

**Incap**  
Instituto Capixaba de Pesquisa,  
Assistência Técnica e Extensão Rural



**GOVERNO DO ESTADO DO ESPÍRITO SANTO**  
*Secretaria da Agricultura, Abastecimento,  
Aquicultura e Pesca*

# Tomate

Vitória, ES  
2010



## Capítulo 4

# FISIOLOGIA DO DESENVOLVIMENTO DO TOMATEIRO

Mário Puiatti  
José Mauro de Sousa Balbino  
Marcos José de Oliveira Fonseca  
Cláudio Pagotto Ronchi

### 1. INTRODUÇÃO

Originário da costa ocidental da América do Sul, na extensão compreendida entre Equador e Peru à porção norte do Chile, o tomateiro (*Solanum lycopersicum* L.), após domesticação no México, foi introduzido na Europa em meados do século XVI, de onde foi disseminado para várias partes do mundo (RICK, 1978; ESQUINAS-ALCAZAR, 1981; KINET; PEET, 1997; RUBATZKY; YAMAGUCHI, 1997). Devido à possibilidade de cruzamentos com outras espécies do gênero *Solanum*, genes responsáveis por características

agronômicas foram incorporados em variedades cultivadas (KINET; PEET, 1997; RUBATZKY; YAMAGUCHI, 1997; GIORDANO; ARAGÃO; BOITEUX, 2003; RICK, 2005), possibilitando a existência de respostas fisiológicas diferenciadas entre elas.

Em decorrência do ciclo, de variedades culturais, mutantes unigênicos e facilidades de cultivo e manipulação da planta, incluindo enxertia e enraizamento de estacas, e também devido à sua importância econômica, o tomateiro constitui-se em importante material para as pesquisas com plantas, razões pelas quais já foram identificadas e descritas as funções de inúmeros genes (KINET; PEET, 1997; RICK, 2005).

Para facilitar a discussão do tema, o desenvolvimento do tomateiro será abordado por partes envolvendo os aspectos fisiológicos da germinação, crescimento vegetativo, florescimento e frutificação e, finalmente, alguns distúrbios fisiológicos que ocorrem na cultura.

## 2. INTERAÇÃO GENÓTIPO X AMBIENTE

As variedades cultivadas de tomate apresentam hábito de crescimento indeterminado a altamente determinado (RUBATZKY; YAMAGUCHI, 1997). As de hábito determinado, por possuírem o gene *sp* (*self-pruning* ou *autopodada*), que limita o período de florescimento, permitindo colheitas mais concentradas, são exploradas no Brasil basicamente para frutos destinados ao processamento industrial (GIORDANO; ARAGÃO; BOITEUX, 2003). Já as variedades de hábito indeterminado são utilizadas na exploração a campo ou em ambiente protegido, visando à produção de frutos frescos para consumo *in natura*. Além disso, essas cultivares emitem inflorescências (cachos florais) continuamente durante o ciclo de vida, apresentando comportamento perene, apesar de, comercialmente, serem exploradas como planta anual (RICK, 1978; RUBATZKY; YAMAGUCHI, 1997).

Além do fator genético, os fatores de ambiente, luz e temperatura e os tratos culturais, suprimentos nutricionais e de água são os que mais limitam a produtividade da cultura (KINET; PEET, 1997). A luz, em termos de radiação fotossintética ativa (RFA), é fundamental para o crescimento da planta e síntese de assimilados para atender aos drenos ativos, que são os cachos com flores e frutos, as porções vegetativas (caule e folhas jovens) e o sistema radicular (GUAN; JANES, 1991a, 1991b; JANES; MCAVOY, 1991; MICALLEF et

al., 1995; KINET; PEET, 1997; WILLITS; PEET, 1998). Por sua vez, a temperatura é importante para proporcionar a viabilidade de órgãos reprodutivos e crescimento ótimo das plantas com maior taxa de assimilação líquida de carbono (FERNANDEZ-MUÑOZ; CUARTERO, 1991; ERCAN; VURAL, 1994; FERNANDEZ-MUÑOZ; GONZALES-FERNANDES, 1995; PEET; BARTHOLEMEW, 1996; KINET; PEET, 1997; WILLITS; PEET, 1998).

De maneira geral, a dificuldade no manejo da água é o fator cultural que mais limita a obtenção de altas produtividade e a qualidade de frutos (STEVENS, 1986, apud KINET; PEET, 1997), relacionando-se de forma estreita com a disponibilidade de nutrientes às plantas e a desordens fisiológicas.

Apesar de o tomateiro ser uma planta  $C_3$  e, portanto, a concentração de  $CO_2$  na atmosfera ser considerada limitante à fotossíntese, pouco sucesso tem sido obtido com o enriquecimento do ar com  $CO_2$ , uma vez que o tomateiro é considerado planta que pouco responde ao incremento desse gás na atmosfera, comparada a outras espécies  $C_3$ . Sob alta concentração de  $CO_2$  há redução do processo fotossintético (HICKLENTON; JOLLIFFE, 1980; YELLE et al., 1989), em parte, em razão dos cloroplastos acumularem muito amido sob alta concentração de  $CO_2$  (YELLE et al., 1989) e por decrescerem a razão de área foliar e a taxa de crescimento relativo (HICKLENTON; JOLLIFFE, 1980). Além disso, o tomateiro exige ar circulante (KITAYA et al., 2004) e longo período de exposição ao  $CO_2$  (8-10 horas/dia), o que dificulta o manejo da cultura em ambientes que não haja controle da atmosfera (WILLITS; PEET, 1989; TRIPP et al., 1991; POORTER, 1993; CRAMER; OBERHOLZER; COMBRINK, 2001).

### 3. GERMINAÇÃO

As sementes das cultivares do tomateiro (*S. lycopersicum* L.) apresentam de 2 a 3 mm de diâmetro, formato oval, com depressões laterais e superfície externa (testa) creme-acinzentada, coberta de pelos (tricomas) e pesam de 2,4 a 4,4 mg (RUBATZKY; YAMAGUCHI, 1997). O embrião é completamente circundado por endosperma relativamente duro, porém frágil, o qual é recoberto pela testa. A testa e, sobretudo, o endosperma estão estritamente relacionados à germinação (BRADFORD et al., 2000).

A germinação inicia-se pela embebição da semente, processo esse mediado pelo tegumento, cuja permeabilidade influencia na taxa de

embebição e na velocidade de germinação. Contudo, a composição química do tegumento em termos de polissacarídeos, lipídeos e lignina parece não ser o principal fator responsável pela permeabilidade, mas sim a presença de taninos condensados na camada epidérmica interna à testa, os quais contribuem para a rigidez da estrutura celular, reduzindo a permeabilidade à água (ATANASSOVA et al., 2004).

O período de tempo que vai da embebição à emergência da radícula é considerado, em síntese, como período de germinação (BRADFORD et al., 2000). Esta fase do desenvolvimento, após absorção inicial de água, é caracterizada por pequenas alterações no conteúdo de água da semente, até que se dê início o crescimento do embrião. Durante este período de tempo, o metabolismo energético é retomado, os processos de reparo são ativados e o ciclo celular é iniciado, enquanto os eventos associados à maturação são suprimidos (HILHORST; GROOT; BINO, 1998; BRADFORD et al., 2000; NONOGAKI; GEE; BRADFORD, 2000). Nestas alterações estão envolvidas expressões de genes que rapidamente redirecionam o desenvolvimento para o “modo” germinativo (NONOGAKI; GEE; BRADFORD, 2000). É provável que milhares de genes estejam envolvidos no processo de redirecionamento do desenvolvimento da semente, da maturação para um novo papel, que é a plântula (BRADFORD et al., 2000).

Durante o processo de germinação, o tecido do endosperma, que mantém o ápice da radícula encapsulado (denominado de endosperma de revestimento ou micropilar), deve sofrer uma distensão, de modo a permitir a emergência da radícula, e esse afrouxamento é um processo primariamente controlado pelo ácido giberélico (AG). O próprio endosperma micropilar se distingue anatomicamente do restante do endosperma (denominado de endosperma lateral) por ter células pequenas e parede delgada (BRADFORD et al., 2000).

Para que a emergência da radícula possa ocorrer, são necessários vários processos bioquímicos que promovem o afrouxamento do endosperma micropilar. Entre esses processos, destaca-se a ação de enzimas hidrolases de parede e proteínas relacionadas à expansão de parede celular, denominadas de expansinas (MCQUEEN-MASON; COSGROVE, 1995; TOOROP; AELST; HILHORST, 1998; BRADFORD et al., 2000; CHEN; BRADFORD, 2000; NONOGAKI; GEE; BRADFORD, 2000). Endo- $\beta$ -mananase, manosidase, galactosidase, celulase ( $\beta$ -1-4-endogluconase), poligalacturonases (PGs), arabinosidase, xiloglucano

endotransglicosilase,  $\beta$ -1,3-glucanase, chitinase são exemplos de enzimas cujos genes foram expressos em sementes de tomate após embebição, sendo que as duas últimas enzimas podem contribuir para a defesa do endosperma lateral contra a invasão por fungos, através da abertura promovida pela radícula no endosperma micropilar (TOOROP et al., 1998; BRADFORD et al., 2000; NONOGAKI; GEE; BRADFORD, 2000).

As expansinas são proteínas extracelulares que facilitam a extensão da parede celular em plantas (MCQUEEN-MASON; COSGROVE, 1995; CHEN; BRADFORD, 2000), provavelmente por romper ligações não covalentes (ligações pontes de H) entre componentes hemicelulósicos de parede e microfibrilas de celulose (MCQUEEN-MASON; COSGROVE, 1995; CHEN; BRADFORD, 2000). A expressão dessas expansinas no endosperma micropilar da semente de tomate é induzida pelo AG (BRADFORD et al., 2000; CHEN; BRADFORD, 2000).

Embora a semente de tomate possa germinar na ausência de luz, há evidências de que o fitocromo está envolvido no processo, pois luz vermelha distante inibe a germinação, e o seu efeito pode ser revertido pela luz vermelha. Todavia, o efeito da luz parece ser dependente da cultivar e de outros fatores, especialmente a temperatura (KINET; PEET, 1997).

Reguladores de crescimento estão envolvidos no processo de germinação, especialmente giberelinas (GAs) (já citado anteriormente) e Ácido Abscísico (ABA). As GAs estimulam germinação, enquanto o ABA a inibe (BRADFORD et al., 2000; TOOROP; AELST; HILHORST, 2000; FELLNER; SAWHNEY, 2001). O efeito estimulador das GAs foi demonstrado em sementes do mutante *dwarf gib-1*, no qual a biossíntese de GA foi inibida, e a germinação só ocorreu com aplicação de GA exógena (GROOT; KARSSSEN, 1987; GROOT et al., 1988; BENSEN; ZEEVART, 1990). GA atuaria induzindo a enzima endo- $\beta$ -galactomanose, que promove o afrouxamento do endosperma antes da protusão da radícula, via degradação da parede celular rica em galactomanose (GROOT; KARSEN, 1987; GROOT et al., 1988; TOOROP; AELST; HILHORST, 1998). Por outro lado, ABA inibe a expressão da  $\beta$ -1,3-glucanase e da ATPase vacuolar (BRADFORD et al., 2000) e a atividade da endo- $\beta$ -mananase (TOOROP; AELST; HILHORST, 2000). ABA seria responsável pela dormência de sementes de tomateiro silvestre, uma vez que sementes de tomate cultivado são caracterizadas por não apresentar dormência (KINET; PEET, 1997). ABA também estaria relacionado com a inibição da germinação sob vários tipos de

estresse (salino, osmótico -  $\psi$ , matricial e de baixa temperatura), uma vez que esse efeito inibitório foi parcial ou totalmente contornado pelo tratamento com fluridone, inibidor da biosíntese de ABA (FELLNER; SAWHNEY, 2001).

A germinação também é altamente influenciada pela temperatura. Considera-se, para o tomateiro, como temperaturas cardinais (mínima, ótima e máxima) as faixas de 8-11°C, 18-24°C e de 35°C, respectivamente, com variação em resposta pelas cultivares à temperatura abaixo e acima do ótimo (KINET; PEET, 1997; RUBATZKY; YAMAGUCHI, 1997). Sob condições de temperatura subótima, podem ocorrer atraso na germinação e redução na uniformidade da emergência (KINET; PEET, 1997), sendo reduzidos em sementes com *priming* (RUBATZKY; YAMAGUCHI, 1997). O *bio-osmoprining*, que consiste na combinação de osmocondicionamento com o *bioprining* com bactéria *Pseudomonas aurefaciens*, é uma técnica em fase de estudos, com resultados animadores, pela qual se tem o objetivo de proteger a semente e/ou a plântula de tomate das condições adversas do substrato durante a germinação (WARREN; BENNETT, 2000).

É razoável assumir, portanto, que a germinação da semente de tomate é regulada, em última etapa, por genes expressos durante a embebição da semente e antes da emergência da radícula, e que a expressão desses genes é influenciada por fatores hormonais (GA e ABA) e ambientais (potencial hídrico -  $\psi$ , luz e temperatura), os quais modulam a taxa ou porcentagem de germinação (BRADFORD et al., 2000).

#### 4. CRESCIMENTO VEGETATIVO

O desenvolvimento vegetativo e reprodutivo precisa estar em harmonia, visando otimizar a produção da planta.

No caso do tomateiro, para sustentar a produção, o processo se inicia com a formação de 6 a 11 folhas abaixo da 1ª inflorescência. Nas plantas de hábito de crescimento indeterminado, novas inflorescências são emitidas continuamente a cada 2-3 folhas (são mais frequentes 3 folhas), variando de acordo com a cultivar e as condições do ambiente (KINET; PEET, 1997).

Para a maioria das cultivares, a transição floral ocorre quando a 3ª folha está se expandindo, aproximadamente três semanas após a expansão dos cotilédones. Portanto, a fase vegetativa do tomateiro é curta, visto que o crescimento vegetativo e o desenvolvimento reprodutivo ocorrem

concomitantemente durante a maior parte do ciclo de vida da planta (KINET; PEET, 1997).

As folhas iniciais, abaixo da 1ª inflorescência, têm papel fundamental, pois cumprem a função de fornecer assimilados para suportar os drenos (inflorescência, frutos, ápice caulinar e sistema radicular). Sua importância aumenta à medida que as plantas se tornam mais precoces, pois se forem formadas poucas folhas antes da iniciação floral, o suprimento de fotoassimilados poderá ser insuficiente para suportar os drenos (KINET; PEET, 1997).

## **5. FLORESCIMENTO**

A transição floral, ou o número de folhas que precede a 1ª inflorescência, é controlada por um simples gene (HONMA et al., 1963, apud KINET; PEET, 1997), mas, também, é fortemente influenciada pelas condições do ambiente, principalmente intensidade luminosa, temperatura e sua interação (DIELEMAN; HEUVELINK, 1992; KINET, 1977a; 1993). A concentração de CO<sub>2</sub> do ar e a disponibilidade de água e de nutrientes parecem exercer menor influência na transição floral (DIELEMAN; HEUVELINK, 1992; KINET; PEET, 1997).

O número de dias necessários para a 1ª antese é determinado pelo número de folhas que precedem a 1ª inflorescência e pela taxa de iniciação foliar (DIELEMAN; HEUVELINK, 1992). Alta intensidade luminosa reduz o número de folhas abaixo da 1ª inflorescência e estimula a taxa de iniciação foliar, resultando em florescimento mais precoce (KINET, 1977a; DIELEMAN; HEUVELINK, 1992). Decréscimos na temperatura, apesar de reduzir o número de folhas abaixo da 1ª inflorescência, tornam mais lenta a taxa de iniciação foliar (CALVERT, 1959), sem tornar evidente a precocidade do florescimento (KINET; PEET, 1997).

Intensidade luminosa e temperatura estão diretamente relacionadas com a disponibilidade de fotoassimilados. Quanto maior for a disponibilidade de fotoassimilados, bem como da atividade da enzima sacarose sintase, mais intenso será o desenvolvimento reprodutivo e menor será o tempo para a floração (MICALLEF et al., 1995; KINET; PEET, 1997).

A medição da altura da 1ª inflorescência não deve ser utilizada como forma de interpretar a precocidade do florescimento, pois o alongamento do caule pode variar com a radiação solar incidente, de forma que a radiação na

faixa do comprimento de onda ultravioleta (UV-B) reduz o alongamento do caule e na faixa do vermelho distante promove o seu alongamento (BERTRAM; LERCARI, 2000).

Apesar da possível participação no processo, a aplicação exógena de reguladores de crescimento não tem proporcionado resultados consistentes quanto à antecipação da transição floral, provavelmente devido às condições experimentais utilizadas, especialmente aquelas relacionadas ao local e à época de aplicação (DIELEMAN; HEUVELINK, 1992; KINET; PEET, 1997). Aparentemente, GAs incrementam o número de folhas iniciadas antes da transição floral, mas como a taxa de iniciação também aumenta, o efeito sobre o tempo para florescer é variável (KINET, 1978, citado por KINET; PEET, 1997).

Mesmo que o tomateiro seja uma planta de dia neutro (KINET; PEET, 1997; RUBATZKY; YAMAGUCHI, 1997), sob condições controladas, o florescimento é antecipado sob dias curtos a uma mesma radiação fotossinteticamente ativa (RFA) diária (KINET, 1977a).

Normalmente, a duração das pesquisas sobre o surgimento da 1ª inflorescência se limita somente ao seu surgimento. Presume-se, contudo, que a 2ª e as demais inflorescências sejam moduladas pela mesma via (KINET, 1977a; KINET; PEET, 1997), apesar de interferências dos fatores ambientais possivelmente serem menores em razão do incremento da fotossíntese decorrente da maior área foliar formada antes da iniciação das inflorescências superiores (KINET; PEET, 1997).

## 6. ESTRUTURA REPRODUTIVA

A inflorescência do tomateiro (cacho ou rácimo) inicia-se no meristema apical (CALVERT, 1965; SAWHNEY; GREYSON, 1972; KINET; PEET, 1997). Devido ao crescimento simpodial da gema adjacente à inflorescência na axila da última folha formada, a inflorescência desloca-se da posição terminal e passa a se desenvolver lateralmente na haste, enquanto a gema axilar assume a posição terminal e arrasta a última folha para uma posição acima da inflorescência. Esse processo é repetido a cada nova inflorescência (SAWHNEY; GREYSON, 1972; CALVERT, 1965; HAREVEN et al., 1994).

A inflorescência consiste do eixo principal comportando flores laterais desprovidas de brácteas (KINET; PEET, 1997). Pode ser simples (um eixo principal), bifurcada (dois eixos) ou ramificada (mais de dois eixos),

dependendo da cultivar, da posição na planta e da temperatura. Normalmente, a 1ª inflorescência é simples, sendo que baixas temperaturas durante a iniciação da inflorescência favorecem a bifurcação ou ramificação (HURD; COOPER, 1970, apud KINET; PEET, 1997).

A estrutura e o número de flores da inflorescência são controlados geneticamente (RICK, 2005). Mesmo assim, o número de flores por cacho é incrementado sob temperatura mais baixa (ERCAN; VURAL, 1994; PEET; BARTHOLOMEW, 1996), sendo que o efeito da temperatura noturna parece ter uma influência maior do que a diurna (PEET; BARTHOLOMEW, 1996).

As flores do tomateiro, que são hermafroditas, se abrem durante o dia, e os grãos de pólen são liberados ao longo de aberturas longitudinais nas anteras e caem sobre a superfície do estigma. Desta forma, as flores são essencialmente autopolinizadas (KINET; PEET, 1997; RUBATZKY; YAMAGUCHI, 1997).

## **7. DESENVOLVIMENTO DA ESTRUTURA REPRODUTIVA ATÉ A ANTESE**

Uma vez ocorrida a iniciação floral, fatores do ambiente e fatores intrínsecos (endógenos) à planta interagem, às vezes, em forma sequencial, para que a flor possa chegar à antese.

### **7.1 FATORES AMBIENTAIS**

Apesar de vários fatores do ambiente atuarem no controle do desenvolvimento reprodutivo do tomateiro, a luz (irradiância) parece exercer o papel central.

Sob condições deficitárias de RFA, a iniciação floral é atrasada, bem como o surgimento macroscópico dessa, levando a uma taxa mais lenta de crescimento da inflorescência. Além disso, o desenvolvimento até a antese normalmente é interrompido, ocorrendo o aborto individual ou coletivo das flores do cacho (FERNANDEZ-MUÑOZ; CUARTERO, 1991; KINET, 1993; KINET; PEET, 1997). O desenvolvimento do tecido esporogênico é paralisado no estágio de célula-mãe do grão de pólen, enquanto nos óvulos aquele nunca vai além do início da diferenciação da célula arqueosporial (KINET; PEET, 1997).

O período entre 5-6 a 10-12 dias após o surgimento macroscópico da

inflorescência parece ser crítico quando há limitação da irradiância (Howlett, 1936, apud KINET; PEET, 1997). Todavia, considerando-se que o tomateiro de hábito de crescimento indeterminado está sempre emitindo inflorescência, e que as flores dessa apresentam abertura sequencial dentro do cacho, quanto mais constante for a irradiância menor será o risco de aborto.

Sob condições de luz insuficiente há forte competição por assimilados entre cachos e tecidos do meristema apical e folhas recém-iniciadas (HAMMOND et al., 1984). Sob essas condições, decréscimos na temperatura (de 20° para 16°C) durante a esporogênese podem reverter o processo de aborto, à semelhança da remoção sucessiva dessas folhas jovens (KINET, 1977b). Portanto, temperatura moderada parece atuar favorecendo a distribuição de assimilados para estruturas reprodutivas em detrimento das vegetativas (KINET; PEET, 1997).

Por outro lado, não há efeito morfogênico direto da luz sobre a estrutura reprodutiva do tomateiro, visto que a ausência de luz direta sobre a inflorescência, após seu surgimento macroscópico, não impede que ocorra o seu desenvolvimento normal até a antese. Portanto, o efeito da luz promovendo o desenvolvimento floral possivelmente está relacionado à elevada atividade fotossintética das folhas-fonte, uma vez que, sob condições desfavoráveis de luz, há queda acentuada da fixação de CO<sub>2</sub>, e conseqüentemente redução no suprimento de fotoassimilados (HAMMOND et al., 1984; GUAN; JANES, 1991a; 1991b; KINET; PEET, 1997).

Em condições experimentais, sob baixa irradiância, o incremento da concentração de CO<sub>2</sub> na atmosfera diminuiu o percentual de aborto de estruturas reprodutivas. Entretanto, este efeito moderador é menor do que aquele proporcionado pelo abaixamento da temperatura (COOPER; HURD, 1968; CALVERT; SLACK, 1975; KINET, 1993; KINET; PEET, 1997). Um dos efeitos do incremento do CO<sub>2</sub> sob deficiência de luz seria de proporcionar aumento da produção de assimilados e, conseqüentemente, reduzir o aborto. Todavia parece também estar relacionado com a redução da síntese de etileno (KINET; PEET, 1997).

Desde que não seja limitante a ponto de promover o aborto das flores, o incremento da temperatura acelera a abertura floral do tomateiro (CALVERT, 1964). Todavia, dos 9 aos 5 dias que antecedem a antese, durante a esporogênese, temperaturas mais altas são limitantes e temperatura igual ou abaixo de 10°C, após a microsporogênese, também prejudica a produção de

pólen (MAISONNEUVE; PHILOUZE, 1982).

Também se observa forte interação entre nutrição nitrogenada e irradiância. Sob alta irradiância, o incremento no suprimento de N estimula o desenvolvimento reprodutivo, enquanto sob baixa irradiância, a excessiva fertilização nitrogenada inibe o desenvolvimento floral e a frutificação (LAROUCHE; GOSSELIN; VÉZINA, 1989). Portanto, a aplicação de nitrogênio deve ser ajustada ao regime de irradiância disponível, pois seu excesso para determinado regime de luz resulta em crescimento vegetativo vigoroso, prejudicando o desenvolvimento reprodutivo, provavelmente pela menor atividade drenô das flores e inflorescências, em relação àquela dos tecidos vegetativos (KINET; PEET, 1997).

A disponibilidade de água também é outro fator que exerce efeito sobre o desenvolvimento das flores e, posteriormente, no crescimento do fruto. Sob estresse hídrico há redução do número de flores por cacho e, conseqüentemente, da produtividade da planta (WUDIRI; HENDERSON, 1985). Por outro lado, o excesso de água, além de atrasar a iniciação floral, também reduz o número de flores e frutos (KINET; PEET, 1997). Existe uma provável interação entre água disponível no solo e condições de luz e de temperatura sobre o desenvolvimento floral (KLAPWIJK; LINT, 1974, apud KINET; PEET, 1997).

Em resumo, irradiância, temperatura e disponibilidade de N e de água parecem ser fundamentais para o êxito do desenvolvimento da inflorescência. São fatores que devem ser monitorados, principalmente no cultivo em ambiente protegido no qual, normalmente, há limitação de luz e excesso de temperatura, devendo-se, portanto, manejar bem a nutrição nitrogenada e a água.

## 7.2 REGULADORES DE CRESCIMENTO

Evidências da atuação de fito-hormônios (citocininas, giberelinas e de etileno) no processo de desenvolvimento floral do tomateiro foram obtidas pela quantificação dessas substâncias nas inflorescências e/ou pela aplicação exógena de reguladores de crescimento nessas estruturas sob condições que levariam ou não ao aborto das mesmas. Contudo, a aplicação de reguladores de crescimento em cultivos comerciais de tomate é ainda motivo de muitos questionamentos.

Citocinina e giberelina atuam de forma sequencial, nesta ordem, contornando o processo abortivo sob condições de luz desfavorável (KINET, 1977b; KINET et al., 1978; KINET; LÉONARD, 1983; LÉONARD et al., 1983). Citocinina também atua incrementando o número de flores iniciadas na inflorescência. Ademais, sob condições de luz insuficiente que levaria ao aborto, cachos florais têm nível muito menor de citocinina que cachos sob condições favoráveis de luz (KINET; LÉONARD, 1983; KINET et al., 1985).

As giberelinas parecem não ser fator limitante durante o início do desenvolvimento da estrutura reprodutiva, uma vez que a elevação de seus níveis, nesse estágio, pode ter efeito inibitório promovendo aborto precoce (KINET; LÉONARD, 1983). A aplicação do retardante de crescimento CCC (Cloroeto de 2-Cloroetiltrimetilamonio), a partir da transição floral até o surgimento macroscópico das flores, reduziu a produção de GAs difusivas pelo ápice caulinar e o aborto induzido por tratamentos de alta temperatura e de luz deficiente (ABDUL; CANHAM; HARRIS, 1978). Portanto, a ação das GAs em tomate é tempo-dependente, pois estas exercem ação após a citocinina (KINET, 1983; KINET; LÉONARD, 1983; LÉONARD et al., 1983; KINET; PEET, 1997).

O etileno também está envolvido no controle do aborto tardio da inflorescência, antes da antese, uma vez que a pulverização do cacho com ACC (ácido 1-carboxílico 1-aminociclopropano - precursor imediato do etileno) ou com CEPA (ácido 2-cloroetilfosfônico - ingrediente ativo do ethephon) levou a inflorescência a abortar, mesmo sob condições de elevada irradiância. Por outro lado, o efeito promotor do aborto promovido pela baixa irradiância foi revertido pela aplicação de AVG (ácido aminovinilglicina) ou de STS (tiosulfato de prata), inibidores da síntese e da ação do etileno respectivamente (KINET; EL ALAOURI; HACHIMI, 1988; KINET; PEET, 1997).

O etileno também está envolvido na senescência das pétalas, uma vez que sua síntese é incrementada rapidamente após a polinização (LLOP-TOUS; BARRY; GRIERSON, 2000). As zonas de abscisão no pedicelo de flores também são estimuladas pelo etileno e inibidas pelo ácido indolacético - AIA (HONG; SEXTON; TUCKER, 2000).

Em síntese, o desenvolvimento da estrutura reprodutiva do tomateiro é dependente de vários reguladores endógenos que podem atuar de forma simultânea ou em sequência (KINET et al., 1985; KINET, 1993; KINET; PEET, 1997).

## 8. FRUTIFICAÇÃO E DESENVOLVIMENTO DO FRUTO

A frutificação pode ser definida como a proporção de flores que produz fruto de um tamanho mínimo em uma população de flores as quais parecem que irão alcançar a antese normalmente (PICKEN, 1984).

Assim como a iniciação floral, este estágio do desenvolvimento reprodutivo é crítico, uma vez que envolve uma sequência de eventos, incluindo polinização, germinação do grão de pólen, crescimento do tubo polínico, fertilização dos óvulos e iniciação do crescimento do fruto, os quais são influenciados por fatores ambientais e endógenos (KINET; PEET, 1997).

Pouco antes da antese da 1ª flor do cacho, a atividade dreno da inflorescência é mínima; na antese, o crescimento do ovário pára e é retomado após a fertilização juntamente com o incremento na importação de assimilados pela inflorescência e pelo ovário (ARCHBOLD; DENNIS; FLORE, 1982).

### 8.1 FATORES AMBIENTAIS

Apesar de a estrutura floral facilitar o processo de polinização e de os cachos sofrerem movimentação pela ação do vento e/ou por práticas culturais, como desbrotas e amarrios, a polinização pode ser insuficiente devido à natureza pegajosa dos grãos de pólen, principalmente sob condição de alta umidade relativa do ar e baixas intensidades de luz e de temperatura (PICKEN, 1984). Em casa de vegetação, sobretudo no Hemisfério Norte, é comum o uso de vibradores nos cachos (*electric bee*) com a função de promover a queda do pólen sobre o estigma e, conseqüentemente, a polinização (PICKEN, 1984; ERCAN; VURAL, 1994; KINET; PEET, 1997). A polinização é extremamente importante, havendo relação linear e correlação positiva entre o número de grãos de pólen liberados sobre o estigma e a frutificação (SATO; PEET; THOMAS, 2000).

O prolongamento do estigma além do cone anteriodal também pode causar falha na polinização e conseqüente aborto floral. Apesar de o comprimento do estilo ser controlado geneticamente e de o estigma estar receptivo a partir de 16-18h antes e até seis dias após a antese, condições de luz deficientes, de altas temperaturas, disponibilidade de nitrogênio e aplicação exógena de GA podem promover o crescimento antecipado e

demasiado do estilo, provocando falha na polinização (FERNANDES-MUÑOZ; CUARTERO, 1991; KINET; PEET, 1997).

Quando viáveis e sob temperatura adequada, os grãos de pólen germinam três horas após, e o tubo polínico penetra no óvulo 24 horas após a polinização (ERCAN; VURAL, 1994). À temperatura de 18-25°C, a viabilidade do grão de pólen pode ser mantida por 2-5 dias após a antese. Porém, extremos de temperatura (acima de 37,5°C ou abaixo de 5°C) limitam a germinação do grão de pólen e inibem o crescimento do tubo polínico (ERCAN; VURAL, 1994; SATO; PEET; THOMAS, 2000).

A receptividade do estigma também é prejudicada por temperaturas elevadas (CHARLES; HARRIS, 1972), enquanto baixas temperaturas reduzem a quantidade e a viabilidade do grão de pólen, afetando a frutificação e a produtividade (ERCAN; VURAL, 1994). A temperatura noturna parece exercer papel chave nos processos reprodutivos, uma vez que, em condições de clima quente, o incremento na diferença da temperatura diurna/noturna de 1°C para 4°C durante a frutificação proporcionou aumento no número total de frutos e no percentual de frutos maiores (WILLITS; PEET, 1998).

Temperaturas entre 21-30°C durante o dia e 15-21°C durante a noite são consideradas, para a maioria das variedades cultivadas do tomateiro, as mais favoráveis ao processo de fertilização (RUBATZKY; YAMAGUCHI, 1997). A irradiância e a umidade relativa do ar parecem exercer efeito menos acentuado do que a temperatura sobre esses processos (PICKEN, 1984; FERNANDES-MUÑOZ; CUARTERO, 1991). Uma vez ocorrida a fertilização, a irradiância torna-se fundamental, pois ovários fertilizados cessam sua expansão devido à baixa irradiância, alta temperatura e interação entre estes fatores (KINET; PEET, 1997).

Em termos de irradiância, o estágio crítico ocorre entre a antese e o início da frutificação, mas quanto mais tardia for a deficiência de luz, menos afetado será o crescimento dos frutos, pois baixa irradiância durante duas semanas seguidas à antese da primeira flor do cacho impede o crescimento da maioria dos frutos do cacho (MCAVOY et al., 1989).

O efeito inibitório da deficiência de luz no crescimento dos frutos parece estar relacionado com a competição por fotoassimilados entre as estruturas reprodutivas e os órgãos vegetativos, visto que o decréscimo da temperatura em 4°C, o incremento na concentração de CO<sub>2</sub> do ar ou a retirada contínua de folhas jovens ou a decapitação da planta estimularam a frutificação (KINET,

1980, apud KINET; PEET, 1997). Existe forte competição por assimilados entre cachos e entre frutos de uma mesma inflorescência, em que os distais são inibidos pelos proximais (BANGERTH; HO, 1984), especialmente quando a luz é limitante (KINET; PEET, 1997).

## 8.2 REGULADORES DE CRESCIMENTO

A atuação hormonal no estágio de frutificação ainda não está bem clara. Entretanto, sementes são fontes de auxinas, sendo que o conteúdo de auxina endógena alcança o pico entre 7 a 10 dias após a antese (IWAHORI, 1967; MAPELLI et al., 1978). Além disto, a aplicação de auxina exógena também estimula a frutificação (WITTWER; BUKOVAC, 1962, apud KINET; PEET, 1997; RUBATZKY; YAMAGUCHI, 1997).

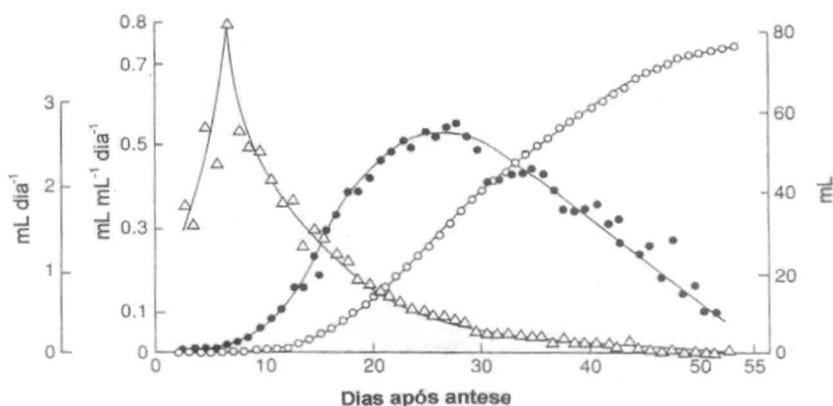
Apesar de que a presença de sementes pareça não ser essencial para o crescimento do fruto (VERKERK, 1957, apud KINET; PEET, 1997), a aplicação exógena de auxina durante períodos de frio promove a frutificação (como forma de contornar a deficiência da polinização) (RUBATZKY; YAMAGUCHI, 1997).

As giberilinas também parecem estar envolvidas no controle da frutificação em tomate, pois, sob baixa irradiância, quando aplicadas na inflorescência durante a antese, promovem a frutificação. Ademais, seu conteúdo é elevado em ovários de cultivares partenocárpicas (MAPELLI et al., 1978). Altos níveis de poliaminas (putrescina, espermidina e espermina) foram encontrados em grãos de pólen germinando, possivelmente participando do crescimento do tubo polínico (SONG; NADA; TACHIBANA, 2001).

## 9. DESENVOLVIMENTO DO FRUTO ATÉ O INÍCIO DO AMADURECIMENTO

O crescimento do fruto é expresso por uma sigmóide (Figura 1), na qual as duas semanas iniciais se caracterizam por crescimento absoluto lento, seguido por 3-5 semanas de rápido crescimento, até o estágio de verde-maduro, e finalizando com crescimento lento nas duas últimas semanas. A divisão celular é limitada à fase de crescimento cumulativo inicial lento, ao final da qual dá-se início o alongamento celular. A taxa de crescimento relativo é máxima no final da 1ª semana, declinando durante o período de rápido crescimento absoluto, que é resultado somente de alongamento

celular (MONSELISE; VARGA; BRUINSMA, 1978).



**Figura 1** - Crescimento cumulativo (o; mL), taxa de crescimento (•; mL dia<sup>-1</sup>) e taxa de crescimento relativo (Δ; mL mL<sup>-1</sup> dia<sup>-1</sup>) de frutos de tomate (Adaptado de MONSELISE; VARGA; BRUINSMA, 1978).

No estágio verde-maduro, o fruto praticamente já alcançou seu peso final (MONSELISE; VARGA; BRUINSMA, 1978), entretanto o importe de fotoassimilados pelo fruto ainda pode ser detectado com a coloração vermelha incipiente, sendo insignificante no estágio maduro. Cerca de 10 dias do início da alteração de coloração, forma-se uma camada de abscisão entre cálice e fruto, com a formação de material péptico, provavelmente decorrente da ação de peroxidases e β-galactosidase (TABUCHI; WADA; ABAI, 1999), impedindo o transporte de fotoassimilados para o fruto (MCCOLLUM; SKOK, 1960, apud KINET; PEET, 1997).

O tamanho final do fruto correlaciona-se com vários parâmetros, dentre os quais: o número de carpelos no ovário, o número de sementes, a posição do fruto na planta e no cacho, a sequência de abertura no cacho e condições ambientais durante a fase de crescimento (KINET; PEET, 1997).

O gineceu de tomates cultivados tem dois ou vários carpelos (KINET; PEET, 1997). O número de lóculos é controlado pelo gene *Lc* (GIORDANO; ARAGÃO; BOITEUX, 2003; RICK, 2005). Todavia, fatores ambientais e hormonais exercem efeito sobre a estrutura do ovário, de forma que maior número de lóculos ocorre sob temperaturas mais baixas (SAWHNEY, 1983) e quando GA<sub>3</sub> é aplicada na fase de transição floral (SAWHNEY; DABBS, 1978).

A sequência de abertura floral no cacho exerce influência no tamanho do fruto, uma vez que frutos iniciados primeiro constituem drenos mais fortes

e crescem mais (BANGERTH; HO, 1984; KINET; PEET, 1997). Como no cacho a sequência natural de abertura é da flor proximal para a distal, os frutos proximais, via de regra, são maiores que os distais.

A quantidade de fotoassimilados disponíveis parece determinar o tamanho final do fruto, uma vez que a produtividade relaciona-se de forma positiva com a radiação solar recebida pela cultura, sendo que a insuficiência de luz reduz o tamanho de fruto, a proporção de frutos de tamanho maior e o acúmulo de açúcares nos frutos (MCAVOY et al., 1989; GUAN; JANES, 1991a, 1991b; JANES; MCAVOY, 1991; COCKSHULL; GRAVES; CAVE, 1992).

Apesar de a duração do desenvolvimento do fruto não ser afetada pelo sombreamento, a exposição do fruto à radiação solar direta promove aumento da temperatura do fruto e encurta o período de crescimento (HURD; GAVES, 1984). Portanto, a retirada de folhas, desde que não promova escaldadura de frutos e redução da fonte, e/ou a escolha de cultivares com menor grau de enfolhamento seria(m) interessante(s) em períodos frios e/ou no cultivo em ambiente protegido.

O tamanho do fruto e a produtividade são, portanto, dependentes da produção e distribuição de assimilados, que são controlados pelas atividades da fonte, do dreno e pela vascularização (HO, 1979; KINET; PEET, 1997). Quando a disponibilidade de assimilados é menor que a demanda, a competição entre drenos torna-se o fator determinante para o controle da distribuição de assimilados, existindo competição entre estruturas vegetativa e reprodutiva, entre inflorescências e entre frutos dentro de um mesmo cacho (HO, 1979; HAMMOND et al., 1984).

## 10. AMADURECIMENTO DO FRUTO

Quanto ao padrão respiratório, o tomate é classificado como fruto climatérico, apresentando, durante uma fase definida do desenvolvimento, elevação significativa nos níveis de  $\text{CO}_2$  e do etileno (GRIERSON; FRAY, 1994; MORETTI et al., 2002; MOSTOFI et al., 2003).

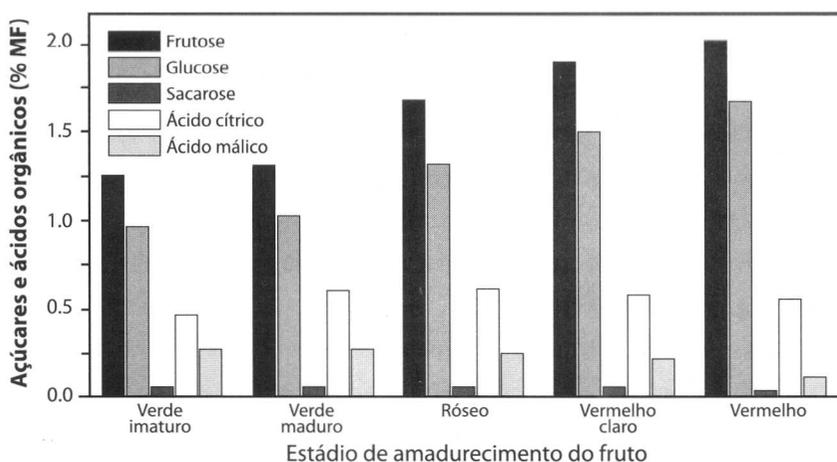
A composição química dos frutos varia com o estágio de amadurecimento, sendo que frutos imaturos apresentam elevada concentração de clorofila e do glicoalcalóide tomatina, reduzindo-se de cerca de  $500\text{mg}$  de  $\alpha$ -tomatina  $(\text{kg})^{-1}$  de massa fresca de fruto quando imaturos para apenas  $5\text{mg}(\text{kg})^{-1}$  quando maduros (FRIEDMAN, 2002; KOZUKUE; FRIEDEMANN, 2003). Diferentemente, os teores

de licopeno e de  $\beta$ -caroteno, baixos em frutos imaturos, são incrementados no processo de amadurecimento (KOZUKUE; FRIDEMAN, 2003).

O tomate alcança o estágio maduro aos 35-60 dias após a antese, variando de acordo com a cultivar e os fatores ambientais, especialmente temperatura (MONSELISE; VARGA; BRUINSMA, 1978; PICHA, 1987; RUBATZKY; YAMAGUCHI, 1997). Durante a fase final de crescimento lento do fruto, ocorrem mudanças intensas na coloração, no sabor e no aroma, na textura e na composição química, num processo denominado de amadurecimento (KINET; PEET, 1997; RUBATZKY; YAMAGUCHI, 1997; FRIEDMAN, 2002).

Acompanhando as alterações na cor entre os estádios verde-imaturo até o vermelho intenso, ocorrem alterações na composição química dos frutos (Figura 2), como aumento no teor de frutose, seguido do teor de glucose, em maior concentração, havendo incrementos lineares durante o amadurecimento. O teor de sacarose permanece uniforme e em baixa concentração; o teor de ácido cítrico permanece em alta concentração e praticamente constante, enquanto a concentração de ácido málico declina com o tempo (PICHA, 1987).

O acúmulo de açúcares e de compostos aromáticos na presença de ácidos dá ao fruto o sabor e o aroma característicos (RUBATZKY; YAMAGUCHI, 1997; MATA et al., 2000). Este balanço é uma característica complexa correlacionada com os conteúdos de sólidos solúveis (SS) e de ácidos orgânicos (AO), sendo que a relação SS/AO normalmente tem sido utilizada como índice de maturidade (MATA et al., 2000).



**Figura 2** - Alterações na composição de açúcares e de ácidos durante o amadurecimento do fruto do tomate (Adaptado de dados de PICHA, 1987).

A degradação de parede celular inicia-se pela ação de várias enzimas, sendo a poligalacturonase (PG) a mais importante, resultando numa textura macia (GRIERSON; FRAY, 1994; KRAMER; REDENBAUGH, 1994; KINET; PEET, 1997). A atividade da endo- $\beta$ -mananase, enzima normalmente associada à germinação de semente, também foi detectada em frutos no amadurecimento (BOURGAULT et al., 2001). Todavia, há possibilidade do amaciamento dos frutos dar-se também por mecanismo não enzimático, via ascorbato, cujo incremento no apoplasto pode levar à produção elevada de radicais hidroxil (OH), que promoveriam a cisão não enzimática de pectinas, contribuindo para o amolecimento natural do fruto durante o amadurecimento (DUMVILLE; FRY, 2003).

A alteração de coloração de verde-maduro para amarelo, laranja e vermelho é o resultado da transformação de cloroplastos em cromoplastos com acúmulo de vários pigmentos, sendo licopeno e  $\beta$ -caroteno os mais expressivos (KINET; PEET, 1997; RUBATZKY; YAMAGUCHI, 1997; KOZUKUE; FRIEDEMANN, 2003).

O processo de amadurecimento consiste em reações de degradação e de síntese simultâneas e coordenadas, tornando-se difícil a identificação do fator causal. Contudo, o incremento da produção de etileno endógeno parece ser o disparador do processo (KINET; PEET, 1997). O envolvimento do etileno no processo é evidenciado também pelo estímulo do amadurecimento promovido por sua aplicação exógena e da inibição do amadurecimento pela aplicação de inibidores de sua síntese e ação (HOBSON et al., 1984; GRIERSON; FRAY, 1994; MORETTI et al., 2002; MOSTOFI et al., 2003; MIR; CANOLES; BEAUDRY, 2004).

O etileno modula a expressão de vários genes relacionados com o amadurecimento em tomate (GRAY et al., 1992; GRIERSON; FRAY, 1994). A própria inibição da produção de etileno com RNA antisense da ACC-sintase (1-aminociclopropeno-1-carboxilato sintase), enzima chave da biosíntese de etileno, impediu que os frutos se tornassem vermelhos, amaciassem e desenvolvessem o aroma (OELLER et al., 1991; GRIERSON; FRAY, 1994).

Várias mutações são conhecidas por exercerem efeito pleiotrópico sobre o amadurecimento de frutos em tomate, sem afetar o crescimento e o desenvolvimento do resto da planta (GRIERSON; FRAY, 1994). Usualmente, as mutações afetam a coloração, o sabor e o aroma, a maciez ou firmeza e atrasam o amadurecimento. Neste contexto, encontram-se o inibidor do

amadurecimento (*rin*), o não amadurecimento (*nor*), nunca maduro (*Nr*) e amadurecimento lento ou alcobaça (*alc*) (GRIERSON; FRAY, 1994; KINET; PEET, 1997; DELLA VECCHIA; KOCH, 2000; GIORDANO; ARAGÃO; BOITEUX, 2003; RICK, 2005). O fenótipo desses mutantes também não é afetado de forma significativa pelo etileno exógeno, sugerindo serem insensíveis ao etileno ou apresentarem falha em algum passo que regula o processo de amadurecimento (LANAHAN et al., 1994; KINET; PEET, 1997).

A luz não tem efeito direto sobre o amadurecimento dos frutos, uma vez que o amadurecimento pode ocorrer no escuro (KINET; PEET, 1997), apesar de a luz acelerar o seu desenvolvimento e a sua intensidade da cor (RUBATZKY; YAMAGUCHI, 1997). Todavia, o conteúdo de açúcares no fruto correlaciona-se diretamente com a irradiância recebida pela planta durante o período de crescimento.

Por outro lado, a temperatura exerce grande efeito no amadurecimento dos frutos, sendo a faixa ótima para o processo entre 20-24°C (RUBATZKY; YAMAGUCHI, 1997). Baixa temperatura reduz a taxa de amadurecimento e a síntese de licopeno. A degradação de clorofila e a síntese de licopeno também são inibidas em temperaturas acima de 30°C (KINET; PEET, 1997; RUBATZKY; YAMAGUCHI, 1997).

No outono/inverno, quando há queda da temperatura por vários dias seguidos, e em regiões tropicais onde a temperatura é constantemente elevada, é comum ocorrer esse tipo de transtorno, quanto ao controle do amadurecimento dos frutos. Nas situações em que o período de temperaturas baixas é prolongado, a aplicação exógena de etileno ou ethephon em frutos verde-maduro colhidos é uma alternativa (KINET; PEET, 1997). Entretanto, não é prática difundida entre os agricultores.

## 11. DISTÚRBIOS FISIOLÓGICOS

Distúrbios fisiológicos são desordens atribuídas à genética e a fatores ambientais, cuja causa exata na maioria das vezes não é bem entendida, talvez por envolver um conjunto de fatores. Em muitos dos casos, há dúvidas ou não se sabe porquê cultivares diferem em suscetibilidade e porquê certos fatores ambientais ou práticas culturais predispõem as plantas a determinada desordem (KINET; PEET, 1997).

Dentre os distúrbios fisiológicos que maiores danos têm causado à

tomicultura estão a abscisão de flores e frutos, a podridão estilar ou apical e as rachaduras de frutos, as quais serão abordadas a seguir.

### 11.1 ABSCISÃO DE FLORES E DE FRUTOS

A abscisão de botões florais e de frutos jovens está ligada a qualquer condição, ambiental ou de outra natureza, que promova a ruptura do curso normal de desenvolvimento do pólen, do óvulo ou do zigoto (KINET; PEET, 1997). A taxa de aborto de flores ou de frutos representa o tributo que a planta paga para habilmente suportar o subsequente desenvolvimento dos frutos remanescentes de acordo com as condições a que está submetida. Se as condições são favoráveis, a planta poderá reter mais frutos e, se desfavoráveis, menos (STEPHENSON, 1981, apud KINET; PEET, 1997). Todavia, a produtividade em tomate é dependente tanto do número como da massa individual de cada fruto, ou seja, da frutificação e do desenvolvimento desses frutos (KINET; PEET, 1997).

Sob condições de estresse, pode ocorrer a queda de botões florais mesmo antes da antese ou do fruto ainda jovem. Causas típicas da fraca frutificação são temperaturas altas ou baixas, baixa umidade relativa do ar, baixa irradiância e ventos fortes, uma vez que reduzem a produção de pólen em quantidade e qualidade, degeneram o óvulo e causam má formação de estruturas florais, deficiência de carboidratos e desbalanço de reguladores de crescimento (KINET; PEET, 1997).

O suprimento de carboidratos é outro fator importante na abscisão do botão floral e está relacionado com a irradiância recebida pela planta. Se ocorrer baixa irradiância entre 5-12 dias após o surgimento do cacho, a inflorescência pode ser comprometida (KINET; EL ALAOUI; HACHIMI, 1988; MCAVOY et al., 1989). Alta temperatura pode reduzir a produção de assimilados em cultivares sensíveis por estas apresentarem menor taxa fotossintética (BAR-TSUR; RUDICH; BRAVDO, 1985), e menor taxa de exportação de fotoassimilados a partir das folhas-fonte (DINAR; RUDICH; ZAMSKI, 1983). Alta temperatura, juntamente com luz deficiente, é mais danosa à frutificação do que os fatores isolados (CALVERT, 1965).

A produção de reguladores de crescimento em quantidade e/ou proporções alteradas pode ser outro, se não o principal, fator da abscisão de flores e frutos (KUO; TSAI, 1984). As zonas de abscisão no pedicelo de flores,

assim como no “joelho” (pedúnculo) de frutos de variedades que não possuem o gene *jointless* (*j*), originam-se da degradação da lamela média (MAO et al., 2000), e, nessas zonas, genes da PG são abundantemente expressados, com a atividade incrementada pelo etileno (HONG; SEXTON; TUCKER, 2000; MAO et al., 2000) e inibida pela auxina ácido indol acético (HONG; SEXTON; TUCKER, 2000).

Em trabalhos experimentais, o efeito da alta temperatura foi contornado com a aplicação exógena de auxina e GA<sub>3</sub> (KUO; TSAI, 1984), e o da irradiância insuficiente, pela aplicação de citocinina (LÉONARD et al., 1983).

## 11.2 PODRIDÃO ESTILAR (PE) OU APICAL DE FRUTOS

Os sintomas têm início nos frutos verdes com formação de áreas brancas ou marrons no tecido locular. Eles progridem na placenta, no caso da PE interna, ou no pericarpo na cicatriz floral, no caso da PE externa (ADAMS; HO, 1992). Externamente no fruto surge pequeno ponto encharcado na cicatriz floral ou próximo dela. A mancha aumenta com o tempo, e os tecidos afetados secam externamente, passando de marrom-claro a escuro, gradualmente desenvolvendo uma mancha bem definida, deprimida e coriácea (KINET; PEET, 1997).

Apesar de há cerca de 60 anos ser conhecida a relação da PE com a deficiência de cálcio (FONTES, 2003), em função da baixa disponibilidade de cálcio e/ou de água na zona do sistema radicular, somente recentemente foi determinada a complexidade dos fatores genéticos, anatômicos e ambientais que determina se um fruto irá ou não desenvolver a PE (KINET; PEET, 1997). A causa básica da PE é a falta de coordenação entre o transporte de assimilados via floema e de cálcio via xilema, durante a fase de rápida expansão das células nos tecidos da porção distal da placenta, ou seja, a falta de interação entre taxas de crescimento do fruto e de aquisição de cálcio pela porção distal do fruto (ADAMS; HO, 1993).

Concomitantemente às alterações nos fatores do ambiente que exercerem influência marcante na incidência da PE, a suscetibilidade genética é a maior causa da desordem (ADAMS; HO, 1993). Assim, cultivares que produzem frutos de tamanho grande apresentam taxa de expansão celular rápida e inabilidade do sistema vascular em transportar cálcio rapidamente para a porção distal dos frutos e são mais suscetíveis a PE (BROWN; HO, 1993;

HO et al., 1993).

Em termos anatômicos, a deficiência de cálcio na porção distal do tecido locular acarreta o rompimento dos tecidos (KINET; PEET, 1997). A insuficiência de cálcio nessa região pode ser devido a várias razões, sendo que, em todas as situações que ocorreram a PE, houve baixa deposição de frações de pectato e de fosfato de cálcio (MINAMIDE; HO, 1993). Outro fator importante é a redução no número de feixes vasculares da porção proximal para a distal do fruto (BELDA; HO, 1993), ocorrendo queda acentuada desses feixes durante as duas semanas seguidas à antese, quando há rápida expansão do fruto (KINET; PEET, 1997). Portanto, quando o suprimento de cálcio para os frutos é reduzido por fatores externos, a demanda em cálcio pelas paredes e membranas celulares pode não ser atendida. Desta forma, o extravasamento do conteúdo celular, decorrente da perda de semipermeabilidade da membrana celular ou pelo afrouxamento da parede celular, pode ser a causa direta dos sintomas da PE (KINET; PEET, 1997).

Como o cálcio é transportado somente nos vasos do xilema, quando a absorção de água e a transpiração pela planta forem reduzidas, a absorção de cálcio será afetada de forma proporcional (KINET; PEET, 1997). A perda de água pela transpiração é incrementada com a diminuição da umidade relativa do ar (maior déficit de pressão de vapor), especialmente quando acompanhada por altas temperaturas e irradiância, provocando competição entre folhas e frutos por água. Como a superfície transpirante das folhas é muito maior do que a dos frutos, sob condições deficitárias de água e de cálcio, proporcionalmente, mais cálcio irá para as folhas do que para os frutos, instalando-se a PE (ADAMS; HO, 1993). Portanto, disponibilidade de água para o sistema radicular e umidade relativa do ar são fatores diretamente relacionados com a PE (PILL; LAMBETH, 1980; BANUELOS; OFFERMANN; SEIN, 1985). Altas temperatura e radiação solar podem também atuar incrementando a taxa de crescimento dos frutos, levando a maior demanda por cálcio para a síntese da plasmalema devido à alta taxa de expansão celular (HO et al., 1993).

A salinidade restringe a absorção de água e, conseqüentemente, a absorção total de cálcio pela planta e seu conteúdo nos frutos, acentuando a PE (ADAMS; HO, 1992; 1993). Além disso, sob condições salinas, o desenvolvimento de vasos do xilema dentro do fruto é restrito (BELDA; HO, 1993), decrescendo ainda mais a habilidade do fruto em transportar o cálcio para a porção distal (KINET; PEET, 1997).

Outro aspecto importante é a competição desfavorável do íon  $\text{Ca}^{++}$  com relação aos íons  $\text{NH}_4^+$  e  $\text{K}^+$  por sítios de absorção que, em consequência, incrementam a PE (PILL; LAMBETH, 1980; KINET; PEET, 1997; FONTES, 2003), mesmo em condições de boa umidade no solo.

Apesar de a PE, atualmente, estar relativamente bem entendida em termos fisiológicos, na prática as medidas de controle precisam ser mais eficazes (KINET; PEET, 1997; FONTES, 2003). Dentre essas, as seguintes medidas preventivas devem ser empregadas: o suprimento de cálcio na zona radicular deve ser adequado e a concentração de cátions competidores não deve ser excessiva; o suprimento de água deve ser mantido de forma que permita a absorção, ou seja, nem em excesso e nem restrita; a água deve ir para os frutos, em oposição às folhas, prevenindo a transpiração excessiva; deve-se escolher as cultivares menos suscetíveis à PE e tentar proporcionar taxa de crescimento do fruto de forma constante e relativamente lenta, evitando-se o desbaste acentuado de frutos no cacho (KINET; PEET, 1997).

### 11.3 RACHADURAS DE FRUTOS

Rachaduras de fruto podem ocorrer em tamanhos e profundidades variadas, sendo mais comuns as concêntricas, que ocorrem em círculos ao redor da cicatriz peduncular, e as radiais, que ocorrem a partir da cicatriz peduncular. Todavia, ainda não é claro por que razão estas rachaduras ora tomam uma forma, ora outra (KINET; PEET, 1997). Embora ligadas a fatores genéticos e possivelmente anatômicos, fatores ambientais são os que mais têm sido pesquisados quanto ao desenvolvimento das rachaduras.

A causa básica das rachaduras é o influxo rápido de solutos e de água no fruto, normalmente na época do amadurecimento, quando a força e a elasticidade da pele são reduzidas (PEET, 1992) e a pressão manométrica dos tecidos do lóculo é incrementada (ALMEIDA; HUBER, 2001). Em frutos verdes, as rachaduras podem ocorrer, mas são minúsculas, expandindo-se posteriormente durante o amadurecimento.

Quanto aos fatores climáticos, a alta radiação solar aumenta a temperatura do fruto, o teor de sólidos solúveis e a taxa de crescimento do fruto. Concomitantemente, o incremento na temperatura do fruto aumenta o volume dos gases no seu interior e a pressão hidrostática da polpa sobre a pele, resultando em rachaduras (KINET; PEET, 1997).

As rachaduras em frutos de tomate são também dependentes das alterações da umidade do solo e da taxa de crescimento da planta e dos frutos. Abaixando a umidade do solo, tende-se a aumentar a rigidez da pele do fruto, ocorrendo o inverso ao aumentar a umidade (KAMIMURA et al., 1972, apud KINET; PEET, 1997). A água proveniente de chuva e/ou de irrigação por aspersão também penetra no fruto pelas pequenas rachaduras, aumentando o distúrbio (KINET; PEET, 1997). Isso é observado em frutos que ficam escondidos sob a folhagem, quando essa é intensa e não permite que o fluxo de ar promova secagem rápida da superfície dos frutos após chuvas ou noites frias, havendo condensação do vapor d'água sobre a superfície.

Cultivares mais suscetíveis a rachaduras apresentam frutos de tamanho grande, com baixa força de tensão e/ou extensibilidade da pele durante o amadurecimento; apresentam o pericarpo fino, poucos frutos por planta e frutos desprotegidos da radiação solar direta pelas folhas (PEET, 1992).

Práticas culturais que resultam em taxa de crescimento do fruto mais lenta e uniforme, tal como manutenção da umidade do solo relativamente mais baixa e constante, às vezes têm funcionado prevenindo rachaduras (PEET, 1992; PEET; WILLITS, 1995). Entretanto, em termos de campo, as rachaduras são atribuídas a flutuações no suprimento de água, com ocorrência clássica quando longo período de escassez de água é seguido por chuvas pesadas (KINET; PEET, 1997).

## 12. REFERÊNCIAS

ABDUL, K. S.; CANHAM, A. E.; HARRIS, G. P. Effects of CCC on the formation and abortion of flowers in the first inflorescence of tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.). **Annals of Botany**, v.42, p.617-625, 1978.

ADAMS, P.; HO, L. C. The susceptibility of modern tomato cultivars to blossom-end-rot in relation to salinity. **Journal of Horticultural Science**, v.67, p.827-839, 1992.

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**, v.154, p.127-132, 1993.

ALMEIDA, D. P. F.; HUBER, D. J. Transient increase in locular pressure and occlusion of endocarpic apertures in ripening tomato fruit. **Journal Plant**

**Physiology**, v.158, p.199-203, 2001.

ARCHBOLD, D. D.; DENNIS, F. G.; FLORE, J. A. Accumulation of <sup>14</sup>C-labelled material from foliar-applied <sup>14</sup>C sucrose by tomato ovaries during fruit set and initial development. **Journal of the American Society for Horticultural Science**, v.107, p.19-23, 1982.

ATANASSOVA, B.; SHTEREVA, L.; GEORGIEVA, Y.; BALATCHEVA, E. Study on seed coat morphology and histochemistry in three anthocyaninless mutants in tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) in relation to their enhanced germination. **Seed Science & Technology**, v.32, p.79-90, 2004.

BANGERTH, F.; HO, L. C. Fruit position and fruit set sequence in a truss as factors determining final size of tomato fruits. **Annals of Botany**, v.53, p.315-319, 1984.

BANUELOS, G. S.; OFFERMANN, G. P.; SEIM, E. C. High relative humidity promotes blossom-end rot on growing tomato fruit. **HortScience**, v.20, p.894-895, 1985.

BAR-TSUR, A.; RUDICH, J.; BRAVDO, B. High temperature effects on CO<sub>2</sub> gas exchange in heat-tolerant and sensitive tomatoes. **Journal of the American Society for Horticultural Science**, v.110, n.4, p.582-586, 1985.

BELDA, R. M.; HO, L.C. Salinity effects on the network of vascular bundles during tomato fruit development. **Journal of Horticultural Science**, v.68, n.4, p.557-564, 1993.

BENSEN, R. J. ZEEVART, J. A. D. Comparison of ent-kaurene synthetase A and B activities in cell-free extracts from young tomato fruits of wild-type and gib-1, gib-2 and gib-3 tomato plants. **Journal of Plant Growth Regulation**, v.9, p.237-242, 1990.

BERTRAM, L.; LERCARI, B. Evidence against the involvement of phytochrome in UVB-induced inhibition of stem growth in green tomato plants. **Photosynthesis Research**, v.64, p.107-117, 2000.

BOURGAULT, R.; BEWLEY, J. D.; ALBERICI, A.; DECKER, D. Endo- $\beta$ -mananase activity in tomato and other ripening fruits. **HortScience**, v.36, n.1, p.72-75, 2001.

BRADFORD, K. J.; CHEN, F.; COOLEY, M. B.; DAHAL, P.; DOWNIE, B.; FUKUNAGA, K. K.; GEE, O. H.; GURUSINGHE, S.; MELLA, R. A.; MONOGAKI, H.; WU, C. T.;

YANG, H.; YIM, K. O. Gene expression prior to radicle emergence in imbibed tomato seeds. In: BLACK, M.; BRADFORD, K. J.; VÁZQUEZ-RAMOS, J. (Ed.). **Seed Biology: Advances and Applications**. New York: CAB International, 2000. p.231-251.

BROWN, M. M.; HO, L. C. Factors affecting calcium transport and basipetal IAA movement in tomato fruit in relation to blossom-end rot. **Journal of Experimental Botany**, v.44, p.1111-1117, 1993.

CALVERT, A. Effect of the early environment on the development of flowering in tomato. II. Light and temperature interactions. **Journal of Horticultural Science**, v.34, p.154-162, 1959.

CALVERT, A. The effects of air temperature on growth of young tomato plants in natural light conditions. **Journal of Horticultural Science**, v.39, p.194-211, 1964.

CALVERT, A. Flower initiation and development in the tomato. **National Agricultural Advisory Service Quarterly Review**, v.70, p.79-88, 1965.

CALVERT, A.; SLACK, G. Effects of carbon dioxide enrichment on growth, development and yield of glasshouse tomatoes. I. Responses to controlled concentrations. **Journal of Horticultural Science**, v.50, p.61-71, 1975.

CHARLES, W.B.; HARRIS, R.E. Tomato fruit-set at high and low temperatures. **Canadian Journal of Plant Science**, v.52, p.497-506, 1972.

CHEN, F.; BRADFORD, K. J. Expression of an expansin is associated with endosperm weakening during tomato seed germination. **Plant Physiology**, v.124, p.1265-1274, 2000.

COCKSHULL, K. E.; GRAVES, C. J.; CAVE, C. R. J. The influence of shading on yield of glasshouse tomatoes. **Journal of Horticultural Science**, v.67, n.1, p.11-24, 1992.

COOPER, A. J.; HURD, R. G. The influence of cultural factors on arrested development of the fruits inflorescence of glasshouse tomatoes. **Journal of Horticultural Science**, v.43, p.243-248, 1968.

CRAMER, M. D.; OBERHOLZER, J. A.; COMBRINK, N. J. J. The effect of supplementation of root zone dissolved inorganic carbon on fruit yield and quality of tomatoes (cv 'Daniella') grown with salinity. **Scientia Horticulturae**, v.89, p.269-289, 2001.

DELLA VECCHIA, P.T.; KOCH, P.S. Tomates longa vida: o que são, como foram desenvolvidos? **Horticultura brasileira**, v.18, n.1, p.3-4, 2000.

DIELEMAN, J. A.; HEUVELINK, E. Factors affecting the number of leaves preceding the first inflorescence in tomato. **Journal of Horticultural Science**, v.67, n.1, p.1-10, 1992.

DINAR, M.; RUDICH, J.; ZAMSKI, E. Effect of heat stress on carbon transport from tomato leaves. **Annals of Botany**, v.51, p.97-103, 1983.

DUMVILLE, J. C.; FRY, S. C. Solubilisation of tomato fruit pectins by ascorbate: a possible non-enzymic mechanism of fruit softening. **Planta**, v.217, p.951-961, 2003.

ERCAN, N.; VURAL, H. The effects of low temperatures on fruit set of tomatoes. **Acta Horticulturae**, v.366, p.65-72, 1994.

ESQUINAS-ALCAZAR, J. T. **Genetic resource of tomatoes and wild relatives**. Roma: IBPGR, 1981. 65p.

FELLNER, M.; SAWHNEY, V. K. Seed germination in tomato male-sterile mutant is resistant to osmotic, salt and low-temperature stresses. **Theoretical Applied Genetics**, v.102, p.215-221, 2001.

FERNANDEZ-MUÑOZ, R.; CUARTERO, J. Effects of temperature and irradiance on stigma exertion, ovule viability and embryo development in tomato. **Journal of Horticultural Science**, v.66, n.4, p.395-401, 1991.

FERNANDEZ-MUÑOZ, R.; GONZALES-FERNANDES, J. J.; CUARTERO, J. Variability of pollen tolerance to low temperatures in tomato and related wild species. **Journal of Horticultural Science**, v.70, p.41-49, 1995.

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**, v.21, n.2, p.145-, 2003.

FRIEDMAN, M. Tomato glycoalkaloids: role in the plant in the diet. **Journal Agricultural and Food Chemistry**, v.50, p. 5751-5780, 2002.

GIORDANO, L. B.; ARAGÃO, F. A. S.; BOITEUX, L. S. Melhoramento genético do tomateiro. **Informe agropecuário**, v.24, n.219, p.43-57, 2003.

GRAY, J. E.; PICTON, S.; SHABBEER, J.; SCHUCH, W.; GRIERSON, D. Molecular

biology of fruit ripening and its manipulation with antisense genes. **Plant Molecular Biology**, v.19, p.69-87, 1992.

GRIERSON, D.; FRAY, R. Control of ripening in transgenic tomatoes. **Euphytica**, v.79, p.251-263, 1994.

GROOT, S.P.C.; KARSSSEN, C.M. Gibberellins regulate seed germination in tomato by endosperm weakening: a study with gibberellin-deficient mutants. **Planta**, v.171, p.525-531, 1987.

GROOT, S. P. C.; KIELISZEWSKA-ROKICKA, B.; VERMEER, E.; KARSSSEN, C. M. Gibberellin-induced hydrolysis of endosperm cell walls in gibberellin-deficient tomato seeds prior to radicle protrusion. **Planta**, v.174, p.500-504, 1988.

GUAN, H. P.; JANES, H. W. Light regulation of sink metabolism in tomato fruit: I. Growth and sugar accumulation. **Plant Physiology**, v.96, p.916-921, 1991a.

GUAN, H. P.; JANES, H. W. Light regulation of sink metabolism in tomato fruit: II. Carbohydrate metabolizing enzymes. **Plant Physiology**, v.96, p.922-927, 1991b.

HAMMOND, J. B. W.; BURTON, K. S.; SHAW, A. F.; HO, L. C. Source-sink relationships and carbon metabolism in tomato leaves: II Carbohydrate pools and catabolic enzymes. **Annals of Botany**, v.53, p.307-314, 1984.

HAREVEN, D.; GUTFINGER, T.; PNUELI, L.; BAUCH, L.; COHEN, O.; LIFSCHITZ, E. The floral system of tomato. **Euphytica**, v.79, p.235-243, 1994.

HICKLENTON, P. R.; JOLLIFFE, P. A. Alterations in the physiology of CO<sub>2</sub> exchange in tomato plants grown in CO<sub>2</sub>-enriched atmospheres. **Canadian Journal Botany**, v.58, p.2181-2189, 1980.

HILHORST, H. W. M.; GROOT, S. P. C.; BINO, R. J. The tomato seed as a model system to study seed development and germination. **Acta Botanica Neerlandica**, v.47, p.169-183, 1998.

HO, L.C. Regulation of assimilates translocation between leaves and fruits in the tomato. **Annals of Botany**, v.43, p.437-448, 1979.

HO, L. C.; BELDA, R.; BROWN, M.; ANDREWS, J.; ADAMS, P. Uptake and transport of calcium and the possible causes of blossom-end rot in tomato. **Journal of Experimental Botany**, v.44, p.509-518, 1993.

HOBSON, G. E.; NICHOLS, R.; DAVIES, J. N.; ATKEY, P. T. The inhibition of tomato fruit ripening by silver. **Journal of Plant Physiology**, v.116, p.21-29, 1984.

HONG, S-B.; SEXTON, R.; TUCKER, M. L. Analysis of gene promoters for two tomato polygalacturonases expressed in abscission zones and the stigma. **Plant Physiology**, v.123, p.869-881, 2000.

HURD, R. G.; GRAVES, C. J. The influence of different temperature patterns having the same integral on the earliness and yield of tomatoes. **Acta Horticulturae**, v.148, p.547-554, 1984.

IWAHORI, S. Auxin of tomato fruit at different stages of its development with a special reference to high temperature injuries. **Plant and Cell Physiology**, v.8, p.15-22, 1967.

JANES, H. W.; McAVOY, R. J. Environmental control of a single-cluster greenhouse tomato crop. **HortTechnology**, p.110-114, Oct./Dec., 1991.

KINET, J. M. Effect of light conditions on the development of the inflorescence in tomato. **Scientia Horticulturae**, v.6, p.15-26, 1977a.

KINET, J. M. Effect of defoliation and growth substances on the development of the inflorescence in tomato. **Scientia Horticulturae**, v.6, p.27-35, 1977b.

KINET, J. M.; HURDEBISE, D.; PARTMENTIER, A.; STAINIER, R. Promotion of inflorescence development by growth substance treatments to tomato plants grown in insufficient light conditions. **Journal of the American Society of Horticultural Science**, v.103, p.724-729, 1978.

KINET, J. M.; LÉONARD, M. The role of cytokinins and gibberellins in controlling inflorescence development in tomato. **Acta Horticulturae**, v.134, p.117-124, 1983.

KINET, J.M.; ZUNE, V.; LINOTTE, C.; JACQMARD, A.; BERNIER, G. Resumption of cellular activity induced by cytokinin and gibberellin treatments in tomato flowers targeted for abortion in unfavorable light conditions. **Physiologia Plantarum**, v.64, p.67-73, 1985.

KINET, J. M.; EL ALAOUI; HACHIMI, H. Effect of ethephon, 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid, and ethylene inhibitors on flower and inflorescence development in tomato. **Journal of Plant Physiology**, v.133, p.550-554, 1988.

KINET, J. M. Environmental, chemical, and genetic control of flowering. **Horticultural Reviews**, v.15, p.279-334, 1993.

KINET, J. M.; PEET, M. M. Tomato. In: WIEN, H.C. (Ed.). **The physiology of vegetables crops**. New York: CAB International, 1997. p.207-258.

KITAYA, Y.; SHIBUYA, T.; YOSHIDA, M.; KIYOTA, M. Effects of air velocity on photosynthesis of plant canopies under elevated CO<sub>2</sub> levels in plant culture system. **Advances in Space Research**, v.34, n.7, p.1466-1469, 2004.

KOZUKUE, N.; FRIEDMAN, M. Tomatine, chlorophyll,  $\beta$ -carotene and lycopene content in tomatoes during growth and maturation. **Journal of the Science of Food and Agriculture**, v.83, p.195-200, 2003.

KRAMER, M. G.; REDENBAUGH, K. Commercialization of tomato with antisense polygalacturonase gene: the Flavrsavr<sup>TM</sup> tomato story. **Euphytica**, v.79, p.293-297, 1994.

KUO, C. G.; TSAI, C. T. Alteration by high temperature of auxin and gibberellin concentrations in the floral buds, flowers, and young fruit of tomato. **HortScience**, v.19, p.870-872, 1984.

LANAHAN, M. B.; YEN, H-C.; GIOVANNONI, J. J.; KLEE, H. J. The never ripe mutation blocks ethylene perception in tomato. **Plant Cell**, v.6, p.521-530, 1994.

LAROUCHE, R.; GOSSELIN, A.; VÉZINA, L. P. Nitrogen concentration and photosynthetic photon flux in greenhouse tomato production: I. Growth and development. **Journal of the American Society for Horticultural Science**, v.114, p.458-461, 1989.

LÉONARD, M.; KINET, J-M.; BODSON, M.; BERNIER, G. Enhance inflorescence development in tomato by growth substance treatments in relation to 14C-assimilate distribution. **Physiologia Plantarum**, v.57, p.85-89, 1983.

LLOP-TOUS, I.; BARRY, C. S.; GRIERSON, D. Regulation ethylene biosynthesis in response to pollination in tomato flowers. **Plant Physiology**, v. 123, p 971-978, 2000.

MAISONNEUVE, B.; PHILOUZE, J. Action des basses températures nocturnes sur une collection variétale de tomate (*Lycopersicon esculentum* Mill.) I. Etude de la production de fruits et de la valeur fécondante du pollen. **Agronomie**, v.2, p.443-451, 1982.

MAO, L.; BEGUM, D.; CHUANG, H-W.; BUDIMAN, M. A.; SZYMKOWIAK, E. J.; IRISH, E. E.; WING, R. A. Jointless is a MADS-box gene controlling tomato flower abscission zone development. **Nature**, v.406, n.24, p.910-913, 2000.

MAPELLI, S.; FROVA, C.; TORTI, G. SORESSI, G. P. Relationship between set, development and activities of growth regulators in tomato fruits. **Plant and Cell Physiology**, v.19, p.1281-1288, 1978.

MATA, M. C. S.; HURTADO, M. C.; RIPOLLÉS, S. R.; GALIANA-BALAGUER, L.; ISASA, M. E. T.; VIÑALS, F. N. Breeding for flavour of fresh market tomato: sources for increasing acid content. **Acta Physiologia Plantarum**, v.22, n.3, p.250-253, 2000.

McAVOY, R. J.; JANES, H. W.; GODFRIAUX, B. L.; SECKS, M.; DUCHAI, D.; WITTMAN, W. K. The effect of total available photosynthetic photon flux on single truss tomato growth and production. **Journal of Horticultural Science**, v.64, p.331-338, 1989.

McQUEEN-MASON, S.; COSGROVE, D. J. Expansin mode of action on cell walls: analysis of wall hydrolysis, stress relaxation, and binding. **Plant Physiology**, v.107, p.87-100, 1995.

MICALLEF, B. J.; HASKINS, K. A.; VANDERVEER, P.J.; ROH, K-S.; SHEWMAKER, C. K.; SHARKEY, T. D. Altered photosynthesis, flowering, and fruiting in transgenic tomato plants that have an increased capacity for sucrose synthesis. **Planta**, v.196, p.327-334, 1995.

MINAMIDE, R. T.; HO, L. C. Deposition of calcium compounds in tomato fruit in relation to calcium transport. **Journal of Horticultural Science**, v.68, n.5, p.755-762, 1993.

MIR, N.; CANOLES, M.; BEAUDRY, R. Inhibiting tomato ripening with 1-methylcyclopropene. **Journal of the American Society for Horticultural Science**, v.129, n.1, p.112-120, 2004.

MONSELISE, S. P.; VARGA, A.; BRUINSMA, J. Growth analysis of the tomato fruit, *Lycopersicon esculentum* Mill. **Annals of Botany**, v.42, p.1245-1247, 1978.

MORETTI, C. L.; ARAÚJO, A. L.; MAROUELLI, W. A.; SILVA, W. L. C. 1-Methylcyclopropene delays tomato fruit ripening. **Horticultura Brasileira**, v.20, n.4, p.659-663, 2002.

MOSTOFI, Y.; TOIVONEN, P. M. A.; LESSANI, H.; BABALAR, M.; LU, C. Effects of 1-methylcyclopropene on ripening of greenhouse tomatoes at three storage temperatures. **Postharvest Biology and Technology**, v.27, p.285-292, 2003.

NONOGAKI, H.; GEE O. H.; BRADFORD, K. J. A germination-specific endo- $\beta$ -mannanase gene is expressed in the micropylar endosperm cap of tomato seeds. **Plant Physiology**, v.123, p.1235-1245, 2000.

OELLER, P. W.; WONG, L. M.; TAYLOR, L. P. PIKE, D. A.; THEOLOGIS, A. Reversible inhibition of tomato fruit senescence by antisense RNA. **Science**, v.254, p.437-439, 1991.

PEET, M. M. Fruit cracking in tomato. **HortTechnology**, v.2, p.216-223, 1992.

PEET, M. M.; WILLITS, D. H. Role of excess water in tomato fruit cracking. **HortScience**, v.30, p.65-68, 1995.

PEET, M. M.; BARTHOLEMEW, M. Effect of night temperature on pollen characteristics, growth, and fruit set in tomato. **Journal of the American Society for Horticultural Science**, v.121, n.3, p.514-519, 1996.

PICHA, D. H. Sugar and organic acid content of cherry tomato fruit at different ripening stages. **HortScience**, v.22, p.94-96, 1987.

PICKEN, A. J. F. A review of pollination and fruit set in the tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.). **Journal of Horticultural Science**, v.59, n.1, p.1-13, 1984.

PILL, W. G.; LAMBETH, V. N. Effects of soil water regime and nitrogen form on blossom-end rot, yield, water relations, and elemental composition of tomato. **Journal of the American Society for Horticultural Science**, v.105, p.730-734, 1980.

POORTER, H. Interspecific variation in the growth response of plants to elevated ambient CO<sub>2</sub> concentration vegetatio. , v.104/105, p.77-97, 1993.

RICK, C.M. The tomato. **Scientific American**, v.239, n.8, p.67-76, 1978.

RICK, C. M. Tomato Genetics Resource Center- TGRC. Disponível em: < <http://tgrc.ucdavis.edu/> > Acesso em:18 abr 2005

RUBATZKY, V. E.; YAMAGUCHI, M. **World vegetables**: principles, production and nutritive values. 2. ed. New York: Chapman e Hall, 1997. 843p.

SATO, S.; PEET, M. M.; THOMAS, J. F. Physiological factors limit fruit set of tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) under chronic, mild heat stress. **Plant, Cell and Environment**, v.23, p.719-726, 2000.

SAWHNEY, V. K. The role of temperature and its relationship with gibberellic acid in the development of floral organs of tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill). **Canadian Journal of Botany**, v.61, p.1258-1265, 1983.

SAWHNEY, V. K.; DABBS, D.H. Gibberellic acid induced multilocular fruits in tomato and the role of locule number and seed number in fruit size. **Canadian Journal of Botany**, v.56, p.2831-2835, 1978.

SAWHNEY, V. K.; GREYSON, R. I. On the initiation of the inflorescence and floral organs in tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill). **Canadian Journal of Botany**, v.50, p.1493-1495, 1972.

SONG, J.; NADA, K.; TACHIBANA, S. The early increase of S-adenosylmethionine decarboxylase activity is essential for the normal germination and tube growth in tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) pollen. **Plant Science**. v. 161, p.507-515, 2001.

TABUCHI, T.; WADA, S.; ARAI, N. Anatomical and cytological study of abscission on processing tomato fruits. **Acta Horticulturae**, v.487, p.71-75, 1999.

TOOROP, P. E.; Van AELST, A. C.; HILHORST, H. W. M. Endosperm cap weakening and endo- $\beta$ -mananase activity during priming of tomato (*Lycopersicon esculentum* cv. *Moneymaker*) seeds are initiated upon crossing a threshold water potential. **Seed Science Research**, v.8, p.483-491, 1998.

TOOROP, P.E.; Van AELST, A.C.; HILHORST, H.W.M. The second step of the biphasic endosperm cap weakening that mediates tomato (*Lycopersicon esculentum*) seed germination is under control of ABA. **Journal of Experimental Botany**, v.51, n.349, p.1371-1379, 2000.

TRIPP, K. E.; PEET, M. M.; PHARR, D. M.; WILLITS, D. H.; NELSON, P. V. CO<sub>2</sub>-enhanced yield and foliar deformation among tomato genotypes in elevated CO<sub>2</sub> environments. **Plant Physiology**, v.96, p.713-719, 1991.

WARREN, J. E.; BENNETT, M. A. Bio-osmopriming tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) seeds for improved seedling establishment. In: BLACK, M.; BRADFORD, K. J.; VÁZQUEZ-RAMOS, J. (Ed.). **Seed Biology: Advances and Applications**. New York: CAB International, 2000. p.477-487.

WILLITS, D. H.; PEET, M. M. Predicting yield responses to different greenhouse CO<sub>2</sub> enrichment schemes: cucumbers and tomatoes. **Agricultural and Forest Meteorology**, v.44, p.275-293, 1989.

WILLITS, D. H.; PEET, M. M. The effect of night temperature on greenhouse grown tomato yields in warm climates. **Agricultural and Forest Meteorology**, v.92, p.191-202, 1998.

WUDIRI, B. B; HENDERSON, D. W. Effects of water stress on flowering and fruit set in processing-tomatoes. **Scientia Horticulturae**, v.27, p.189-198, 1985.

YELLE, S.; BEESON, R. C.; TRUDEL, M. J.; GOSSELIN, A. Acclimation of two tomato species to high atmospheric CO<sub>2</sub>: I. Sugar and starch concentrations. **Plant Physiology**, v.90, p.1465-1472, 1989.