



Reseña bibliográfica

RESISTENCIA A INSECTOS EN TOMATE (*Solanum* spp.)

Review

Insect resistance in tomato (*Solanum* spp.).

Marta Álvarez Gil✉

ABSTRACT. Most tomato cultivars are susceptible to a wide range of arthropod pests, which can cause significant losses, including complete destruction of the crop. The use of chemicals has had a negative impact on the environment, which has led the scientific community to assess the genetic resistance as a key element in the Integrated Pest Management (IPM) as a more durable and safe. Few results of genetic resistance to insects in the wild species of the genus *Solanum* and in particular, its introgression into cultivated tomato. This paper compiles the main findings regarding genetic resistances possessing wild species, which have been associated, in most cases, to the presence of glandular trichomes and the type of substance they store: type trichomes IV and VI present in *S. habrochaites* S. Knapp & D.M Spooner and type IV glandular trichomes present in *S. pennellii* Correll and *S. pimpinellifolium* L. Besides the physical effect that could exercise the trichomes on insect behavior, the resistances are based primarily on the effect of antibiotic and antixenótico reserve compounds in trichomes. The three main groups of allelochemicals associated with these resistances are methylketones, sesquiterpenes and acilazúcares. In this paper we report the main sources of resistance to insect pests have been found in wild *Solanum* species. It also discusses the limitations and perspectives of introgression of insect resistance in tomato.

RESUMEN. La mayoría de los cultivares de tomate son susceptibles a una variedad amplia de plagas de artrópodos, las que ocasionan pérdidas cuantiosas, incluida la devastación del cultivo. La comunidad científica valora la resistencia genética como un elemento clave en el Manejo Integrado de Plagas (MIP), como una vía más duradera e inocua con el ambiente. Son escasos los resultados obtenidos en el estudio de la resistencia genética a insectos en las especies silvestres del género *Solanum* y, en particular, su introgresión al tomate cultivado. En este trabajo se muestran los principales resultados en cuanto a las resistencias genéticas que poseen las especies silvestres, asociadas, en su mayoría, a la presencia de tricomas glandulares y al tipo de sustancia que estos almacenan: tricomas glandulares tipo IV y VI, presentes en *S. habrochaites* S. Knapp & D.M Spooner y tricomas glandulares tipo IV presentes en *S. pennellii* Correll y *S. pimpinellifolium* L. Además del efecto físico que pudieran ejercer los tricomas sobre la conducta de los insectos, las resistencias se basan, fundamentalmente, en el efecto antibiótico y antixenótico que provocan los compuestos almacenados en estos. Los tres grupos principales de aleloquímicos asociados a estas resistencias son las metilcetonas, los sesquiterpenos y los acilazúcares. En este trabajo, además de informar las principales fuentes de resistencia a plagas de insectos que se han encontrado en las especies silvestres de *Solanum*, se discuten las limitaciones y perspectivas de la introgresión de la resistencia a insectos en el tomate.

Key words: trichomes, antibiosis, antixenosis, pests, breeding

Palabras clave: tricomas, antibiosis, antixenosis, plagas, mejora genética

INTRODUCCIÓN

El tomate cultivado (*Solanum lycopersicum* L.) es una de las hortalizas de mayor importancia

para la alimentación humana, ya sea para consumir en fresco o procesado industrialmente. Es el segundo cultivo vegetal (después de la papa) de mayor consumo y el más popular como cultivo de jardín en el mundo (1).

A pesar de la gran cantidad de cultivares que se ha generado y comercializado de esta especie,

la mayoría es susceptible a una variedad amplia de plagas de artrópodos, capaces de ocasionar pérdidas cuantiosas, incluida la devastación completa del cultivo (2).

La comunidad de artrópodos asociados a plagas en el tomate es amplia. Comprende numerosas especies de áfidos, moscas blancas, trips, lepidópteros,

Instituto Nacional de Ciencias Agrícolas (INCA), gaveta postal 1, San José de las Lajas, Mayabeque, Cuba, CP 32700.

✉ malvarez@inca.edu.cu

coleópteros, dípteros y algunas especies de ácaros (3, 4).

Esto exige, frecuentemente, el empleo de productos químicos con un impacto negativo sobre el ambiente (5), la aparición de poblaciones resistentes del insecto, nuevas plagas y desequilibrios biológicos que afectan al hombre y a los enemigos naturales del insecto plaga (6).

En la actualidad, se ha incentivado la creación de formas alternativas de control, el biológico, con menor perjuicio que el químico para el medio ambiente, ya que utiliza organismos patógenos o depredadores del insecto y plantas insecticidas; no obstante, a pesar de ejemplos de control efectivo por esta vía, en ocasiones, no es efectivo. Otra estrategia para el control de las plagas sería el empleo de cultivares resistentes, por su durabilidad e inocuidad. Esta ha estado limitada porque la mayoría de los cultivares no poseen un alto nivel de resistencia como para permitir una reducción significativa de químicos, disponiéndose de muy pocos cultivares comerciales con resistencia específica a insectos (3).

En la agricultura moderna, la resistencia de la planta huésped (HPR, del inglés host plant resistance) se incorpora al manejo integrado de plagas, MIP (IPM, del inglés, integrated pest management), como un componente integral de un programa para la regulación de plagas de artrópodos. Además de los beneficios ecológicos que ello implica, el empleo de cultivares resistentes a artrópodos es ventajoso para el productor porque el costo para el control de la plaga está implícito en el costo de la semilla (11). Para lograr avances en la obtención de cultivares resistentes a artrópodos e integrar estos en los programas de manejo integrado de plagas, deberá existir una colaboración interdisciplinaria que permita aprovechar las oportunidades que ofrece la genómica de artrópodos

para estos fines y los avances logrados en las investigaciones sobre las bases moleculares de la resistencia a artrópodos (12).

En el tomate, a pesar de la amplia variabilidad genética presente y explotable en las especies silvestres de *Solanum* (7), existen pocos cultivares con resistencia a artrópodos. Han sido informadas como fuentes de resistencia a muchas plagas de artrópodos las especies silvestres relacionadas, fundamentalmente *S. habrochaites* S. Knapp & D.M. Spooner, *S. peruvianum* L. y *S. pennellii* Correll (8). También, algunas resistencias a insectos han sido encontradas en las especies *S. lycopersicum* L., *S. pimpinellifolium* L., *S. cheesmaniae* (L. Riley) Fosberg, *S. chmielewskii* (C.M. Rick, Kesicki, Fobes y M. Holle) D.M. Spooner, G.J. Anderson & R.K. Cansen y *S. chilense* (Dunal) Reiche (9). No obstante, la introgresión de estas resistencias en los cultivares de tomate ha estado limitada por las dificultades en el mantenimiento de los niveles uniformes de infestación necesarias para la selección de la resistencia (10) y otras dificultades implícitas en la introgresión de caracteres complejos, desde especies silvestres hacia el tomate cultivado.

En este trabajo, se presentan algunos elementos fundamentales de la resistencia a insectos en plantas y el caso particular de la resistencia presente en algunas de las especies silvestres de tomate (*Solanum* spp.) y las limitaciones y perspectivas que ofrece para la mejora del tomate, como alternativa de control de plagas.

RESISTENCIA A INSECTOS EN PLANTAS

Continuamente, las plantas se enfrentan a diversos factores del medio ambiente, entre los que se incluyen: fluctuaciones de la temperatura, intensidad de la luz y su calidad, disponibilidad de agua, una amplia gama de virus,

patógenos y animales fitófagos (13). Los fitófagos afectan la integridad de los tejidos vegetales para obtener los nutrientes contenidos en el follaje, las semillas, el polen, el néctar, las raíces o tallos, que necesitan para vivir y reproducirse (14). De forma amplia, la planta deberá protegerse de los múltiples "consumidores" que acuden en busca de alimento, desde varios tipos de herbívoros (mamíferos, caracoles e insectos), hasta los parásitos típicos (insectos, ácaros, hongos y bacterias) o fitopatógenos.

Para protegerse de esa amplia gama de "consumidores" las plantas, de igual forma, han desarrollado una amplia gama de mecanismos. En este epígrafe se referirán aquellos conceptos principales que se relacionan con la resistencia genética de la planta huésped a plagas, algunos, genéricos y aplicables a herbívoros o artrópodos; otros, se refieren, de manera particular, a los insectos.

La respuesta de las plantas a los herbívoros es compleja. Los genes que se activan frente al ataque de los herbívoros están fuertemente correlacionados con el modo de alimentación del herbívoro y el grado de daño sobre el tejido, en el sitio de alimentación (15). Las plantas, durante su evolución, han desarrollado mecanismos de "defensa", esencialmente, factores aleloquímicos o biofísicos responsables de las interacciones incompatibles entre un artrópodo y una planta resistente (12).

Estas "defensas" de las plantas pueden ser directas o indirectas. Las directas son aquellas en que solamente la planta y su "agresor" toman lugar en las interacciones antagónicas (16), incluyen aquellas estructuras de la planta (la dureza del tejido, pubescencia, tricomas glandulares y no glandulares) que sirven de obstáculo al artrópodo. También, aquellos compuestos aleloquímicos contenidos en los tejidos de las plantas que exhiben efectos antialimentarios,

tóxicos, o de repelencia sobre los artrópodos que las atacan, tales como glucósidos cianogénicos, inhibidores de enzimas digestivas, lectinas, glucosinolatos, alcaloides y terpenoides (17, 18).

En las indirectas, en cambio, intervienen otros organismos, predadores foráneos, parasitoides, que liberan a la planta de sus "agresores" (19); consisten en compuestos orgánicos volátiles que son liberados por las plantas, una vez que han sido dañadas por la plaga de artrópodos y estos compuestos pueden atraer a los depredadores y parasitoides naturales del fitófago o repeler la ovoposición de este sobre la planta (20).

Las estrategias de "defensa" directa de las plantas se dividen, artificialmente, en: constitutivas e inducidas, en función de si los mecanismos de defensa de la planta estaban presentes o no antes que ocurriera el contacto de esta con el herbívoro. Ambos tipos de defensa pueden coexistir para impedir la colonización y dificultar la alimentación, el crecimiento, el desarrollo y la fecundidad/fertilidad de los herbívoros (13, 21). Este tipo de "defensa" directa es el que más interesa, desde el punto de vista de la mejora genética de la planta huésped, sobre todo, la combinación efectiva de varios mecanismos constitutivos e inducidos que refuercen la respuesta de la planta frente a la plaga.

Sin embargo, el desarrollo de los mecanismos defensivos tiene un "costo" para la planta, que se podría reflejar en una disminución de su desarrollo vegetativo y reproductivo. En este sentido, la planta deberá balancear las respuestas de "defensa" inducidas y constitutivas, sin sacrificar su viabilidad, longevidad y reproducción (15). Un ejemplo de esto se suele observar, en ocasiones, cuando la planta "atacada" por alguna plaga acorta su ciclo de vida y se reproduce, aunque sea de forma precaria.

Por muchos años, las investigaciones sobre la respuesta defensiva de las plantas ante la presencia de fitopatógenos fue muy pobre y muchos aspectos no eran entendidos (22); sin embargo, en los últimos años se han intensificado las investigaciones relacionadas con el entendimiento de los tipos y mecanismos de defensa de las plantas, en especial, ante los herbívoros artrópodos, pues en la agricultura moderna, la resistencia de la planta huésped es un componente integral en el control de las plagas de artrópodos en los programas de manejo integrado de plagas (MIP) (23).

Es necesario, dado el enfoque de mejora genética de este artículo, definir qué se entiende por planta resistente a artrópodos. Para ello, se han tomado los criterios de C. M. Smith, expuestos en su reciente revisión acerca de las bases moleculares de la resistencia a artrópodos: Resistencia de la planta huésped (HPR, del inglés Host plant resistance) es la suma de las cualidades genéticamente heredadas que posee una planta, de un cultivar o especies, que resulta en que esta sea menos dañada por el artrópodo de la plaga, que aquella planta susceptible que carece de estas cualidades (12). Como se puede apreciar, este autor considera los daños causados por la plaga sobre la planta, en comparación con la planta huésped susceptible, no haciendo referencia a los efectos sobre el artrópodo.

Para que el mejorador pueda evaluar, de forma precisa, los daños ocasionados por la plaga en el huésped, deberá establecer una forma controlada y estandarizada, lo cual es difícil y costo, en el caso de las plagas de insectos. En las primeras etapas, sobre todo, no se podrá limitar, solamente, a la respuesta de las plantas en el campo, bajo libre elección del insecto; pues otros múltiples factores, ajenos a la "defensa" de la planta, podrían estar influyendo

sobre el comportamiento de este. La falta de métodos estandarizados para la evaluación de las fuentes de resistencia y, posteriormente, para las etapas de selección, ha sido, a nuestro juicio, la principal causa de los resultados limitados que se han obtenido en la mejora para la resistencia a plagas en las plantas.

Se ha avanzado más en el estudio de los aleloquímicos asociados a la resistencia en la planta. La importancia de estos aleloquímicos en la "defensa" de las plantas ha sido explicada por algunos autores por los efectos antixenóticos o antibióticos que estos tienen sobre los herbívoros (24).

Los conceptos de antibiosis y antixenosis están claramente definidos. Antibiosis: los efectos adversos que provoca una planta resistente sobre la supervivencia, desarrollo, o fecundidad de un artrópodo. Antixenosis: la reacción de no preferencia del artrópodo por una planta resistente, cuando factores biofísicos o aleloquímicos afectan negativamente el comportamiento del artrópodo, ocasionando la aceptación tardía o el rechazo de la planta como huésped (12).

La antixenosis, que incluye la repelencia como un ejemplo de este mecanismo, está dada por un conjunto de características, color, olor, sabor de la planta, por las cuales un cultivar es menos preferido por el herbívoro para el proceso de ovoposición y alimentación. Los mecanismos pueden ser físicos (presencia de tricomas, superficies cerosas, dureza de tejidos) o químicos, como repelentes (terpenos, aceites) ó disuasivos (alcaloides, flavonoides, lectonas, fenoles, taninos)^A.

^A Pérez Rosero, M. Mejoramiento genético en *Solanum lycopersicum* para la resistencia al pasador del fruto *Neoleucinodes elegantalis* Gene (Lepidoptera: Crambidae). [Tesis de Maestría]. Universidad Nacional de Colombia. Facultad de Ciencias Agropecuarias. Palmira, Colombia. 2010, 113 pp.

La expresión de la ocurrencia de este mecanismo en una planta es su incapacidad para servir como hospedero de un insecto herbívoro, y obliga a estos a cambiar de planta huésped para alimentarse y realizar la ovoposición. Este mecanismo reduce la tasa de acumulación inicial, y las sucesivas, de la población de insectos (25).

En tanto, la antibiosis repercute en la supervivencia, el desarrollo o la fecundidad del artrópodo, al intentar utilizar la planta resistente como huésped, causando la mortalidad o disminuyendo la tasa de crecimiento de este (12). Este tipo de resistencia actúa como un insecticida natural producido por la planta para protegerla del insecto y puede deberse a la presencia de factores químicos tales como: proteínas, toxinas (alcaloides, quetonas, ácidos orgánicos), inhibidores (de alfa amilasa, tripsina, proteasas) o de factores físicos (crecimientos hipersensitivos, tricomas, deposiciones de sílice). Estos pueden causar un efecto letal en las ninfas, impidiendo su desarrollo; una prolongación excesiva del ciclo de vida o impedir la reproducción de este en el cultivar resistente (26, 27).

Otro término que se maneja, frecuentemente, entre los agricultores y mejoradores, es el de tolerancia de la planta a los insectos. La tolerancia es un rasgo poligénico que le permite a la planta soportar o recuperarse del daño que le ocasiona el artrópodo, sin que se afecte la supervivencia y el crecimiento de los artrópodos que la atacan (12). Esta característica de la planta ha sido importante para la agricultura y existen cultivares tolerantes de diferentes especies que se explotan comercialmente, por falta de cultivares con genes de resistencia. Sin embargo, se conoce poco sobre la tolerancia, ya que es difícil de medir y es confundida, usualmente, con formas cuantitativas de resistencia (28).

Si bien es cierto que los mejoradores de plantas y los entomólogos, mediante el uso de métodos convencionales de mejora de plantas, han desarrollado cultivares resistentes a algunos artrópodos en los últimos 50 a 60 años; para muchos de estos cultivares, los genes de resistencia no han sido nombrados y se desconocen las bases de los mecanismos de la resistencia, aunque estos se utilicen en los sistemas de cultivo, en todo el mundo, para reducir el daño provocado por insectos y ácaros. Por el contrario, solo algunos genes han sido identificados e incorporados en cultivares mediante el uso de los enfoques clásicos de la genética (29, 30, 31).

En la actualidad, existen numerosas oportunidades para utilizar los avances en las técnicas moleculares para identificar de manera más eficiente, controlar y manipular los genes de resistencia a artrópodos en cultivares. Sin embargo, se tendrán que lograr colaboraciones interdisciplinarias efectivas para que se logre la integración exitosa de estos cultivares en los programas de manejo integrado de plagas con tácticas de control biológico, químico y cultural (12).

RESISTENCIA A INSECTOS EN TOMATE

El cultivo del tomate no es una excepción, con respecto a la situación general que presentan las plantas cultivadas. Actualmente, los cultivares comerciales de tomate no tienen niveles suficientemente altos de resistencia a las plagas que permitan reducir, de forma significativa, la aplicación de pesticidas. Por consiguiente, la incorporación de cultivares resistentes al manejo integrado de plagas, con vistas a reducir el costo y el impacto medioambiental que tiene la aplicación de químicos durante el cultivo, es un objetivo a alcanzar, para la mayor parte de las plagas.

En general, los mecanismos de resistencia que han sido estudiados en el tomate suelen ser identificados en dos grupos: 1) aquellos que están asociados a la presencia de tricomas foliares (glandulares o no glandulares) y a las sustancias secretadas y 2) aquellos asociados con la lamela de la hoja, el fruto o el hábito de crecimiento de la planta (32).

La resistencia en el tomate ha estado asociada, en su mayoría, al primer grupo, específicamente, a la presencia de tricomas glandulares; mecanismo no específico que está presente de forma constitutiva en la planta y que se relaciona con el tipo de sustancia que estos almacenan. Los tricomas, considerados células epidérmicas diferenciadas, son estructuras uni o pluri celulares que cubren las superficies de las hojas y tallos de las plantas y que difieren en su morfología y funcionalidad.

La clasificación de los tricomas por su morfología se basa en criterios tipológicos para la diferenciación morfológica y se realizó para el tomate en 1943, por Luckwill, quien distinguió siete tipos de tricomas distribuidos en las diferentes especies de *Solanum* (I-VII). Posteriormente, luego de la revisión de esta clasificación, se propuso un tipo adicional, tricoma tipo VIII (Mirar tabla) (32). En cambio, la clasificación por funcionalidad está relacionada con que los tricomas sean glandulares (aquellos que poseen células diferenciadas que almacenan diferentes sustancias o compuestos) o no glandulares.

Los tricomas no glandulares (II, III, V y VIII) son altamente similares entre sí, difiriendo solamente en la longitud, según algunos autores; en cambio, los tricomas glandulares (I, IV, VI y VII) contienen y son capaces de liberar aleloquímicos que se han relacionado con la resistencia a insectos (33).

Tabla. Distribución de los diferentes tipos de tricomas en el tomate^B.

Género <i>Solanum</i> , sección <i>Lycopersicon</i>	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
<i>S. habrochaites</i>	+		+	+		+	+	
<i>S. lycopersicum</i>	+		+		+	+	+	+
<i>S. pennellii</i>				+		+		
<i>S. cheesmaniae</i> , <i>S. galapagense</i>					+			
<i>S. pimpinellifolium</i>		+		+ ^b	+	+		
<i>S. peruvianum</i> , <i>S. arcanum</i> , <i>S. corneliomuelleri</i> , <i>S. huaylasense</i>	+	+ ^a			+	+	+	
<i>S. chilense</i>					+	+		+
<i>S. chmielewskii</i>					+	+		
<i>S. neorickii</i>					+	+		

a Descrito en la variedad F. glandulosum por Luckwill, 1943, actual *S. corneliomuelleri*

b Descrito en la línea TO-937 (36)

^B Alba J. M. Herencia de los mecanismos de resistencia a araña roja en tomate. [Tesis de Doctorado]. Departamento de Biología Vegetal. Facultad de Ciencias. Universidad de Málaga. 2006. 242 pp.

Los tricomas glandulares en plantas han estado asociados a la producción de metabolitos secundarios volátiles y no volátiles, incluyendo acilazúcares, terpenoides, fenilpropanoides y flavonoides (34, 35). Existen informes acerca de la diversidad de aleloquímicos que están presentes en los tricomas glandulares de las especies silvestres del tomate y que se asocian a la resistencia a las plagas: las metilcetonas, los sesquiterpenos y los acilazúcares (2), son los tres grupos más conocidos, quizás por ser los más estudiados.

Se ha demostrado que los tricomas presentes en las especies silvestres de tomate (tabla) confieren resistencia a muchos *taxa* que pueden constituir plagas, aunque las investigaciones en el tomate han estado focalizadas en lepidópteros y hemípteros, como plagas principales. La resistencia a artrópodos se asocia, frecuentemente, con las altas densidades de los tricomas glandulares del tipo IV y VI y a los aleloquímicos que contienen, fundamentalmente, las tridecanonas (metilcetonas), los sesquiterpenos (terpenoides) y los acilazúcares.

Entre las especies silvestres más estudiadas por su resistencia

a artrópodos está *S. habrochaites*. En esta especie, en la que se desarrollan de forma abundante, los tricomas del tipo IV y VI se han descrito resistencias a más de 16 especies de plagas. Solamente una entrada, la PI 134417 (*S. habrochaites* var. *glabratum*), es portadora de 12 de esas 16 resistencias a plagas que han sido informadas (32). Otras accesiones, LA 407, PI 134418 y PI 126449, de esta especie y tipo, han demostrado ser resistentes a plagas; también, accesiones de *S. habrochaites* var. *hirsutum*, LA 1362 y LA1624, han sido estudiadas por su resistencia.

Entre las plagas más importantes a las que esta especie ha mostrado resistencia se encuentran *Tuta absoluta* Meyrick (37, 38, 39, 40), *Neoleucinodes elegantalis* Guenée, *Tetranychus* (41, 42, 43, 44), *Bemisia tabaci* (Genn.) (45), *Heliocoverpa zea* (Boddie), *Trialeurodes vaporariorum* (Westw) (46), *Keiferia lycopersicella* (Wals.), *Spodoptera exigua* (Hübner) (47), entre otras.

Varios autores discuten la posible asociación de la resistencia a insectos en *S. habrochaites* (citado como tipo *glabratum*) con la presencia de metilcetonas (tridecanonas). Las tridecanonas,

en general, tienen un efecto tanto de repelencia como de toxicidad. Se han aislado dos metabolitos secundarios, la 2-tridecanona y la 2-undecanona (44, 48, 49, 50, 51, 52) presentes en los tricomas glandulares de tipo VI en *S. habrochaites* var. *glabratum* y, demostrado su efecto, principalmente la 2-tridecanona, contra plagas de *T. urticae* (43, 53, 54), moscas blancas (56), *T. vaporariorum* (45, 57) y *T. absoluta* (55), entre otras.

El control genético de la 2-tridecanona es complejo. Algunos autores informan que la herencia de los altos niveles de este compuesto está controlada por, al menos, tres genes recesivos (58, 59), así también, se han informado valores de heredabilidad en sentido amplio de $0,61 \pm 0,18$ lo que sugiere que la selección por la misma podría ser efectiva como criterio de selección indirecta para la resistencia a artrópodos (60). También, se han identificado entre 3 y 5 QTLs implicados en la síntesis de la 2-tridecanona, en cruces *S. lycopersicum* y *S. habrochaites* (49, 61).

Otro de los grupos de compuestos que confieren al tomate resistencia a insectos es el de los sesquiterpenos, de la familia de los terpenoides y se

ha encontrado en los tricomas de *S. habrochaites*. El zingibereno (un tipo de sesquiterpeno) es producido por los tricomas glandulares de tipo VI, presentes en *S. habrochaites* var. *hirsutum*. Se ha asociado las altas concentraciones de zingibereno con la resistencia a insectos, *T. evansi* (62), *T. urticae*, (44, 63); *B. tabaci* (64) y *T. absoluta* (65), entre otros. También, se han detectado sesquiterpenos presentes en los tricomas tipo IV de la especie *S. habrochaites* var. *hirsutum* (43).

Algunos informes revelan la complejidad de su herencia. La segregación observada en la generación F₂ (*S. lycopersicum* x *S. habrochaites*) para la densidad de tricomas indicó que esta sigue una genética de aditividad-dominancia controlada por la acción de un gen mayor recesivo, influenciado por algunos genes menores (64), también, se han informado algunos avances acerca de la presencia de los genes que sintetizan para diferentes sesquiterpenos y que han sido clonados en líneas casi isogénicas NILs (66).

Uno de los aspectos a definir, previo a un programa de mejora, es el aleloquímico/tipo de tricoma que es más conveniente para la selección indirecta de la resistencia de la planta ante la plaga. Así, en estudios realizados con *Bemisia argentifolii* (67) se demostró que los niveles altos de la 2-tridecanona inducían niveles bajos de repelencia y toxicidad, de la 2-undecanona, niveles altos de repelencia y actividad fumigante, mientras que del zingibereno provocó alta toxicidad y repelencia.

Una vez escogido el carácter a incorporar, deberá conocerse su tipo de herencia o los genes que intervienen, ya que esto determinará la estrategia de mejora, la técnica a emplear y la forma de seleccionar. En realidad, aún no se tienen suficientes datos que sustenten las bases hereditarias de la presencia de tricomas/aleloquímicos responsables de

la resistencia en *S. habrochaites*. Esto ha dificultado, en gran medida, junto a otros factores, como la complejidad del carácter y el manejo de las poblaciones de insecto, que esta especie no haya sido más explotada como fuente de resistencia a plagas, a pesar de haber sido la más estudiada con esta finalidad.

Mientras, en la especie *S. pennellii*, la resistencia a nueve plagas de artrópodos ha sido explicada por la presencia de tricomas de tipo IV, fundamentalmente, en la entrada LA 716, que es resistente a ocho de estas plagas (32). Esta entrada ha mostrado altos niveles de resistencia a numerosas plagas, al complejo de moscas blancas *B. tabaci/B argentifolii*, *Macrosiphum euphorbiae* (Thomas), *Myzus persicae* (Sulzer), *Tetranychus* spp. y lepidópteros plagas (68, 69, 70), incluyendo *T. absoluta* (71, 72).

En el caso de *S. pennellii*, la resistencia a plagas ha sido atribuida los altos niveles de acilazúcares (5), una tercera familia de aleloquímicos relacionada con la resistencia a plagas en el tomate. Estos compuestos han sido detectados en los exudados de los tricomas glandulares tipo IV y son responsables de la resistencia presente en *S. pennellii*, en la entrada LA 716 (73), demostrándose un efecto nocivo sobre varios artrópodos herbívoros (74, 75).

Se han logrado líneas de *S. lycopersicum* (TOM-687, TOM-688, TOM-689) con altos contenidos de acilazúcares, demostrándose que estos compuestos han mediado la efectividad de la resistencia a un amplio espectro de plagas, *T. urticae*, *B. argentifolii* y *T. absoluta*. El modo de herencia simple del contenido de acilazúcares, informada por Resende et al., en el 2002 y confirmada, posteriormente, por Gonçalves et al., en el 2007, favoreció la obtención de estas líneas; lográndose introgresar en el tomate cultivado los altos

contenidos de acilazúcares presentes en LA 716 (5).

Por otra parte, al menos 5 QTLs estuvieron involucrados en la herencia del contenido de acilazúcares de esta entrada (76); mientras valores moderados de heredabilidad ($h^2 b = 0,476$) fueron informados (77). De cualquier forma, se requieren estudios más precisos para conocer con mayor profundidad la herencia de este carácter y localizar todas las regiones génicas implicadas. Sin embargo, los resultados antes referidos confirman que se pueden lograr avances en la obtención de líneas mejoradas, con mejores condiciones para enfrentar las plagas, mediante la selección indirecta por los altos niveles del aleloquímico, aún cuando no se pueda contar aún con marcadores para conducir una selección asistida para la resistencia a la plaga.

Recientemente se ha informado la presencia de altas densidades de tricomas de tipo IV y el alto contenido de acilazúcares presentes en *S. pimpinellifolium*, en la entrada TO-937 (78), relacionados con la resistencia a plagas. Se ha estudiado la herencia de la resistencia a *T. urticae* y la presencia de tricomas tipo IV, presentes en TO-937, de la que fue obtenida la línea de tomate ABL 14-8, resistente a *T. urticae* y *T. evansi*. La resistencia estuvo controlada por un locus simple, de efecto mayor, dominante; pero modulada por loci desconocidos, de efectos menores. En cambio, la presencia de tricomas estuvo gobernada por dos loci dominantes no ligados.

El modo de herencia, relativamente simple, de la presencia de acilazúcares en los tricomas tipo IV de TO-937 indicó que podría realizarse, de forma exitosa, la introgresión de la resistencia en cultivares comerciales, desde una especie silvestre cercana al tomate cultivado (36, 79). Esto se demostró al obtenerse la línea ABL 14-8, mediante la mejora convencional,

con niveles de resistencia, también, a mosca blanca (*B. tabaci*) (80) y *T. absoluta* (81).

Muy poco se conoce acerca de la resistencia presente en *S. peruvianum* (82). Entre los escasos informes se encuentra la resistencia a *Tetranychus ludeni* Zacher y *Aculops lycopersici* (Masee) (83) y *T. evansi*. (84); de igual forma, otras especies a las que se les había relacionado con la resistencia a plagas (*S. lycopersicum*, *S. cheesmaniae*, *S. chmielewskii* y *S. chilense*) (9).

La mayor parte de los informes de trabajos recientes en búsqueda de resistencia a plagas importantes, moscas blancas, por ser transmisora de virus; y *Tuta absoluta*, por emerger como una plaga devastadora, emplean como fuentes de resistencia las especies *S. habrochaites*, *S. pennellii* y *S. pimpinellifolium*.

Algunos autores han sugerido que las investigaciones futuras dirigidas a la resistencia del tomate a las moscas blancas, podría dirigirse hacia los genotipos que posean tricomas glandulares del tipo IV, ya que se encuentran de forma abundante en *S. pennellii*, *S. habrochaites*, *S. habrochaites* f. *glabratum* (33) y *S. pimpinellifolium* (80) y se disminuirían los problemas relacionados con la transmisión de virus por *B. tabaci* biotipo B.

Se le ha prestado mucha atención a la resistencia a plagas relacionada con la producción de acilazúcares, exudados por los tricomas tipo IV de *S. pennellii*, identificándose cinco *loci* de caracteres cuantitativos (QTLs, del inglés Quantitative traits *locus*) y dos interacciones epistáticas controlando este carácter. Para facilitar el trabajo de mejora se plantean trabajos futuros para el mapeo fino de los QTLs que determinan los altos contenidos de los acilazúcares (85). También, el grupo del Dr. Maluf W.R., de la Univ. Federal de Lavras, Brasil; han logrado introgresar con éxito altos contenidos de acilazúcares

en líneas de tomate (TOM-687, TOM-688, TOM-689) y demostraron el amplio espectro de resistencia que confiere este aleloquímico frente a tres plagas importantes en el tomate; *T. urticae*, *B. argentifolii* y *T. absoluta* (5).

La introgresión de la resistencia a plagas en el tomate asociada a la densidad de tricomas y contenido de aleloquímicos está siendo realizada por los diferentes grupos de trabajo; no obstante, para la obtención de líneas con altos niveles de aleloquímicos y alta densidad de tricomas se hace necesario la profundización en los conocimientos del control genético de estos caracteres para facilitar el proceso de mejora.

Otro aspecto que habría que tener en cuenta es la viabilidad a largo plazo de la resistencia del tomate asociada a la presencia de tricomas para controlar las plagas en el cultivo, pues aún no está suficientemente documentada. Existe la posibilidad de que los artrópodos puedan desarrollar resistencia a las toxinas contenidas en los tricomas, sobre todo, la resistencia por antibiosis, que suele ser controlada por genes mayores, esta podría ser transitoria y surgir poblaciones de insectos que son afectados por los genes de resistencia de la planta. Otro inconveniente potencial es que, en algunos casos, el nivel de resistencia por antibiosis en un cultivar podría ser incompatible con algunos agentes de control biológico, lo cual no es conveniente si se tiene en cuenta que los cultivares resistentes serían parte integrante de un programa de control integral de la plaga.

Por el contrario, las “defensas” basadas en tricomas glandulares pudieran ser más duraderas, si se combinan las múltiples toxinas encontradas en los exudados de los tricomas glandulares de algunas especies silvestres de *Solanum* y también sería favorable el hecho de que se combinen mecanismos físicos (por ejemplo, atrapamiento)

y químicos. La combinación con el efecto antixenótico de los exudados de tricomas glandulares también podría aumentar la durabilidad de este mecanismo por repeler las plagas, sin dañar significativamente las poblaciones de los insectos.

Estos factores hacen que la búsqueda de la resistencia de la planta hospedante por esta vía sea atractiva, a pesar de la escasez de información disponible en algunas áreas. También, los efectos negativos de los plaguicidas y el número creciente de insectos que se están volviendo resistentes a los pesticidas sintéticos, justifica la investigación continuada en estos mecanismos de resistencia.

Un aspecto a tener en cuenta en la mejora de la resistencia a plagas es la dificultad práctica en la introgresión de la resistencia desde las especies silvestres hacia el tomate cultivado, principalmente, para aquellas provenientes de *S. habrochaites* y *S. pennellii*. Esa es una ventaja que ofrece la resistencia que se informa por la presencia de tricomas tipo IV, que contienen acilazúcares, en *S. pimpinellifolium*, muy cercana a *S. lycopersicum*.

En resumen, la mejora para la resistencia a plagas en el tomate ha tenido muchas dificultades; sin embargo, los resultados de la aplicación de las nuevas tecnologías al estudio de los mecanismos y su herencia, aportarán elementos que incrementen la efectividad de las introgresiones; como la identificación de marcadores asociados a la resistencia que permitan asistir la selección durante la obtención de cultivares de tomate resistentes a plagas de insectos.

BIBLIOGRAFÍA

1. Foolad, M. R. y Panthee, D. R. Marker-Assisted Selection in Tomato Breeding. *Critical Reviews Plant Sciences*, 2012, vol. 31, pp. 93-123. ISSN: 0735-2689.

2. Labate, J. A.; Grandillo, S.; Fulton, T.; Muñoz, S.; Caicedo, A. L.; Peralta, I.; Ji, Y.; Chetelat, R. T.; Scott, J. W. y Gonzalo, M. J. / *et al.* Tomato. En: *Genome Mapping and Molecular Breeding in Plants*. Editor: Chittaranjan Kole, Ed. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. 2007, vol. 5, vegetables, cap. 1, pp. 1-95. ISBN: 13 978-3-540-34535-0.
3. Foolad, M. R. Genome mapping and molecular breeding of tomato. *International Journal of Plant Genomics*, 2007, vol. 52. ISSN: 16875389.
4. Lindhout, P. Genetics and Plant Breeding. En: *TOMATOES*, Editor: Heuvelink Ep., Ed. CAB International. 2005, cap. 2, pp. 21-52.
5. Maluf, W. R.; Maciel, G. M.; Augusto Gomes, L. A.; Cardoso, M. G.; Gonçalves, L. D.; Da Silva, E. C. y Knapp, M. Broad-Spectrum Arthropod Resistance in Hybrids between High- and Low-Acylsugar Tomato Lines. *Crop Sci.*, 2010, vol. 50, pp. 439-450. ISSN: 0011-183X.
6. Brunherotto, R. y Vendramim, J. D. Bioatividade de extratos aquosos de *Melia azedarach* L. sobre o desenvolvimento de *Tuta absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera: Gelechiidae) em Tomateiro. *Neotropical Entomology*, 2001, vol. 30, pp. 455-459. ISSN: 1519-566X.
7. Bai, Y. y Lindhout, P. Domestication and Breeding of Tomatoes: What have We Gained and What Can We Gain in the Future?. *Annals of Botany*, 2007, vol. 100, pp. 1085-1094. ISSN: 0305-7364.
8. Kennedy, G. G. Resistance in tomato and other *Lycopersicon* species to insect and mite pests. En: *Genetic improvement of Solanaceous crops*. Eds. Razdan, M. K.; Mattoo, A. K., Ed. Science Publ, Enfield, NH, USA. 2007, vol. 2, pp. 488-519.
9. Farrar, R. R. J. y Kennedy, G. G. Insect and mite resistance in tomato. En: *Genetic Improvement of tomato*. Monographs on Theoretical and Applied Genetics. Editor: Kalloo, G. Ed. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg. 1991, vol. 14, pp. 122-141.
10. Stevens, M. A. y Rick, C. M. Genetics and breeding. En: *The tomato crop: a scientific basis for improvement*. Eds.: Atherton, J. G.; Rudich, J. Ed. Chapman and Hall, London. 1986, pp. 35-109. ISBN: 978-94-010-7910-5.
11. Smith, C. M. Plant Resistance to Arthropods: Molecular and Conventional Approaches. Ed.: Dordrecht, The Netherlands, Springer. 2005, 423 pp.
12. Smith, C. M y Clement, S. L. Molecular Bases of Plant Resistance to Arthropods. *Annual Review of Entomology*, 2012, vol. 57, pp. 309-328. ISSN: 0066-4170.
13. Walling, L. L. y Kaloshian, I. Hemipterans as plant pathogens. *Annual Review of Phytopathology*, 2005, vol. 43, pp. 491-521. ISSN: 0066-4286.
14. Walling, L. L. Avoiding Effective Defenses: Strategies Employed by Phloem-Feeding Insects. *Plant Physiology*, 2008, vol. 146, pp. 859-866. ISSN: 0032-0889.
15. Walling, L. L. The Myriad Plant Responses to Herbivores. *Published Journal of Plant Growth Regulation*, 2000, vol. 19, pp. 195-216. ISSN: 0167-6903.
16. Howe, G. A. y Jander, G. Plant immunity to insect herbivores. *Annual Review of Plant Biology*, 2008, vol. 59, pp. 41-66. ISSN: 1543-5008.
17. Sadasivam, S. y Thayumanavan, B. Molecular Host Plant Resistance to Pests. New York: Marcel Dekker, 2003. 479 pp.
18. Smith, C. M. Biochemical plant defenses against herbivores: from poisons to spices. En: *All Flesh is Grass, Plant-Animal Interrelationships Series: Cellular Origins, Life in Extreme Habitats and Astrobiology*. Eds.: Dubinsky Z. y Seckbach, J. Ed. Berlin: Springer. 2010. 485 pp.
19. Sabelis, M. W.; Janssen, A. y Kant, M. R. The enemy of my enemy is my ally. *Science*, 2001, vol. 291, pp. 2104-2105. ISSN: 0036-8075.
20. Kessler, A. y Baldwin, I. T. Plant responses to insect herbivory: the emerging molecular analysis. *Annual Review of Plant Biology*, 2002, vol. 53, pp. 299-328. ISSN: 1543-5008.
21. Alba, J. M.; Joris, J.; Bernardus, G.; Schimmel, C. J. y Kant, M. R. Avoidance and suppression of plant defenses by herbivores and pathogens. *Journal of Plant Interactions*, 2011, vol. 6, pp. 221-227. ISSN: 1742-9145.
22. Ojito-Ramos, K. y Portal, O. Introducción al sistema inmune en plantas. *Biotecnología Vegetal*, 2010, vol. 10, pp. 3-19. ISSN: 2074-8647.
23. Stout, M. J. Types and mechanisms of rapidly induced plant resistance to herbivorous arthropods. En: *Induced Resistance for Plant Defence*, Editores: Walters, D.; Newton, A. y Lyon, G. Ed.: Oxford: Blackwell. 2007. 271 pp.
24. Cubero. Introducción a la mejora genética vegetal. 2ª Ed. Mundi-Prensa. Madrid. 2003.
25. Sharma, H. C. Biotechnological Approaches for Pest Management and Ecological Sustainability. Ed. Boca Raton, FL: CRC Press. 2009. 526 pp.
26. Cardona, C. Resistencia varietal a insectos. En: *Entomología económica y manejo de plagas*. Ed. Universidad Nacional de Colombia, Palmira. 2008. 99 pp.
27. Estrada, J. Pastos y forrajes para el trópico colombiano. Editor: Escobar Velásquez, L. F. Ed. Universidad de Caldas. 2002. 506 pp. ISBN: 958-8041-76-7.
28. Ribeiro do Vale, F. X.; Parlevliet, J. E.; Zambolim, L. Concepts in plant disease resistance. *Fitopatol. Bras*, 2001, vol. 26, pp. 577-589. ISSN: 1678-4677.
29. Berzonsky, W. A.; Ding, H.; Haley, S. D.; Harris, M. O. y Lamb, R. J. / *et al.* Breeding wheat for resistance to insects. *Plant Breeding Reviews*. 2010, vol. 22, DOI: 10.1002/9780470650202.ch5.
30. Birch, A.; Jones, A. T.; Fenton, B.; Malloch, G. y Geoghegan, I.; / *et al.* Resistance-breaking raspberry aphid biotypes: constraints to sustainable control through plant breeding. *Acta Hort.*, 2002, vol. 585, pp. 315-317. ISSN: 0567-7572.

31. Bus, V. G. M.; Chagné, D.; Bassett, H. C. M.; Bowatte, D. y Calenge, F. *et al.*. Genome mapping of three major resistance genes to woolly apple aphid (*Eriosoma lanigerum* Hausm.). *Tree Genetics and Genomes*, 2008, vol. 4, pp. 233-236. ISSN: 1614-2942.
32. Díez, M. J. y Nuez, F. *Tomato*. En: Handbook of plant Breeding. Eds.: Prohens, J. y Nuez, F. Ed. Valencia, Springer, 2008. pp. 249-323. ISBN: 978-0-387-74108-6.
33. Oriani, M. A. D. y Vendramim, J. D. Influence of Trichomes on Attractiveness and Ovipositional Preference of *Bemisia tabaci* (Genn.) B Biotype (Hemiptera: Aleyrodidae) on Tomato Genotypes. *Neotropical Entomology*, 2010, vol. 39, pp. 1002-1007. ISSN: 1519-566X.
34. Wagner, G. J.; Wang, E. y Shepherd, R. W. New approaches for studying and exploiting an old protuberance, the plant trichome. *Annals of Botany, London*, 2004, vol. 93, pp. 3-11. ISSN: 0305-7364.
35. Kant, M. R.; Ament, K.; Sabelis, M. W.; Harin, M. A. y Schuurink, R. C. Differential timing of spider mite-induced direct and indirect defenses in tomato plants. *Plant Physiology*, 2004, vol. 135, pp. 483-495. ISSN: 0032-0889.
36. Fernández-Muñoz, R., Salinas, M.; Álvarez, M. y Cuartero, J. Inheritance of resistance to two-spotted spider mite and glandular leaf trichomes in wild tomato *Lycopersicon pimpinellifolium* (Jusl.) Mill. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 2003, vol. 128, pp. 188-195. ISSN: 0003-1062.
37. Gilardón, E.; Gorustovich, M.; Petrinich, C.; Olsen, A.; Hernández, C.; Collavino, G. y Gray, L. Evaluación del nivel de resistencia de plantas de tomate a la polilla del tomate (*Tuta absoluta* Meyrick) mediante un bioensayo simple. *Revista de la Facultad de Agronomía, La Plata*, 1998, vol. 103, pp. 173-176. ISSN: 1669-9513.
38. Gilardón, E.; Pocovi, M.; Hernández, C. y Olsen, A. Papel dos tricomas glandulares da folha do tomateiro na oviposição de *Tuta absoluta*. *Pesquisa Agropecuária Brasileira, Brasília*, 2001, vol. 36, pp. 585-588. ISSN: 1678-3921.
39. Oliveira, C. M. D.; De Andrade, V. C. Jr.; Maluf, W. R.; Neiva, I. P. y Maciel, G. M. Resistance of tomato strains to the moth *Tuta absoluta* imparted by allelochemicals and trichoma imparted by allelochemicals and trichome density. *Ciênc. agrotec., Lavras*, 2012, vol. 36, pp. 45-52. ISSN: 1413-7054.
40. Gilardón, E.; Gorustovich, M.; Collavino, G.; Hernández, C.; Pocovi, M.; Bonomo, M. L. C. y Olsen, A. Resistencia de líneas de tomate a la polilla del tomate (*Tuta absoluta* Meyr.) en laboratorio y a campo. *Invest. Agr. Prod. Prot. Veg.*, 2002, vol. 17, pp. 35-42. ISSN: 0211-4682.
41. Carter, C. D. y Snyder, J. C. Mite response in relation to trichomes of *Lycopersicon esculentum* x *L. hirsutum* F2 hybrids. *Euphytica*, 1985, vol. 34, pp. 177-185. ISSN: 1573-5060.
42. Carter, C. D. y Snyder, J. C. Mite responses and trichome characters in a full-sib F2 family of *Lycopersicon esculentum* x *L. hirsutum*. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 1986, vol. 111, pp. 130-133. ISSN: 0003-1062.
43. Weston, P. A.; Johnson, D. A.; Burton, H. T. y Snyder, J. C. Trichome secretion composition, trichome densities and spider mite resistance of ten accessions of *Lycopersicon hirsutum*. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 1989, vol. 114, pp. 492-498. ISSN: 0003-1062.
44. Maluf, W. R.; Campos, G. A. y Cardoso, M. G. Relationship between trichoma types and spider mites (*Tetranychus evansi*) repellence in tomatoes with respect to zingiberene contents. *Euphytica*, 2001, vol. 121, pp. 73-80. ISSN: 1573-5060.
45. Rakha, M. T.; Scott, J. W.; Hutton, S. F. y Smith, H. Identification of trichomes, loci and chemical compounds derived from *Solanum habrochaites* accession LA1777 that are associated with resistance to the sweetpotato whitefly, *Bemisia tabaci* in tomato, *S. lycopersicum*. En: 43 Tomato Breeders Roundtable Abstracts, Ithaca, NY., 2011, October, pp. 9-11.
46. Dimock, M. y Kennedy, G. The role of glandular trichomes in the resistance of *L. hirsutum* f. *glabratum* to *Heliothis zea*. *Entomologia Experimentalis et Applicata, Dordrecht*, 1983, vol. 44, pp. 263-268. ISSN: 0013-8703.
47. Lin, S.; Trumble, J. y Kumamoto, J. Activity of volatile compounds in glandular trichomes of *Lycopersicon* species against two insect herbivores. *Journal of Chemical Ecology, New York*, 1987, vol. 13, pp. 837-849. ISSN: 15731561.
48. Kennedy, G.; Farrar, R. y Kashyap, R. 1991. 2-Tridecanone-glandular trichome-mediated insect resistance in tomato. Ed. American Chemical Society, Washington, DC. pp. 150-165.
49. Zamir, D.; Ben-David, T.; Rudich, J. y Juvik, J. Frequency distributions and linkage relationships of 2-tridecanone in interspecific segregating generations of tomato. *Euphytica*, 1984, vol. 33, pp. 481-488. ISSN: 0014-2336.
50. Magalhaes, S. T. V. D.; Jham, G. N.; Picanco, M. C. y Magalhaes, G. Mortality of second-instar larvae of *Tuta absoluta* produced by the hexane extract of *Lycopersicon hirsutum* f. *glabratum* (PI 134417) leaves. *Agricultural and Forest Entomology*, 2001, vol. 3, pp. 297-303. ISSN: 1461-9555.
51. Aragão, C. A.; Maluf, W. R.; Dantas, B. F.; Gavilanes, M. L. y Cardoso, M. G. 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*, 2000, vol. 24, pp. 81-93. ISSN: 1413-7054.

52. Williams, W. G.; Kennedy, G. G.; Yamamoto, R. T.; Thacker, J. D. y Bordner, J. 2-tridecanone, naturally occurring insecticide from the wild tomato *Lycopersicon hirsutum* f. *glabratum*. *Science*, 1980, vol. 207, pp. 888-889. ISSN: 0036-8075.
53. Chatzivasileiadis, E. A. y Sabelis, M. W. Toxicity of methyl ketones from tomato trichomes to *Tetranychus urticae* Koch. *Experimental & Applied Acarology*, 1997, vol. 21, pp. 473-484. ISSN: 1572-9702.
54. Chatzivasileiadis, E. A.; Boon, J. J. y Sabelis, M. W. Accumulation and turnover of 2-tridecanone in *Tetranychus urticae* and its consequences for resistance of wild and cultivated tomatoes. *Experimental and Applied Acarology*, 1999, vol. 23, pp. 1011-1021. ISSN: 1572-9702.
55. Labory, C. R. G.; Santa-Cecilia, L. V.; Maluf, W. R.; Cardoso, M. D.; Bearzotti, E. y Souza, J. C. Seleção indireta para teor de 2-tridecanona em tomateiros segregantes e sua relação com a resistência a traça-do-tomateiro. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 1999, vol. 34, pp. 733-740. ISSN: 1678-3921.
56. Channarayappa, S. G.; Muniyappa, V. y Frist, R. H. Resistance of *Lycopersicon* species to *Bemisia tabaci*, a tomato leaf curl virus vector. *Canadian Journal of Botany*, 1992, vol. 70, pp. 2184-2192. ISSN: 0008-4026.
57. Maliepaard, C.; Bas, N.; vanHeusden, S.; Kos, J.; Pet, G.; Verkerk, R.; Vrieling, R.; Zabel, P. y Lindhout, P. Mapping of qtls for glandular trichome densities and *Trialeurodes vaporariorum* (greenhouse whitefly) resistance in an F₂ from *Lycopersicon esculentum* x *Lycopersicon hirsutum* f. *glabratum*. *Heredity*, 1995, vol. 75, pp. 425-433. ISSN: 0018-067X.
58. Fery, R. L. y Kennedy, G. G. Inheritance of a factor in *Lycopersicon hirsutum* f. *glabratum* conditioning resistance to the tobacco hornworm. *HortScience*, 1983, vol. 18, 169 pp. ISSN: 0018-5345.
59. Fery, R. L.; Kennedy, G. G. y Sorenson, C. E. Genetic analysis of 2-tridecanone concentration and resistance to the tobacco hornworm (*Manduca sexta*) and the Colorado potato beetle (*Leptotarsa decemlineata*) in *Lycopersicon* species. *HortScience*, 1984, vol. 19, pp. 562. ISSN: 0018-5345.
60. Barbosa, L. V. y Maluf, W. R. Heritability of 2-tridecanone-mediated arthropod resistance in an interspecific segregating generation of tomato. *Revista Brasileira de Genética*, 1996, vol. 19, pp. 465-468. ISSN: 0100-8455.
61. Nienhuis, J.; Helentjaris, T.; Slocum, M.; Roggero, B. y Schaefer, A. Restriction-Fragment-Length-Polymorphism analysis of loci associated with insect resistance in tomato. *Crop Science*, 1987, vol. 27, pp. 797-803. ISSN: 0011-183X.
62. Gonçalves, L. D.; Maluf, W. R.; Cardoso, M. G.; Resende, J. T. V.; Castro, E. M.; Santos, N. M.; Nascimento, I. R. y Faria, M. V. Relação entre zingibereno, tricomas foliares e repelência de tomateiros a *Tetranychus evansi*. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 2006, vol. 41, pp. 267-273. ISSN: 1678-3921.
63. Weston, P. A. y Snyder, J. C. Trichome exudates of *Lycopersicon hirsutum* and their relevance to mite resistance. *Hortscience*, 1988, vol. 23, pp. 767. ISSN: 0018-5345.
64. Freitas, J. A.; Maluf, W. R.; Cardoso, M. D.; Gomes, L. A. A. y Bearzotti, E. Inheritance of foliar zingiberene contents and their relationship to trichome densities and whitefly resistance in tomatoes. *Euphytica*, 2002, vol. 127, pp. 275-287. ISSN: 0014-2336.
65. Azevedo, S. M. D.; Faria, M. V.; Maluf, W. R.; de Oliveira, A. C. B. y de Freitas, J. A. Zingiberene-mediated resistance to the South American tomato pinworm derived from *Lycopersicon hirsutum* var. *hirsutum*. *Euphytica*, 2003, vol. 134, pp. 347-351. ISSN: 0014-2336.
66. Van der Hoeven, R.; Monforte, A. J.; Breeden, D.; Tanksley, S. D. y Steffens, J. C. Genetic control and evolution of sesquiterpene biosynthesis in *Lycopersicon esculentum* and *L. hirsutum*. *Plant Cell*, 2000, vol. 12, pp. 2283-2294. ISSN: 1040-4651.
67. Muigai, S. G.; Schuster, D. J.; Bassett, M. J.; Scott, J. W. y McAuslane, H. J. Mechanisms of resistance in *Lycopersicon* germplasm to the whitefly *Bemisia argentifolii*. *Phytoparasitica*, 2002, vol. 30, pp. 347-360. ISSN: 0334-2123.
68. Gentile, A. G.; Webb, R. y Stoner, A. K. Resistance in *Lycopersicon* and *Solanum* to greenhouse white fly. *Journal of Economic Entomology*, 1968, vol. 61, pp. 1355-1357. ISSN: 0022-0493.
69. Gentile, A. G.; Webb, R. y Stoner, A. K. *Lycopersicon* and *Solanum* resistant to the carmine and the two-spotted spider mite. *J. Econ. Entomol.*, 1969, vol. 62, no. 70, pp. 834-836. ISSN: 0022-0493.
70. Juvik, J. A.; Berlinger, M. J.; Ben-David, T. y Rudich, J. Resistance among accessions of genera *Lycopersicon* and *Solanum* to four of the main insect pests of tomato in Israel. *Phytoparasitica*, 1982, vol. 10, pp. 145-156. ISSN: 0334-2123.
71. França, F. H.; Maluf, W. R.; Ferreira-Rossi, P. E.; Miranda, J. E. C.; Coelho, M. C. F.; Castelo-Branco, M. y Resende, A. M. Breeding for resistance to *Scrobipalpus absoluta* (Meyrick) among *Lycopersicon* accessions in Brazil. En: Management practices for tomato and pepper production in the tropics. Editor: Green, S. K. Ed. AVRDC, Taiwan. 1989, pp. 113-122.
72. Resende, J. T. V.; Maluf, W. R.; Faria, M. V.; Pfanni, A. Z. y Nascimento, I. R. Acylsugars in tomato leaflets confer resistance to the South American tomato pinworm, *Tuta absoluta* Meyr. *Sci. Agríc.*, 2006, vol. 63, pp. 20-25. ISSN: 0103-9016.

73. Goffreda, J. C.; Mutschler, M. A.; Ave, D. A.; Tingey, W. M. y Steffens J. C. Aphid deterrence by glucose esters in glandular trichome exudate of wild tomato *Lycopersicon pennellii*. *Journal of Chemical Ecology*, 1989, vol. 15, pp. 2135-2147. ISSN: 0098-0331.
74. Goffreda, J. C.; Mutschler, M. A. y Tingey, W. M. Feeding behavior of potato aphid affected by glandular trichomes of wild tomato. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 1988, vol. 48, pp. 101-107. ISSN: 1570-7458.
75. Nombela, G.; Beitia, F. y Muñiz, M. Variation in tomato host response to *Bemisia tabaci* (Hemiptera : Aleyrodidae) in relation to acyl sugar content and presence of the nematode and potato aphid resistance gene *Mi*. *Bulletin of Entomological Research*, 2000, vol.90, pp.161-167. ISSN:0007-4853.
76. Blauth, S. L.; Churchill, G. A. y Mutschler, M. A. Identification of quantitative trait loci associated with acylsugar accumulation using intraspecific c populations of the wild tomato, *Lycopersicon pennellii*. *Theor. Appl. Genet.*, 1998, vol. 96, pp. 458-467. ISSN: 1432-2242.
77. Resende, J. T. V.; Maluf, W. R.; Cardoso, M. G.; Nelson, D. L. y Faria, M. V. Inheritance of acylsugar contents in tomatoes derived from interspecific crosses with wild tomato *Lycopersicon pennellii* and their effect on spider mite repellence. *Genetics and Molecular Research*, 2002, vol. 1, pp. 106-116. ISSN: 1676-5680.
78. Fernández-Muñoz, R.; Domínguez, E. y Cuartero, J. A novel source of resistance to the two-spotted spider mite in *Lycopersicon pimpinellifolium* (Jusl.) Mill.: its genetics as affected by interplot interference. *Euphytica*, 2000, vol. 111, pp. 169-173. ISSN: 0014-2336.
79. Alba, J. M.; Montserrat, M. y Fernández-Muñoz, R. Resistance to the two spotted spider mite (*Tetranychus urticae*) by acylsucroses of wild tomato *Solanum pimpinellifolium* trichomes studied in a recombinant inbred line population. *Experimental and Applied Acarology*, 2009, vol. 47, pp. 35-47. ISSN: 1572-9702.
80. Rodríguez-López, M. J.; Garzo, E.; Bonani, J. P.; Fereres, A. y Fernández-Muñoz, R.; et al. Whitefly resistance traits derived from the wild tomato *Solanum pimpinellifolium* affect the preference and feeding behavior of *Bemisia tabaci* and reduce the spread of tomato yellow leaf curl virus. *Phytopathology*, 2011, vol. 101, pp. 1191-1201. ISSN: 0031-949X.
81. Escobar, R.; Rodríguez-López, M. J.; Alba, J. M.; Fernández-Muñoz, R.; Baccarin, P.; Castelo-Branco, M.; Boiteux, L. S. y Fonseca, M. E. N. Resistencia a *Tuta absoluta* en una entrada de la especie silvestre de tomate *Solanum pimpinellifolium*. En: Encuentro Internacional sobre *Tuta absoluta*. La Polilla del Tomate, un Grave Problema en Expansión, Valencia (España). Ed. PHYTOMA, España, 2010, no. 217, pp. 126-127.
82. Murungi, L. K.; Knapp, M.; Masinde, P. W.; Onyambu, G.; Gitonga, L. y Agong, S. G. Host-plant acceptance, fecundity and longevity of *Tetranychus evansi* (Acari: Tetranychidae) on selected tomato accessions. *African Journal of Horticultural Science*, 2009, vol. 2, pp. 79-91. ISSN: 1998-9326.
83. Picanço, M.; Leite, G. L. D.; da Mota, W. F. y Cangemi, R. C. Resistência de introduces de *Lycopersicon peruvianum* a *Tetranychus ludeni* (Koch) (Acari: Tetranychidae) e *Aculops lycopersici* (Masse) (Acari: Eriophyidae). *Agrociencia*, 1997, vol. 13, pp. 73-76. ISSN: 1405-3195.
84. Silva, C. A. D.; da Moura, A. L. y de Moraes, G. J. Resistencia de tomateiro ao acaro vermelho *Tetranychus evansi* Baker and Pritchard (Acari: Tetranychidae). *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil*, 1992, vol. 21, pp. 147-156. ISSN: 0301-8059.
85. Leckie, B. M.; Jong, D. M. D. y Mutschler, M. A. Quantitative trait loci increasing acylsugars in tomato breeding lines and their impacts on silverleaf whiteflies. *Mol Breeding*, 2012, vol. 30, pp. 1621-1634. ISSN: 1380-3743.

Recibido: 5 de enero de 2014

Aceptado: 6 de diciembre de 2014

¿Cómo citar?

Álvarez Gil, Marta. Resistencia a insectos en tomate (*Solanum spp.*). [en línea]. *Cultivos Tropicales*, 2015, vol. 36, no. 2, pp. 100-110. ISSN 1819-4087. [Consultado: ____]. Disponible en: <----->.