



Fisiologia do tomateiro

Doutoranda: Bruna Orsi

PPG Fisiologia e Bioquímica de Plantas

- Eudicotiledonea
- Família: Solanaceae
- Gênero: *Solanum*
- Espécie: *lycopersicum*

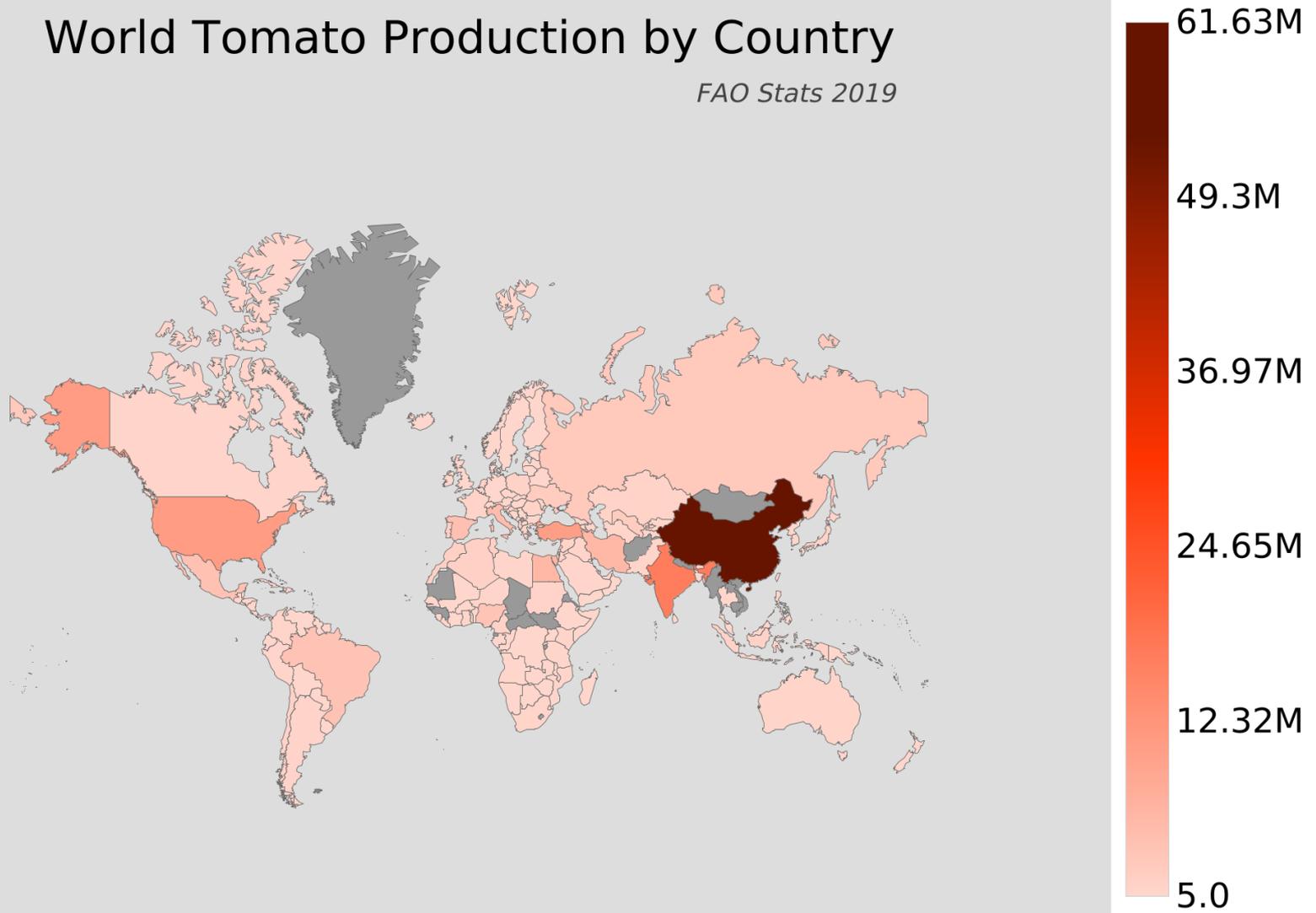


Produção em 2019

	China	61,631,581	44.216	1,040,126	59,253.9
	India	19,377,000	14.499	786,000	24,652.7
	United States of America	12,612,139	38.479	130,280	96,807.9
	Turkey	12,150,000	150.352	176,430	68,865.8
	Egypt	6,624,733	67.948	161,702	40,968.9
	Iran	6,577,109	80.447	158,991	41,367.9
	Italy	5,798,103	95.937	97,092	59,717.4
	Spain	4,768,595	102.2	56,128	84,959.3
	Mexico	4,559,375	36.552	90,323	50,478.5
	Brazil	4,110,242	19.616	57,134	71,940.4
	Nigeria	3,913,993	19.828	608,116	6,436.3

World Tomato Production by Country

FAO Stats 2019



- Consumido in natura e em molhos
- Apelo nutricional: vitamina C, carotenoides, compostos fenólicos, vitamina A.
- Diversidade de grupos

Grupos

- Santa Cruz:
- Seleccionados, inicialmente, pelos próprios produtores
- Plantas altas
- Crescimento indeterminado
- Frutos oblongos: 80 a 220 g



Grupos

- Salada:
- Tipo caqui
- Salada “Longa-vida”
- Determinado e indeterminado
- Formato globular
- Frutos podem chegar até 500 g



Grupos

- Italiano:
- Frutos compridos
- Polpa espessa
- Sabor apreciado
- Preços superiores



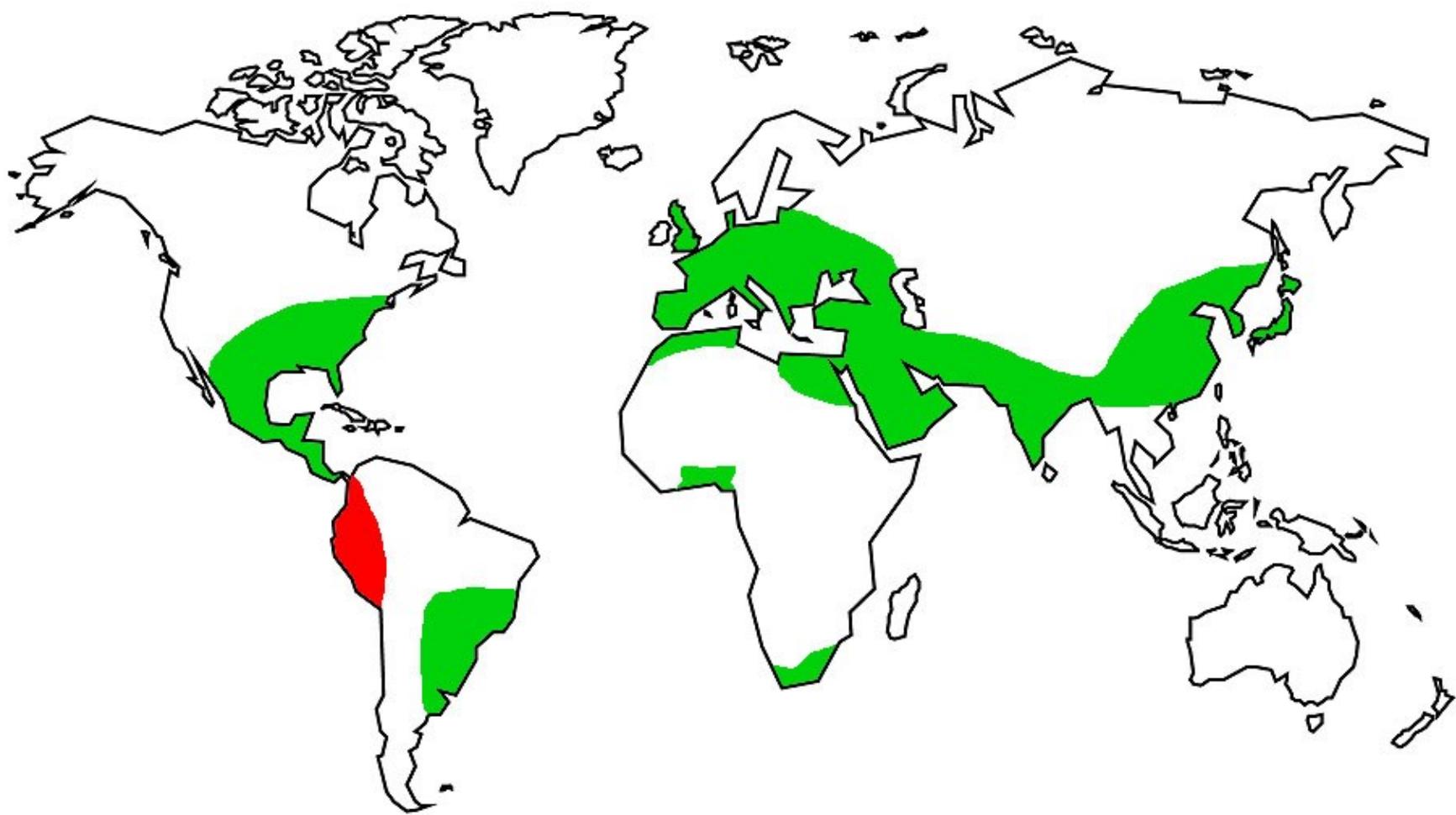
Grupos

- Cereja:
- Frutos pequenos
- Formato periforme
- Alto °Brix
- Ornamentação de pratos



Histórico

- Centro de origem: Peru e Equador
- Centro de domesticação: Peru e México
- Levado para a Europa por volta de 1523 à 1525
- Considerada venenosa por muitos anos
- Utilizada como planta ornamental
- Primeiras plantas: frutos amarelos (pomodoro – pomi d'oro – Maçã de ouro)



Region of origin: ■ Region of cultivation: ■

Diversidade genética

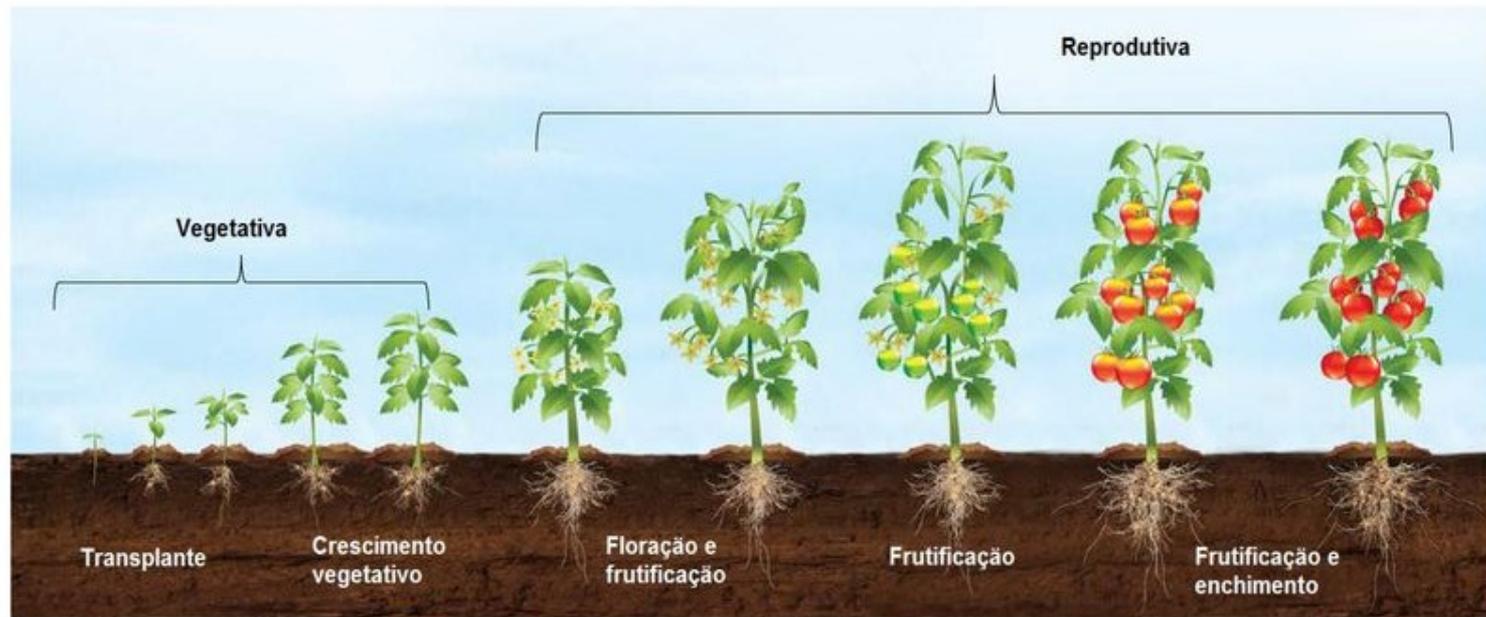
- Variabilidade → melhoramento genético



Domesticação

- Mudanças morfológicas e fisiológicas:
 - Tamanho dos frutos
 - Cor dos frutos
 - Hábito de crescimento
 - Altura da planta
 - Precocidade
 - Fixação dos frutos
 - Aspectos nutricionais

Ciclo de vida do tomateiro



25-30 D

20-25 D

20-30 D

20-30 D

Fonte: Agrinos web site

15-20 D

A photograph of several young tomato plants growing in a black plastic seedling tray. The plants are in various stages of growth, with some showing more developed leaves than others. The soil is dark and moist. A semi-transparent circular overlay is positioned on the right side of the image, containing the text 'Crescimento e desenvolvimento Vegetativo' with a horizontal line underneath.

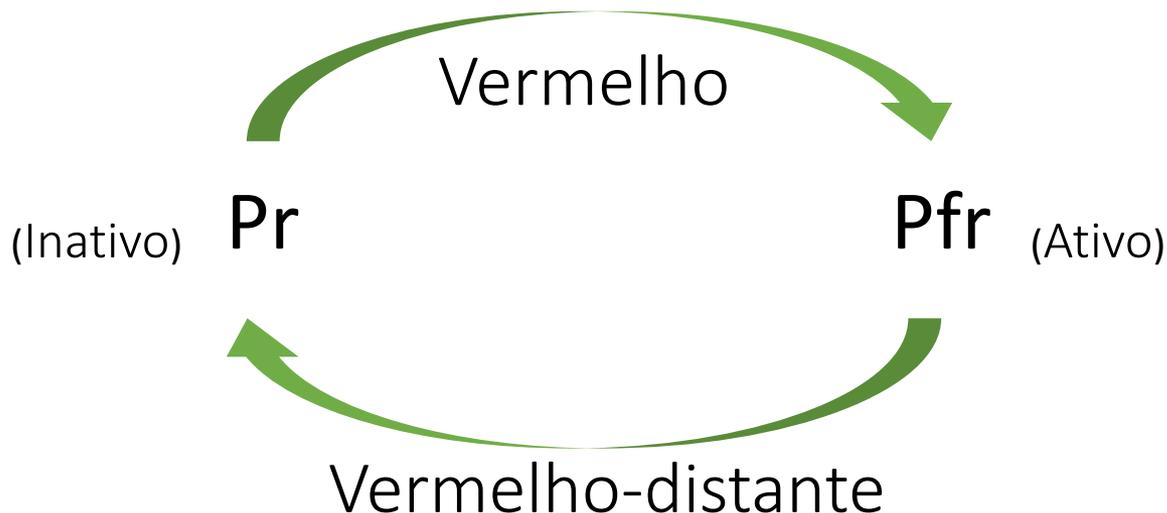
Crescimento e
desenvolvimento
Vegetativo

Germinação

- Não requer pulsos de luz vermelha, mas pode ser responsivo
- Pode germinar no escuro, apenas com reidratação
- As respostas à luz são restritas a um período curto (3 a 16h depois da reidratação)
- Um único pulso pode induzir respostas
- Apresenta “Resposta Antagonista”

Germinação

- Pr: Forma inativa do fitocromo → Absorve luz vermelha (650-670 nm) e fica ativo
- Pfr: Forma ativa do fitocromo → Absorve luz vermelho distante (705-740 nm) e fica inativo



Germinação

Resumo das respostas à luz na germinação de sementes de tomate:

Light treatment	Effects on seed germination	Phytochrome
R pulse	Induction	<i>PhyB2</i>
FR pulse	Reversion of the effects of R pulse	<i>PhyB2</i>
Continuous R	Antagonistic response	<i>PhyA</i>
Hourly FR pulses	Inhibition of the dark response	<i>PhyA</i>
Hourly R pulses	Antagonistic response	<i>PhyA (PhyB2)</i>

R, red light; FR, far-red light.

Padrão de crescimento

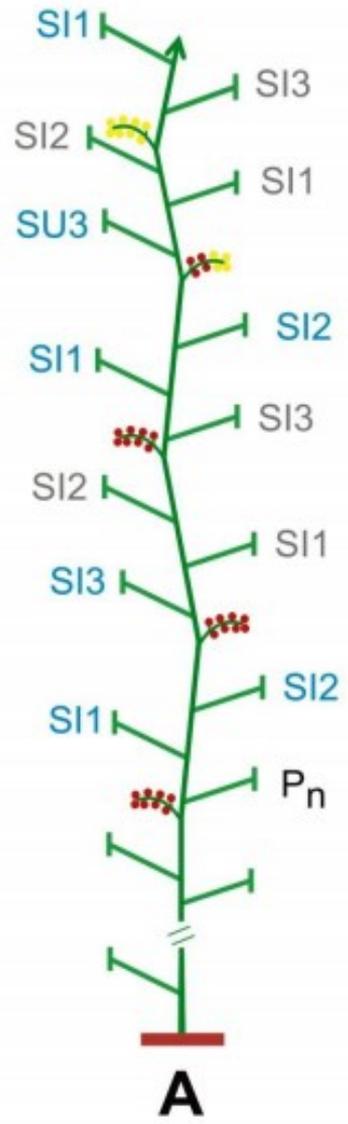
- Produção
- Modificação do balanço vegetativo-reprodutivo
- Facilidade da colheita
 - Porte das plantas
 - Uniformidade do amadurecimento
- A arquitetura é resultante dos padrões de ramificação: monopodial e simpodial

Hábitos de crescimento do tomateiro

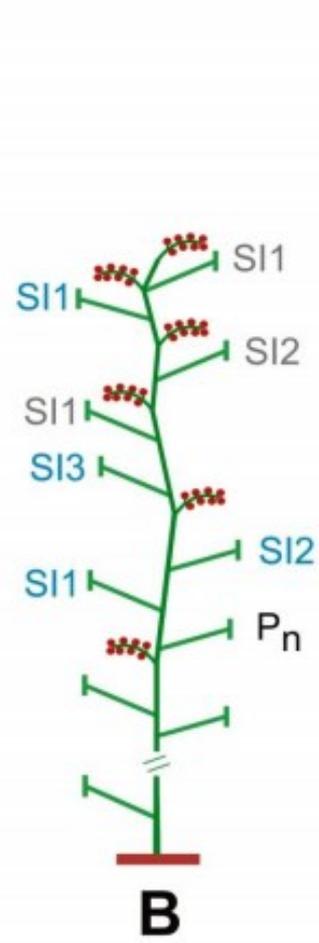
Indeterminado

Determinado

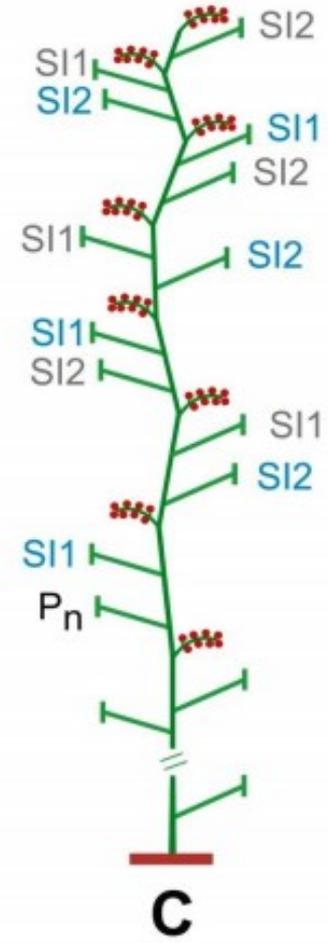
Semi-determinado



Indeterminado



Determinado



Semi-determinado

- A arquitetura da planta pode ser manipulada pelo balanço entre dois genes:

SELF PRUNING



Antagonista do
florescimento

SINGLE FLOWER TRUSS

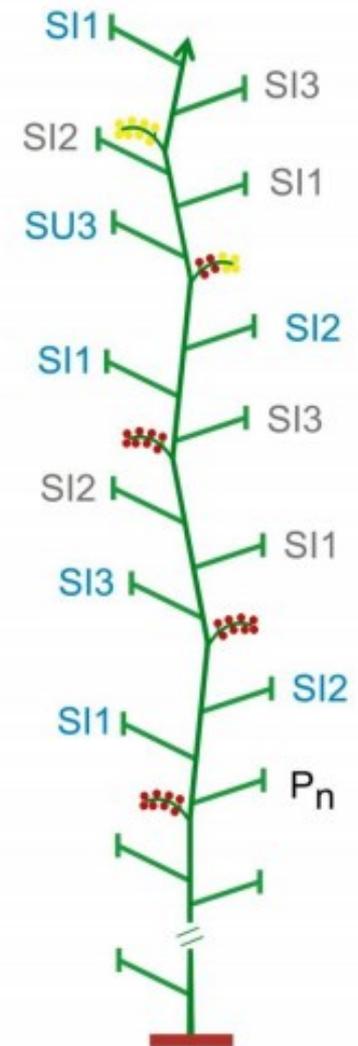


“florígeno”

Hábitos de crescimento do tomateiro

Indeterminado

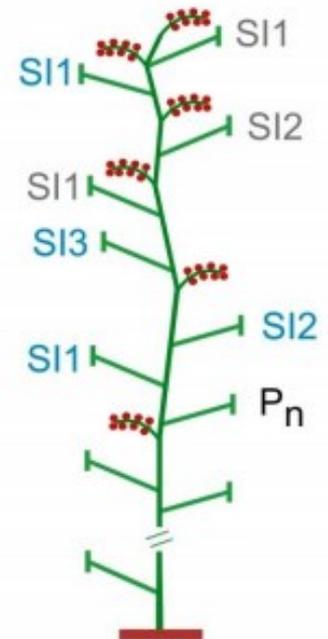
- Gene *SELF PRUNING (SP)*
- Principal regulador do crescimento indeterminado do tomate
- Contra a alternância entre os ciclos vegetativos-reprodutivos → Previne o florescimento precoce

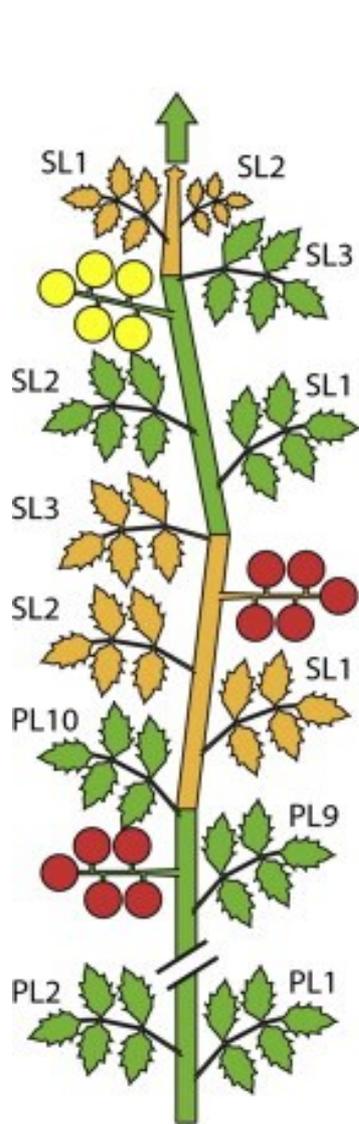


Hábitos de crescimento do tomateiro

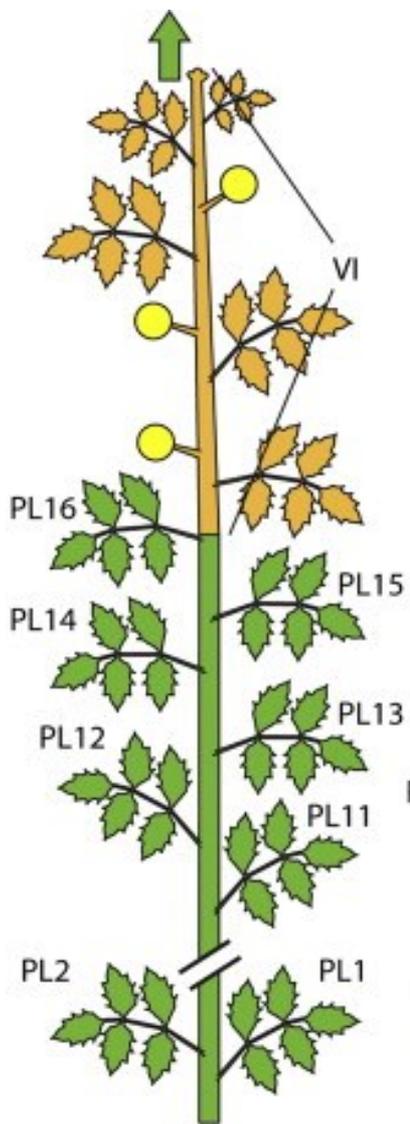
Determinado

- Surgimento espontâneo na Flórida, em 1914
- Alelo recessivo *self pruning* (*sp*)
- Não altera a terminação do ramo primário
- Limite do número de unidades simpodiais

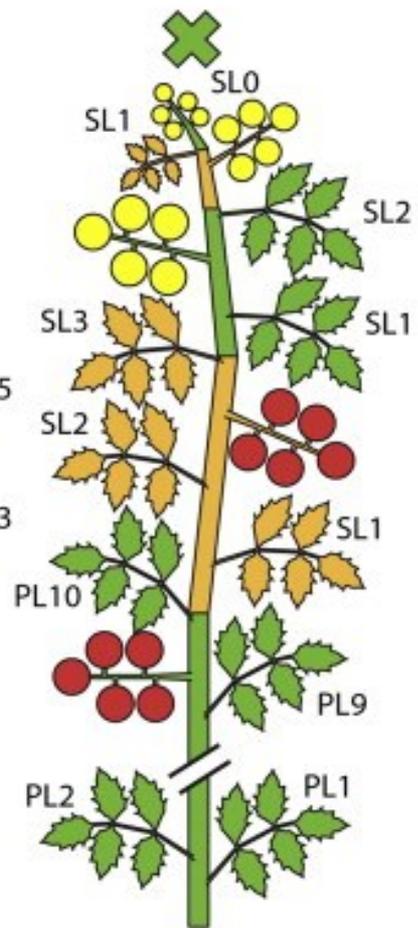




A. WT
Balanced SFT/SP
Repeating SUs



B. *sft SP*
Low SFT/SP
No SUs, rather VI



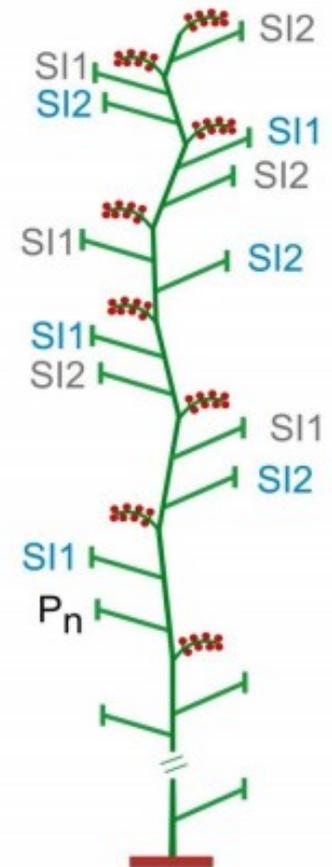
C. *SFT sp*
high SFT/SP;
Terminating SUs

Hábitos de crescimento do tomateiro

Semi-determinado

Alelo recessivo de *SINGLE FLOWER TRUSS* em heterozigose em conjunto com o alelo recessivo *sp* em homozigose

SFT/sft ; *sp/sp* ← Krieger, Lippman e Zamir (2010)

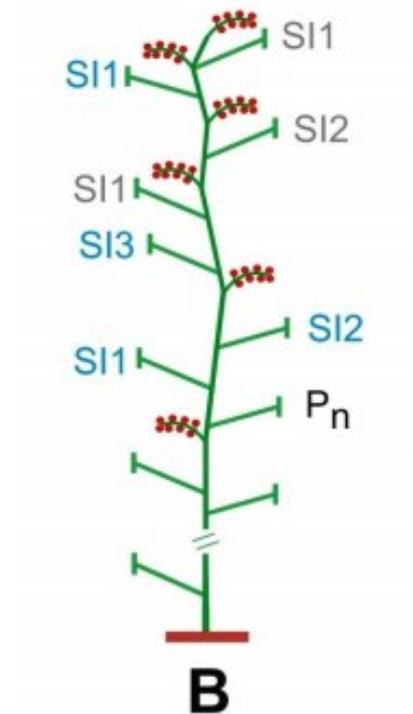


Hábitos de crescimento do tomateiro

Além da determinação da arquitetura da planta, o hábito de crescimento também pode influenciar a produtividade e a qualidade dos frutos

Hábitos de crescimento do tomateiro

- Determinado:
- Utilizados na indústria
- Uniformidade na maturação dos frutos
- Menor desenvolvimento vegetativo:
redução da produtividade
e do °Brix dos frutos







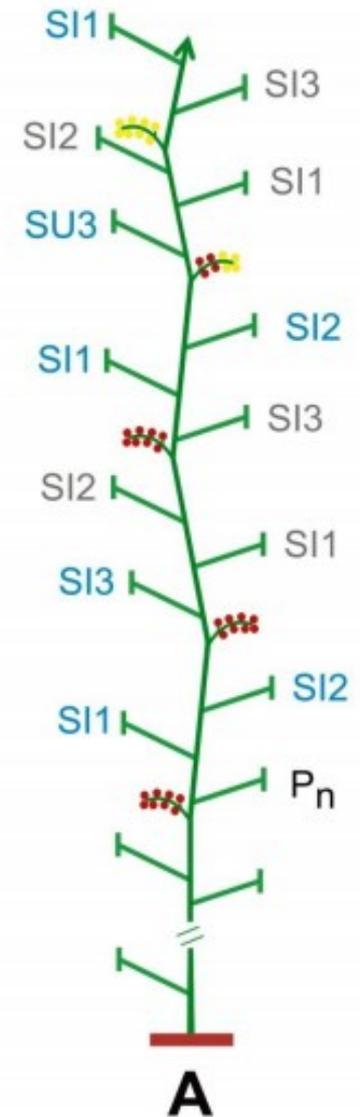


Fonte: Bowles Farming Company



Hábitos de crescimento do tomateiro

- Indeterminado:
- Consumo *in natura*
- Variedades de mesa
- Frutos mais adocicados
- Desenvolvimento vegetativo mais acentuado: limitação para a produtividade





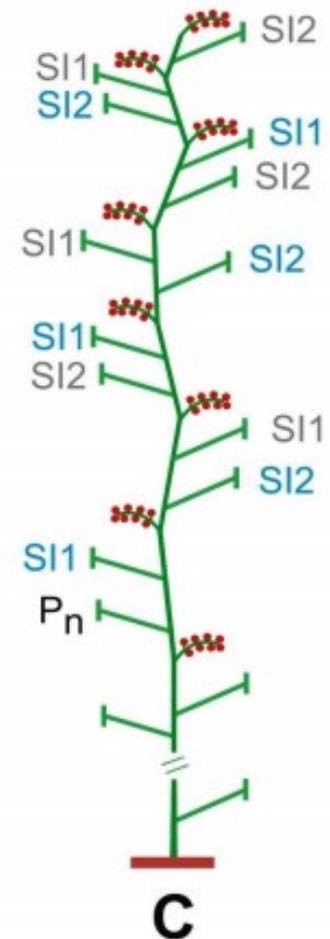




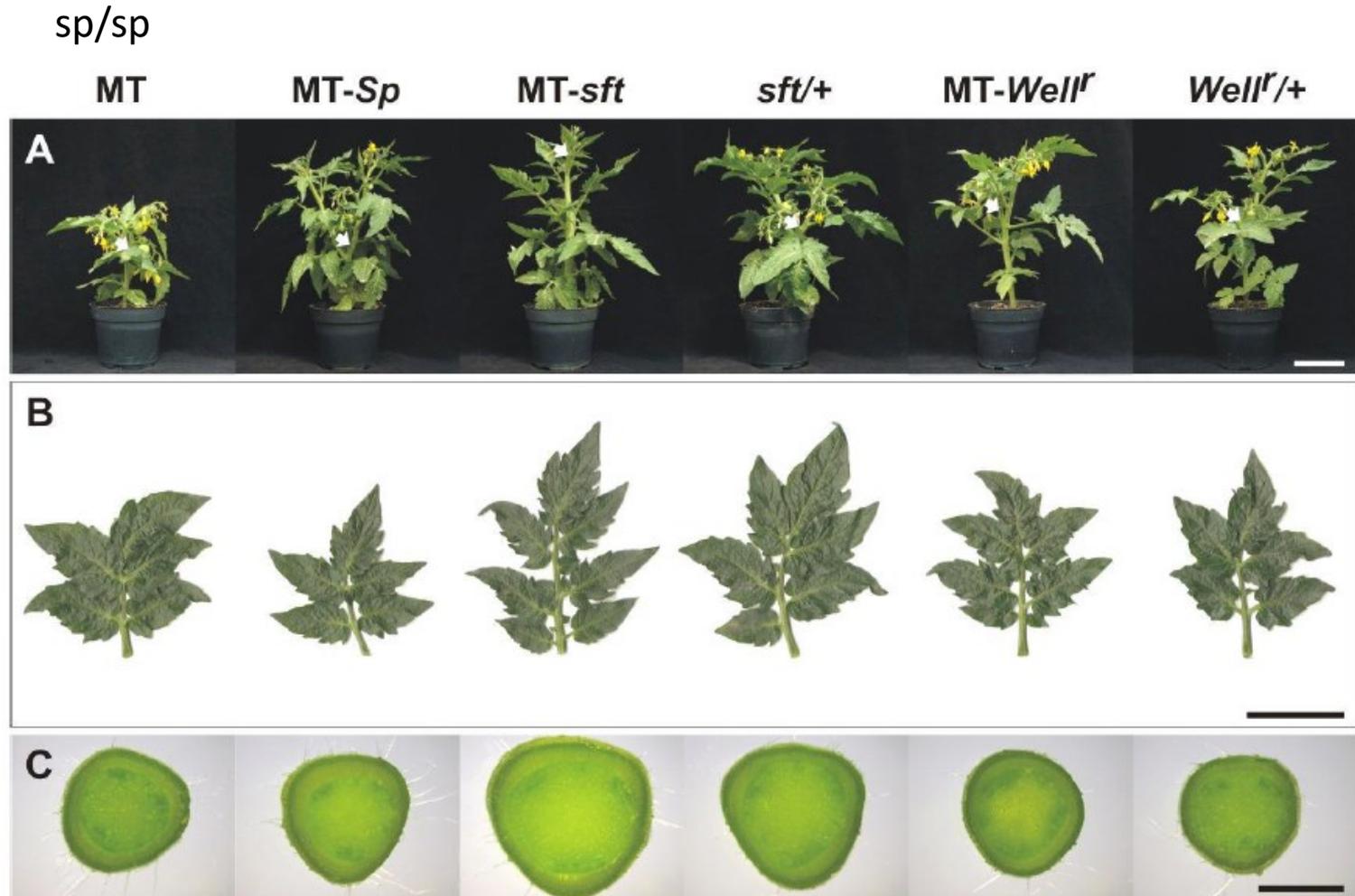


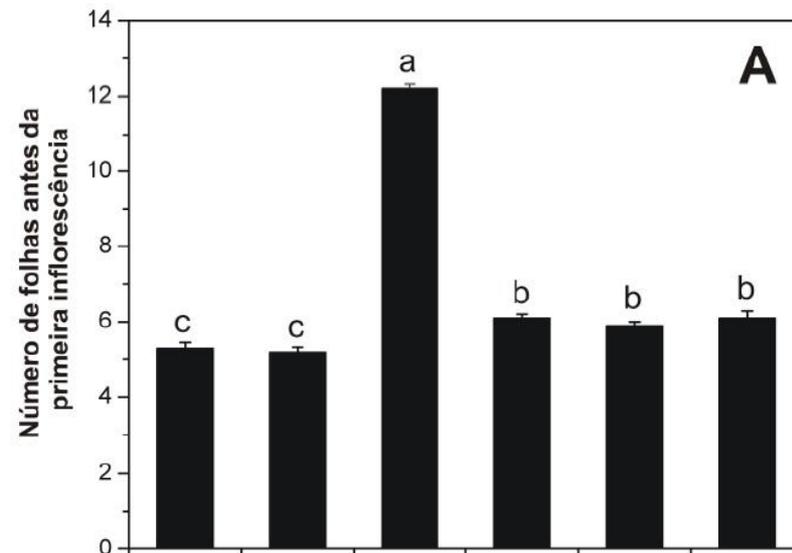
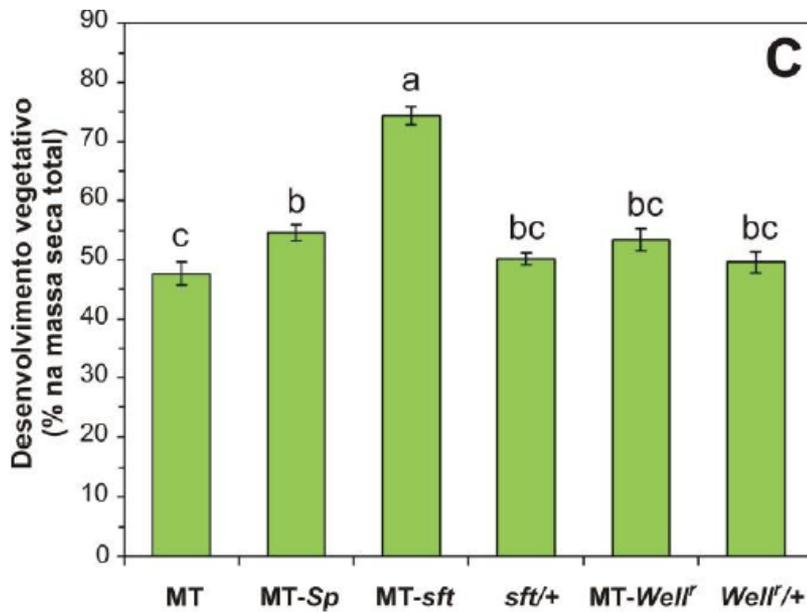
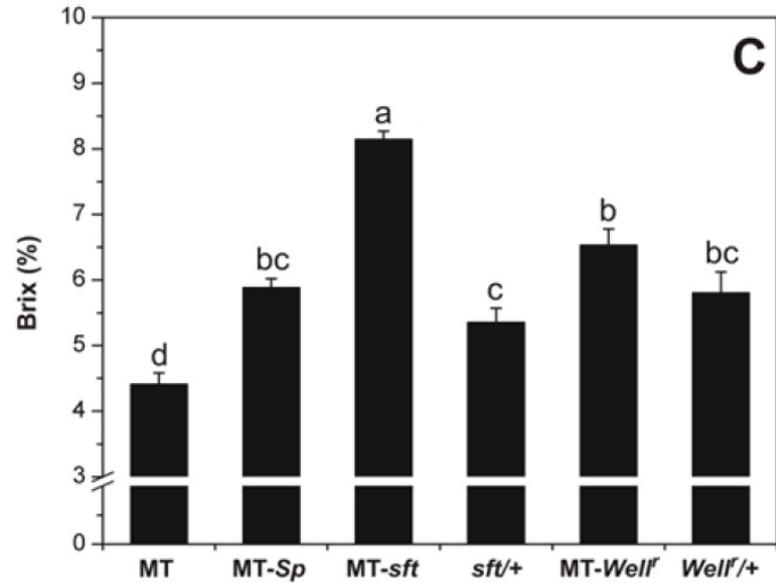
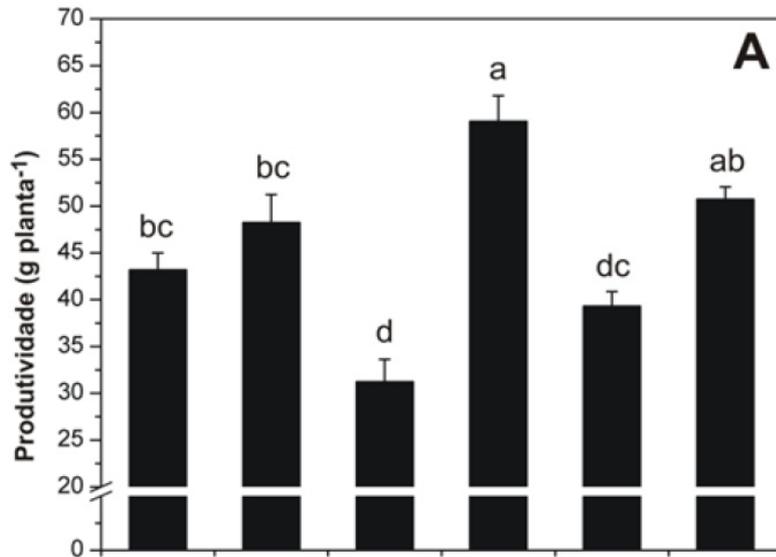
Hábitos de crescimento do tomateiro

- Semi-determinado:
 - Balanço ótimo entre o vegetativo e reprodutivo
 - Aumento na produtividade
 - Aumento no °Brix dos frutos



Hábitos de crescimento do tomateiro



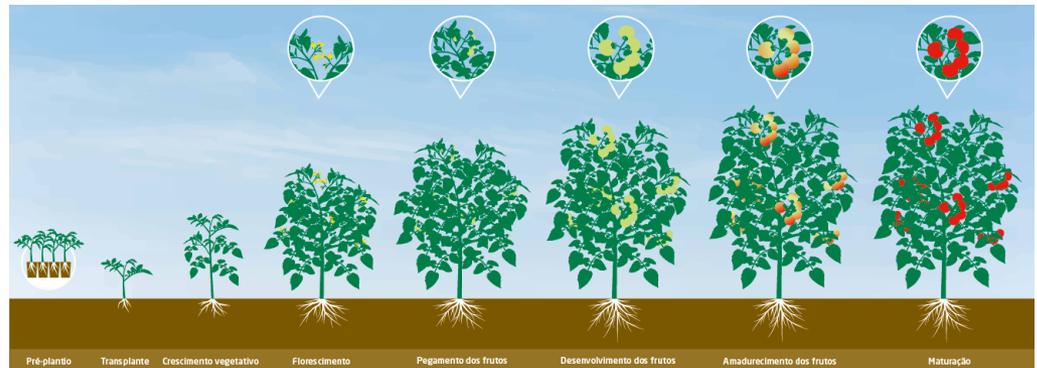


Crescimento vegetativo

- A fase vegetativa do tomateiro é curta
- A primeira inflorescência surge entre a 6-11ª folha

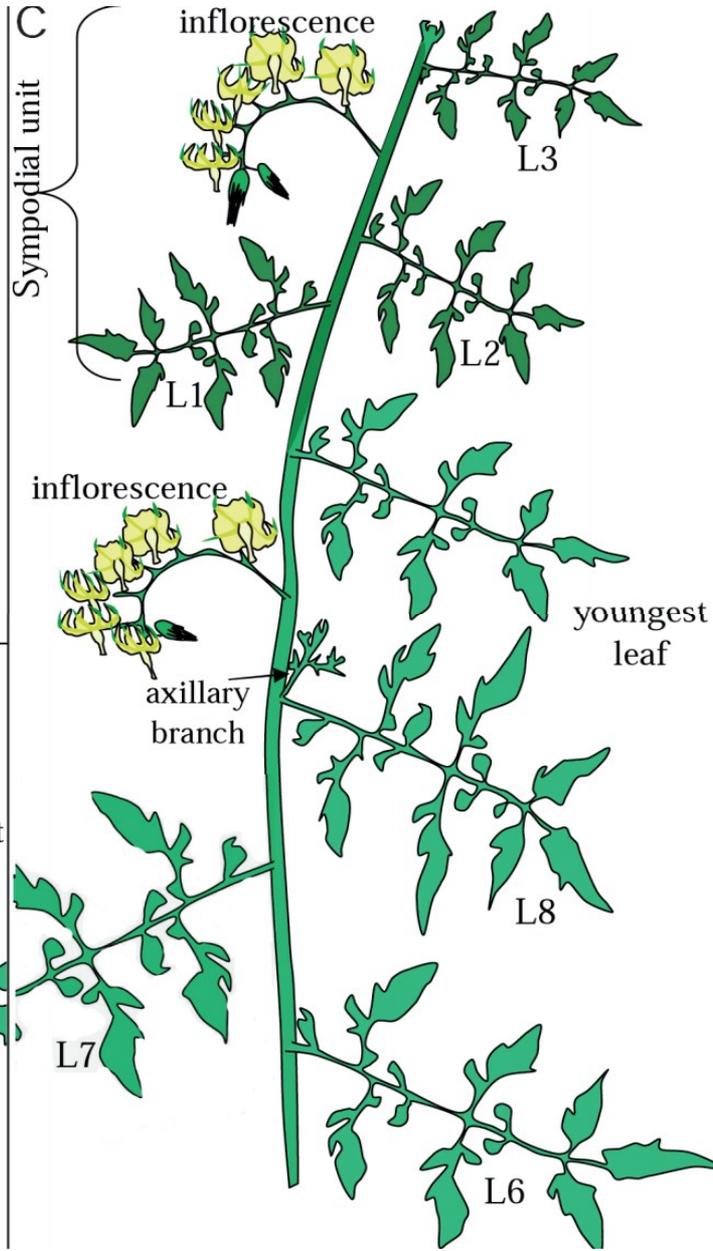
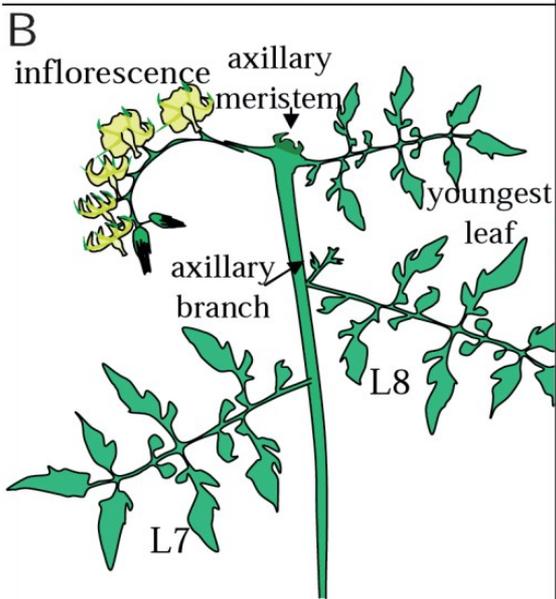
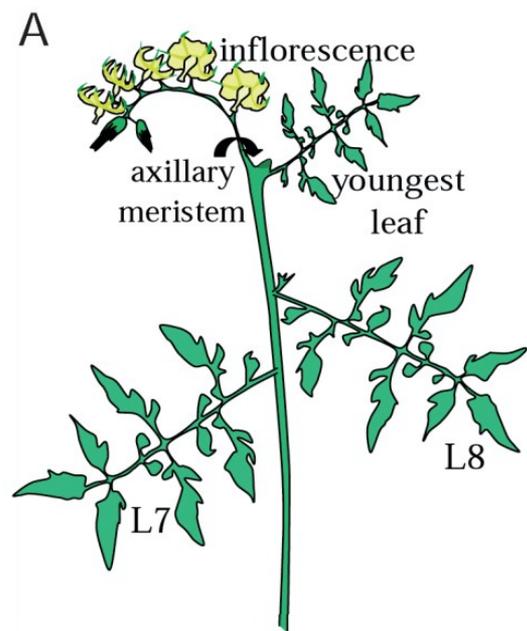
Porém...

- A transição floral ocorre quando a terceira folha está se expandindo ~ 3 semanas após a expansão dos cotilédones



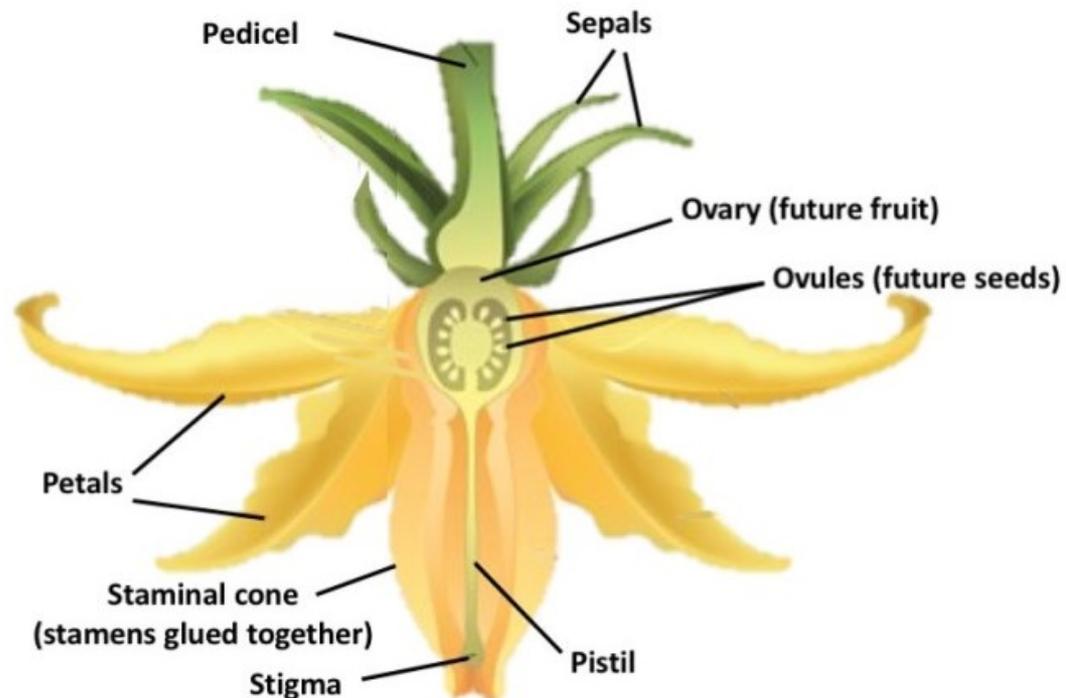


Florescimento



Florescimento em tomateiro

- Número de folhas que precedem a inflorescência: 6 – 12
- Influenciado por fatores internos e externos



Florescimento em tomateiro

Fatores externos:

- Luz:
 - alta irradiância acelera o florescimento (aumento da disponibilidade de fotoassimilados)
 - Competição entre crescimento vegetativo e desenv. Reprodutivo
 - Sem dependência de fotoperíodo
- Temperatura:
 - Baixas temperaturas reduzem o número de folhas antes da 1ª inflorescência, mas não necessariamente acelera o florescimento

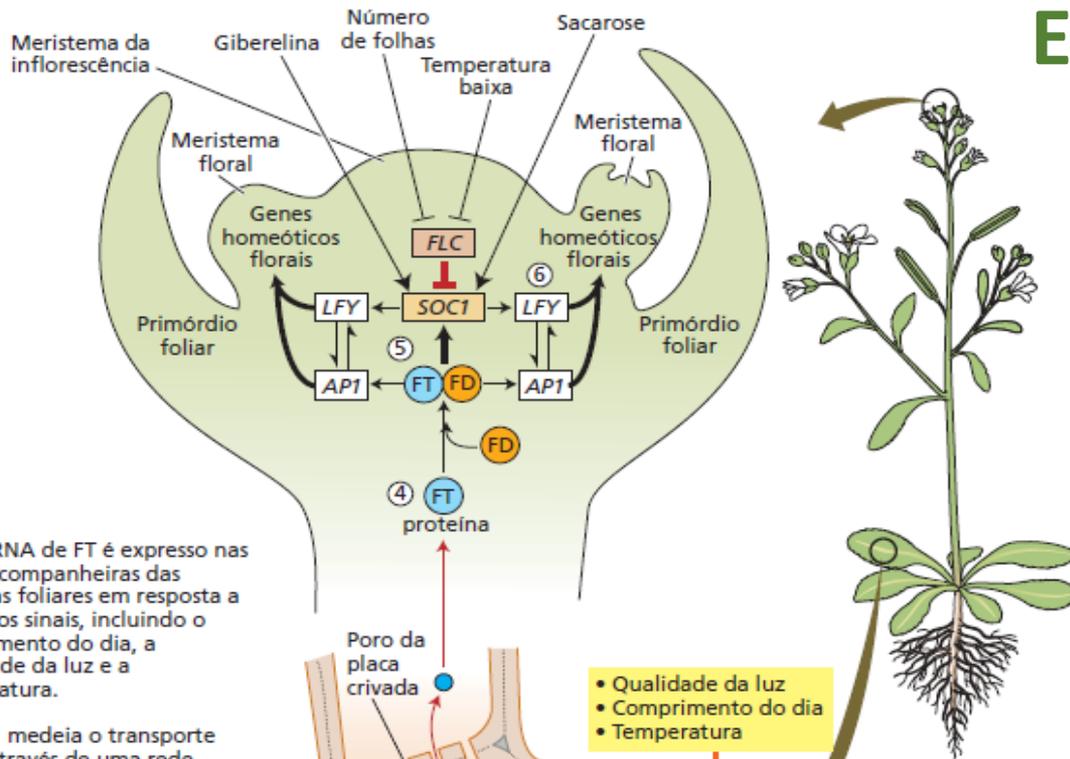
Florescimento em tomateiro

Fatores externos:

- Luz:
 - alta irradiância acelera o florescimento (aumento da disponibilidade de fotoassimilados)
 - Competição entre crescimento vegetativo e desenv. Reprodutivo
 - Sem dependência de fotoperíodo
- Temperatura:
 - Baixas temperaturas reduzem o número de folhas antes da 1ª inflorescência, mas não necessariamente acelera o florescimento

Muito dependente de regulação interna!

Em Arabidopsis...



1. O mRNA de FT é expresso nas células companheiras das nervuras foliares em resposta a múltiplos sinais, incluindo o comprimento do dia, a qualidade da luz e a temperatura.

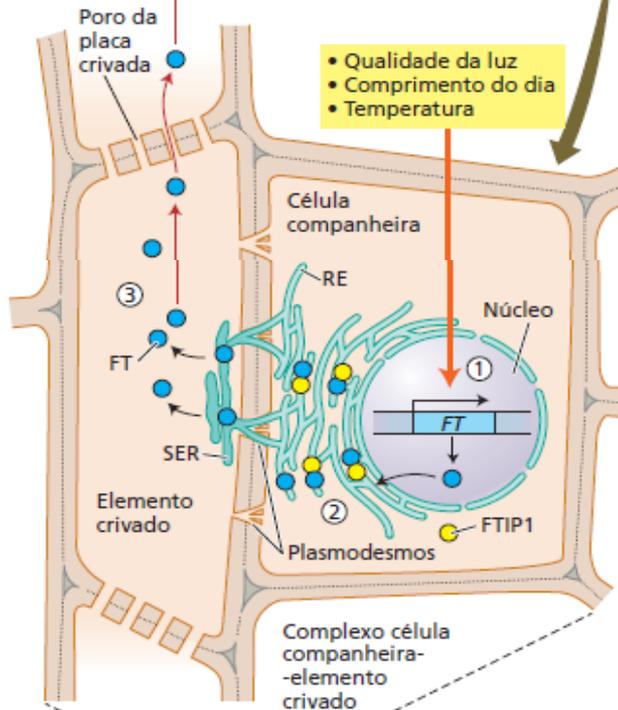
2. FTIP1 medeia o transporte do FT através de uma rede contínua no RE entre as células companheiras e os elementos de tubo crivado.

3. FT move-se no floema das folhas para o meristema apical.

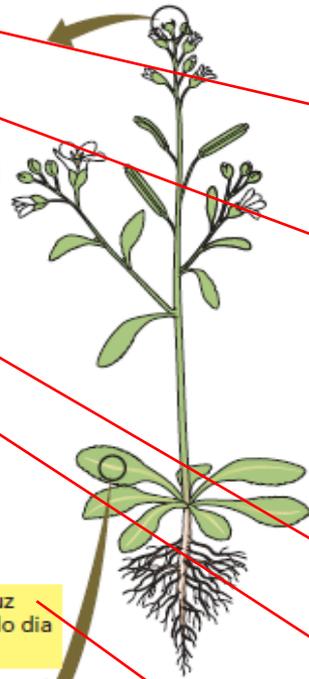
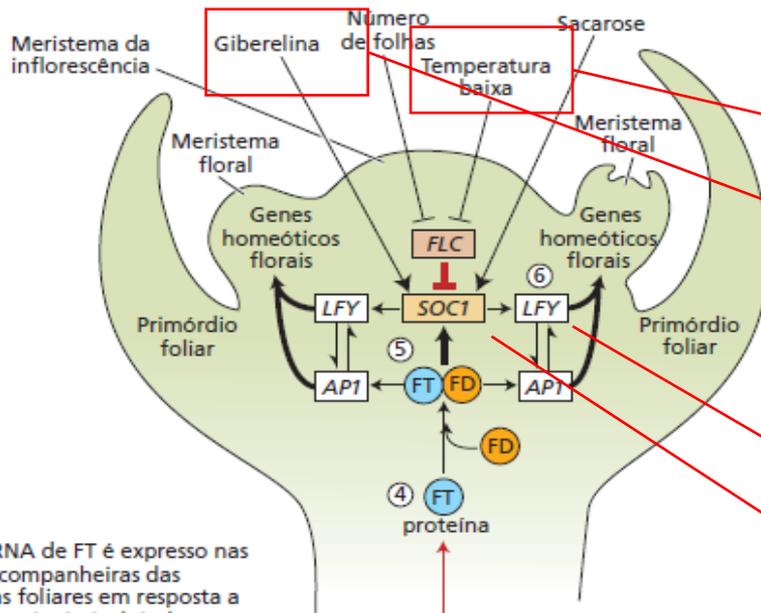
4. FT é descarregado do floema no meristema e interage com FD.

5. O complexo FT-FD ativa *SOC1* no meristema da inflorescência e *AP1* no meristema floral, o qual desencadeia a expressão de *LFY*.

6. *LFY* e *AP1* desencadeiam a expressão dos genes homeóticos florais. As rotas autônomas e de vernalização regulam negativamente o *FLC*, o qual age como um regulador negativo de *SOC1* no meristema e como um regulador negativo de *FT* nas folhas.



Em tomate...



Sem função

Atrasa o florescimento, atuando juntamente de miR156 (Silva et al., 2018)

FALSIFLORA

STM3

Efeito menos significativo

SINGLE FLOWER TRUSS
 Pode compensar os estímulos ambientais

1. O mRNA de FT é expresso nas células companheiras das nervuras foliares em resposta a múltiplos sinais, incluindo o comprimento do dia, a qualidade da luz e a temperatura.

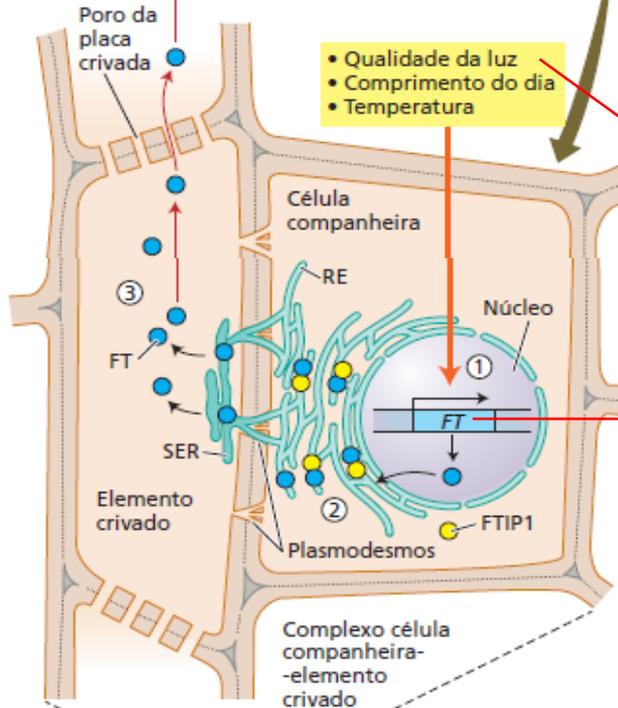
2. FTIP1 medeia o transporte do FT através de uma rede contínua no RE entre as células companheiras e os elementos de tubo crivado.

3. FT move-se no floema das folhas para o meristema apical.

4. FT é descarregado do floema no meristema e interage com FD.

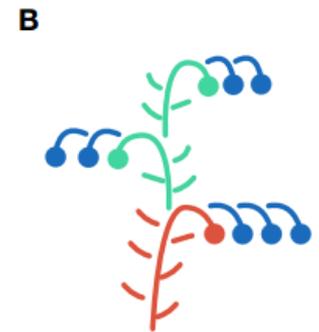
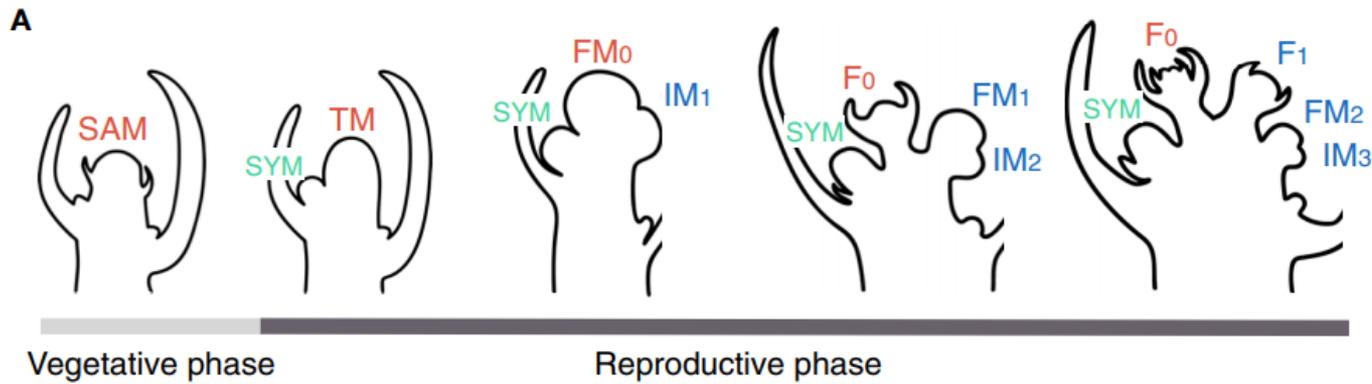
5. O complexo FT-FD ativa *SOC1* no meristema da inflorescência e *AP1* no meristema floral, o qual desencadeia a expressão de *LFY*.

6. *LFY* e *AP1* desencadeiam a expressão dos genes homeóticos florais. As rotas autônomas e de vernalização regulam negativamente o *FLC*, o qual age como um regulador negativo de *SOC1* no meristema e como um regulador negativo de *FT* nas folhas.



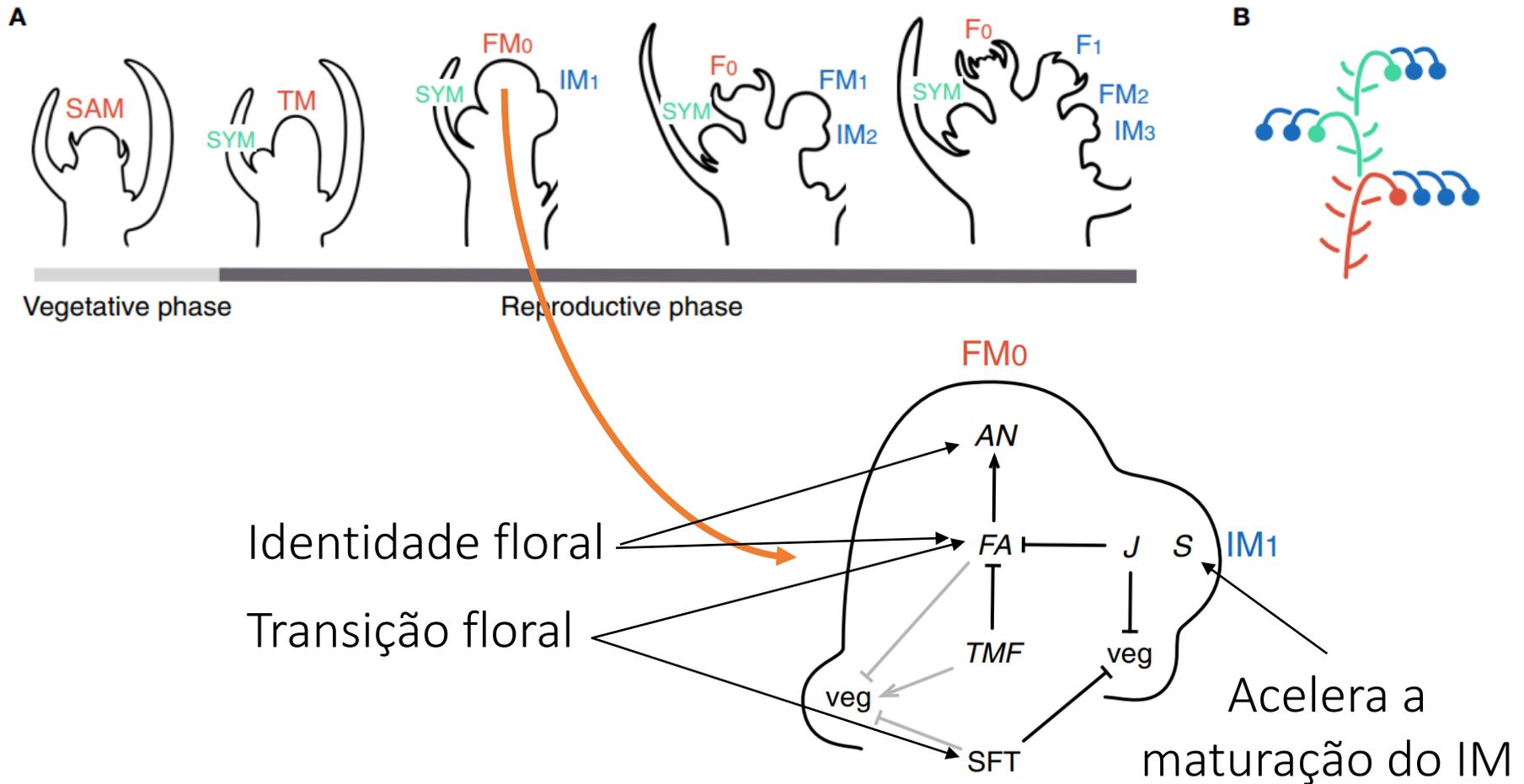
Controle interno do florescimento

Transição para o florescimento:



Controle interno do florescimento

Transição para o florescimento:



Transição para o meristema floral

- Mutantes tardios no amadurecimento:
- *single flower truss (sft)*
- *falsiflora (fa)*
- *jointless (j)*

Controle interno do florescimento

single flower truss



sft/sft

- Ortólogo do *FLOWERING LÓCUS (FT)*
- Codifica o florígeno
- Produção de muitas folhas antes do florescimento
- MAC primário não cessa o desenvolvimento

Controle interno do florescimento

falsiflora

- Atraso no amadurecimento
- Maior número de folhas nos segmentos simpodiais
- Flores são substituídas por folhas nas inflorescências



Controle interno do florescimento

jointless:

- Regula a zona de abscisão do pedicelo



a



b



Roldan et al. (2017)

The jointless trait

JOINTED

jointless

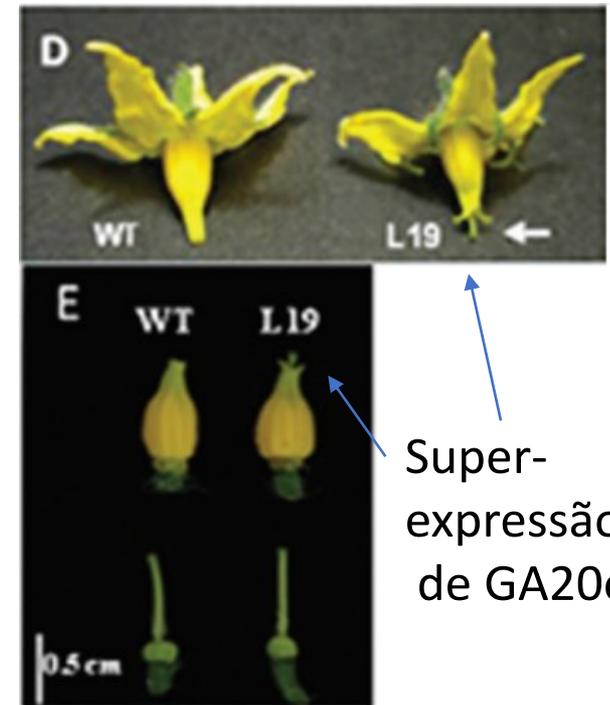


Controle interno do florescimento

Giberelina:

- Regula o crescimento do estilete
- Atrasa e reprime o florescimento

Line	Flowers per first inflorescence (<i>n</i>)	Fruits per plant(<i>n</i>)	Days to anthesis ^f (<i>n</i>)
WT	8.3±0.3	16±1	31.6±0.2
L4	6.9±0.3	29±2	36.9±0.3
L19	6.9±0.3	22±2	37.1±0.6



Super-expressão de GA20ox

Controle interno do florescimento

Etileno:

- Controle do aborto tardio da inflorescência
- Pulverização com ACC leva ao abortamento de flores, mesmo com alta irradiância
- O efeito promotor do aborto pode ser revertido por AVG
- Envolvido com a senescência das pétalas
- Envolvido com a zona de abscisão do pedicelo

Controle externo do florescimento

Luz:

- O controle do florescimento em tomate é autônomo
- A alta intensidade luminosa pode acelerar o florescimento
 - Elevada atividade fotossintética das folhas-fonte

Controle externo do florescimento

Temperatura:

- Incrementos moderados na temperatura aceleram a abertura das flores
- A temperatura pode afetar:
 - Germinação do pólen: ↑ 37 °C ↓ 10 °C
 - Taxa de crescimento do tubo polínico
 - Abortamento de flores: 3h de exposição à 40 °C; temp. noturnas de 32 °C
- Temperatura média diária ótima: 25 °C



Frutificação

Desenvolvimento de frutos carnosos

- 1) Desenvolvimento inicial
- 2) Maturação
- 3) Amadurecimento

Desenvolvimento inicial de frutos

Pode ser dividido em fases distintas, baseado em mudanças físicas e citológicas:

Fase 1: Desenv. do ovário e pistilo e fixação dos frutos

Fase 2: Aumento do tamanho do fruto jovem por divisões celulares

Fase 3: Crescimento por expansão celular

Desenvolvimento inicial de frutos

Pode ser dividido em fases distintas, baseado em mudanças físicas e citológicas:

Fase 1: Desenv. do ovário e pistilo e fixação dos frutos

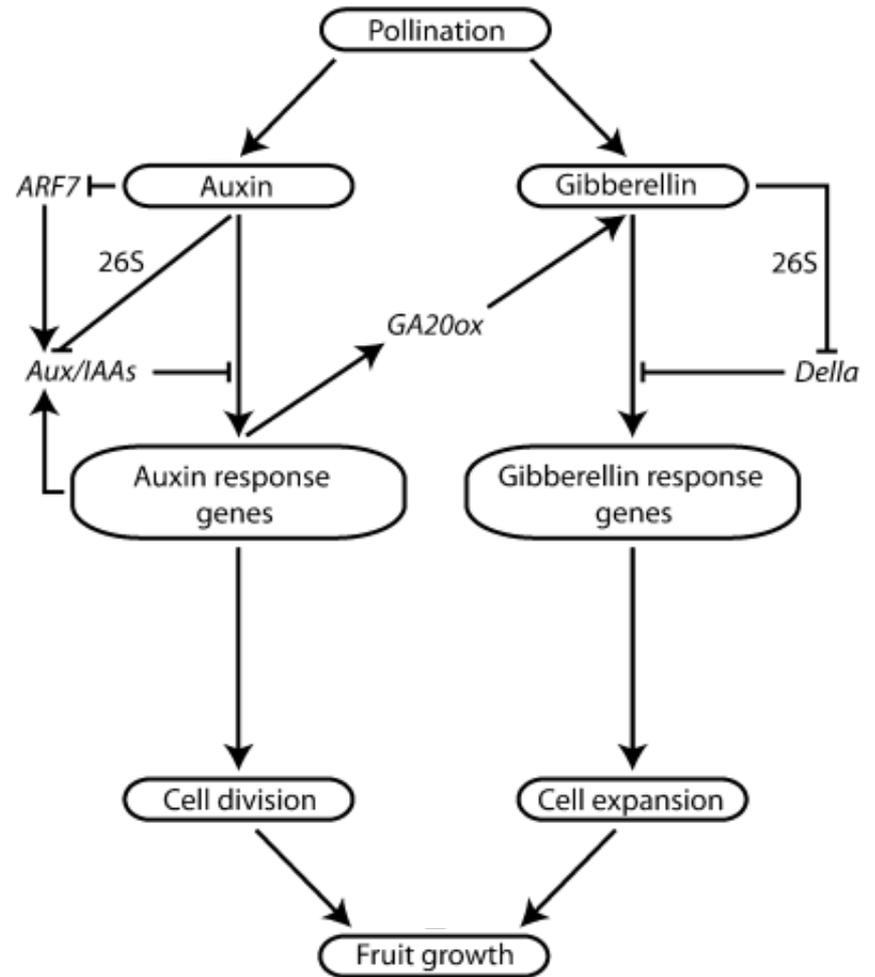
Fase 2: Aumento do tamanho do fruto jovem por divisões celulares → **Auxina**

Fase 3: Crescimento por expansão celular → **Giberelina**

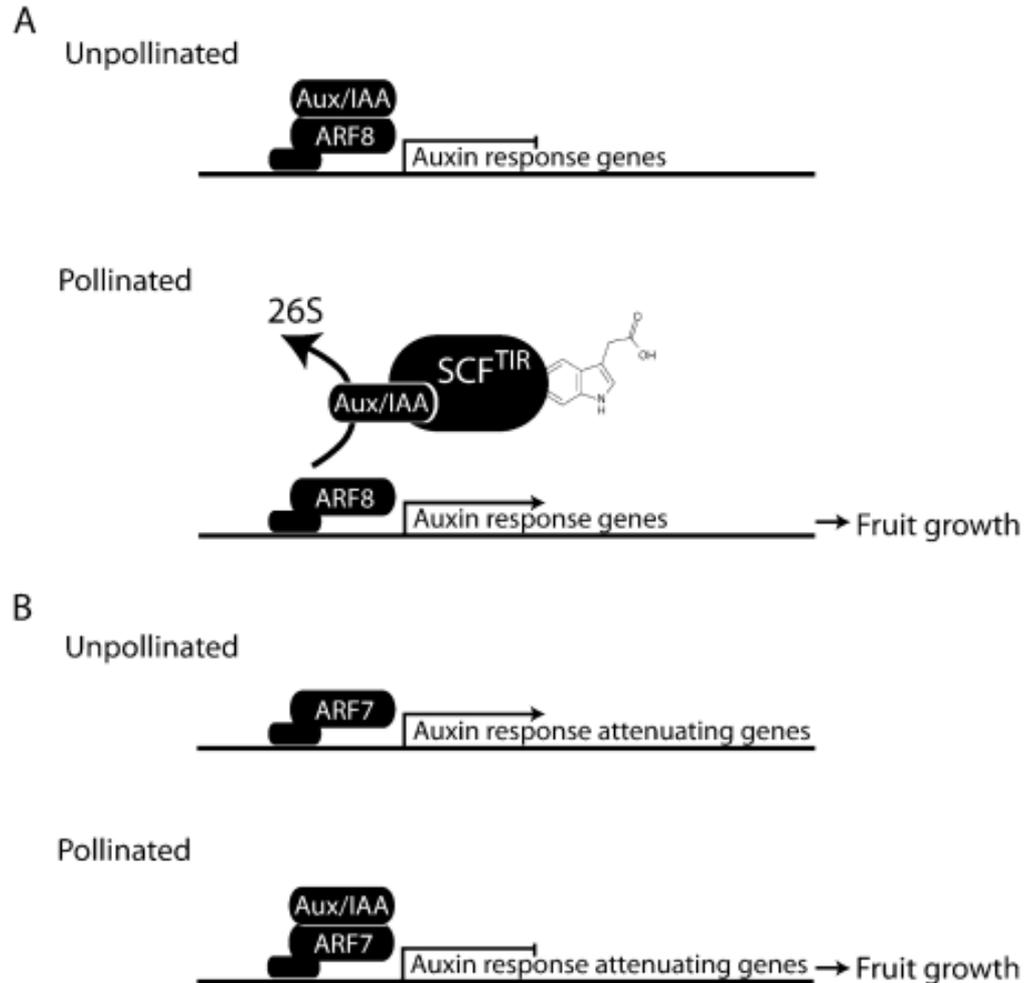
Etileno regula negativamente as fases iniciais

Desenvolvimento inicial de frutos

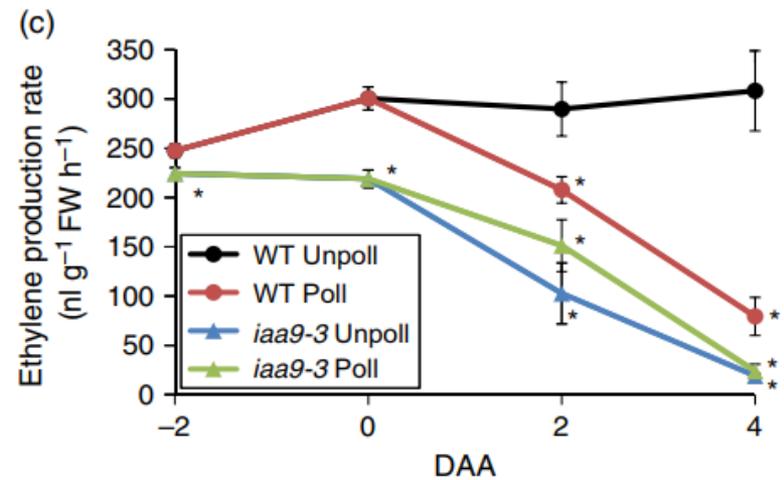
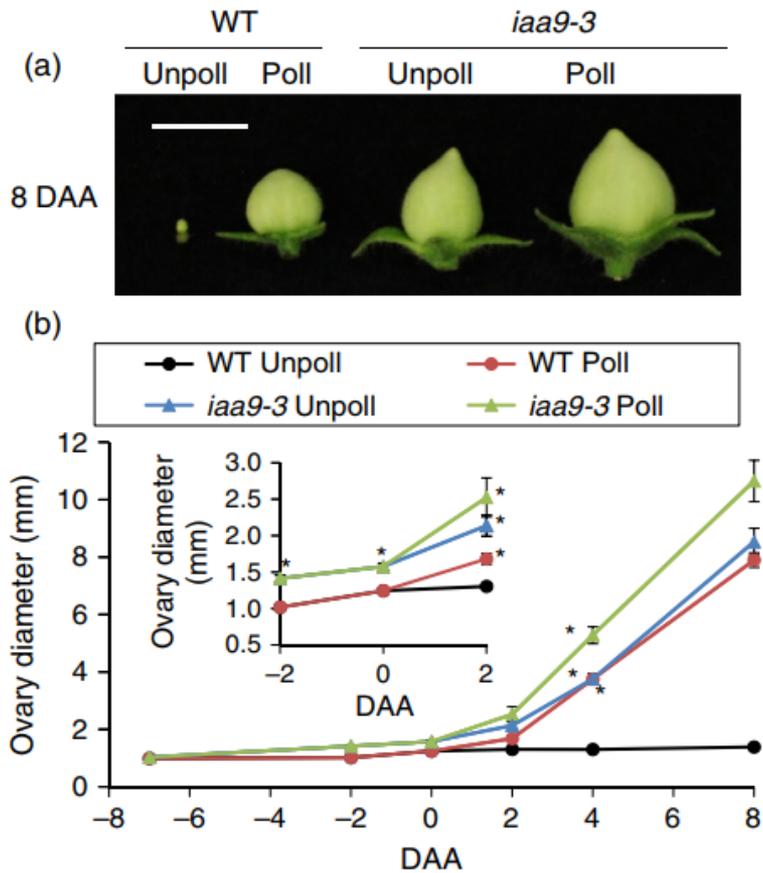
Função da auxina e giberelina



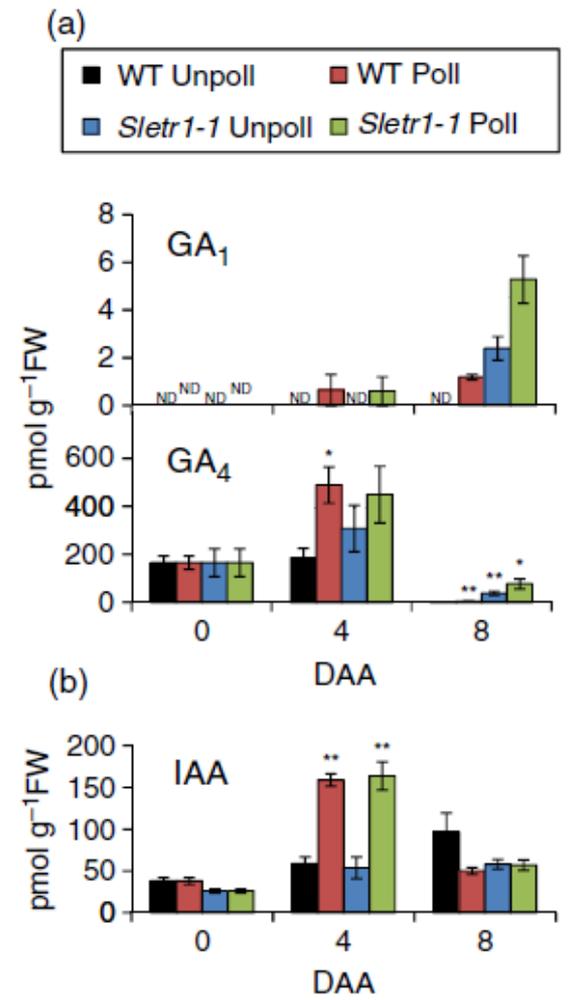
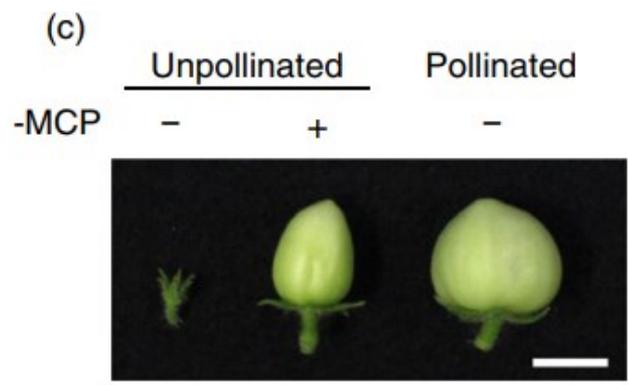
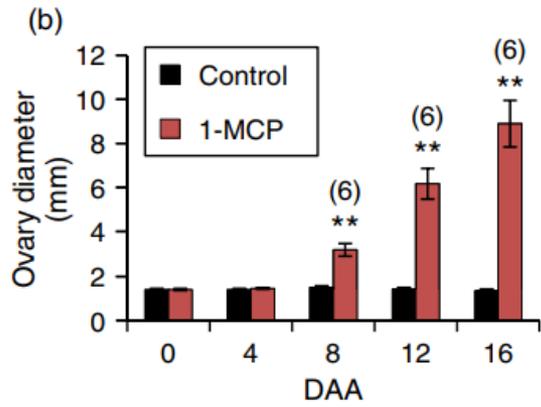
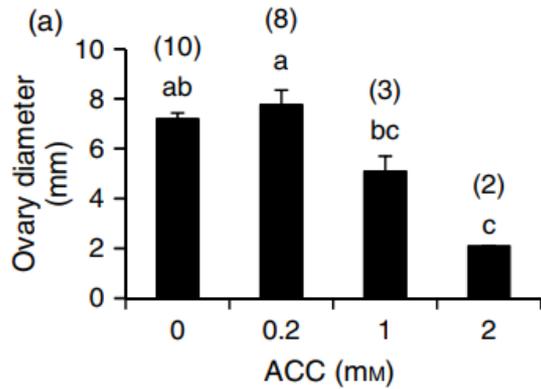
Desenvolvimento inicial de frutos

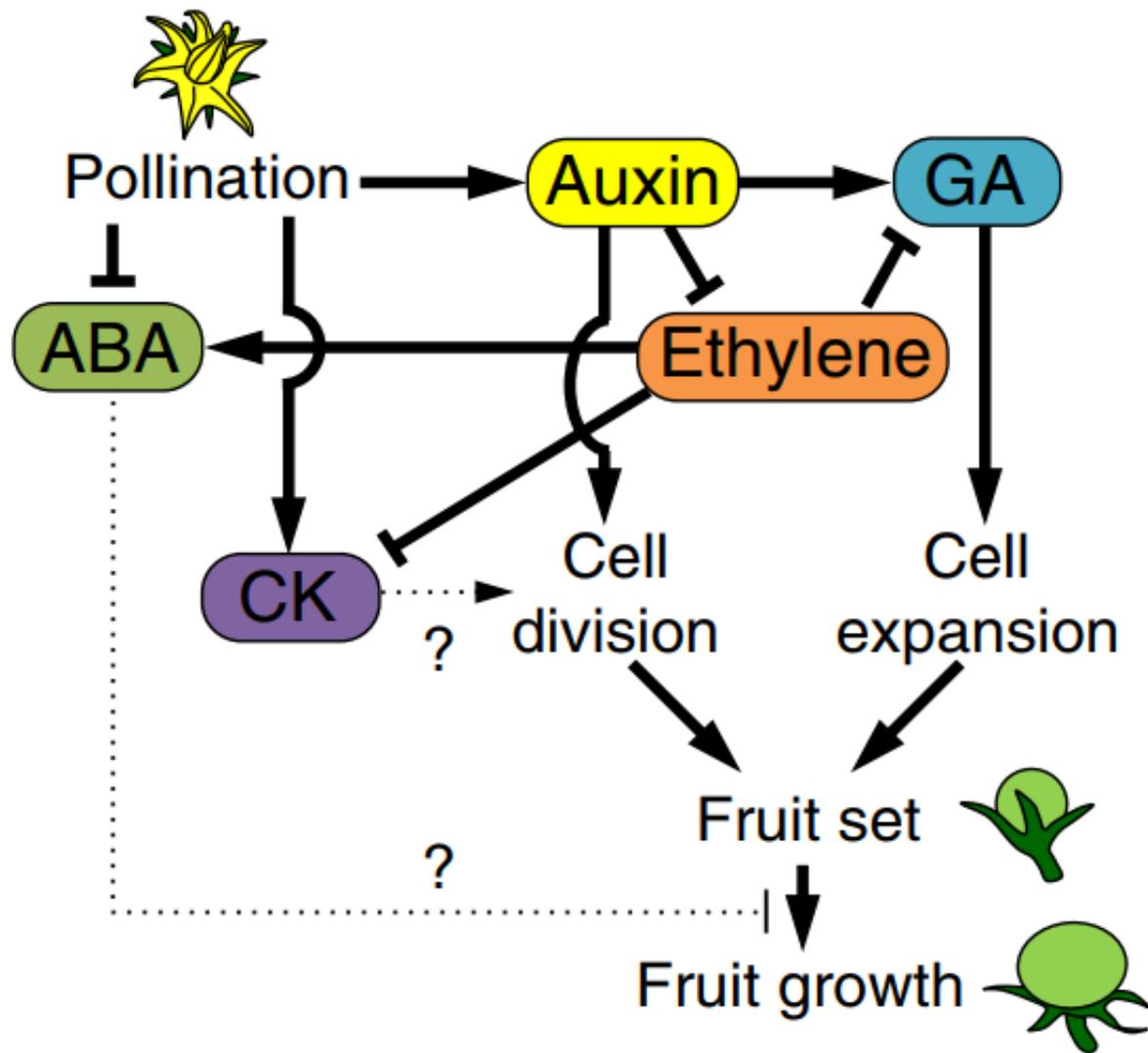


A produção de etileno pelo pistilo é reduzida durante a fixação dos frutos



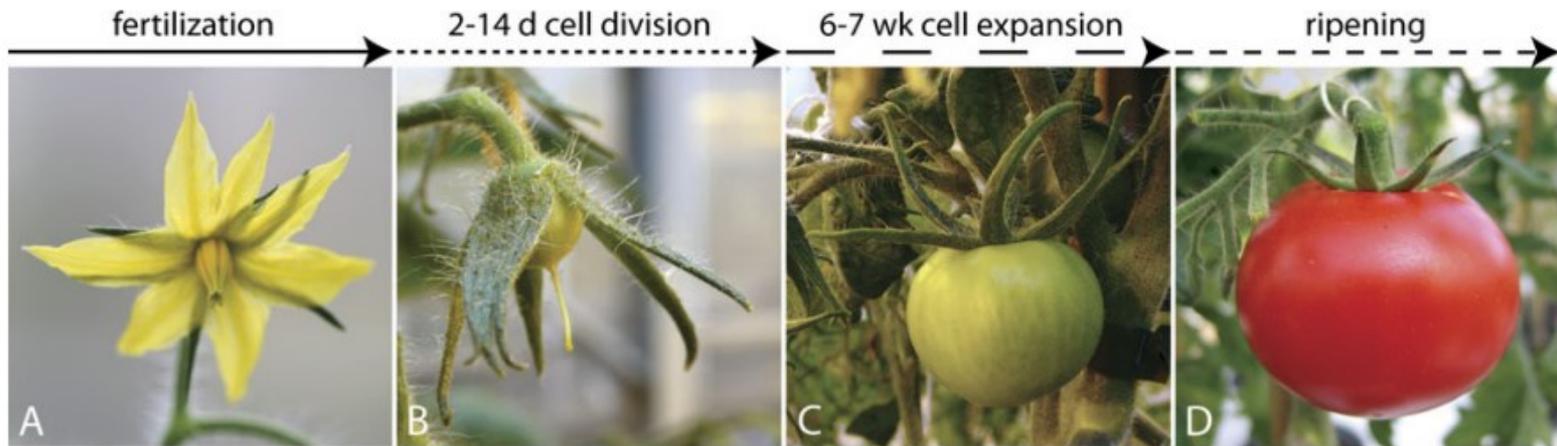
Etileno regula negativamente a fixação dos frutos → antagonismo com giberelinas e auxina





Desenvolvimento inicial de frutos

2 dias antes da antese



Desenvolvimento inicial de frutos

- Muito dependente das condições ambientais: temperatura, luminosidade, umidade relativa do ar
- Influenciam:
 - Germinação e viabilidade do pólen
 - Crescimento do tubo polínico
 - Receptividade do estigma

Temperatura

- Extremos: abaixo de 5°C e acima de 37°C
- Se adequada, os grãos de pólen germinam 3h após a polinização.
- O tubo polínico penetra no ovulo até 24 h após.
- 18-25°C – grão de polén com viabilidade por 2-5 dias

Temperatura

- Temperaturas diurnas/noturnas são importantes
- Incrementos de 1 – 4°C nesta relação aumenta o número de frutos e seu tamanho
- 21-30°C dia e 15-21°C noite → mais favoráveis para a maioria das cultivares

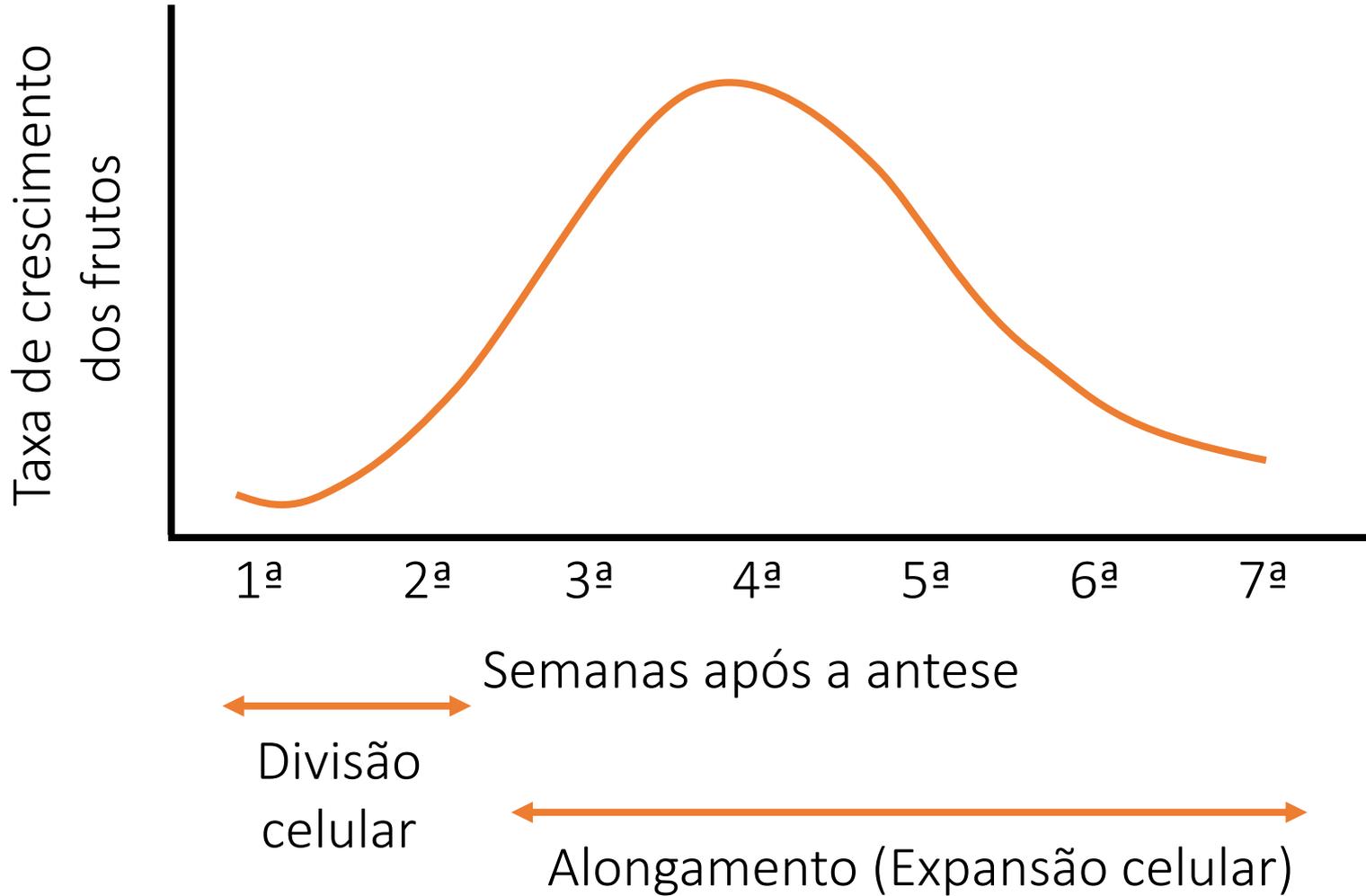
Irradiância

- Mais importante após a fertilização
- Ovários fertilizados cessam expansão em baixa radiação
- Momento crítico: entre a antese e o início da frutificação

Irradiância

- Competição por fotoassimilados
- Retirada de folhas jovens estimulam a frutificação
- Forte competição entre cachos de flor e frutos de uma mesma inflorescência → os distais são mais prejudicados

Crescimento dos frutos



Tamanho final dos frutos

- Depende de:
 - Número de carpelos no ovário
 - Número de sementes
 - Posição na planta e no cacho
 - Condições ambientais



Amadurecimento

Amadurecimento de tomate

Degradação
da clorofila

Diferenciação
do cloroplasto
em
cromoplasto

Alteração no
sabor e
aroma dos
frutos

Alto acúmulo
de carotenoides

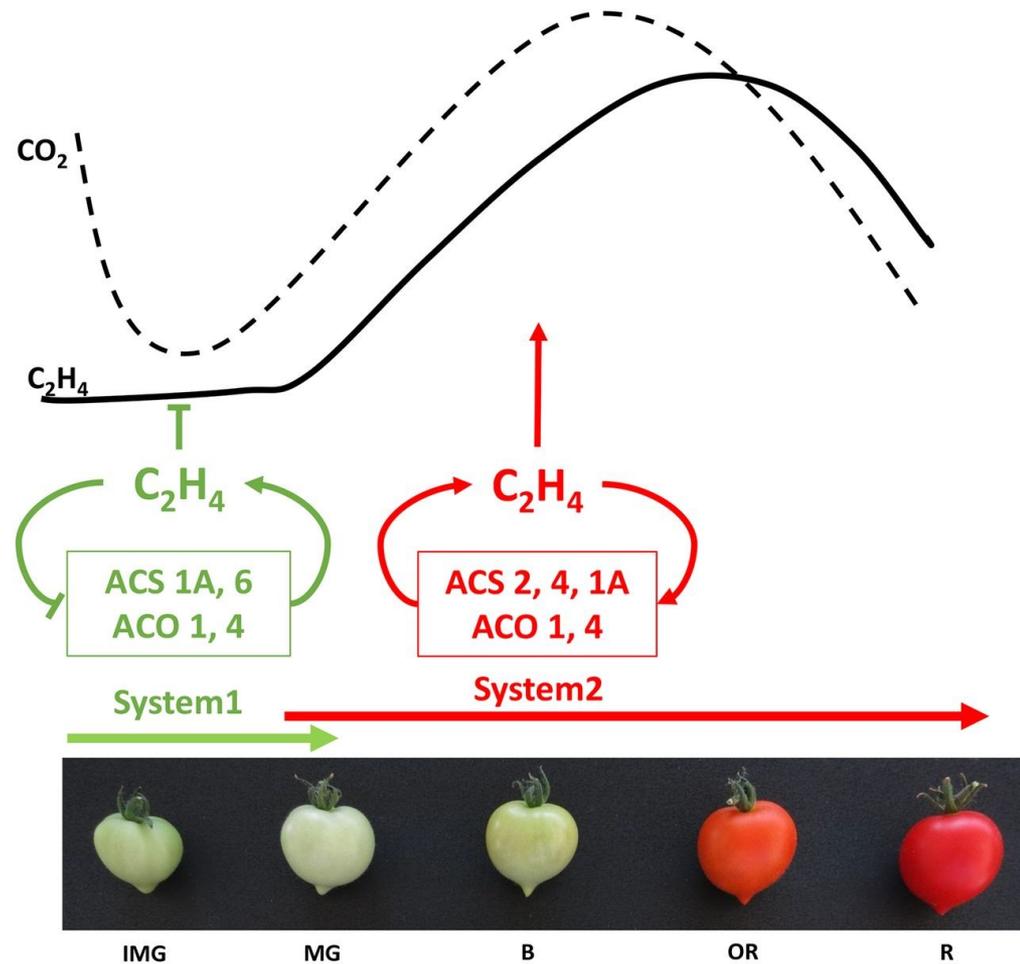
González-Aguilera et al. (2016)



Fruto climatérico

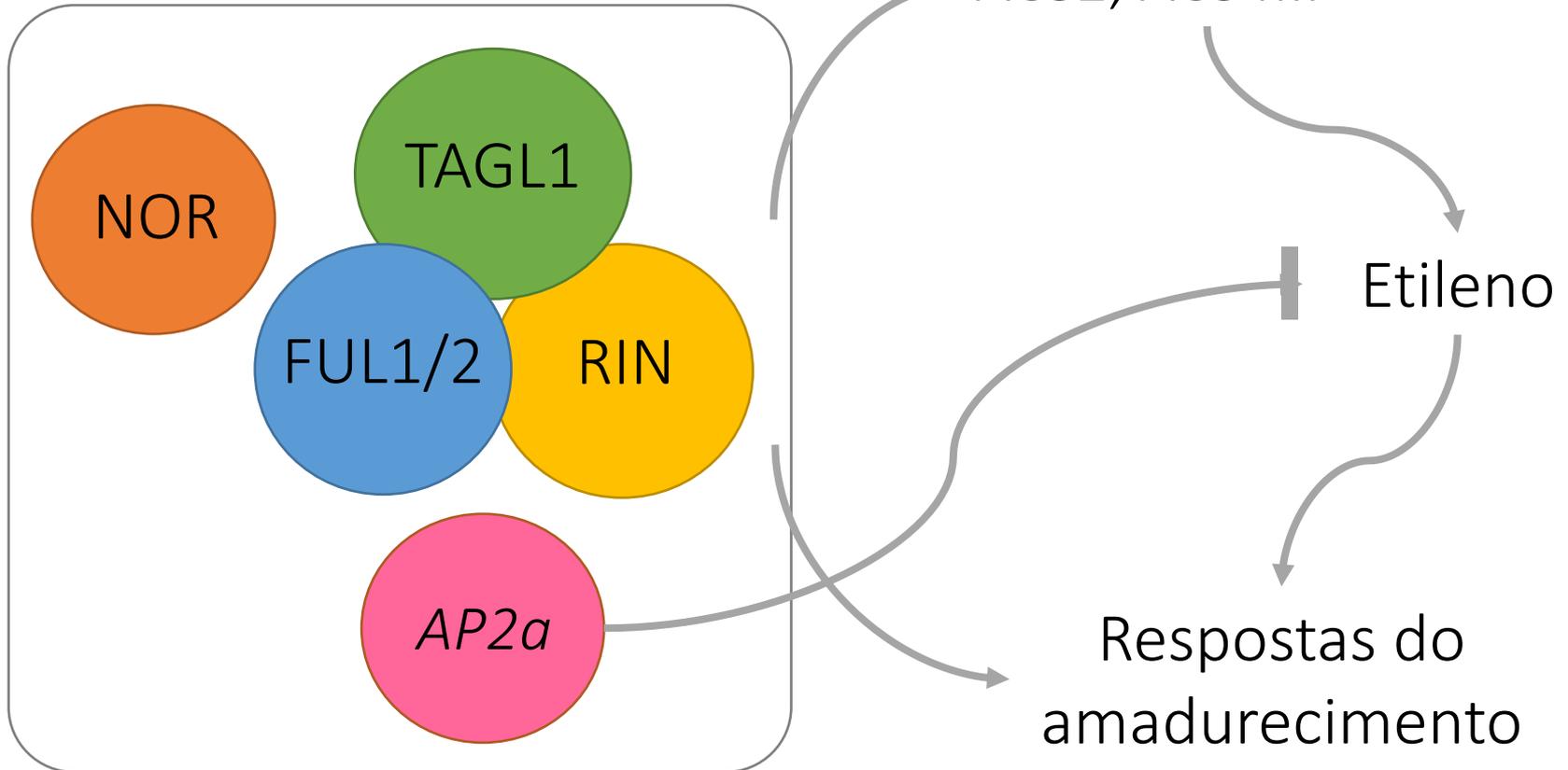
- Dois sistemas de produção de etileno:

- Auto-inibitório
- Auto-catalítico



Controle do amadurecimento

Reguladores mestre do amadurecimento



Mutantes em amadurecimento

Mutante *nor*:

- Alelo recessivo: cromossomo 10 (short arm)



MT-*nor* fruit (right) which fail to ripe. The fruit of the left is a typical control MT fruit.

Mutantes em amadurecimento

Mutante *rin*:

- Alelo recessivo: cromossomo 5 (short arm)



Mutantes em amadurecimento

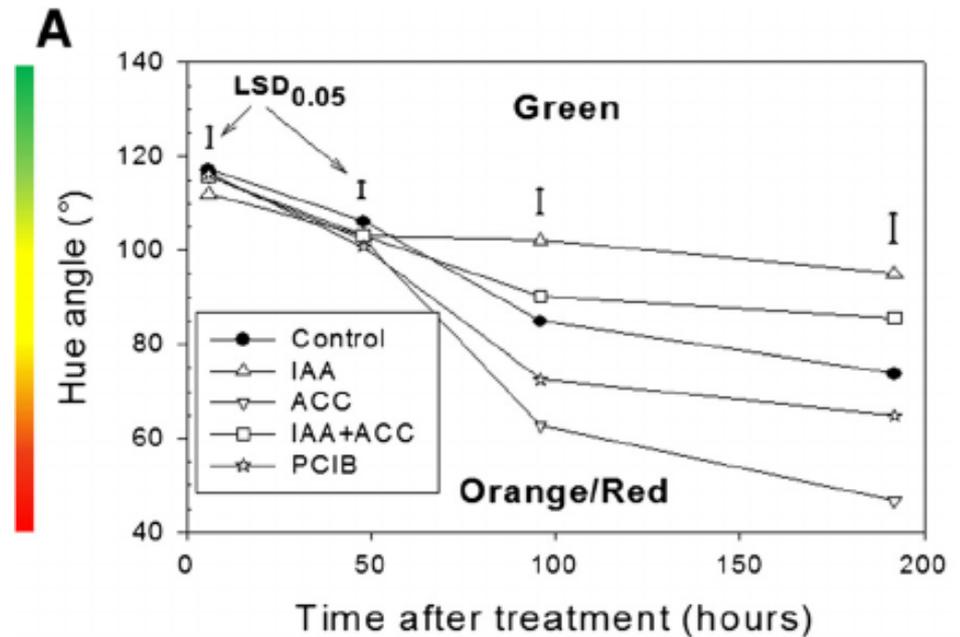
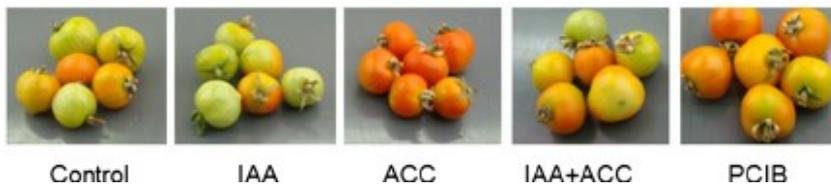
Tomate Longa-Vida:

- Alelo RIN ou NOR em heterozigose:



Auxina

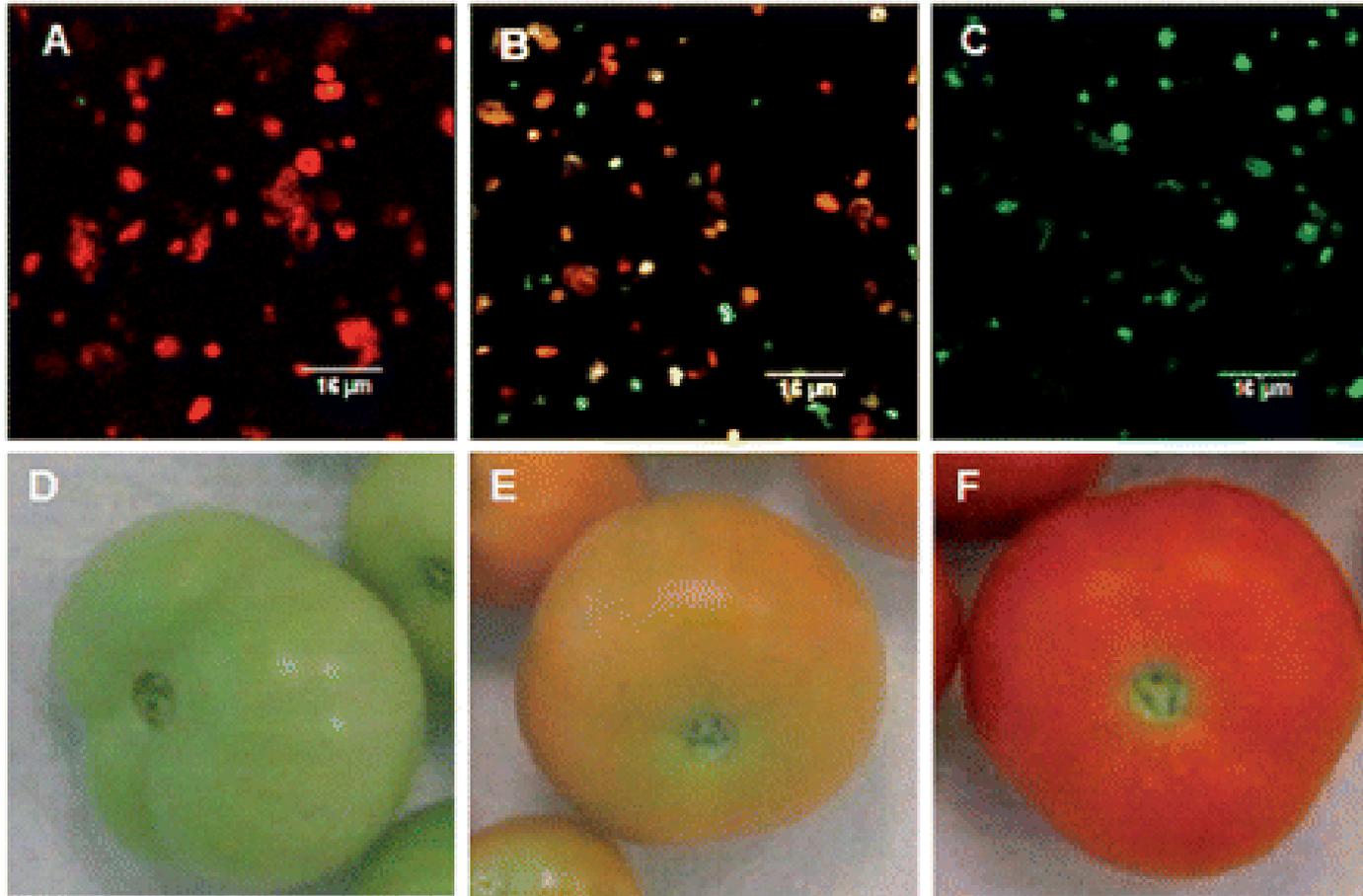
- Antagônica ao etileno
- Inibe o amadurecimento



ABA

- Induz a síntese de etileno no início do amadurecimento
- Induz a degradação da parede celular e síntese de carotenoides
- Resposta antagônica ao final do amadurecimento

Diferenciação do cromoplasto



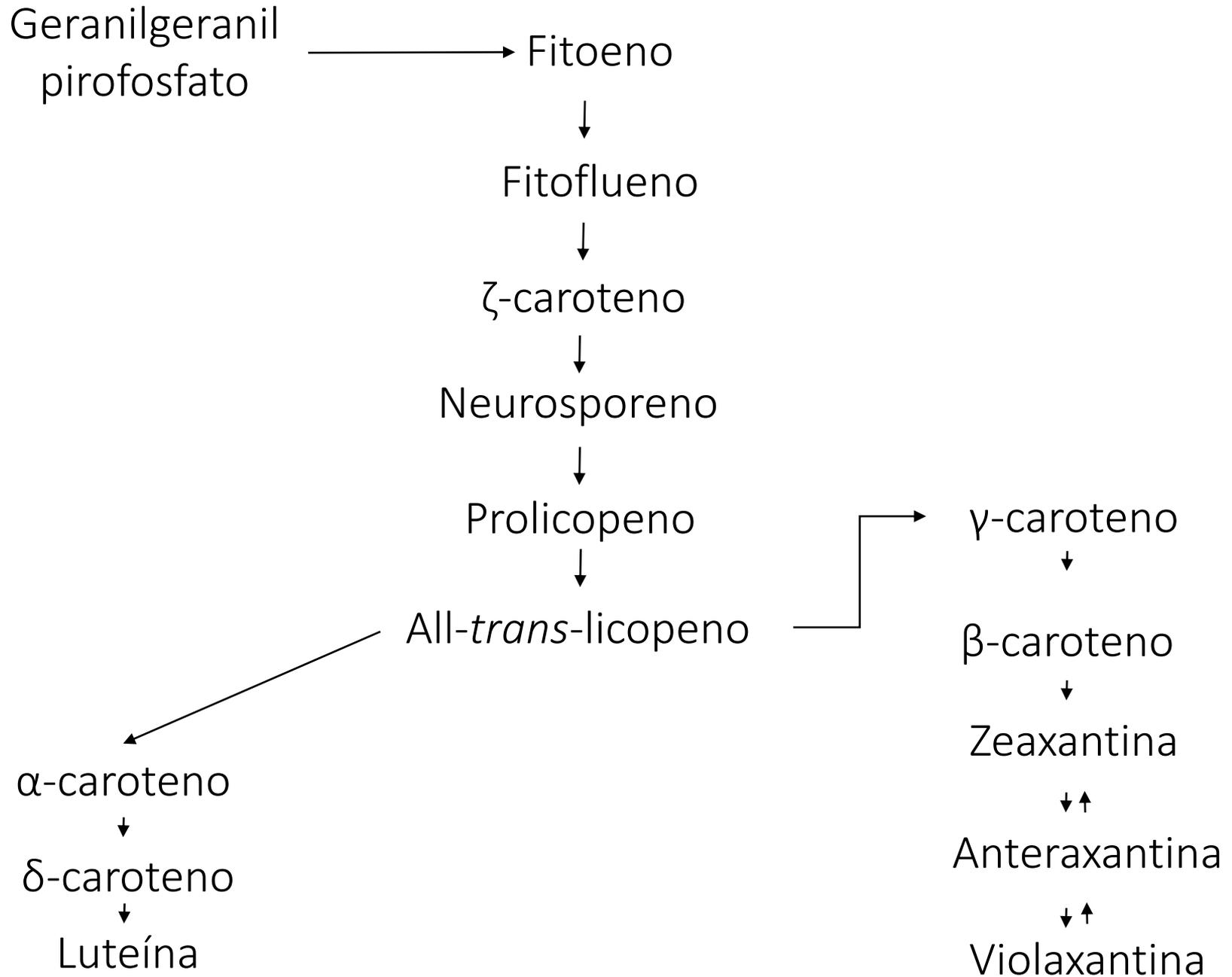
Verde-maduro

Breaker

Vermelho-maduro

Principais modificações fisiológicas

- Degradação da clorofila
- Síntese de carotenoides
- Degradação de paredes celulares
- Diminuição de açúcares complexos: °Brix
- Aumento do estresse oxidativo
- Síntese de compostos voláteis
- ...



Geranilgeranil
pirofosfato $\xrightarrow{\text{PSY}}$ Fitoeno

PDS ↓

Fitoflueno

PDS ↓

ζ-caroteno

ZDS ↓

Neurosporeno

ZDS ↓

Prolicopeno

CRTISO ↓

All-*trans*-licopeno

LCY-e

α-caroteno

LCY-e ↓

δ-caroteno

Luteína

LCY-b

γ-caroteno

LCY-b ↓

β-caroteno

↓

Zeaxantina

↓

Anteraxantina

↓

Violaxantina

Em tecidos verdes, os carotenoides encontrados em maior abundância são aqueles envolvidos com o processo fotossintético



Geranilgeranil
pirofosfato $\xrightarrow{\text{PSY}}$ Fitoeno

PDS ↓

Fitoflueno

PDS ↓

ζ-caroteno

ZDS ↓

Neurosporeno

ZDS ↓

Prolicopeno

CRTISO ↓

All-*trans*-licopeno

LCY-b



Em frutos maduros, os carotenoides encontrados em maior abundância são aqueles responsável pela coloração característica de cada espécie

LCY-e

α-caroteno

LCY-e ↓

δ-caroteno

↓

Luteína

γ-caroteno

LCY-b ↓

β-caroteno

↓

Zeaxantina

↓

Anteraxantina

↓

Violaxantina

Geranilgeranil
pirofosfato $\xrightarrow[\text{Psy2 Psy1}]{\text{PSY}}$ Fitoeno

PDS ↓
Fitoflueno

PDS ↓
ζ-caroteno

ZDS ↓
Neurosporeno

ZDS ↓
Proliscopeno

CRTISO ↓

All-*trans*-licopeno

CrtL-e

LCY-e

α-caroteno

LCY-e ↓ *CrtL-b* *CrtL-e*

δ-caroteno

↓

Luteína

Genes envolvidos com a codificação da enzima em tecidos verdes

Genes envolvidos com a codificação da enzima em tecidos vermelhos

CrtL-b *Cyc-B*

LCY-b

γ-caroteno

CrtL-b *Cyc-B* LCY-b

β-caroteno

↓

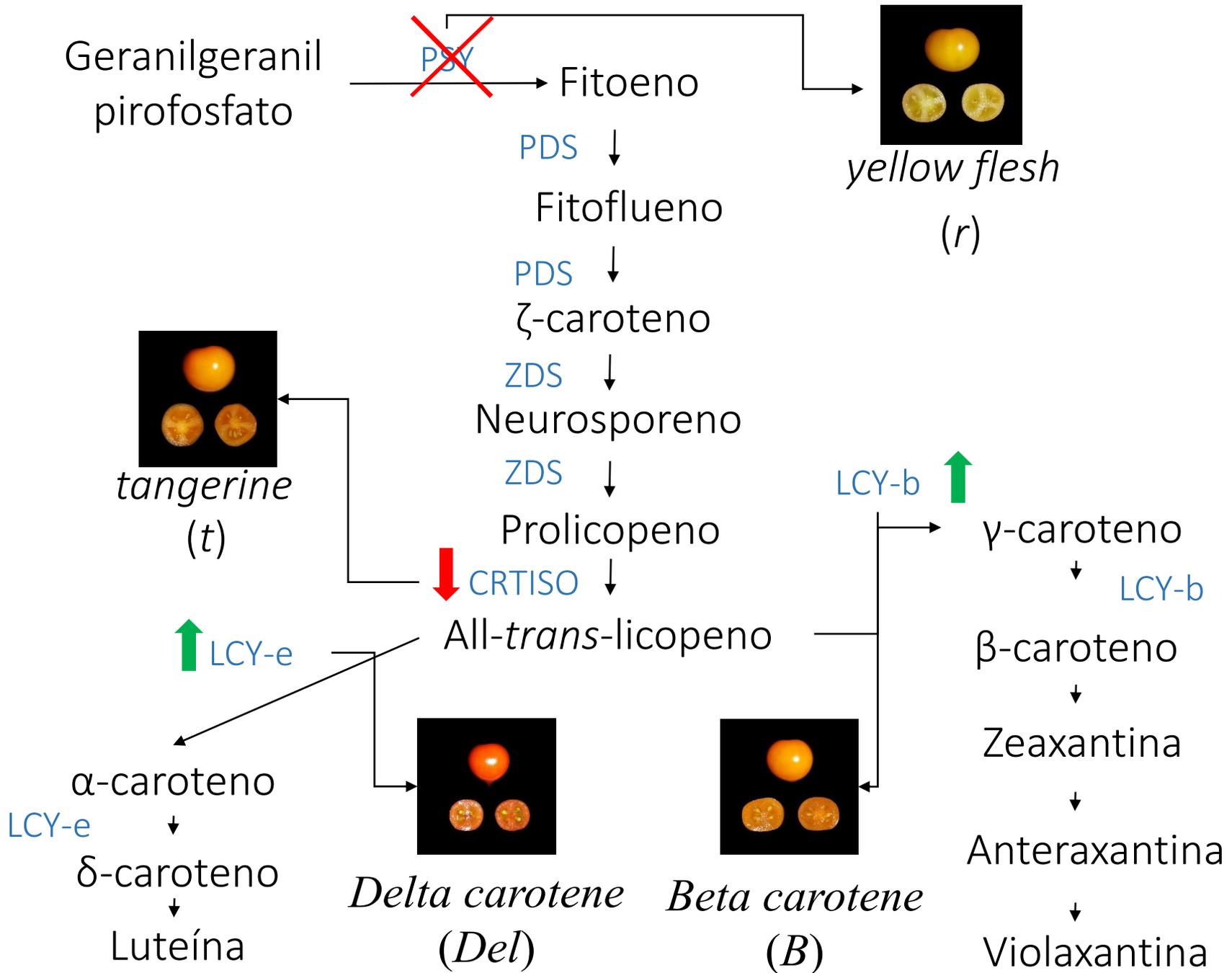
Zeaxantina

↓

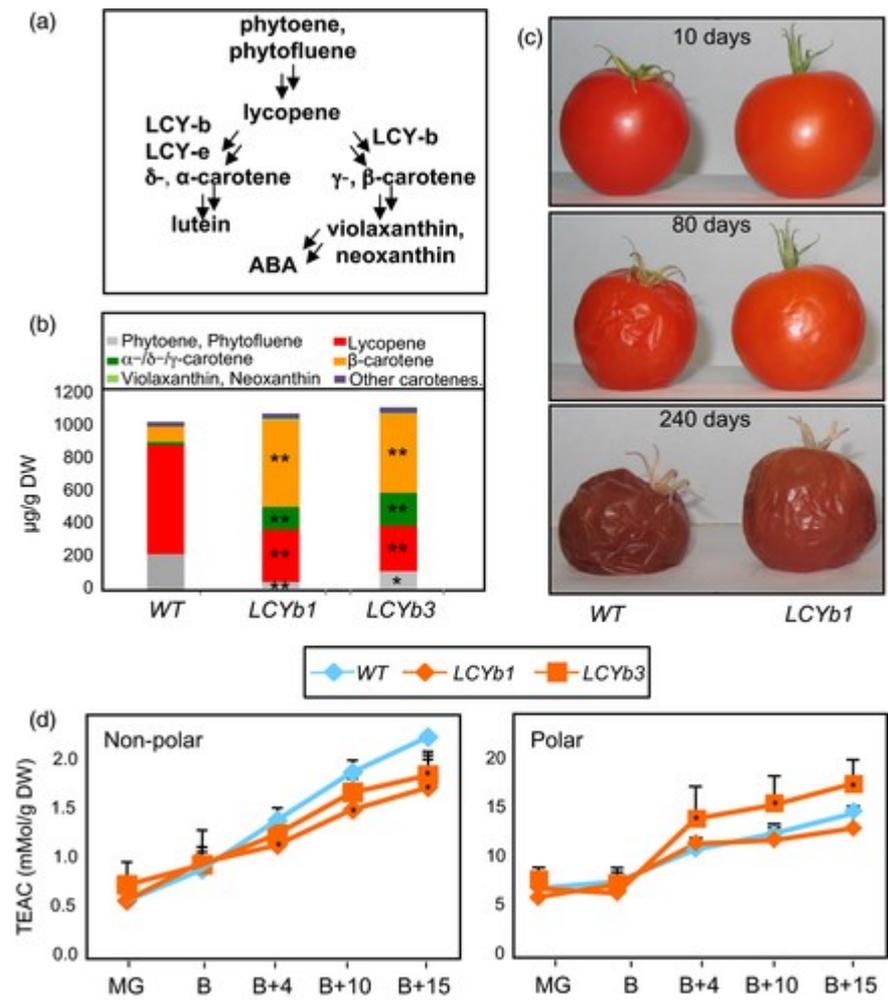
Anteraxantina

↓

Violaxantina



Carotenoides e amadurecimento





Obrigada!