

UNIVERSIDADE TECNOLÓGICA FEDERAL DO PARANÁ
DEPARTAMENTO ACADÊMICO DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM AGRONOMIA

JESSICA CARDOSO

**HERANÇA DE PROGÊNIES F2 DE TOMATEIROS SUBMETIDAS À
DEFICIÊNCIA HÍDRICA**

DISSERTAÇÃO

PATO BRANCO
2018

**UNIVERSIDADE TECNOLÓGICA FEDERAL DO PARANÁ
DEPARTAMENTO ACADÊMICO DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM AGRONOMIA**

JESSICA CARDOSO

**HERANÇA DE PROGÊNIES F2 DE TOMATEIROS SUBMETIDAS À
DEFICIÊNCIA HÍDRICA**

DISSERTAÇÃO

PATO BRANCO

2018

JESSICA CARDOSO

**HERANÇA DE PROGÊNIES F2 DE TOMATEIROS SUBMETIDAS À
DEFICIÊNCIA HÍDRICA**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Agronomia da Universidade Tecnológica Federal do Paraná, Câmpus Pato Branco, como requisito parcial à obtenção do título de Mestre em Agronomia - Área de Concentração: Produção Vegetal.

Orientador: Prof. Dr. Thiago de Oliveira Vargas

Coorientadora: Prof^a. Dr^a Taciane Finatto

Coorientador: Prof. Dr. Antonio Carlos de Souza Abboud

PATO BRANCO

2018

C268h Cardoso, Jessica.
Herança de progênies F2 de tomateiros submetidos à deficiência hídrica /
Jessica Cardoso. -- 2018.
84 f. : il. ; 30 cm.

Orientador: Prof. Dr. Thiago de Oliveira Vargas
Coorientadora: Profa. Dra. Taciane Finatto
Coorientador: Prof. Dr. Antonio Carlos de Souza Abboud
Dissertação (Mestrado) - Universidade Tecnológica Federal do Paraná.
Programa de Pós-Graduação em Agronomia. Pato Branco, PR, 2018.
Bibliografia: f. 77 - 84.

1. Tomate - Melhoramento genético. 2. Fertilização de plantas. 3. Cultivos agrícolas. I. Vargas, Thiago de Oliveira, orient. II. Finatto, Taciane, coorient. III. Abboud, Antonio Carlos de Souza, coorient. IV. Universidade Tecnológica Federal do Paraná. Programa de Pós-Graduação em Agronomia. V. Título.

CDD 22. ed. 630



Ministério da Educação
Universidade Tecnológica Federal do Paraná
Câmpus Pato Branco
Diretoria de Pesquisa e Pós-Graduação
Programa de Pós-Graduação em Agronomia



TERMO DE APROVAÇÃO

Título da Dissertação n° XXX

HERANÇA DE PROGÊNIES F2 DE TOMATEIROS SUBMETIDAS À DEFICIÊNCIA HÍDRICA

por

JESSICA CARDOSO

Dissertação apresentada às 8 horas 30 min. do dia 30 de maio de 2018, como requisito parcial para obtenção do título de MESTRE EM AGRONOMIA, Linha de Pesquisa – Olericultura, Programa de Pós-Graduação em Agronomia (Área de Concentração: Produção vegetal) da Universidade Tecnológica Federal do Paraná, Câmpus Pato Branco. A candidata foi arguida pela Banca Examinadora composta pelos membros abaixo designados. Após deliberação, a Banca Examinadora considerou o trabalho APROVADO.

Banca examinadora:

**Prof.^a. Dr.^a. Anelise Tessari
Perboni**
UTFPR/Dois Vizinhos

Prof.^a. Dr.^a Taciane Finatto
UTFPR/Pato Branco
Coorientadora

Dr. Giovanni Olegário da Silva
Embrapa Hortaliças/SPM

Prof. Dr. Moeses Andriago Danner
UTFPR/Pato Branco
Coordenador do PPGAG

**Prof.^a. Dr.^a. Karine Louise dos
Santos**
UFSC/Curitiba

“O Termo de Aprovação, devidamente assinado, encontra-se arquivado na Coordenação do PPGAG, conforme Norma aprovada pelo Colegiado do Programa.”

Dedico essa dissertação a minha família, amigos e todos aqueles que auxiliaram no desenvolvimento desse trabalho.

AGRADECIMENTOS

Primeiramente à Deus que guiou meu caminho durante esta caminhada.

Aos meus pais, irmã e esposo pelo carinho, incentivo e contribuição incondicional.

Ao meu orientador Professor Thiago de Oliveira Vargas, pelo apoio e contribuição no meu crescimento profissional e desenvolvimento desse trabalho.

A minha coorientadora Taciane Finatto, pelo aporte e instruções para desenvolvimento dessa dissertação, em especial na área de melhoramento genético.

Ao meu coorientador Antonio Carlos de Souza Abboud pelo apoio que permitiu a execução do presente estudo.

Aos amigos Débora Gobatto, Taizi Silva, Ivan Schmitt e Jaqueline Hagn pelo auxílio na execução metodológica desse trabalho.

A todos os colegas da Pós-graduação que acompanharam e auxiliaram o desenvolvimento dessa dissertação.

A CAPES (Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior) pela concessão da bolsa de mestrado.

A todos que contribuíram para que o desenvolvimento e execução desse trabalho fossem possíveis meu muito obrigada.

“O sucesso nasce do querer, da determinação e persistência em se chegar a um objetivo. Mesmo não atingindo o alvo, quem busca e vence obstáculos, no mínimo fará coisas admiráveis.” (José de Alencar).

RESUMO

CARDOSO, Jessica. Herança de progênies F2 de tomateiros submetidas à deficiência hídrica. 81f. Dissertação (Mestrado em Agronomia) – Programa de Pós-Graduação em Agronomia (Área de Concentração: Produção vegetal), Universidade Tecnológica Federal do Paraná. Pato Branco, 2018.

A produção do tomateiro está passando por transformações resultantes da modernização e do incremento cada vez mais acentuado da produtividade. Com o advento da produção de cultivares híbridas, os agricultores acabam sofrendo com custos elevados das sementes e a dependência cada vez mais acentuada do mercado. O tomateiro apresenta suscetibilidade a várias condições de estresse abiótico, especialmente a seca, tornando-se imprescindível a identificação de genótipos com maior capacidade de adaptação a esta condição extrema. Além disso, há poucos relatos na literatura sobre a herdabilidade e estimação dos parâmetros genéticos dos caracteres fisiológicos e morfológicos em resposta a seca, o que pode servir de subsídio para programas de melhoramento voltados a melhor adaptação da cultura. Desse modo, o objetivo do presente estudo foi analisar a resposta à seca da geração F2, dos genitores e dos retrocruzamentos, oriundos de dois cruzamentos, a fim de estimar os parâmetros genéticos de caracteres morfológicos e fisiológicos no estágio vegetativo. No primeiro ano foram realizadas duas combinações de cruzamentos entre parentais a fim de obter as progênies F1, as quais deram origem no segundo ano às sementes F2 e a primeira geração de retrocruzamentos (P1 x F1) e (P2 x F1). Para cada combinação de cruzamentos, foram semeados separadamente os genitores (P1 e P2) e as gerações F1, F2, RC1F1 e RC2F1. A partir disso, foram estimados o teor de clorofila, concentração de prolina, matéria seca e fresca da parte aérea e das raízes, altura de planta, densidade estomática e teor relativo de água nas folhas das populações submetidas à deficiência hídrica por um período de 20 dias. A partir desses dados, para cada variável foram estimados os parâmetros genéticos na geração F2 obtidos a partir de dois cruzamentos distintos. As médias de matéria fresca e seca da parte aérea foram maiores para o Cruzamento 2 (3,62 e 1,52 g). Já os caracteres matéria fresca e seca de raiz e relação raiz/parte aérea foram maiores no Cruzamento 1 (0,63, 0,32 e 0,39 g). A concentração de prolina foi superior para o Cruzamento 1 (39,48 $\mu\text{g ml}^{-1}$). Os valores de herdabilidade foram de moderados a altos (acima de 20%) para a maioria dos caracteres morfológicos em ambos os cruzamentos. Todos os caracteres fisiológicos apresentaram herdabilidade no sentido amplo (abaixo de 20) no Cruzamento 1 e moderados a altos no Cruzamento 2. Os resultados indicam que para a maior parte dos caracteres morfológicos, o fator aditivo (fixável) contribui em maior parte com a variação de F2, indicando eficiência de seleção de genótipos tolerantes ao estresse hídrico em gerações precoces, enquanto os caracteres fisiológicos apresentam dominância para a maioria dos caracteres não sendo eficientes em seleção precoce.

Palavras-chave: *Solanum lycopersicum*; Polinização aberta; Melhoramento genético; Herdabilidade; Seca.

ABSTRACT

CARDOSO, Jessica. Heritage of F2 progenies of tomato plants submitted to water deficiency. 81f. Dissertation (Masters in Agronomy) – Graduate Program in Agronomy (Area of Concentration: Plant Production), Universidade Tecnológica Federal do Paraná. Pato Branco, 2018.

Tomato production is undergoing transformations resulting from the modernization and the increase of sharp productivity. With the advent of the production of hybrid cultivars, farmers end up suffering from high seed costs and increasing dependence on the market. The tomato is susceptible to several conditions of abiotic stress, especially the drought, making it necessary to identify genotypes with greater capacity to adapt to this extreme condition. In addition, there are few reports in the literature on the heritability and estimation of the genetic parameters of the physiological and morphological characters in response to drought, which can serve as a basis for breeding programs aimed at better crop adaptation. Thus, the study aimed to analyze the response to drought of the F2 generation, of parents and backcrosses, from two crosses, in order to estimate the genetic parameters of morphological and physiological characters in the vegetative stage. In the first year there were two crosses between parental combinations to obtain the F1 progenies, which originated in the second year the F2 seeds and the first backcross generation (P1 x F1) and (P2 x F1). For each combination of crossings, the parents were separately seeded (P1 and P2), F1, F2, and RC1F1 RC2F1. From this, the chlorophyll content, proline concentration, dry and fresh matter of shoots and roots, plant height, stomatal density and relative water content in the leaves of populations submitted to water deficiency were estimated for a period of 20 days. From these data for each variable were estimated genetic parameters obtained in the F2 generation from two different crosses. The mean values of fresh and dry matter of shoot were higher for Crossing 2 (3.62 and 1.52 g). On the other hand, the fresh and dry matter of root and root/shoot ratio were higher at Crossing 1 (0.63, 0.32 and 0.39 g). The proline concentration was higher for Crossing 1 (39.48 $\mu\text{g ml}^{-1}$). Heritability values were moderate to high (over 20%) for most of the morphological characters at both crosses. All physiological characters presented broad-sense heritability for (below 20) at Crossing 1 and moderate to high at Crossing 2. The results indicate that for most of the morphological characters, the additive factor (fixable) contributes in large part to the variation of F2, indicating selection efficiency genotypes tolerant to water stress in early generations while the physiological characters present dominance to most of the characters not being efficient in early selection.

Keywords: *Solanum lycopersicum*; Open Pollination; Genetic breeding; Heritability; Drought.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

- Figura 1 - Escala de notas referentes ao sintoma de murcha, de 1 a 5, com notas intermediárias. 1 = nenhum sintoma de murcha e 5 = todas as folhas completamente secas, de coloração marrom, somente com o caule verde..... 41
- Figura 2 – Distribuição de genótipos F2 em classes correspondentes a MFPA e MSPA (g). A) Geração F2 obtida do Cruzamento 1 quanto a MFPA (g), B) Geração F2 obtidos do cruzamento entre Cruzamento 2 quanto MFPA, C) Geração F2 obtida do Cruzamento 1 quanto a MSPA (g), D) Geração F2 obtidos do Cruzamento 2 quanto a MSPA (g) / UTFPR, Câmpus Pato Branco, 2018. 47
- Figura 3 – Curvas de distribuição das gerações F1, F2, Retrocruzamentos e parentais correspondentes a MFPA e MSPA (g). A) Gerações obtidas do Cruzamento 1 quanto a MFPA (g), B) Gerações obtidas do Cruzamento 2 quanto a MFPA, C) Gerações obtidas do Cruzamento 1 quanto MSPA, D) Gerações obtidas do cruzamento obtidas do Cruzamento 2 quanto a MSPA. UTFPR, Câmpus Pato Branco, 2018..... 48
- Figura 4 – Distribuição de genótipos F2 em classes correspondentes a MFRA e MSRA (g). A) Geração F2 obtida do Cruzamento 1 quanto a MFRA, B) Geração F2 obtida do Cruzamento 2 quanto MFRA, C) Geração F2 obtida do Cruzamento 1 quanto a MSRA, D) Geração F2 obtida do Cruzamento 2 quanto a MSRA. UTFPR, Câmpus Pato Branco, 2018..... 50
- Figura 5 – Curvas de distribuição das gerações F1, F2, Retrocruzamentos e parentais correspondentes a MFRA e MSRA (g). A) Gerações obtidas do Cruzamento 1 quanto a MFRA (g), B) Gerações obtidas do Cruzamento 2 quanto a MFRA, C) Gerações obtidas do Cruzamento 1 quanto MSRA, D) Gerações obtidas do cruzamento 2 quanto a MSRA. UTFPR, Câmpus Pato Branco, 2018. 51
- Figura 6 – Distribuição de genótipos F2 em classes correspondentes a MSRA/MSPA (g). A) Geração F2 obtida do Cruzamento 1, B) Geração F2 obtida do Cruzamento 2. UTFPR, Câmpus Pato Branco, 2018..... 52
- Figura 7 – Curvas de distribuição das gerações F1, F2, Retrocruzamentos e parentais correspondentes a MSRA/MSPA. A) Gerações obtidas do Cruzamento 1, B) Gerações obtidas do Cruzamento 2. UTFPR, Câmpus Pato Branco, 2018..... 52
- Figura 8 – Distribuição de genótipos F2 em classes correspondentes a altura de plantas em cm. A) Geração F2 obtida do cruzamento 1, B) Geração F2 obtida do cruzamento 2. UTFPR, Câmpus Pato Branco, 2018 53
- Figura 9 – Curvas de distribuição das gerações F1, F2, Retrocruzamentos e parentais correspondentes à altura de plantas. A) Gerações resultantes do Cruzamento 1, B) Gerações resultantes do Cruzamento 2. UTFPR, Câmpus Pato Branco, 2018..... 54
- Figura 10 – Distribuição de genótipos F2 em classes correspondentes ao NF e DC. A) Geração F2 obtida do Cruzamento 1 quanto a NF, B) Geração F2 obtida do Cruzamento 2 quanto NF, C) Geração F2 obtida do Cruzamento 1 quanto a DC (cm), D) Geração F2 obtida do Cruzamento 2 quanto DC (cm). UTFPR, Câmpus Pato Branco, 2018..... 55
- Figura 11 – Curvas de distribuição das gerações F1, F2, Retrocruzamentos e parentais correspondentes a correspondentes ao NF e DC. A) Gerações obtidas do Cruzamento 1 quanto a NF, B) Gerações obtidas do Cruzamento 2 quanto NF, C) Gerações obtidas do Cruzamento 1 quanto ao DC, D) Gerações obtidas do Cruzamento do Cruzamento 2 quanto DC. UTFPR, Câmpus Pato Branco, 2018..... 56

- Figura 12. Distribuição de genótipos F2 em classes correspondentes ao nível de murcha. A) Geração F2 obtida do Cruzamento 1, B) Geração F2 obtida do Cruzamento 2. UTFPR, Câmpus Pato Branco, 2018..... 57
- Figura 13 – Distribuição de genótipos F2 em classes correspondentes ao RWC (%) e a concentração de prolina ($\mu\text{g mL}^{-1}$). A) Geração F2 obtida do Cruzamento 1 quanto a RWC, B) Geração F2 obtida do Cruzamento 1 quanto a RWC, C) Geração F2 obtida do Cruzamento 1 quanto a concentração de prolina, D) Geração F2 obtida do Cruzamento 2 quanto a concentração de prolina. UTFPR, Câmpus Pato Branco, 2018 67
- Figura 14 – Curvas de distribuição das gerações F1, F2, Retrocruzamentos e parentais correspondentes a RWC (%) e a concentração de prolina ($\mu\text{g mL}^{-1}$). A) Gerações obtidas do cruzamento 1 quanto ao RWC, B) Gerações obtidas do cruzamento 2 quanto ao RWC, C) Gerações obtidas do Cruzamento 1 quanto a concentração de prolina, D) Gerações obtidas do cruzamento 2 quanto a concentração de prolina. UTFPR, Câmpus Pato Branco, 2018..... 68
- Figura 15. Distribuição de genótipos F2 em classes correspondentes ao índice relativo de clorofila (SPAD) A) Geração F2 obtida do Cruzamento 1, B) Geração F2 obtida do Cruzamento 2. UTFPR, Câmpus Pato Branco, 2018. 70
- Figura 16 – Curvas de distribuição das gerações F1, F2, Retrocruzamentos e parentais correspondentes ao índice relativo de clorofila (SPAD). A) Gerações obtidas do Cruzamento 1, B) Gerações obtidas do Cruzamento 2. UTFPR, Câmpus Pato Branco, 2018..... 70

LISTA DE TABELAS

- Tabela 1 – Estimativas das variâncias fenotípicas (σ^2_p), ambientais (σ^2_E), genotípicas (σ^2_G), aditivas (σ^2_A), dominância (σ^2_D), herdabilidade no sentido amplo (h^2_a), herdabilidade no sentido restrito (h^2_r), heterose (H) e heterobeltiose (HT), para os caracteres morfológicos referentes ao Cruzamento 1. Pato Branco, UTFPR, 2018. 60
- Tabela 2 – Estimativas das médias de P1, P2, F1, F2, RC1 e RC2 referentes ao Cruzamento 1. Pato Branco, UTFPR, 2018. 61
- Tabela 3 – Estimativas das variâncias fenotípicas (σ^2_p), ambientais (σ^2_E), genotípicas (σ^2_G), aditivas (σ^2_A), dominância (σ^2_D), herdabilidade no sentido amplo (h^2_a), herdabilidade no sentido restrito (h^2_r), heterose (H) e heterobeltiose (HT) para os caracteres morfológicos referentes ao Cruzamento 2. Pato Branco, UTFPR, 2018. 63
- Tabela 4 – Estimativas das médias referentes às gerações: P1, P2, F1, F2, RC1 e RC2 referentes ao Cruzamento 2. Pato Branco, UTFPR, 2018. 64
- Tabela 5 – Estimativas das variâncias fenotípicas (σ^2_p), ambientais (σ^2_E), genotípicas (σ^2_G), aditivas (σ^2_A), dominância (σ^2_D), herdabilidade no sentido amplo (h^2_a), herdabilidade no sentido restrito (h^2_r), heterose (H) e heterobeltiose (HT), para os caracteres fisiológicos referentes ao Cruzamento 1. Pato Branco, UTFPR, 2018. 71
- Tabela 6 – Estimativas das médias de P1, P2, F1, F2, RC1 e RC2 referentes ao Cruzamento 1 para características fisiológicas. Pato Branco, UTFPR, 2018. 72
- Tabela 7 – Estimativas das variâncias fenotípicas (σ^2_p), ambientais (σ^2_E), genotípicas (σ^2_G), aditivas (σ^2_A), dominância (σ^2_D), herdabilidade no sentido amplo (h^2_a) e herdabilidade no sentido restrito (h^2_r), para os caracteres fisiológicos referentes ao Cruzamento 2. Pato Branco, UTFPR, 2018. 72
- Tabela 8 – Estimativas das médias referentes às gerações: P1, P2, F1, F2, RC1 e RC2 referentes ao Cruzamento 2 para características fisiológicas. Pato Branco, UTFPR, 2018. 73

LISTA DE SIGLAS E ACRÔNIMOS

ml	Mililitro
cm	Centímetro
mm	Milímetro
μl	Microlitro
PB	Pato Branco
PR	Paraná
UTFPR	Universidade Tecnológica Federal do Paraná
MFPA	Matéria fresca da parte aérea
MFRA	Matéria fresca de raiz
MSPA	Matéria seca da parte aérea
MSRA	Matéria seca da raiz
MSRA/MSPA	Relação raiz/parte aérea
NF	Número de folhas
DC	Diâmetro do caule
RWC	Teor relativo de água
F1	Primeiros descendentes da geração parental
F2	Resultado da autofecundação da geração F1

LISTA DE ABREVIATURAS

Dr.	Doutor
Dra.	Doutora
Et al.	E colaboradores
Prof.	Professor
Profa.	Professora

LISTA DE SÍMBOLOS

°	Grau
%	Porcentagem
<	Menor que
>	Maior que
®	Marca registrada
σ^2	Variância
/	Divisão
=	Igual a
h^2	Herdabilidade

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	17
2 REVISÃO DE LITERATURA	19
2.1 MELHORAMENTO GENÉTICO DO TOMATEIRO	19
2.2 BIOLOGIA REPRODUTIVA	22
2.3 VARIEDADES DE POLINIZAÇÃO ABERTA	24
2.4 ESTRESSE HÍDRICO E O TOMATEIRO	27
2.5 PARÂMETROS GENÉTICOS	30
3. MATERIAL E MÉTODOS	34
3.1 LOCAL DE EXECUÇÃO	34
3.2. CRUZAMENTOS E RETROCRUZAMENTOS	34
3.2.1 Escolha dos genitores	34
3.2.2 Produção de mudas e transplântio	35
3.2.3 Emasculação	36
3.2.4 Retirada do pólen e a polinização	36
3.2.5 Obtenção da geração F1	37
3.2.6 Retrocruzamentos	37
3.2.7 Obtenção da geração F2	38
3.3. ESTRESSE HÍDRICO	38
3.3.1 Capacidade de campo (CC)	39
3.3.2 Caracteres morfológicos	40
3.3.3 Caracteres fisiológicos	41
3.4 PARÂMETROS GENÉTICOS	42
3.4.1 Variância ambiental (σ^2_E)	43
3.4.2 Variância fenotípica (σ^2_P)	43
3.4.3 Variância genética (σ^2_G)	44
3.4.4 Variância aditiva (σ^2_a)	44
3.4.5 Herdabilidade no sentido amplo (h^2_a)	44
3.4.6 Herdabilidade no sentido restrito (h^2_r)	45
4. RESULTADOS E DISCUSSÃO	46
4.1 CARACTERES MORFOLÓGICOS	46
4.2 CARACTERES FISIOLÓGICOS	64
5 CONCLUSÕES	75
6 CONSIDERAÇÕES FINAIS	76
REFERÊNCIAS	77

1 INTRODUÇÃO

Dentre as olerícolas produzidas no Brasil, o tomate tem um destaque especial de produção, sendo plantados anualmente em torno de 64 mil hectares da cultura, o que resulta em uma produção de aproximadamente 65 t ha⁻¹ (IBGE, 2016). No entanto, a produção do tomateiro está passando por transformações resultantes da modernização e do incremento cada vez mais acentuado da produtividade (MATOS; SHIRAHIGE; MELO, 2012).

Uma das principais adaptações dessa modernidade se refere aquela destinada a segmentações no campo de cultivares (GUALBERTO, 2007). Embora o mercado tenha obtido seus avanços, as variedades de produtos encontrados atualmente no mercado brasileiro ainda são limitadas, constituídas por híbridos com elevado custo de sementes, e com a base genética semelhante, reduzindo as opções tanto para os produtores quanto consumidores (VARGAS *et al.*, 2015).

Além disso, os estudos brasileiros relacionados ao melhoramento genético do tomateiro por empresas multinacionais vêm diminuindo ano a ano, sendo o interesse por parte das mesmas apenas adaptar para o Brasil híbridos produzidos em outros países (MELO; VILELA, 2005). Outro aspecto a ser considerado, é que quando nos referimos ao desenvolvimento de variedades adaptadas às condições agroecológicas, esse número é ainda menor, desestimulando e/ou dificultando a condução da cultura pelos agricultores que utilizam esse sistema (VAN BUEREN *et al.*, 2011).

As cultivares de polinização aberta apresentam-se nesse contexto como uma alternativa para viabilizar a produção do tomateiro nessas áreas, possibilitando a multiplicação de sementes sem o agricultor atrelar seu cultivo a compras de sementes, auxiliando de certa forma na segurança alimentar (ARAUJO, 2013; DIAS, 2010), agrobiodiversidade e resgate de características negligenciadas ao longo da domesticação da cultura (MCCOUCH, 2004; BERGOUGNOUX, 2014).

Nesse sentido, é de extrema importância o desenvolvimento de trabalhos de melhoramento que buscam contrapor o padrão atual, como o aqueles voltados a sistemas sustentáveis, que buscam diversidade e adaptabilidade nessas áreas, pela incorporação de estratégias dentro dos programas de melhoramento, como a realização de cruzamentos com espécies de polinização aberta e de herança, trazendo consigo a ampliação da diversidade genética e a incorporação de

características que permitam a melhor ambientação da cultura.

O tomateiro apresenta suscetibilidade a várias condições de estresse abiótico, especialmente à seca e as altas temperaturas, o que limita consideravelmente o desenvolvimento das variedades e inviabiliza sua produção, tornando-se imprescindível o estudo das respostas fisiológicas e os mecanismos de tolerância da cultura quando submetida a essas condições, visando avaliar e melhorar as variedades existentes (ÇELIK *et al.*, 2017). Além disso, pouco se sabe sobre a herdabilidade dessas características, sendo que, a estimação dos parâmetros genéticos pode servir de subsídio para programas de melhoramento voltados a melhor adaptação da cultura em áreas de produção agroecológica.

Desse modo, o objetivo do presente estudo foi analisar a resposta à seca da geração F2, dos genitores e dos retrocruzamentos, oriundos de dois cruzamentos, a fim de estimar os parâmetros genéticos de caracteres morfológicos e fisiológicos no estágio vegetativo.

2 REVISÃO DE LITERATURA

2.1 MELHORAMENTO GENÉTICO DO TOMATEIRO

O tomateiro tem origem na região andina, iniciando no Equador e contemplando porções do Peru e do Chile (CHETELAD *et al.*, 2009). No entanto, o local de sua domesticação ainda não é conclusivo, existem duas teorias a respeito: a mexicana e a peruana (BERGOUGNOUX, 2014). De acordo com Blanca *et al.* (2012), realizando estudos sobre a origem do tomateiro, a sua domesticação iniciou na região andina e foi finalizada na Mesoamérica, sendo que os espanhóis adquiriram essas plantas antes de serem exportadas para as demais regiões do mundo.

A partir da domesticação do tomateiro e as pesquisas voltadas ao melhoramento genético da espécie em todo o mundo, cultivares e formas diferentes do tomateiro foram sendo obtidas. Essas variedades modernas (principalmente híbridas) são encontradas atualmente em diversas formas, cores e tamanhos (BAI; LINDHOUT, 2007). No entanto, a domesticação é caracterizada por ocasionar modificações nas características morfológicas e fisiológicas quando comparadas aos seus ancestrais selvagens, sendo geralmente essas alterações, concentradas em hábitos de crescimento reduzidos, maior precocidade, diminuição da capacidade de dispersão de sementes e aumento de diferentes características estéticas na cultura (BERGOUGNOUX, 2014).

Os objetivos do melhoramento genético para a cultura do tomateiro sofreram mudanças com o passar dos anos. Na década de 1970, o aumento da produtividade era um dos principais fatores considerados pelos melhoristas. Já na década de 1980 o tempo de prateleira ganhou importância e na década de 1990 as melhorias foram focadas na qualidade dos frutos, especialmente no sabor e nas características nutricionais. Atualmente os objetivos gerais no melhoramento da cultura são focados em maior produção, qualidade dos frutos e a resistência a doenças e pragas (ACQUAAH, 2012).

Dentre os métodos de melhoramento utilizados para a cultura do tomateiro, o método genealógico, também chamado de método de pedigree, tem

destaque de utilização, especialmente visando melhorias de características qualitativas, com caracteres facilmente identificáveis. Esse método é amplamente utilizado em plantas autopolinizadas, apresentando como principal diferença dos demais métodos (seleção massal ou seleção de linha pura), a capacidade de geração de variabilidade no processo de seleção (ACQUAAH, 2012).

Estudos a partir do método de pedigree têm sido realizados com a cultura do tomateiro, para o desenvolvimento de novas variedades com os mais variados objetivos. Martínez-Vázquez *et al.* (2017), avaliaram o potencial reprodutivo de linhas nativas em combinação com linhas comerciais a partir desse método, encontrando um germoplasma com alto potencial para geração de variedades híbridas ou de polinização aberta em programas de melhoramento genético de tomateiro. Koutsika-sotiriou *et al.* (2016) realizaram estudo visando o desempenho da estabilidade de produção e qualidade de linhas de tomateiro, sendo que linhagens apresentaram diferenças em termos de produtividade e adaptabilidade em ambientes *in situ* e *ex situ*, o que sugere potencial para o desenvolvimento de linhas com diferentes rotas de comercialização, como uma cultivar de Denominação de Origem Protegida ou uma linhagem endogâmica.

Independentemente dos objetivos, a produção do tomateiro tem sido bem-sucedida, segundo Barone *et al.* (2009), isso pode ser atribuído em grande parte aos esforços desenvolvidos em instituições públicas e empresas privadas para obter novas variedades, capazes de atender as necessidades dos agricultores, processadores e consumidores. No entanto, os estudos brasileiros relacionados ao melhoramento genético do tomateiro por empresas multinacionais vêm diminuindo ano a ano, sendo o interesse por parte das mesmas apenas adaptar para o Brasil, híbridos produzidos em outros países (MELO; VILELA, 2005).

Além disso, quando nos referimos ao desenvolvimento de variedades adaptadas às condições agroecológicas, esse número é ainda menor, desestimulando e/ou dificultando a condução da cultura pelos agricultores. Segundo Van Bueren *et al.* (2011), até mesmo em países desenvolvidos o número de variedades adaptadas ao sistema de produção orgânico é reduzido, estima-se que mais de 95% da agricultura orgânica nesses países é realizada com variedades de culturas para cultivo convencional, obtidas a partir da seleção em programas de melhoramento.

A agricultura continua em evolução, com novos desafios centrados no âmbito econômico, político e social, causando impactos diretos na sociedade e no meio ambiente. Os sistemas de produção na atualidade apresentam a utilização exacerbada de insumos provenientes de combustíveis fósseis, mudanças tecnológicas e climáticas. A agroecologia nesse contexto pode ser considerada um movimento social, que apresenta como objetivo central a transformação de uma agricultura altamente dependente desses combustíveis fósseis e insumos externos em uma alternativa mais sustentável baseada na capacidade humana de trabalhar com a natureza e os recursos renováveis disponíveis nas áreas agrícolas (FRANCIS, 2015).

A diminuição de nutrientes essenciais para a agricultura, como o fósforo e a escassez de fontes de energia não renováveis, está intimamente relacionada ao aumento de pesquisas voltadas a uma agricultura mais eficiente na utilização de recursos limitados. Por esse motivo, o melhoramento genético nos últimos anos vem aumentando o interesse em melhorar a eficiência no uso de nitrogênio e água, estando estas características no topo de importância das recentes pesquisas da área (FRANCIS, 2015).

Geralmente as cultivares comerciais de tomateiro são desenvolvidas na atualidade para sistemas que utilizam elevada quantidade de insumos externos, situação amplamente verificada nos sistemas convencionais (RONGA *et al.*, 2015). No entanto, os sistemas orgânicos de produção geralmente demandam de insumos adquiridos a partir de matéria orgânica com suprimentos de nitrogênio e fósforo obtidos através da mineralização de nutrientes, sendo que a disponibilidade de macronutrientes durante o crescimento da cultura apresenta diferenças significativas daqueles encontrados nos sistemas convencionais (VAN BUEREN *et al.*, 2011).

Desse modo, por mais que as metas empregadas para o setor de orgânicos, tais como rendimento, resistência ao estresse biótico e abiótico e as qualidades sensoriais esperadas pela maioria dos consumidores, não apresentem diferenças das metas do melhoramento convencional, é essencial que tais características sejam expressas sob condições de baixo uso de insumos, já que não podem ser garantidas essas características para o setor agroecológico por meio de uma seleção com alto uso de agroquímicos (VAN BUEREN *et al.*, 2011).

Isso se deve, pois a evolução das espécies ocorreu em condições climáticas extremas de temperatura e luz, enquanto que a domesticação foi obtida

em condições ambientais favoráveis. A partir disso, a seleção de plantas com maior produtividade culminou em culturas que não expressam essas qualidades em áreas sob condições de estresses. Assim, um ambiente adequado para um genótipo pode não ser para outro, variando conforme a constituição genética e a resposta adaptativa da espécie ao meio (PEREIRA, 2016).

Geralmente leva-se 10 anos ou mais de cruzamentos para se obter novas variedades de culturas para sistemas orgânicos, sendo essencial identificar as principais características que limitam as variedades existentes em cada situação e utilizá-las nos programas de melhoramento, com o subsequente compartilhamento dos resultados aos melhoristas públicos e comerciais (VAN BUEREN *et al.*, 2011).

Nesse sentido, a utilização de estratégias nos programas de melhoramento de tomateiro para obtenção de variedades de boa qualidade e produtividade, adaptadas às condições de clima e manejo adotadas pelos produtores de determinada região são necessárias, especialmente quando nos referimos àqueles com dificuldades em viabilizar a prática do cultivo em áreas de produção agroecológica.

2.2 BIOLOGIA REPRODUTIVA

O sistema reprodutivo das espécies vegetais, em especial o tomateiro, desempenha um papel fundamental para a ampliação da diversidade genética das espécies, sendo uma característica importante na realização dos cruzamentos, constituindo uma estratégia para manter e acrescentar a variabilidade genética nos programas de melhoramento (BERGOUGNOUX, 2014). A biologia reprodutiva das plantas está intimamente relacionada ao método de melhoramento a ser empregado nos programas de melhoramento. Geralmente para o tomateiro os métodos empregados são o genealógico, populacional e descendência de uma única semente (SPAGNUOLO *et al.*, 2016).

A cultura do tomateiro é considerada autógama, apresentando flores pequenas e inflorescências geralmente curtas e simples, os segmentos da corola são de coloração pálida, anteras curtas e a superfície do seu estigma não é projetada para muito além da ponta do cone de anteras, tudo isso contribui para seu

alto nível de autopolinização (BEDINGER *et al.*, 2010). No entanto as espécies silvestres ancestrais do tomateiro (*S. Lycopersicum*) fornecem uma grande diversidade de sistemas de cruzamento e biologia reprodutiva, o que sugere que algumas dessas espécies apresentem uma taxa de fecundação cruzada mais elevada (RICK, 1988).

Apesar dos menores rendimentos e qualidade alimentar que geralmente caracterizam esses antepassados selvagens e variedades primitivas, eles são fontes de variabilidade genética contribuindo para fornecer a base da qual as variedades modernas são construídas. Essas variedades são heterogêneas e apresentam alelos esquecidos que podem se tornar interessantes para os programas de melhoramentos (MCCOUCH, 2004).

Nos programas de melhoramento, a retirada do pólen é uma etapa importante para efetuar os cruzamentos entre espécies, sendo necessário que a planta vibre sem causar danos e ao mesmo tempo seja eficiente na retirada e coleta do pólen. A polinização por vibração é importante para a cultura do tomateiro, já que suas flores apresentam anteras poricidas, necessitando de vibração para que ocorra a liberação do pólen (BUCHMANN, 1983). Os principais responsáveis pela eficiência da polinização nessa cultura, são os insetos, especialmente as abelhas, sendo comprovada a maior produtividade desses frutos quando polinizados por esses agentes polinizantes (MACIAS-MACIAS *et al.*, 2009).

As características florais do tomateiro são influenciadas pelo ambiente. O estresse térmico, por exemplo, pode interferir na viabilidade e liberação dos grãos de pólen, afetando diretamente o conjunto de frutos a serem produzidos (SATO *et al.*, 2006). Os grãos de pólen necessitam de acumulação de reservas suficientes para serem viáveis. Os autores concluíram que o estresse por temperatura não afeta o transporte de carboidratos da fonte para as anteras, no entanto, influencia na hidrólise da sacarose impedindo que o pólen tenha um desenvolvimento normal, diminuindo sua viabilidade.

Outros trabalhos tem relatado resultados semelhantes, Pressman *et al.* (2002), realizaram um estudo que mostra que a exposição contínua de plantas de tomate 'Trust' a altas temperaturas reduz o número, a germinação e a viabilidade de grãos de pólen. Em contrapartida em trabalho realizado por FIRON *et al.* (2006), avaliando a viabilidade de grãos de pólen em cultivares de tomate tolerantes ao calor, mostrou que estas mantêm uma maior concentração de carboidratos sob

condições de estresse do que aquelas consideradas sensíveis a essa condição.

Todas as características reprodutivas do tomateiro, incluindo a interferência ambiental e genética envolvidas no seu desenvolvimento devem servir de subsídio aos programas de melhoramento, para possibilitar a melhor forma de manejo e retirada do pólen na realização dos cruzamentos e também permitir a escolha do melhor método a ser empregado, para obtenção do objetivo final. Sendo o método de melhoramento influenciado, pois o fluxo gênico depende diretamente da forma reprodutiva das espécies, influenciando os objetivos e a metodologia a ser empregada em cada caso (PINTO, 1995).

2.3 VARIEDADES DE POLINIZAÇÃO ABERTA

O melhoramento genético seguindo uma visão evolutiva induziu o surgimento de modificações fisiológicas e morfológicas na cultura do tomateiro. No entanto, as seleções artificiais culminaram na redução da variabilidade genética da cultura (BERGOUGNOUX, 2014). Sendo um dos principais desafios do melhoramento genético em espécies desse gênero buscar por genes com características de interesse que promovam a qualidade dos frutos sem que a capacidade de produção dessas plantas seja perdida (MATTEDI *et al.*, 2011).

A limitação da variabilidade genética do tomateiro está principalmente ligada à sua biologia reprodutiva, por ser considerada uma espécie autógama, os cruzamentos realizados entre indivíduos diferentes foram escassos e as plantas resultantes apresentaram características fenotípicas semelhantes aos pais (BERGOUGNOUX, 2014). Assim, os tipos de produtos encontrados atualmente no mercado brasileiro ainda são limitados, constituídos por híbridos com elevado custo, e com características sensoriais e visuais semelhantes, reduzindo as opções tanto para os produtores quanto consumidores (VARGAS *et al.*, 2015).

Atualmente, as empresas de melhoramento de tomateiro desenvolvem ininterruptamente novas cultivares com valor agregado, sendo o tempo médio entre renovações de aproximadamente cinco anos. Isso torna o mercado de sementes competitivo e as empresas obtêm retorno sobre seus investimentos no aumento do valor das suas sementes. O valor agregado, geralmente é voltado ao mercado de

tomate fresco, sendo o custo de sementes destinadas à indústria de processamento muito menor se comparadas ao mercado de tomate fresco (BAI; LINDHOUT, 2007).

As empresas privadas apresentam o interesse em desenvolver híbridos, para a possibilidade de exploração da heterose e a combinação de resistência a vários estresses bióticos e abióticos. No entanto, elas também apresentam interesses econômicos, garantindo que os agricultores comprem sementes a cada ciclo, já que ao contrário das variedades de polinização aberta, as sementes híbridas perdem o vigor e uniformidade se armazenadas e semeadas em plantios posteriores (DIAS, 2010).

Desse modo, os agricultores familiares se deparam com problemas de elevado custo e dependência dessas sementes. Aproximadamente 50% dos produtores de hortícolas no mundo não apresentam condições financeiras de comprar sementes híbridas a cada ciclo, afetando significativamente a produção dessa cultura, já que são responsáveis pela produção de 15 a 20% das olerícolas do mundo, alimentando quase um bilhão de pessoas na Ásia, América Latina e África (DIAS, 2010).

Em 2007 o valor aproximado do mercado de sementes de hortaliças, levando-se em consideração os preços pagos pelos produtores foi de R\$ 300 milhões. Sendo que o tomate, cebola, alface, melancia, milho doce, cenoura, abóbora, coentro, pimenta doce, melão, couve-flor e pepino representam 85% do total de sementes encontradas no mercado. Deste grupo, as sementes de cultivares de polinização aberta representam apenas 18%, já as consideradas híbridas 82%. (MELO, 2011).

Nesse sentido, o trabalho com cultivares de polinização aberta se torna uma alternativa promissora, sendo possível a sua multiplicação sem o agricultor atrelar a produção a compras de sementes de empresas, auxiliando de certa forma a segurança alimentar (DIAS, 2010; ARAUJO, 2013), pela contribuição ao acesso físico e econômico, de alimentos seguros e nutritivos, a uma quantidade suficiente, sob diferentes condições de clima ou crise econômicas, atendendo as necessidades da população para uma vida mais saudável (FAO, 1996).

Além disso, as variedades de polinização aberta contribuem para a agrobiodiversidade e o resgate de características perdidas ao longo da domesticação da cultura (MCCOUCH, 2004; BERGOUGNOUX, 2014) e ainda permitem atingirem rendimentos adequados com menor exigência de insumos, o

que reduz os custos de produção, possibilitando maiores oportunidades de investimento na propriedade (DIAS, 2010).

O grande impasse relatado na literatura quando comparadas as variedades de polinização aberta aos híbridos é a sua menor produtividade (ANTONINI *et al.*, 2002), adaptação ao ambiente, eficiência nutricional (KOUTROUBAS *et al.*, 2008) e resistência aos principais patógenos (CARVALHO *et al.*, 2015). No entanto, esse tipo de característica nem sempre se valida. Toledo *et al.* (2011) comparando a produtividade e qualidade de frutos de tomateiros híbridos e de polinização aberta, em cultivo orgânico, constatou que embora o híbrido Marguerita® tenha apresentado uma maior produção, as cultivares de polinização aberta 'Chadwick Cherry' e 'Pitanga Vermelha' atingiram uma produção semelhante às demais cultivares e maiores quantidades de frutos comerciais da classe gigante e grande, apresentando melhor padrão de mercado.

Outros estudos foram, desenvolvidos com a cultura do tomateiro, no intuito de obter variedades de polinização aberta melhoradas. Horneburg; Becker (2011) realizaram estudos para obtenção de variedades de polinização aberta resistentes à requeima (*Pytophthora infestans*), para utilização em áreas de produção orgânica, obtiveram como resultado famílias F2 promissoras para resistência a doenças, sem afetar a capacidade produtiva das plantas e suas características qualitativas.

As variedades de polinização aberta também apresentam uma importância significativa na diversidade genética, sendo que nos últimos 50 anos os recursos genéticos vegetais estão desaparecendo em uma escala global, a uma taxa de 1,5-2% ao ano. Isso é em grande parte resultado do incentivo da uniformidade e do cultivo extensivo de cultivares híbridas consolidadas por grandes corporações (DIAS, 2010).

As cultivares domesticadas manifestam características específicas, sendo os frutos grandes, cor intensa e o aroma características são frequentemente mantidas e selecionadas pelos melhoristas por razões estéticas. No entanto, essa seleção humana pode resultar em atributos fenotípicos exagerados e que podem dar a impressão de ser, de maneira geral, mais diverso do que as populações selvagens das quais foram originados, mas que representa um tipo de gargalo genético. Além disso, as cultivares são manejadas em ambientes com maior uniformidade do que as espécies selvagens estreitando ainda mais o grupo genético (MCCOUCH, 2004).

Essa última característica tem destaque quando nos referimos a produções agroecológicas, que necessitam de variedades com estabilidade e adaptadas as condições da região. Espécies de polinização aberta são altamente heterogêneas e geralmente são selecionadas visando ambientes agrícolas com baixos rendimentos, porém mais estáveis, sendo essa característica importante considerando-se a flutuação ambiental (MCCOUCH, 2004). Já que a adaptação de variedades a um clima imprevisível é obtida a partir de uma comunidade de plantas com maior polimorfismo, onde a capacidade máxima de adaptação em nível populacional é atingida por meio dos diferentes indivíduos de uma comunidade (KOUTSIKA-SOTIRIOU *et al.*, 2016).

2.4 ESTRESSE HÍDRICO E O TOMATEIRO

O estresse hídrico é um dos fatores climáticos mais prejudiciais para as culturas, limitando o crescimento, produtividade e rendimento das plantas. Sendo o uso irracional de recursos naturais e as mudanças na temperatura global as principais condições para a seca. Nos próximos anos estima-se que as áreas submetidas a esse tipo de estresse aumentem gradativamente, em seguimento a redução dos recursos hídricos sustentáveis e do acréscimo da falta de água em longo prazo (ÇELIK *et al.*, 2017). O tomateiro apresenta suscetibilidade a várias condições de estresse abiótico, especialmente a seca e as altas temperaturas, limitando o desenvolvimento das variedades consideravelmente, tornando-se imprescindível o estudo das respostas fisiológicas e os mecanismos de tolerância da cultura quando submetida a essas condições, visando avaliar e melhorar essas características nas variedades existentes (ÇELIK *et al.*, 2017).

Conhecer as adaptações fisiológicas de um grupo de espécies quando submetidos à seca pode auxiliar na determinação da importância do clima como o fator determinante na evolução das espécies selvagens e possibilita os ajustes nos caracteres das variedades quanto à tolerância à seca, para melhor adaptação da cultura (EASLON; RICHARDS, 2009). No caso do tomateiro, as espécies selvagens geralmente são adaptadas a distintos tipos de climas e de solo, sendo potencialmente úteis para o desenvolvimento de variedades mais tolerantes a

estresses abióticos, insetos (BERGOUGNOUX, 2014; HALIŃSKI, 2015) e doenças (SINGH *et al.*, 2017).

A capacidade de adaptação à seca dessas variedades selvagens de tomateiro está sendo estudada, Rocha *et al.* (2016), comparando genótipos de tomateiro resultantes do cruzamento interespecífico entre *Solanum pennellii* e *Solanum lycopersicum*, concluíram que a espécie silvestre *S. pennellii* apresenta tolerância à seca pela elevada temperatura foliar, baixa transpiração e baixa condutância estomática, sendo que os demais genótipos avaliados apresentaram resultados similares, indicando potencial para futuros programas de melhoramento visando tolerância a estresse hídrico.

No entanto, os estudos voltados ao melhoramento tradicional para resistência à seca na cultura do tomateiro são escassos, sendo que essa característica é governada por vários genes com efeito aditivo, o que dificulta o estabelecimento de caracteres que definem os genótipos com maior tolerância ao estresse, além disso, existe uma forte interação entre os genes que controlam a tolerância à seca e a capacidade produtiva das culturas (FITA *et al.*, 2015; ASHRAF, 2010). No entanto, segundo Ashraf (2010) o método de melhoramento tradicional permite identificar a variabilidade genética para a tolerância à seca entre genótipos e introduzir essa característica com diferentes formas de cruzamentos entre linhagens com características de interesse, sendo que um grande número de melhoristas em diferentes centros de pesquisa internacionais obtiveram resultados positivos no desenvolvimento de cultivares tolerantes ao estresse hídrico em várias culturas de importância econômica.

O Centro Internacional de Pesquisa Agrícola em Áreas Secas (ICARDA - The International Center for Agricultural Research in Dry Areas), por exemplo, desenvolveu uma variedade de cevada tolerante ao estresse hídrico através do cruzamento da espécie com uma linhagem selvagem da Palestina, sendo que a nova variedade produziu 50% mais grãos quando comparada as cultivares comuns sob condições de seca (ASHRAF, 2010). Estudos também estão sendo desenvolvidos com a cultura do arroz, como o estudo de Verulkar *et al.* (2010) que desenvolveram uma rede de seleção para validar os métodos de triagem de genótipos sob condições de seca e desenvolver variedades com potencial de produção aliados a uma melhor tolerância ao estresse, como resultado as linhas tolerantes desenvolvidas foram lançadas em vários estados, indicando que a

seleção de rendimento sob estresse foi efetiva para a geração de cultivares tolerantes ao estresse hídrico.

Para a obtenção de plantas com tolerância à seca, é necessário o conhecimento dos mecanismos fisiológicos e genéticos em distintos estágios de desenvolvimento da cultura (ASHRAF; FOOLAD, 2007). A capacidade de uma planta manter maior teor de água nos tecidos em condições de seca é resultado de características adaptativas que envolvem a diminuição de perda de água e a sua otimização na absorção (BASU *et al.*, 2016). Plantas quando submetidas ao estresse hídrico apresentam alterações no metabolismo e no crescimento, dependendo da capacidade de tolerar a duração e nível de estresse no qual são submetidas (PATANÈ *et al.*, 2016).

Características como diminuição da área estomática e o conteúdo de sacarose se mostram fatores importantes na determinação da resistência à seca para a cultura do tomateiro (ZHOU *et al.*, 2017). Os estômatos podem ser considerados válvulas que controlam as trocas gasosas das plantas, especialmente CO₂ e O₂, otimizando a fotossíntese e reduzindo a perda de água pelo controle da transpiração (DASZKOWSKA-GOLEC; SZAREJKO, 2013).

A acumulação de solutos também pode ser observada com frequência em plantas como uma maneira de protegê-las dos efeitos danosos causados pela seca (ASHRAF; FOOLAD, 2007). Esses solutos agem como moléculas de defesa antioxidante, contribuindo como estabilizadores de enzimas e proteínas, prevenindo danos causados pelos níveis excessivos de espécies reativas de oxigênio (ROS), auxiliam na manutenção da integridade de membranas celulares e agem como osmólitos, auxiliando no equilíbrio hídrico das plantas (HAYAT *et al.*, 2012).

Um dos aminoácidos mais estudados e que está diretamente relacionada com o estresse hídrico é a prolina, estudos indicam que a maior concentração dessa substância é encontrada em plantas mais tolerantes ao estresse hídrico do que aqueles genótipos considerados suscetíveis (HAYAT *et al.*, 2012; PATANÈ *et al.*, 2016; LANDI *et al.*, 2017).

No entanto, a capacidade de acumulação desse aminoácido, não é encontrada suficientemente em todas as plantas, assim são consideradas abordagens para aumentar a produção desses compostos, já que desempenham um papel importante na tolerância ao estresse. O uso de melhoramento tradicional para desenvolver variedades com essas habilidades são válidos, porém apesar da

presença de considerável variação genética na produção natural desses compostos, pouco se sabe sobre a sua base genética, por exemplo, a herdabilidade dessa característica (ASHRAF; FOOLAD, 2007).

As modificações na morfologia da planta também são notadas quando submetidas à seca, o sistema radicular, por exemplo, continua a crescer mesmo sob essa condição. Geralmente o desenvolvimento da raiz primária não é afetado, mas as raízes laterais apresentam um crescimento significativamente reduzido. Isso ocorre, pois as enzimas relacionadas com a morfologia da raiz são induzidas e as proteínas estruturais diminuem, induzindo crescimento radicular para aumentar a superfície de absorção de água (BASU *et al.*, 2016). No entanto, o aumento de raízes laterais e formação de pelos radiculares são respostas adaptativas mais pronunciadas em alguns genótipos (RAMAMOORTHY *et al.*, 2017; KULKARNI; PHALKE, 2009).

Quando expostas a estresse hídrico, as plantas também apresentam redução de crescimento e desenvolvimento. As plantas necessitam de energia, água e nutrientes para um bom crescimento, assim o estresse reduz o crescimento a níveis considerados abaixo do ótimo (CRAMER *et al.*, 2013). Isso foi observado por Khan *et al.* (2015) em que a altura de plantas de tomateiro submetidas a seca durante duas semanas apresentou uma média inferior quando comparadas a plantas hidratadas, o mesmo foi notado a partir do crescimento relativo com base na matéria fresca e seca das plantas.

A partir do exposto, o estudo das características fisiológicas e morfológicas em genótipos de tomateiro quando submetido a estresses abióticos, em especial à seca, são ferramentas importantes para se considerar potenciais progênies a serem inseridas nos programas de melhoramento tradicional. Além disso, pouco se sabe sobre a herdabilidade dessas características, sendo que, a estimação dos parâmetros genéticos pode contribuir para programas de melhoramento voltados à melhor adaptação da cultura.

2. 5 PARÂMETROS GENÉTICOS

Caracterizar a morfologia das plantas e estimar os parâmetros

genéticos é importante quando se deseja gerenciar, selecionar e realizar a certificação de cultivares obtidas por meio de programas de melhoramento genético (CRUZ *et al.*, 2014). Além disso, os parâmetros genéticos e fenotípicos servem de auxílio para os melhoristas na tomada de decisão sobre o método mais adequado em cada situação. Essas estimativas podem ser determinadas de acordo com as variâncias ou médias, sendo a estimativa por meio das variâncias a mais utilizada, já que as médias podem influenciar nos resultados se os alelos dominantes atuarem em sentidos opostos, gerando um valor final nulo. A variância também permite estimar a herdabilidade e o ganho esperado na seleção (RAMALHO *et al.*, 1994).

A herdabilidade tem o princípio estatístico de dividir a variância, sendo que a partir de um caractere variável, se tem uma variância e esta pode surgir a partir de diferentes causas (BROOKFIELD, 2012). Nesse sentido a variância pode ser considerada a quantidade de variação existente entre indivíduos, sendo que esta pode ser dividida em diferentes componentes, a exemplo, a variância fenotípica, ambiental, aditiva e genética (FALCONER, 1960).

A variância fenotípica é descrita como a variação que observamos em um fenótipo, sendo que os principais contribuintes para essa variação são as diferenças ambientais e as diferenças presentes no gene dos indivíduos. Já a variância ambiental representa todas as fontes de variação que são consideradas de causas não genéticas (BROOKFIELD, 2012). No entanto, a variância aditiva é considerada a de maior importância dentre as demais, pois representa a principal causa da semelhança entre parentes, o que influencia na resposta da população na seleção. Além disso, a partir da relação da proporção da variância genética aditiva e variância fenotípica total, pode-se estimar a herdabilidade (FALCONER, 1960; CRUZ *et al.*, 2014).

A herdabilidade é utilizada para definir o quanto de variação fenotípica pode ser herdada. No entanto, devemos ressaltar que o valor genotípico será o maior responsável por influenciar a próxima geração, sendo importante determinar que parte dessa variação fenotípica é conferida a variação genética, isso é possível através da aferição da herdabilidade (FALCONER; MACKAY, 1996; CRUZ *et al.*, 2014). Sendo que altas estimativas de herdabilidade possibilitam a efetividade de seleção para uma determinada característica nas primeiras gerações dos programas de melhoramento (ABDEL-HALEEM *et al.*, 2018).

A herdabilidade representa os caracteres herdados pela prole e pode

ser útil para características que em parte são afetadas por diferenças genéticas e em parte por diferenças de causas ambientais (BROOKFIELD, 2012). Esta pode ser dividida em sentido amplo e sentido restrito. Sendo que a herdabilidade no sentido amplo é a relação da variância genotípica pela fenotípica e a variância no sentido restrito é determinada pela relação da variância genética aditiva pela fenotípica (ALLARD, 1971).

A herdabilidade no sentido restrito pode ser considerada a de maior importância para os programas de melhoramento, pois quantifica a proporção aditiva da variância genética que será passada para a geração seguinte (MOOSE; MOOM, 2008). Muitos autores utilizam-se dessa estimativa para auxiliar na tomada de decisão nos programas de melhoramento, a exemplo, El-Gabry *et al.* (2014) avaliando cinco cultivares de tomate e seus híbridos, estimaram a herdabilidade no sentido restrito para caracteres importantes na cultura, sendo que a forma do fruto, o número de lóculos por fruto, espessura do pericarpo e o peso do fruto apresentaram herdabilidade alta ou intermediária e a altura da planta, sólidos solúveis totais e número de ramos primários apresentaram herdabilidade baixa.

No entanto, é importante ressaltar que como a herdabilidade não é uma característica única a ser considerada no caráter, mas também de uma população, das características do ambiente onde os indivíduos se encontram, qualquer modificação nos componentes de variação pode influenciar na interpretação dos valores (FALCONER, 1960). Algumas características podem ser facilmente estudadas nas culturas, pois apresentam poucas variantes genéticas (qualitativos), o que facilita a manipulação e distinção.

No entanto, caracteres considerados multifatoriais (quantitativos) são mais complexos, esses caracteres são afetados em parte por diferenças ambientais e são controlados por vários genes, sendo que cada um contribui com uma parcela da expressão fenotípica, o que dificulta essa análise. Além disso, a variação genética é a soma de efeitos das diferenças existentes em muitos locus, por esse motivo, o conceito de herdabilidade tem utilidade (BROOKFIELD, 2012; ACQUAAH, 2015). Abreu *et al.* (2008), por exemplo, realizou estudo de herança de resistência a *Phytophthora infestans* em tomateiro resultante do cruzamento entre tomate comercial e selvagem, a fim de se determinar se essa característica era controlada por muitos genes, e concluíram que a curva de progresso dessa doença embora com alta variabilidade, apresenta herdabilidade baixa, tendo um efeito poligênico, e

sendo herdado quantitativamente, o que evidencia que o ambiente no qual a planta será selecionada deve apresentar maior controle para efetividade da seleção.

Em espécies de herança, espera-se que a herdabilidade seja menor, pois na natureza essas plantas são adaptadas a distintos ambientes, o que aumenta a variância ambiental e reduz a variância fenotípica. No entanto, a variação genética aditiva pode ser dependente do meio no qual as plantas se desenvolvem. Assim, plantas selvagens adaptadas para um tipo específico de ambiente quando comparadas às mesmas espécies desenvolvidas em laboratório, podem apresentar um efeito maior sobre o caractere em estudo, o que pode tornar a variância genética maior na natureza, mesmo se essas populações apresentarem genes idênticos (BROOKFIELD, 2012).

A partir do exposto, nota-se a importância de estudos voltados à genética quantitativa no melhoramento genético das culturas, pois o entendimento das consequências genéticas envolvidas ao se realizar a identificação, acumulação e perpetuação de genes favoráveis através dos parâmetros genéticos, permite identificar a natureza dos genes envolvidos nos processos e a eficiência de diferentes métodos de seleção (CRUZ *et al.*, 2014).

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1 LOCAL DE EXECUÇÃO

A execução do presente estudo foi realizada na Área Experimental da Universidade Tecnológica Federal do Paraná, localizada na cidade de Pato Branco-PR, com uma latitude 26° 06' 59"S, longitude 52° 40' 59"W e com altitude de 721,80 m, sendo o clima caracterizado do tipo Cfa subtropical úmido, segundo classificação climática de Köppen.

3.2. CRUZAMENTOS E RETROCRUZAMENTOS

3.2.1 Escolha dos genitores

Os genótipos empregados foram escolhidos com base em suas características fenotípicas, visando obter frutos considerados de melhor aceitação para o mercado consumidor e ao mesmo tempo empregar variedades de herança aos cruzamentos para o incremento de variabilidade genética dentro da pesquisa. Dentre os atributos considerados como mais aceitos pelo mercado consumidor foi considerada a coloração de frutos vermelho, forma arredondada, maior firmeza, frutos carnosos e sabor intenso (OLTMAN; JERVIS; DRAKE, 2014).

Foram utilizados dois acessos obtidos a partir do Banco Ativo de Germoplasma de Tomateiro da UTFPR - Câmpus Pato Branco (UTFPR_2037 e UTFPR_2016) e um híbrido comercial. As combinações foram efetuadas na forma de cruzamentos simples utilizando-se o híbrido como parental masculino, resultando em 2 combinações: (Acesso UTFPR_2037 x Híbrido A) e (Acesso UTFPR_2016 x Híbrido A).

O genitor UTFPR_2037 é considerado um tomate de polinização aberta, com frutos de coloração vermelha, sabor intenso, carnoso e suculento, hábito de crescimento indeterminado, rendimento estável, com boa adaptação a climas secos e com altas temperaturas. O tomateiro UTFPR_2016 é considerado de

polinização aberta, com frutos de coloração vermelha, formato e fruto arredondado, de tamanho médio a grande, carnosos e firmes, crescimento indeterminado e com bom desenvolvimento em climas quentes e secos. O Híbrido comercial apresenta crescimento indeterminado, com potencial produtivo, frutos de coloração vermelha, redondos, firmes, de tamanho médio a grande, apresenta resistência alta a vírus do mosaico, murcha de *Verticillium* e murcha de *Fusarium* e resistência intermediária a vírus vira cabeça e nematoides do gênero *Meloidogyne*.

3.2.2 Produção de mudas e transplântio

A fase de produção de mudas foi realizada em ambiente protegido, com cobertura de polietileno transparente de 150 µm, utilizando-se bandejas de poliestireno expandido de 128 células com substrato comercial. Quando as plantas atingiram aproximadamente 3 folhas verdadeiras foram transferidas para vasos plásticos com capacidade de 10 litros contendo uma proporção de 2:1 de solo e areia e 560 g de calcário para correção da acidez do solo.

Foram utilizados 2 vasos para cada genótipo por época de plantio, resultando em 8 vasos por genótipo. Com exceção do híbrido utilizado como parental masculino, no qual foram semeados 4 vasos por época de plantio, seguindo uma proporção de 2 parentais masculinos para cada parental feminino (2:1). Os genótipos foram plantados em 4 períodos escalonados de 15 em 15 dias, iniciando em agosto de 2016, a fim de se obter pólen disponível durante todas as etapas de polinização das plantas emasculadas. Os 24 vasos totais, foram dispostos em ambiente protegido com temperatura controlada a um espaçamento de 1,2 m entre as linhas e 0,6 m entre plantas dentro da linha. A cultura foi conduzida com auxílio de fitilhos em sistema vertical com duas hastes.

Foram realizadas adubações com cama de aviário e o fertilizante Yoorin Master® conforme necessidade da cultura e o sistema de irrigação empregado foi o de gotejamento a fim de utilizar a água de maneira racional e diminuir a incidência de doenças foliares na cultura.

3.2.3 Emasculação

A emasculação foi realizada retirando-se o cone de anteras e as pétalas das flores dos progenitores femininos com auxílio de uma pinça esterilizada com álcool (70%), deixando apenas o pistilo a mostra e ileso para receber o pólen. Esse procedimento foi realizado em botões florais do segundo racemo em diante, em botões florais na véspera da antese (2 a 3 dias antes da polinização), evitando a autofecundação dessas plantas (NASCIMENTO, 2014).

As flores emasculadas foram cobertas com pacotes de papel manteiga na intenção de proteger o pistilo e reduzir problemas com contaminação de pólen indesejável e foram identificadas com etiquetas contendo o cruzamento e a data da emasculação. As flores não emasculadas foram eliminadas da inflorescência a fim de diminuir problemas de contaminação (NASCIMENTO, 2014).

3.2.4 Retirada do pólen e a polinização

O manejo e a coleta do pólen foram realizados com auxílio de um vibrador elétrico manual em flores completamente abertas dos parentais masculinos. Os horários recomendados para a coleta do pólen são as primeiras horas da manhã (NASCIMENTO, 2011). No entanto, no presente estudo foi verificada maior liberação do pólen nas horas compreendidas entre 10h às 15h, o que permitiu adaptações da metodologia para a retirada do pólen nesses horários.

Após esse processo, o pólen foi transferido para as flores emasculadas (3 dias após emasculação), depositando o pólen contido em um microtubo com volume de 1,5 mL até o estigma das plantas. Sendo eliminadas todas as demais flores das inflorescências que apresentaram o cruzamento controlado (NASCIMENTO, 2011).

Após todo o procedimento cada flor recebeu uma etiqueta de identificação (parental feminino e masculino) e a data do cruzamento para um controle efetivo (NASCIMENTO, 2011). Além disso, as plantas recém-polinizadas foram cobertas com sacos de papel-manteiga para evitar contaminação com pólen indesejável.

3.2.5 Obtenção da geração F1

As sementes dos frutos maduros obtidos a partir dos cruzamentos entre parentais foram retiradas manualmente e fermentadas de 24 a 48 h. Após esse processo foi efetuada a lavagem, secagem em temperatura ambiente e armazenamento em câmara fria (JUHÁSZ *et al.*, 2008; NASCIMENTO *et al.*, 2011).

As plantas obtidas dos cruzamentos controlados foram conduzidas em vasos com capacidade de 10 litros, preenchidos com solo e cama de aviário, na proporção de 3:1, em ambiente protegido, no período de abril a agosto de 2017. Nessa etapa utilizou-se 20 plantas de cada um dos cruzamentos realizados e 5 plantas de cada um dos parentais, para a autofecundação controlada.

O primeiro cacho das plantas foi descartado, iniciando-se o processo de autofecundações do segundo cacho em diante (NASCIMENTO, 2014). Os racemos com as flores a serem autopolinizadas foram cobertas com pacotes de papel manteiga para evitar cruzamentos indesejáveis entre plantas, sendo estas vibradas semanalmente com auxílio de um vibrador manual elétrico, garantindo a autopolinização das flores e vingamento de frutos (SANTOS *et al.*, 2012).

Parte das sementes que não foram utilizadas para a obtenção da geração F1, foram armazenadas para plantio e avaliação no segundo ano, juntamente com a geração F2, pais e respectivos retrocruzamentos.

3.2.6 Retrocruzamentos

Para se realizar as análises correspondentes aos parâmetros genéticos, foram realizados 4 retrocruzamentos, sendo utilizadas 8 plantas por retrocruzamento, obtidos a partir do cruzamento (P1 x F1) e (P2 x F1), conforme representado abaixo:

Combinação 1: Acesso UTFPR_2037 x F1 (RC_{1:1}) e Híbrido A X F1(RC_{1:2})

Combinação 2: Acesso UTFPR_2016 X F1 (RC_{1:1}) e Híbrido A X F1 (RC_{1:2})

Esse processo foi realizado concomitante as autofecundações das plantas resultantes dos cruzamentos para obtenção da geração F1, utilizando-se preferencialmente o terceiro e quarto cacho das plantas para o processo de emasculação e polinização, resultando nos retrocruzamentos.

A emasculação e a polinização das plantas para obtenção dos retrocruzamentos foi desenvolvida de forma semelhante aos cruzamentos simples realizados para obtenção das sementes F1.

3.2.7 Obtenção da geração F2

A partir da autofecundação controlada das plantas F1 em ambiente protegido, foram obtidas as sementes que correspondem à geração F2. Sendo que para controle e garantia das autofecundações, os racemos florais foram cobertos com pacotes de papel manteiga antes da antese e mantidos até o início do desenvolvimento dos frutos. Além disso, as flores completamente abertas foram vibradas garantindo vingamento dos frutos (SANTOS *et al.*, 2012). As sementes resultantes dos frutos obtidos a partir desse processo foram semeadas em bandejas de poliestireno expandido de 200 células com substrato comercial em ambiente protegido dando origem a duas gerações F2, sendo uma delas obtida a partir da autofecundação do cruzamento entre o acesso UTFPR_2037 e o Híbrido comercial (Cruzamento 1) e outra obtida do cruzamento do acesso UTFPR_2016 e o híbrido comercial (Cruzamento 2).

3.3. ESTRESSE HÍDRICO

As avaliações referentes ao estresse por deficiência hídrica foram realizadas utilizando-se 100 plantas da geração F2, 8 plantas de cada parental, 8 plantas de cada retrocruzamento (RC_{1:1} e RC_{1:2}) e 15 plantas para cada geração F1, totalizando 162 plantas de seis populações (F1, F2, RC_{1:1}, RC_{1:2}, P1 e P2) para cada

cruzamento. As mudas foram irrigadas diariamente por 20 dias após a semeadura, quando foram transferidas e conduzidas em recipientes de 700 ml, utilizando-se uma proporção de 3:1 de solo e cama de aviário (ambos peneirados) em ambiente protegido, sobre bancadas de metal.

As plantas foram mantidas na condição de 75-90% da capacidade de campo (CC) (SÁNCHEZ-RODRÍGUEZ *et al.*, 2010; CHEN *et al.*, 2013; YANG *et al.*, 2017), com regas diárias para um bom desenvolvimento por 65 dias em ambiente protegido. A temperatura e umidade dentro da estufa foram aferidas diariamente com auxílio de um Termo-Higrômetro Simpla - TH01. A temperatura média contabilizada pelo equipamento durante o desenvolvimento do trabalho foi de 26,3°C e a umidade de 59,5%.

Após esse período, as plantas foram submetidas a deficiência hídrica por um período de 20 dias em Câmara Fitotron® com temperatura máxima de 26 °C, temperatura média de 25 °C, temperatura mínima de 20 °C, fotoperíodo de 14/10 h (dia / noite), com $300 \pm 20 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e umidade relativa de 60%.

3.3.1 Capacidade de campo (CC)

A determinação da capacidade de campo foi realizada pelo método direto gravimétrico em laboratório, utilizando-se recipientes idênticos aos utilizados no experimento, em 4 repetições. Os recipientes foram preenchidos com solo, pesados com balança de precisão e colocados em uma bandeja com 2:3 de água até ficarem totalmente saturados por capilaridade. Após esse processo os recipientes foram retirados da bandeja e ao término da drenagem da água não retida (48h) foram novamente pesados, para determinação da capacidade de campo através da diferença entre o peso úmido e o peso seco das amostras (SOUZA *et al.*, 2002).

Durante o experimento foram utilizados a média de peso dos recipientes referência para controle da capacidade de campo no decorrer das etapas. Ao final do estresse hídrico, a capacidade de campo estava em 25%, sendo

que nessa condição foram realizadas as avaliações morfológicas e fisiológicas. Esse valor foi determinado a partir das mudanças de fenótipo observadas entre os parentais, que se tornaram expressivos no 20º dia interrupção do fornecimento de água, tais como a murcha, amarelecimento e abscisão foliar.

3.3.2 Caracteres morfológicos

A quantificação da matéria fresca e seca das plantas foi obtida após 20 dias de interrupção da irrigação, quando a capacidade de campo encontrava-se a 25%, em balança de precisão (g). Após a pesagem no momento da coleta as mudas foram colocadas em estufa de secagem a 60 °C por 72 h até massa constante para determinação da matéria seca (g). Esse procedimento foi realizado com as raízes e folhas das plantas separadamente para a obtenção do valor da matéria fresca (MFRA) e seca (MSRA) das raízes e a matéria fresca (MFPA) e seca (MSPA) da parte aérea. A partir desses valores também foi determinada a relação parte aérea/raiz (MSRA/MSPA) (ALIAN *et al.*, 2000).

No mesmo período também foram estimados a altura das plantas, diâmetro de caule (DC) e número de folhas (NF). A altura das plantas foi aferida com auxílio de um escalímetro, utilizando-se como base o meristema apical e a região do colo da planta, obtendo-se o valor final em cm. O diâmetro de caule foi mensurado com auxílio de um paquímetro digital 2 cm acima do colo da planta e a determinação do número de folhas foi realizada a partir da contagem de todas as folhas pertencentes a cada planta.

Para a determinação do número de estômatos, o lado abaxial de folhas totalmente expandidas de cada genótipo recebeu uma camada de esmalte de unhas incolor, evitando-se a nervura principal. Após a secagem do esmalte uma fita adesiva foi colocada na superfície e retirada da epiderme da folha. Em seguida essa fita foi colocada sobre uma lâmina de vidro (MISHRA *et al.*, 2012). A contagem do número de estômatos foi realizada com auxílio de um microscópio óptico de luz com uma ampliação de 100x equipado com câmara digital. As imagens foram analisadas com o software Micrometrics™ SE Premium. Foram tiradas três fotografias não

sobrepostas para cada lâmina, sendo a densidade estomática determinada por contagem direta do número de estômatos por imagem (SUN *et al.*, 2014).

O nível de murcha das plantas foi realizado a partir de escalas de notas variando de 1 a 5 (Figura 1), sendo: 1= nenhum sintoma; 2= folhas com início de murcha; 3= folhas totalmente murchas, com coloração verde; 4= folhas totalmente murchas, com o início de secamento das folhas; 5= planta completamente seca (CARVALHO *et al.*, 2017).



Figura 1. Escala de notas referentes ao sintoma de murcha, de 1 a 5, com notas intermediárias. 1 = nenhum sintoma de murcha e 5 = todas as folhas completamente secas, de coloração marrom, somente com o caule verde.

3.3.3 Caracteres fisiológicos

Todas as avaliações referentes aos caracteres fisiológicos foram realizadas quando o solo apresentava-se na capacidade de campo de 25%, correspondente a 20 dias de interrupção no fornecimento de água.

Para a determinação do teor relativo de água nas folhas das plantas, um folíolo da primeira folha totalmente expandida de cada planta foi cortado e imediatamente pesado para determinação da matéria fresca (FW). Posteriormente, os folíolos foram imersos em água destilada em placa de Petri e mantidos em temperatura ambiente por 4 horas. O folíolo foi retirado da placa e o excesso de água foi removido e em seguida pesado para estimar o peso turgido (TW). Para obter a matéria seca (DW) o folíolo foi colocado em estufa de secagem por 24 h. A

partir desses valores foi estimado o conteúdo relativo de água (RWC) pela seguinte fórmula (ZHOU *et al.*, 2017):

$$(\text{RWC em}\%) = [(\text{FW} - \text{DW}) / (\text{TW} - \text{DW})] * 100$$

A determinação dos níveis de prolina foi realizada segundo o método proposto por Bates *et al.*, (1973), com modificações, em que 0,1 g de material vegetal previamente congelado em nitrogênio líquido foi homogeneizado em 2 ml de ácido sulfossalicílico (3%), com auxílio de uma pequena quantidade de areia lavada e autoclavada. Após esse processo foram adicionados 400µl de ácido ninidrina (1,25 g de nihidrina; 30 mL de ácido acético glacial; 20 mL de ácido fosfórico 6M) e 400 µl de ácido acético glacial em um tubo de eppendorf. Em seguida as amostras foram submetidas à centrifugação (10000 rpm) por 3 minutos. O sobrenadante (400 µl) foi retirado de cada tubo previamente centrifugado e alocado em um novo tubo. Em seguida as amostras foram submetidas ao banho-maria durante 1 hora a 100 °C, sendo a reação finalizada com um banho de gelo. As frações de reação foram obtidas utilizando tolueno (800 µl) e as amostras foram colocadas em um agitador durante 20 segundos, sendo o tolueno absorvido da fase líquida com aquecimento até temperatura ambiente. Os valores referentes à absorbância foram medidos a 520 nm de comprimento de onda e os níveis de prolina obtidos através da curva de calibração padrão.

A leitura do teor relativo de clorofila foi realizada, utilizando-se a primeira folha da base expandida saudável de cada genótipo (ZHOU *et al.*, 2017). Todas as medidas foram realizadas na região central da folha, evitando-se a nervura principal com auxílio de um clorofilômetro ClorofiLOG, modelo CFL 1030, seguindo a metodologia recomendada pelo fabricante (FALKER, 2008).

3.4 PARÂMETROS GENÉTICOS

Para estimar os parâmetros genéticos foram utilizadas as médias e variâncias das gerações parentais, F1 e F2 e os retrocruzamentos (RC1:1 e RC1:2), sendo esses valores resultantes das avaliações de cada planta pertencente a cada

geração. Para se estimar os parâmetros genéticos foi utilizado o método dos mínimos quadrados ponderados e as médias das gerações foram realizadas segundo o modelo aditivo-dominante proposto por Cruz *et al.* (2014). Os dados referentes às variáveis MFPA, MSPA, MFRA e MSRA foram transformados pelo método de Box-cox e o RWC passou por transformação angular antes da estimação da herdabilidade com auxílio do software PAST (PAleontological STatistical), versão 3.14 (HAMMER *et al.*, 2016).

As variâncias ambiental (σ^2_E), fenotípica (σ^2_P), genética (σ^2_G) e aditiva (σ^2_A) e herdabilidades no sentido amplo (h^2_a) e restrito (h^2_r) foram mensuradas com auxílio do programa GENES (CRUZ, 2013), utilizando as fórmulas representadas abaixo.

3.4.1 Variância ambiental (σ^2_E)

A variância ambiental foi calculada pela fórmula $(\sigma^2_E) = (\sigma^2_{P1} + \sigma^2_{P2} + \sigma^2_{F1})/3$ sugerida por Allard (1970).

Sendo:

σ^2_{P1} : Variância do parental 1.

σ^2_{P2} : Variância do parental 2.

σ^2_{F1} : Variância de progênie F1.

3.4.2 Variância fenotípica (σ^2_P)

A variância fenotípica foi calculada pelo método proposto por Allard (1970), considerando-se $(\sigma^2_P) = \sigma^2_{F2}$.

Sendo:

σ^2_{F2} : Variância de progênie F2.

3.4.3 Variância genética (σ^2_G)

A análise da variância genética em F2 foi expressa com o auxílio da fórmula (σ^2_G)= $\sigma^2_{F2} - \sigma^2_E$, proposta por Allard, (1970).

Sendo:

σ^2_G = variância genética;.

σ^2_{F2} = variância de F2.

σ^2_E = Variância ambiental.

3.4.4 Variância aditiva (σ^2_a)

A variância aditiva foi calculada a partir da seguinte fórmula (σ^2_A)= $2\sigma^2_{F2} - (\sigma^2_{RC1F1} + \sigma^2_{RC2F1})$ proposta por Ramalho *et al.* (1994).

Sendo:

σ^2_A = variância aditiva.

σ^2_{RC1F1} = variância do retrocruzamento 1.

σ^2_{RC2F1} = variância do retrocruzamento 2.

3.4.5 Herdabilidade no sentido amplo (h^2_a)

A herdabilidade no sentido amplo foi definida segundo o proposto por Mather; Jinks (1984), como representado abaixo.

$$h^2_a = (\sigma^2_{F2} - \sigma^2_E / \sigma^2_{F2}) \times 100$$

Sendo que:

h^2_a = herdabilidade no sentido amplo.

σ^2_{F2} = variância de F2.

σ^2_E = variância ambiental.

3.4.6 Herdabilidade no sentido restrito (h^2r)

A herdabilidade no sentido restrito foi definida de acordo com o proposto por Warner (1952), com dados de plantas individuais, utilizando-se a fórmula:

$$h^2r = 2 \sigma^2_{F2} - (\sigma^2_{RC1F1} + \sigma^2_{RC2F1}) / \sigma^2_{F2}$$

Sendo que:

h^2r = herdabilidade no sentido restrito.

σ^2_{F2} = variância de F2.

σ^2_{RC1F1} = variância do retrocruzamento 1.

σ^2_{RC2F1} = variância do retrocruzamento 2.

4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1 CARACTERES MORFOLÓGICOS

A análise da matéria fresca e seca da parte aérea por histogramas permitiu a determinação da distribuição de frequência das gerações F2 após submetidas à seca severa (25 % CC) (Figura 2). As classes referentes à MFPA para o Cruzamento 1 apresentaram uma variação de 0,59 a 8,12 g (Figura 2A), sendo que a média geral da família foi de 2,98 g ($\pm 1,43$ g). A maior frequência dos genótipos foi encontrada nas classes de 1,34 e 2,10 g (23% dos genótipos) e 2,85 a 3,60 g (23% dos genótipos). Quando observamos o valor de MSPA para a mesma geração, nota-se que as maiores frequências estão distribuídas na classe que compreende valores de 0,77 a 1,08 g (22% dos genótipos), sendo à média geral da população de $1,27 \pm 0,67$ g e a variação da família para esse caractere de 0,16 a 3,21 g (Figura 2C).

O Cruzamento 2 apresentou uma variação de 0,66 a 6,72 g e a média correspondente a essa população foi de 3,62 g ($\pm 1,33$ g), para a MFPA (Figura 2B), apresentando uma média geral superior à encontrada na geração obtida do Cruzamento 1. Os maiores valores de MFPA para essa família encontram-se nas classes que compreendem valores de 2,48 a 3,69 g e para a MSPA essa geração apresentou a maior frequência de genótipos próximos à média ($1,52 \pm 0,80$ g), na classe que abrange valores oscilando de 1,30 a 1,76 g (Figura 2D).

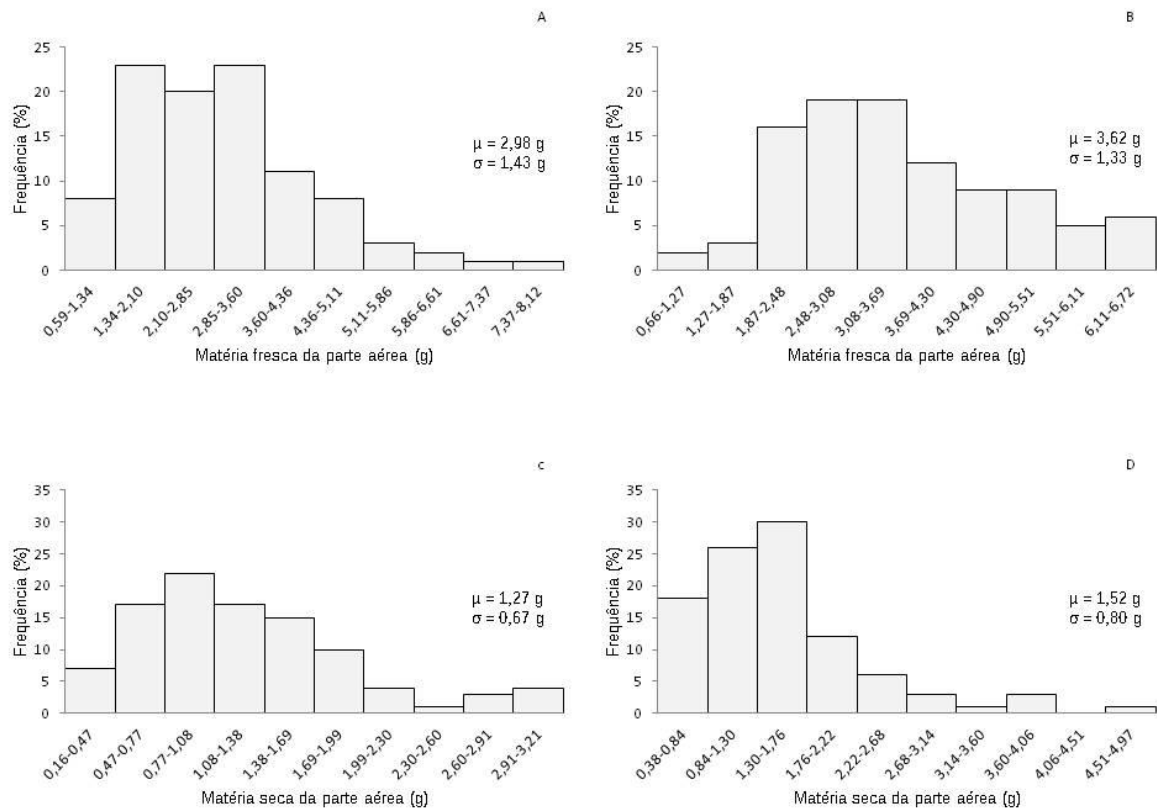


Figura 2 – Distribuição de genótipos F2 em classes correspondentes a MFPA e MSPA (g). A) Geração F2 obtida do Cruzamento 1 quanto a MFPA (g), B) Geração F2 obtidos do cruzamento entre Cruzamento 2 quanto MFPA, C) Geração F2 obtida do Cruzamento 1 quanto a MSPA (g), D) Geração F2 obtidos do Cruzamento 2 quanto a MSPA (g) / UTFPR, Câmpus Pato Branco, 2018.

As curvas de distribuição dos parentais, retrocruzamentos e as gerações F1 e F2, para MFPA e MSPA, estão representadas na Figura 3. Nota-se que para as famílias referentes ao Cruzamento 1, a F2 apresentou a maior variação entre genótipos nessa geração. A média de F2 mostrou-se inferior aos parentais ($4,41 \pm 1,33 \text{ g}$) e a geração F1 ($5,20 \pm 1,21 \text{ g}$) e superior aos retrocruzamentos ($2,22 \pm 0,97$) para a variável MFPA (Figura 3A). Do mesmo modo, para a variável MSPA a maior variação entre genótipos foi encontrada em F2. No entanto, a média da geração F2 ($1,27 \pm 0,67 \text{ g}$) mostrou-se superior aos parentais ($1,16 \pm 0,38 \text{ g}$) e a geração F1 ($0,82 \pm 0,45 \text{ g}$) e inferior aos retrocruzamentos ($1,35 \pm 0,51 \text{ g}$) (Figura 3C).

As gerações obtidas do Cruzamento 2 podem ser visualizadas na Figura 3B. A média de F2 ($3,62 \pm 1,33 \text{ g}$) foi inferior aos parentais ($4,54 \pm 1,07 \text{ g}$) e superior aos retrocruzamentos ($2,12 \pm 1,52 \text{ g}$) e a geração F1 ($5,20 \pm 1,21 \text{ g}$) para a

MFPA, com a maior variação encontrada nos genótipos obtidos dos retrocruzamentos, seguidos de F2, F1 e parentais respectivamente. No entanto para a MSPA, a maior média e variação entre genótipos foram encontradas em F2.

A média de F2 obtida do Cruzamento 1 é inferior a da geração F1 para a variável MFPA podendo indicar dominância e vigor híbrido, o qual é perdido com o avanço das gerações, o mesmo padrão pode ser notado para a F2 obtida do Cruzamento 2. No entanto a menor média para essa variável foi encontrada na geração F2, sendo inferior ao pai de maior média (híbrido A), apresentando tendência para o pai de menor MFPA. O mesmo pode ser notado na média dos retrocruzamentos em que os valores se aproximam do progenitor recorrente.

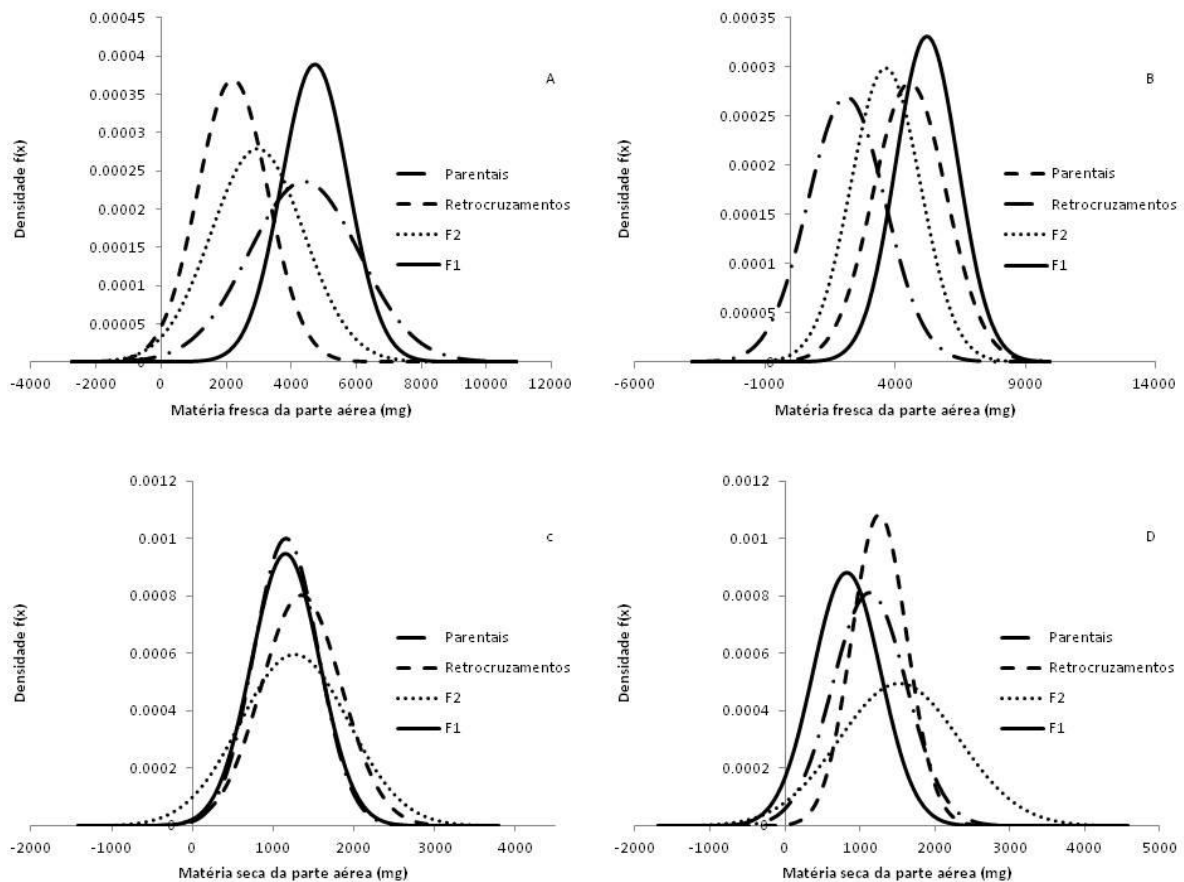


Figura 3 – Curvas de distribuição das gerações F1, F2, Retrocruzamentos e parentais correspondentes a MFPA e MSPA (g). A) Gerações obtidas do Cruzamento 1 quanto a MFPA (g), B) Gerações obtidas do Cruzamento 2 quanto a MFPA, C) Gerações obtidas do Cruzamento 1 quanto a MSPA, D) Gerações obtidas do cruzamento obtidas do Cruzamento 2 quanto a MSPA. UTFPR, Câmpus Pato Branco, 2018.

As frequências obtidas a partir das avaliações de matéria fresca e seca da raiz quando submetidos a 20 dias de retenção de água estão representados na

Figura 4. Os genótipos foram distribuídos em 10 classes com base nas frequências encontradas dentro de cada geração F2. As frequências referentes ao Cruzamento 1 para MFRA variaram de 0,12 a 1,36 g (Figura 4A) e para MSRA de 0,06 a 0,84 g (Figura 4C). Já para a geração resultante do Cruzamento 2 os valores de MFRA apresentaram uma variação de 0,10 a 1,63 g (Figura 4B) e a MSRA de 0,02 a 1,04 g (Figura 4D). A maior parte dos genótipos da distribuição da família F2 referente ao Cruzamento 1 foi encontrada na classe de 0,49 a 0,62 g, próximos ao valor médio da família ($0,63 \pm 0,24$ g) para valores referentes a MFRA, correspondendo a 28% dos genótipos, seguidos de valores compreendidos entre 0,62 a 0,74 g (18% dos genótipos). Resultados semelhantes foram obtidos para a MSRA em que a maior parte dos genótipos se encontrou próximo à média ($0,32 \pm 0,15$ g). No entanto, embora a geração F2 obtida do Cruzamento 2 apresente uma maior amplitude de variação se comparada a geração resultante do Cruzamento 1, a maior parte dos genótipos foram encontrados na classe com valores de MFRA variando de 0,25 a 0,41 g, com valores abaixo da média da geração ($0,67 \pm 0,34$ g). Esses valores também se aplicam a MSRA em que a maior parte dos genótipos se concentraram abaixo da média ($0,56 \pm 0,35$ g) e indicam que a família F2 obtida a partir do Cruzamento 2 apresentou maior capacidade de acumular matéria em condições de seca quando comparados à geração obtida a partir do Cruzamento 1, mesmo a última apresentando valores máximos maiores que as gerações oriundas do Cruzamento 2.

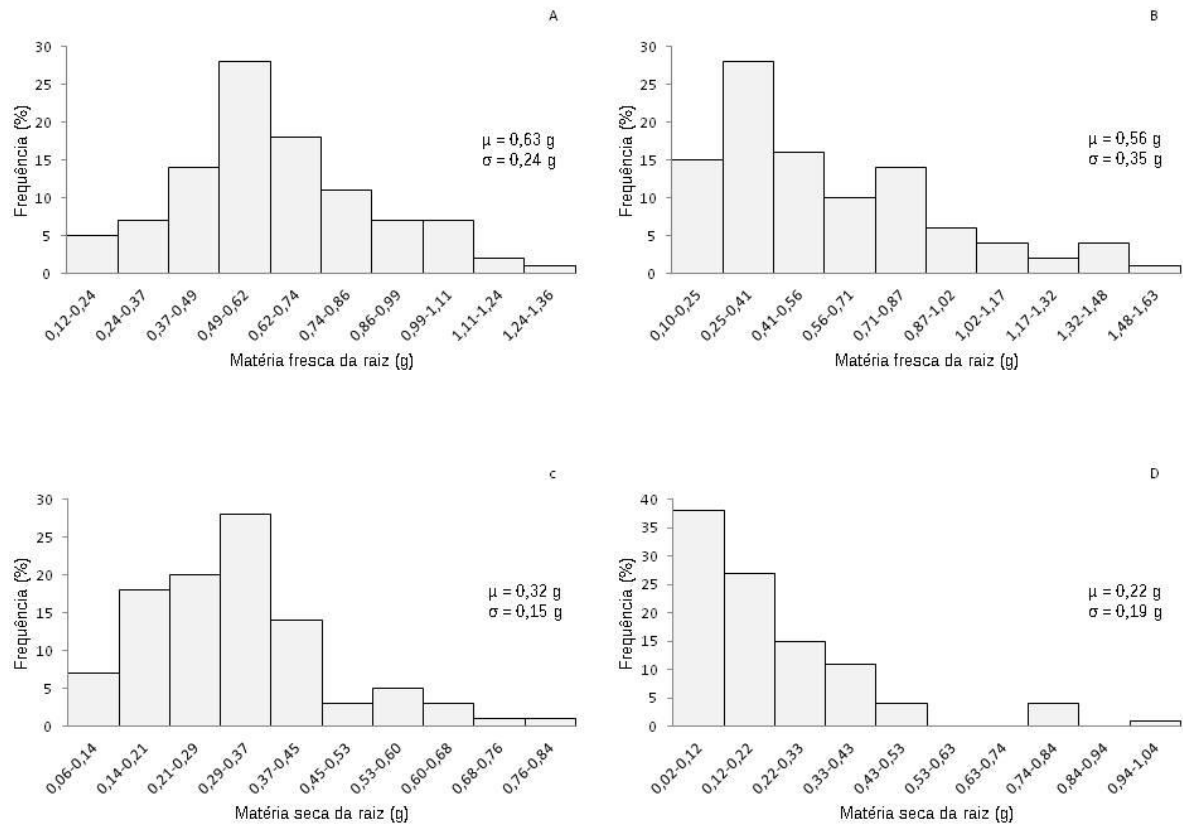


Figura 4 – Distribuição de genótipos F2 em classes correspondentes a MFRA e MSRA (g). A) Geração F2 obtida do Cruzamento 1 quanto a MFRA, B) Geração F2 obtida do Cruzamento 2 quanto a MFRA, C) Geração F2 obtida do Cruzamento 1 quanto a MSRA, D) Geração F2 obtida do Cruzamento 2 quanto a MSRA. UTFPR, Câmpus Pato Branco, 2018.

As curvas de distribuição das gerações quanto MSRA e MFRA estão representadas na Figura 5. Os dados indicam que as gerações obtidas do Cruzamento 1 para a MFRA (Figura 5A) apresentam uma F2 com variação inferior aos parentais e superior aos retrocruzamentos e a geração F1, sendo a última a que apresentou valores próximos à média com a menor variação entre os dados. A média de F2 ($0,73 \pm 0,24$ g) para esse caractere foi superior aos retrocruzamentos ($0,48 \pm 0,12$ g) e a geração F1 ($0,25 \pm 0,06$ g) e inferior aos parentais ($0,77 \pm 0,25$ g). Os dados referentes à MSRA (Figura 5C) indicam que F2 apresentou uma média ($0,37 \pm 0,16$ g) superior aos retrocruzamentos ($0,21 \pm 0,07$ g), parentais ($0,29 \pm 0,12$) e a geração F1 ($0,14 \pm 0,09$ g), sendo a maior variação de dados encontrada na geração F2, seguidas dos parentais, F1 e retrocruzamentos respectivamente.

As gerações obtidas do Cruzamento 2 para a MFRA (Figura 5B) indicam uma maior média para os parentais ($0,68 \pm 0,19$ g) e a menor média para os

retrocruzamentos ($0,51 \pm 0,17$ g). A F2 ($0,66 \pm 0,35$ g) apresentou maior variação nos dados entre genótipos se comparada aos parentais, retrocruzamentos e a F1. A distribuição quanto a MSRA, pode ser visualizada na Figura 5D, os resultados indicam que a maior média e variação foi encontrada em F2 ($1,10 \pm 0,55$ g), sendo a geração com menor média e variação a F1 ($0,07 \pm 0,07$ g).

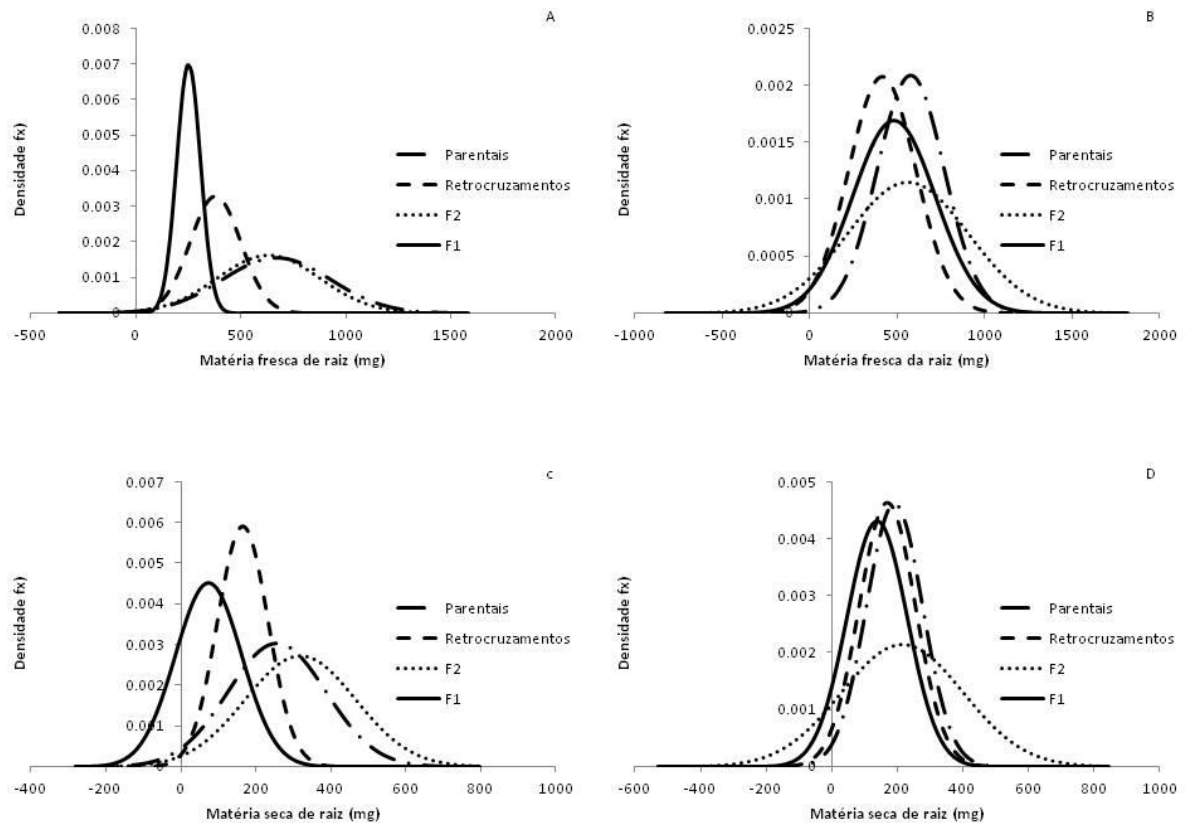


Figura 5 – Curvas de distribuição das gerações F1, F2, Retrocruzamentos e parentais correspondentes a MFRA e MSRA (g). A) Gerações obtidas do Cruzamento 1 quanto a MFRA (g), B) Gerações obtidas do Cruzamento 2 quanto a MFRA, C) Gerações obtidas do Cruzamento 1 quanto a MSRA, D) Gerações obtidas do cruzamento 2 quanto a MSRA. UTFPR, Câmpus Pato Branco, 2018.

A distribuição de frequências de genótipos quanto à relação MSRA/MSPA, está representada na Figura 6. A variação da família originada a partir do Cruzamento 1 foi de 0,05 a 1,83 g, com a maior frequência dos genótipos distribuídos próximos à média ($0,39 \pm 0,24$) geral da família (Figura 6A). Considerando-se a família resultante do Cruzamento 2 os valores apresentam uma variação de 0,01 a 1,63 g. No entanto, a média ($0,22 \pm 0,21$) dos genótipos apresenta um valor inferior aos comparados da família advinda do Cruzamento 1. Além disso, 52% dos indivíduos estão concentradas na classe que apresenta os

valores extremos inferiores compreendidos de 0,01-0,17 g.

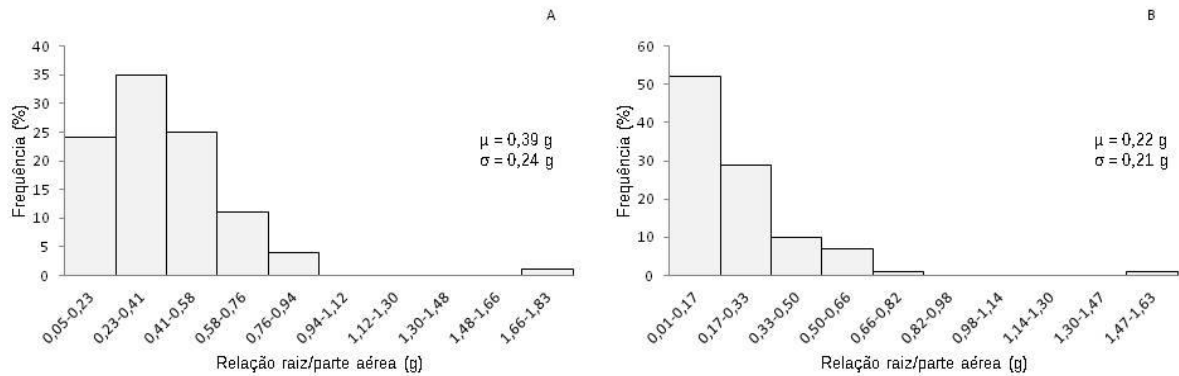


Figura 6 – Distribuição de genótipos F2 em classes correspondentes a MSRA/MSPA (g). A) Geração F2 obtida do Cruzamento 1, B) Geração F2 obtida do Cruzamento 2. UTFPR, Câmpus Pato Branco, 2018.

As curvas de distribuição das gerações quanto a MSRA/MSPA podem ser observadas na Figura 7. A geração F2 referente ao Cruzamento 1 apresentou maior variação e média se comparada aos parentais e retrocruzamentos, sendo os últimos os que apresentaram a menor variação de valores entre genótipos (Figura 7A). O mesmo pode ser observado na geração F2 obtida do Cruzamento 2, em que houve uma maior variação e média para essa geração ($0,26 \pm 0,20$) se comparado a F1 ($0,18 \pm 0,11$), retrocruzamentos ($0,21 \pm 0,097$) e parentais ($0,23 \pm 0,092$) (Figura 7B).

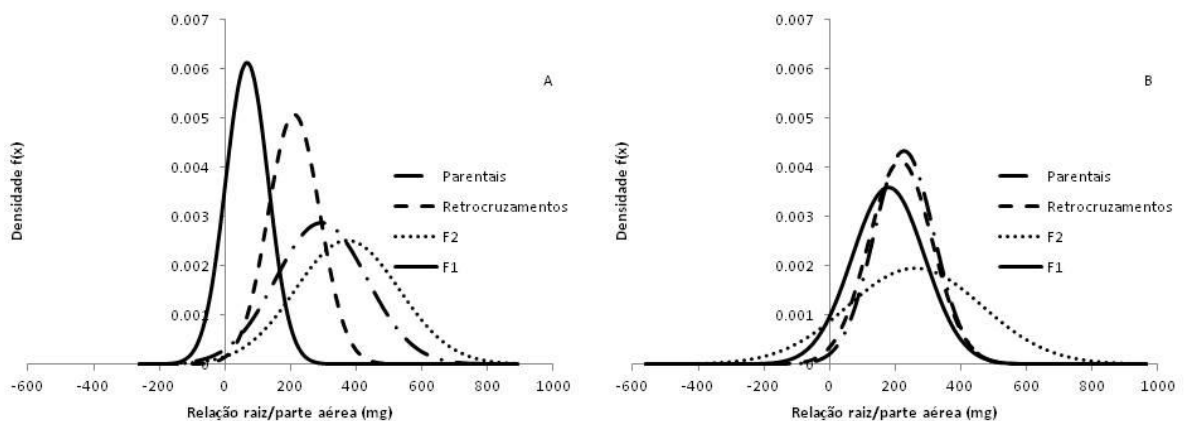


Figura 7 – Curvas de distribuição das gerações F1, F2, Retrocruzamentos e parentais correspondentes a MSRA/MSPA. A) Gerações obtidas do Cruzamento 1, B) Gerações obtidas do Cruzamento 2. UTFPR, Câmpus Pato Branco, 2018.

A distribuição das plantas quanto à altura apresentou uma variação de 10 a 39,30 cm para a geração obtida a partir do Cruzamento 1 (Figura 8A), com 25 % dos genótipos distribuídos na classe que compreende valores de 18,79 a 21,72 cm, e uma média geral de 22,20 cm, sendo que apenas 1% da população apresentou valores máximos compreendidos entre 36,37 a 39,30 cm e 3% da população atingiu os menores valores (10 a 12,93 cm). Já a geração obtida a partir do Cruzamento 2 (Figura 8B) apresentou uma variação de 10,10 a 33,50 cm com uma média 20,40 cm ($\pm 4,46$), sendo a maior frequência de genótipos (22%) encontrada na classe compreendida entre 21,80 a 24,14 cm. Apenas 1 genótipo foi encontrado na classe com os valores máximos (31,16 a 33,50 cm) enquanto 4% dos genótipos estavam localizados na classe mínima (10,10 a 12,44 cm).

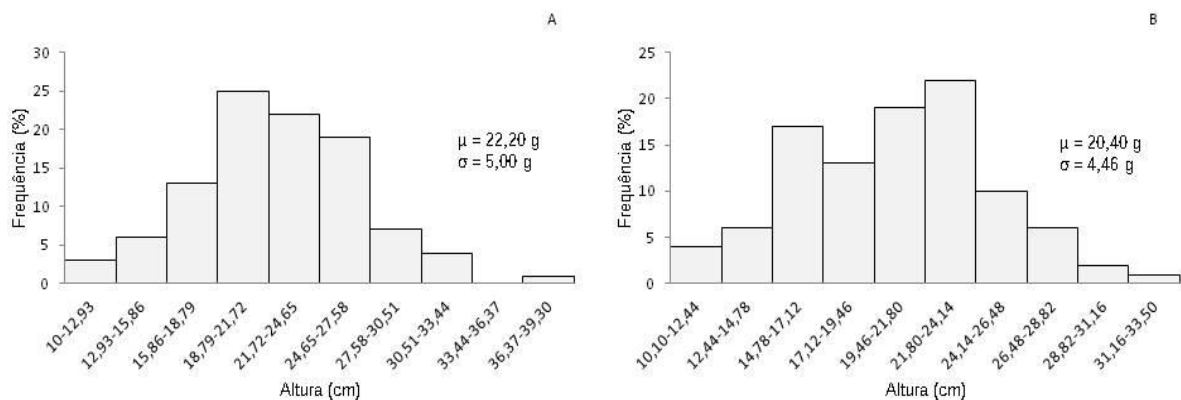


Figura 8 – Distribuição de genótipos F2 em classes correspondentes a altura de plantas em cm. A) Geração F2 obtida do cruzamento 1, B) Geração F2 obtida do cruzamento 2. UTFPR, Câmpus Pato Branco, 2018

A curva de distribuição referente à altura (Figura 9) indica que a média para a geração F2 obtida do Cruzamento 1 (Figura 9A) é superior aos retrocruzamentos e inferior aos parentais. A variação em F2 ($22,20 \pm 5,00$) foi superior aos retrocruzamentos ($21,86 \pm 3,94$), parentais ($23,67 \pm 3,59$) e a geração F1 ($18,30 \pm 1,68$). Já a geração F2 obtida do Cruzamento 2 (Figura 9B) apresenta a menor média e maior variância ($20,40 \pm 4,46$) quando comparada aos parentais ($21,21 \pm 3,09$), retrocruzamentos ($21,66 \pm 3,80$) e a F1 ($20,47 \pm 1,67$).

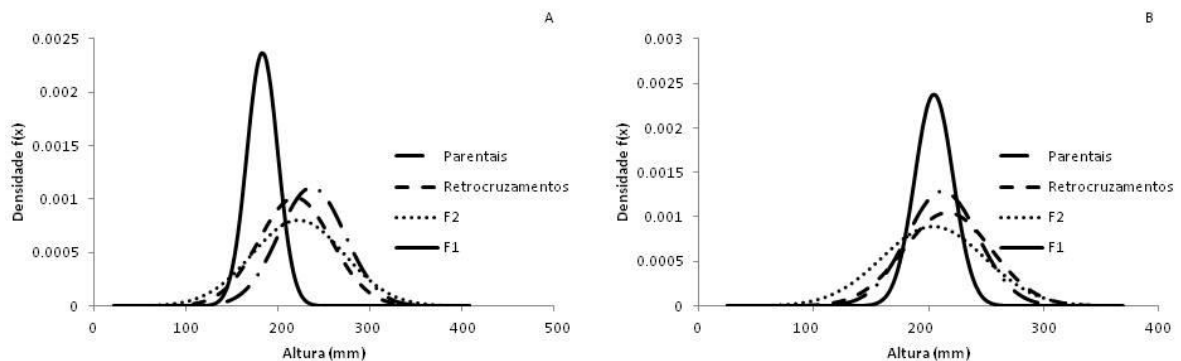


Figura 9 – Curvas de distribuição das gerações F1, F2, Retrocruzamentos e parentais correspondentes à altura de plantas. A) Gerações resultantes do Cruzamento 1, B) Gerações resultantes do Cruzamento 2. UTFPR, Câmpus Pato Branco, 2018.

O número de folhas e o diâmetro do caule estão representados na Figura 10. O número de folhas das gerações foram divididas em 7 classes, com valores entre 3 a 10 folhas, a maior frequência dos genótipos foram encontradas para ambas as gerações na classe em que encontram-se indivíduos de 6 e 7 folhas. No entanto, a família obtida do Cruzamento 1 (Figura 10A) apresentou 28% de indivíduos nessa classe, enquanto a geração obtida do Cruzamento 2 (Figura 10B) apresentou 40% dos genótipos nessa classificação. Além disso, a geração F2 obtida do Cruzamento 1 apresenta 14 % dos genótipos acima da média (1 a 3 desvios) e 58 % abaixo da média (1 a 3 desvios) enquanto a geração advinda do Cruzamento 2 apresentou apenas 9 % dos genótipos acima da média (1 a 3 desvios) e 51 % dos genótipos abaixo da média (1 a 3 desvios).

O diâmetro de caule para a geração obtida do Cruzamento 1 (Figura 10C) variou de 2,18 a 5,32 cm com a média geral da geração F2 de 3,28 cm ($\pm 0,57$). A maior frequência foi verificada na classe que compreende valores de 2,81 a 3,12 cm, sendo que 47% dos genótipos se encontraram abaixo da classe média e 37% acima. Além disso, apenas 1% dos indivíduos estavam localizados na classe com valores extremos máximos e 6% na classe mínima. A geração F2 obtida do Cruzamento 2 (Figura 10D) apresentou uma média de 3,57 cm ($\pm 0,64$), e uma variação de 2,52 a 5,85 cm. A maior frequência (33%) foi obtida na classe com valores de 3,19 a 3,52 cm, sendo que 59% dos genótipos foram distribuídos acima e 27% abaixo da classe média, nota-se também, que 1% dos indivíduos está localizado na classe máxima dessa geração e 10% na classe mínima.

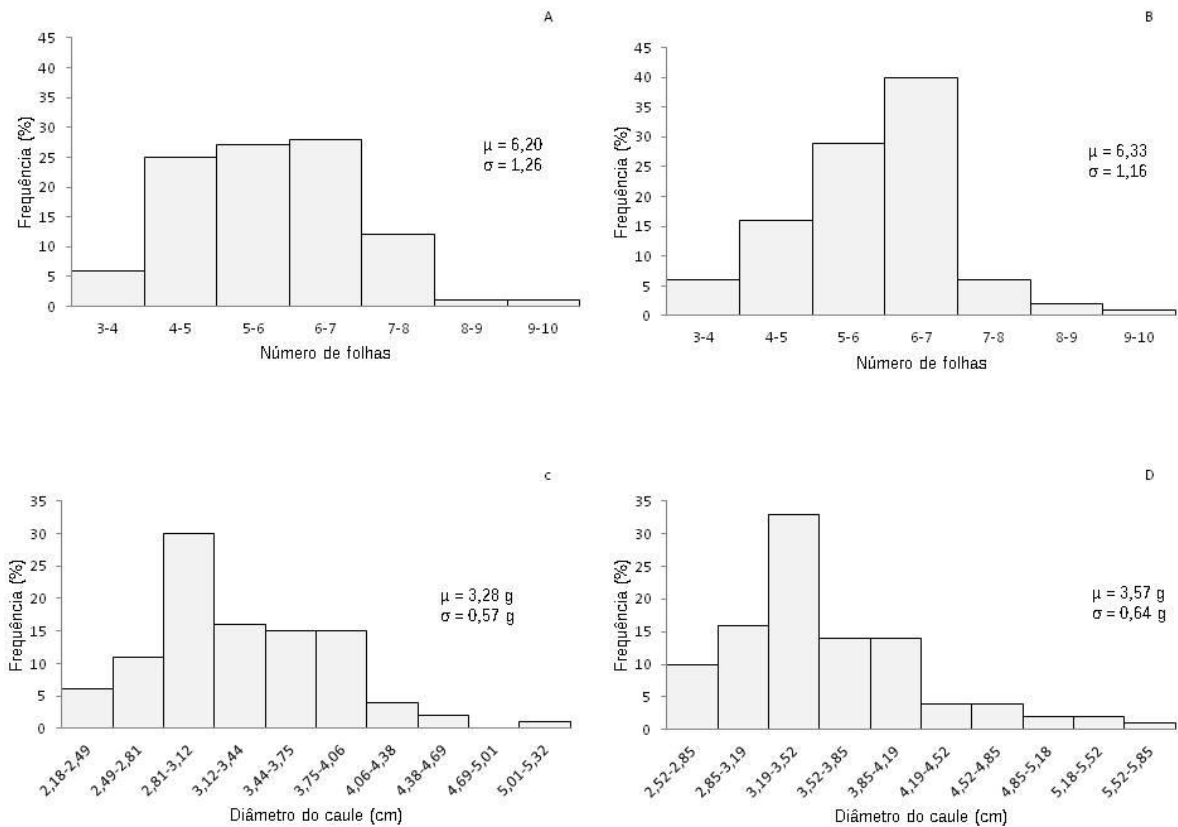


Figura 10 – Distribuição de genótipos F2 em classes correspondentes ao NF e DC. A) Geração F2 obtida do Cruzamento 1 quanto a NF, B) Geração F2 obtida do Cruzamento 2 quanto NF, C) Geração F2 obtida do Cruzamento 1 quanto a DC (cm), D) Geração F2 obtida do Cruzamento 2 quanto DC (cm). UTFPR, Câmpus Pato Branco, 2018.

As curvas de distribuição quanto ao NF e DC estão representadas na Figura 11, Considerando-se o NF, a maior variação foi encontrada para o Cruzamento 1 (Figura 10A) nas gerações F1 ($6,13 \pm 1,26$) e F2 ($6,20 \pm 1,26$) e para o Cruzamento 2 (Figura 11B) as maiores variâncias foram encontradas para os parentais ($5,56 \pm 1,36$), geração F2 ($6,33 \pm 1,16$), retrocruzamentos ($6,50 \pm 0,97$) e F1 ($6,73 \pm 0,79$), respectivamente.

Para o DC, as maiores variações ocorreram nas gerações F2 ($3,28 \pm 0,57$) e F1 ($3,53 \pm 0,57$), seguidas dos parentais ($3,19 \pm 0,50$) e retrocruzamentos ($3,29 \pm 0,49$) para as gerações resultantes do Cruzamento 1 (Figura 11C). Já para as gerações resultantes do Cruzamento 2, as maiores variações foram encontradas na geração F2 ($3,57 \pm 0,64$), retrocruzamentos ($3,68 \pm 0,64$), parentais ($3,33 \pm 0,56$) e F1 ($3,16 \pm 0,38$) respectivamente.

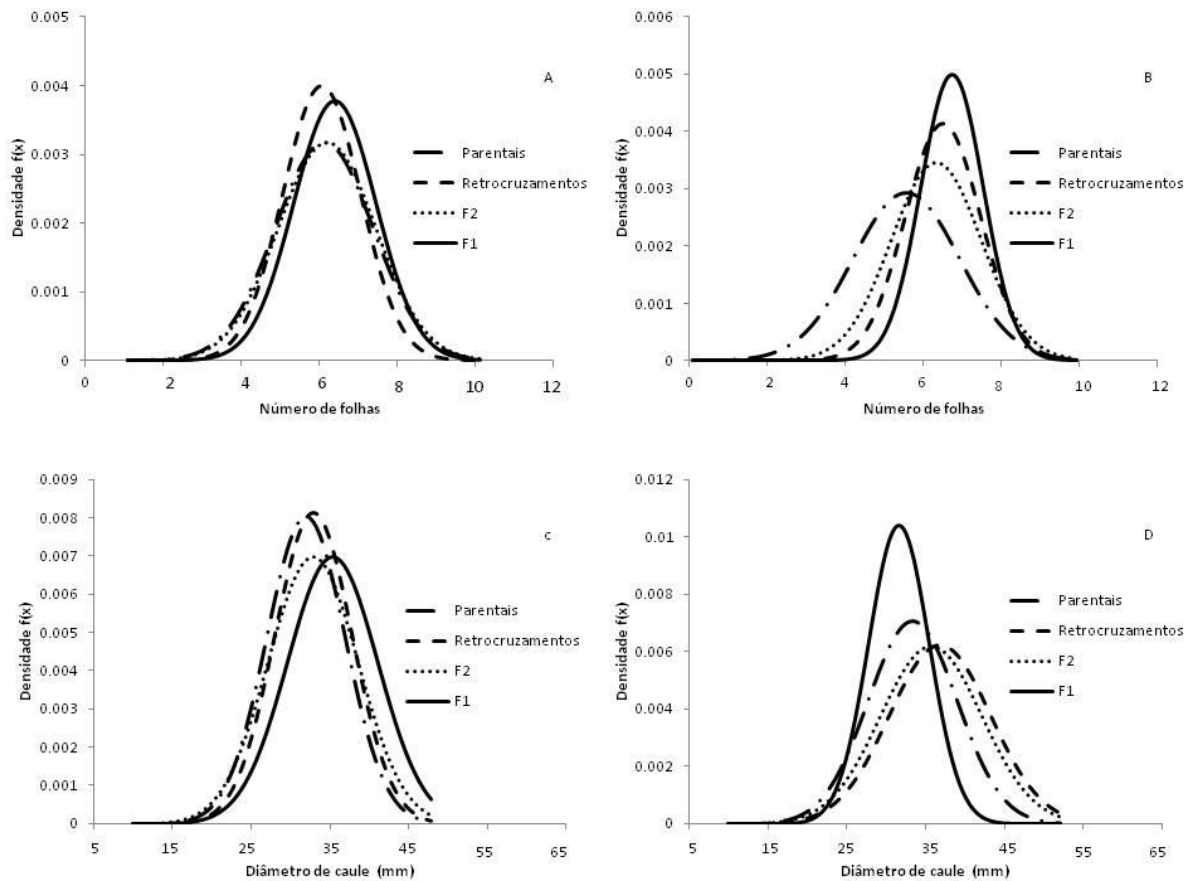


Figura 11 – Curvas de distribuição das gerações F1, F2, Retrocruzamentos e parentais correspondentes a correspondentes ao NF e DC. A) Gerações obtidas do Cruzamento1 quanto a NF, B) Gerações obtidas do Cruzamento 2 quanto NF, C) Gerações obtidas do Cruzamento 1 quanto ao DC, D) Gerações obtidas do Cruzamento do Cruzamento 2 quanto DC. UTFPR, Câmpus Pato Branco, 2018.

Observando as distribuições referentes ao nível de murcha (Figura 12), as plantas do cruzamento 1 apresentaram uma média inferior ao cruzamento 2, com um maior número de genótipos concentrados na classe 1, sendo que para ambos os cruzamentos a classe 2 foi a que apresentou a maior frequência de genótipos. No entanto, para o número de genótipos encontrados nas classes 3, 4 e 5 (maior nível de murcha) o Cruzamento 1 apresentou uma frequência de 57% dos genótipos, enquanto o Cruzamento 2 apresentou uma frequência de 34%. Embora o cruzamento 2 apresente menor frequência de genótipos na classe 1, 66% dos genótipos encontram-se na classe 1 e 2, indicando que ambas as gerações apresentaram genótipos tolerantes a condição de seca, apresentando potencial para programas de melhoramento visando tolerância ao déficit hídrico.

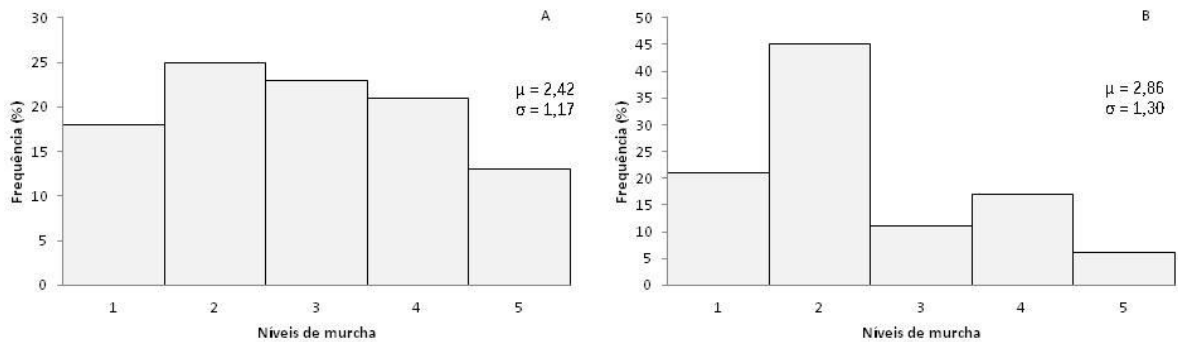


Figura 12. Distribuição de genótipos F2 em classes correspondentes ao nível de murcha. A) Geração F2 obtida do Cruzamento 1, B) Geração F2 obtida do Cruzamento 2. UTFPR, Câmpus Pato Branco, 2018.

De maneira geral a variação e distribuição de F2 presente para as variáveis morfológicas apresentadas, indicam que as diferenças entre parentais são atribuídas a diferenças alélicas em múltiplos locos, se enquadrando como características quantitativas, com vários genes contribuindo para as características. Além disso, a maior variação encontrada na geração F2 em comparação aos parentais para a maior parte das variáveis sustenta ainda mais o efeito poligênico sobre os caracteres, com os alelos de ambos os pais contribuindo para a característica.

Embora os resultados para MFPA indiquem que a geração F2 obtida através do Cruzamento 2, apresente uma média superior, indicando maior capacidade de crescimento vegetativo nessa família do que a obtida pelo Cruzamento 1, as classes extremas superam o valor máximo observado para a progênie obtida do Cruzamento 2, indicando que há possibilidade de encontrar genótipos com capacidade de produzir maior MFPA em condições de seca nessa geração. O mesmo ocorre para a MFRA e MSRA, em que a classe extrema encontrada na geração obtida do Cruzamento 2 é superior à encontrada na geração obtida do Cruzamento 1 embora a média dessa geração seja superior.

Esse fato pode ser explicado pela ocorrência de segregação transgressiva e foi verificada em todos os caracteres estudados no presente estudo, ocorrendo à formação de classes mais extremas que os parentais que as originaram, com a formação de novas combinações gênicas através da recombinação. Isso segundo McCouch (2004) é geralmente encontrado em cruzamentos com espécies silvestres e endogâmicas, sendo que os alelos perdidos durante o processo de melhoramento podem ser reintroduzidos no pool genético

melhorando os cultivos de formas surpreendentes, resultando em uma interação positiva entre os genótipos dos parentais. Várias podem ser as causas que resultam em fenótipos transgressivos. Os mecanismos envolvidos na segregação transgressiva incluem complementação e epistasia (SHIVAPRASAD *et al.*, 2012). Sendo a complementação verificada quando genes deletérios de um dos genitores são compensados por homólogos funcionais do outro parental (BELL; TRAVIS, 2005).

As maiores médias de MFPA e MSPA para a população oriunda do Cruzamento 2 pode ser relacionada ao seu maior DC, seu NF superior, e/ou maior capacidade de expansão de folhas. A redução da matéria fresca e seca da parte aérea quando genótipos são submetidos à seca já foram relatados por vários autores. Zhou *et al.* (2017) encontraram uma redução da matéria fresca e seca, área foliar e o teor relativo de água de todas as cultivares de tomate quando submetidos ao estresse individual por seca. Patanè *et al.* (2011), com estudos referentes ao impacto de irrigação deficitária na biomassa, rendimento, produtividade e qualidade dos frutos de tomate, encontraram como resultado uma diminuição significativa de biomassa em plantas submetidas a seca após estabelecimento da cultura.

No entanto, nem sempre o maior acúmulo de MFPA e MSPA é positivo para as plantas quando submetidas a estresses abióticos, plantas em condições de seca desenvolvem caracteres de resistência, no intuito de reduzir a taxa de transpiração e manter maior turgor nessas condições. Entre as estratégias para que essa redução possa ser atingida, encontram-se a redução do número de folhas, realizando a aceleração da senescência e da abscisão, bem como o seu crescimento (BASU *et al.*, 2016).

Além disso, verifica-se que a maior média geral de F2 referente ao acúmulo de MFRA e MSRA foi encontrada na população obtida do Cruzamento 1, que embora apresente a altura média de planta superior, o NF e DC são inferiores o que reduz os valores referentes à MFPA. No entanto, para essa população a MFRA, MSRA e MSRA/MSPA foram maiores, indicando maior formação de raízes sob condições de estresse hídrico, o que sugere maior captação de água e nutrientes em ambientes submetidos a essa condição.

O maior desenvolvimento da raiz é uma característica importante para se determinar genótipos com maior tolerância sob condições de estresse hídrico, especialmente em condições de plantio a campo. A maior tolerância das plantas

pode ser associada a sua maior capacidade de formar raízes, pois o crescimento das raízes laterais das plantas é significativamente afetado quando submetidas ao estresse hídrico, o crescimento do sistema radicular aumenta a superfície de absorção de água e nutrientes, conseqüentemente auxiliando na capacidade de manter-se em condições de seca por um maior período (BASU *et al.*, 2016).

Essa característica pode ser confirmada por vários autores, a exemplo de Ramamoorthy *et al.* (2017) que em seu estudo, observou que o sistema radicular de grão-de-bico sob seca mostrou estar intimamente relacionado ao rendimento da cultura, sendo o aumento do estresse proporcional ao acréscimo da matéria seca das raízes. Independentemente do estágio de desenvolvimento, genótipos mais tolerantes obtiveram um maior crescimento das raízes quando comparado aos genótipos sensíveis, indicando que essa característica pode ser utilizada para a seleção de genótipos adaptados. Kulkarni; Phalke (2009) em pesquisa com cultivares de pimenta, obtiveram resultados semelhantes, em que os genótipos com menor densidade de raiz lateral, apresentaram menor tolerância á seca e menor estabilidade de produção, sendo que a associação desse caractere ao maior rendimento da cultura pode ser utilizada com eficiência em triagens visando tolerância a seca na cultura.

As herdabilidades foram avaliadas considerando-se valores altos maiores que 50%, moderados de 20 a 50% e baixos quando menores que 20% (STANSFIELD, 1974). Analisando a herdabilidade da geração F2 correspondente ao Cruzamento 1 e suas variâncias representadas na Tabela 1., os dados indicam que a maior parte dos caracteres estudados apresentam herdabilidade no sentido amplo de moderada a alta (38,39 a 64,27%), exceto para MFRA, MSRA, NF (-9,35 a 17 %) e herdabilidade no sentido restrito de moderada a alta para todos os caracteres. Esse fato nos sugere, que a maior parte das características estudadas para essa geração é de origem aditiva, ou seja, apresenta grandes chances de serem repassadas para a descendência. Isso pode ser reforçado avaliando-se as σ^2_A e σ^2_D , já que a última apresenta-se inferior a aditiva para todos os caracteres estudados.

Essas estimativas de herdabilidade seguem um padrão semelhante das encontradas para a geração F2 obtida do Cruzamento 2, em que os índices de herdabilidade no sentido restrito não foram superiores ao de sentido amplo para grande parte das variáveis, mas apresentaram índices de herdabilidades ampla e restrita, de moderadas a altas para a maioria dos caracteres (Tabela 3). Dentre as

características avaliadas para geração obtida do Cruzamento 1, a MSPA apresentou o maior índice de herdabilidade no sentido restrito, seguida da altura e do DC respectivamente.

Tabela 1 – Estimativas das variâncias fenotípicas (σ^2_P), ambientais (σ^2_E), genotípicas (σ^2_G), aditivas (σ^2_A), dominância (σ^2_D), herdabilidade no sentido amplo (h^2_a), herdabilidade no sentido restrito (h^2_r), heterose (H) e heterobeliose (HT), para os caracteres morfológicos referentes ao Cruzamento 1. Pato Branco, UTFPR, 2018.

Parâmetros	MFPA	MSPA	MFRA	MSRA	MSRA/MSPA	Altura	NF	DC
σ^2_P	133,66	11,28	115,29	18,11	2,29	25,00	1,58	0,33
σ^2_E	82,42	4,57	126,07	18,49	1,31	8,93	1,31	0,19
σ^2_G	51,25	6,71	-10,78	-0,38	0,98	16,07	0,27	0,13
σ^2_A	62,96	9,90	131,91	18,46	3,69	18,91	0,69	0,17
σ^2_D	-11,71	-3,18	-142,69	-18,84	-2,71	-2,85	-0,42	-0,03
h^2_a (%)	38,34	59,53	-9,35	-2,08	42,69	64,27	17,00	41,12
h^2_r (%)	47,10	87,75	114,41	101,91	160,96	75,66	43,89	51,69
H (%)	8738691,00	-1138178,00	-16915883,00	-5203669,00	-1863822,00	-13,53	7,73	-1,00
HT % (P1)	22125794,00	-12876379,00	-23368127,00	-14817377,00	-2251355,00	-17,93	-0,25	-7,16
HT % (P2)	-200343,00	-9835007,00	-9277213,00	6856109,00	-1435486,00	-8,63	17,10	6,04

MFPA = Matéria fresca da parte aérea; MSPA = Matéria seca da parte aérea; MFRA = Matéria fresca da raiz; MSRA= Matéria seca da raiz; RA/PA = Relação entre matéria seca de raiz e matéria seca da parte aérea; NF= Número de folhas; DC= Diâmetro do caule.

Nota: Dados de MFPA, MSPA, MFRA e MSRA foram transformados pelo método de Box-cox.

As médias das gerações referentes ao Cruzamento 1 estão representadas na Tabela 2. Os dados indicam que a geração F1 foi superior as gerações F2 apenas para a variável referente à MFPA (g), o que sugere reduzida depressão por endogamia para a maioria dos caracteres estudados. Além disso, a média dos parentais foi superior à geração F1 para os caracteres estudados, exceto para MFPA e NF. No entanto, a superioridade de F1 sob o melhor pai não foi observada em nenhuma das variáveis apresentadas, o que indica baixa H (%) e HT (%) nessa geração, o que é esperado já que o nível de endogamia é reduzido. Esse fato pode ser confirmado pelas taxas de H (%) negativas e baixas encontradas na Tabela 1. De modo geral, a maioria dos caracteres morfológicos apresentados exibiu média de F2 superior às encontradas no retrocruzamentos (RC1 e RC2).

Vale lembrar, que um alto nível de heterose e depressão endogâmica pode nos mostrar a importância dos efeitos de genes de dominância, uma vez que a última contribui para heterose em gerações iniciais, sugerindo que um melhoramento híbrido pode ser a maneira mais eficiente de melhorar as características. Desse modo, nota-se que a dominância não é o principal efeito gênico presente nas

gerações F2 avaliadas no presente estudo, sendo que heteroses mais elevadas são resultados da ação de genes não aditivos (SHALABY, 2013).

A ação do gene aditivo é de grande importância nos programas de melhoramento de variedades mais adaptadas, pois assegura o efeito da herdabilidade e o desempenho de estabilidade nos cruzamentos desenvolvidos nos programas de populações com base genética ampla (IPSILANDIS *et al.*, 2005). No presente estudo, a ação aditiva observada para a maioria dos caracteres sugere que esses caracteres podem ser considerados na seleção de genótipos tolerantes a seca em gerações precoces, considerando-se as progênies F2 obtidas.

Tabela 2 – Estimativas das médias de P1, P2, F1, F2, RC1 e RC2 referentes ao Cruzamento 1. Pato Branco, UTFPR, 2018.

Geração	MFPA (g)	MSPA (g)	MFRA (g)	MSRA (g)	RA/PA (g)	Altura (cm)	NF	DC (cm)
P1	3,35	1,24	0,78	0,36	0,43	24,94	6,75	3,40
P2	5,46	1,08	0,57	0,22	0,29	22,40	5,75	2,98
F1	5,2	0,82	0,48	0,26	0,18	20,47	6,73	3,16
F2	2,98	1,27	0,63	0,31	0,46	22,20	6,2	3,28
RC1	2,73	1,36	0,35	0,14	0,18	23,38	6,0	3,13
RC2	1,71	1,34	0,41	0,19	0,25	20,35	6,13	3,44

MFPA = Matéria fresca da parte aérea; MSPA = Matéria seca da parte aérea; MFRA = Matéria fresca da raiz; MSRA = Matéria seca da raiz; RA/PA = Relação entre matéria seca de raiz e matéria seca da parte aérea; NF = Número de folhas; DC = Diâmetro do caule.

As herdabilidades no sentido amplo e restrito, bem como as variâncias referentes ao Cruzamento 2 podem ser visualizados na Tabela 3. Os valores referentes a σ^2_A apresentam ampla variação entre os caracteres estudados, sendo que as estimativas oscilaram de -51,77 a 427292,54. Do mesmo modo, houve uma amplitude de variação considerável na σ^2_D com estimativas variando de -1,05 a 150422,02 entre fatores. No entanto, os valores de variância de dominância foram inferiores para a maioria das características avaliadas quando comparadas a variância aditiva. Esse fato, segundo Mistry *et al.* (2016) indica que os métodos mais adequados para serem empregados no melhoramento dessas características são os baseados em seleção por retrocruzamento, SSD e pedigree, tornando-se eficiente seleção em gerações iniciais.

No entanto, as estimativas de herdabilidade representadas na Tabela 3., não seguem o mesmo padrão para todos os caracteres, já que a herdabilidade no

sentido restrito apresentou índices negativos (não diferentes de zero) diferindo da herdabilidade no sentido amplo para as variáveis MFPA, MFRA/MFPA, Altura e DC, o que indica que esses caracteres devem ser menos considerados na seleção na geração F2, pois a h^2_r (%) determina o quanto da expressão fenotípica é de causas genéticas, já que a sua estimativa é determinada pela variância aditiva (MISTRY et al., 2016).

Dentre as características morfológicas avaliadas para a geração obtida do Cruzamento 2, a maior herdabilidade de sentido amplo foi verificada para a MFRA, altura e MSRA, respectivamente. Os maiores valores de h^2_r foram encontradas na MFRA, NF e altura, com o componente aditivo contribuindo em grande parte com a variação da matéria fresca de raiz (85,44%), podendo esta variável ser utilizada na seleção de plantas mais tolerantes ao estresse hídrico, sendo que estimativas de moderada a alta foram encontradas para o NF e a altura de plantas. As herdabilidades de sentido restrito para as variáveis MFPA, MSRA/MSPA e DC, indicam que a maioria dos genes que controlam essas características não apresentam efeito aditivo, sendo pouco eficientes para uso de indicadores de tolerância à seca nas primeiras gerações de seleção.

A herdabilidade é uma característica importante na seleção de genótipos superiores, pois esta quantifica o quanto da variação fenotípica observada em um genótipo é controlada por efeitos genotípicos, sendo essa característica influenciada pelo número de genes, amplitude nos seus efeitos e o tipo de ação gênica que está envolvida na expressão dos fenótipos. O conhecimento da ação gênica que é passível de seleção, de maneira geral é a que mais permite ganhos genéticos na seleção. Nesse aspecto, é utilizada a estimação de herdabilidade no sentido restrito, pois permite identificar os efeitos aditivos envolvidos na genética da progênie (MOOSE; MOOM, 2008).

Na literatura são escassos os trabalhos que avaliam a herdabilidade de características morfológicas na cultura do tomateiro, especialmente em condições de estresse, o que não permite a comparação direta para todos os caracteres apresentados no estudo em questão. No entanto, algumas estimativas podem ser extrapoladas para outras espécies vegetais. Painawadee *et al.* (2008) por exemplo, com trabalhos visando seleção de genótipos precoces sob seca em amendoim encontraram estimativas mais altas de herdabilidade no sentido amplo do que no restrito para características radiculares. Sendo que a herdabilidade no sentido amplo

apresentou uma variação de 0,27 a 0,59, enquanto a herdabilidade no sentido restrito apresentou uma variação de 0 a 0,13. Já para Riaz *et al.* (2013), na cultura do algodão altos índices de herdabilidade no sentido amplo foram encontrados em linhas avançadas para relação raiz/parte aérea, comprimento da parte aérea, peso da raiz e massa fresca da parte aérea (acima de 0,80). No entanto, Dhanda *et al.* (2004) com trabalho realizado com cultivares de trigo, apresentaram alta herdabilidade no sentido amplo para relação comprimento de raiz/parte aérea, moderada herdabilidade para o comprimento de raiz e valores inferiores para o comprimento da parte aérea.

Esses resultados indicam que os índices de herdabilidade são variáveis conforme a cultura e as condições experimentais, sendo que para o presente estudo quando observamos a variância ambiental superior à genética para a maioria dos caracteres, o ambiente controlado pode ter influenciado nos índices de alta herdabilidade obtidos.

Tabela 3 – Estimativas das variâncias fenotípicas (σ^2_P), ambientais (σ^2_E), genotípicas (σ^2_G), aditivas (σ^2_A), dominância (σ^2_D), herdabilidade no sentido amplo (h^2_a), herdabilidade no sentido restrito (h^2_r), heterose (H) e heterobeliose (HT) para os caracteres morfológicos referentes ao Cruzamento 2. Pato Branco, UTFPR, 2018.

Parâmetros	MFPA	MSPA	MFRA	MSRA	RA/PA	Altura	NF	DC
σ^2_P	345249,71	0,05	0,86	2,11	70,45	19,91	1,33	0,41
σ^2_E	207946,85	0,04	0,23	0,96	36,69	6,70	1,68	0,24
σ^2_G	137302,85	0,012153	0,63	1,15	33,76	13,20	-0,34	0,17
σ^2_A	427292,54	0,058	0,74	2,55	-51,77	8,57	0,71	0,00
σ^2_D	150422,02	-0,046	-0,10	0,23	85,54	4,64	-1,05	0,18
h^2_a (%)	39,77	25,30	73,68	54,54	47,92	66,35	-25,52	41,70
h^2_r (%)	-83,99	120,91	85,44	120,52	-73,49	43,05	53,20	-1,03
H (%)	4,23	0,26	-14,92	-27,83	-64,81	-13,73	15,06	5,85
HT % (P1)	27,69	0,39	-15,65	-28,77	-72,87	-8,61	19,07	-4,32
HT % (P2)	-11,96	0,14	-14,18	-26,87	-49,91	-18,30	11,30	18,43

MFPA = Matéria fresca da parte aérea; MSPA = Matéria seca da parte aérea; MFRA = Matéria fresca da raiz; MSRA = Matéria seca da raiz; RA/PA = Relação entre matéria seca de raiz e matéria seca da parte aérea; NF = Número de folhas; DC = Diâmetro do caule.

Nota: Dados de MFPA, MSPA, MFRA e MSRA foram transformados pelo método de Box-cox.

As médias correspondentes aos parentais UTFPR_2016 e Híbrido A, retrocruzamentos e as gerações F1, F2 estão representadas na Tabela 4. Os dados sugerem baixa depressão por endogamia para a maior parte dos caracteres estudados com valores de F1 maiores que F2 apenas para a MFPA e NF. Esses

dados estão de acordo aos encontrados para as médias das gerações referentes ao Cruzamento 1. Além disso, do mesmo modo que o encontrado para o cruzamento Cruzamento 1, a média dos parentais foi superior à geração F1 para a maioria dos caracteres estudados.

A geração F2 referente ao Cruzamento 2, apresentou média semelhante ao melhor pai para MFPA, podendo indicar ação de dominância na variabilidade para esse caractere, o que pode ser confirmado pela menor h^2r (%) encontrado para esse cruzamento. No entanto, para as variáveis MSPA, MSRA e NF a geração F2 apresentou valores superiores aos encontrados nos parentais de maior média.

Tabela 4 – Estimativas das médias referentes às gerações: P1, P2, F1, F2, RC1 e RC2 referentes ao Cruzamento 2. Pato Branco, UTFPR, 2018.

Geração	MFPA (g)	MSPA (g)	MFRA (g)	MSRA (g)	RA/PA (g)	Altura (cm)	NF	DC (cm)
P1	3,62	1,16	0,58	1,00	1,61	20,02	5,38	3,69
P2	5,46	1,08	0,57	0,22	0,29	22,4	5,75	2,98
F1	4,74	1,15	0,25	0,07	0,07	18,3	6,40	3,53
F2	3,62	1,52	0,56	1,1	1,28	20,40	6,33	3,57
RC1	2,30	1,22	0,50	0,71	0,95	20,83	6,13	3,74
RC2	1,92	1,28	0,32	0,54	0,77	22,49	6,88	3,61

MFPA = Matéria fresca da parte aérea; MSPA = Matéria seca da parte aérea; MFRA = Matéria fresca da raiz; MSRA = Matéria seca da raiz; RA/PA = Relação entre matéria seca de raiz e matéria seca da parte aérea; NF = Número de folhas; DC = Diâmetro do caule.

4.2 CARACTERES FISIOLÓGICOS

A distribuição dos indivíduos F2 em classes e frequências referentes ao RWC e a concentração de prolina podem ser observadas na Figura 13. Para o RWC os dados indicam que para a geração F2 obtida do Cruzamento 1, as maiores frequências foram distribuídas em 4 classes distintas com 16% dos genótipos em cada uma delas, sendo 64% dos indivíduos localizados na faixa de classes entre 19,54 e 56,76 %. A média para essa geração foi de 34,47% ($\pm 19,40$), com valores variando de 0,93 a 93,94%. Apenas 1% dos indivíduos corresponderam à classe máxima de valores (84,64 a 93,94%) enquanto 14% apresentaram-se na classe mínima de 0,93 a 10,24% (Figura 13A). Já o RWC para a geração F2 obtida do Cruzamento 2 (Figura 13B) apresentou uma média e uma variabilidade superior se

comparada a F2 obtida do Cruzamento 1 ($37,36 \pm 19,41\%$). Além disso, apenas 5% dos genótipos foram classificados na classe máxima de 69,96 a 77,48 % e com 12% na classe mínima de 2,27 a 9,79%.

Estudos relacionando o conteúdo de água nas folhas (RWC) podem identificar inadequação na absorção de água em plantas submetidas à seca, dependendo o nível de estresse no qual são submetidas, estas tendem a perder água como resultado dos processos metabólicos, podendo utilizar estratégias para conservar a concentração de água com o aumento do estresse (ÇELIK *et al.*, 2017). No entanto, a tolerância ao processo de desidratação de uma planta pode ser medida pela sua capacidade de manter as funções normais em um estado de baixo teor de água, como relatado por Patanè *et al.* (2016), com experimento objetivando triagem fisiológica para a tolerância à seca em tomateiro de armazenamento longo, identificaram uma diminuição significativa do RWC nas plantas consideradas tolerantes a medida que a seca progrediu.

A distribuição de classes da geração F2 obtida do Cruzamento 1 quanto à prolina (Figura 13C), indicam que os valores obtidos variaram de 3,28 a 79,61 ug mL^{-1} , com a maior frequência de genótipos (22%) localizada na classe que compreende valores de 26,18 a 33,82 ug mL^{-1} , uma classe abaixo da classe média da população. A população obtida do Cruzamento 2 (Figura 13D), apresentou uma média de 32,56 ug mL^{-1} ($\pm 19,51$) e uma variação de 0,37 a 114,36 ug mL^{-1} para essa geração, sendo a maior frequência de genótipos localizada na classe com valores de 11,77 a 23,17 ug mL^{-1} . No entanto, a geração F2 obtida do Cruzamento 1 apresentou 2% dos genótipos na classe mínima (3,28 a 10,92 ug mL^{-1}) e 3% na classe máxima (71,98 e 79,61 ug mL^{-1}) enquanto a geração F2 obtida do Cruzamento 2 apresentou 2% dos indivíduos na classe mínima (0,37 a 11,77 ug mL^{-1}) e 1% na máxima (102,96 a 114,36 ug mL^{-1}).

O valor médio encontrado para a geração F2 obtida do Cruzamento 1 quanto à concentração de prolina foi superior a encontrada pela F2 referente ao Cruzamento 2. Podendo indicar que a F2 obtida do Cruzamento 1 apresenta potencial para obtenção de genótipos com maior tolerância ao estresse hídrico, quando não consideramos as classes transgressivas observadas para os caracteres do presente estudo, podendo-se selecionar indivíduos nos extremos superiores encontrados para essa característica.

Na literatura, encontram-se uma ampla gama de estudos que indicam

que a maior concentração desse aminoácido é obtida em plantas com maior tolerância sob condições de déficit hídrico se comparadas com genótipos considerados suscetíveis (PATANÈ *et al.*, 2016; LANDI *et al.*, 2017). A prolina tem importância na defesa antioxidante, contribuindo como estabilizadora de enzimas e proteínas, prevenindo danos causados pelos níveis excessivos de espécies reativas de oxigênio (ROS), auxiliando na manutenção da integridade de membranas celulares e como osmólito, auxiliando no equilíbrio hídrico das plantas (HAYAT *et al.*, 2012).

No entanto, embora a prolina apresente importância na defesa da planta sob condições de déficit hídrico, existem controvérsias sobre se sua acumulação pode ser considerada uma resposta adaptativa, ou apenas um sintoma causado pelo estresse (MONTESINOS-PEREIRA *et al.*, 2014). Isso pode indicar menor capacidade de manter turgor em condições de estresse para o Cruzamento 1, já que a maior média de prolina foi associada a menor média no teor de água nas folhas, sugerindo deficiência no ajuste osmótico para essa população ou se ela acontece, não refletiu em grandes proporções em outros parâmetros.

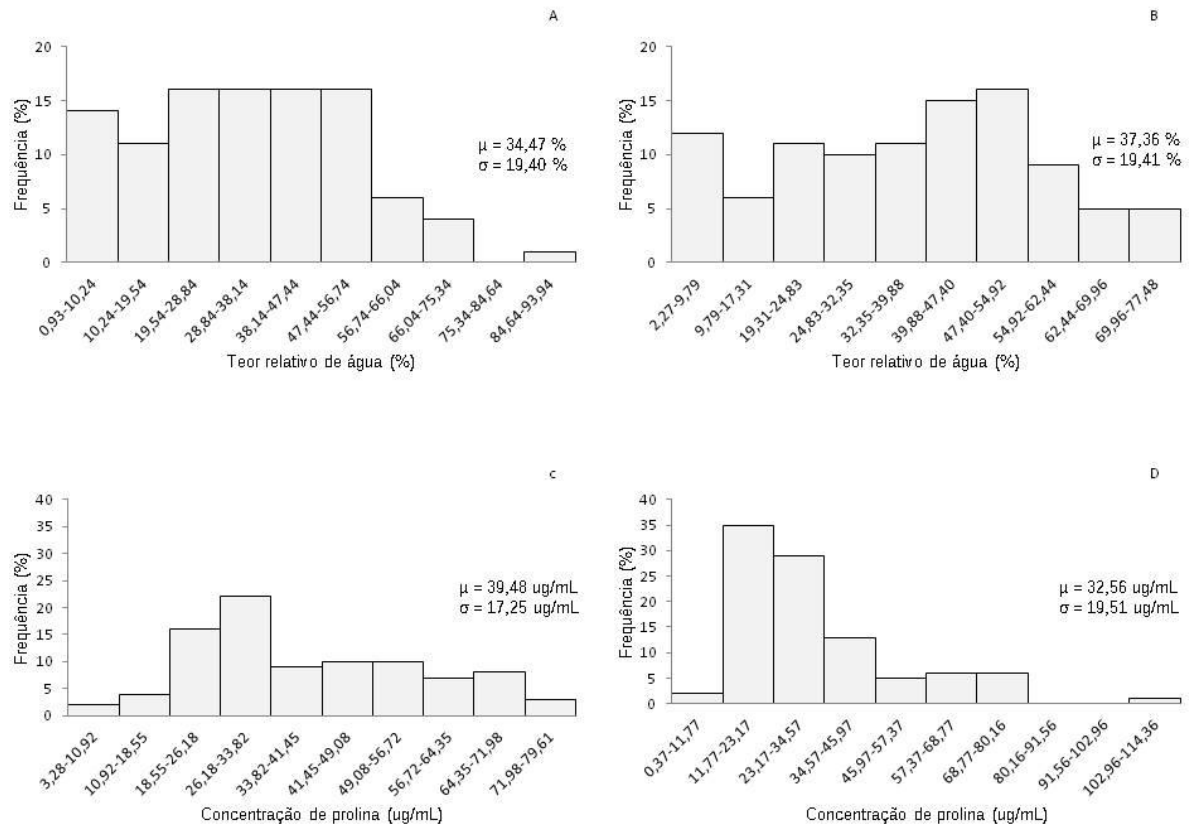


Figura 13 – Distribuição de genótipos F2 em classes correspondentes ao RWC (%) e a concentração de prolina ($\mu\text{g mL}^{-1}$). A) Geração F2 obtida do Cruzamento 1 quanto a RWC, B) Geração F2 obtida do Cruzamento 1 quanto a RWC, C) Geração F2 obtida do Cruzamento 1 quanto a concentração de prolina, D) Geração F2 obtida do Cruzamento 2 quanto a concentração de prolina. UTFPR, Câmpus Pato Branco, 2018.

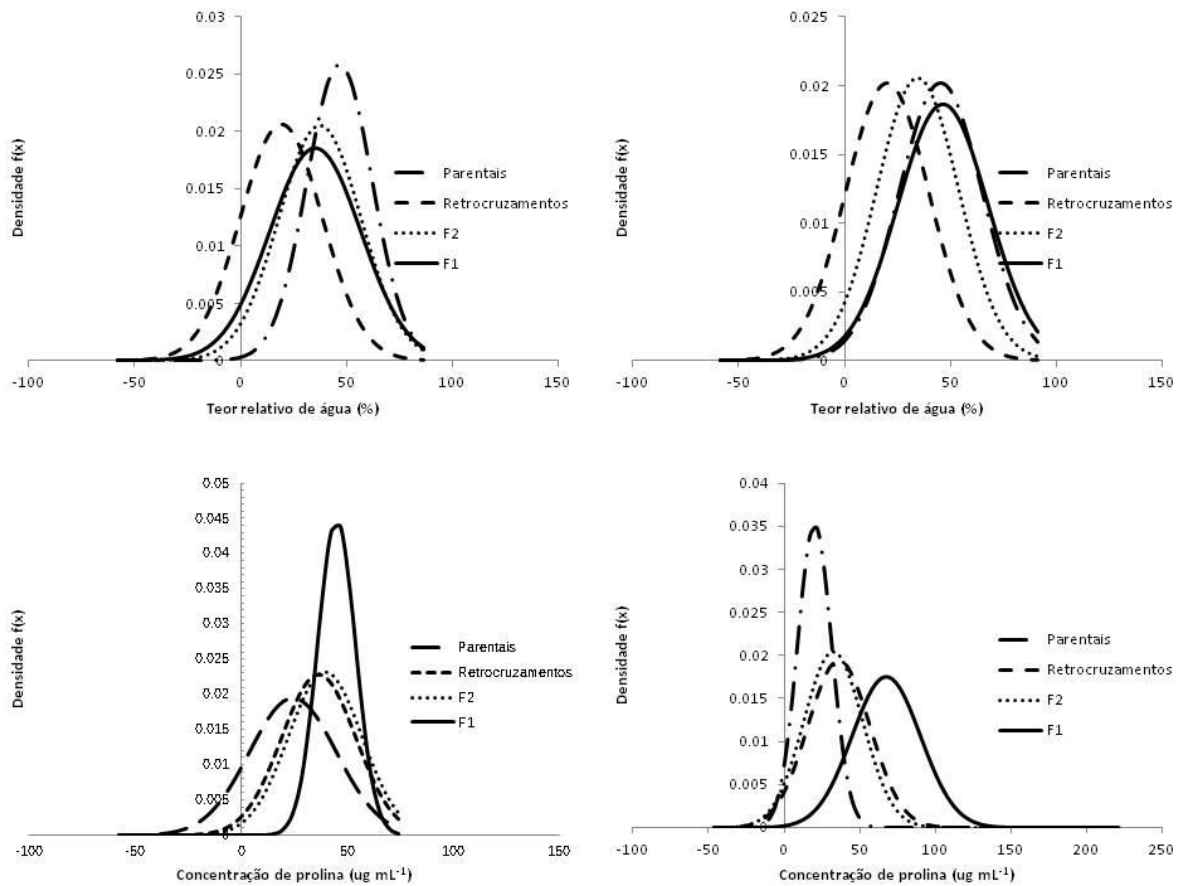


Figura 14 – Curvas de distribuição das gerações F1, F2, Retrocruzamentos e parentais correspondentes a RWC (%) e a concentração de prolina (µg mL⁻¹). A) Gerações obtidas do cruzamento 1 quanto ao RWC, B) Gerações obtidas do cruzamento 2 quanto ao RWC, C) Gerações obtidas do Cruzamento 1 quanto a concentração de prolina, D) Gerações obtidas do cruzamento 2 quanto a concentração de prolina. UTFPR, Câmpus Pato Branco, 2018.

As 10 classes e suas respectivas frequências para o índice de clorofila total das plantas para ambas as gerações F2 estão representadas na Figura 15. Os dados indicam distribuição de 3,60 a 57,00 (unidades SPAD) para a geração obtida do Cruzamento 1, sendo a média dessa família de 34,40 (\pm 9,89). As maiores frequências para essa geração estão distribuídas na classe de 35,64 a 40,98 unidades SPAD, sendo que 26% dos genótipos apresentam valores abaixo da média e 49% acima. A geração obtida do Cruzamento 2 apresenta índices de clorofila variando de 8,50 a 104,50 unidades SPAD, com média geral da família de 36,56 unidades SPAD (\pm 12,55). Os maiores valores estão localizados na classe que representa os valores de 27,70 a 37,30, sendo que 11% dos indivíduos estão abaixo da média e 36% acima. Para essa variável, a F2 obtida do Cruzamento 1 apresentou menor média e menor variação se comparada a F2 advinda do Cruzamento 2, podendo indicar um maior número de genótipos com maior

concentração de clorofila para o cruzamento 2. Geralmente na literatura, o maior teor de clorofila está relacionado a menores danos às estruturas fotossintéticas, podendo indicar maior tolerância de plantas quando submetidas à seca severa.

A redução da clorofila em condições de déficit hídrico foi encontrada em vários trabalhos, a exemplo Aghaie *et al.* (2018), esses autores encontraram uma redução da clorofila em cultivares de tomateiro mais sensíveis à seca moderada e severa, resultados semelhantes também foram encontrados em estudos de Çelik *et al.* (2017) em que ambas as variedades de tomateiro estudadas apresentaram redução no teor de clorofila em comparação ao tratamento controle (dia 0).

Esses resultados podem indicar a ocorrência de estresse oxidativo, pois quando submetidas a estresses abióticos as plantas tendem a desencadear a síntese de espécies reativas de oxigênio, afetando de maneira negativa o metabolismo, com a indução da oxidação de pigmentos fotossintéticos, entre eles a clorofila (TRIPATHY; OELMÜLLER, 2012). Isso pode indicar maior índice de estresse oxidativo para os genótipos pertencentes ao cruzamento 1, sugerindo menor resistência a deficiência hídrica.

No entanto, existem resultados contraditórios quanto à maior concentração desse pigmento estar relacionada à maior tolerância de plantas à seca, possivelmente por apresentarem diferenças de respostas entre culturas ou diferenças metodológicas, sendo que a relação da concentração desse pigmento ao longo do crescimento e desenvolvimento das culturas e a variação genética ambiental ainda são pouco conhecidas (ROLANDO *et al.*, 2015). Além disso, existem relatos de que a perda de clorofila pode auxiliar na sobrevivência de plantas quando submetidas a estresse severo, realizando a diminuição na quantidade de fótons a serem absorvidos pelas folhas, o que resulta em aumento de fotoproteção e capacidade antioxidante por quantidade de fótons absorvidos pelas folhas (KHOYERDI *et al.*, 2016).

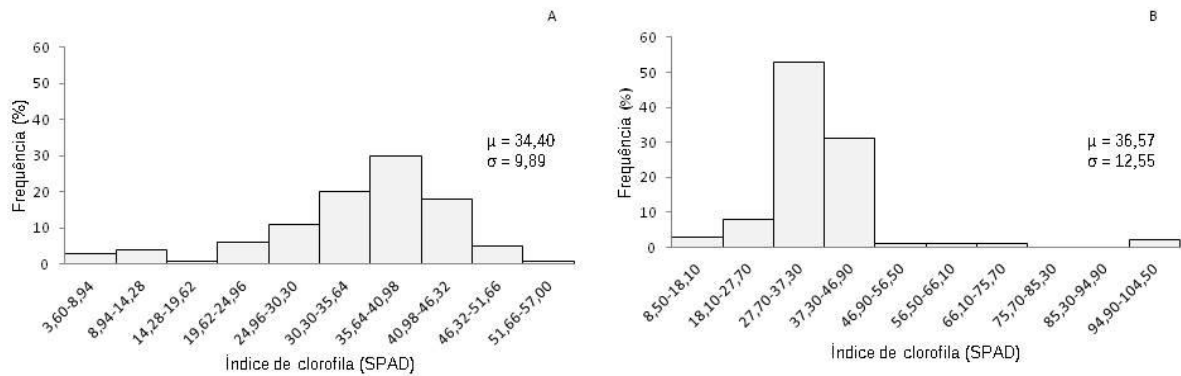


Figura 15. Distribuição de genótipos F2 em classes correspondentes ao índice relativo de clorofila (SPAD) A) Geração F2 obtida do Cruzamento 1, B) Geração F2 obtida do Cruzamento 2. UTFPR, Câmpus Pato Branco, 2018.

As curvas de distribuição referentes à concentração de clorofila estão representadas na Figura 16. Nota-se que a maior variação para as gerações referentes ao Cruzamento 1 foi encontrada na geração F1 (Figura 16A), apresentando uma média de 39,37 e um desvio de 21,10 (SPAD), seguidas dos retrocruzamentos ($41,08 \pm 18,11$ SPAD), F2 ($34,75 \pm 10,06$ SPAD) e parentais ($35,78 \pm 8,63$ SPAD) respectivamente. Já as gerações referentes ao Cruzamento 2 (Figura 16B) a maior variação foi encontrada nos retrocruzamentos ($33 \pm 18,67$ SPAD) seguidos da geração F2 ($36,56 \pm 12,37$ SPAD), F1 ($41,29 \pm 9,58$ SPAD) e parentais ($36,78 \pm 8,63$ SPAD).

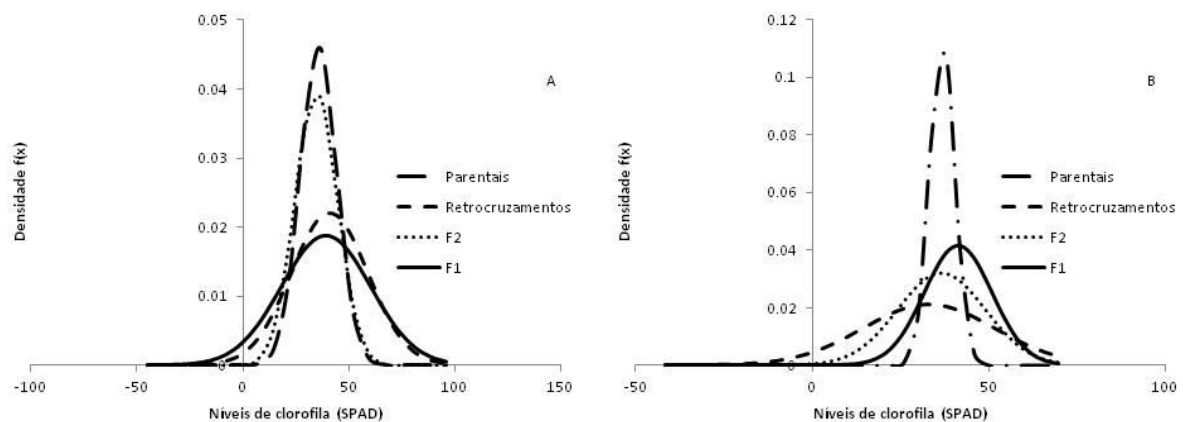


Figura 16 – Curvas de distribuição das gerações F1, F2, Retrocruzamentos e parentais correspondentes ao índice relativo de clorofila (SPAD). A) Gerações obtidas do Cruzamento 1, B) Gerações obtidas do Cruzamento 2. UTFPR, Câmpus Pato Branco, 2018.

Os parâmetros genéticos avaliados para características fisiológicas, referentes ao Cruzamento 1 estão representados na Tabela 5. Os dados indicam baixo efeito aditivo para essas características, com valores de σ^2_A inferiores a da σ^2_D para todos os caracteres. Além disso, a maior σ^2_E se comparada a σ^2_G , evidencia a influência de fatores ambientais controlando o caráter, sendo esta característica reforçada pelos baixos índices de h^2_r apresentados (não diferentes de zero).

Tabela 5 – Estimativas das variâncias fenotípicas (σ^2_P), ambientais (σ^2_E), genotípicas (σ^2_G), aditivas (σ^2_A), dominância (σ^2_D), herdabilidade no sentido amplo (h^2_a), herdabilidade no sentido restrito (h^2_r), heterose (H) e heterobeliose (HT), para os caracteres fisiológicos referentes ao Cruzamento 1. Pato Branco, UTFPR, 2018.

Parâmetros	RWC	PROLINA	COLORIFILA
σ^2_P	0,05	297,71	101,27
σ^2_E	0,04	1126,07	193,80
σ^2_G	0,01	-828,36	-92,53
σ^2_A	-0,01	-573,83	-339,23
σ^2_D	0,02	-254,53	246,70
h^2_a (%)	15,61	-278,25	-91,37
h^2_r (%)	-22,23	-192,75	-334,98
H (%)	3,47	32,28	9,94
HT % (P1)	24,70	-12,13	20,78
HT % (P2)	-11,58	167,44	0,89

RWC = Teor relativo de água

Nota: Para dados de RWC foi utilizada transformação angular.

As médias P1, P2, F1, F2, RC1 e RC2 referentes ao Cruzamento 1 estão indicadas na Tabela 6. A geração F1 não apresentou superioridade de médias para a concentração de prolina e clorofila, com valor intermediário aos parentais para RWC. O que indica maior depressão por endogamia e maior heterose para esses caracteres, reforçando a ideia de que a maior parte da variação encontrada nesses dados tem influência de ação dominante.

Valores de F2 seguem essa mesma linha com valores de RWC idênticos aos encontrados ao parental de menor média, o que indica dominância tendendo ao parental de menor média para essa variável, e valores de clorofila e concentração de prolina intermediários aos parentais. Além disso, as médias de F2 apresentaram valores menores que os encontrados para a F1 o que evidencia ainda mais a presença de depressão endogâmica para essas características.

Tabela 6 – Estimativas das médias de P1, P2, F1, F2, RC1 e RC2 referentes ao Cruzamento 1 para características fisiológicas. Pato Branco, UTFPR, 2018.

Geração	RWC	PROLINA	CLOROFILA
P1	0,61	51,01	32,60
P2	0,86	16,76	39,03
F1	0,76	44,82	39,37
F2	0,61	39,48	34,75
RC1	0,50	38,50	37,15
RC2	0,34	34,36	45,01

RWC = Teor relativo de água.

Nota: Para dados de RWC foi utilizada a transformação angular.

Os parâmetros genéticos referentes à geração obtida do Cruzamento 2, apresentou a h^2_r para a RWC e concentração de prolina moderada (34,91 %) e alta (86,96 %), respectivamente, e h^2_a de moderada a alta para todos os caracteres (Tabela 7).

Tabela 7 – Estimativas das variâncias fenotípicas (σ^2_P), ambientais (σ^2_E), genotípicas (σ^2_G), aditivas (σ^2_A), dominância (σ^2_D), herdabilidade no sentido amplo (h^2_a) e herdabilidade no sentido restrito (h^2_r), para os caracteres fisiológicos referentes ao Cruzamento 2. Pato Branco, UTFPR, 2018.

Parâmetros	RWC	PROLINA	CLOROFILA
σ^2_P	0,05	378,13	132,56
σ^2_E	0,03	253,80	35,71
σ^2_G	0,02	124,34	96,86
σ^2_A	0,018	328,81	-425,45
σ^2_D	0,01	-204,47	522,31
h^2_a (%)	47,31	32,88	73,07
h^2_r (%)	34,91	86,96	-320,94
H (%)	-28,03	234,19	12,27
HT % (P1)	-16,50	185,07	19,56
HT % (P2)	-36,76	303,76	5,81

RWC = Teor relativo de água

Nota: Para dados de RWC foi utilizada transformação angular.

As médias P1, P2, F1, F2, RC1 e RC2 referentes ao Cruzamento 2 podem ser visualizadas na Tabela 8, os valores de F1 foram intermediários aos parentais e os valores de F2 foram idênticos ao encontrado para o pai de menor média indicando dominância tendendo ao parental de menor média para o RWC. Já para a concentração de prolina os valores de F1 foram superiores aos pais e a geração F2 o que pode indicar efeito de sobredominância nessa característica.

Tabela 8 – Estimativas das médias referentes às gerações: P1, P2, F1, F2, RC1 e RC2 referentes ao Cruzamento 2 para características fisiológicas. Pato Branco, UTFPR, 2018.

GERAÇÃO	RWC	PROLINA	CLOROFILA
P1	0,64	23,74	34,54
P2	0,86	16,76	39,03
F1	0,54	67,66	41,29
F2	0,64	32,52	36,39
RC1	0,53	9,76	29,48
RC2	0,29	42,76	36,53

RWC = Teor relativo de água

Nota: Para dados de RWC foi utilizada transformação angular.

No presente estudo os maiores índices de herdabilidade no sentido amplo e restrito para as características fisiológicas, foram verificadas para o Cruzamento 2. Com destaque para a concentração de prolina, que foi maior que 80 para h^2 . No entanto, todas as características fisiológicas apresentaram herdabilidade no sentido restrito inferior à herdabilidade no sentido amplo, o que sugere que a maior parte dessas características são influenciadas por fatores de origem dominante, com exceção da prolina, que apresentou uma herdabilidade no sentido restrito alta para esse cruzamento.

No Cruzamento 1, estimativas negativas (não diferentes de zero) de herdabilidade tanto no sentido amplo quanto restrito, foram encontradas para os caracteres fisiológicos, indicando pouca eficiência na seleção de gerações iniciais para esses caracteres. Além disso, nota-se superioridade na variância de dominância em comparação à aditiva em todas as características, aliadas a maior variância ambiental se comparada à genética para a maioria dos caracteres.

Esses resultados estão de acordo com os encontrados por Said (2014) na cultura do trigo, em que as estimativas de herdabilidade para o RWC e a concentração de clorofila, no sentido amplo e restrito em condições de seca indicam efeito de dominância sobre essas características, sendo pouco efetiva a seleção para essa característica nas gerações iniciais de melhoramento. Em amendoim, também foram observadas estimativas de herdabilidade no sentido restrito baixas em comparação às de sentido amplo, sendo que a seleção para RWC e teor de

clorofila, bem como, características de raiz devem ser realizadas em gerações mais avançadas (PAINAWADEE *et al.*, 2009).

No entanto, vale lembrar, que embora as estimativas de herdabilidade sejam importantes para se estabelecer parâmetros de seleção eficientes, esta é dependente de uma série de fatores como o tipo de material genético, tamanho de amostra, metodologia, manejo do experimento, métodos de estimação e efeitos de ligação. Desse modo, é importante considerar esses fatores ao comparar valores entre experimentos, sendo que uma ampla variação de resultados pode ser encontrada na literatura para um mesmo fator (SAID, 2014).

5 CONCLUSÕES

Os dados de distribuição das gerações F2 apresentados no presente estudo indicaram que para a maioria dos caracteres morfológicos avaliados as diferenças alélicas estão presentes em múltiplos locos, com vários genes contribuindo para as características. Além disso, a maior variação encontrada na geração F2 em comparação aos pais para essas características sustentam ainda mais o efeito poligênico sobre os caracteres, com os alelos de ambos os pais contribuindo para o caráter.

As médias referentes às progênes F2 indicaram que características de raiz foram mais expressivas para a população obtida do Cruzamento 1, o que pode indicar maior potencial de obtenção de variedades tolerantes sob a condição de estresse hídrico. No entanto, o maior teor de água e níveis de clorofila encontrado para o cruzamento 2, pode indicar potencial de plantas tolerantes ao déficit hídrico nessa população.

Além disso, os parâmetros genéticos, bem como as médias das gerações F2 avaliadas, indicam que a maioria dos caracteres morfológicos são influenciados por efeitos gênicos fixáveis, pelos maiores valores encontrados nas variâncias aditivas em comparação às de dominância. As estimativas de herdabilidade no sentido restrito indicam que os efeitos aditivos influenciam fortemente na variação dessas populações. Esses fatores sugerem efetividade de seleção em gerações precoces para essas características, podendo ser utilizados os métodos de retrocruzamento, pedigree e descendente de uma única semente para o avanço das populações, e também possibilidade de variedades não híbridas competitivas.

No entanto, as estimativas de herdabilidade, médias e variâncias referentes às avaliações fisiológicas encontradas no presente estudo, foram contrastantes entre as populações F2, sendo os índices de herdabilidade maiores para a população obtida do Cruzamento 2 em comparação ao Cruzamento 1, com destaque para a concentração de prolina, que foi a única variável fisiológica que apresentou índices elevados de herdabilidade no sentido restrito. Além disso, a maioria dos caracteres fisiológicos são influenciados por efeitos de dominância o que interfere na seleção de genótipos tolerantes à seca através desses fatores em F2.

6 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Atualmente existem poucos trabalhos focados em uma agricultura sustentável, especialmente no desenvolvimento de variedades de polinização aberta mais adaptadas a esses sistemas. As sementes de tomateiro disponibilizadas no mercado brasileiro ainda são focadas em híbridos de elevado custo e pouca variabilidade genética, isso resulta em baixa viabilidade e desempenho na produção da cultura frente diferentes estresses.

A realização de cruzamentos com espécies de herança podem trazer consigo a ampliação da diversidade genética e a incorporação de características que permitam a melhor ambientação da cultura. Isso pode ser observado no presente estudo, em que as progênies F2 resultantes dos cruzamentos com espécies de herança apresentaram potencial na melhor adaptação do tomateiro em áreas submetidas a estresse hídrico.

No entanto, a herança de características secundárias quando as plantas são submetidas a estresses abióticos ainda são pouco compreendidas e apresentam variação conforme genótipo, metodologia e nível de estresse na qual são submetidas. Desse modo, é necessário que mais estudos sejam desenvolvidos, em diferentes locais, climas e estádios de desenvolvimento da cultura, a fim de validar a herdabilidade e eficiência desses genótipos submetidos a condições de seca em áreas de produção agroecológicas. Além disso, podem ocorrer variações nos índices de herdabilidade quando submetidos a estresses conjuntos, o que é frequentemente verificado em condições de campo, sendo necessário que tais características sejam melhor verificadas nessas condições.

REFERÊNCIAS

- ABDEL-HALEEM, Hussein et al. Phenotypic variations, heritability and correlations in dry biomass, rubber and resin production among guayule improved germplasm lines. **Industrial Crops and Products**, v.112, n. [-], p. 691-697.
- ABREU, Flávia B et al. Inheritance of resistance to *Phytophthora infestans* (*Peronosporales*, *Pythiaceae*) in a new source of resistance in tomato (*Solanum* sp.) (formerly *Lycopersicon* sp.), Solanales, Solanaceae). **Genetics and Molecular Biology**, v.31, n.2, p.493-497, 2008.
- AFLITOS, S. et al. Exploring genetic variation in the tomato (*Solanum* section *Lycopersicon*) clade by whole-genome sequencing. **The Plant Journal**, v.80, n. 1, p. 136-48, 2014.
- AGHAIE, Peyman et al. Tolerance evaluation and clustering of fourteen tomato cultivars grown under mild and severe drought conditions, **Scientia Horticulturae**, v. 232, n. [-], p.1-12, 2018.
- ALLARD, R.W. Population structure and sampling methods. In: FRANKEL, O.H. & BENNET, E., ed. Genetic Resources in Plants. Oxford, **Blackwell Scientific**, p.97-108, 1970.
- ALIAN, A; ALTMAN, A; HEUER, B. Genotypic difference in salinity and water stress tolerance of fresh market tomato cultivars. **Plant Science**, v.152, n.1, p. 59-65, 2000.
- ANTONINI, Antônio C. C et al. Capacidade produtiva de cultivares de berinjela. **Horticultura Brasileira**, v. 20, n. 4, p. 646-648, 2002.
- ARAUJO, Jacqueline C. de. **Bioprospecção de genótipos de tomate de mesa (*Solanum lycopersicum* L.) com potencial de adaptação ao sistema de cultivo orgânico**. 2013. 121f. Tese (Doutorado em ciências) - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2013.
- ASHRAF, M. Inducing drought tolerance in plants: recent advances. **Biotechnology Advances**, v.28, n.1, p.169-83, 2010.
- ASHRAF, M; FOOLAD, M. R. Roles of glycine betaine and proline in improving plant abiotic stress resistance. **Environmental and Experimental Botany**, v.59, n(-), p. 206–216, 2007.
- ACQUAAH, George. **Principles of Plant Genetics and Breeding**. Maryland: Principles of Plant Genetics and Breeding. John Wiley & Sons, 2012, 758p.
- ACQUAAH, George. **Conventional Plant Breeding Principles and Techniques**. In: Al-Khayri J., Jain S., Johnson D. (eds) *Advances in Plant Breeding Strategies: Breeding, Biotechnology and Molecular Tools*, 2015, 115-158p.

BAI, Yuling; LINDHOUT, Pim. Domestication and breeding of tomatoes: what have we gained and what can we gain in the future? **Annals of Botany**, London, v.100, n.5, p.1085-1094, 2007.

BARONE, Amalia et al. High-throughput genomics enhances tomato breeding efficiency. **Current Genomics**, v. 10, n.1, p.1-9, 2009.

BASU, Supratim et al. Plant Adaptation to Drought Stress. **F1000Research** 5, v.5, n. (-), p. 1-14, 2016.

BEDINGER, Patricia A et al. Interspecific reproductive barriers in the tomato clade: opportunities to decipher mechanisms of reproductive isolation. **Sexual Plant Reproduction**, v.24, n.3,p.171-187, 2010.

BERGOUGNOUX, Véronique. The history of tomato: From domestication to biopharming. **Plant Biotechnology Journal**, v.32, n.1, p.170-189, 2014.

BELL, Michael; TRAVIS, Mattheuw P. Hybridization, transgressive segregation, genetic covariation, and adaptive radiation. **Trends in Ecology & Evolution**, v.20, n.7, p. 358-361, 2005.

BLANCA, José et al. Variation Revealed by SNP Genotyping and Morphology Provides Insight into the Origin of the Tomato. **PLoS ONE**, v.7, n.10, p. 1-17, 2012.

BUCHMANN, Steven L. **Buzz pollination in angiosperms**. Handbook of Experimental Pollination Biology. New York, p. 73-113, 1983

BROOKFIELD, John F.Y., Heritability. In **Current Biology**, v.22, n.7, p.217-219, 2012.

BUCHMANN, Steven L; CANE, James H.. Bees assess pollen returns while sonicating Solanum flowers. **Oecologia**, v.81, p. 289-294, 1989.

BUCHMANN, Steven L; HURLEY, James P.. A biophysical model for buzz pollination in angiosperms. **Journal of Theoretical Biology**, v.72, n.4, p. 639-657, 1978.

CARVALHO, Agnaldo D. et al. Productivity and tolerance to the leaf blight disease of hybrid and open-pollinated carrot cultivars. **Horticultura Brasileira**, v.33, n.3, p.299-304, 2015.

CARVALHO, Filipe G. et al. Tolerância ao déficit hídrico em mudas de genótipos de café portadores de genes de diferentes espécies. **Coffee Science**, v.12, n.2, p.156-163, 2017.

ÇELİK, Özge; AYAN, Alp; ATAĞ, Çimen. Enzymatic and non-enzymatic comparison of two different industrial tomato (*Solanum lycopersicum*) varieties against drought stress. **Botanical Studies**, v.58, n. 32, p. 1-16, 2017.

CHEN et al. Quantitative response of greenhouse tomato yield and quality to water deficit at different growth stages. **Agricultural Water Management**. v.129, n. [-],

p.152-162, 2013.

CHETELAD, Roger T et al. Distribution, ecology and reproductive biology of wild tomatoes and related nightshades from the Atacama Desert region of northern Chile. **Euphytica**. v. 167, n. 5, p. 77–93, 2009.

CRUZ, C.D. GENES - a software package for analysis in experimental statistics and quantitative genetics. **Acta Scientiarum**. v.35, n.3, p.271-276, 2013.

CRUZ, C. D.; REGAZZI, A. J.; CARNEIRO, P.C.S.; **Modelos Biométricos Aplicados ao Melhoramento Genético**, Ed. 3. Viçosa, UFV, 2014.

DHANDA, S. S. et al. Indices of Drought Tolerance in Wheat Genotypes at Early Stages of Plant Growth. **Journal of Agronomy and Crop Science**, v.190, n.1, p.6-12, 2004.

DASZKOWSKA-GOLEC, Agata; SZAREJKO, Iwona. Open or Close the Gate – Stomata Action Under the Control of Phytohormones in Drought Stress Conditions. **Frontiers in Plant Science**, v. 4, n. 138, p.1-16, 2013.

DIAS, João C. da S; Impact of improved vegetable cultivars in overcoming food insecurity. **Euphytica**, v.176, n.1, p.125–136, 2010.

EASLON, Hsien M; RICHARDS, James H. Drought response in self-compatible species of tomato (*Solanaceae*). **American Journal of Botany**, v.96, n.3, p.1-9, 2009.

EL-GABRY, M.A.H; SOLIEMAN T.I.H; ABIDO, A.I.A. Combining ability and heritability of some tomato (*Solanum lycopersicum* L.) cultivars. **Scientia Horticulturae**, v.167, n. [-], p.153-157, 2014.

FALCONER, D. S. **Introduction to Quantitative Genetics**. The Ronald Press: NY, 1960.

FALCONER, D.S.; MACKAY, T.F.C. **Introduction to quantitative genetics**. 4.ed. Edinburgh : Longman Group Limited, 1996. 464p.

FAO, ORGANIZAÇÃO DAS NAÇÕES UNIDAS PARA A ALIMENTAÇÃO E A AGRICULTURA. **The state of food and agriculture** .Roma, 1996. 70 p.

FIRON N et al. Pollen grains of heat tolerant tomato cultivars retain higher carbohydrate concentration under heat stress conditions. **Scientia Horticulturae**, v.109, n.3, p.212- 217, 2006.

FITA, Ana et al. Breeding and Domesticating Crops Adapted to Drought and Salinity: A New Paradigm for Increasing Food Production, **Front In Plant Science**, v.6, n.978, p. 1-20, 2015.

FRANCIS, Harles A.; WEZEL, Alexander. Agroecology and Agricultural Change. **International Encyclopedia of the Social & Behavioral Sciences**. 2ª Ed. Oxford.

Editora Elsevier, 2015, p. 484-487.

FREITAS, Pâmela G. N et al. Vibração de plantas de pimenta “malagueta” para produção de frutos e sementes em ambiente protegido. **Revista Agroambiente On-line**, v. 9, n. 1, p. 57-64, 2015.

GUALBERTO, Ronan; OLIVEIRA, Paulo S.R; GUIMARÃES Alexandre M. Desempenho de cultivares de tomateiro para mesa em ambiente protegido. **Horticultura Brasileira**, v. 25, n. 2, p. 44-246, 2007

HALIŃSKI, Łukasz P et al. Cuticular wax variation in the tomato (*Solanum lycopersicum L.*), related wild species and their interspecific hybrids. **Biochemical Systematics and Ecology**, v.60, n.(-), p. 215-224, 2015.

KULKARNI, Manoj; PHALKE, Swati. Evaluating variability of root size system and its constitutive traits in hot pepper (*Capsicum annum L.*) under water stress, **Scientia Horticulturae**, v.120, n.2, p.159-166, 2009.

HORNEBURG, Bernd; BECKER, Heiko C. Selection for Phytophthora field resistance in the F2 generation of organic outdoor tomatoes. **Euphytica**, v.180, n.3, p.357-367, 2011.

IBGE, **Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística**. Área plantada, área colhida, quantidade produzida, rendimento médio e valor da produção das lavouras temporárias. Rio de Janeiro, 2016.

IPSILANDIS, C.G et al. Breeding for homozygotic superiority and stability in maize without losing combining ability. **Asian Journal of Plant Sciences**, v.4, n.5, p. 499-506, 2005.

JUHÁSZ, Ana C. P. et al. Base genética da resistência de um acesso de tomate silvestre ao mosaico-amarelo do pimentão. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.43, n.6, p.713-720, 2008.

KHAN, Rizwan T. et al., Effect of drought on the growth of tomatoes genotypes. **International Journal of Biosciences**, v.9, n.1, p. 421-429, 2016.

KHOYERDI, Farooq F. et al. Changes in some physiological and osmotic parameters of several pistachio genotypes under drought stress, **Scientia Horticulturae**, v. 198, n [-], p. 44-51, 2016.

KOUTROUBAS, Spyridon D; PAPAKOSTA, Despo K; DOITSINIS, Alexandros. Nitrogen utilization efficiency of safflower hybrids and open-pollinated varieties under Mediterranean conditions. **Field Crops Research**, v.107, n.1, p.56-61, 2008.

KOUTSIKA-SOTIRIOU, M; MYLONAS I; TSIVELIKAS A; TRAKA-MAVRONA E. Compensation studies on the tomato landrace ‘Tomataki Santorinis’. **Scientia Horticulturae**, v.198, n.[-], p.78–85, 2016.

- LANDI, Simone, et al. In-field study on traditional Italian tomato landraces: The constitutive activation of the ROS scavenging machinery reduces effects of drought stress. **Plant Physiology and Biochemistry**, v.118, n. (-), p. 150-160, 2017.
- MACIAS-MACIAS, O. et al. Contribution of native bees and Africanized honey bees (Hymenoptera:Apoidea) to Solanaceae crop pollination in tropical México. **Journal of Applied Entomology**, v. 133 n. 6, p.456–465, 2009.
- MARTÍNEZ-VÁZQUEZ, Esaú A et al. Exploring the breeding potential of Mexican tomato landraces, *Scientia Horticulturae*, v.220, n.[-], p.317-325,2017.
- MATHER, K.; JINKS, J.L. **Introdução à genética biométrica**. Sociedade Brasileira de Genética: Ribeirão Preto. p.1-61. 1984.
- MATTEDI, André P et al. Qualidade dos frutos de genótipos de tomateiro do Banco de Germoplasma de Hortaliças da Universidade Federal de Viçosa. **Revista Ceres**, v. 58, n. 4, p. 525-530, 2011.
- MATOS, Evandro S; SHIRAHIGE, Fernando H; MELO, Paulo C.T. Desempenho de híbridos de tomate de crescimento indeterminado em função de sistemas de condução de plantas. **Horticultura Brasileira**, v. 30, n. 2, p.240-245, 2012.
- MCCOUCH Susan. Diversifying Selection in Plant Breeding. **PLoS Biology**, v.2, n.10, p.1507-1512, 2004.
- MELO, Paulo C.T de. Genetic improvement of vegetables: development of openpollinated cultivars. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, v. 11, p.93-94, 2011.
- MELO, Paulo C.T.; VILELA, Nirlene J. Desafios e perspectivas para a cadeia brasileira do tomate para processamento industrial. **Horticultura Brasileira**, Brasília, v.23, n.1, p.154-157, 2005.
- MELO, Paulo C. T et al. Desempenho de cultivares de tomateiro em sistema orgânico sob cultivo protegido. **Horticultura Brasileira**, v.27, n.4, p.553-559, 2009.
- MISHRA, Kumud B., et al. Engineered drought tolerance in tom plants is reflected in chlorophyll fluorescence emission. **Plant Science**, v.182, n. (-), p.79–86, 2012.
- MISTRY, Chintan et al. Heritability and gene effects for yield related quantitative traits in eggplant, **Annals of Agricultural Sciences**, v.61, n.2, p.237-246, 2016.
- MOOSE, Stephen P; MUMM, Rita H. Molecular Plant Breeding as the Foundation for 21st Century Crop Improvement. **Plant Physiology**, v.147, n.[-], p. 969–977, 2008.
- OLTMAN A.E.; JERVIS S.M.; DRAKE M.A. Consumer Attitudes and Preferences for Fresh Market Tomatoes. **Journal of food science**, v.79, n.10, p. 2091-2097, 2014.

PAINAWADEE, M et al. Heritability and Correlation of Drought Resistance Traits and Agronomic Traits in Peanut (*Arachis hypogaea* L.). **Asian Journal of Plant Sciences**, v.8, n.5, p 325-334, 2009.

PATANÈ, Cristina, et al. *Physiological screening for drought tolerance in Mediterranean long-storage tomato*. **Plant Science**, v. 249, n.(-), p. 25-34, 2016.

PATANÈ, Cristina et al. Effects of deficit irrigation on bio-mass, yield, water productivity and fruit quality of processing tomato under semi-arid Mediterranean climate conditions. **Science Horticulturae**, v.129, n. 4, p. 590-596, 2011.

PAULA, Reinaldo S. de; ALMEIDA, Rogério de A. Coletor de pólen para flor de tomateiro (*Lycopersicon esculentum*). **Pesquisa Agropecuária Tropical**, v. 29, n. 2, p. 165-166, 1999

PEREIRA, Andy. Plant Abiotic Stress Challenges from the Changing Environment, **Frontiers in Plant Science**, v.7, n.1123, 2016.

PRESSMAN, Etan; PEET, Mary M; PHARR, D. Mason. The Effect of Heat Stress on Tomato Pollen Characteristics Is Associated with Changes in Carbohydrate Concentration in the Developing Anthers. **Annals of Botany**, v.90, n.5, p.631–636, 2002.

RAMALHO, M.A.P.; SANTOS, J.B.; PINTO, C.A.B.P. **Genética na agropecuária**. Editora Globo: São Paulo. 3.ed. p.199-229. 1994.

RAMAMOORTHY, Purushothaman et al. Root traits confer grain yield advantages under terminal drought in chickpea (*Cicer arietinum* L.). **Field Crops Research**, v.201, n. [-], p.146–161. 2017.

RIAZ, Muhammad et al. Genotypic variability for root/shoot parameters under water stress in some advanced lines of cotton (*Gossypium hirsutum* L.). **Genetics and molecular research**, v.27, n.1, p. 552-561, 2013.

RICK, Charles M. Tomato-Like Nightshades: Affinities, Autoecology, and Breeders Opportunities. **Economic Botany**, v.42, n.2, p. 145-54, 1988.

ROCHA, Débora K. et al., Seleção de genótipos de tomateiro submetidos ao estresse hídrico em função da expressão de características Fisiológicas. **Revista Brasileira de Ciências Agrárias**, v.11, n.2, p.80-84, 2016.

ROLANDO, José L. et al. Leaf greenness as a drought tolerance related trait in potato (*Solanum tuberosum* L.), **Environmental and Experimental Botany**, v.110, n. [-], p.27-35, 2015.

SATO, S. et al. Moderate Increase of Mean Daily Temperature Adversely Affects Fruit Set of *Lycopersicon Esculentum* by Disrupting Specific Physiological Processes in Male Reproductive Development. **Annals of Botany**. V.97, n.5, p.731–738, 2006.

SHIVAPRASAD, Padubidri V. et al. Extraordinary transgressive phenotypes of hybrid tomato are influenced by epigenetics and small silencing RNAs. **The embo journal**, v. 31, n.2, p. 257–266, 2012.

SHALABY, Tarek A. Mode of gene action, heterosis and inbreeding depression for yield and its components in tomato (*Solanum lycopersicum* L.), **Scientia Horticulturae**, v.164, n.[-], p. 540-543, 2013.

SAID, Alaa A. Generation mean analysis in wheat (*Triticum aestivum* L.) under drought stress conditions. **Annals of Agricultural Sciences**, v.59, n.2, p.177-184, 2014.

SANCHEZ-RODRIGUEZ et al. Study of the ionome and uptake fluxes in cherry tomato plants under moderate water stress conditions. **Plant and Soil**, v.335, n. 1-2, p. 339-347, 2010.

SINGH, Ajay K. et al., Genetics of resistance to early blight disease in crosses of wild derivatives of tomato. **Scientia Horticulturae**, v. 219, n. 1, p. 70-78, 2017.

SOUZA, Carlos C. de et al. Avaliação de métodos de determinação de água disponível. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.37, n.3, p.337-341, 2002.

SPAGNUOLO, Felipe A. et al. Melhoramento participativo do tomateiro sob manejo orgânico. **Horticultura Brasileira**, v.34, n.2, p., 2016.

STANSFIELD W. D, **Theory and problems of genetics**, MC Grow Hill Book Co. Nova York, EUA, p.220-221, 1988.

TOLEDO, Débora S et al. Production and quality of tomato fruits under organic management. **Horticultura Brasileira**, v.29, n.2, p. 253-257, 2011.

TRIPATHY, Baishnab C.; OELMÜLLER, Ralf. Reactive oxygen species generation and signaling in plants, **Plant Signaling & Behavior**, v.7, n.12, p. 1621-1633, 2012.

VAN BUEREN, E. L et al. The need to breed crop varieties suitable for organic farming, using wheat, tomato and broccoli as examples: a review. **NJAS Wageningen Journal of Life Sciences**, v.58, n.3, p.193-205, 2011.

VARGAS, Thiago O et al. Diversidade genética em acessos de tomateiro heirloom. **Horticultura Brasileira**. v. 33, n. 2, p. 174-180, 2015.

VERULKAR S.B. et al. Breeding resilient and productive genotypes adapted to drought-prone rainfed ecosystem of India. **Field Crops Research**, v.117, n.2–3, p.197-208, 2010.

ZHOU, Rong et al. Drought Stress Had a Predominant Effect over Heat Stress on Three Tomato Cultivars Subjected to Combined Stress. **BMC Plant Biology**, v.17, n.24, p.1-16, 2017.

WARNER, J.N. A method for estimating heritability. **Agronomy Journal**, Madison, v. 7, n(-), p.427-430, 1952.

YANG, H. et al. Improved water use efficiency and fruit quality of greenhouse crops under regulated deficit irrigation in northwest China. **Agricultural Water Management**. v.179, n. [-], p. 193-204, 2017.