

FRANÇOISE DALPRÁ DARIVA

**MORFOFISIOLOGIA DE LINHAGENS DE INTROGRESSÃO DE *Solanum pennellii*
CORR. SUBMETIDAS AO DEFICIT HÍDRICO**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Fitotecnia, para obtenção do título de *Magister Scientiae*.

VIÇOSA
MINAS GERAIS – BRASIL
2019

**Ficha catalográfica preparada pela Biblioteca Central da Universidade
Federal de Viçosa - Câmpus Viçosa**

T

D218m Dariva, Françoise Dalprá, 1992-
2019 Morfofisiologia de linhagens de introgressão de *Solanum pennellii* Corr. submetidas ao deficit hídrico : . / Françoise Dalprá Dariva. – Viçosa, MG, 2019.
xii, 48 f. : il. (algumas color.) ; 29 cm.

Orientador: Carlos Nick Gomes.

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Viçosa.
Inclui bibliografia.

1. Tomate - Melhoramento genético. 2. Tomate - Resistência à seca. 3. Tomate - Fisiologia. 4. Folhas - Anatomia.
I. Universidade Federal de Viçosa. Departamento de Fitotecnia. Programa de Pós-Graduação em Fitotecnia. II. Título.

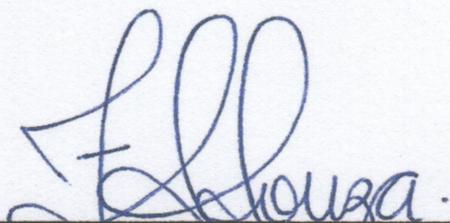
CDD 22. ed. 635.6422

FRANÇOISE DALPRÁ DARIVA

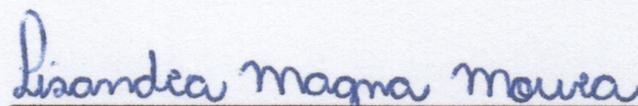
Morfofisiologia de linhagens de introgressão de *Solanum pennellii* Corr. submetidas ao deficit hídrico

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Fitotecnia, para obtenção do título de *Magister Scientiae*.

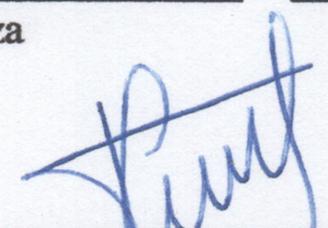
APROVADA: 20 de fevereiro de 2019.



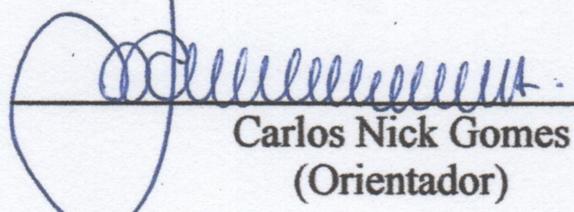
Fabiana Silva de Souza



Lisandra Magna Moura



Fernando França da Cunha
(Coorientador)



Carlos Nick Gomes
(Orientador)

Aos meus pais Luiz Antônio e Irani (in memoriam)
Aos meus irmãos Fernanda, Fabrícia, Filippi Antônio e Felícitta
com amor,

Dedico

AGRADECIMENTOS

Meus sinceros agradecimentos,

A Deus, em primeiro lugar, pelo dom da vida, e pelo amparo nos meus momentos de fraqueza.

À Universidade Federal de Viçosa e ao programa de Pós-graduação em Fitotecnia pela oportunidade de cursar o mestrado.

À CAPES pela concessão da bolsa de estudos.

Ao meu orientador, professor Carlos Nick, pela orientação, apoio, incentivo e confiança depositados em mim.

Aos professores, técnicos e funcionários da UFV, que contribuíram para meu aprendizado. Em especial aos meus coorientadores, prof. Fernando França da Cunha e prof. Edgard Augusto de Toledo Picoli, pela grande contribuição científica neste trabalho. E também ao prof. Samuel, ao Carlos e a Carol, pela contribuição nas análises fisiológicas.

Aos meus pais Luiz Antônio e Irani, e aos meus irmãos, Fernanda, Fabrícia, Filippi Antônio e Felícitta, pelo amor incondicional, apoio, e por sempre acreditarem em mim.

À toda minha família pelo incentivo em todos os momentos e também pela torcida!

Aos funcionários da UEPE Horta Velha pela ajuda na condução do experimento.

Aos funcionários, técnicos e pós-graduandos do laboratório de Recursos Genéticos, e do laboratório de Anatomia Vegetal pela ajuda nas análises.

Aos amigos da pós, em especial a Mari, Flávia, Herika, Gabi, Felipe e Louise, pela amizade, pela ajuda na condução do experimento, e pelos conhecimentos compartilhados! Nosso grupo de pesquisa é o MELHOR!

Aos estagiários pela ajuda na condução do experimento.

Aos membros e toda a equipe do NEO pelo conhecimento compartilhado.

Aos meus amigos, incluindo os da Eafcol, Viçosa, Baixo Guandu e CsF pelo apoio e por tonarem minha vida mais leve e feliz!

Enfim, a todos que, de alguma forma, contribuíram para a realização deste sonho!

BIOGRAFIA

Françoise Dalprá Dariva, filha de Luiz Antônio Dariva e Irani Dalprá Dariva, nasceu no dia 21 de julho de 1992, na cidade de Aimorés, Estado de Minas Gerais, Brasil.

Em fevereiro de 2010, formou-se Técnica Agrícola com habilitação em Agropecuária pelo Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia do Espírito Santo *Campus* Itapina, em Colatina, Espírito Santo.

Em março de 2010, ingressou no curso de Agronomia da Universidade Federal de Viçosa (UFV), em Viçosa, Minas Gerais, graduando-se Engenheira Agrônoma em janeiro de 2016.

Em março de 2017, ingressou no Programa de Pós-Graduação em Fitotecnia da UFV, em nível de Mestrado, submetendo-se a defesa da dissertação em fevereiro de 2019.

SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS	vii
LISTA DE TABELAS	ix
RESUMO	x
ABSTRACT	xii
1. INTRODUÇÃO GERAL.....	1
2. REVISÃO DE LITERATURA.....	3
2.1 Água como recurso indispensável à agricultura: desafios futuros e o papel do melhoramento de plantas.....	3
2.2 Resistência das plantas à seca	4
2.3 Melhoramento de tomateiro para resistência à seca.....	5
2.4 Resistência de <i>Solanum pennellii</i> à seca e seu uso potencial em programas de melhoramento de tomateiro.....	5
3. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	9
4. CAPÍTULO 1: Resistência à seca de <i>Solanum pennellii</i> Corr. acesso LA 716 e sua utilidade para o melhoramento de plantas.....	13
4.1 Introdução	15
4.2 Material e Métodos	18
4.2.1 Material genético.....	18
4.2.2 Local e condução do experimento.....	18
4.2.3 Delineamento experimental	18
4.2.4 Manejo da irrigação.....	19
4.2.5 Avaliação dos genótipos quanto a resistência à seca.....	21
4.2.5.1 Potencial hídrico foliar (Ψ_{foliar}).....	21
4.2.5.2 Características fisiológicas	21
4.2.5.3 Espessura foliar	21
4.2.5.4 Condutância cuticular (g_{min})	22
4.2.6 Produção dos genótipos.....	23
4.2.7 Análises estatísticas.....	23
4.3 Resultados	23
4.3.1 Estresse hídrico imposto.....	23

4.3.2	Variáveis fisiológicas	26
4.3.3	Espessura foliar	29
4.3.4	Condutância cuticular ao vapor d'água (g_{min})	31
4.3.5	Produção dos genótipos.....	32
4.3.6	Resistência à seca em termos de redução percentual de produção e sua relação com as variáveis fisiológicas e anatômicas estudadas.....	34
4.4	Discussão.....	36
4.4.1	Status hídrico dos genótipos em condições de baixo regime hídrico ao longo do ciclo.....	36
4.4.2	Caracterização fisiológica dos genótipos e sua relação com produção.....	37
4.4.3	Alterações nas características de espessura foliar e condutância cuticular em reposta ao baixo regime hídrico ao longo do ciclo e sua relação com produção.....	38
4.4.4	Resistência à seca de <i>S. pennellii</i> acesso LA 716 e sua utilidade no melhoramento de plantas.....	41
4.5	Conclusões	43
4.6	Referências bibliográficas.....	44

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** Curva de retenção de água do substrato, determinada com seis pontos de tensão, e ajustada segundo modelo proposto por Van Genuchten (1980).20
- Figura 2.** Potencial hídrico foliar de genótipos de tomateiro mantidos sob dois regimes hídricos distintos ao longo do ciclo de cultivo (50 e 100 % da AD), quantificado na antemãhã (A), 60 dias após o início do estresse. Letras minúsculas e maiúsculas iguais indicam os genótipos não diferiram entre si pelo teste Tukey a 5 % de probabilidade, no tratamento ESTRESSE (50 % da AD) e no tratamento CONTROLE (100 % da AD), respectivamente. O asterisco (*) indica que houve diferença entre plantas de um mesmo genótipo, cultivadas sob 50 e 100 % da AD. Dados são expressos em média \pm erro padrão.....24
- Figura 3.** Média dos genótipos para a variável potencial hídrico foliar ao meio-dia (MPa). Médias seguidas de mesma letra não diferem estatisticamente entre si, pelo teste Tukey a 5 % de probabilidade.....25
- Figura 4.** Diferenças visuais no crescimento dos genótipos LA 716 (A) e IL 10-1 (B) em função do menor regime hídrico ao longo do cultivo. As plantas do tratamento ESTRESSE e CONTROLE foram mantidas a 50 e 100 % da AD, respectivamente.26
- Figura 5.** Condutância estomática de genótipos de tomateiro mantidos sob dois regimes hídricos distintos ao longo do ciclo de cultivo (50 e 100 % da AD), quantificada no período de 8:00 às 10:00 da manhã (A) e das 12:00 às 14:00 da tarde (B), na folha +3, 60 dias após o início do estresse. Letras minúsculas e maiúsculas iguais indicam os genótipos não diferiram entre si pelo teste Tukey a 5 % de probabilidade, no tratamento ESTRESSE (50 % da AD) e no tratamento CONTROLE (100 % da AD), respectivamente. O asterisco (*) indica que houve diferença entre plantas de um mesmo genótipo, cultivadas sob 50 e 100 % da AD. Dados são expressos em média \pm erro padrão.27
- Figura 6.** Fotossíntese de genótipos de tomateiro mantidos sob dois regimes hídricos distintos ao longo do ciclo de cultivo (50 e 100 % da AD), quantificada na folha +3, 60 dias após o início do estresse. Letras minúsculas e maiúsculas iguais indicam que os genótipos não diferiram entre si pelo teste Tukey a 5 % de probabilidade, no tratamento ESTRESSE (50 % da AD) e no tratamento CONTROLE (100 % da AD), respectivamente. O asterisco (*) indica que houve

diferença entre plantas de um mesmo genótipo, cultivadas sob 50 e 100 % da AD. Dados são expressos em média ± erro padrão.28

Figura 7. Espessura foliar total (A), espessura da epiderme inferior (B), espessura do parênquima paliçádico (C) e espessura do parênquima lacunoso (D) de genótipos de tomateiro mantidos sob dois regimes hídricos distintos ao longo de todo o ciclo de cultivo (50 e 100 % da AD), quantificados na folha +3, 60 dias após o início do estresse. Letras minúsculas e maiúsculas iguais indicam os genótipos não diferiram entre si pelo teste Tukey a 5 % de probabilidade, no tratamento ESTRESSE (50 % da AD) e no tratamento CONTROLE (100 % da AD), respectivamente. O asterisco (*) indica que houve diferença entre plantas de um mesmo genótipo, cultivadas sob 50 e 100 % da AD. Dados são expressos em média ± erro padrão. ...30

Figura 8. Corte transversal do limbo foliar da cultivar M82 (A) e do acesso LA 716 (B), cultivados em ambiente protegido, e mantidos a 100 % da AD. Os folíolos foram coletados na folha +3, 60 dias após a indução do estresse hídrico (início da produção dos frutos). Note que neste estágio de crescimento das plantas, LA 716 apresentou valor médio de espessura foliar inferiores ao da cultivar M82.31

Figura 9. Condutância cuticular (g_{min}) de genótipos de tomateiro mantidos sob dois regimes hídricos distintos ao longo de todo o ciclo de cultivo (100 e 50 % da DTA), quantificada na folha +3, 60 dias após o início do estresse. Letras minúsculas e maiúsculas iguais indicam que os genótipos não diferiram entre si pelo teste Tukey a 5 % de probabilidade, no tratamento CONTROLE (100 % da DTA) e no tratamento ESTRESSE (50 % da DTA), respectivamente. O asterisco (*) indica que houve diferença entre plantas de um mesmo genótipo, cultivadas sob 50 e 100 % da DTA. Dados são expressos em média ± erro padrão.32

Figura 10. Redução percentual de produção dos genótipos em resposta ao deficit hídrico. Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si ao nível de 5 % de probabilidade pelo teste de Tukey. Dados são expressos em média ± erro padrão.35

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Quadro resumo da ANOVA para as variáveis massa de frutos por planta (MF), número de frutos por planta (NF) diâmetro médio de frutos (DMF) e comprimento médio de frutos (CMF) em função de genótipos (G) e regime hídrico (R).	33
Tabela 2. Média dos genótipos para a variável massa de frutos por planta (MF) nos dois regimes hídricos (50 e 100 % da AD).	33
Tabela 3. Matriz de correlação linear de Pearson entre as variáveis massa de frutos por planta (MF), número de frutos por planta (NF) diâmetro médio de frutos (DMF) e comprimento médio de frutos (CMF) nos dois regimes hídricos (50 e 100 % da AD).	34

RESUMO

DARIVA, Françoise Dalprá, M.Sc., Universidade Federal de Viçosa, fevereiro de 2019. **Morfofisiologia de linhagens de introgressão de *Solanum pennellii* Corr. submetidas ao deficit hídrico.** Orientador: Carlos Nick Gomes. Coorientadores: Fernando França da Cunha e Edgard Augusto de Toledo Picoli.

Em aproximadamente seis milhões de hectares cultivados, o tomate é a segunda hortaliça mais produzida e consumida no mundo. Projeções de redução na disponibilidade hídrica vêm, entretanto, ameaçando sua produção, o que impulsionou a criação de programas de melhoramento de tomateiro para resistência à seca. Em tomate, resistência à seca é observada apenas em parentes silvestres com grande destaque para a espécie *Solanum pennellii*. O objetivo principal desses programas é identificar características de *S. pennellii* associadas com sua resistência à seca, que estejam relacionadas positivamente com produção sob baixo regime hídrico. Uma vez que *S. pennellii* possui sistema radicular pouco desenvolvido, a capacidade dessa espécie de manter um elevado status hídrico em ambientes secos provavelmente está associada a alterações morfofisiológicas e anatômicas da parte aérea da planta. Dos mecanismos adaptativos envolvidos na sobrevivência de *S. pennellii* em ambientes áridos, menor condutância cuticular (g_{min}) e maior espessura foliar (ESF), são os que apresentam maior potencial de uso em programas de melhoramento de tomateiro para resistência à seca visto que têm sido relacionados com maior produção dos genótipos. Neste trabalho, as linhagens de introgressão IL 3-5 e IL 10-1 (tolerantes à seca), IL 2-5 e IL 7-1 (sensíveis à seca a nível de semente), juntamente com os genitores M82 e LA 716, foram mantidos sob dois regimes hídricos distintos (50 e 100 % da água disponível) ao longo do ciclo de cultivo. As análises fisiológicas e anatômicas foram feitas na folha +3, 60 dias após o início do estresse (no estágio de produção de frutos). O acesso de *S. pennellii* LA 716 foi capaz de manter elevado status hídrico nos momentos mais críticos do dia, provavelmente em virtude de seu maior fechamento estomático. Resistência à seca aqui (menor redução percentual de produção) foi sinônimo de maior produção sob baixo regime hídrico. Os dados de correlação indicam forte associação entre produção de frutos e fotossíntese, condutância estomática, e potencial hídrico foliar. As características ESF e g_{min} , tidas como mais promissoras, não apresentaram associação linear com produção sob baixo regime hídrico. Os dados mostram que as características anatômicas e

fisiológicas de *S. pennellii* acesso LA 716 estudadas parecem não ter importância quando o assunto é alta produção sob baixo regime hídrico.

ABSTRACT

DARIVA, Françoise Dalprá, M.Sc., Universidade Federal de Viçosa, February, 2019. **Morphophysiology of *Solanum pennellii* Corr. introgression lines subjected to water deficit.** Adviser: Carlos Nick Gomes. Co-advisers: Fernando França da Cunha, and Edgard Augusto de Toledo Picoli.

With almost 6 million hectares under cultivation, tomato is the second largest grown and consumed vegetable in the world. Reductions in water availability is, however, threatening tomato production, which has led to investment in breeding programs to achieve drought resistance cultivars. Drought resistance in tomato is only observed in wild species, especially *Solanum pennellii*. The main goal is to identify traits that are associated with *S. pennellii*'s resistance to drought and also positively correlated with fruit production under low water regimes. Once *S. pennellii* has a poorly developed root system, its capacity to maintain a high-water status in arid environments is probably due to morphophysiological and anatomical modifications in the aerial part of the plant. Of all the mechanisms associated with its survival in drought-prone environments, only lower cuticular conductance (g_{min}), and increased leaf thickness (LT) show potential use in breeding programs since high-yield genotypes often present these traits. In this study, the introgression lines (IL's) IL 3-5 e IL 10-1, drought tolerant, and IL 2-5 e IL 7-1, drought sensitive at seed level, together with the parents M82 and *S. pennellii* accession LA 716, were grown under two distinct water regimes (50 and 100 % of available soil water) throughout the entire growing season. Physiological and anatomical analyses were carried out on the top third leaves, 60 after the beginning of the stress treatment (at the fruit setting stage). *S. pennellii* accession LA 716 maintained high water status even at critical day hours probably due to stomatal closure. Drought resistance here (lower percentage of yield loss) showed positive correlation with fruit yield at 50 % AW. Strong correlation was also observed between fruit yield and photosynthesis, stomatal conductance, and leaf water potential. LT and g_{min} , *S. pennellii*'s most promising traits, did not show linear correlation with fruit yield under low water regime. Data showed that the anatomical and physiological traits of *S. pennellii* accession LA 716 investigated here were not useful when it comes to high yield under low water regimes.

1. INTRODUÇÃO GERAL

O tomateiro, *Solanum lycopersicum* L., é uma espécie autógama, diploide, com $x=12$ cromossomos ($2n=24$ cromossomos), originária da América do Sul, em uma região compreendida entre o oeste do Equador e o norte da Bolívia e Chile (PERALTA et al., 2008).

Em termos de importância econômica é a segunda hortaliça mais produzida, sendo cultivada e consumida em praticamente todos os países do mundo. Segundo dados da FAO, em 2017 foram produzidos mais de 182 milhões de toneladas de tomate, em aproximadamente 6 milhões de hectares plantados. O Brasil ocupou a 10ª posição no ranking contribuindo com 2,32 % da produção mundial (4,23 milhões de toneladas) com destaque para os estados de Goiás, São Paulo e Minas Gerais (IBGE, 2017).

O tomateiro compõe a seção Lycopersicon juntamente com outras doze espécies silvestres (PERALTA et al., 2008; BAEK et al., 2016). Apesar da grande diversidade genética encontrada nesse grupo, apenas *S. lycopersicum*, que contribui com apenas 5 % da variabilidade total existente na seção Lycopersicon (FOOLAD, 2007), foi domesticada e é a única explorada para fins comerciais.

Essas espécies silvestres têm despertado o interesse dos melhoristas uma vez que são fontes alternativas de alelos de resistência à estresses bióticos, como doenças (FOOLAD et al., 2014) e pragas (LUCATTI et al., 2013), e abióticos, como salinidade (ZAKI; YOKOI, 2016) e seca (LOUNSBERY et al., 2016) bem como de alelos que conferem maior qualidade nutricional (ADALID; ROSELLÓ; NUEZ, 2010; KAVITHA et al., 2014) e organoléptica aos frutos (CAUSSE et al., 2001; YOUSEF; JUVIK, 2001).

As tendências de redução na disponibilidade hídrica ao redor do mundo (DAI, 2013; ELLIOTT et al., 2014) junto com a necessidade de aumentar a produção de alimentos (TESTER; LANGRIDGE, 2010) têm impulsionado programas de melhoramento de plantas para resistência à seca. O objetivo é obter genótipos que exijam menos água durante o ciclo de cultivo, porém tão produtivos quanto as cultivares modernas atuais. Um menor requerimento hídrico dos genótipos, além de tornar possível a exploração agrícola em áreas com menor disponibilidade de água, reduziria também os custos de produção de maneira considerável.

No caso do tomateiro a resistência a seca é encontrada apenas em espécies silvestres com destaque para *S. pennellii* (FOBES; MUDD; MARSDEN, 1985; KAHN et al., 1993; TORRECILLAS et al., 1995; MOYLE; MUIR, 2010; ROCHA et al., 2016). Este trabalho propõe estudar as estratégias de resistência a seca de *S. pennellii* acesso LA 716 e concluir sobre sua utilidade nos programas de melhoramento de tomateiro.

2. REVISÃO DE LITERATURA

2.1 Água como recurso indispensável à agricultura: desafios futuros e o papel do melhoramento de plantas

A água é elemento indispensável para o crescimento das plantas. Além de ser o principal constituinte do tecido vegetal, correspondendo cerca de 90 % da massa fresca da maioria das plantas herbáceas e mais de 50 % das plantas lenhosas, a água atua nos processos químicos e bioquímicos das células, incluindo a fotossíntese. É o solvente através do qual, gases, minerais e outros solutos entram nas células e se movem pela planta. Ademais, desempenha papel importante na regulação térmica, gera a pressão de turgor necessária para expansão celular, abertura estomática e manutenção da forma de plantas herbáceas (KRAMER; BOYER, 1995).

Alimentar a população mundial atual requer a produção de milhões de toneladas de alimentos (FAOSTAT, 2017). E tal produção só é possível com o uso de grandes volumes de água. Estima-se que 70 % do uso consuntivo da água doce no mundo hoje é destinada a agricultura e 40 % de todo alimento produzido hoje é oriundo de cultivos irrigados (CHAVES; OLIVEIRA, 2004). O uso de irrigação aumenta em até 60 % a produção de cereais, reduzindo o preço dos alimentos de base alimentar em função da alta oferta e, dessa forma, combatendo a fome e desnutrição (ROSEGRANT; RINGLER; ZHU, 2009).

O cenário hídrico mundial é, todavia, de total insegurança. Em virtude de mudanças climáticas, Dai (2013) observou aumento de aridez entre os anos de 1960 e 2010, com previsão ainda mais negativa para os próximos 30-90 anos, para a maioria das regiões do globo. Elliott et al. (2014) preveem transição de 20-60 milhões de hectares das áreas de cultivo irrigado para cultivo não-irrigado com perdas de 2,51 a 12,13 EJ em produção para o oeste dos Estados Unidos, China e para a maior parte do continente asiático.

O melhoramento de plantas em conjunto com os avanços tecnológicos, principalmente na parte de maquinário, e melhorias das práticas de cultivo, geram, em média, aumento anual na produção de alimentos de 32 milhões de toneladas. Entretanto, para alimentar uma população mundial de 8,9 bilhões de habitantes estimada para 2050 (COHEN, 2003), serão necessários incrementos anuais médios de até 44 milhões de toneladas (TESTER; LANGRIDGE, 2010). Incrementos dessa magnitude na produção de alimentos neste cenário de menor disponibilidade

hídrica requer avanços expressivos, principalmente na área de melhoramento das culturas para resistência à seca.

2.2 Resistência das plantas à seca

Resistência à seca, em termos fisiológicos, foi descrita pela primeira vez por Levitt em 1972 e é definida como a capacidade de um determinado genótipo de “evitar” a desidratação dos tecidos em condições de seca ou “tolerar” essa desidratação (BLUM, 2005). As plantas resistem à seca por meio de mecanismos de evasão, tolerância, escape e recuperação à desidratação (FANG; XIONG, 2015).

Evasão à seca ou evasão a desidratação, se refere a capacidade da planta de manter valores relativamente altos de potencial hídrico nos tecidos mesmo em condições de baixa umidade no solo (MITRA, 2001), sem alterações nas funções fisiológicas (FANG; XIONG, 2015). As plantas evitam a desidratação através da produção de um sistema radicular mais vigoroso para aumentar a captura de água e da redução da perda de água pelo fechamento estomático, menor área foliar e indução da senescência de folhas basais (BLUM, 2005).

Já a tolerância à seca, ou tolerância a desidratação, se refere a capacidade das plantas de manter certo nível das funções fisiológicas sob condições de baixo potencial hídrico dos tecidos (MITRA, 2001; FANG; XIONG, 2015). As plantas toleram a desidratação do protoplasma por meio da importação ativa de solutos (ajustamento osmótico) e a regulação da atividade de enzimas de defesa responsáveis pela eliminação de substâncias danosas (FANG; XIONG, 2015).

Escape à seca consiste na capacidade da planta de completar o seu ciclo antes do início do período seco. Este mecanismo pode envolver encurtamento do ciclo com florescimento precoce e/ou plantio antecipado (MITRA, 2001).

Recuperação à desidratação se refere a capacidade das plantas de retomar crescimento após período intenso de seca caracterizado por perda total da pressão de turgor e desidratação celular (FANG; XIONG, 2015).

2.3 Melhoria de tomateiro para resistência à seca

A obtenção de materiais genéticos produtivos é, sem dúvida, objetivo dos programas de melhoria de plantas. Em se tratando de hortaliças como o tomateiro, além da produtividade, o calibre, a qualidade organoléptica e nutricional do fruto são também levados em consideração pelos melhoristas porque, afinal, são estes aspectos que garantem sua comercialização (CAUSSE et al., 2010; ASHRAFI et al., 2012).

Uma vez que o fruto do tomateiro possui em sua composição aproximadamente 93 a 95 % de água (GAMEIRO et al., 2007), a produção de frutos comerciais sem o uso de irrigação em locais onde a pluviosidade é baixa e desuniforme é praticamente impossível. O melhoria do tomateiro para resistência à seca, então, visa a obtenção de materiais produtivos, de tamanho adequado, qualidade superior, e que requerem suprimento menor de água durante todo o ciclo. Dessa forma, a incorporação de características de resistência à seca, que estejam associadas com manutenção da produtividade em condições de menor fornecimento hídrico, em materiais agronomicamente superiores, são desejadas em programas de melhoria de tomateiro com essa finalidade.

No tomateiro a resistência à seca é observada apenas em parentes silvestres, com destaque para *S. pennellii* (FOBES; MUDD; MARSDEN, 1985; KAHN et al., 1993; TORRECILLAS et al., 1995; MOYLE; MUIR, 2010; ROCHA et al., 2016). Segundo Moyle & Muir (2010), é sem dúvida a espécie silvestre relacionada ao tomateiro mais estudada quando o assunto é resistência à seca.

2.4 Resistência de *Solanum pennellii* à seca e seu uso potencial em programas de melhoria de tomateiro

S. pennellii é uma espécie perene que pode atingir até um 1 m de altura. Possui hábito de crescimento indeterminado, folhas suculentas com folíolos arredondados, frutos pequenos (1-1,3 CMF de diâmetro) moderadamente pubescentes e verdes quando maduros (MOYLE, 2008). É ainda coberta por pêlos glandulares responsáveis por conferir resistência à insetos (PERALTA; SPOONER, 2000). O sistema radicular é superficial e pouco desenvolvido (RICK, 1973).

Endêmica das encostas ocidentais dos Andes, no Peru, região quente e extremamente seca (TORRECILLAS et al., 1995), *S. pennellii* possui diversos mecanismos adaptativos que garantem sua sobrevivência em ambientes áridos (MOYLE; MUIR, 2010), incluindo composição cuticular associada a maior resistência ao fluxo de água (BOLGER et al., 2014), menor área e maior espessura foliar, e comportamento estomático voltado a maior conservação de água (KEBEDE et al., 1994).

A superioridade de *S. pennellii* em relação à *S. lycopersicum* sob condições de baixa disponibilidade hídrica é claramente demonstrada por Torrecillas et al. (1995). Após suspender a irrigação por sete dias, esses autores observaram sintomas claros de murcha em exemplares de *S. lycopersicum*, tais como, enrolamento e redução no ângulo de inserção foliar e amarelecimento das folhas basais, diferentemente de *S. pennellii*, que não apresentou sintoma algum. O potencial de água na folha reduziu nas duas espécies devido ao estresse, mas se mostrou ligeiramente superior em *S. pennellii*. Após cinco dias de estresse, exemplares de *S. lycopersicum* apresentaram redução considerável no potencial hídrico da folha em comparação com o controle (1,04 MPa) enquanto que em *S. pennellii* essa redução foi bem menor, de apenas 0,2 Mpa, evidenciando a maior capacidade dessa espécie em manter um elevado status hídrico em períodos de escassez de água. Valores menores de condutância estomática foram ainda observados para *S. pennellii*, o que, segundo Torrecillas et al. (1995), está relacionado com a menor densidade estomática e redução no tamanho da abertura estomática verificados por Kebede et al. (1994).

A maior espessura foliar encontrada em *S. pennellii* em comparação com *S. lycopersicum* (CONEVA et al., 2017) pode estar associada à sua maior resistência ao déficit de água no solo. Plantas adaptadas a ambientes áridos tendem a ter folhas mais espessas (WRIGHT et al., 2004). Isso porque maior espessura foliar é geralmente associada a células de tamanho maior e vacúolos com maior volume relativo. Maior espessura foliar parece ainda estar relacionado com maior absorção de CO₂ pelas células do mesófilo foliar (CONEVA et al., 2017), o que pode resultar em aumento de produtividade.

A composição cuticular diferenciada de *S. pennellii*, conhecida como sendo um dos mecanismos dessa espécie para resistir à seca, pode trazer benefícios do ponto de vista de produtividade em condições de baixa disponibilidade hídrica. A cutícula é uma camada cerosa cobrindo os principais órgãos aéreos dos vegetais. Apesar de sua composição variar entre

espécies, órgãos e estádios de desenvolvimento (REINA-PINTO; YEPHREMOV, 2009), a cutícula é constituída principalmente de dois componentes hidrofóbicos, a cutina, um polímero de moléculas de ácidos graxos, e as ceras cuticulares, uma série de compostos solúveis em solventes orgânicos (YEATS et al., 2012). As ceras cuticulares podem ainda ser divididas em intracuticulares, referentes àqueles compostos dispersos na matriz de cutina, e epicuticulares, que corresponde à camada cuticular mais externa (XUE et al., 2017).

Nos vegetais, a cutícula funciona como uma barreira de proteção contra pragas, patógenos, radiação ultravioleta e perda de água (KRAUSS; MARKSTÄDTER; RIEDERER, 1997; REINA-PINTO; YEPHREMOV, 2009; LEE et al., 2014). Essa resistência da cutícula à perda de água tem sido atribuída principalmente à presença das ceras (SAMUELS; KUNST; JETTER, 2008). Vários estudos apontam correlação inversa entre a quantidade de cera cuticular e a permeabilidade da cutícula à água (XUE et al., 2017). Em *S. lycopersicum*, as ceras intracuticulares são as principais responsáveis por evitar a perda de água pela cutícula (VOGG et al., 2004). Bolger et al. (2014) encontraram três vezes mais cera cuticular em *S. pennellii* do que em *S. lycopersicum*, sendo constituída principalmente por alcanos de cadeia longa, moléculas previamente sugeridas como responsáveis por aumentar a resistência da cutícula ao fluxo de água (PARSONS et al., 2012; VOGG et al., 2004). Genótipos ricos em ceras cuticulares têm mostrado desempenho produtivo superior em diversas culturas (JORDAN et al., 1984; FEBRERO et al., 1998; XUE et al., 2017), fato este, que tem despertado interesse de melhoristas de plantas por essa característica.

Algumas estratégias de resistência à seca observadas em *S. pennellii*, podem, todavia, estar associadas à uma redução em produtividade. Kebede et al. (1994) verificou, por exemplo, que *S. pennellii* possui menor número de estômatos por unidade de área foliar e condutância estomática reduzida em condições de déficit hídrico. Uma vez que é através do poro estomático que o CO₂ entra e a maior parte da água sai da folha, menor densidade estomática e menor condutância estomática resultariam teoricamente em menor perda de água, porém com consequências para fotossíntese e, por último, para produtividade. Contudo, estudos comprovando essa relação entre os parâmetros fisiológicos e a produtividade de *S. pennellii* quando submetido a restrição hídrica são escassos na literatura.

Para Blum (2009), a produtividade em ambientes secos está relacionada com as variáveis uso efetivo de água (UEA) e índice de colheita (IC). O UEA refere-se à maximização

na absorção de água e direcionamento dessa água para transpiração estomática. O gradiente de potencial hídrico gerado na folha pela abertura do poro estomático gera a força necessária para absorção de água pelas raízes. De maneira simplificada, quanto mais os estômatos permanecem abertos mais água a planta absorve e maior é a produção de biomassa. Essa biomassa, porém, pode ser, em sua maior parte, composta ou não pela parte de interesse comercial (fruto de tomate no caso aqui citado), dependendo de como é feita a partição de fotoassimilados. Por isso o índice de colheita deve também ser levado em conta. Mas como o IC é grandemente influenciado pela absorção de água pela planta, esse autor considera o UEA a variável mais importante em se tratando de produtividade. Maiores valores de UEA são encontrados em genótipos que: possuem sistema radicular bem desenvolvido capaz de captar água em profundidade; apresentam elevada condutância estomática e, conseqüentemente, maior transpiração pois é a transpiração estomática que gera a força necessária à absorção de água do solo; possuem mecanismos adaptativos que conferem à planta maior ajustamento osmótico (a célula mantém sua pressão de turgor permitindo que os estômatos continuem abertos por mais tempo mesmo em condições de deficit hídrico no solo); e apresentam barreira eficiente à transpiração não estomática. O que o autor sugere, em termos de melhoramento, é a descoberta de materiais portadores dessas características e sua posterior incorporação em materiais agronomicamente superiores. No caso do melhoramento de tomateiro para resistência à seca, em que o doador principal de alelos é a espécie *S. pennellii*, as características condutância cuticular e espessura foliar diferenciadas dessa espécie têm se destacado como mais promissoras para serem trabalhadas, visto que é pouco provável que a resistência de *S. pennellii* à seca esteja ligada ao maior desenvolvimento radicular e a manutenção da pressão de turgor devido à ajustamento osmótico (MOYLE; MUIR, 2010).

3. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ADALID, A. M.; ROSELLÓ, S.; NUEZ, F. Evaluation and selection of tomato accessions (Solanum section Lycopersicon) for content of lycopene, beta-carotene and ascorbic acid. **Journal of Food Composition and Analysis**, v. 23, n. 6, p. 613–618, 2010.
- ASHRAFI, H. et al. Identification of novel quantitative trait loci for increased lycopene content and other fruit quality traits in a tomato recombinant inbred line population. **Molecular Breeding**, v. 30, n. 1, p. 549–567, 2012.
- BAEK, Y. S. et al. Interspecific reproductive barriers between sympatric populations of wild tomato species (Solanum section Lycopersicon). **American Journal of Botany**, v. 103, n. 11, p. 1964–1978, 2016.
- BLUM, A. Drought resistance, water-use efficiency, and yield potential—are they compatible, dissonant, or mutually exclusive? **Australian Journal of Agricultural Research**, v. 56, p. 1159–1168, 2005.
- BLUM, A. Effective use of water (EUW) and not water-use efficiency (WUE) is the target of crop yield improvement under drought stress. **Field Crops Research**, v. 112, n. 2–3, p. 119–123, 2009.
- BOLGER, A. et al. The genome of the stress-tolerant wild tomato species *Solanum pennellii*. **Nature Genetics**, v. 46, n. 9, p. 1034–1038, 2014.
- CAUSSE, M. et al. Genetic analysis of organoleptic quality in fresh market tomato. **Theoretical and Applied Genetics**, v. 102, n. 1, p. 273–283, 2001.
- CAUSSE, M. et al. Consumer Preferences for Fresh Tomato at the European Scale: A Common Segmentation on Taste and Firmness. **Journal of Food Science**, v. 75, n. 9, p. 531–541, 2010.
- CHAVES, M. M.; OLIVEIRA, M. M. Mechanisms underlying plant resilience to water deficits : prospects for water-saving agriculture. **Journal of Experimental Botany**, v. 55, n. 407, p. 2365–2384, 2004.
- COHEN, J. E. Human Population : The Next Half Century. **Science**, v. 302, p. 1172–1175, 2003.
- CONEVA, V. et al. Genetic Architecture and Molecular Networks Underlying Leaf Thickness in Desert-Adapted Tomato. **Plant Physiology**, v. 175, p. 375–391, 2017.
- DAI, A. Increasing drought under global warming in observations and models. **Nature Climate**

Change, v. 3, n. 1, p. 52–58, 2013.

ELLIOTT, J. et al. Constraints and potentials of future irrigation water availability on agricultural production under climate change. **PNAS**, v. 111, n. 9, p. 3239–3244, 2014.

FANG, Y.; XIONG, L. General mechanisms of drought response and their application in drought resistance improvement in plants. **Cellular and molecular life sciences**, v. 72, n. 4, p. 673–89, fev. 2015.

FAO. Faostat – Statistics Database. Disponível em: <<http://www.fao.org/faostat/en/#data/QC>>, Acesso em: 14 jan. 2019.

FEBRERO, A. et al. Yield, carbon isotope discrimination, canopy reflectance and cuticular conductance of barley isolines of differing glaucousness. **Journal of Experimental Botany**, v. 49, n. 326, p. 1575–1581, 1998.

FOBES, J. F.; MUDD, J. B.; MARSDEN, M. P. Epicuticular Lipid Accumulation on the Leaves of *Lycopersicon pennellii* (Corr.) D’Arcy and *Lycopersicon esculentum* Mill. **Plant Physiology**, v. 77, n. 3, p. 567–570, 1985.

FOOLAD, M. R. Genome mapping and molecular breeding of tomato. **International Journal of Plant Genomics**, v. 2007, 2007.

FOOLAD, M. R. et al. Response of accessions within tomato wild species, *Solanum pimpinellifolium* to late blight. **Plant Breeding**, v. 133, n. 3, p. 401–411, 2014.

GAMEIRO, A. H. et al. Processamento Industrial No Estado De Goiás. **Informações Econômicas**, v. 37, n. 7, p. 7–16, 2007.

IBGE - Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. LSPA - Levantamento Sistemático da Produção Agrícola, 2017. Disponível em:

<http://www.ibge.gov.br/home/estatistica/indicadores/agropecuaria/lspa/default_publico_completa.shtm>. Acesso em: 18 mai. 2017.

JORDAN, W. R. et al. Environmental Physiology of Sorghum. II. Epicuticular Wax Load and Cuticular Transpiration1. **Crop Science**, v. 24, n. 6, p. 1168, 1984.

KAHN, T. L. et al. Characterization of Expression of Drought- and Abscisic Acid-Regulated Tomato Genes in the Drought-Resistant Species *Lycopersicon pennellii*. **Plant physiology**, v. 103, n. 2, p. 597–605, 1993.

KAVITHA, P. et al. Genotypic variability for antioxidant and quality parameters among tomato cultivars, hybrids, cherry tomatoes and wild species. **Journal of the Science of Food and**

Agriculture, v. 94, n. 5, p. 993–999, 2014.

KEBEDE, H. et al. Leaf Anatomy of Two Lycopersicon Species with Contrasting Gas Exchange Properties. **Crop Science**, v. 34, p. 108–113, 1994.

KRAMER, P. J.; BOYER, J. S. Functions and properties of water. In: KRAMER, P. J.; BOYER, J. S. (Ed.). *Water relations of plants and soils*. California: Ed. Academic Press, 1995. p. 20-21.

KRAUSS, P.; MARKSTÄDTER, C.; RIEDERER, M. Attenuation of UV radiation by plant cuticles from woody species. **Plant, Cell and Environment**, v. 20, n. 8, p. 1079–1085, 1997.

LEE, S. B. et al. Overexpression of Arabidopsis MYB96 confers drought resistance in *Camelina sativa* via cuticular wax accumulation. **Plant Cell Reports**, v. 33, n. 9, p. 1535–1546, 2014.

LOUNSBERY, J. K. et al. Quantitative trait loci for water-stress tolerance traits localize on chromosome 9 of wild tomato. **Crop Science**, v. 56, n. 4, p. 1514–1525, 2016.

LUCATTI, A. F. et al. Differences in insect resistance between tomato species endemic to the Galapagos Islands. **BMC Evolutionary Biology**, v. 13, p. 175–187, 2013.

MITRA, J. Genetics and genetic improvement of drought resistance in crop plants. **Current Science**, v. 80, n. 6, p. 758-763, 2001.

MOYLE, L. C. Ecological and evolutionary genomics in the wild tomatoes (*Solanum* Sect. *Lycopersicon*). **Evolution**, v. 62, n. 12, p. 2995–3013, 2008.

MOYLE, L. C.; MUIR, C. D. Reciprocal insights into adaptation from agricultural and evolutionary studies in tomato. **Evolutionary Applications**, v. 3, n. 5–6, p. 409–421, 2010.

PARSONS, E. P. et al. Fruit cuticle lipid composition and fruit post-harvest water loss in an advanced backcross generation of pepper (*Capsicum sp.*). **Physiologia Plantarum**, v. 146, n. 1, p. 15–25, 2012.

PERALTA, I. E.; SPOONER, D. M. Classification of wild tomatoes: a review. **Tomo**, v. 28, n. 1, p. 45–54, 2000.

PERALTA, I. E.; SPOONER, D. M.; KNAPP, S. Taxonomy of wild tomatoes and their relatives (*Solanum* sect. *Lycopersicoides*, sect. *Juglandifolia*, sect. *Lycopersicon*; *Solanaceae*), 2008.

REINA-PINTO, J. J.; YEPHREMOV, A. Surface lipids and plant defenses. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 47, n. 6, p. 540–549, 2009.

RICK, C.M. Potential genetic resources in tomato species: clues from observations in native habitats. In AM Srb, ed, *Genes, Enzymes and Populations*. New York: Plenum Press, 1973. p. 255-269.

ROCHA, D. K. et al. Seleção de genótipos de tomateiro submetidos ao estresse hídrico em função da expressão de características fisiológicas. **Revista Brasileira de Ciências Agrárias**, v. 11, n. 2, p. 80–84, 2016.

ROSEGRANT, M. W.; RINGLER, C.; ZHU, T. Water for Agriculture: Maintaining Food Security Under Growing Scarcity. **Annual Review of Environment and Resources**, v. 34, p. 205–222, 2009.

SAMUELS, L.; KUNST, L.; JETTER, R. Sealing Plant Surfaces: Cuticular Wax Formation by Epidermal Cells. **Annual Review of Plant Biology**, v. 59, n. 1, p. 683–707, 2008.

TESTER, M.; LANGRIDGE, P. Breeding Technologies to Increase Crop Production in a Changing World. **Science**, v. 327, p. 818–822, 2010.

TORRECILLAS, A. et al. Water relations of two tomato species under water stress and recovery. **Plant Science**, v. 105, n. 2, p. 169–176, 1995.

VOGG, G. et al. Tomato fruit cuticular waxes and their effects on transpiration barrier properties: functional characterization of a mutant deficient in a very-long-chain fatty acid MF;-ketoacyl-CoA synthase. **Journal of Experimental Botany**, v. 55, n. 401, p. 1401–1410, 2004.

WRIGHT, I. J. et al. The worldwide leaf economics spectrum. **Nature**, v. 428, n. 6985, p. 821–827, 2004.

XUE, D. et al. Molecular and Evolutionary Mechanisms of Cuticular Wax for Plant Drought Tolerance. **Frontiers in Plant Science**, v. 8, n. April, p. 1–12, 2017.

YEATS, T. H. et al. The fruit cuticles of wild tomato species exhibit architectural and chemical diversity, providing a new model for studying the evolution of cuticle function. **Plant Journal**, v. 69, n. 4, p. 655–666, 2012.

YOUSEF, G. G.; JUVIK, J. A. Evaluation of breeding utility of a chromosomal segment from *Lycopersicon chmielewskii* that enhances cultivated tomato soluble solids. **Theoretical and Applied Genetics**, v. 103, n. 6–7, p. 1022–1027, 2001.

ZAKI, H. E. M.; YOKOI, S. A comparative in vitro study of salt tolerance in cultivated tomato and related wild species. **Plant Biotechnology**, v. 33, n. 5, p. 361–372, 2016.

4. CAPÍTULO 1: Resistência à seca de *Solanum pennellii* Corr. acesso LA 716 e sua utilidade para o melhoramento de plantas

Resistência à seca de *Solanum pennellii* Corr. acesso LA 716 e sua utilidade para o melhoramento de plantas

Françoise D. Dariva¹; Carlos Nick²

¹Universidade Federal de Viçosa – Departamento de Fitotecnia, Campus Universitário, s/n, 36.570-000, Viçosa-MG, fran_dariva@hotmail.com;

²Universidade Federal de Viçosa – Departamento de Fitotecnia, Campus Universitário, s/n, 36.570-000, Viçosa-MG, carlos.nick@ufv.br

RESUMO: Este trabalho teve como objetivo estudar os mecanismos fisiológicos e anatômicos do acesso de *Solanum pennellii* LA 716 que contribuem para sua superioridade em ambientes áridos, como esses mecanismos são alterados em função do déficit hídrico e, como eles podem ser explorados no melhoramento de tomateiro para resistência à seca. As linhagens de introgressão IL 3-5 e IL 10-1 (tidas como tolerantes a seca), IL 2-5 e IL 7-1 (tidas como sensíveis a nível de semente), a cultivar M82 e o acesso LA 716, foram mantidos a 50 (ESTRESSE) e 100 % (CONTROLE) da água disponível (AD) ao longo do ciclo de cultivo. O experimento foi conduzido em esquema fatorial 2x6, no delineamento de blocos ao acaso, com três repetições em triplicata. O estresse teve início 30 dias após o transplante das mudas. As análises fisiológicas e anatômicas foram feitas na terceira folha totalmente expandida a partir do ápice da planta, 60 dias após o início do estresse (período de produção de frutos). O acesso LA 716 foi capaz de manter elevado status hídrico nos momentos mais críticos do dia, provavelmente em virtude de seu maior fechamento estomático. Resistência à seca aqui (menor redução percentual de produção) foi sinônimo de maior produção sob baixo regime hídrico. Os dados de correlação indicam forte associação entre produção de frutos e fotossíntese, condutância estomática, e potencial hídrico foliar. As características espessura foliar total e condutância cuticular, tidas como mais promissoras, não apresentaram associação linear com produção. Os dados aqui mostram que as características anatômicas e fisiológicas de *S. pennellii* acesso LA 716 estudadas parecem não ter importância quando o assunto é alta produção sob baixo regime hídrico.

Palavras-chave: melhoramento de tomate, espessura foliar, condutância cuticular, variáveis fisiológicas

ABSTRACT: This work aimed to study the anatomical and physiological mechanisms behind *Solanum pennellii* accession LA 716's greater superiority in arid environments, how these mechanisms are affected by low soil water availability, and also imply about their usefulness to tomato breeding for drought resistance. The introgression lines IL 3-5 and IL 10-1 (drought tolerant), IL 2-5 and IL 7-1 (drought sensitive at seed level), the cultivar M82 and the accession LA 716, were grown under 50 (STRESS) and 100 % (CONTROL) of available soil water (AW) throughout the growing season. The experimental units (three pots with one plant each) were arranged according to a randomized block design, in a 2x6 factorial scheme, with three replicates. Stress treatment began 30 days after transplanting. Physiological and anatomical analyses were carried out on the top third leaves, 60 after the beginning of the stress treatment (at fruit setting stage). The accession LA 716 maintained high-water status even at critical day hours probably due to stomatal closure. Drought resistance here (lower percentage of yield loss) showed positive correlation with fruit yield at 50 % AW. Strong correlation was also observed between fruit yield and photosynthesis, stomatal conductance, and leaf water potential. Leaf thickness and cuticular conductance, *S. pennellii*'s most promising traits, did not show correlation with fruit yield. Data showed that the anatomical and physiological traits of accession LA 716 investigated here were not useful when it comes to high yield under low water regimes.

Keywords: tomato breeding, leaf thickness, cuticular conductance, physiological variables

4.1 Introdução

As elevadas produtividades observadas nas cultivares modernas relacionam-se, dentre outros fatores, à utilização de volume considerável de água pelas culturas durante o ciclo produtivo. Essa alta demanda por água é um fator preocupante visto que restringe a produção de alimentos a áreas com pluviosidade alta e bem distribuída no caso do cultivo não irrigado,

ou aumenta consideravelmente os custos de produção quando o uso de irrigação se faz necessário (SAVIC et al., 2011). Mudanças climáticas recentes têm ainda alterado o regime hídrico em certas localidades no sentido de redução da disponibilidade de água para a agricultura (DAI, 2013; MARENGO; TOMASELLA; NOBRE, 2017) o que torna inviável a produção de espécies de alto requerimento hídrico nesses locais, como no caso do tomateiro. Assim, nesse atual cenário de insegurança hídrica, a obtenção de cultivares produtivas e menos exigentes em água por meio de melhoramento genético tem se destacado como estratégia bastante promissora.

Socioeconomicamente, o tomateiro (*Solanum lycopersicum* L.) é a segunda hortaliça mais produzida e consumida mundialmente ficando atrás apenas da batata. Segundo dados da FAO em 2017 foram produzidos mais de 182 milhões de toneladas de tomate, em aproximadamente 6 milhões de hectares plantados. O Brasil ocupou a décima posição no ranking contribuindo com 2,32 % da produção mundial (4,23 milhões de toneladas).

A popularidade dessa espécie está associada não apenas ao sabor agradável do fruto, que é bastante apreciado pelo público consumidor, e versatilidade de uso, mas também com sua elevada qualidade nutricional, sendo fonte de vitaminas e minerais (DORAIS; EHRET; PAPADOPOULOS, 2008). Além disso, o tomate é considerado um forte candidato a ser alvo de políticas de saúde pública uma vez que é rico em carotenoides, substâncias cujo consumo está associado à uma redução na incidência de doenças crônicas degenerativas tais como, doenças cardiovasculares e alguns tipos de câncer (FANASCA et al., 2006; FRUSCIANTE et al., 2007).

Programas de melhoramento genético, de modo geral, envolvem a descoberta de alelos favoráveis para a característica de interesse e posterior introgressão desses alelos em materiais superiores. No tomateiro, a resistência à seca é observada apenas em parentes silvestres, com destaque para *Solanum pennellii* Corr. (FOBES; MUDD; MARSDEN, 1985; KAHN et al., 1993; TORRECILLAS et al., 1995; MOYLE; MUIR, 2010; ROCHA et al., 2016).

Por ser originária dos Andes peruanos, região extremamente seca (TORRECILLAS et al., 1995), *S. pennellii* possui diversos mecanismos adaptativos que garantem sua sobrevivência em ambientes áridos (MOYLE; MUIR, 2010). Ao contrário do observado em *S. lycopersicum*, exemplares de *S. pennellii* mantêm-se visivelmente hidratados por mais tempo após interrupção da irrigação (TORRECILLAS et al., 1995). Uma vez que *S. pennellii* possui sistema radicular

superficial e pouco desenvolvido (RICK, 1973), a capacidade dessa espécie de manter elevado status hídrico em ambientes secos provavelmente está associada a alterações morfofisiológicas e anatômicas da parte aérea da planta. O estudo e compreensão dessas alterações, desencadeadas ou não por baixo regime hídrico ao longo do ciclo, bem como sua relação com a produtividade, constitui o primeiro e mais importante passo em programas de melhoramento de tomateiro para resistência à seca.

Um importante passo no sentido de compreender os mecanismos de resistência presentes em *S. pennellii* foi dado por Eshed & Zamir (1995). Estes autores construíram uma população de mapeamento, atualmente composta por 76 linhagens de introgressão (IL's) (GUR; ZAMIR, 2004), derivada do cruzamento entre a linhagem comercial M82 e o acesso silvestre de *S. pennellii* LA 716. Cada IL é geneticamente idêntica a cultivar M82 com exceção de um único fragmento de seu genoma, doado pelo material silvestre (*S. pennellii*). Assim toda a variação fenotípica observada entre uma IL e a cultivar M82 é atribuída ao fragmento de *S. pennellii* que ela possui. Essa população foi formada de modo que todo o genoma de *S. pennellii* foi coberto, assim, será possível identificar todos os fragmentos de *S. pennellii* contribuindo para sua resistência à seca e, a partir da identificação dos marcadores moleculares associados a esses respectivos fragmentos, transferir essa resistência para materiais agronomicamente superiores. Trabalhar com uma população composta por muitos indivíduos, todavia, tem suas desvantagens incluindo necessidade de extensa área para cultivo e falta de tecnologias de alto rendimento para coleta de dados. Uma vez que os equipamentos disponíveis hoje para mensurar as variáveis fisiológicas e anatômicas são, na maioria, de baixo rendimento, o estudo desses parâmetros é feito em número reduzido de genótipos, neste caso, previamente tidos como resistentes à seca.

Neste trabalho, as linhagens de introgressão IL 3-5 e IL 10-1, tidas como tolerantes a seca, e as linhagens IL 2-5 e IL 7-1, tidas como sensíveis a nível de semente (PESSOA, 2018), juntamente com os pais M82 e LA 716, foram cultivados sob dois regimes hídricos distintos (50 e 100 % da água disponível) ao longo do ciclo, com o intuito de entender os mecanismos fisiológicos e anatômicos de LA 716 que contribuem para sua superioridade em ambientes áridos, como esses mecanismos são alterados em função do déficit hídrico, e como eles podem ser explorados no melhoramento de tomateiro para resistência à seca.

4.2 Material e métodos

4.2.1 Material genético

Foram utilizadas as linhagens IL 3-5 e IL 10-1 tidas como tolerantes à seca segundo experimento de laboratório conduzido por Pessoa (2018) em que as sementes dessas linhagens foram submetidas ao déficit hídrico, as linhagens IL 7-1 e IL 2-5 tidas como sensíveis por este mesmo experimento, e os genitores que deram origem as essas linhagens, a cultivar comercial M82 e o acesso silvestre de *S. pennellii* LA 716.

4.2.2 Local e condução do experimento

O experimento foi conduzido em ambiente protegido na Unidade Experimental de Pesquisa e Extensão (UEPE) *Horta Velha* da Universidade Federal de Viçosa, localizada no município de Viçosa, Minas Gerais (20° 45' 14'' S; 42° 52' 53'' W; 648,74 m de altitude), no período de janeiro a junho de 2018. Conforme classificação climática de Köppen, o clima regional é do tipo Cwb, mesotérmico úmido, com verões chuvosos e invernos secos.

A semeadura foi feita em bandejas de poliestireno expandido de 128 células cada, contendo o substrato comercial Tropstrato® (Vila Verde, BRA), apropriado para produção de mudas de hortaliças. As mudas foram transplantadas para vasos com capacidade para 15 L quando possuíam de 4 a 5 folhas definitivas totalmente expandidas. O substrato dos vasos foi composto por uma mistura de solo, areia e esterco bovino na proporção 3:1:1 O substrato foi classificado como argilo-arenoso (areia: 52,9 %, silte: 4,5 %, argila: 42,6 %).

As adubações bem como aplicações de defensivos foram feitas de acordo com a exigência da cultura. O tutoramento consistiu do amarrio das plantas com fitilho em estacas de bambu posicionadas em cada vaso.

4.2.3 Delineamento experimental

O experimento foi conduzido em esquema fatorial 2x6, no delineamento de blocos ao acaso, com três repetições, sendo cada unidade experimental composta pela média de três vasos dispostos lado a lado (cada vaso contendo uma planta).

4.2.4 Manejo da irrigação

Os 6 genótipos foram submetidos a dois regimes hídricos distintos, denominados de tratamento ESTRESSE, em que a umidade do solo foi mantida a 50 % da água disponível (AD), e tratamento CONTROLE, em que a umidade do solo foi mantida em 100 % da AD. O estresse teve início 30 dias após o transplante das mudas, afim de garantir o sucesso no pegamento.

Para determinar a quantidade de água correspondente a 50 e 100 % da AD (teor de umidade entre a capacidade de campo (CC) e o ponto de murcha permanente (PMP)), uma amostra do substrato foi retirada para obtenção da curva de retenção de água no solo. Os pares de dados de umidade versus tensão foram ajustados à equação proposta por Van Genuchten (1980) utilizando-se o software SWRC Fit (SEKI, 2007) (Figura 1).

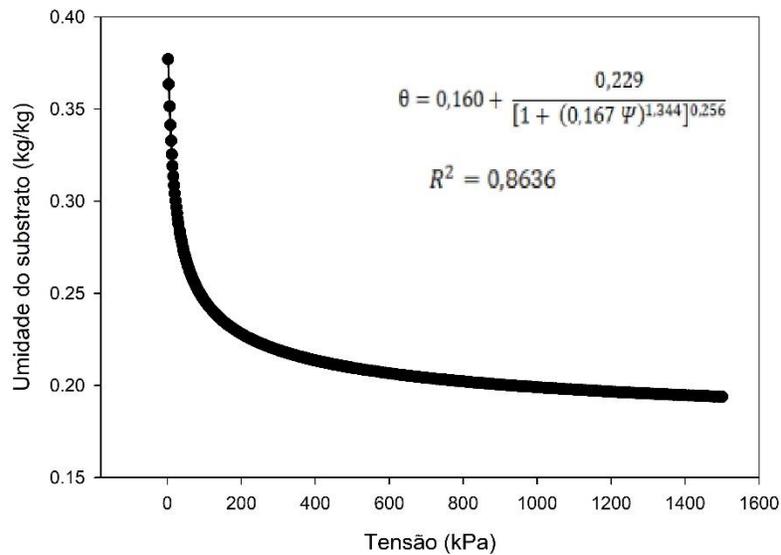


Figura 1. Curva de retenção de água do substrato, determinada com seis pontos de tensão, e ajustada segundo modelo proposto por Van Genuchten (1980).

Neste experimento admitiu-se que a umidade na CC e no PMP foi obtida sob valores de tensão de água no substrato equivalentes à 33 e 1.500 kPa, respectivamente (BERNARDO et al., 2006).

A umidade do substrato foi monitorada e corrigida diariamente por meio da pesagem dos vasos e reposição do volume de água perdida. A massa total do vaso (M_{vaso}) foi dada por:

$$M_{vaso} = M_{rec} + M_{ss} + M_{água} + M_{planta} + M_{tutor}$$

em que: M_{rec} = massa do recipiente, M_{ss} = massa do substrato seco, $M_{água}$ = massa de água, M_{planta} = massa da planta e M_{tutor} = massa do tutor.

Todos os vasos foram preenchidos com a mesma M_{ss} . A $M_{água}$ no tratamento ESTRESSE e no tratamento CONTROLE foi obtida multiplicando-se a M_{ss} pelo valor da umidade nas tensões de 130 e 33 kPa, respectivamente. A M_{planta} foi obtida a partir da pesagem de plantas de mesma idade que foram conduzidas em vasos paralelamente ao experimento. A cada dez dias ocorreu o descarte de uma planta sendo seu valor corrigido na equação. Como *S. lycopersicum*

e *S. pennellii* apresentaram velocidade de crescimento distintas, existiam plantas descartadas para ambos os genótipos.

4.2.5 Avaliação dos genótipos quanto a resistência à seca

Todas as avaliações foliares descritas a seguir foram feitas na terceira folha totalmente expandida a partir do ápice da planta (+3), 60 dias após o início do estresse, período de alta demanda hídrica em virtude do enchimento de frutos.

4.2.5.1 Potencial hídrico foliar (Ψ_{foliar})

O Ψ_{foliar} dos genótipos foi quantificado na antemanhã (3:00 às 5:00) e ao meio-dia (12:00 às 14:00) segundo metodologia proposta por Scholander et al. (1965), na qual, utiliza-se uma câmara de pressão ligada a um cilindro de nitrogênio usado para pressurizá-la. Como o gás nitrogênio é seco, papel úmido foi colocado dentro da câmara no momento das avaliações. Valores de Ψ_{foliar} por repetição consistiam na média de duas observações.

4.2.5.2 Características fisiológicas

As características fisiológicas fotossíntese (A), condutância estomática (g_s), concentração intercelular de CO_2 (C_i), temperatura da folha (T_{folha}), e transpiração (E), foram avaliadas com o auxílio de um analisador de gás no infravermelho portátil (IRGA, modelo LI-6400, LI-Cor, USA). A eficiência do uso da água (EUA) foi expressa pela razão A/g_s . As leituras foram feitas no início da manhã (das 8:00 às 10:00) e ao meio-dia (12:00 às 14:00).

4.2.5.3 Espessura foliar

Folíolos centrais foram coletados e fixados em FAA₅₀ por 24 h e, posteriormente, transferidos para uma solução de etanol etílico a 50 % (JOHANSEN, 1940). Segmentos de 4x6 mm de tamanho, extraídos da região central dos folíolos, foram utilizados para obtenção dos

dados de espessura. Esses segmentos foram desidratados em série etílica e embebidos em metacrilato (Historesin™, LeicaHistoresin, Leica (Chicago, IL, USA)).

Cortes transversais de 5 µm de espessura foram então obtidos com o auxílio de micrótomo automático (Leica RM 2155, UK) para a montagem das lâminas. As lâminas foram imersas em azul de toluidina por 11 min (O'BRIEN; MCCULLY, 1981), e após secagem em temperatura ambiente, montadas em resina sintética (Permount, Fisher).

Quatro cortes transversais por repetição foram fotografados (objetiva de 10x) em fotomicroscópio (Olympus AX70) equipado com sistema U-Photo. As imagens foram usadas para medição das características espessura foliar total (ESF), espessura da epiderme superior (ES), espessura do parênquima paliçádico (PP), espessura do parênquima lacunoso (PL) e espessura da epiderme inferior (EI) com o auxílio do programa Image-Pro Plus. Para as características avaliadas foram realizadas três observações por imagem de modo que o valor de cada repetição consistia na média de 12 observações.

4.2.5.4 Condutância cuticular (g_{min})

Para o cálculo da g_{min} , folíolos centrais (4 por repetição) foram coletados no início da manhã e imediatamente acondicionados em sacos plásticos. Em laboratório, os folíolos foram deixados em temperatura ambiente para secagem até que seus estômatos estivessem completamente fechados (aproximadamente 1 hora).

A base do pecíolo foi selada com parafina para garantir que toda perda de água ocorresse via cutícula. A massa dos folíolos foi então determinada 14 vezes em intervalos de 20 minutos com o auxílio de balança analítica (peso mínimo de 0,0001g).

A área foliar foi quantificada por meio de imagem no início e no fim das avaliações e a média usada no cálculo. Apenas os oito últimos valores de g_{min} foram usados uma vez que no início das avaliações a perda de massa em função do tempo não era linear. A g_{min} foi calculada com base nos dados de massa, umidade relativa, temperatura do ar, área foliar e pressão de saturação de vapor (estimada pela equação de Arden Buck; 1996, Buck Research CR-1A User's Manual), com a ajuda de uma planilha de cálculo disponibilizada por Sack & Scoffoni (2010).

4.2.6 Produção dos genótipos

Os frutos foram colhidos quando maduros no decorrer da fase de produção. Foram quantificadas as variáveis número de frutos por planta (NF), massa de frutos por planta (MF), diâmetro transversal (DMF) e comprimento (CMF) dos frutos.

4.2.7 Análises estatísticas

Os dados foram submetidos à análise de variância e as médias comparadas pelo teste Tukey a 5 % de probabilidade.

Dados de produção foram coletados para todos os genótipos exceto para *S. pennellii* uma vez que essa espécie não produz frutos comerciais.

Resistência a seca foi expressa em termos de redução percentual de produção dos genótipos no tratamento ESTRESSE em relação aos mesmos genótipos no tratamento CONTROLE, dada pela fórmula:

$$R_{MF}(\%) = \left(\frac{MF_{con} - MF_{est}}{MF_{con}} \right) \times 100$$

Em que: R_{MF} = redução percentual da massa de frutos, MF_{con} = massa de frutos do genótipo no tratamento CONTROLE e MF_{est} = massa de frutos do genótipo no tratamento ESTRESSE.

Os dados de redução percentual de produção foram também submetidos à análise de variância e as médias comparadas pelo teste Tukey a 5 % de probabilidade.

Coefficientes de correlação linear de Pearson foram também estimados entre as variáveis estudadas.

4.3 Resultados

4.3.1 Estresse hídrico imposto

Na avaliação da antemanhã, reduções no Ψ_{foliar} em virtude do baixo regime hídrico foram observadas apenas para IL 7-1 e IL 10-1 ($p < 0,05$), indicando que esses dois genótipos

apresentam maior dificuldade em manter adequada hidratação do tecido foliar quando comparados com os demais. No tratamento CONTROLE não foi observada diferença estatística significativa de Ψ_{foliar} entre os genótipos estudados ($p>0,05$) (Figura 2).

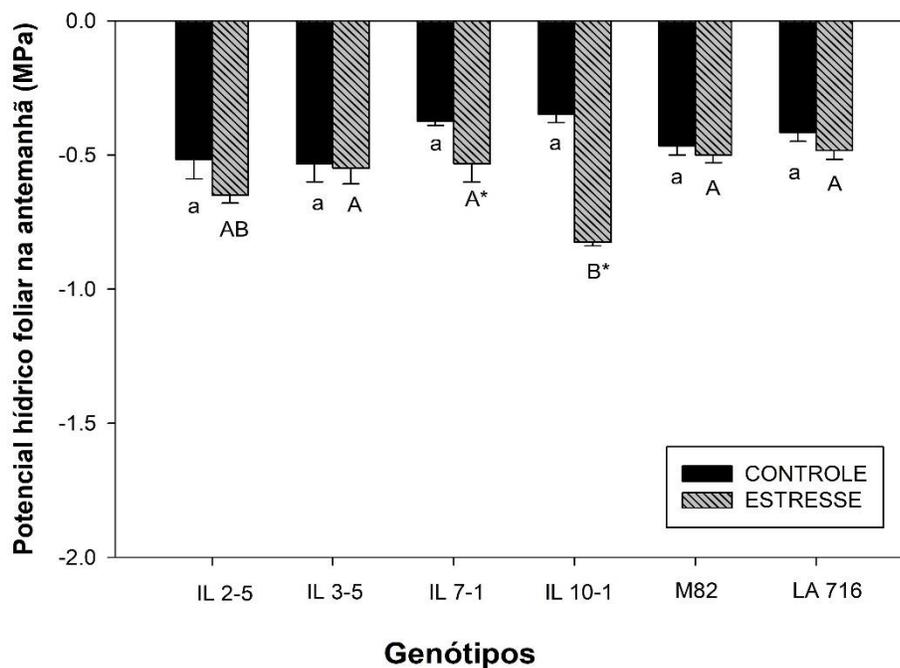


Figura 2. Potencial hídrico foliar de genótipos de tomateiro mantidos sob dois regimes hídricos distintos ao longo do ciclo de cultivo (50 e 100 % da AD), quantificado na antemanhã (A), 60 dias após o início do estresse. Letras minúsculas e maiúsculas iguais indicam os genótipos não diferiram entre si pelo teste Tukey a 5 % de probabilidade, no tratamento ESTRESSE (50 % da AD) e no tratamento CONTROLE (100 % da AD), respectivamente. O asterisco (*) indica que houve diferença entre plantas de um mesmo genótipo, cultivadas sob 50 e 100 % da AD. Dados são expressos em média \pm erro padrão.

Como as irrigações foram feitas diariamente, e no período da tarde, reduções significativas no Ψ_{foliar} ($p<0,05$) em virtude do baixo regime hídrico foram observadas, principalmente, na avaliação do meio-dia, para todos os genótipos. Os valores de Ψ_{foliar} médio para *S. lycopersicum* no tratamento ESTRESSE variaram de -1,18 (IL 3-5) a -1,48 MPa (IL 10-1) e foram em média 0,5 MPa inferiores aos valores dos mesmos materiais no tratamento CONTROLE. O acesso silvestre resistente à seca LA 716 apresentou maior valor médio de

Ψ_{foliar} , diferindo-se estatisticamente dos demais genótipos pelo teste Tukey a 5 % de probabilidade (Figura 3).

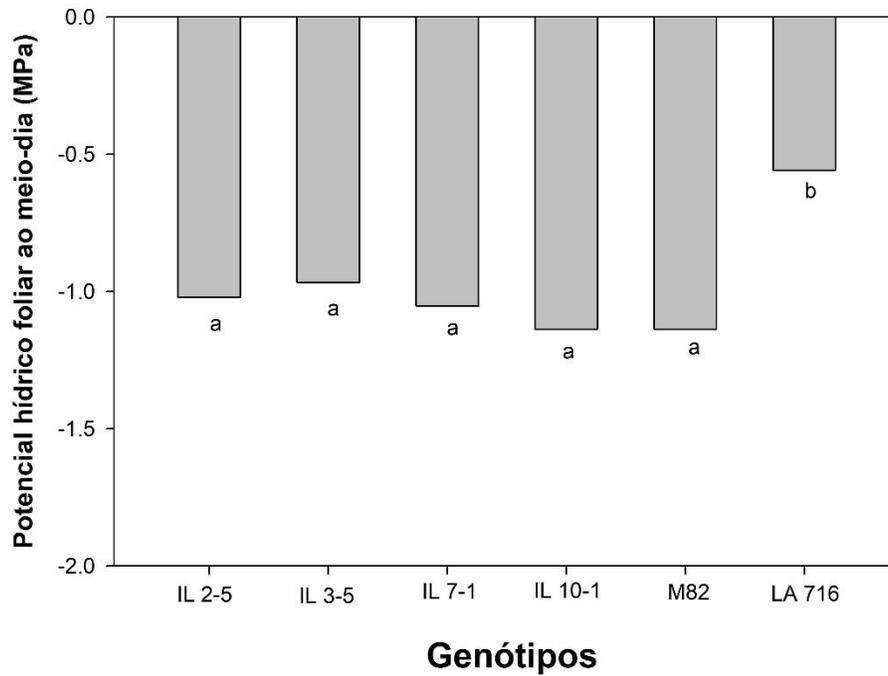


Figura 3. Média dos genótipos para a variável potencial hídrico foliar ao meio-dia (MPa). Médias seguidas de mesma letra não diferem estatisticamente entre si, pelo teste Tukey a 5 % de probabilidade.

Diferenças visuais no crescimento dos genótipos em função do deficit hídrico imposto são ilustradas na Figura 4.



Figura 4. Diferenças visuais no crescimento dos genótipos LA 716 (A) e IL 10-1 (B) em função do menor regime hídrico ao longo do cultivo. As plantas do tratamento ESTRESSE e CONTROLE foram mantidas a 50 e 100 % da AD, respectivamente.

4.3.2 Variáveis fisiológicas

Quando cultivado em condições de adequado suprimento hídrico (tratamento CONTROLE), o acesso LA 716 apresentou valores elevados de condutância estomática (g_s) nos horários de maior fotossíntese, estatisticamente iguais ao da cultivar M82. Sob estresse os valores de g_s reduziram, para todos os genótipos avaliados, com exceção da IL 7-1 (Figura 5A).

A fotossíntese (A) dos genótipos no tratamento ESTRESSE apresentou forte correlação com a g_s ($r = 0,88$; $p < 0,01$). Nos horários de maior temperatura os genótipos reduziram a abertura estomática com destaque para LA 716 o que sugere que essa seja a principal estratégia dessa espécie para manter elevado status hídrico em condições de menor disponibilidade hídrica no solo (Figura 5B).

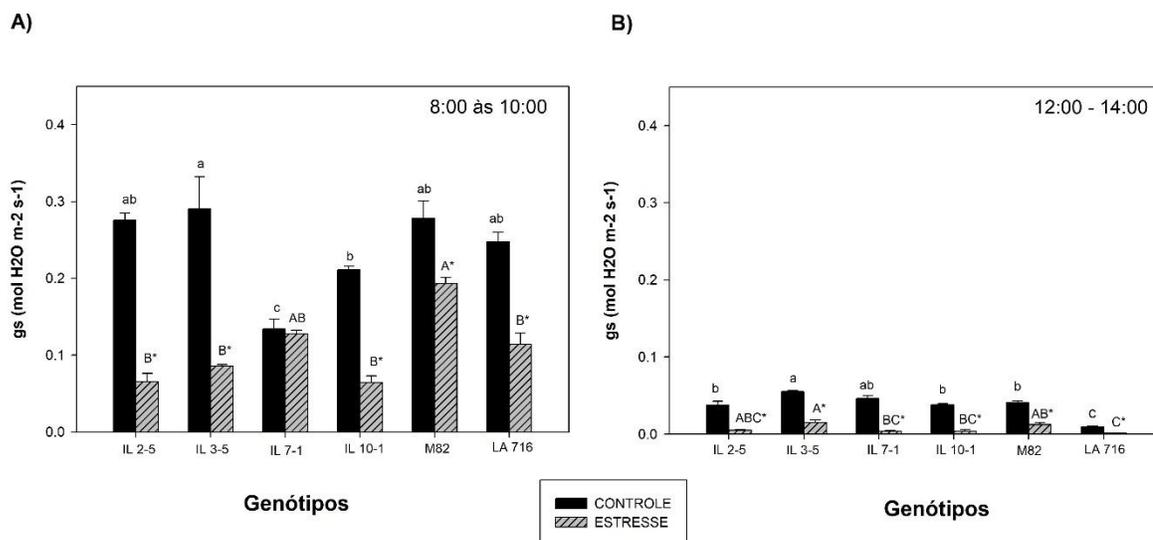


Figura 5. Condutância estomática de genótipos de tomateiro mantidos sob dois regimes hídricos distintos ao longo do ciclo de cultivo (50 e 100 % da AD), quantificada no período de 8:00 às 10:00 da manhã (A) e das 12:00 às 14:00 da tarde (B), na folha +3, 60 dias após o início do estresse. Letras minúsculas e maiúsculas iguais indicam os genótipos não diferiram entre si pelo teste Tukey a 5 % de probabilidade, no tratamento ESTRESSE (50 % da AD) e no tratamento CONTROLE (100 % da AD), respectivamente. O asterisco (*) indica que houve diferença entre plantas de um mesmo genótipo, cultivadas sob 50 e 100 % da AD. Dados são expressos em média \pm erro padrão.

O acesso LA 716 apresentou valores elevados de A no tratamento CONTROLE (22,78 mol H₂O m⁻² s⁻¹ em média) diferindo estatisticamente dos demais genótipos (p<0,05). Valores de A para LA 716 foram estatisticamente iguais aos observados para a cultivar M82 no tratamento ESTRESSE (Figura 6).

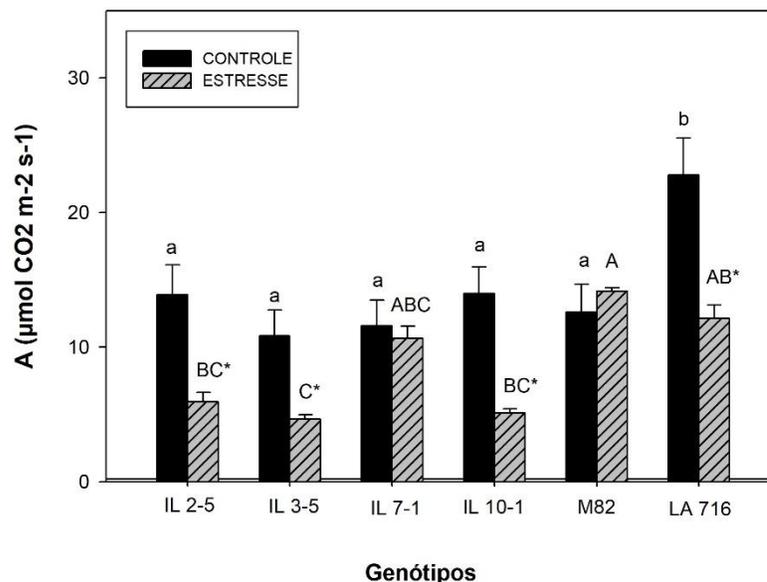


Figura 6. Fotossíntese de genótipos de tomateiro mantidos sob dois regimes hídricos distintos ao longo do ciclo de cultivo (50 e 100 % da AD), quantificada na folha +3, 60 dias após o início do estresse. Letras minúsculas e maiúsculas iguais indicam que os genótipos não diferiram entre si pelo teste Tukey a 5 % de probabilidade, no tratamento ESTRESSE (50 % da AD) e no tratamento CONTROLE (100 % da AD), respectivamente. O asterisco (*) indica que houve diferença entre plantas de um mesmo genótipo, cultivadas sob 50 e 100 % da AD. Dados são expressos em média \pm erro padrão.

O déficit hídrico reduziu a concentração intercelular de CO_2 (C_i) ($p < 0,05$) com valores menores observados para LA 716. A transpiração (E) reduziu em função do déficit imposto enquanto a temperatura foliar (T_{folha}) aumentou ($p < 0,05$). Diferenças significativas entre genótipos não foram constatadas para estas duas variáveis.

Genótipos no tratamento ESTRESSE apresentaram menor eficiência do uso da água (EUA) que os genótipos no tratamento CONTROLE ($p < 0,05$) provavelmente em resposta a uma menor g_s . Maior EUA no tratamento ESTRESSE foi observada para LA 716 ($108,43 \mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$) e menor EUA para IL 3-5 ($54,31 \mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$).

4.3.3 Espessura foliar

O déficit hídrico provocou aumento médio de 232 μm na espessura foliar total (ESF) da IL 10-1 e de 130 μm para a cultivar M82. Esse aumento na ESF está associado a um aumento na espessura do parênquima lacunoso (PL) e do parênquima paliçádico (PP) na IL 10-1 e apenas de parênquima lacunoso na cultivar M82. Para os demais genótipos a ESF não alterou em função do déficit hídrico imposto. O déficit hídrico provocou ainda aumento na variável PP da IL 7-1 e IL 10-1, e na variável PL dos genótipos IL 3-5, IL 10-1 e M82 (Figura 7).

Ao contrário do observado para as variáveis ESF, PL, e PP, o déficit imposto alterou a espessura da epiderme inferior (EI) no sentido de redução da variável (Figura 7). A variável espessura da epiderme superior (ES) não sofreu influência do déficit sendo observado apenas diferenças significativas entre os genótipos estudados.

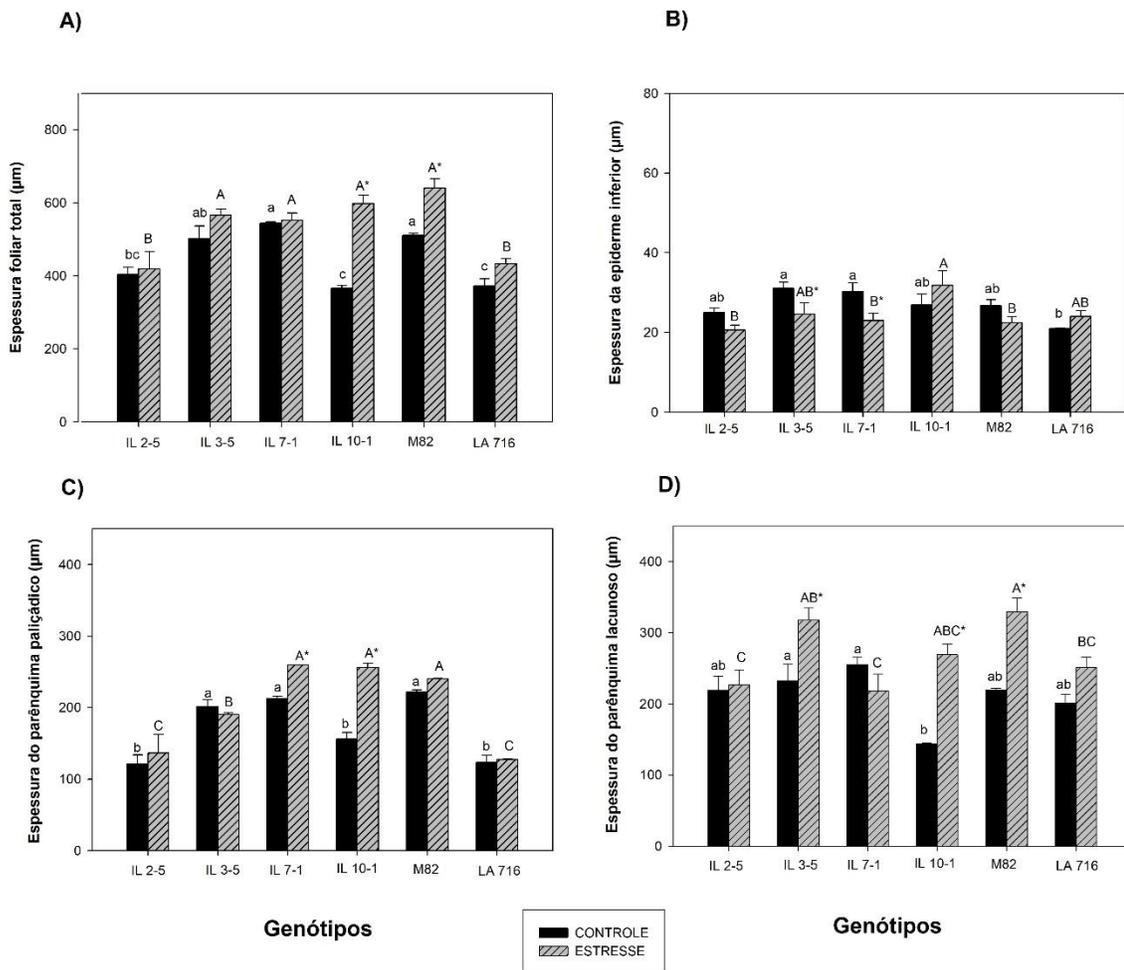


Figura 7. Espessura foliar total (A), espessura da epiderme inferior (B), espessura do parênquima paliçádico (C) e espessura do parênquima lacunoso (D) de genótipos de tomateiro mantidos sob dois regimes hídricos distintos ao longo de todo o ciclo de cultivo (50 e 100 % da AD), quantificados na folha +3, 60 dias após o início do estresse. Letras minúsculas e maiúsculas iguais indicam os genótipos não diferiram entre si pelo teste Tukey a 5 % de probabilidade, no tratamento ESTRESSE (50 % da AD) e no tratamento CONTROLE (100 % da AD), respectivamente. O asterisco (*) indica que houve diferença entre plantas de um mesmo genótipo, cultivadas sob 50 e 100 % da AD. Dados são expressos em média \pm erro padrão.

O acesso LA 716 não apresentou alterações em função do déficit para nenhuma das variáveis de espessura avaliadas. Ao contrário do esperado, este material apresentou valor médio de ESF estatisticamente inferior ao observado para a cultivar M82, provavelmente devido a coleta das folhas ter sido feita no início da frutificação (Figura 8).

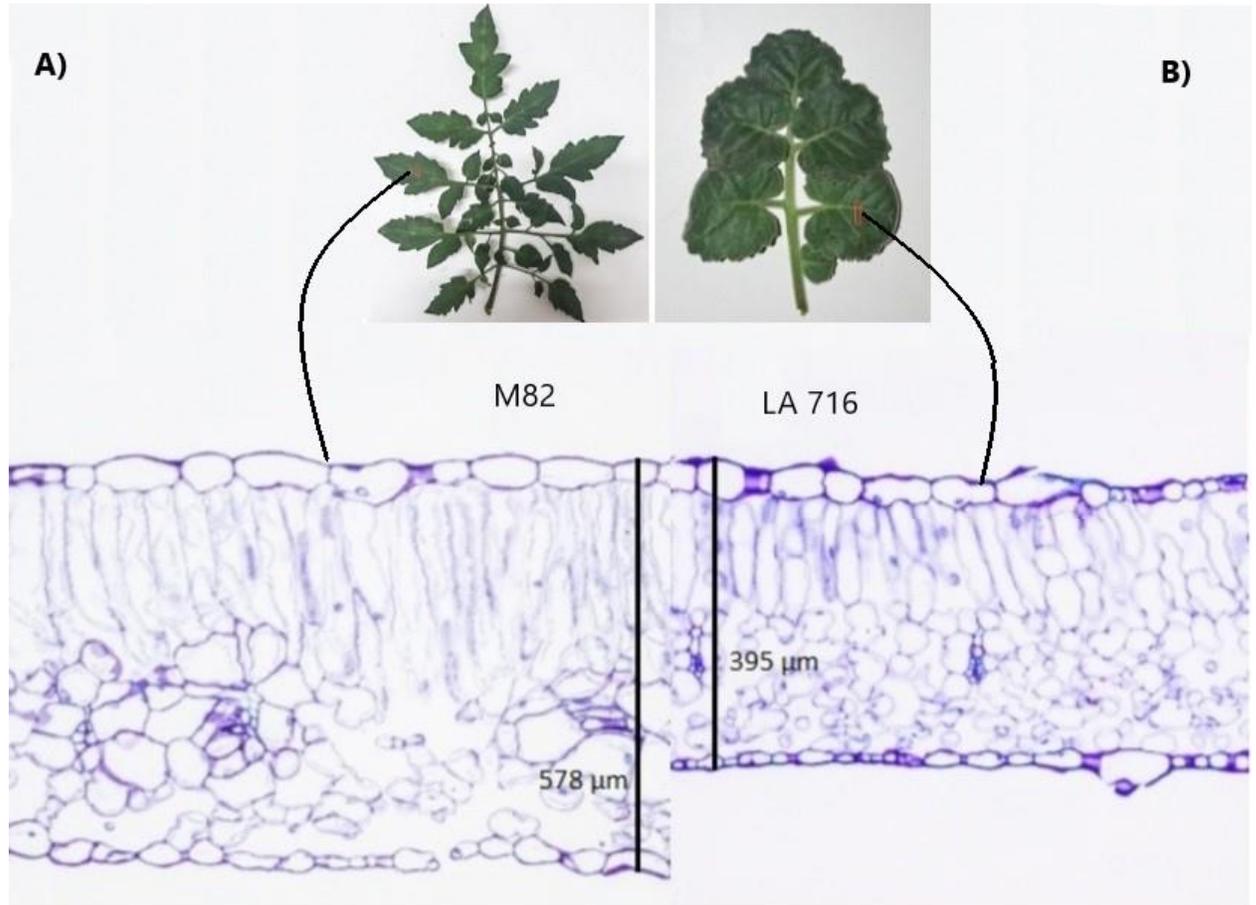


Figura 8. Corte transversal do limbo foliar da cultivar M82 (A) e do acesso LA 716 (B), cultivados em ambiente protegido, e mantidos a 100 % da AD. Os folíolos foram coletados na folha +3, 60 dias após a indução do estresse hídrico (início da produção dos frutos). Note que neste estágio de crescimento das plantas, LA 716 apresentou valor médio de espessura foliar inferiores ao da cultivar M82.

4.3.4 Condutância cuticular ao vapor d'água (g_{min})

O déficit hídrico reduziu a condutância cuticular (g_{min}) dos genótipos IL 3-5, IL 7-1 e LA 716. A cultivar M82 apresentou baixa g_{min} em ambos regimes hídricos. No tratamento ESTRESSE a g_{min} da cultivar M82 foi estatisticamente igual à g_{min} do acesso LA 716 sugerindo que a capacidade de determinadas IL's de perder menos vapor d'água via cutícula não foi necessariamente herdada do acesso silvestre (Figura 9).

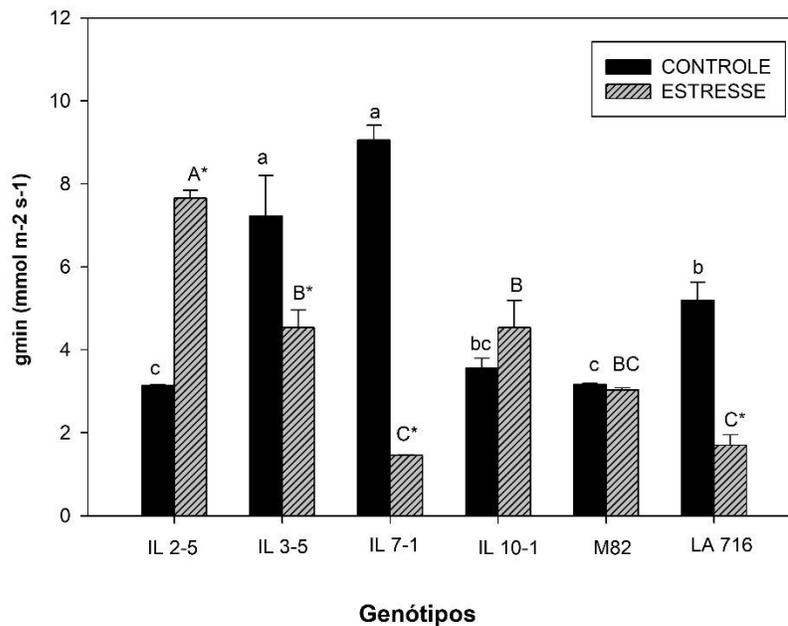


Figura 9. Condutância cuticular (g_{min}) de genótipos de tomateiro mantidos sob dois regimes hídricos distintos ao longo de todo o ciclo de cultivo (100 e 50 % da DTA), quantificada na folha +3, 60 dias após o início do estresse. Letras minúsculas e maiúsculas iguais indicam que os genótipos não diferiram entre si pelo teste Tukey a 5 % de probabilidade, no tratamento CONTROLE (100 % da DTA) e no tratamento ESTRESSE (50 % da DTA), respectivamente. O asterisco (*) indica que houve diferença entre plantas de um mesmo genótipo, cultivadas sob 50 e 100 % da DTA. Dados são expressos em média \pm erro padrão.

4.3.5 Produção dos genótipos

No que se refere a produção de frutos, o deficit hídrico imposto reduziu os valores de massa de frutos por planta (MF), diâmetro médio de frutos (DMF) e comprimento médio de frutos (CMF) ($p < 0,05$), porém não teve efeito sobre o número de frutos por planta (NF) ($p > 0,05$) (Tabela 1).

Tabela 1. Quadro resumo da ANOVA para as variáveis massa de frutos por planta (MF), número de frutos por planta (NF) diâmetro médio de frutos (DMF) e comprimento médio de frutos (CMF) em função de genótipos (G) e regime hídrico (R).

QUADRADOS MÉDIOS					
FV	GL	MF	NF	DMF	CMF
BL	2	0.01	1193.4	7.91	2.5
G	4	0.35**	17910.5**	134.99**	344.43**
R	1	18.45**	3800.6 ^{ns}	1349.95**	1551.79**
GxR	4	0.16**	2752.2 ^{ns}	14.06 ^{ns}	41.05*
RES	18	0.02	1410.3	5.25	10.25
CV%		11.61	24.93	8.34	9.78

ns = não significativo, * = significativo a 5 % e ** = significativo a 1% pelo teste F

No tratamento CONTROLE, a IL 3-5 foi o genótipo mais produtivo com 2,66 kg/planta de frutos enquanto as linhagens IL 2,5 e IL 10-1 foram as menos produtivas com 1,95 e 1,59 kg/planta de frutos, respectivamente (Tabela 2). Diferença significativa para a variável MF não foi observada entre os genótipos no tratamento ESTRESSE ($p > 0,05$) (Tabela 2).

Tabela 2. Média dos genótipos para a variável massa de frutos por planta (MF) nos dois regimes hídricos (50 e 100 % da AD).

GEN	MF (kg/planta)	
	CONTROLE	ESTRESSE
IL 2-5	1,95 BCa	0,49 Ab
IL 3-5	2,66 Aa	0,56 Ab
IL 7-1	2,19 Ba	0,56 Ab
IL 10-1	1,59 Ca	0,35 Ab
M82	2,14 Ba	0,72 Ab

Médias seguidas de mesma letra maiúscula, na coluna, e minúscula, na linha, não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5%. Nota: ESTRESSE= 50 % da AD e CONTROLE= 100 % da AD.

As introgressões de *S. pennellii* provocaram um aumento do número de frutos por planta em IL 2-5 e IL 10-1 com consequências para produtividade dos genótipos em ambos os regimes

hídricos. Valores estatisticamente superiores para a variável NF foram observados nos genótipos IL 2-5 e IL 10-1, com 219 e 251 frutos produzidos por planta, respectivamente. Esses genótipos também apresentaram os menores valores para as variáveis DMF, CMF, e, como mencionado anteriormente, para MF. De fato, coeficientes de correlação de Pearson apontam uma associação linear significativa entre as variáveis MF e NF, MF e DMF, e MF e CMF, em ambos os regimes hídricos (Tabela 3). Quanto maior o NF menor também foi o DMF médio e o CMF médio observado (Tabela 3). Maior redução em DMF e CMF foi observada para IL 10-1 (47 %) e IL 7-1 (43 %), respectivamente, e menor redução, em ambas as variáveis, foi constatada para IL 2-5 (30 % para DMF e 25 % para CMF).

Tabela 3. Matriz de correlação linear de Pearson entre as variáveis massa de frutos por planta (MF), número de frutos por planta (NF) diâmetro médio de frutos (DMF) e comprimento médio de frutos (CMF) nos dois regimes hídricos (50 e 100 % da AD).

Regime hídrico							
ESTRESSE				CONTROLE			
	NF	DMF	CMF		NF	DMF	CMF
MF	-0,79**	0,95**	0,96**	MF	-0,59**	0,47*	0,71**
NF		-0,88**	-0,83**	NF		-0,85**	-0,94**
DMF			0,96**	DMF			0,82**

* = significativo a 10 % e ** = significativo a 5 % de probabilidade

Nota: ESTRESSE= 50 % da AD e CONTROLE= 100 % da AD.

4.3.6 Resistência à seca em termos de redução percentual de produção e sua relação com as variáveis fisiológicas e anatômicas estudadas

O déficit hídrico reduziu a MF em até 79 % (IL 3-5). A cultivar M82 apresentou a menor redução percentual para a variável MF (66 %) não diferindo estatisticamente da redução observada para IL 2-5 e IL 7-1 (Figura 2). Isto sugere que os fragmentos cromossômicos de *S. pennellii* presentes nas IL's estudadas não estão associados com a resistência a seca desse material em nível de planta adulta. As linhagens tidas como resistentes a seca (IL 3-5 e IL 10-1) no experimento de laboratório foram menos resistentes que a cultivar M82 em termos de

perda de produção, sugerindo que não existe associação entre resistência a seca na fase de germinação e desenvolvimento inicial das plântulas e na fase de produção.

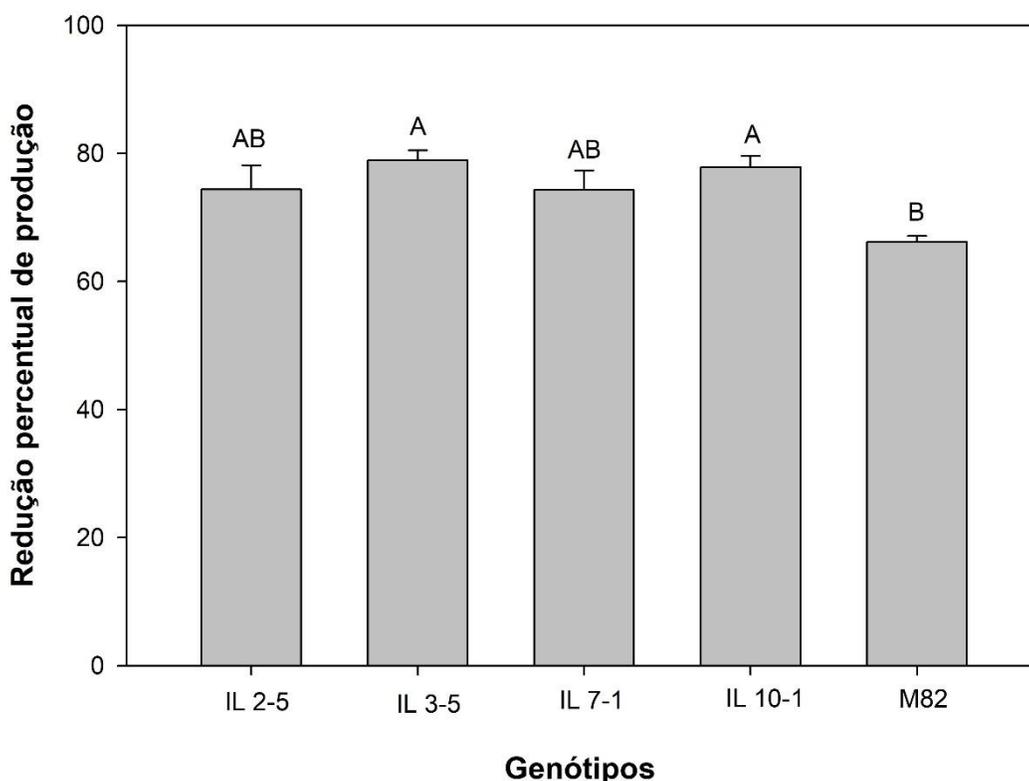


Figura 10. Redução percentual de produção dos genótipos em resposta ao deficit hídrico. Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si ao nível de 5 % de probabilidade pelo teste de Tukey. Dados são expressos em média \pm erro padrão.

Maior resistência à seca em termos de menor redução percentual de produção está associada a uma maior produção dos genótipos no tratamento ESTRESSE ($r = -0,77$; $p < 0,001$). A produção dos genótipos no tratamento ESTRESSE também correlacionou com fotossíntese (A) ($r = 0,72$; $p < 0,01$), a g_s ($r = 0,78$; $p < 0,001$) e o Ψ_{foliar} na antemãhã ($r = 0,65$; $p < 0,01$). As linhagens IL3-5 e IL 10-1, que apresentaram valores médios de redução percentual de produção superiores ao da cultivar M82, dessa forma, considerados mais suscetíveis à seca que esta, também apresentaram valores menores de A no tratamento ESTRESSE. Valores médios de fotossíntese observados para IL 3-5 e IL 10-1 foram $4,65$ e $5,10 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, respectivamente, enquanto que para a cultivar M82 a fotossíntese média no tratamento

ESTRESSE foi $14,17 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Semelhante ao que foi observado para a fotossíntese, as linhagens IL 3-5 e IL 10-1 também apresentaram valores médios de g_s ($0,086$ e $0,064 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) inferiores ao da cultivar M82 ($0,19 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). Apesar do acesso silvestre, reconhecidamente resistente a seca, ter apresentado os maiores valores de EUA, esta variável não mostrou correlação com produção no tratamento ESTRESSE ($p > 0,05$), em outras palavras, não mostrou relação com resistência a seca em termos de perda de produção.

A IL 10-1 aumentou sua ESF em função do deficit hídrico, porém isso não refletiu em menor redução de produção. Da mesma forma, a IL 3-5 apresentou valores altos de ESF no tratamento ESTRESSE estatisticamente iguais ao da IL 10-1 e da cultivar M82. Apesar da correlação entre ESF e MF ter sido significativa para os genótipos no tratamento CONTROLE ($r = 0,57$; $p < 0,05$) a mesma foi não significativa para os genótipos no tratamento ESTRESSE ($r = 0,26$; $p > 0,05$) indicando que uma maior espessura foliar não resulta em maior produção das plantas quando cultivadas sob baixo regime hídrico.

A cultivar M82 apresentou valores de g_{\min} no tratamento ESTRESSE estatisticamente iguais ao da IL 10-1, considerada menos resistente em termos de redução percentual de produção. Já a IL 2-5, que apresentou redução percentual de produção estatisticamente igual à da M82, apresentou valores maiores de g_{\min} , sugerindo que menor redução percentual de produção não está associada com menor g_{\min} dos genótipos no tratamento ESTRESSE. De fato, correlação entre g_{\min} e produção dos genótipos no tratamento ESTRESSE não foi observada ($r = -0,32$; $p > 0,05$).

4.4 Discussão

4.4.1 Status hídrico dos genótipos em condições de baixo regime hídrico ao longo do ciclo

A capacidade do acesso de *S. pennellii* LA 716 em manter elevado status hídrico em condições de baixo regime hídrico foi claramente demonstrada pelos dados de Ψ_{foliar} . Enquanto que para *S. lycopersicum* valores de Ψ_{foliar} ao meio-dia variaram entre $-1,18$ e $-1,48$ MPa no tratamento ESTRESSE indicando deficit hídrico nas plantas, o Ψ_{foliar} para *S. pennellii* foi de $-0,65$ MPa. De forma similar, Torrecillas et al. (1995) encontraram valores de Ψ_{foliar} para *S.*

lycopersicum próximos a -1,0 MPa já no segundo dia após suspensão da irrigação enquanto que para *S. pennellii* valores de tal magnitude foram observados a partir do sexto dia.

4.4.2 Caracterização fisiológica dos genótipos e sua relação com produção

A capacidade do acesso LA 716 em manter alta hidratação do tecido foliar mesmo sob baixo regime hídrico está provavelmente associada a um maior fechamento estomático em condições de menor disponibilidade hídrica no solo. Nas avaliações do meio-dia, a g_s média para *S. lycopersicum* foi 4,6 vezes maior do que a observada para *S. pennellii* no tratamento CONTROLE e 5,8 vezes maior no tratamento ESTRESSE. Da mesma forma, Torrecillas et al (1994), Rocha et al. (2016) e Egea et al. (2018) encontraram valores inferiores de g_s para *S. pennellii* em condições de deficit hídrico. Como o acesso LA 716 apresentou valores altos de g_s no tratamento CONTROLE, estatisticamente iguais ao da cultivar M82 ($p < 0,05$), menores valores de g_s para esse genótipo no tratamento ESTRESSE estão provavelmente associados com fechamento da abertura estomática e não com menor densidade estomática como sugerido por Kebede et al. (1994) e Egea et al. (2018). De fato, Melo et al. (2014) observaram densidade estomática maior para LA 716 do que para três genótipos convencionais de *S. lycopersicum*. Não se pode descartar, porém, a influência de ajustamento osmótico na manutenção do Ψ_{foliar} visto que estudos dessa natureza ainda não foram feitos para esse genótipo.

A fotossíntese de *S. lycopersicum* e *S. pennellii* parece ser a mesma em condições de deficit hídrico moderado. Egea et al. (2018), observaram valores médios de A equivalentes a $13,2 \pm 0,4 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ para *S. lycopersicum* e $12,4 \pm 0,7 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ para *S. pennellii*, quatro dias após suspensão da irrigação, semelhante ao observado aqui no tratamento ESTRESSE ($14,17 \pm 0,24 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ para a cultivar M82 e $12,15 \pm 0,98 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ para o acesso LA 716). Neste trabalho, as introgressões de *S. pennellii* em IL2-5, IL 3-5 e IL 10-1 atuaram no sentido de reduzir a fotossíntese desses genótipos em condição de estresse, mostrando a necessidade de se fazer um estudo mais amplo dessa característica incluindo todas as IL's.

O resultados obtidos por Egea et al. (2018), juntamente com o que foi observado aqui sugerem que a variável T_{folha} tende a aumentar e a variável E tende a diminuir em função do deficit hídrico, porém, parece divergir entre as duas espécies apenas em condições mais severas.

Egea et al. (2018) observaram aumento significativo na variável T_{folha} logo nos dois primeiros dias da suspensão da irrigação para ambas as espécies. Diferença significativa entre as espécies foi observada do 3º ao 6º dia, com menores valores para *S. pennellii*. Neste estudo, a T_{folha} dos genótipos aumentou em função do déficit, contudo não diferiu estatisticamente entre os genótipos ($p < 0,05$). Neste estudo, a variável E apresentou decréscimo em virtude do déficit hídrico ($p < 0,05$). Diferenças significativas entre genótipos, porém não foram observadas. Egea et al. (2018) encontraram menores valores de E para *S. pennellii*, quatro dias após a suspensão da irrigação.

O déficit hídrico imposto reduziu ainda a C_i ($p < 0,05$) dos genótipos o que pode ser explicado pelos menores valores de g_s observado para os genótipos no tratamento ESTRESSE. Quanto menor for a abertura estomática menos CO_2 entra na folha. Observa-se que LA 716 apresentou valores menores de C_i .

Os dados de correlação apresentados aqui indicam uma associação positiva entre as variáveis A, g_s , Ψ_{foliar} e MF no tratamento ESTRESSE. A variável EUA aumentou em consequência do estresse hídrico, com destaque para o acesso LA 716, porém não teve relação com massa de frutos por planta no tratamento ESTRESSE o que nos faz questionar sua real utilidade no melhoramento plantas. EUA é definida como a razão biomassa/uso de água em termos agrônômicos ou A/g_s em termos fisiológicos. A maior parte da variação genotípica observada para essa variável advém de alterações no denominador (uso de água/ g_s) e não no numerador (biomassa/A) (BLUM, 2009). Valores altos de EUA, assim, são resultado de um menor uso de água pelas plantas (denominador baixo), o que reduz a produção de biomassa sob baixo regime hídrico.

4.4.3 Alterações nas características de espessura foliar e condutância cuticular em reposta ao baixo regime hídrico ao longo do ciclo e sua relação com produção

Dos mecanismos adaptativos envolvidos na sobrevivência de *S. pennellii* em ambientes áridos (MOYLE; MUIR, 2010), menor transpiração cuticular (BOLGER et al., 2014) e maior espessura foliar (CONEVA et al., 2017), são os que apresentam maior potencial de uso em programas de melhoramento de tomateiro para resistência a seca visto que têm sido

relacionados com maior produção dos genótipos. No presente trabalho, ESF e g_{min} de genótipos de tomateiro (incluindo quatro IL's derivadas do cruzamento entre o acesso de *S. pennellii* LA 716 e a cultivar comercial M82 e os dois genótipos parentais) foram avaliados em dois regimes hídricos distintos (100 e 50 % da DTA), no período da maior demanda hídrica da cultura (produção de frutos), e sua relação com produção dos genótipos no ESTRESSE discutida.

O acesso LA 716 não sofreu alterações em função do déficit para nenhuma das variáveis de espessura avaliadas aqui. Esse resultado pode estar relacionado ao fato desse genótipo ter sofrido menos com o estresse imposto como mostram os dados de Ψ_{foliar} (o valor médio de Ψ_{foliar} para *S. pennellii* quantificado ao meio-dia foi -0,65 MPa enquanto que para *S. lycopersicum* o valor médio foi -1,35 MPa) ou mesmo pelo fato dessa espécie ter evoluído em uma região quente e seca essa característica já não sofre mais alteração em virtude de baixa disponibilidade hídrica.

Ao contrário do observado por Coneva et al. (2017) e Muir et al. (2014), o acesso LA 716 apresentou valores de ESF inferiores ao da cultivar M82 o que certamente teve relação com a coleta das folhas ter sido feita em estádios mais avançados de desenvolvimento das plantas (durante o período produtivo). Coneva et al. (2017) observaram que a ESF de genótipos de tomateiro varia de acordo com a idade da folha e com estágio de desenvolvimento da planta (folhas no período de frutificação são mais espessas que as do período de crescimento vegetativo). A ESF de LA 716, observada por Coneva et al. (2017) no período vegetativo das plantas, foi apenas 83 μ m maior que a observada para a cultivar M82, podendo ser facilmente superada mais à frente.

Alterações no sentido de aumento da espessura foliar em consequência de um déficit hídrico têm sido observadas para as mais diversas espécies de plantas (PANDEY et al., 1984; ENNAJEH et al., 2010; SOUZA et al., 2018) inclusive para tomate (GALMÉS et al., 2013). O presente trabalho verificou que o déficit hídrico provocou alterações nas características ESF, PP, PL, no sentido de aumento da espessura, e EI, no sentido de redução da espessura, ($p < 0,05$) de alguns dos genótipos, porém foi não significativa para a ES ($p > 0,05$). É importante ressaltar que a ESF é uma característica bastante influenciada pelo ambiente de cultivo como demonstrado por Coneva et al. (2017). Assim, caso esse experimento seja reproduzido a campo, diferentes valores de espessura foliar podem ser observados para os genótipos.

Maior espessura foliar tem sido associada a maior fotossíntese (WHITE; MONTES-R, 2005), o que pode resultar em aumento de produtividade. Isso porque maior ESF é geralmente resultado de um incremento de tamanho das células do mesófilo. Esse aumento de tamanho das células do mesófilo pode resultar em um aumento na área de superfície dos cloroplastos exposta aos espaços intercelulares o que torna mais fácil a chegada do CO₂ nos sítios de carboxilação (OGUCHI; HIKOSAKA; HIROSE, 2005), visto que a maior resistência à difusão de CO₂ é observada na fase líquida (GALMÉS et al., 2013). Neste trabalho, o aumento de ESF observado no tratamento ESTRESSE também está associado a um aumento de PP ($r = 0,84$; $p < 0,0001$) e PL ($r = 0,71$; $p < 0,001$). Entretanto, ao contrário do esperado, ESF correlacionou negativamente com A ($r = -0,5$; $p < 0,05$) e não apresentou correlação com MF ($r = 0,26$; $p > 0,05$). A é um processo muito complexo, que sofre influência de diversos fatores. Uma possível explicação, é que essa menor taxa fotossintética em genótipos com alta ESF pode estar associada, por exemplo, a um maior espessamento da parede celular o que aumenta a resistência da parede a difusão de CO₂ (SYVERTSEN et al., 1995; GALMÉS et al., 2013).

Ao contrário da perda de água pela via estomática, a perda de água via cutícula não traz benefícios do ponto de vista de assimilação de carbono. Genótipos com menor g_{min} teriam, assim, uma vantagem sobre os demais uma vez que essa menor quantidade de água perdida seria então convertida em maior produção de biomassa. Neste trabalho, com exceção da IL 2-5, toda alteração na g_{min} em função do estresse hídrico ocorreu no sentido de redução da variável, corroborando com os resultados encontrados por Xu et al (1995).

Bolger et al. (2014) observaram três vezes mais cera cuticular em *S. pennellii* do que em *S. lycopersicum*, sendo esta constituída principalmente por alcanos de cadeia longa, moléculas previamente sugeridas como responsáveis por aumentar a resistência da cutícula ao fluxo de água (PARSONS et al., 2012; VOGG et al., 2004). Assim, era esperado que o acesso LA 716 apresentasse menor g_{min} que a cultivar M82 no tratamento ESTRESSE, o que não aconteceu neste trabalho.

Apesar de alguns estudos apontarem que uma menor permeabilidade da cutícula ao vapor d'água está associada à composição química da camada cerosa (e não a quantidade de ceras e espessura da cutícula) (OLIVEIRA; MEIRELLES; SALATINO, 2003), esforços em correlacionar essas duas variáveis não foram bem sucedidos até agora (RIEDERER; SCHREIBER, 2001).

Existe muita controvérsia na literatura sobre a relação entre composição da cutícula e permeabilidade à água. Enquanto que a transpiração cuticular para Lee et al. (2014) foi mais lenta em exemplares de *Camelina sativa* L. portando elevada quantidade de alcanos, Riederer & Schneider (1990) não encontraram correlação (linear e não-linear) entre permeabilidade da cutícula a água e quantidade de alcanos em citros. Kim et al. (2007), observaram correlação inversa entre produção e quantidade de alcanos compondo a cutícula de folhas de soja. Isso significa que, ou a presença de maiores quantidades de alcanos não confere menor permeabilidade da cutícula ao vapor d'água (menor g_{min}), ou uma menor g_{min} não implica em maior produção em condições de baixo regime hídrico.

Ao contrário do esperado, a g_{min} aqui não correlacionou com produção de frutos no tratamento ESTRESSE. Da mesma forma, Quisenberry et al. (1982) não observaram correlação entre g_{min} e taxa de crescimento de algodão em cultivo não irrigado. Ainda, Jefferson et al. (1989) não observaram relação entre g_{min} e produção de folhagem em alfafa quando cultivada sob diferentes regimes hídricos. A verdade é que a contribuição da g_{min} à perda total de água pelas folhas é bem pequena se comparada com a transpiração estomática (KERSTIENS, 1996), o que nos faz questionar se essa contribuição é realmente relevante em termos de produção sob baixo regime hídrico.

4.4.4 Resistência à seca de *S. pennellii* acesso LA 716 e sua utilidade no melhoramento de plantas

O tomate é uma hortaliça altamente exigente em água cujo produto comercial é um fruto carnoso (SANTANA et al., 2010). Para ser comercializado no Brasil hoje, o fruto de tomate precisa ter no mínimo 55 mm de diâmetro transversal (Portaria nº 553 de 30 de agosto de 1995 do MAPA). Uma vez que o fruto de tomate possui em sua composição aproximadamente 93 a 95 % de água (GAMEIRO et al., 2007), a produção de frutos comerciais sem o uso de irrigação em locais onde a pluviosidade é baixa e desuniforme é praticamente impossível. O melhoramento de tomate para resistência à seca, então, visa a obtenção de materiais produtivos, com frutos de tamanho adequado, e que requerem um suprimento menor de água (porém regular) durante todo o ciclo. Dessa forma, a incorporação de características de resistência à seca, que estejam associadas com manutenção da produção sob baixo regime hídrico, em

materiais agronomicamente superiores são desejadas em programas de melhoramento de tomateiro com essa finalidade. Quando o assunto é melhoramento de tomate para resistência a seca *S. pennellii* é a espécie silvestre mais estudada (MOYLE; MUIR, 2010). O presente trabalho fez então uma caracterização fisiológica e anatômica do comportamento de *S. pennellii* acesso LA 716 e quatro IL's (derivadas do cruzamento entre LA 716 e M82) previamente selecionadas (IL 2-5 e IL 7-1, consideradas resistentes a seca e IL 3-5 e IL 10-1 suscetíveis a nível de semente) e também da cultivar M82, sob baixo regime hídrico ao longo do ciclo com o intuito de compreender a real utilidade dessa espécie para o melhoramento de tomate para resistência a seca, onde o objetivo aqui é a alta produção sob menor consumo de água.

A menor redução percentual em peso de frutos por planta (66 %) foi observada para a cultivar M82 sugerindo que os fragmentos cromossômicos de *S. pennellii* presentes nas IL's estudadas não estão associados com a resistência à seca desse material em termos de produção. As linhagens IL 3-5 e IL 10-1 tidas como resistentes à seca no experimento de laboratório foram menos resistentes que a cultivar M82, sugerindo que não existe associação entre resistência à seca na fase de germinação e desenvolvimento inicial das plântulas e na fase de produção. Essa correlação é encontrada principalmente em experimentos de plantio direto, em que genótipos mais resistentes à seca a nível de semente apresentam vantagem inicial sob genótipos menos resistentes devido a maior velocidade de germinação e crescimento inicial das plântulas o que reflete em maior produção no final do ciclo (YAMANE et al., 2018).

Este experimento demonstra que genótipos mais resistentes à seca (menor redução de produção) são os mais produtivos em condições de baixo regime hídrico. Apesar de nenhuma das IL's ter sido mais resistente que a cultivar M82, as análises de correlação entre as variáveis indicam que os genótipos mais produtivos no ESTRESSE foram os que apresentaram maior A , g_s , e Ψ_{foliar} na antemanhã. É pela abertura estomática que a maior parte da água é perdida, porém é por ela também que o CO_2 entra na folha. Uma vez que o tomateiro é uma planta C_3 e não possui nenhum mecanismo de concentração de CO_2 , um fechamento estomático resultaria sem dúvida em redução da fotossíntese (CHAVES et al., 2002). Sob Ψ_{foliar} muito baixos, os estômatos se fecham (CHAVES et al., 2002) e não há aumento de área foliar (BOYER, 1968) com consequências para produção. Vários trabalhos mostram que genótipos altamente produtivos em condições de estresse hídrico também apresentam alta g_s (BLUM; MAYER; GOZLAN, 1982; ARAUS et al., 2003; BLUM, 2009). Apesar do acesso LA 716 ter apresentado

maior status hídrico ao longo do dia, essa condição foi mantida em detrimento da absorção de CO_2 (menor g_s), o que não é interessante para programas de melhoramento. Sob estresse moderado, os valores das variáveis T_{folha} e E foram os mesmos para a cultivar M82 e o acesso LA 716. E menores valores de C_i foram observados para LA 716, sugerindo que essas três variáveis não têm utilidade para fins de seleção de genótipos resistentes à seca em termos de produção.

As características ESF e g_{min} não mostraram utilidade para fins de melhoramento para resistência à seca. ESF , não além de correlacionar positivamente com MF no ESTRESSE, ela se mostrou altamente variável em termos de idade da folha e ambiente de cultivo (CONEVA et al., 2017). g_{min} também não correlacionou com MF aqui. Essa variável demonstra ter enorme importância para sobrevivência das plantas em ambientes sujeitos a secas severas, porém sua contribuição para produção sob baixo regime hídrico tem se mostrado inexpressiva (KERSTIENS, 1996).

4.5 Conclusões

O déficit hídrico imposto alterou A , g_s , E e C_i no sentido de redução e T_{folha} no sentido de aumento da variável para a maioria dos genótipos.

Dentre as variáveis anatômicas avaliadas, apenas ES não sofreu alterações em função do déficit. Alterações nas demais variáveis anatômicas não ocorreram para todos os genótipos. Quando presentes, porém, ESF , PP e PL mostraram aumento enquanto EI redução. A g_{min} sofreu aumento ou redução ou se manteve constante de acordo com o genótipo avaliado.

Menor redução percentual de produção (considerada aqui como maior resistência à seca) foi sinônimo de maior produtividade sob baixo regime hídrico. A , g_s e Ψ_{foliar} correlacionaram positivamente com produção sob estresse e são indicadas para seleção de genótipos resistentes a seca.

Nenhuma das características de *S. pennellii* acesso LA 716 com potencial para uso em programas de melhoramento de tomateiro para resistência à seca estudadas (ESF e g_{min}) se mostraram eficientes quando o assunto é maior produção sob baixo regime hídrico.

4.6 Referências bibliográficas

- ARAUS, J. L. et al. Environmental Factors Determining Carbon Isotope Discrimination and Yield in Durum Wheat under Mediterranean Conditions. **Crop Science**, v. 43, p. 170–180, 2003.
- BERNARDO, S.; SOARES, A. A.; MANTOVANI, E. C. **Manual de irrigação**. 8. Ed. Viçosa: UFV, 2006. 625 p.
- BLUM, A. Effective use of water (EUW) and not water-use efficiency (WUE) is the target of crop yield improvement under drought stress. **Field Crops Research**, v. 112, n. 2–3, p. 119–123, 2009.
- BLUM, A.; MAYER, J.; GOZLAN, G. Infrared thermal sensing of plant canopies as a screening technique for dehydration avoidance in wheat. **Field Crops Research**, v. 5, p. 137–146, 1982.
- BOLGER, A. et al. The genome of the stress-tolerant wild tomato species *Solanum pennellii*. **Nature Genetics**, v. 46, n. 9, p. 1034–1038, 2014.
- BOYER, J. S. Relationship of Water Potential to Growth of Leaves. **Plant physiology**, v. 43, p. 1056–1062, 1968.
- CHAVES, M. M. et al. How Plants Cope with Water Stress in the Field . Photosynthesis and Growth. **Annals of Botany**, v. 89, p. 907–916, 2002.
- CONEVA, V. et al. Genetic Architecture and Molecular Networks Underlying Leaf Thickness in Desert-Adapted Tomato. **Plant Physiology**, v. 175, p. 375–391, 2017.
- DAI, A. Increasing drought under global warming in observations and models. **Nature Climate Change**, v. 3, n. 1, p. 52–58, 2013.
- DORAIS, M.; EHRET, D. L.; PAPADOPOULOS, A. P. Tomato (*Solanum lycopersicum*) health components: From the seed to the consumer. **Phytochemistry Reviews**, v. 7, n. 2, p. 231–250, 2008.
- EGEA, I. et al. The drought-tolerant *Solanum pennellii* regulates leaf water loss and induces genes involved in amino acid and ethylene / jasmonate metabolism under dehydration. **Scientific Reports**, v. 8, n. 2791, p. 1–14, 2018.
- ENNAJEH, M. et al. Comparative impacts of water stress on the leaf anatomy of a drought-resistant and a drought-sensitive olive cultivar. **Journal of Horticultural Science and**

- Biotechnology**, v. 85, n. 4, p. 289–294, 2010.
- ESHED, Y.; ZAMIR, D. An introgression line population of *Lycopersicon pennellii* in the cultivated tomato enables the identification and fine mapping of yield- associated QTL. **Genetics**, v. 141, n. 3, p. 1147–1162, 1995.
- FANASCA, S. et al. Evolution of nutritional value of two tomato genotypes grown in soilless culture as affected by macrocation proportions. **HortScience**, v. 41, n. 7, p. 1584–1588, 2006.
- FAO. Faostat – Statistics Database. Disponível em: <<http://www.fao.org/faostat/en/#data/QC>> , Acesso em: 14 jan. 2019.
- FOBES, J. F.; MUDD, J. B.; MARSDEN, M. P. Epicuticular Lipid Accumulation on the Leaves of *Lycopersicon pennellii* (Corr.) D’Arcy and *Lycopersicon esculentum* Mill. **Plant Physiol**, v. 77, n. 3, p. 567–570, 1985.
- FRUSCIANTE, L. et al. Antioxidant nutritional quality of tomato. **Molecular Nutrition and Food Research**, v. 51, n. 5, p. 609–617, 2007.
- GALMÉS, J. et al. Leaf responses to drought stress in Mediterranean accessions of *Solanum lycopersicum* : anatomical. **Plant, Cell & Environment**, v. 36, p. 920–935, 2013.
- GAMEIRO, A. H. et al. Processamento Industrial No Estado De Goiás. **Informações Econômicas**, v. 37, n. 7, p. 7–16, 2007.
- GUR, A.; ZAMIR, D. Unused natural variation can lift yield barriers in plant breeding. **PLoS Biology**, v. 2, n. 10, 2004.
- JEFFERSON, P. G.; JOHNSON, D. A.; ASAY, K. H. Epicuticular wax production , water status and leaf temperature in triticeae range grasses of contrasting visible glaucousness. **Canadian Journal of Plant Science**, v. 69, p. 513–519, 1989.
- JOHANSEN, D. A. Plant microtechnique. New York: McGraw-Book, 1940. p. 523.
- KAHN, T. L. et al. Characterization of Expression of Drought- and Abscisic Acid-Regulated Tomato Genes in the Drought-Resistant Species *Lycopersicon pennellii*. **Plant physiology**, v. 103, n. 2, p. 597–605, 1993.
- KEBEDE, H. et al. Leaf Anatomy of Two *Lycopersicon* Species with Contrasting Gas Exchange Properties. **Crop Science**, v. 34, p. 108–113, 1994.
- KERSTIENS, G. Cuticular water permeability and its physiological significance. **Journal of Experimental Botany**, v. 47, n. 305, p. 1813–1832, 1996.
- KIM, K. S. et al. Influence of Water Deficit on Leaf Cuticular Waxes of Soybean (*Glycine max*

[L.] Merr.). **International Journal of Plant Science**, v. 168, n. 3, p. 307–316, 2007.

LEE, S. B. et al. Overexpression of Arabidopsis MYB96 confers drought resistance in *Camelina sativa* via cuticular wax accumulation. **Plant Cell Reports**, v. 33, n. 9, p. 1535–1546, 2014.

MARENGO, J. A.; TOMASELLA, J.; NOBRE, C. A. Climate Change and Water Resources. In: DE MATTOS BICUDO, C. E.; GALIZIA TUNDISI, J.; CORTESÃO BARNESLEY SCHEUENSTUHL, M. (Eds.). . **Waters of Brazil: Strategic Analysis**. Cham: Springer International Publishing, 2017. p. 171–186.

MELO, S.; MACIEL, G. M.; SIMÃO, E. Densidade estomática em genótipos convencionais versus *Solanum pennellii*. **Horticultura brasileira**, v. 31, n. 2, p. 1826–1830, 2014.

MOYLE, L. C.; MUIR, C. D. Reciprocal insights into adaptation from agricultural and evolutionary studies in tomato. **Evolutionary Applications**, v. 3, n. 5–6, p. 409–421, 2010.

MUIR, C. D.; PEASE, J. B.; MOYLE, L. C. Quantitative genetic analysis indicates natural selection on leaf phenotypes across wild tomato species (*Solanum* sect . *Lycopersicon* ; Solanaceae). **Genetics**, v. 198, p. 1629–1643, 2014.

O'BRIEN, T. P.; McCULLY, M. E. The study of plant structure principles and select methods. Melbourne: Termarcarphi, Pty, Ltda, 1981.

OGUCHI, R.; HIKOSAKA, K.; HIROSE, T. Leaf anatomy as a constraint for photosynthetic acclimation: Differential responses in leaf anatomy to increasing growth irradiance among three deciduous trees. **Plant, Cell and Environment**, v. 28, n. 7, p. 916–927, 2005.

OLIVEIRA, A. F. M.; MEIRELLES, S. T.; SALATINO, A. Epicuticular waxes from caatinga and cerrado species and their efficiency against water loss. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 75, n. 4, p. 431–439, 2003.

PANDEY, R. K. et al. (1984) Drought Response of Grain Legumes Under Irrigation Gradient: III. Plant Growth (AJ). **Agronomy Journal**, v. 76, p. 557–560, 1984.

PARSONS, E. P. et al. Fruit cuticle lipid composition and fruit post-harvest water loss in an advanced backcross generation of pepper (*Capsicum* sp.). **Physiologia Plantarum**, v. 146, n. 1, p. 15–25, 2012.

PESSOA, H. P. **Linhagens de introgressão derivadas de *Solanum pennellii* : tolerância ao déficit hídrico durante a germinação e no estágio de plântula**. Dissertação (Mestrado em Fitotecnia) Universidade Federal de Viçosa. Minas Gerais, p. 55. 2018.

QUISENBERRY, J. E.; ROARK, B.; MCMFICHEL, B. L. Use of Transpiration Decline

Curves to Identify Drought-Tolerant Cotton Germplasm. **Crop Science**, v. 2, n. 1982, p. 918–922, 1982.

RIEDERER, M.; SCHNEIDER, G. The effect of the environment on the permeability and composition of Citrus leaf cuticles II . Composition of soluble cuticular lipids and correlation with transport properties. **Planta**, v. 180, p. 154–165, 1990.

RIEDERER, M.; SCHREIBER, L. Protecting against water loss : analysis of the barrier properties of plant cuticles. **Journal of Experimental Botany**, v. 52, n. 363, p. 2023–2032, 2001.

ROCHA, D. K. et al. Seleção de genótipos de tomateiro submetidos ao estresse hídrico em função da expressão de características fisiológicas. **Revista Brasileira de Ciências Agrárias**, v. 11, n. 2, p. 80–84, 2016.

SACK, L.; SCOFFONI, C. PrometheusWiki contributors. “Minimum epidermal conductance (g_{min} , a.k.a. cuticular conductance)”, *PrometheusWiki*. Disponível em:

<<http://prometheuswiki.org/tikiindex.php?page=Minimum+epidermal+conductance+%28gmin+a.k.a.+cuticular+conductance%29>>, Acesso em: 08 jan. 2019.

SANTANA, M. J. et al. Resposta do tomateiro irrigado a níveis de reposição de água no solo. **Irriga**, v. 15, n. 4, p. 443–454, 2010.

SAVIC, S. et al. Deficit Irrigation Technique for Reducing Water Use of Tomato Under Polyunnel Conditions. **Journal of Central European Agriculture**, v. 12, n. 4, p. 590–600, 2011.

SCHOLANDER, P. F.; HAMMEL, H. T.; BRADSTREET, E. D.; HEMMINGSEN, E. A. Sap pressure in vascular plants. **Science**, Washington, v. 148, n. 3668, p. 339-346, 1965.

SEKI, K. SWRC fit – a nonlinear fitting program with a water retention curve for soils having unimodal and bimodal pore structure. **Hydrology and Earth System Sciences**, v. 4, p. 407–437, 2007.

SOUZA, P. U. et al. Biometric, physiological and anatomical responses of *Passiflora* spp. to controlled water deficit. **Scientia Horticulturae**, v. 229, n. November 2017, p. 77–90, 2018.

SYVERTSEN, J. et al. On the relationship between leaf anatomy and CO₂ diffusion through the mesophyll of hypostomatous leaves. **Plant, Cell and Environment**, v. 18, p. 149–157, 1995.

TORRECILLAS, A. et al. Water relations of two tomato species under water stress and

recovery. **Plant Science**, v. 105, n. 2, p. 169–176, 1995.

VAN GENUCHTEN, M. T. A Closed-form Equation for Predicting the Hydraulic Conductivity of Unsaturated Soils¹. **Soil Science Society of America Journal**, v. 44, n. 5, p. 892, 1980.

VOGG, G. et al. Tomato fruit cuticular waxes and their effects on transpiration barrier properties: functional characterization of a mutant deficient in a very-long-chain fatty acid MF;-ketoacyl-CoA synthase. **Journal of Experimental Botany**, v. 55, n. 401, p. 1401–1410, 2004.

WHITE, J. W.; MONTES-R, C. Variation in parameters related to leaf thickness in common bean (*Phaseolus vulgaris* L .). **Field Crops Research**, v. 91, p. 7–21, 2005.

XU, H.; GAUTHIER, L.; GOSSELIN, A. Stomatal and Cuticular Transpiration of Greenhouse Tomato Plants in Response to High Solution Electrical Conductivity and Low Soil Water Content. **Journal of the American Society for Horticultural Science**, v. 120, n. 3, p. 417–422, 1995.

YAMANE, K. et al. Seed vigour contributes to yield improvement in dry direct-seeded rainfed lowland rice. **Annals of Applied Biology**, v. 172, n. 1, p. 100–110, 2018.