indeterminado, o alelo *SFT* de *S. pennellii*, que corresponde ao *SP3D* como já mencionado, apresenta-se como uma alternativa interessante para a agricultura. Visto que, plantas portando esse alelo exibem uma redução no número de folhas da unidade simpodial de três para duas. Além disso, há redução no tempo de florescimento do eixo caulinar principal, aumentado assim, o número de frutos por “metro linear” de planta e, conseqüentemente, a produtividade das mesmas (US PATENT APPLICATION, 2010).

Figura 2 – Localização aproximada dos genes da família *SELF-PRUNING* (*SP*). O alelo *SP6A* não se expressa em tomateiro, sendo sua transcrição observada somente em outras espécies do gênero *Solanum* (CARMEL-GOREN et al., 2003; NAVARRO et al., 2011). O alelo *SP3D* trata-se do *SFT*, o qual, apesar de homólogo em termos de sequência, possui função contrária ao *SP*, isto é, ele induz o florescimento (LIFSCHITZ; ESHED, 2006)

2.4 Balanço vegetativo/reprodutivo dos diferentes tipos de crescimento de tomateiro

Atualmente, genótipos de tomateiro com hábito de crescimento determinado são utilizados para produção de tomate destinado a indústria (produção de molhos e ketchups), pois facilitam a colheita mecanizada, devido à uniformidade na produção dos frutos (PNUELI et al., 1998). No entanto, é conhecido que a presença do alelo *sp* leva a uma diminuição na produtividade e no conteúdo de sólidos solúveis (°Brix) dos frutos (FRIDMAN et al., 2002). Com base nisso, pode-se conjecturar que tais genótipos apresentam um desequilíbrio entre o desenvolvimento vegetativo e o reprodutivo.

Desse modo, o crescimento determinado teria uma limitação intrínseca ao priorizar o crescimento reprodutivo (flores e frutos) em detrimento da produção de mais fontes de fotoassimilados (folhas maduras), isto é, o crescimento vegetativo. Por outro lado, plantas de crescimento indeterminado, as quais são utilizadas na produção de tomate para consumo *in natura*, tendem a se comportar de modo oposto, limitando a produtividade pelo crescimento vegetativo mais acentuado, o qual é composto não só por fontes, mas também por drenos (ramos e folhas jovens).

Assim, o hábito crescimento semi-determinado tem-se mostrado como uma alternativa interessante para o desenvolvimento e o melhoramento de cultivares de tomate tanto para a indústria quanto para o consumo *in natura* (PIOTTO; PERES, 2012). Esta afirmação pode ser corroborada pelo fato de as plantas com esse tipo de crescimento apresentarem um aumento significativo na produtividade e no teor de açúcar de seus frutos (FRIDMAN et al., 2002; CARMEL-GOREN et al., 2003; KRIEGER; LIPPMAN; ZAMIR, 2010), provavelmente, em decorrência de um balanço ótimo entre desenvolvimento vegetativo e reprodutivo. Como órgãos de crescimento vegetativo e reprodutivo possuem diferentes capacidades fotossintéticas e diferentes taxas transpiratórias, conjectura-se que um melhor balanço vegetativo-reprodutivo pode também significar melhorias na eficiência no uso da água pelas plantas.

2.5 Eficiência no uso da água

A eficiência no uso da água (EUA) refere-se à quantidade dióxido de carbono (CO_2) assimilado pela planta por molécula de água (H_2O) transpirada (SOUSA et al.,

2000; HOWEEL, 2001; BENINCASA; LEITE, 2004). Este tem sido um importante parâmetro para a avaliação da produtividade das culturas e para o planejamento do uso dos recursos hídricos, principalmente em regiões áridas e semiáridas (YU; WANG; ZHUANG, 2004), onde a disponibilidade de água é limitada.

A EUA pode ser separadamente definida como EUA a curto e a longo prazo, sendo que a EUA _{curto prazo} refere-se a EUA momentânea da planta e pode ainda ser dividida em intrínseca e instantânea. A EUA _{intrínseca} que é dada pela relação entre taxa de assimilação de CO₂ e condutância estomática, não considera a diferença de vapor de água entre a folha e a atmosfera, a qual determina a força de transpiração do vegetal. De modo contrário, a EUA _{instantânea}, também conhecida como eficiência de transpiração, a qual é determinada pela relação entre assimilação de CO₂ e taxa de transpiração, não negligencia esta força (ZSÖGÖN, 2011).

Por outro lado, na EUA a longo prazo, além dos parâmetros de assimilação de CO₂ e taxa de transpiração, considera-se também a respiração (perda de carbono) e a perda de água sem ganho de biomassa (perda cuticular e por órgão não fotossintetizante), os quais são fatores que afetam diretamente o balanço de carbono e água das plantas (ZSÖGÖN, 2011). Em termos agronômicos, a EUA _{longo prazo} refere-se à relação entre a produção de biomassa e/ou o produto de interesse econômico de uma cultura e a quantidade de água evapotranspirada pela mesma durante o período de produção (TAMBUSSI; BORT; ARAUS, 2007).

Outra maneira de inferir a EUA é através da discriminação isotópica de carbono ($\Delta^{13}\text{C}$) das plantas (FARQUHAR; O'LEARY; BERRY, 1982), pois esses parâmetros se correlacionam por meio de um terceiro, que é a relação entre a pressão parcial de CO₂ interna da folha e da atmosfera (pi/pa) (ZSÖGÖN, 2011).

Em resumo, a relação entre $\Delta^{13}\text{C}$ e pi/pa é dada pela seguinte equação:

$$\Delta^{13}\text{C} = a + (a - b) \cdot pi/pa$$

Onde a representa o fracionamento isotópico devido à diferença na taxa de difusão ^{13}C e ^{12}C , e b o fracionamento isotópico resultante da fixação de carbono pela enzima Rubisco (TAMBUSSI; BORT; ARAUS, 2007).

Já a relação entre EUA e pi/pa é representada pela equação abaixo:

$$\text{EUA} = [pa \cdot (1 - pi/pa)] / 1,6v$$

Onde v corresponde à diferença de pressão de vapor de água entre a folha e a atmosfera, e o fator 1,6 refere-se à difusividade do vapor de água no ar que é 1,6 vezes maior que a do CO_2 (FARQUHAR; EHLERINGER; HUBICK, 1989).

Integrando as equações acima mencionadas, pode-se correlacionar negativamente a $\Delta^{13}\text{C}$ e EUA, como se verifica na equação a seguir:

$$\text{EUA} = [p_a \cdot (b - \Delta)] / [1,6v \cdot (b - a)]$$

2.6 Micro-Tom como modelo genético e fisiológico

Inicialmente, a cultivar miniatura de tomateiro Micro-Tom (MT) foi criada para fins ornamentais (SCOTT; HARBAUGH, 1989), e posteriormente proposta por Meissner et al. (1997) como modelo genético, por assemelha-se ao modelo genético *Arabidopsis*. Desse modo, a cv MT requer uma estrutura mínima, produzindo frutos e sementes viáveis em vasos de 50-100 mL de substrato, e ciclo de vida próximo a 12 semanas (CAMPOS et al., 2010). Entretanto, mesmo antes de ser proposta como modelo, essa cultivar já havia sido utilizada para avaliar a resposta do tomateiro submetido a diferentes concentrações salinas (KNIGHT et al., 1992; SMITH et al., 1992).

Nosso laboratório tem se dedicado ao desenvolvimento de mutantes, assim como, introgressão de alelos diferentes nessa cultivar (www.esalq.usp.br/tomato), o que facilita a realização de estudos comparativos de fisiologia e bioquímica em um mesmo background genético.

A cultivar MT apresenta pelo menos duas mutações recessiva que conduz as plantas ao nanismo, sendo uma delas bem conhecida e em um gene que codifica uma proteína da via de biossíntese dos brassinoesteróides, denominada *dwarf* (BISHOP et al., 1999; MARTI et al., 2006). Isto conduz a uma diminuição nos níveis desse fitohormônio, porém não tão drástico como em outras mutações nas vias de biossíntese e resposta dos brassinoesteróides, como *dumpy* e *curl-3*, respectivamente (KOKA et al., 2000). É sugerido que a segunda mutação responsável pelo nanismo do MT seja o alelo *miniature*, porém isto ainda não foi confirmado (CAMPOS et al., 2010).

Outra mutação bem conhecida da cultivar MT é o alelo recessivo *sp*, que é responsável por seu hábito de crescimento determinado (PNUELI et al., 1998;

MARTIN et al., 2006). Em plantas MT esse tipo de hábito apresentam diferenças quando comparado com plantas de tomateiro em outros *background* genéticos, pois devido a sua rápida determinação, normalmente, elas cessam o crescimento após a formação de duas inflorescências (Figura 3A), ao invés de 5-6 como ocorre em plantas de porte grande. Dependendo das condições ambientais, até mesmo os genótipos de crescimento semi-determinado pode vir a cessar o crescimento após a formação de apenas duas inflorescências, embora comumente sejam formadas três (Figura 3B). Já plantas no *background* MT carregando o alelo selvagem *Sp* apresentam as mesmas características do hábitos de crescimento indeterminado exibido por plantas em outros *background* (Figura 3C).

Figura 3 – Hábitos de crescimento no *background* genético MT. (A) Determinado, (B) Semi-determinado, (C) Indeterminado. P, R e SI representam as folhas no caule principal, no secundário e na unidade simpodial, respectivamente. Note que o material de crescimento determinado, normalmente, cessa o crescimento após a formação de duas inflorescências, e o semi-determinado após a emissão de três, o que difere do padrão de crescimento apresentado por plantas de tomateiro em outros *backgrounds*, embora o resultado final seja a determinação das plantas. Além disto, crescimento semi-determinado também apresenta um pequeno atraso no florescimento quanto comparado aos crescimentos determinado e indeterminado, e formação de uma unidade simpodial antes da determinação. Por outro lado, o crescimento indeterminado na cultivar MT segue o mesmo padrão que em outros *backgrounds*, isto é, formando unidades simpodiais compostas por três folhas e uma inflorescência. A alternância de cores (azul e cinza) das letras SI em C delimitam as unidades simpodiais do material de crescimento determinado

2.7 Objetivo

O presente trabalho teve por objetivo avaliar as implicações do hábito de crescimento semi-determinado no desempenho produtivo e eficiência no uso da água de plantas de tomateiro. Para tal, buscamos as seguintes metas:

- 1 – Avaliar a produtividade e a eficiência no uso da água de três genótipos de crescimento semi-determinado em comparação com materiais de crescimento determinado e indeterminado.
- 2 – Determinar se o aumento na produtividade e no conteúdo de sólidos solúveis nos frutos de plantas com hábito de crescimento semi-determinado (CARMEL-GOREN et al., 2003; KRIEGER et al., 2010) é decorrente de um balanço ótimo entre o desenvolvimento vegetativo e reprodutivo.
- 3 – Avaliar se o hábito de crescimento semi-determinado também apresenta algum impacto sobre a resistência a seca de plantas de tomateiro.

3 MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Material vegetal

Todos os genótipos utilizados no desenvolvimento deste trabalho estão no *background* genético da cultivar MT, e são descritos na Tabela 1.

Tabela 1 – Genótipos no *background* genético MT utilizados em experimentação e seu hábito de crescimento

Genótipo	Base genética	Hábito de crescimento
MT	Homozigoto para o alelo <i>sp</i>	Determinado
MT- <i>Sp</i>	Homozigoto para o alelo <i>Sp</i>	Indeterminado
MT- <i>sft</i>	Homozigoto para o alelo recessivo <i>sft</i>	Indeterminado
<i>sft</i> /+	Heterozigoto para o alelo recessivo <i>sft</i>	Semi-determinado
MT- <i>Well</i> [†]	Homozigoto para a variação alélica natural <i>Well</i> [†]	Semi-determinado
<i>Well</i> /+	Heterozigoto para a variação alélica natural <i>Well</i>	Semi-determinado

[†] A variação alélica natural *Well* é oriunda da espécie selvagem *S. pennellii* LA716.

O genótipo denominado MT-*Well*[†] carrega o *alelo Water economy locus in lycopersicon* (*Well*), que foi primeiramente observado no Laboratório de Controle Hormonal do Desenvolvimento Vegetal da ESALQ-USP, resultante do cruzamento entre a espécie selvagem *S. pennellii* LA716 com a cultivar MT de tomateiro, onde se verificou que plantas que apresentavam esse alelo tinham seu hábito de crescimento alterado, tornando-se semi-determinado. Além disto, essas plantas exibiam uma maior resistente à seca (ZSÖGÖN, 2011).

3.2 Obtenção dos genótipos

Inicialmente foi concluída a introgressão do alelo *sft*, para obtenção do genótipo MT-*sft* (BC₆F₃), que ocorreu ao final de 6 retrocruzamentos (BC₆) e duas autofecundações. Os cruzamentos foram conduzidos de acordo com Carvalho et al. (2011a), sendo a cv. MT sempre utilizada como receptora de pólen. Após a obtenção do genótipo MT-*sft* BC₆F₃ homozigoto, conduziu-se o cruzamento deste com a cv. MT, para obtenção do heterozigoto *sft*/+. Também foi realizado o cruzamento entre o genótipo MT-*Well*[†] e a cultivar MT para obter o material heterozigoto para alelo *Well*, denominado como *Well*/+.

Com relação ao genótipo MT-*Sp*, a exemplo do MT-*Well'*, já se encontrava introgridido na cultivar MT, em decorrência de trabalhos prévios realizados no Laboratório de Controle Hormonal do Desenvolvimento Vegetal. Uma descrição mais detalhada de todos os mutantes que temos na cultivar MT pode ser obtida no site do nosso laboratório (www.esalq.usp.br/tomato).

Em especial, a nomenclatura do genótipo MT-*Well'* faz referência ao recombinante obtido do cruzamento entre plantas MT-*Well* e MT, e posteriormente, das plantas F₁ desse cruzamento com plantas MT-*y*. O genótipo MT-*y* carrega a mutação *colorless fruit epidermis* (*y*), a qual conduz a uma redução no acúmulo de flavonoides na epiderme dos frutos e encontra-se no cromossomo 1 do tomateiro (ADATO, et al., 2009; BALLESTER et al., 2010), assim como o *Well*. Esses cruzamentos foram realizados com o intuito de diminuir a região cromossômica que carrega o alelo *Well*, visando eliminar possíveis genes deletérios da espécie selvagem *S. pennellii*, uma vez que, o alelo *y* cossegrega com o alelo *Well*.

3.3 Condições de cultivo

O cultivo das plantas foi realizado na casa de vegetação do Laboratório de Controle Hormonal do Desenvolvimento Vegetal, no Departamento de Ciências Biológicas, ESALQ-USP, a qual possui sistema de irrigação automático (4 vezes ao dia), temperatura média anual de 28°C, fotoperíodo de 11h/13h (inverno/verão), e radiação de 250-350 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

As sementes de cada genótipo foram semeadas em vasos plásticos de 350 mL contendo o substrato de semeadura, o qual consiste de uma mistura do substrato comercial Basaplant® (Base Agro, Artur Nogueira, SP, Brasil) e vermiculita expandida na proporção de 1:1, adubado com 1g da formulação NPK 10:10:10 e 4g de calcário por litro. As plântulas de cada genótipo foram transplantadas após a formação da primeira folha verdadeira, para instalação dos experimentos, os quais foram divididos de acordo com as variáveis a serem avaliadas. Para o transplante das plântulas foi utilizada uma mistura de substrato com vermiculita, também na proporção de 1:1, porém adubado com 8g da formulação NPK 10:10:10 e 4g de calcário por litro.

Vale ressaltar que, após a instalação dos experimentos, e posterior pegamento das plântulas, foram realizadas adubações foliares semanais com

fertilizante comercial Peter professional® 20-20-20 (The Scotts Company, Marysville, OH, Estados Unidos da América) na concentração de 2g por litro. Além de uma adubação de cobertura na concentração de 0,5g da formulação NPK 10:10:10 por planta no início do processo de frutificação.

3.4 Caracterização dos hábitos de crescimento na cultivar MT e seu desempenho produtivo

As plantas utilizadas para caracterização dos hábitos de crescimento e do desempenho produtivo foram cultivadas em vasos com capacidade para 250 mL do substrato de transplântio descrito no item 3.3.

A caracterização dos diferentes tipos de hábitos de crescimento na cv. MT foi realizada aos 55 dias após a semeadura (DAS), por meio de medições de ângulo de inserção da quarta folha; comprimento do terceiro, do quarto, e do quinto entrenó; número de folhas até a primeira inflorescência e no caule principal; e altura da planta até a primeira inflorescência, no caule principal e no caule secundário.

O ângulo de inserção que a folha avaliada estabelecia com o caule principal foi determinado a partir de fotografias (Figura 4), e com auxílio do programa AutoCad 2010 (Autodesk, Inc., San Rafael, CA, Estados Unidos da América), sendo utilizadas 10 fotografia para cada genótipo.

Figura 4 – Representação do ângulo (α) de inserção da folha no caule principal determinado com auxílio do programa AutoCad 2010

O desempenho produtivo das plantas, aos 95 DAS, foi avaliado com base nas seguintes variáveis: número de fruto por planta no final do ciclo; peso total de frutos

por planta (produtividade); peso médio de fruto; conteúdo de sólidos solúveis dos frutos (brix); e frequência, em porcentagem, de frutos maduros e verdes. Também foi realizada uma classificação dos frutos quanto a sua massa de acordo com Farinha (2008), a qual estratificou os frutos nas seguintes classes para a cv. MT: A, frutos com peso superior a 6g; B, frutos de 4 a 6g ; C, fruto de 2,5 a 3,9g; e D, frutos com peso inferior a 2,5g.

O conteúdo de sólidos solúveis nos frutos foi determinado com auxílio de um refratômetro digital (PR-101α, Atago, Tóquio, Japão), onde se avaliou 10 repetições por genótipos, utilizando um fruto por planta (FARINHA, 2008).

Outra característica que permite avaliar o desempenho produtivo de genótipos de tomateiro, e considerada de grande interesse para tomates destinados à indústria de processamento, é a variável estimada resultante da multiplicação do conteúdo de Brix (%) pela produtividade de fruto dividido por 100 ($\text{Brix} \cdot \text{Produtividade}/100$) (ESHED; GERA; ZAMIR, 1996; TANKSLEY et al., 1996; GRANDILLO; ZAMIR; TANKSLEY, 1999; KRIEGER; LIPPMAN; ZAMIR, 2010). Como os genótipos de crescimento indeterminado apresentam um grande número de frutos verdes, optou-se por estimar essa variável tanto para a produtividade total de frutos de cada genótipo como para a produtividade total de frutos maduros, aos 95 DAS.

Levando se em conta a influência da família gênica CETS na expansão radial do caule (SHALIT et al., 2009), conduziu-se um outro experimento em vasos de 250 mL com 10 repetições por genótipo para mensurar o diâmetro do caule no sexto, sétimo e oitavo entrenó dos genótipos utilizados em experimentação, com auxílio de um paquímetro digital.

3.5 Eficiência no uso da água a longo prazo e discriminação isotópica de carbono

Para se determinar a eficiência no uso da água a longo prazo, plântulas com 18 DAS foram transplantadas para vasos do tipo Leonard (GRATÃO et al., 2008), confeccionados em nosso laboratório a partir de garrafa plásticas de 1L, onde permaneceram por 32 dias após o transplante. A quantidade de água de cada vaso inicialmente fornecida foi de 600 gramas. Aos 20 dias após o transplante, os vasos foram reabastecidos com uma quantidade de água variando de 200-300 gramas dependendo do vaso. O fornecimento de água das raízes ocorreu via capilaridade

(CARVALHO et al., 2011b), um vez que esse tipo de vasos apresenta dois compartimento, sendo um o reservatório de água e o outro de substrato (Figura 5A e 5B). Foram utilizadas 12 repetições para cada genótipo.

Para minimizar a perda de água por evaporação, a superfície de substrato de contato com a atmosfera foi coberta com papel alumínio (Figura 5C). Além disto, tomou-se a precaução de distribuir, de forma aleatorizada, três vasos controles sem plantas, somente com papel alumínio, em meio aos demais vasos com plantas dos diferentes genótipos utilizados nesse experimento, para quantificar a evaporação média dos vasos ao longo do 32 dias, a qual foi de 63,33 gramas.

Figura 5 – (A) Visão geral do vaso tipo Leonard ou vaso capilar, a seta vermelha indica o ponto de encache entre os dois compartimentos do vaso. (B) Compartimento onde é colocado o substrato para estabelecimento da planta. Observe o cordão de algodão (seta azul), através do qual se estabelece a capilaridade e, conseqüentemente, o fornecimento de água. (C) Representação de como o papel alumínio foi colocado sobre o vaso para minimizar a evaporação de água do substrato

Decorrido o período de 32 dias após o transplante, isto é, quando as plantas apresentavam 50 DAS, tanto a parte aérea quanto as raízes dessas plantas foram coletadas e transferidas para uma estufa a 65°C por 48 horas para posterior obtenção da massa seca das mesmas, e conseqüentemente determinar a $EUA_{\text{longo prazo}}$. De acordo com Carvalho et al. (2011b) a $EUA_{\text{longo prazo}}$ é obtida dividindo-se a

massa seca total da planta pelo total de água usada durante o período de cultivo. Como apresentado na equação abaixo:

$$\text{EUA}_{\text{longo prazo}} = \text{massa seca}_g / [\sum \text{H}_2\text{O}_{\text{kg (sistema)}} - \text{Média H}_2\text{O}_{\text{kg (evaporada)}}]$$

Onde $\sum \text{H}_2\text{O}_{\text{kg (sistema)}}$ corresponde ao somatório da água consumida pela planta durante o período avaliado e a água presente nas mesmas no momento da avaliação, isto é, massa fresca menos massa seca. Devido à massa seca acumulada pelas plântulas até o momento do transplântio ser muito pequena, a mesma foi considerada desprezível e englobada à massa seca total acumulada durante o período de experimentação utilizada nos cálculos de $\text{EUA}_{\text{longo prazo}}$.

Entretanto, antes de transferir as plantas para a estufa de secagem, foi determinada a área foliar total e individual das plantas de cada genótipo, com auxílio do medidor de área foliar de bancada modelo LI-3000A (Li-Cor, Lincoln, NE, Estados Unidos da América). Para determinar a área foliar individual optou-se pela quinta folha de cada planta, pois está mostrou-se visualmente como a mais representativa.

A discriminação isotópica de carbono de cada genótipo foi determinada a partir de cinco amostras foliares selecionadas aleatoriamente dentre as 12 repetições mencionadas acima. Após as amostras foliares serem trituradas, elas foram enviadas ao Laboratório de Isótopos Estáveis do CENA/USP para análise da composição isotópica ($\delta^{13}\text{C}$) de cada amostra. A $\delta^{13}\text{C}$ de uma amostra é obtida com base no valor padrão inorgânico internacional de $\delta^{13}\text{C}$ VPDB (*Vienna Pee Dee Belemnite*), que é uma rocha derivada do fóssil *Belemnitella americana* da formação Pee Bee na Carolina do Sul (Estados Unidos da América) (ZSÖGÖN, 2011). Sendo a determinação realizada a partir da equação:

$$\delta^{13}\text{C} = [(R / R_{\text{standard}}) - 1] \times 10^3$$

Onde R representa a taxa de isótopos nas amostras de plantas; e R_{standard} , do padrão VPDB, o qual é denotado como sendo 0,01124 (FARQUHAR; EHRLINGER; HUBICK, 1989).

Os resultados de $\delta^{13}\text{C}$ das amostras foram posteriormente convertidos para os valores de $\Delta^{13}\text{C}$, usando a equação:

$$\Delta^{13}\text{C} = (\delta_a - \delta_p) / (1 + \delta_p)$$

Onde δ_a corresponde a $\delta^{13}\text{C}$ do CO_2 atmosférico e δ_p é a $\delta^{13}\text{C}$ das amostras das plantas. O valor de $\delta^{13}\text{C}$ do CO_2 atmosférico é assumido como sendo -8 ‰ (FARQUHAR; EHLERINGER; HUBICK, 1989; ZSÖGÖN, 2011).

3.6 Determinação do balanço vegetativo/reprodutivo e da área foliar específica

Para se avaliar o balanço vegetativo/reprodutivo dos genótipos com diferentes hábitos de crescimento, foi realizada uma classificação dos órgãos das plantas em componentes do desenvolvimento vegetativo (raízes, caules e folhas) e do reprodutivo (flores e frutos), aos 105 DAS. Posteriormente, esses órgãos foram coletados e transferidos para uma estufa a 70°C por 72 horas, para obtenção da massa seca desses componentes, e posterior, determinação da contribuição dos mesmos na massa seca total das plantas. Esse experimento foi conduzido em vasos de 350 mL com 10 repetições experimentais para cada genótipo.

Antes da compartimentalização dos órgãos das plantas, foram amostrados 10 folíolos terminais completamente expandidos de cada genótipo, isto é, um de cada repetição, para determinar a área foliar específica (AFE), que é a relação entre a área foliar pela massa seca, dada em centímetro quadrado por gramas – cm^2/g (ZSÖGÖN, 2011). Após a coleta, os folíolos foram digitalizados para obter a área foliar de cada um, com auxílio do programa ImageJ (disponível em: <http://rsbweb.nih.gov/ij>). Ao término do processo de digitalização, as amostras foram levadas para uma estufa a 80°C por 24 horas para posterior determinação da massa seca, e consequentemente, da AFE.

3.7 Densidade estomática abaxial e adaxial

As densidades estomáticas das faces abaxial e adaxial das folhas dos genótipos utilizados em experimentação foram determinadas através de *imprints* (WEYERS; JOHANSEN, 1985; CAMPOS et al., 2009). Para isto, foram utilizados os silicones de condensação de uso odontológico Xantopren VL Plus e Optosil Xantopren Activador Universal (Heraeus Kulzer South America Ltda, São Paulo, SP,

Brasil). Essas duas substâncias ao serem misturadas formam um polímero que permite obter impressões precisas da superfície sobre a qual foi depositado, neste caso das folhas.

Para este teste foram utilizados cinco folíolos com dimensões semelhantes, sendo assim obtidos cinco moldes (*imprints*) da face abaxial e cinco da adaxial de cada genótipo. Após a secagem dos *imprints*, foi aplicada uma fina camada de esmalte finalizador de unha de secagem rápida (Revlon, Nova Iorque, NY, Estados Unidos da América) sobre eles, para obter uma impressão inversa. Essa camada de esmalte foi então colocada sobre uma lâmina de microscopia em solução de glicerina a 50% e coberta com uma lamínula, sendo posteriormente fotografada em duas seções distintas em um microscópio de luz com aumento de 100 vezes. A densidade estomática de cada face foi então determinada, com auxílio do programa ImageJ, a partir de 10 fotografias, onde cada uma representava uma área foliar de 0,320 mm².

3.8 Variáveis fisiológicas baseadas em trocas gasosas

As variáveis fisiológicas obtidas a partir de trocas gasosas foram assimilação de CO₂ (*A*), condutância estomática (*gs*), transpiração (*E*), e, eficiência no uso da água intrínseca ($EUA_{intrínseca}, A/gs$) e instantânea ($EUA_{instantânea}, A/E$). Para tal, utilizou-se do aparelho IRGA (*Infrared gas analyzer*) modelo LI-6400XT (Li-Cor, Lincoln, NE, Estados Unidos da América) com fluorímetro (6400-40, Li-Cor, Lincoln, NE, Estados Unidos da América) acoplado ao sistema. Todas as medições de trocas gasosas foram realizadas em um mesmo folíolo completamente expandido de plantas com 50 DAS, sendo realizadas quatro medições ao longo de um dia em três plantas de cada genótipo, totalizando 12 medições por material vegetal.

As medições foram realizadas na Fazenda Santa Eliza do Instituto Agronomia de Campinas (IAC), em Campinas-SP, sob a coordenação do prof. Dr. Rafael Vasconcelos Ribeiro, o qual gentilmente se prontificou para ajudar na realização destas avaliações. Entretanto, as plantas foram cultivadas na casa de vegetação do Laboratório de Controle Hormonal do Desenvolvimento Vegetal até 43 DAS, e, posteriormente, foram levadas para a Fazenda Santa Eliza, onde passaram por um processo de aclimação em uma câmara de crescimento com temperatura diurna de 25°C e noturna 18°C, fotoperíodo de 12h, umidade relativa de 50%, e radiação de

$800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. As plantas permaneceram sob as referidas condições até o final das avaliações.

Este experimento foi conduzido em vasos de dois litros com duas plantas em cada, sendo, portanto, cultivadas seis plantas por genótipo, das quais foram selecionadas três, aleatoriamente, para realizar as referidas medições.

3.9 Resistência à seca

Com a finalidade de determinar se o hábito de crescimento semi-determinado em tomateiro pode influenciar a resistência à seca, foram realizados outros dois experimentos. Ambos foram conduzidos em vasos de seis litros, onde foram colocados três litros de brita nº01, para uma melhor drenagem da água; dois litros do substrato utilizados para transplântio, descrito no item 3.3; e um litro e meio do substrato usado na semeadura, também descrito no item 3.3.

Cada genótipo a ser analisado foi colocado junto ao controle MT no mesmo vaso, pois ambos genótipos estarão compartilhado o mesmo potencial hídrico do substrato. Para isto, em cada lado do vaso foram semeadas 50 sementes de cada genótipo, e após a germinação das mesmas, foi realizado um desbaste deixando apenas 30 plântulas de cada genótipo por vaso.

Instalado o experimento, adotou-se um regime de rega diária durante 15 dias após a semeadura. Com relação à quantidade de água utilizada por rega, como normalmente a evapotranspiração de um vaso varia com relação a de outro, adotou-se como critério irrigar os vasos até iniciar a drenagem do excesso de água, tomando o cuidado de regar o mais uniforme possível a superfície dos vasos.

Esse critério foi adotado partindo do pressuposto de que após a drenagem de toda água gravitacional do vaso, esse estará em capacidade de campo, isto é, oferta máxima de água capilar (BRIGGS, 1897; REICHARDT, 1978).

Ambos os experimentos foram conduzido da mesma forma até a interrupção da irrigação. No primeiro experimento, após as plantas serem submetidas ao estresse hídrico, avaliou-se a porcentagem de plântulas murchas após o início do murchamento das primeiras plântulas, para ambos os genótipos no vaso. Foram consideradas plântulas murchas aquelas que apresentavam a primeira folha abaixo do ápice caulinar murcha. Quando 100% das plântulas no vaso murcharam, retomou-se a irrigação do mesmo, com posterior avaliação da porcentagem de

plântulas que conseguiram reestabelecer a turgescência. O segundo experimento foi realizado com o intuito de verificar a variação no *status* hídrico das plântulas ao longo do período compreendido entre a interrupção da irrigação e o início do murchamento. Para isto, realizou-se um monitoramento do conteúdo relativo de água (CRA) nas folhas e no caule dos genótipos com diferentes hábitos de crescimento, sendo esse monitoramento realizado a cada dois dias, com coletas efetuadas ao meio-dia.

Para avaliação do CRA dos materiais foram utilizadas quatro plântulas do genótipo de interesse e do controle MT, sendo duas plântulas de cada um dos dois vasos. Após a coleta das plântulas, foram mensuradas as massas frescas do caule e das duas folhas verdadeiras acima das cotiledonares, para posterior determinação do CRA caulinar e foliar, respectivamente. Em seguida, caules e folhas foram colocados em copos plásticos individuais de 50 mL com água destilada, em condições normais de temperatura e luminosidade, onde permaneceram por 5-6 horas para restabelecerem a turgescência máxima. Decorrido esse período, eliminou-se o excesso de água, por meio de folhas de papel toalha, para obtenção da massa túrgida das amostras. Após essa pesagem, caules e folhas foram transferidos para uma estufa a 80°C por 24 horas, e então pesados novamente para determinação da massa seca desses materiais. Logo, o conteúdo relativo de água dos materiais foi calculado através da equação:

$$\text{CRA (\%)} = [(mf - ms) / (mt - ms)] \times 100$$

Onde, *mf*, *ms* e *mt* correspondem a massa fresca, massa seca e massa túrgida das amostras, respectivamente.

Vale lembrar que, o protocolo utilizado para determinar o conteúdo relativo de água no caule foi adaptado do proposto para folhas, que encontra-se disponível no site: <http://plantstress.com/methods/RWC.htm>.

3.10 Análise estatística

Todos os experimentos citados acima foram conduzidos em delineamento inteiramente casualizado. Os dados das variáveis avaliadas foram submetidos à

análise de variância utilizando o programa Assistat versão 7.6 beta (disponível em: <http://assistat.com>) e as médias comparadas pelo teste de Tukey.

4 RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1 Caracterização dos hábitos de crescimento na cultivar de tomateiro Micro-Tom

Para determinar a regulação do balanço vegetativo-reprodutivo pelo crescimento semi-determinado em tomateiro, e o impacto desse hábito de crescimento na produtividade e na eficiência no uso da água, primeiramente realizou-se uma caracterização fenológica dos diferentes genótipos utilizados em experimentação (Figura 6A). Nesse estudo, verificou-se que não existe relação entre os diferentes hábitos de crescimento e o ângulo de inserção do pecíolo da quarta folha de plantas de tomateiro na cv. MT, com 55 dias após a semeadura (DAS). Desse modo, os genótipos de crescimento semi-determinado MT-*Well* e *Well*+, bem como o de crescimento indeterminado MT-*sft*, apresentaram um menor ângulo de inserção do pecíolo (Tabela 2), o que caracteriza um crescimento hiponástico dessas plantas. O crescimento hiponástico refere-se ao crescimento diferenciado e expansão das células do pecíolo e/ou do caule (VOESENEK; BLOM, 1989; COX et al., 2003; PIERIK et al., 2003, 2006; MILLENAR et al., 2009; VAN ZANTEN et al., 2010).

É amplamente aceito o papel do fitohormônio etileno como mediado do crescimento hiponástico, especialmente em plantas submetidas a condições de alagamento e de sombreamento (VOESENEK; BLOM, 1989; HOFFMANN-BENNING; KANDE, 1992; COX et al., 2003; PIERIK et al., 2003, 2004; MILLENAR et al., 2005). Contudo, como esse processo caracteriza-se por uma expansão diferenciada das células, também é conhecido o envolvimento do fitohormônio auxina na sua regulação (ABELES; MORGAN; SALTVEIT, 1992; ROMANO; COOPER; KIEE, 1993; MILLENAAR et al., 2009), já que este hormônio é responsável pela diferenciação e expansão celular (SCHENCK et al., 2010).

Diante disto, e do fato da auxina apresentar grande influência na regulação da expansão radial do caule (SMULDERS; HORTON, 1991; SHALIT et al., 2009), é possível que este fitohormônio seja um dos fatores responsáveis pelo aumento no diâmetro do caule dos genótipos portadores do alelo recessivo *sft* (Tabela 2 e Figura 6C).

Corroborando essas observações, Shalit et al. (2009) propõem uma possível interação entre o *SFT*, principal componente do chamada complexo de ativação do florigeno (KABAYASHI; WEIGEL, 2007; TAOKA et al., 2011, 2013), e a auxina na regulação do ciclo simpodial e da arquitetura foliar do tomateiro, bem como, na expansão radial do caule. Entretanto, vale a ressalva de que essa interação entre auxina e membros da família gênica *self-pruning* também foi sugerida por Pnueli et al. (2001), onde propuseram a auxina como mediadora da atividade do gene *Sp*, o qual é repressor do florescimento.

Figura 6 – Comparativo entre os diferentes tipos de hábito de crescimento de plantas de tomateiro no background genético da cultivar MicroTom (MT) crescidas em casa de vegetação. (A) Imagem representativa dos genótipos utilizados em experimentação, aos 55 dias após a semeadura (DAS). Da esquerda para direita: MT, crescimento determinado; MT-Sp e MT-sft, crescimento indeterminado; sft/+, MT-Well^r e Well^r/+, crescimento semi-determinado. As setas indicam o local de inserção da primeira inflorescência de cada genótipo. Barra = 5 cm. (B) Quinta folha completamente expandida de cada genótipo, aos 50 DAS. Note as alterações no padrão de dissecação e de número de folíolos decorrentes da expressão diferenciada dos genes *SP* e *SFT*, corroborando Shalit et al. (2009). Barras = 5 cm. Os dados quantitativos da área dessas folhas são apresentados na Figura 7E. (C) Secção transversal do caule de cada um dos genótipos, aos 70 (DAS). Observe que o gene *SFT* apresenta grande influência na expansão radial do caule. Barras = 5 mm

Tabela 2 – Valores médios e coeficiente de variação do ângulo de inserção da quarta folha, do diâmetro do caule ($\emptyset$) no sexto, sétimo e oitavo entrenó, e do comprimento do caule no terceiro, quarto e quinto entrenó de plantas tomateiro cv. MicroTom com diferentes hábitos de crescimento

Genótipo	Variável ⁽¹⁾						
	Ângulo de inserção ⁽²⁾ (grau)	$\emptyset$ do caule no 6º entrenó ⁽³⁾ (mm)	$\emptyset$ do caule no 7º entrenó ⁽³⁾ (mm)	$\emptyset$ do caule no 8º entrenó ⁽³⁾ (mm)	Comp. do caule no 3º entrenó ⁽²⁾ (mm)	Comp. do caule no 4º entrenó ⁽²⁾ (mm)	Comp. do caule no 5º entrenó ⁽²⁾ (mm)
MT	70,17 $\pm$ 2,12 b	6,83 $\pm$ 0,32 c	6,78 $\pm$ 0,42 b	6,52 $\pm$ 0,44 c	9,41 $\pm$ 0,44 b	13,49 $\pm$ 0,70 b	13,99 $\pm$ 0,77 c
MT-Sp	77,17 $\pm$ 1,70 a	7,00 $\pm$ 0,20 bc	6,98 $\pm$ 0,29 b	7,41 $\pm$ 0,22 bc	9,99 $\pm$ 1,25 b	12,93 $\pm$ 0,65 b	14,30 $\pm$ 0,72 c
MT- <i>sft</i>	58,00 $\pm$ 1,65 cd	8,10 $\pm$ 0,17 a	8,71 $\pm$ 0,18 a	9,10 $\pm$ 0,19 a	8,54 $\pm$ 0,91 b	11,73 $\pm$ 0,48 b	15,13 $\pm$ 0,60 c
<i>sft</i> /+	74,25 $\pm$ 1,56 ab	7,91 $\pm$ 0,13 ab	8,46 $\pm$ 0,20 a	8,47 $\pm$ 0,19 ab	9,64 $\pm$ 0,96 b	14,18 $\pm$ 0,80 b	16,30 $\pm$ 0,35 bc
MT- <i>Well</i> ^r	52,25 $\pm$ 1,37 d	6,82 $\pm$ 0,15 c	6,97 $\pm$ 0,27 b	6,75 $\pm$ 0,24 c	14,97 $\pm$ 0,96 a	20,42 $\pm$ 0,97 a	20,02 $\pm$ 0,94 a
<i>Well</i> ^r /+	61,92 $\pm$ 2,22 c	6,52 $\pm$ 0,32 c	6,50 $\pm$ 0,39 b	6,77 $\pm$ 0,43 c	16,12 $\pm$ 1,07 a	20,69 $\pm$ 0,83 a	18,80 $\pm$ 0,92 ab
CV (%)	13,08	10,14	13,08	12,97	24,41	14,52	14,29

⁽¹⁾ Médias seguidas pela mesma letra na coluna não diferem entre si pelo teste de Tukey ao nível de 1 % de probabilidade. ⁽²⁾ Valores médios de 10 plantas de tomateiro aos 55 dias após a semeadura. ⁽³⁾ Valores médios de 10 plantas aos 70 dias após a semeadura. Os dados são média $\pm$ erro padrão.

No processo de caracterização dos diferentes hábitos de crescimento de tomateiro na cv. MT, observou-se que, embora o *Sp* seja reconhecido como um repressor do florescimento (LIFSCHITZ et al., 2006), plantas portando o alelo dominante, MT-*Sp*, não apresentaram alteração no tempo de florescimento quando comparando com as plantas portadora do alelo recessivo, corroborando Pnueli et al. (1998). Por outro lado, plantas homozigota para o alelo recessivo *sft* apresentam um atraso significativo no florescimento, emitindo aproximadamente 12 folhas antes do aparecimento da primeira inflorescência (Figura 7A). Esse atraso já havia sido descrito na literatura para outras cultivares de tomateiro apresentando a mutação *sft* (MOLINERO-ROSALES et al., 2004; LIFSCHITZ et al., 2006; QUINET et al., 2006; SHALIT et al., 2009), bem como para plantas de outras espécies que apresentam genes ortólogos ao *SFT* mutados ou com expressão alterada por RNA de interferência (RUIZ-GARCÍA et al., 1997; KOORNNEEF et al., 1998; KOMIYA et al., 2008, JAEGER et al., 2013).

Curiosamente, os genótipos de crescimento semi-determinado *sft*/+, MT-*Well* e *Well*/+ apresentam um atraso significativo no florescimento em relação aos genótipos de crescimento determinado MT e indeterminado MT-*Sp* (Figura 7A). Tal fato, juntamente com o relatado para o genótipo MT-*sft*, indica que o florescimento em tomateiro é dependente do acúmulo prévio de transcrito *SFT* no meristema apical. Desse modo, quando se tem os dois alelos dominante *SFT*, como ocorre para as plantas MT e MT-*Sp*, o florescimento acontece mais precocemente que em plantas carregado apenas um alelo, como em planta *sft*/. Corroborando essa observação, Lifschitz et al. (2006); Shalit et al. (2009) verificaram que plantas transgênicas superexpressando o alelo dominante *SFT* emitem a primeira inflorescência após a formação de 3 a 4 folhas ao invés de 6 a 12, como normalmente ocorre em tomateiro.

Como esperado, as plantas de crescimento indeterminado MT-*Sp* e MT-*sft*, por apresentarem um crescimento contínuo, emitem mais folhas no caule principal que as plantas de crescimento determinado MT, e semi-determinado *sft*/+, MT-*Well* e *Well*/+, aos 55 DAS (Figura 7B). A redução do número de folhas (e entrenós) nas plantas determinadas e semi-determinadas é consequência do fato dessas plantas cessarem seu crescimento no caule principal com a formação de duas inflorescências consecutivas (FRIDMAN et al., 2002). Entretanto, os materiais de crescimento semi-determinado apresentam uma pequena prolongação do ciclo, o

que explica o fato dos genótipos *sft/+*, MT-*Well*^r e *Well*^r/+ tenderem a ser intermediários para a variável número de folhas no caule principal (Figura 7B).

Figura 7 – Caracterização da fenologia foliar dos tipos de hábito de crescimento no background MT. (A) Número de folhas emitidas antes da primeira inflorescência (n = 10 plantas). Note que os genótipos de crescimento semi-determinado apresentam um atraso no florescimento, assim como, o genótipo indeterminado MT-*sft*. (B) Número total de folhas no caule principal de plantas com 55 DAS (n = 10 plantas). (C) Altura média de 10 plantas de cada genótipo no local de inserção da primeira inflorescência do caule principal (55 DAS). (D) Altura das plantas no caule principal aos 55 DAS (n = 10 plantas). Note que a altura do caule principal de genótipos semi-determinados é intermediária entre o determinado e o indeterminado. (E) Área foliar da quinta folha completamente expandida e (F) área foliar total de cada genótipo aos 50 DAS (n = 12 plantas). Barras com as mesmas letras não diferem entre si pelo teste de Tukey ao nível de 1 % de probabilidade. Os dados são média ± erro padrão

O atraso no florescimento observado nas plantas de crescimento semi-determinado *sft*+, MT-*Well* e *Well*/+, e de crescimento indeterminado MT-*sft* reflete na altura das mesmas até o local de inserção da primeira inflorescência, visto que estes genótipos apresentaram valores superiores para esta variável (Figura 6A e 7C), sendo os maiores valores observados para o genótipo MT-*sft* ($15,26 \pm 0,28$ cm). Contudo, deve-se ressaltar que nos genótipos MT-*Well* e *Well*/+ essa variável também sofre influência do maior entrenó quando comparado com os demais genótipos avaliados (Tabela 2).

Ainda com relação ao comprimento do entrenó, Pnueli et al. (1998) relatam que em linhas isogênicas, genótipos de crescimento determinado apresentam entrenós 10-15 % mais curtos que genótipos de crescimento indeterminado. Contrário a essa observação, não encontramos diferença estatísticas entre MT (*sp*) e MT-*Sp*, pelo menos para o terceiro, quarto e quinto entrenó aferidos (Tabela 2). No entanto, como já comentado, um claro aumento no comprimento do entrenó foi observado nos genótipos MT-*Well* e *Well*/+ (Tabela 2). Como esse aumento do entrenó não ocorre em MT-*sft* e *sft*+, os quais por sua vez apresentaram um aumento no diâmetro do caule não observado em MT-*Well* e *Well*/+, pode se conjecturar que os alelos *Well* e *sft* favoreçam uma maior alocação de recursos para os caules via distintos mecanismos.

Outra característica que permite uma clara distinção entre os diferentes hábitos de crescimento no *background* genético MT é a altura final das plantas no caule principal. Na referida variável, os genótipos de crescimento semi-determinado possuem valores intermediários entre os genótipos de crescimento determinado e indeterminado (Figura 7D). Sendo essas observações coerentes com as apresentadas por Krieger, Lippman e Zamir (2010), para os genótipos de diferentes crescimentos no *background* genético de tomateiro cv. M82.

Com relação à altura da planta no caule secundário, o qual caracteriza-se como a ramificação lateral mais vigorosa que sugere abaixo da primeira inflorescência em planta no *background* MT (Figura 8A), também se observa o reflexo do crescimento semi-determinado em relação ao crescimento determinado (Figura 8B). Contudo, aos 55 DAS, essa variável não permite distinguir os genótipos de crescimento semi-determinado (MT-*Well* e *Well*/+) dos de crescimento indeterminado (MT-*Sp* e MT-*sft*), embora *sft*+/+ (semi-determinado) possua valores distintos significativamente de MT-*sft* (indeterminado).

Figura 8 – Caracterização fenológica dos genótipos. (A) Representação esquemática de uma planta Micro-Tom indicando o caule principal (seta azul) e o caule secundário (seta vermelha). (B) Altura das plantas no caule secundário aos 55 DAS (n = 10 plantas). (C) Massa seca total das plantas de cada genótipo (n = 12 plantas). Barras com as mesmas letras não diferem entre si pelo teste de Tukey ao nível de 1 % de probabilidade. Os dados são média $\pm$ erro padrão

Ao mensurar a área foliar da quinta folha de cada genótipo, observou-se que esta característica independente do tipo de hábito de crescimento, pois os genótipos de crescimento indeterminado MT-sft e MT-Sp apresentaram os maiores e menores valores, respectivamente, para essa variável (Figura 7E). Entretanto, esta

mensuração possibilitou também constatar que a área foliar do tomateiro é extremamente influenciada pela atividade dos genes *SP* e *SFT*, visto que a perda de função tanto de *SP* quanto de *SFT* leva a um aumento da lâmina foliar. Essa constatação sugere que a família CETS regular a área foliar por meio de um balanço muito delicado, provavelmente mediado por uma regulação hormonal, onde qualquer mudança altera o desenvolvimento foliar. Como já mencionado, Pnueli et al. (2001) e Shalit et al. (2009) sugerem o fitohormônio auxina como o grande mediador da atividade dos membros da família gênica CETS. Corroborando com o exposto por Shalit et al. (2009), verificamos alterações no padrão de dissecação e de número de folíolos decorrentes de alterações nos genes *SP* e *SFT* (Figura 6B).

Embora o genótipo de crescimento indeterminado MT-*Sp* apresente uma redução na área foliar individual, sua área foliar total (Figura 7F) condiz com seu maior crescimento vegetativo (Figura 7B). Esse crescimento contínuo também é refletido no genótipo MT-*sft*, o qual apresenta a maior área foliar total ($367,3 \pm 10,7 \text{ cm}^2$) dentre os materiais avaliados, porém isto não é reflexo apenas do crescimento indeterminado, mas também da área foliar individual exibida por esse genótipo (Figura 7E). Já os materiais de crescimento semi-determinado *sft/+* e *Well/+* apresentaram maior área foliar total quando comparado ao MT, sendo o genótipo *sft/+* também superior ao MT-*Sp*. A superioridade desses genótipos de crescimento semi-determinado se deve, principalmente, aos maiores valores de área foliar individual e, em menor escala, ao atraso no florescimento exibido pelos mesmos (Figura 7A e 7E). No entanto esse atraso não foi suficiente para permitir uma distinção significativa entre os genótipos MT e MT-*Well* para a área foliar total, uma vez que eles também não diferiram para a variável área foliar individual.

Um aumento na área foliar total pode conduzir a um acréscimo considerável na fotossíntese total das plantas, pois existe uma forte correlação entre essas variáveis, o que, conseqüentemente, leva a uma maior produção de fotoassimilados (MICHAEL et al., 1990; KUNDU;TIGERSTEDT, 1999; SCHWARZ et al., 2002; YU et al., 2004). Na Figura 8C é possível visualizar tal situação, já que os genótipos que apresentaram os valores mais expressivo de massa seca, MT-*sft* ($1826 \pm 73 \text{ mg}$) e *sft/+* ($1826 \pm 53 \text{ mg}$), foram justamente aqueles que exibiram os maiores valores de área foliar total. Contudo, isto pode arremeter a uma maior transpiração, tendo como implicação final alteração nos valores de EUA.

4.2 Regulação do balanço vegetativo-reprodutivo pelo crescimento semi-determinado e a implicação desse hábito de crescimento na produtividade do tomateiro

Após a caracterização dos diferentes hábitos de crescimento de tomateiro na cv. MT, avaliou-se o impacto do crescimento semi-determinado no desempenho produtivo do tomateiro. Como esperado, constatou-se o genótipo MT-*sft* como sendo o menos produtivo (Figura 9A), o que em muito se deve ao seu excessivo crescimento vegetativo (Figura 7). Uma característica marcante no mutante *sft*, a qual deu origem ao nome do gene, que também reflete esta baixa produtividade, é a formação de flores únicas separadas por um número variado de folhas, resultante da conversão de uma inflorescência com desenvolvimento normal em uma inflorescência vegetativa indeterminada (MOLINERO-ROSALES et al., 2004; LIFSCHITZ; ESCHED, 2006; SHALIT et al., 2009). No entanto, o genótipo MT-*sft* não diferiu estatisticamente nesta variável do genótipo de crescimento semi-determinado MT-*Well*. Como MT-*Well* apresenta um número total de frutos significativamente superior a MT-*sft* (Figura 10A), a não diferença de produtividade entre esses dois genótipos pode ser explicada pelo peso médio de fruto, o qual é estatisticamente inferior em MT-*Well* (Figura 9B).

Por outro lado, a maior produtividade foi verificada no material de crescimento semi-determinado *sft*/+, o qual não diferiu significativamente do genótipo também de crescimento semi-determinado *Well*/+ (Figura 9A). Possivelmente, os maiores valores encontrados para esses genótipos sejam reflexo da combinação de maior área foliar total (Figura 7F) e da extensão do crescimento vegetativo (Figura 7B). Embora o excessivo crescimento vegetativo limite a produtividade dos genótipos indeterminados MT-*Sp* e MT-*sft*, a moderada extensão do crescimento vegetativo tem efeito contrário nos genótipos de crescimento semi-determinado, aumentando sua produtividade.

Baseado na classificação de frutos utilizada por Farinha (2008) para o tomateiro cv. MT, verificou-se que os genótipos MT, MT-*sft* e *sft*/+ apresentaram aproximadamente 35% de seus frutos classificados como classes superiores (A e B), enquanto os demais genótipos MT-*Sp*, MT-*Well* e *Well*/+ exibiram mais de 80% de seus frutos nas classes C e D, com destaque especial para o MT-*Well*, o qual apresentou quase 50% dos frutos estratificados na classe D (Figura 10B). A maior

frequência de frutos classes C e D em MT-*Sp* é justificável por seu crescimento indeterminado, o qual possui formação contínua de frutos e produz muitos drenos que não são frutos. No caso de MT-*Well* e *Well*/+, a menor proporção de frutos A e B possivelmente se deva a algum QTL (*Quantitative Trait Loci*) para tamanho de fruto localizado no segmento cromossômico onde se encontra o alelo *Well*, e que não foi eliminado mesmo após seis retrocruzamento. Alternativamente, o menor tamanho de fruto pode ser algo intrínseco (efeito pleitrópico) do alelo *Well*. Todavia, vale ressaltar que Causse et al. (2004) não encontrou nenhum QTL para tamanho de fruto advindo de *S. pennellii* LA716 na linha de introgressão (IL) IL 1-1, a qual carrega o alelo *Well*. Linhas de introgressão são populações de mapeamento permanentes onde cada IL carrega um fragmento cromossômico em homozigose correspondente a uma espécie selvagem, sendo o resto do genoma correspondente a uma cultivar referência de tomateiro. As linhagens de introgressão desenvolvidas por Eshed e Zamir (1994) foram obtidas utilizando-se a espécie selvagem *S. pennellii* LA716 para introgressão de seus segmentos cromossômicos na cultivar M82 de tomateiro. A população original de ILs é composta de 50 genótipos, de modo que a somatória dos segmentos introgrididos em cada um deles representa todo o genoma de LA716. Essas linhagens possuem um potencial incontestável em pesquisas fisiológicas e genéticas de tomateiro (ARIKITA et al., 2013).

No melhoramento de tomateiro, especialmente para indústria, um carácter de grande interesse por parte dos melhoristas, além da produtividade, é o conteúdo de sólidos solúveis totais (SSS ou brix) dos frutos, pois plantas que apresentam elevado teor de brix são mais apreciados para produção de molhos e ketchups, devido ao maior rendimento (GRANDILHO; ZAMIR; TANKSLEY, 1999). Entretanto, na literatura existem vários relatos de uma correlação negativa entre a produtividade e o conteúdo de brix dos frutos em tomateiro (STEVENS; RUDICH, 1978; TANKSLEY et al., 1996; FULTON et al., 1997), ou seja, normalmente se consegue um aumento em um desses componentes em detrimento do outro.

Figura 9 – Componentes de produtividade avaliados em plantas com 95 DAS. (A) Produtividade de fruto por planta de cada genótipo ($n = 10$ plantas). (B) Peso médio do fruto por genótipo ($n = 10$ frutos). (C) Porcentagem média de sólidos solúveis totais (SST ou brix) de 10 frutos de cada genótipo, quantificado ao fim do experimento. Barras com as mesmas letras não diferem entre si pelo teste de Tukey ao nível de 1 % de probabilidade. Os dados são média $\pm$ erro padrão

Figura 10 – Interação do balanço vegetativo-reprodutivo e os diferentes hábitos de crescimento na produtividade do tomateiro. (A) Número total de frutos por planta de cada genótipo. Valor médio de 10 plantas aos 95 DAS. (B) Frequência de frutos colhidos em 10 plantas de cada genótipo (95 DAS) e separados em quatro classes de acordo com a massa dos mesmos (FARINHA, 2008): Classe A = frutos com mais de seis gramas; Classe B = frutos com massa entre 4 e 6 gramas; Classe C = frutos com massa entre 2,5 e 3,9 gramas; e Classe D = frutos com menos de 2,5 gramas. (C-D) Balanço entre o desenvolvimento vegetativo (C) e o reprodutivo (D) dos diferentes genótipos utilizados em experimentação, aos 105 DAS (n = 10 plantas), representado através da contribuição, em porcentagem, dos componentes do desenvolvimento vegetativo (raízes, caules e folhas) e do reprodutivo (flores e frutos), na massa seca total das plantas. Barras com as mesmas letras não diferem entre si pelo teste de Tukey ao nível de 1 % de probabilidade. Os dados são média ± erro padrão

Com base nos dados aqui apresentados, uma interpretação alternativa seria de que o brix não é necessariamente inversamente proporcional à produtividade. Esse seria na verdade dependente do balanço vegetativo-reprodutivo das plantas. Desse modo, onde existe um balanço extremamente voltado para o desenvolvimento vegetativo, como ocorre com o genótipo MT-sft (Figura 10C), o qual apresenta alta área foliar total (Figura 7F) e baixo número de frutos (Figura 10A), observa-se um aumento significativo no conteúdo de brix nos frutos e uma diminuição na produtividade, como já mencionado. Em contrapartida, plantas que exibem um crescimento que prioriza o desenvolvimento reprodutivo em detrimento

do vegetativo, como o genótipo MT (Figura 10D), apresentam um número de frutos relativamente alto (Figura 10A), mas uma área foliar total significativamente reduzida (Figura 7F), o que consequentemente conduz a aumentos na produtividade (Figura 9A) com reduções expressiva no conteúdo de brix desses frutos (Figura 9C). Já plantas de crescimento indeterminado, como o MT-*Sp*, embora limitem aumentos significativos na produtividade por consequência de um crescimento vegetativo mais acentuado (Figura 10C e 10D), tendem a um equilíbrio entre desenvolvimento vegetativo e o reprodutivo, permitindo assim, um aumento no teor de brix dos frutos (Figura 9C), sem que ocorram diminuições na produtividade (Figura 9A).

Pelo exposto acima, pode se concluir que plantas que apresentam um balanço ótimo entre o desenvolvimento vegetativo e o reprodutivo tendem a aumentar a produtividade e o conteúdo de brix nos frutos, concomitantemente. Tais plantas devem exibir um balanço vegetativo-reprodutivo intermediário ao crescimento determinado de MT e ao indeterminado de MT-*Sp*, sendo justamente o que se observa nos genótipos de crescimento semi-determinado *sft*+/+, MT-*Well* e *Well*+/+ (Figura 10C-D).

Esse balanço ótimo entre o desenvolvimento vegetativo e o reprodutivo conduzido pelo hábito de crescimento semi-determinado, levando a um aumento concomitante na produtividade e no conteúdo de brix, já havia sido relatado (FRIDMAN et al., 2002; CARMEL-GOREN et al., 2003; KRIEGER; LIPPMAN; ZAMIR, 2010). Contudo, em tais estudos, os autores não chegaram a interpretar o significado fisiológico da otimização do brix e da produtividade, embora tenham reconhecido que o crescimento semi-determinado seja vantajoso, especialmente para produção destinada à indústria de processamento.

Para uma melhor avaliação do desempenho produtivo dos genótipos de crescimento semi-determinado, também foi analisada a variável estimada a partir do conteúdo de brix e da produtividade (Brix Produtividade), a qual é considerada de grande valia para genótipos de tomateiro destinados a indústria de processamento (ESHED; GERA; ZAMIR, 1996; TANKSLEY et al., 1996; GRANDILLO; ZAMIR; TANKSLEY, 1999; KRIEGER; LIPPMAN; ZAMIR, 2010). Nesta análise, verificou-se que os genótipos de crescimento semi-determinado *sft*+/+ e *Well*+/+, e indeterminado MT-*Sp* apresentaram os maiores valores para essa variável. Por outro lado, o genótipo de crescimento determinado MT apresentou os menores valores, embora não tenha diferido estatisticamente dos genótipos MT-*sft* e MT-*Well* (Figura 11A).

Entretanto, os materiais de crescimento indeterminado MT-*Sp* e MT-*sft*, em virtude do crescimento vegetativo cíclico, exibem uma elevada quantidade de frutos verdes (Figura 12). Diante disto, optamos por estabelecer uma relação entre o conteúdo de brix e a produtividade levando em consideração somente frutos maduros, o que permitiu demonstrar o potencial e a superioridade dos materiais de crescimento semi-determinado para a indústria de processamento (Figura 11B). Ressalta-se ainda que a porcentagem de frutos maduros ou a sincronização do amadurecimento é também um parâmetro de grande importância no tomate industrial (LUKYANENKO, 1991).

Figura 11 – Comparativo da variável estimada resultante da multiplicação do teor de Brix (%) pela produtividade de fruto dividido por 100, a qual é de grande importância da indústria de processamento de tomate, pois quanto maior esse valor, mais eficiente será a produção de concentrados desses frutos (ESHED; GERA; ZAMIR, 1996; TANKSLEY et al., 1996; GRANDILLO; ZAMIR; TANKSLEY, 1999; KRIEGER; LIPPMAN; ZAMIR, 2010). Em (A) foi levado em consideração à produtividade total de frutos de cada genótipo, ou seja, frutos maduros e verdes. Em (B) considerou-se apenas a produtividade de frutos maduros (n = 10 plantas). Barras com mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey ao nível de 1 % de probabilidade. Os dados são média $\pm$ erro padrão

Figura 12 – Comparativos do rendimento de fruto entre plantas representativas de cada genótipo. (A) MT, (B) MT-Sp, (C) MT-sft, (D) MT-sft/+, (E) MT-Well^r e (F) MT-Well^r/+. Barras de escala = 5 cm. (G) Número médio de frutos por planta (n = 10 plantas). Note que as plantas que carregam o alelo *Well* (MT-Well^r e Well^r/+) apresentam uma maior uniformidade na maturação dos frutos. Barras com as mesmas letras, maiúsculas nas barras vermelhas e minúsculas nas barras verdes, não diferem entre si pelo teste de Tukey ao nível de 1 % de probabilidade. Os dados são média $\pm$ erro padrão

Krieger, Lippman e Zamir (2010) atribuíram o aumento da produtividade e do conteúdo de brix no genótipo de crescimento semi-determinado *sft/+* a um fenômeno na genética conhecido como heterose ou vigor híbrido. Contudo, tais características aparentam ser intrínsecas aos materiais de crescimento semi-determinado, como aqui apresentado. Corroborando esta afirmação, Fridman et al. (2002); Carmel-Goren et al. (2003) demonstraram que a variação alélica natural oriundo de *S. pennellii*, *SP9D*, confere ao tomateiro um aumento considerável na produtividade e no conteúdo de brix quando introgridido em cultivares portando o alelo recessivo *sp*. Curiosamente, uma característica marcante exibida por essas plantas é o crescimento semi-determinado. Logo, a heterose de gene único proposta por Krieger, Lippman e Zamir (2010) na verdade pode ser interpretada como um balanço ótimo entre o desenvolvimento vegetativo e o reprodutivo.

4.3 Impacto do balanço vegetativo-reprodutivo ótimo na eficiência no uso da água.

Como o balanço vegetativo-reprodutivo resulta de uma variação entre órgãos com diferentes capacidades de transpiração e assimilação de CO₂, pode se conjecturar que o crescimento semi-determinado deve afetar também a EUA. Mais especificamente, o crescimento semi-determinado pode significar uma relação ótima entre órgãos que consomem água e produzem fotoassimilados, como folhas maduras, e aqueles que praticamente apenas consomem água, como folhas jovens e frutos.

Diante disto, avaliou-se o impacto do crescimento semi-determinado na EUA, onde se observou que realmente os genótipos que apresentam esse tipo de hábito de crescimento (*sft/+*, *MT-Well* e *Well/+*) exibem valores de EUA longo prazo significativamente superiores quando comparado aos genótipos de crescimento determinado MT e indeterminado MT-*Sp*, aos 50 DAS (Figura 13A). Corroborando os dados aqui apresentados, Zsögön (2011) também observou maior EUA em plantas carregando o alelo *Well*, além de não verificar diferença significativa entre plantas de tomateiro cv. MT de crescimento determinado e indeterminado, aos 60 dias após a germinação, para a variável EUA longo prazo.

Figura 13 – Economia do uso de água dos diferentes tipos de hábitos de crescimento no background genético MT. (A) Eficiência no uso da água a longo prazo ($n = 12$ plantas) obtida por método gravimétrico, ou seja, através da relação entre massa seca total (em gramas) e volume de água consumida (em quilogramas) pelas plantas durante 32 dias após o transplante (50 DAS). (B) Discriminação isotópica de carbono avaliada em folhas de plantas com 50 DAS ($n = 5$ plantas). Observe que, a exceção do genótipo MT-*sft*, todos genótipos apresentam valores de $EUA_{\text{longo prazo}}$ e de discriminação isotópica de carbono inversamente proporcionais. Barras com mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey ao nível de 1 % de probabilidade. Os dados são média $\pm$ erro padrão

Farquhar, O'Leary e Berry (1982) propuseram uma correlação negativa entre EUA e discriminação isotópica de carbono ($\Delta^{13}C$), a qual foi posteriormente demonstrada em diferentes espécies (FARQUHAR; RICHARDS, 1984; HUBICK; FARQUHAR; SHORTER, 1986; FARQUHAR; EHLERINGER; HUBICK, 1989; HUBICK; FARQUHAR, 1989; VIRGONA et al., 1990; HALL et al., 1994; MEDINA; FRANCISCO, 1994; FRANCO et al., 2005), inclusive em tomateiro (MARTIN; THORSTENSON, 1988; ZSÖGÖN, 2011). Recentemente, Xu et al. (2008), utilizando-se dessa correlação, identificaram um QTL para EUA advindo de *S. pennellii* na IL 5-4. Curiosamente, esta linha de introgressão carrega o alelo *SP5G* de *S. pennellii*, o qual pertence à pequena família gênica *Self-pruning* (CARMEL-GOREN et al., 2003), e conduz plantas portando o alelo recessivo *sp* a um hábito de

crescimento semi-determinado (JONES et al., 2007). Logo, como apresentado na Figura 13B, os genótipos de crescimento semi-determinado realmente são mais eficiente no uso da água que os demais materiais avaliados, pois exibiram os menores valores para a variável $\Delta^{13}\text{C}$.

É importante salientar que o genótipo de crescimento indeterminado MT-*sft* não diferiu estatisticamente dos materiais de crescimento semi-determinado, aos 50 DAS, para a variável EUA longo prazo. Esse resultado pode ser reflexo do crescimento vegetativo acentuado e do atraso excessivo no florescimento, o que permite as plantas MT-*sft* acumularem massa seca suficiente (Figura 7), especialmente foliar, para compensar o excesso de água consumida. Por outro lado, os demais genótipos nesta idade estão mais voltados para a produção de órgãos mais elaborados, como os florais, inclusive o material de crescimento indeterminado MT-*Sp*. Tal hipótese torna-se ainda mais plausível frente aos dados de $\Delta^{13}\text{C}$, os quais mostram-se inversamente proporcionais aos valores de EUA em todos genótipos, com exceção do material MT-*sft* (Figura 13).

Na Tabela 3, verifica-se que não houve diferenças significativas entre os genótipos para as variáveis: densidade estomática na face abaxial e na adaxial e área foliar específica (AFE), as quais correlacionam-se positivamente com a capacidade de assimilação de CO_2 e trocas gasosas em diferentes espécies vegetais (ARAUS; KUBISKE; MOSTOLLER, 1986; ABRAMS et al., 1994; FRANCO et al., 2005; JUSTO et al., 2005). Por outro lado, observa-se que, em medições pontuais realizadas em plantas com 50 DAS, os maiores valores de assimilação de CO_2 (A) e condutância estomática (g_s) foram observados no genótipo de crescimento determinado MT. Já as maiores taxas de transpiração (E) foram verificadas nos materiais contendo o alelo *sft*, tanto em homozigose quanto em heterozigose.

Contudo, embora essas medições instantâneas de A , g_s e E constituam uma abordagem muito interessante para se determinar a EUA tanto intrínseca (A/g_s) quanto instantânea (A/E) das plantas, elas são insuficientes para explicar a maior EUA dos genótipos de crescimento semi-determinado a longo prazo. Visto que, esses genótipos não apresentaram diferença estatística para as variáveis EUA intrínseca e EUA instantânea quando comparado aos materiais de crescimento determinado e indeterminado, com exceção do genótipo *sft/+* que mostrou-se estatisticamente superior ao material de crescimento indeterminado MT-*Sp*. Logo, pode-se conjecturar

que os genótipos de crescimento semi-determinado apresentam características intrínsecas que os possibilitam regular, de maneira mais eficiente, a assimilação de CO_2 e/ou a transpiração ao longo do seu desenvolvimento, de forma a conduzir a uma maior $\text{EUA}_{\text{longo prazo}}$. A somatória de evidências apresentadas no presente trabalho nos leva a crer que tais características intrínsecas sejam decorrentes do balanço ótimo entre o crescimento vegetativo e reprodutivo.

Tabela 3 – Valores médios e coeficiente de variação referente à densidade estomática (DE) nas faces abaxial e adaxial das folhas, área foliar específica (AFE), assimilação de CO₂ (A), condutância estomática (gs), transpiração (E), EUA_{intrínseca} (A/gs), e EUA_{instantânea} (A/E) de plantas tomateiro cv. MicroTom com diferentes hábitos de crescimento

Genótipo	Variável ⁽¹⁾							
	DE abaxial ⁽²⁾ (estômatos mm ⁻²)	DE abaxial ⁽²⁾ (estômatos mm ⁻²)	AFE ⁽³⁾ (cm ² g ⁻¹)	A ⁽⁴⁾ (μmol m ⁻² s ⁻¹)	gs ⁽⁴⁾ (mmol m ⁻² s ⁻¹)	E ⁽⁴⁾ (mmol m ⁻² s ⁻¹)	A/gs ⁽⁴⁾ (μmol mmol ⁻¹)	A/E ⁽⁴⁾ (μmol mmol ⁻¹)
MT	171,88 ± 9,85 a	33,75 ± 3,69 a	338,19 ± 31,83 a	5,95 ± 0,73 a	50,33 ± 4,55 a	6,78 ± 0,10 b	114,17 ± 5,26 ab	5,55 ± 0,28 a
MT-Sp	175,31 ± 9,13 a	37,81 ± 3,68 a	326,90 ± 13,59 a	3,71 ± 0,44 b	38,54 ± 2,63 ab	6,98 ± 0,05 b	93,82 ± 6,71 b	4,36 ± 0,34 b
MT-sft	180,94 ± 12,84 a	43,13 ± 4,34 a	297,03 ± 15,18 a	3,64 ± 0,38 b	35,65 ± 2,21 b	8,71 ± 0,04 a	100,06 ± 7,52 ab	4,70 ± 0,38 ab
sft/+	169,06 ± 9,82 a	39,06 ± 2,52 a	290,57 ± 14,46 a	5,20 ± 0,34 ab	43,72 ± 2,17 ab	8,46 ± 0,04 a	118,08 ± 2,71 a	5,54 ± 0,14 a
MT-Well ^r	160,00 ± 7,79 a	34,06 ± 2,16 a	316,24 ± 16,67 a	4,65 ± 0,41 ab	39,81 ± 2,35 ab	6,97 ± 0,04 b	115,16 ± 3,90 ab	5,49 ± 0,21 ab
Well ^r /+	168,44 ± 9,17 a	38,44 ± 1,81 a	309,46 ± 13,52 a	3,70 ± 0,35 b	32,85 ± 3,04 b	6,50 ± 0,06 b	96,45 ± 4,98 ab	4,44 ± 0,23 ab
CV (%)	18,29	26,58	18,89	35,66	24,88	24,18	22,51	18,86

⁽¹⁾ Médias seguidas pela mesma letra na coluna não diferem entre si pelo teste de Tukey ao nível de 5 % de probabilidade, a exceção da variável A, cujas médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si neste teste a 1% de probabilidade. ⁽²⁾ Valores médios de 10 impressões de folíolos completamente expandidos e equivalentes. ⁽³⁾ Valores médios de um folíolo terminal completamente expandido de 10 plantas de cada genótipo com 105 DAS. ⁽⁴⁾ Valores médios de 12 medições com IRGA ao longo de um dia em quatro plantas de cada genótipo com idade de 50 dias após a semeadura. Os dados são média ± erro padrão.

4.4 Impacto do crescimento semi-determinado sobre a resistência à seca de plântulas de tomateiro

Frente ao conhecimento prévio de resistência à seca do genótipo de crescimento semi-determinado MT-*Well*⁺ (ZSÖGÖN, 2011), avaliou-se o impacto desse tipo de hábito de crescimento na resistência à seca de plântulas de tomateiro, com o intuito de verificar se a resistência de plantas carregando o alelo *Well* era condicionada exclusivamente por esse alelo ou se existe alguma ligação com o hábito de crescimento ao qual ele conduz as plantas.

Supreendentemente, constatou-se que a resistência a seca não era condicionada apenas pelo alelo *Well*, mas também pelo hábito de crescimento semi-determinado, pois todos os genótipos semi-determinados, inclusive o *sft*⁺, apresentaram maior resistência a dessecação que o material de crescimento determinado MT. Sendo assim, ao suspender a irrigação em vasos, onde se tinha de cada lado 30 plântulas do controle MT e 30 do genótipo em avaliação, verificou-se que os materiais de crescimento semi-determinado levaram um período maior para que 100% das plântulas murchasse a primeira folha abaixo do ápice caulinar (Figura 14). Como consequência, estes genótipos exibiram uma maior porcentagem de plântulas túrgidas 120 horas após a reidratação em comparação ao material de crescimento determinado MT (Figura 15). Vale ressaltar também que o genótipo de crescimento indeterminado MT-*Sp* mostrou-se ligeiramente mais resistente que o controle MT, ao passo que, o outro material de crescimento indeterminado MT-*sft* apresentou-se mais suscetível ao estresse hídrico (Figura 14 e 15).

Figura 14 – Teste comparativo de resistência à dessecação de genótipos de tomateiro com diferentes hábitos de crescimento. Percentual médio de plântulas murchas de cada genótipo no vaso após o início do murchamento ($n = 2$ vasos), sendo (A) referente aos valores médios dos genótipos MT e MT-*Sp*; (C) MT e *sft*^{+/+}; (E) MT e MT-*sft*; (G) MT e MT-*Well*^f; e (I) MT e *Well*^{f/+}. Note que os genótipos de crescimento semi-determinado (*sft*^{+/+}, MT-*Well*^f e *Well*^{f/+}) apresentam uma maior resistência à dessecação quando comparados ao controle de crescimento determinado MT. Imagem demonstrativa do estado das plântulas momentos antes da reidratação, onde (B) refere-se ao vaso contendo MT e MT-*Sp*; (D) MT e *sft*^{+/+}; (F) MT e MT-*sft*; (H) MT e MT-*Well*^f; e (J) MT e *Well*^{f/+}. As áreas hachuradas em azul e vermelho representam, respectivamente, a maior e menor resistência à dessecação de um dado genótipo em comparação ao controle MT. Barra = 15 cm

Figura 15 – Porcentagem de plântulas túrgidas de cada genótipo ao longo de 120 horas após a reidratação das mesmas, sendo (A) referente as plântulas dos genótipos MT e MT-Sp; (C) MT e *sft/+*; (E) MT e MT-*sft*; (G) MT e MT-*Well^r*; e (I) MT e *Well^r/+*. Observe que os genótipos de crescimento semi-determinado exibem uma maior recuperação das plântulas quanto comparado ao controle MT. Imagens representativas dos genótipos 120 horas após a reidratação, onde (B) representa o vaso no qual foram semeados MT e MT-Sp; (D) MT e *sft/+*; (F) MT e MT-*sft*; (H) MT e MT-*Well^r*; e (J) MT e *Well^r/+*. As áreas hachuradas em azul e vermelho representam, respectivamente, a maior e menor taxa de recuperação de plântulas de um genótipo em comparação ao controle MT Barra = 15 cm

Na tentativa de explicar o motivo da maior resistência à seca dos genótipos de crescimento semi-determinado, realizou-se um monitoramento do conteúdo relativo de água (CRA) nas folhas e no caule (Figura 16) dos genótipos com diferentes hábitos de crescimento ao longo do período compreendido entre a interrupção da irrigação e o início do murchamento das plântulas. Isto permitiu constatar que os genótipos semi-determinados *MT-Well* e *Well^r/+* conseguem manter o CRA do caule em valores mais elevados que plantas MT submetidas às mesmas condições de estresse de seca. Por outro lado, o material de crescimento semi-determinado *sft/+*, e em menor escala, o indeterminado *MT-Sp* apresentaram um decréscimo menos acentuado no CRA das folhas que o genótipo controle MT, o qual, por sua vez, manteve os valores de CRA de suas folhas mais alto que o material indeterminado *MT-sft*. Logo, pode conjecturar que o mecanismo de resistência dos genótipos que carregam o alelo *Well* difere do mecanismo apresentado pelos genótipos *sft/+* e *MT-Sp*, sendo assim necessários mais estudo para uma melhor elucidação de tais mecanismos.

Figura 16 – Conteúdo relativo de água (CRA) de plântulas de tomateiro cv. MT com diferentes hábitos de crescimento, ao longo de um período compreendido entre a interrupção da irrigação e início do murchamento das plântulas. (A-E) CRA das folhas (referente as duas primeiras folha acima do cotilédone), onde (A) refere-se aos genótipos MT e MT-*Sp*; (B) a MT e MT-*sft*; (C) a MT e *sft*/+; (D) a MT e MT-*Well*; e (E) a MT e *Well*/+. Observe que os genótipos *sft*/+ e MT-*Sp* mantêm valores de CRA nas folhas mais alto que o controle MT a medida que o estresse hídrico torna-se mais severo. (F-I) CRA do caule (referente a toda extensão caulinar das plântulas), sendo que (F) representa os valores de CRA dos materiais MT e MT-*Sp*; (G) MT e MT-*sft*; (H) MT e *sft*/+; (I) MT e MT-*Well*; e (J) MT e *Well*/+. Note que os materiais que carregam o alelo *Well* apresentam valores de CRA caule evidentemente maiores que o controle MT. Cada ponto nos gráficos representam os valores médios de quatro amostras experimentais. Os dados são média $\pm$ erro padrão

5 CONCLUSÕES

Com base nos resultados obtidos conclui-se que:

- Genótipos de crescimento semi-determinado (MT-*Well*, *Well*/+ e *sft*/+) apresentam um pequeno atraso no florescimento, quando comparado a materiais de crescimento determinado (*sp*) e indeterminado (MT-*Sp*). Foge a essa regra o homozigoto *sft* (MT-*sft*), o qual é indeterminado e apresentou considerável atraso no florescimento.
- O balanço nas ações dos genes *SP* e *SFT* regula a expansão e dessecação foliar, assim como, a expansão radial do caule, corroborando com Shalit et al. (2009).
- Materiais de crescimento semi-determinado apresentam um balanço mais equilibrado entre o desenvolvimento vegetativo e o reprodutivo, o que parece permitir um aumento concomitante na produtividade e no conteúdo de brix dos frutos.
- Esse balanço equilibrado assemelha-se ao clássico “*in medius virtus est*”, o que faz com que os genótipos de crescimento semi-determinado também possuam uma maior eficiência no uso da água.
- A eficiência no uso da água de uma planta deve ser avaliada a longo prazo, pois embora medidas momentânea sejam uma abordagem interessante, nossos dados mostram que elas não refletem com fidelidade o desempenho da planta ao longo de seu ciclo produtivo.
- O hábito de crescimento semi-determinado no tomateiro pode apresentar grandes implicações no melhoramento genético de características de interesse econômico, como produtividade, conteúdo de brix nos frutos e eficiência no uso da água.
- Surpreendentemente, o genótipo de crescimento semi-determinado *sft*/+ mostrou-se mais resistente à dessecação que o controle MT, a exemplo dos genótipos de crescimento semi-determinado carregando o alelo *Well*, cuja resistência a seca já era conhecida, e recentemente, comprovada em uma tese de doutorado (ZSÖGÖN,

2011). Entretanto, são necessários mais estudos para elucidar o mecanismo de resistência apresentado por estas plantas.

REFERÊNCIAS

ABELES, F.B.; MORGAN, P.W.; SALTVEIT, M.E. Roles and physiological effects of ethylene in plant physiology: dormancy, growth, and development. In: _____. **Ethylene in plant biology**, 2nd ed. San Diego: Academic Press, 1992. chap. 5, p. 120-181.

ABRAMS, M.D.; KUBISKE, M.E.; MOSTOLLER, S.A. Relating wet and dry year ecophysiology to leaf structure in contrasting temperate tree species. **Ecology**, Ithaca, v. 75, n. 1, p. 123-133, 1994.

ADATO, A.; MANDEL, T.; MINTZ-ORON, S.; VENGER, I.; LEVY, D.; YATIV, M.; DOMÍNGUEZ, E.; WANG, Z.; VOS, R.C.H.; JETTER, R.; SCHREIBER, L.; HEREDIA, A.; ROGACHEV, I.; AHARONI, A. Fruit-surface flavonoid accumulation in tomato is controlled by a *SIMYB12*-regulated transcriptional network. **PLoS Genetics**, San Francisco, v. 5, e1000777, 2009. Disponível em: <<http://www.plosgenetics.org/article/fetchObject.action?uri=info%3Adoi%2F10.1371%2Fjournal.pgen.1000777&representation=PDF>>. Acesso em: 25 maio 2013.

ARAUS, J.L.; ALEGRE, L.; TAPIA, L.; CALAFELL, R.; SERRET, M.D. Relationship between photosynthetic capacity and leaf structure in several shade plants. **American Journal of Botany**, New York, v. 76, p. 1760-1770, 1986.

ARIKITA, F.N.; AZEVEDO, M.S.; SCOTTON, D.C.; PINTO, M.S.; FIGUEIRA, A.; PERES, L.E.P. Novel natural genetic variation controlling the competence to form adventitious roots and shoots from the tomato wild relative *Solanum pennellii*. **Plant Science**, Limerick, v. 199/200, p. 121-130, 2013

BALLESTER, A.R.; MOLTHOFF, J.; VOS, R.; HEKKERT, B.L.; ORZAEZ, D.; FERNÁNDEZ-MORENO, J.P.; TRIPODI, P.; GRANDILLO, S.; MARTIN, C.; HELDENS, J.; YKEMA, M.; GRANELL, A.; BOVY, A. Biochemical and molecular analysis of pink tomatoes: deregulated expression of the gene encoding transcription factor *SIMYB12* leads to pink tomato fruit color. **Plant Physiology**, Rockville, v. 152, p. 71–84, 2010.

BELL, P.R. **Green plants: their origin and diversity**. Cambridge: Cambridge University Press, 1992. 315 p.

BENINCASA, M.M.P.; LEITE, I.C. **Fisiologia vegetal**. Jaboticabal: FUNEP, 2004. 169 p.

BISHOP, G.J.; NOMURA, T.; YOKOTA, T.; HARRISON, K.; NOGUCHI, T.; FUJIOKA, S.; TAKATSUTO, S.; JONES, J.D.G.; KAMIYA, Y. The tomato DWARF enzyme catalyses C-6 oxidation in brassinosteroid biosynthesis. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, Washington, v. 96, p. 1761–1766, 1999.

BRADLEY, D.; VINCENT, C.; CARPENTER, R.; COEN, E. Pathways for inflorescence and floral induction in *Antirrhinum*. **Development**, Cambridge, v. 122, p. 1535-1544, 1996.

BRIGGS, L.J. **The mechanics of soil moisture**. Washington: USDA, Government Printing Office, 1897. 24 p. (Soils Bulletin, 10).

CAMPOS, M.L.; CARVALHO, R.F.; BENEDITO, V.A.; PERES, L.E.P. Small and remarkable: the Micro-Tom model system as a tool to discover novel hormonal functions and interactions. **Plant Signaling and Behavior**, Austin, v. 5, p. 267-270, 2010.

CAMPOS, M.L.; ALMEIDA, M.; ROSSI, M.L.; MARTINELLI, A.P.; LITHOLDO JR, C.G.; FIGUEIRA, A.; RAMPELOTTI-FERREIRA, F.T.; VENDRAMIM, J.D.; BENEDITO, V.A.; PERES, L.E.P. Brassinosteroids interact negatively with jasmonates in the formation of anti-herbivory traits in tomato. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 60, p. 4347-4361, 2009.

CARMEL-GOREN, L.; LIU, Y. S.; LIFSCHITZ, E.; ZAMIR, D. The *SELF PRUNING* gene family in tomato. **Plant Molecular Biology**, Dordrecht, v. 52, p. 1215-1222, 2003.

CARVALHO, R.F.; AIDAR, S.T.; AZEVEDO, R.A.; DODD, I.C.; PERES, L.E.P. Enhanced transpiration rate in the high pigment 1 tomato mutant and its physiological significance. **Plant Biology**, Berlin, v. 13, p. 546-550, 2011b.

CARVALHO, R.F.; CAMPOS, M.L.; PINO, L.E.; CRESTANA, S.L.; ZSÖGÖN, A.; LIMA, J.E.; BENEDITO, V.A.; PERES, L.E.P. Convergence of developmental mutants into a single tomato model system: 'Micro-Tom' as an effective toolkit for plant development research. **Plant Methods**, London, v. 7, n. 18, 2011a. Disponível em: < <http://www.plantmethods.com/content/7/1/18>>. Acesso em: 27 jun. 2011.

CAUSSE, M.; DUFFE, P.; GOMEZ, M.C.; BURET, M.; DAMIDAUX, R.; ZAMIR, D.; GUR, A.; CHEVALIER, C.; LEMAIRE-CHAMLEY, M.; ROTHAN, C. A genetic map of candidate genes and QTLs involved in tomato fruit size and composition. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 55, p. 1671-1685, 2004.

COX, M.C.H.; MILLENAAR, F.F.; DE JONG VAN BERKEL, Y.E.M.; PEETERS, A.J.M.; VOESENEK, L.A.C.J. Plant movement; submergence-induced petiole elongation in *Rumex palustris* depends on hyponastic growth. **Plant Physiology**. Rockville, v.132, p.282-291, 2003.

ESHED, Y.; ZAMIR, D. A genomic library of *Lycopersicon pennellii* in *L. esculentum*: a tool for fine mapping of genes. **Euphytica**, Wageningen, v. 79, p. 175-179, 1994.

ESHED, Y.; GERA, G.; ZAMIR, D. A genome-wide search for wild-species alleles that increase horticultural yield of processing tomatoes. **Theoretical and Applied Genetics**, New York, v. 93, p. 877-886, 1996.

FARINHA, T.B. **Envolvimento da giberelina na regulação do desenvolvimento vegetativo e reprodutivo de tomateiro (*Solanum lycopersicum*) cv. Micro-Tom**. 2008. 73 p. Dissertação (Mestrado em Fisiologia e Bioquímica de plantas) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2008.

FARQUHAR, G.D.; RICHARDS, R.A. Isotopic composition of plant carbon correlates with water-use efficiency of wheat genotypes. **Australian Journal of Plant Physiology**, Melbourne, v. 11, p. 539–552, 1984.

FARQUHAR, G.D.; EHRLINGER, J.R.; HUBICK, K.T. Carbon isotope discrimination and photosynthesis. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, Stanford, v. 40, p. 503–537, 1989.

FARQUHAR, G.D.; O’LEARY, M.H.; BERRY, J.A. On the relationship between carbon isotope discrimination and the intercellular carbon dioxide concentration in leaves. **Australian Journal of Plant Physiology**, Melbourne, v. 9, p. 121–137, 1982.

FRANCO A.C.; BUSTAMANTE, M.; CALDAS, L.S.; GOLDSTEIN, G.; MEINZER, F.C.; KOZOVITS, A.R.; RUNDEL, P.; CORADIN, V.T.R. Leaf functional traits of Neotropical savanna trees in relation to seasonal water deficit. **Trees**, Berlin, v. 19, p. 326–335, 2005.

FRIDMAN, E.; LIU, Y.; CARMEL-GOREN, L.; GUR, A.; SHORESH, M.; PLEBAN, T.; ESHED, Y.; ZAMIR, D. Two tightly linked QTLs modify tomato sugar content via different physiological pathways. **Molecular Genetics and Genomics**, Berlin, v. 266, p. 821–826, 2002.

FULTON, T.M.; BECK-BUNN, T.; EMMATTY, D.; ESHED, Y.; LOPEZ, J.; PETIARD, V.; UHLIG, J.; ZAMIR, D.; TANKSLEY, S.D. 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**, New York, v. 95, p. 881–894, 1997.

GRANDILLO, S.; ZAMIR, D.; TANKSLEY, S.D. Genetic improvement of processing tomatoes: a 20 years perspective. **Euphytica**, Wageningen, v. 110, p. 85–97, 1999.

GRATÃO, P.L.; MONTEIRO, C.C.; ANTUNES, A.M.; PERES, L.E.P.; AZEVEDO, R.A. Acquired tolerance of tomato (*Lycopersicon esculentum* cv. Micro-Tom) plants to cadmium-induced stress. **Annals of Applied Biology**, Wellesbourne, v. 153, p. 321–333, 2008.

HALL, A.E.; RICHARDS, R.A.; CONDON, A.G.; WRIGHT, G.C.; FARQUHAR, G.D. Carbon isotope discrimination and plant breeding. In: JANICK, J. **Plant breeding reviews**. New York: Wiley, 1994. v. 12, chap. 4, p. 81–113.

HANZAWA, Y.; MONEY, T.; BRADLEY, D. A single amino acid converts a repressor to an activator of flowering. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, Washington, v. 102, p. 7748–7753, 2005.

HOFFMANN-BENNING, S.; KENDE, H. On the role of abscisic acid and gibberellin in the regulation of growth in rice. **Plant Physiology**, Rockville, v. 99, p. 1156–1161, 1992.

HOWELL, T.A. Enhancing water use efficiency in irrigated agriculture. **Agronomy Journal**, Madison, v. 93, p. 281-289, 2001.

HUBICK, K.T.; FARQUHAR, G.D. Carbon isotope discrimination and the ratio of carbon gained to water lost in barley cultivars. **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v. 12, p. 795-804, 1989.

HUBICK, K.T.; FARQUHAR, G.D.; SHORTER, R. Correlation between water-use efficiency and carbon isotope discrimination in diverse peanut (*Arachis*) germplasm. **Australian Journal of Plant Physiology**, Melbourne, v. 13, p. 803-816, 1986.

JAEGER, K.E.; PULLEN, N.; LAMZIN, S.; MORRIS, R.J.; WIGGE, P.A. Interlocking feedback loops govern the dynamic behavior of the floral transition in *Arabidopsis*. **The Plant Cell**, Baltimore, v. 25, p. 820–833, 2013.

JONES, C.M.; RICK, C.M.; ADAMS, D.; JERNSTEDT, J.; CHETELAT, R.T. Genealogy and fine mapping of *obscuravenosa*, a gene affecting the distribution of chloroplasts in leaf veins and evidence of selection during breeding of tomatoes (*Lycopersicon esculentum*; Solanaceae). **American Journal of Botany**, New York, v. 94, p. 935-947, 2007.

JUSTO, C.F. SOARES, A.M.; GAVILANES, M.L.; CASTRO, E.M. Plasticidade anatômica das folhas de *Xylopia brasiliensis* Sprengel (Annonaceae). **Acta Botanica Brasilica**, São Paulo, v. 19, n. 1, p. 112-123, 2005.

KNIGHT, S.L.; ROGERS, R.B.; SMITH, M.A.L.; SPORAER, L.A. Effects of NaCl salinity on miniature dwarf tomato 'Micro-Tom': I. Growth analyses and nutrient composition. **Journal of Plant Nutrition**, Philadelphia, v. 15, p. 2315-2327, 1992.

KOBAYASHI, Y.; WEIGEL, D. Move on up, it's time for change – mobile signals controlling photoperiod-dependent flowering. **Genes and Development**, Woodbury, v. 21, p. 2371–2384, 2007.

KOKA, C.V.; CERNY, R.E.; GARDNER, R.G.; NOGUCHI, T.; FUJIOKA, S.; TAKATSUTO, S.; YOSHIDA, S.; CLOUSE, S.D. A putative role for the tomato genes *DUMPY* and *CURL-3* in brassinosteroid biosynthesis and response. **Plant Physiology**, Oxford, v. 122, p. 85-98, 2000.

KOMIYA, R.; IKEGAMI, A.; TAMAKI, S.; YOKOI, S.; SHIMAMOTO, K. *Hd3a* and *RFT1* are essential for flowering in rice. **Development**, Cambridge, v. 135, p. 767–774, 2008.

KOORNNEEF, M.; ALONSO-BLANCO, C.; DE VRIES, H.B.; HANHART, C.J.; PEETERS, A.J. Genetic interactions among late-flowering mutants of *Arabidopsis*. **Genetics**, Rockville, v. 148, p. 885–892, 1998.

KRIEGER, U.; LIPPMAN, Z.B.; ZAMIR, D. The flowering gene *SINGLE FLOWER TRUSS* drives heterosis for yield in tomato. **Nature Genetics**, London, v. 42, p. 459–463, 2010.

KUNDU, S.K.; TIGERSTEDT, P.M.A. Variation in net photosynthesis, stomatal characteristics, leaf area and whole-plant phytomass production among ten provenances of neem (*Azadirachta indica*). **Tree Physiology**, Victoria, v. 19, p. 47–52, 1999.

LIFSCHITZ, E.; ESHED, Y. Universal florigenic signals triggered by *FT* homologues regulate growth and flowering cycles in perennial day-neutral tomato. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 57, p. 3405–3414, 2006.

LIFSCHITZ, E.; EVIATAR, T.; ROZMAN, A.; SHALIT, A.; GOLDSCHMIDT, A.; AMSELLEM, Z.; ALVAREZ, J. P.; ESHED, Y. The tomato *FT* ortholog triggers systemic signals that regulate growth and flowering and substitute for diverse environmental stimuli. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, Washington, v. 103, p. 6398–6403, 2006.

LUKYANENKO, A.N. Breeding tomato for mechanized harvesting. In: KALLOO, G. **Genetic improvement of tomato**. Berlin: Springer-Verlag, 1991. chap. 17, p. 213–230.

MA, H. To be, or not to be, a flower: control of floral meristem identity. **Trends in Genetics**, Cambridge, v. 14, p. 26–32, 1998.

MACARTHUR, J.W. Inherited characters in tomato. I. The self-pruning habit. **The Journal of Heredity**, Washington, v. 23, p. 394–395, 1932.

MARTÍ, E.; GISBERT, C.; BISHOP, G.J.; DIXON, M.S.; GARCÍA-MARTÍNEZ, J.L. Genetic and physiological characterization of tomato cv. Micro-Tom. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 57, p. 2037–2047, 2006.

MARTIN, B.; THORSTENSON, Y.R. Stable carbon isotope composition ($\delta^{13}\text{C}$), water use efficiency, and biomass productivity of *Lycopersicon esculentum*, *Lycopersicon pennellii*, and the F1 hybrid. **Plant Physiology**, Oxford, v. 88, p. 213–217, 1988.

MEDINA, E.; FRANCISCO, M. Photosynthesis and water relations of savanna tree species differing in leaf phenology. **Tree Physiology**, Victoria, v. 14, p. 1367–1381, 1994.

MEISSNER, R.; JACOBSON, Y.; MELAMED, S.; LEVYATUV, S.; SHALEV, G.; ASHRI, A.; ELKIND, Y.; LEVY, A. A new model system for tomato genetics. **The Plant Journal**, Oxford, v. 12, p. 1465–1472, 1997.

MICHAEL, D.A.; DICKMANN, D.I.; ISEBRANDS, J.G.; NELSON, N.D. Photosynthesis patterns during the establishment year within two *Populus* clones with contrasting morphology and phenology. **Tree Physiology**, Victoria, v. 6, p. 11–27, 1990.

MILLENAAR, F.F.; VAN ZANTEN, M.; COX, M.C.H.; PIERIK, R.; VOESENEK, L.A.C.J.; PEETERS, A.J.M. Differential petiole growth in *Arabidopsis thaliana*: photocontrol and hormonal regulation. **New Phytologist**, Oxford, v. 184, p. 141–152, 2009.

MILLENAAR, F.F.; COX, M.C.; VAN BERKEL, Y.E.; WELSCHEN, R.A.; PIERIK, R.; VOESENEK, L.A.C.J.; PEETERS, A.J.M. Ethylene-induced differential growth of petioles in *Arabidopsis*: analyzing natural variation, response kinetics, and regulation. **Plant Physiology**, Rockville, v. 137, p. 998–1008, 2005.

MOLINERO-ROSALES, N.; LATORRE, A.; JAMILENA, M.; LOZANO, R. *SINGLE FLOWER TRUSS* regulates the transition and maintenance of flowering in tomato. **Planta**, New York, v. 218, p. 427–434, 2004.

NAVARRO, C.; ABELENDA, J.A.; CRUZ-ORO, E.; CUELLAR, C.A.; TAMAKI, S.; SILVA, J.; SHIMAMOTO, K.; PRAT, S. Control of flowering and storage organ formation in potato by FLOWERING LOCUS T. **Nature**, London, v. 478, p. 119–122, 2011.

PIERIK, R.; CUPPENS, M.L.; VOESENEK, L.A.; VISSER, E.J. Interactions between ethylene and gibberellins in phytochrome-mediated shade avoidance responses in tobacco. **Plant Physiology**, Oxford, v. 136, p. 2928–2936, 2004.

PIERIK, R.; VISSER, E.J.W.; DE KROON, H.; VOESENEK, L.A.C.J. Ethylene is required in tobacco to successfully compete with proximate neighbours. **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v. 26, p. 1229–1234, 2003.

PIERIK, R.; THOLEN, D.; POORTER, H.; VISSER, E.J.; VOESENEK, L.A. The Janus face of ethylene: growth inhibition and stimulation. **Trends in Plant Science**, London, v. 11, p. 176–183, 2006.

PIOTTO, F.A.; PERES, L.E.P. Base genética do hábito de crescimento e florescimento em tomateiro e sua importância na agricultura. **Ciência Rural**, Santa Maria, v. 42, p. 1941–1946, 2012.

PNUELI, L.; GUTFINGER, T.; HAREVEN, D.; BEN-NAIM, O.; RON, N.; ADIR, N.; LIFSCHITZ, E. Tomato *SP*-interacting proteins define a conserved signaling system that regulates shoot architecture and flowering. **The Plant Cell**, Baltimore, v. 13, p. 2687–2702, 2001.

PNUELI, L.; CARMEL-GOREN, L.; HAREVEN, D.; GUTFINGER, T.; ALVAREZ, J.; GANAL, M.; ZAMIR, D.; LIFSCHITZ, E. The SELF-PRUNING gene of tomato regulates vegetative to reproductive switching of sympodial meristems and is the ortholog of *CEN* and *TFL1*. **Development**, Cambridge, v. 125, p. 1979–1989, 1998.

QUINET, M.; DUBOIS, C.; GOFFIN, M.C.; CHAO, J.; DIELEN, V.; BATOKO, H.; BOUTRY, M.; KINET, J.M. Characterization of tomato (*Solanum lycopersicum* L.) mutants affected in their flowering time and in the morphogenesis of their reproductive structure. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 57, p. 1381–1390, 2006.

REICHARDT, K. **A água na produção agrícola**. São Paulo: McGraw-Hill do Brasil, 1978. 119 p.

RICK, C.M. The tomato. **Scientific American**, New York, v. 239, p. 76–87, 1978.

ROMANO, C.P.; COOPER, M.L.; KIEE, H.J. Uncoupling auxin and ethylene effects in transgenic tobacco and Arabidopsis plants. **The Plant Cell**, Baltimore, v. 5, p. 181–189, 1993.

RUIZ-GARCÍA, L.; MADUENO, F.; WILKINSON, M.; HAUGHN, G.; SALINAS, J.; MARTINEZ-ZAPATER, J.M. Different roles of flowering-time genes in the activation of floral initiation genes in Arabidopsis. **The Plant Cell**, Baltimore, v. 9, p. 1921–1934, 1997.

SAMACH, A.; LOTAN, H. The transition to flowering in tomato. **Plant Biotechnology**, Oxford, v. 24, p. 71–82, 2007.

SCHENCK, D.; CHRISTIAN, M.; JONES, A.; LÜTHEN H. Rapid auxin-induced cell expansion and gene expression: a four-decade-old question revisited. **Plant Physiology**, Rockville, v. 152, p. 1183–1185, 2010.

SCHMITZ, G.; THERES, K. Genetic control of branching in Arabidopsis and tomato. **Current Opinion in Plant Biology**, London, v. 2, p. 51–55, 1999.

SCHWARZ, D.; KLÄRING, H.P.; VAN IERSEL, M.W.; INGRAM, K.T. Growth and photosynthetic response of tomato to nutrient solution concentrations at two light levels. **Journal of the American Society for Horticultural Science**, Alexandria, v. 127, p. 984–990, 2002.

SCOTT, J.W., HARBAUGH, B.K. **Micro-Tom**: a miniature dwarf tomato. Gainesville: Florida Agricultural Experiment Station, 1989. 6 p. (Circular, 370).

SHALIT, A.; ROZMAN, A.; GOLDSCHMIDT, A.; ALVAREZ, J.P.; BOWMAN, J.J.; ESHED, Y.; LIFSCHITZ, E. The flowering hormone florigen functions as a general systemic regulator of growth and termination. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, Washington, v. 106, p. 8392–8397, 2009.

SHANNON, S.; MEEKS-WAGNER, D.R. Genetic interactions regulating inflorescence development in *Arabidopsis thaliana*. **The Plant Cell**, Baltimore, v. 5, p. 639–655, 1993.

SMITH, M.A.L.; SPORAER, L.A.; SHIBLI, R.A.; KNIGHT, S.L. Effects of NaCl salinity on miniature dwarf tomato 'Micro-Tom': II. Shoot and root growth responses, fruit production, and osmotic adjustment. **Journal of Plant Nutrition**, Philadelphia, v. 15, p. 2329–2341, 1992.

SMULDERS, M.J.M.; HORTON, R.F. Ethylene promotes elongation growth and auxin promotes radial growth in *Ranunculus sceleratus* petioles. **Plant Physiology**, Rockville, v. 96, p. 806–811, 1991.

SOUSA, V.F.; COELHO, E.F.; ANDRADE JUNIOR, A.S.; FOLEGATTI, M.V.; FRIZZONE, J.A. Eficiência do uso da água pelo meloeiro sob diferentes frequências de irrigação. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, Campina Grande, v. 4, p. 183-188, 2000.

STEVENS, M.A.; RUDICH, J. Genetic potential for overcoming physiological limitations on adaptability, yield, and quality in the tomato. **HortScience**, Alexandria, v. 13, p. 673–677, 1978.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia vegetal**. 4. ed. São Paulo: Artmed, 2009. 820 p.

TAMBUSSI, E.A.; BORT, J.; ARAUS, J.L. Water use efficiency in C-3 cereals under Mediterranean conditions: a review of physiological aspects. **Annals of Applied Biology**, Wellesbourne, v. 150, p. 307-321, 2007.

TANKSLEY, S.D.; GRANDILLO, S.; FULTON, M.T.; ZAMIR, D.; ESHED, Y.; PETIARD, V.; LOPEZ, J.; BECK-BUNN, T. Advanced backcross QTL analysis in a cross between an elite processing line of tomato and its wild relative *L. pimpinellifolium*. **Theoretical and Applied Genetics**, New York, v. 92, p. 935–951, 1996.

TAOKA, K.; OHKI, I.; TSUJI, H.; KOJIMA, C.; SHIMAMOTO, K. Structure and function of florigen and the receptor complex. **Trends in Plant Science**, London, v. 18, p. 287–294, 2013.

TAOKA, K.; OHKI, I.; TSUJI, H.; FURUITA, K.; HAYASHI, K.; YANASE, T.; YAMAGUCHI, M.; NAKASHIMA, C.; PURWESTRI, Y.A.; TAMAKI, S.; OGAKI, Y.; SHIMADA, C.; NAKAGAWA, A.; KOJIMA, C.; SHIMAMOTO, K. 14-3-3 proteins act as intracellular receptors for rice Hd3a florigen. **Nature**, London, v. 476, p. 332–335, 2011.

TEPER-BAMNOLKER, P.; SAMACH, A. The flowering integrator *FT* regulates SEPALLATA3 and FRUITFULL accumulation in *Arabidopsis* leaves. **The Plant Cell**, Baltimore, v. 17, p. 2661–2675, 2005.

US PATENT APPLICATION (United States of America). Jozef Wilhelmus Gerardus Heldens. **Promotor sequence and gene construct for increasing crop yield in tomato US 20100212046A1**. 10 aug. 2007. 19 agu. 2010.

VAN ZANTEN, M.; SNOEK, L.B.; VAN ECK-STOUTEN, E.; PROVENIERS, M.C.G.; TORII, K.U.; VOESENEK, L.A.C.J.; PEETERS, A.J.M.; MILLENAAR, F.F. Ethylene-induced hyponastic growth in *Arabidopsis thaliana* is controlled by ERECTA. **The Plant Journal**, Oxford, v. 61, p. 83–95, 2010.

VIRGONA, J.M.; HUBICK, K.T.; RAWSON, H.M.; FARQUHAR, G.D.; DOWNES, R.W. Genotypic variation in transpiration efficiency, carbon isotope discrimination and carbon allocation during early growth in sunflower. **Australian Journal of Plant Physiology**, Melbourne, v. 17, p. 207-214, 1990.

VOESENEK, L.A.C.J.; BLOM, C.W.P.M. Growth responses of *Rumex* species in relation to submergence and ethylene. **Plant Cell Environment**, Oxford, v. 12, p. 433–439, 1989.

WEYERS, J.D.B.; JOHANSEN, L.G. Accurate estimation of stomatal aperture from silicone-rubber impressions. **New Phytologist**, Oxford, v. 101, p. 109–115, 1985.

XU, X.; MARTIN, B.; COMSTOCK, J.; VISION, T.; TAUER, C.; ZHAO, B.; PAUSCH, R.; KNAPP, S. Fine mapping a QTL for carbon isotope composition in tomato. **TAG Theoretical and Applied Genetics**, New York, v. 117, p. 221–233, 2008.

YEAGER, A.F. Determinate growth in the tomato. **The Journal of Heredity**, Washington, v. 18, p. 263–265, 1927.

YU, G.R.; WANG, Q.F.; ZHUANG, J. Modeling the water use efficiency of soybean and maize plants under environmental stresses: application of a synthetic model of photosynthesis-transpiration based on stomatal behavior. **Plant Physiology**, Rockville, v.161, p.303–318, 2004.

YU, J.Q.; HUANG, L.F.; HU, W.H.; ZHOU, Y.H.; MAO, W.H.; YE, S.F.; NOGUÉS, S. A role for brassinosteroids in the regulation of photosynthesis in *Cucumis sativus*. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 55, p. 1135–1143, 2004.

ZEEVAART, J.A.D. Leaf-produced floral signals. **Current Opinion in Plant Biology**, London, v. 11, p. 541–547, 2008.

ZSÖGÖN, A. **Identification and characterization of a tomato introgression line with reduced wilting under drought**. 2011. 199 p. Thesis (Doctor of Philosophy). The Australian National University, Canberra, 2011.