

UNIVERSIDADE FEDERAL DE SANTA CATARINA  
CENTRO DE CIÊNCIAS RURAIS  
CURSO DE AGRONOMIA

Felipe André Munhoz Hinke

**Interações genéticas dos mutantes *jointless-2* e *single flower truss* no controle do  
florescimento e no desenvolvimento da inflorescência do tomateiro**

Curitibanos

2022

Felipe André Munhoz Hinke

**Interações genéticas dos mutantes *jointless-2* e *single flower truss* no controle do  
florescimento e no desenvolvimento da inflorescência do tomateiro**

Trabalho de Conclusão do Curso de Graduação  
em Agronomia do Centro de Ciências Rurais,  
Campus de Curitiba, da Universidade  
Federal de Santa Catarina como requisito para a  
obtenção do título de Bacharel em Agronomia

Orientador: Prof. Ivan Sestari, *Ph.D.*

Curitiba

2022

Ficha de identificação da obra elaborada pelo autor,  
através do Programa de Geração Automática da Biblioteca Universitária da UFSC.

Hinke, Felipe André Munhoz

Interações genéticas dos mutantes jointless-2 e single  
flower truss no controle do florescimento e no  
desenvolvimento da inflorescência do tomateiro / Felipe  
André Munhoz Hinke ; orientador, Ivan Sestari, 2022.  
45 p.

Trabalho de Conclusão de Curso (graduação) -  
Universidade Federal de Santa Catarina, Campus  
Curitibanos, Graduação em Agronomia, Curitibanos, 2022.

Inclui referências.

1. Agronomia. 2. Florescimento. 3. Arquitetura da  
inflorescência . 4. Abscisão . 5. Epistasia . I. Sestari,  
Ivan . II. Universidade Federal de Santa Catarina.  
Graduação em Agronomia. III. Título.

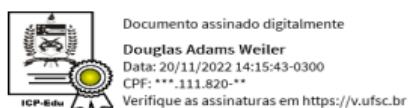


Felipe André Munhoz Hinke

**Interações genéticas dos mutantes *jointless-2* e *single flower truss* no controle do florescimento e no desenvolvimento da inflorescência do tomateiro**

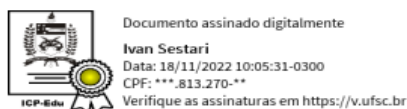
Este Trabalho Conclusão de Curso foi julgado adequado para obtenção do Título de Engenheiro Agrônomo, e aprovado em sua forma final pelo Curso de Graduação em Agronomia.

Curitibanos, 04 de novembro de 2022.



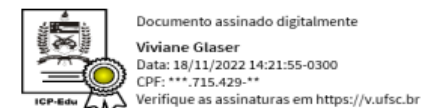
**Prof. Dr. Douglas Adams Weiler**  
Coordenador do Curso

**Banca Examinadora:**

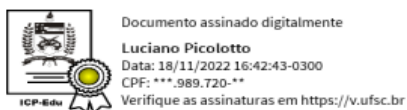


**Prof. Dr. Ivan Sestari**  
Orientador

Universidade Federal de Santa Catarina



**Prof. Dra. Viviane Glaser**  
Membro da banca examinadora  
Universidade Federal de Santa Catarina



**Prof. Dr. Luciano Picoletto**  
Membro da banca examinadora  
Universidade Federal de Santa Catarina

## **AGRADECIMENTOS**

Dedico este trabalho de conclusão de Curso aos meus pais, por cuidarem de mim com muito amor durante toda a minha vida. Nunca poderei retribuí-los pela vida que me deram.

Agradeço também ao professor Dr Ivan Sestari, pela paciência e educação com a qual sempre me orientou. Além disso, agradeço aos meus amigos por todo o companheirismo e aprendizado compartilhado durante este curso. Com toda a certeza sozinho eu não chegaria a lugar algum. Por fim, agradeço a minha namorada Maria Klepacki, pelo apoio prestado na confecção deste trabalho e pela lealdade ao longo dos últimos anos.

## RESUMO

O florescimento em tomateiro é regulado de maneira autônoma, através da atuação de genes específicos. Com o objetivo de investigar as interações genéticas entre os mutantes *jointless-2 (j-2)* e *single flower truss (sft)* na regulação do florescimento e no desenvolvimento da inflorescência de tomateiro, foram produzidos mutantes simples e duplos e caracterizados no *background* determinado (*sp*) da cv. Micro-Tom. O mutante *j-2* não apresentou a formação da zona de abscisão do pedicelo da flor. Além disso *j-2* não afetou a arquitetura da planta ou da inflorescência. No mutante *sft*, há atraso no florescimento e as inflorescências produzidas foram reduzidas a flores isoladas ou apresentam reversão para o crescimento vegetativo após a produção de algumas flores. A análise do duplo mutante *sft/j-2* revelou que há epistasia de *sft* sobre *j-2* para o tempo de florescimento, arquitetura de inflorescência e arquitetura de planta, caracterizada pelo atraso no florescimento, produção de inflorescências com a presença de folhas e produção de brotações laterais. Além disso, o duplo mutante sugere que há interação genética aditiva na formação da primeira estrutura reprodutiva, com a presença de uma flor isolada, sem zona de abscisão do pedicelo da flor e com ao menos uma sépala em forma de folha. Coletivamente esses resultados sugerem que *j-2* não é necessário para promover a indução ao florescimento em tomateiro, entretanto, *sft* é essencial para a regulação normal deste processo.

**Palavras chave:** Florescimento. Abscisão. Epistasia. Duplo mutante. Arquitetura da inflorescência.

## ABSTRACT

Tomato's flowering is autonomously regulated through the action of specific genes. In order to investigate the genetic interactions between jointless-2 (j-2) and single flower truss (sft) mutants in the regulation of flowering and inflorescence development of tomato, single and double mutants were produced and characterized in the given background (sp) from cv. Micro-Tom. The j-2 mutant did not show the formation of the abscission zone of the flower pedicel. Furthermore j-2 did not affect plant or inflorescence architecture. In the sft mutant, there is a delay in flowering and the inflorescences produced were reduced to isolated flowers or show reversion to vegetative growth after the production of a few flowers. The analysis of the double mutant sft/j-2 revealed that there is epistasis of sft over j-2 for flowering time, inflorescence architecture and plant architecture, characterized by delayed flowering, production of inflorescences with the presence of leaves and production of lateral shoots. In addition, the double mutant suggests that there is additive genetic interaction in the formation of the first reproductive structure, with the presence of an isolated flower, without abscission zone of the flower pedicel and with at least one leaf-shaped sepal. Collectively these results suggest that j-2 is not required to promote flowering induction in tomato, however, sft is essential for the normal regulation of this process.

**Keywords:** Flowering. Abscission. Epistasis. Double mutant. Inflorescence architecture.

## LISTA DE FIGURAS

- Figura 1- Representação esquemática da arquitetura do broto vegetativo e das estruturas reprodutivas do tomateiro tipo selvagem (wt) e de mutantes alterados no crescimento simpodial (*sp*, *ls*, *sft* e *bl*).....16
- Figura 2- Arquitetura da inflorescência do tomateiro selvagem (a), e dos mutantes *compound inflorescence* (b) e *falsiflora*.....18
- Figura 3- Representação esquemática da arquitetura do broto vegetativo e das estruturas reprodutivas do tomateiro tipo selvagem (wt), *sp*, *sft*, *uf* e *j*.....21
- Figura 4- Estruturas reprodutiva do tomateiro tipo selvagem (A), e dos mutantes *sl*, *mc*, *j-1*, *bl*, *sft* e *uf*. Produção de sépalas no lugar de pétalas em *sl* (B), conversão homeótica das sépalas em estruturas semelhantes a folhas em *mc* (C), ausência da formação de zona de abscisão do pedicelo da flor em *j-1* (D), modificação da inflorescência de *bl*, em razão do número de flores (E), crescimento exagerado de ao menos uma sépala em *sft* (F) e produção de flor isolada em *uf* (G).....23
- Figura 5- Caracterização fenotípica de *j-2*, *sft* e do duplo mutante *sft/j-2*. Desenvolvimento de plantas no florescimento (a), inflorescências de Micro Tom (b) *j-2* (c) *sft* (d) e *sft/j-2* (e) (f) aos 114 DAT. Observe a ausência da zona de abscisão do pedicelo nas flores de *j-2* (c) (h) e nos frutos do duplo mutante (e) (f) (j). Flor solitária de *sft* (i). Fruto solitário sem zona de abscisão do pedicelo e com uma sépala em forma de folha (e) ; (j).....29
- Figura 6- Tempo de florescimento do segmento inicial dos mutantes *j2*, *sft*, do duplo mutante *j2:sft* e da cv. MT. Tempo de florescimento determinado pelo número de folhas emitidas antes do florescimento (A) e pelo número de dias decorridos do transplântio até o aparecimento macroscópico da 1ª estrutura reprodutiva (B). As barras representam a média ± desvio padrão (n=20). Valores seguidos por uma mesma letra não se diferem estatisticamente ( $p < 0,05$ ).....32
- Figura 7- Número de dias para a abertura da primeira flor (Antese) (A). As barras representam a média ± desvio padrão (n=20). Valores seguidos por uma mesma letra não se diferem estatisticamente ( $p < 0,05$ ).....33
- Figura 8- Caracterização da estrutura reprodutiva dos genótipos. Número de inflorescência produzidas por planta (A), número de flores geradas na primeira inflorescência (B), número de frutos fixados por inflorescência (C) e número de folhas na inflorescência (D). As barras representam a média ± desvio padrão (n=20). Valores seguidos por uma mesma letra não se diferem estatisticamente ( $p < 0,05$ ).....36
- Figura 9- Altura de planta (A) e Número de brotações laterais (B). As barras representam a média ± desvio padrão (n=20). Valores seguidos por uma mesma letra não se diferem estatisticamente ( $p < 0,05$ ).....38



## **LISTA DE QUADROS**

Quadro 1- Descrição dos mutantes que foram utilizados neste trabalho.....	26
---	----

## LISTA DE SIGLAS

*an - anantha*

*bl – blind*

*cv - cultivar*

ZA- Zona de abscisão do pedicelo

F1 - primeiros descendentes da geração parental

F2 - resultado da autofecundação da geração F1

*fa - falsiflora*

FT - flowering locus T

*j-1 – jointless-1*

*j-2- jointless-2*

*ls - lateral supressor*

*mc - macrocalyx*

*MT - Micro-Tom*

NPK - nitrogênio/fósforo/potássio

*s – compound inflorescence*

*sft - single flower truss*

*sp – self-pruning*

*uf - uniflora*

V2 - estágio vegetativo em que a planta apresenta a segunda folha verdadeira desenvolvida

wt – tomateiro tipo selvagem

DAT- Dias após o transplântio

## SUMÁRIO

<b>1</b>	<b>INTRODUÇÃO</b> .....	<b>12</b>
1.1	OBJETIVOS.....	14
<b>1.1.1</b>	<b>Objetivo Geral</b> .....	<b>14</b>
<b>1.1.2</b>	<b>Objetivos Específicos</b> .....	<b>14</b>
1.2	JUSTIFICATIVA.....	14
<b>2</b>	<b>REFERENCIAL TEÓRICO</b> .....	<b>15</b>
2.1	CONTROLE GENÉTICO DA ARQUITETURA DA PLANTA DE TOMATEIRO.....	15
2.2	CONTROLE GENÉTICO DA ARQUITETURA DA INFLORESCÊNCIA DO TOMATEIRO.....	17
2.3	CONTROLE GENÉTICO DO FLORESCIMENTO EM TOMATEIRO.....	19
2.4	CONTROLE DO DESENVOLVIMENTO DAS ESTRUTURAS REPRODUTIVAS DO TOMATEIRO.....	22
<b>2.4.1</b>	<b>Controle genético da zona de abscisão do pedicelo</b> .....	<b>24</b>
<b>3</b>	<b>MATERIAL E MÉTODOS</b> .....	<b>26</b>
3.1	MATERIAL VEGETAL E CONDIÇÕES DE CULTIVO.....	26
3.2	PARÂMETROS AVALIADOS.....	27
<b>3.2.1</b>	<b>Análise do florescimento</b> .....	<b>27</b>
<i>3.2.2.1</i>	<i>Parâmetros do desenvolvimento vegetativo e reprodutivo</i> .....	<i>27</i>
3.3	DELINEAMENTO EXPERIMENTAL E ANÁLISE DOS DADOS.....	27
<b>4</b>	<b>RESULTADOS E DISCUSSÃO</b> .....	<b>28</b>
4.1	TEMPO DE FLORESCIMENTO.....	30
4.2	ARQUITETURA DA INFLORESCÊNCIA.....	33
4.3	ARQUITETURA DA PLANTA.....	36
<b>5</b>	<b>CONCLUSÃO</b> .....	<b>39</b>
	<b>REFERÊNCIAS</b> .....	<b>40</b>

## 1 INTRODUÇÃO

A transição do desenvolvimento vegetativo para o reprodutivo representa uma etapa de vital importância para a reprodução e perpetuação das plantas superiores, sendo, portanto, um tema de extrema importância para a produção agrícola. A análise de genes chaves envolvidos que exercem influência no florescimento foi realizada inicialmente em *Arabidopsis thaliana*, e com isso, foram adquiridas informações cruciais para o entendimento do desenvolvimento dos meristemas das plantas, bem como sobre a identidade dos órgãos florais (COEN; MEYEROWITZ, 1991; POYATOS-PERTÍÑEZ *et al.*, 2016).

O tomateiro (*Solanum lycopersicum* L.), é uma planta que possui florescimento autônomo e apresenta desenvolvimento simpodial, isto é, emite um número determinado de folhas e em seguida produz uma inflorescência, a qual se desloca lateralmente dando sequência ao desenvolvimento de uma gema axilar que será responsável pela emissão de um novo segmento simpodial (QUINET *et al.*, 2006).

A regulação desses processos envolve a atuação de genes específicos que afetam a determinação e o tempo de florescimento, bem como a posição relativa dos órgãos florais durante a transição do desenvolvimento vegetativo para o reprodutivo em tomateiro (PIOTTO; PERES, 2012). Esses caracteres são relevantes para a agricultura, uma vez que plantas anuais podem ter o ciclo de vida estendido ou abreviado, a depender do background genético e da condição ambiental de desenvolvimento. Entre os genes que participam da regulação do florescimento em tomateiro estão: *jointless*, *single flower truss*, *macrocalix*, *uniflora*, *self pruning* e *falsiflora*. As plantas carregando esses alelos mutados apresentam padrão de desenvolvimento alterado, sendo que na maior parte desses mutantes ocorre a reversão do meristema reprodutivo em meristema vegetativo. Não obstante, na maioria dos casos, as plantas apresentam baixa indução ao florescimento, além de florescimento retardado quando comparado ao controle (tipo selvagem) (COEN; MEYEROWITZ, 1991.; DIELEN *et al.*, 2004.; FERREIRA, 2008.; PIOTTO; PERES, 2012.; PNUELI, *et al.*, 1998; ROLDAN, *et al.*, 2017).

Os MADS-box são fatores de transcrição que estão envolvidos na regulação de vários processos ao longo do desenvolvimento da planta. Estes processos compreendem a regulação de meristemas, a identidade dos órgãos em inflorescências e flores, além de vários outros (SCHWARZ-SOMMER *et al.*, 1990.; ZHANG *et al.*, 1998). Esses fatores

de transcrição podem atuar de maneira isolada ou através da formação de heterodímeros para a regulação da homeostase das posições dos verticilos florais. Segundo Roldan (2017), *J*, *SLMBP21(J2)* e *MC* interagem entre si para a formação da zona de abscisão do pedicelo da flor, entretanto a expressão desses genes não é interdependente (BUSI *et al.*, 2003.; LESEBERG *et al.*, 2008.; LIU *et al.*, 2013.; ROLDAN *et al.*, 2017).

O gene *jointless* controla características como a arquitetura da inflorescência, tempo de florescimento e formação da zona de abscisão do pedicelo. Plantas de tomateiro que carregam a mutação *jointless* apresentam ausência da zona de abscisão do pedicelo do fruto e podem exibir inflorescências com reversão para o crescimento vegetativo, frequentemente levando a um fenótipo de inflorescência folhosa. Além disso, estudos recentes sugerem que a perda de função de *jointless* acarreta o retardo no florescimento, quando comparado ao controle, que possui o alelo funcional (FINGER, 2019). Em contrapartida o alelo mutante *jointless-2* não exibe o fenótipo de inflorescência folhosa e apresenta inflorescências bifurcadas com mais flores por inflorescência e frutos alongados, demonstrando então divergências fenotípicas perceptíveis entre esses dois alelos quando mutados (FINGER, 2019; PIOTTO; PERES, 2012.; ROLDAN *et al.*, 2017).

Estudos recentes tem demonstrado que *jointless* interage com o produto gênico de outros alelos que afetam o florescimento, entretanto, muitos desses estudos não especificam a identidade do alelo *j* utilizado (*j-1* ou *j-2*). Outro entrave digno de menção consiste no fato de os alelos parentais mutados utilizados em estudos de tal natureza frequentemente encontrarem-se em backgrounds genéticos distintos. Isso tem dificultado a realização de estudos comparativos e a interpretação de interações genéticas entre alelos e seu impacto na formação de caracteres fenotípicos de interesse agrônomico (POYATOS-PERTÍÑEZ *et al.*, 2016.; QUINET *et al.*, 2006b.; THOUET, *et al.*, 2012).

Com o intuito de contribuir para a elucidação das interações genéticas entre os alelos *jointless-2* (*j-2*) e de *single flower truss* (*sft*), na regulação do florescimento e no desenvolvimento reprodutivo do tomateiro, mutantes simples e duplos foram produzidos e o fenótipo caracterizado no *background* genético da cv Micro-Tom.

## 1.1 OBJETIVOS

### 1.1.1 Objetivo Geral

Investigar as interações genéticas entre os mutantes *jointless-2* e *single flower truss* na regulação do florescimento e desenvolvimento da inflorescência de tomateiro.

### 1.1.2 Objetivos Específicos

Geração do duplo mutante *j2/sft* no background determinado da cultivar Micro Tom.

Caracterização de interações genéticas entre os alelos em caracteres fenotípicos mediante a análise do duplo mutante.

## 1.2 JUSTIFICATIVA

Apesar da identidade de *J2* e *SFT* já ter sido revelada nos últimos anos, estudos comparativos destes tem sido dificultados em razão das linhagens encontrarem-se, com frequência, em distintos *backgrounds* genéticos, fato que dificulta a caracterização e o estudo de seus efeitos isolados bem como das interações genéticas existentes entre esses alelos. Em estudos realizados anteriormente foram criadas linhagens quase isogênicas da cv Micro Tom carregando os alelos mutados *j2* e *sft*. A obtenção destas linhagens no mesmo background genético favoreceu a obtenção do duplo mutante *j2/sft*, permitindo assim, averiguar as interações genéticas entre *j2* e *sft* e seus impactos em caracteres fenotípicos associados ao desenvolvimento reprodutivo do tomateiro.

## 2. REFERENCIAL TEÓRICO

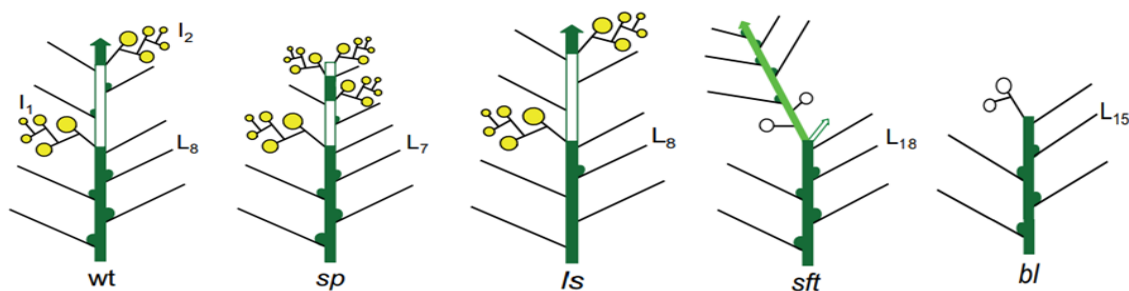
### 2.1 CONTROLE GENÉTICO DA ARQUITETURA DA PLANTA DE TOMATEIRO

A arquitetura corresponde a um elemento de importância agrônômica e está relacionada ao hábito de crescimento da cultura. O hábito de crescimento de uma cultura leva em consideração o padrão de apêndices vegetativos e reprodutivos que surgem ao longo do eixo do caule, e considera também a forma como surgem os ramos laterais. Estas características são controladas por mecanismos complexos que podem ter origem endógena ou serem influenciadas por sinais ambientais (FERREIRA, 2008.; ESHED, 2006; LIFSCHITZ; KU *et al.*, 2017).

Originalmente o tomateiro é uma planta de hábito indeterminado, onde ocorre a transição de meristemas vegetativos para reprodutivos para formar inflorescências do tipo cimose. Essa alternância regular entre os meristemas dá origem ao que se denomina segmentos ou unidades simpodiais. Cada segmento simpodial é composto em média por 3 folhas e uma inflorescência. Porém, o primeiro cacho floral é emitido após 8 a 12 folhas na maioria das variedades (segmento inicial). Após a emissão de uma inflorescência o broto ativo na axila da última folha desloca lateralmente a inflorescência em função da dominância apical adquirida, para dar origem a um novo segmento simpodial (BUSCH, 2009; PIOTTO; PERES., 2012; QUINET; KINET, 2007; QUINET *et al.*, 2006).

Portanto a classificação do hábito de crescimento do tomateiro considera a capacidade do broto terminal em continuar a produzir segmentos simpodiais, sendo que quando o mesmo continua o desenvolvimento simpodial, o hábito de crescimento é classificado como indeterminado e quando o mesmo não ocorre, classifica-se como determinado pois após um período de floração o crescimento vegetativo terminal cessa. Atualmente poucos genes responsáveis pelo controle desses processos que ocorrem nos meristemas foram identificados. Entre alguns genes relacionados à arquitetura da planta que foram identificados e estão sendo estudados estão o *lateral supressor (ls)*, *self pruning (sp)*, *blind (bl)* e *single flower truss (sft)* (Figura 1) (BUSCH, 2009; ESHED, 2006.; FERREIRA, 2008.; LIFSCHITZ; PNUELI *et al.*, 1998; POYATOS-PERTÍÑEZ *et al.*, 2016).

Figura 1- Representação esquemática da arquitetura do broto vegetativo e das estruturas reprodutivas do tomateiro tipo selvagem (wt) e de mutantes alterados no crescimento simpodial (*sp*, *ls*, *sft* e *bl*). As inflorescências (I) com desenvolvimento alterado estão representadas em branco. O número de folhas (L) emitidas estão representadas abaixo da primeira inflorescência. As setas indicam continuidade do desenvolvimento simpodial.



Fonte: adaptado de Lozano et al., (2009).

O *ls* codifica uma proteína da família com domínio VHIID, e é um dos principais genes que participam da regulação do desenvolvimento de meristemas simpodiais axilares do tomateiro, uma vez que a planta possuindo o alelo mutado, quase não apresenta crescimento axilar no segmento inicial (Figura 1) (BUSCH, 2009). Apesar desse fato, no segmento ou unidade simpodial do caule principal não há interferência e os brotos axilares crescem normalmente (QUINET; KINET, 2007).

O produto gênico de *BLIND* codifica um fator de transcrição do tipo MYB, pertencente a classe R2R3. Este é outro gene que possui relação com a manutenção da atividade de brotos axilares e com a arquitetura da inflorescência, de modo que plantas com o alelo apresentando perda de função apresentam pouca iniciação meristemática nos fitômeros (40-60%), se comparado com a planta selvagem (quase 100%) (Figura 1). Quinet *et al.*, (2006), demonstram ainda que as plantas com alelo *bl*, apresentam inflorescência com número reduzido de flores e com algumas flores fundidas. Além disso, também foi reportado um leve atraso no tempo para o florescimento deste mutante (BUSCH, 2009).

O gene *SELF-PRUNING* (*SP*) codifica um fator de transcrição do tipo CETS e está relacionado à alternância da fase vegetativa e reprodutiva, afinal de contas, atua como um repressor do florescimento antes que os segmentos atinjam um número determinado de folhas. No segmento inicial a expressão do gene *SP* vai diminuindo até



chegar na última folha de modo que quando esse atinge um grau mínimo de expressão permite a transição do meristema para a fase reprodutiva, e assim sucessivamente ao longo dos segmentos simpodiais. Também é responsável pelo caráter de crescimento indeterminado de modo que a planta carregando a mutação recessiva (*sp*) possui caráter determinado como é visível na Figura 1 (PNUELI *et al.*, 1998; QUINET; KINET, 2007).

Pertencente à mesma família de *SP*, *SINGLE FLOWER TRUSS (SFT)* é um gene responsável pela formação do principal componente do florígeno e, portanto, está envolvido com a indução do florescimento, de modo que, a planta carregando a mutação recessiva *sft* apresenta florescimento tardio, e alteração no desenvolvimento simpodial, como pode ser observado na Figura 1. Segundo Lifschitz e Eshed (2006), o balanço entre os genes *sft* e *sp* regula a alteração entre as fases vegetativas e reprodutivas nos segmentos ao longo do ciclo de desenvolvimento da cultura.

## 2.2 CONTROLE GENÉTICO DA ARQUITETURA DA INFLORESCÊNCIA DO TOMATEIRO

O processo de florescimento abrange várias etapas que necessitam de uma associação simultânea de vários programas de desenvolvimento (BLÁZQUEZ *et al.*, 2006). Estas etapas compreendem a indução e transformação do meristema vegetativo em meristema reprodutivo e a definição da identidade dos verticilos florais, processos potencialmente mediados pela influência de sinais endógenos e exógenos (FERREIRA, 2008).

Segundo Quinet *et al.*, (2006), o controle da arquitetura da inflorescência do tomateiro é regulado geneticamente, e para a formação de uma inflorescência completa há a necessidade de atuação de 3 tipos de genes para a homeostase floral: genes de identidade do meristema da inflorescência, genes de identidade do meristema floral e gene de identidade dos órgãos florais. Os primeiros dois tipos de genes também podem atuar sobre a indução ou repressão do florescimento, sendo um dos motivos para o que é frequentemente relatado em relação a alguns materiais.

Esses genes atuam de modo que durante o processo de transição para o florescimento, o meristema apical sofre transformações que levam ao intumescimento e divisão deste em duas partes; estas dão origem a um meristema floral de um lado e restauram células que se dividirão novamente para dar continuidade a produção de

flores. Esse plano de divisão segue em ângulos retos de modo que as posições das flores formem uma estrutura em ziguezague (Figura 2:A).

Ao final do processo de estabelecimento do meristema floral, ocorre a definição das posições dos verticilos florais, resultando em uma flor perfeita, com um cálice formado por 5 a 6 sépalas alternadas por uma corola de 5-6 pétalas, além de cerca de 5-6 estames formando o androceu ao redor de um gineceu, formado por um pistilo resultante da fusão de cerca de 3 carpelos. (QUINET; KINET, 2007).

Entre os genes que controlam a arquitetura da inflorescência, estão principalmente os genes *ANANTHA* (*AN*), e *COMPOUND INFLORESCENCE* (*S*), além de *FALSIFLORA* (*FA*). As plantas carregando mutações nesses genes apresentam inflorescências com número de estruturas afetadas, como é possível observar na Figura 2 (QUINET; KINET, 2007).

Figura 2- Arquitetura da inflorescência do tomateiro selvagem (a), e dos mutantes *compound inflorescence* (b) e *falsiflora* (c).



Fonte: adaptado de Lozano *et al.*, (2009); Quinet e Kinet, (2007).

O gene *COMPOUND INFLORESCENCE* (*S*), é responsável pela regulação da arquitetura da inflorescência, levando a planta mutante a produzir uma inflorescência altamente ramificada, devido a produção de dois grupos de células em divisão que levam a produção de novas ramificações e um número maior de flores quando comparado ao tipo selvagem (QUINET; KINET, 2007). Segundo Quinet e Kinet (2007), a planta carregando a mutação *s* pode apresentar inflorescência com cerca de 200 flores, diferente do observado para o tipo selvagem, onde a inflorescência produz de 5 a 10 flores.

Além de *COMPOUND INFLORESCENCE* (*S*), foram identificados outros genes reguladores da arquitetura da inflorescência como é o caso de *ANANTHA* (*AN*) e *FALSIFLORA* (*FA*). *ANANTHA* é responsável pela codificação de uma proteína que atua

na regulação e definição de órgãos florais, e assim como em *s*, o mutante *an* produz uma inflorescência altamente ramificada, porém, não produz flores, mas apenas folhas, fato que levou Quinet e Kinet (2007) a sugerir que a regulação da arquitetura simpodial da inflorescência é regulada pela expressão sequencial de *S* e *AN* (QUINET; KINET, 2007).

O gene *FALSIFLORA* (*FA*) é ortólogo de *LEAFY*, gene que controla identidade do meristema floral e indução ao florescimento em *Arabidopsis*. A planta carregando o alelo defectivo *fa* apresenta atraso no florescimento, além de produzir uma inflorescência com folhas no lugar de flores (Figura 2) (MOLINERO-ROSALES *et al.*, 1999).

Esses fatos demonstram que o meristema apical pode ser capaz de gerar outras estruturas além de flores, o que segundo QUINET;KINET (2007), pode ser devido a seleção de genótipos que tem favorecido os genes de floração durante o processo de domesticação da espécie, o que favorece a produção de frutos. Além disso, tal fato representa também a atuação de fatores exógenos no controle da arquitetura da inflorescência, principalmente no que tange à radiação e temperatura, demonstrando que o meristema é capaz de responder a tais estímulos.

### 2.3 CONTROLE GENÉTICO DO FLORESCIMENTO EM TOMATEIRO

Existem vários processos que regulam o processo de florescimento, sendo eles endógenos ou exógenos. Dentre os fatores exógenos estão principalmente o fotoperíodo, intensidade luminosa, vernalização e a temperatura. Para que os sinais indutivos de floração possuam a capacidade de mudar o desenvolvimento da planta, o meristema apical necessita estar apto a receber e responder a estes sinais (MOURADOV; CREMER; COUPLAND, 2002; WILLMANN; POETHING, 2005).

No caso do tomateiro (*Solanum lycopersicum* L.), a regulação da floração ocorre de maneira autônoma, ou seja, o florescimento independe do comprimento do dia. Como mencionado anteriormente é considerada uma planta de crescimento simpodial, diferentemente de *Arabidopsis thaliana*, que apresenta hábito de crescimento monopodial e é uma planta de dia longo (PNUELI *et al.*, 2001).

Atualmente as informações sobre o processo de florescimento em tomateiro ainda são relativamente escassas, entretanto, a caracterização e a descrição de plantas carregando genes defectivos para os alelos *self pruning*, *falsiflora* e *single flower truss*

tem revelado que estes atuam no processo de florescimento de tomateiro (PIOTTO; PERES, 2012).

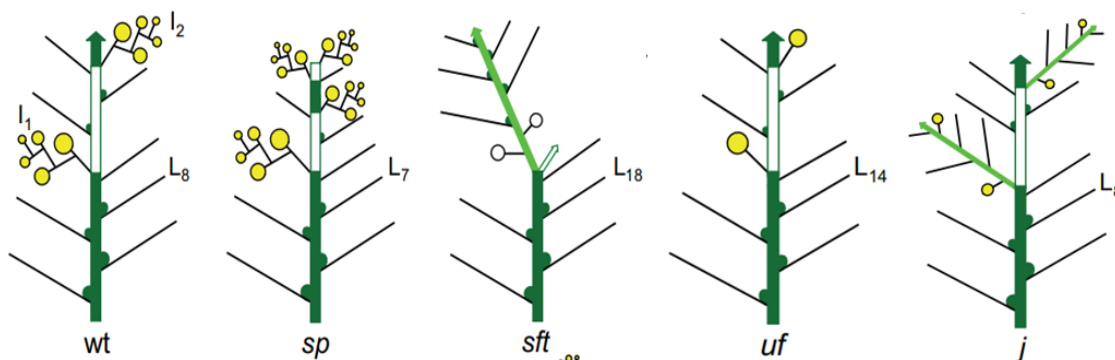
O gene *SELF PRUNING* está associado à repressão do florescimento, de modo que é responsável pela regularidade com o qual as fases reprodutivas e vegetativas se alternam. A primeira inflorescência ocorre quando os níveis de *SP* no meristema apical diminuem. A planta carregando o alelo recessivo *sp* em homozigose apresenta hábito de crescimento determinado enquanto o alelo dominante *SP* confere indeterminação do meristema apical (PNUELI *et al.*, 1998; PERES, 2012).

O gene *FALSIFLORA* possui função análoga a *LEAFY (LFY)* de *Arabidopsis thaliana*, que é responsável por receber os sinais indutivos de floração além de atuar como repressor transcricional de genes de identidade e ativador de genes homeóticos. O gene *falsiflora* juntamente com *sp* está relacionado à identidade do meristema e o tempo de floração no tomateiro sendo que a planta com o alelo defectivo apresenta alteração no desenvolvimento da inflorescência resultando na substituição de flores por brotos vegetativos além do fenótipo de floração tardia com maior número de folhas até a primeira inflorescência (FERREIRA, 2008.; MOLINERO-ROSALES *et al.*, 1999).

O gene *SINGLE FLOWER TRUSS (SFT)* participa do controle da transição floral e da identidade do meristema floral, sendo relacionado como o provável principal precursor do florígeno. Este gene também está envolvido na identidade do meristema da inflorescência, regulando o número e a identidade dos órgãos florais. O *SFT* está envolvido na arquitetura da inflorescência de maneira antagônica a *SP*, estando ambos, portanto, envolvidos na manutenção das unidades simpodiais. (MOLINERO-ROSALES *et al.*, 2004).

A caracterização do mutante *sft* em tomateiro revelou que as plantas exibem baixa indução ao florescimento, levando a um atraso considerável na floração, além da produção de inflorescências indeterminadas. As plantas com a mutação *sft* também apresentam número reduzido de flores por inflorescência, de modo que é comum a produção de inflorescências que revertem a produção de flores em folhas, após a formação de 2 ou 3 flores (QUINET *et al.*, 2006; FERREIRA, 2008).

Figura 3- Representação esquemática da arquitetura do broto vegetativo e das estruturas reprodutivas do tomateiro tipo selvagem (*wt*), *sp*, *sft*, *uf* e *j*. As inflorescências (I) com desenvolvimento alterado estão representadas em branco. O número de folhas (L) emitidas estão representadas abaixo da primeira inflorescência. As setas indicam continuidade do desenvolvimento simpodial.



Fonte: adaptado de Lozano *et al.*, (2009).

Concomitante aos genes citados anteriormente estão outros genes relacionados a este processo, como *uniflora*, *jointless (j)* e *jointless-2 (j-2)* (DIELEN *et al.*, 2004; ROLDAN, 2017).

O gene *UNIFLORA (UF)* codifica um fator de transcrição do tipo bHLH. Seu efeito gênico está relacionado à regulação do período de florescimento e com a identidade do meristema de inflorescência sendo que o mutante *uf* apresenta atrasos na formação da inflorescência produzindo flores solitárias (BUSCH, 2009; DIELEN *et al.*, 2001; DIELEN; MARK; KINET, 1998; DIELEN *et al.*, 2003; MERO; HONMA, 1982; QUINET *et al.*, 2011).

O gene *JOINTLESS (J)* está localizado no cromossomo 11 e codifica uma proteína MADS-box que regula vários aspectos do desenvolvimento vegetal. A planta carregando a perda de função deste gene produz flores com ausência da zona de abscisão (ZA) do pedicelo da flor, fazendo com que os frutos fiquem retidos fortemente a flor mesmo estando maduros. Outra característica importante do mutante é a transformação do meristema de inflorescência em meristema vegetativo após a emissão de duas ou três flores. (MAO *et al.*, 2000; FINGER, 2019; ROLDAN, 2017; PERES 2012; SZYMKOWIAK; IRISH, 1999).

A mutação *jointless-2* foi descoberta em *S. cheesmanie* das ilhas de Galápagos. Este gene está localizado na região centromérica do cromossomo 12. Recentemente,

Roldan et al., (2017), revelaram que o gene *JOINTLESS-2* codifica uma proteína MADS-box denominada SIMBP21. A planta carregando a perda de função do gene *j-2* apresenta ausência da formação da zona de abscisão do pedicelo da flor, sépalas semelhantes a folhas, frutos alongados, inflorescências bíparas (potencializadas pela intensidade luminosa) e um número maior de flores por inflorescência (BUDIMAN, 2004 apud ROLDAN *et al.*, 2017).

As mutações *j-1* e *j-2* não são alélicas e diferentemente de *j-1*, *j-2* não apresenta inflorescência folhosa, sendo este um dos principais motivos pelo qual *j-2* é usado para em cultivos comerciais destinados a produção de tomates com finalidades industriais, pois a redução do número de flores por inflorescência implica diretamente a produtividade (ROLDAN, 2017; FINGER, 2019).

#### 2.4 CONTROLE DO DESENVOLVIMENTO DAS ESTRUTURAS REPRODUTIVAS DO TOMATEIRO

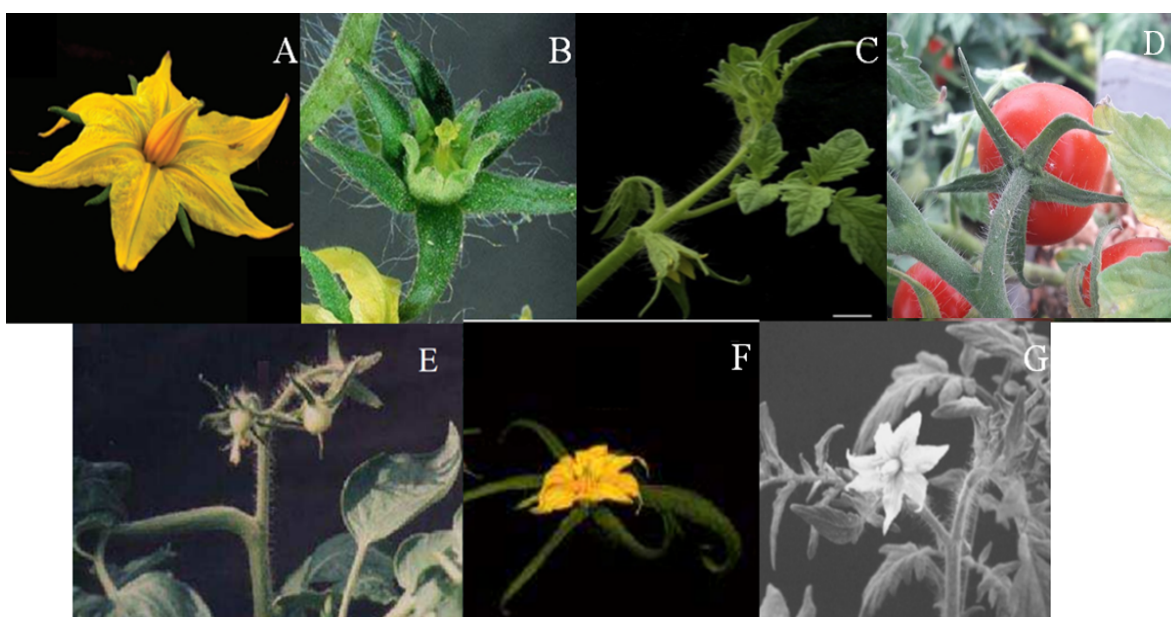
De acordo com Quinet e Kinet (2007), são conhecidos três tipos de genes que regulam o desenvolvimento das estruturas reprodutivas do tomateiro. O primeiro grupo de genes são aqueles que regulam a identidade do meristema de inflorescência. O segundo tipo abrange os genes que regulam a identidade do meristema floral, e, por último estão os genes que definem a identidade dos verticilos florais. Mutações nesses genes levam a planta a produzir alterações homeóticas nos órgãos florais dessa espécie (LOZANO *et al.*, 2009).

Entre os genes que promovem a regulação das posições dos verticilos florais em tomateiro está o *MACROCALYX (MC)*, gene homólogo ao *APETALA1 (API)* de *Arabidopsis*. Este gene codifica um fator de transcrição do tipo MADS-box no tomateiro. Esse gene se expressa nas sépalas, pétalas e carpelos das flores, de modo que quando há mutação no mesmo, a planta apresenta conversão de sépalas em estruturas semelhante a folhas (LOZANO *et al.*, 2009). O gene *MC* também é responsável pela regulação do desenvolvimento da inflorescência em relação à determinação, de modo que o mutante apresenta frequente reversão da inflorescência em brotos vegetativos (VREBALOV *et al.*, 2002).

O gene *JOINTLESS-1* codifica um fator de transcrição do tipo MADS-box em tomateiro, assim como *MC*. A mutação *j-1* foi selecionada originalmente devido à característica de ausência de zona de abscisão no pedicelo da flor, entretanto, *j-1*

também é caracterizado pela reversão da inflorescência em desenvolvimento vegetativo após a produção de flores. Deste modo tal gene está associado à manutenção da identidade da inflorescência (QUINET; KINET, 2007).

Figura 4- Estruturas reprodutiva do tomateiro tipo selvagem (A), e dos mutantes *sl*, *mc*, *j-1*, *bl*, *sft* e *uf*. Produção de sépalas no lugar de pétalas em *sl* (B), conversão homeótica das sépalas em estruturas semelhantes a folhas em *mc* (C), ausência da formação de zona de abscisão do pedicelo da flor em *j-1* (D), modificação da inflorescência de *bl*, em razão do número de flores (E), crescimento exagerado de ao menos uma sépala em *sft* (F) e produção de flor isolada em *uf* (G).



Fonte: Quinet *et al.*, 2006b; Szymkowiak; Irish, 2006; Lozano *et al.*, 2009; Yuste-lisbona *et al.*, 2016;  
Autor, 2022.

Quinet e Kinet (2007), ainda caracterizaram outra mutação denominada *stamenless*, em tomateiro. Essa mutação produz flores que revertem pétalas em sépalas e estames em carpelos que se fundem com o pistilo central formando um só gineceu (Figura 4b)

Além dos genes supracitados, se encontram também os genes *UF*, *SFT* e *BL*. Esses genes atuam através da regulação da identidade do meristema da inflorescência de modo que evitam a terminação da inflorescência. Os genes *SFT* e *UF* participam da regulação da identidade do meristema. Entretanto, enquanto a estrutura produzida por

*sft* é variável, em *uf* a estrutura produzida pelo mutante é muito estável para diferentes condições (QUINET *et al.*, 2006).

#### 2.4.1 Controle genético da zona de abscisão do pedicelo

Um órgão floral não é iniciado a partir de uma única célula que se divide para dar origem a um primórdio multicelular, mas sim por meio de populações de células iniciais já existentes no meristema (POETHING; SUSSEX, 1985).

A zona de abscisão do pedicelo (ZA) do tomate é uma estrutura relativamente simples, onde há uma separação de células pela degradação da parede celular entre camadas de células especializadas. Quando presente, esta estrutura permite a queda de frutos, folhas ou flores a partir da senescência do órgão. É compreendido que exista um complexo de proteínas que interagem fisicamente para a formação da zona de abscisão do pedicelo. Este complexo compreende pelo menos *J-1*, *J-2* e *MC*, sendo que a regulação negativa ocasiona a ausência de ZA (SZYMKOWIAK; IRISH, 1999; ROLDAN, 2017).

A mutação *j-2* teve origem a partir da inserção de um elemento retrotransponível *rider* (genes móveis dentro do código genético) na extremidade do primeiro códon do gene original (primeiro íntron). Segundo estudos realizados essa mutação tem relação com resposta ao estresse hídrico, afinal de contas, os elementos *rider* foram estimulados em condições de escassez. A ausência da ZA aumenta o fluxo de água para o fruto permitindo a planta otimizar esse recurso (GOTTEMS, 2019; ROLDAN, 2017).

De acordo com o fenótipo observado em *j* sugere-se que a formação da ZA seja um efeito indireto da regulação da arquitetura da inflorescência. Ambos os genes participam da formação da zona de abscisão. *J-1* é expresso nos meristemas de inflorescência e nos estágios iniciais da formação de ZA e *J-2* é expresso durante o desenvolvimento inicial da inflorescência e é posteriormente necessário para a formação de ZA. Porém, vale considerar que para a formação dessas estruturas o produto gênico desses, age na forma de heterodímeros. *SIMBP21* (*J-2*), *J-1*, e *MC* agem juntamente para a formação da zona de abscisão do pedicelo. (MAO *et al.*, 2000; ROLDAN, 2017).

Há estudos que sugerem a inclusão de mais um gene que age juntamente com os anteriormente citados para a formação da zona de abscisão, sendo ainda designado



como *j-2* com ação incompleta (*j-2* <sup>in</sup>). Neste mutante a planta não apresenta pedicelo alongado e nem amadurecimento lento dos frutos (ROLDAN, 2017).

Roldan (2019) observou que nas flores proximais da inflorescência houve a formação de uma estrutura semelhante a um nó onde deveria ser formado a ZA em *j-2* mas, esta característica se mostrou presente em condições de baixa luminosidade demonstrando que a expressão de *j-2* é dependente da intensidade luminosa. A bifurcação da inflorescência também se tornou mais visível sob condições de alta luminosidade, o que confirma a dependência da luz para a penetrância da mutação *j-2*. Esta bifurcação depende da taxa temporal de amadurecimento da flor de modo que o fenótipo encontrado em *j-2* pode ser interpretado como uma desaceleração no desenvolvimento da flor, o oposto do observado em *jointless-1* (ROLDAN *et al.*, 2017).

### 3 MATERIAL E MÉTODOS

#### 3.1 MATERIAL VEGETAL E CONDIÇÕES DE CULTIVO

As sementes dos mutantes *jointless2* (*j2*) e *single flower truss* (*sft*) de tomateiro (*Solanum lycopersicum*) foram obtidas do laboratório de Controle Hormonal do Desenvolvimento Vegetal da ESALQ-USP. Os genótipos foram introgridos no *background* genético determinado da cv. MT e estão detalhados no Quadro 1.

Para gerar o duplo mutante (*j2:sft*), os mutantes homozigotos *j2* e *sft* foram cruzados e triados na geração F2 conforme descrito por Finger, (2019) e Pscheidt, (2020). Uma vez identificada, a planta do duplo mutante foi autofecundada para obtenção de sementes homozigotas para ambos os alelos (SESTARI et al., 2014).

Quadro 1- Descrição dos mutantes que foram utilizados neste trabalho.

Mutação	Cromossomo	Descrição/Função gênica	Referência
<i>jointless2</i> ( <i>j2</i> )	12	Perda de função de SLMBP21. O alelo mutado suprime a formação da zona de abscisão do pedicelo.	Roldan <i>et al.</i> , (2017).
<i>single flower truss</i> ( <i>sft</i> )	3	Defectivo para um gene homólogo a FT de <i>Arabidopsis</i> . A proteína SFT é um indutor móvel do florescimento, sendo um dos componentes do chamado florigeno.	Lifschitz <i>et al.</i> (2006); Quinet et al. (2006).

As plantas provenientes do cruzamento foram cultivadas em casa de vegetação, com temperatura média de 28°C. A semeadura de cada genótipo foi realizada em vasos de 250 mL, contendo substrato comercial e vermiculita expandida na proporção de 1:1. O transplântio foi realizado cerca de 14 dias após a semeadura, quando as plantas apresentaram o primeiro par de folhas verdadeiras. As plantas foram cultivadas em

vasos individuais, com capacidade de 300 mL, contendo substrato comercial e vermiculita na proporção de 1:1, sendo para cada litro de substrato, adicionado 4 g de calcário e 1 g de fertilizante NPK 10-10-10.

## 3.2 PARÂMETROS AVALIADOS

### 3.2.1 Análise do florescimento

Para averiguar as respostas ligadas ao florescimento determinou-se o número de dias da sementeira até o aparecimento macroscópico da primeira estrutura reprodutiva e o número de folhas produzidas abaixo da primeira estrutura reprodutiva.

#### 3.2.2.1 Parâmetros do desenvolvimento vegetativo e reprodutivo

O número de folhas no segmento inicial, o número de inflorescências por planta, número de brotações laterais, número de folhas por inflorescência, número de flores por inflorescência, e o número de frutos fixados por inflorescência, foram determinados ao final do ciclo de desenvolvimento das plantas (92 dias após o transplântio), através da contagem. A medição da altura de planta foi realizada ao final do ciclo, assim como os atributos anteriormente citados.

A avaliação da emissão dos primeiros botões florais foi realizada ao longo do desenvolvimento das plantas. Não obstante, a avaliação de dias para a antese, foi efetuada diariamente ao longo do período de florescimento da cultura, sendo considerada a primeira flor em antese em cada planta.

## 3.3 DELINEAMENTO EXPERIMENTAL E ANÁLISE DOS DADOS

O experimento foi conduzido no delineamento inteiramente casualizado. Os resultados obtidos foram submetidos a análise de variância e apresentado como média  $\pm$  desvio padrão. As médias foram comparadas pelo teste de Tukey, a 5% de probabilidade de erro. O software utilizado para a análise dos dados foi o Sisvar (5.6). O programa para a confecção dos gráficos foi o Excel 2010.

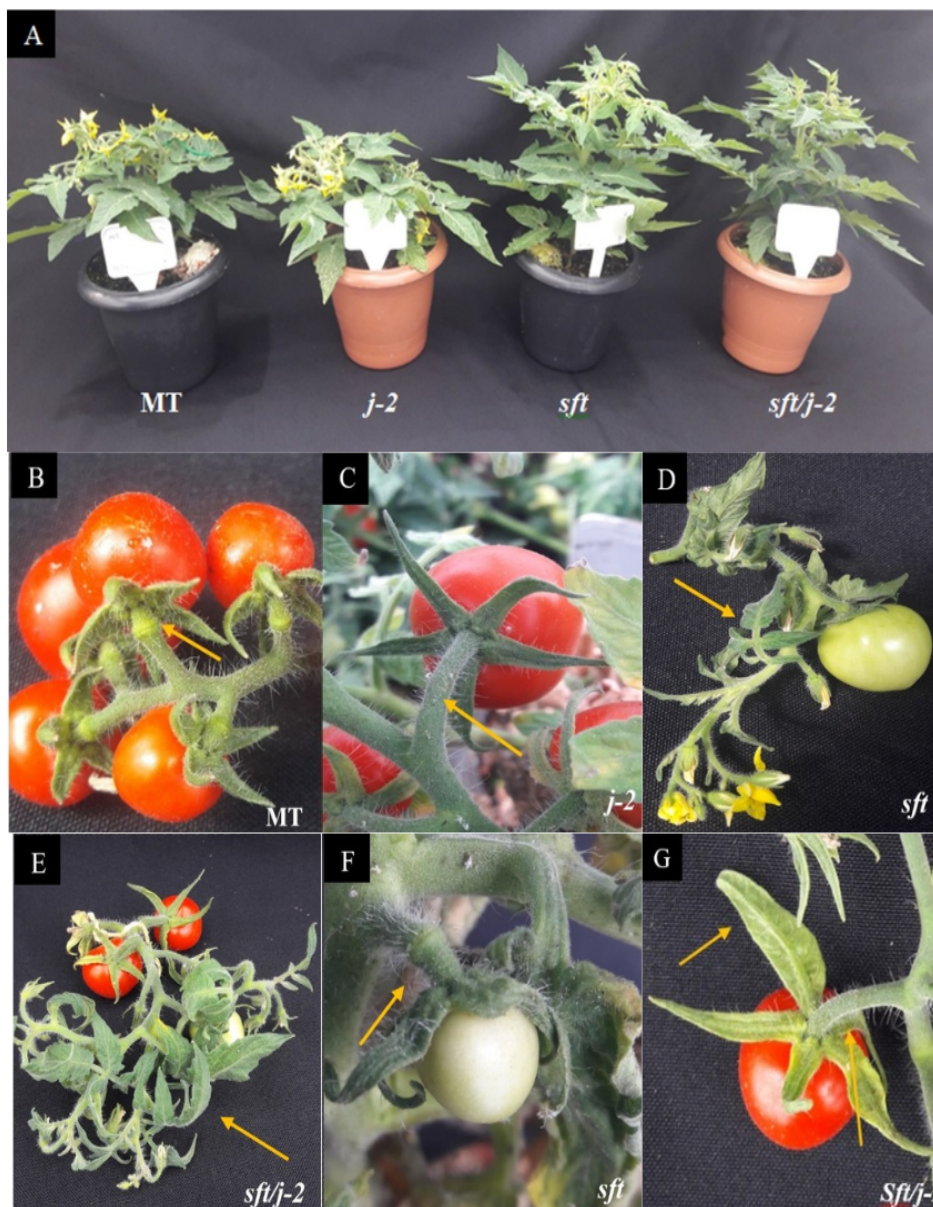
#### 4 RESULTADOS E DISCUSSÃO

As diferenças fenotípicas entre as plantas carregando os alelos *j-2*, *sft* e *sft/j-2*, podem ser observadas no comparativo com a cv. Micro Tom, que demonstra o estágio de desenvolvimento das plantas durante a fase de florescimento (Figura 5:A). Pode ser observado em *jointless-2*, a ausência de zona de abscisão do pedicelo do fruto (FIGURA 5: C e H), característica que é a identidade dessa mutação (ROLDAN *et al.*, 2017). Além disso, é possível observar na Figura 5; F a produção de uma flor isolada com zona de abscisão do pedicelo da flor em *sft* (LIFSCHITZ; ESHED, 2006).

A análise do duplo mutante revelou que há efeito aditivo na interação dos alelos *j-2* e *sft* no desenvolvimento da primeira estrutura reprodutiva, uma vez que foram produzidas flores solitárias, sem zona de abscisão do pedicelo da flor, além de produzir ao menos uma sépala com aspecto de folha. Entretanto, considerando a planta como um todo, o efeito de interação genética foi de epistasia de *sft* sobre *j-2*, visto que, no decorrer da produção de novas inflorescências, apesar de haver a adição de características de dois genes, o duplo mutante se assemelhou muito mais ao *sft*.

Figura 5- Caracterização fenotípica de *j-2*, *sft* e do duplo mutante *sft/j-2*.

Desenvolvimento de plantas no florescimento (a), inflorescências de Micro Tom (b) fruto de *j-2* sem zona de abscisão do pedicelo (c), inflorescência de *sft* (d) e *sft/j-2* (e) aos 114 dias após o transplante (DAT) . Flor solitária de *sft* (f) e de *sft/j-2* (g). Observe a ausência da zona de abscisão do pedicelo do fruto (indicado pela seta) em *sft/j-2* e a presença de uma sépala em forma de folha (g) (indicado pela seta).



Fonte: Autor, 2022.

#### 4.1 TEMPO DE FLORESCIMENTO

As características referentes ao número de folhas emitidas antes da primeira inflorescência, número de dias para a emissão da primeira estrutura reprodutiva e número de dias para a antese, estão diretamente relacionadas ao tempo de florescimento do tomateiro, uma vez que, quanto maior o número de folhas antes do florescimento, mais retardado este será (PIOTTO; PERES, 2012). O mesmo ocorre com relação ao número de dias necessários para a emissão de estruturas reprodutivas e antese. A avaliação das características supracitadas permite determinar, através da análise de mutantes simples e de duplos mutantes, se a indução do florescimento em tomateiro é regulada pelo produto gênico oriundo de um ou de distintos loci. No presente trabalho, a interação entre os alelos *sft* e *j-2* e seu efeito na regulação do florescimento foi determinada em tomateiro por meio da análise fenotípica comparativa do duplo mutante *sft/j-2* com seus respectivos parentais.

Para a emissão da primeira estrutura reprodutiva, o tomateiro selvagem Micro-Tom produziu cerca de  $3,88 \pm 0,38$  folhas, apresentando similaridade com o fenótipo de *j-2* que produziu em média  $4,31 \pm 0,44$  folhas antes da emissão da primeira estrutura reprodutiva. Enquanto isso, as plantas carregando o alelo mutado *sft*, produziram  $10,19 \pm 0,19$  folhas no segmento inicial, o que representa um atraso significativo para a emissão da primeira estrutura reprodutiva. Não obstante, o duplo mutante *sft/j-2* também apresentou um atraso semelhante ao observado em *sft*, sendo necessário cerca de  $10,94 \pm 0,19$  folhas no segmento inicial para a emissão da primeira estrutura reprodutiva (Figura 6: a).

Em relação aos dias necessários para completar o desenvolvimento do segmento vegetativo primário, estimado por meio do tempo necessário para a emissão da primeira estrutura reprodutiva, as plantas controle levaram cerca de  $9,5 \pm 1,13$  dias após transplântio para emitir o primeiro botão floral, esse tempo foi semelhante ao observado em *j-2*, que teve a emissão do primeiro botão floral após  $9,94 \pm 1,28$  dias. Em relação a *sft*, as plantas emitiram a primeira estrutura reprodutiva apenas com  $26,63 \pm 0,38$  dias, sendo que no duplo mutante *sft/j-2* foi necessário cerca de  $30,5 \pm 0,25$  dias para a emissão da primeira estrutura reprodutiva, o que representa um atraso considerável para a transição do meristema apical em meristema reprodutivo quando comparado a *j-2* e ao

controle. Sendo assim, verifica-se o efeito de epistasia de *sft* sobre *j-2* no que tange ao tempo de florescimento (Figura 6: b).

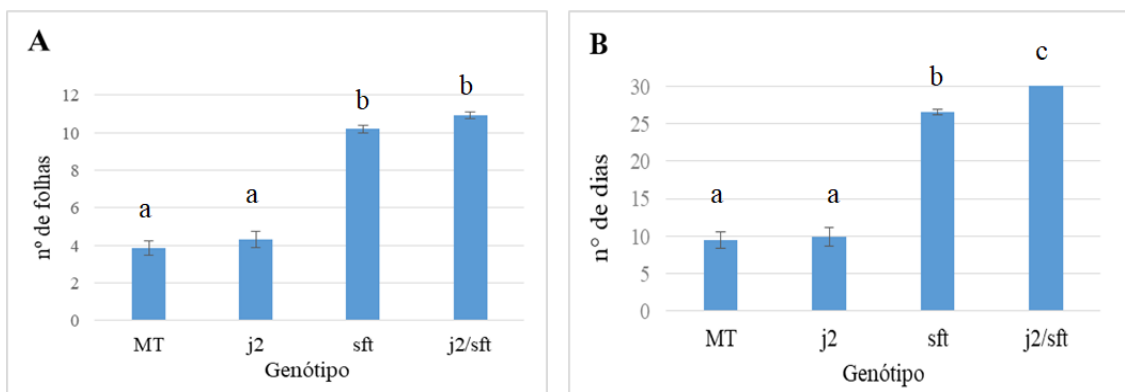
Esses resultados demonstram que *SFT* é necessário para que haja a indução normal ao florescimento, de modo que corrobora com Molinero-Rosales (2003), na medida em que o autor descreve *SFT* como um promotor constitutivo do florescimento, juntamente com *FA*. Por esta razão, o estímulo para o florescimento é retardado em plantas que carregam o gene *SFT* não funcional.

O mutante *sft* apresentou também quebra na determinação da planta. A determinação do tomateiro se dá pela presença do alelo *self-pruning* (*sp*). As plantas carregando a mutação *sft* apresentaram quebra da determinação, sendo um indicativo de que *sft* é epistático ao alelo *sp*.

Yuste-Lisbona *et al.* (2016), sugere que *J* e *MC* são alvos de *SFT* na indução ao florescimento. Contribuindo para essa afirmação, ao caracterizar a interação de *j-1* e *sft*, Finger (2017), demonstrou efeito sinérgico no que concerne ao tempo de florescimento do duplo mutante, sugerindo que a interação de *J1* e *SFT* é necessária para promover a transição da fase vegetativa para a reprodutiva. Por outro lado, diferente do que foi descrito por esses autores, no presente trabalho o mutante *j-2* não apresentou retardo no tempo de florescimento quando comparado ao controle (Micro Tom). Deste modo sugere-se que a função gênica de *j-2*, no que tange a indução do florescimento, é distinta da função gênica de *j-1*. Isto posto, é possível afirmar que *j-2* não participa de uma via de regulação da indução do florescimento em tomateiro. Tal afirmação é possível, uma vez que Finger (2017), utilizou o mesmo *background* genético do presente trabalho - a cv Micro Tom.

Esses dados contribuem para a elucidação das diferenças existentes entre ambos os alelos *j-1* e *j-2* (*SIMBP21*), em relação à identidade e funções desempenhadas durante a transição para o florescimento, uma vez que os efeitos desses alelos no tempo de florescimento, na determinação do crescimento e na arquitetura da inflorescência da planta são distintos.

Figura 6- Tempo de florescimento do segmento inicial dos mutantes *j2*, *sft*, do duplo mutante *j2:sft* e da cv. MT. Tempo de florescimento determinado pelo número de folhas emitidas antes do florescimento (A) e pelo número de dias decorridos do transplântio até o aparecimento macroscópico da 1ª estrutura reprodutiva (B). As barras representam a média  $\pm$  desvio padrão (n=20). Valores seguidos por uma mesma letra não se diferem estatisticamente ( $p < 0,05$ ).



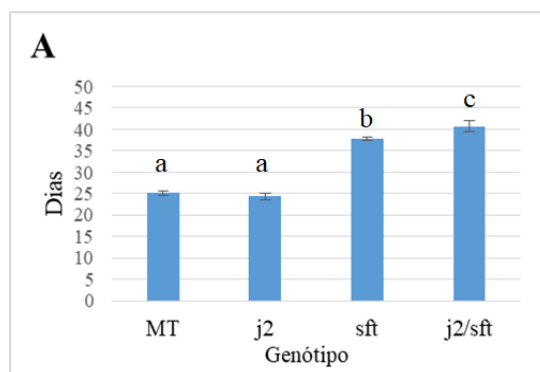
Fonte: Autor, 2022

Ao analisar os resultados obtidos na avaliação do tempo de florescimento, considerando o número de dias decorridos do transplântio até a abertura da primeira flor (antese), característica que também é uma variável no tempo de florescimento, é possível observar que *j-2* não diferiu consideravelmente do controle (Micro-Tom), demonstrando novamente, que o mutante *j-2* não provoca atraso no florescimento. Em contrapartida, as plantas carregando a mutação *sft* apresentaram um tempo necessário para a antese de  $37,75 \pm 0,38$  dias, fato que confirma, mais uma vez, a importância de *SFT* no processo de indução ao florescimento (Fig 7).

Observando a antese no duplo mutante, verificou-se também o efeito epistático de *sft* sobre *j-2*, na medida em que o número de dias necessários para a antese no duplo mutante, foi muito semelhante ao encontrado em *sft* ( $40,69 \pm 1,34$  dias).



Figura 7- Número de dias para a abertura da primeira flor (Antese) (A). As barras representam a média  $\pm$  desvio padrão (n=20). Valores seguidos por uma mesma letra não se diferem estatisticamente ( $p < 0,05$ ).



Fonte: Autor, 2022

#### 4.2 ARQUITETURA DA INFLORESCÊNCIA

A diferença do número de inflorescências produzidas por planta para os diferentes mutantes (*j-2*, *sft* e *sft/j-2*), em relação a cv controle, não foi significativa. Aqui, foi possível observar que o mutante *j-2* não sofreu quebra da determinação apical, diferente do observado por Finger (2017), onde a quebra da dominância apical descrita para o mutante *j-1*, foi causa da produção do dobro de inflorescências em relação a cv controle. Esse resultado sugere que o gene *J-2* não afeta a regulação de *SP* no meristema apical, e, portanto, não participa da regulação do hábito de crescimento em tomateiro.

As plantas controle Micro Tom apresentaram um desenvolvimento normal das inflorescências, caracterizado pela produção de cerca de  $6,94 \pm 0,81$  flores por inflorescência, as quais foram geradas seguindo o padrão zigue-e-zague apresentado por Lozano *et al.* (2009), até a atividade do meristema cessar. Assim como observado nas plantas controle, as plantas carregando a mutação *j-2* não apresentaram alteração na arquitetura da inflorescência, haja vista o número médio de flores produzidas por inflorescência ( $6,69 \pm 0,53$  flores). Assim sendo, sugere-se que *j-2* não participa de uma via de regulação da arquitetura da inflorescência do tomateiro.

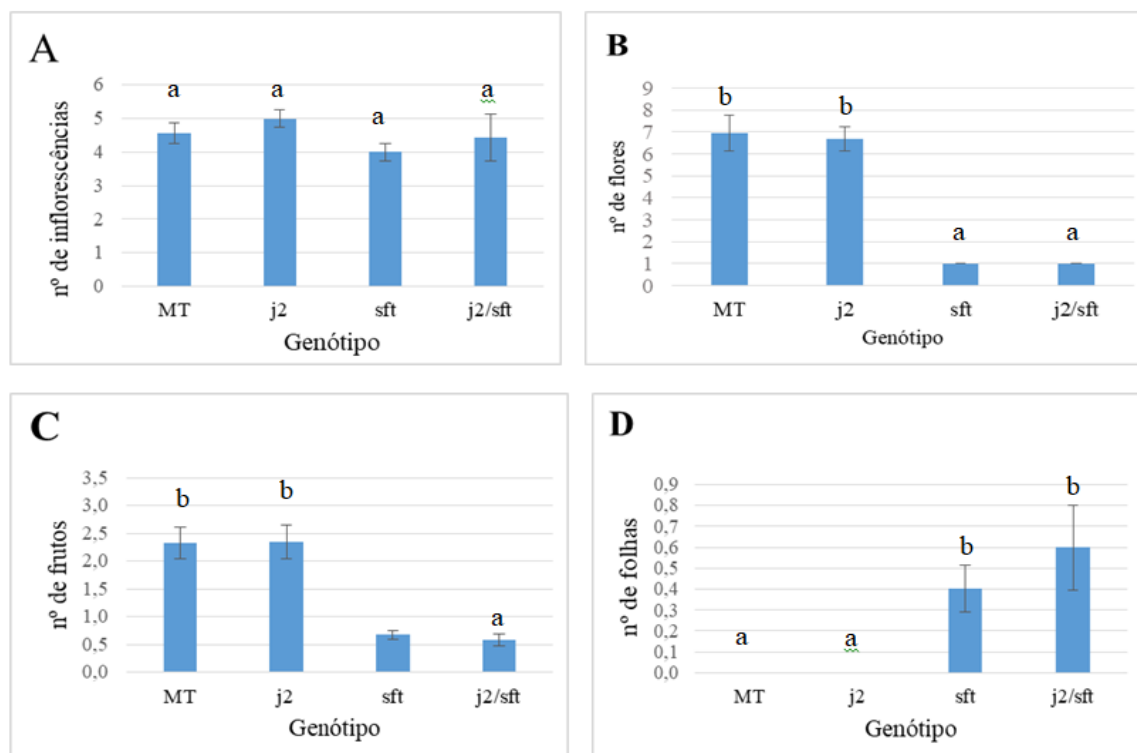
O número de flores produzidas por inflorescência no mutante *sft*, assim como no duplo mutante *sft/j-2*, foi afetado significativamente (Figura 8: b). Nessas plantas, houve, no lugar da primeira inflorescência, a produção de uma flor isolada. Tal efeito

demonstra uma interação epistática de *sft* sobre *j-2*, haja vista a semelhança do duplo mutante com o mutante *sft*. Quinet *et al.* (2006a), sugere que a produção de flores solitárias ao invés de inflorescências pode ser devido a conversão do meristema apical diretamente em meristema floral ao invés de um meristema de inflorescência. Portanto, *SFT* é necessário para definir a identidade do meristema de inflorescência.

Em razão da produção de flores isoladas em *sft* e *sft/j-2*, esses materiais fixaram menor quantidade de frutos se comparados ao controle e ao mutante *j-2*: *j-2* fixou em média  $2,34 \pm 0,30$  frutos por inflorescência, não diferindo do controle que produziu  $2,32 \pm 0,29$ , ao passo que *sft* produziu em média  $0,67 \pm 0,08$  frutos por inflorescência e o duplo mutante obteve uma produção de  $0,58 \pm 0,11$  frutos por inflorescência (Figura 8: c).

Para avaliar a quebra da determinação das inflorescências, foi computado o número de folhas nas inflorescências. Verificou-se, que principalmente nas inflorescências terminais de *sft*, houve emissão de folhas após a emissão de 2 a 3 flores em razão do meristema floral ser substituído por meristema vegetativo nas fases finais da formação da inflorescência, dando origem a inflorescências indeterminadas. Isso ocorre pois, o gene *SFT* não é necessário para a manutenção da identidade das flores proximais, mas é necessário para regular a identidade das flores nas porções distais da inflorescência (Molinero-Rosales *et al.* 2003). O mesmo fenótipo foi observado nas inflorescências do duplo mutante, que denota epistasia de *sft* sobre *j-2* sobre tal característica. Fica claro também que, *j-2* não atua na regulação da identidade do meristema floral, uma vez que o mutante *j-2* não apresenta folhas na inflorescência (Figura 8: d).

Figura 8- Caracterização da estrutura reprodutiva dos genótipos. Número de inflorescência produzidas por planta (A), número de flores geradas na primeira inflorescência (B), número de frutos fixados por inflorescência (C) e número de folhas na inflorescência (D). As barras representam a média  $\pm$  desvio padrão (n=20). Valores seguidos por uma mesma letra não se diferem estatisticamente ( $p < 0,05$ ).



Fonte: Autor, 2022

Por outro lado, as plantas carregando a mutação *j-2* não apresentaram o desenvolvimento da zona de abscisão do pedicelo da flor, característica marcante neste mutante (Budiman *et al*, 2004) (Figura 5: c). Este caractere tem relevância agrônômica, uma vez que, a ausência de zona de abscisão do pedicelo facilita o processo de colheita mecânica dos frutos destinados a indústria para molhos e ketchup, uma vez que frutos sem zona de abscisão são colhidos sem sépalas ou pedúnculos, o que contribui para a qualidade do tomate no período pós colheita. No entanto, não está claro qual alelo é utilizado neste caso. Ao analisar o que foi descrito por Finger (2017), na caracterização de *j-1*, pressupõe-se que o gene explorado economicamente se trata de *j-2*, haja visto que *j-1* apresenta reversão da inflorescência em crescimento vegetativo após a emissão de algumas flores, o que não é de interesse agrícola, já que afeta o número de frutos produzidos por planta e consequentemente a produtividade.

O fenótipo observado em *j-2* demonstra que *J-2* é fundamental para a formação da zona de abscisão do pedicelo da flor. No entanto, estudos sugerem que a formação dessa estrutura requer a interação com outros genes. Liu et al. (2013), sugere que *J-2* (*SIMBP21*), participa, juntamente com *MACROCALYX* e *JOINTLESS-1* na formação da zona de abscisão do pedicelo da flor.

Ao observar a primeira flor do duplo mutante *sft/j-2* observa-se um efeito de interação genética aditiva, caracterizado pela formação de uma flor isolada, sem a presença da zona de abscisão do pedicelo da flor, e com a presença de ao menos uma sépala convertida em uma estrutura semelhante a uma folha (Fig 5: g). Nas plantas carregando a mutação *sft* também é possível observar a proeminência de uma sépala, entretanto, não é tão expressiva como a encontrada no duplo mutante. Isto significa que em alguma medida, *SFT* e *J-2* são necessários para regulação da identidade dessa estrutura.

A arquitetura das inflorescências terminais do duplo mutante *sft/j-2*, apresentaram fenótipo caracterizado pela presença de 2 a 3 flores sem zona de abscisão do pedicelo e com ao menos uma sépala convertida em estrutura semelhante a folha, além de sofrerem reversão da inflorescência para desenvolvimento vegetativo, com a produção de folhas ao invés de flores. Essa característica demonstra um efeito epistático de *sft* sobre *j-2*, na medida em que o fenótipo das inflorescências do duplo mutante se assemelha muito ao encontrado nas inflorescências de *sft*.

Esses dados demonstram que *J-2* é necessário para a formação da ZA e que diferentemente de *J-1*, não afeta o desenvolvimento da arquitetura da inflorescência, da arquitetura da planta ou do tempo de florescimento. Também demonstram que o gene *SFT* é necessário na indução do florescimento, sendo um promotor constitutivo da floração, além de ser necessário na determinação da identidade do meristema floral e, portanto, da arquitetura da inflorescência.

### 4.3 ARQUITETURA DA PLANTA

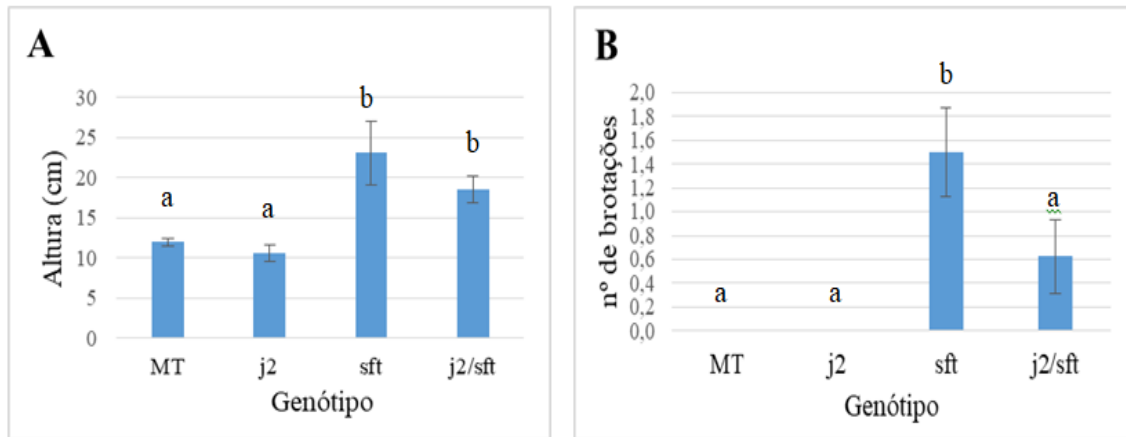
A arquitetura de plantas foi avaliada mediante a caracterização de altura de plantas e de brotações laterais (Figura 9). Em relação à altura de plantas, observou-se uma semelhança entre o genótipo de *j-2* e a cv Micro-Tom, as quais apresentaram em média  $10,56 \pm 1,06$  cm e  $11,94 \pm 0,44$  cm respectivamente, demonstrando que a planta

carregando o alelo mutado *j-2*, não é afetada no que tange ao desenvolvimento vegetativo. Por outro lado, o mutante *sft* apresentou desenvolvimento vegetativo significativamente afetado, com crescimento acima do normal ( $23,06 \pm 3,94$  cm), quando comparado a cv Micro-Tom. Este fenótipo também é observado no duplo mutante, significando que *sft* possui efeito epistático sobre *j-2*. Molinero-Rosales *et al.* (2003), sugerem que o fenótipo de indeterminação de *sft* se dá devido a inflorescência de *sft* se comportar como segmento simpodial e adquirir dominância apical sobre a planta, reduzindo o desenvolvimento do broto axilar da última folha que deveria dar origem a um segmento simpodial verdadeiro.

Yuste-Lisbona *et al.* (2016), descreveu que a interação de *sft* e *j-1* faz com que a reversão da inflorescência aconteça antecipadamente, se comparada aos mutantes isolados. Finger (2017), também verificou que plantas carregando a mutação *j-1*, apresentaram desenvolvimento vegetativo acima do observado na cv Micro-Tom, em razão da quebra da determinação apical. Entretanto, neste trabalho verificou-se que o mutante *j-2* não causa a quebra da determinação da inflorescência e muito menos da planta (Figura 9).

Outro parâmetro afetado no desenvolvimento dos genótipos foi o número de brotações laterais (Figura 9:b). Observou-se que, como na cv. Micro-Tom, *j-2* não apresentou emissão de brotações laterais. Por outro lado, o mutante *sft* e o duplo mutante *sft/j-2* apresentaram  $1,50 \pm 0,38$  e  $0,63 \pm 0,31$  brotações laterais, respectivamente, demonstrando que há epistasia de *sft* sobre *j-2* em relação a tal característica. O efeito da interação do alelo *j-2* com *sft* sobre a formação de brotações laterais ainda não havia sido determinado pelo nosso grupo. Finger (2019), demonstra que a interação entre *sft* e *j-1* exerce um efeito sinérgico sobre o número de brotações laterais do duplo mutante *sft/j-1*. Este resultado, assim como outros apresentados no presente estudo, revelam a necessidade de estudos adicionais visando identificar e caracterizar a interação tanto de *j-2* quanto de *j-1* com outros alelos que afetam o florescimento em tomateiro, de modo a distinguir e caracterizar apropriadamente as interações com essas variações alélicas, de modo a contribuir para um maior entendimento sobre o controle do florescimento e da arquitetura da estrutura reprodutiva em tomateiro.

Figura 9- Altura de planta (A) e Número de brotações laterais (B). As barras representam a média  $\pm$  desvio padrão (n=20). Valores seguidos por uma mesma letra não se diferem estatisticamente ( $p < 0,05$ ).



Fonte: Autor, 2022

## 5. CONCLUSÃO

A funcionalidade de *J-2* é necessária para a formação da zona de abscisão do pedicelo da flor, entretanto, este gene não regula aspectos ligados à arquitetura da planta e da inflorescência.

O alelo *j-2* não é necessário para promover o florescimento em tomateiro, entretanto, *sft* é essencial para a regulação normal deste processo.

O tempo de florescimento, o desenvolvimento da estrutura reprodutiva e a arquitetura da planta estão sob controle epistático de *SFT* sobre *J-2*.

## REFERÊNCIAS

- BLAZQUEZ, M. A.; FERRANDIZ, C.; MADUENO, F.; PARCY, F. Como são formados os meristemas florais. **Plant Molecular biology**. v. 60, p. 855-870. 2006. Disponível em: <[https://scholar.google.com.br/citations?view\\_op=view\\_citation&hl=pt-BR&user=tMRVsS0AAAAJ&citation\\_for\\_view=tMRVsS0AAAAJ:\\_FxGoFyzp5QC](https://scholar.google.com.br/citations?view_op=view_citation&hl=pt-BR&user=tMRVsS0AAAAJ&citation_for_view=tMRVsS0AAAAJ:_FxGoFyzp5QC)>. Acesso em: 19 jul. 2022.
- BOSS, P. K.; BASTOW, R. M.; MYLNE, J. S.; DEAN, C. Multiple pathways in the decision to flower: enabling, promoting and resetting. **The Plant Cell**, Norwich, Suplemento., v. 16, p. 18-31, 2004. Disponível em: <<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC2643402/pdf/160S18.pdf>>. Acesso em: 20 fev. 2021.
- BUSCH, B. L. **Genetic and molecular analysis of aerial plant architecture in tomato**. Dissertação inaugural (Doutorado) – Doutorado em Matemática, Universidade de Ciências Naturais, Colônia, Áustria., 110 p. 2009. Disponível em: <<https://www.semanticscholar.org/paper/Genetic-and-molecular-analysis-of-aerial-plant-in-Busch/3e205cd0dbf29f06f497b43baa26d6f6d55f749d?p2df>> . Acesso em: 23 fev. 2021.
- BUSI, M. V.; BUSTTAMANTE, C.; D'ANGELO, C.; HIDALGO CUEVAS, M.; BOGGIO, S. B.; VALLE, E. M.; ZABALETA, E. MADS-box genes expressed during tomato seed and fruit development. **Plant Molecular Biology**., p. 801-815, 2003. Disponível em: <<https://link.springer.com/article/10.1023/A:1025001402838>>. Acesso em: 24 jun 2022.
- COEN, E. S.; MEYEROWITZ, E. M. The war of the whorls: genetics interactions controlling flower development. **Nature**., v. 353, p. 31-37, 1991. Disponível em: <[https://www.researchgate.net/publication/21439303\\_The\\_War\\_of\\_the\\_Whorls\\_Genetic\\_Interactions\\_Controlling\\_Flower\\_Development](https://www.researchgate.net/publication/21439303_The_War_of_the_Whorls_Genetic_Interactions_Controlling_Flower_Development)>. Acesso em: 12 fev. 2021.
- DIELEN, V.; QUINET, M.; CHAO, J.; BATOKO, H.; HAVELANGE, A.; KINET, J. M. UNIFLORA, a pivotal gene that regulates floral transition and meristem identity in tomato (*Lycopersicon esculentum*). **New Phytologist**., v. 161, n. 2, p. 393 - 400, 2003. Disponível em: <<https://nph.onlinelibrary.wiley.com/doi/epdf/10.1046/j.1469-8137.2003.00937.x>>. Acesso em: 27 jul. 2022.
- DIELEN, V.; LECOUVET, V.; DUPONT, S.; KINET, J. M. Controle in vitro da transição floral em tomateiro (*Lycopersicon esculentum* Mill.), o modelo para plantas com floração autônoma usando o mutante uniflora de floração tardia. **Journal of Experimental Botany**. v. 52. p. 715-723. 2001. Disponível em: <<https://link.springer.com/article/10.1023/A:1006094318083>> . Acesso em: 19 jul 2022.
- DIELEN, V.; MARC, D.; KINET, J. M. Floração no mutante uniflora do tomateiro (*Lycopersicon esculentum* Mill.): descrição da estrutura reprodutiva e manipulação do tempo de floração. **Regulamento do crescimento vegetal**. v. 25. p. 149-157. 1998.



Disponível em: <<https://link.springer.com/article/10.1023/A:1006094318083>>. Acesso em: 19 jul 2022.

FERREIRA, D. C. C. **Prospecção de genes associados ao processo de floração em tomateiro**. Dissertação (Mestrado) – Centro de Biociências: Departamento de Biologia Celular e Genética, Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Natal., 79 p. 2008.

Disponível em:<

<http://repositorio.ufrn.br:8080/jspui/bitstream/123456789/16755/1/DaianeCCF.pdf>>.

Acesso em: 27 jul.

FINGER, A. C. **Interações genéticas dos mutantes *jointless 1* e *single flower truss* no controle do florescimento e no desenvolvimento da inflorescência e fruto do tomateiro (*Solanum lycopersicum* L. cv. Micro – Tom)**, 43p. 2019. Disponível em: <[https://repositorio.ufsc.br/bitstream/handle/123456789/197829/TCC-final\\_ANDERSON.pdf?sequence=1&isAllowed=y](https://repositorio.ufsc.br/bitstream/handle/123456789/197829/TCC-final_ANDERSON.pdf?sequence=1&isAllowed=y)>. Acesso em: 20 jan. 2021.

GEORGIADY, M. S.; WHITKUS, R. W.; LORD, E. M. Genetic Analysis of Traits Distinguishing Outcrossing and Self-Pollinating Forms of Currant Tomato, *Lycopersicon pimpinellifolium* (Jusl.) Mill. **Genetics Society of America**, Riverside, v. 161, n. 1, p. 333-344, 2002. Disponível em: <<http://marbles.sonoma.edu/users/w/whitkus/publications/publications/georgiady02.pdf>>. Acesso em: 20 fev 2021.

GOTTEMS, L. **Gene do tomate pode acelerar produção de outras culturas**. Tal abordagem tem o potencial de reduzir significativamente o tempo de reprodução.

Disponível em:

[https://www.agrolink.com.br/noticias/gene-do-tomate-pode-acelerar-producao-de-outras-culturas\\_424330.html](https://www.agrolink.com.br/noticias/gene-do-tomate-pode-acelerar-producao-de-outras-culturas_424330.html). Acesso em: 18 fev. 2021.

KU, H.; VISION, T.; LIU, J.; TANKSLEY, S. D. Comparing sequenced segments of the tomato and Arabidopsis genomes: Large-scale duplication followed by selective gene loss creates a network of synteny. *Proceedings of the National Academy of Sciences, Ithaca*, v. 97, n. 16, p. 9121-9126, 2000. Disponível em: <<http://www.pnas.org/content/97/16/9121.full.pdf>>. Acesso em 20 ago. 2017.

LESEBERG, C. H.; EISSLER, C. L.; WANG, X.; JOHNS, M. A.; DUVALL, R.; MAO, L. Interaction study of MADS-domain proteins in tomato. **Journal of Experimental Botany**, v. 59, n. 8, p. 2253-2265, 2008. Disponível em: <<https://academic.oup.com/jxb/article-lookup/doi/10.1093/jxb/ern094>>. Acesso em: 23 fev 2021.

LIFSCHITZ, E; ESHED, Y. Sinais florigênicos universais acionados por homólogos *FT* regulam o crescimento e os ciclos de floração em tomate perene dia neutro. **Journal of Experimental Botany**, 2006. Disponível em: <<https://academic.oup.com/jxb/article/57/13/3405/476505?login=true>>. Acesso em: 22 fev 2021.

LIMA, J. E.; CARVALHO, R. F.; NETO, A. T.; FIGUEIRA, A.; PERES, L. E. P. Micro-MsK: a tomato genoty with miniature size, short life cycle and improved in vitro shoot regeneration. **Plant Science**, v. 167, n. 4, p. 753-757, 2004. Disponível em:

<<http://www.lcb.esalq.usp.br/publications/articles/2004/psV167.pdf>>. Acesso em: 20 jan. 2021.

LIU, D.; WANG, D.; QIN, Z. et al. A proteína SEPALLATA MADS-box SLMBP21 forma complexos proteicos com JOINTLESS e MACROCALYX como ativador da transcrição para o desenvolvimento da zona de abscisão da flor do tomateiro. **The plant journal.**, v. 77, ed. 2/ p. 284-296, 2013. Disponível em:

<<https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/tpj.12387>>. Acesso em: 25 jul. 2022

MAO, L.; BEGUM, D.; CHUANG, H.; BUDIMAN, M. A.; SZYMKOWIAK, E. J.; IRISH, E. E.; ASA, H. A. JOINTLESS is a MADS-box gene controlling tomato flower abscission zone development. **Nature**, v. 406, n. 6798, p. 910 - 913, 2000. Disponível em:< <https://www.nature.com/articles/35022611>> . Acesso em: 20 fev. 2021.

MARTI, E. GISBERT, C.; BISHOP, G. J.; DIXON, M. S.; GARCÍA-MARTINEZ, J. L. Genetic and physiological characterization of tomato cv. Micro-Tom. **Journal of Experimental Botany.**, v. 57, n. 9, p. 2037-2047, 2006. Disponível em: <<https://academic.oup.com/jxb/article-lookup/doi/10.1093/jxb/erj154>>. Acesso em: 21 fev. 2021.

MERO, C. E.; HONMA, S. Herança de um mutante uniflora no tomate. **Journal of Heredity.** v. 73. p. 64-68. 1982. Disponível em: <<https://academic.oup.com/jhered/article-abstract/73/1/64/818110>>. Acesso em: 19 jul. 2022.

MOLINERO-ROSALES, N., LATORRE, A., JAMILENA, M. *et al.* SINGLE FLOWER TRUSS regula a transição e manutenção da floração no tomate. **Planta**, 218, p.427–434, 2004. Disponível em: <<https://doi.org/10.1007/s00425-003-1109-1>>. Acesso em: 23 fev.2021

MOLINERO-ROSALES, N.; JAMILENA, M.; ZURITA, S.; GÓMEZ, P.; CAPEL, J.; LOZANO, R. FALSIFLORA, o tomate ortólogo de FLORICAULA e LEAFY, controla o tempo de floração e a identidade do meristema floral. **The plant Journal.** v. 20, p. 685-693. 1999. Disponível em:

<<https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1046/j.1365-313X.1999.00641.x>>. Acesso em 19 jul. 2022.

MOURADOV, A.; CREMER, F.; COUPLAND, G. Control of flowering time: interacting pathways as a basis for diversity. **The Plant Cell**, Cologne., v. 14, p. 111-130, 2002. Suplemento. Disponível em:

<<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC151251/pdf/PC14S1S111.pdf>>. Acesso em: 27 jan. 2021.

POYATOS-PERTÍÑEZ, S. QUINET, M.; ORTÍZ-ATIENZA, A.; BRETONES, S.; YUSTE LISBOA, F. J.; LOZANO, R. Genetic interactions of the unfinished flower development (ufd) mutant support a significant role of the tomato UFD gene in regulating floral organogenesis. **Plant Reprod.** [S. l.], v. 29, n. 3, p. 227 – 238, 2016. Disponível em: <<https://link.springer.com/article/10.1007/s00497-016-0286-6>>. Acesso em: 27 jul. 2022.

PIOTTO, F. A.; PERES, L. E. P. Base genética do hábito de crescimento e florescimento em tomateiro e sua importância na agricultura. **Ciência Rural**, Santa Maria, v.42, n.11, p.1941-1946, 2012. Disponível em: <<https://www.scielo.br/j/cr/a/BfrNZpwwzn4xqZMjThv3Hww/?format=pdf&lang=pt>>. Acesso em: 10 set 2022.

PNUELI, L. CARMEL-GOREN, L.; HAREVEN, D.; GUTFINGER, T.; ALVAREZ, J.; GANAL, M.; LIFSCHITZ, E The SEL-PRUNING gene of tomato regulates vegetative to reproductive switching of sympodial meristem and is the ortholog of CEN and TFL1. **Development.**, v. 125, p. 1979 - 1989, 1998. Disponível em: <<https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/9570763/>> Acesso em: 19 jul. 2022.

PNUELI, L.; GUTFINGER, T.; HAREVEN, D.; BEN-NAIM, O.; RONY, N.; ADIR, N.; LIFSCHITZ, E. Tomato SP – Interacting Proteins Define a Conserved Signaling System That Regulates Shoot Architecture and Flowering. **The Plant Cell.**, v. 13, n. 12, p. 2687-2702, 2001. Disponível em: <<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC139482/pdf/PC13122687.pdf>>. Acesso em: 15 fev. 2021.

POETHING, R.S.; SUSSEX, I. M. Os parâmetros celulares do desenvolvimento da folha no tabaco: uma análise clonal. **Planta**, 165 170 – 184, 1985. Disponível em: <<https://link.springer.com/article/10.1007/BF00395039>>. Acesso em: 22 fev. 2021

POYATOS-PERTÍÑEZ, S. **Um fator que liga a identidade e o crescimento do órgão floral, revelado pela caracterização do desenvolvimento de flor inacabada mutante de tomate** (ufd), 2016. Disponível em: <[https://www.researchgate.net/publication/310513283\\_A\\_Factor\\_Linking\\_Floral\\_Organ\\_Identity\\_and\\_Growth\\_Revealed\\_by\\_Characterization\\_of\\_the\\_Tomato\\_Mutant\\_unfinis hed\\_flower\\_development\\_ufd](https://www.researchgate.net/publication/310513283_A_Factor_Linking_Floral_Organ_Identity_and_Growth_Revealed_by_Characterization_of_the_Tomato_Mutant_unfinis hed_flower_development_ufd)>. Acesso em: 22 fev. 2021.

QUINET, M.; DIELEN, V.; BATOKO, H.; BOUTRY, M.; HEVELANGE, A.; KINET, J. M. Genetic interactions in the control of flowering time and reproductive structure development in tomato (*Solanum lycopersicum*). **New Phytologist**. v. 170, n. 4, p. 701 – 710, 2006. Disponível em: <<https://nph.onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/j.1469-8137.2006.01717.x>> Acesso em: 25 jul. 2022.

QUINET, M.; KINET, J. M. Transitions to flowering and morphogenesis of reproductive structures in tomato. **Global Science Books**, 2007. Disponível em: <[file:///C:/Users/felip/Downloads/Transition\\_to\\_Flowering\\_and\\_Morphogenesis.pdf](file:///C:/Users/felip/Downloads/Transition_to_Flowering_and_Morphogenesis.pdf)>. Acesso em: 21 jan. 2021.

QUINET, M.; KINET, J. M.; LUTTS, S. Resposta de floração da uniflora: blind: self-pruning e jointless:uniflora:self-pruning, mutantes triplos do tomateiro (*Solanum lycopersicum*). **Fisiologia Plantarum**. v. 141. Ed. 2. p. 166-176. 2010. Disponível em: <<https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.1399-3054.2010.01426.x>>. Acesso em: 21 jul. 2022.

ROLDAN, M. V. G.; PÉRILLEUX, C.; MORIN, H.; HUERGA-FERNANDEZ,; LATRASSE, D.; BENHAMED, M.; BENDAHMANE, A. Natural and induced loss of function mutations in SIMBP21 MADS-box gene led to jointless-2 phenotype in

tomato. **Scientific reports**, 2017. Disponível em: <<https://pt.ovalengineering.com/natural-induced-loss-function-mutations-slmbp21-mads-box-gene-led-jointless-2-phenotype-tomato-579049>>. Acesso em: 23 jan 2021.

SCHWARZ-SOMMER, Z.; HUIJSER, P.; NACKEN, W.; SAEDLER, H.; SOMMER, H. Genetic Control of Flower Development by Homeotic Genes in *Antirrhinum majus*. **Science.**, 1990. Disponível em: <<https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/17746916/>>. Acesso em: 21 jul. 2022.

SZYMKOWIAK, E. J.; IRISH, E. E. Interactions between *jointless* and wild-type tomato tissues during development of the pedicel abscission zone and the inflorescence meristem. **Plant Cell** 11., p.159–75, 1999. Disponível em: <<https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/9927636/>>. Acesso em: 23 fev. 2021.

THOUET, J. et al. Repression of Floral Meristem Fate Is Crucial in Shaping Tomato Inflorescence. **PLOS ONE**, [S. l.], v. 7, n. 2, p. 1 – 9, 2012. Disponível em: <<https://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0031096>>. Acesso em: 25 jul. 2021

SESTARI, I.; ZSÖGÖN, A.; REHDER, G.G.; TEIXEIRA, L.D.L.; HASSIMOTTO, N. M.A.; PURGATTO, E.; BENEDITO, V.A.; PERES, L.E.P. Near-isogenic lines enhancing ascorbic acid, anthocyanin and carotenoid content in tomato (*Solanum lycopersicum* L. cv Micro-Tom) as a tool to produce nutrient-rich fruits. **Scientia Horticulturae**, Amsterdam, v. 175, n. 0, p. 111 - 120, 2014. Disponível em: <<http://www.lcb.esalq.usp.br/publications/articles/2014/2014shv175n0p111-120.pdf>>. Acesso em: 21 jul. 2021

SILVA, G. F. F. **A inter-relação entre a via miR156 / SBP e o fitormônio giberelina sem controle da transição de fase vegetativo-reprodutivo em tomateiro**. Tese de doutorado (USP), 2016. Disponível em: <<https://www.teses.usp.br/teses/disponiveis/6,4/64133/tde-11112016-105807/en.php>>. Acesso em: 23 fev. 2021.

VREBALOV, J. et al. A MADS-box gene necessary for fruit ripening at the tomato ripeninginhibitor (rin) locus. **Science**, [S. l.], v. 296, n. 5566, p. 343 - 346, 2002. Disponível em: <<https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/11951045/>> . Acesso em: 19 abr. 2022.

WILLMANN, M. R.; POETHING, R. S. Time to grow up: the temporal role of small RNAs in plants. **Plant Biology**, Philadelphia, v. 8, n. 5, p. 548-552, 2005. Disponível em: <<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC1610105/pdf/nihms-12141.pdf>>. Acesso em: 23 fev. 2021.

YUSTE-LISBONA, F. J.; QUINET, M.; LOZANO, A. F.; MORENO, V.; ANGOSTO, T.; LOZANO, R. A caracterização do mutante da inflorescência vegetativa (*mc-vin*) fornece uma nova visão sobre o papel do MACROCALYX na regulação do desenvolvimento da inflorescência do tomateiro. **Scientific reports**. 2016. Disponível em: <<https://doi.org/10.1038/srep18796>> Acesso em: 22 jul. 2022.

ZHANG, L.; YOUNG, X.; RONGCAI, M. Clonagem molecular, identificação e localização cromossômica de dois genes MADS box em pêssogo (*Prunus persica*).

**Science Direct**, v.35, 6.ed , p.365-372, 2008. Disponível em:  
<<https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S1673852708600533#!>>.  
Acesso em: 21 jul. 2022.