



EVA MARIA RODRIGUES COSTA

**RELAÇÃO ENTRE DENSIDADES DE
TRICOMAS FOLIARES E TEORES DE
ZINGIBERENO E DE ACILAÇÚCARES EM
TOMATEIROS RESISTENTES A PRAGAS**

LAVRAS-MG

2013

EVA MARIA RODRIGUES COSTA

**RELAÇÃO ENTRE DENSIDADES DE TRICOMAS FOLIARES E
TEORES DE ZINGIBERENO E DE ACILAÇÚCARES EM
TOMATEIROS RESISTENTES A PRAGAS**

Tese apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Genética e Melhoramento de Plantas, área de concentração em Genética e Melhoramento de Plantas, para a obtenção do título de Doutor.

Orientador

Dr. Wilson Roberto Maluf

LAVRAS-MG

2013

**Ficha Catalográfica Elaborada pela Divisão de Processos Técnicos da
Biblioteca da UFLA**

Costa, Eva Maria Rodrigues.

Relação entre densidade de tricomas foliares e teores de zingibereno e de acilaúcares em tomateiros resistentes a pragas / Eva Maria Rodrigues Costa. – Lavras : UFLA, 2013.

69 p. : il.

Tese (doutorado) – Universidade Federal de Lavras, 2013.

Orientador: Wilson Roberto Maluf.

Bibliografia.

1. *Solanum lycopersicum*. 2. Seleção indireta. 3. População segregante. 4. Exsudatos foliares. I. Universidade Federal de Lavras.

II. Título.

CDD – 631.523

EVA MARIA RODRIGUES COSTA

**RELAÇÃO ENTRE DENSIDADES DE TRICOMAS FOLIARES E
TEORES DE ZINGIBERENO E DE ACILAÇÚCARES EM
TOMATEIROS RESISTENTES A PRAGAS**

Tese apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Genética e Melhoramento de Plantas, área de concentração em Genética e Melhoramento de Plantas, para a obtenção do título de Doutor.

APROVADA em 5 de março de 2013.

Prof. Dr. Evaristo Mauro de Castro UFLA

Profa. Dra. Luciane Vilela Resende UFLA

Prof. Dr. Samuel Pereira de Carvalho UFLA

Dr. Sebastião Márcio de Azevedo Sakata Seed Sudamérica

Dr. Wilson Roberto Maluf

Orientador

LAVRAS-MG

2013

A Deus, por estar presente e me instruir em todos os momentos,

OFEREÇO

*Aos meus amados pais, **João e Maria**. Meus maiores e melhores exemplos de vida.*

DEDICO

AGRADECIMENTOS

A Deus, pelo dom da vida.

À Universidade Federal de Lavras (UFLA), em especial aos departamentos de Agricultura, Química e Biologia.

Aos professores do Programa de Pós-Graduação em Genética e Melhoramento de Plantas da UFLA, pelos ensinamentos transmitidos.

À CAPES, pela concessão de bolsa de estudos durante o doutorado.

Ao professor Wilson Roberto Maluf, pela confiança depositada, paciência e pelos exemplos como profissional.

À professora Maria das Graças Cardoso, pelo apoio durante as análises químicas.

Ao professor Evaristo Mauro de Castro, pelo apoio e receptividade no Laboratório de Anatomia Vegetal.

Aos membros da banca, professor Dr. Evaristo Mauro de Castro, professora Dra. Luciane Vilela Resende, professor Dr. Samuel Pereira de Carvalho e Dr. Sebastião Márcio de Azevedo, pela disponibilidade, participação e contribuição na melhoria desta tese.

À HortiAgro Sementes S.A., especialmente Vicente, Paulo Moretto, Sebastião (Ná) e demais funcionários, por serem os grandes responsáveis pela concretização deste trabalho.

Aos funcionários dos departamentos de Biologia e Agricultura, especialmente aos da horta (Seu Pedro, Seu Milton e Josimar), que sempre estiveram dispostos a ajudar.

Aos irmãos de orientação, do grupo “Melhoramento de Hortaliças”, Alex, André, Aline, Celso, Danilo, Douglas, Gabriela, Luiz Filipe, Marcela, Peruano, Régis, Thiago e Thiaguinho. Em especial, aos amigos Alex e Aline, os

quais foram fundamentais para a realização deste trabalho. Meus sinceros agradecimentos!

Aos amigos do Programa de Pós-Graduação em Genética e Melhoramento de Plantas, especialmente Danuza, Juliana, Lílian, Marcela e Davi, pelos prazerosos momentos convividos e pela troca de conhecimentos durante todo o doutorado.

Ao Onildo, pelo carinho e pela paciência durante o doutorado. Mesmo estando distante, sempre se fez presente quando eu mais precisei.

Aos amigos que não foram citados aqui, mas que fazem parte da minha vida e me ajudaram a vencer mais esta etapa. Muito Obrigada!

"Daria tudo o que tenho em troca
da metade daquilo que ignoro!"

(Descartes)

RESUMO

Em programas de melhoramento de tomateiro visando resistência a pragas conduzidos no Brasil, tem predominado a seleção direta de genótipos com altos teores foliares de aleloquímicos associados à resistência, como zingibereno e acilaçúcar. Este trabalho foi realizado com os objetivos de (1) verificar se a associação entre tricomas glandulares e o teor de zingibereno, relatada em populações derivadas do cruzamento entre o tomateiro e a espécie selvagem *S. habrochaites*, se mantém em linhagens agronomicamente mais próximas das cultivares comerciais e (2) averiguar se existe associação entre tricomas foliares e o teor de acilaçúcar em populações de tomateiro. Para examinar a associação entre tricomas glandulares e o teor de zingibereno foram selecionadas plantas com teores contrastantes de zingibereno, a partir de uma população segregante de tomateiro. Para verificar a associação entre o teor de acilaçúcar e a densidade de tricomas foram realizados dois ensaios: no primeiro, foram avaliadas as densidades de tricomas glandulares e não glandulares em plantas previamente selecionadas para alto teor de acilaçúcar (AA) de duas populações segregantes para teor do aleloquímico; no segundo ensaio, avaliaram-se plantas selecionadas para altos e baixos teores de AA de duas diferentes populações segregantes. Observou-se associação positiva dos tricomas glandulares do tipo VI com o alto teor de zingibereno ($r=0,76$), demonstrando ser possível realizar seleção indireta para o alto teor de zingibereno por meio da seleção para maiores densidades dos tricomas glandulares do tipo VI. Porém, em nenhuma população dos dois ensaios realizados para verificar a associação entre tricomas e o teor de acilaçúcar pode ser observada a associação entre densidade de qualquer tipo de tricoma glandular com o alto teor de acilaçúcar.

Palavras-chave: *Solanum lycopersicum*. Seleção indireta. População segregante. Exsudatos foliares.

ABSTRACT

Relationship between foliar trichomes and zingiberene or acylsugar contents in pest resistant tomatoes. Tomato breeding programs in Brazil aiming pest resistance have emphasized direct selection for high foliar contents of allelochemicals that mediate resistance. The objectives of this work were: (1) to verify whether the association between glandular trichome and zingiberene contents reported to exist in populations derived from the interspecific cross between cultivated tomato and the wild species *S. habrochaites*, still holds true in near-commercial tomato lines; (2) to investigate whether there is an association between acylsugar contents and foliar trichome densities in near-commercial tomato populations. To examine association between trichomes and zingiberene contents, plants with contrasting zingiberene contents were selected from a segregating population of cultivated tomato. For the association between trichomes and acylsugar contents, two trials were performed: in the first trial, densities of both glandular and non-glandular trichomes were assessed in high-acylsugar plants selected from segregating near-commercial tomato populations; in the second trial, both low and high acylsugar plants were selected from yet two different segregating populations. A positive association was found between type VI glandular trichomes and zingiberene contents ($r=0.76$), indicating that it should be possible to select for high zingiberene contents on the basis of glandular trichome densities. However, in none of the acylsugar trials could an association be found between any type of trichome and acylsugar contents.

Keywords: *Solanum lycopersicum*. Indirect selection. Segregating population. Leaf exudates.

LISTA DE TABELAS

ARTIGO 1

Tabela 1	Valores médios de absorvância (270nm) dos 29 clones de tomateiro e das testemunhas (Bravo F ₁ , TOM-688, ZGB-703 e ZGB-704) selecionados para níveis contrastantes de zingibereno (ZGB). Lavras, MG, 2012.....	54
Tabela 2	Resumo da análise de variância para tricomas glandulares e não glandulares (número de tricomas cm ⁻²) presentes na face abaxial de folíolos de genótipos de tomateiro. Lavras, MG, 2012.....	55
Tabela 3	Resumo da análise de variância para tricomas glandulares e não glandulares (número de tricomas cm ⁻²) presentes na face adaxial de folíolos de genótipos de tomateiro. Lavras, MG, 2012.....	56
Tabela 4	Número médio ⁽¹⁾ de tricomas glandulares (IV, VI, VII e Total ⁽²⁾) e não glandulares (NG) das faces abaxial e adaxial dos clones de tomateiro avaliados. Lavras, MG, 2012.....	57

ARTIGO 2

Tabela 1	Valores médios e amplitudes do teor de acilaçúcar (AA), número de tricomas glandulares e não glandulares na superfície abaxial dos genótipos de tomateiro selecionados para altos teores de AA nas populações BPX-433 e BPX-443 (Ensaio I), Lavras, MG, 2012.....	78
Tabela 2	Valores médios e amplitudes do teor de acilaçúcar (AA), número de tricomas glandulares e não glandulares na superfície adaxial dos genótipos de tomateiro selecionados para altos teores de AA nas populações BPX-433 e BPX-443 (Ensaio I), Lavras, MG, 2012.....	79
Tabela 3	Valores médios e amplitudes do teor de acilaçúcar (AA), número de tricomas glandulares e não glandulares na superfície abaxial dos genótipos de tomateiro selecionados para altos e baixos teores de acilaçúcar. Lavras, MG, 2012...	80
Tabela 4	Valores médios e amplitudes do teor de acilaçúcar (AA), número de tricomas glandulares e não glandulares na superfície adaxial dos genótipos de tomateiro selecionados para altos e baixos teores de acilaçúcar. Lavras, MG, 2012....	82

SUMÁRIO

PRIMEIRA PARTE		
1	INTRODUÇÃO GERAL.....	13
2	REFERENCIAL TEÓRICO.....	15
2.1	Aspectos gerais da cultura do tomateiro.....	15
2.2	Importância econômica e social.....	17
2.3	Artrópodes-praga que incidem na cultura do tomateiro no Brasil.....	18
2.4	Tricomas foliares visando resistência a pragas no melhoramento do tomateiro.....	20
2.5	Aleloquímicos relacionados com a resistência a Artrópodes-praga no tomateiro.....	23
	REFERÊNCIAS.....	27
	SEGUNDA PARTE – ARTIGOS.....	36
ARTIGO 1	Tricomas Foliares em Tomateiro com Teores Contrastantes do Aleloquímico Zingibereno.....	37
ARTIGO 2	Relação entre Tricomas Foliares e o Aleloquímico Acilaçúcar em Tomateiro.....	59

PRIMEIRA PARTE

1 INTRODUÇÃO GERAL

O tomate (*Solanum lycopersicum*) é uma cultura de grande importância econômica. É considerada uma cultura de alto risco, com elevado custo de produção, principalmente no que diz respeito ao uso de defensivos agrícolas, o que conduz a uma preocupação crescente da sociedade, em função da contaminação do meio ambiente, e também à saúde pública.

Dessa maneira, torna-se necessário o uso de métodos alternativos de controle de pragas e doenças. Um desses métodos seria a utilização de cultivares resistentes de tomateiro, as quais têm sido desenvolvidas a partir de cruzamentos com espécies selvagens que apresentam resistência a uma vasta gama de pragas. Esta resistência é conferida pela presença de substâncias químicas (aleloquímicos), tais como acilaçúcar e zingibereno (BURKE; GOLDSBY; MUDD, 1987; GONÇALVES et al., 2006), presumivelmente secretados por tricomas glandulares presentes nos folíolos destas espécies. Estes aleloquímicos podem atuar impedindo a oviposição, a alimentação ou, ainda, exercendo efeito deletério no desenvolvimento de determinadas fases dos artrópodes-praga.

Os acilaçúcares (ésteres de ácidos graxos) estão presentes nos tricomas glandulares do tipo IV, em folíolos da espécie selvagem *Solanum pennellii* (acesso LA-716) (BURKE; GOLDSBY; MUDD, 1987). Em alguns trabalhos tem sido documentada a resistência de genótipos de tomateiro com a presença deste aleloquímico a artrópodes-praga, como a traça do tomateiro, a mosca branca e aos ácaros, que são limitantes ao cultivo dessa hortaliça (MACIEL et al., 2011; RESENDE et al., 2006, 2008).

Também o aleloquímico zingibereno tem sido relatado como responsável pela resistência a artrópodes-praga no tomateiro. Segundo Carter, Gianfagna e Sacalis (1989), o zingibereno ocorre exclusivamente no ápice de tricomas glandulares do tipo VI, os quais se encontram presentes em folíolos da

espécie selvagem *S. habrochaites* var. *hirsutum*. Esta espécie é citada como resistente a uma série de artrópodes-praga de importância econômica, como coleópteros (*Leptinotarsa decemlineata*), dípteros (*Lyriomyza* spp.), homópteros (*Aphis gossipi* e *Myzus persicae*), lepidópteros (*Heliothis zea*, *Tuta absoluta* e *Spodoptera exigua*) e ácaros (*Tetranychus urticae* e *Tetranychus cinnabarinum*) (MALUF, 1995).

Dessa forma, a busca por genótipos de tomateiro contendo altas densidades de tricomas glandulares e, presumivelmente, elevados níveis de aleloquímicos evidencia a possibilidade de obtenção de plantas resistentes a pragas via seleção indireta para maior densidade de tricomas glandulares nos folíolos.

2 REFERENCIAL TEÓRICO

2.1 Aspectos gerais da cultura do tomateiro

O tomate pertence à família *Solanaceae* e, atualmente, é classificado no gênero *Solanum*. A nomenclatura científica do tomate tem uma longa e controvertida história. Inicialmente, Linnaeus classificou o tomate como *Solanum lycopersicum*, sendo incluído no mesmo gênero da batata (*Solanum tuberosum*). Entretanto, algum tempo depois, os taxonomistas decidiram que o tomate realmente pertencia ao gênero *Lycopersicon*. Então, o nome foi mudado para *Lycopersicon lycopersicum*. No entanto, os taxonomistas não concordaram com a mudança e o nome específico foi alterado para *esculentum*, tornando-se *Lycopersicon esculentum*. Mais recentemente, em alguns trabalhos tem sido mostrado que o tomate, *Lycopersicon esculentum*, tem uma correlação genética muito próxima com espécies do gênero *Solanum*. Com isso, o gênero *Lycopersicon* deixou de ser reconhecido, voltando ao gênero *Solanum*, sendo classificado como *Solanum esculentum*. Posteriormente, houve um acordo de que a espécie deveria voltar a ser *lycopersicum*, nome original dado por Linnaeus. Assim, atualmente o tomate é classificado como *Solanum lycopersicum* (PERALTA; KNAPP; SPOONER, 2006; PERALTA; SPOONER, 2001).

Alguns nomes comuns locais do tomate são: *tomato* (inglês), tomate (português, espanhol, francês), *tomat* (indonésio), *faanke'e* (chinês), *tomati* (africano ocidental), *tomati* (nauatle), *jitomate* (espanhol mexicano), *pomodoro* (italiano) e *nyanya* (swahili). Foi na Itália que se iniciou a grande apreciação do tomate na gastronomia, onde passou a ser utilizado em saladas e molhos para massas. No Brasil, no início do século XIX, deu-se a introdução do tomate por meio dos imigrantes italianos e espanhóis, porém, o seu consumo se consolidou

com maior intensidade depois da Primeira Guerra Mundial, por volta de 1930 (ALVARENGA, 2004).

O tomateiro é cultivado em regiões tropicais e subtropicais durante todo o ano. O centro de diversidade primário (centro de origem) é a região andina, compreendendo o Peru, o Equador, a Bolívia e o norte do Chile (WARNOCK, 1991). A planta pode se desenvolver de forma rasteira, semiereta ou ereta. Pode apresentar crescimento limitado nas variedades de crescimento determinado e ilimitado nas de crescimento indeterminado (ALVARENGA, 2004). No Brasil, as cultivares mais plantadas pertencem aos grupos ou tipos diferenciados Santa Cruz, salada ou caqui, agroindustrial, cereja e italiano (FILGUEIRA, 2003). Suporta uma amplitude térmica de 10 °C a 34 °C, devendo a média ideal ser de 21 °C, dando-se preferência para o plantio em épocas ou em locais de pouca precipitação pluvial e baixa umidade relativa do ar (GIORDANO; SILVA, 2000). O solo deve ser profundo, de fácil drenagem, areno-argiloso, com teor de matéria orgânica em torno de 3% e níveis adequados de nutrientes (FONTES, 2000).

Os programas de melhoramento do tomateiro têm buscado atender às necessidades do produtor e do consumidor. Com este objetivo, buscam-se várias características, como firmeza e uniformidade dos frutos, amadurecimento precoce, adequado número e peso de frutos, variedades com múltiplos usos, aumento no conteúdo de vitaminas, aumento no conteúdo de carotenoides especialmente licopeno, resistência a doenças e a artrópodes-praga. A primeira fonte de variabilidade utilizada para o melhoramento em tomate foi a variabilidade intraespecífica, o que permitiu grandes avanços com esta cultura. Entretanto, essa variabilidade não foi suficiente para solucionar todos os problemas causados por doenças e aspectos organolépticos e qualidade nutricional dos frutos, o que conduziu à procura por novas fontes de variação em

espécies selvagens, utilizando-se cruzamentos interespecíficos (DIEZ; NUEZ, 2008).

2.2 Importância econômica e social

A área plantada, mundialmente, no ano de 2007 foi de, aproximadamente, 4,62 milhões de hectares, com produtividade mundial de cerca de 152,9 milhões de toneladas. A China é o maior produtor mundial (41,8 milhões de toneladas), seguida dos Estados Unidos, com 12,9 milhões (FOOD AND AGRICULTURE ORGANIZATION OF THE UNITED NATIONS - FAO, 2010).

No Brasil, o tomate é uma cultura de elevada importância socioeconômica. Além de ser um alimento substancialmente nutritivo, é uma fonte de geração de emprego e renda na agricultura (MEDEIROS; VILELA; FRANCA, 2006).

Cultivam-se cerca de 55 mil hectares de tomateiro dentro do território brasileiro, com produção de 3,7 milhões de toneladas, destacando-se como a olerícola com maior volume comercializado, entre os anos de 2004 e 2008, na CEAGESP (ANUÁRIO..., 2009). Goiás, São Paulo e Minas Gerais são os principais estados produtores de tomate no Brasil. O estado de Goiás, além de apresentar a maior área plantada, tem a maior produção (1,3 milhão de toneladas). No entanto, a região sudeste destaca-se como a maior produtora e o estado de São Paulo lidera a produção (647,8 mil toneladas) (INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA - IBGE, 2012).

Além do aspecto econômico, assume também grande importância social, por ser uma fonte geradora de empregos, tanto na zona rural como nos centros urbanos (BARBOSA, 2007). O cultivo do tomateiro exige um alto nível tecnológico e intensa utilização de mão de obra, sendo uma fonte geradora de

empregos, tanto em campo como em sistemas protegidos, estimando-se a geração de 4 a 5 empregos diretos por hectare por ano (MEDEIROS; VILELA; FRANÇA, 2006).

O tomate tem ocupado lugar de destaque na mesa do consumidor, dada a sua grande importância na alimentação, o que o leva à promissora perspectiva para um aumento do seu cultivo, tendo em vista a alta demanda, tanto da forma *in natura* como industrializado. O aumento de seu consumo também está relacionado à consolidação das redes de *fast food*, que o utilizam nas formas processada e fresca, e ao aumento de demanda por alimentos industrializados ou semiprontos, como é o caso dos molhos pré-preparados ou prontos para o consumo, como os ketchups (CARVALHO; PAGLIUCA, 2007).

O consumo dos frutos contribui para uma dieta saudável e bem equilibrada, por serem ricos em minerais, vitaminas, aminoácidos essenciais, açúcares e fibras dietéticas. O tomate contém grandes quantidades de vitaminas B e C, ferro e fósforo, portanto, tem alto valor nutritivo, o que tem sido um poderoso argumento para alavancar sua produção e consumo (MELO; VILELA, 2005).

2.3 Artrópodes-praga que incidem na cultura do tomateiro no Brasil

O tomate é considerado uma cultura de alto risco, devido ao elevado grau de infestação de pragas e doenças, o que pode prejudicar o desenvolvimento da cultura e comprometer em sua totalidade a produção. Dessa forma, sua produção requer a aplicação de uma quantidade elevada de defensivos agrícolas, que podem elevar os custos (SIQUEIRA; GUEDES; PIKANÇO, 2000). Além disso, o uso indiscriminado de produtos fitossanitários pode favorecer o surgimento, nas espécies de artrópodes-praga, de biótipos

resistentes, podendo provocar, ainda, males ao meio ambiente e à saúde do homem (FREITAS et al., 2000).

Calcula-se que as perdas mundiais causadas somente pelas pragas e doenças em tomate representem, aproximadamente, 35% de toda sua produção. Sem a aplicação de defensivos, as perdas seriam de, aproximadamente, 78% (ZALOM, 2003). Em países tropicais, como o Brasil, o problema é ainda mais grave, considerando-se as condições de temperatura e umidade elevadas que favorecem o aparecimento e o desenvolvimento de pragas (MALUF; CAMPOS; CARDOSO, 2001).

Destacam-se, como principais artrópodes-praga da cultura, os que causam danos diretos, como a traça-do-tomateiro (*Tuta absoluta*) e os ácaros (*Tetranychus* sp.), e aqueles que podem ser transmissores de viroses, como a mosca-branca (*Bemisia tabaci*) biótipo B, tripses (*Frankliniella schultzei*) e pulgões (*Myzus persicae*). Os problemas mais sérios são causados pela mosca-branca e pela traça-do-tomateiro. A mosca-branca pode ser transmissora de um complexo de vírus altamente destrutivos, os begomovírus, além de produzir danos diretos ao sugar a seiva da planta e prejudicar a qualidade dos frutos. A traça-do-tomateiro ataca folhas e frutos em todas as fases de desenvolvimento da planta (MEDEIROS et al., 2009).

A busca por métodos alternativos de controle de artrópodes-praga tem sido realizada com afinco, mundialmente, devido à necessidade de uma agricultura mais sustentável e desenvolvida, com uma maior preocupação com a preservação do meio ambiente (BOBROWSKI et al., 2003). Assim, a prevenção de pragas e doenças na cultura do tomate reveste-se de primordial importância. A utilização de cultivares resistentes a artrópodes-praga proporcionaria resultados promissores para o manejo deles. Alguns trabalhos têm sido desenvolvidos a partir de cruzamentos envolvendo espécies selvagens, que apresentam resistência a uma vasta gama de pragas. Plantas oriundas desses

cruzamentos apresentam vários mecanismos de resistência, entre eles os tricomas, que são responsáveis pela proteção das folhas e caules nestas espécies (CHATZIVASILEIADIS; SABELIS, 1997).

2.4 Tricomas foliares visando resistência a pragas no melhoramento do tomateiro

Os tricomas podem proporcionar proteção à planta pela limitação oferecida por estas estruturas ao acesso de insetos, devido à sua densidade e ao comprimento, ou por meio da produção de substâncias secundárias (aleloquímicos) que atuam direta ou indiretamente sobre os insetos (LARA, 1991). Os diferentes tipos e densidades de tricomas atuam de maneira independente, agindo como barreira morfológica, podendo expressar diferentes níveis de resistência (FREITAS et al., 2002).

Os tricomas não glandulares podem atuar diretamente sobre os insetos, afetando sua oviposição, alimentação, locomoção, ou seu comportamento em relação ao abrigo. Os tricomas glandulares podem, também, ser complementos na defesa química devido à secreção de terpenos, alcaloides, substâncias fenólicas e outras que podem ser repelentes olfatórias ou gustatórias (FREITAS et al., 2000). Os tricomas teriam, na planta, não somente a função secretora de exsudatos químicos, mas também constituiriam a base mecânica da resistência.

A participação dos tricomas glandulares na resistência do tomateiro a artrópodes-praga, via de regra, está associada à presença de exsudatos químicos neles presentes (ARAGÃO et al., 2000; FREITAS, 1999). Estes aleloquímicos podem atuar impedindo a oviposição, a alimentação ou, ainda, exercendo efeito deletério no desenvolvimento de determinadas fases de artrópodes-praga (RESENDE et al., 2006, 2008).

O tomate é conhecido por conter uma diversidade de tricomas com densidades variáveis, dependendo da variedade (SATO et al., 2011). Têm sido identificados no tomateiro tricomas glandulares, denominados I, IV, VI e VII, nos quais são sintetizados aleloquímicos, tais como acilaçúcares, 2-tridecanona (metilcetonas) e zingibereno (sesquiterpenos) (ARAGÃO et al., 2000; BURKE; GOLDSBY; MUDD, 1987; GONÇALVES et al., 2006) que condicionam resistência a uma vasta gama de pragas.

Os acilaçúcares, que são ésteres de ácidos graxos, estão presentes nos tricomas glandulares do tipo IV, em folíolos do tomateiro selvagem *S. pennellii* (acesso LA-716) (BURKE; GOLDSBY; MUDD, 1987). De acordo com Fobes, Mudd e Marsden (1985), os acilaçúcares constituem aproximadamente 90% do exsudato contido nos tricomas do tipo IV. Muitos trabalhos têm comprovado que este aleloquímico confere resistência a artrópodes-praga, que são limitantes ao cultivo dessa hortaliça (MACIEL et al., 2011; RESENDE et al., 2006, 2008).

O aleloquímico 2-tridecanona (2-TD) encontra-se associado aos tricomas glandulares do tipo VI em tomateiro (DIMOCK; KENNEDY, 1983). O teor de 2-TD está altamente relacionado à resistência a ácaros e à traça-do-tomateiro (GILARDÓN et al., 2001; MALUF et al., 2007). Segundo Kennedy e Sorenson (1985), nos tricomas do tipo VI está contido o maior teor de 2-TD, em plantas de *S. habrochaites* var. *glabratum*. Neves et al. (2003), avaliando o comportamento de cinco progênies F₃ provenientes do cruzamento entre *S. lycopersicum* cv. IPA-6 e *S. habrochaites* var. *glabratum* (PI-134418), quanto ao ataque da traça-do-tomateiro, observaram correlações fenotípicas negativas e significativas entre a área foliar consumida pelo inseto e as densidades de tricomas do tipo VI nas folhas, indicando que a resistência está diretamente relacionada a maiores quantidades de tricomas foliares do tipo VI.

Outro aleloquímico estudado é o zingibereno, um sesquiterpeno presente em folíolos de *S. habrochaites* var. *hirsutum*. Segundo Carter, Gianfagna e

Sacalis (1989), o zingibereno ocorre exclusivamente no ápice de tricomas glandulares do tipo VI, o que foi confirmado por Gianfagna, Carter e Sacalis (1992). Porém, Freitas et al. (2002) e Maluf, Campos e Cardoso (2001) associaram a presença desse aleloquímico também ao tricoma glandular do tipo IV. Os resultados alcançados por Maluf, Campos e Cardoso (2001) sugerem que a seleção para alto teor de zingibereno conduz a uma resposta correlata de maior resistência aos ácaros *Tetranychus* spp. Eigenbrode e Trumble (1993) constataram sua atuação também na resistência do tomateiro a *Spodoptera exigua*.

Toscano et al. (2001) identificaram os tipos de tricomas existentes em genótipos de tomateiro utilizando microscopia eletrônica de varredura. Os tricomas glandulares dos tipos I, IV, VI e VII foram encontrados em *S. habrochaites* var. *hirsutum* (PI-127826 e PI-127827) e *S. habrochaites* var. *glabratum* (PI-134417). Já em *S. pennellii* (LA-716), foi observada a presença apenas do tricoma glandular do tipo IV. Segundo os autores, considerando a relação dos tricomas glandulares com a resistência a insetos e ácaros, o conhecimento dos vários tipos de tricomas presentes nas espécies relacionadas ao tomateiro pode ser de grande valia para o melhoramento de plantas, visando gerar variedades resistentes a pragas.

Diversas pesquisas para verificar a ação de substâncias químicas naturais (aleloquímicos) secretadas por tricomas glandulares presentes no tomateiro têm sido conduzidas, contribuindo para o entendimento da atuação de alguns compostos na resistência a artrópodes-praga (FREITAS et al., 2000).

Em geral, a seleção de genótipos de tomateiro com alto teor desses aleloquímicos tem levado a respostas correlacionadas ao aumento da resistência a pragas. Esse procedimento tem apresentado maior eficiência do que técnicas de seleção direta para resistência a pragas específicas (SILVA et al., 2009).

2.5 Aleloquímicos relacionados com a resistência a artrópodes-praga no tomateiro

Espécies selvagens de tomateiro (*S. habrochaites*, *S. peruvianum*, *S. pennellii* e *S. pimpinellifolium*) têm sido amplamente utilizadas como fonte de resistência a pragas no melhoramento genético, devido, principalmente, à presença de aleloquímicos (BALDIN; VENDRAMIM; LOURENÇÃO, 2005). Em programas de melhoramento conduzidos no Brasil, tem predominado a seleção direta de genótipos com altos teores foliares de aleloquímicos associados à resistência, como 2-tridecanona (metilcetonas), zingibereno (sesquiterpenos) e acilaçúcares (ARAGÃO, 1998; BARBOSA, 1994; GONÇALVES, 1996; GONÇALVES-GERVASIO, 1998; LABORY, 1996; PAMPLONA, 2001; RESENDE, 1999).

A obtenção de plantas com alto teor de acilaçúcares nos folíolos e bons níveis de resistência às principais pragas do tomateiro é de grande interesse no manejo da cultura, na qual o controle de pragas tem sido realizado, historicamente, por meio de controle químico. Embora a resistência a pragas em tomateiro mediada por acilaçúcares derivados de *S. pennellii* seja bem documentada (GOFFREDA et al., 1989; HAWTHORNE et al., 1992; JUVIK et al., 1994; LIEDL et al., 1995; RODRIGUEZ; TINGEY; MUTSCHLER, 1993; SAEIDI; MALLIK; KULKARNI, 2007), ainda não estão disponíveis no mercado tomateiros comerciais com níveis satisfatórios de resistência.

Os acilaçúcares funcionam como armadilhas para as pragas, em virtude do aspecto pegajoso que é dado a toda a superfície da planta, desempenhando importante papel na resistência às pragas do tomateiro (RESENDE et al., 2002). Silva et al. (2008) sintetizaram moléculas de acilaçúcares e, posteriormente, avaliaram seus efeitos no comportamento da mosca-branca em plantas de tomateiro, e observaram que os acilaçúcares sintéticos induziram à não

preferência para a oviposição de *Bemisia tabaci*, biótipo B, mostrando, dessa forma, o potencial deste composto para a utilização no manejo da mosca-branca em tomateiro comercial.

Maciel (2008) observou que híbridos de tomateiro com maiores teores de acilaçúcares também são capazes de conferir amplo espectro de resistência à traça-do-tomateiro (*Tuta absoluta*) e à mosca-branca (*Bemisia argentifolii*), e uma resistência moderada ao ácaro rajado (*Tetranychus urticae*). O autor ressaltou que não seria necessário utilizar somente genótipos homocigotos com alto teor de acilaçúcar, pois os híbridos, os genótipos heterocigotos com teores intermediários de acilaçúcares, apresentaram níveis satisfatórios de resistência. Com isso, uma mesma linhagem com alto teor de acilaçúcar poderia ser utilizada para obter vários híbridos com teor intermediário, utilizando-se várias linhagens-elite com baixo teor de acilaçúcar.

A espécie selvagem *S. habrochaites* var. *glabratum* (PI-134417) tem se mostrado também promissora como fonte de resistência, devido ao aleloquímico 2-tridecanona (2-TD) presente em exsudatos produzidos pelos tricomas glandulares das folhas (GIUSTOLIN; VENDRAMIM, 1994; VENTURA; VENDRAMIM, 1996). Segundo Maluf et al. (2007), a seleção para maiores densidades de tricomas glandulares em uma população segregante de *S. habrochaites* var. *glabratum* pode ser de grande importância, em programas de melhoramento do tomateiro, como técnica indireta de seleção para resistência a pragas.

Willians et al. (1980) foram os primeiros a relatar a ocorrência de 2-tridecanona, uma substância tóxica a insetos, em folíolos de tomateiro. A 2-TD é uma metilcetona encontrada em *S. habrochaites* var. *glabratum*, em quantidade 72 vezes superior à encontrada em *Solanum lycopersicum*. Dimock e Kennedy (1983) constataram a ocorrência desta metilcetona exclusivamente na superfície dos folíolos de *S. habrochaites* var. *glabratum* (PI-134417), estabelecendo uma

correlação positiva significativa entre a concentração de 2-TD e a densidade do tricoma glandular tipo VI, as quais são fortemente relacionadas à resistência do tomateiro a pragas.

Segundo Labory et al. (1999), a seleção de plantas com alto teor de 2-tridecanona constitui um efetivo critério de seleção indireta de plantas resistentes à traça-do-tomateiro. Ventura e Vendramim (1996) observaram que a resistência condicionada pelos exsudatos glandulares, que contêm 2-tridecanona, manifesta-se no início do desenvolvimento larval da traça-do-tomateiro em *S. habrochaites* var. *glabratum* (PI-134417). Freitas et al. (2000), ao selecionarem genótipos de tomate com alto teor de 2-TD, observaram um aumento no nível de repelência ao ácaro-rajado (*Tetranychus urticae*).

O metabólito secundário zingibereno (sesquiterpeno), também encontrado em tomateiro, é ligado à defesa contra herbivoria. Ele é responsável, por exemplo, pela diminuição de mobilidade dos ácaros nas folhas (MALUF; CAMPOS; CARDOSO, 2001). A espécie selvagem *Solanum habrochaites* var. *hirsutum* apresenta alto conteúdo deste aleloquímico em seus tricomas (CARTER; GIANFAGNA; SACALIS, 1989) e conseqüente resistência a pragas, como a traça-do-tomateiro (AZEVEDO et al., 2003) e a mosca-branca (FREITAS et al., 2002). Entre os trabalhos que envolvem o aleloquímico zingibereno podem-se destacar o de Gianfagna, Carter e Sacalis (1992), que confirmaram sua presença em *Solanum habrochaites* var. *hirsutum*, conferindo resistência ao besouro-do-colorado (*Leptinotarsa decemlineata*).

Gonçalves et al. (2006) quantificaram os teores de zingibereno em populações segregantes (F₂) do segundo retrocruzamento para *Solanum lycopersicum*, a partir da espécie selvagem *Solanum habrochaites* var. *hirsutum*, e verificaram a relação entre os teores de zingibereno e a densidade de tricomas glandulares e a repelência ao ácaro vermelho. A partir dos resultados obtidos, os autores observaram que a seleção indireta quanto ao teor de zingibereno pode

promover aumentos correlacionados no número de tricomas glandulares e na repelência ao ácaro.

A busca por genótipos de tomateiro contendo altas densidades de tricomas e elevados níveis de aleloquímicos, os quais vêm sendo introgridos na espécie cultivada de tomate a partir de espécies selvagens, tem sido considerada uma “hotspot” de pesquisa (SIMMONS; GURR, 2005).

REFERÊNCIAS

- ALVARENGA, M. A. R. Origem, botânica e descrição da planta. In: ALVARENGA, M. A. R. et al. (Ed.). **Tomate: produção em campo, em casa-de-vegetação e em hidroponia**. Lavras: UFLA, 2004. p. 15-16.
- ANUÁRIO da agricultura brasileira. São Paulo: FNP Consultoria & Comércio, 2009. 504 p.
- ARAGÃO, C. A. **Tricomas foliares associados à resistência ao ácaro rajado em linhagens de tomateiro com alto teor de 2-tridecanona nos folíolos**. 1998. 71 p. Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento de Plantas) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, 1998.
- ARAGÃO, C. A. et al. Tricomas foliares associados à resistência ao ácaro rajado (*Tetranychus urticae* Koch.) em linhagens de tomateiro com alto teor de 2-tridecanona nos folíolos. **Ciência e Agrotecnologia**, Lavras, v. 24, n. 1, p. 81-93, jan./fev. 2000.
- AZEVEDO, S. M. et al. Zingiberene-mediated resistance to the South American tomato pinworm derived from *Lycopersicon hirsutum* var. *hirsutum*. **Euphytica**, Wageningen, v. 134, n. 3, p. 347-351, Sept. 2003.
- BALDIN, E. L. L.; VENDRAMIM, J. D.; LOURENÇÃO, A. L. Resistência de genótipos de tomateiro à mosca-branca *Bemisia tabaci* (Gennadius) biótipo B (Hemiptera: *Aleyrodidae*). **Neotropical Entomology**, Londrina, v. 34, n. 3, p. 435-441, jun. 2005.
- BARBOSA, J. C. **Epidemiologia de begomoviroses em tomateiro sob condições de campo e de cultivo protegido**. 2007. 110 p. Dissertação (Mestrado em Fitopatologia) - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Piracicaba, 2007.

BARBOSA, L. V. **Controle genético e mecanismos de resistência em *Lycopersicon* spp à traça do tomateiro [*Scrobipalpuloides absoluta* (Meyrick, 1917) (Lep. Gelechiidae)]**. 1994. 71 f. Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento de Plantas) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, 1994.

BOBROWSKI, V. L. et al. Genes de *Bacillus thuringiensis*: uma estratégia para conferir resistência a insetos em plantas. **Ciência Rural**, Santa Maria, v. 34, n. 1, p. 843-850, jan./fev. 2003.

BURKE, B. A.; GOLDSBY, G.; MUDD, J. B. Polar epicuticular lipids of *Lycopersicon pennellii*. **Phytochemistry**, Oxford, v. 26, p. 2567-2571, 1987.

CARTER, C. D.; GIANFAGNA, T. J.; SACALIS, A. Sesquiterpenos in glandular trichomes of a wild tomato species and toxicity to the Colorado potato beetle. **Journal of Agricultural of Cultural and Food Chemistry**, Washington, v. 37, n. 5, p. 1425-1428, 1989.

CARVALHO, J. L.; PAGLIUCA, L. G. Tomate: um mercado que não para de crescer globalmente. **Revista Hortifruti Brasil**, Piracicaba, ano 6, n. 58, p. 6-14, 2007.

CHATZIVASILEIADIS, E. A.; SABELIS, M. W. Toxicity of methyl ketones from tomato trichomes to *Tetranychus urticae* koch. **Experimentalis et Applicata Acarology**, Oxford, v. 21, n. 6, p. 473-484, June 1997.

DIEZ, M. J.; NUEZ, F. Tomato. In: PROHENS, J.; NUEZ, F. (Ed.). **Vegetables II: Fabaceae, Liliaceae, Umbelliferae, and Solanaceae**. New York: Springer, 2008. p. 249-326.

DIMOCK, M. B.; KENNEDY, G. G. The role of glandular trichomes in the resistance of *Lycopersicon hirsutum* f. *glabratum* to *Heliothis zea*. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, Dordrecht, v. 33, p. 263-268, 1983.

EIGENBRODE, S. D.; TRUMBLE, J. T. Antibiosis to beet armyworm (*Spodoptera exigua*) in *Lycopersicon* accessions. **HortScience**, Alexandria, v. 28, n. 5, p. 932-934, 1993.

FILGUEIRA, F. A. R. **Novo manual de olericultura**: agrotecnologia moderna na produção e comercialização de hortaliças. Viçosa, MG: UFV, 2003. 402 p.

FOBES, J. F.; MUDD, J. B.; MARSDEN, M. P. F. Epicuticular lipid accumulation on the leaves of *Lycopersicon pennellii* (Corr.) D'Arcy e *Lycopersicon esculentum* Mill. **Plant Physiology**, Bethesda, v. 77, p. 567-570, 1985.

FONTES, R. R. Solo e nutrição da planta. In: SILVA, J. B. C.; GIORDANO, L. B. (Ed.). **Tomate para processamento industrial**. Brasília: EMBRAPA Comunicação para Transferência de Tecnologia, 2000. p. 22-35.

FOOD AND AGRICULTURE ORGANIZATION OF THE UNITED NATIONS. **Agricultural statistics database**. Rome: World Agricultural Information Center, 2010. Disponível em: <<http://apps.fao.org>>. Acesso em: 24 maio 2012.

FREITAS, J. A. **Resistência genética de tomateiro *Lycopersicon* sp. à mosca branca *Bemisia* spp. mediada por zingibereno contido em tricomas glandulares**. 1999. 93 p. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, 1999.

FREITAS, J. A. et al. Inheritance of foliar zingiberene contents and their relationship to trichome densities and whitefly resistance in tomatoes. **Euphytica**, Wageningen, v. 127, n. 2, p. 275-287, Feb. 2002.

_____. Métodos para quantificação do zingibereno em tomateiro, visando à seleção indireta de plantas resistentes aos Artrópodes-praga. **Acta Scientiarum**, Maringá, v. 22, n. 4, p. 943-949, Jan. 2000.

GIANFAGNA, T. J.; CARTER, C. D.; SACALIS, J. N. Temperature and photoperiod influence trichome density and sesquiterpene content of *lycopersicon hirsutum* f. *hirsutum*. **Plant Physiology**, Lancaster, v. 100, n. 3, p. 1403-1405, 1992.

GILARDÓN, E. et al. Papel dos tricomas glandulares da folha do tomateiro na oviposição de *Tuta absoluta*. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 36, n. 3, p. 585-588, mar. 2001.

GIORDANO, L. B.; SILVA, J. B. C. Clima e época de plantio. In: _____. **Tomate para processamento industrial**. Brasília: EMBRAPA Comunicação para Transferência de Tecnologia, 2000. p. 18-21.

GIUSTOLIN, T. A.; VENDRAMIM, J. D. Efeito de duas espécies de tomateiro na biologia de *Scrobipalpuloides absoluta* (Meyrick). **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil**, Londrina, v. 23, n. 3, p. 511-517, dez. 1994.

GOFFREDA, J. C. et al. Aphid deterrence by glucose esters in glandular trichome exudate of wild tomato *Lycopersicon pennellii*. **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 15, p. 2135-2147, 1989.

GONÇALVES, L. D. et al. Relação entre zingibereno, tricomas foliares e repelência de tomateiros a *Tetranychus evansi*. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 41, n. 2, p. 267-273, fev. 2006.

GONÇALVES, M. I. F. **Variação no teor de 2-tridecanona em folíolos de tomateiro e sua relação com a resistência a duas espécies de ácaros do gênero *Tetranychus***. 1996. 63 p. Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento de Plantas) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, 1996.

GONÇALVES-GERVÁSIO, R. C. R. **Aspectos biológicos e parasitismo de ovos de *Tuta absoluta* (Meyrick, 1917) (Lepidoptera: *Gelechiidae*) por *Trichogramma pretiosum* Riley, 1879 (Hymenoptera: *Trichogrammatidae*) em genótipos de tomateiro contrastantes quanto ao teor de 2-tridecanona nos folíolos.** 1998. 71 p. Dissertação (Mestrado em Entomologia) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, 1998.

HAWTHORNE, D. J. et al. Trichome-borne and artificially applied acylsugars of wild tomato deter feeding and oviposition of the leafminer *Liriomyza trifolii*. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, Dordrecht, v. 65, n. 1, p. 65-73, 1992.

INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA. Diretoria de Pesquisas, Coordenação de Agropecuária. **Produção agrícola 2010.** Disponível em: <<http://www.ibge.gov.br/>>. Acesso em: 20 maio 2012.

JUVIK, J. A. et al. Acylglucose from wild tomato alters behavior and reduce growth and survival of *Helicoverpa zea* and *Spodoptera exigua* (Lepidoptera: *Noctuidae*). **Journal of Economic Entomology**, College Park, v. 87, n. 2, p. 482-492, 1994.

KENNEDY, G. G.; SORENSON, C. F. Role of glandular trichomes in the resistance of *Lycopersicon hirsutum* f. *glabratum* to colorado potato beetle (Coleoptera: *Chrysomelidae*). **Journal of Economic Entomology**, College Park, v. 78, p. 547-551, 1985.

LABORY, C. R. **Repetibilidade, herdabilidade no sentido restrito e mecanismo de resistência do teor do aleloquímico 2-tridecanona em *Lycopersicon* spp. à traça do tomateiro *Scrobipalpuloides absoluta* (Meyrick, 1917) Lepidoptera – *Gelechiidae*.** 1996. 59 f. Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento de Plantas) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, 1996.

LABORY, C. R. G. et al. Seleção indireta para teores de 2-tridecanona em tomateiros segregantes e sua relação com a resistência à traça do tomateiro. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 34, n. 5, p. 723-739, maio 1999.

LARA, F. M. **Princípios de resistência de plantas a insetos**. 2. ed. São Paulo: Ícone, 1991. 336 p.

LIEDL, B. E. et al. Acylsugars of wild tomato *Lycopersicon pennellii* alters settling and reduces oviposition of *Bemisia argentifolii* (Homoptera: *Aleyrodidae*). **Journal of Economic Entomology**, College Park, v. 88, n. 3, p. 742-748, 1995.

MACIEL, G. M. **Broad spectrum arthropod resistance mediated by leaf acylsugar contents in tomatoes**. 2008. 34 p. Dissertação (Mestrado em Fitotecnia) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, 2008.

MACIEL, G. M. et al. Híbridos pré-comerciais resistentes a *Tuta absoluta* obtidos de linhagem de tomateiro rica em acilaçúcares. **Horticultura Brasileira**, Brasília, v. 29, n. 5, p. 151-156, maio 2011.

MALUF, W. R. **Melhoramento genético de hortaliças**. Lavras: UFLA, 1995. 187 p. Apostila.

MALUF, W. R.; CAMPOS, G. A.; CARDOSO, M. G. Relationships between trichome types and spider mite (*Tetranychus evansi*) repellence in tomatoes with respect to foliar zingiberene contents. **Euphytica**, Wageningen, v. 121, n. 1, p. 73-80, Aug. 2001.

MALUF, W. R. et al. Higher glandular trichome density in tomato leaflets and repellence to spider mites. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 42, n. 9, p. 1227-1235, set. 2007.

MEDEIROS, M. A. et al. **Efeitos do consórcio cultural no manejo ecológico de insetos em tomateiro**. Brasília: EMBRAPA Hortaliças, 2009. 10 p. (Comunicado Técnico, 65).

MEDEIROS, M. A.; VILELA, N. J.; FRANCA, F. H. Eficiência técnica e econômica do controle biológico da traça-do-tomateiro em ambiente protegido. **Horticultura Brasileira**, Campinas, v. 24, n. 2, p. 180-184, jun. 2006.

MELO, P. C. T.; VILELA, N. J. Desafios e perspectivas para a cadeia brasileira do tomate para processamento industrial. **Horticultura Brasileira**, Brasília, v. 23, n. 1, p. 154-157, mar. 2005.

NEVES, L. G. et al. Estimativa de parâmetros genéticos e correlação entre componentes de resistência à traça-do-tomateiro em progênies de *Lycopersicon esculentum* x *L. hirsutum* f. *glabratum*. **Horticultura Brasileira**, Brasília, v. 21, n. 3, p. 456-458, 2003.

PAMPLONA, A. M. S. R. **Avaliação de genótipos de tomate *Lycopersicon* ssp. com diferentes concentrações de acilçúcares, quanto a resistência a *Bemisia tabaci* (Gennadius, 1889) (Hemitera: Aleyrodidae)**. 2001. 70 p. Dissertação (Mestrado em Entomologia) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, 2001.

PERALTA, I. E.; KNAPP, S.; SPOONER, D. M. Nomenclature for wild and cultivated tomatoes. **Report on Tomato Genetics Cooperative**, Cornell, v. 56, n. 1, p. 6-12, Sept. 2006.

PERALTA, I. E.; SPOONER, D. M. Granule-bound starch synthase (GBSSI) gene phylogeny of wild tomatoes (*Solanum* L. section *Lycopersicon* [Mill.] Wettst. subsection *Lycopersicon*). **American Journal of Botany**, Columbus, v. 88, n. 10, p. 1888-1902, Oct. 2001.

RESENDE, J. T. V. **Teores de acilçúcares mediadores da resistência a pragas e sua herança em folíolos de tomateiro, obtidos a partir do cruzamento interespecífico *Lycopersicon esculentum* x *L. pennellii***. 1999. 56 p. Dissertação (Mestrado em Fitotecnia) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, 1999.

RESENDE, J. T. V. et al. Acylsugars in tomato leaflets confer resistance to the South American tomato pinworm, *Tuta absoluta* Meyr. **Scientia Agricola**, Piracicaba, v. 63, n. 1, p. 20-25, 2006.

_____. Método colorimétrico para quantificação de acilaçúcar em genótipos de tomateiro. **Ciência e Agrotecnologia**, Lavras, v. 26, n. 6, p. 1204-1208, nov./dez. 2002.

_____. Resistance of tomato genotypes with high level of acylsugars to *Tetranychus evansi* Baker & Pritchard. **Scientia Agricola**, Piracicaba, v. 65, n. 1, p. 31-35, Feb. 2008.

RODRIGUEZ, A. E.; TINGEY, W. M.; MUTSCHLER, M. A. Acylsugars of *Lycopersicon pennellii* deter settling and feeding of the green peach aphid (Homoptera: *Aphididae*). **Journal of Economic Entomology**, College Park, v. 86, n. 2, p. 34-49, 1993.

SAEIDI, Z.; MALLIK, B.; KULKARNI, R. S. Inheritance of glandular trichomes and two-spotted spider mite resistance in cross *Lycopersicon esculentum* 'Nandi' and *L. pennellii* 'LA2963'. **Euphytica**, Wageningen, v. 154, n. 2, p. 231-238, Mar. 2007.

SATO, M. M. et al. Effect of trichomes on the predation of *Tetranychus urticae* (Acari: *Tetranychidae*) by *Phytoseiulus macropilis* (Acari: *Phytoseiidae*) on tomato, and the interference of webbing. **Experimental and Applied Acarology**, Oxford, v. 54, n. 1, p. 21-32, May 2011.

SILVA, V. F. et al. Caracterização e avaliação de acilaçúcar sintético no comportamento da mosca-branca (*Bemisia tabaci*) (Gennadius, 1886) biótipo B (Hemiptera: *Aleyrodidae*) em tomateiro. **Ciência e Agrotecnologia**, Lavras, v. 32, n. 5, p. 1408-1412, set./out. 2008.

_____. Resistência mediada por aleloquímicos de genótipos de tomateiro à mosca-branca e ao ácaro-rajado. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 44, n. 10, p. 1262-1269, out. 2009.

SIMMONS, A. T.; GURR, G. M. Trichomes of *Lycopersicon* species and their hybrids effects on pests and natural enemies. **Agricultural and Forest Entomology**, London, v. 7, n. 4, p. 265-276, Nov. 2005.

SIQUEIRA, H. A. A.; GUEDES, R. N. C.; PICANÇO, M. C. Insecticide resistance in *Tuta absoluta* (Lepidoptera: *Gelechiidae*). **Agricultural and Forest Entomology**, London, v. 2, n. 2, p. 147-153, May 2000.

TOSCANO, L. C. et al. Tipos de tricomas em genótipos de *Lycopersicon*. **Horticultura Brasileira**, Brasília, v. 19, n. 3, p. 204-206, nov. 2001.

VENTURA, M.; VENDRAMIM, J. D. Efeito de genótipos de *Lycopersicon* spp. contendo diferentes teores de aleloquímicos sobre *Phthorimae operculella* (Zell.). **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 31, n. 12, p. 835-842, dez. 1996.

WARNOCK, S. J. Natural habitat of *Lycopersicon* species. **Horticultural Science**, Alexandria, v. 26, n. 5, p. 466-471, May 1991.

WILLIAMS, W. G. et al. 2-tridecanona: a naturally occurring insecticide from the wild tomato *Lycopersicon hirsutum* f. *glabratum*. **Science**, Washington, v. 27, p. 888-889, 1980.

ZALOM, F. G. Pests, endangered pesticides and processing tomatoes. **Acta Horticulturae**, Leuven, v. 613, p. 223-233, 2003.

SEGUNDA PARTE – ARTIGOS

ARTIGO 1

Tricomas Foliares em Tomateiro com Teores Contrastantes do Aleloquímico Zingibereno

Eva Maria Rodrigues Costa⁽¹⁾, Wilson Roberto Maluf⁽²⁾, Maria das Graças Cardoso⁽³⁾,
Evaristo Mauro de Castro⁽¹⁾, Aline Marchese⁽²⁾ e Sebastião Márcio de Azevedo⁽⁴⁾

⁽¹⁾Universidade Federal de Lavras (UFLA), Departamento de Biologia, Caixa Postal 3037, CEP 37200-000. Lavras, MG. E-mail: evamrc_9@hotmail.com, emcastro@dbi.ufla.br ⁽²⁾UFLA, Departamento de Agricultura. E-mail: wrmaluf@dag.ufla.br, alinemarchese@hotmail.com ⁽³⁾UFLA, Departamento de Química. E-mail: mcardoso@dqi.ufla.br ⁽⁴⁾Sakata Seed Sudamérica, Bragança Paulista, SP. E-mail: sebastiao.azevedo@sakata.com.br

Artigo redigido conforme as normas da revista PAB (Pesquisa Agropecuária
Brasileira)

RESUMO

Este trabalho foi realizado com o objetivo de verificar se a associação em tomateiros resistentes a pragas, entre tricomas glandulares e o teor de zingibereno se mantém em populações de tomateiro agronomicamente mais próximas das cultivares comerciais. A partir de uma população segregante (F_2), foram selecionados 19 clones com altos teores e 10 clones com baixos teores foliares de zingibereno. As testemunhas ZGB-703 e ZGB-704 (alto ZGB) e TOM-688 e Bravo F_1 (baixo ZGB) também foram selecionadas. Foi observada a presença de tricomas glandulares dos tipos IV, VI e VII, bem como tricomas não glandulares, nos genótipos avaliados. Observou-se associação positiva entre as densidades dos tricomas glandulares do tipo VI e o teor de zingibereno ($r=0,76$), demonstrando ser possível realizar seleção indireta para o alto teor de zingibereno por meio da seleção para maiores densidades dos tricomas glandulares do tipo VI.

Termos para indexação: *Solanum lycopersicum*. Seleção indireta. Esquiterpeno.

ABSTRACT

The objective of this work was to determine whether the association between tomato foliar trichome and zingiberene contents remains in later generations, agronomically closer to commercial cultivars. From a segregating population (F_2) of tomato, nineteen clones with high zingiberene content and ten clones with low zingiberene were selected and tested along with the check genotypes ZGB-703 and ZGB-704 (high ZGB), and TOM-688 and Bravo F_1 (low ZGB). We observed the presence of glandular trichomes types IV, VI and VII and non-glandular trichomes in the genotypes under study, glandular trichome densities, especially those of type VI trichomes, were highly and positively correlated with zingiberene contents ($r=0,76$), making it possible select indirectly for the content high of zingiberene by means of type VI glandular trichome counts.

Index terms: *Solanum lycopersicum*. Indirect selection. Sesquiterpene.

INTRODUÇÃO

Os tricomas são estruturas uni ou multicelulares amplamente dispersas nas espécies do reino vegetal. São classificados, morfológicamente, como sendo não glandulares ou glandulares; variam consideravelmente em seu tamanho, forma e densidade, e podem interferir na herbivoria por meio de vários mecanismos (Peiffer et al., 2009).

Segundo Oriani & Vendramim (2010), os tricomas podem interferir na oviposição, na fixação e na alimentação de insetos, e os seus efeitos mecânicos dependem de quatro características principais que são: densidade, ângulo de inserção, comprimento e tipo. Tricomas glandulares podem ser vistos como uma combinação de uma defesa estrutural e química (Dalin et al., 2008).

O tomate é conhecido por conter uma diversidade de tricomas com densidades variáveis, dependendo da variedade (Sato et al., 2011). Tem sido relatada, no tomateiro, a presença de tricomas glandulares, denominados I, IV, VI e VII, nos quais são sintetizados aleloquímicos, tais como rutina (flavonoides glicosilados), acilaçúcares, 2-tridecanona (metilcetonas) e zingibereno (sesquiterpenos) (Lin et al., 1987; Burke, et al., 1987; Oliveira et al., 2012; Gonçalves et al., 2006). A busca por genótipos de tomateiro contendo altas densidades de tricomas e elevados níveis de aleloquímicos, os quais vêm sendo introgrididos na espécie cultivada de tomate a partir de espécies selvagens (*S. habrochaites* var. *glabratum*, *S. pennellii*, *S. habrochaites* var. *hirsutum* e *S. cheesmanii*), tem sido considerada uma “hotspot” de pesquisa (Simmons & Gurr, 2005).

A espécie *Solanum habrochaites* (= *Lycopersicon hirsutum*) var. *hirsutum*, em particular o acesso PI-127826, tem sido associada à presença de sesquiterpenos, especialmente o zingibereno (ZGB), conferindo-lhe resistência a vários artrópodes-praga da cultura, entre eles os ácaros (Gonçalves et al., 2006),

a traça-do-tomateiro (Azevedo et al., 2003) e a mosca-branca (Silva, et al., 2009).

Freitas et al. (2002) observaram correlação positiva entre o teor de zingibereno e os tricomas glandulares dos tipos IV e VI. Segundo Gonçalves et al. (2006), os teores de zingibereno e a sua relação com tricomas glandulares e com a resistência a pragas evidenciam a possibilidade de obtenção de plantas resistentes via seleção indireta para alto teor de zingibereno nos folíolos.

Este trabalho foi realizado com o objetivo de verificar se a associação entre tricomas glandulares e o teor de zingibereno se mantém em gerações mais avançadas, agronomicamente mais próximas das cultivares comerciais.

MATERIAL E MÉTODOS

Foram avaliadas 300 plantas da população F₂, obtida do cruzamento entre a linhagem de tomateiro ZGB-703 (*S. lycopersicum*), com alto teor de zingibereno e a linhagem 11.276 (*S. lycopersicum*), com baixo teor. Na quantificação de zingibereno (ZGB), um experimento foi instalado em esquema de blocos casualizados com três repetições, no campo experimental da empresa HortiAgro Sementes S.A., no município de Ijaci, MG.

Foram utilizadas como testemunhas as linhagens ZGB-703, ZGB-704, TOM-688 e o híbrido Bravo F₁. As linhagens ZGB-703 e ZGB-704 são linhagens com alto teor de ZGB, resultantes do cruzamento interespecífico de *S. lycopersicum* x *S. habrochaites* var. *hirsutum* (PI-127826), seguido por dois retrocruzamentos com *S. lycopersicum* (Freitas et al., 2002; Azevedo et al., 2003). A linhagem pré-comercial TOM-688 é resultante do cruzamento interespecífico de *S. lycopersicum* x *S. pennellii* (LA-716), seguido por três retrocruzamentos com *S. lycopersicum* (Pereira et al., 2008; Resende et al., 2008), e caracteriza-se por seu alto teor de acilaçúcares. Tanto TOM-688 como o híbrido comercial Bravo F₁ apresentam baixo teor de zingibereno. As linhagens ZGB-703, ZGB-704 e TOM-688 já vêm sendo utilizadas em programas de melhoramento do tomateiro no Brasil, por apresentarem resistência a artrópodes-praga, como o ácaro-rajado, a mosca-branca e a traça-do-tomateiro (Silva et al., 2009; Maluf et al., 2010; Oliveira et al., 2012).

No Laboratório de Química Orgânica, no Departamento de Química da Universidade Federal de Lavras (UFLA), foram determinados os teores de zingibereno da população avaliada. A análise do teor de zingibereno foi realizada segundo a metodologia espectrofotométrica proposta por Freitas et al. (2000), com três repetições. A análise consistiu na retirada de seis discos foliares de folíolos jovens expandidos do terço superior das plantas, perfazendo um total

de 4,21 cm² de área foliar, os quais foram acondicionados em tubos de ensaio devidamente identificados. Posteriormente, adicionaram-se 2 mL de hexano em cada tubo, agitando-os, em seguida, em aparelho vórtex, por 40 segundos, para promover a extração do zingibereno. Depois da agitação, retiraram-se os discos foliares e os extratos foram submetidos à leitura de absorvância em aparelho espectrofotômetro, em comprimento de onda de 270 nm.

Com base nessa leitura, selecionaram-se plantas com teores extremos de zingibereno, as quais foram clonadas via estaquia dos brotos axilares, sendo esses clones então submetidos à identificação e à quantificação de tricomas foliares. Foram selecionados 19 genótipos com altos teores e 10 genótipos com baixos teores de zingibereno na população segregante avaliada. Três plantas obtidas por clonagem via estaquia de cada genótipo foram mantidas em casa de vegetação, em delineamento inteiramente casualizado (DIC).

Decorridos 50 dias depois do transplântio para os vasos, foram retirados três folíolos jovens e expandidos do terço médio de cada planta para a avaliação das densidades e dos tipos de tricomas presentes. No Laboratório de Anatomia Vegetal, no Departamento de Biologia da UFLA, foram feitas a caracterização (segundo Luckwill, 1943) e a contagem da densidade de tricomas. Para a avaliação da densidade de tricomas (número médio cm⁻²), realizaram-se três cortes paradérmicos na parte mediana da epiderme das faces abaxial e adaxial, em cada um dos três folíolos retirados, montando-se lâminas semipermanentes. As secções paradérmicas foliares foram realizadas utilizando-se de lâminas de aço nas faces abaxial e adaxial, clarificadas com hipoclorito de sódio 50%, lavadas em água destilada, coradas com safranina 1% e montadas em lâminas com glicerina 50% (Kraus & Arduim, 1997). As lâminas foram fotografadas em microscópio Olympus modelo BX 60 acoplado a câmera digital Canon A630. As fotomicrografias foram avaliadas no software para análise de imagens – “Image tool” versão 3.0 (Wilcox et al., 2002). A classificação dos tricomas foi feita com

base na presença ou na ausência de glândula na extremidade apical do tricoma e também no comprimento do tricoma e no tipo de glândula (Luckwill, 1943).

Em cada uma das duas faces foliares (abaxial e adaxial) foram avaliados os dados referentes aos tipos de tricomas glandulares (tipos IV, VI e VII) e ao total de tricomas glandulares (tipos IV+VI+VII) e tricomas não glandulares. Foram obtidas, no conjunto de clones selecionados, as correlações entre o teor de zingibereno e as densidades de tricomas glandulares e tricomas não glandulares. As análises foram realizadas com o auxílio dos programas SAS (SAS Institute, 2004) e GENES (Cruz, 2007).

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Todos os clones selecionados para alto ZGB apresentaram teores significativamente superiores aos dos clones selecionados para baixo teor de ZGB (Tabela 1). Clones com baixo ZGB não diferiram das testemunhas com baixo teor (TOM-688 e Bravo F₁). Clones com alto teor de ZGB não diferiram ou foram apenas ligeiramente inferiores às testemunhas com alto teor de ZGB (ZGB-703 e ZGB-704), mas, sempre, bastante superiores às testemunhas com baixo teor de ZGB (Tabela 1).

O tricoma glandular tipo IV foi encontrado apenas na testemunha TOM-688, resultado este que já era esperado, uma vez que Toscano et al. (2001) identificaram apenas o tricoma glandular do tipo IV presente na espécie *S. pennellii* acesso LA-716 e a testemunha TOM-688 utilizada neste trabalho é resultante do cruzamento interespecífico com LA-716.

Houve variação entre os clones em relação aos tricomas glandulares do tipo VI e os tricomas não glandulares, tanto da face abaxial como na adaxial dos folíolos (Tabelas 2 e 3). Em relação às testemunhas, foram observadas diferenças significativas quanto aos tricomas do tipo VI (Tabelas 2 e 3).

O contraste (C1) que comparou o grupo de 19 genótipos selecionados para alto teor com os 10 selecionados para baixo teor de zingibereno foi significativo para densidades de tricomas glandulares do tipo VI, total de tricomas glandulares e tricomas não glandulares, em ambas as faces foliares. O contraste entre as testemunhas com alto teor (ZGB-703 e ZGB-704) e com baixo teor (TOM-688 e Bravo F₁) de zingibereno foi significativo para os tricomas glandulares do tipo VI (Tabelas 2 e 3).

As altas densidades dos tricomas glandulares do tipo VI nos clones selecionados para alto teor do aleloquímico indicam a maior relevância deste tricoma para associação com o zingibereno. Observou-se o maior número de

tricomas do tipo VI nos genótipos com alto teor de zingibereno e nas testemunhas ZGB-703 e ZGB-704 (Tabela 4). Tanto as testemunhas TOM-688 e Bravo F₁ como os clones selecionados para baixo teor de zingibereno apresentaram baixas densidades do tricoma glandular do tipo VI. Em alguns clones com baixo ZGB, observou-se apenas a presença de tricomas não glandulares (Tabela 4).

Quanto aos tricomas glandulares do tipo VII, foram observadas, por meio da análise de variância, diferenças significativas apenas entre os clones com alto teor de ZGB e na face adaxial dos folíolos (Tabelas 2 e 3). O clone T17 (Clone pl#261) apresentou o maior número médio de tricomas do tipo VII por cm² de área foliar (528) (Tabela 4). O contraste C3, que compara as médias dos clones com alto teor de ZGB em relação às testemunhas com baixo teor de ZGB, revela que é maior a densidade dos tricomas do tipo VII no conjunto das testemunhas com baixo teor de ZGB (TOM-688 e Bravo F₁) (Tabelas 2 e 3). Por outro lado, não houve diferenças entre as densidades dos tricomas do tipo VII encontradas nos 19 clones com alto teor de ZGB e os 10 clones com baixo teor de ZGB. A testemunha TOM-688, reconhecida pelo alto teor do aleloquímico acilaçúcar, mas com baixo teor de ZGB, destacou-se em relação à testemunha Bravo F₁, apresentando maior densidade dos tricomas do tipo VII nas duas faces foliares (Tabela 4). Em geral, foi observada baixa densidade do número de tricomas do tipo VII entre os clones avaliados, encontrando-se o número médio de 41 e 62 tricoma cm⁻², nas faces abaxial e adaxial, respectivamente (Tabela 4). O conjunto de resultados obtidos para os tricomas do tipo VII indica que estes não estão associados ao teor de zingibereno.

Observou-se correlação significativa e positiva entre os teores de zingibereno e os tricomas glandulares do tipo VI, nas duas faces foliares (abaxial e adaxial). No entanto, a maior correlação foi encontrada na superfície abaxial dos folíolos ($r=0,76$), (Tabela 4). A alta correlação entre os tricomas do tipo VI e

o teor de zingibereno evidencia a forte relação entre estes dois caracteres, indicando que os mesmos podem estar sob o mesmo controle genético, o que sugere um possível efeito pleiotrópico (Tabela 4). A correlação alta e positiva também encontrada entre o teor de zingibereno e o total de tricomas glandulares (tipo IV + VI + VII) no conjunto de clones, T1 a T29, reflete, basicamente, a densidade de tricomas do tipo VI, pois se apresentam em maior quantidade em relação aos demais tipos de tricomas glandulares.

Os resultados indicam que o zingibereno está associado especialmente aos tricomas do tipo VI, cuja maior presença foi observada na face abaxial dos folíolos dos genótipos avaliados. Dessa forma, sugere-se que a maior parte do zingibereno é contida nas glândulas dos tricomas do tipo VI. Os resultados encontrados estão de acordo com os obtidos por Gonçalves et al. (2006), os quais observaram a alta correlação do teor de zingibereno em folíolos de tomateiro com a presença de tricomas glandulares, principalmente do tipo VI. Segundo Gianfagna et al. (1992), o zingibereno é encontrado apenas no ápice de tricomas glandulares do tipo VI. No entanto, Freitas et al. (2002), em estudo relacionado a populações mais próximas do genitor selvagem com alto ZGB, observaram a presença do zingibereno associada não só aos tricomas glandulares do tipo VI, mas também aos tricomas do tipo IV, os quais não foram encontrados, no presente estudo, entre os materiais com alto teor de zingibereno (Tabela 4).

A correlação entre teor de zingibereno e os tricomas não glandulares foi positiva e significativa (Tabela 4). Ao contrário do que foi encontrado neste estudo, Gonçalves et al. (2006) observaram correlação não significativa entre o teor de zingibereno e os tricomas não glandulares em genótipos de tomateiro. Uma provável explicação para o resultado observado seriam efeitos pleiotrópicos ou de ligação gênica que podem estar presentes no processo de formação dos tricomas glandulares e dos tricomas não glandulares. Outra

possível explicação seria devido ao efeito *background* da linhagem parental 11.276 (*S. lycopersicum*), que pode ter contribuído para a alta densidade de tricomas não glandulares.

A associação, inicialmente encontrada por Freitas et al. (2002), entre o teor de zingibereno e a densidade de tricomas glandulares, também pode ser observada ao longo das gerações adicionais de retrocruzamentos, como mostram os resultados ora obtidos. A quantificação dos tricomas foliares nas plantas provenientes de gerações avançadas confirma a associação entre o teor de zingibereno e, sobretudo, dos tricomas glandulares do tipo VI.

Outros metabólitos secundários associados a tricomas glandulares têm sido identificados no tomateiro e têm levado a respostas correlacionadas ao aumento da resistência a pragas. Os acilaçúcares, ésteres de ácidos graxos presentes nos tricomas glandulares do tipo IV, em folíolos do tomateiro selvagem *S. pennellii* (Toscano et al. 2001), conferem resistência a uma vasta gama de artrópodes-praga que são limitantes ao cultivo dessa hortaliça (Resende et al., 2008; Maciel et al., 2011). Entre os genótipos avaliados no presente trabalho foi observada a presença de tricomas do tipo IV apenas na face abaxial da linhagem TOM-688, derivada de *S. pennellii* e reconhecida pelo seu alto teor de acilaçúcar.

Também para o aleloquímico 2-tridecanona (2-TD), uma metilcetona, a literatura registra associação com tricomas do tipo VI em tomateiro (Oliveira et al., 2012), e também com a resistência a ácaros (Maluf et al., 2007) e a traça do tomateiro (Neves et al., 2003). Os autores também demonstraram que a seleção para maiores densidades de tricomas glandulares em genótipos derivados do acesso selvagem PI-134417 (com alto teor de 2-tridecanona) promoveu bons níveis de resistência à traça-do-tomateiro, indicando ser este um método eficiente em selecionar genótipos resistentes a pragas.

CONCLUSÕES

1. O teor de zingibereno encontra-se associado com os tricomas glandulares do tipo VI, principalmente, e esta associação se mantém em gerações mais avançadas.
2. É possível realizar seleção indireta para o teor de zingibereno e, conseqüentemente, para resistência a pragas do tomateiro, por meio de seleção para maior densidade de tricomas glandulares do tipo VI.

AGRADECIMENTOS

A Capes, à Fapemig e ao CNPq, pelo apoio financeiro e a concessão de bolsas de estudo. À Universidade Federal de Lavras e à HortiAgro Sementes S.A., pelo apoio financeiro e pelo espaço cedido. À Sakata Seed Sudamerica, pelo apoio na obtenção dos dados experimentais.

REFERÊNCIAS

AZEVEDO, S. M.; FARIA, M. V.; MALUF, W. R.; OLIVEIRA, A. C. B.; FREITAS, J. A. de. Zingiberene-mediated resistance to the South American tomato pinworm derived from *Lycopersicon hirsutum* var. *hirsutum*. **Euphytica**, v.134, p.347-351, 2003.

BURKE, B. A.; GOLDSBY, G.; MUDD, J. B. Polar epicuticular lipids of *Lycopersicon pennellii*. **Phytochemistry**, v.26, p.2567-2571, 1987.

CRUZ, C. D. **Programa genes**. Aplicativo computacional em genética e estatística (versão windows). Universidade Federal de Viçosa (UFV). 2007. 648p.

DALIN, P.; ÅGREN, J.; BJÖRKMAN, C.; HUTTUNEN, P.; KÄRKKÄINEN, K. Leaf trichome formation and plant resistance to herbivory. In: SCHALLER, A. (Ed). **Induced Plant Resistance to Herbivory**. Springer Verlag, 2008. p.89-105.

FREITAS, J. A.; MALUF, W. R.; CARDOSO, M. G.; BENITES, F. R. G. Métodos para quantificação do zingibereno em tomateiro, visando à seleção indireta de plantas resistentes aos Artrópodes-praga. **Acta Scientiarum**, v.22, p.943-949, 2000.

FREITAS, J. A.; MALUF, W. R.; CARDOSO, M. G.; GOMES, L. A. A.; BEARZOTTI, E. Inheritance of foliar zingiberene contents and their relationship to trichome densities and whitefly resistance in tomatoes. **Euphytica**, v.127, p.275-287, 2002.

GIANFAGNA, T. J.; CARTER, C. D.; SACALIS, J. N. Temperature and photoperiod influence trichome density and sesquiterpene content of *Lycopersicon hirsutum* f. *hirsutum*. **Plant Physiology**, v.100, p.1403-1405, 1992.

GONÇALVES, L. D.; MALUF, W. R.; CARDOSO, M. G.; RESENDE, J. T. V.; CASTRO, E. M.; SANTOS, N. M.; NASCIMENTO, I. R.; FARIA, M. V. Relação entre zingibereno, tricomas foliares e repelência de tomateiros a *Tetranychus evansi*. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.41, p.267-273, 2006.

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

LIN, S.; TRUMBLE, J.; KUMAMOTO, J. Activity of volatile compounds in glandular trichomes of *Lycopersicon* species against two insect herbivores. **Journal of Chemical Ecology**, v.13, p.837-849, 1987.

LUCKWILL, L.C. **The genus *Lycopersicon*: an historical, biological, and taxonomic survey of the wild and cultivated tomatoes**. Aberdeen: Aberdeen University Press, 1943. 44p.

MACIEL, G.M.; MALUF, W.R.; SILVA, V.F.; GONÇALVES NETO, A.C.; GOMES, L.A.A. Híbridos pré-comerciais resistentes a *Tuta absoluta* obtidos de linhagem de tomateiro rica em acilglicocinas. **Horticultura Brasileira**, v.29, p.151-156, 2011.

MALUF, W. R.; INOUE, I. F.; FERREIRA, R. P. D.; GOMES, L. A. A.; CASTRO, E. M.; CARDOSO, M. G. Higher glandular trichome density in tomato leaflets and repellence to spider mites. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.42, p. 1227-1235, 2007.

MALUF, W.R.; MACIEL, G.M.; GOMES, L.A.A.; CARDOSO, M.G.; GONÇALVES, L.D.; SILVA, EC.; KNAPP, M. Broad-spectrum Arthropod Resistance in Hybrids between High- and Low-Acylsugar Tomato Lines. **Crop Science**, v.50, p.439-450, 2010.

NEVES L. G.; LEAL, N. R.; RODRIGUES, R.; PEREIRA, N. E. Estimativa de parâmetros genéticos e correlação entre componentes de resistência à traça-do-tomateiro em progênies de *Lycopersicon esculentum* x *L. hirsutum* f. *glabratum*. **Horticultura Brasileira**, v.21, p.456-458, 2003.

OLIVEIRA, C. M.; ANDRADE JÚNIOR, V. C.; MALUF, W. R.; NEIVA, I. P.; MACIEL, G. M. Resistance of tomato strains to the moth *Tuta absoluta* imparted by allelochemicals and trichome density. **Ciência e Agrotecnologia**, v.36, p.45-52, 2012.

ORIANI, M. A. G.; VENDRAMIM, J. D. Influence of Trichomes on attractiveness and Ovipositional Preference of *Bemisia tabaci* (Genn.) B Biotype (Hemiptera: Aleyrodidae) on Tomato Genotypes. **Neotropical Entomology**, v.39, p.1002-1007, 2010.

PEIFFER, M.; TOOKER, J.F.; LUTHE, D.S.; FELTON, G.W. Plants on early alert: glandular trichomes as sensors for insect herbivores. **New Phytologist**, v.184, p. 644–656, 2009.

PEREIRA, G.V.N.; MALUF, W.R.; GONÇALVES, L.D.; NASCIMENTO, I.R. do; GOMES, L.A.A.; LICURSI, V. Seleção para alto teor de açúcares em genótipos de tomateiro e sua relação com a resistência ao ácaro-vermelho (*Tetranychus evansi*) e à traça (*Tuta absoluta*). **Ciência e Agrotecnologia**, v.32, p.996-1004, 2008.

RESENDE, J. T. V.; MALUF, W. R.; CARDOSO, M. G. ; FARIA, M. V.; GONCALVES, L. D.; NASCIMENTO, I. R. Resistance of tomato genotypes with high level of acylsugars to *Tetranychus evansi* Baker & Pritchard. **Scientia Agricola**, v.65, p.31-35, 2008.

SAS INSTITUTE INC. **SAS System for Microsoft Windows**: release 9.1.3. Cary: SAS Institute, 2004.

SATO, M. M.; MORAES, G. J.; HADDAD, M. L.; WEKESA, V. W. Effect of trichomes on the predation of *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae) by *Phytoseiulus macropilis* (Acari: Phytoseiidae) on tomato, and the interference of webbing. **Experimental and Applied Acarology**, v.54, p.21–32, 2011.

SILVA, V. F.; MALUF, W. R.; CARDOSO, M. G.; GONÇALVES-NETO, A. C.; MACIEL, G. M.; NÍZIO, D. A. C.; SILVA, V. A. Resistência mediada por aleloquímicos de genótipos de tomateiro à mosca-branca e ao ácaro-rajado. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.44, p.1262-1269, 2009.

SIMMONS, A.T.; GURR, G.M. Trichomes of *Lycopersicon* species and their hybrids effects on pests and natural enemies. **Agricultural and Forest Entomology**, v.7, p.265-276, 2005.

TOSCANO, L.C.; BOIÇA JÚNIOR, A.L.; SANTOS, J.M.; ALMEIDA, J.B.S.A. Tipos de tricomas em genótipos de *Lycopersicon*. **Horticultura Brasileira**, v.19, p.204-206, 2001.

WILCOX, D.; DOVE, B.; MCDAVID, D.; GREER, D. **UTHSCSA Image Tool 3.0**. San Antonio, TX: UTHSCSA, 2002.

Tabela 1. Valores médios de absorvância (270nm) dos 29 clones de tomateiro e das testemunhas (Bravo F₁, TOM-688, ZGB-703 e ZGB-704) selecionados para níveis contrastantes de zingibereno (ZGB). Lavras, MG, 2012.

Clones selecionados	Zingibereno ⁽¹⁾ (270nm)
T1 - Clone pl#01 (alto ZGB)	0,149 b
T2 - Clone pl#11 (alto ZGB)	0,136 b
T3 - Clone pl#29 (alto ZGB)	0,162 a
T4 - Clone pl#34 (alto ZGB)	0,130 b
T5 - Clone pl#35 (alto ZGB)	0,128 b
T6 - Clone pl#37 (alto ZGB)	0,129 b
T7 - Clone pl#40 (alto ZGB)	0,126 b
T8 - Clone pl#44 (alto ZGB)	0,139 b
T9 - Clone pl#52 (alto ZGB)	0,134 b
T10 - Clone pl#58 (alto ZGB)	0,127 b
T11 - Clone pl#59 (alto ZGB)	0,144 b
T12 - Clone pl#71 (alto ZGB)	0,145 b
T13 - Clone pl#136 (alto ZGB)	0,130 b
T14 - Clone pl#137 (alto ZGB)	0,131 b
T15 - Clone pl#193 (alto ZGB)	0,135 b
T16 - Clone pl#238 (alto ZGB)	0,129 b
T17 - Clone pl#261 (alto ZGB)	0,127 b
T18 - Clone pl#263 (alto ZGB)	0,126 b
T19 - Clone pl#291 (alto ZGB)	0,133 b
T20 - Clone pl#99 (baixo ZGB)	0,054 c
T21 - Clone pl#160 (baixo ZGB)	0,055 c
T22 - Clone pl#164 (baixo ZGB)	0,053 c
T23 - Clone pl#174 (baixo ZGB)	0,046 c
T24 - Clone #215 (baixo ZGB)	0,047 c
T25 - Clone #217 (baixo ZGB)	0,047 c
T26 - Clone pl#225 (baixo ZGB)	0,048 c
T27 - Clone pl#226 (baixo ZGB)	0,053 c
T28 - Clone pl#229 (baixo ZGB)	0,050 c
T29 - Clone pl#239 (baixo ZGB)	0,054 c
Bravo F ₁ (baixo ZGB)	0,080 c
TOM-688 (baixo ZGB)	0,073 c
ZGB-703 (alto ZGB)	0,179 a
ZGB-704 (alto ZGB)	0,184 a
CV %	22,06

⁽¹⁾ Médias seguidas por letras diferentes nas colunas pertencem ao mesmo grupo, pelo teste de Scott-Knott, a 5% de probabilidade. Pl#: planta.

Tabela 2. Resumo da análise de variância para tricomas glandulares e não glandulares (número de tricomas cm⁻²) presentes na face abaxial de folíolos de genótipos de tomateiro. Lavras, MG, 2012.

Fontes de variação	QM			
	GL	Tricomas glandulares		Tricomas não glandulares
		Tipo VI	Tipo VII	
Entre testemunhas (Test)	3	891330ns	262155ns	80167223**
Test (alto ZGB) vs Test (baixo ZGB)	1	2516697**	157293ns	7707353ns
Entre Test (alto ZGB)	1	98637ns	514389ns	80534290*
Entre Test (baixo ZGB)	1	78647ns	314587ns	152260027**
Entre clones	28	910055**	48040,40ns	118161182**
Clones (alto ZGB) vs Clones (baixo ZGB)	1	15004978**	7308,01ns	117257312**
Entre clones (alto ZGB)	18	560186*	53351ns	104132028**
Entre clones (baixo ZGB)	9	43693ns	41945ns	29062608ns
Erro	263	324417	196616	15267303

Contrastes de interesse	Estimativas		
	Tricomas glandulares	Tricomas não glandulares	
		Tipo VI	Tipo VII
C1 - Clones (alto ZGB) vs. Clones (baixo ZGB)	504**	-11ns	4459**
C2 - Clones (alto ZGB) vs. Test (alto ZGB)	-24ns	-90ns	-2692**
C3 - Clones (alto ZGB) vs. Test (baixo ZGB)	504**	-222**	-1767ns
C4 - Clones (baixo ZGB) vs. Test (alto ZGB)	-528**	-79ns	-7152**
C5 - Clones (baixo ZGB) vs. Test (baixo ZGB)	2ns	-211**	-6226**

ns (não significativo); * e ** (significativo, a 5% e a 1% de probabilidade, respectivamente).

Tabela 3. Resumo da análise de variância para tricomas glandulares e não glandulares (número de tricomas cm⁻²) presentes na face adaxial de folíolos de genótipos de tomateiro. Lavras, MG, 2012.

Fontes de Variação	QM			
	GL	Tricomas glandulares		Tricomas não glandulares
		Tipo VI	Tipo VII	
Entre testemunhas (Test)	3	734036*	39323ns	30724678ns
Test (alto ZGB) vs Test (baixo ZGB)	1	1415642**	39323ns	12740779ns
Entre Test (alto ZGB)	1	707821ns	1,12ns	75579564ns
Entre Test (baixo ZGB)	1	68547ns	78647ns	3853693ns
Entre clones	28	884485**	117001ns	513298535**
Clones (alto ZGB) vs Clones (baixo ZGB)	1	8109868**	77190ns	3883778152**
Entre clones (alto ZGB)	18	906968**	163732**	567630210**
Entre clones (baixo ZGB)	9	36702ns	27963ns	30137450**
Erro	263	206447	186786	24016763

Contrastes de interesse	Estimativas		
	Tipo VI	Tipo VII	Tricomas não glandulares
C1 - Clones (alto ZGB) vs. Clones (baixo ZGB)	370**	36ns	8115**
C2 - Clones (alto ZGB) vs. Test (alto ZGB)	-52ns	-69ns	1889ns
C3 - Clones (alto ZGB) vs. Test (baixo ZGB)	386*	-135ns	699ns
C4 - Clones (baixo ZGB) vs. Test (alto ZGB)	-423**	-105ns	-6226**
C5 - Clones (baixo ZGB) vs. Test (baixo ZGB)	-26ns	-171*	-7416**

ns (não significativo); * e ** (significativo a 5% e a 1% de probabilidade, respectivamente).

Tabela 4. Número médio ⁽¹⁾ de tricomas glandulares (IV, VI, VII e Total ⁽²⁾) e não glandulares (NG) das faces abaxial e adaxial dos clones de tomateiro avaliados. Lavras, MG, 2012.

Clones	Tricomas cm ⁻² (face abaxial)					Tricomas cm ⁻² (face adaxial)				
	IV	VI	VII	Total	NG	IV	VI	VII	Total	NG
T1 - (alto ZGB)	0 b	528 b	132 a	661 a	12162 b	0 a	132 b	0 a	132 b	19962 c
T2 - (alto ZGB)	0 b	528 b	0 a	528 b	11633 b	0 a	132 b	132 a	264 b	17979 c
T3 - (alto ZGB)	0 b	396 b	0 a	396 b	10576 c	0 a	661 a	0 a	661 a	19301 c
T4 - (alto ZGB)	0 b	528 b	0 a	528 b	12823 b	0 a	925 a	0 a	925 a	18111 c
T5 - (alto ZGB)	0 b	396 b	0 a	396 b	14938 a	0 a	132 b	132 a	264 b	19169 c
T6 - (alto ZGB)	0 b	396 b	0 a	396 b	16789 a	0 a	264 b	0 a	264 b	13352 d
T7 - (alto ZGB)	0 b	528 b	0 a	528 b	7138 d	0 a	132 b	0 a	132 b	13484 d
T8 - (alto ZGB)	0 b	528 b	0 a	528 b	12426 b	0 a	264 b	0 a	264 b	10311 d
T9 - (alto ZGB)	0 b	661 b	132 a	793 a	16789 a	0 a	793 a	0 a	793 a	26175 b
T10 - (alto ZGB)	0 b	528 b	0 a	528 b	13484 b	0 a	264 b	0 a	264 b	16921 c
T11 - (alto ZGB)	0 b	925 a	0 a	925 a	18640 a	0 a	793 a	0 a	793 a	17847 c
T12 - (alto ZGB)	0 b	925 a	0 a	925 a	6081 d	0 a	264 b	0 a	264 b	11633 d
T13 - (alto ZGB)	0 b	264 c	0 a	396 b	15864 a	0 a	132 b	0 a	132 b	9121 d
T14 - (alto ZGB)	0 b	1189 a	0 a	1189 a	8989 c	0 a	396 b	0 a	396 b	10576 d
T15 - (alto ZGB)	0 b	396 b	0 a	396 b	15467 a	0 a	1189 a	0 a	1189 a	20491 c
T16 - (alto ZGB)	0 b	528 b	0 a	528 b	8857 c	0 a	396 b	0 a	396 b	45741 a
T17 - (alto ZGB)	0 b	925 a	132 a	1057 a	10576 c	0 a	264 b	528 a	793 a	18904 c
T18 - (alto ZGB)	0 b	264 c	264 a	528 b	12691 b	0 a	528 a	264 a	793 a	16260 c
T19 - (alto ZGB)	0 b	396 b	132 a	528 b	14277 b	0 a	132 b	132 a	264 b	15731 c
T20 - (baixo ZGB)	0 b	132 c	0 a	132 b	10840 c	0 a	132 b	0 a	132 b	10443 d
T21 - (baixo ZGB)	0 b	0 c	132 a	132 b	10443 c	0 a	0 b	132 a	132 b	11501 d

“ Tabela 4, conclusão”

T22 - (baixo ZGB)	0 b	0 c	0 a	0 b	6874 d	0 a	0 b	0 a	0 b	13220 d
T23 - (baixo ZGB)	0 b	132 c	0 a	396 b	7006 d	0 a	0 b	0 a	132 b	11765 d
T24 - (baixo ZGB)	0 b	0 c	132 a	132 b	9121 c	0 a	132 b	0 a	132 b	8989 d
T25 - (baixo ZGB)	0 b	132 c	0 a	132 b	7932 d	0 a	0 b	0 a	0 b	7799 d
T26 - (baixo ZGB)	0 b	0 c	132 a	132 b	4891 d	0 a	0 b	132 a	132 b	7932 d
T27 - (baixo ZGB)	0 b	132 c	0 a	132 b	7799 d	0 a	0 b	0 a	0 b	8857 d
T28 - (baixo ZGB)	0 b	0 c	0 a	0 b	7535 d	0 a	132 b	0 a	132 b	8328 d
T29 - (baixo ZGB)	0 b	132 c	132 a	264 b	9386 c	0 a	0 b	0 a	0 b	9518 d
Bravo F ₁	0 b	0 c	132 a	132 b	11501 c	0 a	0 b	132 a	132 b	16789 c
TOM-688	132 a	132 c	396 a	528 a	17318 a	0 a	132 b	264 a	396 b	17714 c
ZGB-703	0 b	528 b	264 a	793 a	13220 b	0 a	661 a	132 a	793 a	14013 d
ZGB-704	0 b	661 b	0 a	661 a	17450 a	0 a	264 b	132 a	396 b	18111 c
Médias (\pm desvio padrão)										
Clones (alto ZGB)	0 \pm 0	570 \pm 687	41 \pm 219	619 \pm 687	12642 \pm 5295	0 \pm 0	410 \pm 809	62 \pm 347	473 \pm 850	17951 \pm 9602
Clones (baixo ZGB)	0 \pm 0	66 \pm 274	52 \pm 246	145 \pm 430	8183 \pm 3149	0 \pm 0	39 \pm 214	26 \pm 176	79 \pm 298	9835 \pm 3354
Coeficiente de correlação (r) com o zingibereno (ZGB)										
	0	0,76**	0,15ns	0,73**	0,59**	0	0,58**	0,09ns	0,57**	0,51**

(1) Médias seguidas por letras diferentes nas colunas pertencem ao mesmo grupo, pelo teste de Scott-Knott, a 5% de probabilidade. ⁽²⁾

Total = IV+VI+VII.

ARTIGO 2**RELAÇÃO ENTRE DENSIDADE DE TRICOMAS FOLIARES E TEOR
DE ACILAÇÚCARES EM TOMATEIRO**

Eva Maria Rodrigues Costa⁽¹⁾, Wilson Roberto Maluf⁽²⁾, Maria das Graças Cardoso⁽³⁾, Evaristo Mauro de Castro⁽¹⁾, Alex Antônio da Silva⁽¹⁾, Aline Marchese⁽²⁾ e Luiz Antônio Augusto Gomes⁽²⁾

⁽¹⁾Universidade Federal de Lavras (UFLA), Departamento de Biologia, Caixa Postal 3037, CEP 37200-000. Lavras, MG. E-mail: evamrc_9@hotmail.com, emcastro@dbi.ufla.br, alex_nepre@yahoo.com.br; ⁽²⁾UFLA, Departamento de Agricultura. E-mail: wrmaluf@dag.ufla.br, laagomes@dag.ufla.br, alinemarchese@hotmail.com ⁽³⁾UFLA, Departamento de Química. E-mail: mcardoso@dqi.ufla.br;

Artigo redigido conforme as normas da revista PAB (Pesquisa Agropecuária Brasileira)

RESUMO

Embora acilaçúcares tenham sido associados à presença de tricomas glandulares em espécies de tomateiro resistentes a pragas, há, na literatura, indicações de que essa associação seja fraca ou inexistente. Assim, objetivou-se, por meio deste trabalho, verificar se existe a associação entre tricomas foliares e o teor de acilaçúcar em populações de tomateiro. Foram realizados dois ensaios. No primeiro, foram avaliadas as densidades de tricomas glandulares (tipos IV, VI e VII) e não glandulares em plantas previamente selecionadas para alto teor de acilaçúcar (AA) de duas populações segregantes para teor do aleloquímico; no segundo ensaio, avaliaram-se plantas selecionadas para altos e baixos teores de AA de duas populações segregantes (F_2). Apenas no acesso LA-716, utilizado como testemunha no primeiro ensaio e em uma população do primeiro ensaio, foram observados os tricomas glandulares do tipo IV. Nas demais plantas avaliadas das quatro populações foram observados os tricomas glandulares dos tipos VI e VII, além de tricomas não glandulares. Porém, em nenhuma população pode ser detectada associação entre densidade de qualquer tipo de tricoma foliar com alto teor de acilaçúcar.

Termos para indexação: *Solanum lycopersicum*. População segregante. Exsudatos foliares.

ABSTRACT

Even though foliar trichomes in pest resistant tomato species have been reported to be associated with high levels of acylsugars, there are indications in the literature that this association may be weak or non-existent. This work was therefore aimed at verifying the degree of association between foliar trichome densities and acylsugar (AS) contents in tomato populations. Two trials were performed; in the first trial, densities of glandular (types IV, VI, VII) and non-glandular trichomes were evaluated in plants previously selected for high acylsugar contents from two tomato populations segregating for AS contents. In a second trial, we evaluated plants selected for both low and high AS contents from two other segregating (F_2) populations. Type IV glandular trichomes were reported only in the wild accession LA-716 (used as check treatment in the first trial) and in one of the two segregating populations tested (also in the first trial). In all other plants selected from the four tomato populations under test, only types VI and VII glandular trichomes, as well as non-glandular trichomes, were found. In no instance, however, was an association detected between higher glandular trichome densities and high acylsugar contents.

Index terms: *Solanum lycopersicum*. Segregating population. Leaf exudates.

INTRODUÇÃO

O tomateiro (*S. lycopersicum*), cultivado tanto para o consumo “in natura” como para a indústria, é atacado por inúmeras pragas e o uso de defensivos agrícolas é um dos principais métodos de controle. Para a redução dos problemas advindos do uso indiscriminado de defensivos agrícolas, como o aumento dos custos de produção e os danos causados ao agroecossistema, ao consumidor e ao produtor pelos resíduos tóxicos, preconiza-se o desenvolvimento de variedades resistentes (Leite, 2004).

Em alguns trabalhos tem sido demonstrada a possibilidade de seleção de plantas com bons níveis de resistência a artrópodes-praga a partir do cruzamento com espécies selvagens de tomateiro, ricos em aleloquímicos com ação inseticida e/ou de repelência a pragas (Fancelli et al., 2005; Gonçalves et al., 2006; Silva et al., 2009; Momotaz et al., 2010).

Entre os aleloquímicos estudados, encontram-se os acilaçúcares, que são ésteres de ácidos graxos, encontrados na espécie *S. pennellii* (acesso LA-716), uma fonte interessante, principalmente pela facilidade em se cruzar com *S. lycopersicum* (Leite, 2004). Em muitos trabalhos tem sido demonstrado que o acilaçúcar é a principal causa da resistência aos artrópodes-praga, que são limitantes ao cultivo dessa hortaliça, afetando negativamente o crescimento e a sobrevivência de pragas como a mosca-branca, a traça-do-tomateiro e os ácaros (Baldin et al., 2005; Resende et al., 2006; Resende et al., 2008; Maluf et al., 2010; Oriani & Vendramim, 2010; Maciel et al., 2011). Dessa forma, a seleção de plantas com altos teores foliares de acilaçúcares tem potencial para a utilização em programas de melhoramento genético, visando à obtenção de cultivares comerciais resistentes.

Segundo Fobes et al. (1985), os acilaçúcares estão presentes nos tricomas glandulares, constituindo, aproximadamente, 90% do exsudato contido

nos tricomas do tipo IV em *S. pennellii*. No entanto, Gonçalves (2006), ao avaliar genótipos de *S. lycopersicum* selecionados para teores extremos de acilaçúcares a partir do cruzamento inicial com *S. pennellii* 'LA-716', não encontrou associação entre tricomas glandulares e este aleloquímico. Nota-se, portanto, que existem controvérsias nos trabalhos que indicam associação entre teores de acilaçúcares e densidades de tricomas glandulares. Observa-se, sobretudo, a escassez de dados, na literatura, correspondentes à associação entre teor de acilaçúcares e densidade de tricomas glandulares em plantas que apresentem alto teor deste aleloquímico e que apresentem constituição genotípica do tomateiro cultivado *S. lycopersicum*.

Dessa forma, este trabalho foi realizado com os objetivos de quantificar os teores de acilaçúcares em populações de tomateiro *S. lycopersicum* e verificar se existe associação entre estes teores e a densidade de tricomas foliares.

MATERIAL E MÉTODOS

O trabalho constou de dois ensaios, conduzidos em casa de vegetação, na empresa HortiAgro Sementes S.A., no município de Ijaci, MG, à altitude de 920m, a 21°14'16'' de latitude Sul e 45°08'00'' de longitude, e precipitação média anual de 1.529 mm. Em cada ensaio foram avaliadas duas diferentes populações de *S. lycopersicum* segregantes para teores de acilaçúcares (AA).

No primeiro ensaio, foram avaliadas as populações: BPX-443 [= F₁RC₁ = [BPX-408C-02-05-03 (baixo teor de AA) x BPX-412A bulk (alto teor de AA)] x TOM-713 (baixo teor de AA)] e BPX-433 [= F₂ = BPX-408C-02-05-03 (baixo teor de AA) x BPX-412A bulk (alto teor de AA)]. A linhagem BPX-412A bulk é oriunda do cruzamento com a linhagem pré-comercial TOM-687, que foi obtida a partir do cruzamento interespecífico *S. lycopersicum* x *S. pennellii* 'LA-716', seguido por três retrocruzamentos com *S. lycopersicum* (PEREIRA et al., 2008; REZENDE et al., 2009). Foram avaliadas 120 plantas de cada população. Utilizaram-se, como testemunhas, as linhagens TOM-684 (baixo teor de AA) e TOM-687 (alto teor de AA) e o acesso *S. pennellii* 'LA-716', com alto teor de acilaçúcar. Foram avaliadas 30 plantas de cada testemunha.

No segundo ensaio, foram avaliadas duas populações (F₂) segregantes. Uma das populações correspondia à geração F₂, resultante do cruzamento entre a linhagem de tomateiro TOM-687 (com alto teor de AA) e a linhagem TOM-707 (com baixo teor). A outra população F₂ correspondia à obtida a partir do cruzamento entre as linhagens TOM-687 e BPX-408B-02-BULK, com alto e baixo teor de acilaçúcares, respectivamente. Foram analisadas 400 plantas, sendo 200 de cada população (F₂) avaliada. Foram utilizadas, como testemunhas, linhagens com alto teor de acilaçúcar (TOM-687 e TOM-688) e linhagens com baixo teor de acilaçúcar (TOM-707, BPX-408B-02-BULK, TOM-684 e TOM-584), tendo sido analisadas 20 plantas de cada testemunha.

Foram determinados os teores de acilaçúcares de cada planta, individualmente, utilizando-se o método colorimétrico proposto por Resende et al. (2002). Com base nos teores de acilaçúcares, foram selecionadas, no primeiro ensaio, apenas as plantas com altos teores ($\geq 21,53 \text{ nmol cm}^{-2}$), (15 plantas). Já no segundo ensaio, foram selecionadas plantas com teores contrastantes e extremos (41 plantas com altos teores, $\geq 24,90 \text{ nmol cm}^{-2}$ e 31 plantas com baixos teores de acilaçúcares, $\leq 10,98 \text{ nmol cm}^{-2}$) das duas populações.

No primeiro ensaio, para a avaliação da densidade de tricomas (número médio por cm^2), realizaram-se três cortes paradérmicos na parte mediana da epiderme das faces abaxial e adaxial, em cada um dos três folíolos retirados, montando-se lâminas semipermanentes. No segundo ensaio, realizaram-se dois cortes paradérmicos na parte mediana da epiderme das faces abaxial e adaxial, em cada um dos três folíolos retirados, de cada planta selecionada, para a montagem das lâminas semipermanentes. No Laboratório de Anatomia Vegetal, no Departamento de Biologia da Universidade Federal de Lavras (UFLA), realizaram-se a caracterização dos tipos de tricomas (segundo Luckwill, 1943) e a contagem da densidade de tricomas de cada tipo (número médio cm^{-2}).

As secções paradérmicas foliares foram obtidas utilizando-se lâminas de aço nas faces abaxial e adaxial. Em seguida, essas secções foram clarificadas com hipoclorito de sódio 50%, lavadas em água destilada, coradas com safranina 1% e montadas em lâminas com glicerina 50% (Kraus & Arduim, 1997). As lâminas foram fotografadas em microscópio Olympus modelo BX 60 acoplado a câmera digital Canon A630. As fotomicrografias foram avaliadas no software para análise de imagens – “Image tool” versão 3.0 (Wilcox et al., 2002). A classificação dos tricomas foi feita com base na presença ou na ausência de glândulas na extremidade apical do tricoma e também no comprimento do tricoma e no tipo de glândula (Luckwill, 1943).

De posse dos valores médios, foi realizada uma análise de correlação de Pearson entre o teor de acilaçúcar e as densidades de tricomas foliares nas duas faces foliares (abaxial e adaxial). A significância da correlação foi calculada pelos testes t e Mantel, com 1.000 permutações (Mantel, 1967). As análises foram realizadas com o auxílio do programa GENES (Cruz, 2007).

RESULTADOS E DISCUSSÃO

No primeiro ensaio, foram selecionadas 15 plantas com alto teor de acilacúcar, sendo 9 da população BPX-433 e 6 da população BPX-443. Na BPX-433, o teor de AA variou de 21,53 a 27,18 nmol cm⁻² (média de 24,32 nmol cm⁻²), enquanto na BPX-443 o teor de AA variou de 22,42 a 26,68 nmol cm⁻², com média de 24,13 nmol cm⁻². O acesso *S. pennellii* 'LA-716' apresentou o maior teor de AA (52,41 nmol cm⁻²) entre todos os genótipos avaliados (selecionados e testemunhas). Como esperado, a linhagem TOM-684 apresentou o menor teor de acilacúcar (6,28 nmol cm⁻²) (Tabelas 1 e 2).

Os tricomas glandulares do tipo IV foram observados apenas na população BPX-443, porém, apresentando baixa densidade (em média, 22 tricomas cm⁻² em cada uma das faces foliares) e no acesso LA-716, utilizado como testemunha. Neste último acesso, observou-se um número médio de tricomas do tipo IV de 5.420 e 7.271 tricomas cm⁻², nas faces abaxial e adaxial, respectivamente, tendo sido este o único tipo de tricoma observado (Tabelas 1 e 2), resultado este que corrobora aqueles obtidos por Toscano et al. (2001), os quais também observaram a presença somente do tricoma glandular tipo IV no acesso LA-716 avaliado.

Em relação aos tricomas glandulares do tipo VI, foi observada a sua presença nas duas populações avaliadas nas duas faces foliares. Na população BPX-433, obtiveram-se, na face abaxial das plantas com alto teor de acilacúcar, contagens médias de 117 tricomas cm⁻² e, na face adaxial, de 73 tricomas cm⁻² (Tabelas 1 e 2). Na BPX-443, plantas com alto teor de acilacúcar apresentaram 176 e 88 tricomas cm⁻², respectivamente, nas faces adaxial e abaxial. Densidades semelhantes de tricomas do tipo VI foram encontradas na face abaxial tanto da testemunha TOM-687 (alto teor de AA) quanto na testemunha TOM-684 (baixo

teor de AA), enquanto apenas TOM-684 apresentou tricomas do tipo VI na face adaxial (Tabelas 1 e 2).

De maneira geral, os tricomas do tipo VII foram mais abundantes nas duas populações avaliadas, quando comparados aos outros dois tipos (IV e VI). As densidades de tricomas do tipo VII encontrados em BPX-433 e BPX-443 foram, na face abaxial, 264 e 220 tricomas cm^{-2} , respectivamente, enquanto na face adaxial foram de 1.380 e 1.101 tricomas cm^{-2} , indicando que esses tricomas ocorrem especialmente na face adaxial dos folíolos, nas duas populações analisadas. Nas linhagens TOM-684 (baixo teor de AA) e TOM-687 (alto teor de AA) também foram encontrados os tricomas do tipo VII nas duas faces foliares: na face abaxial, as densidades encontradas foram semelhantes em magnitude (925 e 793 tricomas cm^{-2} , respectivamente), enquanto, na face adaxial, as contagens encontradas em TOM-684 (132 tricomas cm^{-2}), linhagem com baixo teor de acilaçúcar, foram substancialmente menores que as encontradas em TOM-687 (1057 tricomas cm^{-2}), linhagem com alto teor de acilaçúcar. A magnitude é semelhante às encontradas nas plantas de BPX-433 e BPX-443, selecionadas para alto teor de acilaçúcar (Tabelas 1 e 2). Contudo, a ausência de tricomas do tipo VII em ambas as faces foliares de LA-716 (acesso com maior teor de AA) parece indicar a falta de associação entre tricomas do tipo VII e o teor de acilaçúcar (Tabelas 1 e 2).

Liedl et al. (1995) sugerem que os acilaçúcares constituem os exsudatos dos tricomas glandulares do tipo IV em *S. pennellii*. Estudos indicam também que a seleção para alto teor de acilaçúcar pode constituir um eficiente critério de seleção indireta para resistência a um amplo espectro de artrópodes-praga nesta cultura (Resende, 2003; Resende et al., 2006; Maciel et al., 2011). No entanto, com base nos dados apresentados, não foi possível observar nenhuma correlação entre tricomas foliares e o alto teor de acilaçúcar (Tabelas 1 e 2), sugerindo que

a contagem da densidade de tricomas não é um critério eficiente de seleção indireta para resistência a pragas, considerando este aleloquímico.

A resistência relacionada a altas densidades de tricomas glandulares do tipo IV no acesso *S. pennellii* 'LA-716', com alto teor de acilaçúcar (Tabelas 1 e 2), poderia sugerir uma possível associação entre altos teores de acilaçúcares e altas densidades deste tipo de tricoma, a exemplo do que fizeram Goffreda et al. (1989). Para estes autores, os acilaçúcares constituem o exsudato dos tricomas do tipo IV. Contudo, deve-se ressaltar o fato de que estes autores analisaram a presença de acilaçúcares associados à tricomas do tipo IV apenas em acessos selvagens de *S. pennellii*, e não em plantas com alto teor de acilaçúcar selecionadas a partir de cruzamentos envolvendo *S. pennellii* 'LA-716', mas já com características típicas de *S. lycopersicum*, como é o caso das plantas das populações BPX-433 e BPX-443.

A fim de validar os resultados obtidos no primeiro ensaio, foi realizado um segundo ensaio, incluindo, desta vez, na avaliação, plantas selecionadas com altos e com baixos teores de acilaçúcares de duas outras populações (F₂) segregantes de tomateiro. Foram selecionadas 20 plantas com alto teor de acilaçúcar e 16 plantas com baixo teor de acilaçúcar da população F₂ (TOM-687 x TOM-707). Da população F₂ (TOM-687 x BPX-408B-02-BULK) foram selecionadas 21 plantas com alto teor de acilaçúcar e 15 plantas com baixo teor de acilaçúcar.

As plantas selecionadas da população F₂ (TOM-687 x TOM-707) apresentaram teores de acilaçúcar entre 24,90 e 46,05 nmol cm⁻² (média de 29,41 nmol cm⁻²), para as plantas com alto teor de acilaçúcar e entre 4,82 e 10,54 nmol cm⁻² (média de 8,70 nmol cm⁻²), para as plantas com baixo teor de acilaçúcar. Na F₂ (TOM-687 x BPX-408B-02-Bulk), os teores de acilaçúcares variaram de 25,79 a 35,06 nmol cm⁻² (média de 28,07 nmol cm⁻²) e de 8,06 a 10,98

nmol cm⁻² (média de 9,78 nmol cm⁻²), para as plantas com alto e baixo teor de acilaçúcar, respectivamente (Tabelas 3 e 4).

As plantas selecionadas para baixos teores de acilaçúcares das duas populações, juntamente com as linhagens com baixos teores deste aleloquímico (TOM-684, TOM-584, TOM-707 e BPX408B-02 Bulk), situaram-se no grupo dos genótipos que apresentaram os mais baixos teores de acilaçúcares (entre 4,82 a 13,84 nmol cm⁻²) (Tabelas 3 e 4).

Por outro lado, as plantas selecionadas para altos teores de acilaçúcares das populações F₂ (TOM-687 x TOM-707) e F₂ (TOM-687 x BPX-408B-02-Bulk) apresentaram, juntamente com as testemunhas com alto teor de acilaçúcar (TOM-687 e TOM-688), os maiores teores deste aleloquímico (Tabelas 3 e 4). As amplitudes de variação encontradas nestes genótipos demonstram que, para todas as plantas analisadas, os teores de acilaçúcares encontrados nos genótipos com alto teor de acilaçúcar foram superiores aos encontrados nos genótipos com baixo teor.

Tricomas glandulares do tipo IV não foram encontrados em nenhum dos tratamentos analisados (Tabelas 3 e 4), quaisquer que tivessem sido os níveis de acilaçúcares neles encontrados. Tricomas do tipo VI foram observados em contagens também nulas ou, no caso da face abaxial da linhagem TOM-688 (alto teor de AA), em baixas contagens médias (39 tricomas cm⁻²). Tricomas do tipo VII foram encontrados, em baixas densidades, nas faces abaxial e adaxial, tanto em plantas com alto teor quanto em plantas com baixo teor de acilaçúcar nas populações F₂ (TOM-687 x TOM-707) e F₂ (TOM-687 x BPX-408B-02-Bulk), e em baixas ou nulas densidades, tanto nas testemunhas com alto teor de acilaçúcar (TOM-687 e TOM-688) quanto nas testemunhas com baixos teores (TOM-684, TOM-707, TOM-584 e BPX-408B-02-Bulk) (Tabelas 3 e 4). Tricomas não glandulares apresentaram-se em altas densidades (≥ 1.388 tricomas

cm⁻² na face abaxial, e ≥ 1.189 tricomas cm⁻² na face adaxial) em todos os tratamentos, independentemente dos níveis de acilaçúcares (Tabelas 3 e 4).

Também no segundo ensaio, a exemplo do que ocorreu no primeiro (Tabelas 1 e 2), as correlações estimadas entre os teores de acilaçúcares e as densidades de tricomas, fosse eles glandulares dos tipos IV, VI e VII, ou fosse, não glandulares, foram não significativas (Tabelas 3 e 4). Não se detectaram, pois, associações entre tricomas glandulares e teores de acilaçúcares. Esta associação entre altos teores de acilaçúcares e altas densidades de tricomas glandulares foi relatada, em *Solanum pennellii*, por Fobes et al. (1985) e Goffreda et al. (1989), mas não se confirmou quando se compararam genótipos com alto e baixo teor de acilaçúcar, obtidos de populações de tomateiro cultivado *S. lycopersicum*, como BPX-433, BPX-443, F₂ (TOM-687 x TOM-707) e F₂ (TOM-687 x BPX-408B-02-Bulk), estudadas no presente trabalho. Gonçalves (2006) avaliou genótipos de tomateiro com níveis contrastantes de acilaçúcares obtidos de uma mesma população segregante de tomateiro, geração F₂ do terceiro retrocruzamento para *S. lycopersicum* a partir do cruzamento inicial com *S. pennellii* 'LA-716'. Embora tenha notado nítida associação entre altos níveis de acilaçúcares e a repelência a ácaros do gênero *Tetranychus*, o autor também não encontrou associação entre teores de acilaçúcares e densidades de tricomas glandulares, resultados estes que concordam com os obtidos no presente estudo.

Dessa forma, embora a resistência a pragas em tomateiro mediada por acilaçúcares seja bem documentada (Saeidi et al., 2007; Pereira et al., 2008; Silva et al., 2009; Gonçalves Neto et al., 2010 Maciel et al., 2011), há evidências de que, pelo menos em genótipos de *S. lycopersicum* ricos em acilaçúcares e derivados remotamente de cruzamentos com *S. pennellii* 'LA-716', estes altos teores de acilaçúcares não estão associados à presença de tricomas glandulares. Uma hipótese que ainda está por ser testada é a de que os acilaçúcares estejam

presentes em outras estruturas da planta que não os tricomas glandulares, como, por exemplo, as células da epiderme foliar.

A não associação entre maiores teores de acilglicocidos e maiores densidades de tricomas glandulares, encontrada neste trabalho, bem como no de Gonçalves (2006), contrasta com o que ocorre em genótipos de tomateiro cuja resistência a pragas é mediada por outros aleloquímicos. Em tomateiros *S. lycopersicum* oriundos de retrocruzamento a partir do cruzamento interespecífico inicial *S. lycopersicum* x *S. habrochaites* var. *hirsutum* PI-127826 (um acesso rico no sesquiterpeno zingibereno), altos teores de zingibereno mostraram-se associados a resistência a pragas e também associados a maiores densidades de tricomas glandulares (Gonçalves et al., 2006). Similarmente, em tomateiros oriundos de retrocruzamento a partir do cruzamento interespecífico inicial *S. lycopersicum* x *S. habrochaites* var. *glabratum* PI-134417 (um acesso rico em metil-cetonas), altos teores de metil-cetonas mostraram-se associados não somente a resistência a pragas, mas também a maiores densidades de tricomas glandulares (Oliveira et al., 2012).

Em tomateiro cuja resistência a pragas é mediada por zingibereno ou por metil-cetonas, torna-se, pois, possível utilizar a seleção para maiores densidades de tricomas glandulares como critério de seleção indireta para resistência a pragas (Muigai et al., 2003; Maluf et al., 2007; Oliveira et al., 2012). No entanto, em tomateiros cuja resistência é mediada por acilglicocidos derivados de *S. pennellii*, a seleção de plantas com maiores densidades de tricomas foliares não é um critério seguro de seleção indireta para resistência a pragas.

CONCLUSÕES

1. Em tomateiros *S. lycopersicum* oriundos de retrocruzamento a partir do cruzamento interespecífico inicial *S. lycopersicum* x *S. pennellii* 'LA-716', não há associação entre alto teor foliar de acilaçúcares e a presença de maiores densidades de tricomas, sejam eles glandulares ou não.
2. A seleção de plantas com maiores densidades de tricomas foliares não é um critério seguro de seleção indireta para resistência a pragas mediada por acilaçúcares.

AGRADECIMENTOS

A Capes, à Fapemig e ao CNPq, pelo apoio financeiro e pela concessão de bolsas de estudo. À Universidade Federal de Lavras e à HortiAgro Sementes S.A., pelo apoio financeiro e pelo espaço cedido.

REFERÊNCIAS

BALDIN, E. L. L.; VENDRAMIM, J. D.; LOURENÇÃO, A. L. Resistência de genótipos de tomateiro à mosca-branca *Bemisia tabaci* (Gennadius) biótipo B (Hemiptera: Aleyrodidae). *Neotropical Entomology*, vol. 34, p. 435-441, 2005.

LIEDL, B.E.; LAWSON, D.W.; WHITE, K.K.; SHAPIRO, J.A.; COHEN, D.E.; CARSON, W.G.; TRUMBLE, J.T.; MUTSCHLER, M.A. Acylsugars of wild tomato *Lycopersicon pennellii* alters settling and reduces oviposition of *Bemisia argentifolii* (Homóptera: Aleyrodidae). *Journal of Economic Entomology*, Maryland, v. 88, n. 3, p. 742-748, June 1995.

CRUZ, C.D. **Programa genes**. Aplicativo computacional em genética e estatística (versão windows). Universidade Federal de Viçosa (UFV). 2007. 648p.

FANCELLI, M.; VENDRAMIM, J.D.; FRIGUETTO, R.T.S.; LOURENÇÃO, A.L. Exsudato glandular de genótipos de tomateiro e desenvolvimento de *Bemisia tabaci* (Genn.) (Sternorrhyncha: Aleyrodidae) biótipo B. *Neotropical Entomology*, vol.34, n.4, p.659-665, 2005.

FOBES, J.F.; MUDD, J.B.; MARSDEN, M.P.F. Epicuticular lipid accumulation on the leaves of *Lycopersicon pennellii* (Corr.) D'Arcy e *Lycopersicon esculentum* Mill. *Plant Physiology*, vol.77, p.567-570, 1985.

GOFFREDA, J. C.; MUTSHLER, M. A.; AVÉ, D. A.; TINGEY, W. M.; STEFFENS, J. C. Aphid deterrence by glucose esters in glandular trichome exudate of wild tomato *Lycopersicon pennellii*. *Journal of Chemical Ecology*, vol.15, p. 2135-2147, 1989.

GONÇALVES, L.D. **Herança do teor de acilaçúcares em genótipos de tomateiro e sua relação com tricomas foliares e repelência ao ácaro *Tetranychus evansi***. 2006. 85p. (Tese – Doutorado em Fitotecnia) – Universidade Federal de Lavras, Lavras.

GONÇALVES NETO, A.C.; SILVA, V.F.; MALUF, W.R.; MACIEL, G.M.; NÍZIO, D.A.C; LUIZ AA GOMES, L.A.A.; AZEVEDO, S.M. Resistência à traça-do-tomateiro em plantas com altos teores de acilaçúcares nas folhas. **Horticultura Brasileira**, vol.28, n.2, p.203-208, 2010.

GONÇALVES, L.D.; MALUF, W. R.; CARDOSO, M. G.; RESENDE, J. T. V.; CASTRO, E. M.; SANTOS, N.M.; NASCIMENTO, I. R.; FARIA, M. F. Relação entre zingibereno, tricomas foliares e repelência de tomateiros a *Tetranychus evansi*.

Pesquisa Agropecuária Brasileira, vol.41, p.267-273, 2006.

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

LEITE, G.L.D. Resistência de tomates a pragas. **Unimontes Científica**, vol. 6, n. 2, 2004.

LUCKWILL, L.C. **The genus *Lycopersicon*: an historical, biological, and taxonomic survey of the wild and cultivated tomatoes**. Aberdeen: Aberdeen University Press, 1943. 44p.

MACIEL, G.M.; MALUF, W.R.; SILVA, V.F.; GONÇALVES NETO, A.C.; GOMES, L.A.A. Híbridos pré-comerciais resistentes a *Tuta absoluta* obtidos de linhagem de tomateiro rica em acilaçúcares. **Horticultura Brasileira**, v.29, p.151-156, 2011.

MALUF, W.R.; MACIEL, G.M.; GOMES, L.A.A.; CARDOSO, M.G.; GONÇALVES, L.D.; SILVA, EC.; KNAPP, M. Broad-spectrum Arthropod Resistance in Hybrids between High- and Low-Acylsugar Tomato Lines. **Crop Science**, v.50, p.439-450, 2010.

MALUF, W. R.; INOUE, I. F.; FERREIRA, R. P. D.; GOMES, L. A. A.; CASTRO, E. M.; CARDOSO, M. G. Higher glandular trichome density in tomato leaflets and repellence to spider mites. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.42, p. 1227-1235, 2007.

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

MOMOTAZ, A.; SCOTT, J.W.; SCHUSTER, D.J. Identification of Quantitative Trait Loci Conferring Resistance to *Bemisia tabaci* in an F2 Population of *Solanum lycopersicum* × *Solanum habrochaites* Accession LA1777. **Journal of the American Society for Horticultural Science**, vol.135, n.2, p.134–142, 2010.

MUIGAI, S.G.; BASSETT, M.J.; SCHUSTER, D.J.; SCOTT, J.W. Greenhouse and field screening of wild *Lycopersicon* germplasm for resistance to the whitefly *Bemisia argentifolii*. **Phytoparasitica**, vol.31, p.1-12, 2003.

OLIVEIRA, C. M.; ANDRADE JÚNIOR, V. C.; MALUF, W. R.; NEIVA, I. P.; MACIEL, G. M. Resistance of tomato strains to the moth *Tuta absoluta* imparted by allelochemicals and trichome density. **Ciência e Agrotecnologia**, v.36, p.45-52, 2012.

ORIANI, M, A. G.; VENDRAMIM, J. D. Influence of Trichomes on trtractiveness and Ovipositional Preference of *Bemisia tabaci* (Genn.) B Biotype (Hemiptera: Aleyrodidae) on Tomato Genotypes. *Neotropical Entomology*, v.39, p.1002-1007, 2010.

PEREIRA, G.V.N.; MALUF, W.R.; GONÇALVES, L.D.; NASCIMENTO, I.R. do; GOMES, L.A.A.; LICURSI, V. Seleção para alto teor de açúcares em genótipos de tomateiro e sua relação com a resistência ao ácaro-vermelho (*Tetranychus evansi*) e à traça (*Tuta absoluta*). **Ciência e Agrotecnologia**, v.32, p.996-1004, 2008.

RESENDE, J. T. V. **Resistência a artrópodos-pragas, mediada por açúcares em tomateiros obtidos do cruzamento interespecífico de *Lycopersicon esculentum* Mill ‘TOM-584’ x *L. Pennellii* ‘LA-716’**. 2003. 91 p. Tese (Doutorado em Fitotecnia) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, MG.

RESENDE, J.T.V.; CARDOSO, M.G.; MALUF, W.R.; SANTOS, C.D.; GONÇALVES, L.D.; RESENDE, L.V.; NAVES, F.O. Método colorimétrico para quantificação de acilacúcar em genótipos de tomateiro. **Ciência e Agrotecnologia**, vol.26, p.1204-1208, 2002.

RESENDE, J.T.V.; MALUF, W.R.; FARIA, M.V.; PFANN, A.Z.; NASCIMENTO, I.R. Acylsugars in tomato leaflets confer resistance to the South American tomato pinworm, *Tuta absoluta* Meyr. **Scientia agricola**, vol. 63, n.1, 2006.

RESENDE, J. T. V.; MALUF, W. R.; CARDOSO, M. G. ; FARIA, M. V.; GONCALVES, L. D.; NASCIMENTO, I. R. Resistance of tomato genotypes with high level of acylsugars to *Tetranychus evansi* Baker & Pritchard. **Scientia Agricola**, v.65, p.31-35, 2008.

SAEIDI, Z.; MALLIK, B.; KULKARNI, R.S. Inheritance of glandular trichomes and two-spotted spider mite resistance in cross *Lycopersicon esculentum* 'Nandi' and *L. pennellii* 'LA2963'. **Euphytica**, vol.154, p.231-238, 2007.

SILVA, V. F.; MALUF, W. R.; CARDOSO, M. G.; GONÇALVES-NETO, A. C.; MACIEL, G. M.; NÍZIO, D. A. C.; SILVA, V. A. Resistência mediada por aleloquímicos de genótipos de tomateiro à mosca-branca e ao ácaro-rajado. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.44, p.1262-1269, 2009.

TOSCANO, L.C.; BOIÇA JÚNIOR, A.L.; SANTOS, J.M.; ALMEIDA, J.B.S.A. Tipos de tricomas em genótipos de *Lycopersicon*. **Horticultura Brasileira**, v.19, p.204-206, 2001.

WILCOX, D.; DOVE, B.; MCDAVID, D.; GREER, D. **UTHSCSA Image Tool 3.0**. San Antonio, TX: UTHSCSA, 2002.

Tabela 1. Valores médios e amplitudes do teor de acilaçúcar (AA), número de tricomas glandulares e não glandulares na superfície abaxial dos genótipos de tomateiro selecionados para altos teores de AA nas populações BPX-433 e BPX-443 (Ensaio I), Lavras, MG, 2012.

Genótipos	Amostra	Teor de acilaçúcar (nmol cm ⁻²)	Médias e amplitudes ^(a)			
			Tricomas cm ⁻²			Não glandulares
			Tipo IV	Glandulares		
			Tipo VI	Tipo VII		
BPX-433 (seleção para alto teor de AA)	9 plantas selecionadas	24,32 (21,53-27,18)	0 (0-0)	117 (0-396)	264 (0-661)	12250 (7271-18244)
BPX-443 (seleção para alto teor de AA)	6 plantas selecionadas	24,13 (22,42-26,68)	22 (0-132)	88 (0-264)	220 (0-396)	10205 (8461-11898)
TOM-684 (baixo AA)	1 planta	6,28 (3,43-8,32)	0 (0-0)	264 (0-1189)	925 (0-8328)	11634 (8328-15467)
TOM-687 (alto AA)	1 planta	19,88 (16,32-25,21)	0 (0-0)	264 (0-1189)	793 (0-1189)	14806 (10708-21416)
LA-716 (acesso selvagem com alto AA)	1 planta	52,41 (39,57-69,68)	5420 (3569-7138)	0 (0-0)	0 (0-0)	0 (0-0)
Coeficiente de correlação (r) com o acilaçúcar (AA)			-0,10ns	0,35ns	0,20ns	0,16ns

^(a) Números em negrito e não acompanhados de parênteses são valores médios; números em itálico e entre parênteses representam as amplitudes de variação entre diferentes plantas. ns (não significativo); * e ** (significativo, a 5% e 1% de probabilidade, respectivamente, pelo teste t); + e ++ (significativo, a 5% e a 1% de probabilidade, respectivamente, pelo teste de Mantel baseado em 1.000 permutações).

Tabela 2. Valores médios e amplitudes do teor de acilaçúcar (AA), número de tricomas glandulares e não glandulares na superfície adaxial dos genótipos de tomateiro selecionados para altos teores de AA nas populações BPX-433 e BPX-443 (Ensaio I), Lavras, MG, 2012.

Genótipos	Amostra	Teor de acilaçúcar (nmol cm ⁻²)	Médias e amplitudes ^(a)			
			Tricomas cm ⁻²			Não glandulares
			Glandulares			
			Tipo IV	Tipo VI	Tipo VII	
BPX-433 (seleção para alto teor de AA)	9 plantas selecionadas	24,32 (21,53-27,18)	0 (0-0)	73 (0-264)	1380 (793-2379)	4832 (2776-7006)
BPX-443 (seleção para alto teor de AA)	6 plantas selecionadas	24,13 (22,42-26,68)	22 (0-132)	176 (0-396)	1101 (528-1586)	5023 (4098-6081)
TOM-684 (baixo AA)	1 plantas	6,28 (3,43-8,32)	0 (0-0)	0 (0-0)	132 (0-1189)	5420 (3569-7138)
TOM-687 (alto AA)	1 plantas	19,88 (16,32-25,21)	0 (0-0)	264 (0-1189)	1057 (0-2379)	6345 (3569-10708)
LA-716 (acesso selvagem com alto AA)	1 plantas	52,41 (39,57-69,68)	7271 (4759-11898)	0 (0-0)	0 (0-0)	0 (0-0)
Coeficiente de correlação (r) com o acilaçúcar (AA)			0,35ns	0,02ns	0,33ns	0,22ns

^(a) Números em negrito e não acompanhados de parênteses são valores médios; números em itálico e entre parênteses representam as amplitudes de variação entre diferentes plantas. ns (não significativo); * e ** (significativo a 5% e a 1% de probabilidade, respectivamente pelo teste t); + e ++ (significativo a 5% e a 1% de probabilidade, respectivamente, pelo teste de Mantel baseado em 1.000 permutações).

Tabela 3. Valores médios e amplitudes do teor de acilaçúcar (AA), número de tricomas glandulares e não glandulares na superfície abaxial dos genótipos de tomateiro selecionados para altos e baixos teores de acilaçúcar. Lavras, MG, 2012.

Genótipos	Amostra	Médias e amplitudes ^(a)				
		Teor de acilaçúcar (nmol cm ⁻²)	Tricomas cm ⁻²			Não glandulares
			Glandulares			
			Tipo IV	Tipo VI	Tipo VII	
F ₂ (TOM-687 x TOM-707) (seleção para alto teor de AA)	20 plantas selecionadas	29,41 (24,90-46,05)	0 (0-0)	0 (0-0)	9 (0-198)	6012 (4362-8328)
F ₂ (TOM-687 x TOM-707) (seleção para baixo teor de AA)	16 plantas selecionadas	8,70 (4,82-10,54)	0 (0-0)	0 (0-0)	37 (0-198)	5887 (3371-8328)
F ₂ (TOM-687 x BPX-408B-02-Bulk) (seleção para alto teor de AA)	21 plantas selecionadas	28,07 (25,79-35,06)	0 (0-0)	0 (0-0)	18 (0-198)	6326 (2776-10509)
F ₂ (TOM-687 x BPX-408B-02-Bulk) (seleção para baixo teor de AA)	15 plantas selecionadas	9,78 (8,06-10,98)	0 (0-0)	0 (0-0)	26 (0-198)	6239 (1388-10113)
TOM-688 (alto AA)	5 plantas	17,08 (15,43-19,56)	0 (0-0)	39 (0-198)	0 (0-0)	7614 (6742-8526)
TOM-687 (alto AA)	5 plantas	17,78 (15,81-20,20)	0 (0-0)	0 (0-0)	39 (0-198)	6107 (4759-8725)
TOM-684 (baixo AA)	5 plantas	10,98 (7,55-13,40)	0 (0-0)	0 (0-0)	0 (0-0)	5235 (3966-5750)

“Tabela 3, conclusão”

TOM-707 (baixo AA)	5 plantas	10,29 <i>(8,13-13,72)</i>	0 <i>(0-0)</i>	0 <i>(0-0)</i>	79 <i>(0-396)</i>	3371 <i>(2181-4362)</i>
TOM-584 (baixo AA)	5 plantas	11,75 <i>(10,03-13,84)</i>	0 <i>(0-0)</i>	0 <i>(0-0)</i>	0 <i>(0-0)</i>	5393 <i>(3767-7733)</i>
BPX-408B-02-Bulk (baixo AA)	5 plantas	9,78 <i>(8,32-13,59)</i>	0 <i>(0-0)</i>	0 <i>(0-0)</i>	0 <i>(0-0)</i>	5076 <i>(3172-6742)</i>
Coeficiente de correlação (r) com o acilaçúcar (AA)			0ns	0,07ns	-0,14ns	0,04ns

^(a) Números em negrito e não acompanhados de parênteses são valores médios; números em itálico e entre parênteses representam as amplitudes de variação entre diferentes plantas. ns (não significativo); * e ** (significativo a 5% e a 1% de probabilidade, respectivamente, pelo teste t); ⁺ e ⁺⁺ (significativo a 5% e a 1% de probabilidade, respectivamente, pelo teste de Mantel baseado em 1.000 permutações);

Tabela 4. Valores médios e amplitudes do teor de acilaçúcar (AA), número de tricomas glandulares e não glandulares na superfície adaxial dos genótipos de tomateiro selecionados para altos e baixos teores de acilaçúcar. Lavras, MG, 2012.

Genótipos	Amostra	Médias e amplitudes ^(a)				
		Teor de acilaçúcar (nmol cm ⁻²)	Tricomas cm ⁻²			Não glandulares
			Glandulares			
			Tipo IV	Tipo VI	Tipo VII	
F ₂ (TOM-687 x TOM-707) (seleção para alto teor de AA)	20 plantas selecionadas	29,41 (24,90-46,05)	0 (0-0)	0 (0-0)	128 (0-594)	2637 (1388-5155)
F ₂ (TOM-687 x TOM-707) (seleção para baixo teor de AA)	16 plantas selecionadas	8,70 (4,82-10,54)	0 (0-0)	0 (0-0)	74 (0-198)	2379 (1388-3767)
F ₂ (TOM-687 x BPX-408B-02-Bulk) (seleção para alto teor de AA)	21 plantas selecionadas	28,07 (25,79-35,06)	0 (0-0)	0 (0-0)	84 (0-594)	3135 (1388-8328)
F ₂ (TOM-687 x BPX-408B-02-Bulk) (seleção para baixo teor de AA)	15 plantas selecionadas	9,78 (8,06-10,98)	0 (0-0)	0 (0-0)	52 (0-198)	2710 (1388-7337)
TOM-688 (alto AA)	5 plantas	17,08 (15,43-19,56)	0 (0-0)	0 (0-0)	0 (0-0)	4798 (4164-5354)
TOM-687 (alto AA)	5 plantas	17,78 (15,81-20,20)	0 (0-0)	0 (0-0)	79 (0-198)	3291 (1586-4164)
TOM-684 (baixo AA)	5 plantas	10,98 (7,55-13,40)	0 (0-0)	0 (0-0)	0 (0-0)	3807 (3172-4560)
TOM-707 (baixo AA)	5 plantas	10,29 (8,13-13,72)	0 (0-0)	0 (0-0)	0 (0-0)	2498 (1189-4164)

“ Tabela 4, conclusão”

TOM-584 (baixo AA)	5 plantas	11,75 <i>(10,03-13,84)</i>	0 <i>(0-0)</i>	0 <i>(0-0)</i>	79 <i>(0-396)</i>	3133 <i>(1784-3966)</i>
BPX-408B-02-Bulk (baixo AA)	5 plantas	9,78 <i>(8,32-13,59)</i>	0 <i>(0-0)</i>	0 <i>(0-0)</i>	79 <i>(0-396)</i>	4798 <i>(2577-11104)</i>
Coeficiente de correlação (r) com o acilaçúcar (AA)			0ns	0ns	0,12ns	-0,09ns

^(a) Números em negrito e não acompanhados de parênteses são valores médios; números em itálico e entre parênteses representam as amplitudes de variação entre diferentes plantas. ns (não significativo); * e ** (significativo a 5% e a 1% de probabilidade, respectivamente pelo teste t); + e ++ (significativo a 5% e a 1% de probabilidade, respectivamente, pelo teste de Mantel baseado em 1.000 permutações).