

Base genética do hábito de crescimento e florescimento em tomateiro e sua importância na agricultura

Genetic basis of growth habit and flowering in tomato and its importance in agriculture

Fernando Angelo Piotto¹ Lázaro Eustáquio Pereira Peres^{II}

- REVISÃO BIBLIOGRÁFICA -

RESUMO

Variedades ou híbridos de tomateiro utilizados para produção de molhos e ketchups costumam ter hábito determinado, enquanto a maioria dos genótipos utilizados na produção para mesa (consumo in natura) possuem hábito indeterminado. Além de influenciar no manejo da cultura, o hábito de crescimento pode alterar parâmetros de produtividade, como o teor de sólidos solúveis totais (SST) nos frutos. O hábito de crescimento é controlado principalmente pelo gene SELF-PRUNING (SP), que é um dos componentes de uma pequena família gênica da qual faz parte também o gene SINGLE FLOWER TRUSS (SFT), atualmente considerado um dos componentes do tão buscado "florígeno". O entendimento da função bioquímica e o efeito fisiológico de tais genes em interação com o ambiente e outros genes (epistasia) possibilita a manipulação de parâmetros como precocidade e SST. Além disso, fornece subsídios para compreender a base genética do crescimento semideterminado, que combina vantagens do hábito determinado e indeterminado, podendo ser usado pelos melhoristas de plantas para o desenvolvimento de novas cultivares.

Palavras-chave: *Solanum lycopersicum*, genes de desenvolvimento, melhoramento genético.

ABSTRACT

Hybrids or open pollinated tomato cultivars used for sauces and ketchups production usually has determinate growth habit, while most of the genotypes used in the production to salads (in natura consumption) has indeterminate growth habit. Additionally, growth habit can have influence on culture management, productivity and total soluble solids (TSS) in

fruits. The growth habit is mainly controlled by the gene SELF-PRUNING (SP), which is a component of a small gene family which is also part of the gene SINGLE FLOWER TRUSS (SFT), currently considered one of the components so sought after 'florigin'. Understanding the biochemical function and physiological effect of such genes in interaction with the environment and other genes (epistasis), allows the manipulation of parameters such as precocity and TSS. It also provides subsidies to understand the genetic basis of semideterminate growth, which combines the advantages of determinate and indeterminate habit and can be used for plant breeders to development of new cultivars.

Key words: *Solanum lycopersicum*, developmental genes, crop breeding.

INTRODUÇÃO

O tomateiro (*Solanum lycopersicum* L.) é uma das hortaliças de maior importância econômica em escala mundial. Além disso, é considerada uma espécie modelo para pesquisas básicas em genética e fisiologia vegetal, dada a disponibilidade de mutantes afetando importantes moléculas regulatórias como hormônios (ZSÖGÖN et al., 2008; CAMPOS et al., 2009; GRATÃO et al., 2009; LIMA et al., 2009) e fatores de transcrição do tipo MADbox (MAO et al., 2000; VREBALOV et al., 2002) e homeobox (CHEN et al., 1997; KIMURA et al., 2008). Em tais estudos, os genes correspondentes a

¹Departamento de Genética, Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz" (ESALQ), Universidade de São Paulo (USP), Piracicaba, SP, Brasil.

^{II}Departamento de Ciências Biológicas, ESALQ, USP, CP 9, 13418-900, Piracicaba, SP, Brasil. E-mail: lazaro.peres@usp.br. Autor para correspondência.

mutações que alteram o padrão de desenvolvimento e possuem importância para o melhoramento têm sido isolados, como, por exemplo, *ripening-inhibitor* (VREBALOV et al., 2002), usada para produzir tomates com longa duração após a colheita, ou as mutações *jointless* (MAO et al., 2000) e *ovate* (LIU et al., 2002), que facilitam a colheita mecanizada. A mutação *jointless* faz com que os frutos maduros fiquem fortemente retidos no pedicelo, evitando que os tomates caiam das plantas por conta do choque mecânico, causado pela máquina colhedora. Já a mutação *ovate* confere formato oval aos frutos, o que otimiza sua disposição e distribuição nos cachos das plantas, além da própria morfologia favorável para recolhimento e processamento na colhedora.

Enquanto a duração pós-colheita é importante para o melhoramento do tomate de mesa (consumo *in natura*), as mutações *jointless* e *ovate* são úteis para o desenvolvimento de genótipos para tomate industrial, os quais são plantados em grandes extensões, geralmente colhidos mecanicamente e usados para fazer molhos e *ketchups*. O seguimento de produção para a indústria usa geralmente plantas de crescimento determinado, devido ao seu porte reduzido e maior uniformidade de maturação, facilitando a colheita mecanizada para o processamento industrial. Já a grande maioria das cultivares para mesa é de crescimento indeterminado, devido à própria característica de maior qualidade dos frutos, além de explorar melhor o espaço quando utilizado em cultivo protegido. No caso do hábito de crescimento, a principal mutação afetando essa característica também já teve seu gene isolado, porém, estudos recentes mostram que essa característica pode ter um controle genético mais complexo. De forma similar, o controle genético do tempo para o florescimento, que determina se uma cultivar é mais precoce ou mais tardia, também tem sido estudada. No caso do tomateiro, essa característica pode ser mensurada avaliando-se o número de folhas que são emitidas até o aparecimento da primeira inflorescência. Embora o hábito de crescimento e de florescimento sejam características distintas, elas possuem uma correlação genética estreita, a qual será apresentada a seguir.

Base genético-fisiológica do hábito de crescimento e florescimento em tomateiro

O tomateiro é uma planta originalmente perene, de hábito de crescimento indeterminado (RICK, 1978), no qual os ramos vegetativos e reprodutivos se alternam formando as unidades simpodiais (Figura 1). Essas unidades são compostas geralmente por três folhas entre duas inflorescências, com a emissão do

primeiro cacho floral após oito a doze folhas, na maioria das variedades (Figura 1A). Contudo, esse padrão é alterado nas cultivares de crescimento determinado, em que, a partir da emissão da primeira inflorescência, o número de folhas por unidade simpodial vai sendo reduzido gradativamente, até a formação de duas inflorescências consecutivas (Figura 1C), quando todo meristema vegetativo apical (aquele que forma folhas e mais ramos) se transforma em floral (PNUELI et al., 1998). O crescimento determinado do tomateiro ocorre devido à presença da mutação recessiva *self-pruning* (*sp*), que apareceu espontaneamente na Flórida em 1914 (RICK, 1978) e, desde então, tem sido usada extensivamente nos programas de melhoramento para tomate processado. Até então, todas as cultivares de tomateiro eram de crescimento indeterminado, que é condicionado pelo alelo dominante *Self-Pruning* (*SP*), para o *locus* em questão. A mutação *sp* foi, posteriormente, mapeada no cromossomo seis, cujo alelo em homozigose recessiva provoca a “auto-poda” (*self-pruning*), ou seja, a perda da capacidade de continuar formando ramos vegetativos após o florescimento.

Tanto nas cultivares que possuem crescimento indeterminado (*SP*) quanto naquelas que possuem crescimento determinado (*sp*), o florescimento ocorre após a emissão de oito a doze folhas, mas os entrenós das plantas determinadas (*sp*) são, em média, 10-15% menores que as plantas indeterminadas (*SP*). O alelo *sp*, portanto, não altera completamente o padrão de florescimento, mas interrompe a regularidade com a qual as fases reprodutiva e vegetativa se alternam (PNUELI et al., 1998). O gene *SP* já foi isolado e sequenciado e hoje sabemos que ele codifica uma proteína do tipo fosfatidiletanolamina, a qual pode ser um componente do complexo de membranas envolvido na transdução de sinais (BRADLEY et al., 1996; BRADLEY et al., 1997). O alelo selvagem (*SP*) atua impedindo a ocorrência do florescimento precoce (antes da emissão de oito folhas). Dessa forma, a primeira inflorescência só aparece quando os níveis de expressão de *SP* são reduzidos no meristema apical. Esse processo de repressão e liberação se repete em cada unidade simpodial, fazendo com que cada cacho floral apareça somente após a formação de três folhas, quando os níveis de expressão de *SP* diminuem (PNUELI et al., 1998).

No caso do alelo *sp* (plantas de crescimento determinado), após a emissão da primeira inflorescência, os níveis de expressão desse gene vão diminuindo a cada unidade simpodial formada (PNUELI et al., 1998), fazendo com que o número de folhas por unidade seja reduzido gradualmente, até que o meristema apical termine com duas inflorescências

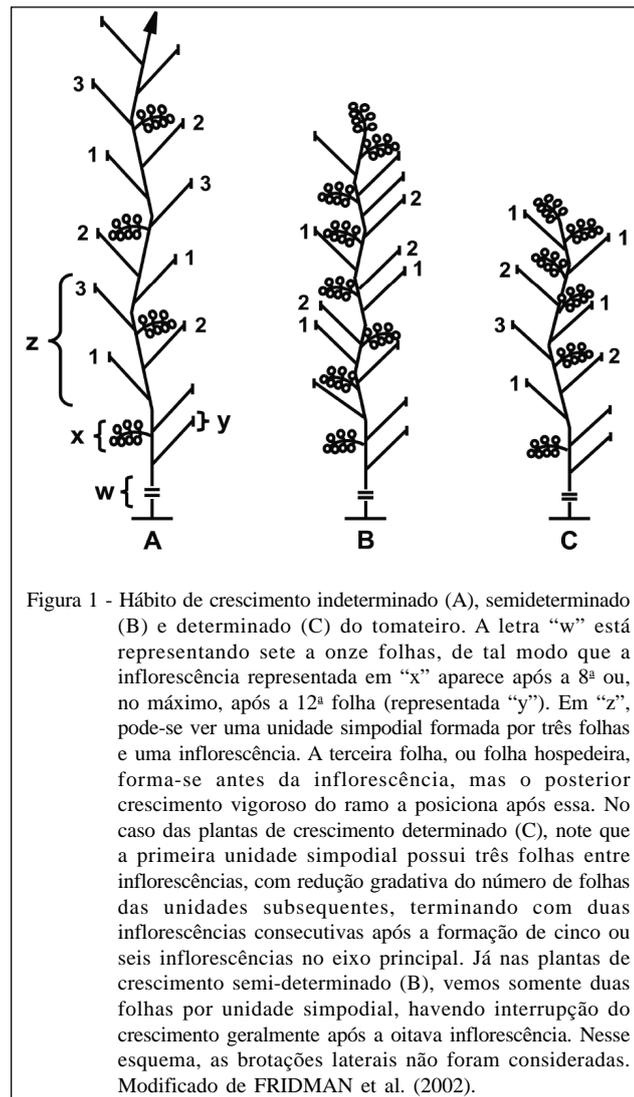


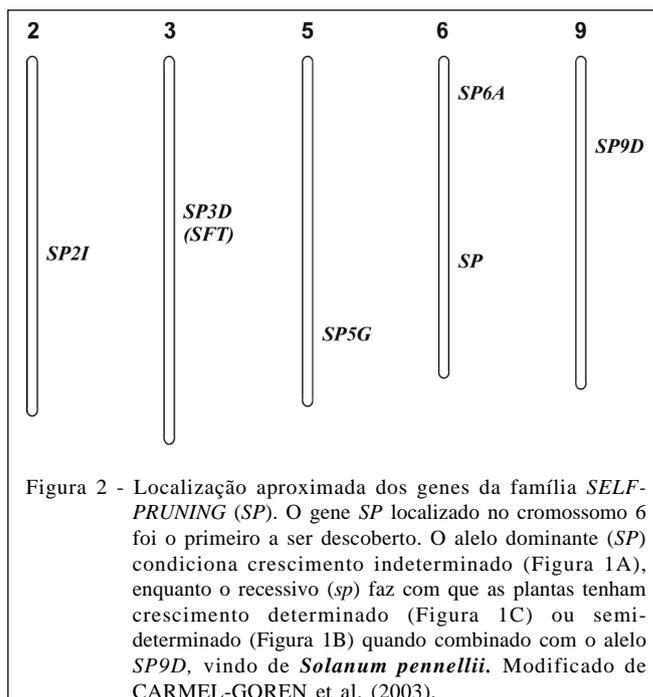
Figura 1 - Hábito de crescimento indeterminado (A), semideterminado (B) e determinado (C) do tomateiro. A letra "w" está representando sete a onze folhas, de tal modo que a inflorescência representada em "x" aparece após a 8ª ou, no máximo, após a 12ª folha (representada "y"). Em "z", pode-se ver uma unidade simpodial formada por três folhas e uma inflorescência. A terceira folha, ou folha hospedeira, forma-se antes da inflorescência, mas o posterior crescimento vigoroso do ramo a posiciona após essa. No caso das plantas de crescimento determinado (C), note que a primeira unidade simpodial possui três folhas entre inflorescências, com redução gradativa do número de folhas das unidades subsequentes, terminando com duas inflorescências consecutivas após a formação de cinco ou seis inflorescências no eixo principal. Já nas plantas de crescimento semi-determinado (B), vemos somente duas folhas por unidade simpodial, havendo interrupção do crescimento geralmente após a oitava inflorescência. Nesse esquema, as brotações laterais não foram consideradas. Modificado de FRIDMAN et al. (2002).

consecutivas (Figura 1C). O papel do gene *SP* gira, então, em torno da regulação entre o ciclo vegetativo e reprodutivo do crescimento do tomateiro, fazendo parte de um sistema que previne o florescimento precoce tanto na fase juvenil das plantas quanto no desenvolvimento de cada unidade simpodial.

Os alelos *SP* e *sp* são responsáveis pelo padrão de crescimento clássico como foi apresentado. Contudo, hoje sabemos que os alelos *SP* e *sp* do locus *SELF-PRUNING* fazem parte de uma pequena família de seis genes (CARMEL-GOREN et al., 2003) que atuam no controle do hábito de crescimento (Figura 2) das plantas, cujos genes estão mapeados nos cromossomos 2 (*SP2I*), 3 (*SP3D*), 5 (*SP5G*), 6 (*SP6A* e *SP*) e 9 (*SP9D*) do tomateiro. Quando o mutante *sp* é combinado com variações alélicas naturais, vindas de

espécies selvagens, nos outros membros da família gênica, as plantas resultantes podem apresentar hábitos de crescimento intermediário entre o determinado e o indeterminado. Um exemplo disso é do alelo *SP9D* vindo de *Solanum pennellii*, o qual faz com que as plantas apresentem crescimento semi-determinado (FRIDMAN et al., 2002) quando portadoras de *sp* (Figura 1B). Embora as plantas *SP9D* tenham porte intermediário, estas também cessam seu crescimento em certo estágio, podendo ser considerado como um tipo de crescimento determinado.

O crescimento semideterminado pode representar uma vantagem para o desenvolvimento de cultivares tanto para mesa quanto para indústria. No caso de cultivares para consumo *in natura*, a vantagem é o fato de as plantas crescerem até a altura adequada



para a poda apical, não havendo a necessidade de realizar essa operação, o que pode representar a redução nos custos totais com a manejo da cultura. Em geral, a poda apical nas cultivares de crescimento indeterminado é realizada manualmente após a emissão de 10 a 12 inflorescências, o que demanda mão-de-obra, além de aumentar a possibilidade de transmissão de patógenos pelos cortes realizados com as ferramentas usadas durante essa operação. No desenvolvimento de genótipos para a indústria, o crescimento semideterminado pode ser usado pelo já conhecido impacto positivo do hábito de crescimento das plantas sobre o incremento no teor de sólidos solúveis (TSS) ou grau brix dos frutos (EMERY & MUNGER, 1970), além de aumentar a produtividade.

Hábito de crescimento e impacto no brix

O acúmulo de açúcares, um dos componentes do TSS (ou °brix), nos frutos de tomateiro, envolve vários fatores ambientais e mecanismos fisiológicos, tais como assimilação de CO₂ pelas folhas (fontes), transporte de açúcares no floema, descarregamento no fruto (dreno) e metabolismo dos açúcares nesse órgão (YELLE et al., 1991). Como o hábito de crescimento regula, em última análise, o número relativo de folhas (fontes) com relação aos frutos (drenos), esse pode ter um grande impacto no brix. Dessa forma, as plantas de crescimento indeterminado (*SP*), as quais possuem mais folhas com relação ao número final

de frutos, tendem a produzir frutos com brix mais elevado (32% maior) em relação às plantas de crescimento determinado (*sp*) (FRIDMAN et al., 2002).

Analogamente, as plantas de crescimento semi-determinado também possuem um brix superior (12,5%) às plantas de crescimento determinado (FRIDMAN et al., 2002), além de continuarem sendo mais adequadas para o cultivo mecanizado. Contudo, não está descartada a hipótese de que os genes da família *SELF-PRUNING* afetem o grau brix por um mecanismo bioquímico direto e não somente indiretamente, devido ao impacto no hábito de crescimento.

Hábito de crescimento e sinal para o florescimento

A transição do meristema vegetativo para o reprodutivo em plantas superiores é controlada por sinais internos e ambientais. Há muito tempo, acredita-se na existência de um suposto florígeno como sendo o responsável pelo sinal de florescimento das plantas. Atualmente, há fortes evidências de que um dos componentes do florígeno seja a proteína do gene *FLOWERING LOCUST (FT)* de *Arabidopsis thaliana*, o qual é capaz de se translocar no floema e induzir o florescimento (CORBESIER et al., 2007; TAMAKI et al., 2007). O ortólogo de *FT* em tomateiro é o gene que corresponde à mutação *single flower truss (sft)*. O gene *SFT* foi mapeado no mesmo local do gene *SP3D* (LIFSCHITZ et al., 2006). A identidade entre *SFT* e *SP3D* implica que *SFT* também faça parte da família gênica de

SP (CARMEL-GOREN et al., 2003). Além disso, temos que o *SFT* em heterozigose também condiciona o hábito de crescimento semi-determinado (KRIEGER et al., 2010).

Nesse caso, genes homólogos teriam funções opostas, sendo *SP* um repressor e *SFT* um indutor do florescimento. Assim, no mutante *sft*, as plantas acabam se tornando mais tardias, florescendo somente após quinze a vinte folhas. Por outro lado, em plantas transgênicas com super expressão de *SFT*, a primeira inflorescência aparece precocemente após duas ou três folhas, ao invés de oito a doze como é o padrão para tomateiro (LIFSCHITZ et al., 2006). Como dito anteriormente, a mutação *sp* não altera o número de folhas até a primeira inflorescência, indicando que *SP* não tem papel no atraso da indução, mas somente na repressão do florescimento após a indução, evitando que todo meristema vegetativo se transforme em floral, “podando” assim a planta.

Embora as interações entre os alelos dos loci *SP* e *SFT* (*SP3D*) estejam sendo elucidadas, ainda está por ser determinado qual o impacto dos demais genes homólogos da família gênica do *SP* (Figura 2) sobre o hábito de crescimento e florescimento, quando combinados com a mutação recessiva *sp*. Tais combinações podem revelar novas interações de epistasia que afetem o hábito de crescimento e o tempo para o florescimento nas plantas de tomateiro, o que, em última análise, pode representar variações na produtividade e brix dessa cultura.

CONCLUSÃO

As informações aqui apresentadas possuem importância direta para o melhoramento genético do tomateiro, uma vez que podem servir como base para a manipulação tanto do hábito de crescimento quanto da precocidade de florescimento e brix. Nesse sentido, as informações deste trabalho visam contribuir para o desenvolvimento de cultivares em que tais características estejam combinadas da forma mais adequada para atender às demandas da produção de tomates para consumo *in natura* e para o processamento industrial.

REFERÊNCIAS

- BRADLEY, D. et al. Control of inflorescence architecture in *Antirrhinum*. **Nature**, v.379, p.791-797, 1996. Disponível em: <<http://www.nature.com/nature/journal/v379/n6568/pdf/379791a0.pdf>>. Acesso em: 14 set. 2011. doi: 10.1038/379791a0.
- BRADLEY, D. et al. Inflorescence commitment and architecture in *Arabidopsis*. **Science**, v.275, p.80-83, 1997. Disponível em: <<http://www.sciencemag.org/content/275/5296/80.full.pdf>>. Acesso em: 14 set. 2011. doi: 10.1126/science.275.5296.80.
- CAMPOS, M.L. et al. Brassinosteroids interact negatively with jasmonates in the formation of anti-herbivory traits in tomato. **Journal of Experimental Botany**, v.60, p.4347-4361, 2009. Disponível em: <<http://jxb.oxfordjournals.org/content/60/15/4347.full.pdf+html>>. Acesso em: 14 set. 2011. doi: 10.1093/jxb/erp270.
- CARMEL-GOREN, L. et al. The *SELF PRUNING* gene family in tomato. **Plant Molecular Biology**, v.52, p.1215-1222, 2003. Disponível em: <<http://www.springerlink.com/content/k085525490180850/fulltext.pdf>>. Acesso em: 14 set. 2011. doi: 10.1023/B:PLAN.0000004333.96451.11.
- CHEN, J.J. et al. A gene fusion at a homeobox locus: alterations in leaf shape and implications for morphological evolution. **Plant Cell**, v.9, p.1289-1304, 1997. Disponível em: <<http://www.plantcell.org/content/9/8/1289.full.pdf+html>>. Acesso em: 14 set. 2011. doi: 10.1105/tpc.9.8.1289.
- CORBESIER, L. et al. FT protein movement contributes to long-distance signaling in floral induction of *Arabidopsis*. **Science**, v.316, p.1030-1033, 2007. Disponível em: <<http://www.sciencemag.org/content/316/5827/1030.full.pdf>>. Acesso em 14 set. 2011. doi: 10.1126/science.1141752.
- EMERY, G.C.; MUNGER, H.M. Effects of inherited differences in growth habit on fruit size and soluble solids in tomato. **Journal of the American Society for Horticultural Science**, v.95, p.410-12, 1970.
- FRIDMAN, E. et al. Two tightly linked QTLs modify tomato sugar content via different physiological pathways. **Molecular Genetics and Genomics**, v.266, p.821-826, 2002. Disponível em: <<http://www.springerlink.com/content/8twlhk9r192243w9/fulltext.pdf>>. Acesso em 14 set. 2011. doi: 10.1007/s00438-001-0599-4.
- GRATÃO, P.L. et al. Differential ultrastructural changes in tomato hormonal mutants exposed to cadmium. **Environmental and Experimental Botany**, v.67, p.387-394, 2009. Disponível em: <http://www.sciencedirect.com/science?_ob=ImageURL&_cid=271278&_user=5674931&_pii=S0098847209001427&_check=y&_origin=&_coverDate=31-Dec-2009&view=c&wchp=dGLzVBA-zSkWA&md5=0b3e54808dbc3e7ae4687c06aca064bf/1-s2.0-S0098847209001427-main.pdf>. Acesso em: 14 set. 2001. doi: 10.1016/j.envexpbot.2009.06.017.
- KIMURA, S. et al. Natural variation in leaf morphology results from mutation of a novel *KNOX* gene. **Current Biology**, v.18, p.672-677, 2008. Disponível em: <http://www.sciencedirect.com/science?_ob=ImageURL&_cid=272099&_user=5674931&_pii=S0960982208004430&_check=y&_origin=&_coverDate=06-May-2008&view=c&wchp=dGLbVlt-zSkzS&md5=dfa8495868ffa9230b7d83e8e407a628/1-s2.0-S0960982208004430-main.pdf>. Acesso em: 14 set. 2011. doi: 10.1016/j.cub.2008.04.008.
- KRIEGER, U. et al. The flowering gene SINGLE FLOWER TRUSS drives heterosis for yield in tomato. **Nature Genetics**, v.42, p.459-463, 2010. Disponível em: <<http://www.nature.com/ng/journal/v42/n5/pdf/ng.550.pdf>>. Acesso em: 14 set. 2011. doi: 10.1038/ng.550.
- LIFSCHITZ, E.; ESHED, Y. Universal florigenic signals triggered by *FT* homologues regulate growth and flowering cycles in

- perennial day-neutral tomato. **Journal of Experimental Botany**, v.57, p.3405-3414, 2006. Disponível em: <<http://jxb.oxfordjournals.org/content/57/13/3405.full.pdf+html>>. Acesso em: 14 set. 2011. doi: 10.1093/jxb/erl106.
- LIFSCHITZ, E. et al. The tomato *FT* ortholog triggers systemic signals that regulate growth and flowering and substitute for diverse environmental stimuli. **Proceedings of the National Academy of Sciences USA**, v.103, p.6398-6403, 2006. Disponível em: <<http://www.pnas.org/content/103/16/6398.full.pdf+html>>. Acesso em: 14 set. 2011. doi: 10.1073/pnas.0601620103.
- LIMA, J.E. et al. Callus, shoot and hairy root formation *in vitro* as affected by the sensitivity to auxin and ethylene in tomato mutants. **Plant Cell Reports**, v.28, p.1169-1177, 2009. Disponível em: <<http://www.springerlink.com/content/m3501px540u4623g/fulltext.pdf>>. Acesso em: 14 set. 2011. doi: 10.1007/s00299-009-0718-y.
- LIU, J. et al. A new class of regulatory genes underlying the cause of pear-shaped tomato fruit. **Proceedings of the National Academy of Sciences USA**, v.99, p.13302-13306, 2002. Disponível em: <<http://www.pnas.org/content/99/20/13302.full.pdf+html>>. Acesso em: 14 set. 2011. doi: 10.1073/pnas.162485999.
- MAO, L. et al. JOINTLESS is a MADS-box gene controlling tomato flower abscission zone development. **Nature**, v.406, p.910-913, 2000. Disponível em: <<http://www.nature.com/nature/journal/v406/n6798/pdf/406910a0.pdf>>. Acesso em: 14 set. 2011. doi: 10.1038/35022611.
- PNUELI, L. et al. The *SELF-PRUNING* gene of tomato regulates vegetative to reproductive switching of sympodial meristems and is the ortholog of *CEN* and *TFL1*. **Development**, v.125, p.1979-1989, 1998. Disponível em: <<http://dev.biologists.org/content/125/11/1979.full.pdf+html>>. Acesso em: 14 set. 2011.
- RICK, C.M. The tomato. **Scientific American**, v.239, p.76-87, 1978.
- TAMAKI, S. et al. Hd3a Protein is a mobile flowering signal in rice. **Science**, v.316, p.1033-1036, 2007. Disponível em: <<http://www.sciencemag.org/content/316/5827/1033.full.pdf>>. Acesso em: 14 set. 2011. doi: 10.1126/science.1141753.
- VREBALOV, J. et al. A MADS-box gene necessary for fruit ripening at the tomato *ripening-inhibitor (rin) locus*. **Science**, v.296, p.343-346, 2002. Disponível em: <<http://www.sciencemag.org/content/296/5566/343.full.pdf>>. Acesso em: 14 set. 2011. doi: 10.1126/science.1068181.
- YELLE, S. et al. Sink metabolism in tomato fruit. IV. Genetic and biochemical analysis of sucrose accumulation. **Plant Physiology**, v.95, p.1026-1035, 1991. Disponível em: <<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC1077647/pdf/plntphys00817-0060.pdf>>. Acesso em: 14 set. 2011.
- ZSÖGÖN, A. et al. Reduced arbuscular mycorrhizal colonization in tomato ethylene mutants. **Scientia Agricola**, v.65, p.259-267, 2008. Disponível em: <http://www.scielo.br/scielo.php?pid=S0103-90162008000300006&script=sci_arttext>. Acesso em: 14 set. 2011. doi: 10.1590/S0103-90162008000300006.