

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE PONTA GROSSA
SETOR DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS E DE TECNOLOGIA
CURSO DE MESTRADO EM AGRONOMIA

ALESSANDRA APARECIDA PADILHA

CONTROLE GENÉTICO DO TEOR DE SÓLIDOS SOLÚVEIS E DO SABOR EM
TOMATE

PONTA GROSSA - PR
2019

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE PONTA GROSSA
SETOR DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS E DE TECNOLOGIA
CURSO DE MESTRADO EM AGRONOMIA

CONTROLE GENÉTICO DO TEOR DE SÓLIDOS SOLÚVEIS E DO SABOR EM
TOMATE

Dissertação apresentada para obtenção do título de Mestre em Agronomia na Universidade Estadual de Ponta Grossa, área de Agricultura. Linha de pesquisa: Fisiologia, Melhoramento e Manejo de culturas.

Orientador: Prof. Dr. Rodrigo Rodrigues Matiello

PONTA GROSSA - PR

2019

P123 Padilha, Alessandra Aparecida
Controle genético do teor de sólidos solúveis e do sabor em tomate /
Alessandra Aparecida Padilha. Ponta Grossa, 2019.
79 f.

Dissertação (Mestrado em Agronomia - Área de Concentração: Agricultura),
Universidade Estadual de Ponta Grossa.

Orientador: Prof. Dr. Rodrigo Rodrigues Matiello.

1. Açúcar. 2. Acidez titulável. 3. Relação SS/AT. 4. Herdabilidade. 5.
Dissimilaridade genética. I. Matiello, Rodrigo Rodrigues. II. Universidade
Estadual de Ponta Grossa. Agricultura. III.T.

CDD: 633.61

PRÓ-REITORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM AGRONOMIA

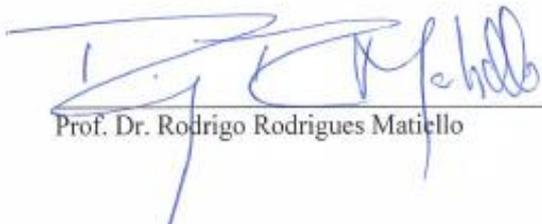
CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

Título da Dissertação: “**Controle genético do teor de sólidos solúveis e do sabor em tomate**”.

Nome: Alessandra Aparecida Padilha

Orientador: Rodrigo Rodrigues Matiello

Aprovado pela Comissão Examinadora:



Prof. Dr. Rodrigo Rodrigues Matiello



Dr. Caroline de Jesus Coelho



Dr. Rômulo Fujito Kobori

Data da Realização: 31 de Julho de 2019.

À minha família e amigos
Dedico

AGRADECIMENTOS

À Deus, por estender sua mão em todos os desafios e estar presente nas oportunidades e conquistas de minha jornada.

À Universidade Estadual de Ponta Grossa, ao curso de pós-graduação em Agronomia, pela oportunidade no crescimento intelectual, profissional e pessoal.

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

Ao Prof. Dr. Rodrigo Rodrigues Matiello pela dedicação, orientação, apoio e confiança depositados em mim durante a realização do trabalho. Meus sinceros agradecimentos e admiração.

À empresa Sakata Seed Sudamerica e funcionários pela receptividade, conhecimento técnico e disponibilidade em contribuir para o conhecimento científico Brasileiro.

Agradeço especialmente a equipe de pesquisa em melhoramento de tomate, Dr. Renato de Souza Braga e César Almeida pela assessoria na condução do projeto e amizade, ao diretor de pesquisa Dr. Rômulo Fujito Kobori pela parceria concedida.

À minha família pelo incentivo e apoio na conquista desta almejada etapa em minha vida.

Ao meu noivo Joelson Nadal pela compreensão, ajuda, palavras de incentivo e amor dispensados a mim.

À toda equipe dos Laboratórios de Genética Molecular e de Melhoramento Genético Vegetal pelo auxílio na realização do trabalho, em especial para Dra. Caroline de Jesus Coelho pela dedicação, ensinamentos indispensáveis, amizade e pela valiosa ajuda durante toda condução do experimento sem medir esforços. Muito obrigada.

Ao Prof. Dr. Ivo Mottin Demiate por possibilitar a realização das análises de titulação de forma rápida e eficiente no Laboratório de Tecnologia de Cereais.

À todos que contribuíram direta e indiretamente para a realização deste sonho.

RESUMO

Os objetivos do trabalho foram determinar a herança, a ação gênica e estimar o número de genes envolvidos no controle genético do teor de sólidos solúveis e sabor em frutos de tomate. Inicialmente, foram avaliados 53 acessos de tomate pertencentes aos grupos varietais: Grape, Salada, Saladete e Indústria, além de sete espécies de tomate do tipo selvagem (*Solanum pennellii*, *Solanum chilense* (2), *Solanum hirsutum*, *Solanaceae*, *Solanum huaylasense*, *Solanum seforthianum*). O experimento foi instalado em casa de vegetação no delineamento de blocos aleatorizados com três repetições, sendo utilizadas duas plantas por repetição. No estágio de maturação fisiológica os frutos foram avaliados quanto ao teor de sólidos solúveis (SS) e a acidez titulável (AT), a partir dos quais foi determinado o sabor através da relação SS/AT. Os dados obtidos foram submetidos à análise de variância e as médias dos acessos agrupados pela análise de agrupamento de Scott & Knott à 5% de probabilidade. Adicionalmente, foram estimados os parâmetros genéticos através da esperança matemática dos quadrados médios da análise de variância. A variabilidade genética para a qualidade do fruto do tomate, foi obtida pela análise de dissimilaridade genética entre os acessos, estimada através dos dados fenotípicos dos sólidos solúveis e do polimorfismo molecular obtido através do marcador AFLP. A herança genética das características organolépticas foi estimada pela análise de médias de gerações. Foram avaliadas duas famílias obtidas dos cruzamentos Grape x Salada (família1) e Grape x Rin (família 2). O experimento foi implantado no delineamento em blocos aleatorizados com três repetições. Os tratamentos foram arrançados em esquema de parcelas subdivididas, onde nas parcelas foi estudado o efeito das famílias e nas subparcelas as gerações de segregação. Cada família foi constituída por seis gerações (P₁, P₂, F₁, F₂, RC₁ e RC₂), para as quais foram determinados o teor de sólidos solúveis, a acidez titulável e massa de fruto para realização das análises estatísticas e genéticas. Os resultados demonstraram contraste fenotípico entre os acessos de tomate, com destaque para o tipo Grape, que apresentou elevado teor de SS e sabor. Por outro lado, os acessos do tipo Salada e Rin foram os que obtiveram o pior desempenho para estas características. Os parâmetros genéticos estimados evidenciaram a baixa participação dos efeitos ambientais na expressão do sabor mostrando a possibilidade de ganhos genéticos consideráveis com a seleção artificial. Os resultados demonstraram o predomínio dos efeitos genéticos aditivos para o sólidos solúveis e sabor nas duas famílias, com controle genético poligênico. A estimativa da heterose foi alta e positiva para a característica sabor na família Grape x Salada, evidenciando o potencial de obtenção de indivíduos superiores à média dos parentais. A herdabilidade no sentido restrito foi de até 17,5 para SS e 77,7% para sabor, confirmando a facilidade de seleção artificial para o sabor nos programas de melhoramento do tomateiro. O predomínio da ação gênica aditiva, associada com alta herdabilidade e heterose para o sabor, permite inferir a efetividade no ganho genético durante a seleção artificial. Por outro lado, para os sólidos solúveis a baixa herdabilidade associada ao grande número de genes indica dificuldade e menor eficiência de seleção artificial para esta característica.

Palavras-chave: Açúcar, acidez titulável, relação SS/AT, herdabilidade e dissimilaridade genética.

ABSTRACT

The objectives of this study were to determine the inheritance, the gene action and to estimate the number of genes involved in the genetic control of soluble solids content and taste in tomato fruits. Initially, 53 tomato accessions belonging to the following varietal groups were evaluated: Grape, Salad, Saladete and Industry, as well as seven species of wild tomato (*Solanum pennellii*, *Solanum chilense* (2), *Solanum hirsutum*, *Solanaceae*, *Solanum huaylasense*, *Solanum seaforthianum*). The experiment was established in a greenhouse and designed with a completely randomized block design with three replicates, using two plants per replicate. At the physiological maturation stage, the fruits were evaluated for soluble solids content (SS) and titratable acidity (TA). Based in these indexes, we determined the SS/TA ratio that characterized the flavor fruit. The data were submitted to analysis of variance and the means of the genotypes grouped by the Scott & Knott cluster analysis at 5% of probability. In addition, the genetic parameters were estimated through the mathematical expectation of the mean squares of the analysis of variance. The genetic variability for the tomato fruit quality was obtained by the analysis of genetic dissimilarity between the accessions, estimated by the phenotypic data of soluble solids and the molecular polymorphism obtained by AFLP marker. The genetic inheritance of organoleptic characteristics was determined from the analysis of generations means. Two families obtained by Grape x Salada (family 1) and Grape x Rin (family 2) crosses were evaluated. The experiment was established in a randomized block design with three replicates. The treatments were arranged in split plot design. The family effect was studied in the main plots while the segregation generations were evaluated in the subplots. Each family was composed of six generations (P₁, P₂, F₁, F₂, RC₁ and RC₂), from which we determined the soluble solids content, titratable acidity and average fruit weight by statistical and genetic analyzes. The results showed a phenotypic contrast between the tomato accesses, especially Grape, which presented high SS content and flavor. On the other hand, the accesses of type Salada and Rin were those that obtained the worse performance for these characteristics. The estimated genetic parameters indicated low participation of the environmental effects in the expression of the flavor character evidencing the possibility of genetic gains with the artificial selection. The results show the predominance of additive effects for the soluble solids and flavor in the two families analyzed with polygenic genetic control. Estimates of heterosis were high and positive for the characteristic flavor in the Grape x Salada family, evidencing the potential to obtain individuals higher than the average of the parents. Heritability in the restricted sense was up to 17.5 for SS and 77.7% for flavor, confirming the facility of artificial selection for the flavor in tomato breeding programs. The predominance of additive gene action, associated with high heritability and heterosis for the flavor, allows us to infer the effectiveness of the genetic gain during artificial selection. However, for the soluble solids, the low heritability associated to the high number of genes indicates a lower efficiency and a difficulty of the artificial selection for this characteristic.

Keywords: Sugar; titratable acidity; SS/TA ratio; inheritability and genetic dissimilarity.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1- Amostras de DNA genômico de 20 linhagens de tomate. 1 a 7 tomate Grape (TG); 8 a 13 tomate Salada (TS); 14 a 17 tomate Indústria (TI) e 17 a 20 tomate Saladete (TSE). Ponta Grossa, 2019..... 31
- Figura 2- Linhagens parentais contrastantes para sólidos solúveis (°Brix) e relação SS/AT (sabor) utilizadas para desenvolver as duas famílias. A – Família 1 (Grape x Salada) e B – Família 2 (Grape x Rin)..... 32
- Figura 3- Figura 3- Dendograma produzido a partir da dissimilaridade genética existente entre os 53 acessos de tomate através do marcador AFLP, identificado com as cores: ▲ Grape, ▲ Salada, ▲ Indústria, ▲ Saladete, ▲ Selvagem e ▲ Rin. Ponta Grossa, 2019..... 40
- Figura 4- Distribuição de frequência (%) dos indivíduos da geração F2 em cada classe de sólidos solúveis nas famílias segregantes (A) Grape x Salada e (B) Grape x Rin e em cada classe de sabor (SS/AT) nas famílias segregantes (C) Grape x Salada e (D) Grape x Rin. Ponta Grossa, 2019..... 46

LISTA DE TABELAS

Tabela 1-	Relação dos grupos varietais e caracterização morfológica de 53 acessos de tomate. Ponta Grossa, 2019.....	28
Tabela 2-	Representação das seis combinações de primers EcoRI + MseI para as três bases seletivas na posição 3' utilizadas na genotipagem dos 53 acessos de tomate. Ponta Grossa, 2019.....	31
Tabela 3-	Resumo da análise de variância para sólidos solúveis (°Brix) e sabor (SS/AT) em diferentes acessos de tomate. Ponta Grossa, 2019.....	36
Tabela 4-	Valores médios para o teor de sólidos solúveis (°Brix) e sabor (SS/AT) de 53 acessos de tomate Grape, Salada, Indústria, Saladete e Selvagem. Ponta Grossa, 2019.....	37
Tabela 5-	Estimativa dos parâmetros genéticos para o teor de sólidos solúveis (°Brix) e sabor (SS/AT) dos 53 acessos de tomate. Ponta Grossa, 2019.....	38
Tabela 6-	Número de fragmentos amplificados (monomórfico e polimórfico) e porcentagem de polimorfismo para seis combinações de primers EcoRI + MseI do marcador AFLP genotipados nos 53 acessos de tomate. Ponta Grossa, 2019.....	39
Tabela 7-	Valor médio de sólidos solúveis (°Brix) nos grupos formados pela análise de agrupamento pelo método UPGMA. Ponta Grossa, 2019.....	41
Tabela 8-	Coeficientes de correlação de Pearson entre as variáveis sólidos solúveis, sabor (SS/AT) e massa de fruto para as famílias 1 e 2. Ponta Grossa, 2019.....	41
Tabela 9-	Resumo da análise de variância para as variáveis sólidos solúveis, sabor (SS/AT) e massa de fruto (g) em função das famílias e gerações dentro de famílias. Ponta Grossa, 2019.....	42
Tabela 10-	Efeito do desdobramento das gerações (P1, P2, F1, F2, RC1 e RC2) para as variáveis Sólidos solúveis (SS) e Sabor (relação SS/AT) e estimativas dos parâmetros genéticos herdabilidade no sentido restrito (\hat{h}_r^2), heterose % (\hat{H}), heterobeltiose (Hb) e número de genes nas respectivas famílias para as variáveis SS e sabor e porcentagem da variação explicada pelos efeitos aditivos (\hat{a}), dominante (\hat{d}) e das interações epistáticas (\hat{aa} , \hat{ad} e \hat{dd}) para cada família. Ponta Grossa, 2019.....	44

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	10
2 OBJETIVOS	12
3 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA	13
3.1 CULTURA DO TOMATE	13
3.2 CARACTERÍSTICAS MORFOLÓGICAS E DE DESENVOLVIMENTO DOS FRUTOS.....	14
3.3 MELHORAMENTO DA CULTURA DO TOMATE.....	15
3.4 DINÂMICA DO AÇÚCAR NOS FRUTOS DE TOMATE	18
3.5 CONTROLE GENÉTICO DO TEOR DE SÓLIDOS SOLÚVEIS EM FRUTOS DE TOMATE	21
3.6 DISSIMILARIDADE GENÉTICA MOLECULAR.....	23
4 MATERIAL E MÉTODOS	27
4.1 SCREENING DOS ACESSOS DE TOMATE	27
4.1.1 Teor de sólidos solúveis	27
4.1.2 Genotipagem com o marcador AFLP	30
4.1.3 Análise de dissimilaridade genética	31
4.2 CONTROLE GENÉTICO DO TEOR DE SÓLIDOS SOLÚVEIS E SABOR DE TOMATE	32
4.2.1 Análises estatísticas e estimativas dos parâmetros genéticos	33
5 RESULTADOS	36
5.1 CARACTERIZAÇÃO DE SÓLIDOS SOLÚVEIS E SABOR EM ACESSOS DE TOMATE	36
5.1.1 Dissimilaridade genética.....	39
5.2 HERANÇA DOS CARACTERES SÓLIDOS SOLÚVEIS E SABOR	41
6. DISCUSSÃO	47
6.1 SCREENING DOS ACESSOS DE TOMATE	47
6.1.1 Dissimilaridade genética.....	52
6.2 HERANÇA DO TEOR DE SÓLIDOS SOLÚVEIS E DO SABOR.....	54
6.2.1 Controle genético dos sólidos solúveis.....	58
6.2.2 Controle genético do sabor	62
7. CONCLUSÕES	66
REFERÊNCIAS	68

1 INTRODUÇÃO

O tomate (*Solanum lycopersicum* L.) se destaca como hortaliça de grande importância econômica e nutricional no Brasil e no mundo, devido ao significativo consumo dos frutos *in natura* ou processados industrialmente. A qualidade organoléptica do tomate é afetado por fatores como aparência, sabor e textura (STEVENS et al., 1977), entretanto o sabor é o componente pouco encontrado em tomates do segmento salada.

O tomateiro é considerado uma espécie modelo para pesquisas biotecnológicas em Solanáceas. A ampla compreensão do genoma permitiu elucidar e avançar o conhecimento científico voltado as características de resistência à doenças, tamanho de fruto, firmeza, rendimento e tempo de prateleira; o qual viabilizou o aumento da produção e a sanidade da cultura.

Embora o sabor do tomate seja um elemento essencial para a aceitação pelo mercado consumidor, as metodologias de seleção empregadas na cultura não preconizaram estudos envolvendo a qualidade do fruto ligado ao sabor, fazendo com que essa característica, presente em genótipos ancestrais, se perdesse ao longo do processo seletivo; levando a um declínio na propriedades organolépticas dos frutos, aumentando a insatisfação do consumidor quanto aos genótipos modernos.

De acordo com Malundo et al. (1995), em frutos e vegetais o sabor é determinado pela concentração de açúcares e ácidos, sendo o aroma determinado pela composição dos componentes voláteis. Existe um consenso entre os pesquisadores de que o sabor do tomate comercial pode ser melhorado a partir do aumento da concentração de açúcar no fruto (CAUSSE et al., 2007; MALUNDO et al., 1995). Entretanto, estudos de análise sensorial demonstram que o sabor preferido pelos consumidores se refere a combinação de altos níveis de ácidos combinado com elevados teores de açúcares, visando um sabor mais equilibrado, representado pela relação sólidos solúveis totais (SS)/acidez titulável (AT) (BAUCHET et al., 2017).

Alguns acessos de tomate, como os do tipo mini que possuem alto teor de açúcar nos frutos, poderiam ser utilizados em esquemas de cruzamentos artificiais como genitores doadores dessa característica para tomates do tipo salada moderno (GEORGELIS et al., 2006). Os tomates do tipo Grape destacam-se por apresentar o teor de SS em torno de 10%, sendo considerados fontes de genes para o sabor do fruto (COLOMBANI et al., 2001).

O acúmulo de todos os componentes de qualidade do sabor, incluindo açúcar, ácidos orgânicos e voláteis é determinado por interações de rotas metabólicas, indicando complexidade da herança do sabor. O conhecimento do controle genético envolvido nas características relacionadas ao sabor do fruto é de fundamental importância para a seleção de genótipos de interesse que visam a qualidade dos frutos. A partir deste entendimento, o melhorista pode definir de forma mais precisa a estratégia de melhoramento a ser utilizada, visando à maximização dos ganhos genéticos com a seleção artificial para o aumento do teor de sólidos solúveis e relação SS/AT nos híbridos existentes e nas linhagens em processo de seleção. Desta forma, os objetivos do trabalho foram determinar a herança, a ação gênica e estimar o efeito dos genes envolvidos no controle genético do teor de sólidos solúveis e do sabor em frutos de tomate, através da identificação previa de fontes de genes que possam melhorar a qualidade organoléptica dos frutos de um conjunto de acessos de tomate.

2 OBJETIVOS

- Identificar a variabilidade genética para a qualidade do fruto do tomate, através da fenotipagem dos sólidos solúveis e do polimorfismo molecular por meio do marcador AFLP de um conjunto de acessos da empresa Sakata Seed (Grape, Salada, Saladete, Indústria e Selvagem);
- Estimar os parâmetros genéticos envolvidos no teor de sólidos solúveis e na relação SS/AT do conjunto de acessos de tomate;
- Determinar o controle genético e a ação gênica através da análise de médias de gerações descendentes de cruzamentos entre linhagens contrastantes para o teor de sólidos solúveis e sabor (SS/AT) para os frutos de tomate;
- Estimar a variabilidade genética a partir da fenotipagem do teor de sólidos solúveis, sabor e massa de fruto para cada geração dentro das famílias em estudo.

3 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

3.1 CULTURA DO TOMATE

O tomate (*Solanum lycopersicum* L.), pertencente à família das Solanáceas, possui grande importância econômica e nutricional, sendo uma das principais espécies produzidas no Brasil e a segunda mais consumida no mundo (NICK; SILVA, 2016). Além disso, esta cultura destaca-se comercialmente em área cultivada, elevada produção de frutos e boas expectativas socioeconômicas.

Em 2016 o PIB da cadeia produtiva das hortaliças no Brasil foi de US\$ 5,3 bilhões, dos quais, o tomate contribuiu com 43%. No cenário mundial a cultura evidenciou a segunda maior produção, com 177.042 milhões de toneladas em 2016, sendo os maiores produtores a China, a Índia e os Estados Unidos. O Brasil ocupa a 9ª colocação mundial (ABCSEM, 2017).

A produção brasileira em 2016 foi de aproximadamente 3,7 milhões de toneladas. Sendo os estados de Goiás, São Paulo, Minas Gerais e Paraná com as maiores produções com 934, 753, 702 e 217 mil toneladas, respectivamente. Do total produzido no país, 70% é consumido *in natura*, destacando-se os tomates tipo Salada e Saladete. Os demais 30% são utilizados como matéria prima para produtos processados como molhos, sucos, sopas, purê, ketchup e derivados (HELYES et al., 2009; RAY et al., 2011).

Pela ampla adaptação pode ser cultivado em regiões tropicais e subtropicais durante todo o ano. O tomate é uma das hortaliças que apresenta um contínuo incremento de áreas de cultivo, pois possui boas perspectivas econômicas, com ciclo relativamente curto e rendimento elevado. No entanto, apesar de produtiva, a cultura exige constante atenção dos produtores devido à incidência de pragas e doenças que ocorrem durante todo o ciclo, tornando-o exigente em tratamentos fitossanitários, elevando os custos de produção (MOREIRA et al., 2005).

De acordo com o Centro de Estudos Avançados em Economia Aplicada (CEPEA, 2016) o custo de produção do tomate é um dos mais elevados dentro da cadeia agrícola. Entretanto, a rentabilidade da cultura está correlacionada fortemente com a qualidade dos frutos, uma vez que, frutos com melhores qualidades organolépticas, possuem maior valor agregado. Neste sentido, características relacionadas a melhoria da qualidade de sabor no fruto de tomate, tornaria a cultura

economicamente mais competitiva e com elevado potencial de aceitação pelos consumidores.

3.2 CARACTERÍSTICAS MORFOLÓGICAS E DE DESENVOLVIMENTO DOS FRUTOS

Os frutos de tomate são compostos, em sua maior parte, de água (90 a 95%). Da matéria seca total, aproximadamente 50% são açúcares (glicose e frutose) e 15% ácidos orgânicos (cítrico e málico), sendo os demais componentes, fontes de vitamina C, pró-vitamina A, antioxidantes, flavonoides, carotenoides (licopeno e β -caroteno) e compostos fenólicos (MONTEIRO et al., 2008). A ação anti-oxidante do fruto se dá pela presença do licopeno, responsável pela eliminação dos radicais livres do organismo.

A formação do fruto ocorre em cachos na parte terminal da haste apresentando um gradiente de desenvolvimento ao longo de toda planta, sendo a primeira penca a mais antiga. Dentro de cada penca existe variabilidade relacionada ao tamanho do fruto devido a competição por fotoassimilados, no qual o primeiro fruto formado apresenta tamanho superior em relação ao fruto distal, que por estar mais afastado da penca resulta em fruto menor (BERTIN et al., 2001).

O fruto é uma baga, bi, tri ou plurilocular com formato variável conforme a cultivar. Composto de película (casca), polpa, placenta e sementes, sendo a quantidade de sementes variável entre as cultivares. Para híbridos do tipo salada a média é de 150 sementes por fruto, Italiano (100), Santa Cruz (160), enquanto o Grape tem apenas 25 sementes por fruto. Internamente o fruto apresenta septos preenchidos com mucilagem placentária que limitam os lócus no qual as sementes são encontradas, sendo esta mucilagem mais ácida e menos doce que o tecido do pericarpo. A cor vermelha é determinada pelo exocarpo e mesocarpo do fruto. A cor do exocarpo varia de amarelo ao incolor, enquanto o mesocarpo do verde ao amarelo, ocorrendo durante o amadurecimento um incremento na quantidade de licopeno (ALVARENGA, 2004).

O desenvolvimento total do fruto ocorre em seis a sete semanas até a fase de maturação. Neste estágio os frutos começam alterar a coloração para um vermelho vivo na maioria das cultivares, podendo completar a maturação após a colheita, caracterizando-o como fruto climatérico (ALVARENGA, 2004). O conteúdo de sólidos solúveis (SS), a acidez (pH) e a presença de compostos voláteis influenciam na

qualidade do sabor dos frutos de tomate (ANTHON; BARRETT, 2003). A qualidade do sabor é determinada no estágio de amadurecimento do fruto, levando-se em consideração o tempo e a temperatura de armazenamento dos frutos (RAFFO, 2012).

De acordo com Santos et al. (2014) a cultura do tomate é muito exigente em temperatura, com ideal de 21°C diurno e 10°C noturno. Condições ideais de temperatura são determinantes para o sucesso da polinização, pegamento e desenvolvimento dos frutos, justificando assim, a produção em grande escala sob sistema de cultivo protegido, onde as condições ambientais adversas podem ser controladas.

A qualidade final do fruto comercial é bastante influenciada pelo ambiente de cultivo. Segundo Hartl (2011) o conteúdo de açúcar, fator determinante para o sabor dos frutos, é uma característica complexa e multigênica, sendo altamente afetada pelo ambiente. Apesar de algumas cultivares apresentarem potencial genético para o alto nível de sólidos solúveis, condições na pré-colheita como radiação solar, duração do dia, disponibilidade de água, fertilidade do solo, irrigação, regime de fertilização e técnicas de poda podem afetar sensivelmente este potencial. Além disso, as práticas de colheita, técnicas de manuseio e condições de armazenamento também alteram o teor de açúcar nos frutos.

Outro fator importante na qualidade final do fruto é a realização da colheita antecipada. Uma vez que os frutos de tomate são climatéricos, a colheita antes do estágio de maturação, contribui para a conservação dos frutos por períodos mais longos. Para Cantwell (2000) quando se compara frutos verde-maduro comumente chamados “frutos de vez” (colheita comercial) e frutos vermelho-maduro, a concentração dos teores de sólidos solúveis aumentam de 2,4 para 5,2% p/v. Em contrapartida, apesar da melhor qualidade e sabor, os frutos mais maduros têm menor tempo de prateleira e são facilmente danificados no transporte.

3.3 MELHORAMENTO DA CULTURA DO TOMATE

O *Solanum lycopersicon* é uma espécie diploide ($2n = 2x = 24$) originária da América do Sul ocidental, com maior ocorrência no Peru, Equador, Bolívia e norte do Chile. Quanto ao centro de domesticação da cultura, duas hipóteses são conhecidas. A primeira aponta para o México com a domesticação da espécie selvagem *Solanum pimpinellifolium* para *Solanum lycopersicum* var. *cerasiforme* e a segunda para o Peru com *S. lycopersicum* var. *cerasiforme* para *S. lycopersicum* var. *lycopersicum*

(BLANCA et al., 2015). Dentre as várias modificações ocorridas no processo de domesticação, o tamanho do fruto foi a alteração mais evidente. Em espécies selvagens os frutos apresentam características importantes para facilitar a propagação, como tamanho reduzido e formato redondo. Por outro lado, as cultivares modernas apresentam bagas grandes e suculentas. De acordo com Bai e Lindhout (2007) a seleção e armazenamento de frutos maiores de forma empírica pelos primeiros ancestrais primitivos, associado a mutações genéticas nestas plantas, causou mudanças morfofisiológicas importantes para a obtenção das cultivares modernas da atualidade.

Segundo Cong et al. (2002) muitas das mutações que ocorreram foram identificadas na fase de desenvolvimento celular do fruto, dentre as quais destaca-se a menor transcrição do gene *fw2.2* envolvido na regulação da divisão celular e alterações no formato dos frutos, onde efeitos pleiotrópicos no locus, relacionada a seleção empírica para tamanho, causaram mudanças fenotípicas nos frutos durante o processo de domesticação da espécie (GRANDILLO et al., 1999).

No Brasil o melhoramento do tomate iniciou com a introdução de cultivares a partir da imigração europeia, os quais possuíam cor vermelho-intensa e tamanho reduzido. A partir de 1940 essas variedades ganharam classificação de acordo com o tamanho de fruto, sendo subdivididas conforme a massa. Nesta época surgiu o híbrido natural de nome Santa Cruz provavelmente advindo das variedades Rei Umberto e Redondo Japonês ou Chacareiro, o qual foi difundido em todo território nacional (NICK; BORÉM, 2016).

Somente na década de 90 os produtores iniciaram o cultivo de híbridos provenientes de um processo de seleção para maior firmeza do pericarpo dos frutos chamados de “tomates longa vida”. Em 1992 foram lançadas as variedades “longa vida genética”, resultantes da introdução de alelos mutantes (*rin*, *nor* e *alcobaça*). Estes alelos retardam o amadurecimento dos frutos devido a reduções drásticas na degradação das paredes das células do pericarpo, na síntese de etileno e de carotenoides e nas trocas gasosas do fruto, aumentando assim, a vida pós-colheita dos frutos ou tempo de prateleira (DELLA; KOCH, 2000).

Por décadas os consumidores vêm manifestando desagrado quanto ao sabor dos produtos comerciais, sendo o tomate um exemplo clássico desta insatisfação, pois o melhoramento da cultura não priorizou o sabor dos frutos. Além disso, a cadeia produtiva favoreceu esta situação, uma vez que, os produtores são pagos apenas com

base na produção. Isso fez com que os melhoristas, durante o processo de seleção, mantivessem o foco voltado a características como: rendimento, resistência a pragas e patógenos, qualidade pós-colheita, ficando esquecido fatores importantes como o sabor (FENTIK, 2017). Contudo, este cenário vem sofrendo modificações, onde produtos que apresentam sabor diferenciado, passaram a conquistar o mercado. Dentre as cultivares chamadas de “Especialidades” ou “*High Premium*”, destaca-se o tomate híbrido do segmento Grape com alto teor de açúcar, proporcionando um sabor diferenciado e apreciado no mercado consumidor. Para Causse (2008) os consumidores percebem diferenças significativas entre os híbridos comerciais e apreciam híbridos com firmeza intermediária, com destaque para aqueles mais doces e suculentos. As análises de agradabilidade se correlacionaram positivamente com o teor de açúcar, acidez total titulável e intensidade do aroma.

Visando estudar a qualidade do sabor em tomates de tamanho superior, Lecomte et al. (2004) e Chaib et al. (2006), avaliaram populações segregantes de cruzamentos artificiais envolvendo tomate do tipo cereja, caracterizado pelo sabor agradável devido ao alto teor de sólidos solúveis (SS). Os autores identificaram QTLs responsáveis pelo aumento do SS, acidez e concentração de pigmentos. De maneira geral, as avaliações fenotípicas dos frutos de tomate em ambas as pesquisas demonstraram que o incremento de SS diminuiu o tamanho dos frutos, possivelmente pela correlação negativa entre as características do fruto.

Stevens (1986) relatou que o tamanho do fruto estava correlacionado com o parênquima das células, uma vez que, células mais largas armazenam quantidade superior de água, diluindo o SS e, conseqüentemente, o sabor. Por outro lado, a caracterização de germoplasma têm demonstrado alto teor de SS em tomates de tamanho médio, destacando-se os denominados “*heirlooms*” ou variedades crioulas (TIEMAN et al., 2012). Muitos trabalhos de mapeamento de QTLs em populações oriundas de cruzamentos interespecíficos correlacionam o teor de SS ao tamanho do fruto, sendo este um importante indicador de produtividade na cultura (GUR; ZAIR, 2004).

O fato da análise de correlação demonstrar como um caráter pode causar efeito simultâneo em outros caracteres, torna a correlação uma ferramenta importante no melhoramento de plantas, pois a seleção de um caractere permite a melhoria de outros fatores de forma indireta, quando estes possuem alta correlação positiva (CRUZ et al., 2004). Eshed e Zamir (1994) relataram correlações positivas

entre o teor de SS (°Brix) e a produtividade da cultura. Os autores verificaram que a utilização de espécies advindas de germoplasma silvestre poderia melhorar os teores de SS, conseqüentemente o sabor dos frutos assim como o rendimento dos genótipos cultivados.

3.4 DINÂMICA DO AÇÚCAR NOS FRUTOS DE TOMATE

O sabor e o aroma de frutas e legumes são os fatores mais relevantes para a aceitação do produto final pelo consumidor no mercado mundial, sendo dependente de sabores básicos como doce, azedo e amargo. O sabor doce depende da concentração de açúcares solúveis, enquanto o azedo de ácidos orgânicos e o amargo de compostos fenólicos, triterpenos e alguns aldeídos (SÁNCHEZ-RODRIGUEZ et al., 2019). Quanto ao odor este é influenciado por um grande número de compostos voláteis, se tornando assim, o componente mais complexo de ser avaliado e melhorado (KLEE, 2018).

No metabolismo do amadurecimento de frutos o aumento de açúcares como a sacarose ocorre via translocação de fotoassimilados e/ou através da hidrólise de reservas de amido degradados pela amilase, resultando no aumento de sólidos solúveis totais. Com o avanço da maturação do fruto, a quantidade de açúcar aumenta, uma vez que, a ação da enzima invertase através da glicólise eleva os níveis dos principais açúcares como a frutose e a glicose, assim como pode aumentar a concentração de sacarose, devido à gliconeogênese de ácidos orgânicos. Enquanto esta quantidade de açúcares aumenta com o amadurecimento dos frutos, a concentração de ácidos orgânicos diminui devido a conversão destes ácidos em açúcares durante a respiração.

O aumento dos SST (sólidos solúveis totais) associado à diminuição da AT (acidez total) resulta em frutos com atributos organolépticos sensoriais que agradam o paladar do consumidor em geral (SÁNCHEZ-RODRIGUES et al., 2019). De acordo com Luengwilai e Beckles (2009) em uma escala de tempo, da antese até treze dias após a antese, quando a atividade mitótica é mais intensa, o amido é sintetizado rapidamente a partir da sacarose. Aos 20 dias após a antese, inicia-se a degradação do amido, no entanto a quantidade de amido no fruto se mantém elevada. Após 40 dias, a ascensão climatérica do etileno e a respiração aumentam, coincidindo com o

incremento de açúcares na forma de glicose e frutose, e conseqüentemente o amido entra em rápida degradação.

Os açúcares são os responsáveis pela doçura nos frutos, entretanto, sua concentração pode ser diferenciada em função da cultivar, do estágio de maturação dos frutos na colheita e da atividade das principais vias metabólicas, como a glicólise, o ciclo do ácido cítrico e a respiração. Os açúcares mais comuns em frutos são os monossacarídeos representados pela glicose e frutose; e os dissacarídeos compostos pela sacarose (glicose + frutose). No tomate cultivado *L. esculentum* a proporção é maior de glicose e frutose em relação a sacarose, sendo inverso em espécies selvagens como *L. chmielewskii*, onde a sacarose pode ser o açúcar principal. De acordo com Yelle (1988) durante o amadurecimento do tomate a quantidade de açúcares totais aumenta aproximadamente 4%, com predominância da glicose em frutos verdes e imaturos, de frutose quando estes chegam a maturação completa e redução do açúcar com o avanço da maturação.

Cada um dos componentes do sabor contribui diferenciadamente na massa do fruto, sendo 50% do peso seco do fruto de açúcar, 5% de ácidos e apenas uma pequena fração de compostos voláteis (DAVIS; HUDSON, 1981). De acordo com Tieman et al. (2012), a partir da análise sensorial de 28 compostos voláteis, o odor está diretamente ligado ao sabor do fruto, sendo estes voláteis derivados de um conjunto diversificado de precursores que incluem aminoácidos, ácidos graxos e carotenoides. No entanto, estes compostos voláteis são fortemente afetados pelas condições de armazenamento, tempo e pela temperatura. Neste sentido, os teores de açúcar e ácido presentes no fruto maduro são as principais características avaliadas para a caracterização do sabor.

O tomate apresenta três ácidos orgânicos principais: citrato, malato e glucamato, sendo o ácido cítrico predominante nos frutos. De acordo com Agius (2018) o aumento do ácido cítrico no fruto ocorre durante a maturação, entretanto quando estes frutos estão imaturos o ácido predominante é o málico, sendo reduzido à medida que o processo de maturação avança.

A redução do sabor nos frutos de tomate envolve muitos fatores como mencionado no processo de melhoramento da cultura, contudo a insatisfação do consumidor com híbridos modernos está fortemente relacionada com a colheita de frutos de tomate imaturos, seguido de indução de seu amadurecimento pela aplicação de etileno causando a diminuição dos teores de açúcar nos frutos (BENNETTE, 2012;

AGIUS et al., 2018). Outro fator marcante para a redução do sabor é a crescente utilização de híbridos do tipo “longa vida”, caracterizado por frutos de maior firmeza, com maior tempo de prateleira devido a uma mutação que inativa o fator de transcrição *uniform ripening (u)*, determinante da intensidade e distribuição da clorofila nos frutos imaturos, reduzindo a quantidade de cloroplastos, carotenoides e sólidos solúveis, contribuindo para a diminuição do sabor do fruto (KLEE, 2013).

Para Kader (2003), existe uma mudança nas prioridades dos consumidores de tomate, o que leva os programas de melhoramento e produtores a escolha das cultivares/híbridos comerciais com maior qualidade de sabor.

O teor total de açúcares solúveis é comumente determinado através do °Brix, sendo este uma escala numérica do índice de refração, que mede a quantidade de sólidos solúveis totais na solução independente da composição dos açúcares. De acordo Biester et al. (1925) a modificação na composição qualitativa do açúcar nos frutos, através da seleção artificial para alto teor de sacarose ou frutose, por exemplo, pode impactar na qualidade do fruto, uma vez que a frutose é duas vezes mais doce que a glicose (BIESTER et al., 1925). No entanto, Kader et al. (1977) e Malundo et al. (1995) demonstraram que o sabor dos frutos de tomate apresenta melhor qualidade não apenas quando os teores de sólidos solúveis estão elevados, mas sim quando há uma grande concentração de sólidos solúveis associado ao pH ácido. Resultados da análise sensorial indicam que o sabor preferido para a maioria dos consumidores resulta da elevada concentração de ácidos combinados com a maior concentração de açúcares, equilibrando o sabor dos frutos. De acordo com Kader et al. (2002) frutos de elevada qualidade contêm mais de 0,32% de acidez titulável, 3% de SS e relação SS/AT superior a 10.

A análise sensorial auxilia na caracterização do sabor de frutos de tomate, embora se torne inviável de realização dentro dos programas de melhoramento genético, simplesmente por necessitar de avaliadores treinados para esta caracterização (COLOMBANI et al., 2001). Desta forma, a utilização de métodos que avaliem atributos químicos como °Brix e acidez torna-se uma alternativa para a determinação do sabor. Kader et al. (1978), Jones e Scott (1983) e Sobreira et al. (2010) propuseram que a relação de sólidos solúveis pela acidez titulável (relação SS/AT) seria um excelente indicador para o sabor dos frutos.

Os tomates comerciais do tipo mini, como o Grape e o Cereja, apresentam melhor “sabor” e elevado °Brix. Entretanto, no grupo Salada que detém a maior parte

do mercado neste segmento, apresenta os menores valores para estas características de sabor. Sobreira et al. (2010) ao avaliarem 33 acessos de tomate tipo Cereja e Salada, demonstraram que 48% tinham elevado teor de sólidos solúveis e acidez titulável, dentre os quais, 63% pertenciam ao tipo Cereja. Por outro lado, no intervalo de baixo teor de açúcar, foram ranqueados 36% dos acessos, sendo que destes 33% do tipo Salada e 3% do tipo Cereja.

3.5 CONTROLE GENÉTICO DO TEOR DE SÓLIDOS SOLÚVEIS EM FRUTOS DE TOMATE

Os estudos de herança podem ser indicativos da variabilidade genética presente nas populações segregantes, predizendo ganhos genéticos possíveis no processo de melhoramento da cultura, assim como, direcionar os métodos de melhoramento genético a serem utilizados através da identificação do desempenho dos genes envolvidos na característica de interesse (SCHUSTER; CRUZ, 2004). Segundo Falconer e Mackay (1996) a herdabilidade corresponde à fração herdável da variabilidade fenotípica, que expressa a proporção da variância total atribuída aos efeitos médios dos genes, e estes determinam o grau de semelhança entre os indivíduos parentais.

O conhecimento dos efeitos gênicos que controlam um caráter é importante no processo de seleção e no desempenho das gerações segregantes. De maneira geral, os parâmetros genéticos utilizados nestas populações são expressos por meio de variâncias, médias e covariâncias. O estudo genético de gerações segue duas linhas de investigação sendo a primeira relacionada a quantificação e a natureza da variabilidade genética na população segregante e a segunda na avaliação dos efeitos gênicos referentes a média das populações estudadas. As médias e variâncias são relevantes nos estudos biométricos dos caracteres, o qual relaciona os fatores biológicos com modelos estatísticos, assim como quantifica os efeitos epistáticos, aditivos e de dominância do componente genético da variação (CRUZ et al., 2004).

Algumas espécies silvestres de tomate como *Solanum chmielewskii*, *Solanum hirsutum* e *Solanum pimpinelifolium* possuem genes que codificam para maior teor de açúcar, podendo ser fonte de novos alelos para a melhoria do teor de sólidos solúveis. O pré-breeding possibilita a identificação de características e genes desejados em genótipos não adaptados, e a transferência destes genes para o germoplasma

cultivado. Estes genótipos na maioria das vezes não podem ser utilizados diretamente nas populações de melhoramento por introduzir alelos indesejáveis, que dificulta o trabalho do melhorista em relação ao tempo para se chegar em linhagens elites (KUMAR, 2014). Desta forma, a utilização da espécie *Solanum lycopersicum* var. cerasiforme (tomate tipo Grape), poderia ser uma fonte viável para a introgressão do alto teor de açúcar em híbridos comerciais pois estes dois tipos encontram-se num mesmo pool gênico.

Georgelis et al. (2006) estudaram a herança do teor de sólidos solúveis em frutos de tomate, através da análise de gerações oriundas do cruzamento entre o tipo mini (var. *cesariforme*) e o de tamanho médio. Os autores observaram que os efeitos aditivos foram significativos a 5% de probabilidade e a herdabilidade no sentido amplo foi estimada em 86%. O padrão de distribuição de frequência dos indivíduos das gerações segregantes (F_2 , RC_1 e RC_2) para o teor de SS sugeriram herança poligênica sobre o controle desta característica. Semelhantemente, Akhtar e Hazra (2013) ao analisarem a qualidade do sabor do tomate através do teor de SS em cruzamentos dialélicos (7×7) e em 6 gerações (P_1 , P_2 , F_1 , F_2 , RC_1 e RC_2) oriunda destes cruzamentos, observaram que os caracteres de qualidade de fruto foram controlados por múltiplos genes. Entretanto, os autores verificaram nos cruzamentos dialélicos, que os desvios de dominância foram mais importantes para o teor de SS, enquanto que para as médias das gerações das seis populações os efeitos epistáticos foram significativos, bem como as interações não-alélicas do tipo aditivo x aditivo, indicando que a herança deste caráter é dependente da população segregante avaliada.

Kimbara et al. (2018) a partir da avaliação de linhagens endogâmicas recombinantes (RILs) oriundas de cruzamentos intraespecíficos do tomate "*beefsteak*" (alto teor de açúcar) com tomate tipo salada, identificou três QTLs candidatos para teor de açúcar e quatro para acidez. A combinação dos alelos *ta6.1* e *ta11.1* foi considerada superior para o sabor, demonstrando que estes alelos poderiam ser candidatos importantes para novas estratégias de seleção por meio de marcadores genéticos. Tieman et al. (2017) trabalhando com 398 acessos (variedades modernas, crioulas e selvagens) e 197 plantas F_2 oriundas do cruzamento de tomate tipo cereja com uma variedade moderna tipo salada, identificaram o loco *Lin5* responsável pela invertase celular através da alteração do aminoácido asparagina para o ácido aspártico na posição 366, localizado no cromossomo 9. Este gene é responsável pela concentração de açúcar no fruto, pois sua função está associada a clivagem da

sacarose em frutose e glicose. Para Fridman et al. (2000) o *Lin5* é expresso exclusivamente em flores e frutos, além de desempenhar papel importante na regulação, amplificação e interação dos diferentes sinais que levam ao sistema fonte-dreno na planta. Desta forma, é possível sugerir que as regiões genômicas e o número de genes relacionados ao teor de açúcar nos frutos de tomate são dependentes da população estudada.

Schaffer et al. (1998) identificou o gene *fgr* através da análise molecular ISSR (Inter Simple Sequence Repeats) em duas populações da geração F₂ oriunda do intercruzamento do *Solanum lycopersicum* com espécies as selvagens *Lycopersicon hirsutum* e *Lycopersicon esculentum*, demonstrando o potencial do gene *fgr* no aumento de frutose em relação a quantidade de glicose em frutos de tomate durante a maturação.

3.6 DISSIMILARIDADE GENÉTICA MOLECULAR

A diversidade genética tem sido avaliada mais eficientemente após a entrada de métodos que possibilitam observar o polimorfismo diretamente em nível bioquímico e no DNA. Permitindo obter estimativas mais precisas dentro de um grande número de informações sobre a genética dos genótipos disponíveis em programas de melhoramento (BRUEL et al., 2006; CARVALHO et al., 2004).

A variabilidade genética é essencial, pois possibilita a obtenção de cultivares ou híbridos geneticamente superiores aos parentais, a partir da diversidade existente na própria espécie. Entretanto, trabalhos com marcadores moleculares mostram que algumas populações de espécies cultivadas não apresentam ampla variabilidade. De acordo com Saavedra e Spoor (2002) estudos de diversidade genética em tomateiro utilizando marcadores moleculares, revelam uma estreita base genética nas cultivares modernas, o que dificulta o melhoramento da cultura.

Para ampliar a variabilidade genética dentro dos programas de melhoramento é tradicionalmente utilizado cruzamentos entre parentais contrastantes as características desejáveis, com posterior seleção individual de recombinantes superiores visando a maximização das características (PARK et al., 2004). Neste contexto, a utilização de marcadores moleculares viabiliza a identificação de diferentes constituições gênicas dentro de grupos de acessos, facilitando a escolha de genitores que maximizem a variabilidade genética.

Os marcadores moleculares são ferramentas de rápida e eficaz detecção do polimorfismo no DNA, o qual possibilita a observação genética e inferências quanto as relações entre o genótipo e o fenótipo dos indivíduos (SINGH et al., 2018). Estes marcadores são amplamente utilizados como método eficiente na seleção de características agrônômicas qualitativas e quantitativas com base no genótipo. O uso desta tecnologia permite entender e identificar a diversidade genética dentro das espécies com alta confiabilidade (KAPOOR; CHOUDHARY, 2017). Para Milligan et al. (1998) o uso de marcadores moleculares na cultura do tomate, possibilita quantificar a diversidade genética em grandes populações, sendo uma ferramenta eficaz dentro dos programas de melhoramento da cultura.

Dentre os diferentes tipos de marcadores moleculares, o AFLP (*Amplified Fragment Length Polimorfism*) baseia-se na amplificação seletiva que possibilita explorar o polimorfismo genético entre indivíduos de uma população por meio de fragmentos de DNA genômico total, oriundo da clivagem com enzimas de restrição seguida da ligação de adaptadores específicos aos terminais destes fragmentos, com posterior amplificação dos fragmentos via reação de polimerização em cadeia (PCR). Esta técnica molecular possibilita a visualização do polimorfismo entre os indivíduos através da separação dos genótipos em um gel de poliacrilamida de acordo com a presença ou ausência dos fragmentos amplificados (BORÉM, 2009).

Garcia-Martínez et al. (2008) estudaram a variabilidade e as distâncias genéticas obtidas através do marcador AFLP entre 48 acessos de tomate. Utilizaram sete combinações de *primers* AFLP (*EcoRI* + *MseI*), as quais geraram um total de 470 fragmentos, com índice de polimorfismo de 40%. O conteúdo de informação polimórfica (PIC) variou de 0,12 a 0,20, com distância genética média entre os genótipos de 0,56. A análise de agrupamento evidenciou a formação de três grupos, de acordo com o pedigree dos acessos, indicando a eficácia deste marcador na análise da diversidade genética.

A maior vantagem do marcador AFLP é o elevado número de fragmentos polimórficos amostrados no gel de poliacrilamida, utilizando pequeno número de *primers* e incipiente conhecimento prévio das sequências (MANK et al., 1999). A ampla aplicabilidade do método permite investigar a variação genética em microrganismos, plantas e animais (AJMONE-MARSAR et al., 2001), sendo utilizadas para o mapeamento dos genomas (ZIMNOCH-GUZOWSKA et al., 2000), identificação de marcadores ligados a genes de resistência a doenças (CERVERA et al., 1996),

análise genética de parentesco (PEJIC et al., 1998) e identificação de similaridade genética entre espécies crioulas de tomate (PARK et al. 2004; CEBOLLA-CORNEJO et al., 2013).

Os métodos de estatística multivariada e de agrupamento são muito utilizados para complementar os dados obtidos em análises moleculares visando estudos de dissimilaridade genética entre acessos. A quantificação da dissimilaridade entre genótipos é de extrema importância no melhoramento genético de plantas, pois a partir delas pode se tomar decisões importantes, como por exemplo, a escolha dos parentais para os blocos de cruzamentos, para a obtenção de populações segregantes transgressivas e populações de ampla variabilidade genética (BENIN et al., 2003), bem como para a organização dos bancos de germoplasma. As medidas de dissimilaridade genética podem ser obtidas de diferentes formas nas mais variadas metodologias de análise disponíveis.

A distância euclidiana é a medida mais reconhecida, muitas vezes chamada de distância em linha reta. Segundo Cruz e Regazzi (2001) a distância euclidiana pode ser estimada a partir de dados individuais dos genótipos, não sendo necessário a condição de experimentos com delineamento experimental para a obtenção do dado, embora as medidas com repetições possibilitem a obtenção de valores mais precisos. Esta medida de distância pressupõe que os caracteres sejam independentes entre si, ou seja, não estejam correlacionados, o que pode não ser verdadeiro quando se trabalha com vários caracteres. Assim, como alternativa, pode-se utilizar a distância euclidiana média para resolver o problema envolvido com o número de caracteres.

Outra forma para se estimar a distância entre genótipos é através de coeficientes de similaridade específicos para dados binários (marcadores moleculares). O coeficiente de Jaccard compara o número de presenças de fragmentos comuns e o número total de fragmentos, desconsiderando o número de ausências conjuntas. Esse coeficiente pode ser facilmente convertido para coeficiente de dissimilaridade. Assim se a similaridade for denominada por “s”, a medida de dissimilaridade será o seu complementar ($1 - s$) (MEYER, 2002). Este coeficiente é bastante utilizado por pesquisadores na cultura do tomate, como por Mavromatis et al. (2013), Al-Qadumii et al. (2012), Gonçalves et al. (2008) e Park et al. (2004).

A análise de agrupamento tem por finalidade obter a homogeneidade dentro e a heterogeneidade entre os grupos formados, de acordo com suas características

inerentes. Nessa classificação, cada genótipo é semelhante aos demais no agrupamento com base nas características escolhidas (HAIR Jr. et al., 2009).

O processo de agrupamento envolve duas etapas. A primeira é obter a matriz de distâncias ou de divergências entre os elementos utilizando dados quantitativos, com a distância Euclidiana ou de Mahalanobis. A segunda é adoção de uma técnica de agrupamento, podendo ser hierárquicos ou não- hierárquicos (CRUZ; RAGAZZI, 2004). Os métodos hierárquicos são os mais utilizados no melhoramento genético de plantas.

Nos métodos hierárquicos, os genótipos são agrupados por um processo que se repete em vários níveis, até que seja formado o dendograma, sendo o interesse voltado as ramificações obtidas (CRUZ; REGAZZI, 2004). Dentre as metodologias de agrupamento hierárquico, destaca-se o método de ligação média (*Unweighted Pair Group Method with Arithmetic Mean*). Segundo Bertan et al. (2006), o método UPGMA é a forma mais utilizada pelos pesquisadores para representar a estrutura dos grupos, pois utiliza a média aritmética da dissimilaridade e/ou similaridade de todos os pares de genótipos para a formação dos grupos.

Acosta-Quezada et al. (2012) a partir de 25 acessos de *Solanum betaceum* (tomate-arbóreo) oriundos de sete regiões distintas, estimaram a diversidade molecular dos acessos através do marcador AFLP a partir de 11 combinações de *primers* (*EcoRI* + *MseI*). Os resultados demonstraram polimorfismo molecular de 43% na população. A análise de agrupamento dos acessos evidenciou a formação de quatro grupos principais, com diversidade genética superior para os acessos oriundos da região Equatorial e baixa diversidade genética para os genótipos restantes. Possibilitando a inferência de que o Equador possa ser o Centro de diversificação da *Solanum betaceum*.

Para avaliar a consistência dos agrupamentos Sokal e Rohlf (1962) propuseram o coeficiente de correlação cofenética, o qual é obtido da correlação da matriz de distância original e a matriz de distância obtida a partir do agrupamento. Após a obtenção da correlação cofenética, é possível testar o nível de significância da correlação para o método Hierárquico por meio do teste de aleatorização de Mantel (MANLY, 2008). A estimativa da divergência genética entre acessos/indivíduos nos programas de melhoramento apresenta um potencial para a identificação do polimorfismo dentro do germoplasma, podendo auxiliar também na escolha dos genitores contrastantes a serem utilizados nos blocos de cruzamentos.

4 MATERIAL E MÉTODOS

Os experimentos foram conduzidos na estação de pesquisa da empresa Sakata Seed Sudamerica (Bragança Paulista – SP), detentora do germoplasma de tomate. Inicialmente, realizou-se o *screening* de 53 acessos de tomate dos segmentos: Grape, Salada, Indústria, Saladete e Selvagem quanto ao teor de sólidos solúveis (°Brix) e sabor (relação sólidos solúveis/acidez titulável). Na sequência, foram desenvolvidos cruzamentos artificiais entre genótipos contrastantes para sólidos solúveis e sabor, com o intuito de determinar o controle genético do teor de sólidos solúveis e do sabor em populações segregantes de tomate.

4.1 SCREENING DOS ACESSOS DE TOMATE

4.1.1 Teor de sólidos solúveis

O experimento foi instalado no delineamento de blocos aleatorizados com três repetições, na estação de pesquisa da empresa Sakata Seed Sudamerica. Foram avaliados 53 acessos pertencentes à diferentes grupos (Tabela 1), sendo 12 linhagens de tomate do segmento Grape, 11 linhagens do segmento Salada, 1 linhagem do segmento *Rin*, 12 linhagens do segmento Indústria, 10 linhagens do segmento Saladete e 7 espécies selvagens (*Solanum pennellii*, *Solanum chilense* (2), *Solanum hirsutum*, *Solanaceae*, *Solanum huaylasense*, *Solanum seafortianum*) de tomate.

A semeadura dos genótipos foi realizada em 22 de junho 2017 em bandejas de poliestireno expandido de 128 células, com substrato de casca de coco (Tropstrato V-6). As bandejas foram mantidas em casa de vegetação com temperatura controlada por cortinas laterais, mantendo temperatura média em torno de 25°C e luminosidade intensificada através de telas aluminizadas termorrefletoras (Aluminet®), visando aumentar a taxa fotossintética. A partir do décimo dia foram iniciadas as fertirrigações com Kristalon 13-40-13 (NPK).

Aos 30 dias após a semeadura, nove mudas de cada acesso foram transplantadas para vasos individuais com capacidade para 12 L de substrato (Tropstrato V-6), distanciados 50 cm entre si. Os vasos foram mantidos em casa de vegetação com fertirrigação controlada.

Tabela 1- Relação dos grupos varietais e caracterização morfológica de 53 acessos de tomate. Ponta Grossa, 2019.

Segmento	Identificação dos Acessos	Nome científico	Hábito de crescimento	Formato do fruto	Cor do fruto	Peso médio dos frutos (g)	Referências
Grape	1 a 12	<i>Solanum lycopersicum</i> L. var cerasiforme	Ind.	Alongado	vermelho	15-25	Figueira (2013)
Salada	13 a 23	<i>Solanum lycopersicum</i>	Ind.	Globular achatado	vermelho-rosado	250- 400	Alvarenga et al. (2004)
<i>Rin</i>	24	<i>Solanum lycopersicum</i>	Ind.	Globular	amarelo	230-240	Dados observados
Indústria	25 a 36	<i>Solanum lycopersicum</i>	Det.	Alongado	vermelho intenso	70-80	Alvarenga et al. (2004)
Saladete	37 a 46	<i>Solanum lycopersicum</i>	Det.	Alongado	vermelho-rosado	190-210	Figueira (2013)
Selvagem	47	<i>Solanum pennellii</i>	Ind.	Globular	verde	10- 20	Dados observados
Selvagem	48 e 49	<i>Solanum chilense</i>	Ind.	Globular	roxo	10- 20	Dados observados
Selvagem	50	<i>Solanum hirsutum</i>	Ind.	Globular	verde	10- 20	Dados observados
Selvagem	51	<i>Solanaceae</i>	Ind.	Globular achatado	amarelo	40- 60	Dados observados
Selvagem	52	<i>Solanum huaylasense</i>	Ind.	Globular	verde	10-20	Dados observados
Selvagem	53	<i>Solanum seaforthianum</i>	Ind.	Globular	vermelho intenso	10-20	Dados observados

* Ind. = indeterminado; Det. = determinado

Do transplântio das mudas até o florescimento, foram utilizados dois tanques de fertirrigação simultaneamente devido a incompatibilidade entre íons. No primeiro tanque a calda foi composta de 600 g de nitrato de cálcio, 200 g de nitrato de potássio, 25 g fertilizante micro mineral (K₂O, S, Mg, B, Cu, Fe, Mn, Mo e Zn) Rexolin® BRA e 15 g de fertilizante mineral base de ferro (Yara® Ferro M-48) por L de água. No segundo tanque foram utilizados 200 g de sulfato de potássio, 250 g de *Krista*TM MKP e 350 g de sulfato de magnésio por L de água. Do florescimento até o final do ciclo, a composição da fertirrigação foi de 750 g de nitrato de cálcio, 160 g de nitrato de potássio, 150 g de cloreto de potássio, 25 g de fertilizante micro mineral (K₂O, S, Mg, B, Cu, Fe, Mn, Mo e Zn) Rexolin® BRA e 15g de fertilizante mineral base de ferro (Yara® Ferro M-48) por L de água no primeiro tanque e de 360 g de sulfato de potássio, 180 g de *Krista*TM MKP, 50 g de fosfato de monoamônio e 450 g de sulfato

de Magnésio por L de água. A fertirrigação foi realizada três vezes ao dia até a maturação dos frutos.

A temperatura interna da casa de vegetação foi controlada através das cortinas laterais, sendo mantida em 25°C em média. No estágio de maturação fisiológica, caracterizado por 100% de coloração vermelha nos frutos, foram colhidos três frutos selecionados no primeiro e segundo cacho da planta. Foram utilizadas duas plantas por repetição, com exceção dos tomates do tipo Selvagem e Grape, onde foram colhidos dez frutos, para que fosse possível a análise devido ao tamanho reduzido do fruto. Posteriormente, os frutos foram encaminhados para o laboratório onde foram realizadas as avaliações do teor de sólidos solúveis (°Brix) e acidez titulável (%).

Os três frutos coletados de cada planta, foram fragmentados em liquidificador. O suco obtido foi coado e em seguida uma alíquota de 1 mL da amostra foi utilizada para a quantificação do teor de sólidos solúveis (SS), através de refratômetro portátil (modelo RT-280), sendo o resultado expresso em °Brix. Para a determinação da acidez titulável (AT) foram diluídos 5 mL de suco de tomate em 50 mL de água destilada. A amostra foi titulada sob agitação com solução de hidróxido de sódio (NaOH 0,1 N) até atingir pH 8,2. Este procedimento foi realizado em titulador automático (Titrino Plus, Metrohn®) conforme metodologia proposta por Krammes et al. (2003). A acidez titulável foi expressa em porcentagem, assumindo o ácido cítrico como ácido predominante no suco de tomate, sendo obtida através da equação (ZENEON, 2008):

$$\% \text{ Ácido cítrico} = \frac{V_b \text{ (mL)} \times 0,1 \text{ N NaOH} \times 0,064 \times 100}{V_a \text{ (mL)}}$$

Onde:

V_b é o volume (mL) utilizado de NaOH a 0,1 N

V_a é o volume (mL) da amostra

A partir dos dados obtidos para SS e AT foi possível obter a relação SS/AT, servindo como parâmetro de sabor dos frutos, conforme proposto por Kader et al. (1978). A caracterização do sabor não foi possível para os acessos de tomate selvagem, devido ao número reduzido de frutos obtido, sendo priorizado para estes acessos apenas a avaliação do °Brix.

Os dados obtidos para as variáveis sólidos solúveis (SS) e sabor (relação SS/AT) dos frutos foram submetidos à análise de variância e as médias dos genótipos agrupados pela análise de agrupamento de Scott & Knott à 5% de probabilidade através do software R (R CORE TEAM, 2018).

A partir deste conjunto de acessos (53) foram estimados os parâmetros genéticos para as variáveis sólidos solúveis (SS) e sabor (SS/AT) através da esperança matemática dos quadrados médios da análise de variância de acordo com Vencovsky e Barriga (1992). A estimativa da variância genética ($\hat{\sigma}_g^2$) foi obtida através da fórmula $\hat{\sigma}_g^2 = 1/r(QM_A - QMe)$, sendo r o número de repetições, QM_A o quadrado médio de acessos e QMe o quadrado médio do erro. A variância ambiental foi estimada por $\hat{\sigma}_e^2 = QMe$ e o desvio padrão da variância genética por $dp_{\hat{\sigma}_g^2} = \sqrt{\hat{\sigma}_g^2}$. A estimativa da herdabilidade no sentido amplo (\hat{h}_a^2) foi estimada através da fórmula $\hat{h}_a^2 = \frac{\hat{\sigma}_g^2}{[\hat{\sigma}_g^2 + (\hat{\sigma}_e^2/r)]}$.

Também, o coeficiente de variação genética $CV_g = \frac{\sqrt{\hat{\sigma}_g^2}}{Y_0}$ e o coeficiente de variação do erro experimental $CV_e = \frac{\sqrt{\hat{\sigma}_e^2}}{Y_0}$ foram estimados, sendo Y_0 a média geral. O quociente \hat{b} foi obtido através da relação $\hat{b} = \frac{CV_g}{CV_e}$.

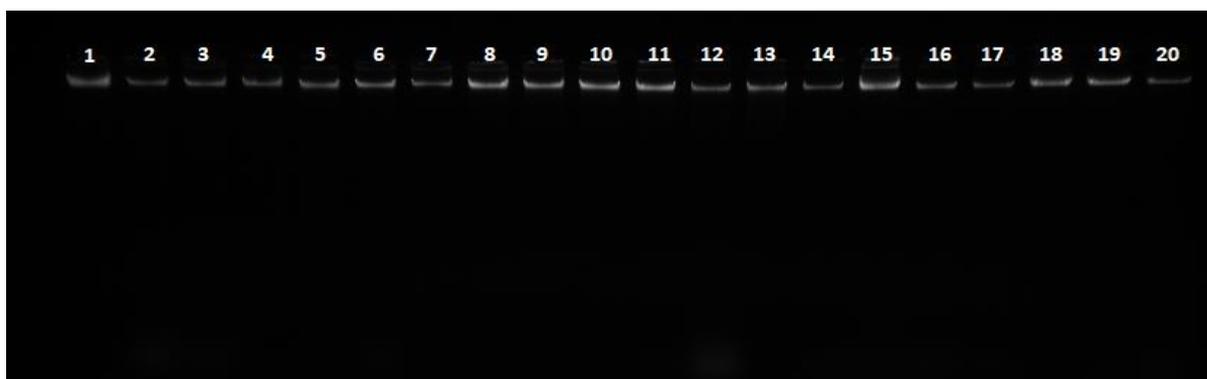
4.1.2 Genotipagem com o marcador AFLP

A partir de um *bulk* de folhas de cada acesso de tomate, foi realizada a extração do DNA genômico, de acordo com a metodologia adaptada de Hoisington et al. (1994). O tecido foi fragmentado com nitrogênio líquido em cadinho de porcelana e armazenado em tubos tipo eppendorf. A cada 150 mg de tecido fragmentado, foram adicionados 650 μ L de tampão de extração CTAB 1X composto de: 70 μ M de NaCl; 50 μ M de EDTA pH 8,0; 100 μ M de Tris-HCl pH 7,5; 1% de CTAB (p/v); 140 μ M de β -mercaptoetanol), com adição da solução 5% de SDS (p/v) e 0,5 g de bissulfito de sódio/100 mL na solução tampão preparada.

As amostras de DNA foram quantificadas em espectrofotômetro Nanovue GE Healthcare®. A integridade das amostras foi determinada por meio de alíquotas de 4 μ L do DNA genômico total acrescido de 6 μ L de corante GelRed 0,1X mais tampão de carregamento (0,25% de azul de bromofenol e 0,4% de sucrose) na proporção 1:1,

sendo submetidas à eletroforese em gel de agarose a 1%. Os géis foram fotodocumentados sob luz UV no aparelho Alphamager HP, versão 3400 (Figura 1).

Figura 1- Amostras de DNA genômico de 20 linhagens de tomate. 1 a 7 tomate Grape (TG); 8 a 13 tomate Salada (TS); 14 a 17 tomate Indústria (TI) e 17 a 20 tomate Saladete (TSE). Ponta Grossa, 2019.



Primeiramente foram testadas 16 combinações de *primers EcoRI + MseI* visando selecionar aquelas que apresentaram melhor padrão de amplificação e maior número de locos polimórficos. Utilizando estes critérios foram escolhidas seis combinações de primers AFLP (Tabela 2) para genotipar os 53 acessos de tomate (Tabela 1). Os fragmentos polimórficos foram genotipados em (1) presença ou (0) ausência, gerando uma matriz de dados binários.

Tabela 2- Representação das seis combinações de *primers EcoRI + MseI* para as três bases seletivas na posição 3' utilizadas na genotipagem dos 53 acessos de tomate. Ponta Grossa, 2019.

<i>Primers EcoRI + MseI</i>	M2- CCA	M4- CTC	M5- CAT
E1- AGT	E-AGT / M-CCA	-	-
E2- ATC	E-ATC / M-CCA	E-ATC / M-CTC	E-ATC / M-CAT
E5- AAC	E-AAC / M-CCA	E-AAC / M-CTC	-

4.1.3 Análise de dissimilaridade genética

A medida de dissimilaridade adotada para o teor de sólidos solúveis (SS) foi a distância Euclidiana. Para o marcador AFLP foi estimada a distância por meio do coeficiente de Jaccard. A partir das distâncias estimadas foi realizado o agrupamento dos 53 acessos de tomate pelo método UPGMA (*Unweighted Pair-Group Method*

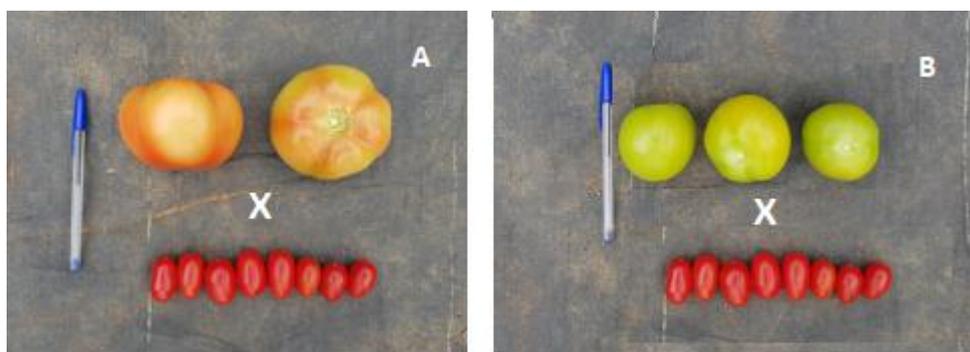
Using *Arithmetic Average*) proposto por Sneath e Sokal (1973). Após a aplicação do método de agrupamento UPGMA, foi determinada a correlação cofenética entre a matriz de distâncias originais e a matriz cofenética de acordo com a expressão proposta por Bussab; Miazaki e Andrade (1990) e os valores dos coeficientes foram submetidos ao teste de aleatorização de Mantel ($\alpha \leq 0,05$) baseado em 5000 permutações. Todas as análises foram realizadas no software R versão 3.5.2 (R CORE TEAM, 2018).

4.2 CONTROLE GENÉTICO DO TEOR DE SÓLIDOS SOLÚVEIS E SABOR DE TOMATE

A partir da caracterização fenotípica dos acessos de tomate, foram desenvolvidas duas famílias oriundas do cruzamento artificial entre linhagens contrastantes para o teor de sólidos solúveis (°Brix) e sabor (relação SS/AT) do fruto (Figura 2). A família 1 foi obtida do cruzamento da linhagem Grape (acesso 3) com a linhagem Salada (acesso 20) conforme Tabela 1. A família 2 foi obtida do cruzamento da linhagem Grape (acesso 3) com a linhagem *Rin* (acesso 24) (Figura 2).

Cada família foi composta das seguintes gerações: P₁ linhagem com maior teor de sólidos solúveis e melhor sabor, P₂ linhagem de menor teor de sólidos solúveis e pior sabor, F₁ a geração filial oriunda do cruzamento entre P₁ e P₂, F₂ a geração segregante obtida pela autofecundação da geração F₁, RC₁ o retrocruzamento da geração F₁ com a linhagem P₁ e RC₂ o retrocruzamento da geração F₁ com a linhagem P₂.

Figura 2- Linhagens parentais contrastantes para sólidos solúveis (°Brix) e relação SS/AT (sabor) utilizadas para desenvolver as duas famílias. A – Família 1 (Grape x Salada) e B – Família 2 (Grape x Rin).



Após a obtenção das mudas, no dia 23 julho de 2018 o experimento foi transplantado e conduzido no delineamento de blocos aleatorizados com três repetições, sendo os tratamentos arranjados em esquema de parcela subdividida. Na parcela estudou-se o efeito de famílias e nas subparcelas o efeito das gerações. Nas subparcelas as gerações consideradas geneticamente uniformes (P_1 , P_2 e F_1) foram representadas por 10 plantas em cada repetição, as populações segregantes da geração F_2 por 135 plantas e as gerações de retrocruzamento (RC_1 e RC_2) por 50 plantas por repetição. As metodologias de semeadura, condução e avaliação foram as mesmas descritas no item 4.1. Adicionalmente, foi realizado a pesagem de três frutos de cada planta em balança analítica digital, para a obtenção da massa dos frutos de todas as gerações em estudo.

Os dados fenotípicos obtidos das variáveis sólidos solúveis ($^{\circ}$ Brix), sabor (relação SS/AT) e massa média de fruto para as seis gerações de cada família foram submetidos à análise de variância. Na presença de efeito significativo da fonte de variação geração dentro de família, procedeu o desdobramento das gerações dentro de cada família. As médias das gerações foram comparadas pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade. Foi realizado a análise de correlação de Pearson entre as variáveis teor de sólidos solúveis, acidez titulável, sabor e massa média de frutos por planta, através do programa Genes (CRUZ, 2016).

4.2.1 Análises estatísticas e estimativas dos parâmetros genéticos

Para determinar o padrão da herança do teor de sólidos solúveis e sabor (relação SS/AT), foram estimados os efeitos genéticos através da análise das médias das gerações pelo modelo genético aditivo-dominante proposto por Mather e Jinks (1971) sendo: $Y_k = \mu + w_1 a + w_2 d + \theta_k$, no qual Y é a média da geração k , μ é a média geral, a representa os efeitos genéticos aditivos, d os efeitos genéticos dominantes, w_1 e w_2 as contribuições relativas destes efeitos para cada média da geração e θ_k corresponde aos desvios do modelo para cada família.

As estimativas dos parâmetros $\hat{\mu}$ (média), \hat{a} (efeito genético aditivo) e \hat{d} (efeito genético dominante) foram obtidas através da matriz diagonal $\beta = (X'X)^{-1} (X'Y)$ pela resolução do sistema $Y = X\beta + \varepsilon$, onde Y é o vetor das médias observadas das gerações para cada família, X a matriz dos coeficientes, β o vetor dos parâmetros e ε o vetor

dos erros associados a cada média. As análises de variância para o estudo das médias de gerações foram obtidas pelo método dos quadrados mínimos (MIRANDA FILHO, 1991).

Utilizando-se os dados individuais do teor de sólidos solúveis (°Brix) e do sabor (relação SS/AT), foram obtidas as estimativas para cada população segregante da geração F_2 : a variância fenotípica $\hat{\sigma}_{f(F_2)}^2 = \hat{\sigma}_{F_2}^2$, sendo $\hat{\sigma}_{F_2}^2$ a variância fenotípica total da geração F_2 ; a variância genotípica $\hat{\sigma}_{g(F_2)}^2 = \hat{\sigma}_{f(F_2)}^2 - \hat{\sigma}_{m(F_2)}^2$, sendo $\hat{\sigma}_{m(F_2)}^2$ a variância ambiental; a variância genética aditiva $\hat{\sigma}_{a(F_2)}^2 = \frac{1}{2}a^2 = 2\hat{\sigma}_{g(F_2)}^2 - (\hat{\sigma}_{g(RC_1)}^2 + \hat{\sigma}_{g(RC_2)}^2)$, onde \hat{a} representa a variância devido aos efeitos aditivos; e a variância genética de dominância $\hat{\sigma}_{d(F_2)}^2 = \frac{1}{4}d^2 = \hat{\sigma}_{g(F_2)}^2 - \hat{\sigma}_{a}^2$, onde \hat{d} corresponde à variância devido aos desvios de dominância. A herdabilidade no sentido amplo e restrito foram estimadas pelas fórmulas: $\hat{h}_a^2 = \frac{\hat{\sigma}_{g(F_2)}^2}{\hat{\sigma}_{f(F_2)}^2} \times 100$ e $\hat{h}_r^2 = \frac{\hat{\sigma}_{a(F_2)}^2}{\hat{\sigma}_{f(F_2)}^2} \times 100$, respectivamente (CRUZ, 2009).

A heterose descreve a manifestação do aumento no valor de um caráter quantitativo em híbridos de plantas em relação à média de seus genitores, sendo este um fator muito explorado na cultura do tomate (MIRANDA, 1978). Desta forma, a heterose (\hat{H}) e a heterose percentual ($\hat{H}\%$) foram estimadas por: $\hat{H} = \bar{F}_1 - MP$ e $\hat{H}(\%) = \frac{\hat{H} \times 100}{MP}$, respectivamente, sendo \bar{F}_1 a média fenotípica da geração F_1 e MP a média das linhagens parentais. A heterobeltiose foi obtida através do desempenho dos F_1 's em relação ao respectivo genitor mais favorável para o caráter em estudo, pela fórmula: $H_b = \bar{F}_1 - \bar{P}_x$, onde \bar{P}_x representa o genitor superior para sólidos solúveis e sabor. O número mínimo de genes efetivos para sólidos solúveis e sabor foi estimado pela fórmula $n = \frac{R^2(1 + 0,5k^2)}{8\hat{\sigma}_g^2}$, onde R representa a amplitude entre as médias das linhagens parentais e $k = \sqrt{\frac{2\hat{\sigma}_d^2}{\hat{\sigma}_a^2}}$, sendo k o grau médio de dominância baseado em variâncias, onde $\hat{\sigma}_d^2$ corresponde à variância genética dos desvios de dominância e $\hat{\sigma}_a^2$ a variância genética devido aos efeitos aditivos dos genes (CRUZ, 2009). A análise de correlação de Pearson entre as variáveis teor de sólidos solúveis, sabor e acidez titulável foram realizadas no programa Genes (CRUZ, 2016).

Adicionalmente, procedeu-se a análise de distribuição de frequência dos indivíduos da geração F_2 para as duas famílias. O número de classes fenotípicas (k) foi estimado pela fórmula $k=\sqrt{n}$, onde n refere-se ao número total de progênies ($n=400$ e 380 , Família 1 e 2, respectivamente). A amplitude fenotípica de cada classe (AFC) foi determinada por $AFC=\frac{A}{k}$, onde A representa a amplitude do teor de sólidos solúveis e do sabor, entre os indivíduos da população segregante de tomate.

5 RESULTADOS

5.1 CARACTERIZAÇÃO DE SÓLIDOS SOLÚVEIS E SABOR EM ACESSOS DE TOMATE

Os resultados da análise de variância para o teor de sólidos solúveis (°Brix) e sabor (SS/AT) demonstraram diferenças altamente significativas ($p < 0,01$) entre os acessos de tomate. O coeficiente de variação foi de baixa magnitude, estimado em 9,8% para as duas características (Tabela 3).

Tabela 3- Resumo da análise de variância para sólidos solúveis (°Brix) e sabor (SS/AT) em diferentes acessos de tomate. Ponta Grossa, 2019.

Fontes de Variação	Quadrado Médio – QM			
	G.L.	Sólidos Solúveis (°Brix)	G.L.	Sabor (SS/AT)
Blocos	2	0,02	2	1,69
Acessos	52	9,13**	45	33,33**
Resíduo	104	0,11	90	0,88
C.V. (%)		9,8		9,8

** significativo a 1% de probabilidade.

A análise das médias para o teor de sólidos solúveis indicou a formação de nove grupos estatísticos. A amplitude das médias foi de 1,3 a 9,6 °Brix, com destaque positivo para o acesso selvagem 53 (*Solanum seaforthianum*) com 9,6 °Brix, e ao acesso 3 do segmento Grape com 8,3 ° Brix. Por outro lado, o menor teor de SS foi observado para o acesso 36 (1,3 °Brix) pertencente ao segmento Indústria (Tabela 4). Para o sabor do fruto caracterizado pela relação SS/AT, o agrupamento de médias evidenciou a formação de sete grupos estatísticos (Tabela 4). Destaque positivo para o acesso 3 do segmento Grape, com relação SS/AT de 20,7; alocado isoladamente no grupo superior. Os acessos 1 e 2 (Grape) com relações de 17,03 e 16,34, respectivamente, foram agrupados no 2º grupo superior. A pior relação SS/AT foi observada para o acesso 36 (Indústria) com 3,52 (Tabela 4). O tomate do tipo *Rin*, acesso 24, muito utilizado em blocos de cruzamento nos programas de melhoramento de tomate, apresentou desempenho inferior, uma vez que foram observados valores de 3,15 para teor de sólidos solúveis e de 9,98 para a relação SS/AT (Tabela 4).

Tabela 4- Valores médios para o teor de sólidos solúveis (°Brix) e sabor (SS/AT) de 53 acessos de tomate Grape, Salada, Indústria, Saladete e Selvagem. Ponta Grossa, 2019.

Acessos	Segmento	Sólidos Solúveis	Sabor
53	Selvagem	9,61 a	-
3	Grape	8,38 b	20,72 a
2	Grape	7,15 c	16,34 b
51	Selvagem	7,02 c	-
1	Grape	6,95 c	17,03 b
4	Grape	6,55 c	14,62 c
48	Selvagem	5,81 d	-
52	Selvagem	4,98 e	-
49	Selvagem	4,70 e	-
5	Grape	4,58 e	11,36 d
47	Selvagem	4,03 f	-
50	Selvagem	3,64 f	-
21	Salada	3,53 f	10,11 d
16	Salada	3,36 g	10,67 d
35	Indústria	3,28 g	9,48 d
37	Saladete	3,26 g	7,26 e
13	Salada	3,21 g	6,97 e
44	Saladete	3,18 g	7,32 e
24	Rin	3,15 g	9,98 d
43	Saladete	3,07 g	10,81 d
7	Grape	2,98 g	10,23 d
6	Grape	2,96 g	10,76 d
9	Grape	2,96 g	7,09 e
12	Grape	2,92 g	7,92 e
31	Indústria	2,92 g	6,55 e
11	Grape	2,83 g	16,78 b
8	Grape	2,81 g	11,40 d
46	Saladete	2,78 g	14,69 c
18	Salada	2,76 g	11,15 d
14	Salada	2,72 g	10,50 d
40	Saladete	2,70 g	10,51 d
22	Salada	2,65 g	10,10 d
17	Salada	2,63 g	7,89 e
34	Indústria	2,61 g	8,68 e
33	Indústria	2,55 h	8,32 e
32	Indústria	2,52 h	7,71 e
20	Salada	2,52 h	8,58 e
23	Salada	2,52 h	5,87 f
28	Indústria	2,45 h	7,78 e
38	Saladete	2,43 h	7,39 e
10	Grape	2,43 h	9,15 d
27	Indústria	2,38 h	6,71 e
42	Saladete	2,36 h	7,91 e
15	Salada	2,33 h	7,34 e
19	Salada	2,23 h	6,08 f
39	Saladete	2,21 h	11,12 d
45	Saladete	2,16 h	8,75 e
41	Saladete	2,06 i	8,31 e
25	Indústria	2,05 i	8,01 e
30	Indústria	1,98 i	7,17 e
26	Indústria	1,93 i	7,02 e
29	Indústria	1,85 i	7,62 e
36	Indústria	1,33 j	3,52 g
Média		3,41	9,59

A estimativa dos parâmetros genéticos a partir dos diferentes acessos de tomate para as variáveis sólidos solúveis (°Brix) e sabor (SS/AT) evidenciou predomínio da variância genética em relação a ambiental, com variância genética de 3,01 (sólidos solúveis) e de 10,81 (sabor) (Tabela 5). Os coeficientes de herdabilidade no sentido amplo (\hat{h}_a^2) foram elevados para as duas variáveis, com estimativas de 98,8 e 97,3%, confirmando o predomínio do componente genético associado ao teor de sólidos solúveis e sabor nos frutos de tomate.

Os valores estimados do quociente \hat{b} (CVg/CVe) foram superiores a 1 para as duas variáveis em estudo, indicando a possibilidade de sucesso com a seleção artificial, devido ao componente genético apresentar-se mais efetivo em relação ao carácter ambiental. O coeficiente de variação genética (CVg) apresentou valores elevados, evidenciando a magnitude da variação genética em relação à média do carácter (Tabela 5).

Tabela 5- Estimativa dos parâmetros genéticos para o teor de sólidos solúveis (°Brix) e sabor (SS/AT) dos 53 acessos de tomate. Ponta Grossa, 2019.

Parâmetros	Sólidos Solúveis (SS)	Sabor (SS/AT)
$\hat{\sigma}_e^2$	0,04	0,29
$\hat{\sigma}_g^2$	3,01	10,81
\hat{h}_a^2 (%)	98,78	97,34
Dp _{vg}	1,73	3,28
CVg (%)	50,75	34,27
Coeficiente b	5,19	3,49
Y _o	3,41	9,59
Máximo	9,6	20,72
Mínimo	1,33	3,52

$\hat{\sigma}_g^2$: variância genética; $\hat{\sigma}_e^2$: variância ambiental; \hat{h}_a^2 : herdabilidade no sentido amplo; Dp_{vg}: desvio padrão da variância genética; CV_g: coeficiente de variação genética; \hat{b} : quociente CVg/CVe; Y_o: média original.

5.1.1 Dissimilaridade genética

Inicialmente foram testadas 16 combinações de *primers* do marcador molecular AFLP (*EcoRI* + *MseI*), das quais seis foram escolhidas para genotipar os 53 acessos de tomate (Grape, Salada, *Rin*, Saladete, Indústria e Selvagem). As combinações de *primers* amplificaram 613 fragmentos com tamanho variando de 30 a 1948 pares de base (pb). Dos fragmentos amplificados, 92,3% foram polimórficos com média de 96,2 fragmentos polimórficos por combinação de *primers* utilizada, com amplitude de 58 (E-AGT/M-CCA) a 150 fragmentos (E-ATC/M-CTC) (Tabela 6).

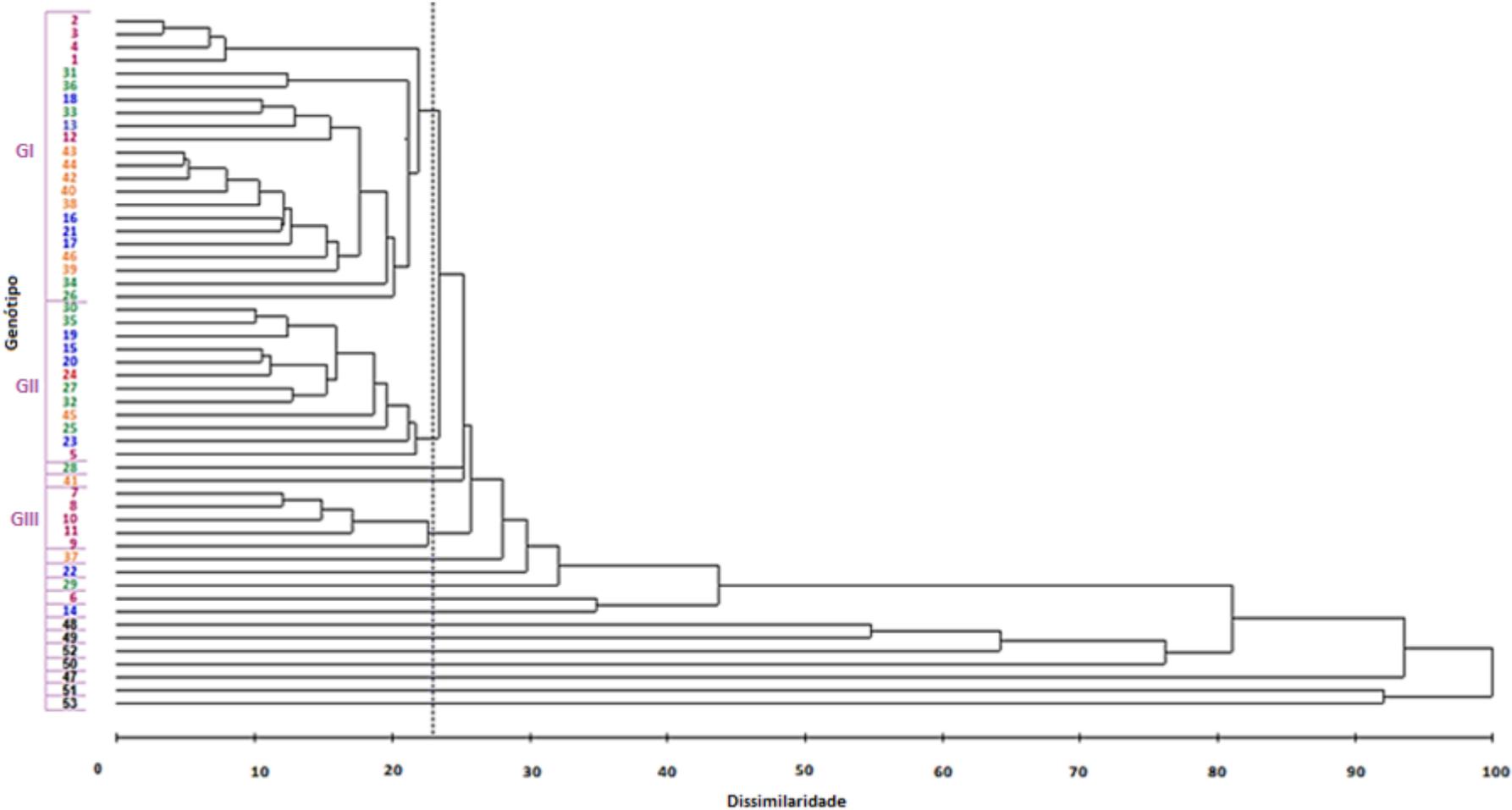
Tabela 6- Número de fragmentos amplificados (monomórfico e polimórfico) e porcentagem de polimorfismo para seis combinações de *primers EcoRI + MseI* do marcador AFLP genotipados nos 53 acessos de tomate. Ponta Grossa, 2019.

Nº	Código Primer	Combinação EcoRI + MseI	Total Fragmentos	Fragmentos Monomórficos	Fragmentos Polimórficos	Polimorfismo (%)
1	E1M2	E-AGT/M-CCA	68	10	58	85,3
2	E2M2	E-ATC/M-CCA	122	0	122	100,0
3	E2M4	E-ATC/M-CTC	152	2	150	98,7
4	E2M5	E-ATC/M-CAT	113	1	112	99,1
5	E5M2	E-AAC/M-CCA	75	15	60	80,0
6	E5M4	E-AAC/M-CTC	83	8	75	90,4
Total			613	36	577	
Média			102,2	6	96,2	92,3

A dissimilaridade genética entre os acessos de tomate foi obtida através da distância Euclidiana, estimada a partir dos dados da genotipagem do marcador molecular AFLP, associados aos valores fenotípicos coletados para a variável sólidos solúveis (°Brix). Os índices de dissimilaridade revelaram amplitude de 0,02 a 0,47, com dissimilaridade genética média de 0,31 para todas as comparações entre os 53 acessos de tomate. A partir dos dados das distâncias foi realizada a análise de agrupamento pelo método UPGMA. Para o dendrograma gerado foi estimado o índice de correlação cofenética de 0,99 e significativo a 1% pelo teste de Mantel (MANTEL, 1967) indicando a boa representação das distâncias dos acessos de tomate no dendrograma.

O corte foi realizado à distância de 23% de dissimilaridade, considerando o ponto de mudança abrupta, possibilitando assim a formação de três grupos (Figura 3).

Figura 3- Dendrograma produzido a partir da dissimilaridade genética existente entre o s 53 acessos de tomate através do marcador AFLP, identificado com as cores: ▲ Grape, ▲ Salada, ▲ Indústria, ▲ Saladete, ▲ Selvagem e ▲ Rin. Ponta Grossa, 2019.



O grupo I foi constituído pelo maior número de acessos (22). No grupo II foram alocados 12 acessos e no grupo III 5 acessos. Os demais acessos de tomate (14) não foram agrupados, permanecendo isolados (Figura 3).

A partir do agrupamento dos genótipos de tomate, pode-se visualizar que o grupo I formado por 22 acessos, obteve a maior média para o °Brix com 3,40, seguido do grupo III (2,80) e do grupo II com 2,72 °Brix (Tabela 7).

Tabela 7- Valor médio de sólidos solúveis (°Brix) nos grupos formados pela análise de agrupamento pelo método UPGMA. Ponta Grossa, 2019.

Grupos	Número de acessos	Sólidos solúveis (°Brix)
I	22	3,40
II	12	2,72
III	5	2,80

5.2 HERANÇA DOS CARACTERES SÓLIDOS SOLÚVEIS E SABOR

A análise de correlação linear de Pearson entre as características fenotípicas, sólidos solúveis (SS - °Brix), relação de sólidos solúveis pela acidez titulável (SS/AT - sabor) e massa de fruto não foi significativa para nenhuma das famílias estudadas, confirmando a independência dos caracteres (Tabela 8).

Tabela 8- Coeficientes de correlação de Pearson entre as variáveis sólidos solúveis, sabor (SS/AT) e massa de fruto para as famílias 1 e 2. Ponta Grossa, 2019.

Variáveis	Família 1		Família 2	
	Sólidos Solúveis	Sabor	Sólidos Solúveis	Sabor
Sabor	0,42 ^{ns}	-	0,31 ^{ns}	-
Acidez titulável	0,65 ^{ns}	0,56 ^{ns}	0,58 ^{ns}	0,76 ^{ns}
Massa de fruto	0,77 ^{ns}	0,55 ^{ns}	0,60 ^{ns}	0,74 ^{ns}

^{ns} não significativo

Os resultados da análise de variância evidenciaram efeito significativo ($p < 0,05$) para a fonte de variação família e altamente significativo ($p < 0,01$) para gerações dentro das famílias. Os coeficientes de variação para parcela e subparcela foram de 7,1 e 4,4% para SS; de 4,5 e 6,5% para sabor e de 1,0 e 4,7% para a massa de fruto (Tabela 9).

Tabela 9- Resumo da análise de variância para as variáveis sólidos solúveis, sabor (SS/AT) e massa de fruto (g) em função das famílias e gerações dentro de famílias. Ponta Grossa, 2019.

Fontes de Variação	G.L.	Quadrado Médio – QM		
		Sólidos Solúveis (SS)	Sabor (SS/AT)	Massa de fruto (g)
Blocos	2	0,14	0,58	0,00001
Famílias	1	2,85 *	12,99 *	0,00747 **
Resíduo (a)	2	0,12	0,38	5,25
Gerações (Famílias)	10	7,09 **	35,97 **	0,02064 **
Resíduo (b)	20	0,05	0,82	0,00001
C.V. parcela (%)		7,10	4,53	1,01
C.V. subparcela (%)		4,44	6,61	4,71
Média		5,05	13,73	0,072

*, **, significativo a 5 e 1%, respectivamente.

Em função do efeito significativo de gerações dentro de famílias para as três variáveis, optou-se por realizar o desdobramento das gerações dentro de cada família para todas as variáveis. O desdobramento das gerações (P₁, P₂, F₁, F₂, RC₁ e RC₂) nas duas famílias, confirmou o contraste fenotípico entre as linhagens parentais para os caracteres avaliados. O parental Grape obteve teor de SS médio de 7,6 °Brix e os genitores Salada e *Rin* apresentaram valores de 2,5 e 3,8 °Brix, respectivamente. Para o sabor o Grape apresentou valor médio de 17,0 para a relação SS/AT e de 7,4 e 9,2 para os parentais Salada e *Rin*, respectivamente (Tabela 10).

A média do teor de sólidos solúveis (SS) na geração F₁ das duas famílias foi intermediária às linhagens parentais, tendendo para o genitor Grape. Quanto ao sabor, a média da geração F₁ da família 1 não diferiu estatisticamente do parental de melhor sabor (Grape), entretanto, para a família 2 foi observado desempenho intermediário aos parentais.

A caracterização de SS e sabor nas gerações F₂'s demonstrou médias intermediárias aos parentais utilizados nos respectivos cruzamentos para ambas as famílias, não diferindo estatisticamente das médias das gerações filiais (F₁).

As médias fenotípicas das gerações de retrocruzamento RC₁'s (F₁ x Grape) para teor de SS foram intermediárias às médias dos parentais nas duas famílias. Com relação ao sabor, a geração RC₁ não diferiu do parental tipo Grape nas famílias 1 e 2. A geração RC₂, oriunda do cruzamento da geração F₁ com seus respectivos genitores, tomate salada (família 1) ou tomate *Rin* (família 2), obtiveram menor valor de SS e relação SS/AT se comparado com as gerações F₁'s, embora a superioridade em relação as linhagens parentais utilizadas tenha sido mantida (Tabela 10).

No desdobramento das gerações dentro das famílias 1 e 2 para massa de fruto, foi possível observar elevado contraste entre as linhagens parentais das respectivas famílias. A massa de fruto para o parental Grape foi de apenas 15 g, sendo 250 g para o parental Salada e de 220 g para o tipo *Rin* (Tabela 10). A massa de fruto nas gerações F_1 e F_2 nas duas famílias não diferiram estatisticamente, variando de 36 a 42 g. As médias do retrocruzamento RC_1 's ($F_1 \times$ Grape) foram estatisticamente diferentes das demais gerações nas duas famílias avaliadas. A massa dos frutos nesta geração foi de 25 g para a família 1 e de 24 g para a família 2. Para a geração RC_2 ($F_1 \times$ Salada ou $F_1 \times$ *Rin*), a massa do fruto foi de 87 g (família 1) e de 69 g (família 2) (Tabela 10), respectivamente.

Os resultados da análise genética demonstraram o predomínio dos efeitos genéticos aditivos no controle do teor de sólidos solúveis e sabor (SS/AT) em frutos de tomate. A percentagem da variação explicada pelos efeitos aditivos no controle genético do teor de sólidos solúveis foi de 78,4 e 60,4% e de 65,1 e 71,0% para o sabor dos frutos, nas famílias 1 e 2 (Tabela 10).

Para conhecer o padrão de segregação das gerações F_2 's são apresentados os gráficos de distribuição de frequência dos indivíduos para as duas variáveis nas respectivas famílias de segregação (Figura 4). O padrão de segregação tanto para o teor de sólidos solúveis, quanto para o sabor, evidenciou uma tendência para uma distribuição simétrica, semelhante à uma curva de distribuição normal.

As classes para SS variaram de 2,0 a 7,4 °Brix, tendo maior frequência de genótipos para as duas famílias na classe intermediária de 4,5 - 5,2 °Brix, sendo composta por 20,1% de indivíduos na família 1 e 23,4% na família 2 (Figura 4 A e B). Para o sabor dos frutos, as classes tiveram uma amplitude de 3,3 a 29,1, demonstrando um padrão de distribuição altamente simétrico e com alta frequência de genótipos com valores superiores a 10 (Figura 4 C).

Tabela 10- Efeito do desdobramento das gerações (P₁, P₂, F₁, F₂, RC₁ e RC₂) para as variáveis Sólidos solúveis (SS) e Sabor (relação SS/AT) e estimativas dos parâmetros genéticos herdabilidade no sentido restrito (\hat{h}_r^2), heterose % (\bar{H}), heterobeltiose (Hb) e número de genes nas respectivas famílias para as variáveis SS e Sabor e percentagem da variação explicada pelos efeitos aditivos (\hat{a}), dominante (\hat{d}) e das interações epistáticas (\hat{aa} , \hat{ad} , \hat{dd}) para cada família. Ponta Grossa, 2019.

Gerações	Sólidos solúveis (°Brix)		Sabor (SS/AT)		Massa de fruto (g)	
	Família 1	Família 2	Família 1	Família 2	Família 1	Família 2
	Grape x Salada	Grape x Rin	Grape x Salada	Grape x Rin	Grape x Salada	Grape x Rin
P ₁	7,62 a	7,60 a	16,56 a	17,57 a	15 e	15 e
P ₂	2,52 d	3,82 e	7,40 c	9,15 d	250 a	220 a
F ₁	4,57 c	5,13 c	16,29 a	12,44 b	39 c	36 c
F ₂	4,47 c	4,99 c	15,47 a	12,34 b	42 c	39 c
RC ₁	5,27 b	6,01 b	17,39 a	16,19 a	25 d	24 d
RC ₂	4,16 c	4,36 d	12,85 b	11,07 bc	87 b	69 b
Estimativas	Família 1	Família 2	Família 1	Família 2		
	Grape x Salada	Grape x Rin	Grape x Salada	Grape x Rin		
\hat{h}_r^2 (%)	17,38	17,48	77,68	68,63		
\bar{H} (%)	-9,83	-10,73	36,79	-6,65		
Hb (%)	-39,97	-33,58	-1,28	-28,99		
Nº de genes	20,87	30,55	16,54	9,68		
Efeito	Percentagem de Variação (%)					
	Família 1	Família 2	Família 1	Família 2		
M	12,53	37,79	33,36	18,61		
\hat{a}	78,49	60,49	65,11	71,05		
\hat{d}	0,14	0,01	0,68	2,97		
\hat{aa}	0,84	0,94	0,52	3,42		
\hat{ad}	7,88	0,74	0,00	1,21		
\hat{dd}	0,09	0,30	0,31	2,71		

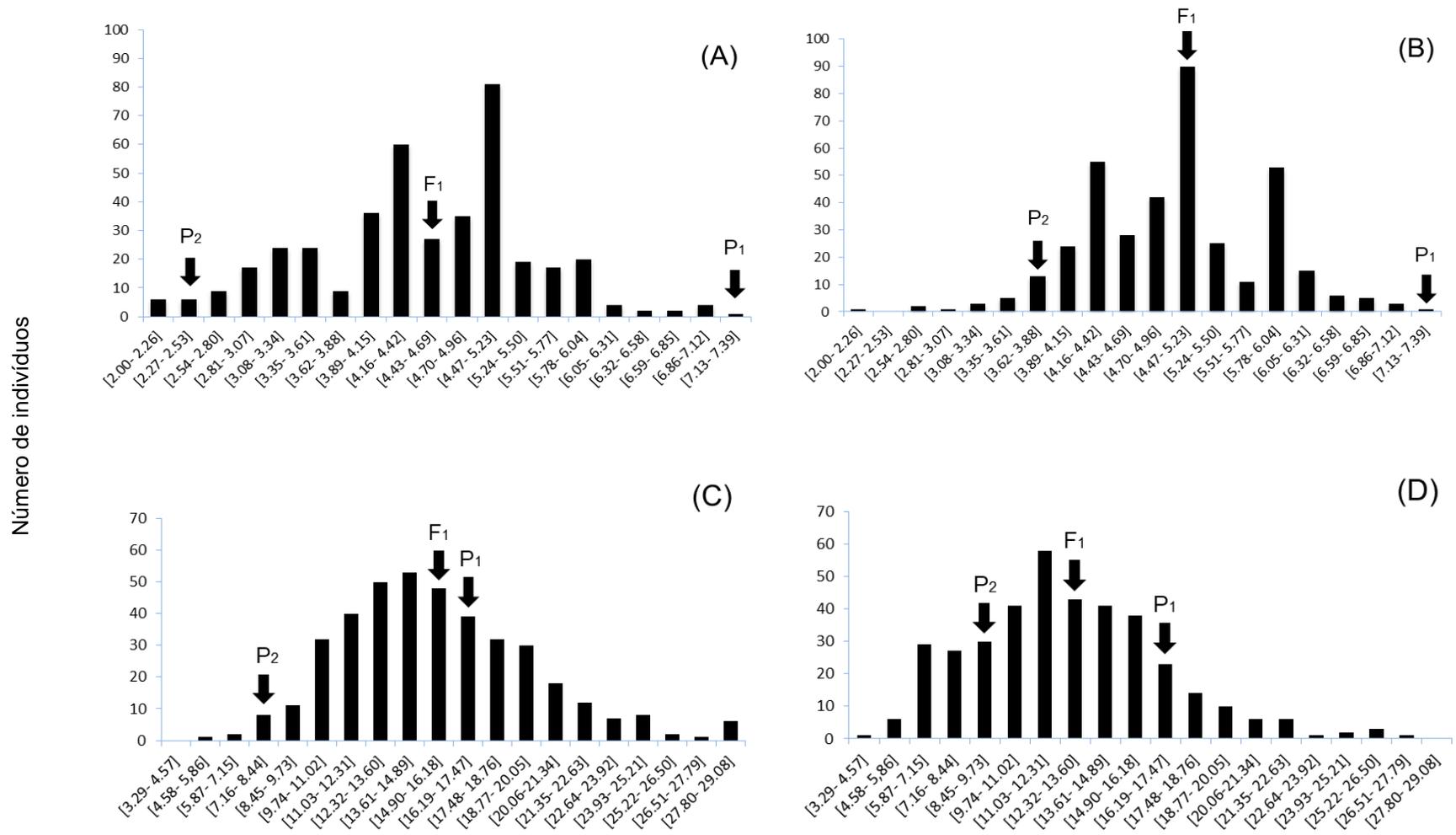
* Médias seguidas de mesma letra minúscula na coluna não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade

A geração F_2 da família 1 (Grape x Salada), evidenciou 86,5% dos indivíduos com relação SS/AT superior a 10, classificando-os como frutos saborosos. Na família 2 oriunda do cruzamento Grape x *Rin*, 64,7% dos indivíduos apresentaram relação SS/AT superior a 10, demonstrando o potencial dos genitores utilizados na obtenção de progênies com qualidade de sabor associado a firmeza da polpa (dados não apresentados) e sabor dos frutos (Figura 4 D).

Os coeficientes estimados da herdabilidade no sentido restrito (\hat{h}_r^2) para o teor de sólidos solúveis foram de 17,3 e 17,4% para as famílias 1 e 2, respectivamente (Tabela 10). As estimativas de heterose percentual foram negativas, com valores médios de - 9,8 e - 10,7%, enquanto a heterobeltiose percentual (Hb) foi de - 39,9% para a família 1 e de - 33,5% para a família 2. A estimativa do número de genes efetivos foi bastante elevada para o teor de sólidos solúveis, de 20,9 para a família 1 e de 30,6 genes família 2 (Tabela 10).

Para o sabor dos frutos os coeficientes de herdabilidade no sentido restrito (\hat{h}_r^2) foram de 77,7 e 68,6% para as famílias 1 e 2 (Tabela 10). A estimativa da heterose evidenciou valor positivo de 36,7 para família 1 (Grape x Salada) e negativo de - 6,6% para a família 2 (Grape x *Rin*). A heterobeltiose percentual foi negativa para duas famílias analisadas, com estimativas de - 1,2 e - 28,9%. O número estimado de genes envolvidos no controle genético do sabor do fruto de tomate foi de 16,5 e 9,6 para as famílias 1 e 2, respectivamente (Tabela 10).

Figura 4- Distribuição de frequência (%) dos indivíduos da geração F₂ em cada classe de sólidos solúveis nas famílias segregantes (A) Grape x Salada e (B) Grape x Rin e em cada classe de sabor (SS/AT) nas famílias segregantes (C) Grape x Salada e (D) Grape x Rin. Ponta Grossa, 2019.



6. DISCUSSÃO

6.1 SCREENING DOS ACESSOS DE TOMATE

O tomate está entre as hortaliças de maior valor comercial no mundo, entretanto é alvo de insatisfação dos consumidores por apresentar no mercado variedades modernas com baixa concentração de açúcar, ácidos e compostos voláteis ligados ao sabor (TIEMAN, 2017). Quanto mais doce o fruto, mais agradável se torna na preferência dos consumidores, sendo assim, a doçura é uma característica importante nos programas de melhoramento de tomate principalmente do segmento Grape (SCHWARZ et al., 2013; MACIEL et al., 2015).

Além do teor de açúcar, outro fator importante para a determinação da qualidade gustativa é a relação de sólidos solúveis por ácidos tituláveis, que caracteriza o sabor do fruto. Segundo Jones e Scott (1983) através do modelo de covariâncias para o sabor dos frutos de tomate, os autores identificaram SS como principal contribuinte nos atributos de sabor, com 59% da covariância para SS e 41% para AT, afirmando assim, que elevados teores de açúcares associado a um elevado teor de ácidos são reconhecidos como o melhor sabor. Por outro lado, alto teor de ácido e baixo teor de açúcar resulta em frutos de sabor ácido, enquanto elevado teor de açúcar e baixo teor de ácido proporciona frutos de sabor suave. Rosa et al. (2011) propuseram a relação entre o teor de açúcar e a acidez titulável como parâmetro ideal para estimar o sabor dos frutos de tomate visando aumento da qualidade organoléptica. Para os autores, se a relação for superior a 10 indica frutos de alta qualidade. A relação tem sido amplamente utilizada para a caracterização do sabor em diversos estudos (RIPOLL et al., 2016; BERTIN; GENARD, 2018).

Nesse contexto o conhecimento da qualidade gustativa das linhagens modernas de tomate, assim como dos acessos selvagens que apresentam elevado potencial para o teor de sólidos solúveis (°Brix) e sabor (relação SS/AT), podem auxiliar na escolha de parentais contrastantes para o estudo de herança de características complexas e pouco exploradas como o teor de açúcar e o sabor do fruto de tomate, auxiliando aos programas de melhoramento genético e contribuindo para a melhoria na qualidade dos frutos de genótipos modernos.

A quantidade de açúcar presente nos frutos pode ser determinada através do teor de sólidos solúveis por meio do °Brix. No tomate Indústria o açúcar é fator

determinante para a identificação do ponto ideal de colheita e qualidade dos frutos. Neste segmento, o alto teor de SS é desejado, pois favorece os processos fermentativos atendendo a exigência da indústria, fazendo com que o melhoramento da cultura preconize o aumento dos teores de açúcar. No cultivo de tomates de consumo *in natura* apenas os tipos Grape e Cereja utilizam a medição do açúcar rotineiramente pelos programas de melhoramento genético.

Resende e Costa (2000) ao avaliar o teor de sólidos solúveis em 18 cultivares de tomate Indústria relatam a amplitude de 4,3 a 6,1 °Brix para o segmento, evidenciando a alta variação no teor de sólidos solúveis mesmo nas cultivares modernas de tomate Indústria.

A avaliação do °Brix no tomate não possui parâmetro específico de valor (máximo ou mínimo) para o teor de açúcar presente nos frutos, sendo, portanto, de consenso que elevados teores de SS resultam em frutos mais doces. Desta forma, com base na amplitude observada por Resende e Costa (2000) foi estabelecido como métrica para a determinação dos teores de açúcar no presente estudo, valores superiores a 4,3 (SS) como indivíduo de elevado °Brix. A partir da definição deste parâmetro, foi observado que 20,7% dos acessos avaliados evidenciaram elevado °Brix, dos quais 54,5% do tipo Selvagem e 45,5% do tipo Grape.

O segmento de tomate Grape é considerado o grupo varietal de maior concentração de açúcar, contudo, no presente trabalho foi observada variação de 2,4 a 9,3 °Brix dentro do grupo, corroborando com Maciel et al. (2015), que relataram valores baixos de 1,18 para o tomate tipo cereja. Esta grande variação nos mini tomates pode estar correlacionada ao melhoramento empregado para cada acesso, pois o alto teor de açúcar em linhagens comerciais é dependente do melhoramento genético utilizado, focado na seleção artificial materiais mais adocicados; em materiais onde não houve seleção para esta característica os frutos apresentam baixo °Brix.

Para o sabor do fruto a relação $SS/AT = 10$ é determinante no equilíbrio entre açúcares e ácidos, expressando a alta qualidade gustativa dos frutos de tomate quando os valores medidos são superiores a esta relação. Na análise de médias foi demonstrado que 39,1% dos acessos de tomate apresentaram relação de sabor superior ao índice, sendo 50% destes pertencentes ao segmento Grape; 27,7% Salada e 22,2% do tipo Saladete.

A análise de médias para sólidos solúveis e sabor dos 53 acessos revelaram diferenças significativas entre eles, possibilitando a identificação de grupos de acordo

com quantidade de açúcar presente. O acesso 53 (*Solanum seaforthianum*), espécie diploide $2n = 2x = 30$ (JAGATHEESWARI, 2014) apresentou o maior teor de sólidos solúveis, destacando-se na utilização como fonte de alelos favoráveis para o aumento do teor de açúcar e sabor dos frutos. De acordo com Shammai et al. (2018) muitos tomates do tipo selvagem apresentam potencial de utilização dentro dos programas de melhoramento do tomate moderno com o intuito de reverter o gargalo genético ocorrido no processo de domesticação. Além disso, podem servir como fontes de novos alelos, visando a melhoria de aspectos específicos da cultura como resistência à estresses bióticos e abióticos e, ainda, na melhoria da qualidade do sabor dos frutos. Estes autores demonstraram que as espécies selvagens *Solanum habrochaites* e *Solanum cheesmaniae* são fonte de variabilidade genética para o açúcar do fruto, devido aos altos níveis de expressão do gene *fgr* responsável pela codificação do transportador de efluxo de glicose, localizado na membrana plasmática, o qual reduz os níveis de glicose do fruto e conjuntamente aumentam os níveis de frutose, possibilitando a obtenção do sabor doce já que a frutose é duas vezes mais doce do que a glicose.

A exploração do gene *fgr* em cultivares modernas de tomate resultaria na introgressão da frutose, que é um fator importante na qualidade do sabor em frutos de tomate. O aumento no teor de açúcar e acúmulo de sacarose através da introgressão de tomates do tipo selvagem também foi observado por Chetelat et al. (1995); Hadas et al. (1995) e Schaffer et al. (1998).

A partir do conjunto de amostras analisadas, destaca-se o acesso 3 (Grape), com o maior teor de sólidos solúveis e sabor. O teor de sólidos solúveis de 8,38 °Brix observado para este genótipo foi 15,7% superior à segunda melhor linhagem (acesso 2) para a mesma característica. Este teor foi próximo ao valor relatado por Maciel et al. (2015) ao analisar o teor de sólidos solúveis em 42 acessos de tomate do tipo cereja. Quanto ao sabor, o acesso 3 permaneceu isoladamente no grupo superior, evidenciando elevada relação SS/AT.

De acordo com Sánchez-Rodríguez (2019) um fator importante na preferência dos consumidores é a elevada relação SS/AT, pois esta determina a qualidade dos frutos de tomate. Desta forma, o acesso 3 demonstrou superioridade, apresentando potencial para ser utilizado como parental de alto teor de açúcar e sabor na formação de populações segregantes para características determinantes da qualidade dos frutos de tomate.

O parâmetro de colheita utilizado (100% vermelho) no presente trabalho pode ter interferido negativamente no resultado das características organolépticas para o segmento Indústria. Para o tomate Indústria a colheita comercial é realizada quando os frutos estão passados “emborrachados”, o qual proporciona um maior acúmulo de açúcar. Desta forma, o pior desempenho no conjunto de genótipos avaliados pode ser observado para o acesso 36 (Indústria), isolado no grupo inferior para as duas variáveis. O baixo °Brix para o tomate Indústria não é desejado, pois o açúcar é de extrema importância para a indústria processadora, o qual tem seu rendimento industrial aumentado em média 10 a 20% para cada °Brix incrementado em relação ao valor presente híbrido (CLEMENTE, 2012). No Brasil, os tomates híbridos do tipo Indústria, líderes no mercado, apresentam valores na faixa de 3,6 a 5,5 °Brix.

A colheita de tomates do tipo indústria é realizada quando mais de 80% dos frutos estão completamente maduros (SILVA; GIORDANO, 2000), obtendo desta forma, uma maturação avançada no primeiro e segundo cacho até o momento da colheita, fazendo com que a concentração de açúcar se torne elevada mediante ao prolongado período de maturação. Neste contexto, o baixo valor obtido nas linhagens indústria pode estar relacionada ao período de colheita padrão utilizada no presente estudo, respeitando apenas a obtenção de três frutos completamente vermelhos.

O segmento Salada apresentou baixos teores de SS e sabor, sendo que a variação observada foi de 2,23 à 3,36 para o teor de sólidos solúveis de 5,87 à 11,15 para a relação SS/AT; onde os acessos 15, 19, 20 e 23 demonstraram os menores valores para as duas características avaliadas. Estes resultados refletem a necessidade de melhorias na qualidade gustativa deste grupo varietal, que é consumido *in natura*, ou seja, diretamente dependente da preferência dos consumidores e detém aproximadamente 55% do mercado brasileiro (ALVARENGA, 2013).

A estimativa de parâmetros genéticos através dos componentes de variância fenotípica possibilita aos melhoristas conhecer a base genética do germoplasma sob seleção, bem como prever ganhos genéticos para as características de interesse agrônomo no processo de seleção artificial. A magnitude dos parâmetros estimados indica para a amostra de genótipos a possibilidade de sucesso na obtenção de populações melhoradas bem como situação favorável para a seleção (VENCOVSKI, 1987).

A avaliação do teor de sólidos solúveis (°Brix) e sabor (SS/AT) para a amostra de 53 acessos, possibilitou conhecer a variabilidade genética para os dois caracteres, bem como prever o sucesso seletivo no desenvolvimento de populações melhoradas de tomate.

A estimativa dos parâmetros genéticos para teor de sólidos solúveis e sabor, evidenciaram o predomínio da variância genética ($\hat{\sigma}^2_g$) sobre a variância ambiental ($\hat{\sigma}^2_e$), demonstrando grande variabilidade genética entre os acessos estudados. Semelhantemente, Georgelis et al. (2006) ao avaliarem duas cultivares de tomate em diferentes estações do ano, observaram baixa participação do ambiente na quantificação dos teores de sólidos solúveis nos frutos.

A superioridade da variância genética em relação a variância ambiental demonstra que as características em estudo estão associadas a presença de genes, indicando que a seleção artificial pode ser realizada de forma efetiva para as duas características avaliadas (Tabela 4).

A herdabilidade é um dos parâmetros genéticos que mais contribui para o trabalho do melhorista, pois fornece informação da variância genética sobre a variância fenotípica, através do nível de correspondência entre o fenótipo e o valor genético (RAMALHO et al., 2012). Através das estimativas dos coeficientes de herdabilidade no sentido amplo (\hat{h}^2_a) foi possível confirmar o predomínio do componente genético associado a variabilidade genética do teor de sólidos solúveis e sabor em diferentes acessos de tomate. Para o teor de sólidos solúveis a herdabilidade foi superior a 87%, corroborando com resultados obtidos por Xu et al. (2012) ao avaliarem uma população composta de 188 acessos, formados de três grupos varietais distintos, *S. lycopersicum*, *S. lycopersicum* var. *cerasiforme*, e *S. pimpinellifolium*.

O coeficiente de variação genética (CVg) e o quociente \hat{b} são utilizados para quantificar a variabilidade genética de uma população, para fins de melhoramento (SANTOS; NASPOLINI, 1986). O quociente \hat{b} é dado pela relação entre os coeficientes de variação genética e ambiental, indicando assim a possibilidade de sucesso com a seleção artificial. Valores do quociente \hat{b} próximos de 1, indicam que o componente genético está mais efetivo sobre o caráter avaliado do que o componente ambiental (CRUZ, 2010).

Por meio da estimativa do quociente \hat{b} e CVg foi possível quantificar a proporção da variabilidade genética nos acessos de tomate estudados. As estimativas do quociente \hat{b} foram de 5,2 para sólidos solúveis e 3,2 para sabor, com coeficiente de variação genética de 50,8 e 34,3%, respectivamente. Desta forma, os valores evidenciaram a maior contribuição genética em relação ambiental para as duas características analisadas.

As estimativas do coeficiente de variação genética (CVg) permitiram confirmar a existência de variabilidade genética para o teor de SS e sabor nos 53 acessos compostos por quatro grupos varietais distintos e sete espécies selvagens, evidenciando condições favoráveis para o processo de seleção artificial buscando a melhoria da qualidade gustativa dos frutos de tomate.

6.1.1 Dissimilaridade genética

A genotipagem baseada no marcador AFLP foi uma ferramenta eficiente para a avaliação da diversidade genética entre genótipos de tomate. Os resultados alcançados conseguiram revelar o polimorfismo presente entre os acessos de tomate na caracterização genética dos indivíduos e sua relação com o fenótipo SS. Com a utilização de seis combinações de *primers* foi detectado elevado polimorfismo (92,25%) entre os 53 acessos, composto de 46 acessos de *S. lycopersicum* e sete acessos selvagens, evidenciando uma pronunciada divergência genética entre eles. O elevado polimorfismo a partir do marcador AFLP, sugere presença de variabilidade genética entre os acessos analisados. Park et al. (2004) ao genotiparem 74 acessos de tomate através do marcador AFLP com os *primers EcoRI* e *PstI*, observaram em cultivares elite modernas e espécies selvagens apenas 9,7% de polimorfismo. Resultados semelhantes para o número reduzido de polimorfismo foi observado por Williams e Clair (1993) através do marcador RAPD em dezenove acessos de cultivares modernas e selvagens de tomate.

A baixa percentagem de polimorfismo em cultivares de tomate está relacionada com o germoplasma utilizado, o qual pode compartilhar do mesmo pedigree. No presente trabalho a utilização de espécies selvagens, ampliou o número de fragmentos polimórficos e a distância genética devido as diferenças genéticas e fenotípicas em relação as linhagens de *S. lycopersicum*. Contudo, Chen et al. (2009) ao avaliarem 216 linhagens elites, híbridos e cultivares de tomate através do marcador

SSR (*Simple Sequence Repeats*), observaram 72,3% de polimorfismo entre os acessos utilizados, demonstrando que a alta percentagem de polimorfismo é dependente do material genético utilizado mesmo na ausência de espécies selvagens.

Para a formação dos grupos baseados nos índices de dissimilaridade através do dendograma foi observada correlação cofenética de 0,99, demonstrando que o dendograma reproduziu de maneira satisfatória a formação dos grupos de acordo com os dados contidos na matriz. Dentre os genótipos avaliados, os mais distantes foram os acessos 51 e 53 (selvagem), com distância de 0,42 enquanto os acessos 2 e 3 foram os mais similares, com distância genética de apenas 0,02 (tipo Grape).

A partir da linha de corte a 23% de dissimilaridade que determina o número de grupamentos, foram obtidos 3 grupos, sendo o G I formado por 22,7% de tomates do segmento Grape, estando presente no grupo os quatro acessos que se destacaram para alto teor de °Brix e sabor; 22,7% de tomates do segmento Salada; 22,7% do tipo Indústria e 31,81% do segmento Saladete. O G II foi formado pelo acesso *Rin*; 8,3% de tomates do tipo Grape; 33,3% do Salada, 41,6% do Indústria e 8,3% do segmento Saladete. O G III composto de 100% de tomates do segmento Grape e 14 acessos mantiveram-se isolados. Dos acessos isolados, 50% foram exclusivos do tipo selvagem; sendo possível observar a grande dissimilaridade genética entre os selvagens em comparação com os acessos constituídos por linhagens do grupo *Solanum lycopersicum*.

A grande dissimilaridade genética entre espécies selvagens de *Solanum* em comparação com a espécie *Solanum lycopersicum* é esperada, por apresentarem características fenotípicas e genotípicas muito distintas, obtendo assim elevado polimorfismo (AGUILERA, 2011).

De acordo com Singh et al. (2018) o conhecimento fenotípico e genético é importante para a manutenção do germoplasma em instituições agronômicas, pois este permite não apenas a introdução de materiais com divergência genética, mas ajuda a manter características genotípicas, morfológicas e agronômicas.

Pela análise de agrupamento obteve-se a separação dos acessos de tomate em três grupos principais. O grupo I concentrou o maior número de acessos com alto teor de SS associado a menor dissimilaridade genética entre indivíduos, com média de 3,4 (SS). Neste grupo também foi alocado o acesso 3 (Grape) que obteve destaque para alto teor de açúcar e sabor. Os grupos II e III apresentaram valores próximos para sólidos solúveis totais com 2,72 e 2,80, respectivamente.

Dentro do grupo de menor SS (GII), foi possível observar o acesso 24, *Rin* (*ripening inhibitor*) equidistante ao acesso 20 (salada) demonstrando baixa dissimilaridade genética entre eles, evidenciando a reduzida concentração de açúcar e sabor em ambos acessos. Por meio da análise de médias para os caracteres SS e sabor associado a análise de dissimilaridade genética foi possível observar que tomates mutantes para o processo de amadurecimento apresentam baixa qualidade organoléptica. De acordo com Alvarenga (2013) os mutantes para inibição do amadurecimento são inutilizados comercialmente, no entanto, muito utilizados rotineiramente em blocos de cruzamento dentro dos programas de melhoramento genético do tomateiro, para a obtenção dos chamados tomates longa vida.

6.2 HERANÇA DO TEOR DE SÓLIDOS SOLÚVEIS E DO SABOR

As características de qualidade dos frutos de tomate, principalmente aquelas relacionadas aos componentes do sabor, são muito importantes na escolha pelos consumidores. Em razão disso, estas têm se tornado alvo para a seleção nos programas de melhoramento genético da cultura. Dentre elas, o conteúdo de sólidos solúveis (concentração de açúcar) e a acidez titulável são as mais utilizadas, uma vez que possibilitam determinar a intensidade do sabor nos frutos (CAUSSE et al., 2003; TIEMAN et al., 2017; KIMBARA et al., 2018).

A qualidade dos frutos de tomate é afetada por fatores como, aparência, sabor, aroma e textura (VICKENS, 1977; CAUSSE et al., 2001). Contudo, a percepção do sabor é determinada basicamente por três componentes principais como o açúcar, os ácidos e os compostos voláteis presentes nos frutos (MONTEIRO et al., 2008). Os voláteis são os compostos de menor representatividade na qualidade organoléptica, devido ao grande número de componentes, associado à baixa concentração dos mesmos nos frutos de tomate (TIEMAN et al., 2017). Os açúcares (glicose e frutose) representam mais de 65% da matéria seca do fruto e os ácidos mais de 15% (KADER, 2008), tornando a quantificação dos teores de açúcar e ácidos o melhor parâmetro para avaliação do sabor.

A análise de correlação linear possibilita a predição dos efeitos em uma determinada característica quando outra está correlacionada. Deste modo, a observação da magnitude e o sentido das relações entre dois caracteres, permite avaliar a viabilidade da prática da seleção artificial indireta, onde em alguns casos pode levar a rápido progresso de seleção do caráter desejado (CRUZ et al., 2004).

Os resultados não evidenciaram correlação significativa entre as características sólidos solúveis, sabor e acidez titulável. De acordo com Klee (2018) o sabor é afetado principalmente pelo acúmulo de açúcar e ácidos. Entretanto, para cada uma destas características existem vários genes candidatos, que afetam diferentemente o metabolismo do fruto para a expressão do caráter, aumentando assim, o grau de complexidade metabólica da relação SS/AT em frutos de tomate. Wu et al. (2012) ao estudar a herança dos componentes químicos que compõem os ácidos e açúcares em duas populações oriundas de cruzamentos recíprocos entre genitores contrastantes para as características de qualidade do pessegueiro, durante dois anos consecutivos, observaram através da grande interação entre os componentes, que a correlação entre açúcares e ácidos podem corresponder a ligações genicas entre os locos que controlam as características ou a efeitos genéticos pleiotrópicos.

A análise de correlação entre massa de fruto dos indivíduos que compõem as gerações em estudo em relação aos teores de SS e SS/AT em cada planta avaliada dentro das famílias 1 e 2, demonstrou ausência de correlação entre os caracteres, evidenciando que o tamanho do fruto não refletiu diretamente em alterações na quantidade de açúcar presente na população estudada. Resultados similares foram relatados por Souza et al. (2012) ao observarem em cinco linhagens homozigotas de tomate e seus respectivos F_1 's a ausência de correlação entre o teor de sólidos solúveis e a acidez titulável com o massa de frutos.

Para conhecer a herança de uma característica é de extrema importância a utilização de parentais contrastantes nos cruzamentos. Quanto maior a divergência genética entre os genitores para a característica em estudo, mais precisa é a estimativa da contribuição efetiva dos alelos para as gerações filiais e gerações de segregação (LORENCETTI et al., 2006).

A partir da avaliação das variáveis sólidos solúveis e sabor (SS/AT) em 53 acessos de tomate, foi possível selecionar linhagens contrastantes para ambas as características, possibilitando a formação de duas famílias distintas (Grape x Salada) e (Grape x *Rin*) com suas respectivas gerações de segregação. Desta forma, se torna possível compreender o controle genético envolvido na qualidade do sabor e do teor de sólidos solúveis em frutos de tomate.

Para a família 2 (Grape x *Rin*) foi possível entender a herança genética do teor de sólidos solúveis e sabor, com a incorporação de genótipos mutantes ao amadurecimento dos frutos como o tipo “*Rin*” (*ripenning inhibitor*) como genitor no

cruzamento. Como esperado, o melhor desempenho para sólidos solúveis e sabor foi demonstrado para o parental Grape. Por outro lado, para os parentais Salada e *Rin*, os valores foram muito inferiores, indicando uma baixa qualidade organoléptica para estes dois grupos varietais. Estes resultados corroboram com os obtidos por Jones (1986) e Causse et al. (2003) os quais demonstraram que os tomates do segmento Grape apresentaram em média ácidos tituláveis e concentração de açúcar muito superior ao segmento Salada, onde a concentração de açúcar é baixa e a quantidade de ácidos é alta.

Na cultura do tomate a heterose ou vigor do híbrido é explorada comercialmente em grande escala. Para os programas de melhoramento da cultura é de extrema importância o desempenho da geração F_1 , e a identificação de genitores que possuam alta capacidade de transmitir genes das características desejáveis, já que a geração F_1 resulta da contribuição de 50% dos alelos de cada parental utilizado. O desempenho fenotípico do teor de sólidos solúveis na geração F_1 da família 1 (Grape x Salada) assim como, na família 2 (Grape x *Rin*) apresentaram desempenho intermediário às linhagens parentais na análise do sabor, indicando predomínio da ação gênica aditiva no controle genético deste caráter (RAMALHO et al., 2012). O valor obtido para SS nas gerações F_1 's de ambas as famílias foram superiores a 4,5 °Brix, os quais, segundo Kader et al. (2002), estão acima do valor mínimo exigido para que sejam considerados frutos de alto °Brix. Este valor também é esperado em tomates do segmento Indústria, onde o açúcar é componente de maior importância para o processamento.

As duas gerações F_1 's se destacaram para o sabor, uma vez que apresentaram valores superiores ao indicador de qualidade, que segundo alguns autores é dada pela relação $SS/AT > 10$ (KADER et al., 1978; JONES & SCOTT, 1983; SOBREIRA et al., 2010). A geração F_1 da família 1 (Grape x Salada) não apresentou diferença estatística em relação ao melhor parental (Grape), e na família 2 a geração obteve valor intermediário as linhagens parentais. Neste contexto, os resultados evidenciaram a melhoria da qualidade do sabor dos híbridos através da incorporação de alelos de sabor presente em tomates tipo mini, por meio de cruzamento com tomates de maior tamanho que não possuam esta qualidade organoléptica.

A média das gerações F_2 's foi semelhante às médias obtidas nas gerações F_1 's, não diferindo estatisticamente. O padrão de distribuição de frequência dos indivíduos da geração F_2 nas famílias 1 e 2 para as duas características analisadas

pressupõe que a herança destes caracteres seja quantitativa, possivelmente pela presença de vários alelos associados ao melhor sabor e teor de açúcares na linhagem parental do tipo Grape. A presença de uma distribuição de frequência simétrica reforça a possível ação gênica aditiva no controle genético da relação SS/AT (sabor). Entretanto, para o teor de sólidos solúveis a distribuição foi mais assimétrica, podendo estar associado a possíveis erros aleatórios na coleta dos dados ou mesmo do efeito ambiental associado a expressão fenotípica desta característica.

A interação alélica para o teor de SS na cultura do tomate é relatada por muitos autores como um efeito epistático, no qual a interação entre genes em locus distintos atua sobre a característica quantidade de açúcar presente no fruto (CAUSSE et al., 2007; AKTHAR et al., 2013; TIEMAN et al., 2017). Por outro lado, Rodríguez et al. (2010) estudando a herança do teor de sólidos solúveis em duas famílias oriundas do cruzamento de tomate do tipo Cereja x Salada e Cereja x *Nor (non-ripening)*, observaram padrão de distribuição simétrica para as duas famílias e com interação alélica do tipo aditiva. A discrepância entre os resultados obtidos para o estudo de herança dos sólidos solúveis, podem ser explicados pelas diferenças genéticas entre os germoplasmas utilizados de tomate.

A média de sólidos solúveis para as gerações de retrocruzamento (RC₁ e RC₂) demonstraram desempenho esperado, ou seja, quando o cruzamento envolveu a linhagem de alto teor de SS (Grape), a média da geração RC₁ tendeu ao maiores valores de SS. No RC₂, cruzamentos com as linhagens de baixo teor de açúcar (Salada ou *Rin*), a média da geração foi intermediária aos parentais e inferior às gerações F₁'s.

Para o sabor as médias da geração RC₁ foram estatisticamente semelhantes ao genitor de melhor sabor, confirmando o potencial do parental Grape como fonte de alelos para melhor qualidade dos frutos. De acordo com Causse et al. (2001, 2002) os tomates tipo mini (Grape e Cereja) são identificados como os tipos com melhor sabor, com frutos ricos em ácidos e açúcares.

O tamanho do fruto é uma das características mais importantes na comercialização de tomates *in natura*, sendo que os frutos grandes despontam na preferência pelos consumidores. Os tomates mini (Grape e Cereja) apresentam alta qualidade organoléptica (sabor), obtida através de programas de melhoramento genético com foco na qualidade de fruto. Neste contexto, os tomates do tipo mini possuem potencial de utilização como genitor em cruzamentos específicos para

melhoria da qualidade de tomates do segmento salada, atuando como doador de alelos importantes para o aumento da qualidade dos frutos na cultura do tomate. Entretanto, a elevação do teor de açúcar nas gerações filiais, características não desejáveis podem ser transmitidas conjuntamente com os alelos de interesse através do efeito da ligação genica (GEORGELIS, 2002), onde o teor de açúcar tem correlação negativa com o tamanho dos frutos.

McGillinary e Clemente (1956) observaram que as linhagens de tomate com frutos grandes apresentavam reduzida quantidade de sólidos solúveis em comparação com linhagens de frutos pequenos, demonstrando que os sólidos solúveis são inversamente correlacionados com o tamanho dos frutos na cultura do tomate. Relataram também efeitos genéticos pleiotrópicos para as características tamanho de fruto e açúcar, ou seja, um único gene podendo provocar diversos efeitos no metabolismo da planta. A observação da maior concentração de açúcares em frutos pequenos foi confirmada por Goldman et al. (1995) e Saliba- Colombani et al. (2001).

A redução no tamanho dos frutos entre as gerações de segregação foi observada no presente estudo através da obtenção do valor de massa dos frutos quando comparados com a média dos parentais de maior tamanho, Salada e *Rin*. Vale ressaltar que o massa dos frutos nas gerações F_1 's foram superiores em mais de 50% quando comparadas ao parental Grape, apresentando teor de sólidos solúveis e sabor muito próximo ao melhor parental. As características fenotípicas formato de fruto, coloração e tamanho do tomate obtidos nas gerações F_1 's (dados não apresentados), assemelham-se com os tomates do tipo Cluster, que se caracterizam pelo tamanho intermediário, formato redondo e sabor diferenciado.

6.2.1 Controle genético dos sólidos solúveis

Compreender a herança genética do sabor (SS/AT) em populações segregantes de tomate permite direcionar os programas de melhoramento visando ampliar a base genética do sabor importante para a qualidade dos frutos em germoplasma moderno, bem como aumentar a eficiência com a seleção artificial através da escolha de métodos de seleção que potencializem os ganhos genéticos dentro dos programas de seleção artificial. No presente trabalho as médias das gerações foram analisadas segundo o modelo completo de Mather e Jinks (1971),

com o intuito de conhecer a variabilidade genética das populações e determinar o padrão de herança e a ação gênica envolvida no teor de SS e sabor nos frutos de tomate.

O parâmetro genético de maior importância dentro dos programas de melhoramento de plantas é a herdabilidade no sentido restrito, pois é a proporção da variabilidade fenotípica devida aos efeitos genéticos aditivos. Sendo a porção herdável da variância genética, a qual permite a predição de ganhos genéticos com a seleção artificial (CARVALHO et al., 2001).

Para o teor de sólidos solúveis foi observada baixa estimativa da herdabilidade no sentido restrito para as duas famílias segregantes. Resultados semelhantes foram relatados por Kimbara et al. (2018), os quais estimaram herdabilidade no sentido restrito de 16,7% ao avaliar os sólidos solúveis em 108 RILs (Recombinant Inbred Lines ou linhagens endogâmicas recombinantes) oriundas do cruzamento de duas linhagens de *S. lycopersicum* (Salada x beefsteak), sendo o tomate “beefsteak” o parental com melhor qualidade organoléptica dos frutos, com alto teor de SS e acidez titulável.

Rodríguez et al. (2010), analisaram a ação gênica do teor de sólidos solúveis em cruzamentos de *S. lycopersicum* var. *cerasiforme* (Cereja selvagem- Ce) x *S. lycopersicum* (Salada- Ca) e Cereja x *nor* (*non-ripening*). Os autores demonstraram efeitos genéticos aditivos explicando a maior parte da variância genética, com herdabilidade no sentido restrito de 93% para família (Ca x Ce). Na família (Ce x *nor*) os autores relataram efeitos genéticos de desvios de dominância explicando a variância genética e com efeito pleiotrópico do gene *nor* (*no-ripening*) impossibilitando a obtenção do parâmetro de herdabilidade para os sólidos solúveis na família segregante.

A alta herdabilidade no sentido amplo para o SS também foi relatado por Georgelis et al. (2006), no cruzamento entre o acesso PI270248, *S. lycopersicum* var. *cerasiforme* (Grape) com uma linhagem Fla. 7833 (Salada), com herdabilidade no sentido amplo de 86%. Diferenças na herdabilidade e na ação gênica podem ser explicados pelo tipo de germoplasma utilizado, ambientes de cultivo durante o desenvolvimento da cultura (CAUSSE et al., 2003) e pelas condições ambientais dos frutos no período pós-colheita (KADER et al., 1978; WHITAKER, 2008).

O emprego de linhagens endogâmicas nos programas de melhoramento de tomate está associado à exploração da heterose ou vigor do híbrido. A heterose é

definida pelo desempenho superior da geração F_1 em relação à média dos seus parentais para uma determinada característica, sendo a estimativa da heterose positiva ou negativa, da geração F_1 em relação a média dos parentais (SILVA, 2002).

As estimativas da heterose percentual foram elevadas grupamentos de dissimilaridade e negativas, com valores próximos entre as duas famílias segregantes. O valor médio do teor de SS para os híbridos tendeu para os genitores Salada e *Rin*, ou seja, °Brix inferior quando comparados com o genitor Grape. A heterobeltiose é a heterose estimada em relação a média do genitor de melhor desempenho, logo, pode-se observar que não houve heretobeltiose positiva para as duas famílias. Apesar da heterobeltiose evidenciar valores negativos de - 39 (família1) e - 33% (família 2), estes confirmam o potencial genético do tomate Grape em transmitir os respectivos alelos responsáveis pelo teor de sólidos solúveis para gerações filiais do cruzamento com o tomate tipo Salada e/ou mutante do tipo *Rin*, proporcionando uma melhoria da qualidade dos frutos de tomate dos híbridos comerciais.

A estimativa do número de genes auxilia ao melhorista na escolha do método de seleção a ser utilizado, bem como fornece indicação do grau de dificuldade para atingir a meta desejada, contudo, como é baseada em uma série de pressuposições genéticas que normalmente não são atendidas integralmente tornando-se apenas um indicativo (LOBO; GIORDANO; LOPES, 2005). Os resultados para sólidos solúveis totais relatados no presente trabalho, indicaram grande número genes envolvidos no controle genético do SS nas famílias segregantes estudadas (Grape x Salada e Grape x *Rin*), reforçando a hipótese de controle genético poligênico para este caráter.

Feng et al. (2015) identificaram no genoma do *S. lycopersicum*, 29 genes responsáveis pelo açúcar nos frutos de tomate, sendo membros da família SWEET (*Sugars Will Eventually Be Exported Transporters*). Os genes foram mapeados em dez cromossomos do tomate, sendo que grande parte destes foram localizados no cromossomo 3, 4 e 6; com apenas um gene localizado no cromossomo 9. Reuscher et al. (2014) também identificaram grande número de genes, com total de 52 genes candidatos a expressão do açúcar nos frutos de tomate. Destes genes identificados, 29 foram efetivamente responsáveis pelo transporte e acúmulo de açúcar nos frutos.

O teor de sólidos solúveis em frutos de tomate é uma característica quantitativa, confirmada por diversos autores. Estudos anteriores fornecem fortes evidências de que o gene *Lin5* identificado no cromossomo 9 do *Solanum lycopersicum* é um componente chave no controle do teor de sólidos solúveis em

frutos de tomate (FRIDMAN et al., 2004; BAXTER et al., 2005). A expressão deste gene codifica para uma invertase celular do aminoácido asparagina para o ácido aspártico na posição 366, aumentando diretamente os teores de açúcar nos frutos de tomate (FRIDMAN; ZAMIR, 2003). A expressão deste gene ocorre exclusivamente na transição floral para o fruto, com o transcrito detectável nas pétalas, ovário e nos frutos pequenos, mas não nos grãos de pólen.

Pesquisas evidenciam o potencial genético da espécie selvagem de tomate, *Solanum pennellii* na utilização como linha de introgressão de sólidos solúveis no fruto. Segundo Fridman et al. (2000) o alelo *Lin 5* de espécies selvagens é mais eficiente que o alelo de espécies cultivadas, devido a substituição de um único nucleotídeo que codifica um resíduo de aminoácido próximo ao sítio de ligação da transferência de frutose (frutosil).

Zanor et al. (2009) a partir de plantas mutantes para o *Lin5*, demonstraram que o silenciamento do gene causa uma queda drástica nos teores de açúcar dos frutos comprovando a importância deste gene para a qualidade dos frutos. Os autores relataram que com a redução do açúcar, ocorreu a inibição da invertase na parede celular, causando um aumento no número de abortos florais. O mesmo gene foi reportado por Tieman et al. (2017) ao identificarem o *Lin5* em 398 acessos (variedades modernas, crioulas e selvagens) e 197 plantas F₂ oriundas do cruzamento de tomate tipo cereja com uma variedade moderna do tipo salada, como principal responsável pela presença de açúcar nos frutos de tomate.

Recentemente, Yuan et al. (2018) demonstraram que havia um segundo gene envolvido na expressão do teor de sólidos solúveis nos frutos de tomate. Os autores identificaram o gene *SIARF10* pertencente à família *ARF* (*Fatores de Resposta a Auxina*) como um gene candidato a incorporação de alelos favoráveis ao fruto adocicado na cultura do tomate. Este gene foi responsável pela síntese de amido durante os estádios iniciais de desenvolvimento dos frutos. Além disto, o gene *SIARF10* atua na elevação dos teores de clorofila, conferindo um aumento na capacidade fotossintética das plantas. O incremento na taxa fotossintética eleva o acúmulo de amido no fruto imaturo, conseqüentemente com o aumento das células durante o desenvolvimento do fruto, o amido acumulado é degradado, disponibilizando o principal produto da atividade enzimática, o açúcar.

A análise genética para o teor de sólidos solúveis totais nas famílias 1 e 2, demonstrou que grande parte da variação foi oriunda dos efeitos genéticos aditivos,

sendo este caracterizado como fator determinante das propriedades genéticas das populações estudadas. O controle genético evidenciado nas famílias segregantes estudadas no presente trabalho corroboram os resultados obtidos por Causse et al. (2003); Georgelis et al. (2006) e Tasisa et al. (2018). A aditividade tem sido umas das principais fontes de variação genética explorada pela maioria dos programas de melhoramento (ISIK et al., 2003), visto que os efeitos genéticos aditivos contribuem de forma mais eficiente quando se busca incrementar a frequência dos alelos favoráveis numa população sob efeito de seleção.

6.2.2 Controle genético do sabor

Os sólidos solúveis (açúcares) e ácidos orgânicos representam mais de 60% da matéria seca do fruto, sendo estes considerados os principais componentes que determinam a qualidade do tomate e a preferência pelos consumidores (GOFF; KLEE, 2006 ; BALDWIN et al., 2008 ; BASTIAS et al., 2011).

A avaliação dos sólidos solúveis como parâmetro de qualidade organoléptica é amplamente utilizada nos programas de melhoramento de tomate, pela facilidade e rapidez na determinação. Entretanto, a percentagem teórica de cada componente, açúcar (50 a 65%), ácidos (13 a 15%) e outros componentes em menor quantidade (compostos fenólicos, aminoácidos, pectinas solúveis, ácido ascórbico e minerais) (BALIBREA et al., 2006; KADER, 2008) não podem ser considerados proporções exatas para a estimativa da quantidade de cada componente presente na polpa do fruto de tomate, pois diferenças na proporção de cada componente modifica de acordo com o material genético utilizado, podendo ser observado genótipos de tomate com baixo (GAUTIER et al., 2008) ou altíssima concentração de ácidos orgânicos (LUENGWILAI et al., 2010), modificando a proporção de cada componente. A diferença na proporção de cada componente do sabor pode ser observada no material mutante (*Rin*), onde o alto °Brix (3%) associado a alta concentração de ácidos totais, inviabiliza o consumo do fruto, pois a elevada acidez em relação ao SS presente no fruto torna a relação SS/AT baixa, evidenciando o sabor desagradável dos frutos.

Sabe-se que os ácidos influenciam na percepção do sabor adocicado dos frutos de tomate (STEVENS et al., 1979), assim como, podem modificar os compostos voláteis do aroma. Dentre os ácidos presentes, o cítrico e o málico são os mais abundantes no tomate (FULTON et al., 2002), sendo o ácido cítrico geralmente superior ao ácido málico. O equilíbrio entre ambos é dependente do genótipo

(DAVIES; HOBSON, 1981). Bucheli et al. (1999) através da identificação da intensidade do sabor de frutos de tomate em 24 variedades comerciais e seis gerações (P₁, P₂ F₁, F₂, RC₁ e RC₂) oriundas do cruzamento do *S. pimpinelifolium* x *S. lycopersicum*, observaram o grande potencial do ácido glutâmico para a característica sabor, podendo este ser utilizado como ferramenta de pesquisa por meio de marcadores moleculares.

De acordo com Fulton et al. (2002) os ácidos estão correlacionados com açúcar, mas de maneira complexa. Os autores observaram que o ácido cítrico demonstrou uma correlação positiva com cada um dos tipos de açúcares identificados nos frutos de tomates (frutose, glicose e sacarose). Enquanto o ácido glutâmico tem correlação positiva com a sacarose e correlação negativa com frutose e glicose. O ácido glutâmico demonstrou menor expressão na percepção da acidez, entretanto, a relação de açúcar / ácido glutâmico, apresentou correlação positiva com o sabor (SS/AT), apontando alta relação entre eles na melhoria da qualidade do sabor nos frutos de tomate. O aumento da concentração do ácido glutâmico foi de 10 a 40 vezes durante o amadurecimento dos frutos (OMS-OLIU et al., 2011).

O sabor do fruto de tomate causa grande impacto na preferência dos consumidores, no entanto, pouco estudo se tem sobre o tema. O conhecimento de parâmetros genéticos e da herança genética correlacionada ao sabor (SS/AT) em frutos de tomate pode auxiliar os programas de melhoramento da cultura que visam a melhoria da qualidade organoléptica dos frutos.

A estimativa da herdabilidade no sentido restrito é expressa pela variância genética aditiva em relação a variância fenotípica total, possibilitando estimar o ganho efetivo no processo de seleção. Para as famílias 1 (Grape x Salada) e 2 (Grape x Rin), as estimativas da herdabilidade foram elevadas, sendo de 77,6 e 68,6%, respectivamente para o sabor. Este resultado indica facilidade no processo de seleção artificial para este caráter dentro dos programas de melhoramento da cultura do tomate, uma vez que os efeitos aditivos contribuem de forma efetiva no incremento da frequência de alelos favoráveis na população sob efeito da seleção.

Informações sobre parâmetros genéticos para sabor são escassos na literatura, contudo, para a acidez titulável é possível encontrar relatos sobre a ação gênica desta característica, uma vez que participa para a relação SS/AT. Tasisa et al. (2018) a partir de cruzamentos dialélicos (7 x 7) de *Solanum lycopersicum*, relataram nas populações, diferenças de 33 a 55% no coeficiente de herdabilidade no sentido

restrito para a acidez titulável, sendo esta variação explicada devido ao efeito dominante do gene sobre a variação do efeito aditivo $(H_1/D)^{1/2} > 1$, evidenciando a presença de alelos de dominância na expressão da característica acidez titulável. Todavia, muitos autores relatam a presença da epistasia do tipo aditivo-dominante como principal efeito genético na característica acidez titulável em frutos de tomate (MATHER; JINKS 1954; KUMAR et al., 2013).

O percentual positivo da estimativa da heterose na família 1 (Grape x Salada), indicaram que a variância das frequências gênicas entre os parentais é suficientemente grande, apresentando valores desejáveis na geração (F_1), sendo estes 36,7% superior à média dos genitores, destacando o potencial da família 1 na obtenção de híbridos de tomate com alta qualidade para o sabor dos frutos. Por outro lado, para a família 2 (Grape x *Rin*) a geração F_1 evidenciou uma redução no sabor em relação a média dos parentais, pois estimou-se uma heterose média de - 6,6%.

A estimativa da heterobeltiose para o sabor demonstrou que nenhuma das famílias estudadas da geração F_1 foi superior ao melhor parental para o sabor (Grape), evidenciado pela melhor relação de sabor (SS/AT). Embora, na geração F_2 foi possível observar indivíduos transgressivos em direção ao parental de melhor sabor (Grape). Na distribuição de frequência são observados 22 e 11% de indivíduos transgressivos com elevado sabor para as famílias 1 e 2, respectivamente. Desta forma, evidencia-se o potencial genético dos cruzamentos Grape x Salada e Grape x *Rin*, na obtenção de populações segregantes que apresentam indivíduos com maior número de alelos desejáveis para o sabor, superiores ao melhor parental (Grape).

Os resultados experimentais indicaram que o controle genético do sabor para as duas famílias segregantes de tomate, é condicionado por um grande número de genes, ou seja, herança poligênica. Kimbara et al. (2018) através do mapeamento de QTLs em 108 RILS intraespecíficos de tomate, mapearam 2 genes (*ta6.1* e *ta11.1*) localizados no cromossomo 6 e 11 como candidatos a acidez titulável (AT) na cultura do tomate. Resultados semelhantes foram observados por Sauvage et al. (2014) ao realizarem análise de associação genética (GWAS) de 163 acessos de tomate. Os autores identificaram SNP's (*Single Nucleotide Polymorphisms*) associados ao teor de ácido málico e cítrico em frutos de tomate localizados nos cromossomos 6 e 7.

No trabalho de mapeamento de QTLs relacionado a acidez em frutos de tomate, Fulton et al. (2001) avaliaram quatro famílias oriundas de retrocruzamentos com as espécies e *L. pimpinellifolium*, *L. hirsutum*, *L. parviflorum* e *L. peruvianum*.

Foram mapeados 102 QTLs associados aos componentes da acidez, sendo 17 para o ácido cítrico, 20 para a glutamina, 21 para ácido málico, 17 para ácidos totais e 27 para o pH. Os autores observaram alta correlação entre os ácidos encontrados nos frutos de tomate, sugerindo a existência de efeitos pleiotrópicos, onde um gene pode controlar a expressão de vários ácidos, assim como, sugerem a existência de ligação de grupos de QTLs ligados, controlando a expressão individual dos ácidos. Para os pesquisadores, na extremidade dos cromossomos 1 e 5 existem um conjunto de QTLs que afetam tanto o ácido cítrico como o ácido málico. Adicionalmente, no cromossomo 1 foi identificado os locus *ma1.1 / HS* e *ma1.1 / PM* que apenas expressam o ácido málico; os locus *ga4.1 / PR* localizado no cromossomo 4 para o ácido glutâmico e o locus *s/ga2.1/PV* localizado no cromossomo 1 responsável pela expressão do sabor, estimados através da relação sólidos solúveis/ ácido glutâmico. Adicionalmente, correlações positivas foram observadas entre os ácidos cítrico, glutâmico e pH, sendo os dois primeiros, os ácidos responsáveis pela acidez total.

O presente trabalho evidenciou o potencial da avaliação da característica sabor nos programas de melhoramento na cultura do tomate. Elevados coeficientes de herdabilidade no sentido restrito para o sabor indicaram a baixa participação do ambiente na expressão desta relação (SS/AT) que melhor determina a qualidade gustativa em frutos de tomate, além de servir como base para a escolha do método ideal de seleção e de condução das populações segregantes pelos programas de melhoramento da cultura.

O predomínio da ação gênica aditiva e elevados coeficientes de herdabilidade para a característica sabor nas duas famílias (Grape x Salada) e (Grape x *Rin*) associada a heterose positiva na família 1, indicam condição bastante favorável para os programas de seleção artificial em tomate, com baixa influência do ambiente e facilidade na seleção de indivíduos com maior frequência de alelos favoráveis para a qualidade organoléptica dos frutos.

Para a característica sólidos solúveis (SS) muito utilizada nos programas de melhoramento genético de frutíferas, foi observado baixa herdabilidade no sentido restrito e heterose negativa, associado a um grande número genes, demonstrando grande influência ambiental sobre a característica. Desta forma, a avaliação do sabor pelos programas de melhoramento de tomate poderiam ser mais efetivos na busca da melhor qualidade organoléptica nos frutos de tomate.

7. CONCLUSÕES

Verificou-se a existência de variabilidade genética para o teor de sólidos solúveis e sabor (relação SS/AT) entre os cinquenta e três acessos de tomate;

O acesso nº 3 de tomate do segmento Grape se destacou para o maior teor de SS e relação SS/AT, evidenciando a possibilidade de utilizá-lo como fonte de alelos para o incremento no sabor pelos programas de melhoramento da cultura;

Ação gênica aditiva e herança poligênica foram predominante para os sólidos solúveis (SS) e sabor (SS/AT) nas duas famílias segregantes de tomate;

A baixa estimativa da herdabilidade no sentido restrito associado ao grande número de genes para os sólidos solúveis, indica dificuldade e menor eficiência da seleção desta característica;

O tomate do tipo Grape foi eficiente na transmissão dos alelos que expressam o sabor dos frutos no cruzamento com o tomate do tipo salada, uma vez que a heterose foi alta e positiva;

As elevadas estimativas dos parâmetros genéticos para o sabor (SS/AT) evidenciaram a grande participação dos efeitos genéticos, bem como a possibilidade de sucesso na seleção artificial;

O aumento da qualidade gustativa em frutos de tomates modernos, pode ser obtida através da seleção artificial direcionada aos caracteres, sólidos solúveis (SS) e acidez titulável (AT) por meio da relação SS/AT.

REFERÊNCIAS

- ABCSEM Associação Brasileira do Comercio de Sementes e Mudás. **Mapeamento e Quantificação da Cadeia Produtiva das Hortaliças**. Brasília, 2017.
- ACOSTA-QUEZADA, P. G.; VILANOVA, S.; LABORDE, J. M.; PROHENS, J. Genetic diversity and relationships in accessions from different cultivar groups and origins in the tree tomato (*Solanum betaceum* Cav.). **Euphytica**, v.187, p. 87-97, 2012.
- AGIUS, C.; TUCHER, S. V.; POPPERNBERGER, B.; ROZHON, W. Quantification of sugars and organic acids in tomato fruits. **MethodsX**, v.5, p.537-550, 2018.
- AGRIBUS. **Anuário da Agricultura Brasileira**. Ed. IEG/FNP, São Paulo, 2019. 416-422p.
- AGUILERA, J. G.; PESSONI, L. A.; RODRIGUES, G. B.; ELSAYED, A. Y.; SILVA, D. J. H.; BARROS, E. G.; genetic variability by ISSR marker in tomato (*Solanum lycopersicon* Mill). **Revista Brasileira de Ciências Agrárias**, v.6, p 243-252, 2011.
- AJMONE- MARSAN, P. et al. Identification of QTLs for grain yield and grain related traits of maize (*Zea mays* L.) using AFLP map, different testes, and cofator analysis. **Theoretical and Applied Genetics**, v.102, p.230-243, 2001.
- AKHTAR, S.; HAZRA, P. Nature of gene action for fruit quality characters of tomato (*Lycopersicon lycopersicum*). **African Journal of Biotechnology**, v.12, p.2869-2875, 2013.
- AL- QADUMII, L. A.; SADDER, M. T.Ç MIGDADI, H. Assessment of in silico BAC-based simple sequence repeat (SSR) marker development for tomato (*Solanum lycopersicum* L.). **African Journal of Biotechnology**, v.11, p.13938- 13946, 2012.
- ALVARENGA M. A. R.; LIMA L. A.; FAQUIN, V. **Tomate: produção em campo, em casa-de-vegetação e em hidroponia**, Lavras: UFLA, 2004.121-158p.
- ALVARENGA, M. A. R. **Tomate: produção em campo, em casa de vegetação e em hidroponia**, 2.ed. Lavras: UFLA, 2013. 53p.
- ANTHON, G. E.; BARRETT, D. M. Thermal inactivation of lipoxygenase and hydroperoxytrienoic acid lyase in tomatoes. **Food Chemistry**, v.81, p.275-279, 2003.
- BAI, Y.; LINNDHOUT, P. Domestication and Breeding of tomato: What have we gained and what can we gain the future. **Annals of Botany**, v.100, p.1085-1094, 2007.
- BALDWIN, E. A.; Goodner, K.; Plotto, A. Interaction of volatiles, sugars, and acids on perception of tomato aroma and flavor descriptors. **Journal of food Science**, v. 73, p.S294-S307, 2008.
- BALIBREA, M.E.; MARTINEZ-ANDUJAR, C.; CUARTERO, J.; BOLARIN, M.C.; PEREZ-ALFOCEA, F. The high fruit soluble sugar content in wild *Lycopersicon* species and their hybrids with cultivars depends on sucrose import during ripening rather than on sucrose metabolism. **Functional Plant Biology**, v.33, p.279-288, 2006.
- BASTIAS, A.; LOPEZ-CLIMENT, M.; VALCARCEL, M.; ROSELLO, S.; GOMEZ-CADENAS, A.; CASARETTO, J. A. Modulation of organic acids and sugar content in

tomato fruits by an abscisic acid-regulated transcription factor. **Plant Physiology**, v.141, p.215-226, 2011.

BAUCHET, G.; GRENIER, S.; SANSÃO, N.; SEGURA, V.; KENDE, A.; BEEKWILDER, J.; CANKAR, K.; GALLOIS, JEAN-LUC.; GRICOURT, J.; BONNET, J.; BAXTER, C.; GRIVET, L.; CAUSSE, M. Identification of major loci and genomic regions controlling acid and volatile content in tomato fruit: implications for flavor improvement. **New Pathologist**. v. 215 p.624-641, 2017.

BAXTER, C.; CAMEL, F.; BAUKE, A.; OVERY, S.; HILL, A. S.; QUICK, P.W.; FERNIE, A. R.; SWEETLOVE, L. J. Metabolismo de carboidratos de frutas em uma linha de introgressão de tomate com sólidos solúveis em frutos aumentados. **Célula Vegetal Physiology**, v.46, p.425-437, 2005.

BENIN, Giovanni et al. Comparações entre medidas de dissimilaridade e estatísticas multivariadas como critérios no direcionamento de hibridações em aveia. **Ciência Rural**, Santa Maria, v.33, p. 657-662, 2003.

BENNETTE, A. B. Taste: Unraveling Tomato Flavor. **Current Biology**. v.22, n. 11, R444, 2012.

BERTAN, I.; CARVALHO, F. I. F.; OLIVEIRA, A. C.; VIEIRA, E. A.; HARTWIG, I.; SILVA, J. A. G.; SHIMIDT, D. A. M.; VALÉRIO, I. P.; BUSATO, C. C.; RIBEIRO, G. Comparação de métodos de agrupamento na representação da distância morfológica entre genótipos de trigo. **Revista Brasileira de Agrociência**, v.12, p.279-266, 2006.

BERTIN, N.; BURET, M.; GARY, C. Insights into the formation of tomato quality during fruit development. **Journal of Horticultural Science and Biotechnology**, v.76, p.786–792, 2001.

BERTIN, N.; GÉNARD, M. Review tomato quality as influenced by preharvest factors. **Scientia Horticulturae**, v. 233 p.264-278, 2018.

BIESTER, A.; WOOD, M. W.; WAHLIN, C. S.; Carbohydrate studies: the relative sweetness of pure sugars. **American Journal of Physiology**, v.73, p.387-400, 1925.

BLANCA, J.; MONTEIRO-PAU, J.; SAUVAGE, C. Genomic variation in tomato from wild ancestors to contemporary breeding accessions. **BMC Acids Research**, v.16, p.257, 2015.

BORÉM, A. **Aplicação dos Marcadores Moleculares no melhoramento**. In: BORÉM, A.; CAIXIETA, E. T. Marcadores moleculares. 2.ed. Viçosa, 2009, 95-102p.

BRUEL, D. C. et al. Genetic distance estimated by RAPD markers and its relationship with hybrid performance in maize. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília. v.41, n.10, p.1491-1491, 2006.

BUCHELI, P.; VOIROL, E.; LA TORRE, R.; LOPEZ, J.; RYTZ, A.; TANKSLEY S.D; PETIARD, V. Definition of nonvolatile markers for flavor of tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) as tools in selection and breeding. **Journal of Agricultural and Food Chemistry**, v.47 p.659-664, 1999.

BUSSAB, W. O.; MIAZAKI, E. S.; ANDRADE, D. F. **Introdução à análise de agrupamentos**. Anais do Simpósio Brasileiro de Probabilidade e Estatística, São Paulo, SP, Brasil. ed.9, 1990.

CANTWELL, M. **Optimum procedures for ripening tomatoes**. In: **Management of Fruit Ripening**, University of California, Davis, 9.ed, 2000, 80-88p.

CARVALHO, F. I. F.; SILVA, S. A.; KUREK, A. J.; MARCHIORO, V. S. **Estimativas e implicações da herdabilidade como estratégia de seleção**. Pelotas: UFPEL, 2001. 99p.

CARVALHO, V. P. et al. Genetic diversity among maize (*Zea mays* L.) landraces assessed by RAPD markers. **Genetics and Molecular Biology**. v. 27, p. 228-236, 2004.

CAUSSE M, SALIBA-COLOMBANI V, LESSCHAEVE I AND BURET M. Genetic analysis of organoleptic quality in fresh market tomato. 2. Mapping QTLs for sensory attributes. **Theoretical and Applied Genetics**, v.102, p.273-283, 2001.

CAUSSE, M. **Genetic background of flavor: the case of the tomato**. Fruit and Vegetable Flavour, v. 12, p.229- 253, 2008.

CAUSSE, M.; BURET, M.; ROBINI, K.; VERSCHAVE, P. Inheritance of nutritional and sensory quality traits in fresh market tomato and relation to consumer preferences. **Journal of Food Science**, v.68, p.2342-2350, 2003.

CAUSSE, M.; CHAIB, J.; LECOMTE, L.; BURET, M.; HOSPITAL, F. Both additivity and epistasis control the genetic variation for fruit quality traits in tomato. **Theoretical and Applied Genetic**, v.115, p.429-442, 2007.

CAUSSE, M.; DAMIDAUX, R.; ROUSSELE, P. Traditional and enhanced breeding for quality traits in tomato. In: RAZDAN, M.K.; MATOO, A.K (eds). Genetic Improvement of Solanaceous Crops. V. 2: Tomato. **Science Publishers**, p.153-192, 2007.

CAUSSE, M.; SALIBA-COLOMBANI, V.; LECOMTE, L.; DUFFÉ, P.; ROUSSELLE, P.; BURET, M. QTL analysis of fruit quality in fresh market tomato: a few chromosome regions control the variation of sensory and instrumental traits. **Journal of Experimental Botany**, v.53, p.2089-2098, 2002.

CEBOLLA-CORNEJO, J.; ROSELLÓ, S.; NUEZ, F. Phenotypic and genetic diversity of Spanish tomato landraces. **Scientia Horticulture**, p.150-164, 2013.

Centro de Estudos Avançados em Economia Aplicada (CEPEA). Disponível em <https://www.cepea.esalq.usp.br/br/releases/release-6776.aspx>. Acesso em 15 jun 2018.

CERVERA, M. T.; GUSMÃO, J.; STEENACKERS, M.; VANGYSEL, A.; VANMONTAGU, M.; BOERJAN, W. Application of AFLP – based molecular markers to breeding of *Populus* spp. **Plant Growth Regulation**, v.20, n.1, p.47-52, 1996.

CHAIB, J.; LECOMTE, L.; BURET, M.; CAUSSE, M.; Stability over genetic backgrounds, generation sand years of quantitative trait locus (QTLs) for organoleptic quality in tomato. **Theoretical and Applied Genetics**, v.112, p.934-944, 2006.

CHEN, J.; WANG, H.; SHEN, H.; CHAI, M.; LI, J.; QI, M.; YANG, W. Genetic variation in tomato populations from four breeding programs revealed by single nucleotide polymorphism and simple sequence repeat markers. **Scientia Horticulture**, v. 122, p. 6-16, 2009.

CHETELAT R. T.; DE VERNA, J. W; BENNETT, A. B. Introgression into tomato (*Lycopersicon esculentum*) of the *Lycopersicon chmielewskii* sucrose accumulator gene (sucr) controlling fruit sugar composition. **Theoretical and Applied Genetics**, v.91, p.327-333, 1995.

CLEMENTE, F. M. V. T.; BOITEUX, L. S. **Produção de tomate para processamento industrial**, Embrapa. 2012. 344p.

COLOMBANI, V. S.; CAUSSE, M.; LANGLOIS, D.; PHILOUZE, J.; BURET M. Genetic analysis of organoleptic quality in fresh market tomato.1. Mapping QTLs for physical and chemical traits. **Theoretical and Applied Genetics**, v.102, p.259-272, 2001.

CONG, B.; LIU, J.; TANKSLEY, S. D. Alelos naturais em um locus de característica quantitativa de tamanho de tomate diferem por mutações regulatórias heterocrônicas. **Anais da Academia Nacional de Ciências dos EUA**, v.99, 2002.1360-1361p.

CRUZ, C. D. Genes Software - extended and integrated with the R, Matlab and Selegen. **Acta Scientiarum Agronomy**, v.38, n.4, p.547-552, 2016.

CRUZ, C. D. **Princípios de Genética Quantitativa**. UFV, 2010, 394p.

CRUZ, C. D. **Programa Genes: Aplicativo Computacional em Genética e Estatística Experimental**, Versão 7.0. Viçosa: UFV, 2009. 649p.

CRUZ, C.D.; REGAZZI, A.J.; CARNEIRO, P.C.S. **Modelos biométricos aplicados ao melhoramento genético**. 3.ed. Viçosa: UFV, 2004. 480p.

DAVIS, J. N.; HOBSON, G. E. The composition of tomato fruit- The influence of environment nutrition and genotype. **Critical Reviews in Food Science and Nutrition**, v.15, p.205-280, 1981.

DELLA, V.; KOCK, P. S. Tomate longa vida: o que são, como foram desenvolvidos? **Horticultura Brasileira**, v.18, p. 3-4, 2000.

ESHED, Y.; ZAMIR, D. Introgressions from *Lycopersicon pennelli* can improve the soluble- solids yield of tomato hybrids. **Theoretical and Applied Genetics**, v.88, p.891-897, 1994.

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

FENG, C.; HAN, J.; HAN, X.; JIANG, J. Genome-wide identification, phylogeny, and expression analysis of the SWEET gene family in tomato. **Gene**, v. 573, p.261- 171, 2015.

FENTIK, D. A. Review on Genetics and Breeding of Tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill). **Advances in Crop Science and Technology**. v.5, p. 3-6, 2017.

FIGUEIRA, A. R. F. **Novo material de olericultura, tecnologia moderna na produção e comercialização de hortaliças**. Viçosa: UFV. 2013.

Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO/STAT). Disponível em: <http://www.fao.org/faostat/en/#data/QC/visualize>. Acesso em: 20 ago 2018.

FRIDMAN, E.; CAROLINE, F.; LIU, Y. S.; FERNIE, A. R.; ZAMIR, D. Ampliando uma característica quantitativa para produção de tomate usando introgressões interespecíficas. **Ciência**, v.305, p.1786-1789, 2004.

FRIDMAN, E.; PLEBAN, T.; ZAMIR, D. A. Recombination hotspot delimits a wild-species quantitative trait locus for tomato sugar content to 484 bp within an invertase gene. **Proceeding of the National Academy of Science of the United States of America (PNAS)**, v.97, p.4718-4723, 2000.

FRIDMAN, E.; ZAMIR, D. Divergência funcional de uma família de genes de invertase sintênica em tomate, batata e Arabidopsis. **Plant Physiology**, v.131, 603-609, 2003.

FULTON, T. M.; BUCHELI, P.; VOIROL, E.; LÓPEZ, J.; PÉTIARD; TANKSLEY, S. D. Quantitative trait loci (QTL) affecting sugars, organic acids and other biochemical properties possibly contributing to flavor, identified in four advanced backcross populations of tomato. **Euphytica**, v.127, p.163-177, 2001.

FULTON, T. M.; BUCHELI, P.; VOIROL, E.; LÓPEZ, J.; PÉTIARD, V.; TANKSLEY, S. D. Quantitative trait loci (QTL) affecting sugars, organic acids and other biochemical properties possibly contributing to flavor, identified in four advanced backcross populations of tomato. **Euphytica**, v.127, p.163-177, 2002.

GARCÍA-MARTÍNEZ, S.; ANDREANI, L.; GARCIA-GUSANO, M.; GEUNA, F.; GAUTIER, H.; DIAKOU-VERDIN, V.; BENARD, C.; REICH, M.; BURET, M.; BOURGAUD, F.; POESSEL, J. L.; CARIS-VEYRAT, C.; GENARD, M. How does tomato quality (sugar, acid, and nutritional quality) vary with ripening stage, temperature, and irradiance? **Journal Agricultural and Food Chemistry**, v.56, p.1241-1250, 2008.

GEORGELIS, N. **High fruit sugar characterization, inheritance and linkage of molecular markers in tomato**. 2002. (Dissertação de Mestrado na Universidade de Agronomia). School of Graduate studies of Florida University, 2002.

GEORGELIS, N.; SCOTT, J. W.; BALDWIN, E. A. Inheritance of high sugars from tomato accession PI 270248 and environmental variation between seasons. **Journal of American Society for Horticultural Science**, v.131, p.41-45, 2006.

GOFF, S. A.; KLEE, H. J. Plant volatile compounds: sensory cues for health and nutritional value? **Science**, v.311, p.815-819, 2006.

GOLDMAN, I. L.; PARAN, I.; ZAMIR, D. Quantitative trait locus analysis of a recombinant inbred line population derived from a *Lycopersicon esculentum* x *Lycopersicon cheesmanni* cross. **Theoretical and Applied Genetics**, v. 90, p.925- 932, 1995.

GONÇALVES, L. S. A.; RODRIGUES, R.; SUDRÉ, C. P.; BENTO, C. S.; MOULIN, M. M.; ARAÚJO, M. L.; DAHER, R. F.; PEREIRA, T. N. S.; PEREIRA, M. G. Divergência genética em tomate estimada por marcadores RAPD em comparação com descritores multicategóricos. **Horticultura Brasileira**, v.26 p.364-370, 2008.

GRANDILLO, S.; KU, H.M.; TANKSLEY, SD. Identifying the loci responsible for natural variation in fruit size and shape in tomato. **Theoretical and Applied Genetics**, v.99 p.978-987, 1999.

GUR, A.; ZAMIR, D. Unused natural variation can lift yield barriers in plant breeding. **PLOS Biology**, v.2, p.1610-1615, 2004.

HADAS, R.; SCHAFFER, A. A.; MIRON, D.; FOGELMAN, M.; GRANOT, D. PCR-generated molecular markers for the invertase gene and sucrose accumulation in tomato. **Theoretical and Applied Genetics**, v.90, p.1142-1148, 1995.

HAIR, J. R. et al. **Análise multivariada de dados**. 6 ed. São Paulo; Bookman, 2009. 688p.

HARTL, D.L. **Essential Genetics: A Genomics Perspective**, ed. 5, Jones & Bartlett, Sudbury, MA. 2011.

HELYES, L.; LUGASI, A.; POGONYI, Á.; PÉK, Z. Effect of variety and grafting on lycopene content of tomato (*Lycopersicon lycopersicum* L. karsten) fruit. **Acta Alimentaria**, v.38, p.27-34, 2009.

HOISINGTON, D.; KHAIRALLAH, M.; GONZÁLEZ DE LEON, D. **Laboratory protocols: CIMMYT applied molecular genetics laboratory**. ed.2. México: CIMMYT, 1994. 51p.

ISIK, F.; LI, B.; FRAMPTON, J. Estimates of additive, dominance and epistatic genetic variances from a clonally replicated test of loblolly pine. **Forest Science**, v.49, n.1, p.77-88, 2003.

JAGATHEESWARI, D. Cytological Investigation of Brazilian Nightshade (*Solanum Seaforthianum* Andr.). **International Letters of Natural Sciences**. v.10, p. 44-48, 2014.

JINKS, J. L. The analysis of continuous variation in a diallel cross of *Nicotiana rustica* varieties. **Genetics**, v.39, p. 767-788, 1954.

JONES, R. A. Breeding for improved post-harvest tomato quality: genetical aspects. **Acta Horticulture**, v.190, p. 77-87, 1986.

JONES, R. A.; SCOTT, S. J. Improvement of tomato flavor by genetically increasing sugar and acid contents. **Euphytica**, v.32, p.845-855, 1983.

KADER, A. A. Flavor quality of fruits and vegetables. **Journal of the Science of Food and Agriculture**, v.88, p.1863-1868, 2008.

KADER, A. A. Fruit Maturity, Ripening & Quality Relationships. **Postharvest Horticulture**, v. 9, p. 3-7, 2003.

KADER, A. A. **Postharvest Technology of Horticultural Crops**. Ethiopian Journal of Science and Technology, n.3311, 3. ed, 2002. 535p.

KADER, A. A.; MORRIS, L. L.; STEVENS, M. A.; ALBRIGHT-HOLTON, M. Composition and flavor quality of fresh market tomatoes as influenced by some postharvest handling procedures. **Journal of American Society for Horticultural Science**, v.103, p.6-13, 1978.

KADER, A. A.; STEVENS, M. A.; ALBRIGHT-HOLTON, M.; MORRIS, L. L.; ALGAZI, M. Effect of fruit ripeness when picked on flavor and composition in fresh market tomatoes. **Journal of American Society for Horticultural Science**, v.102, p.724-731, 1977.

KAPOOR, R.; CHOUDHARY, K. Genetic diversity analysis of fodder oats (*Avena sativa* L.) Germplasm by microsatellite markers. **Journal of Agricultural Science and Technology**, ed.19, 1369-1379, 2017.

KIMBARA, J.; OHYAMA, A.; CHIKANO, H.; ITO, H.; HOSOI, K.; NEGORO, S. QTL mapping of fruit nutritional and flavor components in tomato (*Solanum lycopersicum*) using genome-wide SSR markers and recombinant inbred lines (RILs) from an intra-specific cross. **Euphytica**, v.11, p. 214- 210, 2018.

KLEE, H. J.; TIEMAN, M. D. The genetics of fruit flavour preferences. **Nature**. v. 19, p. 347- 356, 2018.

KLEE, H.; TIEMAN, D. M. Genetic challenges of flavor improvement in tomato. **Trends in Genetics Review**, v.29, p.257-262, 2013.

KRAMMES, J. G.; MEGGUER, C. A.; ARGENTA, L. C.; AMARANTE, C. V. T.; GROSSI, D. Uso do 1-metilciclopropeno para retardar a maturação de tomate. **Horticultura Brasileira**, v.21, p.611-614, 2003.

KUMAR, R.; SRIVASTAVA, K.; SINGH, N. P.; VASISTHA, N. K.; SINGH, R. K.; SINGH, M. K. Combining ability analysis for yield and quality traits in tomato (*Solanum lycopersicum* L.). **Journal of Agricultural Science**, v. 5, p. 213- 208, 2013.

KUMAR, V. Pre-breeding: its applications in crop improvement. **Double Helix Research**, v.16, p.2250-3668. 2014.

LECOMTE.; DUFFÉ, P.; BURET, M.; SERVIN, B.; HOSPITAL, F.; CAUSSE, M. Marker-assisted introgression of five QTLs controlling fruit quality traits into three tomato lines revealed interactions between QTLs and genetic backgrounds. **Theoretical and Applied Genetics**, v.109, p.658-668, 2004.

LOBO, V. L. S.; GIORDANO, L. B.; LOPE, C. A. Herança da resistência à mancha bacteriana em tomateiro. **Fitopatologia Brasileira**, v.30, p.343-349, 2005.

LORECETTI, C.; CARVALHO, F. I. F.; OLIVEIRA, C. O.; VALERIO, I. P.; VIEIRA, E. A.; SILVA, J. A. G. S.; RIBEIRO, G. Estimativa do desempenho de progênes f2 e f3

com base no comportamento dos genitores e dos híbridos F₁ em aveia. **Bragantia**, v.65, p.207-214. 2006.

LUENGWILAI, K.; BECKLES, D. M. Starch granules in tomato fruit show a complex pattern of degradation. **Journal of Agricultural and Food Chemistry**. v.57, p.8480–8487, 2009.

LUENGWILAI, K.; TANANUWONG, K.; SHOEMAKER, C. F.; BECKLES, D. M. Starch molecular structure shows little association with fruit physiology and starch metabolism in tomato. **Journal of Agricultural and Food Chemistry**, v.58, p.1275-1282, 2010.

MACIEL, G. M.; FERNANDES, M. A. R.; HILLEBRAND, V; AZEVEDO, B. N. R. Influência da época de colheita no teor de sólidos solúveis em frutos de minitomate. **Scientia Plena**, v.11 p.1-6, 2015.

MALUNDO, T. M. M.; SHEWFELT, L. R.; SCOTT, J. W. Flavor quality of fresh market tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) as affected by sugar and acid levels. **Postharvest Physiology and Biochemistry of Fruits and Vegetable**, v.6, p.103-110, 1995.

MANK, M. V. R. et al. Two high- density AFLP linkage maps of *Zea mays* L: analysis of distribution os AFLP markers. **Theoretical and Applied Genetics**, v.99, p.921-935, 1999.

MANLY, B. F. J. **Métodos estatísticos multivariados: Uma introdução**. 3.ed. Porto Alegre; Bookman, 2008. 229p.

MANTEL, N. The detection of disease clustering and generalized regression approach. **Cancer Research**, v. 27, n.2, p. 209-220, 1967.

MATHER, K.; JINKS, J. L. **Biometrical Genetics**. The study of continuous Variation. Chapman and Hall. London, 1971.

MAVROMATIS, A. G.; ATHANASOULI V.; VELLIOS E.; KHAH E.; GEORGIADOU E.C.; Pavli O. & Arvanitoyannis I.S. Characterization of Tomato Landraces Grown under Organic Conditions Based on Molecular Marker Analysis and Determination of Fruit Quality Parameters. **Journal of Agricultural Science**, v.5, n.2, 2013.

MCGILLIVARY, J. H.; CLEMENTE, L. J. Effect of tomato size on solids content. Proc. **American Society for Horticultural Science**, v.68, p.466-469, 1956.

MILLIGAN, S. B.; BODEAU, J.; YAGHOUBI, J.; KALOSHIAN, I.; ZABEL, P. The root-knot resistance gene *Mi* from tomato is a member of the leucine zipper, nucleotide binding, leucine-rich repeat family of plant genes. **Plant Cell**, v.10, p.1307-1319, 1998.

MIRANDA FILHO, J. B. Quantitative analysis of a cross between populations and their derived generations. **Revista Brasileira de Genética**, v.14, n.2, p.547-561, 1991.

MIRANDA, J.E.C. **Avaliação de seis cultivares de tomate (*Lycopersicum esculentum* Mill.) e suas progênes híbridas F₁**. Tese (Mestrado) - Viçosa. UFV. 1978. 42p.

MONTEIRO, C.S.; BALBI, M.E.; MIGUEL, O.G.; PENTEADO, P.T.P.S.; HARACEMIV, S.M.C. Nutritional quality the antioxidants of the tomato "Italian type". **Alimentos e Nutrição Araraquara**, v.19, p. 25-31, 2008.

MOREIRA, G. R.; SILVA, D. J. H.; PIKANÇO, M. C.; PETERNELLI, L. A.; CALIMAN, F. R. B. Divergência genética entre acessos de tomateiro infestados por diferentes populações da traça-do-tomateiro. **Horticultura Brasileira**, v.23, n.4, p.893–898, 2005.

NICK, C.; BORÉM, A. **Melhoramento de Hortaliças**, UFV, 2016, 464p.

OMS-OLIU, G.; HERTOOG, M. L. A. T. M.; POEL, B.; VAN, D. E.; AMPOFO-ASIAMA, J.; GEERAERD, A. H.; NICOLAI, B. M. Caracterização metabólica de frutos de tomateiro durante o desenvolvimento pré-colheita, amadurecimento e vida útil pós-colheita. **Biologia Pós-Colheita e Tecnologia**, v.62 p.7-16, 2011.

PARK, Y. H.; WEST, M. A. L.; CLAIR, D. A. Evaluation of AFLPs for germplasm fingerprinting and assessment of genetic diversity in cultivars of tomato (*Lycopersicon esculentum* L.). **Genoma**, v.47, p.510- 518, 2004.

PEJIC, I.; ALJMORE- MARSAN, P.; MORGANTE, M.; KOZUMPLICK, V.; CASTIGLIONI, P.; TARAMINO, G.; LEMA, M. Comparative analysis if genetic similarity among maize inbred lines detected by RFLPs, RAPDs, and AFLPs. **Theoretical and Applied Genetics**, v.97, p.1248- 1255, 1998.

R CORE TEAM (2018). **R: A language and environment for statistical computing**. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <<http://www.R-project.org>>

RAFFO, A.; NICOLI, S.; NARDO, N.; BAIAMONTE, I.; D'ALOISE, A.; PAOLETTI, F. Impact of Different Distribution Scenarios and Recommended Storage Conditions on Flavor Related Quality Attributes in Ripening Fresh Tomatoes. **Journal of Agricultural and Food Chemistry**, v.60, p.10445–10455, 2012.

RAMALHO, M. A. P.; ABREU, A. F. B.; SANTOS, J. B.; NUNES, J. A. R. **Aplicações da genética quantitativa no melhoramento de plantas autógamas**. Lavras: UFLA, 2012, 522p.

RAY, R. C.; EL SHEIKHA, A. F.; PANDA, S. H.; MONTET. D. Anti-oxidant properties and other functional attributes of tomato: An overview. **International Journal of Food Science &Technology**, v.1, p.139–148, 2011.

RESENDE, G. M; COSTA, N. D. Produtividade de tomate industrial no Vale do São Francisco. **Horticultura Brasileira**, v.18, p.126-129, 2000.

REUSCHER, S.; AKIYAMA, M.; YASUDA, T.; MAKITO, H.; AOKI, K.; SHIBATA, D.; SHIRATAKA, K. **The Sugar Transporter Inventory of Tomato: Genome-Wide Identification and Expression Analysis**, v.6, p.1123-1141, 2014.

RIPOLL, J.; URBAN, J.; BRUNEL, B.; BERTIN, N. Water deficit effects on tomato quality depend on fruit developmental stage and genotype. **Journal Plant Physiology**, v.190, p.26-35, 2016.

RIPOLL, J.; URBAN, L.; BERTIN, N. The potential of the MAGIC TOM parental accessions to explore the genetic variability in tomato acclimation to repeated cycles of water deficit and recovery. **Frontier in Plant Science**. n. 6, p.1172, 2016.

RODRIGUEZ, G. R.; PRATTA, G. R.; LIBERATI, D. R.; ZORZOLI, R.; PICARDI, L. A. Inheritance of shelf life and other quality traits of tomato fruit estimated from F1's, F2's and backcross generations derived from standard cultivar, nor homozygote and wild cherry tomato. **Euphytica**, v.176, p.137- 147, 2010.

ROSA, C. L. S.; SOARES, A. G.; FREITA, D. F. G. C.; ROCHA, M. C.; FERREIRA, J. C. S.; GODAY, R. L. O. Caracterização físico-química, nutricional e instrumental de quatro acessos de tomate italiano (*lycopersicum esculentum* mill) do tipo 'heirloom' produzido sob manejo orgânico para elaboração de polpa concentrada. **Alimentos e Nutrição**, v.22, p.649-656, 2011.

SAAVEDRA, G; SPOOR, W. Genetic base broadening in autogamous crops: *Lycopersicum esculentum* Mill. as a model. **Managing Plant Genetic Diversity**, v.443, p.291-299, 2002.

SALIBA-COLOMBANI, V.; CAUSSE, M.; LANGLOIS, D.; PHILOUZE, J.; BURET, M. Genetic analysis of organoleptic quality in fresh Market tomato. 1 Mapping QTLs physical and chemical traits. **Theoretical and Applied Genetics**, v. 102, p.259- 272, 2001.

SÁNCHEZ-RODRIGUEZ, L.; ALI N. S.; CANO-LAMADRID, M.; NOGUEIRA-ATIAGA, L.; LIPAN, L.; CARBONELL-BARRACHINA, Á.A.; SENDRA, E. Flavors and Aromas. **Postharvest Physiology and Biochemistry of Fruits and Vegetable**, v. 18, p.385-404, 2019.

SANTOS, M. X. dos; NASPOLINI FILHO, W. Estimativas de parâmetros genéticos em três ciclos de seleção entre e dentro de famílias de meios-irmãos no milho (*Zea mays* L.) dentado composto Nordeste. **Revista Brasileira de Genética**, Ribeirão Preto, v.9, p.307-319, 1986.

SAUVAGE, C.; SEGURA, V.; BAUCHET, G.; STEVENS, R.; DO, P. T.; NIKOLOSKI, Z.; FERNIE, A. R.; CAUSSE, M. Genome Wide Association in tomato reveals 44 candidate loci for fruit metabolic traits. **American Society of Plant Biologists**, v. 163, p. 1120-1132, 2014.

SCHAFFER, A. A.; PETREIKOV, M.; MIRON, D.; FOGELMAN, M.; SPIEGELMAN, M.; BNEI-MOSHE, Z.; SHEN, S.; GRANOT, D.; HADAS, R.; DAI, N.; LEVIN, I.; BAR, M.; FRIEDMAN, M.; PILOWSKY, M.; GILBOA, N.; CHEN, L. Modification of carbohydrate content in developing tomato fruit. **Hortscience**, v.34, p.1024-1027, 1998.

SCHWARZ, K; RESENDE, J. T. V.; PRECZENHAK, A. P.; PAULA, J. T.; FARIA, M. V.; DIAS, D. M. Desempenho agrônômico e qualidade físico-química de híbridos de tomateiro em cultivo rasteiro. **Horticultura Brasileira**. v.31, p.410-418, 2013.

SHAMMAI, A. et al. Natural genetic variation for expression of a SWEET transporter among wild species of tomato determines the hexose composition of ripening tomato fruit. **The Plant Journal**, v. 31, p. 343-357, 2018.

SHUSTER, I.; CRUZ, C. D. **Estatística genômica aplicada a populações derivadas de cruzamentos controlados**, Viçosa: UFV, 2004. 568p.

SILVA, J. B. C.; GIORDANO, L. B. **Tomate para processamento industrial**. Brasília: Embrapa Comunicação para Transferência de Tecnologia. Embrapa Hortaliças, 2000, 128p.

SILVA, L. L. **Heterose e capacidade de combinação em cruzamentos dialélicos parciais de pimentão**. 2002. Dissertação (Mestrado) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Piracicaba, Universidade de São Paulo, 2002, 100p.

SINGH, M.; SHAMI, V.; KUMAR, A.; PANDEY, K. D. Molecular Diversity of Tomato Germplasm (*Lycopersicon esculentum* L.) using Lycopene Specific Markers. **Biocatalysis and Agricultural Biotechnology**, v.16, p.340-346, 2018.

SNEATH, P. H. A.; SOKAL, R. R. **Numérica taxonomy: the principles and practice of numetical classication**. San Francisco. p.573, 1973.

SOBREIRA, F. M.; ALMEIDA, G. D.; COELHO, R. I.; RODRIGUES, R.; MATTA, F. P. Taste quality of salad and cherry tomatoes and their relationship with the morphoagronomic characteristics of the fruits. **Ciência e Agrotecnologia**, Lavras, v. 34, p.1015-1023, 2010.

SOKAL, R. R.; ROHLF, F. J. The comparison of dendograms by objective methods. **Taxon**. v. 11, p.30-40, 1962.

SOUZA. L. M.; MELO. P. C. T.; LUDERS, R. R.; MELO, A. M. Correlations between yield and fruit quality characteristics of fresh market tomatões. **Horticultura Brasileira**, v.30, p.627-631, 2012.

SRAVANKUMAR, T; AKASH, NAIK, N.; KUMAR, R. A ripening induced SIGH#-2 gene regulates fruit ripening via adjusting auxinethylene leves in tomato (*Solanum lycopersicum* L.). **Plant Molecular Biology**, v. 98, p. 455-469, 2018.

STEVENS, M. A.; KADER, A. A.; ALBRIGHT, M. Potential for increasing tomato flavor via increased sugar and acid content. **Journal of the American Society for Horticultural Science**, v.104, p.40-42, 1979.

STEVENS, M. A.; RICK, C. M. **Genetics and breeding**, In: Atherton J. G, Rudich J (eds) The tomato Crop: A Scientific Basis for Improvement. Chapman and Hall, New York, 1986, 35-109p.

TASISA, J.; MOHAMMED, W.; HUSSIEN, S.; KUMAR. Genetic Control of Inheritance of Fruit Quality Attributes in Tomato (*Solanum lycopersicum*). **Agricultural Research Journal**, v.7, p.120-128, 2018.

TIEMAN D.; BLISS, P.; MCINTYRE, L. M.; BLANDON-UBEDA, A.; BIES, D.; ODABASI, A. Z.; RODRIGUEZ, G. R.; KNAAP, E.; TAYLOR, M. G.; GOULET, C.; MAGEROY, M. H.; SNYDER D. J.; COLQUHOUN T.; MOSKOWITZ H.; CLARK D. G.; SIMS C.; BARTOSHUK, L.; KLEE, H. J. The Chemical Interactions Underlying Tomato Flavor Preferences. **Current Biology**, v.22, p.1035-1039, 2012.

TIEMAN, D.; ZHU, G.; RESENDE, M. F. R.; LIN, T.; NGUYEN, C.; BIES, D.; RAMBA, J. L.; BELTRAN, K. S. O.; TAYLOR, M.; ZHANG, B.; IKEDA, H.; LIU, Z.; FISHER, J.; ZEMACH, I.; MONFORT, A.; ZAMIR, D.; GRANELL, A.; KIRST, M.; HUANG, S.; KLEE, H. A chemical genetic roadmap to improved tomato flavor. **Plant Science**, v.355, p.391-394, 2017.

VENCOVSKY, R.; BARRIGA, P. **Genética biométrica no fito melhoramento**, Ribeirão Preto: Sociedade Brasileira de Genética, v.17, 1992, 496p.

VENCOVSKY, R. Herança quantitativa. In: PATERNIANI, E.; VIEGAS, G. P. **Melhoramento e produção do milho**. 2.ed. Campinas, 1987, p.137-214.

VICKERS, A. **Structural and mechanical indicators of flavor quality**, In: R. Scanlan (ed.). Flavor quality: objective measurement. ACS Symp. Ser. 51. Amer. Chem. Soc, p.45-50, 1977.

WHITAKER, B. D. **Postharvest flavor deployment and degradation in fruits and vegetables**. In Bruckner, B. and Grant Willie, S. (Eds), Fruit Vegetable Flavour. CRC Press, Cambridge, 2008, 103-131p.

WILLIAMS, C. E.; CLAIR, D. A. Phenetic relationships and levels of variability detected by restriction fragment length polymorphism and random amplified fragment length polymorphic DNA analysis of cultivated and wild accessions of *Lycopersicon esculentum*. **Genome**, v.36, 1993, p.619-630.

WU, BH, ZHAO, JB, CHEN, J., XI, HF, JIANG, Q. E LI, SH. Herança materna de açúcares e ácidos em frutos de pessegueiro (*P. persica* (L.) Batsch). **Euphytica**, v.188, p.333-345, 2012.

XU, J.; RANC, N.; MUNOS, S.; ROLLAND, S.; BOUCHET, J.; BRUNEL, D.; CAUSSE, M. Phenotypic diversity and association mapping for fruit quality traits in cultivated tomato and related species. **Theoretical and Applied Genetic**, v.126, p. 567-581, 2012.

YELLE, S; HEWITT, J. D.; ROBINSON, N. L.; DAMON, S.; BENNETT, A. B. Sink Metabolism in Tomato Fruit : III. Analysis of Carbohydrate Assimilation in a Wild Species, **Physiology vegetal**, v.87, p.737-740, 1988.

YUAN, Y.; MEI, L.; WU, M.; WEI, W.; SHAN, W.; GONG, Z.; DENG, W. SIARF10, an auxin response factor, is involved in chlorophyll and sugar accumulation during tomato fruit development. **Journal of Experimental Botany**, v.69, p.5507-5518, 2018.

ZANOR et al. RNA Interference of LIN5 in Tomato Confirms Its Role in Controlling Brix Content, Uncovers the Influence of Sugars on the Levels of Fruit Hormones, and Demonstrates the Importance of Sucrose Cleavage for Normal Fruit Development and Fertility, **Plant Physiology**, v.150, p.1204-1218, 2009.

ZENEON, O.; PASCUET, N. S.; TIGLEA, P. **Métodos físico-químicos para análise alimentos**. Instituto Adolfo Lutz. São Paulo, v.4, 2008, 575p.

ZIMNOCH-GUZOWSKA, E.; MARCZEWSKI, W.; LEBECKA, R.; FLIS, B.; SCHAFER-PREGL R., E F. Salamini. QTL Analysis of New Sources of Resistance to *Erwinia carotovora* ssp. *atroseptica* in Potato Done by AFLP, RFLP, and Resistance-Gene-Like Markers. **Crop Science**, v.40, p.1156-1167, 2000.