



**EDILSON LUIZ CÂNDIDO**

**CARACTERÍSTICAS ESTRUTURAIS E FISIOLÓGICAS  
EM GENÓTIPOS DE TOMATEIROS SOB DÉFICIT  
HÍDRICO**

**LAVRAS-MG  
2023**

**EDILSON LUIZ CÂNDIDO**

**CARACTERÍSTICAS ESTRUTURAIS E FISIOLÓGICAS EM GENÓTIPOS DE  
TOMATEIROS SOB DÉFICIT HÍDRICO**

Tese Apresentada à Universidade Federal de  
Lavras, como parte das exigências do  
Programa de Pós-Graduação em Botânica  
Aplicada, área de concentração em Botânica  
Aplicada para a obtenção do título de Doutor.

Prof. Dr. Evaristo Mauro de Castro  
Orientador  
Prof. Dr. Marcio Paulo Pereira  
Co-Orientador

**LAVRAS-MG  
2023**

**Ficha catalográfica elaborada pelo Sistema de Geração de Ficha Catalográfica da Biblioteca  
Universitária da UFLA, com dados informados pelo(a) próprio(a) autor(a).**

Cândido, Edilson Luiz.

Características estruturais e fisiológicas em genótipos de  
tomateiros sob déficit hídrico / Edilson Luiz Cândido. - 2023.  
82 p. : il.

Orientador(a): Evaristo Mauro de Castro.

Coorientador(a): Marcio Paulo Pereira.

Tese (doutorado) - Universidade Federal de Lavras, 2023.

Bibliografia.

1. Estresse Hídrico. 2. Tomate. 3. Anatomia foliar e radicular. I.  
Castro, Evaristo Mauro de. II. Pereira, Marcio Paulo. III. Título.

**EDILSON LUIZ CÂNDIDO**

**CARACTERÍSTICAS ESTRUTURAIS E FISIOLÓGICAS EM GENÓTIPOS DE  
TOMATEIROS SOB DÉFICIT HÍDRICO**

**STRUCTURAL AND PHYSIOLOGICAL CHARACTERISTICS IN TOMATO  
GENOTYPES UNDER WATER DEFICIT**

Tese Apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Botânica Aplicada, área de concentração em Botânica Aplicada para a obtenção do título de Doutor.

APROVADA em 31 outubro de 2023.

Profa. Dra. Vanessa Cristina Stein - UFLA

Prof. Dr. Sebastião Marcio Azevedo - UFLA

Profa. Dra. Dulcimara Carvalho Nannetti - IFSULDEMINAS

Prof. Dr. Evaristo Mauro de Castro

Orientador

Prof. Dr. Marcio Paulo Pereira

Co-Orientador

**LAVRAS-MG  
2023**

*Aos meus irmãos Edson, Edésio, Ernane, Julio e Erley (in memoriam);  
aos meus irmãos Ezio, Enio, Eduardo, Edmar e irmã Edna.*

*A minha mãe Zulmira (in memoriam), mulher exemplo a ser seguida  
pela humildade, determinação e carinho! Uma verdadeira guerreira!*

*Ao meu pai Julio, homem batalhador e sinônimo de luta honesta de  
uma vida inteira.*

*A minha esposa Vivia e ao meu filho Otávio, pela reciprocidade  
amorosa e convivência harmoniosa e carinhosa.*

*Minha família, minha vida!*

*Dedico.*

## **AGRADECIMENTOS**

À Deus por tudo

À minha mãe Zulmira, pelos cuidados e zelo em minha caminhada da vida. Muito amor envolvido....

A meu Pai Julio, pelo incentivo e ensinamentos para o caminho da honestidade, humildade e perseverança.

A minha esposa Vivian, pelo amor, carinho, cuidado e paciência, que foram essenciais para a conclusão de mais essa etapa na minha vida.

Ao meu filho Otávio, que mudou minha vida desde que nasceu. Mudança que promoveu um grande incentivo para que pudesse ser uma pessoa cada vez melhor!

A meu grande parceiro e amigo José Alves Junqueira Junior, que lá atrás plantou uma sementinha da vida acadêmica na minha cabeça, essa semente germinou!

A todas amizades construídas neste período de UFLA. Leticia, Bruno Feitosa, Iohana, Ana Luiza, Fernanda, Isabela, Matheus, Márcio, Joabe, Alessandro e outros. Pessoas que fizeram com que tudo fosse mais harmônico!

Ao meu “irmão” Orivaldo que a UFLA me apresentou e que tem meu respeito e admiração pessoal. O cara que tornou tudo mais tranquilo quando as dúvidas que me atormentavam, rsr!

Aos professores do Programa de Pós Graduação em Botânica Aplicada, transferência de conhecimento com excelência.

Ao meu orientador Professor Evaristo que é um exemplo a ser seguido na vida acadêmica e profissional. Obrigado pela oportunidade de aprender com você ensinamentos acadêmicos e para vida.

Aos membros da banca avaliadora pela disponibilidade e contribuições.

A todos amigos do IFSULDEMINAS que foram base de conforto e incentivo para essa etapa acadêmica!

Ao Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia do Sul de Minas Gerais, Campus Três Corações, pela confiança em permitir a dedicação exclusiva ao doutoramento.

À Universidade Federal de Lavras e ao Programa de Pós-Graduação em Botânica Aplicada pela oportunidade.

Muito obrigado!

## RESUMO

As plantas desenvolveram uma grande variedade de mecanismos de adaptação às condições de seca por meio de heranças genéticas adquiridas mediante de interações abióticas e bióticas complexas que dependeram da submissão a estresses ambientais para mudança estrutural e molecular. Atualmente, pesquisas sobre melhoramento de diferentes culturas avaliam questões sobre déficit hídrico. O tomateiro é uma cultura de grande importância no cenário brasileiro com grande apreciação por seu sabor seja *in natura* ou processado, é uma das hortaliças mais consumidas no mundo. A água desempenha um papel importante na determinação do rendimento do tomateiro em sua produtividade e sob condições de seca ocorre acúmulo de solutos dentro da célula devido ao ajuste osmótico que ajuda na manutenção do turgor ao diminuir o potencial hídrico. Muitos estudos têm mostrado diferentes características que conferem maior resistência à seca em tomateiros. Nesta cultura, os fatores envolvidos no processo de tolerância a seca estão centrados no sistema radicular e sua relação com a água, manutenção do turgor, espessura da cutícula, ajuste osmótico e sistema de defesa antioxidante. Estudar e identificar características associadas a tolerância a seca ajuda na compreensão do processo de adaptação vegetal além de subsidiar os trabalhos dos programas de melhoramento genético responsáveis pela criação de novas cultivares de acordo com as demandas atuais. A presente investigação foi realizada para estudar alguns dos parâmetros morfoanatômicos, como o desenvolvimento da raiz e da parte aérea do tomateiro, afetados pelo estresse hídrico, apontando a tolerância do genótipo *Solanum pennellii* mantendo suas atividades sob déficit hídrico e as plasticidades fenotípicas apresentadas pelas cultivares ‘Santa Clara’ e ‘Rio Grande’, ambas *Solanum lycopersicum*, e o genótipo híbrido WELL.

**Palavras-chave:** *Solanum lycopersicum*. *Solanum pennellii*. Anatomia foliar. Anatomia Radicular

## ABSTRACT

Plants have developed various adaptation mechanisms to drought conditions through genetic inheritance acquired through complex abiotic and biotic interactions that depended on submission to environmental stresses for structural and molecular change. Current research on the improvement of different crops evaluates issues regarding water deficit. The tomato is a crop of great importance in Brazil. It is one of the most consumed fruits worldwide, with great appreciation for its flavor. Water plays a vital role in determining the yield of tomato plants. Under drought conditions, solutes accumulate within the cell due to osmotic adjustment that helps maintain turgor by decreasing water potential. Many studies have shown different characteristics that confer greater resistance to drought in tomato plants. The factors involved in the drought tolerance of this crop are centered on the root system and its relationship with water, turgor maintenance, cuticle thickness, osmotic adjustment, and antioxidant defense system. Studying and identifying characteristics associated with drought tolerance helps understand the plant adaptation process and supports the work of genetic improvement programs that create new cultivars according to current demands. This investigation aimed to study some of the morphoanatomical parameters, such as root and aerial part development of the tomato, affected by water stress, indicating the tolerance of the *Solanum pennellii* genotype maintaining its activities under water deficit and the phenotypic plasticities presented by the cultivars 'Santa Clara' and 'Rio Grande', both *Solanum lycopersicum*, and the hybrid genotype WELL.

**Keywords:** *Solanum lycopersicum*. *Solanum pennellii*. Leaf anatomy. Root Anatomy.

## SUMÁRIO

<b>PRIMEIRA PARTE</b> .....	<b>9</b>
<b>1 INTRODUÇÃO GERAL</b> .....	<b>9</b>
<b>2 REFERENCIAL TEÓRICO</b> .....	<b>11</b>
<b>2.1 A cultura do tomate</b> .....	<b>11</b>
<b>2.2 Aspectos botânicos <i>Solanum lycopersicum</i> L.</b> .....	<b>11</b>
<b>2.3 Déficit hídrico no tomateiro</b> .....	<b>12</b>
<b>2.4 Perspectivas do melhoramento genético na cultura do tomateiro</b> .....	<b>15</b>
<b>REFERÊNCIAS</b> .....	<b>17</b>
<b>SEGUNDA PARTE – ARTIGOS</b> .....	<b>23</b>
<b>ARTIGO 1: MORFOANATOMIA DE GENÓTIPOS DE TOMATEIRO SUBMETIDO AO DÉFICIT HÍDRICO</b> .....	<b>24</b>
<b>ARTIGO 2: CARACTERÍSTICAS MORFOANATÔMICAS DO SISTEMA RADICULAR DE GENÓTIPOS DE TOMATEIRO SOB DÉFICIT HÍDRICO</b> .....	<b>64</b>

## PRIMEIRA PARTE

### 1 INTRODUÇÃO GERAL

A mudança climática já é uma realidade global, e secas extremas, calor intenso e inundações ocorrem com frequência e intensidade cada vez maiores. Esses fatores podem resultar em perdas significativas e repentinas no setor agrícola, resultando em redução de produtividade, o que aumentará os preços dos alimentos e reduzirá os meios de subsistência de muitas famílias nos próximos anos (CARDOSO et al., 2022; INTERGOVERNMENTAL PANEL ON CLIMATE CHANGE - IPCC, 2022). A escassez hídrica pode ser agravada pela agricultura irrigada, que consome a maior proporção da água doce disponível no mundo e espera-se que a disponibilidade de água doce diminua com o aumento da demanda da indústria e das cidades, crescimento da população humana e mudanças climáticas (IPCC, 2014; HERNANDEZ-ESPINOZA; BARRIOS-MASIAS, 2020).

A água é responsável por até 90% do peso fresco de uma planta. Além disso, desde os experimentos de Stephan Hales no século XVIII, sabe-se que uma grande fração da água absorvida pelas plantas do solo é perdida para o ar, ou seja, é transpirada (SCHULZE et al., 2019). Quando as plantas são expostas ao déficit hídrico, diversas respostas podem ocorrer, integrando mecanismos adaptativos. No entanto, diferentes espécies ou genótipos de plantas dentro de uma mesma espécie geralmente possuem grandes variações na utilização desses mecanismos (FANG; XIONG, 2015; PEDRINE, 2021). Podendo citar redução na absorção de nutrientes pela raiz devido à menor taxa de transpiração, estômatos mais próximos e menor entrada de energia (BALIGAR et al., 2001; KUMAR; PADMANABH, 2016). As plantas apresentam muitas mudanças anatômicas e fisiológicas para reduzir o efeito do estresse. O aumento do comprimento da raiz e da biomassa são características positivas em relação tolerância à seca (KUMAR; PADMANABH, 2016).

O tomate (*Solanum lycopersicum* L.) é uma das hortaliças mais cultivadas no mundo e embora economicamente importante, a suscetibilidade a vários estresses abióticos, como a seca, que restringe consideravelmente seu desenvolvimento (CARDOSO et al., 2022). A água desempenha um papel importante na vida das plantas e na determinação do rendimento do tomate. Sob condições de seca o acúmulo de solutos dentro da célula ocorre para o ajuste osmótico e ajuda na manutenção do turgor ao diminuir o potencial hídrico. Os solutos são glicose, frutose, sacarose, prolina, ácido ascórbico, dentre outros (KALLOO, 1993; NAHAR; GRETZMACHER, 2001; NAHAR; GRETZMACHER, 2011).

Durante eventos de déficit hídrico a planta realiza ajuste da homeostase, modificando componentes fisiológicos, bioquímicos e morfológicos para que possa se aclimatar à nova condição de baixa disponibilidade hídrica (SELEIMAN et al., 2021; BARROS, 2022). Alterações fisiológicas, morfológicas e bioquímicas podem permitir a aclimatização de plantas à seca, constituindo nas estratégias de escape, de evitação e de tolerância (SALEHI-LISAR; BAKHSHAYESHAN-AGDAM, 2016; PEDRINE, 2021).

Apesar dos impactos negativos da baixa disponibilidade de água na produtividade do tomate, eles também mostraram alta plasticidade à disponibilidade de água sob a técnica de secagem parcial da raiz, mantendo os rendimentos sob diferentes regimes de irrigação e aumentando a biomassa do fruto por quantidade total de água usada (HANSON; MAY 2006; WANG et al., 2010; BARRIOS-MASIAS; JACKSON, 2016; DU et al., 2018; WEI et al., 2016; HERNANDEZ-ESPINOZA; BARRIOS-MASIAS, 2020). Em tomateiros as espécies silvestres geralmente se adaptam a diferentes condições edafoclimáticas (DEMPEWOLF et al., 2017; OLIVIERI et al., 2020; GASPARINI et al., 2021; CARDOSO et al., 2022). Essas adaptações são úteis para o desenvolvimento de constituições genéticas mais tolerantes a estresses abióticos (HALIŃSKI et al., 2015; JORDANOVSKA et al., 2020; CARDOSO et al., 2022).

Portanto, neste cenário atual de insegurança hídrica, o desenvolvimento de cultivares de alto rendimento e menos exigentes em água por meio do melhoramento de plantas é considerado a estratégia mais promissora. Os programas de melhoramento de plantas baseiam-se na descoberta de alelos favoráveis para a característica de interesse e na transferência desses alelos para o germoplasma de elite. No tomate a resistência à seca é observada em espécies silvestres, especialmente *Solanum pennellii* (DARIVA et al., 2020).

Para obter cultivares tolerantes à seca, é necessário constatar caracteres morfológicos das plantas que possam atingir um elevado crescimento e estável em condições de umidade deficiente. A presença de características relacionadas a tolerância a seca de duas cultivares de tomateiro (*Solanum lycopersicum* L.), ‘Santa Clara’ e ‘Rio Grande’, no genótipo selvagem *Solanum pennellii* e no híbrido WELL (Water Economy Locus in *Lycopersicum*), se configura na hipótese deste estudo. Com isso, a presente investigação foi realizada para identificar alguns dos parâmetros morfoanatômicos, como o desenvolvimento da raiz e da parte aérea do tomateiro, afetados pelo estresse hídrico.

## 2 REFERENCIAL TEÓRICO

### 2.1 A cultura do tomate

O tomate tem a sua origem na zona andina da América do Sul, mas foi domesticado no México e introduzido na Europa em 1544. Mais tarde, disseminou-se da Europa para a Ásia meridional e oriental, África e Oriente Médio (NAIKA et al., 2005).

No século XVIII, a produção de tomate no Brasil foi implantada em Pernambuco, no município de Pesqueira, mas o impulso produtivo ocorreu por volta de 1950 no estado de São Paulo (SILVA et al., 2006). De acordo com a Organização das Nações Unidas para Agricultura e Alimentação (FAO, 2023) o tomate (*S. lycopersicum* L.) teve uma produção mundial total para processamento e consumo *in natura* no ano de 2021 em aproximadamente 189,1 milhões de toneladas. Segundo o Anuário 2019-2020 da revista Hortifruti Brasil/ESALQ, a área total de cultivo no Brasil vem diminuindo desde 2013, mas as expectativas futuras são de área praticamente estável na tomaticultura, com tendência de aumento possivelmente devido ao aumento de produtividade.

Conforme Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (IBGE, 2018), a aquisição alimentar domiciliar per capita anual de tomate no Brasil é de 4,2 kg. Como um grande consumidor de tomate e eficiente produtor desta hortaliça, o Brasil é um dos maiores produtores mundiais de tomates para processamento e também se destaca no segmento de tomate de mesa pelo volume produzido e pelas tecnologias disponíveis e adotadas para a produção (EMPRESA BRASILEIRA DE PESQUISA AGROPECUÁRIA - EMBRAPA, 2022). É produzido em todas as regiões do país, com destaque para os estados de Goiás, São Paulo e Minas Gerais, onde se encontra metade da área e produção nacional e com as principais indústrias processadoras de tomate (COMPANHIA NACIONAL DE ABASTECIMENTO - CONAB, 2019). Com 54.502 hectares de área colhida e rendimento por hectare de 69.905 Kg em 2022, o tomateiro se configura como uma hortaliça de grande importância no país, com uma produção estimada de 3.821.717 toneladas para 2023 (IBGE, 2023).

### 2.2 Aspectos botânicos *Solanum lycopersicum* L.

Da Família Solanaceae, o tomateiro teve vários nomes científicos nas últimas décadas, sendo designado como *Lycopersicon esculentum* até alguns anos atrás. Entretanto, estudos filogenéticos e moleculares apontaram que a espécie estava mais próxima ao gênero *Solanum*, com isso o tomateiro passou a ser descrito como *Solanum lycopersicum* (MELO, 2017).

São plantas autógamas, diploides e herbáceas (MUELLER, et al., 2008). Em suas características botânicas, apresentam folhas alternadas com bordas serrilhadas. As plantas

emitem de seis a doze folhas antes do surgimento da primeira floração e as folhas localizadas abaixo do primeiro ramo floral dirigem seus fotoassimilados para as raízes. As duas folhas localizadas na parte superior do cacho e a folha localizada logo abaixo do cacho dirigem seus fotoassimilados para o mesmo (BRANDÃO FILHO et al., 2018). Variam em forma de lobadas a compostas. As folhas compostas possuem normalmente de cinco a nove folíolos. Todas as folhas são cobertas por tricomas glandulares e não glandulares (SWAMY, 2023).

Flores são de coloração amarela e de cinco pétalas, com 2 cm de diâmetro, pendentes e agrupadas (SWAMY, 2023). Seus frutos são tipo baga de tamanho e formato variável, sendo dividido em lóculos internamente, são eles que definem a variedade do tomate (HOLCMAN, 2009). Os frutos variam em diâmetro de 1,5 a 7,5 cm ou mais. Eles são geralmente vermelhos, escarlates ou amarelos, embora existam variedades verdes e roxas, e variam em formato de quase esférico a oval e alongado a em forma de pêra (SWAMY, 2023). Botanicamente, o fruto apresenta todas as características comuns dos frutos silvestres; um fruto simples e carnudo que encerra a semente na polpa. Os frutos do tomate podem ser biloculares ou multiloculares. Entre 50 e 200 sementes estão localizadas dentro das cavidades loculares e são envolvidas por membranas gelatinosas (SWAMY, 2023).

Possui um caule flexível com incapacidade de suportar seu peso na posição vertical. O caule é angular e coberto por tricomas não glandulares e glandulares que conferem cheiro característico (SWAMY, 2023). O sistema radicular apresenta raiz principal ou pivotante, além de raízes secundárias e adventícias. A raiz pivotante desde que não haja interrupções poderá alcançar 40 cm de profundidade efetiva do sistema radicular. Já as raízes secundárias tornam-se mais ramificadas e superficiais, desenvolvem-se rapidamente e podem alcançar uma profundidade superior a 0,50 m (ALVARENGA, 2004; SOBLINHO, 2020).

### **2.3 Déficit hídrico no tomateiro**

Assim como em diversas outras culturas, o tomateiro é sensível ao estresse hídrico provocado pela seca. Com alta exigência em recurso hídrico, o tomateiro se configura em uma planta de consumo acima da média, pois mais de 90% de seu fruto é composto por água (ALVARENGA, 2004; SANTANA, 2010). É um vegetal de importância global reconhecido por seus benefícios positivos para a saúde. Mas, mudanças recentes nos padrões climáticos em termos de tempo e quantidade de chuvas, padrões de temperatura do ar e os eventos extremos associados causaram danos e perturbações ao setor agrícola em todo o mundo (CAMMARANO et al., 2020).

O déficit hídrico é caracterizado quando a taxa de transpiração é maior que a taxa de absorção, ocasionando a perda de turgescência plena das células e dos tecidos vegetais (LOPES; LIMA, 2015). Uma das estratégias mais importantes utilizada pelas plantas para evitar a perda de água durante o estresse pela seca é o fechamento estomático (FANG; XIONG, 2015). A fotossíntese precisa de relevantes fluxos de água, sendo essa muitas vezes a limitação de produtividade vegetal. Com uma relação específica com o CO<sub>2</sub> a perda de água pode ser o limiar de sobrevivência. Com isso as plantas produzem várias moléculas de proteção em conjunto com o fechamento de estômatos para controlar a taxa de transpiração e consequente perda de água (SCHULZE et al, 2019).

Muitos estudos indicam que a produção de tomate é reduzida, mas a qualidade do fruto é melhorada com um certo grau de déficit hídrico (CHEM, et al., 2013). Entretanto, Ripoll et al., (2016) em seu estudo sugere que, dependendo dos genótipos, os frutos são mais doces e menos ácidos com déficit hídrico, mas que o valor nutritivo relacionado ao conteúdo de vitaminas e carotenoides pode ser diminuído.

Pesquisas têm demonstrado algumas características que conferem maior resistência à seca em tomateiros. E um estudo realizado com duas variedades na Universidade Federal de Lavras (UFLA), as plantas submetidas ao déficit hídrico, reduziram a produção de frutos, a altura das plantas, o número de folhas, a taxa fotossintética, a transpiração, a condutância estomática e aumentaram a temperatura foliar (MORALES et al., 2015). Em outro estudo conduzido pela mesma universidade, cujo o objetivo era de avaliar os efeitos de diferentes tensões de água no solo sobre crescimento e produção do tomate cultivado em ambiente protegido, definindo a tensão crítica ideal para irrigação com análise da qualidade dos frutos de tomate, observou-se que o déficit hídrico teve um efeito negativo na área foliar, na matéria seca e na produção total e comercial do tomateiro (VIOL et al., 2017).

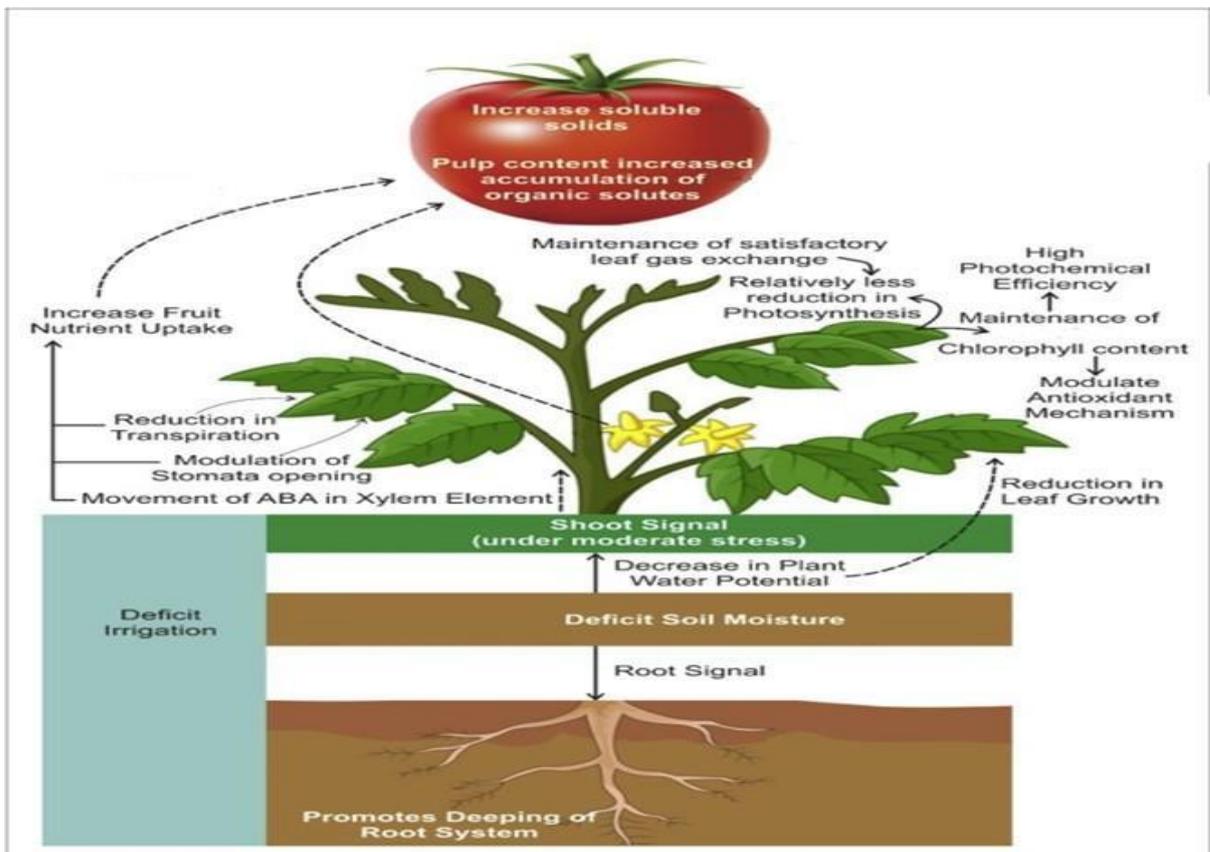
Em relação a estrutura radicular, as plantas de tomate apresentam condutividade hidráulica radicular diminuída e alterações anatômicas radiculares de longa duração (HERNANDEZ-ESPINOZA; BARRIOS-MASIAS, 2020). Khapte, et al., (2019), comentaram que o déficit impactaria o crescimento e a produção das plantas, e é bem reconhecido que o crescimento de parte aérea e de raízes tem influência direta no rendimento das culturas em ambiente de crescimento ideal, enquanto que a resposta delas pode variar sob a condição de falta de água. A melhoria da eficiência de água é vista com crescimento em comprimento das raízes juntamente com diminuição de produção de novos brotos (KUMAR et al., 2017; KHAPTE, et al., 2019). Em outra pesquisa, o efeito do estresse hídrico em cultivares de

tomateiro apresentou reduções significativas no comprimento e no peso da parte aérea e da raiz, após a exposição das plantas ao estresse por déficit hídrico leve (4 dias) e severo (8 dias) (AGAHAIE, et al., 2018).

Khapte et al., (2019) relataram que o sistema radicular desempenha um papel significativo na formulação da estratégia de déficit hídrico apropriada para atingir um nível aceitável da eficiência de água. As características do sistema radicular, como comprimento da raiz, biomassa, densidade, volume e relação raiz / parte aérea, podem fornecer sustento para a produção. A relação entre raiz e parte aérea pode indicar alterações na captação e armazenamento de carbono, com reorganização do estado da água na planta devido a estímulos externos (ROGERS et al., 1996; MOLES et al., 2018).

Sobre o processo fisiológico, Khapte et al., (2019) ressaltaram ainda que o equilíbrio intrínseco entre transpiração, CO<sub>2</sub> e captação de água é necessário para o crescimento ideal das plantas. Estes dependem das características estomáticas e fisiologia, além da arquitetura da raiz. Conforme a Figura 1, as características morfológicas da parte aérea, incluindo a área foliar, a densidade estomática e a pubescência nas folhas e no caule também podem contribuir para a economia de água, restringindo a perda de água por transpiração.

Figura 1 - Caracterização de respostas em déficit hídrico na planta do tomate.



Fonte: Khapte, et al, 2019.

## 2.4 Perspectivas do melhoramento genético na cultura do tomateiro

A variação do tomate resultou de meios naturais e com a ajuda do homem por meio da seleção artificial. Até o século XIX os tomateiros foram cultivados por muitos agricultores e jardineiros que guardaram sementes gerando variedades de tomates tradicionais. Atualmente, cientistas criaram novas variedades de tomate por meio da engenharia genética alterando genes para que uma característica possa ser observada na planta (SWAMY, 2023).

Singh et al., (2016) relatam que todas as espécies do gênero *Solanum* tem mesmo número de cromossomos e são diploides ( $2n = 24$ ). Diferentes características, incluindo resistência a doenças ou ao estresse abiótico, foram transferidas para culturas cultivadas por meio de hibridização distante com seus parentes selvagens. As treze espécies reconhecidas de tomate (selvagens e *S. lycopersicum*) são intimamente relacionadas entre si e têm sido amplamente utilizadas para o melhoramento da cultura do tomate.

Thaeri et al., (2022) comentam que efeitos da seca se apresentam como características complexas e são reguladas por diferentes mecanismos, sendo que uma combinação de todas as informações adquiridas de diferentes abordagens químicas, respostas morfofisiológicas e fenotípicas, bem como bioquímicas sob estresse hídrico, facilitará aos pesquisadores o desenvolvimento de variedades de tomate tolerantes à seca.

O mecanismo de tolerância à seca é uma característica poligênica controlada por vários genes de pequeno efeito e leva a alterações fisiológicas, bioquímicas e moleculares. Os mecanismos fisiológicos que permitem às plantas superar a condição de estresse e crescer durante episódios de estresse têm sido extensivamente estudados (CHINNUSAMY et al., 2004; SACCO et al., 2013). Eles incluem a manutenção da pressão do turgor celular e a redução da perda de água pelo acúmulo de moléculas como betaína, prolina, sorbitol e assim por diante (SEKI et al., 2007; SACCO et al., 2013).

Desde o final da década de 1990, diversas abordagens “ômicas” (genômica, transcriptômica, proteômica e metabolômica) têm sido usadas isoladamente ou em conjunto para identificar genes ligados a características de interesse, analisar sua expressão e permitir o estudo de alterações metabólicas sob diferentes condições de estresse (JAIN et al., 2019; MENG et al., 2020; THAERI et al., 2022 ). Vários tipos de pesquisas foram conduzidos usando abordagens ‘ômicas’ combinadas sobre a adaptabilidade fenotípica dos tomateiros a vários estresses abióticos, por exemplo, transcriptômica, metabolômica e proteômica em resposta à seca e ao calor (ASAKURA et al., 2021; DING et al., 2020; KELLER 2018; THAERI et al., 2022).

Hoje em dia, graças ao sequenciamento completo do genoma do tomate (THE TOMATO GENOME CONSORTIUM, 2012) dezenas de genes importantes para o melhoramento do tomate foram mapeados e marcadores moleculares estão disponíveis online ([//sgn.cornell.edu](http://sgn.cornell.edu)). Conhecendo os genes candidatos para características importantes e o exato polimorfismo funcional de nucleotídeos dentro desses genes, os criadores podem identificar alelos úteis no germoplasma disponível (SACCO et al., 2013).

## REFERÊNCIAS

- AGHAIEA, P. et al. **Tolerance evaluation and clustering of fourteen tomato cultivars grown under mild and severe drought conditions.** *Scientia Horticulturae* Volume 232, 17 de fevereiro de 2018, páginas 1-12
- ALVARENGA, M.A.R. **Tomate: produção em campo, em casa-de-vegetação e em hidroponia.** Lavras:UFLA, 2004. 400p.
- ASAKURA, H.; et al. **Transcriptomic and metabolomic analyses provide insights into the upregulation of fatty acid and phospholipid metabolism in tomato fruit under drought stress.** *J Agric Food Chem.* 2021;69(9):2894–2905.
- BALIGAR, V.C.; FAGERIA N.K.; HE Z.L. **Use of Plant Nutrients14: efficiency in plants.** *Communications in Soil Science and Plant Analysis*32:921–950, 2001, 15-45
- BARRIOS-MASIAS, F.H.; JACKSON, L.E. **Increasing the effective use of water in processing tomatoes through irrigation by alternating furrows without decreasing productivity.** *Agricultural Water Management.* 2016, 177, 107–117.
- BARROS, I. C. **O IMPACTO DO DÉFICIT HÍDRICO NA FISIOLOGIA E ANATOMIA DE ESPÉCIES DE INHAME CULTIVADAS NA AMAZÔNIA SUL-OCIDENTAL.** Dissertação, Universidade Federal do Acre. 2022
- BRANDÃO FILHO, J. U. T; et al. **Solanáceas.** *Hortaliças-fruto* [online]. Maringá: EDUEM, 2018, pp. 37-70. ISBN: 978-65-86383-01-0. <https://doi.org/10.7476/9786586383010.0004>
- CAMMARANO, D. et al. **Impact of climate change on water and nitrogen use efficiencies of processing tomato cultivated in Italy.** *Gestão de Água Agrícola* Volume 241, 1 de novembro de 2020, 106336
- CARDOSO, J. et al. **Selection of drought-tolerant tomato during the vegetative stage.** *Colloquium Agrariae*, v. 18, n.2, Mar-Abr, 2022, p. 2022, 42-53. <http://journal.unoeste.br/index.php/ca/index>. DOI: 10.5747/ca. 2022.v18.n2.a487. ISSN on-line 1809-8215
- CHEM, et al. **Quantitative response of greenhouse tomato yield and quality to water deficit at different growth stages.** *Agricultural Water Management* Volume 129, November 2013, Pages 152-162
- CHINNUSAMY, V.; et al. **“Molecular Genetic Perspectives on Cross-Talk and Specificity in Abiotic Stress Signalling in Plants”.** *Journal of Experimental Botany*, Vol. 55, No. 395, 2004, pp. 225-236. <http://dx.doi.org/10.1093/jxb/erh005>
- COMPANHIA NACIONAL DE ABASTECIMENTO – CONAB. **Tomate: Análise dos Indicadores da Produção e Comercialização no Mercado Mundial, Brasileiro e Catarinense.** Compêndio de estudos Conab V.21 ISSN: 2448-3710 - Brasília: Conab, 2019

DARIVA F. D, COPATI M. G. F.; PESSOA H. P. *ET A.L.* **Evaluation of anatomical and physiological traits of *Solanum pennellii* Cor. associated with plant yield in tomato plants under water-limited conditions.** *Sci Rep* 10, 16052. 2020. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-73004-4>

DEMPEWOLF, H.; BAUTE, G.; ANDERSON, J.; KILIAN, B.; SMITH, C.; GUARINO, L. **Past and Future Use of Wild Relatives in Crop Breeding.** *Crop Science*, v.57, n.3, p.1070-1082, 2017. <https://doi.org/10.2135/cropsci2016.10.0885>

DING, H.; et al. **Integrated proteome and transcriptome analyses revealed key factors involved in tomato (*Solanum lycopersicum*) under high temperature stress.** *Food Energy Secur.* 2020 doi: 10.1002/fes3.239.

DU, Y.-D.; NIU, W.-Q.; GU, X.-B.; ZHANG, Q.; CUI, B.-J. **Saving water and nitrogen potentials in tomato production: a meta-analysis.** *Agricultural Water Management.* 210, 2018, 296–303.

EMPRESA BRASILEIRA DE PESQUISA AGROPECUÁRIA (EMBRAPA) 2022. **Tomate.** Disponível em: <<https://www.embrapa.br/agencia-de-informacao-tecnologica/cultivos/tomate>>. Acesso 20 de outubro, 2023.

FANG, Y.; XIONG, L. **General mechanisms of drought response and their application in drought resistance improvement in plants.** *Cellular and molecular life sciences*, New York, v. 72, p. 673-689, 2015.

FOOD AND AGRICULTURE ORGANIZATION (FAO). 2023. Disponível em: <https://www.fao.org/home/en/>. Acesso 20 de junho, 2023.

GASPARINI, K.; REIS MOREIRA, J.; PERES, L.E.P.; ZSÖGÖN, A. **De novo domestication of wild species to create crops with increased resilience and nutritional value.** *Current Opinion in Plant Biology*, v.60, p.102006, 2021. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2021.102006>

HALIŃSKI, Ł.P.; KALKOWSKA, M.; KALKOWSKI, M.; PIORUNOWSKA, J.; TOPOLEWSKA, A.; STEPNOWSKI, P. **Cuticular wax variation in the tomato (*Solanum lycopersicum* L.) related wild species and their interspecific hybrids.** *Biochemical Systematics and Ecology*, v.60, p.215–224, 2015. <https://doi.org/10.1016/j.bse.2015.04.030>

HANSON, B.R.; MAY, D.M. **Crop evapotranspiration from tomato processing in the San California's Joaquin Valley.** 2006, USA. *irrigation science* 24 (211).

HERNANDEZ-ESPINOZA L. H.; BARRIOS-MASIAS F. H. **Physiological and anatomical changes in tomato roots in response to low water stress.** *Scientia Horticulturae*, Volume 265, 2020. ISSN 0304-4238. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2020.109208>.

HOLCMAN, E. **Microclima e produção de tomate tipo cereja em ambientes protegidos com diferentes coberturas plásticas.** 2009. 128 f. Dissertação (Mestrado) - Curso de Agronomia, Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Piracicaba, 2009

HORTIFRUT BRASIL. **Anuário 2019-2020. Um canal de comunicação direto com o Produtor.** Ano 18 – n° 196 – Dez/2019 – Jan/2020 – ISSN 1981-1837

INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA –IBGE. **Aquisição alimentar domiciliar per capita anual por situação do domicílio e grupos, subgrupos e produtos- 2018.** < <https://sidra.ibge.gov.br/tabela/3047>>. Acessado em 06 de outubro, 2023.

INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA –IBGE. **Produção estimada de tomate (safra 2023 atualizada em fevereiro de 2023).** < <https://www.ibge.gov.br/busca.html?searchword=tomate>>. Acessado em 23 de março 2023.

INTERGOVERNMENTAL PANEL ON CLIMATE CHANGE (IPCC). **Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of working groups I.** In: Team, Core Writing, Report, Synthesis, Pachauri, Rajendra K., Meyer, Leo, Plattner, Gian-Kasper, Stocker, Thomas (Eds.), II and III to the Fifth Panel Assessment Report Intergovernmental Conference on Climate Change. 2014

INTERGOVERNMENTAL PANEL ON CLIMATE CHANGE (IPCC): **impacts, adaptation, and vulnerability. In: Contribution of Working Group II to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change.** Cambridge University Press, 2022. 3675p.

JAIN, D.; et al. **The ‘omics’ approach for crop improvement against drought stress.** In: Rajpal VRSD, Kumar A, Raina SN, editors. Genetic enhancement of crops for tolerance to abiotic stress: mechanisms and approaches. Cham: Springer; 2019. pp. 183–204.

JORDANOVSKA, S.; JOVOVIC, Z.; ANDJELKOVIC, V. **Potencial de Espécies Silvestres no Cenário de Mudanças Climáticas. In: Redescoberta de recursos genéticos e genômicos para a segurança alimentar futura.** Cingapura: Springer. 2020. p.263-301. [https://doi.org/10.1007/978-981-15-0156-2\\_10](https://doi.org/10.1007/978-981-15-0156-2_10)

KHAPTE, P.S. et al. **Deficit irrigation in tomato: Agronomical and physio-biochemical Implications.** Scientia Horticulturae Volume 248, 5 de abril de 2019, páginas 256-264

KELLER, M. **Consortium S-I, Simm S The coupling of transcriptome and proteome adaptation during development and heat stress response of tomato pollen.** BMC Genom. 2018;19(1):447.

KALLOO, G. **Genetic improvement of vegetables in tomato.** Kallo, G and Bergh, BO (eds). Pergamon Press, New York. 1993. pp: 645-666.

KUMAR, J. K.; PADMANABH, D. **Physiological Responses of Drought stress in Tomato: A Review.** International Journal of Agriculture, Environment and Biotechnology Year: 2016, Volume: 9, 2016. Issue: 1 First page: (53) Last page: (61) Print ISSN: 0974-1712. Online ISSN: 2230-732X. Article DOI: 10.5958/2230-732X.2016.00009.7

KUMAR, P. et al. **Vegetable grafting as a tool to improve drought resistance and water use efficiency** Front. Plant Sci., 8 (2017), p. 1130

LOPES, N. F.; LIMA, M. G. S. **Fisiologia da produção.** Editora UFV. Viçosa, p. 492, 2015.

MELO, P. C. **Desenvolvimento tecnológico para o cultivo do tomateiro de mesa em condições agroecológicas tropicais e subtropicais**. Livre-Docência. ESALQ. Piracicaba, 2017. 193p.

MENG, X; et al. **Integrated functional omics analysis of flavonoid-related metabolism in AtMYB12 transcript factor overexpressed tomato**. J Agric Food Chem. 2020; 68(24):6776–6787.

MOLES, et al. **Drought induced changes of leaf-to-root relationships in two tomato Genotypes**. Plant Physiology and Biochemistry Volume 128, July 2018, Pages 24-31

MORALES, R. G. F., et al. **CHARACTERIZATION OF TOMATO PLANTS SUBJECTED TO WATER DEFICIT**. Scientia Agraria, Curitiba, v.16, n.1, p.09-17, Jan/fev. 2015.

MUELLER, S. et al. **Indicações técnicas para o tomateiro tutorado na Região do Alto Vale do Rio do Peixe. Florianópolis: EPAGRI - Empresa de Pesquisa Agropecuária e Difusão de Tecnologia de SC, 2008. 78p.**

NAIKA S. **Cultura do tomate**. Impresso por: Digigrafi, Wageningen, Países Baixos ISBN Agromisa: 90-8573-047-3, 2006, 104p

NAHAR, K; GRETZMACHER, R. **Effect of water stress in the absorption of nutrients, yield and quality of the tomato (Le) under subtropical conditions**. Die Bodenkultur, Austrian J. Agricultural Res., 2002. 53: 45-51.

NAHAR, K; GRETZMACHER. **Response of shoot and root development of seven tomato cultivars in hydroponic system under water stress academic**. Acad. J. Plant Sci. 4. 2011, 57-63.

OLIVIERI, F.; CALAFIORE, R.; FRANCESCA, S.; SCHETTINI, C.; CHIAIESE, P.; RIGANO, M.M.; BARONE, A. **High-throughput genotyping of resilient tomato landraces to detect candidate genes involved in the response to high temperatures**. Genes, v.11, n.6, p.626, 2020. <https://doi.org/10.3390/genes11060626>

PEDRINE, B. S. M. F. **STRUCTURAL AND PHYSIOLOGICAL TRAITS OF SOYBEAN AND CORN GENOTYPES UNDER WATER DEFICIT**. Tese, Universidade Federal de Lavras. 2021.

RIPOLL, J. et al. **Water deficit effects on tomato quality depend on fruit developmental stage and genotype**. Journal of Plant Physiology Volume 190, 15 January 2016, Pages 26-35

ROGERS, S.A. et al. **Root to shoot ratio of crops as influenced by CO<sub>2</sub>**. Plant Soil, 187 (1996), pp. 229-248

SACCO, A.; et al. **"Evaluation of Tomato Genetic Resources for Response to Water Deficit"**. *American Journal of Plant Sciences*, Vol. 4 No. 12C, 2013, pp. 131-145. doi: 10.4236/ajps.2013.412A3016.

SANTANA M. J. et al. **RESPOSTA DO TOMATEIRO IRRIGADO A NÍVEIS DE REPOSIÇÃO DE ÁGUA NO SOLO**. Irriga, Botucatu, v. 15, n. 4, p. 443-454, outubro-dezembro 2010

SALEHI-LISAR, S. Y.; BAKHSHAYESHAN-AGDAM, H. **Drought stress in plants: causes, consequences, and tolerance**. In: HOSSAIN, M.; WANI, S.; BHATTACHARJEE, S.; BURRITT, D.; TRAN, L. S. **Drought Stress Tolerance in Plants**, v. 2, 2016.

SEKI, M.; et al. **“Regulatory Metabolic Networks in Drought Stress Responses”**. Current Opinion in Plant Biology, Vol. 10, No. 3, 2007, pp. 296-302.  
<http://dx.doi.org/10.1016/j.pbi.2007.04.014>

SELEIMAN, M. F.; AL-SUHAIBANI, N.; ALI, N.; AKMAL, M.; ALOTAIBI, M.; REFAY, Y.; DINDAROGLU, T.; ABDUL-WAJID, H. H.; BATTAGLIA, M. L. **Drought Stress Impacts on Plants and Different Approaches to Alleviate Its Adverse Effects**. Plants, v. 10, p. 259, 2021.

SCHULZE E.-D.; BECK, E.; BUCHMANN, N.; CLEMENS, S.; MÜLLER-HOHENSTEIN, K.; SCHERER-LORENZEN, M. **Plant Ecology**. Second Edition. ISBN 978-3-662-56231-4 Berlin. 2019,

SILVA, J. B. C.; et al. **Cultivo de Tomate para Industrialização**. Embrapa Hortaliças Sistemas de Produção, 1 - 2ª Edição Versão Eletrônica. Dez./2006. Disponível em: <[https://sistemasdeproducao.cnptia.embrapa.br/FontesHTML/Tomate/TomateIndustrial\\_2ed/](https://sistemasdeproducao.cnptia.embrapa.br/FontesHTML/Tomate/TomateIndustrial_2ed/autores.htm)autores.htm>. Acesso em 30 de junho, de 2020.

SINGH, M.; et al. **Biology of Solanum lycopersicum (Tomato)**. 2016. Disponível em: [https://www.researchgate.net/publication/336319341\\_Biology\\_of\\_Solanum\\_lycopersicum\\_Tomato](https://www.researchgate.net/publication/336319341_Biology_of_Solanum_lycopersicum_Tomato)>. Acesso em 29 de agosto, de 2023.

SOBRINHO, O. P. L. **DESENVOLVIMENTO, PRODUTIVIDADE E QUALIDADE DE FRUTOS DE TOMATEIRO SUBMETIDO A DOSES E FONTES DE FÓSFORO E LÂMINAS DE IRRIGAÇÃO**. Dissertação. Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia Goiano – Campus Rio Verde.

SWAMY, K. R. M. **ORIGIN, DISTRIBUTION, TAXONOMY, BOTANICAL DESCRIPTION, GENETIC DIVERSITY AND BREEDING OF TOMATO (Solanum lycopersicum L.)**. International Journal of Development Research Vol. 13, Issue, 04, pp. 62364-62387, April, 2023. <https://doi.org/10.37118/ijdr.26502.04.2023>

TAHERI, S.; GANTAIT, S.; AZIZI, P.; MAZUMDAR, P. **Drought tolerance improvement in Solanum lycopersicum: an insight into "OMICS" approaches and genome editing**. 3 Biotech. 2022 Mar;12(3):63. doi: 10.1007/s13205-022-03132-3. Epub 2022 Feb 8. PMID: 35186660; PMCID: PMC8825918.

THE TOMATO GENOME CONSORTIUM. **“The Tomato Genome Sequence Provides Insights into Fleshy Fruit Evolution”**. Nature, Vol. 485, No. 7400, 2012, pp. 635-641.  
<http://dx.doi.org/10.1038/nature11119>

VIOL, M. A. et al. **DÉFICIT HÍDRICO E PRODUÇÃO DO TOMATE CULTIVADO EM AMBIENTE PROTEGIDO**. Revista Brasileira de Agricultura Irrigada v.11, nº.1, p. 1244 - 1253, 2017

WANG, Y.; LIU, F.; ANDERSEN, M. N.; JENSEN, C. R. **Improved plant nitrogen nutrition contributes to higher water use efficiency in tomatoes under alternate partial root-zone irrigation**. Functional Plant Biology 37: 2010. 175-182

WEI, Z.; DU, T.; ZHANG, J.; XU, S.; CAMBRE, P. J.; DAVIES, W. J. **Carbon isotope discrimination shows a higher water use efficiency under alternate partial root-zone irrigation of field grown tomato**. Agricultural Water Management 165: 2016. 33-43

**SEGUNDA PARTE – ARTIGOS**

**ARTIGO 1: MORFOANATOMIA DE GENÓTIPOS DE TOMATEIRO SUBMETIDO  
AO DÉFICIT HÍDRICO**

**ARTIGO A SER SUBMETIDO NA REVISTA PLANT GROWTH REGULATION**

## MORFOANATOMIA DE GENÓTIPOS DE TOMATEIRO SUBMETIDO AO DÉFICIT HÍDRICO

Edilson Luiz Cândido, Evaristo Mauro de Castro

### RESUMO

Entender as expressões das plantas perante a deficiência de água é uma estratégia essencial para procura de respostas e soluções a respeito da produção agrícola mundial, visto previsões negativas quanto a oferta hídrica. Os tomateiros comerciais (*Solanum lycopersicum* L.) foram desenvolvidos ao longo dos anos visando aumento da qualidade e produtividade. Devido sua resistência natural a seca, o parente silvestre dos tomateiros *Solanum pennellii* vem sendo utilizado nesses trabalhos para melhoramento e compreensão do efeito do déficit hídrico na cultura. Neste propósito, o presente trabalho teve como objetivo caracterizar resposta ao déficit hídrico de quatro genótipos de tomateiro quanto a atributos anatômicos e fisiológicos. O estudo foi desenvolvido sob condições controladas, em casa de vegetação, no delineamento inteiramente casualizado, com oito tratamentos (duas condições hídricas e quatro genótipos), em esquema fatorial (2x4), e com seis repetições e uma planta por vaso. O desempenho de duas cultivares de tomateiro (*Solanum lycopersicum*), um genótipo silvestre (*Solanum pennellii*) e um híbrido (WELL), foi avaliado por estresse moderado a 30% e bem irrigadas com capacidade de campo do vaso rizotron. Como esperado, *Solanum pennellii* apresentou características que comprova sua tolerância a seca, em contra partida, observou -se nas cultivares Santa Clara e Rio Grande, suas intolerâncias perante a restrição hídrica. O genótipo WELL, apesar de ser proveniente da hibridização por meio de uma espécie resistente à seca (*Solanum pennellii*), diferentemente de estudo anterior, demonstrou redução no uso eficiente de água.

**Palavras-chave:** *Solanum lycopersicum*, *Solanum pennellii*, estresse hídrico, fotossíntese, anatomia foliar.

## INTRODUÇÃO

A água é vital para o crescimento e desenvolvimento das plantas. O estresse causado pelo déficit hídrico, permanente ou temporário, limita o crescimento e a contribuição do desempenho produtivo das espécies vegetais cultivadas mais do que qualquer outro fator ambiental (Shao et al., 2008). A seca é um dos principais fatores limitantes que afetam o rendimento das culturas em todo o mundo. O desenvolvimento de cultivares tolerantes ao déficit hídrico é um grande desafio para os programas de melhoramento vegetal. A maioria das pesquisas relacionadas ao déficit hídrico em plantas visa entender os mecanismos fisiológicos e moleculares envolvidos na tolerância à seca, ou o desenvolvimento de variedades ou cultivares resistentes à seca (Ogbaga et al., 2020).

A produção agrícola mundial depende da capacidade de tolerância e aclimação das culturas referente determinados estresses ambientais. As espécies vegetais desenvolveram uma variedade de mecanismos de adaptação às condições de seca (Blum, 1998; Cattivelli et al., 2008). Heranças genéticas adquiridas por meio de interação abióticas e bióticas complexas, dependem da submissão a estresses ambientais para mudança estrutural e molecular (Shao et al., 2008; Aghaie et al., 2018).

Compreender as respostas de plantas em condições de baixa disponibilidade de água é importante para melhores decisões, sendo um dos fatores abióticos que influenciam rigorosamente na produção (Hernandez-Espinoza e Barrios-Masias, 2020). O déficit hídrico em plantas cultivadas é caracterizado pela deficiência no suprimento de água, que é detectado por meio da redução do conteúdo de água no solo ou por respostas fisiológicas da planta ao déficit hídrico (Ihuoma e Madramootoo, 2017). Atualmente, alguns pesquisadores identificaram uma série de características que podem auxiliar as plantas no uso eficiente da água e maior tolerância a escassez da mesma no solo (Zhu, Brown e Lynch, 2010). O tomateiro comercial é sensível ao déficit hídrico e a redução da massa fresca e seca das folhas, do caule e sistema radicular foi observado em estudo com o tomateiro em diminuição de oferta hídrica (Morales et al., 2015).

Atualmente no Brasil o tomate figura como um dos principais produtos hortícolas, produzido em todas as regiões, com destaque para os estados de Goiás, São Paulo e Minas Gerais, que concentram mais da metade da área e produção nacional e onde se encontram as principais indústrias processadoras de tomate (CONAB, 2019). O tomateiro se configura como uma hortaliça de grande importância no país, com uma produção estimada de 3.821.717 toneladas para 2023 (IBGE, 2023).

Identificar características morfoanatômicas e fisiológicas presentes em tomateiros sob déficit hídrico poderá contribuir na seleção de genótipos mais adaptados a essas condições para programas de melhoramento genético. Nessa temática, o presente estudo pretende identificar as características anatômicas, morfológicas e fisiológicas de duas cultivares de tomateiro (*Solanum lycopersicum* L.), cultivares ‘Santa Clara’ e ‘Rio Grande’, no genótipo selvagem *Solanum pennellii* e o híbrido WELL (Water Economy Locus in *Lycopersicum*) oriunda de cruzamento entre *S. pennellii* com a cultivar Micro-Tom.

## **MATERIAL E MÉTODOS**

### **Material vegetal, condições de cultivo e delineamento experimental**

Avaliou-se neste estudo quatro genótipos de tomateiro: as cultivares de tomateiro (*Solanum lycopersicum* L.) ‘Santa Clara’ e ‘Rio Grande’, WELL (Water Economy Locus in *Lycopersicon*) e seu parental selvagem *Solanum pennellii* (L716). Sementes desses genótipos foram doadas pelo Centro de Desenvolvimento e Transferência de Tecnologia – CDTT da Escola de Ciências Agrárias de Lavras - Departamento de Agricultura da Universidade Federal de Lavras – (DAG/ESAL/UFLA). As sementes foram postas para germinar em papel-filtro no dia 20 de fevereiro de 2022, a partir da germinação foram obtidas plântulas em câmara de germinação à 25 °C e fotoperíodo de 12 h. Quando as radículas das plântulas tinham cerca de 2 cm de comprimento (tempo total de cinco dias), elas foram transferidas para vasos rizotrons (tamanho: 42,5x29,5x3,5 cm, uma plântula para cada vaso), preenchidos com 2,8 L de areia lavada e substrato comercial Tropstrato (Vida verde®, composição: Casca de Pinus, Vermiculita, PG Mix 14.16.18, Nitrato de Potássio, Superfosfato Simples e Turfa), indicado para floreiras e vasos, na proporção de 1:1. Os vasos rizotron foram confeccionados conforme metodologia de Pires et al., (2020).

O experimento foi conduzido em casa de vegetação do setor de Botânica do Departamento de Biologia da UFLA, Lavras, MG, Brasil. Com cultivo de duas cultivares de tomateiro (*Solanum lycopersicum* L.) ‘Santa Clara’ e ‘Rio Grande’, reconhecidos como suscetíveis à seca, WELL (Water Economy Locus in *Lycopersicon*) e seu parental selvagem *Solanum pennellii* (L716), os dois últimos com indicação de tolerância em relação à seca (Holtan e Hake, 2003; Zsögön, 2011).

O experimento envolveu quatro genótipos de tomateiros e foi desenvolvido em delineamento inteiramente casualizado, com oito tratamentos, em esquema fatorial 2x4 (duas

condições hídricas e quatro genótipos), com seis repetições, tendo na unidade experimental uma planta por vaso. As condições hídricas avaliadas incluíram plantas bem irrigadas mantidas na capacidade de campo (WW), e submetidas a déficit hídrico (WD). Nesse último caso, o déficit hídrico moderado iniciou no 23º dia após transplântio (DAT), submetendo as plantas a 70% da capacidade de campo, aumentando o déficit 10% a cada 7 dias, atingindo 30% aos 51 DAT e mantida nesse ponto até 57 DAT, com plantas nas fases iniciais do estágio reprodutivo. Nessa data foram realizadas as avaliações anatômicas e fisiológicas dos efeitos do déficit hídrico

As plantas foram mantidas em casa de vegetação com temperatura controlada de  $25 \pm 2$  °C, com umidade relativa de 50%, radiação fotossinteticamente ativa (RFA) de  $\approx 1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  e fotoperíodo com média de 12 horas no claro e 12 horas no escuro. Aos 54 DAT foram realizadas as avaliações da luminosidade na casa de vegetação, onde apontaram para às 9 horas =  $491,5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , às 12 horas =  $959 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , e às 15 horas =  $506,0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , gerando uma média de  $652 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ .

Em cada condição hídrica, a umidade dos vasos foi monitorada por meio de sensores de umidade resistivo instalados em um vaso em cada condição hídrica, com modulo comparador de voltagem LM393, regulados com um microcontrolador Arduino Mega2560, que acionava o sistema de irrigação quando a umidade do composto atingia a capacidade de campo pré-determinada para cada regime hídrico. A reposição de água em todos os vasos foi realizada com solução nutritiva de Hoagland e Arnon (1950), a 40 % de força iônica.

### **Análises de crescimento da planta**

Dos 27 aos 57 DAT, a altura das plantas e o diâmetro de caule foram mensurados, a cada dois dias, entre a superfície do substrato e o ponto mais alto da planta, com auxílio de uma régua. O diâmetro do caule foi medido a 3 cm do substrato, com um paquímetro digital.

Aos 57 DAT as plantas foram coletadas, separou-se folhas, caule e raízes, e em seguida determinou-se a área das folhas por meio de um Scanner A3 (1200S, Mustek, China) e análise de imagem com o software ImageJ. Posteriormente, as folhas, caules e raízes foram acondicionados em estufa de circulação forçada de ar a 60 °C até atingir massa seca constante, determinada em balança analítica (AY220, Shimadzu, São Paulo, Brasil). Com esses dados, calculou-se a massa seca das folhas, caule, parte aérea total, raízes e massa seca total das plantas. Posteriormente, a partir dos mesmos dados, estimou-se a área foliar específica ( $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$ ), razão de área foliar ( $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$ ), razão de massa foliar ( $\text{g g}^{-1}$ ) e razão raiz/parte aérea ( $\text{g g}^{-1}$ ).

### **Potencial hídrico da folha ( $\Psi_w$ )**

O potencial hídrico foliar foi determinado por meio de uma bomba de pressão portátil Scholander (modelo 1.000; PSM Instrument Company, Corvallis, Oregon, EUA), com gás  $N_2$  aplicando pressão necessária para levar seiva ao corte feito na nervura central onde o potencial hídrico foi registrado. Após determinação prévia dos horários do dia, em que o tomateiro apresenta potencial hídrico mínimo (entre as 11h00 e 12h30) e máximo (entre as 4h00 e 5h30), procedeu-se as avaliações do potencial hídrico. Essas avaliações foram realizadas aos 55 DAT, utilizando-se a quarta e quinta folhas, totalmente expandidas, a partir do topo do caule, conforme horários determinados previamente.

### **Análise de trocas gasosas**

Aos 56 DAT, as trocas gasosas foram avaliadas com um analisador de gases à radiação infravermelha (IRGA), modelo LI-6400XT (Li-COR Biosciences, Lincoln, Nebraska, EUA), equipado com uma câmara de  $6 \text{ cm}^2$  e fonte de luz LED vermelha/azul (LI6400-02B, Li-Cor, Lincoln, Nebraska, EUA). As leituras foram realizadas entre as 08:00 e 11:00 horas, na terceira folha totalmente expandida. A densidade de fluxo de fótons fotossintéticos (PPFD) foi padronizada em  $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  na câmara do equipamento. Além disso, a função mixer do equipamento foi utilizada para fornecer 400 ppm de  $\text{CO}_2$  durante as análises. Durante as medições, a temperatura da folha foi mantida em  $28,5 \text{ }^\circ\text{C}$ . Foram avaliadas as taxas de assimilação fotossintética líquida ( $A$ ), condutância estomática ao vapor de água ( $g_{sw}$ ) e transpiração ( $E$ ) e carbono interno ( $C_i$ ). Calculou-se a relação carbono interno e externo ( $C_i/C_a$ ), eficiência do uso da água na assimilação fotossintética do  $\text{CO}_2$  – WUE ( $A/E$ ) e eficiência de carboxilação ( $A/C_i$ ).

### **Análise da fluorescência da clorofila**

Aos 56 DAT, entre as 8:00 h e 11:00 h, a emissão de fluorescência a partir da clorofila A foi obtida com fluorômetro modulado MINI-PAM (Walz, Effeltrich, Germany), utilizando-se a terceira folha totalmente expandida. As análises foram realizadas, utilizando-se pinças, que permitiram o fechamento de ‘janelas’ para adaptação prévia ao escuro por 30 minutos, e posterior aplicação nestas de um pulso luminoso no comprimento de onda do vermelho ( $650 \text{ nm}$ ), com excitação modulada de baixa intensidade ( $0,03 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) e pulso de 0,8 segundos de luz actínica saturante ( $> 6000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ). Dessa forma, calculou-se o rendimento quântico potencial do fotossistema II [Fluorescência variável  $F_v$ /Fluorescência máxima  $F_m = (F_m - F_o)$

/Fm] com base nos dados de Fo, a fluorescência mínima, obtida pela aplicação da luz de baixa intensidade; e Fm, a fluorescência máxima, obtida pela aplicação do pulso de luz actínica saturante.

### **Determinação de prolina**

Aos 55 DAT, o conteúdo de prolina foi determinado de acordo com a metodologia descrita por Bates et al., (1973). Para o processo de extração da prolina das amostras, foram coletadas folhas totalmente expandidas, sendo as mesmas utilizadas para avaliar o potencial hídrico foliar, ou seja, a quarta e quinta folha partir do topo do caule. As folhas foram secas à 60 °C, moídas em moinho e em seguida, pesado 100 mg e transferidas para tubos de ensaios e adicionado ácido sulfosalicílico à 3%. A quantificação da prolina foi com a reação de ninidrina (ninidrina, ácido acético glacial e ácido fosfórico) e incubado a 100 °C por 60 minutos, em banho-maria. A leitura da absorbância foi em espectrofotômetro em 520 nm e os valores expressos em  $\mu\text{mol g}^{-1}$  de massa seca.

### **Análises anatômicas foliares**

No final do período experimental, aos 57 DAT, foi coletada a terceira folha mais apical, totalmente expandida para o estudo da anatomia foliar. As amostras foliares foram fixadas em FAA a 70% (Johansen, 1940) submetidas à desidratação por meio de soluções com concentração crescente de etanol (70, 80, 90 e 100%), com intervalos de 2 horas em temperatura ambiente. Posteriormente foram infiltradas por 24 horas em historesina (Leica Microsystems, Heidelberg, Alemanha), submetidas a cortes transversais (espessura de 7  $\mu\text{m}$ ), com auxílio de micrótomo rotativo semiautomático, coradas com azul de toluidina à 0,05% (w/v) (Feder e O'Brien, 1968) e montadas em lâminas permanentes com Entellan (Merck, Darmstadt, Germany).

Em secção transversal das folhas, na região da nervura central, foram determinadas as áreas ocupadas pela nervura central, pelo colênquima e pelos feixes vasculares e o diâmetro dos vasos do xilema. As áreas do colênquima e dos feixes vasculares foram estimadas com base no cálculo: Colênquima (CO) = (área do colênquima/ área total da nervura central) x 100; Feixe vascular (FV) = (área dos feixes vasculares/ área total da nervura central) x 100. Na região internerval da folha foram quantificados a espessura da epiderme adaxial e abaxial, espessura do mesofilo, parênquima paliçádico, parênquima esponjoso (= lacunoso) e a distância entre os feixes vasculares. Além disso, foram avaliados a porcentagem de área ocupada pela câmara

subestomática e espaço intercelular no parênquima paliçádico e no parênquima esponjoso. As porcentagens da área da câmara subestomática e do espaço intercelular foram calculadas das seguintes formas: (área da câmara subestomática + área do espaço intercelular/ área total do parênquima paliçádico ou parênquima esponjoso) x 100.

Em adição ao estudo com cortes transversais, cortes paradérmicos nas faces adaxial e abaxial, à mão livre, foram obtidos utilizando-se lâmina de aço, clarificados com hipoclorito de sódio (50%), lavados em água destilada, corados com safranina à 1% e montados em lâminas semipermanentes com 50% de glicerol (Johansen, 1940). As lâminas foram fotografadas com câmera acoplada ao microscópio (Eclipse E100-LED; Nikon, Tóquio, Japão). Dados anatômicos quantitativos foram obtidos com auxílio do software ImageJ.

Nas secções paradérmicas, foram determinadas a densidade de células epidérmicas e de estômatos e calculado o índice estomático. O índice estomático (IE) foi calculado da seguinte forma:  $(IE) = [\text{número de estômatos} / (\text{número de estômatos} + \text{número de células epidérmicas regulares})] \times 100$ . A dimensão dos estômatos foi avaliada a partir de mensurações do diâmetro polar e equatorial dos estômatos e área do poro estomático.

### **Análises estatísticas**

Os dados foram testados quanto à normalidade pelo teste de Shapiro-Wilk. As médias foram submetidas à análise de variância (ANOVA), seguido do teste Scott-Knott. Os dados obtidos ao longo do tempo (altura e diâmetro do caule) foram submetidos à análise de regressão, todos a 5% de significância. Todas as análises foram realizadas com auxílio do software Sisvar 5.0 (Ferreira, 2011).

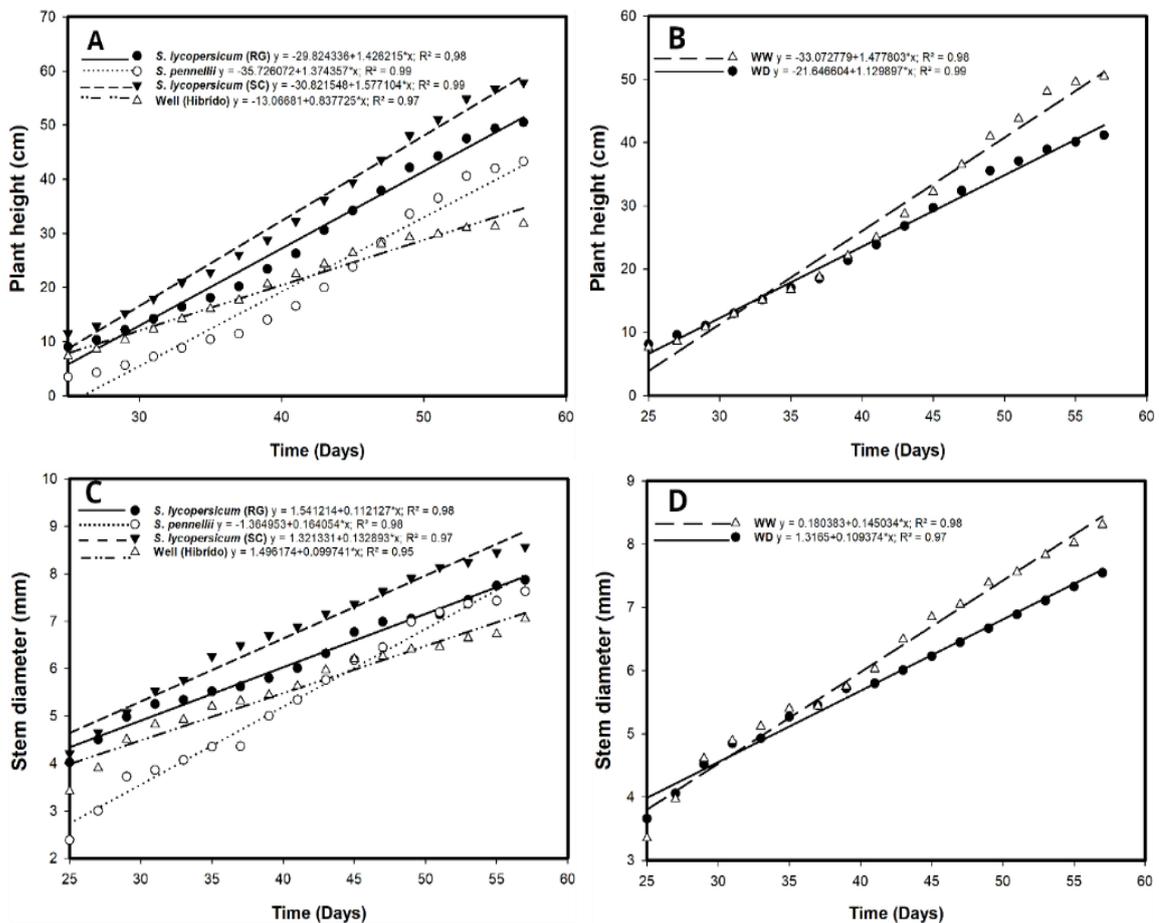
Considerando somente as variáveis que apresentaram significância estatística a 5% pelo teste de Scott-Knott, foi realizado no software R (CORE TEAM, 2020) uma análise de agrupamento (Cluster), em que, a partir da distância euclidiana entre os genótipos obteve a formação dos grupos, pelo método Unweighted Paired Group Average (UPGMA), posteriormente foi realizado uma Análise de Componentes Principais (PCA).

## **RESULTADOS**

### **Crescimento de plantas**

Com relação à altura dos tomateiros em estudo, não houve efeito significativo para a interação entre as condições hídricas e os genótipos. Entretanto, houve efeito significativo para

os fatores isolados entre as condições hídricas com redução para WD. As alturas das plantas dos tomateiros em estudo, avaliados entre o início do estresse hídrico (23 DAT) e final do experimento (57 DAT), apresentaram aumento crescente nas duas condições hídricas (Figura 1 B), sendo significativamente maior nas plantas irrigadas. A condição hídrica WW favoreceu maior altura (51,16 cm), enquanto o déficit hídrico menor altura (42,75 cm; Figura 1B). Quanto ao diâmetro de caule, não houve interação significativa entre os fatores condição hídrica e genótipos, observando significância somente para fatores isolados entre as condições hídricas com redução para WD. Maior diâmetro de caule (8,44 mm) ocorreu na condição WW, enquanto o menor diâmetro de caule (7,55 mm) foi constatado na condição WD (Figura 1D). Em relação aos genótipos de tomateiro, o maior diâmetro de caule (8,89 mm) ocorreu na cultivar ‘Santa Clara’ e o menor diâmetro de caule (7,18 mm) no genótipo WELL (Figura 1C).

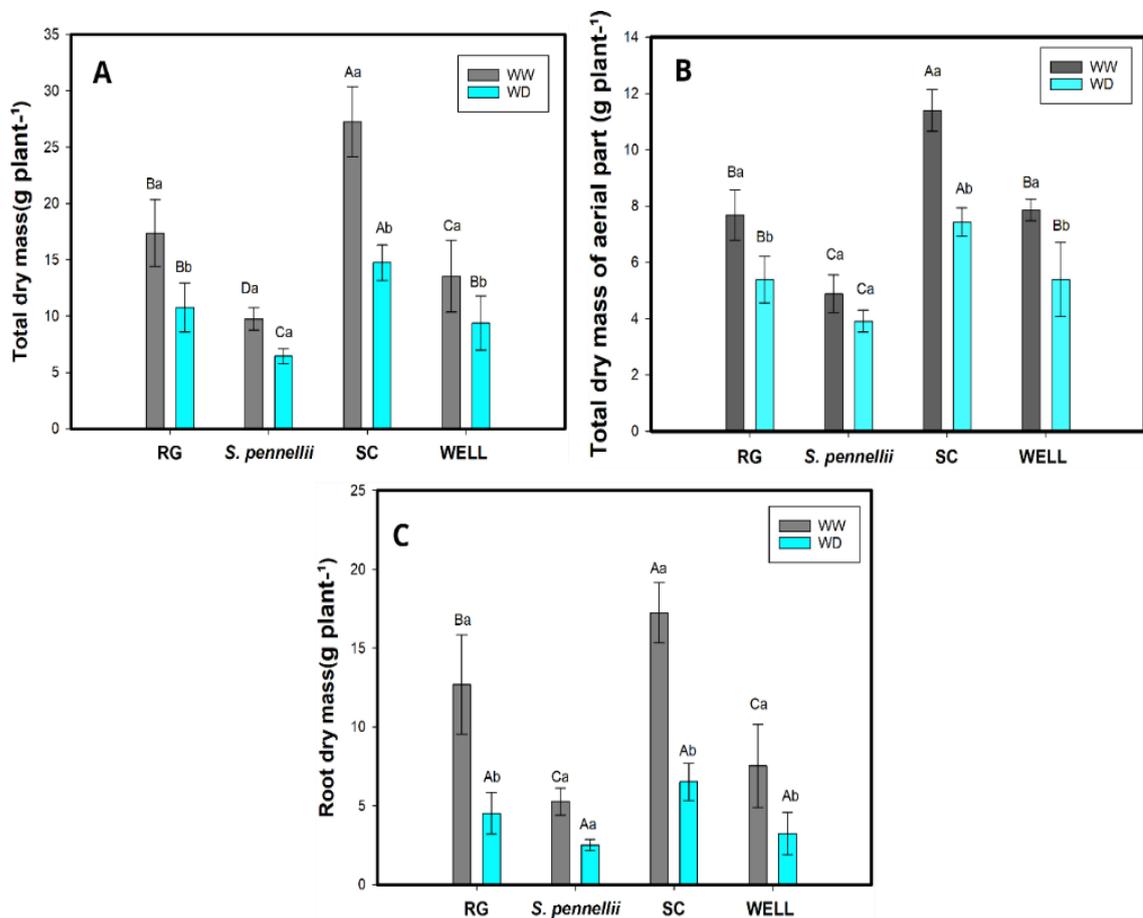


**Figura 1.** Altura total de plantas (A, B), diâmetro de caule (C, D) de tomateiros cultivados em vaso sob déficit hídrico (WD) e nas condições hídricas de plantas bem irrigadas (WW). UFLA Lavras-MG 2023. \*Significativo a 5% de probabilidade pelo teste Scott Knott.

As florações iniciais ocorreram primeiramente nas plantas em condição WD, particularmente no genótipo WELL (aos 28 DAT), que também foi o primeiro a florescer entre os genótipos submetidos ao tratamento WW (32 DAT). Tanto na condição WW e WD, a

floração ocorreu nas cultivares ‘Santa Clara’ (SC) e ‘Rio Grande’ (RG) entre 34 e 38 dias após o transplante, e em período mais tardio (40 DAT) no *S. pennellii* em ambos tratamentos hídricos.

Quanto ao acúmulo de biomassa, não houve interação significativa entre as condições hídricas e os genótipos para massa seca de folhas e área foliar, observando significância somente entre as condições com redução para WD (Tabela 1). Em relação à massa seca total, massa seca de raiz e a massa seca total da parte aérea, verificou-se interação significativa com redução de massa em WD para as cultivares ‘Rio Grande’, ‘Santa Clara’ e WELL. A cultivar ‘Santa Clara’ foi a mais afetada pelo déficit hídrico. O genótipo silvestre *S. pennellii* não apresentou significância estatística para as três características. (Figura 2 A, B e C).



**Figura 2.** Acúmulo massa seca total (A), da parte aérea (B) e da raiz (C) dos genótipos de tomateiro ‘Santa Clara’, ‘Rio Grande’, *Solanum pennellii* e WELL cultivados em casa de vegetação na capacidade de campo do substrato (WW), e sob déficit hídrico (WD). UFLA Lavras-MG 2023. Médias seguidas de letras iguais, maiúscula para genótipos e minúscula para condições hídricas (interação entre os fatores), respectivamente, não diferem entre si pelo teste de Scott-Knott a 5% de probabilidade.

Para os quatro índices de crescimento estimados (área foliar específica; razão de área foliar; razão de massa foliar; razão raiz/ parte aérea), não foi observado interação significativa

entre as condições hídricas e os genótipos de tomateiros (Tabela 1). Para fator isolado, houve redução da razão de área foliar (LAR) na condição WD. O genótipo *S. pennellii* apresentou maior razão de área foliar e razão de massa foliar entre os genótipos (Tabela 1)

**Tabela 1.** Massa seca e índices de crescimento fisiológico de genótipos de tomateiros, cultivados em casa de vegetação, nas condições hídricas de plantas bem irrigadas (WW) e sob déficit hídrico (WD). UFLA Lavras-MG 2023.

Dry mass/ Physiological growth indexes						
Water condition	LDM (g plant <sup>-1</sup> )	LA (cm <sup>2</sup> plant <sup>-1</sup> )	SLA (cm <sup>2</sup> g <sup>-1</sup> )	LAR (cm <sup>2</sup> g <sup>-1</sup> )	LMR (g g <sup>-1</sup> )	RSR (g g <sup>-1</sup> )
WW	4.45 ± 1.16 a	817.43 ± 201.85 a	186.83 ± 45.31 a	57.93 ± 13.21 a	0.26 ± 0.06 a	1.08 ± 0.42 a
WD	2.96 ± 0.89 b	543.13 ± 159.41 b	186.61 ± 26.14 a	48.94 ± 10.70 b	0.31 ± 0.05 a	0.95 ± 0.30 a
Genotypes						
<i>S. lycopersicum</i> (RG)	3.83 ± 0.84 b	700.97 ± 179.41 b	188.48 ± 44.71 a	52.99 ± 14.78 b	0.28 ± 0.04 b	1.22 ± 0.34 a
<i>S. pennellii</i>	2.70 ± 0.53 c	503.70 ± 103.46 c	187.81 ± 15.50 a	63.78 ± 14.90 a	0.34 ± 0.07 a	0.89 ± 0.31 a
<i>S. lycopersicum</i> (SC)	5.16 ± 1.21 a	955.26 ± 165.11 a	188.81 ± 21.71 a	48.52 ± 7.66 b	0.25 ± 0.03 b	1.15 ± 0.27 a
WELL (Híbrido)	3.11 ± 1.23 c	561.21 ± 218.45 b	181.76 ± 8.39 a	48.44 ± 12.49 b	0.26 ± 0.07 b	0.81 ± 0.34 a

Médias seguidas de letras iguais nas condições hídricas e genótipos, nas colunas, não diferiram entre si pelo teste de Scott-Knott a 5% de probabilidade. Abreviação: LDM, acúmulo de massa seca foliar; LA, área foliar total; SLA, área foliar específica; LAR, razão de área foliar; LMR, razão de massa foliar; RSR, razão raiz/ parte aérea

### Potencial hídrico foliar e conteúdo de prolina

Não houve interação significativa entre os fatores condição hídrica e genótipos para o potencial hídrico registrado na madrugada e ao meio dia. De forma isolada observou-se redução no potencial hídrico na condição WD para ambos registros. Em relação aos genótipos, observou-se maior potencial hídrico durante a madrugada em relação ao meio dia em *S. pennellii* e WELL. *S. pennellii* apresentou maior potencial hídrico em ambos registros (Tabela 2).

**Tabela 2.** Potencial hídrico registrado na madrugada e ao meio dia de genótipos de tomateiros, cultivados em casa de vegetação, nas condições hídricas de plantas bem irrigadas (WW) e sob déficit hídrico (WD). UFLA Lavras-MG 2023.

Leaf Water Potencial		
Water condition	Pre dawn (MPa)	Midday (MPa)
WW	-0.34 ± 0.09 b	-0.53 ± 0.07 b
WD	-0.57 ± 0.20 a	-0.58 ± 0.12 a
Genotypes		
<i>S. lycopersicum</i> (RG)	-0.51 ± 0.14 a	-0.51 ± 0.04 b
<i>S. pennellii</i>	-0.26 ± 0.08 b	-0.45 ± 0.07 c
<i>S. lycopersicum</i> (SC)	-0.56 ± 0.15 a	-0.53 ± 0.04 b
WELL (Híbrido)	-0.50 ± 0.20 a	-0.73 ± 0.09 a

Médias seguidas de letras iguais nas condições hídricas e genótipos, nas colunas, não diferiram entre si pelo teste de Scott-Knott a 5% de probabilidade.

Em relação a prolina, observou-se interação significativa entre os fatores condição hídrica e genótipos. Houve aumento no conteúdo nos genótipos *S. pennellii* e WELL na condição WD em relação a condição WW (Tabela 3). A cultivar ‘Rio Grande’ apresentou redução significativa de prolina na condição WD perante ao WW.

**Tabela 3.** Conteúdo de prolina em massa seca foliar de genótipos de tomateiro ‘Santa Clara’, ‘Rio Grande’, *Solanum pennellii* e WELL, cultivados em casa de vegetação, nas condições hídricas de plantas bem irrigadas (WW) e sob déficit hídrico (WD). UFLA Lavras-MG 2023.

Proline content		
Genotypes	WW	WD
<i>S. lycopersicum</i> (RG)	94.33 ± 9.12 Aa	77.33 ± 2.47 Ab
<i>S. pennellii</i>	17.00 ± 3.31 Cb	52.33 ± 11.67 Ba
<i>S. lycopersicum</i> (SC)	39.17 ± 4.87 Ba	41.83 ± 3.48 Ba
WELL (Híbrido)	51.16 ± 8.70 Bb	67.16 ± 16.26 Aa

As médias seguidas pela mesma letra maiúsculas (entre genótipos) e mesma letra minúsculas (entre condições), não diferiram entre si a 5% pelo teste Scott Knott.

### Características fisiológicas

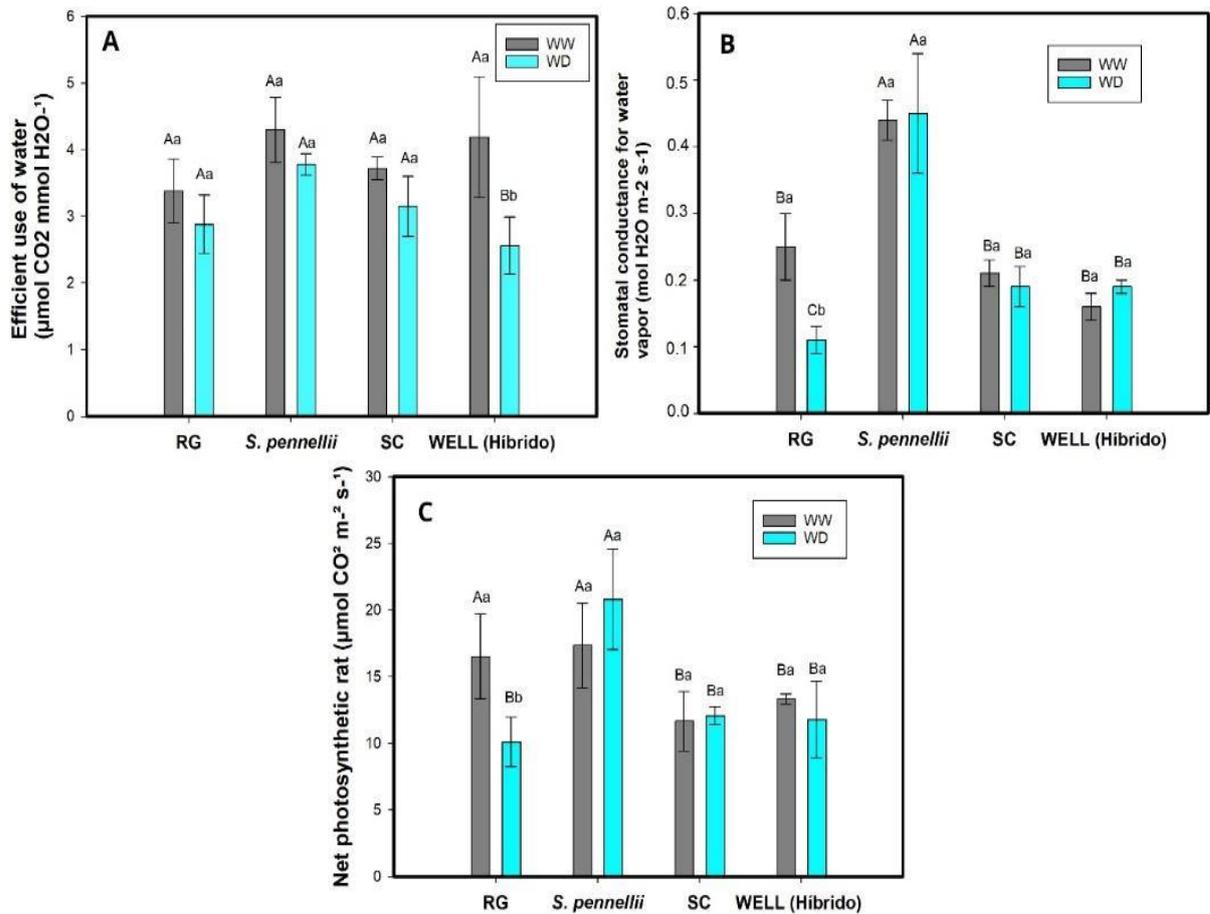
Não foi constatada interação significativa entre os fatores condição hídrica e genótipo para taxa de transpiração ( $E$ ), concentração intercelular de  $\text{CO}_2$  ( $C_i$ ), carbono interno e carbono externo ( $C_i/C_a$ ) e eficiência instantânea de carboxilação ( $A/C_i$ ). Com exceção da taxa de transpiração ( $E$ ), que reduziu para a condição WD, não houve efeito significativo isolado nas condições hídricas para as demais variáveis. O genótipo *S. pennellii* apresentou maior taxa de transpiração entre os genótipos ( $E$ ; Tabela 4).

**Tabela 4.** Médias de trocas gasosas de plantas de genótipos de tomateiros, cultivados em casa de vegetação nas condições hídricas de plantas bem irrigadas (WW) e sob déficit hídrico (WD). UFLA Lavras-MG 2023.

Water condition	Gas exchange			
	$E$ (mmol $\text{H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	$C_i$ (mmol $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	$C_i/C_a$ (mmol $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	$A/C_i$ ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{Pa}^{-1}$ )
WW	3.52 ± 0.80 a	294.45 ± 28.88 a	0.77 ± 0.04 a	0.06 ± 0.03 a
WD	2.46 ± 0.64 b	283.48 ± 48.43 a	0.71 ± 0.06 a	0.04 ± 0.02 a
Genotypes				
<i>S. lycopersicum</i> (RG)	2.88 ± 0.92 b	288.11 ± 21.28 a	0.74 ± 0.06 a	0.04 ± 0.01 a
<i>S. pennellii</i>	3.60 ± 1,25 a	281.59 ± 10.12 a	0.74 ± 0.06 a	0.06 ± 0.02 a
<i>S. lycopersicum</i> (SC)	3.04 ± 0.45 b	288.26 ± 18.94 a	0.74 ± 0.06 a	0.07 ± 0.05 a
WELL (Híbrido)	2.43 ± 0.31 b	297.89 ± 19.93 a	0.74 ± 0.07 a	0.03 ± 0.01 a

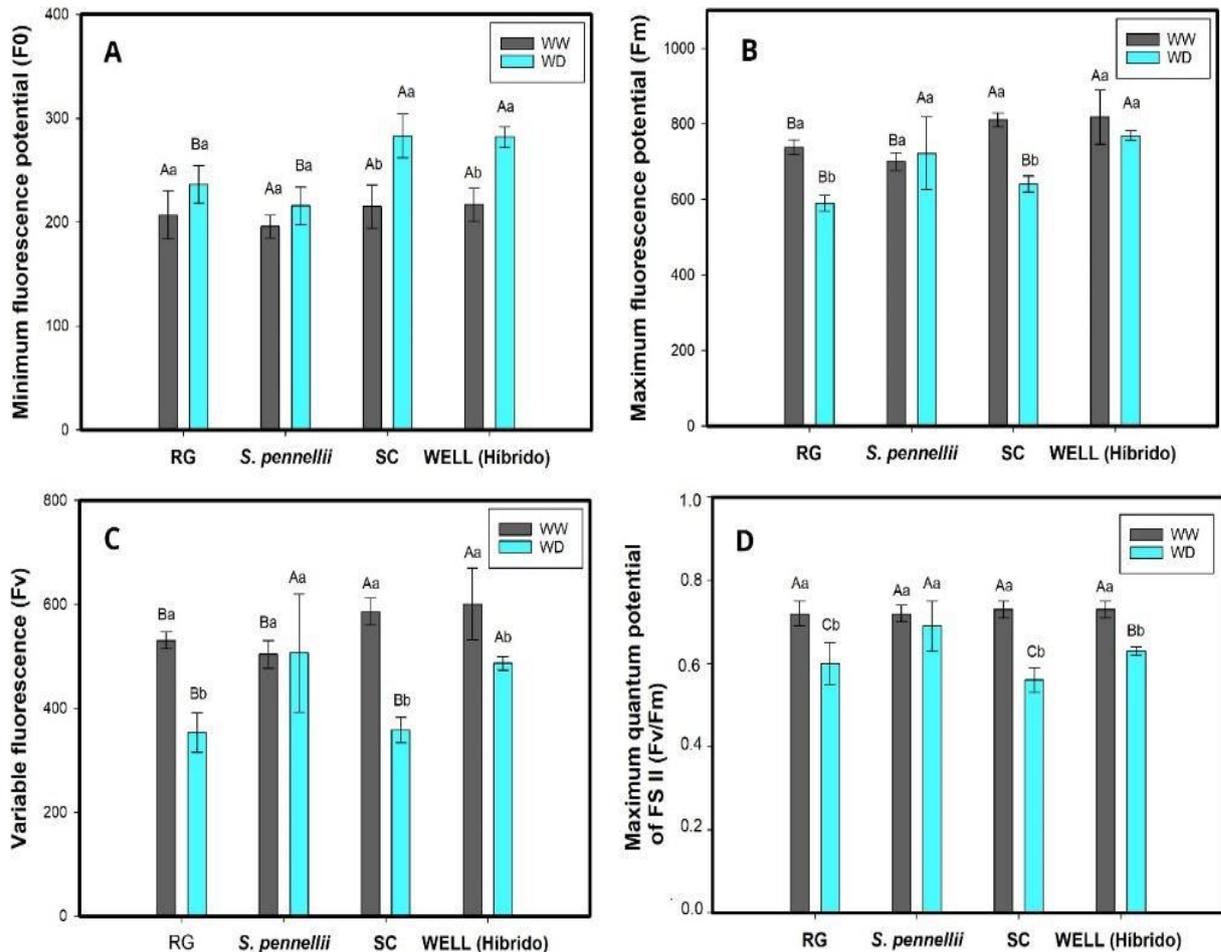
Médias seguidas de letras iguais nas condições hídricas e genótipos, nas colunas, não diferiram entre si pelo teste de Scott-Knott a 5% de probabilidade. Abreviação:  $E$ , transpiração;  $C_i$ , concentração intercelular de  $\text{CO}_2$ ;  $C_i/C_a$ , relação carbono interno e carbono externo;  $A/C_i$ , eficiência instantânea de carboxilação.

Foi evidenciado interação significativa para o uso eficiente da água, taxa de condutância estomática para vapor de água e taxa fotossintética líquida (Figura 3 A-C). No genótipo WELL para o tratamento WD (Figura 3 A) foi observado redução no uso eficiente da água. O genótipo *S. pennellii* obteve maiores taxas de condutância estomática para vapor de água, em ambas condições (WW, WD), e na cultivar ‘Rio Grande’ (Figura 3 B) evidenciou-se redução significativa para WD. A taxa fotossintética líquida foi elevada em ambas condições (WW, WD) para o genótipo *S. pennellii*, e reduzida na cultivar ‘Rio Grande’ na condição WD (Figura 3 C).



**Figura 3.** Uso eficiente da água, condutância estomática e taxa fotossintética líquida de água (A-C) de genótipos de tomateiro ‘Santa Clara’, ‘Rio Grande’, *Solanum pennellii* e WELL, cultivados em casa de vegetação na capacidade de campo do substrato (WW), e sob déficit hídrico (WD). UFLA Lavras-MG 2023. Médias seguidas de letras iguais, maiúscula para genótipos e minúscula para condições hídricas, respectivamente não diferiram entre si pelo teste de Scott-Knott a 5% de probabilidade.

A determinação da emissão de fluorescência a partir da clorofila indicou que houve interação entre os fatores condição hídrica e genótipos para os parâmetros (Figura 4). Houve significância para a emissão de fluorescência a partir do complexo antena ( $F_o$ ), destaca-se acréscimos em WD para cultivar ‘Santa Clara’ e o genótipo WELL (Figura 4 A). A análise dos dados obtidos revelou que o déficit hídrico causou reduções na emissão de fluorescência máxima ( $F_m$ ) nas cultivares ‘Rio Grande’ e ‘Santa Clara’ (Figura 4 B). Para fluorescência variável ( $F_v$ ) e potencial quântico máximo do fotossistema II (FSII), o genótipo WELL e as cultivares ‘Santa Clara’ e ‘Rio Grande’ apresentaram redução para o tratamento WD, enquanto *S. pennellii* não apresentou interação significativa entre as condições hídricas (Figura 4 C, D).

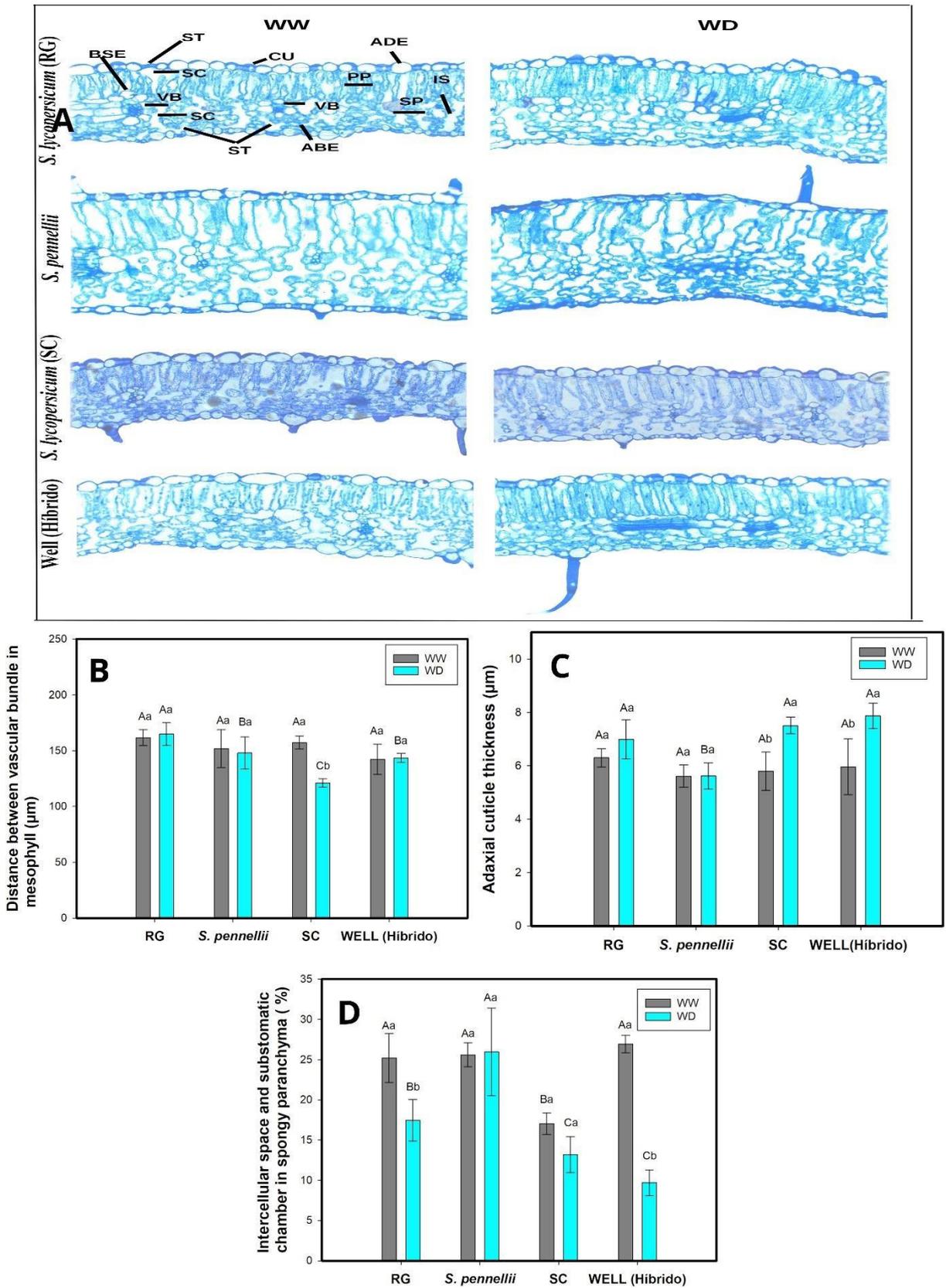


**Figura 4.** Emissão de fluorescência a partir da clorofila em genótipos de tomateiro ‘Santa Clara’, ‘Rio Grande’, *Solanum pennellii* e WELL, cultivados em casa de vegetação na capacidade de campo do substrato (WW), e sob déficit hídrico (WD). UFLA Lavras-MG 2023. Médias seguidas de letras iguais nas condições hídricas e genótipos, respectivamente, não diferem entre si pelo teste de Scott-Knott a 5% de probabilidade. Médias seguidas de letras iguais, maiúscula para genótipos e minúscula para condições hídricas (interação entre os fatores), respectivamente.

### Anatomia foliar

Constatou-se diferenças significativas entre condições e genótipos na distância entre feixes vasculares, espessura da cutícula adaxial e espaço intercelular e subestomático do parênquima esponjoso (Figura 5). Em relação à distância entre feixes vasculares, a cultivar ‘Santa Clara’ apresentou redução para condição WD (22,93%, Figura 5 B). A cultivar ‘Santa Clara’ e o genótipo WELL apresentaram reforço para condição WD na espessura da cutícula adaxial (29,48% e 32,04% respectivamente) e o espaço intercelular e subestomático do parênquima esponjoso teve destaque para o genótipo selvagem *S. pennellii*, onde se observou a manutenção de sua área entre as condições hídricas. As cultivares ‘Rio Grande’, ‘Santa Clara’

e o genótipo WELL apresentaram redução no WD quanto a essa característica (30,78%, 22,60% e 63,99%, respectivamente, Figura 5 D).



**Figura 5.** Cortes transversais à lâmina foliar de quatro genótipos de tomateiro ‘Santa Clara’, ‘Rio Grande’, *Solanum pennellii* e WELL, cultivados em casa de vegetação na capacidade de campo do substrato (WW), e sob déficit hídrico (WD). UFLA Lavras-MG 2023. BSE, extensão da bainha do feixe; ABE, epiderme abaxial; ADE, epiderme adaxial; IS, espaço intercelular; PP, parênquima paliçádico; SC, câmara subestomática; SP, parênquima esponjoso; ST, estômato; VB, feixe vascular; CU, cutícula. Médias seguidas de letras iguais, maiúscula para genótipos e minúscula para condições hídricas, respectivamente, pelo teste de Scott-Knott a 5% de probabilidade.

Não houveram diferenças significativas para espaço intercelular e subestomático do parênquima paliçádico, epidermes abaxial e adaxial, espessura do mesofilo, espessura do parênquima esponjoso e paliçádico (Tabela 5). Entre os genótipos, *S. pennellii* apresentou maior espaço intercelular e estomático no parênquima paliçádico, contudo não houve interação entre as condições hídricas. De forma isolada, observou-se redução para condição WD para as epidermes adaxial e abaxial. Para a epiderme adaxial, a cultivar ‘Rio Grande’ e *S. pennellii* apresentaram menor espessura e a cultivar ‘Santa Clara’ e o híbrido WELL maior espessura. Na epiderme abaxial as cultivares ‘Rio Grande’ e ‘Santa Clara’ apresentaram maior espessura (Tabela 5).

A espessura do parênquima esponjoso não diferiu em função da condição hídrica WD. O genótipo *S. pennellii* obteve a maior espessura e a cultivar ‘Santa Clara’ menor espessura. Na espessura do parênquima paliçádico houve incremento para condição WD e o genótipo *S. pennellii* obteve a maior espessura em relação aos outros genótipos. Para a espessura do mesofilo, *S. pennellii* obteve a maior espessura e a cultivar ‘Santa Clara’ menor espessura (Tabela 5)

**Tabela 5.** Características anatômicas do mesofilo de genótipos de tomateiros, cultivados em casa de vegetação nas condições hídricas de plantas bem irrigadas (WW) e sob déficit hídrico (WD). UFLA Lavras-MG 2023.

Water condition	Anatomical features					
	ISSPP (%)	ADET ( $\mu\text{m}$ )	ABET( $\mu\text{m}$ )	SPT ( $\mu\text{m}$ )	PPT ( $\mu\text{m}$ )	MT ( $\mu\text{m}$ )
WW	11.37 $\pm$ 4.44 a	21.08 $\pm$ 2.48 a	13.71 $\pm$ 1.71 a	103.00 $\pm$ 25.52 a	82.91 $\pm$ 11.58 b	185.91 $\pm$ 35.10 a
WD	11.22 $\pm$ 4.74 a	19.26 $\pm$ 2.75 b	12.37 $\pm$ 1.16 b	103.93 $\pm$ 21.83 a	91.47 $\pm$ 11.22 a	191.57 $\pm$ 29.98 a
<b>Genotypes</b>						
<i>S. lycopersicum</i> (RG)	5.22 $\pm$ 0.84 c	19.57 $\pm$ 2.53 b	13.84 $\pm$ 1.46 a	93.11 $\pm$ 10.92 b	80.03 $\pm$ 5.70 b	173.03 $\pm$ 15.25 b
<i>S. pennellii</i>	19.42 $\pm$ 2.90 a	17.83 $\pm$ 1.13 b	11.46 $\pm$ 0.83 b	148.72 $\pm$ 22.21 a	105.91 $\pm$ 10.8 a	246.26 $\pm$ 23.90 a
<i>S. lycopersicum</i> (SC)	8.50 $\pm$ 1.12 b	20.89 $\pm$ 3.27 a	13.75 $\pm$ 1.85 a	78.55 $\pm$ 6.84 c	78.17 $\pm$ 6.14 b	166.73 $\pm$ 8.60 b
WELL (Híbrido)	12.10 $\pm$ 1.25 b	22.38 $\pm$ 1.77 a	13.12 $\pm$ 1.29 a	93.58 $\pm$ 13.69 b	84.69 $\pm$ 10.45 b	178.26 $\pm$ 19.84 b

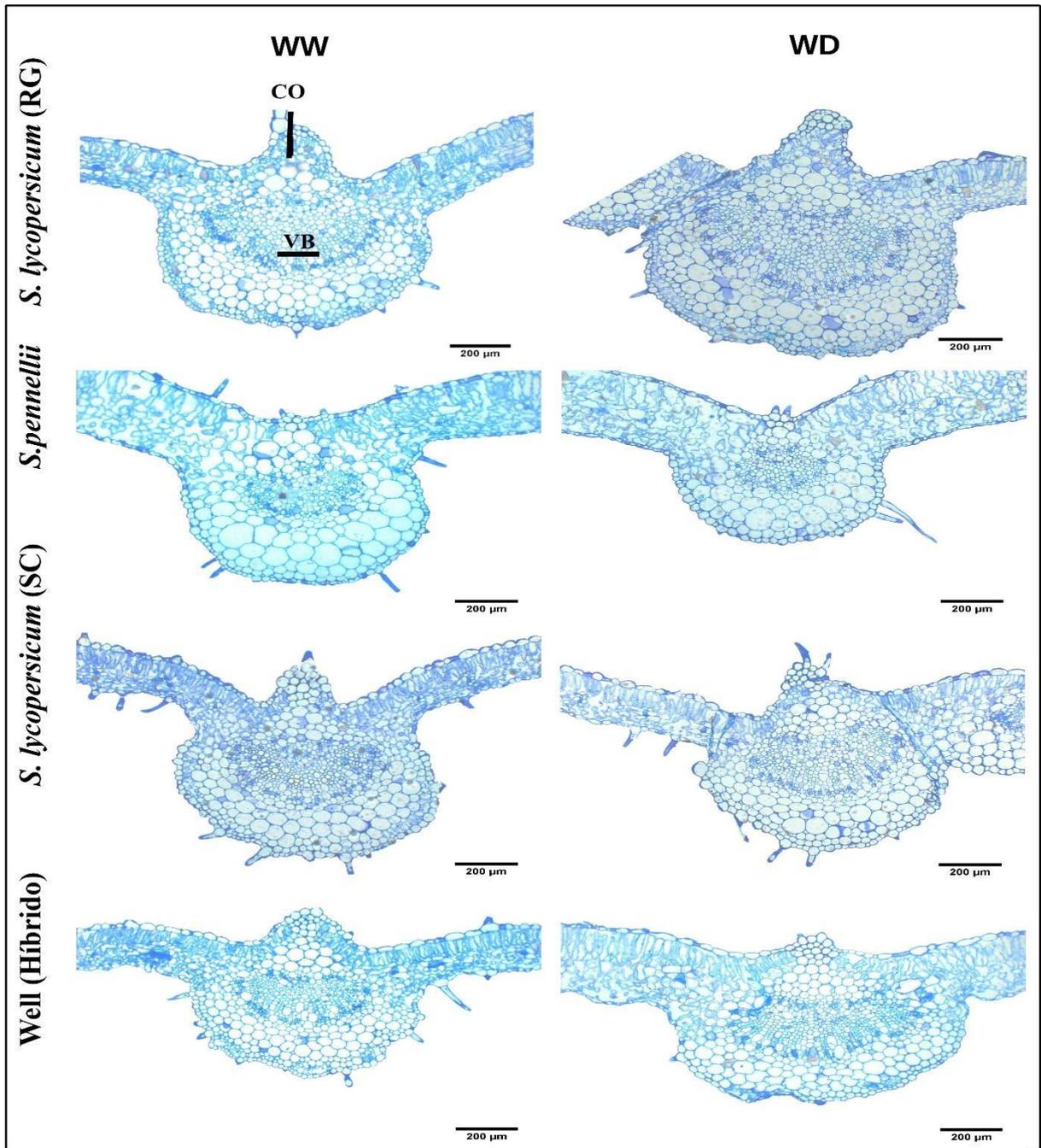
Médias seguidas de letras iguais nas condições hídricas e genótipos, nas colunas, não diferiram entre si pelo teste de Scott-Knott a 5% de probabilidade. Abreviação: ISSPP, espaço intercelular e subestomático do parênquima paliçádico; ABET, espessura epiderme abaxial; ADET, espessura epiderme adaxial; SPT, espessura do parênquima esponjoso; PPT, espessura do parênquima paliçádico; MT espessura do mesofilo.

Nas características anatômicas da nervura central (Figura 6), não houve interação entre os fatores em estudo para área total da nervura central, área do feixe vascular da nervura central e diâmetro do metaxilema. Os genótipos WELL e a cultivar ‘Rio Grande’ obtiveram maior área para nervura central (586196.59  $\mu\text{m}^2$  e 524599.55 $\mu\text{m}^2$ , respectivamente), e nas condições hídricas não houve diferenças significativas (Tabela 6). Com relação a área do feixe vascular da nervura central, *S. pennellii* apresentou 19.75% em relação a área total sendo a menor relação entre os genótipos. No diâmetro do metaxilema, as condições hídricas apresentaram redução para o WD, e o genótipo *S. pennellii* apresentou o menor diâmetro (30.82  $\mu\text{m}$ ) e com diâmetro maior (41.81 $\mu\text{m}$  e 39.30 $\mu\text{m}$ , respectivamente) os genótipos WELL e cultivar ‘Rio Grande’ (Tabela 6).

**Tabela 6.** Anatomia da nervura central foliar de genótipos de tomateiros, cultivados em casa de vegetação nas condições hídricas de plantas bem irrigadas (WW) e sob déficit hídrico (WD). UFLA Lavras-MG 2023.

<b>Central rib anatomy</b>			
<b>Water condition</b>	<b>TAM <math>\mu\text{m}^2</math></b>	<b>VBAM %</b>	<b>MVD <math>\mu\text{m}</math></b>
WW	486980.74 $\pm$ 92425.36 a	26.62 $\pm$ 4.40 a	37.47 $\pm$ 4.97 a
WD	480615.89 $\pm$ 67321.54 a	25.50 $\pm$ 3.90 a	35.06 $\pm$ 4.47 b
<b>Genotypes</b>			
<i>S. lycopersicum</i> (RG)	524599.55 $\pm$ 36673.92 a	31.17 $\pm$ 6.99 a	39.30 $\pm$ 3.23 a
<i>S. pennellii</i> (L 751)	398409.15 $\pm$ 45627.32 b	19.75 $\pm$ 2.41 d	30.82 $\pm$ 3.36 b
<i>S. lycopersicum</i> (SC)	425987.96 $\pm$ 21229.26 b	25.25 $\pm$ 1.92 b	33.14 $\pm$ 2.73 b
WELL (Híbrido)	586196.59 $\pm$ 97057.37 a	28.08 $\pm$ 2.15 b	41.81 $\pm$ 2.06 a

Médias seguidas de letras iguais nas condições hídricas e genótipos, nas colunas, não diferiram entre si pelo teste de Scott-Knott a 5% de probabilidade. Abreviação: TAM, área total da nervura central; VBAM, área do feixe vascular da nervura central; MVD, diâmetro do metaxilema.



**Figura 6.** Fotomicrografia de cortes transversais à lâmina foliar. Cortes anatômicos de genótipos de tomates ‘Santa Clara’, ‘Rio Grande’, *Solanum pennellii* e WELL cultivados em casa de vegetação na capacidade de campo do substrato (WW), e sob déficit hídrico (WD). UFLA Lavras-MG 2023. CO, colênquima; VB, feixe vascular.

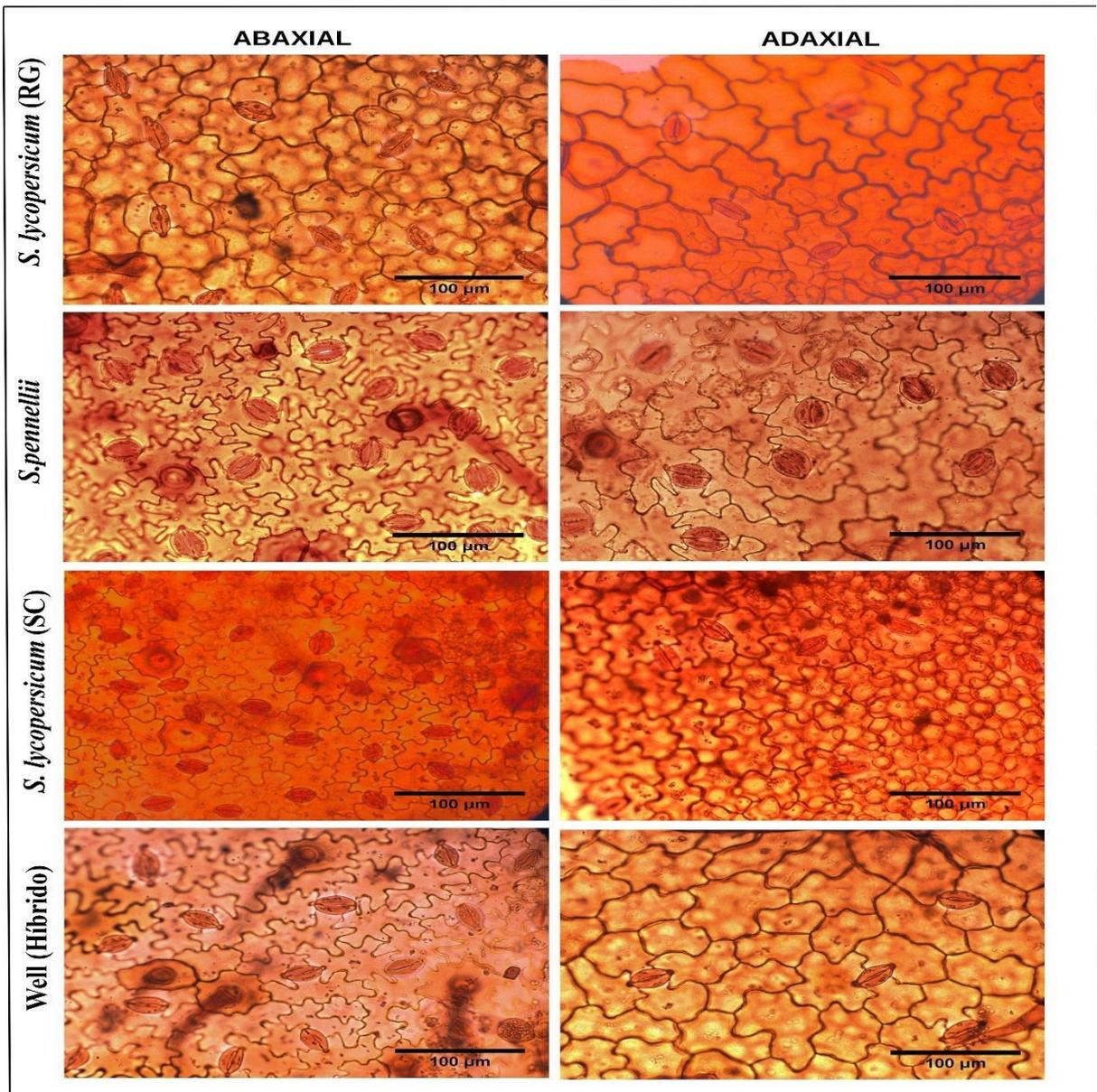
Com significância para área do colênquima na nervura central, a cultivar ‘Rio Grande’ obteve incremento na condição WD (5,92% WW para 08,05% WD) e o genótipo WELL apresentou uma redução de WW para WD nessa área (10,53% para 08,11%, Tabela 7).

**Tabela 7.** Área de colênquima na nervura central de genótipos de tomateiro ‘Santa Clara’, ‘Rio Grande’, *Solanum pennellii* e WELL, cultivados em casa de vegetação, nas condições hídricas de plantas bem irrigadas (WW) e sob déficit hídrico (WD). UFLA Lavras-MG 2023.

Genotypes	Collenchyma area in midrib (%)	
	WW	WD
<i>S. lycopersicum</i> (RG)	5.92 ± 0.45 Cb	8.05 ± 1.25 Aa
<i>S. pennellii</i> (L 751)	8.10 ± 0.25 Ba	7.78 ± 0.38 Aa
<i>S. lycopersicum</i> (SC)	8.16 ± 0.49 Ba	8.67 ± 0.44 Aa
WELL (Híbrido)	10.53 ± 1.39 Aa	8.11 ± 0.60 Ab

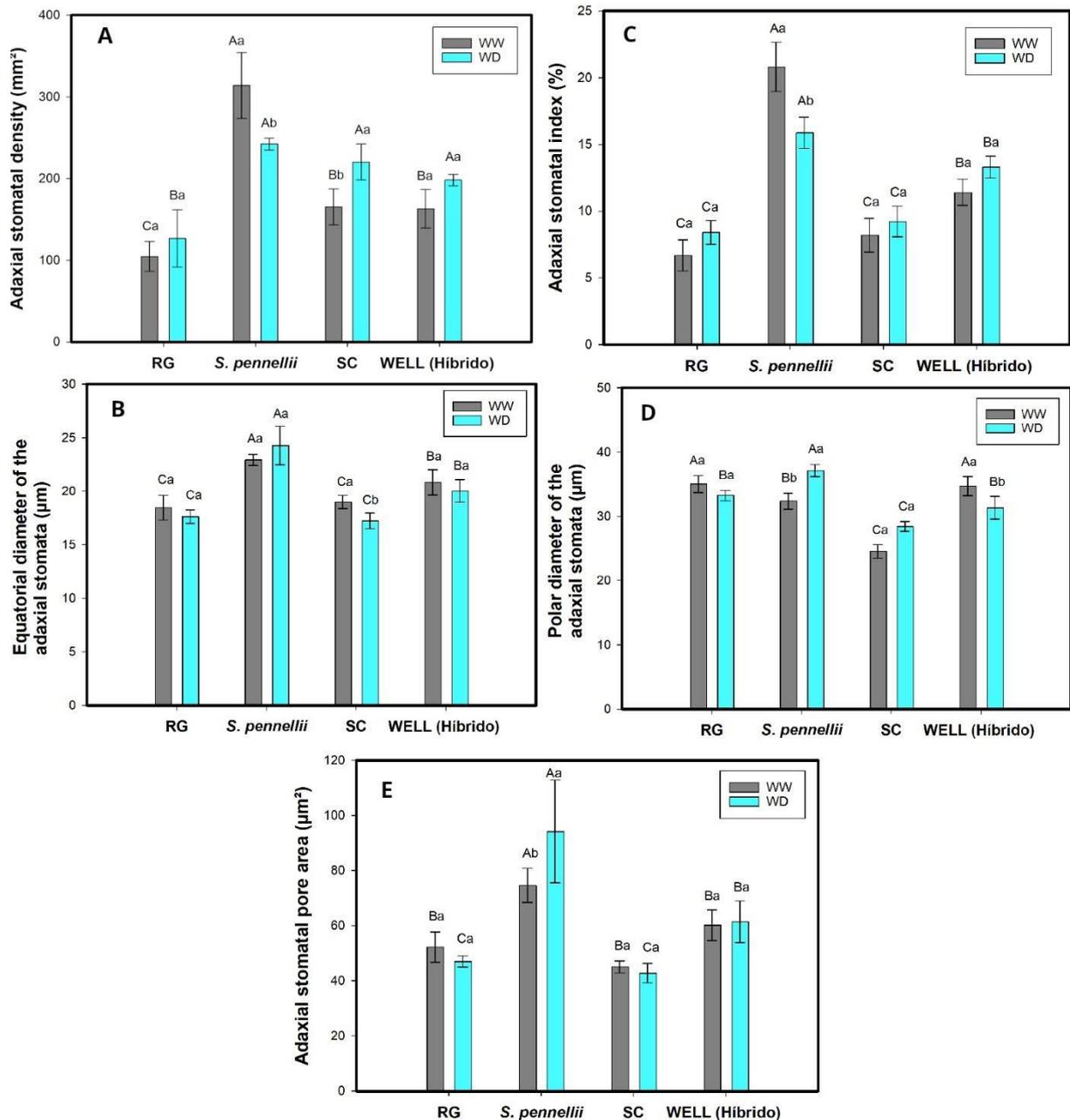
As médias seguidas pela mesma letra maiúsculas (entre genótipos) e mesma letra minúsculas (entre condições), não diferiram entre si a 5% pelo teste Scott Knott.

A folha do tomateiro é anfiestomática, ou seja, possui estômatos em ambos os lados e a superfície abaxial demonstrou um maior número de estômatos do que a face adaxial, e foi encontrado estômatos do tipo anisocítico para todos genótipos em estudo (Figura 7).



**Figura 7.** Fotomicrografia de cortes paradérmicos à lâmina foliar na face abaxial e adaxial. Cortes anatômicos de genótipos de tomateiros ‘Santa Clara’, ‘Rio Grande’, *Solanum pennellii* e WELL cultivados em casa de vegetação na capacidade de campo do substrato (WW), e sob déficit hídrico (WD). UFLA Lavras-MG 2023.

Na face adaxial das folhas, houve interação significativa entre os fatores para as características estudadas (Figura 8). Nas condições hídricas avaliadas, o genótipo *S. pennellii* obteve maiores índices na densidade estomática e índice estomático adaxial para ambas condições hídricas, e foi também o único genótipo que apresentou redução nessas características para a condição WD (Figura 8 A, C, 15,87 %). A cultivar ‘Santa Clara’ apresentou reforço na densidade estomática para a condição hídrica WD (Figura 8 A). A cultivar ‘Santa Clara’ apresentou redução no diâmetro equatorial (17,24  $\mu\text{m}$ ) do estômato adaxial para condição WD, e *S. pennellii* apresentou maiores diâmetros nas condições hídricas WW e WD (22,43  $\mu\text{m}$  e 24,26  $\mu\text{m}$ , respectivamente; Figura 8 B). No diâmetro polar do estômato adaxial o genótipo *S. pennellii* obteve acréscimo da característica na condição hídrica WD (37,14  $\mu\text{m}$ ) e o genótipo WELL decréscimo (31,35  $\mu\text{m}$ , Figura 8 D). A cultivar ‘Santa Clara’ apresentou menores diâmetros para ambas condições WW e WD (24,46  $\mu\text{m}$  e 28,45  $\mu\text{m}$  respectivamente; Figura 8 D). Contrastante foi a apresentação de abertura de poro estomático do genótipo *S. pennellii*, com maior área na condição hídrica WD, indicado incremento para condição. Os demais genótipos estudados não apresentaram diferenças significativas para as condições hídricas (Figura 8 E).



**Figura 8.** Características de estômatos da face adaxial de quatro genótipos de tomateiro ‘Santa Clara’, ‘Rio Grande’, *Solanum pennellii* e WELL cultivados em casa de vegetação na capacidade de campo do substrato (WW), e sob déficit hídrico (WD). UFLA Lavras-MG 2022. Médias seguidas de letras iguais nas condições hídricas e genótipos (fatores isolados), respectivamente, não diferiram entre si pelo teste de Scott-Knott a 5% de probabilidade.

Na face abaxial, não houve interações entre as condições hídricas e genótipos para densidade estomática, índice estomático e diâmetro equatorial. As cultivares ‘Santa Clara’ e ‘Rio Grande’ apresentaram maiores densidades estomática abaxial entre os genótipos (545.15 mm<sup>2</sup> e 518.53 mm<sup>2</sup>, respectivamente, Tabela 8). No índice estomático abaxial o genótipo *S. pennellii* demonstrou a menor média entre os genótipos (19.93%) e condição hídrica WD obteve

incremento em relação ao WW (22.11% para 24.19%, Tabela 6). O diâmetro equatorial estomático foi maior para o genótipo *S. pennellii* em relação aos outros estudados (24.13 $\mu$ m) (Tabela 8).

**Tabela 8.** Características de estômatos da face abaxial de genótipos de tomateiros, cultivados em casa de vegetação nas condições hídricas de plantas bem irrigadas (WW) e sob déficit hídrico (WD). UFLA Lavras-MG 2023.

Characteristics of abaxial face stomata			
Water condition	ASD mm <sup>2</sup>	ASI %	EDAS $\mu$ m
WW	443.28 $\pm$ 93.61 a	22.11 $\pm$ 3.81 b	20.76 $\pm$ 1.78 a
WD	474.02 $\pm$ 85.70 a	24.19 $\pm$ 2.82 a	19.67 $\pm$ 2.28 a
Genotypes			
<i>S. lycopersicum</i> (RG)	545.15 $\pm$ 34.88 a	25.73 $\pm$ 2.20 a	18.60 $\pm$ 0.95 b
<i>S. pennellii</i>	341.41 $\pm$ 23.86 c	19.93 $\pm$ 3.07 b	24.13 $\pm$ 1.48 a
<i>S. lycopersicum</i> (SC)	518.53 $\pm$ 30.44 a	23.25 $\pm$ 3.27 a	18.56 $\pm$ 1.03 b
WELL (Híbrido)	429.51 $\pm$ 95.45 b	23.68 $\pm$ 3.13 a	19.56 $\pm$ 1.02 b

Médias seguidas de letras iguais nas condições hídricas e genótipos, nas colunas, não diferiram entre si pelo teste de Scott-Knott a 5% de probabilidade. Abreviação: ASD, densidade estomática abaxial; ASI, índice estomático abaxial; EDAS, diâmetro equatorial estomático abaxial.

*S. pennellii* se destacou com maior abertura do poro estomático abaxial em ambas condições, WW e WD (84,51  $\mu$ m<sup>2</sup> e 76,50  $\mu$ m<sup>2</sup>, respectivamente,). A cultivar ‘Santa Clara’ reduziu a abertura estomática na condição WD em relação a WW (Tabela 9). O diâmetro polar se demonstrou maior nos genótipos *S. pennellii* e WELL na condição WD (33,81 e 34,03 respectivamente), sendo que a cultivar ‘Santa Clara’ obteve redução para condição WD (Tabela 9).

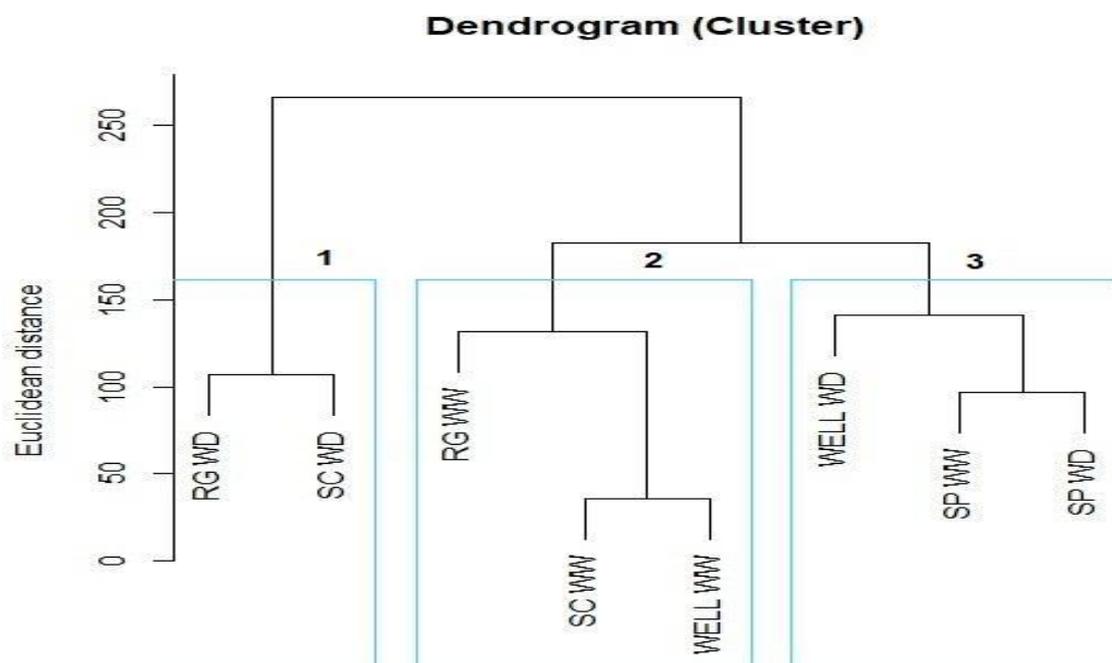
**Tabela 9.** Área do poro estomático abaxial e diâmetro polar estomático abaxial de genótipos de tomateiros, cultivados em casa de vegetação nas condições hídricas de plantas bem irrigadas (WW) e sob déficit hídrico (WD). UFLA Lavras-MG 2023.

Genotypes	Abaxial stomatal pore area ( $\mu$ m <sup>2</sup> )		Polar diameter of the abaxial stomata ( $\mu$ m)	
	WW	WD	WW	WD
<i>S. lycopersicum</i> (RG)	50.67 $\pm$ 4.13 Ba	43.84 $\pm$ 8.49 Ca	32.51 $\pm$ 2.78 Aa	29.49 $\pm$ 2.01 Ba
<i>S. pennellii</i>	84.51 $\pm$ 5.10 Aa	76.50 $\pm$ 3.37 Aa	33.81 $\pm$ 0.76 Aa	34.76 $\pm$ 2.86 Aa
<i>S. lycopersicum</i> (SC)	53.50 $\pm$ 3.95 Ba	34.65 $\pm$ 3.03 Db	31.56 $\pm$ 1.04 Aa	26.32 $\pm$ 1.33 Cb
WELL (Híbrido)	57.91 $\pm$ 6.65 Ba	64.18 $\pm$ 6.65 Ba	34.03 $\pm$ 1.95 Aa	32.07 $\pm$ 2.99 Aa

As médias seguidas pela mesma letra maiúsculas (entre genótipos) e mesma letra minúsculas (entre condições), não diferiram entre si a 5% pelo teste Scott Knott.

### Análise de agrupamento pelo método UPGMA (distância euclidiana)

O dendrograma resultante da análise de agrupamento obteve uma correlação cofenética de 0,8508. Evidenciou-se a formação de três (3) grupos, as cultivares ‘Rio Grande’ e ‘Santa Clara’ na condição WD o grupo um (1), as cultivares ‘Rio Grande’ e ‘Santa Clara’ juntamente com WELL, respectivamente na condição WW formaram o Grupo dois (2) e o genótipo selvagem *S. pennellii* e seu derivado WELL, todos na condição WD formaram o Grupo três (3, Figura 9).



**Figura 9.** Dendrograma de agrupamento em distância euclidiana, método Paired Groups (UPGMA) de genótipos de tomateiro ‘Santa Clara’, ‘Rio Grande’, *Solanum pennellii* e WELL nas condições hídricas de plantas bem regadas (WW) e déficit hídrico (WD). UFLA Lavras-MG 2023.

A análise de porcentagem de similaridades (SIMPER) demonstrou o quanto cada variável contribuiu para a formação dos grupos no dendrograma. O grupo um (1) se constituiu pelas cultivares ‘Rio Grande’ e ‘Santa Clara’ na condição WD, esse grupo foi modulado pelas variáveis: rendimento mínimo florescência (F0), espessura cutícula adaxial (CU) e área do colênquima na nervura central (MCA). As variáveis florescência Variável (FV), emissão máxima da florescência (FM), prolina (PROL), distância entre feixes vasculares (DBVB), massa seca total (TDM), espaço intercelular e subestomático do parênquima esponjoso (ISSP),

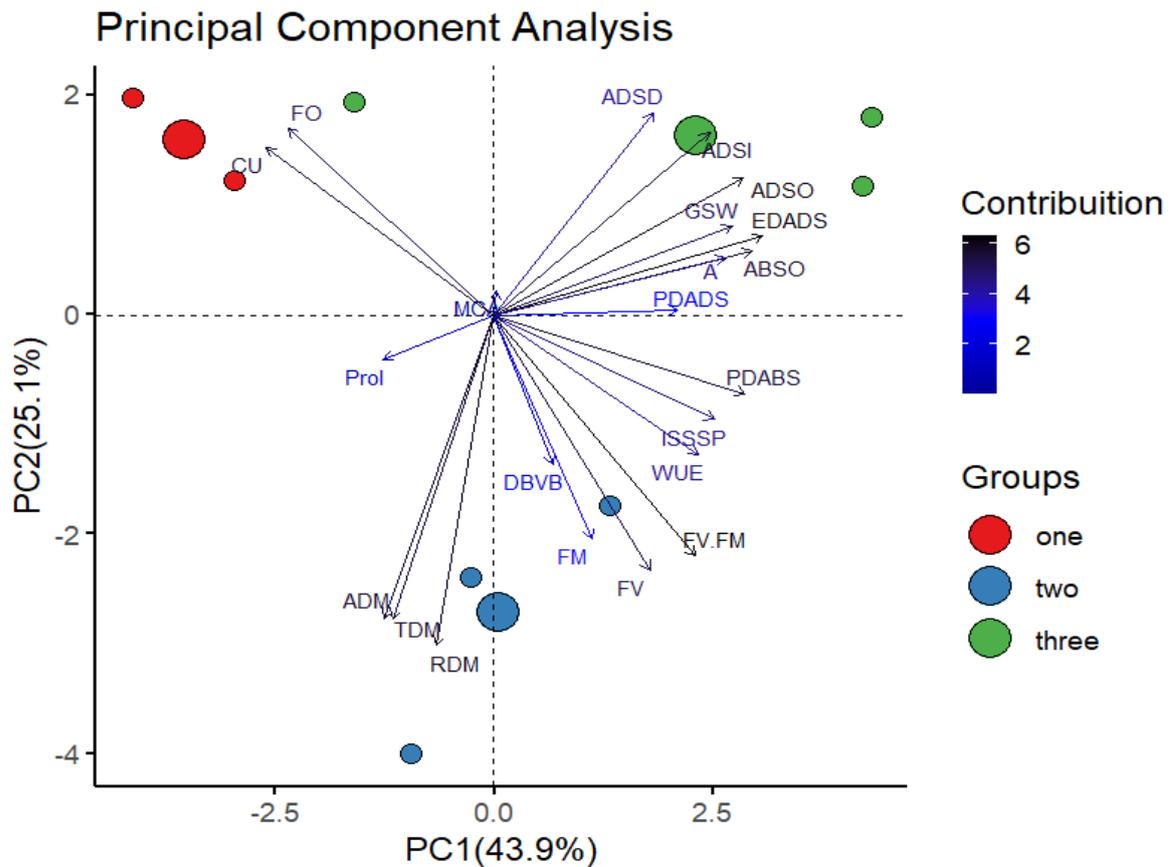
massa seca raiz (RDM), massa seca área (ADM), uso eficiente de água (WUE), condutância estomática (GSW) e potencial quântico máximo do FS II (Fv/Fm), promoveram a formação do grupo dois (2) composto pelas cultivares ‘Santa Clara’ e ‘Rio Grande’ e o genótipo WELL, todos na condição WW. O grupo três (3) foi composto pelo genótipo *S. pennellii* em ambas condições hídricas e o genótipo WELL na condição de déficit hídrico, com similaridade em relação ao escore de densidade estomática adaxial (ADSD), área poro estomático abaxial (ABSO), área poro estomático adaxial (ADSO), índice estomático adaxial (ADSI), taxa fotossintética líquida (A), diâmetro polar estomático abaxial (PDABS), diâmetro polar estomático adaxial (PDADS), diâmetro equatorial estomático adaxial (EDADS) (Figura 10).

### **Análise de componentes principais (PCA)**

As análises mostraram que os dois primeiros componentes principais permitiram explicar 69,00% da variância contida nas variáveis originais. O componente principal 1 (CP1) e o componente principal 2 (CP2) contribuíram com 43,9% e 25,1%, respectivamente, da variância remanescente (Figura 10).

Levou-se em consideração para PCA caracteres que apresentaram significância estatística entre genótipos e condições hídricas. As variáveis que mais contribuíram na discriminação dos genótipos no primeiro componente principal (PC1) foram: EDADS, ABSO, PDABS, ADSO, GSW, A, ISSSP, ADSI, WUE, Fv/Fm, PDADS, ADSD, FV, FM, DBVB e MCA. As variáveis que contribuíram na discriminação dos genótipos no segundo componente principal (PC2) foram: ADSD, F0, ADSI, CU, ADSO, GSW, EDADS, ABSO, A, MCA e PDADS (Figura 10).

Na Figura 10 estão apresentados em gráfico biplot os grupos de variáveis e os autovetores representados pelos genótipos agrupados conforme dendrograma apresentado na figura 9. A distância entre os genótipos representa similaridade em relação as variáveis. Com isso, pode-se formar três (3) grupos de genótipos de similaridade em relação as variáveis.



**Figura 10.** Gráfico biplot da análise de componentes principais para as variáveis que se diferenciaram estatística no teste Scott-Knott a 5% de probabilidade com significância entre genótipos e condições hídricas (WW e WD) em genótipos de tomateiro ‘Santa Clara’, ‘Rio Grande’, *Solanum pennellii* e WELL. UFLA Lavras-MG 2023. Siglas: FV, florescência Variável; FM, emissão máxima da florescência; FO, rendimento mínimo florescência; PROL, prolina; ADSD, densidade estomática adaxial; ADSO, área poro estomático adaxial; ABSO, área poro estomático abaxial; DBVB, distância entre feixes vasculares; TDM, massa seca total; RDM, massa seca raiz; ISSSP, espaço intercelular e subestomático do parênquima esponjoso; CU, espessura cutícula adaxial; EDADS, diâmetro equatorial estomático adaxial; PDABS, diâmetro polar estomático abaxial; GSW, condutância estomática; A, taxa fotossintética líquida; ADSI, índice estomático adaxial; WUE, uso eficiente de água; Fv/Fm, potencial quântico máximo do FS II; PDADS, diâmetro polar estomático abaxial; MCA, área do colênquima na nervura central; ADM, massa seca área.

## DISCUSSÃO

### Cultivares ‘Rio Grande’ e ‘Santa Clara’

As cultivares ‘Rio Grande’ e ‘Santa Clara’ apresentaram diferentes comportamentos em suas características anatômicas e fisiológicas perante a baixa oferta hídrica. A cultivar ‘Rio Grande’ reduziu significativamente sua condutância estomática na baixa oferta hídrica provavelmente na procura de controle da transpiração por meio dos estômatos. Com redução

nas trocas gasosas, a consequência apresentada foi a redução na taxa fotossintética líquida em WD indicando o estresse. Com diferentes mecanismos para reduzir a perda de água por meio da transpiração, as plantas podem como exemplo, promover o fechamento dos estômatos. O fechamento estomático reduz a condutividade estomática, diminuindo a fotossíntese, a transpiração (Oliveira et al., 2021; He et al., 2017; Gorthi et al., 2019). As cultivares ‘Rio Grande’ e ‘Santa Clara’ não apresentaram diferenciação entre as condições para transpiração e potencial hídrico. A manutenção dessas características em déficit hídrico demonstra mecanismos de escape perante a baixa oferta hídrica (Blum, 2009).

A prolina age como osmorregulador protegendo contra seca, entretanto a cultivar ‘Rio Grande’ na condição de déficit hídrico apresentou redução de prolina, enquanto a cultivar ‘Santa Clara’ manteve o conteúdo de prolina para WD. A falta de ajuste osmótico indica que a via célula-célula pode ter sido controlada por outros mecanismos que regulam o movimento da água entre as células (Hernandez-Espinoza e Barrios-Masias, 2020; Gambetta et al., 2017; Maggio e Joly, 1995; Maurel et al., 2008; Norte et al., 2004).

Com danos ao fotossistema II sob estresse hídrico, as cultivares ‘Santa Clara’ e ‘Rio Grande’ reduziram sua emissão máxima da fluorescência e fluorescência variável. Em condições de ambientes estressantes, ocorre o decréscimo no potencial quântico máximo do FS II (PSII), que pode ser detectada pela queda na relação  $F_v/F_m$  (Cruz et al., 2014; Krause e Weis, 1991). As mudanças de padrões das reações fotossintéticas, causadas pelo estresse hídrico, levam à formação de espécies reativas de oxigênio - EROs, as quais promovem reações oxidativas levando a destruição do potencial quântico máximo do FS II (Avila et al., 2016; Flexas e Medrano, 2002; Ghannoum et al., 2003). A cultivar ‘Santa Clara’ apresentou acréscimo significativo na emissão de fluorescência inicial ( $F_0$ ) a partir do complexo antena. O aumento nos valores de  $F_0$  indica uma destruição do centro de reação do fotossistema II ou diminuição na capacidade de transferência da energia, devido ao desprendimento do complexo coletor de luz do complexo central desse fotossistema (Souza et al., 2019; Dias e Marengo, 2006).

A cultivar ‘Rio Grande’ apresentou redução para WD no espaço intercelular e subestomático do parênquima esponjoso. Pires (2019) comenta que a redução do volume dos espaços intercelulares no mesofilo pode promover diminuição da quantidade de vapores de água difundidos para os estômatos e com isso maior eficiência no uso da água. Isso sugere estratégia indicando um reparo na busca por melhor eficiência do uso da água. A cultivar ‘Santa Clara’ apresentou diminuição na distância entre feixes vasculares promovendo assim o aumento em sua densidade no mesofilo. Em estudos com milho, Magalhães et al. (2009) sugerem que o

aumento do número de feixes, poderia estar protegendo o sistema hidráulico e, possivelmente, favorecendo a absorção de água na raiz, o fluxo e a distribuição de água nas folhas.

Em relação a anatomia da nervura central, somente a cultivar ‘Rio Grande’ aumentou sua área de colênquima para o WD, podendo ser explicado por uma indicação de aumento na resistência mecânica foliar perante ao déficit hídrico. Em seu trabalho com tomateiros, Kulkarni e Deshpande (2006) citam que a camada de colênquima no pecíolo esteve predominantemente presente nas cultivares resistentes à seca. Entretanto, uma camada comparativamente mais fina de colênquima foi observada no genótipo suscetível e em outro genótipo altamente resistente à seca apresentou a camada de colênquima mais espessa.

A cutícula adaxial apresentou incremento para cultivar ‘Santa Clara’. Sendo uma estratégia, o déficit hídrico pode alterar a cutícula para uma maior espessura, evitando perda de água excessiva por transpiração (Batista 2010 et al.; Castro et al., 2009). Entretanto, Galmés et al. (2013) relatam em seu trabalho com tomateiros, a não observância clara na variação da epiderme e espessura da cutícula entre as espécies e entre os tratamentos, tanto no lado adaxial quanto abaxial da folha.

Na face adaxial o diâmetro equatorial do estômato foi reduzido para WD na cultivar ‘Santa Clara’, entretanto houve reforço na densidade estomática. As variações nas dimensões e frequência de estômatos têm grande importância nas diferenças de regulação das trocas gasosas (Angelocci, 2002). A redução no tamanho dos estômatos, essencial nas trocas gasosas, confere eficiência hídrica proporcionando menor dissipação de água na transpiração. (Pires 2019; Boeger e Wisniewski, 2003).

Evidenciando danos provocados pela baixa oferta hídrica, as cultivares ‘Rio Grande’ e ‘Santa Clara’ apresentaram forte redução de massa seca da parte aérea, raiz e total. A reprogramação do crescimento vegetal pode ser um mecanismo flexível e coordenado para economizar água e energia, levando a uma partição diferente de assimilados de carbono entre os tecidos vegetais (Moles et al., 2018; Rogers et al., 1996; Dubois et al., 2017).

### **Genótipos *S. pennellii* e WELL**

Confirmando a expectativa hipotética de tolerância ao WD, o genótipo selvagem *S. pennellii* apresentou características que confirmam sua resistência ao regime de baixa oferta hídrica. O genótipo WELL demonstrou escape ao WD.

Sem diferenciação significativa entre as condições, *S. pennellii* apresentou em relação aos genótipos em estudo um maior potencial hídrico e maior taxa de transpiração entre os

genótipos, corroborando com seu desempenho na massa seca da parte aérea que manteve proporções nas condições hídricas. Dariva et al., (2020) citam que a capacidade do *S. pennellii* de preservar a água sob baixo teor de umidade do solo foi claramente demonstrada por seus altos valores de potencial hídrico, essa alta hidratação do tecido foliar mesmo no tratamento de estresse, provavelmente está associada ao fechamento estomático durante as horas críticas do dia. Juntamente com o genótipo WELL, apresentou aumento na proporção de prolina, indicando osmorregulação por este aminoácido. Níveis mais elevados de prolina têm sido comumente associados a características de tolerância à seca em tomate (Moles et al., 2018; Alian et al., 2000; Tahi et al., 2008; Sanchez-Rodriguez et al., 2010).

Para os tomateiros WELL e *S. pennellii* não houve diferenciação entre as condições para transpiração e potencial hídrico. Blum (2009) cita que manter a transpiração sob baixa oferta hídrica juntamente com a manutenção do potencial hídrico da folha, pode indicar mecanismos de fuga ao estresse hídrico.

O selvagem *S. pennellii* não sofreu danos em sua fluorescência, sendo que ausência de mudanças significativas na Fv/Fm sugerem que os mecanismos fotoprotetores foram capazes de evitar eventos de fotoinibição, preservando assim a eficiência dos processos fotoquímicos primários no PSII (Moles et al., 2018; Zhou et al., 2017). Entretanto com danos ao fotossistema II, o genótipo Well reduziu sua emissão máxima da fluorescência e fluorescência variável.

*S. pennellii* não sofreu alterações nas características anatômicas estudadas do mesofilo, mas o genótipo se destaca como maior espessura do mesofilo entre os tomateiros em estudo. Em seu trabalho, Dariva et al., (2020) relatam que a espessura do mesofilo de *S. pennellii* foi estatisticamente idêntica em ambos os regimes hídricos, o que pode ser explicado pelo fato de que não sofreu com o suprimento de água limitado tanto quanto os outros genótipos, podendo ser pelo fato dessa espécie vegetal ter evoluído em uma região quente e seca de forma que a espessura das folhas não é mais afetada pelo baixo teor de água do solo. O genótipo WELL apresentou redução para WD no espaço intercelular e subestomático do parênquima esponjoso, possibilitando diminuição da vapores de água difundidos para os estômatos na busca de maior eficiência no uso da água. Isso sugere estratégia indicando um reparo na busca por melhor eficiência do uso da água, já que em WD promoveu significativa redução no genótipo WELL para uso eficiente da água.

A cutícula adaxial apresentou incremento para WELL na procura de controle de perda hídrica como sinal de tolerância hídrica. Em relação a camada de colênquima da nervura central, o genótipo WELL apresentou redução para o WD, contrariando perspectiva para resistência

mecânica foliar para condição de pouca oferta hídrica. Entretanto, em comparação com seu progenitor cultivar Micro-Tom, Zsögön (2011) encontrou folhas mais eretas e enrugadas.

O genótipo *S. pennellii* apresentou redução de sua densidade estomática para a face adaxial na condição WD, contudo em comparação com os genótipos estudados foi que apresentou maior densidade para ambas condições hídricas. Também apresentou menor densidade estomática entre os tomateiros em estudo para a face abaxial da folha. O genótipo WELL apresentou incremento na densidade estomática adaxial para condição WD. Densidades estomáticas adaxiais mais baixas também foram relatadas para *Solanum pennellii* (Millones-Chanamé et al., 2019; Chitwood et al., 2013), densidades mais altas foram relatadas para acessos das espécies cultivadas *S. lycopersicum* (Heichel e Anagnostakis, 1978; Kebede et al., 1994). Em *Solanum pennellii*, a densidade estomática é menor e a resistência estomática é maior do que em *Solanum lycopersicum* (Millones-Chanamé et al., 2019; Kebede et al., 1994). Ressalta-se que uma redução na densidade estomática pode melhorar indicar fuga à seca (Tripathi et al., 2016; Gonçalves et al., 2017).

Já o diâmetro polar estomático adaxial apresentou redução para o genótipo WELL e incremento para *S. pennellii*, ambos para o tratamento WD. Na face adaxial e abaxial *S. pennellii* se destacou com maiores diâmetros do poro estomático entre os genótipos em ambas condições, apresentando incremento para WD para o lado adaxial. Quanto maior valor dos diâmetros estomáticos, uma maior funcionalidade ocorre, por seu formato elipsóide (Castro et al., 2009).

O selvagem *S. pennellii* não sofreu alterações em sua massa seca. Plantas de *S. pennellii* sob condições de déficit hídrico não alteram a morfologia como ocorre em *S. lycopersicum*, ocorrendo nesta última a diminuição da área e suculência foliar (Morales 2012; Torrecillas et al., 1995). A capacidade de manter a produção de biomassa é uma das principais características das plantas tolerantes à seca (Oliveira, 2021; Lavinsky et al., 2015).

Significativamente o genótipo WELL obteve forte redução para uso eficiente de água na condição WD, contrariando estudo anterior de Zsögön (2011) que apresenta maior eficiência de uso de água em comparação com seu progenitor a cultivar Micro-Tom (*Solanum lycopersicum*). O genótipo WELL apresentou significância na redução de massa seca da parte aérea, raiz e total na condição hídrica WD podendo estar correlacionado com a redução do uso eficiente da água.

### **Agrupamento e análise de componentes principais**

O dendrograma de agrupamento juntamente com PCA indicou formação de três (3) grupos nos tratamentos em estudo, cada um ocupando um quadrante do gráfico. Isso indica que os genótipos demonstraram diferentes mecanismos de respostas aos tratamentos impostos para as variáveis analisadas.

O grupo um (1) composto pelas cultivares ‘Santa Clara’ e ‘Rio Grande’ na condição de déficit hídrico, com similaridade em relação ao escore de rendimento mínimo florescência (F0), espessura da cutícula adaxial. O F0 foi uma característica que ambas cultivares apresentaram acréscimo, com significância para cultivar ‘Rio Grande’ na condição WD. Corroborando com o resultado deste estudo nos danos ao fotossistema II, de acordo com Bolhàr-Nordenkampf e Oquist (1993) e Cruz et al. (2009), o valor da F0 pode aumentar quando os centros de reação do fotossistema II estão comprometidos ou a transferência da energia de excitação da antena para os centros de reação está prejudicada. O dano ao fotossistema II pode estar correlacionado com alguns desempenhos negativos dessas cultivares comerciais na condição WD nas variáveis: massa seca, pequena redução no uso eficiente de água (sem significância estatística), condutância estomática e taxa fotossintética (cultivar ‘Rio Grande’) e espaço intercelular e estomático do tecido esponjoso.

A cutícula serve como uma barreira primária para restringir a perda de água não estomática e facilitar a sobrevivência das plantas ao estresse hídrico (Riederer e Schreider, 2001; Nawrath et al., 2013; Chen et al., 2020). Significativamente a cultivar ‘Santa Clara’ investiu nessa característica adaxial e a cultivar ‘Rio Grande’ obteve pequeno acréscimo.

A formação do grupo dois (2) composta pelas cultivares ‘Santa Clara’ e ‘Rio Grande’ e o genótipo WELL, todos na condição WW foi delineada pelas variáveis massa seca total, massa seca raiz, florescência variável (Fv), emissão máxima da florescência (Fm), prolina, distância entre feixes vasculares, espaço intercelular e subestomático do parênquima esponjoso. Dentre essas características se destacam na contribuição para formar o grupo a massa seca da raiz e total, onde os genótipos apresentaram os maiores valores para condição WW. Dados corroborando premissas que as cultivares ‘Santa Clara’ e ‘Rio Grande’ foram desenvolvidas para produção com disponibilidade hídrica ideal, ao contrário de *S. pennellii* que se desenvolveu em regiões áridas, reduzindo assim sua massa como estratégia de sobrevivência

*S. pennellii* em ambas condições hídricas (WW e WD) juntamente com o genótipo WELL na condição WD formou o grupo três (3), influenciado principalmente pelas variáveis: densidade estomática adaxial, área poro estomático adaxial, área poro estomático abaxial e

índice estomático adaxial. Características anatômicas que controlam o fluxo de gases na planta onde os genótipos deste grupo apresentaram maiores áreas para o poro estomático e maiores densidades estomáticas para o selvagem *S. pennellii*. A densidade estomática e a transpiração (E) estão intimamente ligadas, pois um maior número de estômatos pode favorecer a entrada de gases, diminuindo a resistência estomática, e com isso, pode ocorrer com maior eficiência a abertura e o fechamento dos estômatos retardando a perda de água pela transpiração, que frequentemente é observada em condições de menor disponibilidade de água (Pires, 2019; Souza et al., 2007). Agrupamento que indica a tolerância de *S. pennellii*, pois o genótipo não sofreu alterações nas características entre as condições hídricas impostas neste trabalho. Apesar do genótipo WELL na condição WD ser agrupado juntamente com *S. pennellii* impulsionado por medidas estomáticas, observou-se sua aproximação ao grupo um (1) guiado por pelo rendimento mínimo florescência (F0) afetando seu fotossistema II, o que pode explicar seu baixo rendimento nas medidas de massa seca, uso eficiente de água e espaço intercelular e estomático do tecido esponjoso.

## CONCLUSÃO

Este estudo identificou que as cultivares de tomateiro ‘Santa Clara’ e ‘Rio Grande’ apresentam diferentes comportamentos fisiológicos e estruturais sob estresse hídrico em relação a seu parente selvagem *S. pennellii*, que apresentou nas características estudadas sua tolerância a pouca oferta hídrica. Com uma resposta melhor que as cultivares comerciais, o genótipo WELL se comportou em tendência estratégica para uma melhor tolerância a seca.

De forma específica, pode-se inferir que em déficit hídrico:

- A cultivar ‘Rio Grande’ apresentou danos ao fotossistema II podendo ser resultante da redução na condutância estomática e redução da taxa fotossintética líquida por fechamento estomático. Como consequência redução significativa em sua massa seca total.
- Observou-se na cultivar ‘Santa Clara’ danos ao fotossistema II, mas não houve significância para alteração de dados em relação à condutância estomática e taxa fotossintética líquida. Houve significante redução em sua massa seca total.
- O genótipo WELL apresentou menor redução em sua massa seca total e dano ao fotossistema II em relação as cultivares ‘Santa Clara’ e ‘Rio Grande’, aumento do aminoácido prolina para osmorregulação. Entretanto neste trabalho apresentou redução para uso eficiente de água, em relação a estudos anteriores.

- *S. pennellii* (L716) não apresentou alterações negativas em relação às condições hídricas impostas, mantendo suas atividades fisiológicas e estruturais. Destaca-se grande incremento na prolina e suas características estomáticas com maior abertura de poros e densidade estomáticas entre os genótipos estudados. Dados que sugerem que a espécie é preparada para o ambiente de pouca disponibilidade hídrica e uma importante espécie com caracteres a serem observados para o melhoramento do tomateiro em relação a baixa disponibilidade hídrica.

Em conjunto, estes resultados possibilitaram complementar informações relevantes em relação a anatomia e fisiologia de tomateiros no que tange a características tolerantes e intolerantes ao déficit hídrico, acrescentando dados importantes à literatura específica no intuito do desenvolvimento de cultivares resistentes a seca, que deve se agravar ainda mais pelas mudanças climáticas globais.

## REFERÊNCIAS

- Aghaie P, Tafreshi S A H, Ebrahimi M A E, Haerinasab M, (2018) Tolerance evaluation and clustering of fourteen tomato cultivars grown under mild and severe drought conditions, *Scientia Horticulturae*, Volume 232, ISSN 0304-4238. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2017.12.041>.
- Alian, A., Altman, A., Heuer, B. (2000). Genotypic difference in salinity and water stress tolerance of fresh market tomato cultivars. *Plant Sci* 152, 59-65.
- Angelocci L R, (2002) Água na planta e trocas gasosas/energéticas com a atmosfera: introdução ao tratamento biofísico. Ed. Luiz Roberto Angelocci, Piracicaba SP
- Avila, R. G. et al. (2016). Alterações nos componentes de trocas gasosas e eficiência do fotossistema II em genótipos de milho submetidos a estresse hídrico no pré-florecimento. XXXI Congresso nacional de milho e sorgo. Disponível em: <<https://ainfo.cnptia.embrapa.br/digital/bitstream/item/148333/1/Alteracoes-componentes.pdf>>. Acesso janeiro 2023.
- Bates LS, Waldren RP & Teare ID (1973) Rapid determination of free proline for water-stress studies. *Plant and soil*, 39(1), 205-207
- Batista L A, Guimarães R J G, Pereira F J P, Gladyston Rodrigues Carvalho G R C, Castro E M C, (2010). Leaf anatomy and water potential in the coffee cultivars tolerance to water stress. *Revista Ciência Agronômica*. 41. 475-481. 10.1590/S1806-66902010000300022.
- Blum, A. 2009. Effective use of water (EUW) and not water-use efficiency (WUE) is the target of crop yield improvement under drought stress. *Field Crops Research* 112: 119-123
- Blum A, (1998) Improving wheat grain filling under stress by stem reserve mobilisation. *Euphytica* 100, 77-83 (1998). <https://doi.org/10.1023/A:1018303922482>.

Boeger M R T, Wisniewski C, (2003) Comparação da morfologia foliar de espécies arbóreas de três estádios sucessionais distintos de Floresta Ombrófila Densa (Floresta Atlântica) no sul do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*, São Paulo, v. 26, p. 61-72,

Bolhàr-Nordenkamp, H.R.; Oquist, G. Chlorophyll fluorescence as a toll in photosynthesis research. In: HALL, D.; SCURLOCK, J. M. O.; BOLHÀR-NORDENKAMPF, H. R.; LONG, S. P. (Eds.). *Photosynthesis and production in a changing environmental*. London: Chapman & Hall, 1993. p. 193-206.

Castro, E. M.; Pereira, F. J.; Paiva, R (2009) *Histologia Vegetal: Estrutura e Função de Órgãos Vegetativos*. Lavras: UFLA, 234 p.

Cattivelli L, Rizza F, Badeck F-W, Mazzucotelli E, Mastrangelo A M, Francia E, Marè C, Tondelli A, Stanca A M, (2008) Drought tolerance improvement in crop plants: An integrated view from breeding to genomics, *Field Crops Research*, Volume 105, Issues 1–2, ISSN 0378-4290. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2007.07.004>.

Chen, M., Zhu, X., Zhang, Y., Du, Z., Chen, X., Kong, X., et al. (2020). Drought stress modify cuticle of tender tea leaf and mature leaf for transpiration barrier enhancement through common and distinct modes. *Sci. Rep.* 10:6696. doi: 10.1038/s41598-020-63683-4

Chitwood D H, et al (2013) A Quantitative Genetic Basis for Leaf Morphology in a Set of Precisely Defined Tomato Introgression Lines, *The Plant Cell*, Volume 25, Issue 7, Pages 2465–2481, <https://doi.org/10.1105/tpc.113.112391>

Companhia Nacional de Abastecimento – CONAB, (2019) *Tomate: Análise dos Indicadores da Produção e Comercialização no Mercado Mundial, Brasileiro e Catarinense*. Compêndio de estudos Conab V.21 ISSN: 2448-3710 - Brasília: Conab

Cruz, M. C. M, Siqueira D. L, Salomão L. CC, Cecon P. R, (2009) Chlorophyll a fluorescence in leaves of 'Ponkan' mandarin and the 'Tahiti' acid lime submitted to, *Revista Brasileira de Fruticultura*, Jaboticabal, v.31, n.3, p.896-901. <https://doi.org/10.1590/S0100-29452009000300037>

Cruz L I B, Cruz M C M, Ferreira E A F, de Castro G D M, Almeida M O, (2014) Quantum efficiency of photosystem II of 'imperial' pineapple nursery in response to association with the *Piriformospora indica* and herbicide *Botânica e Fisiologia Rev. Bras. Frutic.* 36 (4). <https://doi.org/10.1590/0100-2945-411/13>

Dias DP, Marengo RA, (2006) Photoinhibition of photosynthesis in *Minquartia guianensis* and *Swietenia macrophylla* inferred by monitoring the initial fluorescence. *Photosynthetica* 44, 235–240 (2006). <https://doi.org/10.1007/s11099-006-0013-4>

Dariva F D, Copati M G F, Pessoa H P *et al* (2020) Evaluation of anatomical and physiological traits of *Solanum pennellii* Cor. associated with plant yield in tomato plants under water-limited conditions. *Sci Rep* 10, 16052. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-73004-4>

Dubois, M., Claeys, H., Van den Broeck, L., Inzé, D., 2017. Time of day determines Arabidopsis transcriptome and growth dynamics under mild drought. *Plant Cell Environ.* 40, 180–189.

Feder N & O'Brien TP (1968) Plant microtechnique: some principles and new methods. *American Journal of Botany*, 55, (1), 123-142

Ferreira DF (2011) Sisvar: A computer statistical analysis system. *Science and Agrotechnology*, 35, 1039-1042

Flexas, J.; Medrano, H. Drought-Inhibition of photosynthesis in C3 plants: stomatal and non-stomatal limitation revisited. *Annals of Botany, Oxford*, v. 89, n. 2, p. 183-189, 2002.

Galmés, J., Ochogavía, J.M., Gago, J., Roldán, E.J., Cifre, J. and Conesa, M.À. (2013), Leaf responses to drought stress in Mediterranean accessions of *Solanum lycopersicum*: anatomical adaptations in relation to gas exchange parameters. *Plant, Cell & Environment*, 36: 920-935. <https://doi.org/10.1111/pce.12022>

Gambetta, GA, Knipfer, T., Fricke, W., McElrone, AJ, (2017). Aquaporins and root Water absorção. Em: Chaumont, F., Tyerman, SD (Eds.), *Plant Aquaporins: From Transport to Signaling*. Springer International Publishing, Cham, pp. 133–153.

Ghannoum, O. et al. Non-stomatal limitations are responsible for drought-induced photosynthetic inhibition in four C4 grasses. *New Phytologist, Cambridge*, v. 159, n. 3, p. 835-844, Sept. 2003.

Gonçalves C G, Silva Junior A C, Pereira M R R, Gasparino E C, Martins D, (2017) Morphological modifications in soybean in response to soil water management. *Plant Growth Regulation*, 83(1), 105-117. DOI 10.1007/s10725-017-0287-y

Gorthi A, Volenec JJ, Welp LR (2019) Stomatal response in soybean during drought improves leaf-scale and field-scale water use efficiencies. *Agric For Meteorol* 276:107629. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2019.107629>

He J D Y L, Wang T, Turner N C, Yang R P, Jin Y, Xi Y, Zhang C, Cui T, Fang X W, Li F M (2017) O uso de água conservada melhora o rendimento da soja (*Glycine max*(L.) Merr.) sob seca. *Agric Water Manag* 179:236–245. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2016.07.008>

Heichel G H, Anagnostakis S L (1978) Stomatal Response to Light of *Solanum pennellii*, *Lycopersicon esculentum*, and a Graft-induced Chimera. *Plant Physiol* 62: 387-390. DOI: 10.1104/pp.62.3.387

Hernandez-Espinoza L H, Barrios-Masias F H, (2020) Physiological and anatomical changes in tomato roots in response to low water stress, *Scientia Horticulturae*, Volume 265, ISSN 0304-4238. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2020.109208>.

Hoagland, D. R.; Arnon, D. I. The water culture method for growing plants without soil. *Calif. Agr. Exp. STA. Cir*, 347p., 1950.

Holtan H. E, Hake S, (2003) Quantitative trait locus analysis of leaf dissection in tomato using *Lycopersicon pennellii* segmental introgression lines. *Genetics*, Nov;165(3):1541-50. doi: 10.1093/genetics/165.3.1541.

Ihuoma S O, Madramootoo C A, (2017) Recent advances in crop water stress detection, *Computers and Electronics in Agriculture*, Volume 141, ISSN 0168-1699, <https://doi.org/10.1016/j.compag.2017.07.026>.

Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística –IBGE. Produção estimada de tomate (safra 2023 atualizada em fevereiro de 2023). < <https://www.ibge.gov.br/busca.html?searchword=tomate>>. Acessado em 23 de março 2023.

Johansen DA (1940) *Plant microtechnique*. McGraw-Hill Book Company, Inc: London, 530p.

Kebede H, Martin B, Nienhuis J, King G (1994) Leaf Anatomy of Two *Lycopersicon* Species with Contrasting Gas Exchange Properties. *Crop Sci* 34: 108-113 <https://doi.org/10.2135/cropsci1994.0011183X003400010019x>

Krause G H, Weis E, (1991) Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, Palo Alto, v.42, p.313-349.

Kulkarni M, Deshpande U, (2006). Anatomical Breeding for Altered Leaf Parameters in Tomato Genotypes Imparting Drought Resistance Using Leaf Strength Index. DOI: 10.3923/ajps.2006.414.420

Lavinsky AO, Magalhães PC, Ávila RG, Diniz MM, Souza TC (2015) Partição entre o metabolismo primário e secundário do carbono alocado às raízes em quatro genótipos de milho sob déficit hídrico e seus efeitos na produtividade. *Colheita J* 3:379–386. <https://doi.org/10.1016/j.cj.2015.04.008>

Magalhães P C, de Souza T C, F J P, Castro E M, Parentoni S N, (2009) Anatomia foliar nos sucessivos ciclos de seleção do milho Saracura sob alagamento intermitente do solo. *Sete Lagoas: Embrapa Milho e Sorgo. (Boletim de Pesquisa e Desenvolvimento / Embrapa Milho e Sorgo, ISSN 1217-1981*

Maggio, A., Joly, RJ, 1995. Efeitos do cloreto de mercúrio na condutividade hidráulica de sistemas radiculares de tomate (evidência de uma via de água mediada por canal). *Plant Physiol.* 109, 331–33

Maurel, C., Verdoucq, L., Luu, D.-T., Santoni, V., 2008. Aquaporinas vegetais: membrana canais com múltiplas funções integradas. *Annu. Rev. Plant Biol.* 59, 595–624.

Millones-Chanamé C E, Oliveira A M S, Castro E M, Wilson Roberto Maluf W R, (2019) Inheritance of blossom end rot resistance induced by drought stress and of associated stomatal densities in tomatoes. *Euphytica*. <https://doi.org/10.1007/s10681-019-2444-z>.

Moles, T. M. et al. (2018). Drought induced changes of leaf-to-root relationships in two tomato genotypes, *Plant Physiology and Biochemistry*, Volume 128, Pages 24-31, ISSN 0981-9428, <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2018.05.008>.

Morales, R. G. F. (2012) Resistência ao deficit hídrico em famílias de tomateiro. Tese, Universidade Federal de Lavras.

Morales, R. G. F, et al., (2015) Caracterização do tomateiro submetido ao déficit hídrico. *Scientia Agraria*, Curitiba, v. 16, n. 1, p. 9-17, jan./fev. 2. DOI: 10.5380/rsa.v16i1.41042.

Nawrath, C., Schreiber, L., Franke, RB, Geldner, N., Reina-Pinto, JJ, e Kunst, L. (2013). Barreiras de difusão apoplástica em *Arabidopsis*. *Arabidopsis Livro 11*:e0167. doi: 10.1199/tab.0167

North, G., Martre, P., Nobel, P., 2004. As aquaporinas são responsáveis por variações na condutância para regiões radiculares metabolicamente ativas de *Agave deserti* em solo úmido, seco e reumedecido. *Ambiente da Célula Vegetal*. 27, 219–228.

Ogbaga C C, Athar H-R, Amir M, Bano H, Chater G C C, Jellason N P, (2020) Clarity on frequently asked questions about drought measurements in plant physiology, *Scientific African*, Volume 8, ISSN 2468-2276, <https://doi.org/10.1016/j.sciaf.2020.e00405>.

Oliveira J. P. V, Duarte V. P., de Castro E. M. *et al* (2021) Stomatal cavity modulates the gas exchange of *Sorghum bicolor* (L.) Moench. grown under different water levels. *Protoplasma* 259, 1081–1097 (2022). <https://doi.org/10.1007/s00709-021-01722-1>

Pires M V (2019). Anatomia foliar de dois genótipos de milho submetidas à seca e sua influência no crescimento e nas trocas gasosas. Dissertação, Universidade Federal de Lavras.

Pires MV, de Castro EM, de Freitas BSM, Lira JMS, Magalhães PC, Pereira MP (2020). Yield-related phenotypic traits of drought resistant maize genotypes. *Environmental and Experimental Botany* 171:103962. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2019.103962>

R Core Team (2020) R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.r-project.org/>

Riederer, M., and Schreider, L. (2001). Protecting against water loss: analysis of the barrier properties of plant cuticles. *J. Exp. Bot.* 52, 2023–2032. doi: 10.1093/jexbot/52.363.2023

Rogers, H.H., Prior, S.A., Runion, G.B., Mitchel l R.J., 1996. Root to shoot ratio of crops as influenced by CO<sub>2</sub>. *Plant Soil* 187, 229-248.

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

Shao H, Chu L, Jaleel C A, Zhao C-X, (2008) Water-deficit stress-induced anatomical changes in higher plants, *Comptes Rendus Biologies*, Volume 331, Issue 3, ISSN 1631-0691. <https://doi.org/10.1016/j.crv.2008.01.002>.

Souza A J T, J.E. da Silva Ribeiro J E S, et al. (2019). Quantum yield and water use efficiency of genotypes of forage spineless cacti in the Brazilian Semiarid. DOI: <https://doi.org/10.21071/az.v68i262.4146>

Souza, G. S. et al. Estrutura foliar e de cloroplastídeos em *Mikania laevigata* Shultz Bip. ex Baker em diferentes condições de qualidade de luz. *Revista Brasileira de Biociências*, Porto Alegre, v. 5, p. 78-80, 2007. Suplemento.

Tahi, H., Wahbi, S., El Modafar, C., Aganchich, A., Serraj, R., 2008. Changes in 551 antioxidant activities and phenol content in tomato plants subjected to partial root 552 drying and regulated deficit irrigation. *Plant Biosyst.* 142, 550-562

Torrecillas A, et al (1995) Water relations of two tomato species under water stress and recovery. *Plant Science*, London, ISSN 0168-9452, [https://doi.org/10.1016/0168-9452\(94\)04048-6](https://doi.org/10.1016/0168-9452(94)04048-6).

Tripathi P, Rabara R C, Reese R N, Miller M A, Rohila J S, Subramanian S, Shen Q J, Morandi D, Bücking H, Shulaev V, Rushton P J (2016) A toolbox of genes, proteins, metabolites and promoters for improving drought tolerance in soybean includes the metabolite coumestrol and stomatal development genes. *BMC Genom* 17:1–22. doi:10.1186/s12864-016-2420-0

Zhou, R., Yu, X.Q., Ottosen, C.O., Rosenqvist, E., Zhao, L.P., Wang, Y.L., Yu, W.G., Zhao, T.M., Wu, Z., 2017. Drought stress had a predominant effect over heat stress on three tomato cultivars subjected to combined stress. *Bmc Plant Biol.* 17, 24.

Zhu J, Brown KM, Lynch JP, (2010) Root cortical aerenchyma improves the drought tolerance of maize (*Zea mays* L.). *Plant Cell Environ.* doi: 10.1111/j.1365-3040.2009.02099.x. PMID: 20519019.

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

**ARTIGO 2: CARACTERÍSTICAS MORFOANATÔMICAS DO SISTEMA  
RADICULAR DE GENÓTIPOS DE TOMATEIRO SOB DÉFICIT HÍDRICO**

**ARTIGO A SER SUBMETIDO NA REVISTA PLANT GROWTH REGULATION**

## CARACTERÍSTICAS MORFOANATÔMICAS DO SISTEMA RADICULAR DE GENÓTIPOS DE TOMATEIRO SOB DÉFICIT HÍDRICO

Edilson Luiz Cândido, Evaristo Mauro de Castro

### RESUMO

O tomateiro tem desenvolvimento regulado por características hídricas encontradas no solo, sendo esse o fator limitante para produtividade e qualidade elevadas. Para alta produtividade e boa qualidade, a cultura precisa de um suprimento controlado de água durante todo o período de crescimento, sendo que é mais sensível ao déficit hídrico durante e imediatamente após o transplante e durante a floração e produção. Foram avaliadas características anatômicas e morfológicas da raiz de quatro genótipos de tomateiros, duas cultivares ‘Santas Clara’ e ‘Rio grande’ (*Solanum lycopersicum* L.), genótipo selvagem *Solanum pennellii* e o híbrido WELL (Water Economy Locus in *Lycopersicum*), em dois regimes de umidade do solo: bem irrigado (capacidade de campo) e déficit hídrico. Portanto, o objetivo do presente estudo foi avaliar as características morfoanatômicas radiculares submetidas ao déficit hídrico controlado. As cultivares comerciais promoveram modificações em algumas de suas características na anatomia radicular no intuito de regular seu mecanismo de hidratação. Apesar de sua relação parentesca com *S. pennellii*, o genótipo WELL não se comportou como esperado em relação a baixa disponibilidade hídrica. Diferentemente seu antecessor selvagem apresentou parâmetros radiculares tolerantes à seca demonstrado por suas características morfoanatômicas e plasticidade.

**Palavra-chave:** *Solanum lycopersicum*, *Solanum pennellii*, estresse hídrico, raiz. anatomia radicular.

## INTRODUÇÃO

De acordo com a Organização das Nações Unidas para Agricultura e Alimentação (FAO, 2023a) o tomate (*S. lycopersicum* L.) teve uma produção mundial total para processamento e consumo in natura no ano de 2021 em pouco mais de 189,1 milhões de toneladas. O tomateiro se configura como uma hortaliça de grande importância no Brasil, com uma produção estimada de 3.821.717 toneladas para 2023 (IBGE, 2023). Sendo uma cultura de grande relevância no cenário brasileiro com grande apreciação por seu sabor, seja in natura ou processado, e é uma das hortaliças mais consumidas no mundo (Embrapa, 2022).

O tomateiro tem desenvolvimento regulado por características hídricas encontradas no solo, sendo esse um dos fatores limitantes para produtividade e qualidade elevadas. A distribuição hídrica com quantidade e no momento certo é essencial para seu bom desenvolvimento (Marouelli e Silva, 2006). Para alta produção, a cultura precisa de um suprimento controlado de água durante todo o período de crescimento, sendo que é mais sensível ao déficit hídrico durante e imediatamente após o transplante e durante a floração e produção. A deficiência hídrica no período de floração causa a queda das flores e de forma moderada, durante o período vegetativo aumenta, o crescimento das raízes (FAO, 2023b).

O déficit hídrico resulta em respostas morfológicas, podendo reduzir o tamanho da planta e folha, causa abscisão foliar e redução na produtividade, entretanto o aumento do volume do sistema radicular e redução da massa fresca e seca das diferentes partes da planta podem se apresentar mais complexas (Torrecillas et al., 1996; Morales et al., 2015).

Em condições em que as espécies vegetais são expostas a secas severas a funcionalidade das raízes torna-se vital para sobrevivência, crescimento e reprodução das plantas, com isso a raiz tornou-se evolutivamente o primeiro órgão que detecta as mudanças na umidade do solo e se adapta a elas em escalas morfológicas, anatômicas e moleculares (Amtmann et al., 2022; Kou et al., 2022). No tomate, os fatores envolvidos no processo de tolerância a seca estão centrados no sistema radicular, relação com a água, manutenção do turgor, espessura da cutícula, ajuste osmótico, sistema de defesa antioxidante, dentre outros. O sistema radicular mais ativo e profundo e a maior relação raiz-parte aérea elevam a absorção de água do solo durante a baixa disponibilidade de água. Essas características estão bem associadas a resistência ao estresse hídrico (Farooq et al., 2012; Jangid e Dwivedi, 2016).

Com responsabilidade de fornecimento de água, as raízes dão suporte para a parte aérea da planta, sendo necessário entender como a captação de água nas raízes é afetada pelas

características fisiológicas e anatômicas em resposta ao déficit hídrico. Estudos sobre essas respostas focaram principalmente as espécies lenhosas e monocotiledôneas, as hortaliças receberam pouca atenção, embora sejam um componente importante da dieta humana e normalmente exijam grandes quantidades de água (Hernandez-Espinoza e Barrios-Masias, 2020).

O tomateiro (*Solanum lycopersicum* L.) tem sua origem descrita nas regiões andinas da América do Sul, com uma nomenclatura vernacular de tomati ou jitomate, usada por indígenas mexicanos (Dusi et al., 1993). A espécie selvagem *Solanum pennellii* tem como habitat o oriente dos Andes peruano até o oeste da Costa Pacífica, região quente seca, conferindo herança genética de resistência a seca nessa espécie (Holtan e Hake, 2003). Buscando melhorias em relação à tolerância a seca, avanços em cruzamentos e retrocruzamentos da espécie selvagem *S. pennellii* com a cultivar Micro-Tom, surge o genótipo WELL, uma sigla para “Water Economy Locus in *Lycopersicum*” (Zsögön, 2011).

Identificar os parâmetros morfoanatômicos em relação ao sistema radicular configura-se na hipótese deste estudo, em que as características nos quesitos ângulo radicular e modificações de tecidos radiculares em suas métricas e dimensões podem ou não sofrer diferenciações sob déficit hídrico moderado.

Neste estudo, avaliamos características anatômicas e morfológicas da raiz em plantas de tomate de quatro genótipos, duas cultivares de tomateiro (*Solanum lycopersicum* L.), cultivares ‘Santa Clara’ e ‘Rio Grande’, genótipo selvagem *Solanum pennellii* e a cultivar WELL (Water Economy Locus in *Lycopersicum*), em dois regimes de umidade do solo: bem irrigado (WW) e déficit hídrico a 30% (WD). Portanto, o objetivo do presente estudo é avaliar as características morfoanatômicas radiculares dos tomateiros submetido ao déficit hídrico controlado.

## **MATERIAL E MÉTODOS**

### **Material vegetal, condições de cultivo e delineamento experimental**

Neste trabalho avaliou-se, em casa de vegetação do setor de Botânica do Departamento de Biologia da UFLA, Lavras, MG, Brasil, duas cultivares de tomateiro (*Solanum lycopersicum* L.) ‘Santa Clara’ e ‘Rio Grande’, reconhecidos como suscetíveis à seca, WELL (Water Economy Locus in *Lycopersicon*) e seu parental selvagem *Solanum pennellii* (L716), os dois últimos com indicação de tolerância em relação à seca (Holtan e Hake, 2003; Zsögön, 2011).

Sementes desses genótipos foram doadas pelo Centro de Desenvolvimento e Transferência de Tecnologia – CDTT da Escola de Ciências Agrárias de Lavras - Departamento de Agricultura da Universidade Federal de Lavras – (DAG/ESAL/UFLA). As sementes foram postas para germinar em papel-filtro no dia 20 de fevereiro de 2022, a partir da germinação foram obtidas plântulas em câmara de germinação à 25 °C e fotoperíodo de 12 h. Quando as radículas das plântulas tinham cerca de 2 cm de comprimento (tempo total de cinco dias), elas foram transferidas para vasos rizotrons (tamanho: 42,5x29,5x3,5 cm, uma plântula para cada vaso), preenchidos com 2,8 L de areia lavada e substrato comercial Tropstrato (Vida verde®, composição: Casca de Pinus, Vermiculita, PG Mix 14.16.18, Nitrato de Potássio, Superfosfato Simples e Turfa), indicado para floreiras e vasos, na proporção de 1:1. Os vasos rizotron foram confeccionados conforme metodologia de Pires et al., (2020).

O experimento com cultivo dos quatro genótipos de tomateiros foi desenvolvido no delineamento inteiramente casualizado, com oito tratamentos, em esquema fatorial 2x4 (duas condições hídricas e quatro genótipos), com seis repetições, tendo na unidade experimental uma planta por vaso. As condições hídricas avaliadas incluíram plantas mantidas a 100% da capacidade de campo (WW), e submetidas a déficit hídrico (WD). Nesse último caso, o déficit hídrico moderado iniciou no 23º dia após transplântio (DAT), submetendo as plantas a 70% da capacidade de campo, aumentando o déficit 10% a cada 7 dias, atingindo 30% aos 51 DAT e mantida nesse ponto até 57 DAT, com plantas nas fases iniciais do estágio reprodutivo. Nessa data foram realizadas as avaliações anatômicas e fisiológicas dos efeitos do déficit hídrico.

As plantas foram mantidas em casa de vegetação com temperatura controlada de  $25 \pm 2$  °C, com umidade relativa de 50%, radiação fotossinteticamente ativa (RFA) de  $\approx 1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  e fotoperíodo com média de 12 horas no claro e 12 horas no escuro. Foram feitas ao 54 DAT avaliações da luminosidade na casa de vegetação, onde apontaram para às 9 horas =  $491,5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , às 12 horas =  $959 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , e às 15 horas =  $506,0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , gerando uma média de  $652 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ .

Em cada condição hídrica, a umidade dos vasos foi monitorada por meio de sensores de umidade resistivo instalado em um vaso em cada condição hídrica, com modulo comparador de voltagem LM393 e regulados com um microcontrolador Arduino Mega2560, que acionava o sistema de irrigação quando a umidade do composto atingia a capacidade de campo pré-determinada para cada regime hídrico. A reposição de água em todos os vasos foi realizada com solução nutritiva de Hoagland e Arnon (1950), a 40 % de força iônica.

### **Ângulo do sistema radicular**

Aos 55 DAT, os vasos foram escaneados em Scanner A3 (1200S, Mustek, China) e todas as análises realizadas com auxílio o software ImageJ. O ângulo do sistema radicular foi obtido entre o início da raiz principal na borda superior do composto e o limite das raízes secundárias na lateral do vaso rizotron. A representação da arquitetura do sistema radicular foi realizada com seis imagens sobrepostas e a configuração de Time-Lapse Color Coder (LUT-Spectrum).

### **Análises anatômicas radiculares**

Aos 57 DAT, os vasos rizotrons foram desmontados e coletada raízes do ápice radicular com aproximadamente 24 cm de comprimento e fixadas em FAA a 70% (Johansen, 1940). Posteriormente, realizados cortes nas posições de **6, 12, 14, 16, 18 e 20cm, a partir da ponta da raiz em direção à base radicular**, desidratadas em concentração crescente de etanol (70, 80, 90 e 100%), com intervalos de 2 horas em temperatura ambiente, infiltradas por 24 horas em historesina (Leica Microsystems, Heidelberg, Alemanha). As secções transversais (espessura de 7 µm) obtidos com auxílio de micrótomo rotativo semiautomático, corados com azul de toluidina à 0,05% (w/v) (Feder e O'Brien, 1968) e montadas lâminas permanentes com Entellan (Merck, Darmstadt, Germany). As lâminas foram fotografadas com câmera acoplada ao microscópio (Eclipse E100-LED; Nikon, Tóquio, Japão). Os dados anatômicos quantitativos foram obtidos com auxílio do software ImageJ e ocorreram nos cortes de 20 cm, a partir do ápice radicular, nos quais todos os tecidos estavam diferenciados. Foram determinadas as espessuras da epiderme, exoderme, córtex, endoderme; diâmetro do metaxilema; áreas do cilindro vascular e córtex.

### **Índice de plasticidade de distância relativa (RDPI)**

Para verificar o grau de plasticidade das diferentes variáveis analisadas no presente estudo foi utilizado o índice de plasticidade de distância relativa (RDPI), calculado conforme descrito anteriormente (Valladares et al., 2006). Foram testados seis indivíduos de cada genótipo de tomateiro (j =1, 2, 3, 4, 5, 6,) em cada regime hídrico (i =1, 2). O RDPI foi calculado como:

$$\Sigma(d_{ij} \rightarrow i'j' / (xi'j' + x_{ij})) / n$$

Soma total → (diferença da repetição WW-WD / soma da repetição WW+WD)/6

Onde  $n$  é o número de distâncias e foi descrito anteriormente (Valladares et al., 2006). O RDPI foi calculado com os dados de uma determinada variável  $x$  obtido aos 57 DAT.

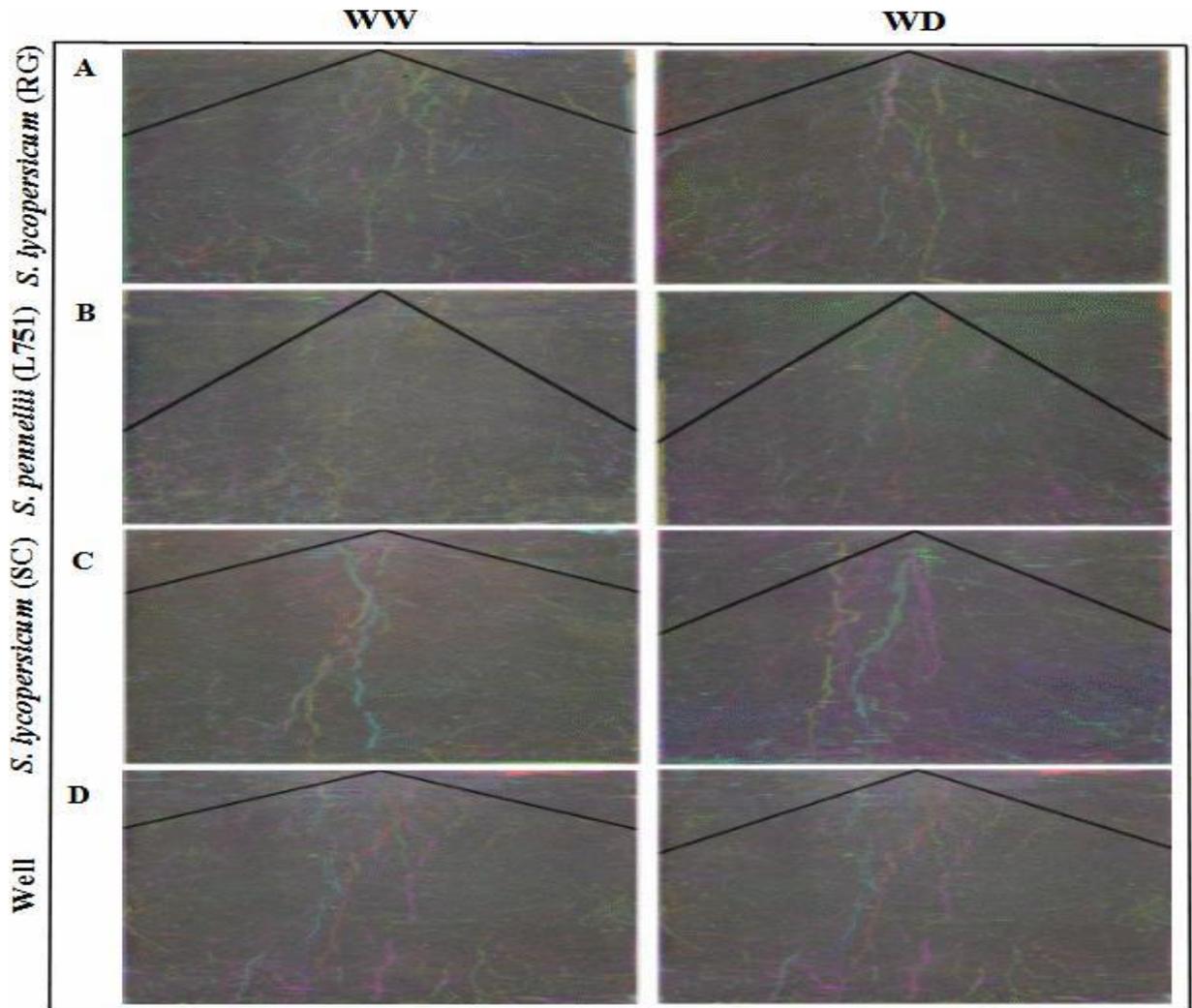
### **Análises estatísticas**

Os dados foram testados quanto à normalidade pelo teste de Shapiro-Wilk e dados não normais foram transformados (log e box cox). As médias foram submetidas à análise de variância (ANOVA), seguido do teste Scott-Knott. Todas as análises foram realizadas com auxílio do software Sisvar 5.0 (Ferreira, 2011).

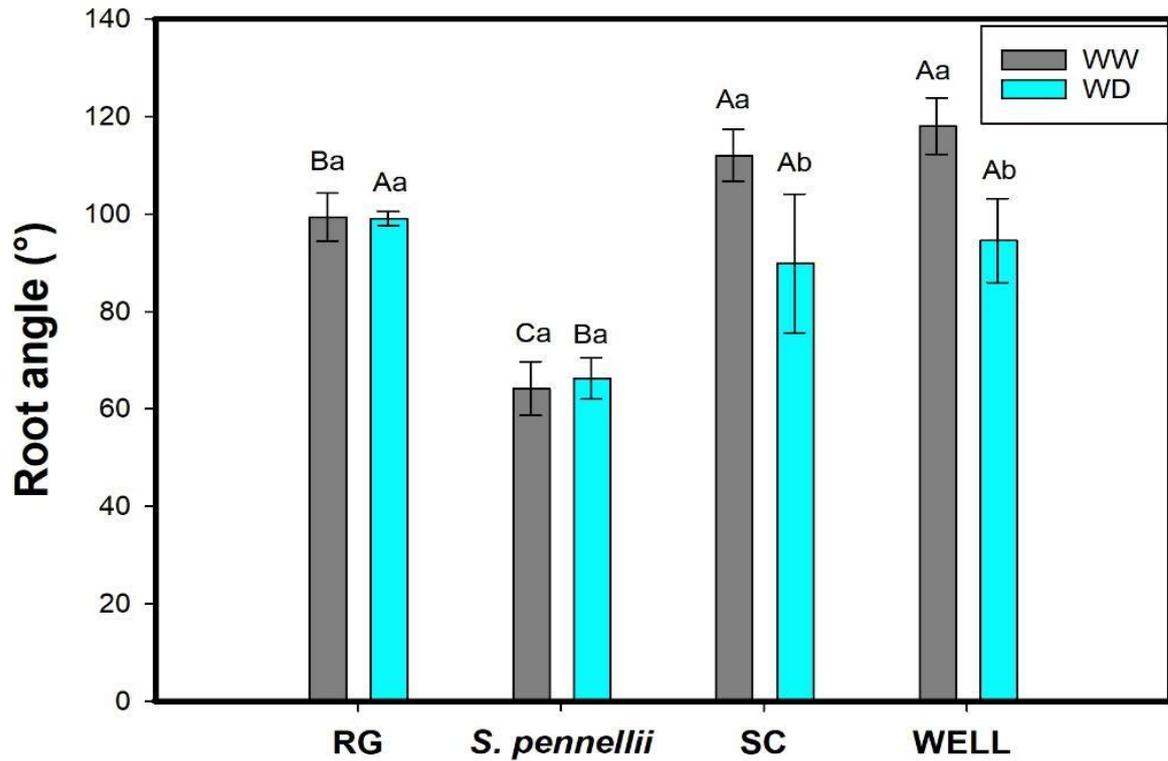
## **RESULTADOS**

### **Ângulo do sistema radicular**

Em WD o ângulo da raiz na cultivar ‘Santa Clara’ e no genótipo WELL se apresentaram mais estreito em relação a condição hídrica WW (Figura 1C, D; Figura 2). Entre os genótipos, *S. pennellii* apresentou o menor ângulo em ambas condições impostas, WW e WD (Figura 1B; Figura 2). A cultivar ‘Rio Grande’ e o genótipo *S. pennellii* não apresentaram diferenças significativas entre as condições hídricas impostas para o ângulo de inserção da raiz (Figura 1A, B; Figura 2).



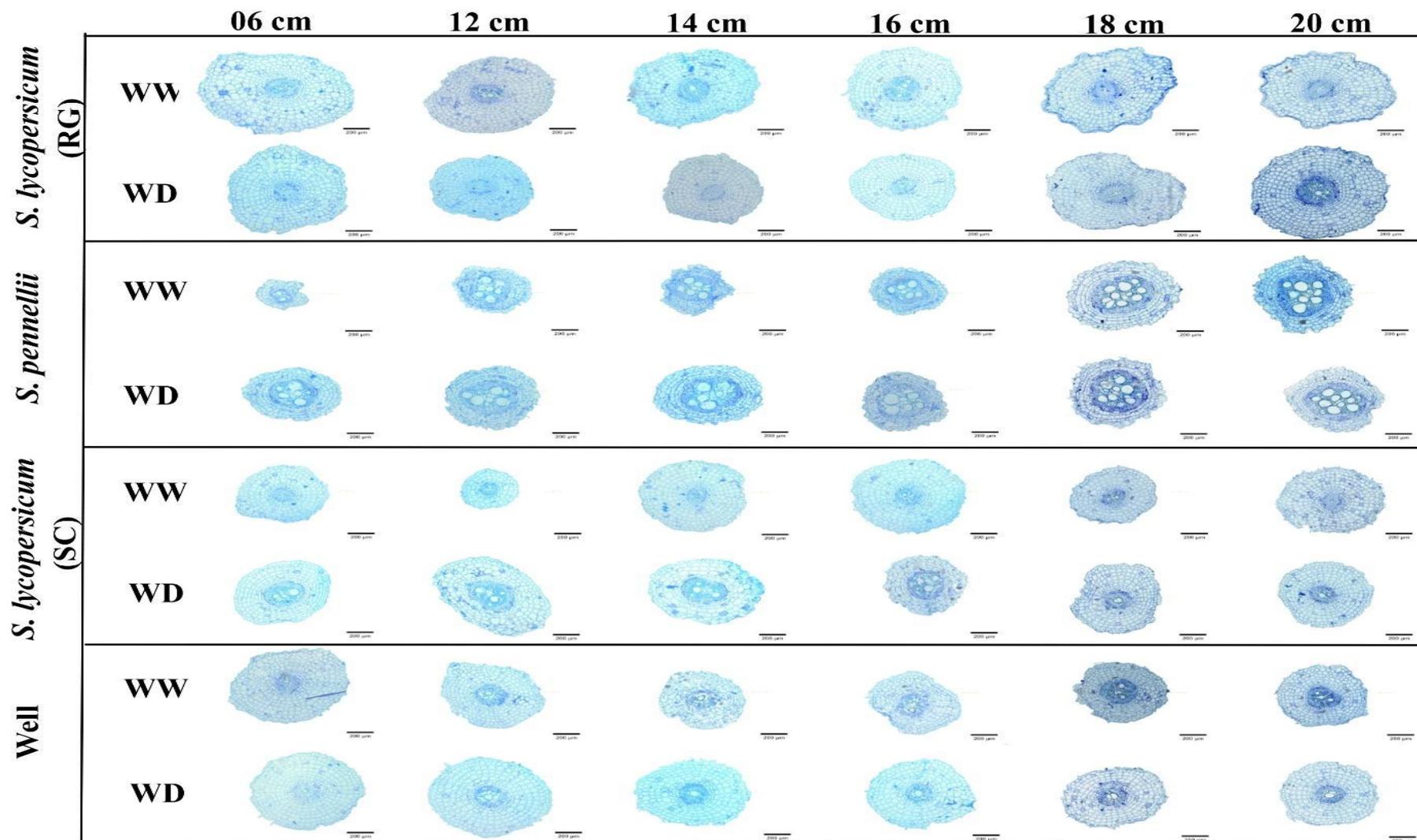
**Figura. 1.** Ângulo do sistema radicular de genótipos de tomateiro ‘Santa Clara’, ‘Rio Grande’, *Solanum pennellii* e WELL nas condições hídricas de plantas bem regadas (WW) e déficit hídrico (WD). UFLA Lavras-MG 2023.



**Figura. 2.** Médias do ângulo do sistema radicular de genótipos de tomateiro ‘Santa Clara’, ‘Rio Grande’, *Solanum pennellii* e WELL cultivados em casa de vegetação na capacidade de campo do substrato (WW), e sob déficit hídrico (WD). UFLA Lavras-MG 2023.

### Características anatômicas radiculares

Para todos os genótipos em estudo, os tecidos radiculares apresentaram diferenciação em ambas condições hídrica (WD e WW) aos 20cm, com estruturação completa de tecidos observados nos cortes anatômicos em diferentes posições, obtidos a partir da ponta de raiz (Fig. 3). Para mensuração anatômica dos tecidos radiculares utilizou-se imagens de secções anatômicas radiculares aos 20cm da ponta raiz.



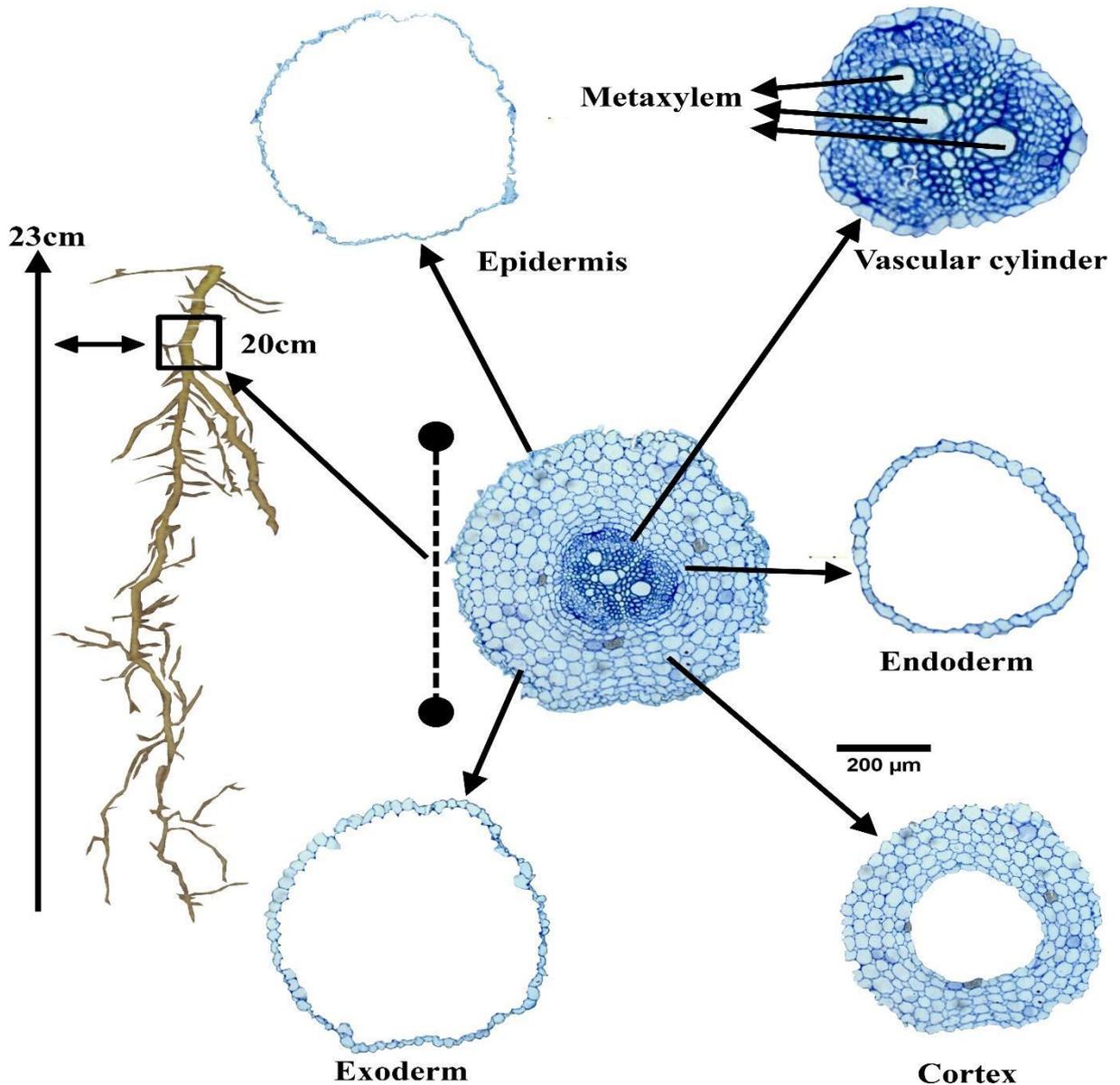
**Figura. 3.** Secções transversais em diferentes regiões de raízes de genótipos de tomateiro ‘Santa Clara’, ‘Rio Grande’, *Solanum pennellii* e WELL cultivados em casa de vegetação na capacidade de campo do substrato (WW), e sob déficit hídrico (WD). UFLA Lavras-MG 2023.

Para os parâmetros anatômicos radiculares em estudo (Figura 4), não houve significância entre as condições hídricas para espessura e área total do córtex radicular e diâmetro do metaxilema (Tabela 1). A condição WD de forma isolada promoveu redução na espessura do córtex e diâmetro do metaxilema, onde *S. pennellii* se destaca com o maior diâmetro de metaxilema e menor espessura do córtex.

**Tabela 1.** Espessura do córtex, área total do córtex da raiz e diâmetro do metaxilema radicular de genótipos de tomateiros, cultivados em casa de vegetação, nas condições hídricas de plantas bem irrigadas (WW) e sob déficit hídrico (WD). UFLA Lavras-MG 2023.

Water condition	RCT ( $\mu\text{m}$ )	RCA (%)	RMD ( $\mu\text{m}$ )
WW	207.28 $\pm$ 37.94 a	84.72 $\pm$ 5.99 a	59.91 $\pm$ 26.88 a
WD	176.24 $\pm$ 43.73 b	82.19 $\pm$ 5.93 a	51.21 $\pm$ 20.27 b
Genotypes			
<i>S. lycopersicum</i> (RG)	230.13 $\pm$ 27.12 a	86.69 $\pm$ 3.94 a	35.97 $\pm$ 2.83 c
<i>S. pennellii</i> (L 751)	131.76 $\pm$ 24.91c	73.19 $\pm$ 5.47 b	102.71 $\pm$ 11.41 a
<i>S. lycopersicum</i> (SC)	185.75 $\pm$ 32.04 b	86.23 $\pm$ 2.85 a	42.07 $\pm$ 5.16 b
WELL (Híbrido)	219.41 $\pm$ 16.64 a	87.70 $\pm$ 1.63 a	41.49 $\pm$ 2.74 b

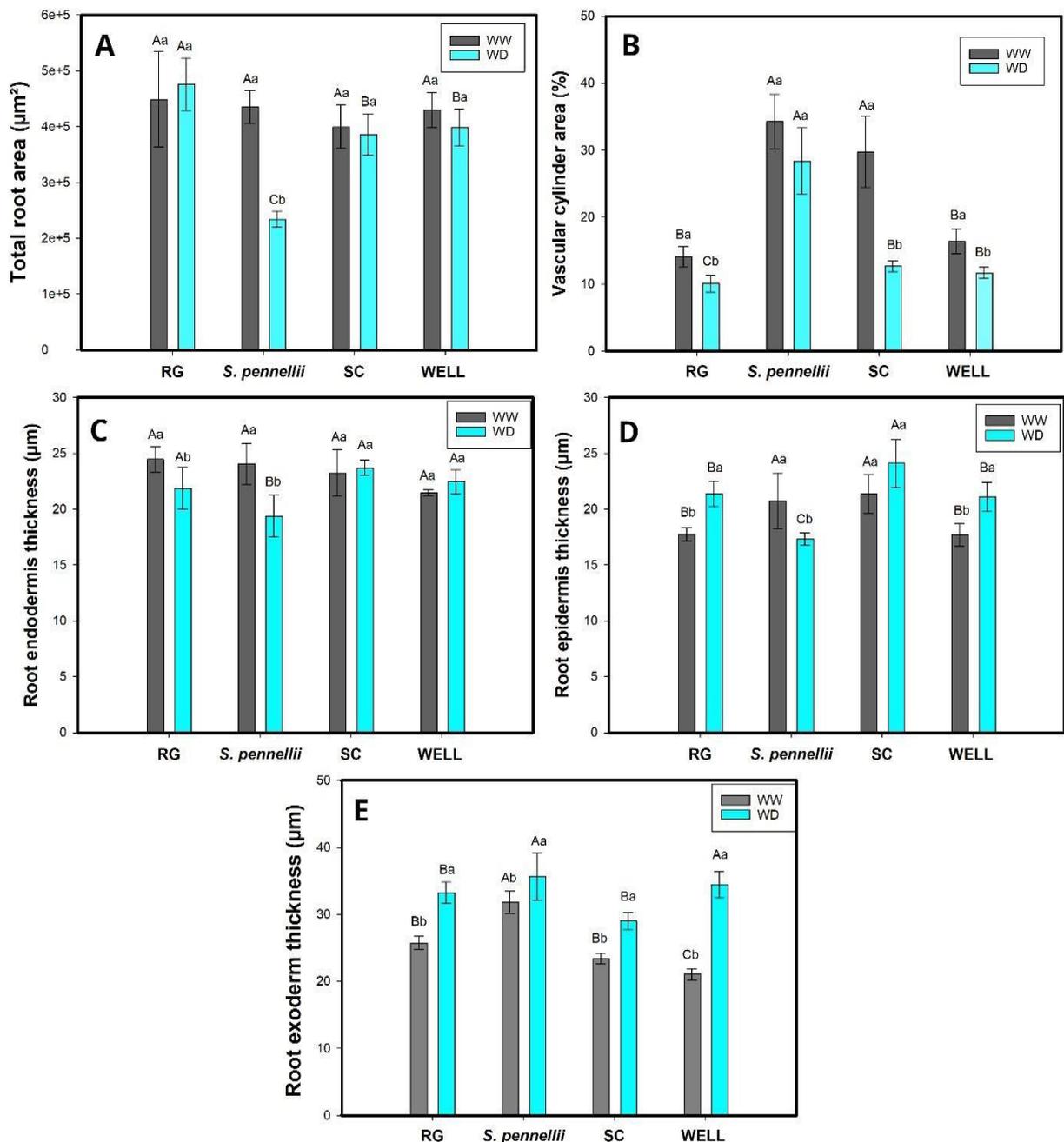
Médias seguidas de letras iguais nas condições hídricas e genótipos, nas colunas, não diferiram entre si pelo teste de Scott-Knott a 5% de probabilidade. Abreviação: RCT: Root cortex thickness; RCA: Root cortex área; RMD: Root metaxylem diameter.



**Figura 4.** Secção transversal da raiz com destaque para diferentes partes de interesse de estudo. Imagem raiz genótipo WELL em condição bem irrigada (WW). UFLA Lavras-MG 2023.

Com alterações entre condições hídricas e genótipos na anatomia da raiz, houve significância estatística para área total da raiz, área do cilindro vascular, espessura da endoderme, espessura da epiderme e da exoderme (Figura 5 A-E). *S. pennellii* apresentou forte redução para área total da raiz no WD (Figura 5 A). Na área do cilindro vascular radicular, a cultivar ‘Santa Clara’ e o genótipo *S. pennellii* apresentaram redução para WD (Figura 5 B). A espessura da endoderme sofreu redução para WD na cultivar ‘Rio Grande’ e no genótipo *S. pennellii* (Figura 5 C). A espessura da epiderme obteve acréscimo na condição WD para as cultivares ‘Rio Grande’ e ‘Santa Clara’ e também no genótipo WELL. Para o genótipo *S.*

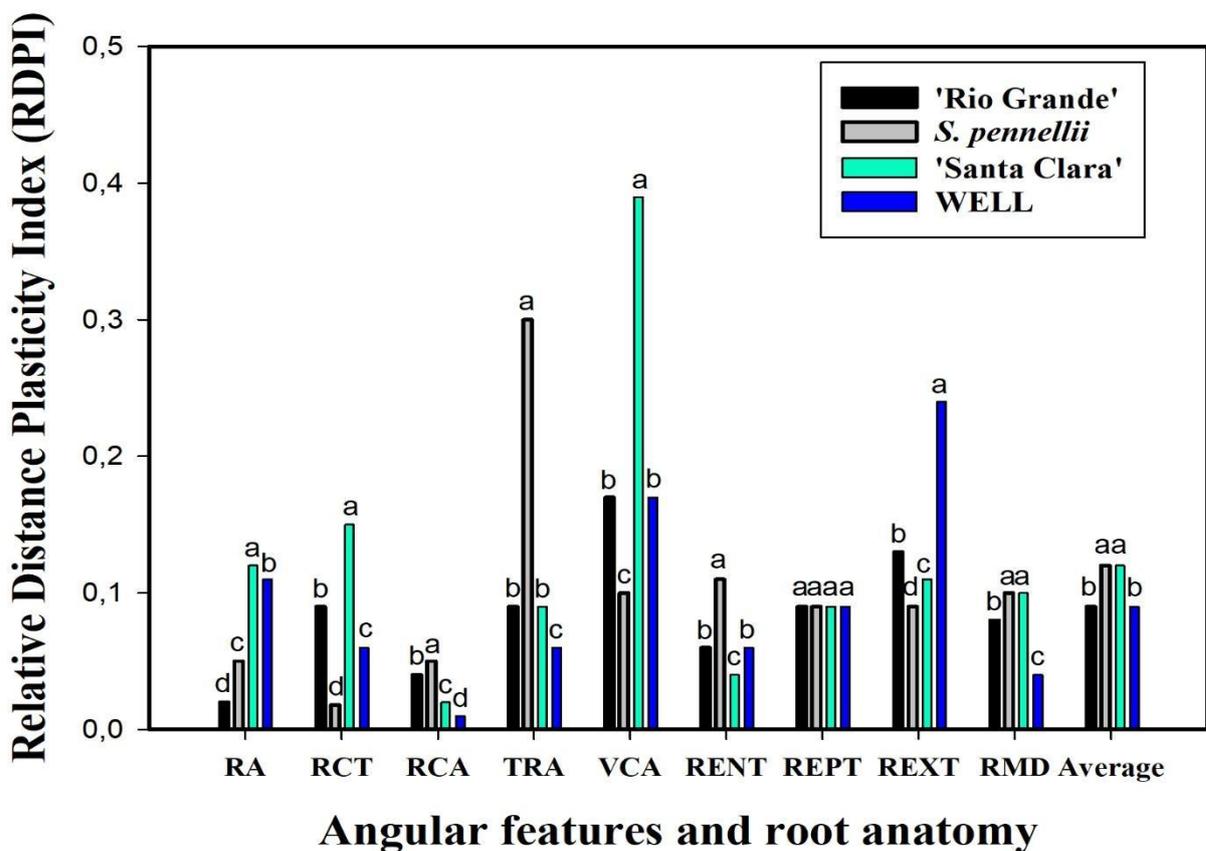
*pennellii* houve redução no WD (Figura 5 D). Todos genótipos em estudo apresentaram acréscimo na condição WD para espessura da exoderme (Figura 5 E).



**Figura 5.** Características anatômicas radiculares de genótipos de tomateiro ‘Santa Clara’, ‘Rio Grande’, *Solanum pennellii* e WELL, cultivados em casa de vegetação na capacidade de campo do substrato (WW), e sob déficit hídrico (WD). UFLA Lavras-MG 2023. Médias seguidas de letras iguais, maiúscula para genótipos e minúscula para condições hídricas, respectivamente não diferiram entre si pelo teste de Scott-Knott a 5% de probabilidade.

### Índice de plasticidade de distância relativa (RDPI)

O genótipo selvagem *S. pennellii* apresentou maior RDPI para cinco das nove características fenotípicas avaliadas (RCT: espessura do corte; RCA: área do córtex; RENT: espessura da endoderme; TRA: área total; RMD: diâmetro do metaxilema). A cultivar ‘Santa Clara’ apresentou maior RDPI para três características (RA: ângulo radicular; VCA: área do cilindro vascular; RMD). O genótipo WELL respondeu com maior plasticidade em uma característica (REXT: espessura da exoderme). Para espessura da epiderme (REPT), os genótipos em estudo apresentaram o mesmo RDPI. *S. pennellii* e a cultivar ‘Santa Clara’ apresentaram as maiores médias no RDPI (Figura 6).



**Figura 6.** Índice de plasticidade de distância relativa (RDPI) radicular de genótipos de tomateiro ‘Santa Clara’, ‘Rio Grande’, *S. pennellii* e WELL, cultivados em casa de vegetação na capacidade de campo do substrato (WW), e sob déficit hídrico (WD). UFLA Lavras-MG 2023.

### DISCUSSÃO

As raízes são os primeiros órgãos a sentir a desidratação do solo e, portanto, desempenham um papel importante na adaptação das plantas às condições de déficit hídrico (Zingaretti et al., 2013; Ouiang et al., 2020). Sob déficit hídrico controlado foi observado com

o mapeamento de ângulo que a cultivar ‘Santa Clara’ e genótipo Well apresentaram na condição WD redução de inserção angular do sistema radicular, podendo ser a procura para uma maior eficiência na captação hídrica e indicando a tentativa de adaptação a condições de baixa disponibilidade hídrica. *S. pennellii* apresentou o menor ângulo entre os genótipos nas duas condições hídricas. O ângulo de crescimento da raiz é geralmente definido como o grau entre a horizontal e a raiz (Kol et al., 2022; Lynch., 2022). O ângulo estreito de crescimento da raiz promove um crescimento radicular mais profundo e está frequentemente associado a um melhor acesso à água e nutrientes em solos profundos durante a seca (Alahmad et al., 2019, Pires et al., 2020).

Os genótipos ‘Rio Grande’ e ‘Santa Clara’ frente a situação de baixa disponibilidade hídrica aumentaram a espessura da exoderme. No caso do estresse hídrico essa camada pode impedir a saída de água dos feixes de xilema para o solo, evitando a desidratação (Enstone et al., 2003; Peña-Valdivia et al., 2005; Magalhães et al., 2012). Ouyang et al., (2020) comentam que estudos anteriores indicam que as características estruturais da exoderme e endoderme da raiz, ou seja, bandas de Caspary, lamelas de suberina, deposição de lignina e paredes terciárias, são ajustadas em resposta ao déficit hídrico. A cultivar ‘Rio Grande’ também aumentou para WD a espessura da epiderme e apresentou redução na espessura da endoderme. Uma explicação para esse comportamento poderia ser o aumento do papel da epiderme como barreira por não possuir uma endoderme tão espessa (Souza et al., 2009; Magalhães et al., 2012). A cultivar ‘Santa Clara’ reduziu sua área de cilindro vascular podendo estar relacionado a diminuir o risco de embolias, conforme relatado por Pires et al., (2018) e seu estudo com a cultura do milho.

Para condicionar sua barreira apoplástica, o genótipo WELL apresentou em WD o aumento das espessuras da epiderme e exoderme e redução da área do cilindro vascular, afastando vasos do xilema da periferia radicular e evitando assim a perda de água. Oyig et al., (2020) relatam que em seu estudo com cevada a formação de camadas celulares de paredes espessas e suberizadas na periferia da raiz e ao redor do estelo foi evidente nas raízes com estresse hídrico, sendo uma resposta adaptativa ao déficit hídrico.

*S. pennellii* sob déficit hídrico reduziu a área da secção transversal total da raiz, espessura da endoderme e epiderme, e para compensar a barreira apoplástica aumentou a espessura da exoderme. Sem significância estatística o genótipo selvagem apresentou maiores diâmetros para o metaxilema e área do cilindro vascular entre os genótipos em estudo em ambas condições, podendo a proximidade do feixe vascular com a área periférica da raiz ser um fator que facilita a absorção hídrica. Prince et al., (2017) comentaram que maiores metaxilemas

diminuem o custo metabólico para que as raízes atinjam maiores profundidades no solo a fim de otimizar o transporte de água.

Muitos estudos levantaram a hipótese de que a plasticidade funciona como uma forma das plantas se adaptarem a condições ambientais variáveis. Portanto, a plasticidade permite um certo grau de adaptação sem a necessidade de alterações genéticas (Potvin e Tousignant, 1996; Valladares et al., 2006; Pires et al., 2020). O genótipo selvagem *S. pennellii* apresentou maior plasticidade na maioria das características, contribuindo para sua manutenção hídrica. Pires et al., (2020) e Vilela e González-Paleo, (2015) relataram que as espécies selvagens são expostas à seleção natural para sobrevivência contínua, enquanto as espécies domesticadas são submetidas à seleção artificial que enfatiza o rendimento ideal. A cultivar ‘Rio Grande’ e o genótipo WELL apresentaram menor plasticidade entre as características estudadas. Por outro lado, a cultivar comercial ‘Santa Clara’ procurou estabelecer manutenção hídrica em 33% das características estudadas. Os resultados de plasticidade fenotípica de genótipos de tomate demonstraram que as cultivares comerciais diferem do genótipo selvagem *S. pennellii* em suas reações a baixa disponibilidade hídrica. Contrariando sua origem genética, WELL não apresentou características fenotípicas esperadas em relação a seu progenitor *S. pennellii*.

## CONCLUSÃO

A baixa disponibilidade hídrica de forma controlada proporcionou mudanças fenotípicas radiculares nos tomateiros estudados. As cultivares ‘Rio Grande’ e ‘Santa Clara’ promoveram modificações em algumas de suas características na anatomia radicular no intuito de regular seu mecanismo de hidratação. Entretanto a cultivar ‘Santa Clara’ apresentou uma maior plasticidade em relação a cultivar ‘Rio Grande’.

Apesar de sua relação parentesco com *S. pennellii*, o genótipo WELL não se comportou como esperado em relação à baixa disponibilidade hídrica. Diferentemente seu antecessor selvagem apresentou parâmetros radiculares tolerantes à seca demonstrado por suas características morfoanatômicas e maior plasticidade entre os genótipos em estudo.

Este conjunto de características contribuíram para a tolerância dos tomateiros na condição de déficit hídrico com caracteres que podem ser selecionados e contribuir com programas de melhoramento genético.

## REFERÊNCIAS

- Alahmad, S., El Hassouni, K., Bassi, F.M., Dinglasan, E., Youssef, C., Quarry, G., Aksoy, A., Mazzucotelli, E., Juhász, A., Able, J.A., Christopher, J., Voss-Fels, K.P., Hickey, L.T., 2019. A major root architecture QTL responding to water limitation in durum wheat. *Front. Plant Sci.* 10, 1–18. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00436>.
- Amtmann, A., Bennett, M. J., and Henry, A. (2022). Root phenotypes for the future. *Plant Cell Environ.* 45 (3), 595–601. doi: 10.1111/pce.14269
- Enstone, D. E.; Peterson, A.; Ma, F (2003). Root endodermis and exodermis: structure, function, and responses to the environment. *Journal of Plant Growth Regulation*, Berlin, v. 21, p. 335-351.
- Farooq, M., M. Hussain, A. Wahid and Siddique, K.H.M. 2012. Drought Stress in Plants: An Overview. Chapter-1 p 1-4 In: R. Aroca (ed.), *Plant Responses to Drought Stress* Springer-Verlag Berlin Heidelberg
- Food and Agriculture Organization (FAO). 2023a. Disponível em: <https://www.fao.org/home/en/>. Acesso 20 de junho, 2023.
- Food and Agriculture Organization (FAO). 2023b. Disponível em: <https://www.fao.org/land-water/databases-and-software/crop-information/tomato/en/>. Acesso 30 de junho, 2023.
- Hernandez-Espinoza L H, Barrios-Masias F H, (2020) Physiological and anatomical changes in tomato roots in response to low water stress, *Scientia Horticulturae*, Volume 265, ISSN 0304-4238. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2020.109208>.
- Jangid, Krishna & Dwivedi, Padmanabh. (2016). Physiological Responses of Drought stress in Tomato: A Review. *International Journal of Agriculture, Environment and Biotechnology*. 9. 53. 10.5958/2230-732X.2016.00009.7.
- Kou, X.; Han, W.; Kang J.; (2022). Responses of root system architecture to water stress at multiple levels: A meta-analysis of trials under controlled conditions. *Frontiers in Plant Science*. V. 13. DOI=10.3389/fpls.2022.1085409. ISSN=1664-462X
- Lynch, J. P. (2022). Harnessing root architecture to address global challenges. *Plant J.* 109 (2), 415–431. doi: 10.1111/tpj.15560
- Magalhães, P. C.; et al. (2012). Efeitos do estresse hídrico na produção de grãos e na fisiologia da planta de milho. *Sete Lagoas: Embrapa Milho e Sorgo*. 37 p. : il. – (Boletim de Pesquisa e Desenvolvimento / Embrapa Milho e Sorgo, ISSN 1679-0154; 51).
- Marouelli, W. A.; Silva, W. L. C. Irrigação por gotejamento do tomateiro industrial durante o estágio de frutificação, na região do cerrado. *Horticultura Brasileira*, Brasília, v.24, n.3, p.342-346, 2006.

Morales, R G F, et al., (2015) Caracterização do tomateiro submetido ao déficit hídrico. *Scientia Agraria*, Curitiba, v. 16, n. 1, p. 9-17, jan./fev. 2. DOI: 10.5380/rsa.v16i1.41042.

Ouyang, W., Yin, X., Yang, J. *et al.* (2020). Comparisons with wheat reveal root anatomical and histochemical constraints of rice under water-deficit stress. *Plant Soil* 452, 547–568. <https://doi.org/10.1007/s11104-020-04581-6>

Oyiga BC, Palczak J, Wojciechowski T, Lynch JP, Naz AA, León J, Ballvora A (2020). Genetic components of root architecture and anatomy adjustments to water-deficit stress in spring barley. *Plant Cell Environ.* 2020 Mar;43(3):692-711. doi: 10.1111/pce.13683. Epub 2019 Dec 30. PMID: 31734943.

Peña-Valdivia, C. B.; Sánchez-Urdaneta, A. B.; Trejo, C.; Aguirre R. R.; Cárdena, S, S. E. (2005). Root anatomy of drought sensitive and tolerant maize (*Zea mays* L.) seedlings under different water potentials. *Cereal Research Communications*, Szeged, v. 33, p. 705-712.

Peterson CA, Cholewa E (1998) Structural modifications of the apoplast and their potential impact on ion uptake. *Z Pflanzenernährung Bodenkunde* 161:521–531

Pires, M. V.; et al. (2018). MODIFICAÇÕES ANATÔMICAS RADICULARES DE DOIS GENÓTIPOS DE MILHO SOB DÉFICIT HÍDRICO. XXXII Congresso Nacional de Milho e Sorgo. Disponível em: <https://ainfo.cnptia.embrapa.br/digital/bitstream/item/182794/1/Modificacoes-anatomicas.pdf>. Acesso 24 de junho, 2023.

Pires, M. V.; de Castro, E. M.; de Freitas, B. S. M.; Lira, J. M. S.; Magalhães, P. C.; Pereira, M. P. (2020). Yield-related phenotypic traits of drought resistant maize genotypes. *Environmental and Experimental Botany* 171:103962. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2019.103962>

Potvin, C., Tousignant, D., 1996. Evolutionary consequences of simulated global change : genetic adaptation or adaptive phenotypic plasticity. *Oecologia* 108, 683–693. <https://doi.org/10.1007/BF00329043>.

Prince, S. J.; Murphy, M.; Mutava, R.N.; Durnell, L. A.; Valliyodan, B.; Shannon, J. G.; Nguyen, H. T (2017). Root xylem plasticity to improve water use and yield in water-stressed soybean. *Journal of Experimental Botany*, Oxford, v. 68, n. 8, p. 2027-2036, 2017.

Souza, T. C.; Castro, E. M.; Pereira, F. J.; Parentoni, S. N.; Magalhães, P. C. Morpho-anatomical characterization of root in recurrent selection cycles for flood tolerance of maize (*Zea mays* L.). *Plant, Soil and Environment*, v. 55, p. 504-510, 2009.

Torrecillas A, et al (1995) Water relations of two tomato species under water stress and recovery. *Plant Science*, London, ISSN 0168-9452, [https://doi.org/10.1016/0168-9452\(94\)04048-6](https://doi.org/10.1016/0168-9452(94)04048-6).

Valladares, F., Sanchez-Gomez, D., Zavala, M.A., 2006. Quantitative estimation of phenotypic plasticity: bridging the gap between the evolutionary concept and its ecological applications. *J. Ecol.* 94, 1103–1116. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2006.01176>

Vilela, A.E., González-Paleo, L., 2015. Changes in resource-use strategy and phenotypic plasticity associated with selection for yield in wild species native to arid environments. *J. Arid Environ.* 113, 51–58. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2014.09.005>.

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