



**RAFAEL GUSTAVO FERREIRA MORALES**

**RESISTÊNCIA AO DÉFICIT HÍDRICO EM  
FAMÍLIAS DE TOMATEIRO DERIVADOS DE  
*Solanum pennellii***

**LAVRAS-MG**

**2012**

**RAFAEL GUSTAVO FERREIRA MORALES**

**RESISTÊNCIA AO DÉFICIT HÍDRICO EM FAMÍLIAS DE  
TOMATEIRO DERIVADOS DE *Solanum pennellii***

Tese apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Agronomia/Fitotecnia, área de concentração Produção Vegetal, para a obtenção do título de Doutor.

Orientadora

Dra. Luciane Vilela Resende

**LAVRAS - MG**

**2012**

**Ficha Catalográfica Preparada pela Divisão de Processos Técnicos da  
Biblioteca da UFLA**

Morales, Rafael Gustavo Ferreira.

Resistência ao déficit hídrico em famílias de tomateiro  
derivados de *Solanum pennellii* / Rafael Gustavo Ferreira Morales. –  
Lavras : UFLA, 2012.

93 p. : il.

Tese (doutorado) – Universidade Federal de Lavras, 2012.

Orientador: Luciane Vilela Resende.

Bibliografia.

1. Estresse hídrico. 2. Tolerância a seca. 3. Eficiência do uso da  
água. 4. *Solanum lycopersicum*. I. Universidade Federal de Lavras.  
II. Título.

CDD – 635.64223

**RAFAEL GUSTAVO FERREIRA MORALES**

**RESISTÊNCIA AO DÉFICIT HÍDRICO EM FAMÍLIAS DE  
TOMATEIRO DERIVADO DE *Solanum pennellii***

Tese apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Agronomia/Fitotecnia, área de concentração Produção Vegetal, para a obtenção do título de Doutor.

APROVADA em 04 de julho 2012.

Dr. Lázaro Eustáquio Pereira Peres	LCB/ESALQ
Dr. Juliano Tadeu Vilela de Resende	DEAGRO/UNICENTRO
Dr. Wilson Roberto Maluf	DAG/UFLA
Dr. Luiz Antonio Augusto Gomes	DAG/UFLA



Dra. Luciane Vilela Resende  
Orientadora

**LAVRAS - MG**

**2012**

*Aos Profs. Dra. Luciane Vilela Resende e Dr. Juliano Tadeu Vilela de Resende,  
pelo apoio, ensinamento e carinho, principalmente pelo companheirismo desde  
que nos conhecemos*

**OFEREÇO**

*A minha namorada e futura esposa... Rafaela Carminatti*

**DEDICO.**

## **AGRADECIMENTOS**

A Deus, por ser meu guia e companheiro em momentos de escuridão, concedendo-me saúde e perseverança durante a minha caminhada.

A Universidade Tecnológica Federal do Paraná e Universidade Estadual do Centro-Oeste, que permitiram chegar aqui. Em especial aos professores Idalmir dos Santos, Juliano Tadeu Vilela Resende e Marcos Ventura Faria, que são os responsáveis pela minha formação e acreditaram um dia no meu potencial.

À Universidade Federal de Lavras e ao Departamento de Agricultura, pela oportunidade de realizar o doutorado, pela estrutura, pelos serviços prestados pelos funcionários.

Ao CNPq, pela concessão da bolsa de estudos.

A Profª. Dra. Luciane Vilela Resende, pela orientação, ensinamentos, compreensão e pela agradável convivência. A sua confiança em meu desempenho acadêmico e a liberdade para a tomada das decisões fez com que a minha mentalidade e maneira de enxergar a pós-graduação mudassem muito.

Aos Professores Dr. Wilson Roberto Maluf, Dra. Fátima Conceição Rezende e Dr. Evaristo Mauro de Castro agradeço de forma especial, pela paciência e orientação durante esses anos, pela confiança depositada em mim, por sua amizade, ensinamentos e pelo exemplo de pessoa e profissional que pretendo seguir ao longo de minha vida.

À Hortiagro Sementes S.A., pela ajuda e apoio em todo o trabalho, material fornecido e espaço físico emprestado para execução do experimento.

Aos meus amigos e colegas de trabalho companheiros de todas as horas, Isadora, Josué, Alexandre, Eduardo, Hugo, Castanha, Lauro, Kim, Lucas e Aline, pela convivência e cumplicidade, pelas risadas, bons e maus momentos pelos quais passamos durante toda esta árdua caminhada.

A todos os professores, colegas e funcionários do departamento de Agricultura/Olericultura, pelos ensinamentos e agradável convivência.

É muito difícil agradecer a todos que de alguma maneira participaram direta ou indiretamente dessa fase da minha vida e espero não ter sido injusto com ninguém.

## RESUMO GERAL

Estresses ambientais, como o hídrico, constantemente provocam prejuízos na produção vegetal. Programas de melhoramento buscam genótipos que possam superar as adversidades climáticas, produzindo tanto no ambiente tido com o ideal, quanto nos ambientes estressantes. Para o tomateiro, foram obtidos alguns avanços com o cruzamento da espécie selvagem *Solanum pennellii* com microtomateiros, obtendo-se o genótipo WELL (Water Economy Lycopersicum Locus). Nesse caso, fez-se a introgressão de um locus da espécie selvagem no microtomateiro, sendo esse locus responsável por aumentar a eficiência no uso da água. Contudo, WELL ainda não está num *background* comercial, devendo-se realizar estudos para verificar a sua utilidade em programas de melhoramento. Com base no exposto, objetivou-se estudar no primeiro experimento as características morfofisiológicas das linhagens de tomateiro TOM-684 e M-82 quando submetidas a diferentes níveis de déficit hídrico. Com o aumento do déficit hídrico houve redução do número de folhas, da altura das plantas, da massa fresca das folhas, caule e sistema radicular, da transpiração, da condutância estomática e aumentou da temperatura foliar. Todas essas alterações podem ter influenciado, direta e indiretamente, na redução da taxa fotossintética e, conseqüentemente, na redução da produção de frutos. No segundo experimento foram utilizados caracteres morfológicos relacionados à resistência ao déficit hídrico para seleção de plantas em 20 famílias F<sub>3</sub>RC<sub>1</sub> advindas do cruzamento com o genótipo WELL. Cinco famílias se destacaram quanto à produção de frutos (T4, T5, T6, T15, T17) e, dentre as nove famílias avaliadas nos dois ambientes de cultivo, a T6 foi a mais produtiva, indicando boa estabilidade produtiva. As famílias T5 e T9 destacaram-se pela baixa incidência de podridão apical e maior conteúdo relativo de água na folha, sendo esses caracteres diretamente relacionados com a tolerância das plantas ao déficit hídrico. Para a seleção de plantas resistentes ao déficit hídrico, deve-se levar em consideração os seguintes caracteres: produção de frutos, altura da planta, número de folhas, conteúdo relativo de água na folha e a incidência de podridão apical. Dentre as 20 famílias avaliadas, a T5 e a T6 foram as que apresentaram os melhores resultados quando submetidas ao déficit hídrico e devem ser utilizadas em programas de melhoramento.

Palavras-chave: *Solanum lycopersicum*. *S. pennellii*. Déficit hídrico. Indicadores de déficit hídrico. Resistência à seca.

## GENERAL ABSTRACT

Environmental stress, such as drought stress, constantly cause production loss. Breeding programs search for genotypes which may overcome climate adversities, producing in ideal as well as in stressful environments. For tomato plant, some advances were obtained through crossing the wild species *Solanum pennellii* with micro-tomatoes, obtaining the genotype WELL (Water Economy Lycopersicum Locus). In this case, an introgression of a wild species locus in the micro-tomato was done, this locus being responsible for increasing water use efficiency. However, the WELL is not yet at commercial level, being necessary further studies for verifying its utility in breeding programs. Based on this, the first experiment aimed to study the morphological characteristics of tomato lines TOM-684 and M-82 when submitted to different levels of water deficit. With the increase of water deficit occurred reduction in the number of leaves, plant height, leaf, stem and root system fresh mass, transpiration, stomatal conductance and increase in leaf temperature. All these factors may have influenced, directly or indirectly, the reduction of photosynthetic rate and, consequently, the reduction of fruit production. In the second experiment, morphological parameters related to tolerance to drought stress were used for selecting plants in 20 families F<sub>3</sub>RC<sub>1</sub>, originated from the crossing with the WELL genotype. Five families were highlighted according to fruit production (T4, T5, T6, T15, T17) and, among the nine families evaluated in both cultivation environments, the T6 was the most productive, indicating good production stability. T5 and T9 families were highlighted for the low incidence of blossom-end rot and higher relative water content in the leaf, these parameters were directly related to water deficit plant tolerance. For selecting plants tolerant to water deficit, the following parameters should be taken into consideration: fruit production, plant height, number of leaves, relative water content in the leaves and the incidence of blossom-end rot. Among the 20 evaluated families, T5 and T6 presented the best results when submitted to water deficit and should be used in breeding programs.

Key words: *Solanum lycopersicum*. *S. pennellii*. Water deficit. Water deficit indicators. Resistance to drought.

## LISTA DE FIGURAS

### CAPÍTULO 2

- Figura 1 Massa fresca de folhas (A), caule (B) e sistema radicular (C) em diferentes níveis de umidade do solo. \*e\*\* - 5% e 1% de probabilidade de erro, respectivamente. ns- não significativo ..... 54
- Figura 2 Massa seca de folhas (A), caule (B) e sistema radicular (C) em diferentes níveis de umidade do solo. \*e\*\* 5% e 1% de probabilidade de erro, respectivamente..... 55
- Figura 3 Número de folhas (A), altura das plantas (B) e produção de frutos (C) em diferentes níveis de umidade do solo. \*e\*\* - 5% e 1% de probabilidade de erro, respectivamente ..... 56
- Figura 4 Condutância estomática nas linhagens de tomateiro TOM-684 e M-82 em diferentes níveis de umidade do solo. \*e\*\* - 5% e 1% de probabilidade de erro, respectivamente..... 62

### CAPÍTULO 3

- Figura 1 Conteúdo relativo de água nas folhas de dez famílias ( $F_3RC_1$ ) de tomateiro obtidas no cruzamento com o genótipo WELL..... 87

## LISTA DE TABELAS

### CAPÍTULO 2

Tabela 1	Correlação entre as características morfofisiológicas do tomateiro submetido a diferentes níveis de umidade do solo .....	57
Tabela 2	Efeito do déficit hídrico sobre a fotossíntese, CO <sub>2</sub> intercelular, transpiração, umidade intercelular e temperatura foliar de linhagens de tomateiro .....	59
Tabela 3	Características morfofisiológicas das linhagens de tomateiro M-82 e TOM-684 submetidas aos diferentes níveis de umidade do solo .....	63

### CAPÍTULO 3

Tabela 1	Efeito do déficit hídrico sobre a produção de frutos (PF), o número de frutos por planta (NFru), a massa média de frutos (MMF), altura de plantas, número de folhas por planta (NFol) e temperatura foliar de nove famílias de tomateiro obtidas no cruzamento com o genótipo WELL .....	80
Tabela 2	Efeito do déficit hídrico sobre a produção de frutos (PF), o número de frutos por planta (NFru), a massa média de frutos (MMF) e altura da planta de 20 famílias de tomateiro obtidas no cruzamento com o genótipo WELL .....	81
Tabela 3	Efeito do déficit hídrico sobre a incidência de podridão apical (PA), temperatura foliar (TF) e diâmetro superior, médio e inferior do caule de 20 famílias de tomateiro obtidas no cruzamento com o genótipo WELL .....	83

## SUMÁRIO

	<b>CAPÍTULO 1</b>	<b>Introdução Geral</b> .....	13
1	<b>INTRODUÇÃO</b> .....		13
2	<b>REFERENCIAL TEÓRICO</b> .....		16
2.1	<b>A água e sua relação com o tomateiro cultivado</b> .....		16
2.2	<b>Influência do déficit hídrico sobre a morfologia e fisiologia do tomateiro</b> .....		17
2.3	<b>Tensão de água no solo</b> .....		18
2.4	<b>Mecanismos de sobrevivência à seca</b> .....		19
2.4.1	<b>Estratégia de fuga à seca</b> .....		19
2.4.2	<b>Mecanismos de fuga à dessecação:</b> .....		20
2.4.3	<b>Mecanismos de tolerância à dessecação</b> .....		20
2.5	<b>Indicadores de déficit hídrico</b> .....		21
2.5.1	<b>Temperatura foliar</b> .....		21
2.5.2	<b>Condutância estomática</b> .....		22
2.5.3	<b>Conteúdo relativo de água na folha</b> .....		24
2.5.4	<b>Podridão apical</b> .....		25
2.5.5	<b>Características fitotécnicas</b> .....		27
2.5.5.1	<b>Produtividade</b> .....		27
2.5.5.2	<b>Sistema radicular</b> .....		28
2.6	<b>Melhoramento para resistência ao déficit hídrico</b> .....		29
2.7	<b>Obtenção de cultivares de tomateiro resistentes ao déficit hídrico</b> .....		31
2.7.1	<b>Germoplasma selvagem para tolerância a seca</b> .....		31
2.7.1.1	<i>Solanum pennellii</i> .....		32
2.7.1.2	<i>Solanum chilense</i> .....		33
2.7.2	<b>Introgessão de caracteres de espécies selvagens no tomateiro cultivado</b> .....		34
3	<b>CONSIDERAÇÕES GERAIS</b> .....		36
	<b>REFERÊNCIAS</b> .....		37
	<b>CAPÍTULO 2</b>	<b>Caracterização do tomateiro submetido ao déficit hídrico</b> .....	44
1	<b>INTRODUÇÃO</b> .....		46
2	<b>MATERIAL E MÉTODOS</b> .....		48
3	<b>RESULTADOS E DISCUSSÃO</b> .....		53
4	<b>CONCLUSÃO</b> .....		65
	<b>REFERÊNCIAS</b> .....		66

	<b>CAPÍTULO 3 Seleção de famílias de tomateiro utilizando caracteres relacionados à resistência ao déficit hídrico .....</b>	<b>69</b>
<b>1</b>	<b>INTRODUÇÃO .....</b>	<b>71</b>
<b>2</b>	<b>MATERIAL E MÉTODOS .....</b>	<b>74</b>
<b>3</b>	<b>RESULTADOS E DISCUSSÃO .....</b>	<b>79</b>
<b>4</b>	<b>CONCLUSÕES .....</b>	<b>89</b>
	<b>REFERÊNCIAS .....</b>	<b>90</b>

## **CAPÍTULO 1 Introdução Geral**

### **1 INTRODUÇÃO**

Poucos avanços foram obtidos pelos programas de melhoramento genético que visam à seleção de plantas resistentes ao déficit hídrico. Esse fato está relacionado à complexidade da característica, que é controlada por muitos genes com diferentes efeitos, sendo também afetada pela intensidade do estresse (BERNIER et al., 2008).

A resposta das plantas ao déficit hídrico está relacionada a uma rede complexa de mudanças morfológicas e fisiológicas. As alterações morfológicas podem ser de simples aferição, como redução do tamanho da planta e da folha, abscisão foliar e redução da produtividade; mas pode ser também mais complexa, como o aumento do volume do sistema radicular e redução da massa fresca e seca das diferentes partes da planta (parte aérea, frutos, caule e raiz) (TORRECILLAS et al., 1996). Essas alterações ocorrem, indiretamente, devido a uma série de mudanças fisiológicas, como redução do conteúdo de água na folha (HETHERINGTON; WOODWARD, 2003), fechamento dos estômatos (ROYER, 2001), deposição de cera na cutícula (KERSTIENS, 2006), redução da fotossíntese (SRINIVASA RAO; BHATT; SADASHIVA, 2001) e produção de solutos orgânicos que protegem as plantas de estresses por meio de diferentes rotas metabólicas (BOHNERT; JENSEN, 1996).

As diferentes respostas das plantas podem ser determinadas por medidas fisiológicas capazes de identificar a condição hídrica que as mesmas apresentam. Dentre esses indicadores, pode-se citar a temperatura foliar (KIRKHAM, 2005), o conteúdo relativo de água na folha (KATERJI et al., 1988; LAFITTE, 2002), a condutância estomática (KOCHLER; KAGE; STÜTZEL, 2007), o potencial de água na folha e no solo (KATERJI et al., 1988; BERGONCI et al., 2000), dentre

outros. A partir da identificação de indicadores confiáveis e que apresentem praticidade na utilização, será possível fazer seleção de genótipos resistentes ao déficit hídrico em programas de melhoramento.

A introgressão de caracteres relacionados à tolerância à seca por meio do melhoramento convencional é a base de vários programas de melhoramento. Porém, para o tomateiro, poucos avanços foram obtidos nesse sentido. Os fatores limitantes para utilização dessa técnica são a ausência de metodologias de seleção de genótipos superiores e a inconsistência das metodologias de indução de déficit hídrico. Uma alternativa para facilitar os estudos é cruzamento de espécies selvagens com microtomateiros, pois os mesmos apresentam porte reduzido e ciclo curto. Assim, obtêm-se ciclos rápidos de seleção com maior controle sobre a metodologia de indução a seca.

Dentre as principais espécies selvagens que se desenvolvem em ambientes áridos, destacam-se o *Solanum pennellii* e o *S. chilense*. Segundo Easlson e Richards (2009) a utilização de *S. pennellii* se deve a superioridade em relação ao tomate cultivado *S. lycopersicum* na eficiência do uso da água em ambientes de déficit hídrico. Esse genótipo também possui menor condutância estomática, respondendo mais rapidamente à seca, mantendo maior potencial de água nas folhas (TORRECILLAS et al., 1995).

Os principais avanços obtidos com o tomateiro foram obtidos pelo cruzamento da espécie selvagem *S. pennellii* com os microtomateiros, obtendo-se o genótipo WELL, um acrônimo para “Water Economy Locus in Lycopersicum” (ZSÖGÖN, 2012). Nesse caso, fez-se a introgressão de um locus da espécie selvagem no microtomateiro, sendo esse locus responsável por aumentar a eficiência no uso da água. Contudo, essa cultivar ainda não está num *background* comercial, devendo-se realizar estudos para verificar a sua utilidade para obtenção de cultivares comerciais de tomateiro com maior eficiência no uso de água e tolerantes à seca. A identificação de características morfológicas e a

compreensão dos mecanismos fisiológicos das plantas submetidas ao déficit hídrico, podem auxiliar na determinação de metodologias mais precisas na seleção de genótipos de tomateiro resistentes ao déficit hídrico.

Com base no exposto, objetivou-se estudar primeiramente as características morfofisiológicas do tomateiro quando submetido a diferentes níveis de déficit hídrico e, com base nesses resultados, indicar os melhores caracteres para utilizar na seleção de plantas com maior resistência ao déficit hídrico. No segundo experimento foram utilizados caracteres morfológicos, relacionados à resistência ao déficit hídrico, para seleção de plantas em 20 famílias  $F_3RC_1$  advindas do cruzamento com o genótipo WELL.

## **2 REFERENCIAL TEÓRICO**

### **2.1 A água e sua relação com o tomateiro cultivado**

O tomateiro é exigente quanto à umidade no solo, que deve ser suficiente para fornecer água às plantas, solubilizar os nutrientes e manter-se constante durante todo o ciclo. Grandes variações de disponibilidade de água podem ocasionar distúrbios fisiológicos como rachadura nos frutos (SRINIVASA RAO; BHATT; SADASHIVA, 2001) e podridão apical (TABATABAIE; GREGORY; HADLEY, 2004).

A demanda máxima de água ocorre durante o período de floração e crescimento dos frutos. Entretanto, não pode haver água em excesso a ponto de saturar o solo e tirar o oxigênio da zona radicular. As oscilações do teor de umidade do solo podem provocar rachaduras nos frutos, podridão apical, ocorrência de frutos ocos, queda de flores, além da redução no estabelecimento dos frutos (OZBAHCE; TARI, 2010). O excesso também pode causar o crescimento vegetativo excessivo, atraso na maturação e maior ocorrência de doenças.

A profundidade efetiva do sistema radicular do tomateiro, camada onde se encontram 80% a 90% de suas raízes, pode ser afetada por diversos fatores, tais como: textura do solo, fertilidade, práticas culturais, solos rasos, irrigações muito frequentes e horizontes fortemente diferenciados (ZOTARELLI et al., 2009). Assim, o manejo adotado pode influenciar diretamente a disponibilidade de água e, em muitos casos, torna-se um fator limitante para obtenção de elevadas produtividades.

Na fase inicial da cultura, a necessidade de água é menor, aumentando substancialmente durante a fase de frutificação. Recomenda-se a seguinte quantidade de água: 4 mm/dia (após o transplante até a abertura das primeiras

flores); 6 mm/dia (início da floração até o início da maturação dos frutos) e 7 mm/dia (após o início da maturação dos frutos) (FAVATI et al., 2009).

## **2.2 Influência do déficit hídrico sobre a morfologia e fisiologia do tomateiro**

Nos estádios iniciais de déficit hídrico, as plantas reduzem seu tamanho por meio da redução do crescimento e do número de folhas. Estas modificações são úteis para minimizar a perda excessiva de água e conservar a água disponível (CHAVES; OLIVEIRA, 2004). A redução no tamanho da folha é consequência do déficit hídrico, pois a expansão depende da pressão de turgescência que por sua vez é dependente do potencial hídrico (TORRECILLAS et al., 1996). Em contrapartida, as raízes podem usar mais energia para o seu crescimento buscando umidade em profundidade, ocorrendo isso pela redistribuição dos fotoassimilados devido à redução de consumo na parte superior da planta.

Essas mudanças na folha e no crescimento das raízes ocorrem sob condições de déficit hídrico lento, ou seja, quando a desidratação ocorre em longo prazo. Quando a desidratação é rápida, as plantas usam diferentes mecanismos para reduzir a perda de água por meio da transpiração, como, por exemplo, o fechamento dos estômatos. Os estômatos são fechados por uma diminuição da pressão de turgor nas células-guarda que pode ser induzida pela perda de água direta para o ar (HETHERINGTON; WOODWARD, 2003). Uma das consequências imediatas do fechamento estomático é a redução da absorção de CO<sub>2</sub>, sendo que, quanto mais prolongado for o fechamento estomático, menor será a fotossíntese da planta (ROYER, 2001).

O estresse por déficit hídrico também aumenta a deposição de cera na cutícula, sendo essa característica controlada geneticamente, o que reduz a perda de água. Apesar de a perda pela epiderme ser relativamente pequena, sobre

condições severas de déficit hídrico, a perda de água cuticular pode ser acentuada e a cutícula pode desempenhar papel importante na redução da perda de água (KERSTIENS, 2006).

As plantas podem absorver água quando o seu potencial hídrico é menor do que o do solo, porém, quando a água disponível diminui e potencial hídrico do solo fica menor que o da planta, torna-se impossível a absorção de água. No entanto, algumas plantas podem manter maior condutância estomática e turgor em condições adversas de disponibilidade de água. O menor potencial hídrico pode ser resultado da acumulação de solutos, como a prolina, álcoois de açúcar, glicina betaína e íons, sendo este processo chamado de ajuste osmótico (ASHRAF; FOOLAD, 2007).

A perda de água provoca alterações estruturais na membrana celular devido à desnaturação de proteínas. A diminuição do volume celular pode causar aglomeração dos componentes citoplasmáticos, tornando o citoplasma cada vez mais viscoso, aumentando as chances de interações indesejáveis que podem causar degradação de proteínas e de fusão de membrana (HOEKSTRA; GOLOVINA; BUITINK, 2001).

### **2.3 Tensão de água no solo**

Para um bom manejo da irrigação, seria recomendável o emprego de algum equipamento que pudesse indicar o nível de água no solo. Um bom exemplo é o tensiômetro, que mede a tensão com que a água é retida pelo solo, afetando a sua absorção pelas plantas. Estima-se que durante a fase vegetativa o tomateiro possa admitir até 70 kPa de sucção a ser exercida para extrair a água do solo, embora o recomendável seria que os valores não ultrapassassem 30 kPa. Durante a frutificação, a tensão não deve exceder a faixa de 15 a 20 kPa e, na maturação, o tomateiro admite extrair água do solo em níveis de até 40 kPa.

Caso os solos sejam extremamente arenosos, esses limites devem ser reduzidos em cerca de 30% (ALVARENGA, 2004).

## **2.4 Mecanismos de sobrevivência à seca**

As espécies resistentes à seca são capazes de suportar períodos de seca. As perspectivas de uma planta sobreviver a um estresse de seca extremo são tanto maiores: quanto mais tempo forem capazes de evitar o decréscimo do potencial hídrico do protoplasma (fuga à dessecação); e quanto mais o protoplasma aguentar a dessecação sem ficar danificado (tolerância à dessecação) (LARCHER, 1995).

No entanto, não é necessário que uma planta seja resistente à seca para viver numa zona árida. Há espécies que escapam à seca pela regulação do seu crescimento e reprodução, de forma a que ocorram no breve período em que há água (fuga à seca – que não deve ser confundido com fuga à dessecação).

### **2.4.1 Estratégia de fuga à seca**

As espécies que seguem esta estratégia não são verdadeiramente resistentes, uma vez que a sobrevivência dos períodos secos requer apenas a escolha do momento da produção de sementes resistentes à seca ou órgãos perenes especialmente protegidos contra a dessecação (LARCHER, 1995).

As pluvioterófitas: são plantas vasculares efêmeras que germinam a seguir a uma chuva forte e completam rapidamente o seu ciclo de vida. A maioria destas espécies são anual de inverno, passando o período de seca na forma de sementes (LARCHER, 1995).

As geófitas: têm órgãos subterrâneos suculentos tais como rizomas, bolbos ou tubérculos. No período das chuvas conseguem desenvolver

rapidamente uma parte aérea utilizando carboidratos armazenados e florindo e frutificando num curto período de tempo (LARCHER, 1995).

#### **2.4.2 Mecanismos de fuga à dessecação:**

A dessecação é retardada por todos os mecanismos que permitem que a planta mantenha um conteúdo hídrico favorável apesar do ar e do solo estarem secos à sua volta.

Isto pode ser conseguido através do aperfeiçoamento da absorção da água; pelo aperfeiçoamento da capacidade de condução da água; pela redução da perda de água; e pelo armazenamento da água (LARCHER, 1995).

#### **2.4.3 Mecanismos de tolerância à dessecação**

A tolerância à dessecação é uma capacidade específica do protoplasma de tolerar uma perda de água severa. Entre as talófitas (espécies não vasculares) as algas das zonas intertidais são muito tolerantes à dessecação. A maior parte dos líquenes são capazes de tolerar dessecação completa durante meses e às vezes anos, recomeçando a sua atividade metabólica assim que se reidratam (LARCHER, 1995).

Existem igualmente cormófitas (plantas vasculares) que são completamente tolerantes à dessecação. É o caso das chamadas plantas de ressurreição (“resurrection plants”) que existem nas famílias das *Myrothamnaceae*, *Scrophulariaceae*, *Laminaceae*, *Cyperaceae*, *Poaceae*, *Liliaceae* e *Velloziaceae* das regiões secas da Ásia Central, América do Sul e, sobretudo, da África do Sul. De uma maneira geral estas plantas são perenes, as suas folhas são pequenas e enrolam-se frequentemente, o seu crescimento é pequeno e a sua capacidade reprodutiva é pequena. São plantas que não têm

capacidade de retardar a dessecação e como tal ficam desidratadas muito depressa (LARCHER, 1995).

Todas as plantas capazes de tolerar a dessecação sobrevivem a uma desidratação extrema do protoplasma por uma transição para um estado anabiótico no qual o metabolismo está praticamente parado. À medida que ocorre a desidratação, o estado anabiótico é levado a cabo pela síntese de proteínas capazes de permanecerem estáveis numa situação desidratação e pela incorporação de carboidratos (rafinose e trehalose) estabilizadores dos fosfolípidos das membranas. Nalgumas espécies a diminuição do volume das células é retardada pela gelificação da solução celular. Outro fator que contribui para a tolerância à dessecação é a capacidade que o protoplasma destas espécies tem de se rehidratar numa forma coordenada quando volta a dispôr de água. Passo a passo, as condições necessárias à reativação do metabolismo energético (primeiro a respiração e depois a fotossíntese) são restabelecidas de novo pela reconstrução dos componentes celulares (LARCHER, 1995).

## **2.5 Indicadores de déficit hídrico**

Vários indicadores de déficit hídrico são descritos na literatura e podem ser úteis num programa de melhoramento visando à seleção de plantas resistentes ao déficit hídrico. Os principais são descritos a seguir.

### **2.5.1 Temperatura foliar**

A temperatura foliar pode ser considerada um fator importante no controle do estado hídrico da planta sob condições de déficit hídrico (ANJUM et al., 2011). Em seus estudos sobre indicadores de estresse hídrico, Kirkham (2005) sugeriu aprofundamento nas avaliações de temperatura foliar, com

termômetro infravermelho, para obter índices de estresse. Em morangueiro, Peñuelas et al. (1992) também recomendou o uso da temperatura foliar para manejo de água, pois ela permite verificar diferenças de estado hídrico da cultura em condições de demanda atmosférica amena, como as que ocorrem em estufas plásticas. A diferença de temperatura entre a folha e o ar, ou entre o dossel vegetal e o ar, chamado também como índice de estresse hídrico da cultura, é um excelente indicativo do estado hídrico de alguns tipos de plantas, como algodão, milho, trigo e soja (LEBOURGEOIS et al., 2010), sendo que, quanto maior essa diferença em ambientes áridos, menor será o estresse.

### **2.5.2 Condutância estomática**

Um mecanismo básico para reduzir o estresse pelo déficit hídrico é o fechamento dos estômatos no início de um período de déficit hídrico. O fechamento dos estômatos reduz a perda de água, contudo, também reduz as trocas gasosas entre a planta e o ambiente, o que resulta em redução da fotossíntese (SHARKEY; SEEMANN, 1989; CHAVES et al., 2002), podendo ocasionar a redução do rendimento da cultura (PRICE; YOUNG; TOMOS, 1997).

O fechamento precoce dos estômatos pode ser desejável em algumas circunstâncias, mas não em secas curtas, frequentes e de baixa intensidade. A regulação da condutância estomática é muito complexa e pouco compreendida (BERNIER et al., 2008), podendo ser uma consequência da resposta das células das folhas ao déficit hídrico. Em menor escala pode ser uma consequência do baixo status de água na raiz, induzindo o fechamento dos estômatos na folha por meio da sinalização com ácido abscísico (SALIENDRA; SPERRY; COMSTOCK, 1995; TAYLOR; BURBIDGE; THOMPSON, 2000; MEDRANO et al., 2002).

Quando ocorre a seleção e a fenotipagem de plantas em programas de melhoramento que visam como estratégia a tolerância a dessecação, leva-se em consideração, além de características morfológicas relacionadas à raiz, algumas características fisiológicas, como a condutância estomática (LUO, 2010). Sob condições de seca, plantas que crescem mais lentamente e tem menor condutância estomática podem ter um melhor desempenho na acumulação de biomassa por grama de água transpirada (BERNIER et al., 2008).

Muitos estudos têm demonstrado a diminuição da atividade fotossintética sob condições de estresse por déficit hídrico devido ao mecanismo estomático ou não-estomático (SAMARAH et al., 2009). São pelos estômatos que ocorre a perda de água, juntamente com a absorção de CO<sub>2</sub>, sendo o fechamento dos estômatos uma das primeiras respostas à seca, o que resulta na redução da fotossíntese. O fechamento dos estômatos priva as folhas de assimilação de carbono (CO<sub>2</sub>) e a fotossíntese é diminuída em favor da fotorrespiração.

Considerando as informações atuais sobre o impacto da seca sobre as respostas fotossintéticas, fica evidente que os estômatos fecham progressivamente com o aumento do déficit hídrico. Além disso, o estado da água da folha sempre interage com a condutância estomática, existindo uma boa correlação entre o potencial da água na folha e condutância estomática, mesmo sob déficit hídrico. Outras respostas podem ocorrer juntamente com o fechamento dos estômatos, como a alteração na síntese de clorofila, alterações funcionais e estruturais em cloroplastos e distúrbios nos processos de acumulação, transporte e distribuição de assimilados (ANJUM et al., 2011).

Cinco espécies de tomateiro (*S. Cheesmaniae*; *S. Chmielewskii*; *S. lycopersicum* var. *Cerasiforme*; *S. Neorickii*; *S. pimpinellifolium*) foram conduzidas sob dois regimes hídricos; com irrigação contínua; e suspensão da irrigação quando a sexta folha verdadeira estava completamente desenvolvida,

durante 20 dias, irrigando-se normalmente após esse período. No primeiro caso, a condutância estomática média observada foi de  $0,56 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ . Contudo, após o período de 20 dias de estresse por déficit hídrico, a condutância foi reduzida para valores em torno de  $0,14 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  (EASLON; RICHARDS, 2009).

A utilização da condutância estomática para seleção de plantas tolerantes a seca deve ser melhor estudada, como ocorreu com a cultura do arroz, em que foram identificados QTLs (quantitative trait locus) associados à condutância estomática (PRICE; YOUNG; TOMOS, 1997).

### **2.5.3 Conteúdo relativo de água na folha**

O conteúdo relativo de água na folha (CRA) também expressa o estado hídrico da planta e representa a porcentagem de água existente no tecido vegetal, comparada com a turgidez máxima. Juntamente com a demanda evaporativa da atmosfera, o armazenamento de água no solo e o potencial da água na zona radicular das plantas são indicadores do condicionamento do equilíbrio hídrico da planta (KATERJI et al., 1988). Lafitte (2002) também citou que o déficit hídrico da planta é relacionado com o conteúdo relativo de água, sendo uma medida de estado hídrico da planta. O mesmo autor classifica como estresse ameno àquele em que a planta apresenta um CRA de 8 a 10% inferior àquele apresentado por plantas bem irrigadas, em condições de demanda atmosférica amena. Em estresse mediano estariam submetidas às plantas com CRA de 10 a 20% menor do que em plantas bem irrigadas, enquanto que o estresse elevado estaria plantas com CRA abaixo de 20% daquelas bem irrigadas, ou com potencial da água na planta menor do que  $-1,5 \text{ MPa}$ .

O CRA tem uma alta correlação com o rendimento de grãos ( $r = 0,69$ ) de arroz de sequeiro quando as plantas são submetidas ao estresse por déficit hídrico no período de florescimento (BERNIER et al., 2008). A principal

limitação dessa análise é a dificuldade de medição da mesma, de forma que apenas um pequeno número de materiais pode ser testado ao mesmo tempo (JONGDEE; FUKAI; COOPER, 2002). O uso do CRA como critério de seleção em programas de melhoramento é, portanto, limitado as gerações avançadas, devido ao menor número de plantas.

#### **2.5.4 Podridão apical**

A podridão apical do tomate (PA) é caracterizada pelo aparecimento de tecido necrótico na parte distal do fruto. Geralmente, ocorre nas primeiras semanas após a antese (SUZUKI; SHONO; EGAWA, 2003). Há cerca de 100 anos, a PA do tomate foi identificada como uma desordem fisiológica e há 60 anos é chamada de desordem relacionada à deficiência de cálcio (ARRUDA JÚNIOR et al., 2011). Apesar de intensamente estudada nos últimos 100 anos, a PA não é ainda completamente entendida.

A PA esta relacionada à suscetibilidade a diversos estresses devido ao aumento na concentração de giberelina, resultando em acentuado decréscimo na concentração de cálcio, causando aumento na permeabilidade das membranas celulares (SAURE, 2001). O mesmo autor afirma que, a ocorrência de algum estresse acima de determinada intensidade, como déficit hídrico, altas concentrações salinas ou de  $\text{NH}_4^+$  e altas temperaturas, provocam a deterioração das membranas das células do fruto, principalmente os recém formados, com subsequente perda de turgor.

Outra explicação para a ocorrência de PA é a expressão de algum gene em condições de estresse, não sendo o cálcio responsável direto pela anomalia (NONAMI et al., 1995). Apesar dos progressos no entendimento da PA, ainda é pouco conhecido porque cultivares diferem na suscetibilidade e determinadas

práticas culturais e condições ambientais predisõem o tomateiro à desordem (KINET; PEET, 1997).

Assim, práticas culturais ou estratégias antiestressantes, como adequadas condições no solo para crescimento da raiz; suprimento balanceado de nutrientes, principalmente do nitrogênio; baixa salinidade na rizosfera; suprimento apropriado de água; plantio em condição de temperaturas amenas são exemplos de procedimentos de difícil controle, mas que, praticamente, resultam em ausência de PA em cultivar “tolerante” (FONTES, 2003).

Cabe ressaltar ainda que o estresse por déficit hídrico muitas vezes está associado ao estresse salino, implicando em maior incidência de PA. Isso ocorre porque a alta salinidade aumenta a resistência ao transporte no xilema, dificultando o acesso do cálcio aos frutos e brotos apicais das plantas (FRANCO; PEREZ-SAURA; DURAN, 1998). O aumento da condutividade elétrica também pode restringir a absorção de cálcio, aumentar a incidência de podridão apical e de rachaduras (TERRAZA et al., 2008). A salinidade reduz a concentração de cálcio nos frutos devido ao menor fluxo de água para o xilema que, por sua vez, ocorre devido à redução da absorção de água pelas raízes. Como consequência, ocorre redução do desenvolvimento do xilema nos frutos, propiciando o aparecimento da PA (TABATABAIE; GREGORY; HADLEY, 2004).

Carrijo et al. (2004) observaram que quando o tomateiro foi cultivado em substratos que apresentavam maior capacidade de retenção de água a incidência de podridão apical foi menor, fato esse atribuído à redução do estresse hídrico. Reid et al. (1996) observou maior incidência de PA e menor concentração de cálcio em frutos de tomate de plantas que não foram irrigadas em comparação com plantas que foram irrigadas. Franco et al. (1999) observaram aumento significativo da incidência de PA em tomates submetidos a estresse hídrico (25 dias após o plantio a irrigação foi reduzida pela metade e

mantida nesse nível até o final do ciclo). Taylor, Locascio e Alligood (2004) observaram que quando a tensão de água no solo foi aumentada de 10 kpa para 25 kpa, a produção de frutos com podridão apical passou de 5,6 para 11,2 t ha<sup>-1</sup>, e a produção de frutos comercializáveis reduziu de 63,1 para 35 t ha<sup>-1</sup> devido o aumento da incidência de PA. Segundo o autor, 10 kpa é a tensão de água ideal para aquele tipo de solo e 25 kpa já pode ser considerada uma condição estressante. Isso ocorre porque a água e o estresse osmótico possuem um efeito indireto sobre o transporte de cálcio na planta (TABATABAIE; GREGORY; HADLEY, 2004).

### **2.5.5 Características fitotécnicas**

Algumas respostas da planta também podem ser indicadoras dos efeitos do estresse, como produtividade, altura da planta, área foliar, tamanho de célula, massa seca das diferentes partes da planta (parte aérea, frutos, caule e raiz), relação raiz/parte aérea, dentre outros. Seleção direta para rendimento de grão em altos níveis de precisão e intensidade de seleção, ao contrário da seleção indireta para características fisiológicas correlacionadas, tem demonstrado ser o mais efetivo arranjo para melhoramento sob ambientes estressantes (INTRIGLIOLO; CASTEL, 2006). Além disso, indicadores também podem determinar, por comparação, qual planta se encontra em condições hídricas mais adequadas.

#### **2.5.5.1 Produtividade**

Em programas de melhoramento de cereais, que são os que obtiveram maior sucesso até hoje na seleção de plantas resistentes ao déficit hídrico, a

seleção direta para produtividade sob condições de limitação hídrica é a estratégia mais comum utilizada pelos melhoristas (BERNIER et al., 2008).

Apesar do seu crescente uso, a seleção direta para produtividade em condições de seca possui alguns problemas, como estabelecer no campo uma condição de déficit hídrico uniforme e repetível e, em muitos locais, a chuva pode ocorrer em momentos indesejáveis mesmo na estação de seca (BERNIER et al., 2008).

Os programas para melhoramento a seca têm obtido pouco sucesso devido à característica ser controlada por muitos genes com diferentes efeitos, sendo afetado pela intensidade do estresse. Outra maneira de explicar a complexidade para o melhoramento dessa característica é que a resistência à seca envolve a interação entre os genes que também estão envolvidos no potencial produtivo *per se* (que são inúmeros) (BERNIER et al., 2008).

A seleção para resistência a seca pode ser realizada pela avaliação da produtividade sob condições de déficit hídrico e/ou pela avaliação de características secundárias correlacionadas com a produtividade em condições de estresse (BERNIER et al., 2008). Usar apenas uma característica será útil para o melhorista se for barata, altamente correlacionado com a produtividade sob condições de seca e se mostrar alta herdabilidade com a produtividade sob as condições de estresse (BERNIER et al., 2008). Assim, com o material genético apropriado e a minimização da variação ambiental, a herdabilidade para produtividade sob condições de estresse por déficit hídrico pode ser alta e a seleção efetiva (BLUM, 2005).

#### **2.5.5.2 Sistema radicular**

Características relacionadas à raiz não são amplamente usadas para seleção pelos melhoristas porque o sistema radicular é de difícil estudo

(BERNIER et al., 2008). A seleção para essa característica poderia trazer benefícios indiretos, como melhorar a competitividade contra plantas daninhas e aumentar o potencial de absorção de nutriente pelas plantas (PASSIOURA, 2006). Seleção indireta para características relacionadas à raiz, por meio da seleção assistida por marcadores, também é possível teoricamente, mas poucos pesquisadores obtiveram avanços nesse sentido (STEELE et al., 2006). A ocorrência de déficit hídrico moderado durante o estágio vegetativo favorece o aprofundamento do sistema radicular, permitindo que as plantas retirem água das camadas mais profundas do solo (PATANÈ; COSENTINO, 2010).

## **2.6 Melhoramento para resistência ao déficit hídrico**

Por meio do melhoramento convencional, a variabilidade genética para tolerância a seca entre cultivares ou entre espécies vegetais sexualmente compatíveis pode ser identificada e introduzida por meio de diferentes cruzamentos em cultivares ou linhagens com boas características agronômicas (ASHRAF, 2010). Durante o século passado, melhoristas convencionais de renome internacional de diferentes centros progrediram consideravelmente no desenvolvimento de materiais tolerantes à seca de algumas culturas importantes. Por exemplo, o International Maize and Wheat Improvement Center (CIMMYT) com base no programa de melhoramento convencional alcançou melhoria da produtividade do milho de 59 para 233 kg ha<sup>-1</sup> ciclo<sup>-1</sup> com base na seleção recorrentes (ASHRAF, 2010). Em 1997, o CIMMYT estendeu seu programa de melhoramento genético para a África do Sul e os híbridos desenvolvidos pela instituição foram considerados superiores a todos os desenvolvidos por empresas privadas, em termos de crescimento e produção de grãos nos ambientes propensos à seca (ASHRAF, 2010). O melhoramento para tolerância à seca de uma cultura por meio da seleção requer uma substancial magnitude de variação

hereditária. Se a variação no germoplasma existente de uma cultura é baixa, parentes selvagens podem servir como uma rica fonte de variação genética. No CIMMYT, uma nova cultivar sintética hexaploide de trigo, foi desenvolvida mediante o cruzamento do ancestral diploide selvagem (*Aegilops tauschii*), com o trigo de grão duro e tetraploides (*Triticum turgidum* var. durum). Estas cultivares sintéticas hexaploides contendo um completo genoma de *A. tauschii* proporcionaram aumento significativo da variação para tolerância para ambos os estresses, bióticos e abióticos (VALKOUN, 2001).

O International Center for Agricultural Research in Dry Areas (ICARDA), na Síria, e o International Crops Research Institute for the Semi-Arid Tropics (ICRISAT), na Índia, têm focado no melhoramento de culturas básicas para produção de alimentos em regiões secas, principalmente na Ásia, Oriente Médio e África (ASHRAF, 2010). Os melhoristas destes dois institutos têm-se centrado principalmente em cereais de sequeiro, como cevada, milho, amendoim, sorgo e algumas leguminosas como lentilha, grão de bico, feijão guandu, fava e feijão.

Muitas cultivares resistentes à seca e linhas de diferentes culturas foram registradas até o momento. Estas cultivares, sem dúvida, foram desenvolvidas apenas usando diferentes protocolos de melhoramento convencional. Estas linhagens tolerantes à seca comprovam que o melhoramento convencional de plantas foi fundamental durante o último século, não só para melhorar a qualidade e a produtividade das culturas, mas também para melhorar a tolerância a estresses abióticos, incluindo tolerância à seca (ASHRAF, 2010). No entanto, como desvantagem, o melhoramento convencional consome muito tempo, além da intensiva mão-de-obra e custos elevados. Embora ocorra a transferência de genes desejáveis de uma planta para outra através do melhoramento convencional, uma série de genes indesejáveis também podem ser transferidos. O melhoramento convencional também não é possível se a variação genética no

pool gênico de uma cultura for muito baixa ou ausente. O sucesso limitado no melhoramento para tolerância à seca pode ser devido ao caráter tolerância à seca ser controlado por múltiplos genes de efeito aditivo, também podendo ocorrer forte interação entre os genes.

## **2.7 Obtenção de cultivares de tomateiro resistentes ao déficit hídrico**

O melhoramento para a resistência ao déficit hídrico pode ser executado pelos métodos convencionais e pela engenharia genética. Nos dois casos pode-se utilizar genótipos selvagens como base para introgressão de genes de interesse.

### **2.7.1 Germoplasma selvagem para tolerância a seca**

A extensa distribuição geográfica do gênero *Solanum*, secção *Lycopersicum*, lhe permite ocupar diferentes habitats com diversas condições ambientais, o que contribui para sua variabilidade genética (ALVARENGA, 2004). Algumas espécies selvagens de tomateiro são capazes de crescer e se reproduzir em ambientes que apresentam quantidades mínimas de água, pois essas eram as condições do seu ambiente nativo (ROUSSEAU et al., 2005). Assim, essas espécies podem servir como fonte genética de caracteres morfológicos, fisiológicos e bioquímicos, que podem ser úteis em programas de melhoramento. A introdução dessas características em germoplasma comercial, por meio do melhoramento comercial, possibilitará a produção de tomate em ambientes áridos, que possua disponibilidade limitada de água. Dentre as principais espécies selvagens que se desenvolvem em ambientes áridos, destacam-se o *Solanum pennellii* e o *S. chilense*.

### 2.7.1.1 *Solanum pennellii*

O habitat natural de *S. pennellii* corresponde à região localizada desde o oriente dos Andes peruanos até o oeste da Costa Pacífica, caracterizada por ser quente e seca, condições que fazem que *S. pennellii* seja naturalmente tolerante a seca (HOLTAN; HAKE, 2003).

*S. pennellii* apresenta uma frequência estomática 29% menor, suas folhas são 54% mais espessas, com espaços aéreos equivalentes a 31% do volume relativo ao total do volume de tecido foliar comparado com *S. lycopersicum*. Porém, *S. pennellii* contém 13% menos clorofila e uma atividade da ribulose-1,5 bifosfatocarboxilase oxigenase (Rubisco) 11% menor por unidade de área foliar do que *S. lycopersicum* (KEBEDE et al., 1994). Estes fatores parecem indicar que *S. pennellii* possui adaptações morfoanatômicas para evitar a perda de água, bem como mecanismos para compensar o déficit de CO<sub>2</sub> absorvido. Outro fator que deve ser levado em consideração é a eficiência no uso da água, pois essa espécie apresenta baixa relação da água consumida por grama de massa fresca de seu peso. Estes resultados foram obtidos por Martin e Thorstenson (1988), utilizando análises com isótopos de carbono para aferição.

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 (TORRECILLAS et al., 1995). Além disso, sintomas de murchamento nesta última espécie indicam uma grande suscetibilidade de plantas de espécies domesticadas, quando são submetidas a períodos curtos de déficit hídrico. *S. pennellii* conservou os estômatos fechados por 6 dias depois de voltar a receber água, constituindo este um possível mecanismo de proteção que permite à planta recuperar o turgor mais prontamente. Plantas de *S. lycopersicum* apresentaram aumento na condutância estomática logo depois do fornecimento de água, indicando que um mecanismo

hidropassivo está controlando diretamente a abertura estomática, enquanto em *S. pennellii* o estado hídrico da folha não parece ser o único fator que controla a abertura estomática. A demora em recobrar a abertura estomática depois da reidratação das plantas tem sido atribuída ao efeito persistente do ácido abscísico produzido durante o período de estresse hídrico (FISCHER; HSIAO; HAGAN, 1970).

#### **2.7.1.2 *Solanum chilense***

*Solanum chilense* é outra espécie selvagem do tomateiro, com centro de origem no deserto do Atacama. Esse deserto é um dos mais áridos do mundo e, nestas condições ambientais extremas, um dos problemas para o estabelecimento de qualquer planta é a disponibilidade de água. Assim, os mecanismos de desenvolvimento da planta devem ser suficientemente robustos e especializados para condições de seca, para que possa ocorrer o desenvolvimento de tecidos durante esses estresses ambientais (YAÑEZ et al., 1998).

Essa espécie é autoincompatível e altamente heterozigótica, produzindo flores e frutos o ano todo. Cresce em diferente habitats, sendo amplamente distribuída em uma gama de altitudes e latitude (MALDONADO; SQUEO; IBACACHE, 2003). Populações de *S. chilense* diferem fenotipicamente devido aos diferentes ambientes em que se desenvolvem (STEWART; NILSEN, 1995). A escassez de água durante o desenvolvimento das plantas pode ser uma das causas da variabilidade fenotípica em populações selvagens.

Os mecanismos morfoanatômicos que podem ter favorecido a espécie selvagem *S. chilense* em ambientes áridos são: redução da área foliar com redução do tamanho da folha, alteração do formato foliar, elasticidade da parede celular, aumento do número de tricomas foliares, redução da biomassa total,

aumento da relação raiz/parte aérea, florescimento prematuro e baixa estatura (MALDONADO; SQUEO; IBACACHE, 2003).

### **2.7.2 Introgessão de caracteres de espécies selvagens no tomateiro cultivado**

A introgessão de caracteres de interesse agrônomico para tolerância à seca por meio do melhoramento convencional é a base de vários programas de melhoramento. Porém, para o tomateiro, poucos avanços foram obtidos nesse sentido. Um dos fatores limitantes para utilização dessa técnica é a ausência de metodologias de seleção de genótipos superiores, principalmente pela falta de conhecimento dos caracteres a serem utilizados na seleção. Outro fator limitante é a metodologia de indução de déficit hídrico, que apresenta baixa aplicabilidade pela dificuldade de controle da tensão da água no solo e pela limitação para utilização em grandes populações.

Uma alternativa é o cruzamento de espécies selvagens com microtomateiros, pois os mesmos apresentam porte reduzido, variando entre 10 e 15 cm, o que permite alta densidade com economia de espaço em casa de vegetação, condição que permite trabalhos com grandes populações. Outro fator fundamental é o ciclo curto, o que permite a colheita de frutos maduros 70 a 90 dias após a semeadura. Essas características tornam o microtomateiro semelhante à espécie *Arabidopsis*, constituindo-se em ferramenta preferencial para pesquisas em tomateiro (SUN et al., 2006).

Os principais avanços obtidos nesse sentido foram por meio do cruzamento da espécie selvagem *S. pennellii* com os microtomateiros, obtendo-se o genótipo WELL (Water Economy Lycopersicum Locus). Suspeita-se que nesse caso fez-se a introgessão de um locus da espécie selvagem no microtomateiro, sendo esse locus responsável por aumentar a eficiência no uso da água. Alguns marcadores moleculares foram identificados para esse locus,

como, por exemplo, C2\_At5g35360 (21,3 cM), TG236 (23 cM) e C2\_At1g14310 (30,5 cM), localizados no braço curto do cromossomo 1. O genótipo WELL tem o mesmo gene de nanismo dos microtomateiros, sendo também uma cultivar anã. Sendo assim, esta cultivar não está num *background* comercial, devendo-se realizar estudos para verificar a utilidade desse genótipo para obtenção de cultivares comerciais de tomateiro com resistência ao déficit hídrico ou com maior eficiência no uso de água.

### 3 CONSIDERAÇÕES GERAIS

O melhoramento visando à seleção de materiais tolerantes aos estresses ambientais vem ganhando cada vez mais força, em consequência dos prejuízos em diversas culturas devido às adversidades climáticas. Dentre os estresses ambientais, o estresse por déficit hídrico está entre os mais importantes. Contudo, o melhoramento para essa característica é muito complexo, pois depende de inúmeras variáveis de difícil controle. Outro fator importante a ser levado em consideração é a cultura, que apresenta diferentes respostas em função da interação entre a fase do ciclo da cultura e a intensidade do estresse. No caso do tomateiro, uma alternativa para obtenção de cultivares resistentes ao déficit hídrico é a introdução no programa de melhoramento de germoplasma de plantas silvestres que se desenvolvem em regiões com baixa pluviosidade, como *Solanum pennellii*. O período compreendido entre o início do melhoramento e o lançamento da cultivar resistente é longo e árduo, pois exige uma grande infraestrutura com um bom controle ambiental, mão de obra qualificada, metodologias específicas para a cultura e, acima de tudo, variabilidade genética nos materiais utilizados no programa de melhoramento.

## REFERÊNCIAS

ALVARENGA, M. A. R. **Tomate**: produção em campo, casa-de-vegetação e em hidroponia. Lavras: UFLA, 2004. 400 p.

ANJUM, S. A. et al. Morphological, physiological and biochemical responses of plants to drought stress. **African Journal of Agricultural Research**, Lesotho, v. 6, n. 9, p. 2026-2032, 2011.

ARRUDA JÚNIOR, S. J. et al. Blossom-end rot and productivity of tomatoes as a function of calcium and ammonium contents. **Revista Caatinga**, Mossoró, v. 24, n. 4, p. 20-26, 2011.

ASHRAF, M. Inducing drought tolerance in plants: Recent advances. **Biotechnology Advances**, Ottawa, v. 28, n. 1, p. 169-183, 2010.

ASHRAF, M.; FOOLAD, M. R. Roles of glycine betaine and proline in improving plant abiotic stress resistance. **Environmental and Experimental Botany**, Oxford, v. 59, n. 1, p. 206-216, 2007.

BERGONCI, J. I. et al. Potencial da água na folha como um indicador de déficit hídrico em milho. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 35, n. 8, p. 1531-1540, 2000.

BERNIER, J. et al. Breeding upland rice for drought resistance. **Journal of the Science of Food and Agriculture**, Oxford, v. 88, n. 6, p. 927-939, 2008.

BLUM, A. Drought resistance, water-use efficiency, and yield potential—are they compatible, dissonant, or mutually exclusive? **Australian Journal of Agricultural Research**, Collingwood, v. 56, n. 1, p. 1159-1168, 2005.

BOHNERT, H. J.; JENSEN, R. G. Strategies for engineering water-stress tolerance in plants. **Trends in Biotechnology**, Oxford, v. 14, n. 1, p. 89-97, 1996.

CARRIJO, O. A. et al. Produtividade do tomateiro em diferentes substratos e modelos de casas de vegetação. **Horticultura Brasileira**, Brasília, v. 22, n. 1, p. 5-9, 2004.

CHAVES, M. M. et al. How plants cope with water stress in the field: photosynthesis and growth. **Annals of Botany**, Oxford, v. 89, n. 1, p. 907-916, 2002.

CHAVES, M. M.; OLIVEIRA, M. M. Mechanisms underlying plant resilience to water deficits: prospects for water-saving agriculture. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 55, n. 407, p. 2365-2384, 2004.

EASLON, H. M.; RICHARDS, J. H. Drought response in self-compatible species of tomato (Solanaceae). **American Journal of Botany**, Saint Louis, v. 96, n. 3, p. 605-611, 2009.

FAVATI, F. et al. Processing tomato quality as affected by irrigation scheduling. **Scientia Horticulturae**, Amsterdam, v. 122, n. 4, p. 562-571, 2009.

FISCHER, R. A.; HSIAO, T. C.; HAGAN, R. M. After-effect of Water Stress on Stomatal Opening Potential: I. Techniques and Magnitudes. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 21, n. 2, p. 371-385, 1970.

FONTES, P. C. R. Podridão apical do tomate, queima dos bordos das folhas de alface e depressão amarga dos frutos em maçã: deficiência de Ca? **Horticultura Brasileira**, Brasília, v. 21, n. 2, p. 145-145, 2003.

FRANCO, J. A. et al. Effect of two irrigation rates on yield, incidence of blossom end rot, mineral content, and free amino acid levels in tomato cultivated under drip irrigation using saline water. **The Journal of Horticultural Science and Biotechnology**, Warwick, v. 74, n. 1, p. 430-435, 1999.

FRANCO, J. A.; PEREZ-SAURA, P. J.; DURAN, A. Cálcio para corrigir la necrosis apical em tomate. **Horticultura Global**, Madri, v. 126, n. 1, p. 90-92, 1998.

HETHERINGTON, A. M.; WOODWARD, F. I. The role of stomata in sensing and driving environmental change. **Nature**, New York, v. 424, n. 24, p. 901-908, 2003.

HOEKSTRA, F. A.; GOLOVINA, E. A.; BUITINK, J. Mechanisms of plant desiccation tolerance. **Trends in Plant Science**, Oxford, v. 6, n. 9, p. 431-438, 2001.

HOLTAN, H. E. E.; HAKE, S. Quantitative Trait Locus Analysis of Leaf Dissection in Tomato Using *Lycopersicon pennellii* Segmental Introgression Lines. **Genetics**, Berkeley, v. 165, n. 1, p. 1541-1550, 2003.

INTRIGLIOLO, D. S.; CASTEL, J. R. Performance of various water stress indicators for prediction of fruit size response to deficit irrigation in plum. **Agricultural Water Management**, Amsterdam, v. 83, n. 1, p. 173-180, 2006.

JONGDEE, B.; FUKAI, S.; COOPER, M. Leaf water potential and osmotic adjustment as physiological traits to improve drought tolerance in rice. **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 76, n. p. 153-163, 2002.

KATERJI, N. et al. Etude de quelques critères indicateurs de l'état hydrique d'une culture de tomate en région semi-aride. **Agronomie**, Lisbonne, v. 8, n. 5, p. 425-433, 1988.

KEBEDE, H. et al. Leaf anatomy of 2 *lycopersicon* species with contrasting gas-exchange properties. **Crop Science**, Madison, v. 34, n. 1, p. 108-113, 1994.

KERSTIENS, G. Water transport in plant cuticles: an update. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 57, n. 11, p. 2493-2499, 2006.

KINET, J. M.; PEET, M. M. The physiology of vegetable crops. In: \_\_\_\_\_. (Ed.). **Tomato**. Wallingford: CAB International, 1997. p. 207-258.

KIRKHAM, M. B. Measurement of Canopy Temperature with infrared thermometers. In: \_\_\_\_\_. (Ed.). **Principles of soil and plant water relations**. Burlington: Academic, 2005. p. 425-435.

KOCHLER, M.; KAGE, H.; STÜTZEL, H. Modelling the effects of soil water limitations on transpiration and stomatal regulation of cauliflower. **European Journal of Agronomy**, Amsterdam, v. 26, n. 1, p. 375-383, 2007.

LAFITTE, R. Relationship between leaf relative water content during reproductive stage water deficit and grain formation in rice. **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 76, n. 1, p. 165-174, 2002.

LARCHER, W. **Physiological plant ecology**. Berlin: Springer, 1995. 699 p.

LEBOURGEOIS, V. et al. Towards using a thermal infrared index combined with water balance modelling to monitor sugarcane irrigation in a tropical environment. **Agricultural Water Management**, Amsterdam, v. 97, n. 1, p. 75-82, 2010.

LUO, L. J. Breeding for water-saving and drought-resistance rice (WDR) in China. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 61, n. 13, p. 3509-3517, 2010.

MALDONADO, C.; SQUEO, F. A.; IBACACHE, E. Phenotypic response of *Lycopersicon chilense* to water deficit. **Revista Chilena de Historia Natural**, Santiago, v. 76, n. 1, p. 129-137, 2003.

MARTIN, B.; THORSTENSON, Y. R. Stable Carbon Isotope Composition ( $\delta^{13}C$ ), Water Use Efficiency, and Biomass Productivity of *Lycopersicon esculentum*, *Lycopersicon pennellii*, and the F1 Hybrid. **Plant Physiology**, Rockville, v. 88, n. 1, p. 213-217, 1988.

MEDRANO, H. et al. Regulation of photosynthesis of C3 plants in response to progressive drought: stomatal conductance as a reference parameter. **Annals of Botany**, Oxford, v. 89, n. 1, p. 895-905, 2002.

NONAMI, H. T. et al. Blossom-end rot of tomato plants may not be directly caused by calcium deficiency. **Acta Horticulturae**, Leuven, v. 396, n. 1, p. 107-114, 1995.

OZBAHCE, A.; TARI, A. F. Effects of different emitter space and water stress on yield and quality of processing tomato under semi-arid climate conditions. **Agricultural Water Management**, Amsterdam, v. 97, n. 1, p. 1405-1410, 2010.

PASSIOURA, J. Increasing crop productivity when water is scarce: from breeding to field management. **Agric Water Manage**, Canberra, v. 80, n. 1, p. 176-196, 2006.

PATANÈ, C.; COSENTINO, S. L. Effects of soil water deficit on yield and quality of processing tomato under a Mediterranean climate. **Agricultural Water Management**, Amsterdam, v. 97, n. 1, p. 131-138, 2010.

PEÑUELAS, J. et al. Remotely measured canopy temperature of greenhouse strawberries as indicator of water status and yield under mild and very mild water stress conditions. **Agricultural and Forest Meteorology**, Amsterdam, v. 58, n. 1, p. 63-77, 1992.

PRICE, A. H.; YOUNG, E. M.; TOMOS, A. D. Quantitative trait loci associated with stomatal conductance, leaf rolling and heading date mapped in upland rice (*Oryza sativa*). **New Phytologist**, Oxford, v. 137, n. 1, p. 83-91, 1997.

REID, J. B. et al. Water deficit, root demography, and the causes of internal blackening in field-grown tomatoes: (*Lycopersicon esculentum* Mill.). **Annals of Applied Biology**, Wellesbourne, v. 129, n. 1, p. 137-149, 1996.

ROUSSEAUX, M. et al. QTL analysis of fruit antioxidants in tomato using *Lycopersicon pennellii* introgression lines. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 111, n. 7, p. 1396-1408, 2005.

ROYER, D. L. Stomatal density and stomatal index as indicators of paleoatmospheric CO<sub>2</sub> concentration. **Review of Palaeobotany and Palynology**, Amsterdam, v. 114, n. 2, p. 1-28, 2001.

SALIENDRA, N. Z.; SPERRY, J. S.; COMSTOCK, J. P. Influence of leaf water status on stomatal response to humidity, hydraulic conductance, and soil drought in *Betula occidentalis*. **Planta**, Berlin, v. 196, n. 2, p. 357-366, 1995.

SAMARAH, N. H. et al. The effect of late-terminal drought stress on yield components of four barley cultivars. **Journal of Agronomy and Crop Science**, Oxford, v. 195, n. 1, p. 427-441, 2009.

SAURE, M. C. Blossom-end rot of tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) a calcium- or a stress-related disorder? **Scientia Horticulturae**, Amsterdam, v. 90, n. 4, p. 193-208, 2001.

SHARKEY, T. D.; SEEMANN, J. R. Mild water stress effects on carbon-reduction-cycle intermediates, ribulose biphosphate carboxylase activity, and spatial homogeneity of photosynthesis in intact leaves. **Plant Physiology**, Rockville, v. 89, n. 12, p. 1060-1065, 1989.

SRINIVASA RAO, N. K.; BHATT, R. M.; SADASHIVA, A. T. Tolerance to water stress in tomato cultivars. **Photosynthetica**, Prague, v. 38, n. 3, p. 465-467, 2001.

STEELE, K. A. et al. Marker-assisted selection to introgress rice QTLs controlling root traits into an Indian upland rice variety. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 112, n. p. 208-221, 2006.

STEWART, C. N. J.; NILSEN, E. T. Phenotypic Plasticity and Genetic Variation of *Vaccinium macrocarpon*, the American Cranberry. I. Reaction Norms of Clones from Central and Marginal Populations in a Common Garden. **International Journal of Plant Sciences**, Chicago, v. 156, n. 5, p. 687, 1995.

SUN, H. J. et al. A Highly Efficient Transformation Protocol for Micro-Tom, a Model Cultivar for Tomato Functional Genomics. **Plant Cell Physiology**, Oxford, v. 47, n. 1, p. 426-431, 2006.

SUZUKI, K.; SHONO, M.; EGAWA, Y. Localization of calcium in the pericarp cells of tomato fruits during the development of blossom-end rot. **Protoplasma**, Vienna, v. 222, n. 4, p. 149-156, 2003.

TABATABAIE, S. J.; GREGORY, P. J.; HADLEY, P. Uneven distribution of nutrients in the root zone affects the incidence of blossom end rot and concentration of calcium and potassium in fruits of tomato. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 258, n. 2, p. 169-178, 2004.

TAYLOR, I. B.; BURBIDGE, A.; THOMPSON, A. J. Control of abscisic acid synthesis. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 51, n. 350, p. 1563-1574, 2000.

TAYLOR, M. D.; LOCASCIO, S. J.; ALLIGOOD, M. R. Blossom-end Rot Incidence of Tomato as Affected by Irrigation Quantity, Calcium Source, and Reduced Potassium. **HortScience**, Alexandria, v. 39, n. 5, p. 1110-1115, 2004.

TERRAZA, S. P. et al. Efecto del calcio y potencial osmótico de la solución nutritiva en la pudrición apical, composición mineral y rendimiento de tomate. **Interciencia**, Caracas, v. 33, n. 6, p. 449-456, 2008.

TORRECILLAS, A. et al. Strategies for drought resistance in leaves of two almond cultivars. **Plant Science**, London, v. 118, n. 2, p. 135-143, 1996.

TORRECILLAS, A. et al. Water relations of two tomato species under water stress and recovery. **Plant Science**, London, v. 105, n. 12, p. 169-176, 1995.

VALKOUN, J. J. Wheat pre-breeding using wild progenitors. **Euphytica**, Wageningen, v. 119, n. 1, p. 17-23, 2001.

YAÑEZ, M. et al. Highly heterogeneous families of Ty1/copia retrotransposons in the *Lycopersicon chilense* genome. **Gene**, Oxford, v. 222, n. p. 223-228, 1998.

ZOTARELLI, L. et al. Tomato yield, biomass accumulation, root distribution and irrigation water use efficiency on a sandy soil, as affected by nitrogen rate and irrigation scheduling. **Agricultural Water Management**, Amsterdam, v. 96, n. 1, p. 23-34, 2009.

ZSÖGÖN, A. **Identification and characterization of a tomato introgression line with reduced wilting under drought**. 2012. 188 p. Thesis (Doctor in Agronomy) - University of Canberra, Canberra, 2012.

## CAPÍTULO 2 Caracterização do tomateiro submetido ao déficit hídrico

### RESUMO

A identificação de características morfológicas e a compreensão dos mecanismos fisiológicos de plantas submetidas ao déficit hídrico podem auxiliar na elucidação de metodologias eficientes na seleção de genótipos de tomateiro resistentes ao déficit hídrico. O objetivo do autor com este trabalho foi avaliar as características morfofisiológicas do tomateiro quando submetido a diferentes níveis de déficit hídrico e, com base nesses resultados, indicar os melhores caracteres para seleção de plantas com maior resistência ao déficit hídrico. O delineamento experimental foi em blocos casualizados, com quatro repetições, no esquema de parcelas subdivididas, em que os tratamentos principais (parcelas) foram constituídos por duas linhagens (TOM-684 e M-82) e as subparcelas por quatro níveis de umidade do solo (100%, 75%, 50% e 25% da capacidade de campo). Foram avaliados os seguintes caracteres: produção de frutos, massa fresca e seca das folhas, caule e sistema radicular, diâmetro do caule, altura das plantas, número de folhas, fotossíntese, transpiração, temperatura foliar, umidade intercelular, dióxido de carbono intercelular, condutância estomática, condutância de CO<sub>2</sub> intercelular e condutância total. Com a redução da umidade do solo houve redução do número de folhas, altura das plantas, massa fresca e seca das folhas, caule e sistema radicular, transpiração, taxa fotossintética, produção de frutos e aumento da temperatura foliar. A condutância estomática diferiu entre as duas linhagens, com maiores valores para a cultivar TOM-684, que reduziu a condutância estomática de 0,70 para 0,25 mol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> entre os níveis de 100 e 25% da capacidade de campo. A altura das plantas e o número de folhas podem ser utilizadas em programas de melhoramento como ferramenta para seleção de plantas com maior resistência ao déficit hídrico.

Palavras-chave: *Solanum lycopersicum*. Tolerância a seca. Déficit hídrico. Eficiência do uso da água.

## ABSTRACT

The identification of morphological characteristics and the understanding of physiological mechanisms for plants submitted to water deficit may assist in elucidating efficient methodologies for the selection of tomato genotypes resistant to water deficit. The author's objective with the present work was to evaluate morphological/physiological characteristics of tomato plants when submitted to different levels of water deficit and, based on these results, indicate the best characters for the selection of plants with more tolerance to water deficit. The experimental delineation was in randomized complete block design, with four replications, arranged in splitplot, in which the main treatments (plots) were composed by two strains (TOM-684 and M-82) and the subplots, by four levels of soil moisture (100 %, 75 %, 50 % and 25 % of the field capacity). The following parameters were evaluated: fruit production, leaf, stem and root system fresh and dry mass, stem diameter, plant height, number of leaves, photosynthesis, transpiration, foliar temperature, intracellular moisture, intracellular carbon dioxide, stomatal conductance, conductance of intracellular CO<sub>2</sub> and total conductance. With the reduction of soil moisture occurred reduction in the number of leaves, plant height and leaf, stem and root system fresh and dry mass, transpiration, photosynthetic rate, fruit production and increase of foliar temperature. The stomatal conductance differed between both strains, with higher values for the TOM-684 strain, which reduced stomatal conductance from 0,70 to 0,25 mol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> between levels of 100 and 25% of field capacity. Plant height and the number of leaves may be used in breeding programs as a tool for the selection of plants with higher resistance to water deficit.

Key words: *Solanum lycopersicum*. Drought tolerance. Water deficit. Water use efficiency.

## 1 INTRODUÇÃO

A resposta das plantas ao déficit hídrico está relacionada a uma rede complexa de mudanças morfológicas e fisiológicas. As alterações morfológicas podem ser de simples aferição, como redução do tamanho da planta e da folha, abscisão foliar e redução da produtividade; mas podem ser também mais complexas, como o aumento do volume do sistema radicular e redução da massa fresca e seca das diferentes partes da planta (parte aérea, frutos e caule) (TORRECILLAS et al., 1996). Essas alterações ocorrem, indiretamente, devido a uma série de mudanças fisiológicas, como redução do conteúdo de água na folha (HETHERINGTON; WOODWARD, 2003), fechamento dos estômatos (ROYER, 2001), deposição de cera na cutícula (KERSTIENS, 2006), redução da fotossíntese (SRINIVASA RAO; BHATT; SADASHIVA, 2001) e produção de solutos orgânicos que protegem as plantas de estresses por meio de diferentes rotas metabólicas (BOHNERT; JENSEN, 1996).

As diferentes respostas das plantas podem ser determinadas por medidas fisiológicas capazes de identificar a condição hídrica que as mesmas apresentam. Dentre esses indicadores, pode-se citar a temperatura foliar (KIRKHAM, 2005), o conteúdo relativo de água na folha (KATERJI et al., 1988; LAFITTE, 2002), a condutância estomática (KOCHLER; KAGE; STÜTZEL, 2007), o potencial da água na folha e no solo (KATERJI et al., 1988; BERGONCI et al., 2000), dentre outros.

Compreender a resposta das plantas ao déficit hídrico é o primeiro passo adotado nos programas de melhoramento de diversas culturas. Para o trevo branco, foram avaliadas diversas características que poderiam estar associadas ao déficit hídrico, sendo a taxa fotossintética e o número de folhas vivas os caracteres mais indicados para a seleção de plantas resistentes ao déficit hídrico (BORTOLINI; DALL'AGNOL; BISSANI, 2011). Na cultura do arroz, a

resistência à seca está relacionada a diversos caracteres morfológicos, como sistema radicular mais vigoroso, deposição de cera nas folhas, enrolamento foliar e redução da área foliar conforme o estresse é intensificado (LUO, 2010). Para o tomateiro, sabe-se que a restrição hídrica reduz a produtividade, aumenta a incidência de frutos com podridão apical (SÁ et al., 2005), reduz a fotossíntese, a condutância estômatica e transpiração das plantas (SRINIVASA RAO; BHATT; SADASHIVA, 2001).

A partir da identificação de indicadores confiáveis e, que apresentem praticidade na utilização, é possível fazer seleção de genótipos resistentes ao déficit hídrico em programas de melhoramento. A identificação de características morfológicas e a compreensão dos mecanismos fisiológicos das plantas submetidas ao déficit hídrico podem auxiliar os melhoristas na seleção de genótipos resistentes ao déficit hídrico. Sendo assim, objetivou-se avaliar as características morfofisiológicas do tomateiro quando submetido a diferentes níveis de déficit hídrico e, com base nesses resultados, indicar os melhores caracteres para seleção de plantas com maior resistência ao déficit hídrico.

## 2 MATERIAL E MÉTODOS

O experimento foi conduzido no Setor de Olericultura do Departamento de Agricultura da Universidade Federal de Lavras (UFLA), localizado no município de Lavras, MG (21°13'55" S e 44°57'43" W, altitude de 925 m), entre os meses de junho e novembro de 2010. O clima da região é classificado como mesotérmico, com verões brandos e suaves, com estiagem de inverno (Cwa segundo a classificação de Köppen). Durante o período experimental a temperatura e a umidade relativa do ar no interior do ambiente protegido foram registradas por termohigrômetro digital (modelo HT-210), colocado à altura do dossel das plantas. Os valores médios das máximas e mínimas registrados foram de 38,3 e 22,5 °C e de 78,6 e 55,3%, respectivamente.

Foram utilizados os seguintes materiais: cultivar M-82, que possui crescimento determinado e foi desenvolvida na Universidade da Califórnia, Davis; TOM-684, que é uma linhagem quase isogênica de TOM-584, que por vez deriva do cruzamento [(Santa Clara x Stevens) x Santa Clara], após seleção para resistência a tospovírus.

A semeadura foi realizada em bandejas de isopor de 128 células, preenchidas com substrato comercial. As mudas foram irrigadas diariamente, até o ponto de transplântio, que foi 30 dias após a semeadura. As plantas foram conduzidas em vasos de 12 L de capacidade, contendo 50% de substrato comercial e 50% de solo de área não cultivada. Nesta mistura foi adicionado 500 g do formulado NPK 4-14-8 e 500 g de calcário calcítico para 50 kg de mistura. Os vasos foram dispostos sobre bancada de concreto, com espaçamento de 30 cm entre vasos e 1,5 m entre blocos, em ambiente protegido, cuja cobertura era de filme de polietileno transparente de baixa densidade, com espessura de 150 µm.

O delineamento experimental foi em blocos casualizados com três repetições, no esquema de parcelas subdivididas. Os tratamentos principais (parcelas) foram constituídos por duas linhagens (TOM-684 e M-82) e as subparcelas por quatro níveis de umidade do solo (100%, 75%, 50% e 25% da capacidade de campo). Cada subparcela foi composta por seis plantas, sendo que destas, quatro foram utilizadas para a avaliação das características morfofisiológicas, e quatro conduzidas até o final do ciclo para avaliação da produção de frutos.

O controle fitossanitário foi realizado semanalmente, utilizando os seguintes ingredientes ativos (i.a): Acefato (570 g i.a. ha<sup>-1</sup>), Triflumurom (150 g i.a. ha<sup>-1</sup>) e Thiamethoxam (10 g i.a. ha<sup>-1</sup>) no controle de pragas; e Oxicloreto de Cobre (500 g i.a. ha<sup>-1</sup>), Metalaxil-M (3 g i.a. ha<sup>-1</sup>), Mancozebe (45 g i.a. ha<sup>-1</sup>) e Clorotalonil (520 g i.a. ha<sup>-1</sup>) no controle de doenças. Juntamente com o controle fitossanitário foi aplicado adubo foliar à base de cálcio, visando à redução da podridão apical dos frutos.

O manejo da irrigação foi realizado com base na umidade do solo, sendo a mesma monitorada com um medidor eletrônico (hidrofarm), modelo HFM 2010, que faz a leitura pela tecnologia ISAF (impedância do solo em alta frequência). Os vasos foram preenchidos com solo seco em estufa e foi instalado o hidrofarm, obtendo-se o peso seco (PS) de 11,5 kg e leitura no hidrofarm de 12% (Lps). Em seguida os mesmos foram saturados e, após o término da percolação foram pesados (PU), obtendo-se 12,6 kg e leitura no hidrofarm de 65% (Lpu). A diferença entre PS e PU foi atribuída à capacidade de armazenamento de água no vaso (Cav). Considerando que 1,0 g equivale a 1 mL a capacidade de armazenamento de água nos vasos, a capacidade de armazenamento foi de 1,1 L. Diariamente foram feitas leituras com o hidrofarm em cada tratamento. Os tratamentos de irrigação foram definidos em função da reposição de água (T) sendo: 100%, 75%, 50% e 25%. As leituras no Hidrofarm

foram realizadas diariamente e até 20 dias após o transplante todos os tratamentos foram irrigados mantendo a umidade equivalente à capacidade de armazenamento de água nos vasos para garantir o pegamento das mudas. O volume de água aplicado em cada tratamento foi calculado por:

$$V = \{[(L_{pu}-L_{ps}) \times T/100 + L_{ps}] - LDH\} \times QA \quad (1)$$

em que:

V - volume em mL

$L_{pu}$  - leitura no hidrofarm do vaso saturado com água (65%)

$L_{ps}$  - leitura no hidrofarm do vaso com solo seco (12%)

T - níveis de reposição de água (1,0; 0,75; 0,50 e 0,25)

LDH - leitura diária com o hidrofarm (%);

$$QA = [Cav / (L_{pu} - L_{ps})] \times 1000 \quad (2)$$

em que:

$Cav = 1,1L$

$QA = [1,1 / (65 - 12)] \times 1000 \quad QA = 20,75 \text{ mL}$

Aos 75 DAT foram avaliados os seguintes caracteres: fotossíntese, transpiração, temperatura foliar, umidade intercelular, dióxido de carbono intercelular, razão entre o dióxido de carbono intercelular e o ambiental ( $C_i/C_a$ ), condutância estomática, condutância de  $CO_2$  intercelular e condutância total. A eficiência no uso da água foi obtida por meio da relação entre fotossíntese e transpiração. Para tanto, foi utilizado o sistema fechado portátil de fotossíntese, IRGA, modelo LI-6200 (LI-COR), com fluxo de fótons fotossinteticamente ativos de  $930 \pm 120 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  e com fonte de luz constante de  $900 \text{ } \mu\text{mol}$  de

fótons  $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Foram feitas medições nas três plantas de cada parcela, nos três terços das plantas, obtendo-se uma média por planta e por parcela. Essas medições foram feitas em folhas totalmente expandidas, entre 11 h e 13 h.

Aos 80 DAT foi avaliada a altura da planta, o número de folhas e o diâmetro do caule. A altura foi mensurada com trena metálica, apenas na cultivar TOM-684 que é de hábito de crescimento indeterminado, tomando-se como referência o meristema apical e a região do colo da planta, sendo o resultado expresso em cm. A altura da cultivar M-82 não foi avaliada devido a mesma possuir hábito de crescimento determinado. Em seguida, as folhas (haste foliar) foram contadas, determinando-se o número de folhas por planta. O diâmetro do caule foi determinado com o auxílio de um paquímetro digital, com duas casas decimais de precisão, dois cm acima da região de inserção do caule no solo.

Aos 90 DAT, três plantas foram fragmentadas em folha, caule e raiz. As três partes foram pesadas para a determinação da massa fresca e submetidas à secagem em estufa de circulação forçada de ar, na temperatura de 65 °C, até peso constante, para a determinação da massa seca, em  $\text{g planta}^{-1}$ . A razão raiz/parte aérea foi calculada com base na massa seca da raiz e massa seca do caule mais folhas. As plantas remanescentes foram conduzidas até o final do ciclo produtivo, irrigando-se diariamente os vasos a partir dessa fase, eliminando-se, portanto, as condições de déficit hídrico. Essa medida foi necessária para evitar a morte das plantas dos tratamentos de 50 e 25% da Cc.

Os frutos foram colhidos a cada três dias, desde o início do ciclo produtivo (45 DAT), finalizando a colheita aos 120 DAT, determinando-se a produção de frutos por planta.

Os dados foram submetidos à análise de variância, aplicando-se análise de regressão para interpretação dos dados. Foram determinados os coeficientes  $r$  (Pearson), testados pelo teste  $t$  ( $p \leq 0,05$ ), para estabelecer possíveis correlações

entre os fatores analisados. As médias referentes às linhagens foram comparadas pelo teste de Tukey ( $p \leq 0,05$ ).

### 3 RESULTADOS E DISCUSSÃO

O diâmetro do caule, a razão raiz/parte aérea, a condutância de CO<sub>2</sub> intercelular e a condutância total não foram influenciadas pela variação da umidade do solo. Dentre os caracteres morfológicos, a massa seca do sistema radicular foi o único parâmetro em que não houve diferença significativa entre as linhagens. Entre os caracteres fisiológicos, apenas a condutância estomática apresentou diferença entre as linhagens.

Com a redução da umidade do solo e, presumivelmente, aumento do déficit hídrico das plantas, houve redução da massa fresca e seca das folhas, do caule e sistema radicular nas duas linhagens de tomateiro (Figuras 1 e 2). Essa redução foi mais acentuada em folhas e raízes, com redução de até 75% da massa fresca de folhas na cultivar M-82 (Figura 1A). A redução da massa foliar, tanto fresca como seca, está correlacionada ( $r = 0,99^*$  e  $0,97^*$ , respectivamente, Tabela 1) com a redução do número de folhas por planta (Figura 3A), que reduziu linearmente com o aumento do déficit hídrico. Plantas mais vigorosas sob condições de déficit hídrico, teoricamente, apresentam mecanismos fisiológicos que permitem o seu desenvolvimento nessas condições. Contudo, a biomassa excessiva requer uma maior quantidade de água no solo devido à maior transpiração total da planta (BERNIER et al., 2008). Assim, a aceleração da senescência e da abscisão foliar sob condições de déficit hídrico é um mecanismo que a planta utiliza para redução da área foliar, tendo como resultado direto a redução da transpiração (TAIZ; ZEIGER, 2009) e a conservação da água no solo.

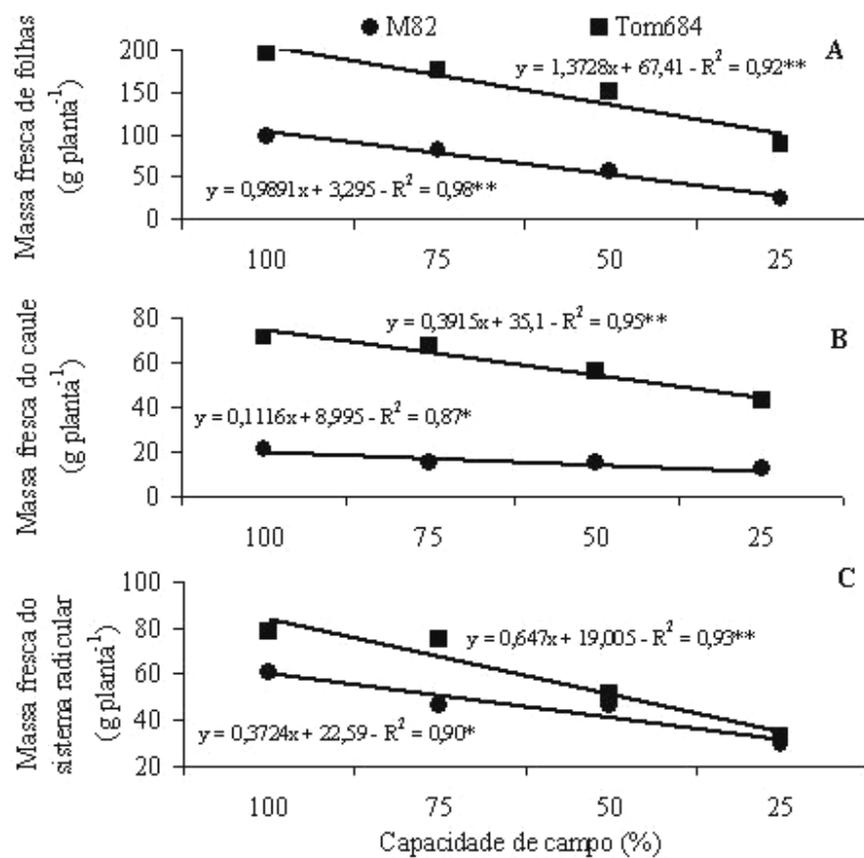


Figura 1 Massa fresca de folhas (A), caule (B) e sistema radicular (C) em diferentes níveis de umidade do solo. \*e\*\* - 5% e 1% de probabilidade de erro, respectivamente. ns - não significativo

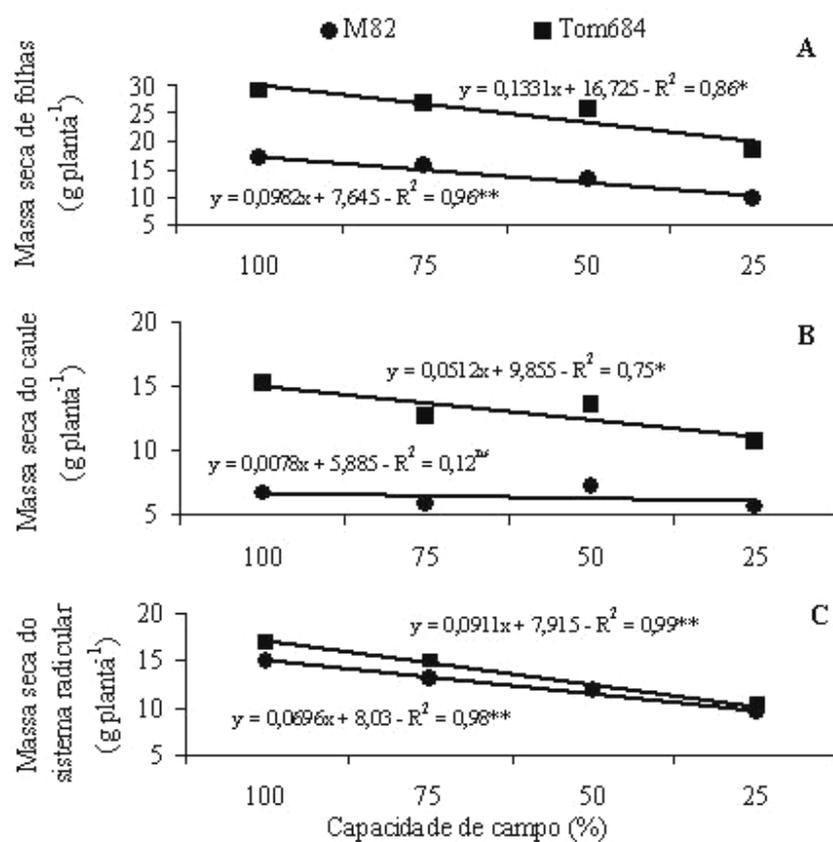


Figura 2 Massa seca de folhas (A), caule (B) e sistema radicular (C) em diferentes níveis de umidade do solo. \*e\*\* 5% e 1% de probabilidade de erro, respectivamente

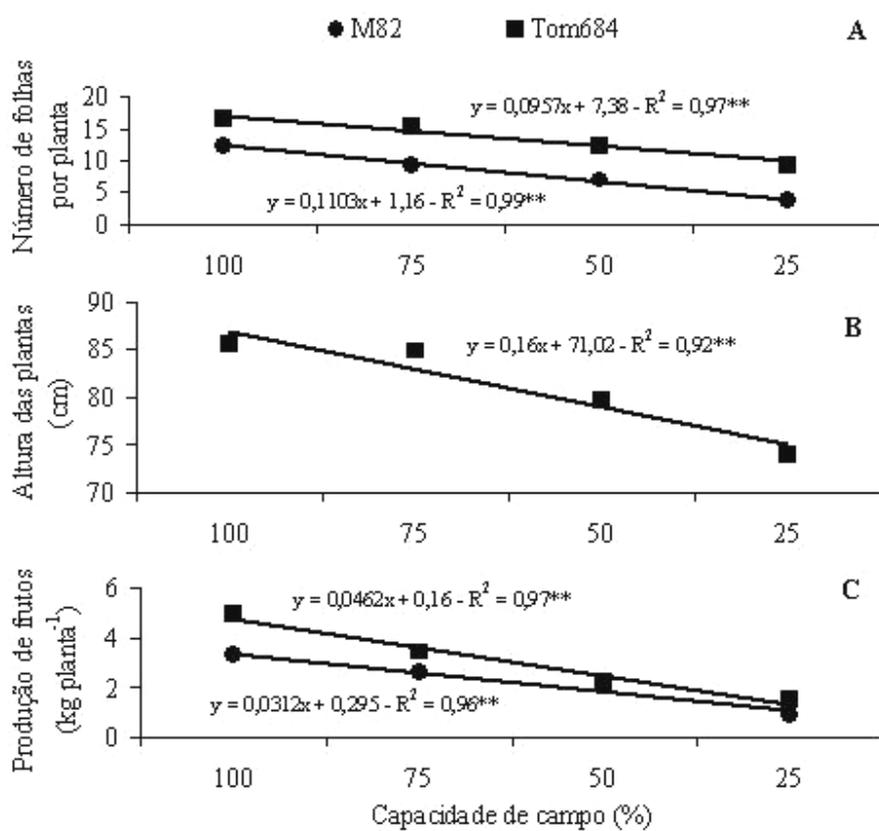


Figura 3 Número de folhas (A), altura das plantas (B) e produção de frutos (C) em diferentes níveis de umidade do solo. \*\*\* - 5% e 1% de probabilidade de erro, respectivamente

Tabela 1 Correlação entre as características morfofisiológicas do tomateiro submetido a diferente níveis de umidade do solo

Produção de frutos (kg.planta <sup>-1</sup> )	Altura das plantas (cm)	Número de folhas por planta (folhas.planta <sup>-1</sup> )	Massa seca de folhas (g.planta <sup>-1</sup> )	Massa seca do sistema radicular (g.planta <sup>-1</sup> )	Fotossíntese ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )	Condutância estomática ( $\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )	Transpiração ( $\text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )	Temperatura Foliar (°C)	CO <sub>2</sub> Intercelular ( $\mu\text{mol mol}^{-1}$ )
1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.	10.
1.	0,99**	0,99**	0,95*	0,99**	0,99*	0,97*	0,99**	-0,98*	0,93*
2.		0,99**	0,96*	0,99**	0,96*	0,98*	0,97*	-0,99**	0,95*
3.			0,97*	0,99**	0,96*	0,97*	0,98*	-0,99**	0,97*
4.				0,97*	0,92*	0,89*	0,96*	-0,97*	0,99**
5.					0,96*	0,98*	0,97*	-0,99**	0,96*
6.						0,93*	0,99**	-0,93*	0,90*
7.							0,93*	-0,99*	0,88*
8.								-0,99*	0,94*
9.									-0,99*

\*e\*\* - 5% e 1% de probabilidade de erro pelo teste t ( $p \leq 0,05$ ), respectivamente. ns - não significativo.

A altura da cultivar TOM684 reduziu linearmente com o aumento do déficit hídrico do solo (Figura 3B), medindo aos 80 DAT, 85,6 cm quando cultivadas no solo com 100 % capacidade de campo (Cc); e 74,0 cm em 25% da Cc, redução de 11,6 cm na altura. Plantas sob déficit hídrico reduzem a turgescência celular (TORRECILLAS et al., 1996) e a produção de etileno, o que resulta na menor expansão da célula e, conseqüentemente, na redução do crescimento. Partindo desse pressuposto, plantas que não reduzem a altura sob condições de déficit hídrico, podem apresentar mecanismos morfofisiológicos que permitem o seu desenvolvimento nessas condições, ou seja, possuem

mecanismos que aumentam a eficiência no uso da água ou a resistência ao déficit hídrico.

A redução do crescimento vegetativo proporcionado pelo déficit hídrico pode ter influenciado indiretamente a produção de frutos. A cultivar TOM-684 reduziu a produção de frutos de 4,99 para 1,85 kg planta<sup>-1</sup> entre as umidades de 100 e 25% da Cc, respectivamente. O mesmo foi observado com a cultivar M-82, que reduziu a produção de 3,34 para 0,89 kg planta<sup>-1</sup> (Figura 3C). Seleção direta para rendimento em altos níveis de precisão e intensidade de seleção, ao contrário da seleção indireta para características fisiológicas correlacionadas, tem demonstrado ser o mais efetivo arranjo para melhoramento sob ambientes estressantes (INTRIGLIOLO; CASTEL, 2006; BERNIER et al., 2008).

A redução da produção de frutos está correlacionada com a menor taxa fotossintética ( $r = 0,99^*$ ) observada nos tratamentos com maior déficit hídrico. A fotossíntese reduziu de 8,61 para 4,18  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  entre os tratamentos de 100 e 25% da Cc, redução de aproximadamente 50% (Tabela 2). A redução da fotossíntese está relacionada à redução da absorção de  $\text{CO}_2$  estimado pelo  $\text{CO}_2$  intercelular ( $r = 0,90^*$ ), que reduziu de 92,63 para 59,20  $\mu\text{mol mol}^{-1}$  de  $\text{CO}_2$  entre as umidades do solo de 100 e 25% da Cc, respectivamente. A razão  $C_i/C_a$  apresentou resultados semelhantes ao  $\text{CO}_2$  intercelular, reduzindo seus valores com o aumento da intensidade do estresse. Segundo Faver, Gerik e Thaxton (1996) a redução na atividade fotossintética pela menor assimilação do  $\text{CO}_2$  e a senescência das folhas são indicadores do efeito do déficit hídrico sobre uma cultura. A redução da taxa de assimilação de  $\text{CO}_2$ , durante o déficit hídrico, deve-se à menor disponibilidade de  $\text{CO}_2$  no interior da folha, causada pelo fechamento dos estômatos em resposta ao decréscimo na disponibilidade de água no solo (ROSA; DILLENBURG; FORSETH, 1991). Outras mudanças podem ocorrer juntamente com o fechamento dos estômatos, como a alteração na síntese de clorofila, alterações funcionais e estruturais em cloroplastos e

distúrbios nos processos de acumulação, transporte e distribuição de assimilados (ANJUM et al., 2011).

Tabela 2 Efeito do déficit hídrico sobre a fotossíntese, CO<sub>2</sub> intercelular, transpiração, umidade intercelular e temperatura foliar de linhagens de tomateiro

Variáveis	Umidade do solo (%)				R <sup>2</sup>	
	100	75	50	25	Linear	Quadr.
Fotossíntese ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )	8,61 <sup>#</sup>	6,34	5,73	4,18	0,95**	0,96**
CO <sub>2</sub> Intercelular ( $\mu\text{mol mol}^{-1}$ )	92,63	87,84	80,35	59,20	0,88*	0,99**
Razão Ci/Ca	0,81	0,76	0,70	0,51	0,90**	0,98**
Eficiência no uso da água ( $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{ CO}_2 /$ $\text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$ )	1,38	1,21	1,17	1,05	0,85*	0,86*
Transpiração ( $\text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )	6,24	5,24	4,92	3,97	0,96**	0,96**
H <sub>2</sub> O Intercelular (%)	47,67	44,42	41,50	39,93	0,97**	0,99**
Temperatura Foliar (°C)	27,82	28,27	29,33	30,35	0,97**	0,99**

<sup>#</sup>Valores médios referentes as duas linhagens. \*e\*\* - significativos a 5 e 1 % de probabilidade de erro, respectivamente.

A eficiência no uso da água foi reduzida com a intensificação do déficit hídrico, variando de 1,38 a 1,05  $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{ CO}_2 / \text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$  entre os tratamentos de 100 e 25% da Cc (Tabela 2). Esses resultados divergem de outros autores (MAROUELLI; SILVA; MORETTI, 2003; SÁ et al., 2005), que observaram aumento linear na eficiência no uso da água quando as plantas de tomateiro foram submetidas aos níveis crescentes de tensão de água no solo.

A redução na disponibilidade de água do solo diminuiu a transpiração das plantas de 6,24 para 3,97  $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , redução de aproximadamente 40%, proporcional ao observado com a taxa fotossintética ( $r = 0,99**$ ). A redução da transpiração foi acompanhada pela redução da quantidade de água

intercelular (47,67% para 39,93%) (Tabela 2). A redução da transpiração, com a manutenção da taxa fotossintética, pode aumentar a eficiência do uso da água pela planta (CONDON et al., 2004). Por outro lado, a manutenção da transpiração em condições de déficit hídrico, sem a redução do potencial de água da folha, pode ser um indicativo de que as plantas possuem mecanismos de tolerância ao estresse hídrico. Cultivares de arroz conhecidas pela resistência a seca não estavam associadas com a eficiência no uso da água, mas com a capacidade de manter alta transpiração sob condições de déficit hídrico, devido um sistema radicular profundo e denso (BLUM, 2009).

Com a redução da umidade do solo houve aumento da temperatura foliar, variando de 27,82 a 30,35 °C entre as umidades de 100 e 25% da Cc (Tabela 2). Esses resultados estão relacionados a menor transpiração das plantas ( $r = -0,95^*$ ), pois a transpiração é o principal mecanismo de arrefecimento dos vegetais. Além do mais, altas temperaturas foliares estão relacionadas com a redução da fixação de carbono nas diversas etapas da fotossíntese (MEDLYN; LOUSTAU; DELZON, 2002). Essa variação na temperatura foliar e do dossel foliar podem ser utilizados para estimar o estresse hídrico das plantas, como observado na cultura do milho (TILLING et al., 2007; WINTERHALTER et al., 2011). Em estudos sobre indicadores de déficit hídrico, Kirkham (2005) sugeriu aprofundamento nas avaliações de temperatura foliar, com termômetro infravermelho, para obter índices de estresse hídrico. Salientou, também, que tais estudos devem relacionar o potencial da água na folha com medidas tensiométricas, que são mais simples, baratas e mostram consistência de forma geral. Peñuelas et al. (1992) também recomendou o uso da temperatura foliar para manejo de água em morangueiro, pois ela permite verificar diferenças de estado hídrico da cultura em condições de demanda atmosférica amena, como as que ocorrem em estufas plásticas.

A condutância estomática diferiu entre as duas cultivares, com maior condutância para a cultivar TOM-684, que reduziu de 0,70 para 0,25 mol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> entre as umidades de 100 e 25% da Cc, redução de aproximadamente 65% na condutância (Figura 4). A condutância estomática correlacionou linearmente com fotossíntese ( $r = 0,93^*$ ), transpiração ( $r = 0,93^*$ ), CO<sub>2</sub> intercelular ( $r = 0,88^*$ ) e produção de frutos ( $r = 0,97^*$ ) (Tabela 1). Easlon e Richards (2009) cultivaram cinco espécies de tomateiro sob dois regimes hídricos: com irrigação durante todo o ciclo; e suspensão da irrigação quando a sexta folha verdadeira estava completamente desenvolvida, durante 20 dias, irrigando-se normalmente após esse período. No primeiro caso, a condutância média observada foi exatamente a mesma observada nesse trabalho nas condições de 100% da Cc (0,56 mol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>). Contudo, após o período de 20 dias sob déficit hídrico, a condutância reduziu para 0,14 mol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>, valor inferior ao observado nesse experimento para o tratamento com maior déficit hídrico (25% da Cc). A redução na condutância se deve ao decréscimo na disponibilidade de água no solo, que ocasiona queda no potencial da água nas folhas, levando-as à perda de turgescência e à redução da condutância estomática (PAIVA et al., 2005). Outra explicação é a sinalização proporcionada pelo ácido abscísico produzido no sistema radicular, induzindo o fechamento dos estômatos presentes nas folhas (TAYLOR; BURBIDGE; THOMPSON, 2000), reduzindo assim a condutância estomática.

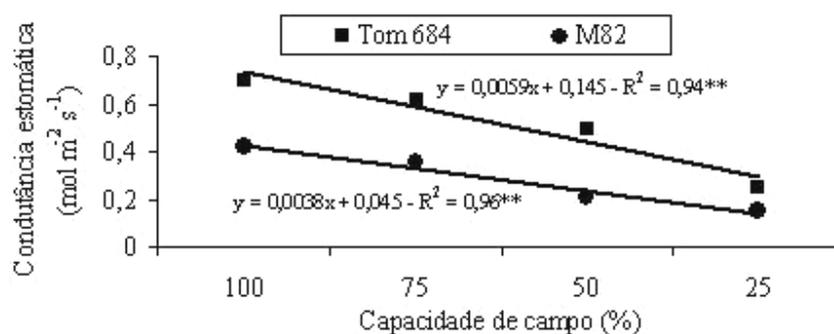


Figura 4 Condutância estomática nas linhagens de tomateiro TOM-684 e M-82 em diferentes níveis de umidade do solo. \*\*\* - 5% e 1% de probabilidade de erro, respectivamente

As linhagens TOM-684 e M-82 diferiram em quase todos os caracteres morfológicos avaliados, com exceção da massa seca de raízes (Tabela 3). Essas diferenças morfológicas estão relacionadas ao modo de crescimento das plantas, determinado e indeterminado, que naturalmente diferem na maior parte dos caracteres avaliados. Quanto as características fisiológicas, a única diferença observada entre as linhagens foi na condutância estomática.

Tabela 3 Características morfofisiológicas das linhagens de tomateiro M-82 e TOM-684 submetidas aos diferentes níveis de umidade do solo

Características morfológicas e fisiológicas	Linhagens			
	M-82		TOM-684	
Produção de frutos (kg.planta <sup>-1</sup> )	2,24	b	3,05	a
Número de folhas por planta	8,05	b	13,36	a
Massa fresca de folhas (g.planta <sup>-1</sup> )	65,11	b	153,21	a
Massa fresca de raízes (g.planta <sup>-1</sup> )	45,87	b	59,44	a
Massa fresca do caule (g.planta <sup>-1</sup> )	15,97	b	59,57	a
Massa seca de folhas (g.planta <sup>-1</sup> )	13,78	b	25,04	a
Massa seca de raízes (g.planta <sup>-1</sup> )	11,95	a	14,52	a
Massa seca do caule (g.planta <sup>-1</sup> )	6,37	b	13,05	a
Fotossíntese ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )	5,94	a	6,50	a
Condutância Estomática ( $\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )	0,47	b	0,80	a
Transpiração ( $\text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )	5,20	a	4,98	a
Temperatura Foliar (°C)	28,61	a	29,27	a
H <sub>2</sub> O Intercelular (%)	44,54	a	42,22	a
CO <sub>2</sub> Intercelular ( $\mu\text{mol mol}^{-1}$ )	87,40	a	72,60	a
Eficiência no uso da água ( $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{ CO}_2 / \text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$ )	1,29	a	1,12	a

Médias seguidas pela mesma letra minúscula na linha não diferem entre si pelo teste de Tukey ( $p \leq 0,05$ ).

A utilização de caracteres morfológicos aliados ao rendimento de frutos pode fornecer os subsídios necessários para identificação de plantas com maior resistência ao déficit hídrico. Como a determinação do número de folhas e da altura das plantas são caracteres fáceis de serem avaliados, a sua utilização em programas de melhoramento poderá ser útil como ferramenta para seleção de plantas com maior resistência ao déficit hídrico. Dentre os caracteres fisiológicos, a fotossíntese, a transpiração, a condutância estomática e a

temperatura foliar podem auxiliar na seleção de plantas resistentes ao déficit hídrico.

#### **4 CONCLUSÃO**

Plantas de tomateiro submetidas ao déficit hídrico reduzem a produção de frutos, a altura das plantas, o número de folhas, a taxa fotossintética, a transpiração, a condutância estomática e aumentam a temperatura foliar.

## REFERÊNCIAS

- ANJUM, S. A. et al. Morphological, physiological and biochemical responses of plants to drought stress. **African Journal of Agricultural Research**, Lesotho, v. 6, n. 9, p. 2026-2032, 2011.
- BERGONCI, J. I. et al. Potencial da água na folha como um indicador de déficit hídrico em milho. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 35, n. 8, p. 1531-1540, 2000.
- BERNIER, J. et al. Breeding upland rice for drought resistance. **Journal of the Science of Food and Agriculture**, Oxford, v. 88, n. 6, p. 927-939, 2008.
- BLUM, A. Effective use of water (EUW) and not water-use efficiency (WUE) is the target of crop yield improvement under drought stress. **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 112, n. 1, p. 119-123, 2009.
- BOHNERT, H. J.; JENSEN, R. G. Strategies for engineering water-stress tolerance in plants. **Trends in Biotechnology**, Oxford, v. 14, n. 1, p. 89-97, 1996.
- BORTOLINI, F.; DALL'AGNOL, M.; BISSANI, C. A. Características morfofisiológicas associadas à tolerância à seca em sete genótipos da coleção nuclear de trevo branco. **Ciência Rural**, Santa Maria, v. 41, n. 9, p. 1632-1638, 2011.
- CONDON, A. G. et al. Breeding for high water-use efficiency. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 55, n. 407, p. 2447-2460, 2004.
- EASLON, H. M.; RICHARDS, J. H. Drought response in self-compatible species of tomato (Solanaceae). **American Journal of Botany**, Saint Louis, v. 96, n. 3, p. 605-611, 2009.
- FAVER, K. L.; GERIK, T. J.; THAXTON, P. M. Late season water stress in cotton: Leaf gas exchange and assimilation capacity. **Crop Science**, Madison, v. 36, n. 1, p. 922-928, 1996.
- HETHERINGTON, A. M.; WOODWARD, F. I. The role of stomata in sensing and driving environmental change. **Nature**, New York, v. 424, n. 24, p. 901-908, 2003.

INTRIGLIOLO, D. S.; CASTEL, J. R. Performance of various water stress indicators for prediction of fruit size response to deficit irrigation in plum. **Agricultural Water Management**, Amsterdam, v. 83, n. 1, p. 173-180, 2006.

KATERJI, N. et al. Etude de quelques critères indicateurs de l'état hydrique d'une culture de tomate en région semi-aride. **Agronomie**, Lisbonne, v. 8, n. 5, p. 425-433, 1988.

KERSTIENS, G. Water transport in plant cuticles: an update. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 57, n. 11, p. 2493-2499, 2006.

KIRKHAM, M. B. Measurement of Canopy Temperature with infrared thermometers. In: \_\_\_\_\_. (Ed.). **Principles of soil and plant water relations**. Burlington: Academic, 2005. p. 425-435.

KOCHLER, M.; KAGE, H.; STÜTZEL, H. Modelling the effects of soil water limitations on transpiration and stomatal regulation of cauliflower. **European Journal of Agronomy**, Amsterdam, v. 26, n. 1, p. 375-383, 2007.

LAFITTE, R. Relationship between leaf relative water content during reproductive stage water deficit and grain formation in rice. **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 76, n. 1, p. 165-174, 2002.

LUO, L. J. Breeding for water-saving and drought-resistance rice (WDR) in China. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 61, n. 13, p. 3509-3517, 2010.

MAROUELLI, W. A.; SILVA, W. L. C.; MORETTI, C. L. Resposta do tomateiro para processamento a tensões de água no solo, sob irrigação por gotejamento. **Engenharia Agrícola**, Jaboticabal, v. 23, n. 1, p. 1-8, 2003.

MEDLYN, B. E.; LOUSTAU, D.; DELZON, S. Temperature responses of parameters of a biochemically based model of photosynthesis. I. Seasonal changes in mature maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.). **Plant Cell and Environment**, Oxford, v. 25, n. 9, p. 1155-1165, 2002.

PAIVA, A. S. et al. Condutância estomática em folhas de feijoeiro submetido a diferentes regimes de irrigação. **Engenharia Agrícola**, Jaboticabal, v. 25, n. 1, p. 161-169, 2005.

PEÑUELAS, J. et al. Remotely measured canopy temperature of greenhouse strawberries as indicator of water status and yield under mild and very mild water stress conditions. **Agricultural and Forest Meteorology**, Amsterdam, v. 58, n. 1, p. 63-77, 1992.

ROSA, L. M.; DILLENBURG, L. R.; FORSETH, I. N. Responses of soybean leaf angle, photosynthesis and stomatal conductance to leaf and soil water potential. **Annals of Botany**, London, v. 67, n. 1, p. 51-58, 1991.

ROYER, D. L. Stomatal density and stomatal index as indicators of paleoatmospheric CO<sub>2</sub> concentration. **Review of Palaeobotany and Palynology**, Amsterdam, v. 114, n. 2, p. 1-28, 2001.

SÁ, N. S. A. et al. Behavior of tomato crop under different soil water tensions in a greenhouse. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, Campina Grande, v. 9, n. 3, p. 341-347, 2005.

SRINIVASA RAO, N. K.; BHATT, R. M.; SADASHIVA, A. T. Tolerance to water stress in tomato cultivars. **Photosynthetica**, Prague, v. 38, n. 3, p. 465-467, 2001.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia vegetal**. Porto Alegre: Artmed, 2009. 4. 820 p.

TAYLOR, I. B.; BURBIDGE, A.; THOMPSON, A. J. Control of abscisic acid synthesis. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 51, n. 350, p. 1563-1574, 2000.

TILLING, A. K. et al. Remote sensing of nitrogen and water stress in wheat. **Field Crop Research**, Amsterdam, v. 104, n. 1, p. 77-85, 2007.

TORRECILLAS, A. et al. Strategies for drought resistance in leaves of two almond cultivars. **Plant Science**, London, v. 118, n. 2, p. 135-143, 1996.

WINTERHALTER, L. et al. High throughput phenotyping of canopy water mass and canopy temperature in well-watered and drought stressed tropical maize hybrids in the vegetative stage. **European Journal of Agronomy**, Amsterdam, v. 35, n. 1, p. 22-32, 2011.

### **CAPÍTULO 3 Seleção de famílias de tomateiro utilizando caracteres relacionados à resistência ao déficit hídrico**

#### **RESUMO**

O presente trabalho teve por objetivo utilizar caracteres relacionados à resistência ao déficit hídrico para seleção em 20 famílias  $F_3RC_1$  de tomateiro (*Solanum lycopersicum*) advindas do cruzamento com um genótipo (WELL) proveniente da espécie resistente à seca *S. pennellii*. O delineamento experimental foi em blocos casualizados com três repetições. Foram realizados dois experimentos, o primeiro no município de Lavras, MG, que consistiu na avaliação de nove famílias  $F_3RC_1$  advindas de duas autofecundações do seguinte cruzamento: [TOM-684 x (WELL x M-82)]. O segundo experimento foi realizado em Ijaci, MG, e avaliaram-se as mesmas nove famílias do experimento anterior e outras onze famílias obtidas do mesmo cruzamento. Nos dois experimentos foi utilizada a linhagem materna TOM-684 como testemunha. As plantas foram submetidas ao déficit hídrico por meio da suspensão da irrigação aos 35 dias após o transplântio das mudas para o campo. Cinco famílias se destacaram quanto à produção de frutos (T4, T5, T6, T15, T17) e, dentre as nove famílias avaliadas nos dois locais de cultivo, a T6 foi a mais produtiva, indicando boa estabilidade produtiva. As famílias T5 e T9 destacaram-se por apresentar baixa incidência de podridão apical (PA) e maior conteúdo relativo de água (CRA) na folha. Nos genótipos avaliados, a altura da planta, além da PA e CRA, pode ser considerada um bom caractere para a seleção indireta das plantas mais produtivas sob condições de déficit hídrico. Com base nesses resultados, as famílias T5, T6 e T9 foram selecionadas e devem ser utilizadas em programas de melhoramento.

Palavras-chave: *Solanum lycopersicum*. *S. pennellii*. Indicadores de déficit hídrico. Resistência à seca.

## ABSTRACT

The present work aimed at using parameters related to water deficit for selecting 20 F<sub>3</sub>RC<sub>1</sub> families of tomato plant (*Solanum lycopersicum*) derived from the crossing with a (WELL) genotype originated from a drought resistant species, *S. pennellii*. The delineation was in randomized blocks design with three replications. Two experiments were made, the first in the municipality of Lavras, MG, that consisted in evaluating nine F<sub>3</sub>RC<sub>1</sub> families derived from two self-fertilizations of the following crosses: [TOM-684 x (WELL x M-82)]. The second experiment was made in the town of Ijaci, MG, and evaluated the same nine families from the previous experiment and another eleven families obtained from the same crossing. In both experiments, the mother lineage TOM-684 was used as witness. The plants were submitted to water deficit by means of the suspension of irrigation at 35 days after transplanting the seedlings to the field. Five families were highlighted regarding fruit production (T4, T5, T6, T15, T17) and, among the nine families evaluated in both cultivation environments, the T6 was the most productive, indicating good productive stability. Families T5 and T9 were highlighted for presenting low incidence of blossom-end rot (PA) and higher relative water content (RWC) in leaves. In the evaluated genotypes, plant height was considered a good parameter, in addition to PA and leaf RWC, for indirect selection of most productive plants under water deficit. Based on these results, families T5, T6 and T9 were selected and should be used for further breeding programs.

**Key words:** *Solanum lycopersicum*. *S. pennellii*. Water deficit indicators, Resistance to drought.

## 1 INTRODUÇÃO

A crescente escassez de água está levando ao aumento das importações de alimentos em diversos países. Cerca de 80 países, que somando possuem 40% da população mundial, já sofrem com a escassez de água (HAMDY; RAGAB; SCARASCIA-MUGNOZZA, 2003). A agricultura é de longe o setor responsável pelo maior consumo de água doce do planeta, devido à inerente perda de água evaporativa das plantas, sendo que os gastos na agricultura podem chegar a 80% do total de água disponível (CONDON et al., 2004). Além do elevado consumo, a eficiência na utilização é muito baixa, não sendo superior a 45% (HAMDY; RAGAB; SCARASCIA-MUGNOZZA, 2003). Algumas estratégias devem ser adotadas para a maximização da exploração dos recursos hídricos, como mudanças no manejo da cultura e o desenvolvimento de cultivares mais eficientes no uso da água.

Os programas de melhoramento genético que visam à seleção de plantas com maior eficiência no uso da água e até mesmo resistentes ao déficit hídrico têm obtido pouco sucesso devido à complexidade da característica, que é controlada por muitos genes com diferentes efeitos, sendo também afetada pela intensidade do estresse (BERNIER et al., 2008). Embora a resistência à seca seja poligênica, alguns componentes monogênicos podem melhorar a eficiência das plantas no uso da água.

No tomateiro e espécies relacionadas, a resistência à seca é encontrada em espécies selvagens que são capazes de crescer e se reproduzir em ambientes que apresentam quantidades mínimas de água (TORRECILLAS et al., 1995). Esta característica pode em princípio ser introduzida em cultivares ou linhagens com boas características agronômicas (ASHRAF, 2010). O cruzamento destas espécies selvagens com a espécie cultivada pode ser uma alternativa viável para obtenção de cultivares mais eficientes no uso da água. Em trabalhos anteriores,

um componente monogênico da espécie selvagem resistente à seca *S. pennellii* foi introgridido na cultivar Micro-Tom, tendo sido obtido o genótipo WELL, um acrônimo para “Water Economy Locus in Lycopersicum” (ZSÖGÖN, 2012). Contudo, o genótipo contendo WELL ainda não está num *background* comercial, devendo-se realizar estudos para verificar a sua utilidade prática para obtenção de cultivares comerciais de tomateiro com maior eficiência no uso da água e resistentes a seca.

Dentre as características relacionadas a seleção de plantas com maior eficiência no uso da água e resistentes à seca, deve-se levar em consideração a produtividade de frutos e algumas características secundárias relacionadas com a produtividade em condições de déficit hídrico (BERNIER et al., 2008). A resposta das plantas ao déficit hídrico está relacionada a uma rede complexa de mudanças morfológicas e fisiológicas, podendo ocorrer redução no tamanho da folha, da planta e abscisão foliar (TORRECILLAS et al., 1996), redução do conteúdo de água na folha (HETHERINGTON; WOODWARD, 2003), fechamento dos estômatos (ROYER, 2001), aumento da temperatura foliar (SIDDIQUE; HAMID; ISLAM, 2001) e aumento da incidência da podridão apical (ADAMS; HO, 1993).

Para se obter sucesso num programa de melhoramento dessa natureza, deve-se identificar características que facilitem a seleção. Dentre essas, a podridão apical pode ser uma característica promissora, por ser um dos primeiros sintomas que se manifesta quando o tomateiro se encontra em condições de déficit hídrico (TAYLOR; LOCASCIO; ALLIGOOD, 2004). A partir da identificação de caracteres confiáveis e que apresentem praticidade na utilização, será possível fazer a seleção de genótipos com maior eficiência no uso da água e resistentes ao déficit hídrico em programas de melhoramento. Sendo assim, objetivou-se avaliar caracteres relacionados à resistência ao déficit

hidrico em famílias de tomateiros com background WELL (Water Economy Locus in *Lycopersicum*).

## 2 MATERIAL E MÉTODOS

Foram conduzidos dois experimentos: o primeiro na estação experimental de hortaliças da Hortiagro Sementes S.A., no município de Ijaci, Minas Gerais, Brasil, no período de jun. a nov. 2011; e o segundo no Setor de Olericultura do Departamento de Agricultura da Universidade Federal de Lavras (UFLA), Lavras, Minas Gerais, Brasil, no mesmo período que o experimento anterior. Os experimentos foram conduzidos em ambiente protegido, sendo a temperatura e a umidade máxima e mínima monitoradas diariamente com o auxílio de um termohigrometro digital (mod. HTC-1).

Os seguintes genótipos estão envolvidos nesse programa de melhoramento: cultivar M-82, que possui crescimento determinado e foi desenvolvida na Universidade da Califórnia, Davis; TOM-684, que é uma linhagem comercial quase isogênica de TOM-584, que por vez deriva do cruzamento [(Santa Clara x Stevens) x Santa Clara], após seleção para resistência a tospovírus; e WELL, que deriva do cruzamento entre *S. pennellii* x Micro-Tom com seis retrocruzamentos usando como pai recorrente o Micro-Tom e selecionando sempre para a menor velocidade de murcha da planta.

O delineamento experimental foi em blocos casualizados com três repetições. Em Lavras-MG foram avaliadas nove famílias  $F_3RC_1$  (T1: BPX-441B-031, T2: BPX-441B-039, T3: BPX-441B-041, T4: BPX-441B-040, T5: BPX-441B-055, T6: BPX-441B-059, T7: BPX-441B-084, T8: BPX-441B-092 e T9: BPX-441B-088) advindas de duas autofecundações do seguinte cruzamento: [TOM-684 x (Well x M-82)]. Em Ijaci-MG foram avaliadas as mesmas nove famílias do experimento anterior e outras onze famílias (T11: BPX-441B-022, T12: BPX-441B-013, T13: BPX-441B-020, T14: BPX-441B-025, T15: BPX-441B-044, T16: BPX-441B-075, T17: BPX-441B-077, T18: BPX-441B-083, T19: BPX-441B-007, T20: BPX-441B-008 e T21: BPX-441B-019) obtidas do

mesmo cruzamento. Nos dois experimentos foi utilizada a linhagem materna TOM-684 como testemunha (T10), que já corresponde a um *background* comercial. Todas essas famílias foram obtidas a partir da seleção nas gerações anteriores ( $F_1RC_1$  e  $F_2RC_1$ ) para características agrônômicas próximas das comerciais (porte de planta e tamanho de fruto). Nenhuma seleção foi efetuada para características relacionadas à resistência ao déficit hídrico.

As mudas foram produzidas em bandejas de poliestireno, com 128 células, utilizando substrato comercial. O transplântio das mudas para o campo foi realizado quando as plântulas apresentavam 15 cm de altura.

O solo da área experimental de Lavras é classificado como latossolo vermelho distroférico típico e apresenta textura argilosa, com 33% de areia, 18% de silte e 49% de argila. O solo em Ijaci é classificado como Latossolo Vermelho-Amarelo distrófico e apresenta textura argilosa, com 30% de areia, 15% de silte e 55% de argila.

O preparo do solo foi realizado um mês antes do transplântio das mudas para os canteiros, por meio de uma aração, seguida de calagem e gradagem. Os canteiros foram erguidos com rotoencanteirador e mediam 0,2 m de altura e 1,0 m de largura. A quantidade de calcário foi de 2,5 t ha<sup>-1</sup> (PRNT 92%), calculada com base na análise química de solo. A adubação de base foi realizada três dias antes do transplântio, utilizando 1000 kg ha<sup>-1</sup> de 8-28-16, 360 kg ha<sup>-1</sup> de super simples, 20 kg ha<sup>-1</sup> de bórax e 20 kg ha<sup>-1</sup> de sulfato de zinco.

O sistema de irrigação adotado foi com tubos gotejadores autocompensantes, com espaçamento entre os gotejadores de 30 cm, sendo utilizadas duas linhas de gotejo por bloco, espaçadas em 70 cm. Os canteiros foram cobertos com filme de polietileno cinza (mulching), com espessura de 30 µm. Em Ijaci o mulching permaneceu nos canteiros até o final do experimento. Em Lavras o mulching foi removido aos 20 dias após o início do estresse (DAIE), visando à intensificação do déficit hídrico. As plantas foram alocadas

nos canteiros, formando duas linhas de cinco plantas, totalizando dez plantas por parcela, espaçadas em 30 cm, sendo que cada planta ficou exatamente entre dois pontos de gotejo.

Em Lavras o tutoramento das plantas foi realizado com auxílio de fitilhos fixados em fios de arame a dois metros de altura. As plantas foram enroladas no fitilho a cada três dias, sendo conduzidas até a altura do arame, efetuando-se então a capação. Em Ijaci, adotou-se o tutoramento tipo cerca-cruzada (V invertido), em que foram colocadas estacas de bambu com 1,80 a 2,20 m de comprimento, apoiadas de maneira inclinada sobre um fio de arame bem esticado. As plantas foram amarradas ao bambu com fitilho plástico, a cada 30 a 40 cm. Nos dois locais os brotos laterais foram eliminados a cada três dias, tendo início aos 15 dias após o transplântio (DAT) das mudas e prosseguindo até o término do experimento. Os brotos foram arrancados manualmente, quando apresentavam entre um e três cm de comprimento.

O monitoramento inicial da umidade do solo foi realizado por meio de tensiômetros (Mod. WS-76), com vacuômetro embutido. Foi instalado um tensiômetro por repetição, na profundidade de 30 cm, que corresponde à profundidade de maior enraizamento do tomateiro. Após o transplântio das mudas, os canteiros foram irrigados diariamente durante 35 DAT, com lâmina de água de 5 mm dia<sup>-1</sup>, visando o melhor desenvolvimento inicial das mudas. A partir dessa data a irrigação foi suspensa, monitorando-se diariamente a tensão de água no solo. Como o objetivo foi o da seleção de materiais resistentes ao déficit hídrico, a irrigação somente seria ligada quando o solo apresentasse tensão de água igual ou superior a 80 kpa, que é a tensão acima da qual o tomateiro sofre prejuízos devido ao déficit hídrico (SÁ et al., 2005). Contudo, como não foram observados sintomas que caracterizavam o déficit hídrico nesse período, optou-se em suspender a irrigação por tempo indeterminado, até que a testemunha (TOM-684) apresentasse sintomas que poderiam estar relacionados

ao déficit hídrico, como murcha, abortamento de cacho floral, redução da altura e do tamanho das folhas. Como esses sintomas somente foram observados em estágio avançado do cultivo (35 a 40 DAIE ou 70 a 75 DAT), optou-se por suspender a irrigação definitivamente até o término do ciclo da cultura (60 a 70 DAIE).

Foram realizadas as seguintes avaliações: 1) produção total de frutos por planta (PF), obtida pela massa total dos frutos de cada planta, considerando os frutos normais e com baixa severidade de podridão apical, sendo os resultados expresso em  $\text{kg planta}^{-1}$ , 2) número de frutos por planta (NFru), obtido pela contagem dos frutos sem podridão apical de cada parcela e dividindo-se pela quantidade de plantas, com resultado expresso em  $\text{frutos planta}^{-1}$ , 3) massa média de frutos (MMF), que é a relação entre PF e NFru, com resultado expresso em  $\text{g.fruto}^{-1}$ , 4) altura das plantas de ciclo indeterminado aos 40 DAIE, 5) número de folhas das plantas de crescimento indeterminado aos 40 DAIE, 6) temperatura foliar ( $^{\circ}\text{C}$ ) aos 35 DAIE, por meio de um termômetro infravermelho, utilizando-se a média de cinco leituras de folhas do dossel foliar, 7) diâmetro do caule (cm) no terço superior, médio e inferior da planta, aferido com paquímetro de duas casas decimais de precisão, realizando essas análises aos 60 DAIE e 8) incidência de podridão apical (%) no terço superior da planta, pela relação entre o número de frutos que apresentavam sintomas de podridão apical e o total de frutos colhidos. Com base nos resultados preliminares de PF, altura e incidência de PA no experimento de Lavras, foram selecionadas as famílias T4, T5, T6 e T9, juntamente com a testemunha T10, para realizar as seguintes avaliações aos 65 DAIE: 9) área foliar, pela relação da massa de uma área foliar conhecida (utilizaram-se 16 discos foliares de 3,18 cm de diâmetro por parcela) em relação à massa fresca total de folhas, 10) massa fresca foliar, por meio da pesagem de todas as folhas verdes ou pouco senescentes retiradas manualmente de quatro plantas por parcela, 11) massa fresca do caule, por meio

da pesagem do caule de quatro plantas por parcela. Enquanto em Lavras foram realizadas as avaliações de 9 a 12 aos 65 DAIE, em Ijaci as plantas foram conduzidas até final do ciclo, realizando apenas as avaliações 1, 2, 3 e 8 a partir dessa data.

O conteúdo relativo de água na folha (CRA) foi analisado em quatro épocas: 24 horas antes da indução do déficit hídrico, 15, 30 e 45 DAIE. Quatro folhas localizadas no terço médio foram removidas de cada uma das oito plantas da parcela e foram imediatamente pesadas para determinar a massa fresca (MF). As mesmas foram mergulhadas em água destilada (ddH<sub>2</sub>O) por 24h, secas com papel toalha e pesadas para determinar a massa túrgida (MT). A massa seca (MS) foi mensurada após as folhas serem secas a 65 °C em estufa por 48 h. Os valores foram colocados na fórmula descrita por Scippa et al. (2004):

$$\text{CRA (\%)} = [(MF-MS)/(MT-MS)] \times 100 \quad (1)$$

Os dados referentes ao ensaio em Lavras e Ijaci foram submetidos à análise de variância e as médias comparadas pelo teste de Scott-Knott ( $p \leq 0,05$ ). Os dados referentes às quatro famílias selecionadas em Lavras foram comparados pelo teste de Tukey ( $p \leq 0,05$ ).

### 3 RESULTADOS E DISCUSSÃO

A produção de frutos (PF) variou de 1,21 a 3,92 kg planta<sup>-1</sup> em Lavras e 1,74 a 4,00 kg planta<sup>-1</sup> em Ijaci (Tabelas 1 e 2). Cinco famílias se destacaram quanto à PF (T4, T5, T6, T15, T17) e, dentre as nove famílias avaliadas nos dois ambientes de cultivo, a T6 foi a mais produtiva. A família T5 também se destacou quanto à PF em Lavras, contudo, em Ijaci, a produção foi inferior às famílias T4 e T6. Em programas de melhoramento de cereais, que são os que obtiveram maiores avanços na seleção de plantas resistentes à seca, a seleção direta para PF sob condições de limitação hídrica é a estratégia mais comumente utilizada pelos melhoristas (BERNIER et al., 2008). Contudo, a sua utilização depende de dois fatores chave: a existência de genes para a resistência a seca dentro da população, os quais devem ser efetivos no ambiente de estresse sob o qual a seleção é realizada (BLUM; KLUEVA; NGUYEN, 2001) e do grau de controle da homogeneidade do estresse no local de seleção (BLUM, 2005). Porém, deve ser levada em consideração a interação entre os genes que conferem a resistência ao déficit hídrico e os genes que estão envolvidos no potencial produtivo *per se*, que são inúmeros (BERNIER et al., 2008). Como não é possível isolar estes componentes, não se recomenda, no caso do tomateiro, utilizar a produtividade de frutos isoladamente como parâmetro de seleção, embora o déficit hídrico afete a mesma.

Tabela 1 Efeito do déficit hídrico sobre a produção de frutos (PF), o número de frutos por planta (NFru), a massa média de frutos (MMF), altura de plantas, número de folhas por planta (NFol) e temperatura foliar de nove famílias de tomateiro obtidas no cruzamento com o genótipo WELL

	PF (kg planta <sup>-1</sup> )	NFru (frutos planta <sup>-1</sup> )	MMF (g fruto <sup>-1</sup> )	Altura (cm)	NFol	TF (°C)
T1	3,22b	34,08 c	94,16 a	125,07 d	19,60 c	22,15 b
T2 <sup>#</sup>	1,21c	20,69 d	58,27 b	*	*	24,42 a
T3	2,83b	49,68 b	57,08 b	129,69 c	22,02 a	22,89 a
T4	3,92a	68,27 a	57,49 b	145,73 a	22,38 a	21,58 b
T5	3,60a	41,15 c	87,44 a	136,99 b	20,64 b	22,13 b
T6	3,90a	59,64 b	63,44 b	135,25 b	21,22 b	21,43 b
T7 <sup>#</sup>	1,30c	31,58 c	43,20 c	*	*	23,75 a
T8	2,80b	56,48 b	50,02 c	130,71 c	19,62 c	20,87 b
T9	2,69b	38,22 c	70,72 b	87,00 e	18,06 d	21,29 b
T10						
TEST	3,27b	52,65 b	62,12 b	130,51 c	19,77 c	22,23 b

Médias seguidas pela mesma letra minúscula na coluna não diferem estatisticamente entre si pelo teste de Scott-Knott ( $p \leq 0,05$ ). #- Famílias de crescimento determinado

Tabela 2 Efeito do déficit hídrico sobre a produção de frutos (PF), o número de frutos por planta (NFru), a massa média de frutos (MMF) e altura da planta de 20 famílias de tomateiro obtidas no cruzamento com o genótipo WELL

	PF (kg planta <sup>-1</sup> )	NFru (frutos planta <sup>-1</sup> )	MMF (g fruto <sup>-1</sup> )	Altura (cm)
T1	2,27e	20,77C	117,74a	119,07c
T2 <sup>#</sup>	1,74f	18,63C	95,37b	*-
T3	1,97f	22,50C	89,52b	110,92d
T4	3,37c	44,77A	75,36b	138,42a
T5	2,84d	22,50C	127,32a	134,41a
T6	4,00a	40,73A	98,76a	132,81a
T7 <sup>#</sup>	2,55e	28,30B	90,22b	*-
T8	2,42e	30,80B	78,59b	128,75b
T9	2,77d	28,27B	98,37a	84,57e
T10 -TEST	3,18c	34,57A	92,53b	128,20b
T11	2,51e	39,80A	64,64b	126,41b
T12	2,39e	21,90C	109,19a	119,07c
T13	1,93f	25,43B	75,61b	111,93d
T14 <sup>#</sup>	1,72f	18,40C	93,53b	*-
T15	3,65b	41,97A	87,06b	135,80a
T16	2,57e	25,77B	99,86a	111,41d
T17	3,58b	40,10A	89,27b	136,73a
T18	2,32e	28,47B	82,92b	107,29d
T19 <sup>#</sup>	2,41e	23,67C	105,03a	*-
T20 <sup>#</sup>	2,87d	26,07B	111,22a	*-
T21 <sup>#</sup>	1,74f	21,77C	82,19b	*-

Médias seguidas pela mesma letra minúscula na coluna não diferem estatisticamente entre si pelo teste de Scott-Knott ( $p \leq 0,05$ ). <sup>#</sup> - Famílias de crescimento determinado

O número de frutos por planta (NFru) e a massa média de frutos (MMF), que são os fatores que determinaram a produção, são caracteres que isoladamente não foram bons indicativos para a seleção de plantas mais produtivas sob condições de déficit hídrico, pois não correlacionaram com a produtividade (Tabelas 1 e 2). Em Lavras, por exemplo, a família mais produtiva (T6) teve a mesma quantidade de frutos que as famílias T3, T8 e a testemunha (Tabela 1), que foram as famílias de crescimento indeterminado menos

produtivas. Em Ijaci esse mesmo fato pode ser observado para MMF, em que as famílias T1, T5, T9, T12, T16, T19 e T20, que foram pouco produtivas, apresentaram MMF equivalentes ao melhor tratamento (T6) (Tabela 2). A MMF de todas as famílias  $F_3RC_1$  se igualaram à testemunha comercial TOM-684, o que demonstra o progresso genético obtido para essa característica nas gerações anteriores ( $F_1RC_1$  e  $F_2RC_1$ ). Marouelli e Silva (2007) e Patané e Cosentino (2010) reduziram a disponibilidade de água no solo na fase de desenvolvimento dos frutos e observaram redução do NFru e da MMF, devido ao abortamento floral e redução do desenvolvimento do fruto.

Com relação à altura de plantas, houve diferença entre as famílias nos dois locais de cultivo. Em Lavras, as famílias T4, T5 e T6, que foram as mais produtivas, também foram as mais altas, sendo todas elas superiores a testemunha, tanto em altura como em produção (Tabela 1). Em Ijaci, as famílias T4 e T5 não seguiram essa relação (Tabela 2), fato que pode estar relacionado ao sistema de tutoramento adotado em Ijaci (V invertido), o que dificultou o crescimento vertical das plantas e, conseqüentemente, a mensuração da altura. Pode-se afirmar que esta característica sofre grande efeito do sistema de manejo adotado, não podendo se configurar como um parâmetro seguro para seleção de plantas resistentes ao déficit hídrico. No entanto, a redução do crescimento foi observado por Colla et al. (1999) quando o tomateiro foi submetido a redução da lâmina de água superior a 20%. O crescimento é resultado da produção de células novas por divisão das células meristemáticas e a subsequente expansão maciça delas (ANJUM et al., 2011). Sob condições de déficit hídrico a expansão celular é dificultado devido a interrupção do fluxo de água do xilema para as células em expansão (NONAMI, 1998), diminuindo o turgor celular. Com isso ocorre redução do crescimento e perda de características relacionadas à produção (HUSSAIN et al., 2008).

O diâmetro do caule variou indiferentemente da resposta produtiva da planta ao déficit hídrico. Em Lavras, o diâmetro na parte superior do caule foi maior nas famílias T3, T4, T5 e T6 e, em Ijaci, essas mesmas famílias não diferiram da testemunha e das famílias menos produtivas (Tabela 3). Essas variações no diâmetro do caule observada nos dois experimentos indicam forte influência do ambiente sobre essa característica, tornando-a ineficaz para seleção de plantas resistentes ao déficit hídrico.

Tabela 3 Efeito do déficit hídrico sobre a incidência de podridão apical (PA), temperatura foliar (TF) e diâmetro superior, médio e inferior do caule de 20 famílias de tomateiro obtidas no cruzamento com o genótipo WELL

	PA		TF		Diâmetro do caule (cm)					
	(%)		(°C)		Superior		Médio		Inferior	
T1	64,14	b	22,91	d	0,45	c	1,08	a	1,01	a
T2 <sup>#</sup>	33,47	d	27,13	a	0,34	c	0,98	b	0,92	b
T3	55,45	c	24,20	c	0,69	a	1,23	a	1,08	a
T4	70,04	b	23,49	c	0,37	c	0,98	b	0,92	b
T5	16,52	e	23,85	c	0,38	c	1,00	b	1,04	a
T6	54,60	c	21,68	d	0,43	c	1,13	a	0,85	c
T7 <sup>#</sup>	43,84	d	25,38	b	0,27	c	0,82	b	0,69	d
T8	78,52	a	21,77	d	0,40	c	1,00	b	0,85	c
T9	18,52	e	21,85	d	0,55	b	1,11	a	0,99	a
T10- TEST	81,15	a	22,78	d	0,38	c	1,18	a	0,98	a
T11	64,21	b	22,80	d	0,36	c	0,96	b	0,81	c
T12	51,96	c	22,80	d	0,43	c	1,08	a	0,93	b
T13	91,58	a	21,78	d	0,28	c	0,94	b	0,85	c
T14 <sup>#</sup>	92,80	a	23,91	c	0,43	c	0,96	b	0,98	a
T15	38,42	d	22,34	d	0,37	c	0,98	b	1,01	a
T16	87,52	a	22,56	d	0,40	c	0,97	b	1,00	a
T17	37,66	d	22,78	d	0,44	c	0,93	b	0,88	c
T18	84,48	a	22,24	d	0,39	c	1,01	b	0,92	b
T19 <sup>#</sup>	42,58	d	24,88	b	0,44	c	1,10	a	0,94	b
T20 <sup>#</sup>	39,42	d	26,47	a	0,43	c	1,08	a	0,93	b
T21 <sup>#</sup>	57,07	c	26,42	a	0,39	c	1,07	a	0,91	B

Médias seguidas pela mesma letra minúscula na coluna não diferem estatisticamente entre si pelo teste de Scott-Knott ( $p \leq 0,05$ ). <sup>#</sup> - Famílias de crescimento determinado.

A família T4 foi à única que apresentou, no final do ciclo da cultura, maior área foliar em relação à testemunha, demonstrando grande capacidade de desenvolvimento vegetativo mesmo em condições severas de estresse (Tabela 4). Contudo, isso não refletiu em desempenho produtivo, pois a mesma não superou em produtividade as famílias T5 e T6 nos dois ambientes de cultivo. Por outro lado, a família mais produtiva (T6) foi a que apresentou menor área foliar dentre as famílias mais produtivas e a testemunha. Tahi et al. (2008) também observaram redução da área foliar em plantas submetidas ao déficit hídrico. A redução da massa foliar e/ou da área foliar está relacionada à diminuição da pressão de turgor, provocada pela redução do potencial hídrico do solo, o que reduz a expansão celular (SHAO et al., 2008). A redução da área foliar implica em redução da interceptação da radiação, redução da fotossíntese e, conseqüentemente, diminuição da acumulação da massa seca (ANJUM et al., 2011). A diferença entre as famílias também está relacionada aos diferentes backgrounds das linhagens F<sub>3</sub>RC<sub>1</sub>.

Tabela 4 Efeito do déficit hídrico sobre a área foliar e incidência de podridão apical de cinco famílias de tomateiro obtidas no cruzamento com o genótipo WELL

TRAT	Área Foliar (m <sup>2</sup> )	Podridão Apical (%)
T4	2,01 A	67,47 ab
T5	1,58 B	12,21 c
T6	1,29 C	57,49 b
T9	0,87 D	24,01 c
T10 - Testemunha	1,56 B	80,44 a

Médias seguidas pela mesma letra minúscula na coluna não diferem estatisticamente entre si pelo teste de Tukey ( $p \leq 0,05$ )

A altura da planta, o número de folhas, o diâmetro do caule e a área foliar são variáveis que determinam o vigor da planta. Plantas mais vigorosas sob condições de déficit hídrico, teoricamente, apresentam mecanismos

fisiológicos que permitem o desenvolvimento da planta nessas condições. Contudo, o aumento da biomassa não está necessariamente relacionado com o aumento da produção de frutos. Esse fato foi relatado por Blum (2005), em que a seleção para a produtividade não estava relacionado com o aumento da biomassa total, mas apenas com a proporção entre a produção e a biomassa. Bernier et al. (2008) explicam que a biomassa excessiva requer uma maior quantidade de água no solo devido a maior transpiração total da planta.

Com relação à podridão apical, as famílias T5 e T9 apresentaram baixos níveis de PA, inferior a 20%. As famílias T2, T7, T15, T17, T19 e T20 apresentaram níveis intermediários de incidência de PA, variando entre 20 % e 50 %. Um terceiro grupo, composto por 12 famílias, apresentaram incidência de PA superior a 50% (Tabelas 3 e 4). Essa segregação de 2:6:12 é típico de herança monogênica (1/8:2/8:5/8) na geração F<sub>3</sub>, o que seria esperado em famílias com genealogia do genótipo WELL, que possui um locus com herança monogênica, responsável por aumentar a eficiência no uso da água (ZSÖGÖN, 2012).

Para se obter sucesso num programa de melhoramento dessa natureza, deve-se identificar características que facilitem a seleção. Dentre essas, a podridão apical pode ser uma característica promissora por ser um dos primeiros problemas que se manifesta quando o tomateiro se encontra em condições de déficit hídrico. É uma característica de fácil mensuração e na maioria das vezes está relacionada ao déficit hídrico (TAYLOR; LOCASCIO; ALLIGOOD, 2004). A intensificação desse distúrbio ocorre quando as plantas de tomateiro são submetidas a uma tensão média de água no solo superior a 81,0 kPa (SÁ et al., 2005). Neste experimento, a tensão de 80 kPa foi observada aos 20 DAIE. A partir dessa data, esperava-se o aumento da incidência de PA e, plantas que apresentassem menor incidência desse distúrbio poderiam ser consideradas indiretamente mais resistentes ao déficit hídrico. Assim, dentre as diversas

características avaliadas, a PA talvez seja a que esteja mais intimamente relacionada com a resistência das plantas ao déficit hídrico, podendo integrar as estratégias de seleção de plantas de tomateiro resistentes a esse estresse. Contudo, deve-se levar em consideração outras características em conjunto, pois a PA pode ser influenciada por diversos outros fatores, como estresse salino (FRANCO et al., 1999), altas temperaturas (HO et al., 1993), características físicas do solo, balanço catiônico na solução do solo (ARRUDA JÚNIOR et al., 2011), umidade relativa do ar (KREIJ, 1996), dentre outros.

A temperatura foliar apenas discriminou plantas de ciclo determinado e indeterminado, devido ao fato de estas diferirem em resposta ao déficit hídrico. Esse fato foi observado tanto em Lavras como em Ijaci, com temperaturas variando de 23,75 a 27,13 °C (média = 25,3 °C) para as plantas de ciclo determinado e 20,80 a 24,20 °C (média = 22,4 °C) para as plantas de ciclo indeterminado, considerando os dois ambientes de cultivo (Tabelas 1 e 3). O aumento da temperatura ocorreu provavelmente devido à redução da transpiração das plantas, sendo este o principal mecanismo de arrefecimento dos vegetais (SIDDIQUE; HAMID; ISLAM, 2001). Além do mais, altas temperaturas foliares têm uma estreita relação com a redução da fixação de carbono nas diversas etapas da fotossíntese (MEDLYN; LOUSTAU; DELZON, 2002).

O conteúdo relativo de água na folha (CRA) aparentemente está relacionado a menor incidência de podridão apical, pois as famílias T9 e T5, que apresentaram menor incidência dessa anomalia, foram também as que apresentaram maior CRA aos 45 DAIE, com aproximadamente 88% de água (Figura 1). A testemunha apresentou CRA de 81,09%, sendo apenas maior que as famílias menos produtivas (T1, T2, T3, T7 e T8).

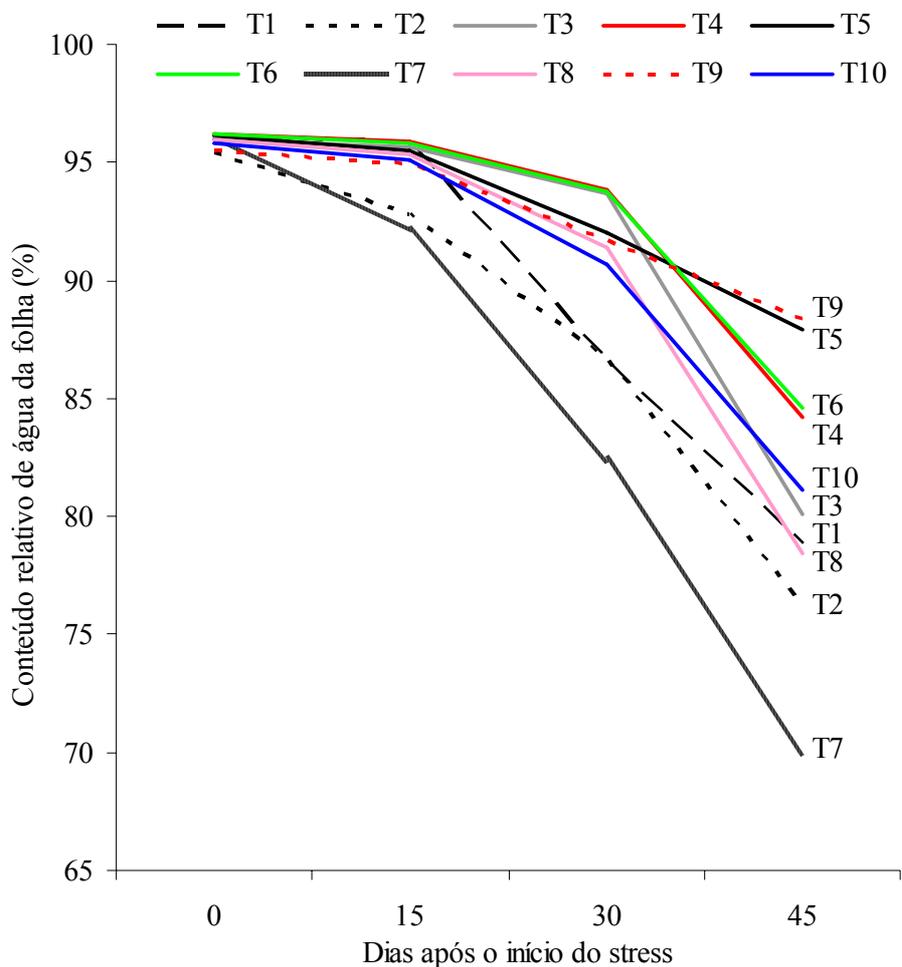


Figura 1 Conteúdo relativo de água nas folhas de dez famílias ( $F_3RC_1$ ) de tomateiro obtidas no cruzamento com o genótipo WELL

A manutenção do turgor foliar em resposta ao déficit hídrico se deve a sinalização química no sistema radicular, proporcionada pelo ácido abscísico ou pelo pH apoplástico, que induz o fechamento dos estômatos (HARTUNG; SAUTER; HOSE, 2002; JIA; DAVIES, 2007; WILKINSON; DAVIES, 2008).

No algodoeiro, Parida et al. (2008) atribuíram o aumento do CRA ao acúmulo de prolina, conferindo a planta resistência ao déficit hídrico. Para Blum (2005), plantas em condições de déficit hídrico moderado ou severo conseguem manter o turgor celular por meio do ajustamento osmótico, que é um decréscimo do potencial osmótico causado pelo acúmulo de solutos nas células, o qual mantém o gradiente de potencial hídrico e, ao mesmo tempo, a turgescência necessária ao crescimento celular. A manutenção do elevado CRA é uma forma de medir o estado hídrico da planta (ANJUM et al., 2011), sendo considerada por LUO (2010) uma das características fisiológicas mais importantes relacionadas com o mecanismo de tolerância a desidratação.

A intensidade do déficit hídrico adotado nos dois experimentos não foi suficiente para a morte das plantas antes do término do ciclo de cultivo (colheita do último cacho). Resultados semelhantes foram observados por Patanè e Cosentino (2010), em que plantas cultivadas perto do ponto de murcha permanente continuavam vegetando, contudo, com baixa produtividade. Topcu et al. (2007) observaram que plantas de tomateiro cultivadas sob irrigação deficitária, com disponibilidade de água do solo perto ou além do ponto de murcha permanente, a condutância estomática e fotossíntese ainda eram satisfatórios.

Todos os mecanismos fisiológicos discutidos acima influenciaram a resposta da planta ao déficit hídrico, permitindo que as famílias T5 e T9 se destacassem na menor incidência de PA e maior CRA em relação à testemunha. Contudo, devido à complexa rede de respostas da planta ao déficit hídrico, dificilmente será possível identificar uma única característica para a seleção de plantas resistentes ao déficit hídrico, devendo-se sempre levar em consideração o complexo sistema de resposta da planta a esse estresse ambiental.

#### **4 CONCLUSÕES**

Para a seleção de plantas de tomateiro resistentes ao déficit hídrico, deve-se levar em consideração o conteúdo relativo de água na folha e a incidência de podridão apical, sendo essa última característica diretamente relacionada ao déficit hídrico.

Dentre as 20 famílias avaliadas, a T5, T6 e T9 são as que apresentam os melhores resultados e devem ser utilizadas em programas de melhoramento.

## REFERÊNCIAS

- ADAMS, P.; HO, L. C. Effects of environment on the uptake and distribution of calcium in tomato and on the incidence of blossom-end rot. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 154, n. 1, p. 127-132, 1993.
- ANJUM, S. A. et al. Morphological, physiological and biochemical responses of plants to drought stress. **African Journal of Agricultural Research**, Lesotho, v. 6, n. 9, p. 2026-2032, 2011.
- ARRUDA JÚNIOR, S. J. et al. Blossom-end rot and productivity of tomatoes as a function of calcium and ammonium contents. **Revista Caatinga**, Mossoró, v. 24, n. 4, p. 20-26, 2011.
- ASHRAF, M. Inducing drought tolerance in plants: Recent advances. **Biotechnology Advances**, Ottawa, v. 28, n. 1, p. 169-183, 2010.
- BERNIER, J. et al. Breeding upland rice for drought resistance. **Journal of the Science of Food and Agriculture**, Oxford, v. 88, n. 6, p. 927-939, 2008.
- BLUM, A. Drought resistance, water-use efficiency, and yield potential -are they compatible, dissonant, or mutually exclusive? **Australian Journal of Agricultural Research**, Collingwood, v. 56, n. 1, p. 1159-1168, 2005.
- BLUM, A.; KLUEVA, N.; NGUYEN, H. T. Wheat cellular thermotolerance is related to yield under heat stress. **Euphytica**, Wageningen, v. 117, n. 1, p. 117-123, 2001.
- COLLA, G. et al. Responses of processing tomato to water regime and fertilization in central Italy. **Acta Horticulturae**, Leuven, v. 487, n. 1, p. 531-535, 1999.
- CONDON, A. G. et al. Breeding for high water-use efficiency. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 55, n. 407, p. 2447-2460, 2004.
- FRANCO, J. A. et al. Effect of two irrigation rates on yield, incidence of blossomend rot, mineral content, and free amino acid levels in tomato cultivated under drip irrigation using saline water. **The Journal of Horticultural Science and Biotechnology**, Warwick, v. 74, n. 1, p. 430-435, 1999.

HAMDY, A.; RAGAB, R.; SCARASCIA-MUGNOZZA, E. Coping with water scarcity: water saving and increasing water productivity. **Irrigation and Drainage**, New York, v. 52, n. 1, p. 3-20, 2003.

HARTUNG, W.; SAUTER, A.; HOSE, E. Abscisic acid in the xylem: Where does it come from, where does it go to? **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 53, n. 366, p. 27-32, 2002.

HETHERINGTON, A. M.; WOODWARD, F. I. The role of stomata in sensing and driving environmental change. **Nature**, New York, v. 424, n. 24, p. 901-908, 2003.

HO, L. C. et al. Uptake and transport of calcium and the possible causes of blossom-end rot in tomato. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 44, n. 366, p. 509-518, 1993.

HUSSAIN, M. et al. Improving drought tolerance by exogenous application of glycinebetaine and salicylic acid in sunflower. **Journal of Agronomy and Crop Science**, Oxford, v. 194, n. 1, p. 193-199, 2008.

JIA, W.; DAVIES, W. J. Modification of leaf apoplastic pH in relation to stomatal sensitivity to root-sourced abscisic acid signals. **Plant Physiology**, Rockville, v. 143, n. 143, p. 68-77, 2007.

KREIJ, C. Interactive effects of air humidity, calcium and phosphate on blossom-end rot, leaf deformation, production and nutrient contents of tomato. **Journal of Plant Nutrition**, New York, v. 19, n. 1, p. 361-377, 1996.

LUO, L. J. Breeding for water-saving and drought-resistance rice (WDR) in China. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 61, n. 13, p. 3509-3517, 2010.

MAROUELLI, W. A.; SILVA, W. L. C. Water tension thresholds for processing tomatoes under drip irrigation in central Brazil. **Irrigation Science**, Berlin, v. 25, n. 1, p. 411-418, 2007.

MEDLYN, B. E.; LOUSTAU, D.; DELZON, S. Temperature responses of parameters of a biochemically based model of photosynthesis. I. Seasonal changes in mature maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.). **Plant Cell and Environment**, Oxford, v. 25, n. 9, p. 1155-1165, 2002.

NONAMI, H. Plant water relations and control of cell elongation at low water potentials. **Journal of Plant Research**, Tokyo, v. 111, n. 1, p. 373-382, 1998.

PARIDA, A. et al. Differential responses of the enzymes involved in proline biosynthesis and degradation in drought tolerant and sensitive cotton genotypes during drought stress and recovery. **Acta Physiologiae Plantarum**, Krakow, v. 30, n. 5, p. 619-627, 2008.

PATANÈ, C.; COSENTINO, S. L. Effects of soil water deficit on yield and quality of processing tomato under a Mediterranean climate. **Agricultural Water Management**, Amsterdam, v. 97, n. 1, p. 131-138, 2010.

ROYER, D. L. Stomatal density and stomatal index as indicators of paleoatmospheric CO<sub>2</sub> concentration. **Review of Palaeobotany and Palynology**, Amsterdam, v. 114, n. 2, p. 1-28, 2001.

SÁ, N. S. A. et al. Behavior of tomato crop under different soil water tensions in a greenhouse. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, Campina Grande, v. 9, n. 3, p. 341-347, 2005.

SCIPPA, G. S. et al. The histone-like protein H1-S and the response of tomato leaves to water deficit. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 55, n. 394, p. 99-109, 2004.

SHAO, H. B. et al. Water-deficit stress-induced anatomical changes in higher plants. **Comptes Rendus Biologies**, v. 331, n. p. 215-225, 2008.

SIDDIQUE, M. R. B.; HAMID, A.; ISLAM, M. S. Drought stress effects on water relations of wheat. **Botanical bulletin of academia sinica**, Bangladesh, v. 41, n. 1, p. 35-39, 2001.

TAHI, H. et al. Changes in antioxidant activities and phenol content in tomato plants subjected to partial root drying and regulated deficit irrigation. **Plant Biosystems**, United Kingdom, v. 142, n. 1, p. 550-562, 2008.

TAYLOR, M. D.; LOCASCIO, S. J.; ALLIGOOD, M. R. Blossom-end Rot Incidence of Tomato as Affected by Irrigation Quantity, Calcium Source, and Reduced Potassium. **HortScience**, Alexandria, v. 39, n. 5, p. 1110-1115, 2004.

TOPCU, S. et al. Yield response and N-fertiliser recovery of tomato grown under deficit irrigation. **European Journal of Agronomy**, Amsterdam, v. 26, n. 1, p. 64-70, 2007.

TORRECILLAS, A. et al. Strategies for drought resistance in leaves of two almond cultivars. **Plant Science**, London, v. 118, n. 2, p. 135-143, 1996.

TORRECILLAS, A. et al. Water relations of two tomato species under water stress and recovery. **Plant Science**, London, v. 105, n. 12, p. 169-176, 1995.

WILKINSON, S.; DAVIES, W. J. Manipulation of the apoplastic pH of intact plants mimics stomatal and growth responses to water availability and microclimatic variation. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 59, n. 3, p. 619-631, 2008.

ZSÖGÖN, A. **Identification and characterization of a tomato introgression line with reduced wilting under drought**. 2012. 188 p. Thesis (Doctor in Agronomy) - University of Canberra, Canberra, 2012.