

RESSALVA

Atendendo solicitação do(a) autor(a), o texto completo desta dissertação será disponibilizado somente a partir de 05/02/2017.

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
“JÚLIO DE MESQUITA FILHO” – UNESP
Faculdade Ciências Agrárias e Veterinárias de Jaboticabal

RESPOSTAS MORFOFISIOLÓGICAS NO MUTANTE *aurea*
DE TOMATEIRO DEFICIENTE NA BIOSÍNTESE DOS
FITOCROMOS

Valéria Cury Galati
Bióloga

2016

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
“JÚLIO DE MESQUITA FILHO” – UNESP
Faculdade Ciências Agrárias e Veterinárias de Jaboticabal

**RESPOSTAS MORFOFISIOLÓGICAS NO MUTANTE *aurea* DE
TOMATEIRO DEFICIENTE NA BIOSÍNTESE DOS FITOCROMOS**

Valéria Cury Galati

Orientador: Prof. Dr. Rogério Falleiros Carvalho

Dissertação apresentada à Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias – UNESP, Câmpus de Jaboticabal, como parte das exigências para a obtenção do título de Mestre em Agronomia (Produção Vegetal).

2016

Galati, Valéria Cury

G146r Respostas morfofisiológicas no mutante *aurea* de tomateiro
deficiente na biossíntese dos fitocromos / Valéria Cury Galati. --
Jaboticabal, 2016
x, 53 p. : il. ; 29 cm

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista,
Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias, 2016
Orientador: Rogério Falleiros Carvalho
Banca examinadora: Paulo Alexandre Monteiro de Figueiredo, Davi
Rodrigo Rossatto
Bibliografia

1. Enxertia. 2. Fotoassimilados. 3. Fotorreceptores. 4. Relação
fonte-dreno. I. Título. II. Jaboticabal-Faculdade de Ciências Agrárias e
Veterinárias.

CDU 631.541:635.64

Ficha catalográfica elaborada pela Seção Técnica de Aquisição e Tratamento da
Informação – Serviço Técnico de Biblioteca e Documentação - UNESP, Câmpus de
Jaboticabal.



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA

Câmpus de Jaboticabal



CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

TÍTULO DA DISSERTAÇÃO: RESPOSTAS MORFOFISIOLÓGICAS NO MUTANTE *aurea* DE TOMATEIRO DEFICIENTE NA BIOSÍNTESE DOS FITOCROMOS

AUTORA: VALÉRIA CURY GALATI

ORIENTADOR: ROGÉRIO FALLEIROS CARVALHO

Aprovada como parte das exigências para obtenção do Título de Mestra em AGRONOMIA (PRODUÇÃO VEGETAL), pela Comissão Examinadora:

Prof. Dr. ROGÉRIO FALLEIROS CARVALHO
Departamento de Biologia Aplicada à Agropecuária / FCAV / UNESP - Jaboticabal

Prof. Dr. PAULO ALEXANDRE MONTEIRO DE FIGUEIREDO
Diretoria / FCAT - UNESP / Dracena/SP
Participação por Videoconferência

Prof. Dr. DAVI RODRIGO ROSSATTO
Departamento de Biologia Aplicada à Agropecuária / FCAV / UNESP - Jaboticabal

Jaboticabal, 05 de agosto de 2016

DADOS CURRICULARES DA AUTORA

VALÉRIA CURY GALATI: Filha de Cesare Galati e Nurd Nicolau Cury Galati, natural de Ribeirão Preto, São Paulo. No primeiro semestre de 2004 ingressou no curso de Licenciatura Plena em Biologia pelo Centro Universitário Barão de Mauá e concluiu no segundo semestre de 2007. Foi estagiária no ano de 2005 à 2007 na Casa da Ciência “Galileu Galilei” junto ao Bosque Municipal Fábio Barreto, pertencente à prefeitura municipal de Ribeirão Preto; no ano de 2008 à 2010 realizou estágio junto ao Departamento de Biologia Aplicada à Agropecuária, na área de biologia e manejo de plantas daninhas no campus da UNESP de Jaboticabal e professora eventual na rede estadual de ensino no ano de 2008 à 2012; no ano de 2012 foi aprovada em concurso público, como assistente de suporte acadêmico I na Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias - Campus de Jaboticabal, onde permanece até os dias de hoje . Em 2014 ingressou no curso de Mestrado em Agronomia, pelo programa de Produção Vegetal na Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, na Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias - Campus de Jaboticabal, atuando na área de Fisiologia Vegetal.

“Aos outros, dou o direito de serem
como são. A mim, dou o dever de ser
cada dia melhor”

(Chico Xavier)

DEDICO

Aos meus pais Cesare e Nurd e a
minha irmã Vanessa por sempre me
apoiarem em todos os momentos.

AGRADECIMENTOS

À Deus, que me mostrou que a vida tem vários caminhos e a escolha correta depende das grandes amizades, que sempre em primeiro lugar devemos agradecer antes de pedir.

Ao meu orientador o Prof. Dr. Rogério Falleiros Carvalho por toda sua confiança, paciência, dedicação, ética e profissionalismo, pelos conselhos e pela amizade.

Aos meus pais Nurd e Cesare, pelo incentivo a nunca desistir das minhas metas. Por não deixarem de me apoiar em todos os momentos desta caminhada, com o auxílio, dedicação e carinho. E por serem à base de tudo para que eu me tornasse quem sou hoje.

A minha irmã Vanessa, há quem muito devo, por sua amizade verdadeira, pelo apoio, incentivo, confiança e auxílio na realização deste trabalho.

Aos funcionários Sônia e Jamil pelo apoio, amizade e pela ajuda na condução dos experimentos e análises.

Ao pessoal do laboratório de fisiologia vegetal do Departamento de Biologia Aplicada à Agropecuária: Lucas, Leonardo, Carolina, Cássia, Flávio e Letícia pela ajuda e conselhos para a execução do experimento.

Aos meus colegas de trabalho: Sandra e Rodrigo pela ajuda e compreensão nos momentos em que eu precisei me ausentar por causa de experimentos e análises e por me aturarem em meus momentos mais tensos.

Ao programa de pós-graduação em produção vegetal pela oportunidade.

Enfim, a todos, àqueles que de alguma forma contribuíram para a realização deste trabalho.

SUMÁRIO

RESUMO	ix
ABSTRACT	x
1. INTRODUÇÃO	1
2. REVISÃO DE LITERATURA	3
2.1 A cultura do tomateiro	3
2.2 Mutantes fotomorfogênicos	3
2.3 Fotorreceptores e a luz no controle da relação fonte-dreno	5
2.4 A relação fonte-dreno	8
2.5 Enxertia em microtomateiros	10
3. MATERIAL E MÉTODOS	11
3.1. Material Vegetal	11
3.2. Local e época de desenvolvimento do trabalho	11
3.3. Propagação do material vegetal	12
3.4. Análise do crescimento	13
3.5. Análises bioquímicas	14
3.6. Análises anatômicas foliares (Experimento 1)	16
3.7. Análise nutricional (Experimento 1)	17
3.8. Crescimento de plântulas (Experimento 1)	18
3.9 Análise do órgão reprodutivo (Experimento 1 e 2)	18
3.10 Análise dos resultados	19
4. RESULTADOS E DISCUSSÃO	19
5. CONCLUSÃO	33
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	34

RESPOSTAS MORFOFISIOLÓGICAS NO MUTANTE *aurea* DE TOMATEIRO DEFICIENTE NA BIOSÍNTESE DOS FITOCROMOS

RESUMO - Embora os fitocromos pareçam ser importantes fotorreceptores que modulam a relação entre a fonte e o dreno, muito ainda é necessário explorar visto que essas moléculas podem acumular e agir tanto na parte aérea quanto na raiz. Dessa forma, objetivou-se neste trabalho estudar a função dos fitocromos na relação fonte-dreno em plantas de tomateiro (*Solanum lycopersicum* L. cv. Micro-Tom ou MT) explorando fisiológica, bioquímica, nutricional e anatomicamente o mutante deficiente na biossíntese dos fitocromos (*aurea* ou *au*), bem como utilizando o método da enxertia entre o mutante *au* e o controle MT. Foram realizados dois experimentos, sendo que o primeiro experimento utilizou-se o mutante *au* e o controle MT. Para o segundo experimento, foram realizados seis tratamentos, constituídos pelas combinações entre a planta controle e o mutante, bem como as testemunhas sem enxertia (MT, MT/MT, *au*, *au/au*, MT/*au* e *au*/MT) a fim de serem analisadas as seguintes respostas: massa seca da raiz (MSR), comprimento (CR), área (AR), diâmetro (DR) e densidade das raízes (DE), massa seca da parte aérea (MSA), alongamento caulinar (AC), área foliar total (AF), peso e diâmetro dos frutos (PF e DF), teor de sólidos solúveis (SS), acúmulo de nutrientes (AN), análise de plântulas (AP), teores dos pigmentos, amido, carboidrato e análises anatômicas. No primeiro experimento, comparado ao MT, o mutante *au* aumentou a AC, AN na parte aérea, amido e espessura do mesofilo, entretanto, houve uma redução da MSR, CR, AR, AN na raiz, MSA, AF, carboidrato e pigmentos. No segundo experimento, com base no controle MT, houve redução em MSR, CR, DE, MSA e AF de *au*/MT, ao passo que em MT/*au* houve redução de MSR, CR, DE, MSA, AF e DF. Com base nas alterações do crescimento, bioquímicas, nutricionais e anatômicas da raiz e do caule de *au* observadas no primeiro experimento, bem como nas respostas observadas a partir das combinações de enxertia entre MT e o mutante, pode ser concluído que os fitocromos são parte do controle da partição de fotoassimilados entre a raiz e caule durante o crescimento do tomateiro.

Palavras-chave: enxertia, fotoassimilados, fotorreceptores, relação fonte-dreno

MORPHOPHYSIOLOGICAL RESPONSES IN THE PHYTOCHROME- DEFICIENTE *aurea* MUTANT OF TOMATO

ABSTRACT – Although the phytochrome seems to be an important photoreceptor to modulate the relation between the source and the drain, much is still necessary to explore since these molecules can accumulate and act both in the shoot and in the root. Thus, the aim of this work was to study the role of phytochrome in the source-drain relation on tomato plants (*Solanum lycopersicum* L. cv. Micro-Tom or MT) exploring physiological, biochemical, nutritional and anatomically the deficient mutant in the phytochrome biosynthesis (*aurea* or *au*), as well as using the method of grafting between the mutant *au* and the MT control. Two experiments were conducted, and in the first experiment it were used the *au* mutant and the MT control. For the second experiment, it were carried out six treatments, consisting of combinations of the control plant and the mutant, as well as the controls without grafting (MT, MT/MT, *au*, *au/au*, MT/*au* and *au*/MT) in order to analyze the following responses: dry mass of root (DMR), length (L), area (A), diameter (D) and density of roots (DE), dry mass of shoot (DMS), stem elongation (SE), total leaf area (LA), weight and diameter of fruits (W and FD), solid soluble content (SS), nutrient accumulation (NA), seedlings analysis (SA), pigment content, starch, carbohydrate and anatomical analysis. In the first experiment, compared to the MT, the *au* mutant increased the SE, NA in the shoot, starch and thickness of the mesophyll, however, there was a reduction in the DMR, L, A, NA at the root, DMS, LA, carbohydrates and pigments. In the second experiment, based on the MT control there was a reduction in the DMR, L, DE, DMS and LA of *Au*/MT, while in MT/*au* there was a decrease in the DMR, L, DE, DMS, LA and FD. Based on changes in the growth, biochemical, nutritional and anatomical of the roots and the *au* stem observed in the first experiment, as well as in the responses observed from the grafting combinations between the MT and the *au* mutant, it can be concluded that the phytochrome are part of the control of the photoassimilates partition between the root and the stem during the growth of tomato.

Keywords: grafting, photoassimilates photoreceptors, regarding source-drain

1. INTRODUÇÃO

Durante o desenvolvimento, os fotoassimilados produzidos nas folhas são, em parte, utilizados para o crescimento, sendo parcial e temporariamente armazenados ou exportados para outros órgãos da planta (VERKLEY; CHAELA, 1988). Os locais os quais os fotoassimilados são produzidos e utilizados denominam-se fonte e dreno, respectivamente (SHISHIDO et al., 1990).

Entretanto, a partição de fotoassimilados pode severamente ser alterada quando as plantas crescem em um ambiente altamente sombreado. Essa condição permite, por exemplo, que as plantas tornem-se estioladas para que possam atingir melhores condições luminosas. Dessa forma, o caule torna-se um importante dreno para fotoassimilados e, conseqüentemente, faz esgotar os recursos disponíveis para o desenvolvimento, por exemplo, das raízes, das folhas e da síntese de pigmentos (CASAL, 2013).

Durante o sombreamento, há uma seletiva absorção da radiação luminosa pelas folhas mais expostas ao ambiente luminoso, ou seja, folhas localizadas em estratos superiores da vegetação. Tais folhas absorvem fortemente os comprimentos da radiação fotossinteticamente ativa (RFA) (~400 e ~700 nm), em particular as regiões do azul e do vermelho (V; ~ 600 - 700 nm) e refletem predominantemente comprimentos de onda da radiação não fotossinteticamente ativa, tais como o verde e amarelo (~500 - 600), bem como comprimentos de onda mais longos, em especial o vermelho extremo (VE; ~700 - 800 nm) e infravermelho (MORELLI; IDA RUBERTI, 2002; VANDENBUSSCHE, et al., 2005; CARVALHO et al., 2010). Assim, plantas que necessitam de condições luminosas diferentes daquelas fornecidas no sombreamento, desencadeiam uma série de respostas compreendidas como síndrome de evitação à sombra (SES). A redução de V/VE que ocorre durante o sombreamento é reconhecidamente um importante sinal que controla a SES. Entretanto, é necessário que V/VE seja percebido por fotorreceptores especializados, denominados fitocromos, os quais são parte de uma complexa transdução de sinal para que SES seja desencadeada (MARTÍNEZ-GARCÍA et al., 2010).

Sendo os fitocromos proteínas diméricas (~130 KDa) ligadas covalentemente a uma fitocromobilina, um tetrapirrol linear de cadeia aberta que age como cromóforo (MURAMOTO et al., 2005), os mesmos apresentam picos de absorção na faixa do vermelho (V; ~ 660 nm) e vermelho-extremo (VE; ~ 730 nm) do espectro luminoso (SANCAR, 2003; CARVALHO et al., 2011). Ao absorver o V, o fitocromo é convertido à forma ativa, e revertido à forma inativa na presença do VE.

É evidente que a transdução do sinal luminoso na parte aérea resulta em mudanças no órgão radicular, e tem sido mostrado que esse evento pode ter como fator importante os comprimentos de onda de V e VE (SUN et al., 2005). Entretanto, embora o crescimento das plantas possa ser desencadeada pelos fitocromos na folha, é bem conhecido que esses fotorreceptores possam ser acumulados na raiz e controlar o crescimento desse órgão. De fato, tem sido evidente o forte controle do crescimento das raízes pelos fitocromos em *Arabidopsis thaliana* (COSTIGAN et al., 2011; RAYA-GONZALEZ, et al., 2014). Contudo, muito ainda é necessário conhecer se os fitocromos acumulados na raiz são parte dos mecanismos de controle da relação fonte-dreno que envolve a raiz e parte aérea.

Para melhor compreender os fatores envolvidos na sinalização entre a raiz e parte aérea, a enxertia tem sido uma técnica interessante visto que, as modificações moleculares e/ou bioquímicas, induzidas endógena ou exogenamente, no porta-enxerto possam resultar em modificações na parte aérea, e vice-versa (GRATÃO ET al., 2015).

Assim, para estudar a sinalização da luz, especialmente àquela dependente dos fitocromos, no controle da partição de fotoassimilados, torna-se interessante associar a técnica de enxertia com mutantes fotomorfogênicos. Nesse sentido, objetivou-se no presente trabalho estudar a função dos fitocromos na relação fonte-dreno em plantas de tomateiro (*Solanum lycopersicum* L. cv. Micro-Tom ou MT) explorando fisiológica, bioquímica, nutricional e anatomicamente um mutante deficiente na biossíntese dos fitocromos, bem como utilizando o método da enxertia entre o mutante e o controle MT.

5. CONCLUSÃO

Com base nas alterações do crescimento, bioquímicas, nutricionais e anatômicas da raiz e do caule de *au* observadas no primeiro experimento, bem

como nas respostas observadas a partir das combinações de enxertia entre MT e o mutante *au*, pode ser concluído que os fitocromos são parte do controle da partição de fotoassimilados entre a raiz e caule durante o crescimento do tomateiro.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AGRIANUAL 2016: Anuário da agricultura brasileira. São Paulo **FNP consultoria e comércio**. p.433-438.

ALVES, F. R. R.; MELO, H. C.; CRISPIM-FILHO, A. J.; COSTA, A. C.; NASCIMENTO, R. J. T.; CARVALHO, R. F. Physiological and biochemical responses of photomorphogenic tomato mutants (cv. Micro-Tom) under water with holding. **Acta Physiology Plant**, v. 38, p. 155 – 158, 2016.

AOAC. **Official methods of analysis of the Association of Official Analytical Chemists International**. 16 ed. Washington: Ed. Patrícia Cunniff, 850p. v. 2, 1997.

BAE, G.; CHOI, G. Decoding of light signals by plant phytochromes and their interacting proteins. **Annu Rev Plant Biology**, v.59, p. 281–311, 2008.

BATAGLIA, O.C.; FURLANI, A.M.C.; TEIXEIRA, J.P.F.; FURLANI, P.R.; GALLO, J.R. **Métodos de análise química de plantas**. Campinas: Instituto Agrônômico, 1983. 48p. (Boletim Técnico, 78).

BECKER, T.W.; FOYER, C.; CABOCHE, M. Light-regulated expression of the nitrate-reductase and nitrite-reductase genes in tomato and in the phytochrome-deficient aurea mutant of tomato. **Planta**, v.188, p.39-47, 1992.

CARVALHO, R. F.; QUECINI, V.; PERES, L. E. P. Hormonal modulation of photomorphogenesis-controlled anthocyanin accumulation in tomato (*Solanum lycopersicum* L. cv. Micro-Tom) hypocotyls: physiological and genetic studies. **Plant Science**, v. 178, p. 258–264, 2010.

CARVALHO, R. F.; CAMPOS, M. L.; PINO, L.; CRESTANA, S. L.; ZSÖGÖN, A.; LIMA, J.; BENEDITO, V. A.; PERES, L. E. Convergence of developmental mutants into a single tomato model system: 'Micro-Tom' as an effective toolkit for plant development research. **Plant Methods**, v. 7, n. 18, p. 1-14, 2011. <doi:10.1186/1746-4811-7-18>

CASAL, J. J. Photoreceptor signaling networks in plant responses to shade. **Annu. Rev. Plant Biol**, v. 64, p. 403–427, 2013.

CASTILLON, A.; SHEN, H.; HUQ, E. Phytochrome interacting factors: central players in phytochrome-mediated light signaling networks. **Trends in Plant Science** 12, v.11, p. 514-521, 2007.

CASTRO, E.M.; PEREIRA, F.J.; PAIVA, R. **Histologia Vegetal: Estrutura e Função de Órgãos Vegetativos**. Lavras: UFLA, 2009. 234p.

CERDAN PD, CHORY J. Regulation of flowering time by light quality. **Nature**, v. 423, p. 881–885, 2003.

CHEN M, CHORY J, FANKHAUSER C. Light signal transduction in higher plants. **Annual Review of Genetics**, v. 38, p. 87–117, 2004.

CORRELL, M. J.; COVENEY, K. M.; RAINES, S. V.; MULLEN, J. L.; HANGARTER, R. P.; KISS, J. Z. Phytochromes play a role in phototropism and gravitropism in *Arabidopsis* roots. **Adv. Space Res**, v. 31, p. 2203–2210, 2003.

CORRELL, M. J.; KISS, J. Z. The roles of phytochromes in elongation and gravitropism of roots. **Plant Cell Physiol**, v. 46, p. 317– 323, 2005.

COSTIGAN, S. E.; WARNASOORIYA, S. N.; HUMPHRIES, B. A.; MONTGOMERY, B. L. Root-localized phytochrome chromophore synthesis is required for photoregulation of root elongation and impacts root sensitivity to jasmonic acid in *Arabidopsis*. **Plant Physiology**, v. 157, p. 1138–1150, 2011.

DEVLIN, P. F.; ROBSON, P. R. H.; PATEL, S. R.; GOOSEY, L.; SHARROCK, R. A.; WHITELAM, G. C. Phytochrome D acts in the shade-avoidance syndrome in *Arabidopsis* by controlling elongation growth and flowering time. **Plant Physiol**, v, 119, p. 909–915, 1999.

DODD, I. C. Root to shoot signaling: assessing the roles of 'up' and down world of long-distance signaling in plant. **Plant Soil**, v. 274, p. 251-270, 2005.

DUKE, S. O.; LANE, A. D. Phytochrome control of its own accumulation and leaf expansion in tentoxin- and norflurazon-treated mung bean seedlings. **Plant Physiology**, v.60, p. 341–346, 1984.

EPSTEIN, E.; BLOOM, A. J. **Nutrição mineral de plantas: princípios e perspectivas**. Londrina: Planta. 2006. 403p.

FILGUEIRA, F. A. R. **Novo manual de olericultura**. 3.ed. Viçosa: UFV, 2005. 412p.

FRANKLIN K. A.; LARNER, V. S.; WHITELAM, G. C. The signal transducing photoreceptors of plants. **International Journal of Developmental Biology**, v. 49, p. 653-664. 2005.

GOTO, N.; KUMAGAI, T.; KOORNNEEF, M. Flowering responses to lightbreaks in photomorphogenic mutants of *A. thaliana*, a long-day plant. **Physiol Plant**. v. 83, p. 209–215, 1991.

GRATÃO, P. L.; MONTEIRO, C. C.; TEZOTTO, T.; CARVALHO, R. F.; ALVES L. R.; PETERS, L. P.; AZEVEDO, R. A. Cadmium stress antioxidant responses and root-to-shoot communication in grafted tomato plants. **BioMetals (Oxford)**, v.28, p.803-816, 2015.

HOAGLAND, D.R.; ARNON, D. I. **The water culture method for growing plants without soils**. Berkeley: California Agricultural Experimental Station, 347p. 1950.

HOLM, M.; MA, L.; QU, L. J.; DENG, X. W. Two interacting Bzip proteins are direct targets of COP1-mediated control of lightdependent gene expression in *Arabidopsis*. **Genes and Development**, v. 16, p. 1247–1256, 2002.

HUQ, E.; QUAIL, P. H. PIF4, a phytochrome-interacting bHLH factor, functions as a negative regulator of phytochrome B signaling in Arabidopsis. **EMBO**, v. 21, p. 2441–2450, 2002.

IBGE. 2016. **Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística**. Disponível em: <ftp://ftp.ibge.gov.br/Producao_Agricola/Fasciculo_Indicadores_IBGE/estProdAgr_201410.pdf> Acesso em: 02/06/2016

KENDRICK, R. E.; NAGATANI, A. Phytochrome mutants. **Plant journal**, v.1, p. 133-139, 1991.

KEN-DROR, S.; HORWITZ, B. A. Altered phytochrome regulation of greening in an aurea mutant of tomato. **Plant Physiology**, v. 92, p. 1004-1008. 1990.

KIM, G. T.; YANO, S.; KOZUKA, T.; TSUKAYA, K. Photomorphogenesis of leaves: shade-avoidance and differentiation as sun and shade leaves. **Photochemistry Photobiology Science**, v.4, p.770-774, 2005.

KISS, J. Z.; MULLEN, J. L.; CORRELL, M. J.; HANGARTER, R. P. Phytochromes A and B mediate red-light-induced positive phototropism in roots. **Plant Physiology**. v.131, p. 1411–1417, 2003.

KOINI, M. A.; ALVEY, L.; ALLEN, T. High temperature mediated adaptations in plant architecture require the bHLH transcription factor PIF4. **Current Biology**, v. 19, p. 408–413, 2009.

KOORNNEEF, M.; CONE, J.W., DEKENS, R.G.; O´HERNE-ROBERS, E. G. O.; SPRUIT, C. J. P.; KENDRICK, R. E. Photomorphogenetic responses of long hypocotyls mutants of tomato. **Jounal plant physiology**, v.120, p. 153-165, 1985.

KRAUS, J. E.; ARDUIM, M. **Manual básico de métodos em morfologia vegetal**. Seropédica: EDUR, 1997. 221p.

LICHTENTHALER, H. K. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes. **Methods in Enzymology**, v. 148, p. 350-382, 1987.

LEON, P.; SHEEN, J. Sugar and hormone connections. **Trends Plant Science**, v. 8, p. 110–116, 2003.

LÓPEZ-JUEZ, E.; BUURMEIJER, W. F.; HEERINGA, G. H.; KENDRICK, R. E.; WESSELIUS, J. C. Response of light-grown wild-type and long hypocotyl mutant cucumber plants to end-of-day far-red light. **Photochemistry and Photobiology**, v. 52, p. 143–149. 1990.

LORRAIN, S.; ALLEN, T.; DUEK, P. D.; WHITELAM, G. C.; FANKHAUSER, C. Phytochrome-mediated inhibition of shade avoidance involves degradation of growth-promoting bHLH transcription factors. **Plant Journal**, v. 53, p. 312–323, 2008.

MALAVOLTA, E; VITTI, G. C.; OLIVEIRA, S.A. **Avaliação do estado nutricional de plantas: princípios e aplicações**. Piracicaba: Potafós. 1997.308p.

MARTINEZ-GARCIA, J. F.; GALSTYAN, A.; SALLA-MARTRET, M.; CIFUENTES-ESQUIVEL, N.; GALLEMI, M.; BOU-TORRENT, J. Regulatory Components of Shade Avoidance Syndrome. **Advances in Botanical Research**, v.53, p. 65–116, 2010.

MATHEWS, H.; CLENDENNEN, K. S.; CALDWELL, G. C.; LIU, X. L.; CONNORS, K.; MATHEIS, N.; SCHUSTER, K. D.; MENASCO, D. J.; WAGONER, W.; LIGHTNER, J.; WAGNER, D. R. Activation tagging in tomato identifies a transcriptional regulator of anthocyanin biosynthesis, modification, and transport. **Plant Cell**, v. 15, p.1689–1703, 2003.

MCLAREN, J.S.; SMITH, H. Phytochrome control of the growth and development of *Rumex obtusifolius* under simulated canopy light environment. **Plant Cell Environ.** V. 1, p. 61–67, 1978.

MEISSNER, R.; JACOBSON, Y.; MELAMED, S.; LEVYATUV, S.; SHALEV, G.; ASHRI, A.; ELKIND, Y.; LEVY, A. A new model system for tomato genetics. **The Plant Journal**, v. 12, p. 1465–1472, 1997.

MELO, H. C.; CASTRO, E. M.; ALVES, E.; PERINA, F. J. Anatomia foliar de microtomateiros fitocromo-mutantes e ultra-estrutura de cloroplastos. **Ciência e. agrotecnologia de Lavras**, v. 35, n. 1, p. 11-18, 2011.

MOORE, B.; ZHOU, L.; ROLLAND, F.; HALL, Q.; CHENG, W. H.; LIU, Y. X.; HWANG, I.; JONES, T.; SHEEN, J. Role of the *Arabidopsis* glucose sensor HXK1 in nutrient, light, and hormonal signaling. **Science**, v. 300, p. 332–336, 2003.

MORELLI, G.; RUBERTI, I. Light and shade in the photocontrol of *Arabidopsis* growth. **Trends Plant Science**, v. 7, p. 399–404, 2002.

MORRIS, S. E.; TURNBULL, C. G. N.; MURFET, I. C.; BEVERIDGE, C. A. Mutational analysis of branching in pea. Evidence that rms 1 and rms 5 regulate the same novel signal. **Plant Physiology**, Rockville, v.126, p. 1205 – 1213, 2001.

MURAMOTO, T.; KAMI, C.; KATAOKA, H.; IWATA, N.; LINLEY, P. J.; MUKOUGAWA, K.; YOKOTA, A.; KOHCHI, T. The tomato photomorphogenetic mutant, aurea, is deficient in phytochromobilin synthase for phytochrome chromophore biosynthesis. **Plant and Cell Physiology**, v. 46, p. 661-665, 2005.

NAGATANI, A.; REED, J. W.; CHORY, J. Isolation and initial characterization of *Arabidopsis* mutants that are deficient in functional phytochrome A. **Plant Physiology**, v. 102, p. 269–277, 1993.

NAIKA, S., JEUDE, J. V. L., GOFFAU, M., HILMI, M., DAM, B. V. **A cultura do tomate**. Wageningen: Fundação Agromisa e CTA, 2006. p.104.

NEFF, M. M.; FANKHAUSER, C.; CHORY, J. Light: an indicator of time and place. **Genes and Development**, v. 14, p. 257–271, 2000.

PARKS, B. M.; QUAIL, P. H. hy8, a new class of *Arabidopsis* long hypocotyl mutants deficient in functional phytochrome A. **The Plant Cell**, v. 3, p. 39–48, 1993.

PASSOS, L.P. **Métodos analíticos e laboratoriais em fisiologia vegetal**. Coronel Pacheco: Embrapa-CNPGL, 1996. 223p.

PEIL, R. M. A enxertia na produção de hortaliças. **Ciência rural**, v.33, n.6, p.1169-1177, 2003.

PELUZIO, J. M.; CASALI, V. W. D.; LOPES, N. F.; MIRANDA, G. V.; SANTOS, G. R. Comportamento da fonte e do dreno em tomateiro após poda apical acima do quarto cacho. **Ciência e agrotecnologia**, v.23, n.3, p. 510-514, 1999.

PENG, J.; HARBERD, N.P. Gibberellin deficiency and response mutations suppress the stem elongation phenotype of phytochrome-deficient mutants of Arabidopsis. **Plant Physiology**, v. 113, p. 1051–1058, 1997.

PEREIRA, A. A transgenic perspective on plant functional genomics. **Transgenic Research**, v. 9, p. 245–260, 2000.

PEREIRA, F.J.; CASTRO, E.M.; SOUZA, T.C.; MAGALHÃES, P.C. Evolução da anatomia radicular do milho 'Saracura' em ciclos de seleção sucessivos, **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 43, n. 12, p.1649-1656, 2008.

PRATT, L. H.; CORDONNIER-PRATT, M. M.; KELMENSEN, P. M.; LAZAROVA, G. I.; KUBOTA, T.; ALBA, R. M. The phytochrome gene family in tomato (*Solanum lycopersicum* L.). **Plant, Cell and Environment**, v. 20, p. 672-677, 1997.

RAYA-GONZÁLEZ, J.; PELAGIO-FLORES, R.; LÓPEZ-BUCIO, J. The jasmonate receptor COI1 plays a role in jasmonate-induced lateral root formation and lateral root positioning in Arabidopsis thaliana. **Journal Plant Physiology**, v.169, p.1348-1358, 2014.

REED, J. W.; NAGPAL, P.; POOLE, D. S.; FURUYA, M.; CHORY, J. Mutations in the gene for the red/far-red light receptor phytochrome B alter cell elongation and physiological responses throughout Arabidopsis development. **Plant Cell**, v. 5, 147–157, 1993.

RUPPEL, N. J.; HANGARTER, R. P.; KISS, J. Z. Red-light-induced positive phototropism in *Arabidopsis* roots. **Planta**, v. 212, p. 424–430, 2001.

SALISBURY, F. J.; HALL, A.; GRIERSON, C. S.; HALLIDAY, K. J. Phytochrome coordinates *Arabidopsis* shoot and root development. **The Plant Journal**, v. 50, p. 429–438, 2007.

SANCAR, A. Structure and function of DNA photolyase and cryptochrome blue-light photoreceptors. **Chemical reviews**, v.103, p. 2203–2237, 2003.

SCHITTENHELM, S.; MENGE-HARTMANN, U.; OLDENBURG, E. Photosynthesis, carbohydrate metabolism and yield of phytochrome B- overexpressing potatoes under different light regimes. **Crop Science**, v.44, p.131-143, 2004.

SCOTT, J. W.; HARBAUGH, B. K. MicroTom a miniature dwarf tomato. **Florida Department of Agriculture**, v. 370, p. 1-6, 1989.

SHARMA, R.; LÓPEZ-JUEZ, E.; NAGATANI, A.; FURUYA, M. Identification of photo-inactive phytochrome A in etiolated seedlings and photoactive phytochrome B in green leaves of *aurea* mutant of tomato. **Plant Journal**, v.4, p.1035-1042, 1993.

SHARROCK, R. A.; PARKS, B. M.; KOORNNEF, M.; QUAIL, P. H. Molecular analysis of the phytochrome deficiency in an *aurea* mutant of tomato. **Molecular and General Genetics**, v. 213, p. 9-14, 1988.

SHARROCK, R. A.; QUAIL, P. H. Novel phytochrome sequences in *Arabidopsis thaliana*: structure, evolution, and differential expression of a plant regulatory photoreceptor family. **Genes and Development**, v. 3, p. 1745-1757. 1989.

SHISHIDO, Y.; KASUO, A.; KUMAKURA, H.; YUN, C.J.Y.; SEYAMA, N.; IMADA, S. Effects of developmental stages and topping on photosynthesis, translocation and distribution of ¹⁴C-assimilates in tomato plant. **The Bulletin of Institute of Vegetables, Ornamental Plants and Tea**, Japan, v.6, p.191-196, 1990.

SILVA, H.R.; COSTA, N.D. **Exigências de clima e solo e época de plantio**. In: _____; _____. (Eds.). *Melão produção: aspectos técnicos*. Brasília: Embrapa Informação Tecnológica, 2003. p.23-28.

STEEL, R.G.D.; TORRIE, J.H. **Principles and procedures of statistics**. A biometrical approach. 2.ed. New York: McGraw-Hill Book, 1987. 633p.

SUN, Q.; YODA, K.; SUZUKI, H. Internal axial light conduction in the stems and roots of herbaceous plants. **Journal of Experimental Botany**, v. 56, p. 191–203, 2005.

TAKANO, M.; INAGAKI, N.; XIE, X.; KIYOTA, S. Phytochromes are the sole photoreceptors for perceiving red/far-red light in rice. **Proceedings of the National Academy of Science**, v. 106, p. 14705–14710, 2009.

THAPPER, A.; MAMEDOV, F.; MOKVIST, F.; HAMMARSTROM, L.; STYRING, S. Defining the Far- Red Limit of Photosystem II in Spinach. **Plant Cell**, v. 21, p. 2391–2401, 2009.

TERASHIMA, I.; MIYAZAWA, S.I.; HANBA, Y.T. Why are sun leaves thicker than shade leaves?: consideration based on analyses of CO₂ diffusion in the leaf. **Journal Plant Research**, v.114, p.93-105, 2001.

TERRY, M. J.; KENDRICK, R. E. The aurea and yellow-green-2 mutants of tomato are deficient in phytochrome chromophore synthesis. **Journal of Biological Chemistry**, v. 271, p. 21681-21686, 1996.

TERRY, M. J.; RYBERG, M.; RAITT, C. E.; PAGE, A. M. Altered etioplast development in phytochrome chromophore-deficient mutants. **Planta**, v. 214, p. 314-325, 2001.

TSUKAYA, H. Developmental genetics of leaf morphogenesis in dicotyledonous plants. **Journal Plant Research**, v.108, p. 407–416, 1995.

TSUKAYA, H.; KOZUKA, T.; KIM, G.T. Genetic control of petiole length in *Arabidopsis thaliana*. **Plant Cell Physiology**, v.43, p.1221-1228, 2002.

VAN TUINEN, A.; HANHART, C. J.; KERCKHOFFS, L. H. J.; NAGATANI, A.; BOYLAN, M. T.; QUAIL, P. H.; KENDRICK, R. E.; KOORNNEEF, H. Analysis of phytochrome-deficient yellow-green-2 and aurea mutants of tomato. **Plant Journal**, v. 9 , p. 173-182, 1996.

VAN TUINEN, A.; KERCKHOFFS, L. H. J.; NAGATANI, A.; KENDRICK, R. E.; KOORNNEEF, M. Far-red light-insensitive, phytochrome A-deficient mutants of tomato. **Molecular and General Genetics**, v. 246, p. 133-1, 1995.

VANDENBUSSCHE, F.; PIERIK, R.; MILLENAAR, F. F.; VOESENEK, L. A.; VAN DER STRAETEN, D. Reaching out of the shade. **Current Opinion in Plant Biology**, v. 8, p. 462–468, 2005.

VERKLEY, F. V.; CHAELA, H. Diurnal export and carbon economy in an expanding source leaf of cucumber at contrasting source and sink temperature. **Physiology Plantarum**, Munksgard, v.74, n.2, p.284-293, 1988.

WHITELAM, G. C.; JOHNSON, E.; PENG, J.; CAROL, P.; ANDERSON, M. C.; COWL, J. S.; HARBERD, N. P. Phytochrome A null mutants of Arabidopsis display a wild-type phenotype in white light. **The Plant Cell**, v. 5, p. 757–768, 1993.

WU, Q.; LOÏC, P.; WU, J. Relationships between root diameter, root length and root branching along lateral roots in adult, field-grown maize, **Annals of Botany**, v.117, p. 379–390, 2016.

YANOVSKY, M.; CASAL, J. J.; WHITELAM, G. C. Phytochrome A, phytochrome B and HY4 are involved in hypocotyl growth responses to natural radiation in Arabidopsis: weak de-etiolation of the phyA mutant under dense canopies. **Plant Cell Environ**, v.18, p. 788–794, 1995.