



**BEATRIZ COSTA DE OLIVEIRA QUEIROZ DE SOUZA**

**O MUTANTE INSENSÍVEL AO ETILENO *Never ripe*  
APRESENTA RESPOSTAS DIFERENCIAIS AOS ESTRESSES  
POR FÓSFORO**

**LAVRAS-MG  
2023**

**BEATRIZ COSTA DE OLIVEIRA QUEIROZ DE SOUZA**

**O MUTANTE INSENSÍVEL AO ETILENO *Never ripe* APRESENTA RESPOSTAS  
DIFERENCIAIS AOS ESTRESSES POR FÓSFORO**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Fisiologia Vegetal, área de concentração em Fisiologia Vegetal, para a obtenção do título de Mestre.

Prof. Dr. Vitor de Laia Nascimento  
Orientador

**LAVRAS-MG  
2023**

Ficha catalográfica elaborada pelo Sistema de Geração de Ficha Catalográfica da Biblioteca  
Universitária da UFLA, com dados informados pelo(a) próprio(a) autor(a).

Souza, Beatriz Costa de Oliveira Queiróz de.

O mutante insensível ao etileno *Never ripe* apresenta respostas diferenciais aos estresses por fósforo / Beatriz Costa de Oliveira Queiróz de Souza. - 2023.

55 p. : il.

Orientador(a): Vitor de Laia Nascimento.

Dissertação (mestrado acadêmico) - Universidade Federal de Lavras, 2023.

Bibliografia.

1. *Solanum lycopersicum*. 2. Eficiência do uso de fósforo. 3. Percepção de etileno. I. de Laia Nascimento, Vitor. II. Título.

**BEATRIZ COSTA DE OLIVEIRA QUEIROZ DE SOUZA**

**O MUTANTE INSENSÍVEL AO ETILENO *Never ripe* APRESENTA RESPOSTAS  
DIFERENCIAIS AOS ESTRESSES POR FÓSFORO**

**THE ETHYLENE-INSENSITIVE MUTANT *Never ripe* PRESENTS DIFFERENTIAL  
RESPONSES TO PHOSPHORUS STRESSES**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Fisiologia Vegetal, área de concentração em Fisiologia Vegetal, para a obtenção do título de Mestre.

APROVADO em 14 de julho de 2023

Profa. Dra. Carla Elisa Alves Bastos – IFSULDEMINAS  
Prof. Dr. Felipe Klein Ricachenevsky – UFRGS

Prof. Dr. Vitor de Laia Nascimento  
Orientador

**LAVRAS-MG  
2023**

A todos aqueles que tem que ir para longe de casa  
para realizarem seus sonhos e carregam a saudade  
dentro do peito.  
*Dedico.*

## AGRADECIMENTOS

Às forças superiores, por fazerem com que eu encontrasse a coragem e o discernimento necessários para enfrentar os obstáculos da vida.

À minha família, em especial à minha mãe, Nel; meu pai, Pepe; meu irmão, Luiz Guilherme, e às minhas avós, Eliza e Blandina. Palavras não são suficientes para agradecer por tudo o que vocês fizeram e fazem por mim, e que permitiu que eu pudesse realizar meus sonhos, mesmo que para isso, fosse necessário ficar longe fisicamente de vocês. Obrigada por tudo!

Aos meus amigos, os de longe e os de perto, os antigos e os novos, por todo o apoio durante mais essa jornada. Não chegaria ao final desse mestrado se não fosse por vocês. Um agradecimento especial à Eduarda e Alana, o duo apocalíptico que Lavras me trouxe de presente; ao Flávio, Vinícius, Dany e Lenizy, por serem os melhores cantores amadores de karaokê e as melhores companhias para viagens existentes; a Evelyn, Gabi e Áthila, por serem as melhores amigas dos tempos de graduação e parceiros de profissão; a Milena e Hanna, por sempre estarem aqui, mesmo que só consigamos nos encontrar uma vez por ano; a minha meia chará, Maria Beatriz, por ser minha parceira de shows, dívidas e amor pela Taylor Swift; a Cris, minha irmã de outros pais, por ser alguém com quem eu sempre posso contar; a Olívia e Lara, as amigas que eu ganhei durante a pós e que partilham das mesmas reclamações que eu; e aos amigos de mais longa data possível, Bela, Maria Clara, Lucas, Júlio e Carol, que felicidade poder compartilhar mais um fechamento de ciclo da minha vida com vocês! Nos vemos em mais um agradecimento daqui a quatro anos, quando eu concluir (Deus me abençoe!) a minha tese de doutorado.

Ao meu namorado, Gabriel, por ser meu ponto de calmaria em meio ao caos. Obrigada por me fazer enxergar a vida além do Lattes e me fazer rir mesmo nos piores momentos. Amo você!

Aos meus colegas de pós-graduação, principalmente ao Mateus, Melina e Geovane, pelo suporte com o uso de equipamentos e reagentes; ao Jucelino, pelo auxílio com as planilhas de soluções nutritivas e a técnica do setor, Taís, pela ajuda com a parte estatística do meu trabalho.

Ao corpo docente do programa de pós-graduação em Fisiologia Vegetal da UFLA, por todo o conhecimento repassado. Em especial à professora Elisa e o professor Paulo, por permitirem que eu utilizasse seu espaço laboratorial, equipamentos e reagentes para realizar as análises necessárias para a minha pesquisa.

Ao meu orientador, professor Vitor, por toda a paciência, compreensão e por ser o melhor orientador que eu poderia ter tido durante esses dois anos (e que continuará sendo durante os próximos quatro). Obrigada por ter depositado tanta confiança em mim e no meu potencial!

À toda a equipe do Nascimento Lab, pela ajuda com os experimentos e análises. Sem vocês, não teria sido possível realizar esse estudo. Um agradecimento especial aos meus ICs, Clara (por fazer as belíssimas pranchas com as imagens das minhas plantas), Gabriella, Rayssa e Gabriel, por permitirem que eu repasse a vocês o pouco que sei e me permitirem aprender com vocês também. E à já citada aqui, Eduarda, pelas fofocas, risadas e docinhos compartilhados que tornam o trabalho mais leve.

Ao Laboratório de Nutrição Mineral de Plantas do departamento de Ciência do Solo, principalmente à técnica Aline e a professora Maria Lígia, pelo auxílio com as análises nutricionais do meu estudo.

Por último, à UFLA e ao programa de pós-graduação em Fisiologia Vegetal, pelas oportunidades dadas, e a FAPEMIG, pelo fomento da pesquisa.

## RESUMO

O fósforo (P) é um macronutriente requerido como componente estrutural e funcional de várias biomoléculas. Este elemento pode interagir com fitormônios, como o etileno, gerando respostas que impactam o crescimento e o desenvolvimento das plantas. O tomate (*Solanum lycopersicum* L.) tem sido utilizado como modelo para estudos fisiológicos e bioquímicos e o mutante com reduzida percepção de etileno, *Never ripe* (*Nr*), pode auxiliar na compreensão de como este hormônio interfere e coordena diversos processos, incluindo a resposta a estresses, como os nutricionais. Este trabalho teve como objetivo compreender como o tomateiro mutante insensível ao etileno *Never ripe* responde a estresses (ausência e excesso) por fósforo (P). O experimento foi realizado em sala de crescimento, onde tomateiros (cv. Micro-Tom) dos genótipos selvagem (WT) e *Nr* foram submetidos a fertirrigação utilizando meio Hoagland adaptado. As plantas foram distribuídas em seis tratamentos, em fatorial duplo 2 (genótipos) x 3 (níveis de P), sendo estes: (i) WT em P ótimo; (ii) WT em ausência de P; (iii) WT em excesso de P; (iv) *Nr* em P ótimo; (v) *Nr* em ausência de P; e (vi) *Nr* em excesso de P. Foram quantificados parâmetros biométricos, fotossintéticos, bioquímicos e nutricionais das plantas no estágio vegetativo e ao fim do experimento. Os maiores valores dos parâmetros biométricos foram encontrados em *Nr*, em todos os tratamentos, exceto a razão raiz: parte aérea. A produção de frutos foi bastante afetada, sendo menor em WT na ausência de P. Curiosamente, vários parâmetros fotossintéticos como Fv/Fm, e assimilação de CO<sub>2</sub> foram maiores na ausência de P para ambos os genótipos. Plantas de *Nr* apresentaram menos carboidratos e mais aminoácidos e proteínas, além de possuírem melhores aspectos nutricionais de acúmulo de P nos órgãos vegetais e de eficiência de uso de P. Plantas de *Nr* também demonstraram maior estabilidade fenotípica quando expostas aos estresses por P, verificada pelos seus maiores atributos biométricos. Os resultados indicam que o etileno possui papel essencial na sinalização de estresses nutricionais e que a sua baixa percepção pode atenuar esses efeitos. A insensibilidade ao etileno ocasionou uma melhor resistência das plantas às condições adversas a que estavam submetidas (ausência e excesso de P). Porém, os maiores teores de compostos nitrogenados em *Nr* podem indicar que essas plantas estão percebendo os estresses por P e respondendo de maneira diferente em relação a WT.

**Palavras-chave:** *Solanum lycopersicum*. Eficiência do uso de fósforo. Percepção de etileno.

## ABSTRACT

Phosphorus (P) is a macronutrient required as a structural and functional component of several biomolecules. This element interacts with phytohormones, such as ethylene, generating responses that impact plant growth and development. Tomato (*Solanum lycopersicum* L.) has been used as a model for physiological and biochemical studies, and the mutant with reduced ethylene perception, *Never ripe* (*Nr*), can help to understand how this hormone interferes and coordinates biological processes, including response to stresses, such as nutritional ones. This work aimed to understand how the ethylene-insensitive mutant tomato plant *Never ripe* responds to phosphorus (P) stresses (absence and excess). The experiment was conducted in the growth room, where tomatoes (cv. Micro-Tom) of wild type (WT) and *Nr* were subjected to fertigation with adapted Hoagland solution. Plants were distributed in six treatments, in double factorial 2 (genotypes) x 3 (levels of P): (i) WT in P optimal; (ii) WT in absence of P; (iii) WT in excess of P; (iv) *Nr* in P optimal; (v) *Nr* in absence of P; and (vi) *Nr* in excess of P. Biometric, photosynthetic, biochemical and nutritional parameters of plants in the vegetative stage and at the end of the experiment were quantified. The highest values of the biometric parameters were found in *Nr*, in all treatments, except the root-shoot ratio. Fruit production was widely affected, being lower in WT in the absence of P. Curiously, several photosynthetic parameters such as Fv/Fm, and CO<sub>2</sub> assimilation were higher in the absence of P for both genotypes. *Nr* plants showed fewer carbohydrates and more amino acids and proteins; in addition to having better nutritional aspects of P accumulation in plant organs and P use efficiency. These *Nr* plants also demonstrated greater phenotypic stability when exposed to P stresses, verified by their greatest biometric attributes. The results indicate that ethylene plays an essential role in the signaling of nutritional stresses and that its reduced perception can mitigate these effects. The ethylene insensitivity led to a better resistance of plants to adverse conditions to which they were submitted (absence and excess of P). However, higher levels of nitrogen compounds in *Nr* may indicate that these plants are perceiving P stress and responding differently in relation to WT.

**Keywords:** *Solanum lycopersicum*. Phosphorus use efficiency. Ethylene perception.

## LISTA DE ILUSTRAÇÕES

- Figura 1 - Tomateiros cv. Micro-Tom, dos genótipos selvagem (Wild type) em ausência (A), dose ótima (B) e excesso de P (C), e *Never ripe*, em ausência (D), dose ótima (E) e excesso de P (F)..... 23
- Figura 2 - Altura das plantas (A), comprimento de raiz (B) e número de folhas (C) em tomateiros cv. Micro-Tom, dos genótipos selvagem (Wild type) e *Never ripe*, em ausência, dose ótima e excesso de P..... 24
- Figura 3 - Frutos de tomateiros cv. Micro-Tom, dos genótipos selvagem (Wild type) em ausência (A), dose ótima (B) e excesso de P (C), e *Never ripe*, em ausência (D), dose ótima (E) e excesso de P (F)..... 25
- Figura 4 - Número de inflorescências (A), número de frutos (B) e peso de frutos (C) em tomateiros cv. Micro-Tom, dos genótipos selvagem (Wild type) e *Never ripe*, em ausência, dose ótima e excesso de P..... 26
- Figura 5 - Açúcares solúveis totais (A), açúcares redutores (B), sacarose (C) e amido (D) em tomateiros cv. Micro-Tom, dos genótipos selvagem (Wild type) e *Never ripe*, em ausência, dose ótima e excesso de P..... 32
- Figura 6 - Aminoácidos (A) e proteínas (B) em tomateiros cv. Micro-Tom, dos genótipos selvagem (Wild type) e *Never ripe*, em ausência, dose ótima e excesso de P..... 33
- Figura 7 - Acúmulo de P nas folhas (A), no caule (B) e na raiz (C) em tomateiros cv. Micro-Tom, dos genótipos selvagem (Wild type) e *Never ripe*, em ausência, dose ótima e excesso de P..... 40
- Figura 8 - Eficiência de aquisição (A) e de utilização de fósforo (B) em tomateiros cv. Micro-Tom, dos genótipos selvagem (Wild type) e *Never ripe*, em ausência, dose ótima e excesso de P..... 42

## LISTA DE TABELAS

Tabela 1 - Parâmetros biométricos de tomateiros cv. Micro-Tom, dos genótipos selvagem (Wild type) e <i>Never ripe</i> , quando submetidos a ausência, dose ótima e excesso de P.....	28
Tabela 2 - Parâmetros fisiológicos de tomateiros cv. Micro-Tom, dos genótipos selvagem (Wild type) e <i>Never ripe</i> , quando submetidos a ausência, dose ótima e excesso de P.....	29
Tabela 3 - Valores nutricionais para amostras foliares de tomateiros cv. Micro-Tom, dos genótipos selvagem (Wild type) e <i>Never ripe</i> , quando submetidos a ausência, dose ótima e excesso de P.....	35
Tabela 4 - Valores nutricionais para amostras caulinares de tomateiros cv. Micro-Tom, dos genótipos selvagem (Wild type) e <i>Never ripe</i> , quando submetidos a ausência, dose ótima e excesso de P.....	36
Tabela 5 - Valores nutricionais para amostras radiculares de tomateiros cv. Micro-Tom, dos genótipos selvagem (Wild type) e <i>Never ripe</i> , quando submetidos a ausência, dose ótima e excesso de P.....	37
Tabela 6 - Valores nutricionais para amostras de solo de tomateiros cv. Micro-Tom, dos genótipos selvagem (Wild type) e <i>Never ripe</i> , quando submetidos a ausência, dose ótima e excesso de P.....	38

## SUMÁRIO

1.	<b>INTRODUÇÃO</b> .....	12
2.	<b>OBJETIVOS</b> .....	15
2.1	<b>Objetivo geral</b> .....	15
2.2	<b>Objetivos específicos</b> .....	15
3.	<b>MATERIAL E MÉTODOS</b> .....	16
3.1	<b>Material vegetal</b> .....	16
3.2	<b>Análises de crescimento e produção</b> .....	17
3.3	<b>Análises fotossintéticas</b> .....	18
3.4	<b>Análise do perfil de metabólitos</b> .....	19
3.5	<b>Análises de composição elementar</b> .....	20
3.6	<b>Análises de dados</b> .....	21
4.	<b>RESULTADOS</b> .....	22
5.	<b>DISCUSSÃO</b> .....	43
6.	<b>CONCLUSÃO</b> .....	48
	<b>REFERÊNCIAS</b> .....	49

## 1. INTRODUÇÃO

A fertilização possui grande importância para as plantas por fornecer os nutrientes necessários para o seu crescimento e desenvolvimento, bem como propiciar um aumento de produtividade de culturas e melhorar a qualidade de frutos produzidos (Dias et al., 2012). Além disso, a nutrição mineral adequada pode proporcionar um maior vigor para as plantas e uma melhor qualidade fisiológica para as sementes produzidas (Barbieri et al., 2013).

Dentre os nutrientes essenciais para os vegetais, o fósforo (P) se destaca como um dos macronutriente mais importantes a ser requerido pelas plantas, somando de 0.2 a 0.8% do seu peso seco (Kalayu, 2019; Sharma et al., 2013). O P atua como componente estrutural e funcional de ácidos nucleicos, membranas fosfolipídicas, por estar presente em metabólitos e intermediários ligados ao metabolismo de carbono (C) e de nitrogênio (N) (Wang et al., 2020), além de sua forma inorgânica (Pi) ser essencial para vários processos de trocas energéticas e ter papéis cruciais nas cascatas das rotas de transdução de sinais (Poirier e Bucher, 2002). Além disso, o P atua em diversos aspectos do crescimento e desenvolvimento dos vegetais, como o crescimento e estruturação das raízes, a formação de flores e sementes e a divisão e alongamento celular (Walpola e Yoon, 2012; Satyaprakash et al., 2017; Kalayu, 2019).

O P pode ser encontrado no solo tanto como Pi, quanto em sua forma orgânica (Po) (Shen et al., 2011), com o Pi contabilizando de 35 a 70% do P total no solo (Harrison, 1987). Pelas plantas, o P é utilizado na forma de ortofosfato, por ser mais estável, absorvendo-o nas formas iônicas  $\text{H}_2\text{PO}_4^-$  ou  $\text{HPO}_4^{2-}$ , a depender do pH do meio (Barker e Pilbeam, 2007). Apesar da abundância de fosfato no solo, o P é um elemento pouco disponível para as plantas, por conta da sua baixa taxa de difusão no solo e sua alta capacidade de se ligar a outros minerais (Ca, Fe, Al), formando compostos insolúveis (Hasan et al., 2016).

Por conta disso, grande parte dos solos são considerados pobres de P, principalmente os arenosos, alcalinos e altamente intemperizados (Barber, 1995; Balemi e Negisho, 2012). Essa baixa disponibilidade de P pode impactar as plantas, afetando a razão raiz/parte aérea, a hidratação e seu conteúdo de leucoantocianinas (Atkinson, 1973), além de reduzir a fotossíntese e os níveis de glicose, piruvato, açúcares fosfatados e clorofila, bem como aumentar nos níveis de sacarose e amido (Zhang et al., 2014).

Entretanto, existem solos, principalmente em regiões temperadas, que por conta da intensa aplicação de fertilizantes para a agricultura, possuem quantidades excessivas de P (Sharma et al., 2007), podendo trazer efeitos tóxicos para as plantas, tais como a sua inibição de crescimento, clorose internerval, necrose das folhas e senescência acelerada, além de

propiciar um incremento nos níveis de hexoses fosfatadas (Silber et al., 2002; Coccozza et al., 2020).

Nas plantas, os nutrientes interagem com a homeostase dos fitormônios e outras moléculas sinalizadoras, podendo gerar diversas respostas fisiológicas (Sehar et al., 2022). Entre os fitormônios, o etileno demonstra grande importância, por possuir papel crucial na germinação de sementes, no crescimento e desenvolvimento das plantas, na senescência e no amadurecimento de frutos (Iqbal et al., 2017), além de atuar em processos de respostas ao estresse (Dubois et al., 2018). Dentre estes, o etileno atua especialmente sobre estresses nutricionais, na deficiência e toxicidade de elementos, gerando respostas perceptivas e adaptativas nas plantas (Lynch e Brown, 1997).

Em situações de deficiência de P, os níveis de etileno aumentam, atuando na regulação das vias de sinalização de deficiência de P, em interação com outros fitormônios (Zhang et al., 2014). As interações do metabolismo de etileno com baixas quantidades de P podem afetar o crescimento radicular e da parte aérea e o acúmulo de biomassa em plantas de tomate (Kim et al., 2008). Entretanto, ainda há uma grande lacuna de conhecimento sobre os efeitos da interação entre o P e o etileno no que diz respeito a altas doses de P, a produção de metabólitos, as trocas gasosas e composição elementar das plantas e, conseqüentemente, ao controle da produtividade.

O tomate (*Solanum lycopersicum* L.) tem sido amplamente utilizado como um modelo para estudos fisiológicos e bioquímicos de eudicotiledôneas C<sub>3</sub>, com destaque para o desenvolvimento de frutos, devido ao seu genoma relativamente pequeno, mapas cromossômicos bem estabelecidos e alta ocorrência de variações alélicas e mutantes (Lima et al., 2009). Entre suas várias cultivares, a Micro-Tom tem se destacado por conta de seu tamanho reduzido, o que permite seu crescimento em tubos de ensaio e vasos de 100 mL e seu ciclo de vida curto, com duração de 70-90 dias (Scott e Harbaugh, 1989).

Mutantes de tomateiros têm sido utilizados para compreender as funções dos genes das plantas, principalmente relacionados a produção e sensibilidade de hormônios. A cultivar Micro-Tom apresenta, dentre vários outros, um genótipo mutante relacionado ao metabolismo do etileno. O *Never ripe* (*Nr*) possui uma redução da sensibilidade na percepção do etileno, devido a uma mutação no receptor ETR3 (Wilkinson et al., 1995). Sua identificação visual se dá pela falha em apresentar a resposta tríplice quando aplicado etileno exógeno, pelo atraso em sua senescência foliar quando em condições estressantes e pelo não-amadurecimento completo dos frutos (Lahanan et al., 1994), além de apresentar maior crescimento em relação ao tipo selvagem, com maior produtividade de frutos, sem alteração na partição de carbono

(Nascimento et al., 2021). Essa mutação também ocasiona interferências na germinação de sementes e no crescimento radicular das plantas, além de afetar seus estados nutricionais e bioquímicos (Kucera et al., 2005; Lima et al., 2009; Monteiro et al., 2012).

A maior parte dos trabalhos com o mutante *Never ripe* abordam aspectos a respeito de seus frutos. Entretanto, alguns artigos abordam as características bioquímicas, fisiológicas e de crescimento da planta em si, em situações de estresses ou não (Nascimento et al., 2021; Poór et al., 2015; Monteiro et al., 2011). Apesar disso, ainda existem poucos estudos que abordam o impacto da ausência/baixas quantidades e do excesso de nutrientes sobre os aspectos vegetais mencionados, principalmente relacionados ao P.

Dessa forma, esse trabalho justifica-se por contribuir com avanços na área de interações entre fitormônios e nutrientes, especificamente o etileno e P, demonstrando como o etileno induz e controla respostas a estresses em ausência e excesso de P, e como isso afetará os parâmetros biométricos, fisiológicos, bioquímicos e nutricionais das plantas. Assim, espera-se compreender melhor esses processos e indicar novos caminhos de estudos, para continuar avançando com o conhecimento científico na área.

## 2. OBJETIVOS

### 2.1 Objetivo geral

Compreender como o tomateiro mutante insensível ao etileno *Never ripe* responde a estresses (ausência e excesso) por fósforo (P).

### 2.2 Objetivos específicos

- Caracterizar os sintomas de estresse (ausência e excesso) por P em plantas de tomateiro com alterações no metabolismo de etileno.
- Quantificar os parâmetros biométricos (crescimento, produção e partição de biomassa) de plantas de tomateiro com alterações no metabolismo de etileno submetidas à estresses por P.
- Avaliar os impactos no metabolismo de carbono e de nitrogênio de plantas de tomateiro com alterações no metabolismo de etileno submetidas à estresses por P.
- Caracterizar os aspectos fotossintéticos (trocas gasosas e fluorescência da clorofila *a*) de plantas de tomateiro com alterações no metabolismo de etileno submetidas à estresses por P.
- Comparar a eficiência da absorção e do uso de nutrientes entre as plantas de tomateiro com alterações no metabolismo de etileno submetidas à estresses por P.

### 3. MATERIAIS E MÉTODOS

#### 3.1 Material vegetal

O estudo foi conduzido na Sala de Crescimento de Plantas do Setor de Fisiologia Vegetal (21°13'40" S e 44°57'50" W GRW), do Departamento de Biologia – Instituto de Ciências Naturais, da Universidade Federal de Lavras (UFLA), no município de Lavras, Minas Gerais. O experimento completo foi realizado duas vezes, sendo que o primeiro (cujos dados são apresentados na dissertação) foi realizado entre outubro de 2022 e março de 2023, e o segundo, ainda em andamento, com início em maio de 2023.

As sementes de tomate (*Solanum lycopersicum* L. cv. Micro-Tom) dos genótipos selvagem (WT) e *Never Ripe* (*Nr*) foram desinfectadas usando uma solução de hipoclorito de sódio a 5% por 10 minutos, sendo lavadas primeiramente em água corrente e depois em água destilada. As sementes foram colocadas em placas de Petri com dois papéis para germinação cada, sendo embebidas em solução de água destilada com Nistatina a 0,5%, para evitar contaminação por fungos. Previamente, as placas e os papéis foram esterilizados, sendo os papéis colocados em estufa por um período de duas horas a 105 °C e as placas limpas com álcool 70%.

Após a protrusão da radícula, as sementes germinadas foram transferidas para vasos de 400 mL contendo areia, que foi previamente peneirada e lavada, para a retirada de impurezas. Estas foram submetidas a um sistema de fertirrigação, com aplicação de solução nutritiva de Hoagland (Hoagland e Arnon, 1938), com os valores ótimos, em ½ força iônica, até sua completa aclimatação.

As plântulas resultantes permaneceram por um período de quinze dias sendo mantidas dentro de sacos de plástico, para a manutenção da umidade, até o aparecimento das primeiras folhas verdadeiras. Após esse período, os sacos foram retirados e as plantas foram submetidas aos tratamentos nutritivos. As soluções foram aplicadas com sua força iônica completa, com pH  $5.5 \pm 0.5$ , e 30 mL em cada vaso. As soluções foram repostas a cada 15 dias, com os vasos e pratos sendo lavados com água destilada para evitar estresse por salinidade. As mudas foram regadas com água destilada quando houve necessidade, com a superfície do vaso sendo coberta com papel alumínio, para evitar o crescimento de líquens.

Durante todo o experimento, as plantas foram mantidas em sala de crescimento, expostas à luz branca fluorescente, com fotoperíodo de 12/12 h. Os dados ambientais de temperatura e umidade foram monitorados regularmente durante os experimentos com o auxílio

do datalogger modelo RC-51 H (Elitech Brasil, Rio Grande do Sul, BR), possuindo as médias de 26.5 °C e 56.1%, respectivamente.

Em relação ao sistema de fertirrigação, as soluções estoques foram preparadas separadamente, sendo colocadas em frascos âmbar longe de exposição luminosa. Para o preparo das soluções, foram utilizados os seguintes sais e suas respectivas concentrações:  $\text{KH}_2\text{PO}_4$  (1M),  $\text{KNO}_3$  (1M),  $\text{NH}_4\text{NO}_3$  (1M),  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$  (1M),  $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$  (1M),  $\text{MnSO}_4 \cdot \text{H}_2\text{O}$  (1 mM),  $\text{ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$  (1 mM),  $\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$  (0,25 mM),  $\text{FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$  –  $\text{Na}_2\text{EDTA}$  (64 mM),  $\text{H}_3\text{BO}_3$  (12,5 mM) e  $\text{Na}_2\text{MoO}_4$  (0,25 mM).

As soluções nutritivas, adaptadas a partir do trabalho de Domiciano et al. (2020), foram preparadas de forma a induzir a deficiência (ausência de P) e o excesso de P (dobro do valor padrão de P) nas plantas, tendo como fonte de P, o fosfato de potássio monobásico ( $\text{KH}_2\text{PO}_4$ ). Os valores foram balanceados, para que cada nutriente fosse ofertado adequadamente em cada tratamento. Na condição de ausência de P, não houve aplicação de  $\text{KH}_2\text{PO}_4$ ; em condição de P ótimo, foi aplicado  $2 \text{ mmol L}^{-1}$ , e em excesso, foi aplicado  $4 \text{ mmol L}^{-1}$  de  $\text{KH}_2\text{PO}_4$ . O experimento contou com seis tratamentos: (i) WT em P ótimo; (ii) WT em ausência de P; (iii) WT em excesso de P; (iv) Nr em P ótimo; (v) Nr em ausência de P; e (vi) Nr em excesso de P.

### 3.2 Análises de crescimento e produção

Os parâmetros biométricos foram avaliados ao final do experimento, durante o desmonte. Foram quantificados a altura das plantas (cm) e o comprimento de raiz (cm) com auxílio de régua milimetrada; o diâmetro do caule (mm), com a utilização de paquímetro e o volume de raiz ( $\text{cm}^3$ ), com o uso de proveta graduada. Também foram avaliados o número de folhas totais, de folhas novas, folhas maduras e inflorescências.

Foram realizadas duas coletas destrutivas, uma no início do experimento, antes da aplicação dos tratamentos, e a segunda, ao término do experimento, para a obtenção de dados de biomassa inicial e final. A partição de biomassa foi avaliada por meio da massa seca dos diferentes órgãos do tomateiro (folhas, caule, inflorescências, frutos e raiz), pesadas em balança analítica (g). Para a obtenção da massa seca, as partes do tomateiro foram colocadas em sacos de papel e levadas à estufa, a 60 °C, até peso constante. Com esses dados, foi calculada a massa seca da parte aérea, a massa seca total, a razão raiz: parte aérea e a taxa de crescimento relativa (TCR) (equação 1), de acordo com Hunt et al. (2002), onde MS2 e MS1 são as massas secas das plantas nos períodos T2 e T1 de coleta, respectivamente.

A área foliar foi medida utilizando-se o software ImageJ (versão 1.52a) (Schneider et al. 2012), enquanto a área foliar específica (AFE) foi calculada utilizando a fórmula da *equação 2* (Hunt, 1982). Por fim, foi calculada a taxa de assimilação líquida (TAL), a partir da fórmula estabelecida por Magalhães (1985) (*equação 3*), onde P2 e P1 correspondem ao peso seco da planta e A2 e A1, às áreas foliares dos períodos T2 e T1, respectivamente.

$$\text{Equação 1: } TCR = (\ln MS2 - \ln MS1) / (T2 - T1)$$

$$\text{Equação 2: } AFE \text{ (cm}^2 \text{ g}^{-1}\text{)} = \text{área foliar/massa seca foliar.}$$

$$\text{Equação 3: } TAL \text{ (g dm}^{-2} \text{ dia}^{-1}\text{)} = \{[(P2 - P1)/(A2 - A1)] * [(\log A2 - \log A1)/(t2 - t1)]\}.$$

O desempenho produtivo das plantas deu-se a partir da contagem do número de frutos de cada planta, ao final do experimento, sendo feita uma média dos resultados por tratamento. Também foi contabilizado o peso total dos frutos, quantificando a produção em gramas/planta.

### 3.3 Análises fotossintéticas

Foram avaliados parâmetros de trocas gasosas e de fluorescência da clorofila *a*, sendo estes coletados na mesma folha totalmente expandida mais recente, no período da manhã (08:00 às 12:00 h). Sobre as métricas de trocas gasosas, foram medidas a taxa de assimilação líquida de CO<sub>2</sub> (*A*, μmol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>), condutância estomática (*g<sub>s</sub>*, mol H<sub>2</sub>O m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>), transpiração (*E*, mmol H<sub>2</sub>O m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) e concentração interna de CO<sub>2</sub> (*C<sub>i</sub>*, μmol CO<sub>2</sub> mol ar<sup>-1</sup>), com o auxílio de um analisador de gases no infravermelho (IRGA), modelo LI-6400XT (LI-COR Biosciences Inc., Nebraska, USA). A partir dessas medições, foram calculadas a razão entre a concentração interna e externa de CO<sub>2</sub> (*C<sub>i</sub>/C<sub>a</sub>*), a eficiência instantânea de uso da água (*E<sub>i</sub>UA*) (Farquhar e Richards, 1984), eficiência instantânea da carboxilação (*E<sub>i</sub>C*) (Melo et al., 2009) e a eficiência de uso da luz (*EUL*) (Medlyn et al., 1998), de acordo com as fórmulas abaixo:

$$\text{Equação 4: } E_{iUA} \text{ (}\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1} \text{ (mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}\text{)}^{-1}\text{)} = A/E$$

$$\text{Equação 5: } E_{iC} \text{ (}\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1} \text{ (}\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol ar}^{-1}\text{)}^{-1}\text{)} = A/C_i$$

$$\text{Equação 6: } EUL \text{ (g C MJ}^{-1}\text{)} = A/Q_a$$

Os dados de fluorescência da clorofila *a* foram obtidos com a utilização de um fluorômetro portátil modulado MINI-PAM (Walz Inc., Effeltrich, Germany). Após trinta minutos de adaptação das folhas ao escuro, foram obtidos os parâmetros de fluorescência inicial

( $F_0$ ) e fluorescência máxima ( $F_m$ ), sendo calculados a partir deles os valores de fluorescência variável ( $F_v = F_m - F_0$ ) e o rendimento quântico potencial ( $F_v/F_m$ ) do fotossistema II (PSII) (Abadía et al., 1999). As mesmas folhas foram expostas à radiação incidente e oito pulsos crescentes de luz foram aplicados, para determinar os parâmetros da fluorescência em estado estacionário antes dos pulsos de saturação ( $F$ ) e a fluorescência máxima em condições de claro ( $F_m'$ ). A partir desses valores, foram determinados o quenching fotoquímico ( $q_p$ ) (Van Kooten e Snel, 1990), quenching não fotoquímico (NPQ) (Bilger e Björkman, 1990) e a taxa de transporte de elétrons (ETR) (Strong et al., 2000), com as equações sendo representadas abaixo:

$$\text{Equação 7: } q_p = (F_m' - F) / (F_m' - F_0)$$

$$\text{Equação 8: } \text{NPQ} = (F_m - F_m') / F_m'$$

$$\text{Equação 9: } \text{ETR} = \text{Yield} * \text{PAR} * 0,84 * 0,5$$

### 3.4 Análises do perfil de metabólitos

A coleta para as análises bioquímicas foi realizada ao final do dia, com o propósito de quantificar o que foi produzido no metabolismo no ciclo luminoso. A coleta ocorreu ao final do período vegetativo das plantas, sendo coletados dois folíolos de cada exemplar. Todo o material vegetal foi previamente congelado em nitrogênio líquido e, em seguida, armazenado em ultrafreezer  $-80\text{ }^\circ\text{C}$ , até o momento das análises. Amostras foliares foram submetidas à extração etanólica, a quente, determinando-se, na fração solúvel em etanol, os açúcares redutores e não redutores, aminoácidos e teores de pigmentos fotossintéticos (clorofilas *a* e *b*, e carotenóides), enquanto na fração insolúvel, os teores de amido e proteínas. A quantificação dos açúcares redutores foi feita por meio do método DNS, proposto por Miller (1959) e os açúcares solúveis totais pelo método de antrona, descrito por Dische (1962). A quantificação de aminoácidos foi realizada pelo método de ninhidrina conforme o descrito por López-Hidalgo et al. (2021). Para os teores de pigmentos fotossintéticos, foi adicionado 120  $\mu\text{L}$  de etanol absoluto a 50  $\mu\text{L}$  do extrato etanólico. O cálculo dos teores de clorofila e carotenoides foi feito de acordo com as equações (*Equações 9 a 11*) propostas por Lichtenthaler (2001):

$$\text{Equação 10: Clorofila } a \text{ (mg}\cdot\text{g}^{-1}) = 13.36 \times A_{663} - 1.28 \times A_{647}$$

$$\text{Equação 11: Clorofila } b \text{ (mg}\cdot\text{g}^{-1}) = 27.43 \times A_{647} - 2.72 \times A_{663}$$

$$\text{Equação 12: Carotenoides (mg } \text{g}^{-1}) = (1000 \times A_{470} - 2.13 \times \text{Clorofila } a - 97.64 \times \text{Clorofila } b) / 209$$

Para a determinação dos teores de proteínas, o pellet da extração etanólica foi solubilizado com NaOH (0,1M) e encubado à 80°C por 1h, com o sobrenadante resultante sendo utilizado para quantificação pelo protocolo de Bradford (1976). A extração de amido foi realizada a partir da amostra derivada da extração de proteínas, na qual foi adicionado tampão acetato de potássio, para a acidificação do meio, seguido de adição da solução de degradação (tampão acetato de potássio mais a enzima amiloglucosidade) (adaptado de Hendriks *et al.*, 2003 e Zanandrea *et al* 2010). Para a extração de sacarose, foi adicionado hidróxido de potássio (KOH) ao extrato etanólico (1:1). A quantificação do amido e sacarose se deu pelo método de antrona (Dische, 1962).

A leitura da absorbância das amostras, com comprimento de onda definido de acordo com cada protocolo citado anteriormente, foi feita utilizando-se um leitor de microplacas modelo Epoch com a interface do software Gen5 Análise de Dados (Bio Tek Instruments, Inc., Vermont, USA). Todos os valores foram expressos em mg-g<sup>-1</sup> de MF (massa fresca).

### 3.5 Análises de composição elementar

As amostras de massa seca dos vegetais (folhas, caule e raiz), após serem pesadas e utilizadas para a obtenção dos dados de partição de biomassa, foram trituradas por meio de um moinho CIENLAB CE-430; 8 lâminas, 1.725 rpm, 20 mesh, para a realização de análises de composição elementar.

Para a quantificação dos níveis de fósforo (P), potássio (K), cálcio (Ca), magnésio (Mg), enxofre (S), cobre (Cu), ferro (Fe), manganês (Mn), zinco (Zn) e boro (B), as amostras de folhas, caule e raiz foram submetidas a uma solução nítrico-perclórica (65% e 70%), com o extrato resultante sendo analisado com um espectrômetro de emissão óptica de plasma acoplado indutivamente (ICP-OES, Perkin-Elmer Optima 3000XL). Para determinar os teores de nitrogênio total nas amostras vegetais, foi utilizado o método de Kjeldahl, utilizando solução digestora com ácido sulfúrico, alteração controlada de temperatura no bloco digestor, seguido de destilação, com hidróxido de sódio, e a titulação, com ácido clorídrico, até alteração de cor da solução (coloração verde para rosa). O volume gasto de ácido clorídrico na titulação foi utilizado para o cálculo da porcentagem de nitrogênio na amostra vegetal (Feema, 1983). A determinação de todos os valores deu-se por mg kg<sup>-1</sup>.

Para a determinação dos níveis de P, K, Ca, Mg, S, Cu, Fe, Mn, Zn e B nas amostras de solo, foi utilizado um espectrômetro de fluorescência de raios X portátil (S1 Titan pXRF 800, Bruker Analytical Instrumentation, Billerica, MA, EUA).

A acumulação de P foi calculada a partir da multiplicação da matéria seca das folhas, caule e raiz e a concentração de P nessas partes respectivas (Santos et al., 2021). Ademais, foram calculadas a eficiência de aquisição de P (EAP) e a eficiência de utilização de P (EUP), de acordo com Osborne e Rengel (2002), demonstradas nas equações abaixo:

*Equação 13:*  $EAP = \text{Absorção de P na parte aérea} / \text{Quantidade de P aplicada} * 100.$

*Equação 14:*  $EUP = \text{Massa seca da parte área} / \text{Absorção de P na parte aérea}.$

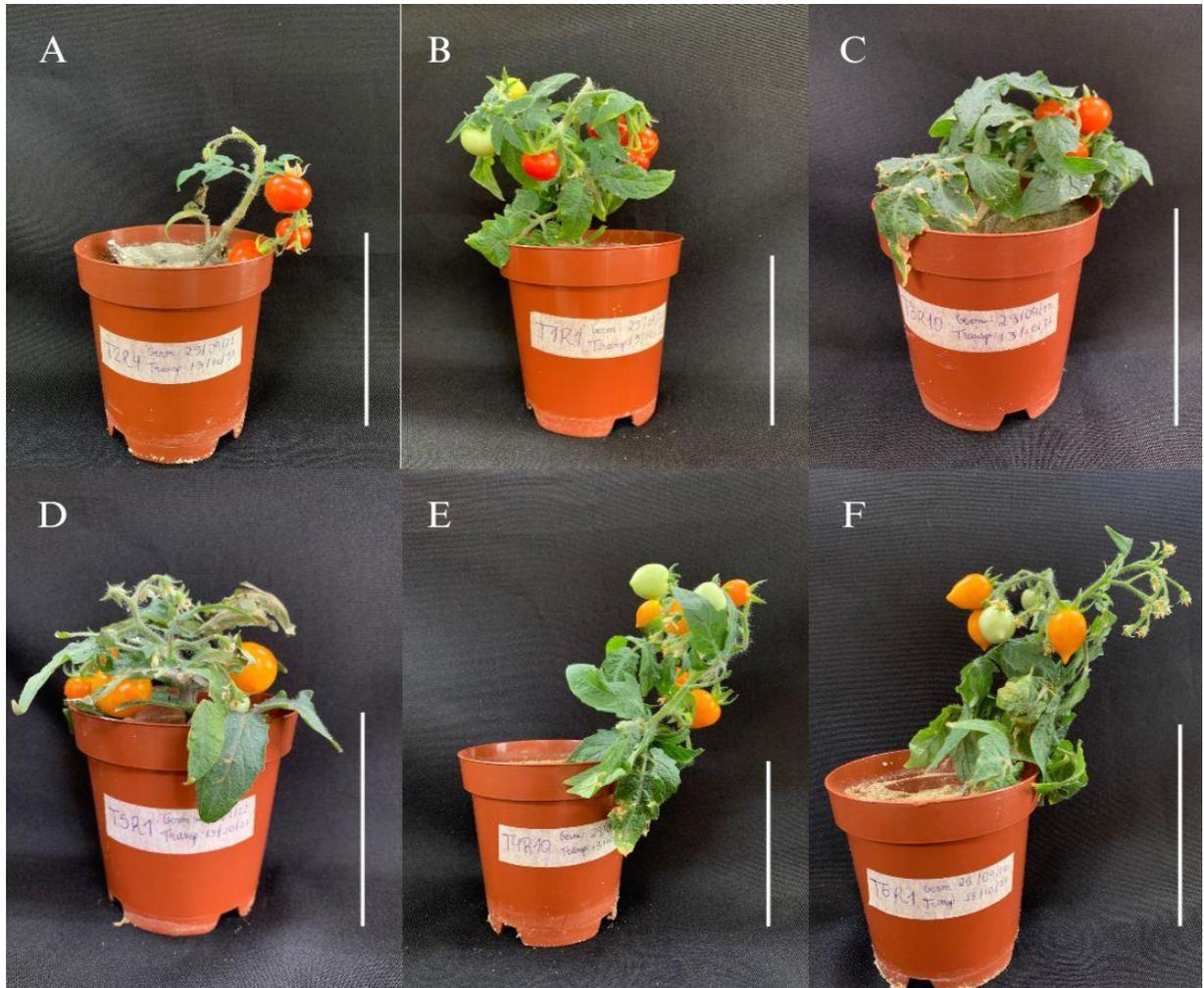
### **3.6 Análise de dados**

A análise estatística foi realizada seguindo o delineamento inteiramente casualizado (DIC), em fatorial 3 (níveis de P) x 2 (genótipos de tomateiro), com 8 repetições, totalizando 48 parcelas. Os dados obtidos foram analisados pelo software R, versão 4.0.0 (R Core Team, 2020). As características avaliadas foram submetidas a análise da variância (ANOVA) pelo Teste F, e quando houve efeito significativo nos parâmetros analisados, foi aplicado o Teste Tukey ( $p \leq 0,05$ ), no pacote ExpDes.pt (Ferreira et al., 2013). Todas as figuras foram feitas no software GraphPad Prism 5 (Motulsky, 2007).

#### 4. RESULTADOS

As plantas do genótipo mutante *Never ripe* demonstraram maior estabilidade fenotípica quando expostas a estresses nutricionais (ausência e excesso) por P, em relação ao genótipo selvagem (WT) (**FIGURA 1**). Essa avaliação foi realizada a partir dos parâmetros biométricos e visuais das plantas, com os exemplares de *Nr* possuindo maior altura que WT nos três tratamentos nutritivos (**FIGURAS 2A**). As variáveis de crescimento de raiz e número de folhas não diferiram entre os genótipos (**FIGURAS 2B e 2C**), apesar de o excesso de P ter propiciado um incremento no número de folhas para plantas de WT e *Nr*. O número de inflorescências demonstrou-se bastante inferior em plantas de WT em ausência e dose ótima de P (**FIGURA 4A**), influenciando diretamente sobre o número de frutos dessas plantas, especialmente em ausência de P (**FIGURAS 3 e 4B**). Já o peso dos frutos sofreu alteração somente em relação ao tratamento nutritivo, sendo maior em excesso de P e menor em sua ausência (**FIGURA 4C**).

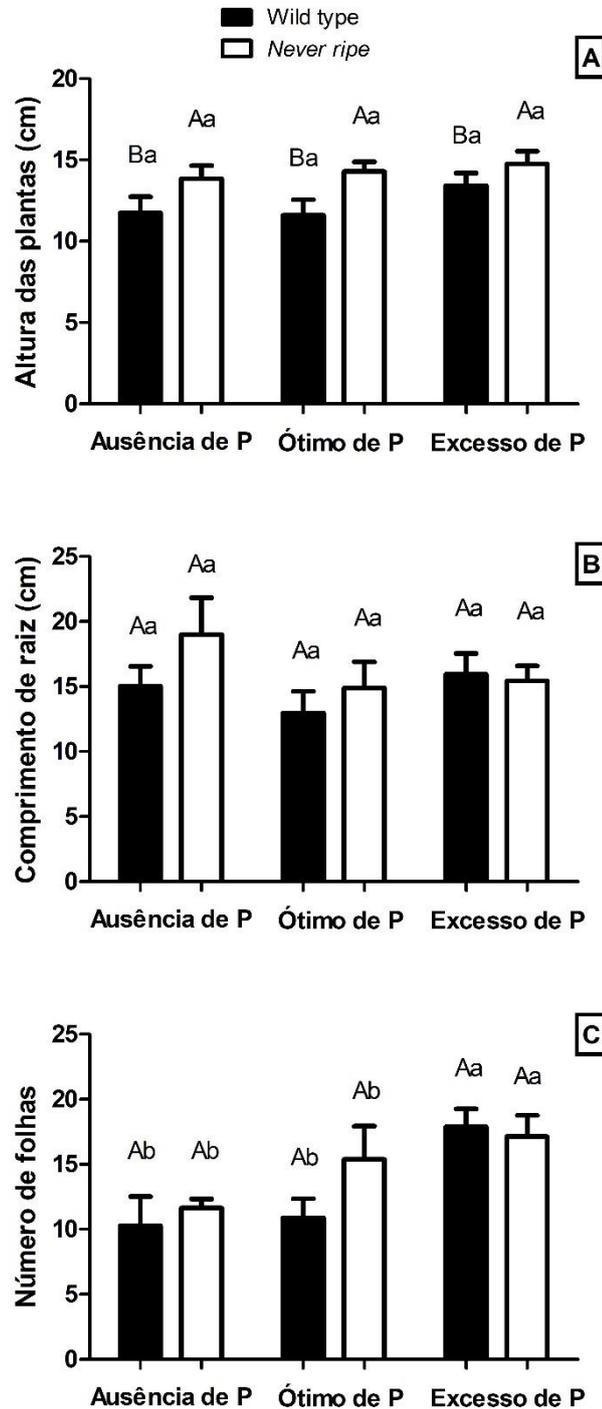
**Figura 1** – Tomateiros cv. Micro-Tom, dos genótipos selvagem (Wild type) em ausência (A), dose ótima (B) e excesso de P (C), e *Never ripe*, em ausência (D), dose ótima (E) e excesso de P (F).



Escala de 9 cm.

Fonte: Clara Correa; da autora (2023).

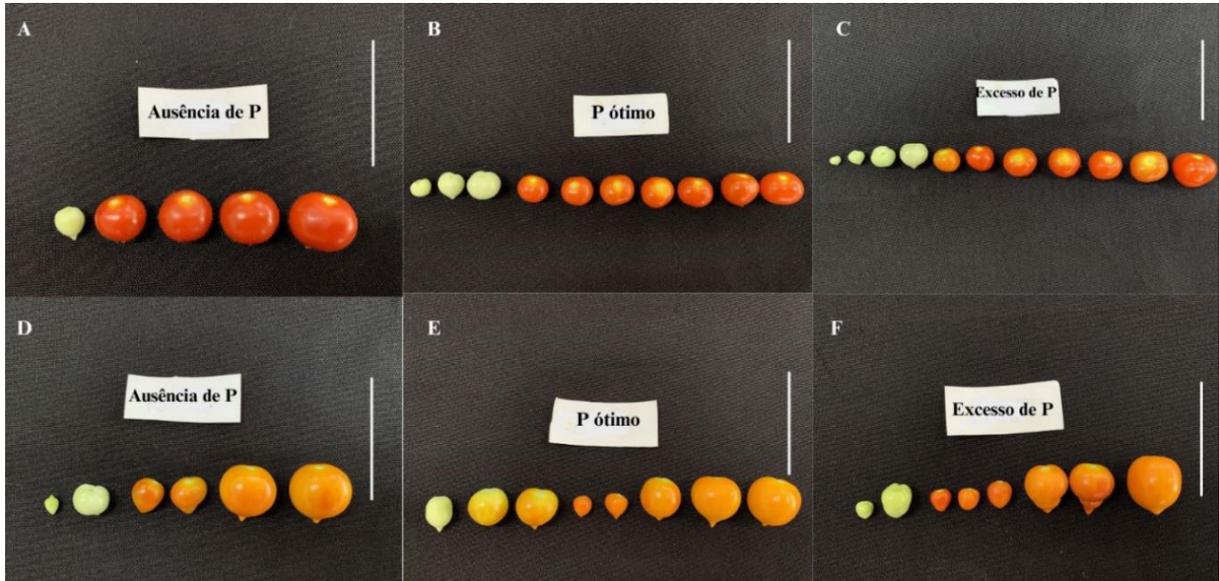
**Figura 2** - Altura das plantas (A), comprimento de raiz (B) e número de folhas (C) em tomateiros cv. Micro-Tom, dos genótipos selvagem (Wild type) e *Never ripe*, em ausência, dose ótima e excesso de P.



Wild type é representado por barras pretas à esquerda, enquanto *Never ripe* é representado por barras brancas à direita. Os valores são apresentados como média  $\pm$  desvio padrão (n = 8). As letras maiúsculas representam o genótipo e as minúsculas, o tratamento nutricional. Letras diferentes representam diferenças significativas entre as médias pelo teste Tukey ( $p \leq 0,05$ ).

Fonte: da autora (2023).

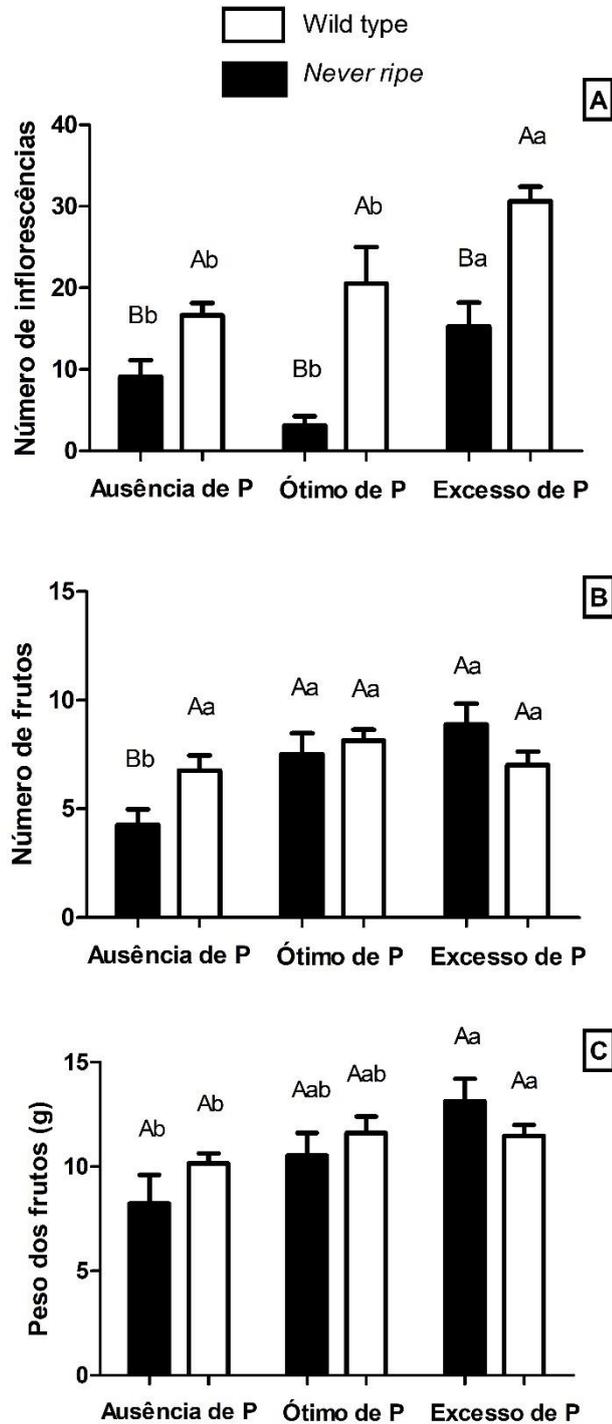
**Figura 3** – Frutos de tomateiros cv. Micro-Tom, dos genótipos selvagem (Wild type) em ausência (A), dose ótima (B) e excesso de P (C), e *Never ripe*, em ausência (D), dose ótima (E) e excesso de P (F).



Escala de 9 cm.

Fonte: Clara Correa; da autora (2023).

**Figura 4** – Número de inflorescências (A), número de frutos (B) e peso de frutos (C) em tomateiros cv. Micro-Tom, dos genótipos selvagem (Wild type) e *Never ripe*, em ausência, dose ótima e excesso de P.



Wild type é representado por barras pretas à esquerda, enquanto *Never ripe* é representado por barras brancas à direita. Os valores são apresentados como média  $\pm$  desvio padrão ( $n = 8$ ). As letras maiúsculas representam o genótipo e as minúsculas, o tratamento nutricional. Letras diferentes representam diferenças significativas entre as médias pelo teste Tukey ( $p \leq 0,05$ ).

Fonte: da autora (2023).

Outros parâmetros biométricos, como o número de folhas novas, área foliar e a massa seca do caule, de inflorescências, frutos, da parte aérea e total também atestam a maior estabilidade fenotípica do mutante *Never ripe*, visto que se demonstraram maiores para esse genótipo em relação ao tipo selvagem (**TABELA 1**). Entre estes, as folhas novas e a massa seca dos frutos, da parte aérea e total diferiram entre os tratamentos nutritivos, apresentando maiores quantidades em excesso de P e menores em P ótimo e ausência de P. O único parâmetro biométrico que se demonstrou menor em *Nr* foi a razão raiz: parte aérea (**TABELA 1**). Algumas variáveis, como o número de folhas maduras, volume de raiz e massa seca das folhas, apesar de não diferirem entre genótipos, diferiram entre as doses de P (**TABELA 1**). As folhas maduras apresentaram um padrão, tanto em WT quanto em *Nr*, de possuírem maiores valores em excesso de P, e menores valores em P ótimo e ausência. O mesmo ocorreu para a massa seca das folhas. Entretanto, para o volume de raiz, ocorreu o contrário, com os maiores valores sendo encontrados em ausência de P. Medidas como a área foliar específica, diâmetro do caule, massa seca da raiz, taxa de crescimento relativa e taxa de assimilação líquida não foram influenciadas pelos genótipos e pelos tratamentos nutritivos (**TABELA 1**).

Dentre os parâmetros fisiológicos, apenas o rendimento quântico potencial do fotossistema II ( $F_v/F_m$ ), a taxa de assimilação líquida de  $CO_2$  ( $A$ ), condutância estomática ( $g_s$ ), eficiência de uso da luz (EUL), clorofila a, clorofila total e razão clorofila a e b apresentaram diferenças significativas (**TABELA 2**). O  $F_v/F_m$  apresentou seus maiores valores em ausência de P e os menores, em P ótimo, para ambos os genótipos. Os parâmetros  $A$  e EUL apresentaram os mesmos padrões, com valores maiores em *Nr* em ausência e menores em excesso de P, em relação a WT. Já para  $g_s$ , não houve diferenças entre genótipos, apenas entre os tratamentos nutritivos, seguindo o exemplo das variáveis anteriores (**TABELA 2**). Os teores de clorofila a possuíram alterações no genótipo WT, somente em P ótimo, com o mesmo ocorrendo para os dados de clorofila total (**TABELA 2**). Entretanto, para os dados de razão clorofila a e b, houve diferenças para todo o genótipo selvagem, possuindo valores inferiores aos de *Nr*, não sendo, entretanto, afetados pelos tratamentos nutritivos (**TABELA 2**).

**Tabela 1** – Parâmetros biométricos de tomateiros cv. Micro-Tom, dos genótipos selvagem (Wild type) e *Never ripe*, quando submetidos a ausência, dose ótima e excesso de P.

	Ausência de P		Ótimo de P		Excesso de P	
	Wild type	<i>Never ripe</i>	Wild type	<i>Never ripe</i>	Wild type	<i>Never ripe</i>
<b>Folhas maduras</b>	4.375 ± 0.864 Ab	5.625 ± 1.179 Ab	4.375 ± 0.653 Ab	5.625 ± 1.179 Ab	8 ± 1.084 Aa	7.125 ± 0.811 Aa
<b>Folhas novas</b>	4.428 ± 1.660 Bb	6.428 ± 0.896 Ab	5.286 ± 0.993 Bab	6 ± 1.610 Aab	8.5 ± 1.347 Ba	17 ± 1.595 Aa
	106.558 ± 25.185	177.789 ± 21.883	86.099 ± 14.496	186.088 ± 19.675	168.677 ± 31.145	92.598 ± 31.158
<b>Área foliar (cm<sup>2</sup>)</b>	Ba	Aa	Ba	Aa	Ba	Aa
<b>Área foliar específica (cm<sup>2</sup> g<sup>-1</sup>)</b>	0.873 ± 0.0286 Aa	1.619 ± 0.067 Aa	1.367 ± 0.215 Aa	2.486 ± 0.228 Aa	1.365 ± 0.253 Aa	1.315 ± 0.137 Aa
<b>Diâmetro do caule (mm)</b>	0.325 ± 0.016 Aa	0.386 ± 0.022 Aa	0.357 ± 0.025 Aa	0.3375 ± 0.019 Aa	0.3 ± 0.026 Aa	0.362 ± 0.026 Aa
<b>Volume de raiz (cm<sup>3</sup>)</b>	1.25 ± 0.163 Aa	1.571 ± 0.257 Aa	1.012 ± 0.015 Aab	1.25 ± 0.164 Aab	1.0 ± 0.125 Ab	1.012 ± 0.012 Ab
<b>Massa seca das folhas (g)</b>	0.321 ± 0.075 Aab	0.411 ± 0.022 Aab	0.290 ± 0.046 Ab	0.387 ± 0.042 Ab	0.503 ± 0.039 Aa	0.464 ± 0.041 Aa
<b>Massa seca do caule (g)</b>	0.150 ± 0.021 Ba	0.177 ± 0.011 Aa	0.131 ± 0.017 Ba	0.155 ± 0.023 Aa	0.11 ± 0.013 Ba	0.191 ± 0.022 Aa
<b>Massa seca das inflorescências (g)</b>	0.089 ± 0.014 Ba	0.171 ± 0.0089 Aa	0.068 ± 0.013 Ba	0.174 ± 0.017 Aa	0.102 ± 0.011 Ba	0.183 ± 0.018 Aa
<b>Massa seca dos frutos (g)</b>	0.308 ± 0.060 Bb	0.490 ± 0.044 Ab	0.408 ± 0.056 Bab	0.510 ± 0.040 Aab	0.635 ± 0.054 Ba	0.619 ± 0.045 Aa
<b>Massa seca da parte aérea (g)</b>	0.870 ± 0.138 Bb	1.250 ± 0.050 Ab	0.897 ± 0.121 Bb	1.226 ± 0.110 Ab	1.35 ± 0.045 Ba	1.457 ± 0.104 Aa
<b>Massa seca da raiz (g)</b>	0.086 ± 0.014 Aa	0.098 ± 0.002 Aa	0.071 ± 0.016 Aa	0.098 ± 0.014 Aa	0.074 ± 0.006 Aa	0.04 ± 0.012 Aa
<b>Massa seca total (g)</b>	1.823 ± 0.288 Bab	2.595 ± 0.102 Aab	1.859 ± 0.255 Bb	2.529 ± 0.232 Ab	2.8 ± 0.0091 Ba	2.990 ± 0.221 Aa
<b>Razão raiz:parte aérea</b>	0.094 ± 0.005 Aa	0.077 ± 0.001 Ba	0.064 ± 0.010 Ab	0.059 ± 0.007 Bb	0.075 ± 0.007 Ab	0.049 ± 0.007 Bb
<b>Taxa de crescimento relativa (mg g<sup>-1</sup> dia<sup>-1</sup>)</b>	0.049 ± 0.0015 Aa	0.050 ± 0.001	0.049 ± 0.0019 Aa	0.049 ± 0.0008 Aa	0.052 ± 0.0007	0.051 ± 0.001
<b>Taxa de assimilação líquida (g cm<sup>-2</sup> dia<sup>-1</sup>)</b>	0.00039 ± 0.0001	0.0002 ± 0.000002	0.00036 ± 0.0001	0.00021 ±	0.0003 ±	0.0004 ±
	Aa	Aa	Aa	0.000003 Aa	0.000003 Aa	0.000003 Aa

As letras maiúsculas representam o genótipo e as minúsculas, o tratamento nutricional. Letras diferentes representam diferenças significativas entre as médias pelo teste Tukey ( $p \leq 0,05$ ).

Fonte: da autora (2023).

**Tabela 2** – Parâmetros fisiológicos de tomateiros cv. Micro-Tom, dos genótipos selvagem (Wild type) e *Never ripe*, quando submetidos a ausência, dose ótima e excesso de P. (continua)

	Ausência de P		Ótimo de P		Excesso de P	
	Wild type	<i>Never ripe</i>	Wild type	<i>Never ripe</i>	Wild type	<i>Never ripe</i>
<b>Rendimento quântico potencial do PSII (Fv/Fm)</b>	0.814 ± 0.004 Ba	0.818 ± 0.001 Aa	0.804 ± 0.003 Bb	0.813 ± 0.003 Ab	0.808 ± 0.002 Bab	0.811 ± 0.002 Aab
<b>Quenching fotoquímico (qP)</b>	1.051 ± 0.031 Aa	1.011 ± 0.021 Aa	1.045 ± 0.021 Aa	1.037 ± 0.012 Aa	1.012 ± 0.020 Aa	1.005 ± 0.030 Aa
<b>Quenching não fotoquímico (NPQ)</b>	0.912 ± 0.118 Aa	0.690 ± 0.021 Aa	0.778 ± 0.039 Aa	0.706 ± 0.055 Aa	0.660 ± 0.059 Aa	0.676 ± 0.012 Aa
<b>Taxa de transporte de elétrons (ETR)</b>	16.832 ± 0.290 Aa	16.977 ± 0.343 Aa	16.899 ± 0.308 Aa	17.232 ± 0.199 Aa	16.802 ± 0.385 Aa	16.720 ± 0.520 Aa
<b>Taxa de assimilação líquida de CO<sub>2</sub> (A, μmol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>)</b>	5.686 ± 0.207 Ba	7.583 ± 0.484 Aa	5.562 ± 0.731 Bab	5.706 ± 0.886 Aab	4.624 ± 0.265 Bb	5.488 ± 0.442 Ab
<b>Condutância estomática (gs, mol H<sub>2</sub>O m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>)</b>	0.072 ± 0.007 Aa	0.083 ± 0.012 Aa	0.067 ± 0.011 Aab	0.065 ± 0.012 Aab	0.041 ± 0.004 Ab	0.060 ± 0.008 Ab
<b>Transpiração (E, mmol H<sub>2</sub>O m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>)</b>	0.862 ± 0.085 Aa	1.056 ± 0.134 Aa	0.858 ± 0.164 Aa	0.825 ± 0.161 Aa	0.558 ± 0.053 Aa	0.745 ± 0.104 Aa
<b>Concentração interna de CO<sub>2</sub> (Ci, μmol CO<sub>2</sub> mol ar<sup>-1</sup>)</b>	248.408 ± 13.587 Aa	216.720 ± 24.555 Aa	242.759 ± 10.227 Aa	233.130 ± 10.774 Aa	184.864 ± 26.151 Aa	226.560 ± 13.384 Aa
<b>Razão entre a concentração interna e externa de CO<sub>2</sub> (Ci/Ca)</b>	0.628 ± 0.034 Aa	0.551 ± 0.062 Aa	0.615 ± 0.026 Aa	0.590 ± 0.276 Aa	0.467 ± 0.066 Aa	0.574 ± 0.034 Aa
<b>Eficiência instantânea no uso da água (EiUA, (μmol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> mmol H<sub>2</sub>O m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>)<sup>-1</sup>)</b>	7.312 ± 0.975 Aa	7.721 ± 0.684 Aa	7.383 ± 0.837 Aa	7.709 ± 0.605 Aa	9.041 ± 0.733 Aa	8.110 ± 0.788 Aa
<b>Eficiência instantânea da carboxilação (EiC, (μmol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> μmol CO<sub>2</sub> mol ar<sup>-1</sup>)<sup>-1</sup>)</b>	0.024 ± 0.002 Aa	0.045 ± 0.011 Aa	0.025 ± 0.004 Aa	0.024 ± 0.003 Aa	0.022 ± 0.001 Aa	0.026 ± 0.002 Aa
<b>Eficiência de uso da luz (EUL, g C MJ<sup>-1</sup>)</b>	0.014 ± 0.0005 Ba	0.018 ± 0.001 Aa	0.014 ± 0.002 Bab	0.014 ± 0.002 Aab	0.011 ± 0.002 Bb	0.013 ± 0.001 Ab
<b>Clorofila a (mg g<sup>-1</sup>)</b>	10.303 ± 1.263 Aa	11.473 ± 0.421 Aa	7.604 ± 0.991 Ba	11.784 ± 1.732 Aa	10.897 ± 0.791 Aa	8.963 ± 1.011 Aa
<b>Clorofila b (mg g<sup>-1</sup>)</b>	4.147 ± 0.390 Aa	4.025 ± 0.089 Aa	3.208 ± 0.226 Aa	3.913 ± 0.503 Aa	4.231 ± 0.317 Aa	3.413 ± 0.492 Aa

<b>Clorofila total (mg g<sup>-1</sup>)</b>	14.451 ± 1.594 Aa	15.450 ± 0.455 Aa	10.812 ± 1.195 Ba	15.697 ± 2.228 Aa	15.128 ± 1.08 Aa	12.376 ± 1.433 Aa
<b>Razão clorofila a e b (mg g<sup>-1</sup>)</b>	2.465 ± 0.179 Ba	2.866 ± 0.092 Aa	2.316 ± 0.202 Ba	2.920 ± 0.141 Aa	2.589 ± 0.113 Ba	2.678 ± 0.177 Aa
<b>Carotenoides (mg g<sup>-1</sup>)</b>	0.962 ± 0.158 Aa	1.224 ± 0.088 Aa	0.691 ± 0.0106 Aa	1.099 ± 0.188 Aa	1.024 ± 0.046 Aa	0.086 ± 0.127 Aa

(conclusão)

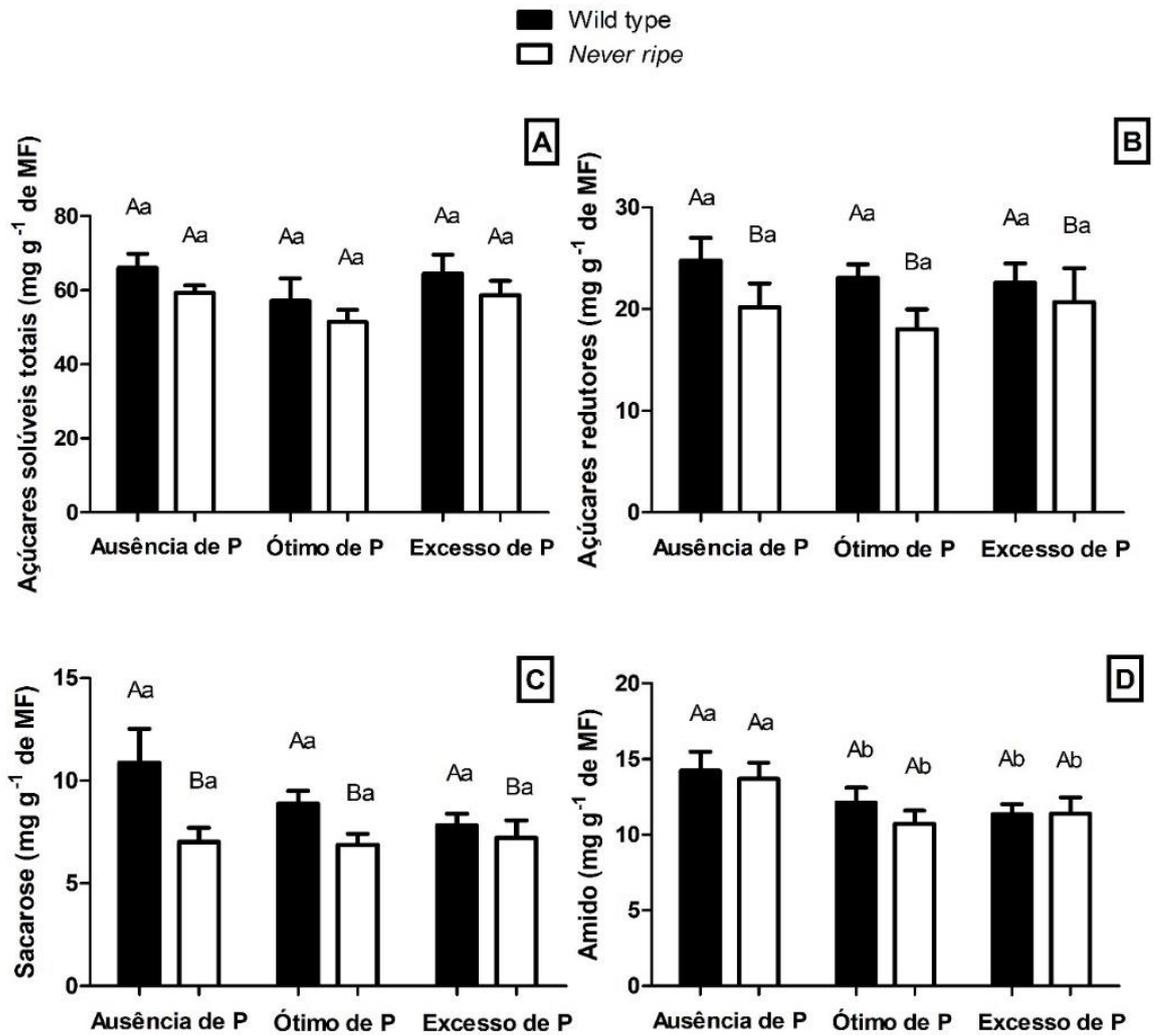
As letras maiúsculas representam o genótipo e as minúsculas, o tratamento nutricional. Letras diferentes representam diferenças significativas entre as médias pelo teste Tukey ( $p \leq 0,05$ ).

Fonte: da autora (2023).

Em relação aos teores de carboidratos, não houve diferenças significativas para açúcares solúveis totais (**FIGURA 5A**). As quantificações de açúcares redutores e sacarose seguiram o mesmo padrão, com alterações apenas no genótipo, com valores maiores em WT e menores em *Nr* (**FIGURAS 5B e 5C**). Já os teores de amido foram afetados apenas pelos tratamentos nutritivos de P ótimo e excesso de P, possuindo as maiores quantidades em ausência de P (**FIGURA 5D**).

Sobre os compostos nitrogenados, tanto os teores de aminoácidos quanto de proteínas comportaram-se da mesma forma em ausência de P, com valores maiores para *Nr* e menores em WT (**FIGURAS 6A e 6B**). As proporções de aminoácidos em excesso de P demonstraram os mesmos padrões anteriores (**FIGURA 6A**). Já em P ótimo, encontraram-se os menores valores de aminoácidos em relação aos outros tratamentos nutritivos, porém manteve-se a diferenciação entre *Nr* e WT apresentada anteriormente (**FIGURA 6A**). Os valores de proteínas apresentaram seus menores valores em WT, em P ótimo, e em *Nr*, em excesso de P, com valores intermediários em WT, em excesso de P, e em *Nr*, em P ótimo (**FIGURA 6B**).

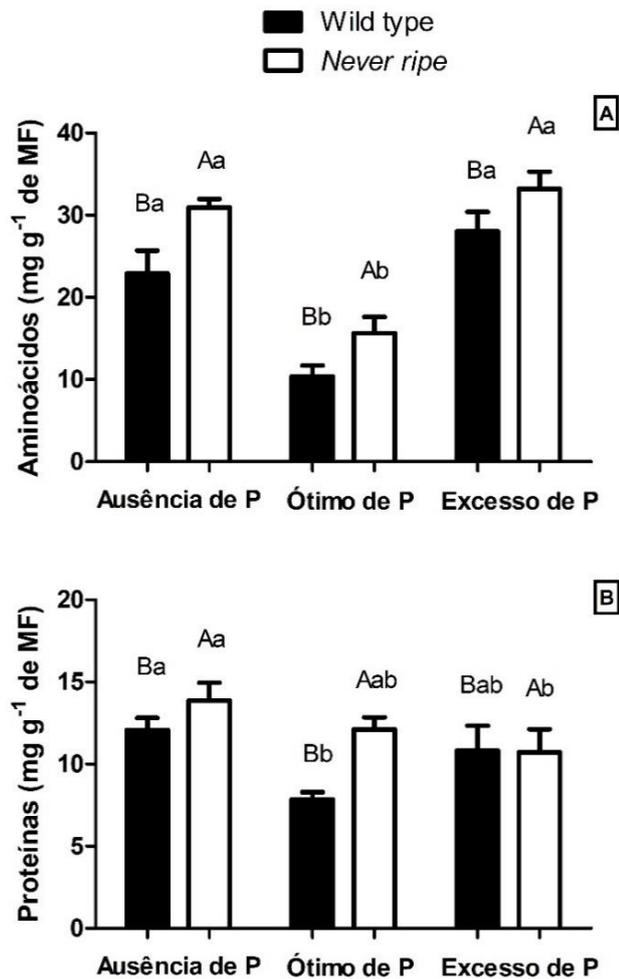
**Figura 5** – Açúcares solúveis totais (A), açúcares redutores (B), sacarose (C) e amido (D) em tomateiros cv. Micro-Tom, dos genótipos selvagem (Wild type) e *Never ripe*, em ausência, dose ótima e excesso de P.



Wild type é representado por barras pretas à esquerda, enquanto *Never ripe* é representado por barras brancas à direita. Os valores são apresentados como média  $\pm$  desvio padrão ( $n = 8$ ). As letras maiúsculas representam o genótipo e as minúsculas, o tratamento nutricional. Letras diferentes representam diferenças significativas entre as médias pelo teste Tukey ( $p \leq 0,05$ ).

Fonte: da autora (2023).

**Figura 6** – Aminoácidos (A) e proteínas (B) em tomatesiros cv. Micro-Tom, dos genótipos selvagem (Wild type) e *Never ripe*, em ausência, dose ótima e excesso de P.



Wild type é representado por barras pretas à esquerda, enquanto *Never ripe* é representado por barras brancas à direita. Os valores são apresentados como média  $\pm$  desvio padrão ( $n = 8$ ). As letras maiúsculas representam o genótipo e as minúsculas, o tratamento nutricional. Letras diferentes representam diferenças significativas entre as médias pelo teste Tukey ( $p \leq 0,05$ ).

Fonte: da autora (2023).

Em relação às análises nutricionais, os teores foliares de Ca, Mg, Cu, Fe e Zn possuíram diferenças entre os genótipos, sendo maiores em plantas mutantes de *Never ripe* do que as do tipo selvagem (TABELA 3). A única exceção foram os teores de Ca em excesso de P. As quantificações foliares de P e K foram afetadas apenas pelos tratamentos nutritivos, possuindo seus maiores valores em excesso de P, e os menores, em ausência de P (TABELA 3). Os valores de N, S) e B não possuíram diferença significativa (TABELA 3).

Para as análises nutricionais no caule, apenas os elementos Ca, Mg, Cu e Mn não diferiram estatisticamente entre os genótipos, somente entre os tratamentos nutritivos

(TABELA 4). Os valores de P e K demonstraram o mesmo padrão do que nas folhas. Já os valores de N, S e Fe foram maiores em WT, em relação a *Nr*, e os de B não conseguiram ser identificados pelo equipamento (TABELA 4).

Os valores nutricionais da raiz demonstraram-se os mais diversos entre as três partes das plantas analisadas (TABELA 5). Em *Never ripe*, todos os elementos possuíram suas menores quantidades em condição de P ótimo. Já os maiores valores para o genótipo foram encontrados em ausência de P, para os nutrientes N, K, Ca, Mg e Zn. Em WT, o padrão foi oposto, com os maiores valores para o genótipo sendo encontrados predominantemente no tratamento de excesso de P, para os elementos N, P, K, Ca, Cu, Fe, Mn e Zn. Apenas os elementos S e B não possuíram diferença estatística entre os fatores (TABELA 5). Apesar dos teores de P diferirem-se da mesma forma como nos órgãos anteriores (folhas e caule) em relação às condições nutritivas, houve diferenças entre os genótipos em WT, em ausência de P, sendo os valores menores do que os encontrados no mesmo tratamento em *Nr*, e em P ótimo, onde as plantas do genótipo selvagem obtiveram melhor desempenho do que as de *Never ripe* (TABELA 5).

Para os elementos no solo, os teores de K, Ca, Fe e Mn diferiram apenas entre genótipos, possuindo maiores quantidades em *Nr* do que em WT (TABELA 6). Para P, houve diferenças entre WT e *Nr*, com maiores valores nesse último, e diferenças entre tratamentos, com maiores quantificações em excesso de P, e menores em sua ausência e P ótimo. Os elementos Mg, Cu e Zn não possuíram diferença significativa, enquanto N, S e B não foram detectados (TABELA 6).

**Tabela 3** – Valores nutricionais para amostras foliares de tomateiros cv. Micro-Tom, dos genótipos selvagem (Wild type) e *Never ripe*, quando submetidos a ausência, dose ótima e excesso de P.

	Ausência de P		Ótimo de P		Excesso de P	
	Wild type	<i>Never ripe</i>	Wild type	<i>Never ripe</i>	Wild type	<i>Never ripe</i>
<b>Nitrogênio (mg kg<sup>-1</sup>)</b>	21.993 ± 2.372 Aa	20.915 ± 1.105 Aa	18.996 ± 0.266 Aa	21.676 ± 0.753 Aa	21.923 ± 0.457 Aa	21.191 ± 1.039 Aa
<b>Fósforo (mg kg<sup>-1</sup>)</b>	0.992 ± 0.043 Ac	1.408 ± 0.059 Ac	8.036 ± 0.259 Ab	8.673 ± 0.530 Ab	11.698 ± 0.502 Aa	10.894 ± 0.777 Aa
<b>Potássio (mg kg<sup>-1</sup>)</b>	47.796 ± 1.034 Ab	49.024 ± 1.862 Ab	44.561 ± 1.172 Ab	44.974 ± 1.070 Ab	54.481 ± 1.145 Aa	54.470 ± 2.380 Aa
<b>Cálcio (mg kg<sup>-1</sup>)</b>	26.701 ± 0.627 Ba	32.176 ± 0.773 Aa	29.498 ± 0.621 Aa	30.893 ± 1.058 Aa	27.470 ± 0.753 Aa	24.371 ± 0.854 Bb
<b>Magnésio (mg kg<sup>-1</sup>)</b>	8.5676 ± 0.169 Ba	9.981 ± 0.170 Aa	7.592 ± 0.214 Bb	8.350 ± 0.405 Ab	7.070 ± 0.201 Ab	7.184 ± 0.199 Ac
<b>Enxofre (mg kg<sup>-1</sup>)</b>	7.914 ± 0.260 Aa	9.930 ± 0.167 Aa	9.127 ± 0.417 Aa	10.047 ± 0.822 Aa	9.409 ± 0.549 Aa	8.773 ± 0.650 Aa
<b>Cobre (mg kg<sup>-1</sup>)</b>	14.103 ± 0.156 Ba	23.700 ± 1.064 Aab	16.275 ± 0.767 Aa	17.973 ± 3.597 Ab	15.790 ± 0.481 Ba	26.840 ± 2.301 Aa
<b>Ferro (mg kg<sup>-1</sup>)</b>	387.85 ± 15.888 Ba	490.7 ± 50.940 Aa	328.5 ± 32.656 Aa	256.8 ± 8.450 Ab	292.5 ± 10.257 Aa	331.35 ± 17.676 Ab
<b>Manganês (mg kg<sup>-1</sup>)</b>	88.050 ± 3.644 Ba	121.772 ± 1.446 Aa	48.251 ± 1.647 Ab	54.756 ± 1.992 Ac	86.760 ± 2.594 Aa	87.620 ± 3.611 Ab
<b>Zinco (mg kg<sup>-1</sup>)</b>	63.832 ± 3.428 Ba	83.812 ± 5.228 Aa	53.936 ± 3.319 Ba	68.988 ± 7.396 Aa	65.696 ± 2.433 Ba	76.303 ± 8.506 Aa
<b>Boro (mg kg<sup>-1</sup>)</b>	27.435 ± 0.651 Aa	32.872 ± 2.025 Aa	27.802 ± 3.156 Aa	28.258 ± 3.604 Aa	29.136 ± 4.030 Aa	23.340 ± 0.826 Aa

As letras maiúsculas representam o genótipo e as minúsculas, o tratamento nutricional. Letras diferentes representam diferenças significativas entre as médias pelo teste Tukey ( $p \leq 0,05$ ).

Fonte: da autora (2023).

**Tabela 4** – Valores nutricionais para amostras caulinares de tomateiros cv. Micro-Tom, dos genótipos selvagem (Wild type) e *Never ripe*, quando submetidos a ausência, dose ótima e excesso de P.

	Ausência de P		Ótimo de P		Excesso de P	
	Wild type	<i>Never ripe</i>	Wild type	<i>Never ripe</i>	Wild type	<i>Never ripe</i>
<b>Nitrogênio (mg kg<sup>-1</sup>)</b>	9.702 ± 0.051 Aa	7.557 ± 0.502 Ba	10.107 ± 0.730 Aa	7.262 ± 0.002 Ba	9.590 ± 0.208 Aa	8.714 ± 0.056 Ba
<b>Fósforo (mg kg<sup>-1</sup>)</b>	0.822 ± 0.052 Ac	0.609 ± 0.010 Ac	4.995 ± 0.390 Ab	5.103 ± 0.329 Ab	7.288 ± 0.078 Ba	8.419 ± 0.280 Aa
<b>Potássio (mg kg<sup>-1</sup>)</b>	33.804 ± 0.695 Aa	26.238 ± 0.344 Bb	34.323 ± 1.973 Aa	30.751 ± 1.256 Ab	38.157 ± 0.415 Aa	40.506 ± 1.751 Aa
<b>Cálcio (mg kg<sup>-1</sup>)</b>	14.778 ± 0.628 Aa	12.831 ± 0.797 Aa	11.634 ± 0.999 Ab	10.978 ± 0.643 Ab	12.671 ± 1.031 Aab	11.729 ± 0.718 Aab
<b>Magnésio (mg kg<sup>-1</sup>)</b>	5.238 ± 0.350 Aa	5.900 ± 0.678 Aa	2.078 ± 1.174 Ab	2.234 ± 0.115 Ab	1.779 ± 0.039 Ab	1.855 ± 0.153 Ab
<b>Enxofre (mg kg<sup>-1</sup>)</b>	1.336 ± 0.038 Aab	1.095 ± 0.037 Bab	1.443 ± 0.107 Aa	1.226 ± 0.003 Ba	1.171 ± 0.030 Ab	1.168 ± 0.054 Bb
<b>Cobre (mg kg<sup>-1</sup>)</b>	15.060 ± 1.227 Aa	15.094 ± 0.457 Aa	12.945 ± 0.569 Aab	12.009 ± 0.333 Aab	10.863 ± 0.017 Ab	12.510 ± 2.416 Ab
<b>Ferro (mg kg<sup>-1</sup>)</b>	153.047 ± 7.976 Aa	140.470 ± 9.943 Ba	139.871 ± 10.167 Aa	110.708 ± 5.283 Ba	156.753 ± 6.955 Aa	118.845 ± 9.222 Ba
<b>Manganês (mg kg<sup>-1</sup>)</b>	58.741 ± 6.373 Aa	69.237 ± 11.323 Aa	26.462 ± 1.596 Ab	25.987 ± 1.926 Ab	46.680 ± 0.057 Aa	53.919 ± 2.558 Aa
<b>Zinco (mg kg<sup>-1</sup>)</b>	99.821 ± 6.755 Aa	123.003 ± 30.680 Aa	70.266 ± 9.048 Ab	56.472 ± 2.622 Ab	82.352 ± 6.384 Ab	63.093 ± 3.768 Ab
<b>Boro (mg kg<sup>-1</sup>)</b>	NQ	NQ	NQ	NQ	NQ	NQ

As letras maiúsculas representam o genótipo e as minúsculas, o tratamento nutricional. Letras diferentes representam diferenças significativas entre as médias pelo teste Tukey ( $p \leq 0,05$ ). \*NQ: valores não quantificáveis pelo equipamento.

Fonte: da autora (2023).

**Tabela 5** – Valores nutricionais para amostras radiculares de tomateiros cv. Micro-Tom, dos genótipos selvagem (Wild type) e *Never ripe*, quando submetidos a ausência, dose ótima e excesso de P.

	Ausência de P		Ótimo de P		Excesso de P	
	Wild type	<i>Never ripe</i>	Wild type	<i>Never ripe</i>	Wild type	<i>Never ripe</i>
<b>Nitrogênio (mg kg<sup>-1</sup>)</b>	12.543 ± 0.0213 Bc	14.591 ± 0.00417 Aa	12.761 ± 0.00065 Ab	11.391 ± 0.00013 Bc	13.524 ± 0.00039 Ba	13.595 ± 0.0024 Ab
<b>Fósforo (mg kg<sup>-1</sup>)</b>	0.861 ± 0.0006 Bc	1.071 ± 0.00086 Ac	3.692 ± 0.00103 Ab	2.033 ± 0.0016 Bb	6.446 ± 0.000133 Aa	5.322 ± 0.0011 Ba
<b>Potássio (mg kg<sup>-1</sup>)</b>	23.055 ± 0.0023 Ba	24.084 ± 0.008 Aa	18.462 ± 0.00106 Ac	13.124 ± 0.00026 Bc	18.952 ± 0.00033 Ab	16.437 ± 0.0014 Bb
<b>Cálcio (mg kg<sup>-1</sup>)</b>	6.734 ± 0.0172 Aa	6.411 ± 0.0059 Ba	3.331 ± 0.0004 Bc	3.841 ± 0.00031 Ac	4.860 ± 0.0002 Ab	3.923 ± 0.0032 Bb
<b>Magnésio (mg kg<sup>-1</sup>)</b>	2.703 ± 0.0018 Ba	2.914 ± 0.0059 Aa	1.039 ± 0.00026 Bc	1.364 ± 0.0018 Ac	1.481 ± 0.00073 Bb	1.560 ± 0.00011 Ab
<b>Enxofre (mg kg<sup>-1</sup>)</b>	1.801 ± 0.00033 Bc	2.411 ± 0.0057 Aa	2.495 ± 0.0022 Aa	1.658 ± 0.00063 Bc	2.171 ± 0.00046 Ab	2.138 ± 0.00033 Bb
<b>Cobre (mg kg<sup>-1</sup>)</b>	35.314 ± 0.0071 Bc	41.728 ± 0.0141 Ab	68.619 ± 0.00026 Aa	38.085 ± 0.00026 Bc	57.733 ± 0.0333 Ab	46.415 ± 0.00011 Ba
<b>Ferro (mg kg<sup>-1</sup>)</b>	2329.533 ± 0.266 Bc	3338.267 ± 0.1333 Ab	3379.133 ± 0.066 Ab	2264.167 ± 0.1666 Bc	4269.817 ± 0.0166 Aa	3934.633 ± 0.0333 Ba
<b>Manganês (mg kg<sup>-1</sup>)</b>	85.722 ± 0.0114 Bc	151.522 ± 0.0111 Ab	87.314 ± 0.0068 Ab	75.351 ± 0.00046 Bc	181.042 ± 0.00013 Aa	162.723 ± 0.0114 Ba
<b>Zinco (mg kg<sup>-1</sup>)</b>	192.24 ± 0.02 Bb	299.64 ± 0.02 Aa	204.630 ± 0.0152 Aa	156.871 ± 0.00053 Bb	188.279 ± 0.00026 Ac	147.540 ± 0.0196 Bc
<b>Boro (mg kg<sup>-1</sup>)</b>	15.081 ± 0.0097 Ab	14.083 ± 0.0033 Bb	4.649 ± 0.0245 Ac	2.689 ± 0.0003 Bc	20.18 ± 0.0264 Aa	19.494 ± 0.0029 Ba

As letras maiúsculas representam o genótipo e as minúsculas, o tratamento nutricional. Letras diferentes representam diferenças significativas entre as médias pelo teste Tukey ( $p \leq 0,05$ ).

Fonte: da autora (2023).

**Tabela 6** – Valores nutricionais para amostras de solo de tomateiros cv. Micro-Tom, dos genótipos selvagem (Wild type) e *Never ripe*, quando submetidos a ausência, dose ótima e excesso de P.

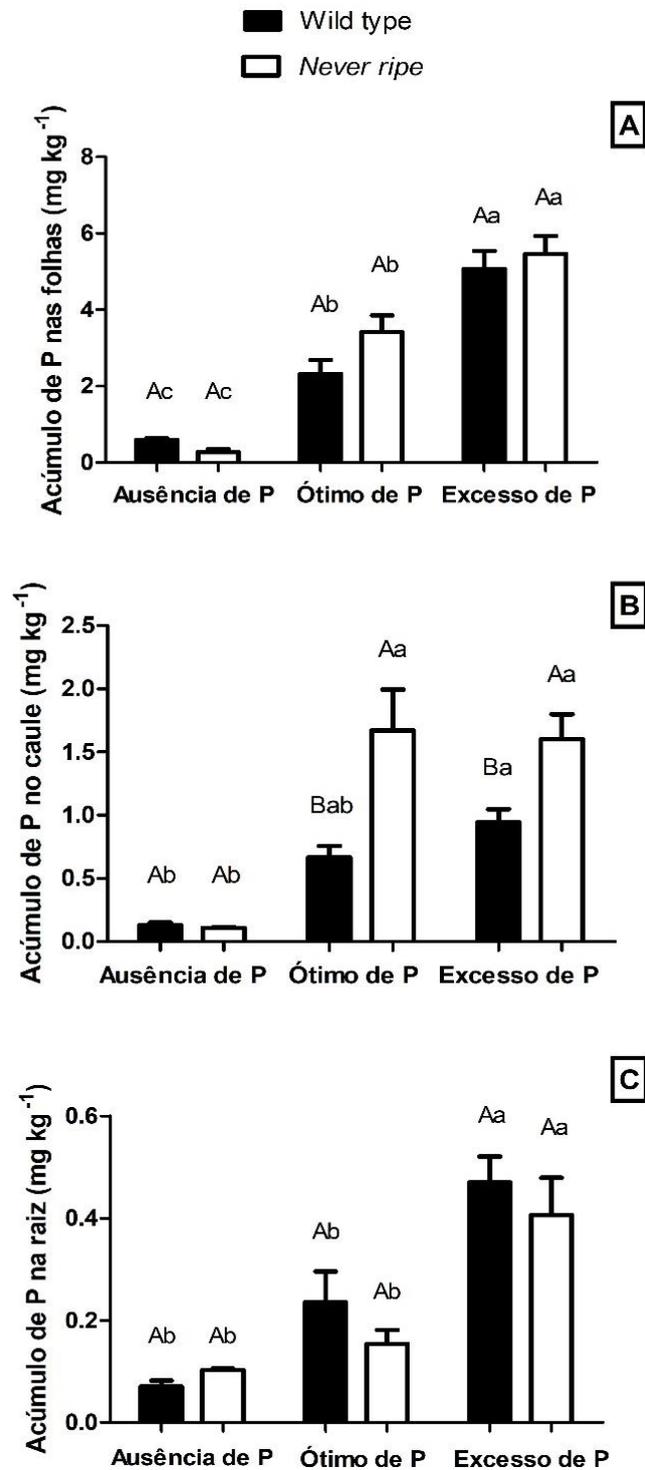
	Ausência de P		Ótimo de P		Excesso de P	
	Wild type	<i>Never ripe</i>	Wild type	<i>Never ripe</i>	Wild type	<i>Never ripe</i>
<b>Nitrogênio (mg kg<sup>-1</sup>)</b>	NQ	NQ	NQ	NQ	NQ	NQ
		0.012 ± 0.00026	0.014 ± 0.0021	0.018 ± 0.0023		
<b>Fósforo (mg kg<sup>-1</sup>)</b>	0.011 ± 0.0014 Bb	Ab	Bb	Ab	0.025 ± 0.0011 Ba	0.030 ± 0.0033 Aa
<b>Potássio (mg kg<sup>-1</sup>)</b>	0.300 ± 0.010 Ba	0.389 ± 0.063 Aa	0.298 ± 0.024 Ba	0.328 ± 0.021 Aa	0.281 ± 0.021 Ba	0.359 ± 0.0077 Aa
<b>Cálcio (mg kg<sup>-1</sup>)</b>	0.784 ± 0.028 Ba	1.526 ± 0.261 Aa	0.770 ± 0.099 Ba	1.273 ± 0.061 Aa	1.005 ± 0.120 Ba	1.359 ± 0.035 Aa
			0.190 ± 0.0064			
<b>Magnésio (mg kg<sup>-1</sup>)</b>	0.218 ± 0.008 Aa	0.221 ± 0.0126 Aa	Aa	0.229 ± 0.017 Aa	0.278 ± 0.035 Aa	0.240 ± 0.024 Aa
<b>Enxofre (mg kg<sup>-1</sup>)</b>	NQ	NQ	NQ	NQ	NQ	NQ
		0.00079 ± 0.0001	0.00075 ±	0.0006 ± 0.0001		0.00075 ± 0.0001
<b>Cobre (mg kg<sup>-1</sup>)</b>	0.0072 ± 0.00019 Aa	Aa	0.00018 Aa	Aa	0.00074 ± 0.00012 Aa	Aa
<b>Ferro (mg kg<sup>-1</sup>)</b>	0.986 ± 0.135 Ba	1.613 ± 0.243 Aa	1.084 ± 0.217 Ba	1.047 ± 0.081 Aa	1.097 ± 0.123 Ba	1.516 ± 0.205 Aa
			0.028 ± 0.0068	0.026 ± 0.0032		
<b>Manganês (mg kg<sup>-1</sup>)</b>	0.023 ± 0.004 Ba	0.040 ± 0.006 Aa	Ba	Aa	0.025 ± 0.005 Ba	0.040 ± 0.005 Aa
			0.002 ± 0.0003	0.001 ± 0.00014		
<b>Zinco (mg kg<sup>-1</sup>)</b>	0.002 ± 0.00019 Aa	0.002 ± 0.0009 Aa	Aa	Aa	0.002 ± 0.0001 Aa	0.002 ± 0.0001 Aa
<b>Boro (mg kg<sup>-1</sup>)</b>	NQ	NQ	NQ	NQ	NQ	NQ

As letras maiúsculas representam o genótipo e as minúsculas, o tratamento nutricional. Letras diferentes representam diferenças significativas entre as médias pelo teste Tukey ( $p \leq 0,05$ ). \*NQ: valores não quantificáveis pelo equipamento.

Fonte: da autora (2023).

O acúmulo de P nas folhas foi maior no tratamento de excesso de P, e menor em sua ausência, para ambos os genótipos (**FIGURA 7A**). Já para o acúmulo no caule, foram encontradas as suas maiores quantidades em *Never ripe*, em circunstâncias de P ótimo e seu excesso, com seus menores valores em ausência de P (**FIGURA 7B**). Por último, o padrão de acúmulo de P nas raízes seguiu o mesmo que nas folhas, com maiores quantificações em excesso de P, nos dois genótipos. Entretanto, os menores valores foram encontrados tanto em P ótimo, quanto em sua ausência (**FIGURA 7C**).

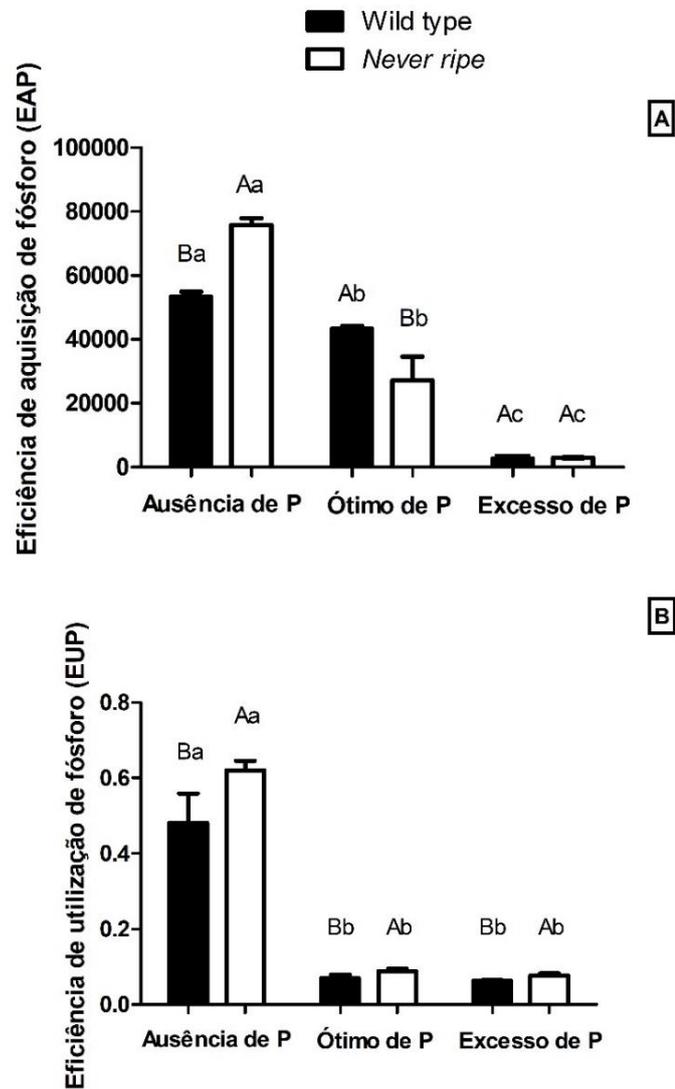
**Figura 7** – Acúmulo de P nas folhas (A), no caule (B) e na raiz (C) em tomateiros cv. Micro-Tom, dos genótipos selvagem (Wild type) e *Never ripe*, em ausência, dose ótima e excesso de P.



Wild type é representado por barras pretas à esquerda, enquanto *Never ripe* é representado por barras brancas à direita. Os valores são apresentados como média  $\pm$  desvio padrão ( $n = 8$ ). As letras maiúsculas representam o genótipo e as minúsculas, o tratamento nutricional. Letras diferentes representam diferenças significativas entre as médias pelo teste Tukey ( $p \leq 0,05$ ).

O genótipo *Never ripe* possuiu a melhor aquisição de P em ausência de P, enquanto no tratamento de P ótimo, o genótipo WT obteve melhor desempenho (**FIGURA 8A**). Já em condições de excesso de P, ambos os genótipos se comportaram da mesma forma, possuindo os menores valores em relação aos outros tratamentos nutritivos (**FIGURA 8A**). O mesmo padrão de atuação de *Nr* e WT em ausência de P manteve-se para o índice de eficiência de utilização de P (**FIGURA 8B**). Já as menores quantificações deram-se tanto em condições ótimas de P e seu excesso, com *Nr* sobressaindo-se em relação a WT (**FIGURA 8B**).

**Figura 8** – Eficiência de aquisição (A) e de utilização de fósforo (B) em tomateiros cv. Micro-Tom, dos genótipos selvagem (Wild type) e *Never ripe*, em ausência, dose ótima e excesso de P.



Wild type é representado por barras pretas à esquerda, enquanto *Never ripe* é representado por barras brancas à direita. Os valores são apresentados como média  $\pm$  desvio padrão ( $n = 8$ ). As letras maiúsculas representam o genótipo e as minúsculas, o tratamento nutricional. Letras diferentes representam diferenças significativas entre as médias pelo teste Tukey ( $p \leq 0,05$ ).

Fonte: da autora (2023).

## 5. DISCUSSÃO

Dos 94 parâmetros analisados, 24 possuíram diferenças significativas em condições de ausência de P, e 24 diferiram em excesso de P. Desses 24 primeiros, apenas 3 diferiram somente em WT e um em *Nr*. Já para excesso de P, 4 variáveis foram afetadas somente em *Nr*, enquanto apenas 1 foi impactada em WT. Dessa forma, pode-se inferir que o tratamento de ausência de P afetou muito mais as plantas do genótipo selvagem, do que a mutante *Nr*. Em contrapartida, a condição de excesso de P afetou mais as plantas de *Nr*, do que as de WT.

Assim, compreende-se que a ausência de P foi uma condição muito mais estressante para as plantas com produção e sinalização regular de etileno, do que o excesso de P aplicado a elas. O etileno atua como uma molécula reguladora de processos de resposta a estresses nutricionais, e em situações em que há ausência/poucas quantidades de P no solo, ele atua na regulação das vias de sinalização de sua deficiência (Zhang et al., 2014). Essa sinalização gera respostas na planta como um todo, sendo diferentes para a raiz e para a parte aérea. Tais respostas foram observadas nas plantas do genótipo selvagem em sua aparência, apresentando menor número de folhas, frutos e menor altura, e em parâmetros fotossintéticos e bioquímicos, que serão discutidos mais à frente.

Neste trabalho, percebeu-se que a baixa sinalização de etileno proporcionou uma melhoria de atributos nas plantas, principalmente de parâmetros biométricos, de teores de compostos nitrogenados (aminoácidos e proteínas), de teores de nutrientes nas folhas e de eficiência de utilização de P. Os maiores parâmetros biométricos em *Never ripe* devem-se a modificações metabólicas e bioquímicas intrínsecas a esse mutante (Nascimento et al., 2021). Entretanto, diferentemente dos resultados encontrados no estudo anterior, não foram encontradas diferenças significativas para os parâmetros de taxa de crescimento relativa e taxa de assimilação líquida.

Surpreendentemente, o comprimento de raiz foi outra variável que não foi afetada, nem pelos genótipos, nem pelas doses de P, contrariando o trabalho de Kim et al. (2008). Porém, deve-se atentar a metodologia do estudo, em que foi utilizado um sistema de hidroponia para avaliar o crescimento das raízes sem mecanismos físicos de impedimento. Dessa forma, como os experimentos realizados nessa dissertação foram feitos com a utilização de sistema de fertirrigação em areia, pode ter havido perdas na biomassa de raiz na hora da retirada das plantas, o que justifica os dados encontrados.

A percepção alterada de etileno em *Never ripe* leva a um maior número e peso de frutos, assim como notado por Nascimento et al. (2021). Porém, o presente trabalho apresenta um

resultado inédito, de que mesmo em condições de ausência de P, a produção de frutos de *Nr* é maior, em relação a WT. Usualmente, em ausência/baixas quantidades de P, há o retardo e diminuição de formação de estruturas reprodutivas, como flores e frutos (Marschner, 2005). Entretanto, a baixa sinalização de etileno permitiu que mesmo em condições estressantes, houvesse uma produção regular de frutos. Dessa forma, percebe-se que o etileno possui papel fundamental na percepção de estresses ambientais, e como a sua baixa percepção pode amenizar esses efeitos.

O índice Fv/Fm demonstra a máxima eficiência quântica do fotossistema II (PSII), e é utilizado para detectar estresses nas plantas (Sharma et al., 2015). O declínio dessa relação é um indicador de dano fotoinibitório no sistema, quando estão sujeitas a estresses ambientais, e seu acréscimo indica um bom funcionamento do maquinário fotossintético (Torres-Netto et al., 2005). Ao contrário do esperado, as maiores taxas desse índice foram encontradas em plantas submetidas a ausência de P, em ambos os genótipos, embora os resultados sejam maiores para *Nr* em relação a WT. Isso é um bom indicativo, pois pode indicar que esse estresse nutricional não foi suficiente para afetar o funcionamento do fotossistema e todas as reações fotoquímicas seguintes.

A taxa de assimilação líquida de CO<sub>2</sub> foi maior em plantas de *Never ripe* do que de WT, assim como o exposto por Nascimento et al. (2021). Entretanto, as plantas de ambos os genótipos, quando submetidas a uma condição de ausência de P, possuíram uma fotossíntese maior, do que em condições de P ótimo e excesso de P. Esses resultados foram contrários aos encontrados no estudo de Xu et al. (2007), onde houve redução de fotossíntese e condutância estomática em ausência de P. No presente trabalho, a condutância estomática também comportou-se da mesma forma em relação ao estresse nutricional. Os dados de fotossíntese, aqui, correlacionam-se com os de carboidratos, principalmente amido. Com uma maior taxa fotossintética, maior poder energético e redutor é formado, para ser utilizado no ciclo de Calvin-Benson-Bassham, que produzirá trioses-fosfato, que serão convertidas em outros açúcares, como o amido (Bolouri-Moghaddam et al., 2010).

O conteúdo de clorofila é considerado um marcador da taxa de fotossíntese na planta (Liu et al., 2018). A razão clorofila a e b apresentou-se menor em plantas de WT do que *Nr*, e esse dado está correlacionado com a taxa de assimilação líquida de CO<sub>2</sub>, que foi maior em *Never ripe*. Dessa forma, a fotossíntese foi maior nessas plantas, pela sua maior quantidade de clorofila, que permitiu que absorvesse mais energia luminosa, para transformar em energia química em outros processos das plantas.

O metabolismo central de C fornece a energia necessária para a manutenção do crescimento das plantas e incorporação de biomassa, além de proporcionar a regeneração de cofatores e contribuir com o metabolismo especializado das plantas (Pereira et al., 2022). A diminuição dos níveis de açúcares redutores e sacarose em plantas de *Never ripe* pode estar relacionada com a função do metabolismo de C no fornecimento de energia para o crescimento, explicando a maior altura e maior ganho de biomassa dessas plantas em relação às do genótipo selvagem.

Em situações de deficiência de P, os teores de amido tendem a ser maiores, por conta da diminuição da troca de Pi citosólico com trioses-fosfato, levando ao acúmulo de intermediários do ciclo de Calvin-Benson-Bassham e ao fluxo de amido, além de ter uma indução de aumento da atividade da AGPase (Stitt e Quick, 1989; Li et al., 2021). Tais fatores explicam os resultados encontrados para os teores de amido, que diferiram apenas entre tratamentos nutritivos, e não em genótipos.

O metabolismo de C está relacionado com o metabolismo de N, visto que ele fornece os esqueletos carbônicos essenciais para a biossíntese de aminoácidos (Nunes-Nesi et al., 2010). Dessa forma, a maior quantidade de aminoácidos em *Never ripe* pode ser parcialmente explicada pela redução dos quantitativos de açúcares redutores e sacarose presentes nessas plantas. Outro fator que afeta diretamente a produção de aminoácidos é a situação estressante ao qual a planta está submetida, visto que eles agem como moléculas sinalizadoras e regulatórias de estresses abióticos (Dondoni e Massi, 2006). Dessa forma, o incremento dos teores de aminoácidos em plantas de *Never ripe* pode indicar que essas plantas estão percebendo os estresses por P, porém de forma diferente das plantas do genótipo selvagem, produzindo mais aminoácidos como uma forma de proteção para as plantas (Khan et al., 2020).

O aumento do teor de aminoácidos livres leva a uma diminuição na síntese de proteínas (Krahmer et al., 2018), entretanto, tal característica não foi observada em todos os tratamentos. Surpreendentemente, as quantificações de proteínas em ausência de P demonstraram-se maiores do que nas outras condições nutritivas, ao contrário do encontrado no trabalho de Xu et al. (2007). Uma possível explicação para esse fato é o investimento dessas plantas em proteínas de membrana celular, que em situações de ausência/baixas quantidades de P, adicionam mais carga negativa a membrana celular, o que facilita o lançamento do Pi que se encontra ligado a ela para reutilização (Wu et al., 2019).

O conteúdo e o acúmulo de nutrientes nas plantas tendem a aumentar de acordo com as suas quantidades aplicadas no solo. Isso provou-se verdadeiro para os teores foliares, caulinares e radiculares de P em ambos os genótipos, com seus valores crescentes do tratamento de

ausência até o excesso de P. Tais resultados também foram encontrados no trabalho de Siedliska et al. (2021). Os teores de P influenciaram diretamente sobre o seu acúmulo nos três órgãos analisados. Entretanto, o acúmulo de P no caule apresentou um padrão diferenciado, possuindo maiores valores tanto em P ótimo, quanto em excesso de P, para plantas de *Never ripe*, demonstrando que há um maior acúmulo naturalmente de P no caule das plantas desse mutante. Dessa forma, infere-se que esse genótipo é mais eficiente para utilizar o P, visto a sua melhor capacidade de coordená-lo e reutilizá-lo na planta (Ao et al., 2014). Tal característica pode ser confirmada quando observou-se o índice de eficiência de utilização de P, que de fato foi maior para *Nr*, nos três tratamentos nutritivos. Outro fator que pode contribuir para esses resultados é o fato de o caule atuar como um dreno para o excesso de P, ajudando a regular sua concentração nas folhas (Parks et al., 2000).

A eficiência de aquisição de P é a capacidade que uma planta possui de conseguir absorver o P do solo (Ge et al., 1999). Quando expostas a ambientes com pouco P, as plantas ativam vários mecanismos internos e externos que resultam em uma melhor aquisição de P do solo e um uso interno de P mais eficiente (Vance et al., 2003). O mais comum é o crescimento das raízes, porém, neste trabalho, não houve diferenças significativas para os tratamentos nutricionais com P nessa variável. Dessa forma, acredita-se que mecanismos internos, como uma maior expressão de transportadores de P, tenham sido utilizados pelas plantas expostas a essa condição estressante, para possuírem um melhor índice de eficiência de aquisição de P. Assim, seriam necessárias análises moleculares para comprovarem a maior expressão desses transportadores.

Um indicativo da eficiência de aquisição de P é a acumulação de Mn foliar, quando as raízes da planta lançam carboxilatos na rizosfera (Lambers et al., 2015). Esse lançamento é importante, porque é capaz de mobilizar o P inorgânico e orgânico do solo, principalmente em situações de baixa disponibilidade de P. Os teores de Mn foliares foram maiores para o tratamento de ausência de P no genótipo *Never ripe*, comprovando a sua maior eficiência de aquisição de P, e possivelmente, uma liberação de carboxilatos no solo. No entanto, análises adicionais são necessárias para a confirmação desse fato.

A eficiência de utilização de P, como citada anteriormente, foi maior em *Never ripe* e mostrou-se ser maior quando houve menor disponibilidade do nutriente para a planta, atestando sua maior capacidade adaptativa de utilizar o P de forma mais eficaz. Dessa forma, infere-se que a baixa sinalização de etileno influencia tanto na aquisição, quanto na utilização de P pela planta. Entretanto, não se sabe exatamente ainda em qual parte da etapa de aquisição e utilização

do P ocorre essa interferência, sendo necessárias análises mais aprofundadas para compreender melhor esse tema.

Foram observados nas folhas, no caule, na raiz e no solo uma ampla variedade de interações entre P e outros nutrientes, sendo que para os três órgãos, houve comportamentos diferenciados. Nas folhas, observaram-se interações principalmente com o K, Mg Cu, Fe e Mn. Foram encontradas maiores quantidades de Mg em plantas de *Nr* em relação às de WT, e esse resultado correlaciona-se com a maior razão clorofila a e b encontrada nesse genótipo, visto que o Mg participa estruturalmente da molécula de clorofila (Dorenstouter et al., 1985).

A interações antagônicas entre P e Fe são bem documentadas (Hirsch et al., 2006; Ward et al., 2008), e interações com outros micronutrientes, como o Cu e Mn ocorrem por conta da competição desses íons aos transceptores ou sensores, para serem absorvidos pelas raízes (Fan et al., 2021). Os maiores valores de Cu foram encontrados nos dois tratamentos de estresses nutricionais, e tal resultado pode estar correlacionado com um maior requerimento de quantidades de Cu em situações estressantes, visto que o micronutriente participa como cofator metálico de proteínas receptoras do etileno, hormônio que atua na sinalização e respostas de estresses nas plantas (Hoppen et al., 2019).

No caule, houve interações principalmente com o N, K, Ca, Mg, S, Cu e Zn. O N possui uma relação mutual positiva com o P, havendo o incremento de um, quando há o incremento de outro (Smith e Jackson, 1987; Güsewell, 2004). Entretanto, nesse trabalho, houve menores quantidades de N no caule em plantas de *Nr* e um maior acúmulo de P no caule nesse mesmo genótipo. Esses resultados podem indicar que a baixa sensibilidade de etileno pode afetar o balanço entre o metabolismo de P e N, alterando negativamente essa relação. Tal alteração também pode ser verificada na maior quantidade de aminoácidos encontrados em plantas de *Never ripe* em relação ao tipo selvagem. Outra interação importante é a encontrada entre P e Zn, que podem reagir antagonisticamente, a depender da espécie. Enquanto há um aumento nos níveis de P, há uma diminuição dos níveis de Zn, e vice-versa (Fan et al., 2021). Tal fato pode ser comprovado com as análises nutricionais do caule, com os maiores valores de Zn sendo encontrados nos tratamentos com ausência de P, e os menores, em excesso de P.

A raiz é a parte da planta onde há maior comunicação entre os elementos, visto que é por ela que eles adentrarão na planta. Dessa forma, foi também o órgão que possuiu a maior quantidade de conexões elementares entre os três, não sendo possível analisá-los separadamente. Para fins de completa compreensão de toda a gama de interações nutricionais nas quatro partes analisadas, é necessária a utilização de análises multivariadas, a fim de verificar quais elementos correlacionam-se e são afetados pelos tratamentos com P.

## 6. CONCLUSÃO

Com os resultados apresentados, pode-se observar que o tratamento de ausência de P afetou muito mais as plantas do genótipo selvagem (WT) do que a mutante *Never ripe*, enquanto a condição de excesso de P afetou mais as plantas de *Nr*, do que as de WT. De forma geral, as plantas do genótipo *Never ripe* possuíram melhor desempenho, principalmente de parâmetros biométricos, de teores de compostos nitrogenados (aminoácidos e proteínas), de teores de nutrientes nas folhas e de eficiência de utilização de P. Seu incremento nas medições de parâmetros biométricos garantiu uma melhor estabilidade fenotípica para esse genótipo, mostrando que a baixa percepção de etileno fez com que a planta não percebesse os estresses nutricionais da mesma forma como as plantas do genótipo selvagem, com produção e sinalização regular de etileno. Essa baixa percepção ocasionou uma melhor resistência das plantas às condições adversas a que estavam submetidas (ausência e excesso de P). Porém, os maiores teores de aminoácidos em *Nr* podem indicar que essas plantas estão percebendo os estresses por P e respondendo de maneira diferente em relação a WT. Dessa forma, nota-se o papel essencial do etileno na percepção de estresses nutricionais e como a sua baixa percepção pode atenuar esses efeitos. Entretanto, apesar desse trabalho ter contribuído com um avanço sobre o conhecimento de interações entre etileno e P, análises adicionais, envolvendo indicadores de estresses vegetais e análises de expressão gênica são necessárias, para aprofundar os conhecimentos de como o fitormônio pode regular processos estressantes de nutrientes para as plantas.

## REFERÊNCIAS

- ABADÍA, J.; MORALES, F.; ABADÍA, A. Photosystem II efficiency in low chlorophyll, iron-deficient leaves. **Plant and Soil**, v. 215, n. 1, p. 183-192, 1999.
- AO, X.; GUO, X. H.; QIAN, Z.; ZHANG, H. J.; WANG, H. Y.; MA, Z. H.; HAN, X. R.; ZHAO, M. H.; XIE, F. T. Effect of Phosphorus Fertilization to P Uptake and Dry Matter Accumulation in Soybean with Different P Efficiencies. **Journal of Integrative Agriculture**, v. 13, n. 2, p. 326-334, 2014.
- ATKINSON, D. Some general effects of phosphorus deficiency on growth and development. **New Phytologist**, v. 72, p. 101-111, 1973.
- BALEMI, T.; NEGISHO, K. Management of soil phosphorus and plant adaptation mechanisms to phosphorus stress for sustainable crop production: a review. **Journal of Soil Science and Plant Nutrition**, v. 12, n. 3, p. 547-561, 2012.
- BARBER, S. A. **Soil Nutrient Bioavailability: A mechanistic approach**. 2nd ed. John Wiley and Sons Inc., New York, 1995.
- BARBIERI, A. P. P.; MARTIN, T. N.; MERTZ, L. M.; NUNES, U. R.; CONCEIÇÃO, G. M. Redução populacional de trigo no rendimento e na qualidade fisiológica das sementes. **Revista Ciência Agrônômica**, v.44, n.4, p.724-731, 2013.
- BARKER, A. V.; PILLBEAM, D. J. **Handbook of plant nutrition**. Taylor & Francis Group, Boca Raton, Florida, 662 p., 2007.
- BILGER, W.; BJÖRKMAN, O. Role of the xanthophyll cycle in photoprotection elucidated by measurements of light-induced absorbance changes, fluorescence and photosynthesis in leaves of *Hedera canariensis*. **Photosynthesis Research**, v. 25, n. 1, p. 173–185, 1990.
- Bolouri-Moghaddam, M. R.; Le Roy, K.; Xiang, L.; Rolland, F.; Van Den Ende, W. Sugar signalling and antioxidant network connections in plant cells. **The FEBS Journal**, v. 277, p. 2022–2037, 2010.
- BRADFORD, M. M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. **Analytical biochemistry**, v. 72, n. 1-2, p. 248-254, 1976.
- COCOZZA, C.; BRILLI, F.; PIGNATTELLI, S.; POLLASTRI, S.; BRUNETTI, C.; GONNELLI, C.; TOGNETTI, R.; CENTRITTO, M.; LORETO, F. The excesso of phosphorus in soil reduces physiological performances over time but enhances prompt recovery of salt-stresses *Arrundo donax* plants. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 151, p. 556-656, 2020.
- DIAS, M. J. T.; SOUZA, H. A.; NATALE, W.; MODESTO, V. C.; ROZANE, D. E. Adubação com nitrogênio e potássio em mudas de goiabeira em viveiro comercial. **Semina: Ciências Agrárias**, v. 33, p. 2837-2848, 2012.

- DISCHE, Z. **Methods in carbohydrates chemistry**. In: WHISTLER, R.; KEARSLEY, M. W. (eds) *Methods in carbohydrates chemistry*, 2nd ed. Academic Press, New York, 478–512, 1962.
- DONDONI, A.; MASSI, A. Design and synthesis of new classes of heterocyclic c-glycoconjugates and carbon-linked sugar and heterocyclic amino acids by asymmetric multicomponent reactions (AMCRs). **Accounts of Chemical Research**, v. 39, n. 7, p. 451-463, 2006.
- DORENSTOUTER, H.; PIETERS, G. A.; FINDENEGG, G. R. Distribution of magnesium between chlorophyll and other photosynthetic functions in magnesium deficient “sun”; and “shade”; leaves of poplar. **Journal of Plant Nutrition**, v. 8, n. 12, p. 1089-1101, 1985.
- DUBOIS, M.; VAN DEN BROECK L.; INZÉ, D. The pivotal role of ethylene in plant growth. **Trends in Plant Science**, v. 23, p. 311–323, 2018.
- FAN, X.; ZHOU, X.; CHEN, H.; TANG, M.; XIE, X. Cross-Talks Between Macro- and Micronutrient Uptake and Signaling in Plants. **Frontiers in Plant Science**, v. 12, e663477, 2021.
- FARQUHAR, G.D.; RICHARDS, R.A. Isotopic composition of plant carbon correlates with water-use efficiency of wheat genotypes. **Australian Journal of Plant Physiology**, v. 11, p. 539-552. 1984.
- FEEMA. Nitrogênio Kjeldahl total (micro Kjeldahl). **Manual do Meio Ambiente Volume II – Métodos FEEMA**, R.J; MF 421. R2, p. 45, 1983.
- FERREIRA, E. B.; CAVALCANTI, P. P.; NOGUEIRA, D. A. **ExpDes.pt: Experimental Designs pacakge** (Portuguese). R package version 1.1.2, 2013.
- GE, Z.; RUBIO, G.; LYNCH, J. P. The importance of root gravitropism for inter-root competition and phosphorus acquisition efficiency: results from a geometric simulation model. **Plant and Soil**, v. 218, p. 159–171, 2000.
- GÜSEWELL, S. N:P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance. **New Phytologist**, v. 164, p. 243–266, 2004.
- HASAN, M. M.; HASAN, M. M.; SILVA, J. A. T.; LI, X. Regulation of phosphorus uptake and utilization: transitioning from current knowledge to practical strategies. **Cellular & Molecular Biology Letters**, v. 21, n. 7, p. 1-19, 2016.
- HARRISON, A. F. **Soil Organic Phosphorus - A Review of World Literature**. CAB International, Wallingford, Oxon, UK, p. 257, 1987.
- HENDRIKS, J. H.; KOLBE, A.; GIBON, Y.; STITT, M.; GEIGENBERGER, P. ADP-glucose pyrophosphorylase is activated by posttranslational redox-modification in response to light and to sugars in leaves of Arabidopsis and other plant species. **Plant Physiology**, v. 133, n. 2, p. 838-49, 2003.

- HIRSCH, J.; MARIN, E.; FLORIANI, M.; CHIARENZA, S.; RICHAUD, P.; NUSSAUME, L. Phosphate deficiency promotes modification of iron distribution in Arabidopsis plants. **Biochimie**, v. 88, p. 1767–1771, 2006.
- HOAGLAND, D.R.; ARNON, D.I. The water-culture method for growing plants without soil. **California Agricultural Experimental Station**, Circ. n. 347, 1938.
- HOPPEN, C.; MÜLLER, L.; HÄNSCH, S.; UZUN, B.; MILIC, D.; WEIDTKAMP-PETERS, S.; GROTH, G. Soluble and membrane-bound protein carrier mediate direct copper transport to the ethylene receptor family. **Scientific Reports**, v. 9, 10715, 2019.
- HUNT, R. **Plant growth curves: The functional approach to plant growth analysis**. London, Edward Arnold, 1982.
- HUNT, R; CAUSTON, D. R., SHIPLEY, B., & ASKEW, A. P. A modern tool for classical plant growth analysis. **Annals of Botany**, v. 90, n. 4, p. 485–488, 2002.
- IQBAL, N.; KHAN, N. A.; FERRANTE, A.; TRIVELLINI A.; FRANCINI, A.; KHAN M. I. R. Ethylene Role in Plant Growth, Development and Senescence: Interaction with Other Phytohormones. **Frontiers in Plant Science**, v. 8, e475, p. 1-19, 2017.
- KALAYU, G. Phosphate solubilizing microorganisms: promising approach as biofertilizers. **International Journal of Agronomy**, v. 2019, ID 4917256, p. 1-7, 2019.
- KHAN, N.; ALI, S.; ZANDI, P.; MEHMOOD, A.; ULLAH, S.; IKRAM, M.; SHARID, M. A.; BABAR, M. A. Role of sugars, amino acids and organic acids in improving plant abiotic stress tolerance. **Pakistan Journal of Botany**, v. 52, n. 2, p. 1-10, 2020.
- KIM, H. J.; LYNCH, J. P.; BROWN, K. M. Ethylene insensitivity impedes a subset of responses to phosphorus deficiency in tomato and petunia. **Plant, Cell and Environment**, v. 31, n. 1, p. 1744–1755, 2008.
- KUCERA, B.; COHN, M. A.; LEUBNER-METZGER G. Plant hormone interactions during seed dormancy release and germination. **Seed Science Research**, v. 15, p. 281-307, 2005.
- KRAHMER, J.; GANPUDI, A.; ABBAS, A.; ROMANOWSKI, A.; HALLIDAY, K. J. Phytochrome, carbon sensing, metabolism, and plant growth plasticity. **Plant Physiology**, v. 176, n. 2, p. 1039-1048, 2018.
- LAMBERS, H.; HAYES, P. E.; LALIBERTÉ, E.; OLIVEIRA, R. S.; TURNER, B. L. Leaf manganese accumulation and phosphorus-acquisition efficiency. **Trends in Plant Science**, v. 20, n. 2, p. 83-90, 2015.
- LANAHAN, M. B.; YAN, H. C.; GIOVANNONI, J. J.; KLEE, H. J. The Never ripe mutation blocks ethylene perception in tomato. **Plant Cell**, v. 6, p. 521-53, 1994.
- LI, J. M.; DU, A. P. LIU, P. H.; TIAN, X. P.; JIN, Y. L.; YI, Z. L.; HE, K. Z.; FANG, Y.; ZHAO, H. High starch accumulation mechanism and phosphorus utilization efficiency of duckweed (*Landoltia punctata*) under phosphate starvation. **Industrial Crops & Products**, v. 167, 113529, 2021.

- LICHTENTHALER, H. K.; BUSCHMANN, C. Chlorophylls and carotenoids: Measurement and characterization by UV-VIS spectroscopy. **Current protocols in food analytical chemistry**, v. 1, n. 1, p. 4-3, 2001.
- LIMA, J. E.; BENEDITO, V. A.; FIGUEIRA, A.; PERES, L. E. P. Callus, shoot and hairy root formation in vitro as affected by the sensitivity to auxin and ethylene in tomato mutants. **Plant Cell Reports**, v. 28, p. 1169–1177, 2009.
- LIU, Y.; CHEN, X.; WANG, X.; FANG, Y.; HUANG, M.; GUO, L.; ZHANG, Y.; ZHAO, H. Improving biomass and starch accumulation of bioenergy crop duckweed (*Landoltia punctata*) by abscisic acid application. **Scientific Reports - UK**, v. 8, n. 1, p. 9544–9554, 2018.
- LÓPEZ-HIDALGO, C.; MEIJÓN, M.; LAMELAS, L.; VALLEDOR, L. The rainbow protocol: A sequential method for quantifying pigments, sugars, free amino acids, phenolics, flavonoids and MDA from a small amount of sample. **Plant Cell Environment**, v. 44, n. 1, p. 1977– 1986, 2021.
- LYNCH, J.; BROWN, K. M. Ethylene and plant responses to nutritional stress. **Physiologia Plantarum**, v. 100, p. 613-619, 1997.
- MAGALHÃES, A. C. N. **Análise quantitativa do crescimento**. In: FERRI, M. G. (Ed.). Fisiologia vegetal. São Paulo: Universidade de São Paulo, v.1, p.332- 349. 1985.
- MARSCHNER, H. **Mineral Nutrition of Higher Plants**. Second Edition, Academic Press, Harcourt Science and Technology Company, 889p, 2005.
- MELO, A.S.; SILVA JÚNIOR, C.D.; FERNANDES, P.D.; SOBRAL, L.; BRITO, M.E.B.; DANTAS, J. D. M. Alterações das características fisiológicas da bananeira sob condições de fertirrigação. **Ciência Rural**, v. 39, p. 733–741, 2009.
- MILLER, G. L. Modified DNS method for reducing sugars. **Analytical Chemistry**, v. 31, n. 3, p. 426-428, 1959.
- MEDLYN, B. E. Physiological basis of the light use efficiency model. **Tree Physiology**, v. 18, 167-176, 1998.
- MONTEIRO, C. C.; CARVALHO, R. F.; GRATÃO, P. L.; CARVALHO, G.; TEZOTTO, T.; MEDICI, L. O.; PERES, L. E. P.; AZEVEDO, R. A. Biochemical responses of the ethylene insensitive *Never ripe* tomato mutant subjected to cadmium and sodium stresses. **Environmental and Experimental Botany**, v. 71, p. 306-320, 2011.
- MONTEIRO, C. C.; ROLÃO, M. B.; FRANCO, M. R.; PETERS, L. P.; CIA, M. C.; CAPALDI, F. R.; CARVALHO, R. F.; GRATÃO, P. L.; ROSSI, M. L.; MARTINELLI, A. P.; PERES, L. E. P.; AZEVEDO, R. A. Biochemical and histological characterization of tomato mutants. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 84, n. 2, p. 573-585, 2012.
- MOTULSKY, H. J. **Prism 5 Statistics Guide**. 2007, GraphPad Software Inc., San Diego CA.

NASCIMENTO, V. L.; PEREIRA, A. M.; PEREIRA, A. S.; SILVA, V. F.; COSTA, L. C.; BASTOS, C. E. A.; RIBEIRO, D. M.; CALDANA, C.; SULPICE, R.; NUNES-NESI, A.; ZSÖGÖN, A.; ARAÚJO, W. L. Physiological and metabolic bases of increased growth in the tomato ethylene-insensitive mutant *Never ripe*: extending ethylene signaling functions. **Plant Cell Reports**, v. 40, p. 1377–1393, 2021.

NUNES-NESI, A.; FERNIE, A. R.; STITT, M. Metabolic and signaling aspects underpinning the regulation of plant carbon nitrogen interactions. **Molecular Plant**, v. 3, n. 6, p. 973-996, 2010.

OSBORNE, L. D.; RENGEL, Z. Genotypic differences in wheat for uptake and utilisation of P from iron phosphate. **Australian Journal of Agricultural Research**, v. 53, p. 837–844, 2002.

PARKS, S. E.; HAIGH, A. M.; CRESSWELL, G. C. Stem tissue phosphorus as an index of the phosphorus status of *Banksia ericifolia* L. f. **Plant and Soil**, v. 227, p. 59-65, 2000.

PEREIRA, A. M.; MARTINS, A. O.; BATISTA-SILVA, W.; CONDORI-APFATA, J. A.; NASCIMENTO, V. L.; SILVA, V. F.; OLIVEIRA, L. A.; MEDEIROS, D. B.; MARTINS, S. C. V.; FERNIE, A. R.; NUNES-NESI, A.; ARAÚJO, W. L. Elevated carbon assimilation and metabolic reprogramming in tomato high pigment mutants support the increased production of pigments. **Plant Cell Reports**, v. 41, n. 9, p. 1907-1929, 2022.

POIRIER, Y.; BUCHER, M. Phosphate transport and homeostasis in *Arabidopsis*. **The Arabidopsis Book**, American Society of Plant Biologists, v. 1, e0024.

POÓR, P.; KOVÁCS, J.; BORBÉLY, P.; TAKÁCS, Z.; SZEPESI, A.; TARI, I. Salt stress-induced production of reactive oxygen- and nitrogen species and cell death in the ethylene receptor mutant *Never ripe* and wild type tomato roots. **Plant Physiology et Biochemistry**, v. 97, p. 313-322, 2015.

R CORE TEAM. **R: A language and environment for statistical computing**. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 2020.

SANTOS, E. F.; PONGRAC, P.; REIS, A. R.; RABÊLO, H. S.; AZEVEDO, R. A.; WHITE, P. J.; LAVRES, J. Unravelling homeostasis effects of phosphorus and zinc nutrition by leaf photochemistry and metabolic adjustment in cotton plants. **Scientific Reports**, v. 11, 13746, 2021.

SATYAPRAKASH, M.; NIKITHA, T.; REDDI, E. U. B.; SADHANA, B.; VANI, S. S. A review on phosphorous and phosphate solubilising bacteria and their role in plant nutrition. **International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences**, v. 6, p. 2133–2144, 2017.

SCOTT, J. W.; HARBAUGH, B. K. Micro-Tom, a miniature dwarf tomato. **Florida Agricultural Sciences**, Circular S-370, p. 1–6, 1989.

SCHNEIDER, C. A.; RASBAND, W. S.; ELICEIRI, K. W. NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. **Nature Methods**, v. 9, n. 7, p. 671-675, 2012.

- SEHAR, Z.; GAUTAM, H.; IGBAL, N.; ALVI, A. F.; JAHAN, B.; FATMA, M.; ALBAGAMI, M.; KHAN, N. A. The functional interplay between ethylene, hydrogen sulfide and sulfur in plant heat stress tolerance. **Biomolecules**, v. 12, n. 5, 678, 2022.
- SHARMA, D. K.; ANDERSEN, S. B.; OTTOSEN, C. O.; ROSENQVIST, E. Wheat cultivars selected for high Fv/Fm under heat stress maintain high photosynthesis, total chlorophyll, stomatal conductance, transpiration and dry matter. **Physiologia Plantarum**, v. 153, p. 284-298, 2015.
- SHARMA, N.C.; STARNES, D.L.; SAHI, S.V. Phytoextraction of excess soil phosphorus. **Environmental Pollution**, v. 146, p. 120–127, 2007.
- SHARMA, S. B.; SAYYED, R. Z.; TRIVEDI, M. H.; GOBI, T. A. Phosphate solubilizing microbes: sustainable approach for managing phosphorus deficiency in agricultural soils. **Springer Plus**, v. 2, p. 587, 2013.
- SHEN, J.; YUAN, L.; ZHANG, J.; LI, H.; BAI, Z.; CHEN, X.; ZHANG, W.; ZHANG, F. Phosphorus dynamics: from soil to plant. **Plant Physiology**, v. 156, p. 997-1005, 2011.
- SIEDLISKA, A., BARANOWSKI, P., PASTUSZKA-WOŹNIAK, J.; ZUBIK, M.; KRZYSZCZAK, J. Identification of plant leaf phosphorus content at different growth stages based on hyperspectral reflectance. **BMC Plant Biology**, v. 21, n. 28, 2021.
- SILBER, A.; BEN-JAACOV, J.; ACKERMAN, A.; BAR-TAL, A.; LEVKOVITCH, I.; MATSEVITZ-YOSEF, T.; SWARTZBERG, D.; RIOV, J.; GRANOT, D. Interrelationship between phosphorus toxicity and sugar metabolism in *Verticordia plumosa* L. **Plant and Soil**, v. 245, n. 1, p. 249–260, 2002.
- SMITH, F. W.; JACKSON, W. A. Nitrogen enhancement of phosphate-transport in roots of *Zea mays* L.: kinetic and inhibitor studies. **Plant Physiology**, v. 84, p. 1319–1324, 1987.
- STITT, M.; QUICK, W. P. Photosynthetic carbon partitioning: its regulation and possibilities for manipulation. **Physiologia Plantarum**, v. 77, n. 4, p. 633–641, 1989.
- STRONG, G. L.; BANNISTER, P.; BURRITT, D. Are mistletoes shade plants? CO<sub>2</sub> assimilation and chlorophyll fluorescence of temperate mistletoes and their hosts. **Annals of Botany**, v. 85, n. 1, p. 511-519, 2000.
- TORRES NETTO, A.; CAMPOSTRINI, E.; OLIVEIRA, J.G.; Bressan-Smith, R. Photosynthetic pigments, nitrogen, chlorophyll a fluorescence and SPAD-502 readings in coffee leaves. **Scientia Horticulturae**, v. 104, n. 2, p. 199-209, 2005.
- VAN KOOTEN, O.; SNEL, J. F. H. The use of chlorophyll fluorescence nomenclature in plant stress physiology. **Photosynthesis Research**, v. 25, n. 1, p. 147-150, 1990.
- VANCE, C.P.; UHDE-STONE, C.; ALLAN, D.L. Phosphorus acquisition and use, critical adaptations by plants for securing a nonrenewable resource. **New Phytologist**, v. 157, p. 423–447, 2003.

WALPOLA, B. C.; YOON, M. Prospectus of phosphate solubilizing microorganisms and phosphorus availability in agricultural soils: a review. **African Journal of Microbiology Research**, v. 6, p. 6600–6605, 2012.

WANG, Y.; CHEN, Y. F.; WU, W. H. Potassium and phosphorus transport and signaling in plants. **Journal of Integrative Plant Biology**, v. 63, p. 34-52, 2020.

WARD, J. T.; LAHNER, B.; YAKUBOVA, E.; SALT, D. E.; RAGHOTHAMA, K. G. The effect of iron on the primary root elongation of *Arabidopsis* during phosphate deficiency. **Plant Physiology**, v. 147, p. 1181–1191, 2008.

WILKINSON, J. Q.; LANAHAN, M. B.; YEN H. C.; GIOVANNONI, J. J.; KLEE, H. J. An ethylene-inducible component of signal transduction encoded by never-ripe. **Science**, v. 270, p. 1807–1809, 1995.

WU, W.; ZHU, S.; CHEN, Q.; LIN, Y.; TIAN, L.; LIANG, C. Cell wall proteins play critical roles in plant adaptation to phosphorus deficiency. **International Journal of Molecular Sciences**, v. 20, 5259, 2019.

XU, H. X.; WENG, X. Y.; YANG, Y. Effect of phosphorus deficiency on the photosynthetic characteristics of rice plants. **Russian Journal of Plant Physiology**, v. 54, n. 6, p. 741-748, 2007.

ZANANDREA, I.; ALVES, J. D.; DEUNER, S.; GOULART, P. F. P.; HENRIQUE, P. C.; SILVEIRA, N. M. Tolerance of *Sesbania virgata* plants to flooding. **Australian Journal of Botany**, v. 57, p. 661-669, 2010.

ZHANG, Z.; LIAO, H.; LUCAS, W. J. Molecular mechanisms underlying phosphate sensing, signaling and adaptation in plants. **Journal of Integrative Plant Biology**, v. 56, n. 3, p. 192-220, 2014.