

CARACTERÍSTICAS FISIOLÓGICAS DE MICROTOMATEIROS FITOCROMO-MUTANTES

Physiological characteristics of micro-tomato (*Lycopersicon esculentum* P. Miller) phytochrome-mutants

Hyrandir Cabral de Melo¹, Evaristo Mauro de Castro², Ângela Maria Soares³,
Cynthia de Oliveira⁴, Sílvio Júnio Ramos⁵

RESUMO

Objetivou-se, neste trabalho, caracterizar aspectos fisiológicos de microtomateiros (*Lycopersicon esculentum* P. Miller cv. Micro-Tom) fitocromo-mutantes. A cultivar Micro-Tom e os mutantes *aurea* (deficiente na biossíntese do cromóforo dos fitocromos), *atroriolacea* (*atv*) e *high pigment 1* (*hp1*; ambos superexpressam eventos mediados por fitocromos) foram cultivados em condições controladas de luz e temperatura e caracterizados no estágio de floração. O mutante *hp1* obteve as maiores taxas de fotossíntese potencial e de conteúdo de carotenóides. O mutante *aurea* manteve taxas de fotossíntese potencial similares à cultivar Micro-Tom, mesmo expressando o mais baixo conteúdo de clorofilas, e também expressou o maior conteúdo de nitrogênio entre os demais microtomateiros. Os mutantes *aurea* e *hp1* obtiveram os menores conteúdos de açúcares solúveis totais. O mutante *atv* expressou o maior conteúdo de clorofilas e também a menor razão clorofila *a/b*.

Termos para indexação: *Lycopersicon esculentum*, Micro-Tom, pigmentos fotossintéticos, fotossíntese.

ABSTRACT

The objective of this work was to characterize physiological aspects of micro-tomato (*Lycopersicon esculentum* P. Miller cv. Micro-Tom) phytochrome-mutants. Plants of Micro-Tom cultivar and *aurea* (deficient in phytochrome chromophore biosynthesis), *high pigment 1* (*hp1*) and *atroriolacea* (*atv*) (both super express phytochrome events-mediated) mutants were cultivated under controlled light and temperature and evaluated in flowering stage. The *hp1* mutant expressed the highest rates of potential photosynthesis and also the content of total carotenoids. *Aurea* mutant maintained similar potential photosynthesis rates as the Micro-Tom cultivar, even containing low chlorophyll content, and expressed the highest content of nitrogen among all micro-tomatoes studied. Total soluble sugars were lower in *aurea* and *hp1* mutants. The *atv* mutant expressed the highest content of chlorophylls and also the lowest rate of chlorophyll *a/b*.

Index terms: *Lycopersicon esculentum*, Micro-Tom, photosynthetic pigment, photosynthesis.

(Recebido em 15 de outubro de 2007 e aprovado em 24 de junho de 2008)

INTRODUÇÃO

O uso de tomateiro (*Lycopersicon esculentum* P. Miller) como modelo para estudos fisiológicos possui vantagens em relação ao uso de *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh., a exemplo da diversidade de metabólitos secundários, tecidos que facilitam análises bioquímicas, além do padrão morfogenético (PRATT et al., 1997). No entanto, o elevado porte das plantas e o longo ciclo de vida surgem como desvantagens em relação ao uso de *A. thaliana*. A cultivar em miniatura, Micro-Tom

(*Lycopersicon esculentum* cv Micro-Tom) foi proposta por Meissner et al. (1997) como um modelo genético, que produz frutos e sementes viáveis, e podem ser cultivadas em vasos de 50-150 mL de substrato, completando seu ciclo de vida entre 70-90 dias, superando assim as desvantagens do cultivo de tomateiro em relação a *A. thaliana*, para fins de pesquisa. Atualmente Micro-Tom (MT) tem sido proposta como a cultivar preferencial para pesquisas a nível molecular em tomateiro (MARTÍ et al., 2006).

Plantas fitocromo-mutantes possibilitam o estudo dos espectros vermelho e vermelho distante da radiação

¹Licenciado em Ciências Agrícolas, Doutor em Fisiologia Vegetal – Instituto Universitário do Norte Mato-Grossense/IUNMAT – Universidade Federal do Mato Grosso/UFMT – Campus Universitário – Avenida Fernando Corrêa, s/n – 78060-900 – Cuiabá, MT – hyrandir@yahoo.com.br

²Engenheiro Florestal, Doutor, Professor Adjunto – Departamento de Biologia/DBI – Universidade Federal de Lavras/UFLA – Cx. P. 3037 – 37200-000 – Lavras, MG – emcastro@ufla.br

³Física, Doutora, Professora Adjunta – Departamento de Biologia/DBI – Universidade Federal de Lavras/UFLA – Cx. P. 3037 – 37200-000 – Lavras, MG – amsoares@ufla.br

⁴Agrônoma, Mestranda em Fisiologia Vegetal – Departamento de Biologia/DBI – Universidade Federal de Lavras/UFLA – Cx. P. 3037 – 37200-000 – Lavras, MG – cynthia_ufla@yahoo.com.br

⁵Engenheiro Agrônomo, Doutorando em Ciência do Solo – Departamento de Ciência do Solo/DCS – Universidade Federal de Lavras/UFLA – Cx. P. 3037 – 37200-000 – Lavras, MG – silviojramos@gmail.com.br

sobre eventos da fotomorfogênese, o qual tem sido dificultado pela complexidade de interação entre os diferentes fotorreceptores (CHEN et al., 2004; SCHITTENHELM et al., 2004). O mutante mais estudado é o *aurea*, deficiente em fitocromo A (phyA) assim como na síntese do cromóforo, o que o torna deficiente em todas as espécies de fitocromo (SHARMA et al., 1993). O mutante *high pigment1* (*hp1*) e *atroviolacea* (*atv*) apresentam mutação na via de transdução de sinais, expressando hipersensibilidade de respostas em processos mediados por fitocromo (PETERS et al., 1998).

Mutantes *aurea* têm níveis de clorofila e antocianina reduzidos durante todo o ciclo de vida das plantas, mas principalmente em estágio inicial de crescimento (TERRY & KENDRICK, 1999), enquanto que nos mutantes *hp1* e *atv* o conteúdo desses pigmentos, além dos carotenóides, são mais elevados em relação às plantas selvagens (KERCKHOFFS et al., 1997).

Aspectos morfológicos e genéticos têm sido estudados em microtomateiros (MARTÍ et al., 2006; MEISSNER et al., 1997) e naqueles fitocromo-mutantes, o potencial de regeneração *in vitro* (CARVALHO, 2003). Diversos aspectos fisiológicos ainda não foram caracterizados, inclusive em mutantes de porte normal, os quais são fundamentais para o entendimento dos complexos efeitos da radiação sobre processos do desenvolvimento dependentes de fitocromo.

Objetivou-se, neste trabalho caracterizar fisiologicamente microtomateiros, cultivar MT, fitocromo-mutantes.

MATERIALE MÉTODOS

As sementes dos microtomateiros, utilizados neste trabalho, foram gentilmente cedidas pela equipe de pesquisa do prof. Lazaro Ramos e Rogério F. Carvalho (ESALQ-USP). A semeadura dos microtomateiros cultivar Micro-Tom e seus mutantes *aurea*, *hp1* e *atroviolacea*, foi realizada em bandejas de isopor, utilizando-se substrato Plantmax® e vermiculita, na proporção de 1:1, para enchimento das células. As bandejas foram acondicionadas em câmaras de crescimento com temperatura média de 27°C e radiação média de 150 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ a partir de lâmpadas fluorescentes brancas, e fotoperíodo de 16 horas. As bandejas foram regadas duas vezes ao dia, mantendo a umidade do substrato próximo à capacidade de campo.

Quinze dias após a semeadura, foram escolhidas 30 mudas de cada mutante e da cultivar MT, de acordo a similaridade em porte e vigor, e transplantadas para vasos plásticos com capacidade de 150 mL. O substrato do vaso foi composto de Plantmax® e vermiculita (1:1) e 0,5 g de

NPK, na formulação 4-14-8, distribuído na borda de cada vaso. As plantas foram acondicionadas em câmaras de crescimento iluminadas com lâmpadas fluorescentes brancas, recebendo uma radiação média de 150 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, na altura central da copas das plantas adultas, com fotoperíodo de 16 horas, durante o período diurno (no qual a temperatura era mais elevada). A irrigação foi realizada diariamente, duas vezes ao dia, mantendo a umidade do substrato próximo à capacidade de campo. No interior das câmaras de crescimento, a temperatura máxima diária foi de 32°C e mínima noturna de 18°C, medida na altura central da copa das plantas adultas, sendo a temperatura média de 26°C.

Após o transplântio das mudas, uma vez por semana, era realizada adubação foliar das plantas, utilizando-se um borrifador manual com uma solução diluída 10 vezes a partir da solução estoque, que era composta de 7 g do composto nutricional de Peters® 20-20-20 + 20 g de $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ + 5 g de MgSO_4 + 3 g K_2SO_4 + água até completar 1L.

No 30º dia após o transplântio das mudas foram realizadas avaliações de resistência estomática (*re*) e transpiração (*E*) no folíolo da região mediana da terceira folha completamente expandida, do ápice para a base da planta. Quatro horas após o início do período de luz foram realizadas três avaliações, de quatro em quatro horas, com o auxílio de um Porômetro (LICOR LI-1600), em cinco plantas de cada microtomateiro estudado e posteriormente os dados foram agrupados para obtenção das médias.

Um dia após as avaliações de *re* e *E* foram realizadas as avaliações de fotossíntese potencial (A_{pot}), através do método de evolução de oxigênio (DELIEU & WALKER, 1983). A determinação foi realizada à temperatura de 30°C, em três plantas de cada microtomateiro estudado, nos mesmos folíolos utilizados para determinação da *re* e *E*. Nesse processo foi utilizada fonte de luz fornecendo 1200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ de densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos.

No 32º dia após o transplântio das mudas, folíolos localizados na mesma posição onde foram realizadas as avaliações das trocas gasosas foram coletados e discos foliares retirados da região mediana do limbo foliar, excetuando-se a nervura central e bordas do limbo foliar, para análises de clorofilas e carotenóides. Para as análises de proteínas, açúcares solúveis totais (AST) e nitrogênio total (N) utilizou-se material seco. Folíolos para determinação de todas as análises bioquímicas foram coletados quatro horas após o início do período de luz e as avaliações foram realizadas em três plantas para cada microtomateiro estudado.

A metodologia de Kjeldahl (1883) foi utilizada para determinação do teor de nitrogênio total foliar. Para o teor de proteínas totais, utilizaram-se os valores obtidos para nitrogênio multiplicando-se pelo fator de conversão 6,25 (AOAC, 1970). Para análises de AST foi utilizado o método da antrona (DISCHE, 1962). O conteúdo de clorofilas foi determinado pelo método de Arnon (1949) e o de carotenóides totais pelo método de Higby (1962).

O experimento foi conduzido em delineamento inteiramente casualizado. Após análise de variância dos dados obtidos, utilizou-se o teste de Tukey, a 5% de probabilidade, para agrupamento das médias em classes distintas.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

O mutante *aurea* obteve valores de A_{pot} similares à cultivar MT (Figura 1), mesmo expressando conteúdo de clorofilas a e b menor que todos os demais microtomateiros estudados (Figura 2). Observou-se, nesse mutante, o maior conteúdo de proteínas totais e nitrogênio total (Figura 3) e o menor conteúdo de carotenóides totais (Figura 4), relativos aos demais microtomateiros.

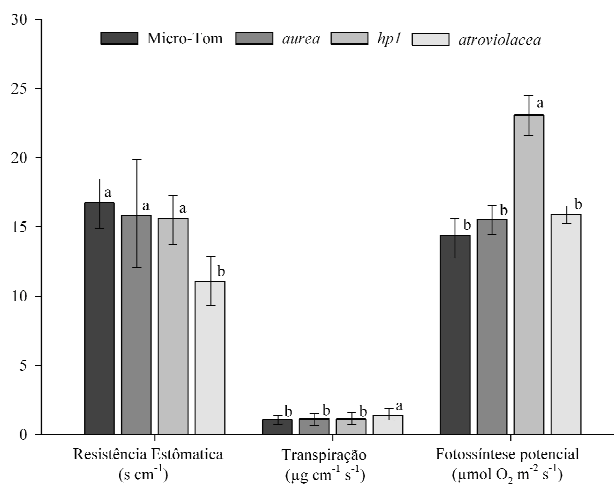


Figura 1 – Trocas gasosas em microtomateiros cultivar Micro-Tom e fitocromo-mutantes. Barras com mesma letra, dentro de um mesmo parâmetro de avaliação, não diferem entre si pelo teste de Tukey, a 5% de probabilidade. Lavras-MG, 2007.

O mutante *atroviolacea* obteve o maior conteúdo de clorofilas a e b e a menor razão clorofila a/b (Figura 2), embora o conteúdo de nitrogênio total e proteínas totais tenham sido menores que todos os demais microtomateiros (Figura 3) e o conteúdo dos carotenóides tenha sido similar à cultivar MT (Figura 4).

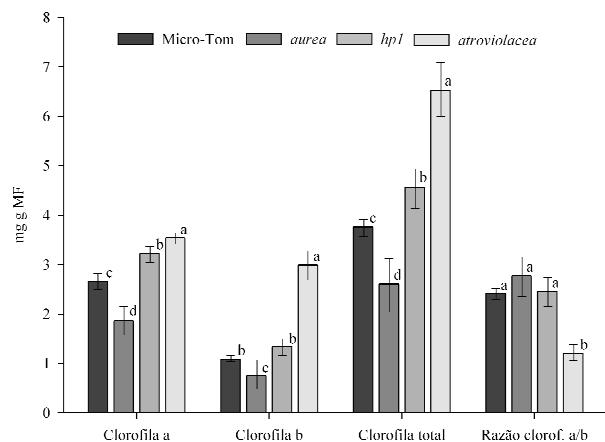


Figura 2 – Teor de clorofilas a, b, total e razão clorofila a/b em microtomateiros cultivar Micro-Tom e fitocromo-mutantes. Barras com mesma letra, dentro de um mesmo parâmetro de avaliação, não diferem entre si pelo teste de Tukey, a 5% de probabilidade. Lavras-MG, 2007.

O mutante *hp1* obteve as maiores taxas de A_{pot} (Figura 1), em relação aos demais microtomateiros. Os conteúdos de clorofila a e total (Figura 2), nitrogênio total e proteínas totais foram superiores à cultivar MT e o teor de AST inferior à cultivar MT (Figura 3). Esse mutante expressou o maior conteúdo de carotenóides totais em relação aos demais microtomateiros (Figura 4).

A manutenção de altas taxas de fotossíntese potencial pelo mutante *aurea*, mesmo expressando o menor conteúdo de clorofilas, se comparado aos demais microtomateiros estudados, provavelmente esteja associada aos mais altos conteúdos de nitrogênio total e proteínas totais, observados para esse mutante, uma vez que a Rubisco (Ribulose 1,5-Bifosfato Carboxilase-Oxigenase), enzima-chave no aparato fotossintético de plantas C₃, representa aproximadamente 20% do total de nitrogênio foliar, em plantas de sol com boa disponibilidade de nutrientes (EVANS & SEEMANN, 1984). Assim como neste trabalho, Becker et al. (1992), Koorneef et al. (1985) e López-Juez et al. (1990) também relatam a alta capacidade fotossintética do mutante *aurea* em relação à suas respectivas plantas selvagens, ainda que apresentem reduzido conteúdo de clorofila em relação a essas.

O maior conteúdo de proteínas totais do mutante *hp1*, em relação à cultivar MT e ao mutante *atv*, provavelmente tenha contribuído para a mais alta taxa de A_{pot} observado para esse mutante, uma vez que essa mutação regula positivamente a expressão de proteínas de ligação à clorofila (CAB) e a Rubisco (PETERS et al., 1998).

O maior conteúdo de clorofilas e a menor razão de clorofila *a/b*, observados no mutante *atv* são eventos de ocorrência comum em plantas de sombra (LIMA JUNIOR et al., 2006; NAKAZONO et al., 2001; DIGNART et al., 2009; DOUSSEAU et al., 2008). Provavelmente, a maior concentração de clorofilas tenha ocorrido devido ao maior número de cloroplastos por células do parênquima paliçádico (DIGNART et al., 2009). A menor razão clorofila *a/b* tem sido relatada ocorrendo em resposta ao espectro vermelho distante da radiação, provocando um aumento quantitativo do fotossistema II, o qual é mais rico em clorofila *b* que *a* (CRITCHLEY, 1999). Essa maior concentração de clorofila *b*, provavelmente atue como um sistema de aclimatização das plantas ao ambiente no sentido de maximizar a absorção da radiação incidente (CHOW et al., 1990).

A redução do conteúdo de clorofilas observado no mutante *aurea* neste trabalho, comparado à cultivar MT, evidencia a importância dos fitocromos na síntese desse pigmento, uma vez que este mutante tem redução no conteúdo de todos os tipos de fitocromos, no entanto, segundo Schittenhelm et al. (2004) o phyB é o tipo de fitocromo que mais influencia na síntese de clorofilas em plantas.

A capacidade fotossintética em plantas, geralmente, é proporcional ao conteúdo de nitrogênio (CRUZ et al., 2007), em função da sua alocação em proteínas-chaves no processo fotossintético (EVANS & SEEMAN, 1984). No entanto, apesar do maior conteúdo de clorofilas observado, neste trabalho, para o mutante *atv* esse mutante expressou o menor conteúdo de nitrogênio e proteínas, embora esse menor conteúdo protéico não tenha afetado as taxas de A_{pot} ao se comparar esse mutante à cultivar MT. Diferentemente do observado para o mutante *atv*, o maior conteúdo de nitrogênio total e o menor conteúdo de clorofila observados no mutante *aurea*, sugere a alocação da maior parte desse nitrogênio em proteínas, as quais foram encontradas as maiores concentrações nesse mutante. Mudanças na alocação de nitrogênio em função da mutação em fitocromos foram também observadas por Schittenhelm et al. (2004), onde, tomateiros mutantes que superexpressam phyB, Dara-5, tiveram similar capacidade na assimilação de nitrogênio que plantas selvagens, no entanto um particionamento bastante diferenciado entre os órgãos das plantas.

Embora comumente haja uma correlação positiva entre taxas fotossintéticas e teor de açúcares solúveis em função da maior produção de fotoassimilados (CARVALHO et al., 2006) o mutante *hp1*, que apresentou as maiores taxas de A_{pot} , obteve o conteúdo de AST menor que a cultivar MT. Observou-se também que a concentração de AST no mutante *aurea* foi inferior à cultivar MT, apesar de serem similares quanto à A_{pot} , o que sugere além do

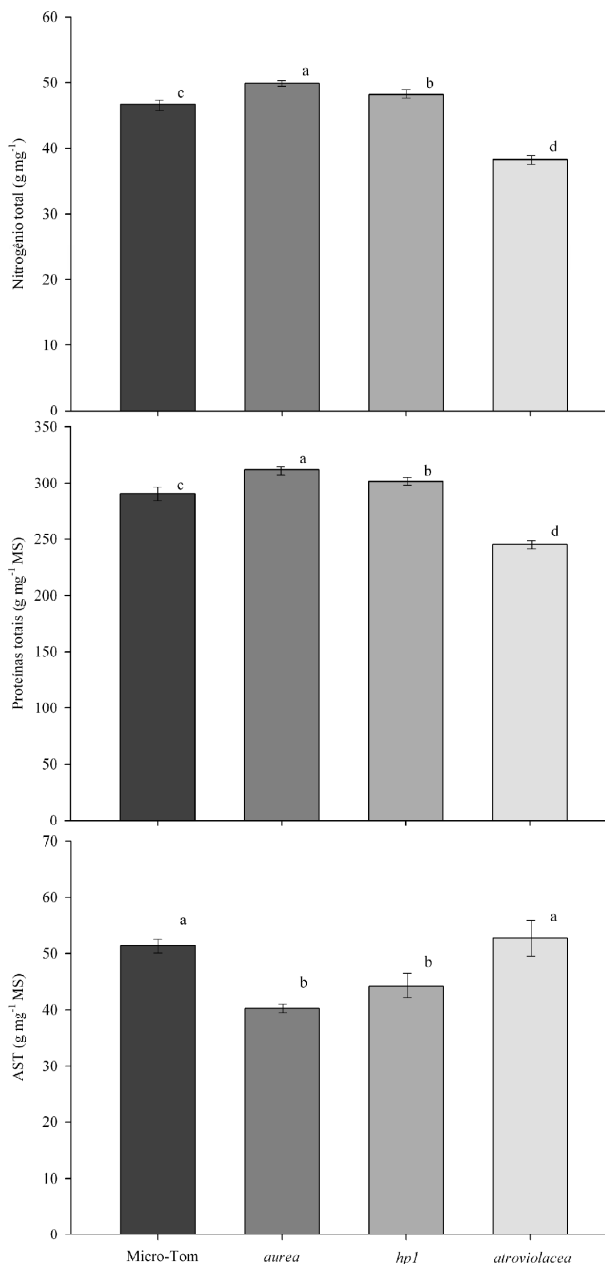


Figura 3 – Concentração de nitrogênio total, proteínas totais e açúcares solúveis totais (AST) em microtomateiros cultivar Micro-Tom e fitocromo-mutantes. Barras com mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey, a 5% de probabilidade. Lavras-MG, 2007.

potencial fotossintético as mutações associadas ao fitocromo provavelmente influenciaram a partição dos açúcares solúveis para rotas de biossíntese de aminoácidos e proteínas nos mutantes *aurea* e *atv*.

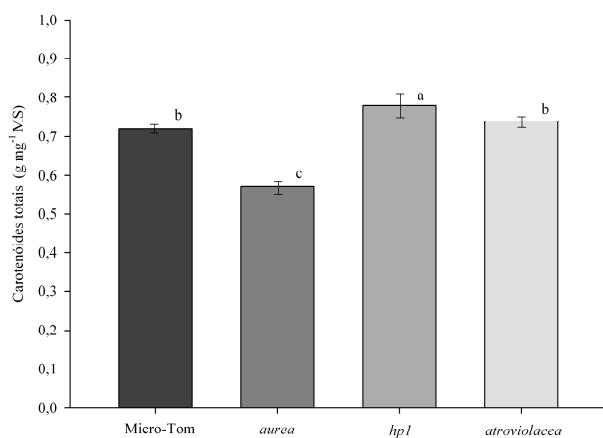


Figura 4 – Teor de carotenóides totais em folhas de microtomateiros cultivar Micro-Tom e fitocromo-mutantes. Barras com mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey, a 5% de probabilidade. Lavras-MG, 2007.

Para o tomateiro Dara-5, mutante que superexpressa phyB, Schittenhelm et al. (2004) observaram que os mutantes cultivados em casa de vegetação tinham menor conteúdo de AST, quando comparados às plantas selvagens, assim como observado neste trabalho para o mutante *hp1*. Yen et al. (1997) observaram maior concentração de carboidratos em tomates mutantes *hp1* em relação às plantas selvagens e atribuíram essa maior concentração ao maior conteúdo de clorofilas desse mutante. Essa relação carboidratos/clorofila também pode ser observada neste trabalho, onde maior concentração de AST foi observada no mutante *atv*, o qual expressou o maior conteúdo de clorofilas dentre os demais microtomateiros, no entanto não foram observadas diferenças no conteúdo de AST entre os microtomateiros *atv* e MT.

Correlação positiva entre conteúdo de clorofila e carotenóides é geralmente encontrada em plantas, e é atribuída aos carotenóides uma função de fotoproteção às clorofilas (BARTLEY & SCOLNIK, 1995). No entanto, apesar do mutante *atv* ter sido o microtomateiro que expressou o maior conteúdo de clorofilas, não obteve o maior conteúdo de carotenóides, indicando uma correlação não positiva entre o conteúdo desses dois pigmentos para esse mutante, enquanto que essa correlação foi positiva para o mutante *aurea*, o qual expressou o menor conteúdo de ambos os pigmentos. É possível que a baixa intensidade de radiação das condições do experimento tenha influenciado o baixo conteúdo de carotenóides relativo ao de clorofila no mutante *atv*, no sentido do não requerimento de um forte aparato contra danos fotooxidativos pelas

plantas. O maior conteúdo de carotenóides totais observado no mutante *hp1*, em relação aos demais microtomateiros estudados, é um comportamento similar àquele encontrado em frutos de tomateiro desse mesmo mutante, quando comparados aos das plantas selvagens (LIU et al., 2004).

Embora *atv* e *hp1* sejam mutantes considerados super-responsivos a eventos desencadeados por fitocromos, diferenças encontradas entre esses mutantes neste trabalho, sugerem uma maior sensibilidade do mutante *hp1* em responder positivamente à baixa intensidade de radiação, assim como observado em outros estudos para a síntese de antocianina (HUUB et al., 1997; KERCKHOFFS et al., 1997).

CONCLUSÕES

As trocas gasosas, conteúdos de clorofila, nitrogênio total, proteínas totais, açúcares solúveis totais e carotenóides em microtomateiros foram influenciados por mutações em fitocromo.

AGRADECIMENTOS

Aos professores Lazaro Ramos e Rogério F. Carvalho (ESALQ), pela doação das sementes.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ARNON, D. I. Copper enzymes in isolated chloroplasts: polyphenoloxidase in *Beta vulgaris*. **Plant Physiology**, Wageningen, v. 24, p. 1-15, 1949.
- ASSOCIATION OF OFFICIAL AND AGRICULTURAL CHEMISTRY. **Official methods of analysis of the AOAC**. 11. ed. Washington, DC, 1970. 108 p.
- BARTLEY, G. E.; SCOLNIK, P. A. Plant carotenoids: pigments for photoprotection, visual attraction, and human health. **The Plant Cell**, v. 7, p. 1027-1038, 1995.
- BECKER, T. W.; FOYER, C.; CABOCHE, M. Light-regulated expression of nitrate-reductase and nitrate-reductase genes in tomato and the phytochrome-deficient *aurea* mutant of tomato. **Planta**, Berlin, v. 188, p. 39-47, 1992.
- CARVALHO, L. M.; CASALI, V. W. D.; LISBOA, S. P. Growth and metabolism of feverfew plants in response to the irradiance level. **Horticultura Brasileira**, Brasília, v. 24, p. 289-294, 2006.

- CARVALHO, R. F. **Uso de mutantes fotomorfogênicos no estudo da competência para regeneração *in vitro* em micro-tomateiro (*Lycopersicon esculentum* cv. Micro-Tom)**. 2003. 69 p. Dissertação (Mestrado) – Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Piracicaba, 2003.
- CHEN, M.; CHORY, J.; FANKHAUSER, C. Light signal transduction in higher plants. **Annual Review Genetics**, v. 38, p. 87-117, 2004.
- CHOW, W. S.; MELIS, A.; ANDERSON, J. M. Adjustments of photosystem stoichiometry in chloroplasts improve the quantum efficiency of photosynthesis. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, Washington, v. 87, p. 7502-7506, 1990.
- CRITCHLEY, C. Molecular adaptation to irradiance: the dual functionality of photosystem II. In: SINGHAL, G. S.; RENGGER, G.; SOPORY, S. K.; IRRGANG GOVINDJEE, K. (Eds.). **Concepts in photobiology: photosynthesis and photomorphogenesis**. New Delhi: Narosa Publishing House, 1999. p. 573-587.
- CRUZ, J. L.; PELACANI, C. R.; CARVALHO, J. E.; SOUZA FILHO, L. F. S.; QUEIROZ, D. C. Níveis de nitrogênio e a taxa fotossintética do mamoeiro “golden”. **Ciência Rural**, Santa Maria, v. 37, n. 1, p. 64-71, 2007.
- DELIEU, T.; WALKER, D. A. Simultaneous measurement of oxygen evolution and chlorophyll by fluorescence from leaf pieces. **Plant Physiology**, Wageningen, v. 73, n. 3, p. 534-541, 1983.
- DIGNART, S. L.; CASTRO, E. M. DE.; PASQUAL, M.; FERRONATO, A.; BRAGA, F. T.; PAIVA, R. Luz natural e concentrações de sacarose no cultivo *in vitro* de *Cattleya walkeriana*. **Ciência e Agrotecnologia**, v. 33, n. 3, p. 780-787, maio/jun., 2009.
- DISCHE, Z. General color reactions. In: WHISTLER, R. L.; WOLFRAM, M. L. (Eds.). **Carbohydrate chemistry**. New York: Academic, 1962. p. 477-512.
- DOUSSEAU, S.; ALVARENGA, A. A. DE.; CASTRO, E. M. DE.; SOARES, R. P.; EMRICH, E. B.; MELO, L. A. DE. Anatomia foliar de *Tabebuia serratifolia* (Vahl) Nich. (Bignoniaceae) propagadas *in vitro*, *in vivo* e durante a aclimatização. **Ciência e Agrotecnologia**, v. 32, n. 6, p. 1694-1700, nov./dez., 2008.
- EVANS, J. R.; SEEMAN, J. R. differences between wheat genotypes in specific activity of RuBP carboxylase and the relationship to photosynthesis. **Plant Physiology**, Wageningen, v. 74, p. 759-765, 1984.
- HIGBY, W. K. A simplified method for determination of some the carotenoid distribution in natural and carotene-fortified orange juice. **Journal of Food Science**, Amsterdam, v. 27, p. 42-49, 1962.
- HUUB, L.; KERCKHOFFS, J.; KENDRICK, R. E. Photocontrol of anthocyanin biosynthesis in tomato. **Journal of Plant Research**, v. 110, n. 1, p. 141-149, 1997.
- KERCKHOFFS, L. H.; GROOT, N. A. M. A. de; TUINEN, A. van; SCHREUDER, M. E. L.; NAGATANI, A.; KORNEEF, M.; KENDRICK, R. E. Physiological characterization of exaggerated-photoresponse mutants of tomato. **Journal of Plant Physiology**, Wageningen, v. 150, p. 578-587, 1997.
- KJELDAHL, J. Z. A new method for the determination of nitrogen in organic bodies. **Analytical Chemistry**, v. 22, p. 366, 1883.
- KOORNEEF, M.; CONE, J. W.; DEKENS, R. G.; HERNE-ROBERS, E. G. o’; SPRUIT, C. J. P.; KENDRIK, R. E. Photomorphogenetic response of long-hypocotyl mutants of tomato. **Journal of Plant Physiology**, Wageningen, v. 120, p. 153-165, 1985.
- LIMA JUNIOR, E. C.; ALVARENGA, A. A.; CASTRO, E. M.; VIEIRA, C. V.; BARBOSA, J. P. R. A. D. Aspectos fisiológicos de plantas jovens de *Cupania vernalis* Camb. submetidas a diferentes níveis de sombreamento. **Revista Árvore**, Viçosa, v. 30, p. 33-41, 2006.
- LIU, Y.; ROOF, S.; ZHIBIAO, Y.; BARRY, C.; TUINEN, A. van; VREBALOV, J.; BOWLER, C.; GIOVANNONI, J. **Manipulation of light signal transduction as a means of modifying fruit nutritional quality in tomato: PNAS plant biology**. 2004. Disponível em: <<http://www.pnas.org/misc/rightperm.shtml>>. Acesso em: 13 nov. 2006.
- LÓPEZ-JUEZ, E.; NAGATANI, A.; BUURMEIJER, W. F.; PETERS, J. L.; FERUYA, M.; KENDRICK, R. E.; WESSELIUS, J. C. Response of light-growth wild-type and *aurea* mutant tomato plants to end-of-day far-red light. **Journal Photochemistry and Photobiology**, v. 4, p. 391-405, 1990.

- MARTÍ, E.; GISBERT, C.; BISHOP, G. J.; DIXON, M. S. Genetic and physiological characterization of tomato cv. Micro-Tom. **Journal of Experimental Botany**, v. 57, n. 9, p. 2037-2047, 2006.
- MEISSNER, R.; JACOBSON, Y.; MELAMED, S.; LEVYATUV, S.; SHALEY, G.; ASHRI, A.; ELKIND, Y.; LEVY, A. A new model system for tomato genetics. **Plant Journal**, v. 12, p. 1465-1472, 1997.
- NAKAZONO, E. M.; COSTA, M. C.; FUTATSUGI, K.; PAULILO, M. T. S. Crescimento inicial de *Eutepre edulis* Mart. em diferentes regimes de luz. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 24, p. 173-179, 2001.
- PETERS, J. L.; SZELL, M.; KENRICK, R. E. The expression of light-regulated genes in the *high-pigment-1* mutant of tomato. **Plant Physiology**, Wageningen, v. 117, p. 797-807, 1998.
- PRATT, L. H.; CORDONNIER-PRATT, M. M.; KELMENSEN, P. M.; LAZAROVA, G. I.; KUBOTA, T.; ALBA, R. M. The phytochrome gene family in tomato (*Solanum lycopersicon* L.). **Plant Cell and Environment**, v. 20, p. 672-677, 1997.
- SCHITTENHELM, S.; MENGE-HARTMANN, U.; OLDENBURG, E. Photosynthesis, carbohydrate metabolism, and yield of phytochrome-B-overexpressing potatoes under different light regimes. **Crop Science**, Madison, v. 44, p. 131-143, 2004.
- SHARMA, R.; LÓPEZ-JUEZ, E.; NAGATANI, A.; FURUYA, M. Identification of photo-inactive phytochrome A in etiolated seedlings and photo-active phytochrome B in green leaves of *aurea* mutant of tomato. **Plant Journal**, v. 4, p. 1035-1042, 1993.
- TERRY, M. J.; KENDRICK, R. E. Feedback inhibition of chlorophyll synthesis in the phytochrome chromophore-deficient *aurea* and yellow-green-2 mutants of tomato. **Plant Physiology**, Wageningen, v. 119, p. 143-152, 1999.
- YEN, H. C.; SHELTON, B. A.; HOWARD, L. R.; LEE, S.; VREBALOV, J.; GIOVANNONI, J. J. The tomato high pigment (hp) locus to chromosome 2 and influences plastome copy number and fruit quality. **Theoretical and Applied Genetics**, v. 95, p. 1069-1079, 1997.