

**OBTENCIÓN DE UN MÉTODO DE INFESTACIÓN ARTIFICIAL CON EL
PASADOR DEL FRUTO *Neoleucinodes elegantalis* Guenée (Lep: Crambidae),
PARA LA DETERMINACIÓN DE LA RESISTENCIA GENÉTICA EN
Solanum spp.**

**NELSON ENRIQUE CASAS LEAL
7206004**

**UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA
FACULTAD DE CIENCIAS AGROPECUARIAS
ESCUELA DE POSGRADOS
PALMIRA
2008**

**OBTENCIÓN DE UN MÉTODO DE INFESTACIÓN ARTIFICIAL CON EL
PASADOR DEL FRUTO *Neoleucinodes elegantalis* Guenée (Lep: Crambidae),
PARA LA DETERMINACIÓN DE LA RESISTENCIA GENÉTICA EN
Solanum spp.**

**NELSON ENRIQUE CASAS LEAL
7206004**

**Trabajo de tesis para optar al título de Magíster en CIENCIAS AGRARIAS con
énfasis en FITOMEJORAMIENTO.**

DIRIGIDO POR:

**Ph.D. FRANCO ALIRIO VALLEJO C. Prof. Titular UNAL Palmira
M.Sc. EDGAR IVAN ESTRADA S. Prof. Titular UNAL Palmira**

**UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA
FACULTAD DE CIENCIAS AGROPECUARIAS
ESCUELA DE POSGRADOS
PALMIRA
2008**



UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA
SEDE PALMIRA

FACULTAD DE CIENCIAS AGROPECUARIAS

ACTA DE JURADO DE TESIS

MAESTRÍA EN CIENCIAS AGRARIAS ENFASIS: FITOMEJORAMIENTO

En Palmira a los 19 días del mes de Diciembre de 2008, se reunió en esta Sede el Jurado Calificador de Tesis, integrado por los doctores NORA CRISTINA MESA COBO y CARLOS GERMAN MUÑOZ PEREA.

Para calificar la Tesis de Grado de:

NELSON ENRIQUE CASAS LEAL

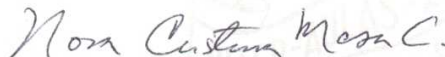
Titulada:

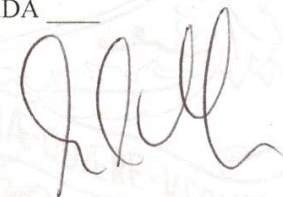
“Obtención de un método de infestación artificial con el pasador del fruto *Neoleucinodes elegantalis* Guenée (Lep: Crambidae), para la determinación de la resistencia genética en *Solanum spp.*” bajo la dirección de los doctores Edgar Iván Estrada Salazar y Franco Alirio Vallejo Cabrera.

Después de oír el informe del jurado evaluador compuesto por los doctores NORA CRISTINA MESA COBO y CARLOS GERMAN MUÑOZ PEREA, y de haber cumplido con el proceso de evaluación, la tesis fue calificada como:

APROBADA

REPROBADA


NORA CRISTINA MESA COBO



CARLOS GERMAN MUÑOZ P.



UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA

SEDE PALMIRA

FACULTAD DE CIENCIAS AGROPECUARIAS

SECRETARÍA

RESOLUCION No. 016 DE 2009

(Acta No. 002 de febrero 12)

“Por la cual se otorga distinción MERITORIA a un Trabajo de Tesis”

EL CONSEJO DE FACULTAD DE CIENCIAS AGROPECUARIAS, SEDE PALMIRA,
en uso de sus atribuciones legales, y

CONSIDERANDO:

Que según el literal d, Artículo 57 del Acuerdo 008 de 2008 del Consejo Superior Universitario, los Consejos de Facultad podrán otorgar la distinción MERITORIA a las tesis de Especialidades, Maestrías o Doctorados que hayan sido propuestos unánimemente por los jurados.

Que los jurados, Doctores Nora Cristina Mesa Cobo y Carlos Germán Muñoz Perea, sustentaron la solicitud de distinción **Meritoria** ante el Consejo de Facultad de Ciencias Agropecuarias del Trabajo de Tesis titulado: **“Obtención de un método de infestación artificial con el pasador del fruto Neoleucinodes elegantalis Gueneé (Lep: Crambide), para la determinación de la resistencia genética en Solanum spp”**, realizado por el estudiante de Maestría en Ciencias Agrarias, Área Fitomejoramiento **Nelson Enrique Casas Leal**, bajo la dirección de los doctores Franco Alirio Vallejo Cabrera y Edgar Iván Estrada Salazar.

RESUELVE:

Artículo 1º: Otorgar distinción **Meritoria** al Trabajo de Tesis titulado: **“Obtención de un método de infestación artificial con el pasador del fruto Neoleucinodes elegantalis Gueneé (Lep: Crambide), para la determinación de la resistencia genética en Solanum spp”**, realizado por el estudiante de Maestría en Ciencias Agrarias, Área Fitomejoramiento, **Nelson Enrique Casas Leal**, identificado con la cédula de ciudadanía No. 6382208 y código de estudiante 9009001.

Artículo 2º: Entregar la presente Resolución en Nota de Estilo al estudiante de Maestría en Ciencias Agrarias, Área Fitomejoramiento, **Nelson Enrique Casas Leal**. ✓

COMUNÍQUESE Y CUMPLASE

Dada en la ciudad de Palmira, a los doce (12) días del mes de febrero de 2009.


MARIO AUGUSTO GARCÍA DÁVILA
Decano


VICTORIA EUGENIA QUINTERO
Secretaria de Facultad

ciencia y tecnología para el país

Carrera 32 No. 12 – 00 Barrio Chapinero Vía Candelaria. Edificio Administrativo Primer Piso
Telefax (092) 271 7007 - PBX 271 7000 - Extensión 35601
secreagropecuarias@palmira.unal.edu.co
Palmira, Colombia

Palmira, 20 de diciembre de 2008.

Dedicatoria

Al Padre Celestial y toda su corte, por iluminarme y mostrarme el camino.

A mis padres Angélico Casas y Julia Leal, por su amor, apoyo y comprensión.

A mis hermanas Nancy, Yolima y Angélica, por su apoyo y cariño.

A mis sobrinos Camilo, Noelia y Elizabeth, por bendecir nuestra familia.

A toda mi familia, por su colaboración y gran apoyo.

AGRADECIMIENTOS

Expreso mis sinceros agradecimientos al Programa de Investigación de Hortalizas de la Universidad Nacional de Colombia Sede Palmira, por darme la oportunidad de aprender y crecer como persona y como profesional.

Al profesor Edgar Iván Estrada, por su valiosa colaboración, orientación y apoyo frecuente.

Al Dr. Franco Alírio Vallejo Cabrera, por su orientación y apoyo.

A la Dra. Nora Cristina Mesa y el Dr. Carlos Germán Muñoz por su orientación y apoyo en la elaboración del presente documento.

Al Dr. Cesar Cardona, por sus valiosos aportes.

Al Dr. Edwin Restrepo, por su valiosa colaboración y apoyo en uno de los objetivos de esta investigación.

A Armando Zapata y todo el personal del CEUNP, por su colaboración en la ejecución del trabajo de campo.

A Eleonora Zambrano, Beatriz Rodríguez, Tania Duran, Leila Duran y Marzory Andrade, por su amistad y apoyo.

Nota de advertencia

“La facultad de Ciencias Agropecuarias de la Universidad Nacional de Colombia y los jurados de la tesis no son responsables de las líneas emitidas por él o los autores”.

“Artículo 24 de la resolución No. 04 de 1974”

CONTENIDO

	Pág.
INTRODUCCION.....	1
1. OBJETIVOS.....	4
1.1. OBJETIVO GENERAL.....	4
1.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	4
2. MARCO TEÓRICO.....	5
2.1. GENERALIDADES DEL CULTIVO.....	5
2.1.1. Origen y distribución del tomate <i>S. lycopersicum</i>	6
2.1.2. Clasificación taxonómica del tomate <i>S. lycopersicum</i>	7
2.1.3. Problemas fitosanitarios del cultivo de tomate <i>S. lycopersicum</i>	9
2.2. GENERALIDADES DEL <i>N. elegantalis</i>	11
2.2.1. Ubicación taxonómica del <i>N. elegantalis</i> (Guenée).....	11
2.2.2. Distribución geográfica del pasador del fruto <i>N. elegantalis</i> (Guenée)	12
2.2.3. Daño e importancia económica del pasador del fruto <i>N. elegantalis</i> (Guenée).....	13
2.2.3.1. Brasil.....	14
2.2.3.2. Venezuela.....	14
2.2.3.3. Ecuador.....	15
2.2.3.4. Colombia.....	15
2.2.4. Nombres comunes de <i>N. elegantalis</i>	16
2.2.5. Biología del pasador del fruto <i>N. elegantalis</i>	17
2.2.5.1. Aspectos Generales.....	17
2.2.5.2. Estado de Huevo.....	18

2.2.5.3. Estado Larval.....	19
2.2.5.4. Estado de Pupa.....	20
2.2.5.5. Estado Adulto.....	20
2.2.6. Ciclo biológico del <i>N. elegantalis</i> (Guenée).....	21
2.2.7. Métodos de control de <i>N. elegantalis</i> (Guenée).....	22
2.2.7.1. Control Químico.....	22
2.2.7.2. Control Cultural.....	24
2.2.7.3. Control Biológico.....	25
2.2.7.4. Control Físico y Mecánico.....	28
2.3. RESISTENCIA VARIETAL.....	28
2.3.1. Definición de resistencia varietal.....	28
2.3.2. Tipos de resistencia.....	30
2.3.3. Mecanismos de resistencia.....	32
2.3.3.1. Antibiosis.....	32
2.3.3.2. Antixenosis.....	34
2.3.3.3. Tolerancia.....	36
2.4. FACTORES QUE AFECTAN LA EXPRESIÓN DE LA RESISTENCIA....	38
2.4.1. Factores abióticos.....	38
2.4.1.1. Temperatura.....	39
2.4.1.2. Luz.....	39
2.4.1.3. Factores edáficos.....	40
2.4.1.4. Humedad relativa del ambiente.....	42
2.4.1.5. Contaminación del aire.....	43
2.4.1.6. Agroquímicos.....	43
2.4.2. Factores bióticos.....	44
2.4.2.1. Factores bióticos de la planta.....	44
• Densidad de plantas.....	45
• Altura de planta.....	45
• Edad de la planta.....	46

• Tipo de tejido.....	47
• Infecciones de los tejidos de las plantas por enfermedades.....	47
• Evaluación de partes de la planta vs plantas intactas.....	48
• Daño previo en tejidos.....	49
2.4.2.2. Factores bióticos del insecto.....	49
• Edad del insecto.....	50
• Sexo del insecto.....	50
• Nivel de infestación.....	50
• Período de actividad del insecto.....	51
• Preacondicionamiento.....	51
• Biotipos del insecto.....	51
2.5. RESISTENCIA A INSECTOS PLAGA EN EL GÉNERO <i>Solanum</i>	52
2.5.1. <i>Solanum pennellii</i>	53
2.5.2. <i>Solanum habrochaites</i>	54
2.5.3. <i>S. pimpinellifolium</i> y <i>S. peruvianum</i>	60
2.6. RESISTENCIA AL PASADOR DEL FRUTO <i>N. elegantalis</i>	60
2.7. TIPOS DE TRICOMAS EN EL GÉNERO <i>Solanum</i>	62
2.8. EVALUACIÓN PARA RESISTENCIA A INSECTOS.....	77
2.8.1. Fuente adecuada de insectos.....	78
2.8.1.1. Poblaciones de insecto natural (de campo).....	78
2.8.1.2. Poblaciones de insectos obtenidas en condiciones controladas.....	79
2.8.2. Técnicas para infestación artificial de las plantas con los insectos.....	79
2.8.2.1. Infestación con huevos.....	80
2.8.2.2. Infestación con larvas.....	80
2.8.3. Técnicas para evaluar los niveles de resistencia a insectos.....	81
2.8.3.1. Evaluación de la resistencia a insectos basada en el daño en la planta.....	82
2.8.3.2. Evaluaciones en condiciones de campo sin jaulas.....	82
2.8.3.3. Evaluaciones en condiciones de campo con jaulas.....	83

2.8.3.4. Evaluaciones en condiciones de invernadero.....	84
2.8.3.5. Evaluaciones en condiciones de laboratorio.....	84
2.8.4. Evaluación de la resistencia a insectos basada en la respuesta del insecto a la planta.....	85
3. MATERIALES Y METODOS.....	87
3.1. DESARROLLO DE UNA METODOLOGÍA DE INFESTACIÓN ARTIFICIAL DE PLANTAS DE TOMATE CON EL PASADOR DEL FRUTO <i>N. elegantalis</i>	87
3.1.1. Obtención de una fuente adecuada de insectos adultos de pasador del fruto <i>N. elegantalis</i>	87
3.1.2. Determinación del nivel óptimo de infestación de insectos de pasador	88
3.2. EVALUACIÓN DE LA RESISTENCIA AL PASADOR DEL FRUTO <i>N.</i> <i>elegantalis</i> , EN GERMOPLASMA DEL GÉNERO <i>Solanum</i> spp.....	92
3.2.1. Evaluación bajo condiciones de casa de malla.....	92
3.2.2. Evaluación bajo condiciones de jaula.....	97
4. RESULTADOS Y DISCUSION.....	100
4.1 DESARROLLO DE UNA METODOLOGÍA PARA OBTENCIÓN DE INSECTOS ADULTOS DE <i>N. elegantalis</i>	100
4.1.1. Obtención de una fuente adecuada de insectos adultos de pasador del fruto <i>N. elegantalis</i>	100
4.1.2. Determinación del nivel óptimo de infestación de plantas de tomate con el <i>N. elegantalis</i>	102
4.2. EVALUACIÓN DE LA RESISTENCIA AL PASADOR DEL FRUTO <i>N.</i> <i>elegantalis</i> , EN MATERIALES DE <i>Solanum</i> spp.....	107
4.2.1. Evaluación bajo condiciones de casa de malla.....	107
4.2.2. Evaluación bajo condiciones de jaula.....	123
5. CONCLUSIONES.....	128
5.1. DESARROLLO DE UNA METODOLOGÍA DE INFESTACIÓN	

ARTIFICIAL DE PLANTAS DE TOMATE CON EL PASADOR DEL FRUTO <i>N. elegantalis</i>	128
5.2. EVALUACIÓN DE LA RESISTENCIA AL PASADOR DEL FRUTO <i>N.</i> <i>elegantalis</i> , EN MATERIALES DE <i>Solanum</i> spp.....	128
6. BIBLIOGRAFÍA.....	130
7. ANEXOS.....	143

LISTA DE FIGURAS

	Pág.
Figura 1. Detalle del daño interno por pasador <i>N. elegantalis</i> en fruto de tomate.....	13
Figura 2. Detalle de los huevos del pasador <i>N. elegantalis</i>	18
Figura 3. Detalle de la larva de último instar de pasador <i>N. elegantalis</i>	19
Figura 4. Detalle de las pupas del pasador <i>N. elegantalis</i>	20
Figura 5. Dimorfismo sexual en adultos del pasador <i>N. elegantalis</i> . (A) Macho, (B) Hembra.....	21
Figura 6. Esquema del ciclo biológico del <i>N. elegantalis</i>	22
Figura 7. Tipos de tricomas en el género <i>Solanum</i> . (A) <i>S. lycopersicum</i> , (B) <i>S. habrochaites</i>	65
Figura 8. Tricomas glandulares en folíolos de dos especies de tomate, <i>Solanum lycopersicum</i> L. (TOM 556) y <i>Solanum habrochaites</i> var <i>glabratum</i> (PI134417). Tricomas tipo I (A), tipo IV (B), tipo VI (C) y tipo VII (D).....	65
Figura 9. Estructura y tamaño de tricomas glandulares de <i>Solanum habrochaites</i> A) tipo IV y B) tipo VI y tricomas glandulares del tomate comercial <i>Solanum lycopersicum</i> cv. Fabulous C) tipo VI.....	68
Figura 10. Estructura química de 2-undecanona, 2-dodecanona, 2-tridecanona, and 2-pentadecanona.....	68
Figura 11. Jaula de evaluación del nivel óptimo de infestación.....	90
Figura 12. Distribución espacial de tratamientos.....	90
Figura 13. Casa de malla utilizada para la evaluación de resistencia al pasador <i>N. elegantalis</i> en especies del género <i>Solanum</i>	95
Figura 14. Distribución espacial de plantas del género <i>Solanum</i> en la prueba	

de no preferencia.....	97
Figura 15. Material vegetal utilizado para la evaluación en jaula. (A) Tomate, (B) PI134417, (C) PI134418 y (D) LA 1264.....	99
Figura 16. Estructura metálica utilizada para la obtención de pupas e insectos adultos de pasador <i>N. elegantalis</i>	102
Figura 17. Morfología de la apertura genital para la clasificación por sexo de pupas de <i>N. elegantalis</i> . (AG) Apertura genital, (A) Hembra, (B) Macho.....	103
Figura 18. Regresión entre nivel de infestación con hembras adultas de <i>N. elegantalis</i> y frutos afectados por planta en tomate Unapal Maravilla.....	105
Figura 19. Regresión entre nivel de infestación con adultos de <i>N. elegantalis</i> y número promedio de orificios de entrada por fruto en tomate Unapal Maravilla.....	107
Figura 20. Porcentaje de frutos ovipositados por <i>N. elegantalis</i> , en cuatro genotipos del género <i>Solanum</i> , bajo condiciones de casa de malla.....	109
Figura 21. Número total de huevos de <i>N. elegantalis</i> , en cuatro genotipos del género <i>Solanum</i> , bajo condiciones de casa de malla.....	109
Figura 22. Ubicación de las posturas de pasador del fruto <i>N. elegantalis</i> . (A) Unapal Maravilla, (B) PI134417, (C) PI134418 y (D) LA1264.....	113
Figura 23. Oviposición de <i>N. elegantalis</i> por racimo, en cuatro genotipos del género <i>Solanum</i>	115
Figura 24. Posturas de <i>N. elegantalis</i> , en los tricomas tipo I de las genotipos silvestres. (A) PI134417, (B) PI134418.....	118
Figura 25. Reacción antibiótica sobre larvas neonatas de <i>N. elegantalis</i> , sobre frutos de los genotipos silvestres del género <i>Solanum</i>	119
Figura 26. Reacción antibiótica y antixenótica de los tricomas tipo IV y VI sobre el pasador del fruto <i>N. elegantalis</i>	120
Figura 27. Reacción antibiótica sobre larvas neonatas de <i>N. elegantalis</i> sobre y dentro de frutos de genotipos silvestres de <i>Solanum</i>	121
Figura 28. Tricomas presentes en los genotipos silvestres del género <i>Solanum</i> . (A) Fruto de accesión PI134418, (B) Tricoma glandular tipo I y (C) Tricomas glandulares tipo IV y VI.....	123

Figura 29. Porcentaje de frutos ovipositados por *N. elegantalis*, en cuatro genotipos del género *Solanum*, bajo condiciones de jaula..... 125

LISTA DE TABLAS

	Pág.
Tabla 1. Nueva nomenclatura para las especies que constituían el anterior género <i>Lycopersicon</i>	8
Tabla 2. Principales plagas asociadas al tomate <i>S. lycopersicum</i>	10
Tabla 3. Principales productos utilizados por los tomateros en el Valle del Cauca para el control de <i>N. elegantalis</i>	23
Tabla 4. Eficiencia del cruzamiento, germinación de la semilla y número de semillas producidas en las seis poblaciones híbridas interespecíficas obtenidas.....	61
Tabla 5. Tricomas presentes en especies silvestres del género <i>Solanum</i>	63
Tabla 6. Características de los tipos de tricomas en el género <i>Solanum</i> (longitud, tipo de cabeza, tallo y base).....	65
Tabla 7. Densidad de tricomas en el género <i>Solanum</i>	70
Tabla 8. Efecto sobre las plagas al remover los exudados de los tricomas glandulares en especies del género <i>Solanum</i>	71
Tabla 9. Efecto sobre las plagas al aumentar la densidad de tricomas en especies de <i>Solanum</i>	72
Tabla 10. Efectos antibióticos relacionados con la resistencia a plagas en el género <i>Solanum</i>	74
Tabla 11. Efectos antixenóticos relacionados con la resistencia a plagas en el género <i>Solanum</i>	76
Tabla 12. Escala de evaluación de daño causado por el pasador <i>N. elegantalis</i>	91
Tabla 13. Valores promedio de las variables FAP y OEFP por tratamiento.....	103

Tabla 14. Daño de <i>N. elegantalis</i> expresado por las plantas de tomate Unapal Maravilla en los diferentes tratamientos.....	105
Tabla 15. Resumen del análisis de varianza para la evaluación de resistencia al pasador del fruto <i>N. elegantalis</i> , bajo condiciones de casa de malla.....	110
Tabla 16. Valores promedio de ubicación de posturas de <i>N. elegantalis</i> bajo condiciones de casa de malla.....	111
Tabla 17. Resumen del análisis descriptivo por estratos de las variables utilizadas en la evaluación de resistencia a <i>N. elegantalis</i> en cuatro genotipos del género <i>Solanum</i> , bajo condiciones de casa de malla.....	113
Tabla 18. Resumen del análisis de varianza para la evaluación de resistencia al pasador del fruto <i>N. elegantalis</i> , bajo condiciones de jaula.....	125
Tabla 19. Valores promedio de ubicación de posturas de <i>N. elegantalis</i> bajo condiciones de jaula.....	126

LISTA DE ANEXOS

	Pág.
Anexo A. Resumen de variables evaluadas por racimo para cada tratamiento bajo condiciones de casas de malla.....	143
Anexo B. Valores totales, promedio y en porcentaje (por tratamiento por planta), para la evaluación de resistencia en el género Solanum, bajo condiciones de casa de malla.....	144
Anexo C. Valores totales, promedio y en porcentaje (por tratamiento por planta), para la evaluación de resistencia en el género Solanum, bajo condiciones de jaula.....	145

Obtención de un método de infestación artificial con el pasador del fruto *Neoleucinodes elegantalis* Guenée (Lep: Crambidae), para la determinación de la resistencia genética en *Solanum* spp.

RESUMEN

El tomate *Solanum lycopersicum* es la hortaliza más importante en el mundo, tanto para el consumo fresco como para la industria. Este cultivo presenta diversos problemas fitosanitarios dentro de los que se destaca el pasador del fruto *Neoleucinodes elegantalis*. Es una plaga directa y se han reportado pérdidas hasta del 70% en algunos cultivos en el Valle del Cauca. Se desarrolló una metodología de infestación artificial de plantas de tomate tipo "chónto" con el pasador del fruto *N. elegantalis*, estableciendo el nivel óptimo de infestación que permita, bajo condiciones controladas, determinar la resistencia genética en especies del género *Solanum*. Se diseñó y construyó una unidad experimental (jaula de evaluación), de dimensiones 1.5 x 1.5 x 1.8 m., cubierta con tela muselina. Se usaron dos plantas de tomate tipo "chónto", Unapal Maravilla (cultivar susceptible), en estado de fructificación y adultos del insecto plaga machos y hembras. Se evaluaron cuatro diferentes niveles de infestación: dos insectos, cuatro, seis y ocho. Se evaluaron 5 tratamientos con 4 repeticiones arreglados en un diseño de bloques completos al azar. Se realizaron tres liberaciones de adultos del insecto plaga, con intervalos de una semana y se evaluaron seis racimos por planta. Para la determinación de la resistencia se realizaron dos ensayos bajo condiciones controladas, en casa de malla y jaula. Se construyó una casa de malla en forma circular de 9 m de diámetro, cubierta con tela muselina. Se evaluaron 4 genotipos, uno comercial (Unapal Maravilla) y tres silvestres (PI134417, PI134418 y LA1264) y en cada planta se evaluó 5 racimos. Se realizaron 5 liberaciones. Las plantas se sembraron en baldes plásticos. Se utilizó un diseño completamente al azar con 4 tratamientos y 8 repeticiones. Para el ensayo en jaula, se utilizó una jaula de evaluación, en la cual se evaluaron 5 racimos de cada tratamiento suspendidos de la parte superior de la jaula y dispuestos en círculo. Se realizaron 6 liberaciones. Para ambos ensayos, se realizó un análisis de varianza y un análisis de medias (LSD). Se realizó un análisis de regresión entre las variables nivel de infestación y frutos afectados por planta. Se determinó que el nivel óptimo de infestación bajo condiciones controladas, es de seis insectos hembras por jaula, es decir 3 por planta. El promedio de oviposición por planta (%) fue significativamente mayor en el genotipo comercial que en los silvestres. El número promedio de huevos por fruto, fue significativamente menor en el tratamiento 4 (LA1264), respecto a los demás tratamientos. Tanto en la evaluación en casa de malla como en la jaula, el insecto ubica sus huevos en mayor proporción sobre la superficie del fruto (> al 70 %), que en otras estructuras del fruto. Los tricomas glandulares tipo I, IV y VI, de los genotipos silvestres y las sustancias químicas asociadas a estos, ejercieron un aparente efecto antixenótico y antibiótico en el pasador del fruto *N. elegantalis*.

Palabras claves: tomate, resistencia, pasador del fruto, nivel de infestación.

Obtaining artificial infestation method with the fruit borer *Neoleucinodes elegantalis* Guenée (Lep: Crambidae), for the determination of the genetic resistance in *Solanum* spp.

SUMMARY

The tomato *Solanum lycopersicum* is the important vegetable but in the world, both for fresh consumption and for industry. This crop presents several problems within the plant that stands out the fruit borer *Neoleucinodes elegantalis*. Is a direct plague and have been reported lost as much as 70% in some crops in the Valle del Cauca. We developed a artificial method for infestation of tomato plants "chonto" with the fruit borer *N. elegantalis*, setting the optimal level of infestation that allows, under controlled conditions, to identify genetic resistance in species of the genus *Solanum*. Was designed and constructed an experimental unit (cage of evaluation) of dimensions 1.5 x 1.5 x 1.8 m., covered with muslin cloth. We used two plants of tomato type "chonto" Unapal Wonder (susceptible genotype) in the fruiting state and insect pests adult males and females. We evaluated four different levels of infestation: Insect two, four, six and eight. 5 treatments were evaluated with 4 replications arranged in a complete block random design. There were three releases of adult insect pests, with intervals of one week and were evaluated six clusters per plant. For the determination of the resistance were realised two tests under controlled conditions at house mesh and cage. Built a house mesh circular of 9 m in diameter, covered with muslin cloth. 4 genotypes were evaluated, a commercial (Unapal Wonder) and three wild (PI134417, PI134418 and LA1264) and each plant was evaluated 5 clusters. We release 5. The plants were sown in plastic buckets. We used a completely randomized design with 4 treatments and 8 replicates. For the test cage, a was used cage of evaluation, which assessed 5 racemes per treatment suspended from the top of the cage and arranged in a circle. 6 releases were made. For both tests, to do an analysis of variance and an analysis of mean (LSD). We was make a regression analysis between variables level of infestation and affected fruits per plant. It was determined that the optimal level of infestation under controlled conditions, is six female insects per cage, that is to say 3 per plant. The average oviposition per plant (%) was significantly higher in genotype trade that in wildlife. The average number of eggs per fruit was significantly lower in treatment 4 (LA1264), compared to other treatments. Both the assessment at home mesh and in the cage, insect eggs found in higher proportion on the surface of the fruit (> 70%) than in other structures of the fruit. The glandular trichomes type I, IV and VI of the genotypes wild and chemicals associated with them, exerted an apparent effect antibiotic and antixenótico on the fruit borer *N. elegantalis*.

Key words: tomato, resistance, fruit borer, level of infestation.

Obtención de un método de infestación artificial con el pasador del fruto *Neoleucinodes elegantalis* Guenée (Lep: Crambidae), para la determinación de la resistencia genética en *Solanum* spp¹.

NELSON E. CASAS L.²

INTRODUCCION

El tomate *Solanum lycopersicum* L. es la hortaliza más importante en Colombia y en el mundo. Constituye el 30 % de la producción hortícola mundial, con aproximadamente 4.6 millones de hectáreas sembradas y 126.246.000 toneladas de frutos cosechados en el año 2007. Los países de mayor producción en Sudamérica son en su orden Brasil, Chile, Argentina y Colombia. Durante el periodo comprendido entre 1990 y 2007, la producción colombiana de tomate pasó de 505.005 toneladas (en 23.400 ha) a 390.000 toneladas (en 15.000 ha) (FAOSTAT, 2007).

El cultivo de tomate en Colombia presenta diversos problemas como son el bajo rendimiento y calidad, alta susceptibilidad a insectos plagas, enfermedades y condiciones adversas de clima y suelo, carencia de tecnologías adecuadas para la producción y el manejo poscosecha, y altos costos de producción que hacen del cultivo una actividad poco competitiva. Adicionalmente, Colombia depende de la importación de semilla para la producción de tomate, debiendo importar el 80% de la semilla requerida (Vallejo, 1999).

En Colombia son cuatro los insectos plaga que limitan severamente la producción y que han llevado al agricultor a realizar prácticas de control químico, utilizando mezclas de insecticidas altamente tóxicos, en dosis y frecuencias elevadas.

¹ Tesis de grado presentada como requisito parcial para optar al título de Magister en Ciencias Agrarias línea de investigación Fitomejoramiento.

² Estudiante de Maestría en Ciencias Agrarias línea de investigación Fitomejoramiento.

Dichos insectos plagas son el pasador el fruto *Neoleucinodes elegantalis*, el cogollero *Tuta absoluta*, la mosca blanca *Bemisia tabaci* y la mosca del ovario *Prodiplosis longifila* (Vallejo, 1999).

Según un inventario realizado por el ICA sobre plagas de los cultivos en el Valle del Cauca en el año 2000, se determinó que de 1725 ha sembradas en el Valle en ese año, 1500 ha estaban afectadas por el pasador, 1500 ha con cogollero y 800 ha con mosca blanca, presentándose una alta incidencia de dichas plagas en el área afectada (Varela, 2001).

Con respecto al daño causado por el pasador del fruto, se han reportado pérdidas hasta del 70% en algunos cultivos en el Valle del Cauca (comunicación personal con Edgar Iván Estrada³).

Debido al hábito del pasador de permanecer dentro del fruto durante todo su desarrollo larval, su daño solo se manifiesta con la maduración del fruto y por tanto, el control químico es muy difícil y de cuestionable eficiencia. Por otro lado, el control biológico usando *Trichogramma exiguum* podría jugar un papel importante en el control del pasador; sin embargo, hay poca credibilidad del agricultor colombiano hacia esta clase de control.

Adicionalmente, todos los cultivares de tomate tipo chónito utilizados en Colombia son susceptibles al pasador del fruto. Es tanta la gravedad de este insecto plaga, que el agricultor, para lograr obtener una producción sostenible está recurriendo a prácticas de control severas, incrementando excesivamente los costos de producción, y causando graves alteraciones en el ambiente, en la salud de quienes aplican estos productos y en la calidad de vida de los consumidores.

³ Profesor titular Universidad Nacional de Colombia Sede Palmira 2008.

En Colombia, se han realizado pocos estudios básicos que permitan desarrollar estrategias seguras y confiables para la selección de cultivares de tomate resistentes al pasador del fruto *N. elegantalis*, bajo condiciones controladas. Se requiere información experimental que valide los procesos de introgresión genética para la resistencia al pasador en el tomate cultivado.

En esta investigación se planteó el desarrollo de una metodología de infestación artificial de plantas de tomate con el pasador del fruto *N. elegantalis* con el propósito de facilitar la evaluación de la resistencia en gemoplasma silvestres del género *Solanum* spp., bajo condiciones controladas de casa de malla y jaula.

1. OBJETIVOS

1.1. OBJETIVO GENERAL

Contribuir al desarrollo de estudios básicos que permitan la obtención, mediante mejoramiento genético, de cultivares de tomate resistentes al pasador del fruto *N. elegantalis* (Guenée).

1.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS

Desarrollar una metodología de infestación artificial de plantas de tomate con el pasador del fruto *N. elegantalis*.

Evaluar la resistencia al pasador del fruto *N. elegantalis* en germoplasma del género *Solanum* spp. bajo condiciones de casa de malla y jaula.

2. MARCO TEÓRICO

2.1. GENERALIDADES DEL CULTIVO

El tomate conocido también como jitomate, es un producto muy apetecido. Además, es materia prima importante para la industria de transformación. Según SEP (1998), el tomate tiene importancia mundial por las siguientes razones:

- Variedad de uso para el consumo fresco.
- Variedad de uso como ingrediente principal en jugos, pastas, bebidas y otros concentrados.
- Sabor universalmente apreciado, ya que existen más de 120 recetas culinarias.
- Alto valor nutritivo, porque contiene relativamente mucha vitamina A y C.
- Alto valor comercial por unidad de superficie cultivada.

El tomate es una de las hortalizas básicas para la alimentación humana y de mayor consumo junto con la cebolla de bulbo por el contenido de vitaminas, así como en la economía de muchos agricultores en Colombia y otros países, dada la alta demanda del producto para el consumo fresco y como materia prima para la agroindustria (Figuerola y Giraldo, 1995).

La producción de tomate en Colombia, en gran parte, está destinada al consumo fresco. La producción de tomate para la industria tiene poca importancia. Se cultiva generalmente el tipo chónito (80% de la superficie) y en poca cantidad tomate tipo milano (20%). Los departamentos del Valle del Cauca, Atlántico y Santanderes son los principales productores de Tomate en Colombia, ocupando el departamento del Valle del Cauca el primer lugar (Vallejo, 1999).

En el Valle del Cauca se siembran alrededor de 1.597 has/año, para una producción de 32.000 toneladas y un rendimiento promedio de 20.1 ton/año. En esta región del sur occidente colombiano, los agricultores han adoptado el paquete tecnológico de la semilla híbrida importada (correspondiente al 5% del total de semilla sembrada, el 5% restante son variedades de libre polinización), exigentes en el uso intensivo de fertilizantes, riego y adecuado control de plagas y enfermedades (Estrada, 2008). El sistema de siembra utilizado es el estacado y encajonado. Entre las zonas productoras alrededor de los centros de acopio y consumo se encuentran: Cali, Palmira, Pradera, Rozo, Buga, Dágua, Roldanillo, La Unión, Cartago, Yumbo y Vijes (Lema, 1993).

La producción de tomate en Colombia es una actividad riesgosa, caracterizada por: Cultivos generalmente de tamaño pequeño, uso intensivo de insumos y mano de obra que repercute en altos costos de producción, poca disponibilidad de créditos, grandes problemas fitosanitarios, escasa tecnificación en la producción, bajos rendimientos y carencia de cultivares nacionales (Vallejo, 1999).

2.1.1. Origen y distribución del tomate *S. lycopersicum*.

Se cree que el centro de origen o domesticación del tomate *Solanum lycopersicum* L., es el norte de Suramérica, sin embargo, este cultivo ha sido genéticamente manipulado de forma extensa fuera de las Américas (Morales & Anderson, 2001). En los centros de origen como Perú, Ecuador y México, se encuentran varias formas silvestres. Fue introducida a Europa en el siglo XVI por los conquistadores españoles. En un principio el tomate no era consumido sino que se cultivaba como planta ornamental. A partir de 1900, se extendió el cultivo como alimento humano. Mas tarde en Hungría y en el sur de Europa se denominaron "Manzanas de Amor" o "Manzanas del Paraíso". Su elevado contenido de vitaminas, especialmente vitamina C, lo convierten en un manjar especialmente sano (Kreuter, 1994).

El tomate se cultiva en zonas templadas y cálidas. Existen notables diferencias en cuanto a los sistemas y técnicas culturales empleadas por los horticultores. Según la finalidad del producto, se puede diferenciar el cultivo de tomate para fines de consumo fresco y el cultivo de tomate industrial para la elaboración de otros alimentos. De acuerdo con esta finalidad se usan distintas variedades. Sus técnicas de cultivo también difieren. Ocasionalmente, se usan variedades de tomate industrial en la producción de tomate para consumo fresco (SEP, 1998).

2.1.2. Clasificación taxonómica del tomate *S. lycopersicum*.

El tomate *Solanum lycopersicum* L es una planta dicotiledónea, perteneciente a la familia *Solanácea* y al género *Solanum*. La especie *S. lycopersicum* es la especie cultivada y posee nueve especies silvestres relacionadas; es nativo de la América del Sur, pero domesticado en Mesoamérica en tiempos pre-Hispánicos. Actualmente se cultiva en toda la América latina, incluyendo la región Caribe (Vallejo, 1999).

Spooner, Anderson y Jansen (1993) mediante el análisis de sitios de restricción de DNA del cloroplasto, identificaron que el tomate y dos de sus especies silvestres relacionadas, conformaron un solo grupo con especies del género *Solanum* subgénero *Potatoe*, de esta manera, reconocieron al tomate como perteneciente al género *Solanum* especie *Solanum lycopersicum* L.

Peralta y Spooner (2001) a través de la comparación de las secuencias de nucleótidos del gen que codifica por una de las enzimas que cataliza la producción de almidón (enzima GBSSI) y realización de un análisis cladístico, observaron que todas las especies que conformaban el anterior género *Solanum* y varias especies del género *Solanum* subgénero *Potatoe*, formaron parte de un mismo grupo y por ende, confirmaron la inclusión del tomate cultivado y sus especies silvestres dentro del género *Solanum* sección *Lycopersicum*.

Marshall *et. al.*, (2001) mediante la comparación de las secuencias de nucleótidos de las regiones intrónicas del gen que codifica por el ARN ribosomal y la realización de un análisis cladístico, determinaron que todas las especies del anterior género *Solanum* y dos especies del género *Solanum* subgénero *Potatoe* conformaron un mismo grupo, verificando de esta manera, la inclusión del tomate cultivado y sus especies relacionadas dentro del género *Solanum* sección *Lycopersicum*. (Ver tabla 1).

Tabla 1. Nueva nomenclatura para las especies que constituían el anterior género *Lycopersicon*.

Nuevo nombre científico	Anterior nombre científico
<i>Solanum lycopersicum</i> L.	<i>Lycopersicon esculentum</i> . Miller.
<i>Solanum habrochaites</i> S. Knapp y D. M Spooner.	<i>Lycopersicon hirsutum</i> . Dunal.
<i>Solanum peruvianum</i> L.	<i>Lycopersicon peruvianum</i> (L.) Miller.
<i>Solanum penelli</i> Correll.	<i>Lycopersicon penelli</i> (Correll) D'Arcy.
<i>Solanum neorickii</i> D. M Spooner, G. J. Anderson y R. K. Hansen.	<i>Lycopersicon parviflorum</i> C. M. Rick, Kesicki, Fobes y M. Holle.
<i>Solanum chmielewskii</i> (C. M. Rick, Kesicki, Fobes y M. Holle) D. M. Spooner, G. J. Anderson y R. K. Hansen.	<i>Lycopersicon chmielewskii</i> C. M. Rick, Kesicki, Fobes y M. Holle.
<i>Solanum chilense</i> (Dunal) Reiche.	<i>Lycopersicon chilense</i> . Dunal.
<i>Solanum cheesmaniae</i> (L. Riley) Fosberg	<i>Lycopersicon cheesmaniae</i> . L. Riley.
<i>Solanum pimpinellifolium</i> L.	<i>Lycopersicon pimpinellifolium</i> (L.) Miller.

Fuente: Restrepo *et. al.*, 2007.

El género *Lycopersicon*, se subdivide en dos subgéneros: *Eulycopersicon* y *Eriopersicon*. En el subgénero *Eulycopersicon*, se incluyen las especies de frutos rojos (en estado maduro) como son: *S. lycopersicum* y *S. pimpinellifolium*; mientras que en el subgénero *Eriopersicon*, se incluyen las especies de frutos verdes (en estado maduro) como son: *S. peruvianum*, *S. chilense*, *S. habrochaites*, *S. parviflorum* y *S. chmielewskii* (Esquinas- Alcázar y Nuez, 1995).

Teniendo en cuenta el grado de compatibilidad de los cruzamientos interespecíficos, dividió el género *Solanum* en dos grupos: el grupo *esculentum* y el grupo *peruvianum* (Rick ,1973).

Según Rick (1973), en el grupo *esculentum* se incluyen las especies: *L. esculentum*, *L. pimpinellifolium*, *L. cheesmanii*, *L. parviflorum*, *L. chmielewskii* y *L. habrochaites*.; mientras que en el grupo *peruvianum*, se incluyen las especies: *L. peruvianum* y *L. chilense*.

De acuerdo a la clasificación biosistemática propuesta por Harlan y De wet (1971), el género *Solanum* se puede dividir en tres conjuntos génicos: un conjunto génico primario (GP1), al cual pertenecen las especies *S. lycopersicum*, *S. lycopersicum* var *cerasiforme*, *S. pimpinellifolium* y *S.cheesmanii*; un conjunto génico secundario (GP2), al cual pertenecen las especies: *S. habrochaites*, *S. parviflorum*, *S. chmielewskii*, *S. pennellii*; y un conjunto génico terciario (GP3) al cual pertenecen las especies: *S. peruvianum* y *S. chilense* (Vallejo, 1999).

2.1.3. Problemas fitosanitarios del cultivo de tomate *S. lycopersicum*.

El cultivo del tomate presenta diversas limitantes para su producción, representadas en enfermedades (hongos, bacterias, virus) y daños producidos por nematodos e insectos; estos últimos atacan desde el semillero hasta la etapa final del cultivo.

Según Vallejo y Estrada (2003), el tomate, al igual que otras hortalizas, afronta una serie de problemas relacionados con la extremada susceptibilidad a condiciones adversas de clima, suelo, enfermedades y plagas, convirtiéndose su cultivo en una actividad muy arriesgada, los costos de producción alcanzan a sobrepasar los \$US 10.000 por hectárea aproximadamente, de los cuales el control sanitario representa un 45% del costo total.

Debido a que el tomate se cultiva en muchas zonas del país en forma escalonada, se han creado condiciones favorables para la proliferación de las plagas, las cuales se tornan más dañinas en las regiones en donde se tienen los cultivos durante todo el año, puesto que los insectos siempre van a encontrar un medio de subsistencia en forma sucesiva y permanente, razón por la cual su ciclo no se afecta y no se encuentra en la necesidad de entrar en periodos de diapausa definidos (Figuroa y Giraldo, 1995).

Para García (1991), los siguientes son las principales especies de insectos fitófagos asociados al cultivo de tomate (ver tabla 2).

Tabla 2. Principales plagas asociadas al tomate *S. lycopersicum*.

Etapa del Cultivo	Insecto Plaga
Semillero y Sitio de Siembra.	Tierreros o Trozadores: <i>Agrotis ípsilon</i> , <i>Spodoptera frugiperda</i> , <i>S. ornithogalli</i> , <i>S. eridania</i> , <i>Gryllus assimillis</i> , etc. Babosas: <i>Deroceras reticulatum</i> , <i>Lima marginatus</i> , <i>Milax gagates</i> . Raspador: <i>Prodiplosis longifila</i> . Mil pies: <i>Oxidius</i> sp.
Desarrollo Vegetativo.	Afidos: <i>Myzus persicae</i> , <i>Aphis gossipii</i> , <i>Macrosiphum euphorbiae</i> . Raspador de cogollos: <i>Prodiplosis longifila</i> . Minadores: <i>Lyriomyza sativae</i> , <i>Tuta absoluta</i> . Moscas Blancas: <i>Bemisia tabaci</i> , <i>Trialeurodes vaporariorum</i> . Masticadores de Follaje: <i>Diabrotica balteata</i> , <i>Cerotoma</i> sp., <i>Colaspis</i> sp., <i>Epitrix</i> sp., <i>Spodoptera frugiperda</i> , <i>Manduca sexta</i> , <i>Heliotis</i> sp. Ácaros: <i>Tretanychus urticae</i> y <i>T. ludeni</i> .
Floración y Fructificación.	Perforadores del Fruto: <i>Tuta absoluta</i> , <i>Neoleucinodes elegantalis</i> . Raspador de botones florales: <i>Prodiplosis longifila</i> . Barrenadores y Minadores de Tallo: <i>Melanagromyza caucencis</i> , <i>Melanagromyza tomatarae</i> . Moscas Blancas: <i>Bemisia tabaci</i> , <i>Trialeurodes vaporariorum</i> .

Fuente: Casas y Estrada, 2005.

Entre los problemas de plagas, el pasador del fruto del tomate, *N. elegantalis* (Guenée), es considerado como la principal limitante entomológica de estas y otras Solanáceas en nuestro país, Viáfara, (1998).

Según Vallejo *et. al.*, (1993), en años recientes se ha presentado un incremento en la intensidad de daño del perforador del fruto de tomate, *N. elegantalis*.; llegando en algunas zonas productoras tanto del norte como del sur del Valle del Cauca, a desplazar del primer lugar a *Tuta absoluta* como plaga limitante.

2.2. GENERALIDADES DEL *N. elegantalis*

2.2.1. Ubicación taxonómica del *N. elegantalis* (Guenée).

Según Solís (2006), el pasador del fruto de tomate se ubica taxonomicamente.

Orden:	Lepidóptera.
Superfamilia:	Pyraloidea.
Familia:	Crambidae.
Subfamilia:	Spilomelidae.
Género:	<i>Neoleucinodes</i> .
Especie:	<i>Neoleucinodes elegantalis</i> (Guenée).

En 1854 Guenée, describió las especies *Leucinodes elegantalis*, *L. orbonalis* y *L. imperialis*. Posteriormente, en 1914 Dyar describió las especies *L. prophetica* y *L. dissolvens*, y hacia el año de 1948 Capps describió la especie *L. torvis* (Araujo, 1948).

Capps en 1948, verificó que *L. orbonalis*, se distribuye en las regiones Etiópicas y Orientales y en Ceylán e India, fue registrada como plaga de la berenjena (*Solanum melongena*).

Igualmente Capps (1948), revisando las especies americanas concluyó que *L. elegantalis* no era congénere de *L. orbonalis* y creó el género *Neoleucinodes* cuya especie tipo es *N. elegantalis* y que además incluye las especies *N. imperiales* (Guenée), *N. dissolvens* (Dyar), *N. prophetica* (Dyar) y *N. torvis*. Es así, como el género *Leucinodes* permanece solo para especies de regiones exóticas anteriormente mencionadas. Por lo tanto, el nombre actual del pasador del tomate es *N. elegantalis* (Araujo, 1948).

2.2.2. Distribución geográfica del pasador del fruto *N. elegantalis* (Guenée).

Díaz (2006), menciona que el pasador del fruto *N. elegantalis*, es el principal insecto plaga de las solanáceas en Colombia. El insecto se distribuye en Nariño, Valle del Cauca, Huila, Tolima, Caldas, Quindío, Risaralda, Cundinamarca, Boyacá, Norte de Santander, Santander, Cesar, Magdalena, Córdoba y Antioquia. Igualmente, señala que en el país, existen áreas de baja infestación de *N. elegantalis* donde las pérdidas de frutos en cosecha son menores, estas áreas se relacionan con la altura sobre el nivel del mar y la planta hospedera. La misma autora registró la presencia de una nueva especie de *Neoleucinodes* para Colombia en frutos de *Solanum pseudolulo* Heiser., en el municipio de Silvana, Cundinamarca.

Este mismo autor señala que, además del tomate de árbol *Solanum betaceum* Cav., lulo *Solanum quitoense* Lam. y tomate de mesa *Solanum lycopersicum* L., se registró en pimentón *Capsicum annum* L. y berenjena *Solanum melongena* L. y en solanáceas silvestres como *Solanum crinitum* Lam., *Solanum* sp. Sección *torva*, *Solanum hirtum* Vahl., *Solanum torvum* Sw. y *Solanum carolinence* L., *Solanum acerifolium* Dunal, *Solanum atropurpureum* Scharnk., *Solanum lanceifolium* Jack.

Según Serrano y Muñoz (1989), *N. elegantalis*, esta ampliamente distribuido en la zona neotropical de Centro y Sur América, encontrándose en México, Guatemala,

Costa Rica, Jamaica, Cuba, Puerto Rico, Panamá, Colombia, Venezuela, Trinidad, Guayana Francesa, Guayana Inglesa, Perú, Brasil, Ecuador y Argentina.

Este carácter cosmopolita, unido a la presencia de altas poblaciones, lo califica como una plaga clave en diferentes cultivos de la familia de las Solanáceas, en la cual este insecto se ha especializado, atacando frutos de tomate *S. lycopersicum*, Tomate de Árbol *Chyphomandra betacea*, Lulo *Solanum quitoense* y Berenjena *Solanum melogena*, Serrano y Muñoz, (1989).

2.2.3. Daño e importancia económica del pasador del fruto *N. elegantalis* (Guenée).

Las larvas del primer instar son delgadas, a excepción de su cápsula cefálica. Una vez nacen perforan y penetran rápidamente el fruto (tardan entre 20 y 54 minutos), realizando un orificio de entrada casi imperceptible, que se suaviza, deprimiéndose el tejido adyacente. Una vez dentro se alimenta de su pulpa, ejes placentarios como también de las semillas, en algunas ocasiones; hasta completar su desarrollo, tiempo durante el cual, los instares 3 al 5 ocasionan los daños más severos realizando galerías de gran tamaño en el interior del fruto (Figura 1).

Figura 1. Detalle del daño interno por pasador *N. elegantalis* en fruto de tomate.



Fuente: Casas, 2008.

Cuando la larva completa su desarrollo, abre un orificio de salida favoreciendo la entrada de agentes patógenos que aceleran la pudrición del fruto, inicialmente hongos y posteriormente bacterias. El número de larvas por fruto es variable, pudiéndose encontrar hasta 40 larvas en un sólo fruto y cada una realiza un orificio de salida. Sin embargo, es importante señalar que la presencia de una sola larva es suficiente para inutilizar el fruto (Bonilla, 1996; Patiño y Trujillo, 1998; Viáfara, 1998; Ramos, 1998).

2.2.3.1. Brasil:

Lepage (1948) y Toledo (1948), reportaron a *N. elegantalis* como la principal plaga en tomate de mesa, pero no cuantificaron las pérdidas causadas por el insecto.

Leiderman (1963), cuantificó pérdidas ocasionadas por el insecto hasta en un 90% en frutos de tomate de mesa.

Gallo *et. al.*, (1978), registró daños ocasionados por el insecto en frutos de tomate de mesa hasta un 45% del total.

Eiras y Blackmer (2002), reportaron que *N. elegantalis* es una de las más importantes plagas de tomate en varias regiones de Brasil.

2.2.3.2. Venezuela:

La presencia de *N. elegantalis* fue detectada en 1934, pero solo hasta 1961 aparece atacando cultivos de tomate en la zona de el Tocuyo en el Estado de Lara (Cermeli *et. al.*, 1972). A partir de 1969, se convirtió en un serio problema en cultivos de tomate de diversas regiones del estado de Lara (Geraud, 1977).

En el estado Aragua, fue reportado causando daño en tomate en Villa de Cura en el año de 1971, constituyéndose en la plaga de mayor importancia en esa región (Cermeli *et. al.*, 1972).

Silvestre (1985), registra a *N. elegantalis* como una de las principales limitantes en la producción de tomate de mesa, pero no cuantifica las pérdidas causadas por el insecto.

Marcano (1991), reporta a *N. elegantalis*, como una de las plagas de mayor importancia en la mayoría de las zonas productoras de tomate en Venezuela.

2.2.3.3. Ecuador:

En este país *N. elegantalis*, afecta los cultivos de berenjena, pimentón, tomate y lulo, en este último, el daño en muchos casos ha llegado a afectar hasta un 90% de la producción (Jijón, 1982).

2.2.3.4. Colombia:

En Colombia se considera a *N. elegantalis* como una de las principales plagas de los cultivos de solanáceas, siendo registrada por primera vez en el Valle de Medellín en 1945. Posteriormente, se detectó en otros nueve municipios de Antioquia, lo mismo que en varios municipios de Caldas y del resto del país (Muñoz *et. al.*, 1989).

En Cundinamarca se encontró afectando frutos verdes de pimentón, tomate, lulo, berenjena y tomate de mesa. En este último se registró un 15% de pérdidas en la producción (ICA, 1982).

En el municipio de Caldas (Antioquia) se presentó un fuerte ataque en frutos de tomate de árbol, siendo tal la magnitud de su daño que no se encontró fruto sano; con la misma intensidad de daño se registró en un cultivo de tomate de árbol en la zona de Jamundí (Valle del Cauca), perdiéndose gran parte de la cosecha (ICA, 1982).

En las veredas de Mirabueno, Loma Alta y Roperero en el municipio de Vélez (Santander), se registraron altas poblaciones del insecto y larvas prefiriendo frutos verdes, encontrándose hasta tres por fruto (ICA, 1982).

En el municipio de Icononzo (Tolima), se presentó atacando frutos de lulo, ocasionando pérdidas hasta de un 90% en los frutos de primera cosecha (ICA, 1989).

En el Huila se encontró un 80% de frutos perforados al hacer evaluaciones en cultivos de lulo. Igualmente, se contaron hasta doce larvas por fruto (ICA, 1989).

2.2.4. Nombres comunes de *N. elegantalis*.

En Colombia se conoce con los nombres de “pasador del fruto del lulo” (Reyes, 1987); “gusano del tomate de árbol” (Gallego, 1960), (Saldarriaga, 1981); “perforador de los frutos” (Guirard y Lobo, 1977), (Posada y García, 1970); “barrenador del fruto del tomate” (Posada *et. al.*, 1976); “Gusano rosado del tomate” (Vallejo, 1999); y el nombre común oficialmente aceptado es “pasador del fruto del tomate” (Gallego, 1974).

En Ecuador se le conoce como “gusano del fruto del lulo” (Jijon, 1982); en Brasil se conoce como “broca o broqueira do fruto do tomateiro” (Araujo, 1948) y en Venezuela como “perforador del fruto del tomate” (Silvestre, 1985).

2.2.5. Biología del pasador del fruto *N. elegantalis*.

2.2.5.1. Aspectos Generales.

Según Bonilla (1996), el pasador del fruto de tomate *N. elegantalis* (Guenée), es un insecto que inicia su ataque en la época de floración y la formación de los primeros frutos. Inicialmente los daños se localizan en los bordes del área de cultivo y se van desplazando hacia el centro colonizando toda la plantación. La oviposición del insecto se localiza en el pedicelo y cáliz de las flores, sobre los frutos y especialmente sobre y debajo de los sépalos, en el pedúnculo y la zona de inserción con el fruto.

Ramos (1998), asegura que ésta preferencia se debe seguramente a un mecanismo de protección contra el efecto letal que podrían ejercer factores ambientales. Aunque Parra y López (1993), aseguran que cuando la presión del insecto sobre el cultivo es demasiado fuerte, la postura puede encontrarse indiscriminadamente en cualquier parte de la planta, favoreciendo la posible existencia de poblaciones superpuestas.

La mayor susceptibilidad a *N. elegantalis*, se ha observado en cultivares de tomate de tipo industrial, posiblemente por un mayor contenido de sólidos solubles que favorecen el hábito alimenticio de la larva del insecto (Viáfara, 1998).

Según Salinas *et. al.*, (1993), el comportamiento del insecto en tomate se realiza de la siguiente manera: inicia su ciclo de reproducción alrededor de los 45-60 días de edad del cultivo. Las primeras posturas se detectan en plantas localizadas en los bordes y sobre los frutos recién formados del primer racimo, con un diámetro aproximado de 1-2 cm.

Una vez eclosionan las larvas, estas perforan rápidamente el fruto de tomate dejando un orificio muy característico, que se puede reconocer fácilmente por la cicatriz o protuberancia que se forma sobre la parte afectada. Es de forma redondeada con un diámetro de 0.5 a 1.0 mm, de color oscuro y apariencia corchosa (García, 1991). Este mismo autor indica que se han encontrado hasta 18 orificios de entrada en un solo fruto.

2.2.5.2. Estado de Huevo.

La hembra de *N. elegantalis*, coloca los huevos en los frutos recién formados, las posturas son individuales o en forma gregaria, esta última está formada por grupos de 2 ó 3 posturas (Salinas *et. al.*, 1993). Este autor también logro establecer que en condiciones de campo el período de incubación es de 4 a 5 días y que en promedio cada adulto hembra coloca alrededor de 100 huevos en horas de la noche, durante un período aproximado de 6 a 7 días (Figura 2).

Figura 2. Detalle de los huevos del pasador *N. elegantalis*.



Fuente: Casas, 2005.

Serrano y Muñoz (1989), mencionan que los huevos son de forma aplanada, con un diámetro ecuatorial de 0.5 mm y uno polar de 0.7 mm., presentan corión reticulado; las posturas recientes son de color blanco y posteriormente son de color ladrillo-café, y cuando están próximos a eclosionar son de color café oscuro.

Marcano (1991), menciona que las larvas eclosionan generalmente entre las 8 y 9 a.m. y penetran el fruto desde la parte media hacia el ápice.

Viáfara (1998), encontró que los huevos de este insecto son depositados en diferentes partes del fruto y sobre las inflorescencias. Las posturas fueron encontradas individuales y en grupos, preferiblemente, debajo de los sépalos y muy pocos sobre la superficie del fruto

2.2.5.3. Estado Larval.

Recién nacidas son de color amarillo cremoso, poco pilosas, son de tipo eruciforme, presentando cinco instares y una longitud promedio de 0.88 mm., cuerpo blanco sucio y la cabeza es de color castaño, en instares intermedios. A medida que se desarrollan su coloración cambia a rosado y llega a medir hasta 2 cm de longitud (Figura 3).

Figura 3. Detalle de la larva de último instar de pasador *N. elegantalis*.



Fuente: Casas, 2005.

Presentan tres pares de patas torácicas, cuatro pares de pseudopatas abdominales y un par anal. *N. elegantalis*, presenta un estado de prepupa de coloración rosada menos intensa, el cual tiene una duración de aproximadamente 2 días. (Bonilla, 1996).

2.2.5.4. Estado de Pupa.

La pupa es de tipo obtecta, de color inicialmente amarillo, luego se torna marrón claro y finalmente café oscuro previo a la emergencia, con una longitud de entre 0.9 - 2 cm. En este estado es posible observar el dimorfismo sexual, ubicando la apertura genital. En las hembras el abdomen es abultado y en los machos es agudo (Bonilla, 1996; Patiño y Trujillo 1998; Viáfara 1998; Ramos 1998) (Figura 4).

Figura 4. Detalle de las pupas del pasador *N. elegantalis*.



Fuente: Casas, 2008.

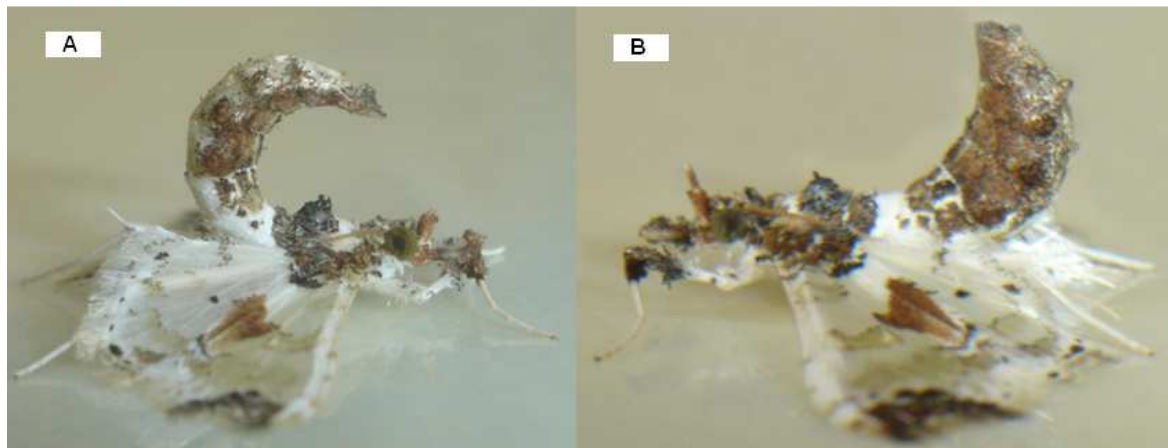
Según Bonilla (1996), el insecto empupa generalmente en el cáliz, fruto, pedúnculo floral, tallo, botones florales abortados adheridos al tallo y entre los frutos. Cuando se presentan infestaciones altas se pueden encontrar pupas sobre y debajo de las hojas; tanto en tomate de mesa, árbol y lulo. Ramos (1998), menciona que generalmente el insecto empupa en las hojas secas adheridas a la planta y en las que se encuentran en el suelo.

2.2.5.5. Estado Adulto.

El adulto es una mariposa de aproximadamente 2.5 cm de envergadura de color blanco hialino con manchas irregulares ladrillo en la parte media y dos de color negruzco hacia la base y parte apical de las alas. En el macho, la mancha central del ala anterior es dorada y en la hembra es más clara. Los bordes de las alas son

flecosos tanto para el macho como para la hembra. El cuerpo y las antenas son de color pardo con tonalidades blancas. Presentan dimorfismo sexual en abdomen y palpos. El abdomen de las hembras se distingue por ser mas abultado con manchas café y el de los machos más delgados de color gris con su parte final aguda. En la hembra los palpos son más largos y entrecruzados, en el macho más cortos y paralelos (Bonilla, 1996; Patiño y Trujillo, 1998; Viáfara, 1998; Ramos, 1998), (Figura 5).

Figura 5. Dimorfismo sexual en adultos del pasador *N. elegantalis*. (A) Macho ♂, (B) Hembra ♀.

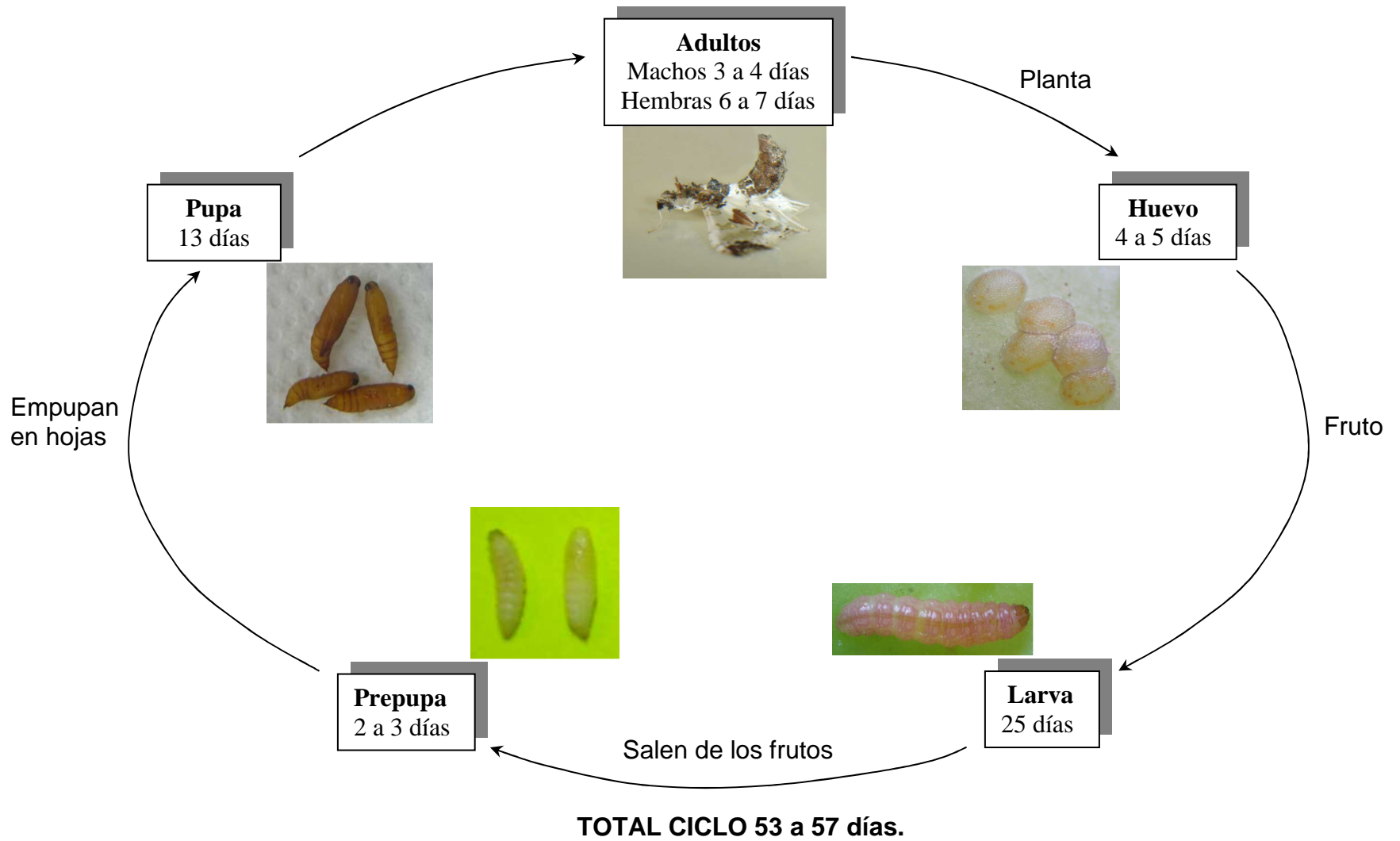


Fuente: Casas, 2005.

2.2.6. Ciclo biológico del *N. elegantalis* (Guenée).

En resumen la duración del ciclo biológico del *N. elegantalis* es de 53 a 57 días. En estado de huevo de 4 a 5 días, en estado larval 25 días, para el estado de prepupa 2 a 3 días, pupa 13 días y en adultos el promedio depende del sexo: en los machos es de 3 a 5 días y para las hembras de 6 a 7 días (Bonilla, 1996). Ver figura 6.

Figura 6. Esquema del ciclo biológico del *N. elegantalis*.



Adaptado de Bonilla, 1996.

2.2.7. Métodos de control de *N. elegantalis* (Guenée).

2.2.7.1. Control Químico.

Una de las prácticas más comúnmente utilizadas por los agricultores es el uso de insecticidas; sin embargo, ésta práctica resulta ineficiente por cuanto la larva al nacer se introduce rápidamente en el fruto, realizando un orificio de entrada casi imperceptible. Una vez la larva entra, el orificio de entrada se cierra, quedando dentro del fruto. La larva completa su desarrollo en el fruto y sale cuando esta listo para empupar, realizando un orificio de gran tamaño. Por lo anterior, se deduce que los estados biológicos de la larva más vulnerables al contacto de insecticidas son las larvas recién nacidas, que antes de introducirse, permanecen expuestas pocos minutos y cuando salen a empupar (Viáfara, 1998).

Según Salinas *et. al.*, (1993), el control químico es muy difícil y de cuestionable eficacia dado los hábitos alimenticios del insecto. El control está dirigido especialmente a los adultos y larvas recién eclosionadas, utilizando altas dosis de insecticida con intervalos entre aplicaciones muy cortos creando un gran desequilibrio ecológico e induciendo una mayor resistencia del insecto plaga y provocando la disminución de los enemigos naturales. Este mismo autor realiza una serie de encuestas a cultivadores de tomate del Valle del Cauca indagando cual es el método de control mas utilizado para *N. elegantalis*, encontrando que predomina el control químico. Los productos mas utilizados por ellos se relacionan en la tabla 3.

Otro tipo de productos utilizados ampliamente entre los tomateros son los reguladores de crecimiento, entre los cuales se encuentran: inhibidores de quitina y simuladores de ecdisona o compuestos aceleradores de muda (Ramos, 1998).

Tabla 3. Principales productos utilizados por los tomateros en el Valle del Cauca para el control de *N. elegantalis*.

Nombre comercial	Ingrediente activo	Grupo	Toxicidad
Ambush 50	Permetrin	Piretróide	III
Curacron 500 EC	Profenofos	Órgano fosforado	II
Cymbush EC	Cypermtrin	Piretróide	II
Decis 2.5 EC	Deltametrina	Piretróide	II
Furadan 3 SC	Carbofuran	Carbamato	I
Karate	Lambda-cihalotrina	Piretróide	II
Lannate - SL	Metomil	Carbamato	I
Larvin 375 FW	Thiodicarb	Carbamato	II
Match 50 EC	Lufenuron	Inhibidor de quitina	III
Methavin 90 PS	Metomil	Carbamato	I
Tamaron SL 600	Metamidofos	Órgano fosforado	I
Thiodan 35 EC	Endosulfan	Cloro fosforado	I

Diccionario de especialidades agroquímicas (2008).

Barbosa y França (1996), recomiendan aplicar insecticidas pulverizados, como carbamatos, y organofosforados quincenalmente, a partir de la aparición de los primeros frutos.

Reis y Souza (1996), evaluaron la efectividad de algunos insecticidas fisiológicos como clorfluazurom 50 CE, triflumurom 250 PM (inhibidor de síntesis de quitina), abamectina 18 CE (vertimec biológico y fisiológico), abamectina 18 CE + *Bacillus thurigiensis* (Dipel), y permetrina (Ambush) como testigo del ensayo. Se presentaron porcentajes de eficiencia entre 74.70 (abamectina sola) y 94.49% (permetrina).

2.2.7.2. Control Cultural.

Este método de control es compatible con cualquier otro método de control. Consiste en la modificación de prácticas de manejo del cultivo para hacer el

ambiente menos favorable al insecto, afectando así su capacidad de invasión, reproducción, supervivencia y dispersión con el fin de reducir su población (Cardona, 2008).

Reyes (1976), recomienda algunas prácticas de control cultural, como la recolección de todos los frutos afectados, tanto en la planta como del suelo, para posteriormente ser incinerados lejos del cultivo. Además, de realizar el control de malezas que puedan hospedar el insecto.

De Souza (1985), recomienda plantar tagetes (*Tagetes* sp), junto a los cultivos de tomate para evitar el ataque de *N. elegantalis*. También aconseja realizar aspersiones de polvo derris mezclando con azufre en polvo, bien finos, en proporción 1:1.

Alvarez *et. al.*, (1992), estudiaron dos formas de captura de adultos de *N. elegantalis*: una feromona sexual natural y una trampa de luz. El atrayente sexual resultó ser mucho más efectivo que la trampa de luz (relación 14:1). Estos resultados evidenciaron la importancia de producir feromonas sintéticas para una mejor disponibilidad y efectividad.

Según Salinas (1993), las prácticas de control biológico y microbiológico deben complementarse con medidas culturales como son:

- Destruir los residuos de cosecha y de las labores de deschuponada y deshoje.
- Sembrar uniformemente en el lote, evitando de este modo siembras escalonadas.
- Realizar oportunamente todas las labores de mantenimiento del cultivo como aplicaciones de riego, fertilización, protección con fungicidas, deschuponada, amarre, etc.

- Realizar un monitoreo permanente del estado del cultivo para advertir oportunamente la llegada de cualquier plaga.
- Recolección tanto de frutos caídos como los que se encuentran en las plantas infestadas por el insecto y su posterior destrucción (Incineración y/o enterramiento), e igualmente de arvenses que puedan hospedar al insecto.

2.2.7.3. Control Biológico.

Se entiende como control biológico de plagas a la manipulación realizada por el hombre de depredadores, parásitos y patógenos de insectos, con el fin de mantener la población de dichos insectos por debajo de niveles a los cuales pueden causar daño económico, Cardona (2008).

Varios autores, reportan a *Trichogramma minutum* Riley, parasitando huevos de *N. elegantalis*, así como varias especies de hormigas que atacan huevos, aves como el azulejo *Thraupis virens* y el cucarachero *Troglodytes musculus*. Serrano *et. al.*, (1992), identificaron varios enemigos naturales como el depredador *Chrysopa* sp., *Copidosoma* sp., parasitóide de pupas, *Trichogramma* spp., parasitóide de huevos y larvas, *Lyxophaga* sp., parasitóide de pupas.

Gallego (1960), encontró en Colombia que varios tipos de hormigas destruyen los huevos de esta plaga. Igualmente, observó algunos pájaros principalmente azulejos (*Thraupis virens* cana Swaicon) de la familia Thraupidae y el cucarachero (*Troglodytes musculus* atopus Oberholser) de la familia Trogloditidae, alimentándose de las pequeñas mariposas.

Viáfara (1998), reporta a *Copidosoma* sp., como parasitóide de huevos, un Díptero de la familia *Tachinidae* (sin identificar) parasitóide de larvas de ultimo instar; un Himenóptero de la familia *Ichneumonidae* (sin identificar) parasitóide de larvas

emergiendo de pupas y un entomopatógeno de pupas del orden Moniliales y del género *Beauveria*.

García (1991), recomienda para controlar larvas recién eclosionadas la aplicación de *Bacillus thuringiensis*. Según Cardona (2008), se han registrado algunos insecticidas microbiales a partir de hongos, como es el caso de *Beauveria bassiana*, *Metarrizium anisopliae* y *Verticillium lecanii*.

García (1991), recomienda hacer liberaciones de *Trichogramma* sp, en cantidades que oscilen entre 40 y 60 pulgadas por hectárea, de acuerdo a la agresividad de la plaga en la zona y específicamente liberando al comienzo de la floración del cultivo, cada 4 o 5 días. También recomienda para larvas recién eclosionadas la aplicación de *Bacillus thuringiensis* (Dipel), además de una constante revisión del cultivo para ubicar y recolectar frutos con orificios, para su posterior destrucción, enterrándolos o quemándolos, al igual que la eliminación de material vegetal seco para reducir los espacios para el estado de pupa.

Leiderman (1963), encontró en cultivos de tomate en Brasil al micro himenóptero *Trichogramma minutum* Riley, parasitando huevos de *N. elegantalis*. Araujo (1948), registraron en este mismo país a *Calliephialtes dimorfus* Cushman (Hymenoptera: *ichneumonidae*), *Trichogramma* sp. Y *Trichogramma minutum* Riley (Hymenoptera: *Trichogrammatidae*) como parásitos de *N. elegantalis*.

Muñoz *et. al.*, (1989), reportaron en cultivos de tomate y berenjena en el Valle del Cauca, los siguientes enemigos naturales: un Himenóptero de la familia *Encyrtidae* (posiblemente *Copidosoma* sp), parasitando huevos y emergiendo en larvas de ultimo instar (1.6% de larvas parasitadas); un Díptero de la familia *Tachinidae* (sin identificar), parasitando larvas de ultimo instar (0.08% de larvas parasitadas); un Himenóptero de la familia *Ichneumonidae* (sin identificar) emergiendo de pupas; un Neuróptero de la familia *Chrysopidae* (*Chrysopa* sp.), depredando huevos. Se

reconoció también la presencia de un entomopatógeno parasitando pupas, posiblemente del orden Moniliales y del género *Beauveria* (55% de pupas parasitadas); y la presencia de *Trichogramma* cercano a *pretiosum* (81.93% de efectividad).

De frutos obtenidos en cultivos de lulo ubicados en los municipios de Anolaima y Fusagasuga (Cundinamarca), se extrajeron larvas del pasador, de las cuales, emergieron parasitoides identificados por P. M. Marchs y N. E. Woodley del SEL-PSI-USDA como *Chelonus* sp (Himenóptero: *Braconidae*), *Bracon* sp (Himenóptero: *Braconidae*) y *Lixophaga* sp (Díptero: *Tachinidae*). Este último parasitóide, contribuyó a la mortalidad de la plaga en un 11 y 47% (ICA, 1988B, 1989).

Viafara (1998), al realizar muestreos de huevos, larvas y pupas de *N. elegantalis* en 29 fincas productoras de tomate de mesa, 12 de tomate de árbol y 37 de lulo (en zonas aledañas a 22 municipios del Valle del Cauca y 3 del departamento del Cauca), identificaron las siguientes especies de parasitoides: *Trichogramma exiguum* y *Trichogramma pretiosum* (parasitóide de huevos); *Copidosoma* sp, parasitóide de huevos y larvas; *Lixophaga* sp (parasitóide de larvas de último instar); *Brachymeria* sp, *Conura* sp, *Aprostecus* sp y tres individuos de la familia Ichneumonidae (sin identificar) parasitoides de pupas.

En Venezuela, se han recolectado y criado un gran número de individuos de *N. elegantalis* desde la década de 1960, y solo se han presentado dos casos de parasitismo asociados a este insecto y son: presencia de *Trichogramma* sp, parasitóide de huevos y *Bracon* sp, parasitóide de pupas (Geraud-Pouey *et. al.*, 1992).

2.2.7.4. Control Físico y Mecánico.

En el marco de un Manejo Integrado de la Plaga (MIP), el control físico y mecánico juega un papel muy importante al igual que los demás métodos utilizados. Entre las herramientas con que cuenta este método están el uso de barreras físicas, trampas de color, trampas de luz, mecheros, atrayentes (Uso de hormonas), repelentes (uso de sonido), Alelopatía, etc. (Viáfara, 1998).

En experimentos realizados por Silveria (1976), encontró un 76.6% de eficiencia en la captura de adultos de *N. elegantalis* utilizando trampas de luz tipo "Queiroz".

2.3. RESISTENCIA VARIETAL

2.3.1. Definición de resistencia varietal.

Las definiciones de resistencia varietal a insectos son muchas y variadas. Snelling (1941), la define como aquellas características que permiten a la planta evitar, tolerar o recuperarse de los ataques de insectos, en condiciones que dañarían gravemente a otras plantas de la misma especie. Painter (1951), propuso una definición más amplia que Snelling, así: cantidad relativa de cualidades hereditarias de una planta que influyen en el grado de daño provocado por un insecto. La definición de Beck (1965), restringe la resistencia de la planta a las características hereditarias colectivas mediante las cuales una especie, raza, clon o individuo vegetal, reduce la probabilidad de que una especie, raza, biotipo o individuo de insectos, utilice a la planta como huésped. Panda y Khush (1995), menciona que la definición más apropiada es la dada por Painter.

En términos agrícolas prácticos, un cultivar resistente a un insecto es aquel que rinde más que un cultivar susceptible cuando se enfrenta a la invasión de un

insecto plaga (Maxwell y Jennings, 1980). La resistencia de las plantas es relativa y se basa en la comparación con plantas que carecen de los caracteres de resistencia, es decir, las plantas susceptibles. Las variedades de cultivos resistentes a insectos reducen la abundancia de insectos plagas o esas plantas aumentan el nivel de tolerancia al daño por las plagas. En otras palabras, las plantas resistentes a insectos alteran la relación que un insecto plaga tiene con su planta hospedera.

Según Panda y Khush (1995), la resistencia varietal tiene las siguientes características fundamentales:

- a. Ser heredable y controlada por uno o más genes.
- b. Relativa y puede ser medida solo por comparación con un cultivar susceptible de la misma especie.
- c. Debe ser medible y ésto se puede hacer de forma cualitativa o cuantitativa.
- d. Debe ser variable y puede ser probablemente modificada por factores bióticos y abióticos.

2.3.2. Tipos de resistencia.

Por el mecanismo que gobierna la resistencia, esta puede llamarse antibiótica, antixenótica o por tolerancia (Painter, 1951). Si la clasificación se hace por el modo de herencia que gobierna la resistencia entonces hablaríamos de resistencia monogénica (un gen), oligogénica (unos pocos genes) o poligénica (muchos genes) (Van der Plank, 1968). Se usan también los términos resistencia cualitativa (pocos genes) o cuantitativa (muchos genes). Se acepta que las resistencias monogénicas y oligogénicas se deben a la acción de genes mayores; mientras que la resistencia poligénica se debe a la acción de genes menores.

Van der Plank (1963), creó los conceptos de resistencia horizontal, para llamar así a la resistencia que es efectiva contra todos los biotipos conocidos de un insecto; y resistencia vertical, para identificar aquellas que es efectiva contra uno o muy pocos biotipos.

Algunos autores distinguen entre resistencia activa o reactiva (debida a reacciones de la planta que ocurren en respuesta al ataque del insecto), y resistencia pasiva (debida a mecanismos preexistentes en la planta, como serían epidermis muy duras, tricomas, proteínas tóxicas, etc.). También se habla de resistencia juvenil para designar a la que se detecta en plántulas, y resistencia de planta adulta, para referirse a la que ocurre en plantas de mayor edad. Igualmente, se distingue entre resistencia de campo y resistencia de invernadero o laboratorio. Otros autores aceptan la hipersensibilidad (reacción rápida y violenta de tejidos al ataque de insectos) como un mecanismo más de resistencia. Hoy se considera que la hipersensibilidad es una forma de antibiosis (Cardona, 2008).

Al describir las interacciones insecto-planta, es frecuente que no se tome en consideración la influencia del ambiente. Este puede favorecer a la planta o al insecto en forma desigual e impredecible, o bien aliviar o agravar el daño, por tanto afecta la expresión de la resistencia (Maxwell y Jennings, 1980).

Painter (1951), clasificó ciertos fenómenos relacionados con la resistencia, pero no necesariamente basados en rasgos heredables, a los que denominó en conjunto como pseudoresistencia. Este concepto hace referencia a la resistencia aparente que es resultante de caracteres transitorios en plantas huésped potencialmente susceptible. Se distinguen tres tipos de pseudoresistencia:

- *Evasión del huésped*: se manifiesta cuando un huésped está en estado susceptible cuando los insectos no están presentes. Casi siempre ocurre porque algunas variedades o son muy tempranas o son muy tardías, lo cual

hace que las fenologías de planta e insecto no coincidan. Lo anterior puede ocurrir en el tiempo o en el espacio. Un ejemplo de esto se observa cuando se cultivan variedades de frijol tardías, las cuales pueden evadir el picudo de la hoja *Apion godmani*.

- *Resistencia inducida*: hace referencia a la resistencia temporalmente incrementada, que resulta de ciertas condiciones de la planta o del ambiente, como algún cambio en la cantidad de agua o la fertilidad del suelo.
- *Escape*: se debe a una falta total de infestación o a una infestación muy incompleta, lo cual hace que la planta luzca resistente cuando en realidad no lo es.

Cruz *et. al.*, (2006), mencionan que las causas de resistencia contra plagas pueden ser: mecánica, por evasión, regeneración de órganos y por caracteres bioquímicos.

- *Resistencia mecánica*: Es la resistencia a la penetración de la plaga por la consistencia de los tejidos, lo cual puede ser resultado de su esclerotización. Existen ejemplos de este tipo de resistencia, en girasol contra el *Homoeosoma nebulella* y en arroz contra *Chilo suppressalis*.
- *Resistencia por evasión*: Las resistencias se deben, en este caso a que la plaga no coincida con el ciclo de la planta por lo tanto esta no es afectada. Se ha encontrado en varios cultivos que las variedades de ciclo corto han sido más resistentes que las de ciclo largo, ya que están menos tiempo expuestas a los efectos de las plaga y por evasión posee resistencia.
- *Resistencia por regeneración de órganos*: Muchas variedades presentan resistencia al ser capaces de producir de nuevo los órganos que han sido afectados por la plaga.
- *Resistencia por las características bioquímicas de las plantas*: Existen plantas que tienen características bioquímicas que no permiten que la plaga se desarrolle o ésta lo hace con muchas dificultades. En arroz se plantea que la

resistencia a *Sogatodes oryzicola* existe porque las variedades carecen de un aminoácido que es esencial para la vida del insecto. También la constitución química influye en la preferencia o no de los insectos. Se ha demostrado que la resistencia de varias variedades de arroz contra insectos vectores, es consecuencia de la presencia en ellas de fenoles que hacen que los insectos las rechacen. Estos fenoles no se han encontrado en las variedades susceptibles. (Rodríguez, *et. al.*, 1990)

2.3.3. Mecanismos de resistencia.

Painter (1951), diferenció tres tipos de mecanismos de resistencia de las plantas a los insectos: antibiosis, no preferencia (antixenosis), y tolerancia.

2.3.3.1. Antibiosis.

Painter (1951); Maxwell y Jennigs (1980), Smith (1989), definen antibiosis como el mecanismo de resistencia a insectos que describe los efectos negativos de una planta resistente en la biología de un insecto (sobrevivencia, desarrollo y reproducción, etc). Según Kogan (1994), el término antibiosis incluye todos los efectos fisiológicos adversos de naturaleza temporal o permanente que ocurren como resultado de la ingestión de una planta por un insecto. La antibiosis se debe a la presencia de una alomona (compuestos que benefician a la planta, pero no al insecto) o a la falta de una kairomona (compuestos que benefician al insecto, pero no a la planta) (Cardona, 2008).

Dependiendo de la magnitud del efecto antibiótico, el insecto puede sobreponerse y recuperarse. Sin embargo, en muchos casos los efectos son irreversibles y entonces el nivel de resistencia es muy alto. La antibiosis se manifiesta de una o varias maneras, como son: la muerte temprana de inmaduros, tasas de crecimiento anormales (generalmente prolongación de ciclo de vida del insecto),

conversión anormal del alimento, fallas en los procesos de empupamiento y de emergencia de adultos, emergencia de adultos muy pequeños o malformados, fallas en la acumulación de reservas alimenticias para hibernar, fecundidad y fertilidad reducidas, y conducta anormal (Cardona, 2008).

Este mismo autor menciona, que la antibiosis se puede deber a una serie de factores presentes en las plantas, como son: características morfológicas de las plantas, presencia de metabolitos tóxicos, ausencia o insuficiencia de nutrientes esenciales (lo cual hace que la dieta para el insecto sea pobre), presencia de antimetabolitos (que hace que algunos nutrientes esenciales no estén disponibles para el insecto) y presencia de enzimas u otros compuestos que inhiben el proceso normal de digestión por parte del insecto.

Ejemplos de características morfológicas de las plantas que confieren resistencia tipo antibiosis, (Cardona, 2008):

- resistencia de papa y tomate a áfidos por acción de tricomas globulares pegajosos.
- resistencia del frijol al picudo de la vaina, *Apion godmani* por hipersensibilidad de tejidos de la vaina.
- resistencia de variedades de arroz a barrenadores del tallo por contenidos de sílice que no permiten la alimentación de larvas de primeros instares.

Ejemplos de características bioquímicas de las plantas que confieren resistencia tipo antibiosis, (Cardona, 2008):

- ocurrencia de alcaloides, tales como la α -tomatina que confiere resistencia a *Heliothis zea* y *Leptinotarsa decemlineata* en tomate, o como gramina que otorga resistencia al áfido *Schizaphis graminum* en trigo y cebada.

- presencia de cetonas como factor de resistencia a *Heliothis zea* y a *Manduca zea* en gemoplasma silvestres de tomate.
- ocurrencia de ácidos orgánicos tóxicos. El ejemplo más famoso es la resistencia en maíz al barrenador *Ostrinia nubilalis* por acción de los ácidos conocidos como MBOA y DIMBOA.
- presencia de proteínas tóxicas tales como arcelina, responsable de la resistencia a *Zabrotes subfasciatus* en frijol, o de inhibidores de tripsina, factores de resistencia en caupí al gorgojo *Callosobruchus maculatus*.
- presencia de inhibidores de crecimiento tales como gosipol (resistencia del algodón a *Heliothis* spp o de maicina (resistencia del maíz a *Heliothis zea*).
- bajos contenidos de nutrientes: resistencia del maíz a barrenadores por bajos contenidos de ácido ascórbico, resistencia de arroz a saltahojas.

2.3.3.2. Antixenosis.

Inicialmente, la antixenosis se conoció como no preferencia (Painter, 1951), quien la definió como la respuesta del insecto ante plantas que carecen de las características necesarias para servir como huéspedes y es el resultado de reacciones negativas, o total abstinencia, durante la búsqueda del alimento, sitios de oviposición o refugio. Kogan y Ortman (1978), propusieron sustituir el término no preferencia por el de antixenosis, y transmitieron la idea de que la planta es evitada por ser un mal huésped.

Smith (1989), define antixenosis, como la incapacidad de la planta para servir como hospedante de un insecto. También se puede definir según Cardona (2008), como el conjunto de características de una planta que interfieren con la conducta del insecto afectando la cópula, oviposición, alimentación e ingestión de alimento. Se acepta entonces que la antixenosis quiebra la cadena de respuestas que deben existir para que el insecto se alimente u oviposite. La antixenosis se puede manifestar de muchas maneras. Desde un total rechazo a la planta hasta la

ocurrencia de tasas de oviposición y/o alimentación reducidas en plantas antixenóticas. El resultado final es siempre una reducción sustancial de la población del insecto en la planta resistente y por consiguiente menor daño a ella.

La antixenosis se debe a la presencia en la planta resistente de factores morfológicos o químicos que afectan la conducta del insecto. Entre los factores físicos que condicionan la antixenosis se puede mencionar aquellos que actúan como verdaderas barreras físicas: epidermis dura, tejidos muy duros, capas de cera, presencia de tricomas. Los factores químicos son aquellos que repelen o que retardan los procesos normales de alimentación u oviposición, (Cardona, 2008).

Algunos ejemplos de antixenosis por características morfológicas son:

- por tricomas: resistencia en soya al lorito verde. *Empoasca fabae*, resistencia en algodón a mosca blanca, resistencia de algodones glabros (desprovistos de tricomas) a *Heliothis spp.* Resistencia en alfalfa a loritos verdes por acción de tricomas en forma de gancho. Resistencia a *Tuta absoluta* en tomate por presencia de tricomas globulares.
- por dureza de tejidos: resistencia en caña a *Diatraea saccharalis*; resistencia al barrenador *Chalcodermus aeneus* por dureza de tejidos de vainas en arveja. resistencia de arroz almacenado a *Sitotroga cerealella*.
- por capas de cera que protegen: resistencia en crucíferas al crisomélido *Phyllotetra albionica* (la cera actúa como un deterrente de oviposición), resistencia en arroz a *Nilaparvata lugens*, (Cardona, 2008).

Algunos ejemplos de antixenosis por factores químicos:

- alcaloides que inhiben oviposición y/o alimentación de *Empoasca fabae* en papa, fenoles que repelen saltahojas en arroz, diterpenos que repelen áfidos y *Heliothis virescens* en tabaco, flavonoides que inhiben alimentación de *Heliothis*

spp en algodón, fenoles que imparten resistencia antixenótica a áfidos en soya y trigo, (Cardona, 2008).

2.3.3.3. Tolerancia.

Cardona, (2008), define la tolerancia como la capacidad de la planta para soportar o tolerar daño y rendir más que otras a un mismo nivel de infestación de la plaga. Smith (1989), la define como la habilidad genética de una planta para superar una infestación o para recuperarse y producir nuevos tejidos después de la destrucción de ellos por un insecto.

La tolerancia de ninguna manera afecta la colonización de la planta, ni afecta el desarrollo o reproducción del insecto. Sin embargo, es común encontrar a la tolerancia actuando en combinación con los otros mecanismos de resistencia (Cardona, 2008).

Panda y Khush (1995), resaltan tres ventajas que la tolerancia ofrece en sistemas de manejo de plagas:

1. Las variedades tolerantes tienen umbrales de acción más altos que las variedades susceptibles. Por consiguiente requieren menor uso de insecticidas.
2. Por alta que sea la población de insectos, las variedades tolerantes no ejercen presión de selección sobre el insecto. De esta manera, se minimiza el peligro de la aparición o desarrollo de biotipos.
3. Cuando una variedad combina los tres mecanismos (lo cual puede ser de común ocurrencia), la tolerancia actúa como un estabilizador de rendimientos cuando la aparición de biotipos superan las barreras de antixenosis y antibiosis.

Cardona, (2008), señala que las plantas tolerantes se sobreponen al ataque de los insectos compensando el daño. Se acepta que la mayoría de las variedades tolerantes logran esto aumentando la producción de carbohidratos como respuesta al daño y traslocando éstos a tejidos que requieren reparación y/o nuevo crecimiento. Es de esperar, que una planta que está estresada por factores de suelo o de humedad no podrá hacer esto. Por estas razones tiende a haber una fuerte interacción entre condiciones ambientales y tolerancia. Otras formas en que las plantas tolerantes se reponen al daño incluyen: compensación por pérdida de área foliar, mayores tasas fotosintéticas, repartición diferencial de recursos (mayor producción de macollas, mayor producción de raíces adventicias, producción de nuevas yemas de crecimiento, etc.).

Algunos ejemplos de tolerancia son: a áfidos en cebada, a ácaros en yuca, a chinches y barrenadores en maíz, a saltahojas, comedores de hojas y barrenadores de tallo en arroz, a chinches, barrenadores, áfidos y mosca del ovario en sorgo, a ácaros en tomate, a lorito verde y ácaros en frijol, a áfidos en trigo (Cardona, 2008).

2.4. FACTORES QUE AFECTAN LA EXPRESIÓN DE LA RESISTENCIA

La resistencia genética es más deseable y significativa que la resistencia aparente o seudoresistencia. Sin embargo, aún la resistencia genética, está sujeta a la influencia de factores ambientales (Panda y Khush, 1995).

Según Cardona, (2008), la influencia de los factores ambientales se manifiesta en la magnitud y en la expresión de la resistencia. En términos de la magnitud, los niveles de expresión fenotípica del insecto o la planta pueden elevarse o disminuir, pero la relación proporcional relativa entre el germoplasma resistente y el susceptible no se altera en forma significativa.

No obstante, en el caso de la expresión uno o ambos tipos de germoplasma se ven afectados en diversos grados, lo que provoca la aparición de una interacción significativa entre el genotipo y el ambiente. El análisis de tales interacciones es fundamental en la identificación de la resistencia ambientalmente estable (Cardona, 2008).

Smith (1989) y Cardona (2008), no hablan de factores ambientales, sino de factores en general que afectan la expresión de la resistencia. A su vez, dichos factores los dividen en abióticos y bióticos. Cardona (2008), añade un nuevo factor y lo denomina antropomórfico.

2.4.1. Factores abióticos.

Dentro de estos factores se incluyen la temperatura, la luz, la humedad del ambiente, la contaminación del aire, los agroquímicos y los edáficos (fertilidad, humedad y PH del suelo).

2.4.1.1. Temperatura.

La temperatura es uno de los principales factores que afectan a los procesos fisiológicos fundamentales de las plantas y las plagas (Maxwell y Jennings, 1980; Panda y Khush, 1995). En general se acepta que la resistencia no puede expresarse a temperaturas demasiado bajas o demasiadas altas (Cardona, 1994).

Según Maxwell y Jennings (1980), existen por lo menos tres sistemas a través de los cuales la temperatura modifica el nivel y la expresión de la resistencia genética, y son: a) influencia sobre los procesos fisiológicos de la planta que afectan la disponibilidad de ésta como huésped y que, indirectamente, alteran las capacidades biológicas de las plagas de artrópodos. b) influencia directa sobre las

respuestas fisiológicas y del desarrollo de la planta ante los daños infligidos por la plaga. c) influencia directa sobre la biología etológica y metabólica del insecto.

Algunos ejemplos del efecto de la temperatura en la expresión de la resistencia son: pérdida de la resistencia de alfalfa al áfido *Therioaphis maculata* por acción de la temperatura, a 16°C y 27°C, la mortalidad de ninfas en materiales resistentes fue menor que a 24°C (Cardona, 2008).

Cardona, (2008), menciona que la expresión de la resistencia puede variar cuando esta se evalúa a temperatura constante que cuando se evalúa con regímenes de temperatura fluctuante. Ejemplo, lorito verde en papa, mayor resistencia a temperaturas fluctuantes que a temperaturas constantes.

2.4.1.2. Luz.

Cambios en la luz debidos a: cambios estacionales en la longitud del día, a diferentes longitudes de onda, y diferentes intensidades de la luz afectan la fisiología de los insectos plaga y de sus plantas huésped (Beck, 1980). La sombra o la reducción de la intensidad de la luz, probablemente reduce la actividad fotosintética de la planta, lo cual hace que la planta se haga vulnerable al ataque de insectos (Panda y Khush, 1995).

Uno de los mejores ejemplos para ilustrar el efecto de la luz en la planta, es el de la resistencia del trigo a la mosca del tallo *Cephus cinctus*. Cuando el trigo crece en condiciones de poca luminosidad pierden dureza sus tallos (el mayor factor de resistencia al insecto), y por consiguiente, se presenta una pérdida de la resistencia (Cardona, 2008).

Hay alguna evidencia de que la producción de aleloquímicos inducida por la intensidad de la luz puede mediar interacciones entre plantas y otros organismos

incluidos los insectos, Berenbaum, (1988). Algunos ejemplos son: la resistencia a *Manduca sexta* en la especie silvestre *Solanum habrochaites*, se disminuye bajo condiciones de días cortos debido a la producción de bajas cantidades de 2-tridecanona (Kennedy *et. al.*, 1981).

En relación con la calidad de la luz, la resistencia de maíz y otras plantas a *Heliothis zea* se aumenta cuando la planta crece en buenas condiciones de luz ultravioleta porque aumentan los niveles de furanocumarinas, las cuales, son tóxicas para el insecto (Cardona, 2008).

2.4.1.3. Factores edáficos.

Las variaciones de fertilidad y humedad del suelo, así como el pH del mismo pueden tener efectos dramáticos en la expresión de la resistencia. El efecto principal ocurre por su enorme influencia en el crecimiento y desarrollo de la planta, lo cual a su vez afecta la palatabilidad y atractividad de la planta haciendo ésta más propicia para el desarrollo del insecto (Cardona, 2008).

Con frecuencia el agotamiento del nitrógeno del suelo conduce a una reducción en las concentraciones de aminoácidos y amidas solubles, mientras que el exceso de nitrógeno tiende a impedir la proteólisis, lo que a su vez provoca un descenso en los niveles de nitrógeno en la savia. Por otra parte la deficiencia de potasio, se asocia con la acumulación de nitrógeno y carbohidratos solubles, lo cual se debe a la inhibición de la síntesis de proteínas y el aumento de la tasa de proteólisis. Asimismo, la deficiencia de fósforo eleva la concentración de nitrógeno soluble al inhibir el metabolismo de las proteínas (Maxwell y Jennings, 1980).

Según Panda y Khush (1995), en términos de resistencia varietal a insectos, el nitrógeno parece ser el elemento clave, es decir, aquel que tiene mayor influencia en la expresión de la resistencia.

Algunos ejemplos de la importancia de los niveles de fertilidad son: excesos de fertilización nitrogenada pueden aumentar la susceptibilidad al barrenador *Ostrinia nubinalis* en maíz, al barrenador *Triporyza incertulas* en arroz, a áfidos en haba. Contrariamente, pueden aumentar la expresión de resistencia a *Spodoptera frugiperda* en millo. Por otro lado, deficiencias de fosforo pueden aumentar la susceptibilidad al ácaro *Tetranychus urticae* en frijol lima, pero aumentar la resistencia a áfidos en alfalfa. Mientras que una deficiencia de potasio puede dar lugar a una mayor expresión de resistencia a áfidos en alfalfa. En la mayoría de los casos, estos fenómenos no han podido ser explicados y la variabilidad es tan grande que no hay un principio o norma general (Cardona, 2008).

La humedad del suelo tiene también un efecto sustancial en la expresión de resistencia en diversos cultivos. En general se acepta que a mayor humedad, mayor la tolerancia de las plantas al daño de insectos. Cuando hay déficit de humedad hay mayor desarrollo de chupadores y baja también la resistencia a áfidos porque ocurren aumentos en el contenido de sacarosa y Nitrógeno, lo cual les favorece. Se conoce también que cuando la humedad es baja, aumentan los ataques de ácaros y thrips. No hay muchos ejemplos específicos pero sí observaciones que indican que a menor humedad, mayor el estrés de las plantas y menor su nivel de resistencia. Se recomienda, tratar de mantener las plantas en condiciones de capacidad de campo (Cardona, 2008).

Pocos estudios han investigado los efectos del pH del suelo sobre la resistencia de las plantas. El daño foliar en plantas de sorgo causado por *Spodoptera frugiperda* fue mayor en plantas sembradas en suelos ácidos ($\text{pH} < 5.4$) que en plantas sembradas en suelos con un pH superior a 6.0, (Gardner y Duncan, 1982).

La salinidad tiene efectos diversos en la bioquímica de la planta, y así, afecta la calidad de la planta como fuente de comida para los insectos (Panda y Khush, 1995). En arroz, si hay salinidad, aumentan las concentraciones de Nitrógeno en

la planta y se reduce el Potasio, afectando la producción de aleloquímicos responsables de la resistencia a *Nilaparvata lugens*, la plaga clave de este cultivo en Asia.

2.4.1.4. Humedad relativa del ambiente.

La humedad relativa es especialmente importante en la determinación de la resistencia de las plantas a insectos plagas de granos almacenados. Los ejemplos más conocidos son: incremento de la tasa de crecimiento del gorgojo del arroz *Sitophilus oryzae* en tres cultivares de sorgo resistentes a dicha plaga, cuando los granos fueron almacenados a una humedad inferior al 20%. Sin embargo, en un cuarto cultivar la resistencia fue mantenida independientemente del porcentaje de humedad. En otra investigación, donde se evaluó la estabilidad de la resistencia del sorgo al gorgojo de maíz *Sitophilus zeamais* en diferentes humedades, se obtuvo que la resistencia permaneció estable en el cultivar resistente “Double Dwarf Early Shallu”, pero disminuyó en el cultivar moderadamente resistente “Redlan” cuando la humedad fue incrementada (Smith, 1989).

2.4.1.5. Contaminación del aire.

Los contaminantes del aire más importantes en términos de fitotoxicidad son el dióxido de azufre (SO₂), fluor (F), ozono (O₃), óxido nitroso (N₂O), peroxi acetil nitrato (PAN), dióxido de carbono (CO₂) y algunos químicos agrícolas. La sensibilidad de las plantas a estos contaminantes, depende de la naturaleza del contaminante, de la especie vegetal y su genotipo, del estado de crecimiento, de las condiciones ambientales bajo las cuales ocurre la exposición y de las interacciones con los contaminantes (Panda y Khush, 1995).

Se han reportado mayores ataques en cultivos de soya por *Epilachna varivestis* cuando hay altas concentraciones de SO₂ y O₃ en la atmósfera. Por otro lado, el

exceso de O₃ ha sido identificado como uno de los factores que favorece el crecimiento de poblaciones de áfidos, como consecuencia de mayores concentraciones de nitrógeno y azúcares en las plantas (Cardona, 2008).

2.4.1.6. Agroquímicos.

Algunos productos químicos se emplean extensamente en la producción de cultivos y con frecuencia esto se hace sin tener en cuenta la posible influencia de los productos químicos en otros organismos. Es necesario que los investigadores tengan presente la posibilidad de que las sustancias químicas influyen en la expresión de la resistencia vegetal, pues se ha observado estimulación e inhibición de las poblaciones de artrópodos después de la aplicación de productos químicos agrícolas destinados a fines que no incluían la regulación de las poblaciones de insectos.

Entre los mecanismos propuestos para explicar esos efectos estimulantes están: a) reducción de las poblaciones de los enemigos naturales y las poblaciones competidoras. b) estímulo fisiológico directo del artrópodo y c) elevación de la calidad nutritiva de la planta huésped (Maxwell y Jennings, 1980).

Algunos ejemplos del efecto de los agroquímicos son: aumento de las poblaciones de áfidos en cebada y haba por acción del herbicida 2,4 D; duplicación de la mortalidad del barrenador de tallos *Cephus cinctus* en trigo por acción de 2,4 D; disminución de la supervivencia de ácaros en la variedad susceptible de crisantemo “Golden Princess Anne”, pero no en variedades resistentes (Cardona, 2008; Smith, 1989).

Los reguladores de crecimiento de plantas también afectan la resistencia en algodón y sorgo. Por ejemplo, se conoce el incremento de la resistencia a áfidos en un cultivar de sorgo normalmente susceptible “BOK 8”, por acción de los

reguladores CCC y PIX, aunque no tuvieron ningún efecto en el cultivar resistente “G 449 GBR”. En otra investigación, la aplicación de PIX a plantas de algodón incrementó el contenido del aleloquímico gossypol, el cual es tóxico a *Heliothis virescens* (Smith, 1989). Son también conocidos, los aumentos de poblaciones de ácaros por el uso repetitivo de insecticidas clorados y piretroides (Cardona, 2008).

2.4.2. Factores bióticos.

Según Smith (1989), Panda y Khush (1995), y Cardona (2008), estos factores se pueden dividir en dos grupos: factores bióticos de la planta y factores bióticos del insecto.

2.4.2.1. Factores bióticos de la planta.

Dentro de estos factores se incluyen: densidad de planta, altura de planta, edad y tipo de tejido de la planta, infecciones de los tejidos de las plantas por enfermedades, evaluación de partes de la planta vs plantas intactas y daño previo en tejidos.

- **Densidad de plantas**

Según Smith (1989) y Panda y Khush (1995), la densidad de plantas afecta la expresión de la resistencia a insectos. La relación entre densidad de plantas y la resistencia de materiales de trigo de Siria a la mosca del tallo *Cephus pygmeus*, fue establecida en el ICARDA (Miller *et. al.*, 1993). Plantas de trigo sembradas en bajas densidades tuvieron tallos mucho más sólidos que aquellas sembradas en densidades más altas. La solidez del tallo se correlacionó negativamente con el porcentaje de tallos infestados por la mosca. Estos resultados fueron diferentes a los obtenidos en estudios previos hechos en Norteamérica, donde las plantas más

espaciadas sufrieron infestaciones altas que aquellas plantas poco espaciadas (Wallace *et. al.*, 1974).

De acuerdo a Cardona (2008), la relación entre densidad de siembra y resistencia no es tan clara. Mientras que un aumento en densidad no tiene influencia en la resistencia de cebolla a la mosca *Delia antiqua*, si puede disminuir la resistencia del trigo a *Cephus cinctus* porque se reduce la dureza de los tallos, y aumentar la resistencia del sorgo a la mosca del ovario *Contarinia sorghicola*.

- **Altura de planta**

Según Cardona (2008), este factor es muy importante cuando se hacen evaluaciones de antixenosis, en especial en pruebas de preferencia por oviposición. En general, las plantas más altas son más atractivas. Algunos ejemplos son: mayor oviposición de *Empoasca kraemeri* en frijol; mayor oviposición del comedor de hojas *Ancyloxypha* en variedades altas de arroz. Smith, (1989), reporta mayor oviposición de *Lygus herperus* en cultivares de algodón.

Smith y Robinson (1983), observaron una relación opuesta entre la altura de las plantas de arroz y la infestación causada por *Ancyloxypha numitor*. Son los cultivares más altos los menos preferidos. También las plantas más grandes tienden a ser más atractivas para los insectos. Así, la oviposición por *Pieris rapae* en variedades de repollo muy pequeñas es muy baja, mientras que hay preferencia por variedades de mayor área foliar. Algo semejante ocurre en soya en el caso de *Pseudoplusia includens* (Cardona, 2008).

- **Edad de la planta**

La resistencia de los tejidos de la planta al daño de los insectos varía marcadamente con la edad de la planta. En algunos cultivos, las plantas son menos resistentes a insectos en los estadios tempranos de desarrollo. La tolerancia en algunos cultivares de arroz a *Nilaparvata lugens*, no es evidente en plántulas de 7 días, pero si aparece en plantas de 20 días (Velusamy *et. al.*, 1986).

Plantas de “IR 36”, un cultivar de arroz resistente a *Nephotettix virescens*, tiene bajo nivel de resistencia a los 10 días después de la siembra y presenta niveles más altos a los 20, 40 y 60 días después de la siembra (Rapusas y Heinrichs, 1987). Otros ejemplos donde se evidencia un comportamiento similar al expuesto son: la resistencia de pastos a áfido *Metapolophium festucae cerealium*; resistencia de la especie silvestre *Solanum lycopersicum* var *glabratum*, al escarabajo colorado de la papa *Leptinotarsa decemlineata* (Smith, 1989).

Contrariamente, en otros cultivos, las plantas son más resistentes a insectos en los estadios tempranos de desarrollo. Algunos ejemplos son: resistencia en sorgo al áfido *Rhopalosiphum maidis*, al saltador *Peregrinus maidis*, y a la langosta migratoria *Locusta migratoroides*; resistencia en maíz al perforador *Ostrinia nubinalis* (Smith, 1989).

- **Tipo de tejido**

Los insectos tienden a preferir tejidos jóvenes para su alimentación. En soya por ejemplo, hay menor resistencia a *Pseudoplusia includens* en hojas jóvenes; en haba son también las hojas más viejas las que expresan resistencia al áfido *Myzus persicae*; en soya hay mayor preferencia de hojas jóvenes por parte de *Heliothis zea* y *tetranychus urticae* (Smith, 1989; Cardona, 2008).

Un ejemplo donde son las hojas tiernas las que presentan mayor resistencia, es el caso de la resistencia a mosca blanca *Trialeurodes vaporarum* en pimentón. Debido a que existen variaciones en la expresión de la resistencia de acuerdo al tipo de tejido, este factor debe ser tenido en cuenta en la evaluación de resistencia (Cardona, 2008).

- **Infecciones de los tejidos de las plantas por enfermedades**

La infección en las plantas por patógenos puede alterar la disponibilidad de la planta como huésped de los insectos, en algunos casos por que mejora la calidad del huésped y otras porque la reduce (Hammond y Hardi, 1988).

Algunos ejemplos de la influencia de este factor son: disminución de la resistencia a *Nilaparvata lugens* en plantas de arroz, cuando están afectadas por el añublo de la espiga; disminución en el daño ocasionado por *Tagosodes orizicolus* en variedades de arroz afectadas por el virus de la hoja blanca; disminución del daño causado por *Rhopalosiphum maidis* en plantas de avena afectadas por el virus del enanismo amarillo (Cardona, 2008).

En la actualidad hay un gran interés por los microorganismos endófitos (bacterias y hongos), pues aunque no son causantes de enfermedades, pueden condicionar la resistencia a insectos por acción de alcaloides producidos por ellos (Cardona, 2008).

- **Evaluación de partes de la planta vs plantas intactas**

Varios investigadores han realizado investigaciones para determinar si la remoción de tejidos de la planta para hacer evaluaciones afecta la expresión de la resistencia. Sams *et. al.*, (1975), compararon los resultados de evaluaciones de plantas de *Solanum* para resistencia al áfido verde del melocotón *Myzus persicae*,

usando foliolos removidos en condiciones de laboratorio y plantas intactas en condiciones de campo.

Se encontraron correlaciones altas entre los resultados obtenidos en ambas condiciones, sugiriendo por consiguiente, que se pueden usar foliolos removidos para diferenciar materiales resistentes de susceptibles. Igualmente, Raina *et. al.*, (1980), no encontraron diferencias en la cantidad de tejido dañado por el escarabajo del frijol mejicano *Epilachna varivestis*, cuando se evaluó en hojas removidas vs en hojas intactas en plantas de frijol verde.

En contraste, Thomas *et. al.* (1966), encontraron diferencias significativas en la supervivencia de ninfas del áfido *Therioaphis maculata*, cuando se compararon las evaluaciones hechas en trifolios removidos de alfalfa con los trifolios intactos de la misma.

Según Cardona (2008), en general, es preferible evaluar plantas intactas, porque al practicar cortes o aislar partes en sistemas algo artificiales, se pueden cambiar las características bioquímicas y/o nutricionales de las plantas.

- **Daño previo en tejidos**

La expresión de la resistencia a insectos es también afectada por exposición previa de los tejidos de la planta a varios estímulos. Heridas previas causadas por insectos o por medios mecánicos, inducen el incremento de resistencia de muchas plantas cultivadas al daño de insectos. Kogan y Paxtón, (1983), definieron la inducción de resistencia en plantas como “el aumento cuantitativo o cualitativo del mecanismo de defensa de las plantas contra los insectos plaga en respuesta a estímulos externos físicos o químicos”.

La respuesta inducida por la herida en las plantas por el daño mecánico puede ser parte de una reacción defensiva general, porque algunos aleloquímicos son similares a aquellos desarrollados durante la infección de patógenos (Rhoades 1979; Edwards y Wratten, 1983). La inducción puede darse tan rápido, como es el caso de la inducción de resistencia a *S. littoralis* en plantas de tomate, que tarda solo 2 días en aparecer; o puede demorarse mucho como en el caso de la inducción a *Rheumaptera hastata* en árboles de abedul (360 días), o a *Panolis flamea* en árboles de pino (360 días). Por otro lado, la inducción puede durar desde unos pocos días, como en el caso de la inducción de resistencia a *S. littoralis* en plantas de tomate (7 días); hasta muchos días, como en el caso de la inducción de resistencia a *Rheumaptera hastata* en árboles de abedul (900 días) y la inducción a *Panolis flamea* en árboles de pino (360 días).

2.4.2.2. Factores bióticos del insecto.

Dentro de estos factores se incluyen: edad y sexo del insecto, nivel de infestación, período de actividad del insecto, precondicionamiento y biotipos del insecto.

- **Edad del insecto**

Según Smith (1989), la variable edad del insecto es directamente proporcional a la cantidad de biomasa que este ingerirá durante la evaluación de los materiales. Por lo tanto, la edad del insecto que permita con mayor precisión discriminar las diferencias entre materiales resistentes y materiales susceptibles, será la apropiada para ser usada.

De acuerdo a Cardona (2008), es indispensable trabajar con insectos de edad y condición uniformes. De allí la importancia de mantener crías y de renovar y vigorizar éstas frecuentemente. De esto se desprende también, la necesidad de

sincronizar esas crías con las necesidades de evaluación, con el fin de usar insectos de edad uniforme.

- **Sexo del insecto**

Los insectos hembras fitófagos comúnmente consumen más follaje que los machos, debido a los altos requerimientos de proteína para la producción de huevos. Se ha observado respuesta diferencial de machos y hembras a los aleloquímicos de las plantas. La atracción del gorgojo del trébol *Hypera meleis* a yemas florales de plantas del género *Trifolium*, es mayor en hembras que en machos. La atracción de escarabajos del cono de los pinos *Conophthorus ponderosae* a la resina de los conos, es más alta en hembras que en machos (Smith, 1989).

- **Nivel de infestación**

Según Cardona (2008), el nivel de infestación no puede ser tan bajo que permita escapes y ocurrencia de seudoresistencia, ni tan extremadamente alto que no permita la identificación de genotipos resistentes. Es en general recomendable trabajar con poblaciones que causen daño económico, no aquellas abrumadoras que destruyen el propósito de la evaluación.

- **Período de actividad del insecto**

Según Cardona (2008), es indispensable monitorear el período de mayor actividad del insecto, con el fin de exponer las plantas a él cuando este en su pico de mayor actividad.

Warner y Richter, (1974), monitorearon la abundancia anual de gorgojos adultos de la alfalfa en el estado de Oregón durante las horas del día y de la noche. Los

gorgojos están presentes en abundancia sobre las plantas en el otoño, invierno y primavera durante el día, pero son más prevalentes sobre las plantas en la noche durante los meses cálidos de verano.

- **Preacondicionamiento**

Cardona, (2008), menciona que las condiciones ambientales prevalentes y la planta en la cual el insecto se ha criado, pueden dar lugar a un preacondicionamiento del mismo, que a su vez, puede afectar su conducta y las evaluaciones de resistencia. Esto adquiere mayor importancia cuando se van a realizar pruebas de antixenosis, y por consiguiente, se recomienda dejar de alimentar al insecto por un período prudencial antes de hacer las pruebas. Panda y Khush, (1995), sugieren que la dieta de insectos debería ser estandarizada previamente a su uso en infestaciones artificiales sobre cultivares huésped.

- **Biotipos del insecto**

Las propiedades de protección de los cultivares resistentes a insectos puede ser sobrepasada por el desarrollo de biotipos que rompen la resistencia, pues poseen una capacidad genética inherente para sobrepasar la resistencia de las plantas. Típicamente, los biotipos se desarrollan como un resultado de selección por continua y amplia exposición de la población de un insecto dado a una variedad resistente (Smith, 1989).

La intensidad y duración de la selección ejercida sobre el insecto y la frecuencia inicial de genes del insecto que sobrepasan la resistencia, son los principales factores que gobiernan la tasa de desarrollo de biotipos. Es posible también, que el valor de de la resistencia sea nulo antes de que el cultivar resistente sea usado en un área geográfica amplia. Los biotipos han sido definidos como poblaciones

dentro de una especie de insectos que varían en su habilidad para utilizar las plantas (Gallun y Khush, 1980).

La aparición de biotipos se detecta por fallas en la resistencia de variedades antes conocidas como resistentes. Se confirma en el laboratorio por medio de pruebas de resistencia en variedades bien conocidas. Estas pruebas permiten detectar la interacción diferencial entre variedades y biotipos (Cardona, 2008).

2.5. RESISTENCIA A INSECTOS PLAGA EN EL GÉNERO *Solanum*

Rick (1973) y Vallejo (1999), mencionan la dificultad para encontrar resistencia a insectos plagas en las formas cultivadas de *S. lycopersicum*, no obstante en las especies silvestres *S. pennellii*, *S. habrochaites*, *S. pimpinellifolium* y *S. peruvianum*; se ha identificado resistencia a varias especies de artrópodos plaga con niveles cercanos a la inmunidad a 16 plagas.

2.5.1. *Solanum pennellii*.

França *et. al.*, (1984); Vallejo, (1999); Resende *et. al.*, (1999); Freitas *et. al.*, (2002), comprobaron que la accesión LA 716 de *S. pennellii* presentó resistencia a varios insectos plagas como *Bemisia tabaci*, *Bemisia argentifolii*, *Microsiphum euphorbiae*, *Myzus persicae*, *Lyriomyza trifolli*, *Heliothis zea*, *Spodoptera exigua*, *Tetranychus evansi*, entre otros. El factor principal que confiere resistencia a todas esas plagas, es un grupo de aleloquímicos denominados acilazúcares, los cuales son secretados por tricomas glandulares tipo IV, presentes en toda la superficie foliar de la planta (Barbara *et. al.*, 1995; Resende, 1999; Freitas *et. al.*, 2002).

Freitas *et. al.*, (2002), evaluaron la resistencia a mosca blanca *Bemisia argentifolii* en accesiones de *S. lycopersicum*, (líneas sin acilazúcares), en plantas de la

accesión LA 716 de *S. pennellii* (con altos contenidos de acilazúcares) y en plantas F2 obtenidas a partir de estos dos parentales y obtuvieron plantas de tomate segregantes (en F2) resistentes a mosca blanca, las cuales presentaron altos contenidos de acilazúcares, en comparación con plantas de tomate que resultaron susceptibles a la plaga y que presentaron bajos contenidos de acilazúcares. Estos resultados evidenciaron ganancia genética en resistencia por selección del contenido de acilazúcares.

Alta densidad de tricomas glandulares tipo IV y la presencia de altos niveles de acilazúcares tóxicos en los exudados juegan un papel importante en la resistencia de *S. pennellii* a diferentes plagas, (Kennedy, 2003).

Resende *et. al.*, (1999), seleccionaron plantas con contenidos bajos y altos de acilazúcares de una población F2 derivada del cruzamiento entre *S. lycopersicum*, "TOM-584" y *S. pennellii* "LA 716", obteniendo correlaciones negativas y significativas entre las distancias recorridas por *Tetranychus evansi* sobre la superficie de las hojas y el contenido de acilazúcares en las mismas, indicando que genotipos con altos contenidos de acilazúcares promueven la repelencia a esta plaga. Por otro lado, sugieren que la selección de genotipos con altos contenidos de acilazúcares sería un método de selección indirecta para obtener genotipos con niveles altos de repelencia a este acaro.

Los autores adecuaron un modelo simple aditivo dominante para explicar la segregación en los contenidos de acilazúcares. El grado medio de dominancia del carácter fue estimado en -0.74, indicando dominancia incompleta en la dirección de bajo contenido de acilazúcares, y la heredabilidad en sentido amplio fue de 0.48, indicando que la selección de plantas con altos contenidos de acilazúcares debería permitir un buen progreso genético.

2.5.2. *Solanum habrochaites*.

S. habrochaites presenta dos formas botánicas: *typicum* y *glabratum*, las cuales se pueden diferenciar por la densidad de los tricomas presentes en ellas. En diversas observaciones e investigaciones, se ha encontrado que *S. habrochaites* provee resistencia a 14 plagas, siendo la única fuente de resistencia a nueve de ellas (Rick, 1982).

S. habrochaites var *glabratum*, presenta resistencia a al menos 19 especies de plagas en tomate. Los tricomas glandulares han sido relacionados con la resistencia en la mayoría de las especies, aunque factores no asociados con los tricomas contribuyen a una resistencia completa, por lo menos a algunas especies. La accesión PI134417 de esta especie, ha sido investigada ampliamente y posee múltiples defensas contra un buen número de plagas, Kennedy, (2003).

Tanto el contenido de 2 tridecanona como la densidad de tricomas tipo VI están bajo control genético separado, pero presentan efectos epistáticos. La expresión de ambas características está altamente influenciada por el ambiente, incluyendo duración del día, intensidad de luz y estado nutricional de la planta. Altos niveles de 2 tridecanona y resistencia a *M. sexta* y *L. decemlineata* están condicionados por lo menos por tres genes mayores heredados de manera recesiva. Mediante RFLP y QTLs asociados con niveles de 2 tridecanona en progenie F2 proveniente del cruce entre *S. lycopersicum* y PI134417 se identificaron tres grupos diferentes asociados con la expresión de 2 tridecanona. Uno de los loci RFLP tiene alta correlación con niveles de 2 tridecanona que está asociado principalmente con la expresión de la densidad de tricomas tipo VI, Kennedy, (2003).

S. habrochaites var *typicum* es portadora de alelos que condicionan altos contenidos de zingibereno (Rahimi y Carter, 1993). Este aleloquímico se encuentra predominantemente en los tricomas tipo IV y VI (Campos, 1999); y

confiere resistencia a *Leptinotarsa decemlineata* (Gianfagna *et. al.*, 1992), a *Spodoptera exigua* (Eigenbrode y Trumble, 1993), *Tetranychus urticae* (Guo *et. al.*, 1993), *T. evansi* (Campos, 1999), *Tuta absoluta* (Azevedo *et. al.*, 1999) y *Bemisia* sp. (Freitas *et. al.*, 2000).

Entre tanto, *S. habrochaites* var *glabratum* posee resistencia a la mayoría de las plagas de artrópodos del tomate y en particular al cogollero *Tuta absoluta* (Barbosa y Maluf, 1996). Varios autores discuten la posible asociación de la resistencia en esta variedad, con la presencia de dos metabolitos secundarios: la 2 tridecanona (Kennedy *et. al.*, 1991) y (Zamir *et. al.*, 1984) presente en los tricomas glandulares; y la α -tomatina (Barbour y Kennedy, 1991) presente en toda la planta, incluso en los frutos inmaduros.

Larvas neonatas de *M. sexta* y *L. decemlineata* expuestas a concentraciones letales de 2 tridecanona de la accesión PI134417 de *S. habrochaites* var *glabratum*, mostrando alta mortalidad en ambas especies, aunque otros factores asociados con la lamina foliar contribuyen con la resistencia a *L. decemlineata*. A pesar de la presencia de 2 tridecanona, los niveles potenciales mortales para larvas de *Heliotis zea* y *Keiferia lycopersicella*, mostró una mortalidad significativa por la exposición a este tipo de cetona, (Kennedy, 2003).

Kennedy, (2003), en experimentos de campo y laboratorio utilizando poblaciones F1 y retrocruces (RC1) del cruce proveniente de *S. lycopersicum* y PI134417 expresaron altos niveles tanto de tricomas tipo VI como de metil cetona, demostrando que los tricomas glandulares de PI134417 ejercen un efecto dramático sobre huevos y larvas de parásitos y depredadores de *H. zea* y *M. sexta*. Las plantas F1 expresaron densidad intermedia de tricomas tipo VI pero poca cantidad de metil cetona; mientras que las plantas derivadas del retrocruce mostraron adecuados niveles tanto de densidad de tricomas tipo VI como de metil cetona.

Simmons *et. al.*, (2004), evaluaron el efecto de los tricomas tipo VI sobre la biología y comportamiento de *Helicoverpa armigera* en las accesiones PI127827 de *S. habrochaites* y PI473422 de *S. pennellii*. El número de larvas neonatas atrapadas en los tricomas después de 24 y 48 horas fue altamente significativo, con respecto a *S. lycopersicum* en el cual murieron 72 horas después. Retirar los exudados de los tricomas reduce significativamente los efectos sobre el insecto. Se encontró relación entre la densidad de tricomas tipo VI y el número de larvas atrapadas.

Giustolin (1991), encontró que con la utilización hojas de dos materiales de tomate, uno silvestre y otro comercial (*S. habrochaites* var *glabratum* PI134417 y Santa Cruz AG 373), como fuente de alimentación en larvas de cogollero *Tuta absoluta*, se obtiene un incremento en la longevidad del estado larval de 6.94 días y un reducción de la viabilidad de las mismas de 38.89% al consumir hojas del material silvestre comparado con el material comercial (testigo). Así mismo, encontró que en estado de pupa hay un incremento de 1.82 días, y una reducción de 5.86% en su viabilidad, cuando provenían de larvas que habían consumido hojas del material silvestre.

Este autor menciona, que estos efectos sobre la fisiología del insecto están asociados a la presencia de metabolitos secundarios como la 2 tridecanona y 2 undecanona en el material silvestre *S. habrochaites* var *glabratum* PI134417. Altas densidades de tricomas glandulares tipo IV han sido relacionadas con la resistencia de *S. habrochaites* var *typicum* al acaro *Tetranychus urticae*, (Kennedy, 2003).

Las accesiones PI126449 y PI134417 del tomate silvestre, *Solanum habrochaites* var *glabratum*, fueron asociadas con la resistencia al áfido rosado de la papa *Macrosiphum euforbiae*. Las poblaciones del áfido bajo condiciones de campo e invernadero fueron significativamente menores en *Solanum habrochaites* var

glabratum, comparado con las plantas de *Solanum lycopersicum*. Al remover los tricomas glandulares y exudados de la superficie de las hojas, los resultados fueron dramáticos disminuyendo la mortalidad en los áfidos, (Musetti y Neal, 1997).

T. absoluta presenta alta oviposición y eclosión de huevos, así como baja mortalidad y periodos más cortos de pupas y larvas en *S. lycopersicum* que en *S. habrochaites*. La proporción de hembras obtenidas fue más alta en *S. lycopersicum*. El índice de eclosión de huevos y la proporción de hembras así como la duración de los estados larvales y la mortalidad de las larvas son afectados por la edad de la planta. Una alta proporción de hembras, mortalidad de larvas y duración del periodo larval fueron obtenidas en plantas viejas de *S. habrochaites*, mientras que el índice de eclosión de huevos era más alto para las plantas de *S. habrochaites* que eran 3 meses más viejas. Para *S. lycopersicum* las plantas viejas incrementaron la mortalidad de las larvas. Al parecer la densidad de tricomas glandulares en *S. habrochaites* se incrementa con la edad, reflejándose en un aumento en los niveles de 2 tridecanona, la cual retarda el desarrollo larval, (Leite, *et. al.*, 2001).

Araujo *et. al.*, (1985), comprobó la resistencia al cogollero *Tuta absoluta*, en introducciones de *S. habrochaites* y cuatro progenies provenientes del cruzamiento entre *S. lycopersicum* y *S. habrochaites*, fueron resistentes a dicha plaga.

França *et. al.*, (1989), demostró alta resistencia al cogollero *T. absoluta* en diferentes accesiones de especies silvestres del género *Solanum* spp, determinaron que *S. habrochaites* var *typicum* y *S. habrochaites* var *glabratum*, eran altamente resistentes, independientemente de los niveles de población del insecto. Igualmente, observaron el progreso en las selecciones de

retrocruzamiento, observando en éstas, niveles de resistencia más altos en relación al progenitor susceptible *S. lycopersicum*.

Parra *et. al.*, (1993), encontraron resistencia a *T. absoluta* en 32 accesiones silvestres de *Solanum* sp. y una de la especie cultivada *S. lycopersicum*. También encontraron que todas las introducciones de *S. habrochaites* fueron altamente resistentes. Igualmente, encontraron que las accesiones de *S. habrochaites* no tuvieron dificultad para hibridarse con *S. lycopersicum*.

Freitas *et. al.*, (2000), estudiaron el control genético del contenido de zingibereno en genotipos de tomates derivados del cruce interespecífico (*S. lycopersicum* X *S. habrochaites* var *typicum*). El contenido de zingibereno mostró herencia monogénica, con posible acción de genes modificadores; la acción génica fue indicativa de dominancia parcial en la dirección de bajo contenido de zingibereno. Los tricomas tipos I, IV, VI y VII presentaron herencia simple, con dominancia parcial en la dirección de baja densidad.

De igual manera, Pereira *et. al.*, (2000), estudiaron el control genético del contenido de 2 tridecanona (2-TD) y 2 undecanona (2-UN) en genotipos de tomates derivados del cruce interespecífico (*S. lycopersicum* X *S. habrochaites* var *glabratum*). El grado medio de dominancia reveló una dominancia parcial para concentraciones bajas de 2-TD y 2-UN, cuyas heredabilidades fueron de 0.75 y 0.78 respectivamente. El análisis de medias generacionales mostró que el modelo simple aditivo-dominante, no explica satisfactoriamente las variaciones en las cantidades de 2-TD y de 2-UN.

La resistencia de *S. habrochaites* a *T. absoluta* ha sido atribuida a la presencia de los aleloquímicos 2 tridecanona (2-TD) y 2 undecanona (2-UD) presentes en exudados producidos por los tricomas glandulares de las hojas (Giustolin y Vendramim 1994). Otros posibles factores de resistencia son: barreras mecánicas,

densidad, posición, tamaño y forma de los tricomas, lo cual afecta la oviposición, alimentación y protección de los insectos, incluyendo a *T. absoluta* (Norris y Kogan 1980, Sotirova y Georgiev 1981).

Fancelli y Vendramim, (2002), evaluaron el efecto de varios genotipos del género *Solanum* sobre la biología de mosca blanca *Bemisia argentifolii*, encontrando que las accesiones LA1739 y PI134417 de *Solanum habrochaites*, presentan resistencia de tipo antixenótica, basados en la disminución de la oviposición de los adultos de mosca blanca.

Williams *et. al.*, (1980), aisló un insecticida natural, un no alcaloide del tomate silvestre *Solanum habrochaites* var *glabratum* identificado como 2 tridecanona, un compuesto 72 veces mas abundante en el tomate silvestre que en el cultivado *Solanum lycopersicum*, con un promedio de (μg de 2-TD por mg de follaje en peso fresco) 9.40 (± 1.76) y 0.13 (± 0.019) respectivamente. Larvas de lepidópteros (*Manduca sexta* y *Heliothis zea*) y áfidos (*Aphis gossypii*) mueren cuando son confinados con papel filtro impregnado con 2 tridecanona.

2.5.3. *S. pimpinellifolium* y *S. peruvianum*

Accesiones de *S. pimpinellifolium* y de *S. peruvianum* evaluadas en diferentes estudios, presentaron altos niveles de resistencia al cogollero *Tuta absoluta* (Araujo *et. al.*, 1985; Lourencão *et. al.*, 1985; Parra, *et. al.*, 1993).

2.6. RESISTENCIA AL PASADOR DEL FRUTO *N. elegantalis*

Restrepo *et. al.*, (2007), al realizar una evaluación morfoagronómica de 12 accesiones especies silvestres del género *Solanum*, encontró que las accesiones PI134417, PI134418 y PI126449 de la variedad *glabratum* de *S. habrochaites*, las

accesiones LA1624 y LA2092 de la variedad *typicum* de *S. habrochaites*, y la accesión LA 444-1 de *S. peruvianum*, fueron clasificadas como muy resistentes al pasador *N. elegantalis*; mientras que el testigo (Unapal Maravilla) fue catalogado como muy susceptible. Por consiguiente, dichas accesiones pueden ser usadas como fuentes de genes de resistencia al pasador del fruto de tomate *N. elegantalis* en programas de mejoramiento.

Este mismo autor menciona, que el 60.3% de los frutos fueron afectados por pasador en la accesión de tomate; mientras que en las tres accesiones de la var *glabratum*, dos de la variedad *typicum*, y una accesión de *S. peruvianum*, ningún fruto fue afectado por el insecto. Algunos frutos de estas accesiones silvestres, tenían posturas de pasador; sin embargo, no se presentó daño causado por el insecto. De lo anterior, se infiere que dichas accesiones son efectivamente huéspedes del insecto.

Al realizar los cruzamientos interespecíficos solo se produjo semilla híbrida cuando se cruzó tomate con seis accesiones de *S. habrochaites*, tres de la variedad *glabratum* y tres de la variedad *typicum* (Tabla 4). Los cruzamientos con dos accesiones de *S. peruvianum* no produjeron semilla híbrida, posiblemente por la existencia de una severa barrera de incompatibilidad entre estas dos especies (Rick, 1978 y 1980). *S. peruvianum* pertenece al acervo genético terciario y por tanto solo es posible producir híbridos fértiles con tomate, cuando se utilizan técnicas como el cultivo de embriones y la hibridación somática (Rick, 1978 y 1980).

Obtuvieron eficiencias promedio de cruzamiento entre *S. lycopersicum* (♀) y tres accesiones de la variedad *glabratum* y tres de *typicum* de la especie *S. habrochaites* (♂), de 10.63 y 6.4%, respectivamente (Tabla 4).

Tabla 4. Eficiencia del cruzamiento, germinación de la semilla y número de semillas producidas en las seis poblaciones híbridas interespecíficas obtenidas.

Población híbrida F1 (Tomate <i>S. lycopersicum</i> x accesiones de <i>S. habrochaites</i>)	Número de cruzamientos	Eficiencia del cruzamiento (%)	Número promedio de semillas por fruto	Germinación semilla F1 (%)
Tom. x PI 134417 var. <i>glabratum</i>	274	11.7	10.0	21.5
Tom. x PI 134418 var. <i>glabratum</i>	396	6.3	11.2	32.7
Tom. x PI 127826 var. <i>typicum</i>	217	7.4	13.8	6.9
Tom. x PI 126445 var. <i>typicum</i>	150	6.0	12.3	11.5
Tom. x PI 126449 var. <i>glabratum</i>	218	11.9	16.6	57.5
Tom. x LA 1264 var. <i>typicum</i>	156	5.8	9.1	39.3

Fuente: Restrepo, *et. al.*, (2007).

La baja eficiencia en los cruzamientos se debe probablemente a que la especie *S. habrochaites* pertenece al acervo genético secundario, por consiguiente, al cruzarse con *S. lycopersicum* se produce cierto grado de incompatibilidad. Ambas especies poseen el mismo número de cromosomas ($2n = 24$) (Rick, 1979) y baja divergencia de nucleótidos, lo cual indica relación estrecha (Nesbitt y Taskley, 2002); sin embargo, existe cierto grado de incompatibilidad entre estas (Rick, 1979; Moyle y Graham, 2005).

De Souza *et. al.*, (2002), encontraron que la 2 tridecanona fue extremadamente tóxica a huevos y resultó en un 62.5 y 97.5% de mortalidad a 40 y 120 mg/ml respectivamente; la 2 undecanona y el zingibereno fueron menos efectivos, aún en las concentraciones más altas, resultando en 17.5 y 20% de mortalidad de huevos respectivamente. Por otro lado, para el caso de las larvas neonatas: 40 y 120 mg/ml de 2 tridecanona resultó en 72.5 y 95% de mortalidad, respectivamente; zingibereno en 200 mg/ml y 2 undecanona en 20 mg/ml resultaron en 67.5 y 20% de mortalidad, respectivamente. Estos resultados indican que la 2-tridecanona presente en los tricomas tipo VI de *S. habrochaites* var *glabratum*, puede llegar a

convertirse en una alternativa de control tanto para huevos como larvas neonatas de *N. elegantalis*.

Salinas *et. al.*, (1993), al evaluar la resistencia a *N. elegantalis* en las especies silvestres *S. pimpinellifolium* y *S. habrochaites*, en los cultivares comerciales de *S. lycopersicum* (angela gigante, Licapal L-21, Pacesetter, Missouri y Licapal L-10), en generaciones F3 (de los cruces entre: *S. lycopersicum* cv Angela Gigante X *S. habrochaites*; y *S. lycopersicum* cv Licapal L-21 X *S. pimpinellifolium*), y en generaciones F2BC1 (*S. lycopersicum* cv Licapal L-21 X *S. pimpinellifolium*; y *S. lycopersicum* cv Angela Gigante X *S. pimpinellifolium*), encontró que todos los cultivares comerciales fueron ligera y medianamente susceptibles, las dos especies silvestres fueron altamente resistentes; mientras que las poblaciones segregantes mostraron gran variación para resistencia.

2.7. TIPOS DE TRICOMAS EN EL GÉNERO *Solanum*

El género *Solanum* está caracterizado por la amplia diversidad dentro y entre sus nueve especies. La resistencia a artrópodos ha sido estudiada con mayor intensidad en *S. lycopersicum*, *S. habrochaites* y *S. pennellii*. Se ha encontrado que, *S. habrochaites* var *glabratum* y *S. habrochaites* var *typicum*, presentan los mayores niveles de resistencia a gran número de especies artrópodas. Hay gran variación en el espectro y el nivel de resistencia entre accesiones de estas especies. La resistencia a artrópodos ha sido asociada con un arsenal diverso de barreras, incluyendo las físicas y las características químicas de los tricomas glandulares, expresado constitutivamente e induciendo defensa química provocando heridas en la lámina foliar, (Kennedy, 2003).

Luckwill, (1943), describe en el género *Solanum* siete tipos de tricomas: los tricomas no glandulares (tipo II, III, y V) y los glandulares (I, IV, VI y VII). Los

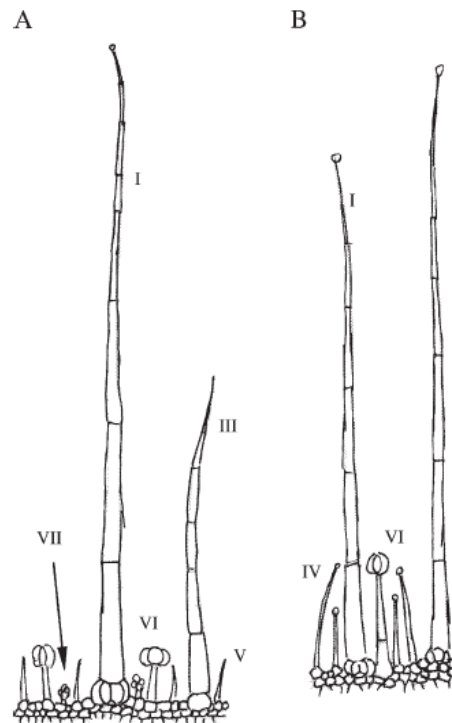
tricomas tipo I se caracterizan por un tallo multicelular largo y una pequeña vesícula glandular en la extremo; los tricomas tipo IV, que presentan un tallo multicelular más corto y una pequeña glándula en la extremidad; los tricomas tipo VI consiste en una cabeza glandular celulada (con 4 células) y un tallo multicelular corto; los tricomas tipo VII, que presentan un tallo unicelular y una cabeza glandular multicelular (Tabla 5 y figura 7, 8).

Tabla 5. Tricomas presentes en especies silvestres del género *Solanum*.

Especies	Tipo de tricoma							Referencia
	I	II	III	IV	V	VI	VII	
<i>Solanum cheesmanii</i>	-	-	-	-	E	E	ME	Simons & Gurr (2004)
<i>Solanum cheesmanii</i> f. <i>minor</i>	ME	-	-	A	E	E	ME	Referencia de <i>L. cheesmanii</i> (above)
<i>Solanum habrochaites</i>	ME	-	ME	A	A	A	ME	Eigenbrode & Trumble (1993); Antonius (2001); Snyder <i>et al.</i> (1998); Simons & Gurr (2004); Simons <i>et al.</i> (2003); Simons <i>et al.</i> (2004).
<i>Solanum habrochaites</i> f. <i>glabratum</i>	ME	-	ME	A	A	A	ME	Referencia de <i>L. hirsutum</i> (above)
<i>Solanum penelli</i>	ME	-	ME	A	-	E	ME	Antonius (2001); Goffreda <i>et al.</i> (1988); Simons & Gurr (2004); Simons <i>et al.</i> (2003); Simons <i>et al.</i> (2004).

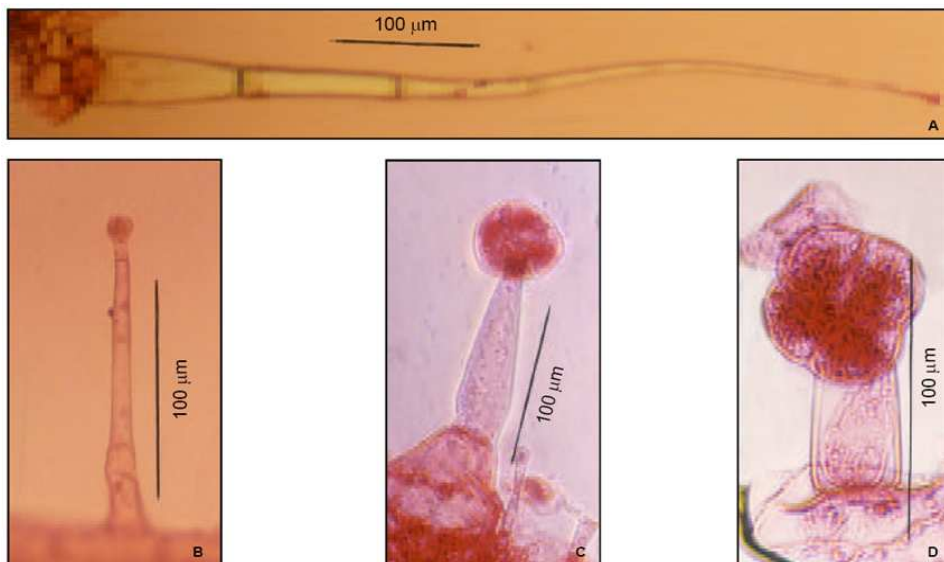
A: Abundante (> 5mm²); E: Escaso (5-1 mm²); ME: Muy Escaso (< 1 mm²).
Adaptado de Simmons y Gurr, (2005).

Figura 7. Tipos de tricomas en el género *Solanum*. (A) *S. lycopersicum*, (B) *S. habrochaites*.



Fuente: Luckwill, (1943).

Figura 8. Tricomas glandulares en folíolos de dos especies de tomate, *Solanum lycopersicum* L. (TOM 556) y *Solanum habrochaites* var *glabratum* (PI134417). Tricomas tipo I (A), tipo IV (B), tipo VI (C) y tipo VII (D).



Fuente: Aragão, (2000).

Los tricomas, glandulares y no glandulares, son componente fundamental del follaje y cogollos en las plantas del género *Solanum*. Se presentan frecuentemente cuatro tipos de tricomas glandulares. De estos, los tricomas tipo IV y VI han sido asociados con altos niveles de resistencia a artrópodos. Los tricomas tipo IV tienen un tallo multicelular corto sobre una base monocelular y produce una gota de exudado en el extremo. Los tricomas tipo VI, tienen una cabeza glandular con cuatro células sobre una un tallo multicelular y una base monocelular, son relacionados con la resistencia a un gran número de plagas en varias especies del género *Solanum* (Figura 8). Los tricomas tipo VI, han sido relacionados específicamente, atrapando áfidos y otros insectos pequeños (Kennedy, 2003; Simmons *et. al.*, 2004) (Tabla 6).

Tabla 6. Características de los tipos de tricomas en el género *Solanum* (longitud, tipo de cabeza, tallo y base).

Tipo	Longitud (mm)	Cabeza glandular	Tallo	Base
I	1.5-2.5	Uni-celular	Multi-celular	Multi-celular
II	0.2-1.0	Ausente	Multi-celular	Multi-celular
III	0.4-1.0	Ausente	Multi-celular	Uni-celular
IV	0.2-0.4	Uni-celular	Multi-celular	Uni-celular
V	0.1-0.3	Ausente	Multi-celular	Uni-celular
VI	0.1-0.5	Multi-celular	Multi-celular	Uni-celular
VII	0.05-0.1	Multi-celular	Uni-celular	Uni-celular

Adaptado de Luckwill, (1943).

Todas las plantas fabrican productos naturales que cumplen papeles específicos en las interacciones con los agentes bióticos y abióticos encontrados en su ambiente y el género *Solanaceae* incluye muchos ejemplos de tales metabolitos secundarios especializados. Los ejemplos bien conocidos son atropina en *Atropa belladonna*, escopolamina en especie *Hyoscyamus*, y nicotina en el tabaco

Nicotiana tabacum, tres alcaloides potentes que han tenido un uso amplio y significativo por los humanos, (Kennedy, 2003).

En varias especies dentro del género, existe una correlación negativa entre la densidad de tricomas y la respuesta a la alimentación, oviposición y nutrición de larvas. Los tricomas no glandulares pueden actuar directamente sobre los insectos, afectando su oviposición, alimentación, locomoción o su comportamiento, a través de su densidad y tamaño. Los tricomas glandulares para la defensa química cuentan con secreciones de terpenos, alcaloides, sustancias fenólicas y otras que pueden ser repelentes olfatorios o gustativas, (Aragão, 2000).

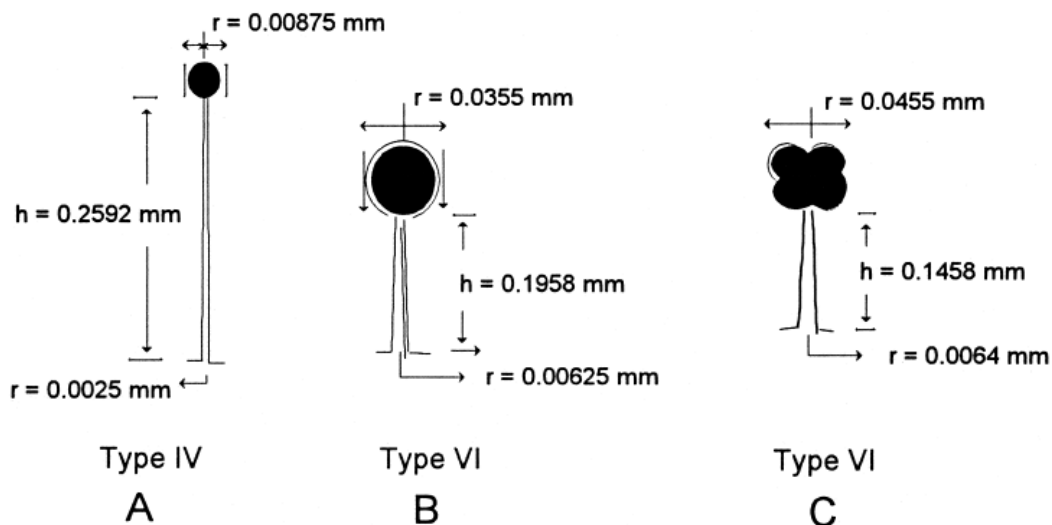
Antonius (2001), menciona que los tricomas glandulares poseen glándulas que exudan metabolitos secundarios tales como alcaloides o terpenos que matan a los insectos por contacto o actuar como repelentes. Otros productos químicos, como el antibiótico 2-tridecanona y el ácido 2,3-dihydrofarnesoico en plantas de *S. habrochaites*, han sido asociados con la resistencia a *Tetranychus urticae*. Muchos compuestos químicos, incluidos algunos isoprenoides, acetogeninas, glucósidos fenólicos, producidos por algunas plantas confieren resistencia a algunas especies de insectos.

Este mismo autor menciona, que en estudios recientes en especies silvestres de tomate, *S. habrochaites* var *glabratum*, ha demostrado que los tricomas glandulares (Figura 9), y los exudados que producen, contribuyen a la resistencia a algunos insectos plagas, incluidos los ácaros *Tetranychus cinnabarinus*, *T. urticae*, la mosca blanca *Trialeurodes vaporariorum*, *Heliothis armigera* y *Spodoptera littoralis*.

Varias sustancias como las metil cetonas (Figura 10), sesquiterpenos hidrocarburos, ácido sesquiterpeno, y glucolípidos (ésteres de azúcar) en especies

silvestres de tomate contribuyen a la resistencia mediante una variedad de mecanismos, entre ellos la toxicidad y de la repelencia, (Antonius, 2001).

Figura 9. Estructura y tamaño de tricomas glandulares de *Solanum habrochaites* A) tipo IV y B) tipo VI y tricomas glandulares del tomate comercial *Solanum lycopersicum* cv. Fabulous C) tipo VI



Tomado de Antonius, (2001).

Así mismo, Antonius (2001), logró separar, purificar e identificar cuatro metil cetonas (2-tridecanona, 2-dodecanona, 2 -undecanona y 2 - pentadecanona) de extractos crudos de hojas de tomate silvestre.

Figura 10. Estructura química de 2-undecanona, 2-dodecanona, 2-tridecanona, and 2-pentadecanona

Hendecanone = 2-Undecanone $(CH_3)(CH_2)_8-CO-CH_3$

n- Decyl Methyl Ketone
= 2-Dodecanone $(CH_3)(CH_2)_9-CO-CH_3$

Hendecyl Methyl Ketone
= 2-Tridecanone $(CH_3)(CH_2)_{10}-CO-CH_3$

Methyl Tridecyl Ketone
= 2-Pentadecanone $(CH_3)(CH_2)_{12}-CO-CH_3$

Tomado de Antonius, (2001).

Las plantas de tomate contienen los glucoalcaloides esteroidales como la tomatina. Se cree que estos actúan como compuestos tóxicos de defensa y se encuentran en todas las partes de la planta, incluyendo los frutos y raíces. Las rutas metabólicas implicadas en la biosíntesis de la mayoría de los compuestos secundarios en las Solanáceas no son bien conocidas. Se han hecho avances en la identificación de algunas de las enzimas (pero no en todas) implicadas en los últimos pasos de la síntesis de acilazúcares, terpenoides y metil cetonas. Sin embargo, está claro que cada uno de estas rutas, así como para los alcaloides esteroides, requiere pasos múltiples para producir los productos finales (Luckwill, 1943).

Kennedy, (2003), afirma que los tipos de tricomas contienen varios compuestos fenólicos (principalmente rutina 80 – 90%) pero también ácido clorogénico, conjugaciones de ácido cafeico, polifenol oxidasa y peroxidada. Cuando el insecto libera el contenido del tricoma, este se mezcla. El resultado de la reacción enzimática es la oxidación de los substratos fenólicos a quinonas, que se polimerizan (reacción parda) o reaccionan con las proteínas, reduciendo o eliminando su valor nutritivo. Adicionalmente, las quinonas pueden ser muy tóxicas para los insectos.

Simmons y Gurr, (2005), mencionan que al liberarse los contenidos de los tricomas glandulares y al entrar en contacto con la plaga, estos pueden causarle irritación, atraparlos e inclusive matarlos. El producto de la reacción parda recoge y enreda los apéndices y las partes bucales de pequeños artrópodos. Incluso en la ausencia de una reacción parda significativa, las resinas fenólicas contenidas en los extremos de los tricomas de un ciertas especies de *Solanum* pueden alquilar las fitoproteínas, de tal modo que reduce su valor alimenticio a los insectos de masticadores. Los tricomas tipo VI contienen solo cerca del 15% del total de los compuestos fenólicos foliares. El resto está contenido dentro de la lámina foliar donde contribuye a la defensa de la planta.

Los tricomas glandulares tipo VI de *S. habrochaites* var *typicum* contiene varios sesquiterpenos, incluyendo zingibereno, el cual es muy tóxico para *Spodoptera exigua*. Este compuesto, es el sesquiterpeno predominante en los tricomas tipo VI, por lo menos en algunas accesiones, (Kennedy, 2003).

El follaje de *S. habrochaites* var *glabratum* (PI134417), es letal para varias especies de plagas, debido a la presencia de tóxicos como metil cetona (2 tridecanona y 2 undecanona), en los tricomas glandulares tipo VI, los cuales abundan en el follaje y cogollos. Las cetonas comprenden el 90 % del contenido de la cabeza de los tricomas glandulares tipo VI de PI134417, (Kennedy, 2003).

Channarayappa *et. al.*, (1992), clasifico los tricomas glandulares y no glandulares en dos genotipos de *Solanum*, a pesar de que en este género existen siete tipos de tricomas. Esto se realizó porque las accesiones de *S. habrochaites* presentaban casi solo tricomas glandulares (tipo I, IV, VI y VII), principalmente del tipo VI (productor de 2-TD y 2-UD). Por el contrario, *S. lycopersicum* presenta casi solo tricomas no glandulares (tipos III, V) y el tricoma glandular de tipo VI.

Aragão *et. al.*, (2000). Identificaron y cuantificaron los tricomas de dos especies de tomate, una comercial TOM 556: con tricomas no glandulares tipo II, III, V en 2590 cm² de área foliar; tricomas glandulares tipo VI en 16 cm²; tricomas glandulares tipo VII en 138 cm²; y una silvestre *S. habrochaites* PI134417: con tricomas no glandulares tipo II, III, V en 140 cm²; tricomas glandulares tipo I, IV en 843 cm²; tricomas glandulares tipo VI en 83 cm²; tricomas glandulares tipo VII en 11 cm². Altas concentraciones de 2-TD fueron asociadas con la alta densidad de tricomas glandulares en ambas especies.

La densidad de tricomas varia dependiendo de la especie y el tipo de tricoma (Tabla 7).

Tabla 7. Densidad de tricomas en el género *Solanum*.

Especies	Tipo de tricoma						
	I	II	III	IV	V	VI	VII
<i>Solanum lycopersicum</i>	A	-	A	-	A	A	S
<i>Solanum pimpinellifolium</i>	-	ME	-	-	A	A	-
<i>Solanum peruvianum</i>	A*	-	-	-	A	A	S
<i>Solanum pissisi</i>	-	ME	-	-	A	A	S
<i>Solanum cheesmanii</i>	-	-	-	-	A	S	S
<i>Solanum habrochaites</i>	A	-	S	A	-	A	S
<i>Solanum glandulosum</i>	-	A	-	-	A	A	S

A: Abundante; E: Escaso; ME: Muy Escaso.

*Ausente en algunos individuos

Adaptado de Luckwill (1943).

La característica más estudiada de los tricomas de las especies silvestres, es su habilidad de conferir antibiosis. Un método tradicional para determinar el papel de los tricomas glandulares es el uso de un solvente para remover los exudados de los tricomas. Este método ha sido utilizado para examinar el efecto de los tricomas glandulares en varias especies de plagas (Tabla 8). Remover los exudados de los tricomas glandulares de las plantas aumenta la supervivencia, disminuye la mortalidad y el atrapamiento; y aumenta la longevidad de la plaga.

Una metodología contrastante para determinar el efecto de los tricomas sobre las plagas es realizar un análisis de correlación para identificar los tipos de tricomas asociados con la muerte y/o supervivencia de la plaga. Este método ha sido utilizado en varias plagas de lepidópteros y en ácaros, (Tabla 9).

Tabla 8. Efecto sobre las plagas al remover los exudados de los tricomas glandulares en especies del género *Solanum*

Orden	Especie plaga	Especie del género <i>Solanum</i>	Efecto	Referencia
Lepidóptera	<i>Manduca sexta</i>	<i>S. habrochaites</i> var <i>glabratum</i>	Aumento supervivencia	Kennedy & Yamamoto (1979); Barbour <i>et. al.</i> , (1991)
	<i>Keiferia lycopersicella</i>	<i>S. habrochaites</i> var <i>glabratum</i> <i>Solanum habrochaites</i>	Aumento supervivencia	Lin & Trumble (1986)
	<i>Phthorimaea operculella</i>	<i>Solanum habrochaites</i>	Disminución mortalidad y aumento supervivencia	Gurr & McGrath (2002)
	<i>Helicoverpa armigera</i>	<i>S. habrochaites</i> var <i>glabratum</i> <i>Solanum habrochaites</i> , <i>Solanum</i> <i>pennellii</i>	Disminución mortalidad y atrapamiento	Simmons <i>et. al.</i> , (2004)
	<i>Heliothis zea</i>	<i>Solanum habrochaites</i> var <i>glabratum</i>	Disminución mortalidad y aumento supervivencia	Dimock & Kennedy (1983); Farrar & Kennedy (1987b), Barbour <i>et. al.</i> , (1991)
Hemiptera	<i>Macrosiphum euphorbiae</i>	<i>Solanum lycopersicum</i>	Aumento supervivencia	Gentile & Stoner (1968)
	<i>Macrosiphum euphorbiae</i>	<i>S. habrochaites</i> var <i>glabratum</i>	Disminución mortalidad	Musetti & Neal (1997a)
	<i>Trialeurodes vaporariorum</i>	<i>Solanum lycopersicum</i>	Completo ciclo de vida	Gentile <i>et. al.</i> , (1968)
	<i>Myzus persicae</i>	<i>S. habrochaites</i> var <i>glabratum</i> <i>Solanum habrochaites</i> , <i>Solanum</i> <i>pennellii</i>	Disminución mortalidad y atrapamiento	Simmons <i>et. al.</i> , (2003)
Coleóptera	<i>Leptinotarsa decemlineata</i>	<i>S. habrochaites</i> var <i>glabratum</i>	Aumento supervivencia y longevidad	Kennedy & Sorenson (1985);Barbour <i>et. al.</i> , (1991)
Díptera	<i>Liriomyza trifolii</i>	<i>S. habrochaites</i> var <i>glabratum</i>	Aumento pinchazos	Hawthorne <i>et. al.</i> , (1992)

Adaptado de Simmons y Gurr, (2005).

Tabla 9. Efecto sobre las plagas al aumentar la densidad de tricomas en especies de *Solanum*.

Orden	Especie plaga	Especie del género <i>Solanum</i>	Tipo de tricoma	Asociación	Referencia
Lepidóptera	<i>Helicoverpa armigera</i>	<i>Solanum habrochaites</i> var <i>glabratum</i> , <i>Solanum habrochaites</i> , <i>Solanum pennellii</i>	Tipo IV	Atrapamiento	Simmons <i>et. al.</i> , (2004)
	<i>Spodoptera exigua</i>	<i>Solanum habrochaites</i> var <i>glabratum</i> , <i>Solanum habrochaites</i>	Tipo IV	Disminución supervivencia.	Eigenbrode & Trumble (1993)
	<i>Phthorimaea operculella</i>	<i>Solanum habrochaites</i>	Tipos IV y VI	Incremento mortalidad, reducción en emergencia de adultos y número de minas.	Gurr & McGrath (2002)
Acarina	<i>Tetranychus urticae</i>	<i>Solanum habrochaites</i>	Tipo IV	Mortalidad	Gurr & McGrath (2002)
	<i>Tetranychus urticae</i>	<i>Solanum habrochaites</i>	Tipo IV y VI	Supervivencia	Carter & Snyder (1986) Carter & Snyder (1986)
Hemíptera	<i>Myzus persicae</i>	<i>S. habrochaites</i> var <i>glabratum</i> , <i>Solanum habrochaites</i> , <i>Solanum pennellii</i>	Tipo IV	Mortalidad	Simmons <i>et. al.</i> , (2003)

Adaptado de Simmons y Gurr, (2005).

Los tricomas asociados con los efectos negativos sobre las plagas (mortalidad, supervivencia y atrapamiento) son los tricomas glandulares tipo IV y VI. El análisis de correlación permite determinar el papel de los tricomas no glandulares, así como los glandulares en la resistencia, cuando se retiran los exudados de las tricomas. Pocos estudios se han realizado para establecer el papel de los tricomas no glandulares en la antibiosis, (Simmons y Gurr, 2005).

La antibiosis probablemente es conferida por los componentes químicos de los exudados de los tricomas. Investigaciones posteriores permitieron establecer la relación entre los tipos de tricomas solos y los componentes químicos de sus exudados. Dos metil cetona (2 tridecanona y 2 undecanona) presentes en los tricomas tipo VI de *S. habrochaites* var *glabratum*, están asociados con numerosos efectos negativos sobre varias plagas de lepidópteros y hemípteros, (Tabla 10).

Algunos estudios realizados difieren en cuanto a los contenidos de metil cetona en el tomate cultivado. Farrar y Kennedy, (1991), reportaron que la susceptibilidad de *S. lycopersicum* se debe probablemente a la ausencia de 2 tridecanona y 2 undecanona en los tricomas tipo VI, aunque Chatzivasileiadis *et. al.*, (1999), encontraron ambas sustancias en exudados de tricomas tipo VI de *S. lycopersicum*.

Aunque varios estudios han reportado efectos negativos de las metil cetona sobre las plagas, algunos otros no reportan efectos. *Manduca sexta*, no fue afectada por la 2 tridecanona (Farrar y Kennedy, 1991), y estudios realizados por Eigenbrode y Trumble, (1993), encontraron que la resistencia a *Spodoptera exigua* no fue relacionada con la concentración de metil cetona en *S. habrochaites* var *glabratum*. Esto se debe posiblemente, a que las concentraciones de metil cetona en los exudados de los tricomas tipo VI son altamente variables entre accesiones.

Tabla 10. Efectos antibióticos relacionados con la resistencia a plagas en el género *Solanum*.

Orden	Especie plaga	Especie del género <i>Solanum</i>	Toxina	Efecto	Referencia
Lepidóptera	<i>Heliothis zea</i>	<i>S. habrochaites</i> var <i>glabratum</i>	2-tridecanona	Mortalidad, aumento del tiempo en pupa, disminución de peso	Farrar & Kennedy (1987a)
	<i>Heliothis zea</i>	<i>S. habrochaites</i> var <i>glabratum</i>	2-tridecanona	Mortalidad	Williams <i>et al.</i> (1980)
	<i>Heliothis zea</i>	<i>S. habrochaites</i> var <i>glabratum</i>	2-undecanona	Aumento en deformidad pupal, disminución de peso pupal	Farrar & Kennedy (1987a)
	<i>Heliothis zea</i>	<i>Solanum habrochaites</i> var <i>glabratum</i>	2-tridecanona y 2-undecanona	Mortalidad, aumento del tiempo en pupa, deformidad pupal, disminución de peso pupal	Farrar & Kennedy (1987a)
	<i>Manduca sexta</i>	<i>S. habrochaites</i> var <i>glabratum</i>	2-tridecanona	Mortalidad	Williams <i>et al.</i> (1980)
	<i>Tuta absoluta</i> <i>Tuta absoluta</i>	<i>S. habrochaites</i> var <i>glabratum</i> <i>Solanum habrochaites</i>	2-tridecanona Zingibereno	Mortalidad Disminución lesiones, hojas atacadas y daño general	Magalhaes (2001) de Azevedo <i>et al.</i> , (2003)
	<i>Tuta absoluta</i>	<i>Solanum habrochaites</i> var <i>glabratum</i> ^a	---	Incremento de mortalidad y periodo de larval.	Leite <i>et al.</i> , (2001)
	<i>Tuta absoluta</i>	<i>Solanum habrochaites</i> var <i>glabratum</i>	2-undecanona	Mortalidad	Magalhaes <i>et al.</i> , (2001)
Hemíptera	<i>Aphis gossypii</i>	<i>S. habrochaites</i> var <i>glabratum</i>	2-tridecanona	Mortalidad	Williams <i>et al.</i> (1980)
	<i>Macrosiphum euphorbiae</i>	<i>Solanum pennellii</i>	Acilazucares	Mortalidad	Goffreda <i>et al.</i> (1989)
	<i>Macrosiphum euphorbiae</i>	<i>Solanum habrochaites</i> var <i>glabratum</i>	2-tridecanona	Mortalidad	Musetti & Neal (1997b)
	<i>Bemisia argentifolii</i>	<i>Solanum pennellii</i>	Acilazucares	Mortalidad	Muigai <i>et al.</i> , (2002)
Coleóptera	<i>Leptinotarsa decelimiata</i>	<i>Solanum habrochaites</i>	zingibereno	Mortalidad, disminución de supervivencia	Carter <i>et al.</i> (1989a); Carter <i>et al.</i> (1989b)

^a Cuando se compara con *Solanum lycopersicum*.

Adaptado de Simmons y Gurr, (2005).

Investigaciones indican que los exudados de los tricomas pueden disuadir o repeler plagas, sugiriendo un efecto antixenótico importante para el manejo de plagas. Estudios en especies silvestres han demostrado que la oviposición de dípteros, lepidópteros y coleópteros fue menor comparado con el tomate cultivado, (Tabla 11). Estos efectos se pueden deber a los químicos presentes en los exudados de los tricomas, entre ellos la presencia de acilazucres en los tricomas tipo IV, que tiene sobre los insectos un efecto deterrente.

Sin embargo, algunas plagas prefieren la superficie de los frutos para ovipositar en especies del género *Solanum* y las pubescencias no siempre son efectivas para la supresión de las plagas. Además, los acilazucres pueden actuar como estimulante para la oviposición. Un ejemplo de esto es *Heliothis zea*. Aunque altas tasas de oviposición pueden presentarse sobre plantas con alta densidad de tricomas, los efectos posteriores de la antibiosis pueden reflejarse en una disminución de la emergencia de adultos, (Farrar y Kennedy, 1987).

Los tricomas glandulares en tomate producen grandes cantidades de 2 tridecanona, 2 undecanona y una mezcla viscosa de acilazucres, los cuales confieren resistencia a algunos insectos plaga. Estos tricomas también liberan químicos volátiles. Uno de estos compuestos volátiles, la E-beta farnesene, previene la colonización de áfidos en la planta. Otro volátil producido es el nepetalactona, (Peter y Shanower, 1998).

Van Schie *et. al.*, (2007), mencionan que las planta de tomate *Solanum lycopersicum*, producen y emiten una gran variedad de compuestos orgánicos volátiles, presentes en sus tricomas, los cuales consisten principalmente de terpenos. Estas sustancias cumple principalmente funciones como hormonas (giberelinas, ácido abscísico), esteroides, pigmentos (carotenoides, fitol) y como parte de mensajeros de electrones (ubiquinona, plastoquinina).

Tabla 11. Efectos antixenóticos relacionados con la resistencia a plagas en el género *Solanum*.

Orden	Especie plaga	Especie del género <i>Solanum</i>	Efecto	Tipo de tricoma / químico	Referencia
Hemiptera	<i>Trialeurodes vaporariorum</i> <i>Bemisia argentifolii</i>	<i>Solanum habrochaites</i> var <i>glabratum</i> Muchas especies incluyendo <i>Solanum habrochaites</i> , <i>Solanum habrochaites</i> var <i>glabratum</i> , <i>Solanum pennellii</i>	Reducción oviposición ^a Reducción oviposición	--- ---	Bas <i>et. al.</i> , (1992) Heinz & Zalom (1995); Muigai <i>et. al.</i> , (2002)
	<i>Bemisia argentifolii</i> <i>Bemisia argentifolii</i> <i>Bemisia argentifolii</i> <i>Macrosiphum euphorbiae</i> <i>Macrosiphum euphorbiae</i>	<i>Solanum habrochaites</i> <i>Solanum pennellii</i> <i>Solanum pennellii</i> <i>Solanum habrochaites</i> var <i>glabratum</i> <i>Solanum pennellii</i>	Reducción oviposición Reducción oviposición Reducción oviposición Abandono de la hoja	Tipo IV Acilazucars Acilazucars	Snyder <i>et. al.</i> , (1998) Muigai <i>et. al.</i> , (2002) Liedi <i>et. al.</i> , (1995) Musetti & Neal (1997a) Goffreda <i>et. al.</i> , (1988) Goffreda <i>et. al.</i> , (1989)
	<i>Myzus persicae</i>	<i>Solanum habrochaites</i> , <i>Solanum habrochaites</i> var <i>glabratum</i> , <i>Solanum pennellii</i>	Incremento de tiempo a la primera exploración, menor exploración, disminución en tiempo de exploración, disminución de colonización. Incremento en abandono de hoja	Tipo VII	Simmons <i>et. al.</i> , (2003)
Diptera	<i>Liriomyza trifolii</i>	<i>Solanum pennellii</i>	Reducción en oviposición, reducción de minas y punciones.	Acilazucars	Hawthorne <i>et al</i> (1992)
Acarina	<i>Tetranychus evansii</i> <i>Tetranychus urticae</i>	<i>Solanum habrochaites</i> , <i>Solanum habrochaites</i> , <i>Solanum habrochaites</i> var <i>glabratum</i>	Repelencia Repelencia	Zingibereno	Maluf <i>et. al.</i> , (2001) Weston <i>et al.</i> (1989)
	<i>Aculops lycopersici</i>	<i>Solanum habrochaites</i>	Reducción de infestación	Tipo VI	Leite <i>et. al.</i> , (1999b)

^a Cuando se compara con *Solanum lycopersicum*.

Adaptado de Simmons y Gurr, (2005).

Sin embargo, muchos terpenoides son metabolitos secundarios: se han descrito, más de 20.000 terpenoides diferentes. Algunos como las fitoalexinas intervienen directamente en la estrategia de defensa de las plantas, especialmente al ataque de patógenos. Sesquiterpenos fitoalexinas (e.g., capsidiol) son característicos en las solanáceas. Los autores, lograron identificar y caracterizar las primeras dos monoterpeno sintetasa en tomate LeMTS1 y LeMTS2.

Se han realizado algunas investigaciones dirigidas a producir a nivel industrial las sustancias responsables de proporcionar resistencia a insectos en el tomate silvestre (Peter y Shanower, 1998). En 2002, científicos de la Universidad Estatal de Carolina del Norte descubrieron un compuesto natural repelente de insectos, la methyl nonyl cetona o 2 undecanona, aislada de tricomas de tomates silvestres. Desarrollaron un producto conocido comercialmente con los nombres de BioUD8 y BioUD30 (dependiendo de la formulación 8 y 30% respectivamente). En 2007, la EPA aprobó la utilización de estos productos como repelente de plagas en algunos cultivos (Whang y Tonelli, 2008).

2.8. EVALUACIÓN PARA RESISTENCIA A INSECTOS

Según Panda y Khush (1995), un prerrequisito esencial de un programa de mejoramiento que trabaje en la obtención de cultivares resistentes a insectos, es la disponibilidad de técnicas de evaluación. Estas técnicas empleadas varían con el cultivo, el insecto, el mecanismo de resistencia, y el sitio de evaluación (condiciones de campo, jaulas en campo, casa de malla, invernadero o laboratorio).

Los requerimientos básicos para un programa de evaluación de resistencia a insectos son: a) fuentes adecuadas de germoplasma. b) Fuente adecuada de insectos. c) Técnicas eficientes para infestación artificial de las plantas con los

insectos y d) Métodos o técnicas eficientes para evaluar los niveles de resistencia entre el germoplasma seleccionado, (Panda y Khush, 1995).

A continuación se van a discutir cada uno de estos requerimientos a excepción de las fuentes adecuadas de germoplasma.

2.8.1. Fuente adecuada de insectos.

Una fuente confiable y continua de insectos es esencial para una evaluación efectiva del germoplasma. Una fuente adecuada de insectos en el estado de desarrollo deseado, debe estar disponible para infestar plantas en su estado de crecimiento más vulnerable y así proveer una diferenciación máxima entre genotipos resistentes y susceptibles. Las principales fuentes de insectos para estudios de resistencia de plantas a estos son las poblaciones naturales de campo, las colonias de invernadero y las colonias criadas en laboratorio, (Panda y Khush, 1995).

2.8.1.1. Poblaciones de insecto natural (de campo).

Las principales ventajas de usar poblaciones de insecto naturales son la conveniencia y el bajo costo. En localidades cultivadas donde el insecto plaga específico es endémico, las poblaciones naturales del insecto pueden estar en un número adecuado para hacer la evaluación de campo del germoplasma. Algunas especies de insectos aparecen normalmente en alto número en intervalos de varios años. Varios de los primeros cultivares de trigo resistentes a la mosca Hessian, fueron descubiertos de esta forma. Por otro lado, las principales limitaciones del uso de estas poblaciones de campo son la estacionalidad, lo impredecibles, y la distribución no uniforme de los insectos en campo, (Panda y Khush, 1995).

De acuerdo a Cardona (2008), si se esta trabajando en condiciones de campo, es esencial asegurarse de tener una infestación lo más uniforme posible, lo cual se puede lograr mediante la manipulación de épocas de siembra, siembra de bordes susceptibles, siembras escalonadas, infestación artificial de parcelas, uso de cultivos trampas iniciales, uso de insecticidas que causan resurgencia y aumentan poblaciones, uso de prácticas culturales que favorezcan el desarrollo de poblaciones, etc. En ocasiones se ha recurrido al uso de jaulas, pero debe tenerse en cuenta que las jaulas crean condiciones ambientales algo artificiales, las cuales hay que tener en cuenta al momento de evaluar.

2.8.1.2. Poblaciones de insectos obtenidas en condiciones controladas.

La cría masiva de insectos en huéspedes naturales en invernadero y/o en el laboratorio o en dietas artificiales en el laboratorio, ofrecen un método confiable para obtener una fuente abundante y continua de insectos para los estudios de resistencia de plantas. En las última tres décadas, los entomólogos han tenido progresos excelentes en el cultivo masivo de insectos en huéspedes naturales (Heinrichs *et. al.*, 1985), así como también, en dietas artificiales (Singh y Moore, 1985; CIMMYT, 1989; Smith *et. al.*, 1994). La viabilidad de criar insectos en plantas huésped o en dietas artificiales dependen del insecto, del cultivo y de los recursos financieros, (Panda y Khush, 1995).

2.8.2. Técnicas para infestación artificial de las plantas con los insectos.

Al igual que la cría masiva controlada de insectos, las técnicas de infestación artificial de plantas en el campo, en casa de malla, y en el invernadero, son supremamente importantes en un programa de evaluación de resistencia. La infestación artificial es requerida para obtener un progreso exitoso y sostenido. Muchas técnicas han sido desarrolladas para infestar plantas con insectos y evaluar el resultado en las interacciones planta-insecto, (Smith *et. al.*, 1994).

Las técnicas varían con el insecto y el cultivo, y entre investigadores que trabajan en los mismos insectos y cultivos. La uniformidad de la infestación con el insecto es crítica en la evaluación. Mientras se desarrollan técnicas de infestación, los investigadores deberían tener en cuenta los siguientes factores: estado o estados del insecto a ser usados, número de insectos a ser depositados en cada planta o liberados dentro de un área determinada, número de liberaciones requeridas, sitios de liberación del insecto y estado de desarrollo de la planta. Se deben hacer esfuerzos para asegurarse que cada planta esta infestada con un número uniforme de insectos. El nivel de infestación de insectos puede ser determinado por experimentos donde se usen varias densidades de insectos en los genotipos de plantas susceptibles estándar, (Panda y Khush, 1995).

2.8.2.1. Infestación con huevos.

La infestación artificial con el perforador del tallo de maíz se realiza por colocación de masas de huevos dentro del “whorl” de la planta, o discos de fijación con masas de huevos en hojas u otras partes de la planta, (Davis, 1976). Palmer *et. al.*, (1979), desarrollaron un método húmedo de infestación que involucra una suspensión de huevos de *Diabrotica virgifera* en agua-agar. Sutter y Branson, (1980), desarrollaron un procedimiento para distribuir cuantitativa y uniformemente huevos de *D. Virgifera* en parcelas de campo a gran escala. Un sistema mecánico presurizado, dispensa una cantidad conocida de huevos suspendidos en agua-agar para usar en experimentos de evaluaciones de campo. Este procedimiento permite una infestación uniforme.

2.8.2.2. Infestación con larvas.

Larvas neonatas de lepidópteros que eran colocadas en plantas con la ayuda de un cepillo de cabello, son ahora aplicadas con un dispensador de larvas. En este proceso, las larvas son mezcladas con mazorcas de maíz medio molida y

dispensada mecánicamente sobre partes de la planta con un dispositivo-dispensador plástico denominado “bazooka”, (Mihm *et. al.*, 1978). Este método de inoculación es rápido y eficiente en depositar uniformemente insectos sobre plantas.

Reese y Schmidt, (1986), han advertido que las larvas neonatas pueden ser sensibles a la manipulación física mientras éstas se mezclan con los materiales, pues este proceso, puede interferir con el metabolismo oxidativo del insecto.

Davis y Oswalt, (1979), desarrollaron una versión modificada del bazooka denominado “inoculador de operación manual”, que permite dispensar varias especies de insectos incluyendo larvas de lepidópteros. Es el método más efectivo para depositar larvas sobre plantas crecidas tanto en el invernadero como en parcelas de campo. Plantas de Maíz, sorgo, algodón y arroz, son usualmente infestadas en estado de plántula con este inoculador. El inoculador está disponible comercialmente para ser usado no solo con larvas de lepidópteros, sino también con áfidos y saltadores de hojas, (Mihm, 1989).

2.8.3. Técnicas para evaluar los niveles de resistencia a insectos.

La resistencia de las plantas a los insectos es normalmente medida a través de la exposición de la planta o partes de la planta al insecto plaga, y generalmente se evalúa como el porcentaje de daño en el follaje de la planta o partes del fruto, reducción en la producción, y vigor general de la planta. La evaluación de la resistencia, puede también determinarse por la respuesta del insecto a la planta, (Panda y Khush, 1995).

Según Cardona, (2008), hay casi tantos métodos para evaluar y medir resistencia como cultivos e insectos. Cada caso genera una metodología propia que depende

mucho de la imaginación de quien trabaja en el problema y de su capacidad de adaptación a las características propias de cultivo e insecto.

2.8.3.1. Evaluación de la resistencia a insectos basada en el daño en la planta.

Las técnicas de evaluación basadas en la medición del daño del insecto a las plantas varían con el cultivo, el insecto y el sitio (laboratorio, invernadero y campo). La selección de un método de evaluación eficiente, simple y preciso, es extremadamente importante en un programa de evaluación varietal. El método de evaluación seleccionado debería identificar reacciones diferentes en las plantas, desde plantas susceptibles hasta plantas resistentes. La reacción de la planta al ataque del insecto, puede depender también del número de insectos por planta, del vigor de la planta, de la edad de la planta y de factores ambientales. Cuando las poblaciones de insectos son muy altas, los cultivares con baja o moderada resistencia puede aparecer como susceptibles; mientras que si las poblaciones de insectos son muy bajas, pueden impedir la discriminación entre cultivares resistentes y susceptibles, (Heinrichs *et. al.*, 1985; Davis, 1985).

Las evaluaciones de resistencia basadas en el daño en la planta, se realizan en: condiciones de campo sin jaulas, condiciones de campo con jaulas, condiciones de invernadero y condiciones de laboratorio.

2.8.3.2. Evaluaciones en condiciones de campo sin jaulas.

La evaluación de campo es usualmente realizada inicialmente por selección de un área con un nivel predecible de alta infestación y por siembra del germoplasma a ser evaluado, de tal forma que coincida dicha siembra con una abundancia del insecto en tales localidades.

Las infestaciones uniformes son críticas para que el programa de evaluación sea exitoso, (Davis, 1985). Los investigadores deberían hacer grandes esfuerzos para asegurar que cada planta tiene la misma posibilidad de ser infestada. El nivel de presión de insecto aplicado a cada planta es también un punto crítico. Las poblaciones del insecto también pueden ser obtenidas mediante el uso de dietas y luego llevadas a campo para realizar la infestación de manera artificial.

2.8.3.3. Evaluaciones en condiciones de campo con jaulas.

A pesar de todos los esfuerzos que se hagan en condiciones de campo sin jaulas, puede ser necesario enjaular los insectos para evaluar la resistencia a insectos (Chalfant y Mitchell 1970; Jones y Sullivan, 1979; Schalk y Jones 1982; Birch, 1989, citados por Panda y Khush, 1995). Las jaulas limitan la emigración del insecto plaga de las plantas que se están evaluando, así como también, brindan una protección a los insectos librándolos de predadores y parásitos. Las jaulas pueden ser relativamente grandes y encerrar varias plantas en el campo o pueden ser pequeñas y encerrar una sola planta. Las jaulas pueden ser construidas en madera o algún metal y forradas en nylon u otro material adecuado. El tamaño y forma de la jaula son determinados por el tipo, edad y número de plantas que deben ser evaluados.

El uso de jaulas tiene algunas desventajas, que deberían ser anticipadas y que requieren una corrección. Algunas jaulas pueden causar condiciones ambientales anormales y pueden alterar el crecimiento de la planta, el comportamiento del insecto, o pueden causar la aparición de enfermedades foliares. Obviamente, no todas las plantas son afectadas similarmente y los efectos de las jaulas, si los hay, deberían ser determinados para caso en particular, (Smith *et. al.*, 1994).

2.8.3.4. Evaluaciones en condiciones de invernadero.

La evaluación de invernadero permite un gran control en la selección de las plantas resistentes pero restringe la cantidad de material que puede ser evaluado sobre un período dado de tiempo. La evaluación masiva en invernadero de plántulas, también permite el ahorro de tiempo para aquellos cultivos que tienen un ciclo de crecimiento largo. Sin embargo, en las pruebas de invernadero, es importante controlar las tasas de infestación del insecto para evitar que la presión de este, no sea tan alta que destruya plantas que sean potenciales fuentes de resistencia. Las técnicas que se usan en condiciones de invernadero son: la evaluación en semillero estándar, la evaluación en semillero modificada y la evaluación de no preferencia, (Smith *et. al.*, 1994).

2.8.3.5. Evaluaciones en condiciones de laboratorio.

Técnicas para evaluar resistencia bajo condiciones de laboratorio son comúnmente necesarias, debido a que las pruebas de campo y de invernadero son afectadas por numerosos factores ambientales que no siempre pueden ser controlados. Los métodos de evaluación de laboratorio deben ser vistos como un método confiable y rápido para confirmar la resistencia al insecto antes o después de las pruebas de campo o invernadero.

En términos generales no es práctico usar plantas completas para evaluaciones de laboratorio de resistencia a insectos; por lo tanto, las hojas removidas y los discos de hojas son frecuentemente utilizados. Varios investigadores han realizado estudios para determinar si la remoción de tejidos de plantas para evaluaciones de laboratorio, tienen un efecto en la expresión de la resistencia. Sams *et. al.*, (1975), compararon los resultados de evaluaciones de plantas del género *Solanum* para evaluar su resistencia al áfido del melocotón verde *Myzus persicae*, usando foliolos removidos en bioensayos en laboratorio y conteos de

poblaciones en campo de áfidos en plantas. Sus resultados sugirieron que se pueden usar hojas removidas, como un medio rápido de evaluación de resistencia a dicho áfido en accesiones de *Solanum* spp. Iguales resultados fueron encontrados por Raina *et. al.*, (1980), al evaluar la resistencia de materiales de frijol verde al escarabajo del frijol Mexicano *Epilachna varivestis*.

Es importante mencionar que durante los últimos años, se ha venido observando que muchas plantas que son dañadas físicamente o por enfermedades, experimentan cambios significativos, y que dichos cambios, pueden disminuir o incrementar la palatabilidad de la planta y la aptitud de los insectos que las consumen, (Kogan y Paxtón, 1983; Reynolds y Smith, 1985; Risch, 1985). También el tamaño de los discos de hojas usados en pruebas de alimentación de insectos, pueden afectar el comportamiento de los insectos, como es el caso del escarabajo *Plagiodera versicolora* (Jones y Coleman, 1988, citados por Smith *et. al.*, 1994).

2.8.4. Evaluación de la resistencia a insectos basada en la respuesta del insecto a la planta.

Según Smith *et. al.*, (1994), existen seis principales categorías de respuesta fisiológica y de comportamiento de insectos, que son consideradas cuando se hacen bioensayos de resistencia de plantas basados en la respuesta del insecto. Estas incluyen: orientación-colonización, alimentación, metabolismo de alimento ingerido, crecimiento, longevidad y fecundidad, y oviposición, (Saxena, 1969; Saxena *et. al.*, 1974; citados por Smith *et. al.*, 1994; Visser, 1983.). La viabilidad de huevos y el incremento de la población son también otros factores importantes para el establecimiento de insectos, particularmente el primero, en aquellos que depositan sus huevos en el interior de los tejidos de la planta, (Saxena y Pathak, 1977, citados por Smith *et. al.*, 1994).

El grado al cual un insecto responde positivamente a cada una de éstas categorías de respuesta, determina el grado de su establecimiento en las plantas. Parece que la interrupción de alguna o más de una de estas respuestas del insecto debida a caracteres desfavorables en la planta, se traducen en algún grado de resistencia por parte de la planta, (Visser, 1983).

Para hacer una determinación verdadera de la resistencia de una planta a un insecto, es deseable entender las diversas respuestas fisiológicas y de comportamiento de los insectos durante las diferentes fases de su establecimiento en la planta. La interacción de la suma de todas éstas respuestas determina la susceptibilidad o resistencia de una planta a un insecto, (Smith *et. al.*, 1994).

3. MATERIALES Y METODOS

Este trabajo se realizó en el Centro Experimental de la Universidad Nacional sede Palmira (CEUNP), ubicado en el corregimiento El Carmelo, municipio de Candelaria, departamento del Valle del Cauca; punto de coordenadas 3° 24 ´ latitud norte y 76° 26 ´ longitud oeste; con una altura de 980 m.s.n.m, una temperatura promedio de 24° C, y humedad relativa promedio de 69%.

3.1. DESARROLLO DE UNA METODOLOGÍA DE INFESTACIÓN ARTIFICIAL DE PLANTAS DE TOMATE CON EL PASADOR DEL FRUTO *N. elegantalis*

Para el desarrollo de esta técnica de infestación artificial, se usaron plantas de tomate tipo chónito “Unapal Maravilla” (susceptibles al pasador) y se ejecutaron las siguientes actividades:

3.1.1. Obtención de una fuente adecuada de insectos adultos de pasador del fruto *N. elegantalis*.

Para garantizar una fuente confiable y continua de insectos adultos de pasador, se siguió la metodología desarrollada por Casas y Estrada, (2005):

1. Siembra escalonada en campo de plantas de tomate tipo chónito (“Unapal Maravilla”), susceptibles al pasador del fruto.
2. Colecta semanal de frutos de tomate infestados.
3. Ubicación de los frutos infestados sobre una estructura metálica con dos niveles (Figura 16).

4. Colecta de larvas en prepupa y confinamiento en bandejas tipo Mesa-Bellotti.
5. Obtención y clasificación de pupas mediante el sexaje (Figura 17).
6. Obtención de insectos adultos de ambos sexos sanos y vigorosos.

3.1.2. Determinación del nivel óptimo de infestación de insectos de pasador.

Se utilizó un diseño de bloques completos al azar con cinco tratamientos y cuatro repeticiones y se evaluaron los siguientes tratamientos o niveles de infestación:

Tratamiento 1: un insecto hembra y un insecto macho.

Tratamiento 2: dos insectos hembra y dos insectos macho.

Tratamiento 3: cuatro insectos hembra y dos insectos macho.

Tratamiento 4: seis insectos hembra y dos insectos macho.

Tratamiento 5: testigo absoluto (sin insectos).

Se diseñaron y construyeron 28 jaulas con varilla de hierro de 1/8" reforzada con alambre galvanizado de dimensiones 1.5 x 1.5 x 1.8 m. Esta estructura se cubrió con tela muselina para impedir la entrada de insectos foráneos y salida de insectos de cada uno de los tratamientos. En dos de los cuatro vértices de un costado de la jaula, utilizando cinta velcro, se hizo una puerta para facilitar las actividades de manejo y evaluación (Figura 11).

Se realizaron varios estudios preliminares que permitieron establecer el número óptimo de plantas de tomate a evaluar por jaula y el número de tallos por planta. Se logró establecer que para las condiciones en las que se realizó el ensayo fue conveniente usar dos plantas por jaula manejadas a dos tallos. Bajo estas condiciones, las plantas se desarrollaron normalmente, produjeron una adecuada cantidad de inflorescencias, buen porcentaje de cuajamiento de frutos y no se generó un ambiente propicio para la multiplicación de patógenos. La unidad experimental quedó conformada por una jaula y dos plantas de tomate (Figura 11).

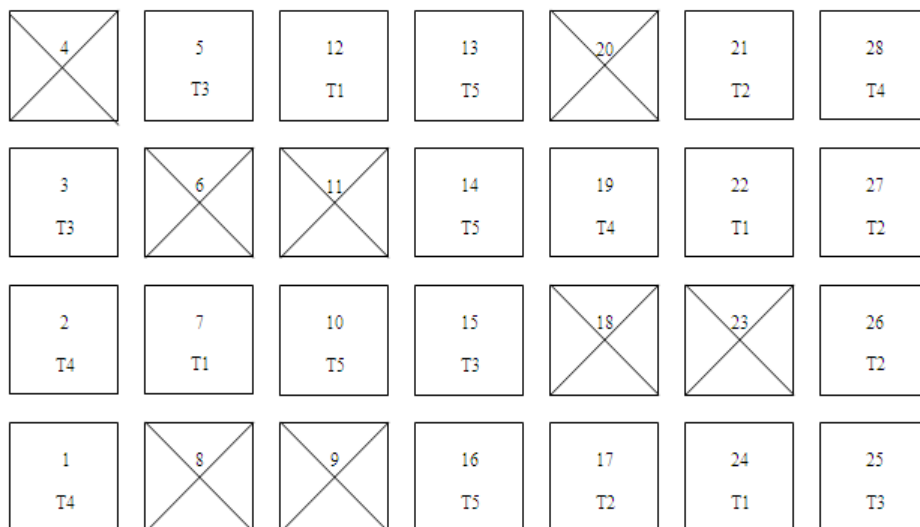
Figura 11. Jaula de evaluación del nivel óptimo de infestación.



Fuente: Casas, 2008.

En cada bloque se seleccionaron las cinco mejores jaulas; es decir, las jaulas que presentaron la mayor uniformidad en cuanto a desarrollo y estado de fructificación de las plantas, dirigido a mantener condiciones homogéneas en cada una de las unidades experimentales. Finalmente se utilizaron 20 de las 28 jaulas establecidas inicialmente para la evaluación (Figura 12).

Figura 12. Distribución espacial de tratamientos (las jaulas marcadas con "X" fue eliminada).



Se realizaron tres liberaciones de insectos adultos tanto de hembras como de machos por tratamiento por jaula. Previamente a cada liberación se realizó una evaluación del estado de fructificación de las plantas. La primera liberación se hizo en el momento en que al menos la mitad de los frutos del primer y segundo racimo presenten un diámetro superior a un centímetro. Seguidamente, se realizó una segunda liberación, en el momento en que al menos la mitad de los frutos del tercer y cuarto racimo, presenten un diámetro superior a un centímetro. Finalmente, se hizo la tercera liberación, en el momento en que al menos la mitad de los frutos del quinto y sexto racimo presentaron un diámetro superior a un centímetro.

La decisión de liberar los insectos en el momento en que al menos la mitad de los frutos de dos racimos contiguos presenten un diámetro superior a un centímetro, obedece a que la fructificación dentro de cada racimo de tomate es asincrónica. Además, se sabe por observaciones preliminares hechas en campo, que los insectos hembras de pasador preferiblemente depositan sus huevos, en mayor proporción, en frutos que tengan un diámetro entre uno y dos centímetros.

Se construyó un sistema de riego dirigido mediante el uso de tubería de PVC de 1/2" y manguera reciclada, con lo cual, se pudo realizar un control de la humedad al interior de la jaula en los días en que no se presento lluvias. En cada una de las jaulas se implementó un plan de fertilización líquida dirigida, acorde con los requerimientos nutricionales en cada etapa de desarrollo de las plantas. Adicionalmente, se realizaron dos aplicaciones de fertilizante foliar, una previa a la floración y otra durante la floración. Se efectuaron las demás actividades requeridas en su momento por las plantas, como fueron el tutorado, amarres, y otras. No se hicieron aplicaciones de insecticidas después del inicio de fructificación del primer racimo.

Se evaluaron las variables: número promedio de frutos por racimo, frutos afectados por planta (%), y número promedio de orificios de entrada de pasador por fruto. Las evaluaciones se realizaron cada dos días, desde el inicio de la fructificación del primer racimo, hasta el momento de la cosecha de los últimos frutos del sexto racimo.

La variable frutos afectados por planta (%) fue transformada usando arcoseno \sqrt{x} . Por otro lado, la variable número promedio de orificios de entrada por fruto, se transformó usando $\sqrt{x+0.5}$. Se presentan los datos sin transformar para ambas variables.

Se realizó un análisis de varianza usando el procedimiento GLM de SAS. Se hizo comparación de medias a través de la prueba de DMS (diferencia mínima significativa). El tratamiento correspondiente al testigo absoluto no fue incluido en los análisis. Se utilizó un nivel de significancia al 5 %.

Se hizo un análisis de regresión simple a través del procedimiento Reg de SAS, entre la variable de respuesta frutos afectados por pasador (%) y la variable independiente nivel de infestación.

De acuerdo a los frutos afectados por pasador (%) las plantas se calificaron de acuerdo con la escala de evaluación de daño propuesta en la (Tabla 12).

Tabla 12. Escala de evaluación de daño causado por el pasador *N. elegantalis*.

Frutos afectados por planta (%)	Calificación
0-5	Muy resistente
3-15	Resistente
16-20	Ligeramente susceptible
21-50	Susceptible
51-100	Muy susceptible

Fuente: Restrepo *et. al.*, (2007).

Para establecer esta escala se tuvo como criterio para su elaboración, la estimación en un 50-60 % de disminución en la producción en Kg/ha, observada en lotes comerciales sembrados con tomate tipo chónito, que presentaban alta incidencia del pasador del fruto, con un manejo comercial convencional y uso de insecticidas para su control.

3.2. EVALUACIÓN DE LA RESISTENCIA AL PASADOR DEL FRUTO *N. elegantalis*, EN GERMOPLASMA DEL GÉNERO *Solanum* spp

3.2.1. Evaluación bajo condiciones de casa de malla.

Se utilizaron dos poblaciones contrastantes de especies del género. El primer grupo estuvo conformado por las accesiones silvestres PI134417 y PI134418 de *S. habrochaites* var *glabratum* y la accesión LA1264 *S. habrochaites* var *typicum*, identificadas como muy resistentes, mientras que el segundo grupo estuvo constituido por el cultivar comercial Unapal maravilla de *S. lycopersicum*, identificado como muy susceptible.

La decisión de utilizar éstas accesiones del tipo silvestre de tomate, obedeció a que además de presentar alto nivel de resistencia de campo al pasador *N. elegantalis*, éstos genotipos mostraron mayor eficiencia de cruzamiento y germinación de semilla F1 (Tabla 4), pensando en la introgresión de la resistencia al tomate cultivado.

Se utilizó un diseño completamente al azar con cuatro tratamientos (genotipos) y 8 repeticiones (plantas). Dentro de cada planta se evaluaron 5 racimos.

Tratamiento 1: *Solanum lycopersicum* (genotipo susceptible).

Tratamiento 2: *S. habrochaites* var *glabratum* PI134417 (genotipo resistente).

Tratamiento 3: *S. habrochaites* var *glabratum* PI134418 (genotipo resistente).

Tratamiento 4: *S. habrochaites* var *typicum* LA1264 (genotipo resistente).

Según Smith *et. al.*, (1994), para este tipo de evaluaciones se recomienda utilizar la prueba de no preferencia, conocida también como prueba de libre escogencia, prueba del círculo o prueba de antixenosis. Dado que la antixenosis afecta el comportamiento del insecto, bien sea por oviposición y/o alimentación se evaluarán variables relacionadas. Dado que el adulto de pasador no se alimenta de la planta de tomate, solo se evaluaron variables relacionadas con la oviposición.

Se evaluaron por planta las variables: oviposición por planta (%), número promedio de huevos por fruto, total de huevos por planta, ubicación de posturas, número promedio de huevos por racimo, total de frutos por racimo y número promedio de frutos por racimo.

La variable oviposición por planta (%) fue transformada usando arcoseno $\sqrt{x+0,1}$. De otro lado, las variables número promedio de huevos por fruto y total de huevos por planta se transformaron usando $\sqrt{x+1,0}$. Se presentaron los datos sin transformar para todas las variables. Para las variables restantes se realizó un análisis descriptivo.

Se realizó un análisis de varianza mediante el uso del procedimiento GLM de SAS, permitiendo establecer diferencias significativas entre tratamientos para las variables oviposición por planta (%), número promedio de huevos por fruto y total de huevos por planta. Se hizo comparación de medias a través de la prueba de DMS (diferencia mínima significativa). Se utilizó un nivel de significancia al 5 %.

Se diseñó y construyó una casa de malla en forma circular de 9 m de diámetro con tarugos de guadua, interconectados con alambre galvanizado. Se utilizó un tarugo

más alto en el centro del círculo, el cual se une a los demás tarugos mediante alambre “dulce”, formando una estructura de soporte para la cubierta de tela. Para la cubierta se utilizó tela muselina. En uno de los costados se dejó una abertura, utilizando cinta velcro, para permitir el ingreso y la salida al realizar las liberaciones, evaluaciones y demás labores requeridas (Figura 13).

Figura 13. Casa de malla utilizada para la evaluación de resistencia al pasador *N. elegantalis* en especies del género *Solanum*.



Fuente: Casas, 2008.

Se realizaron varios estudios preliminares que permitieron establecer, que dada la biología floral de los genotipos silvestres (normalmente alógamas) y las condiciones al interior de la casa de malla, es conveniente sembrar las plantas en baldes plásticos de 25 litros, permitiendo movilizarlos dentro y fuera de la casa de malla. Semanalmente, las plantas en sus respectivos baldes fueron sacadas durante ocho horas para facilitar los procesos de polinización y fecundación en las accesiones silvestres. Si eventualmente existían racimos formados en las plantas, estos fueron cubiertos con bolsas de tela muselina.

Igualmente, se logró establecer que para las condiciones en las que se efectuó el ensayo, tanto para las accesiones silvestres como para el tomate cultivado, es conveniente usar una planta por balde manejadas a dos tallos con un tutor en el centro de 1.80 m de longitud. Bajo estas condiciones, las plantas se desarrollaron normalmente, producen una adecuada cantidad de inflorescencias, buen porcentaje de cuajamiento de frutos y no se genera un ambiente propicio para la multiplicación de patógenos. Así mismo, luego de iniciada la fructificación en las plantas de cada uno de los tratamientos no se realizaron aplicaciones de insecticidas, para evitar alterar de alguna manera el comportamiento del insecto.

Se utilizó un sustrato compuesto por tres elementos: compost de residuos vegetales, gallinaza y arena en proporción 2:1:1, respectivamente; proporcionando un soporte con excelentes características físicas y químicas que permitieron un desarrollo óptimo de las plantas de cada uno de los tratamientos. Para la nutrición de las plantas en los baldes, se realizaron aplicaciones semanales en forma líquida desde la siembra hasta finalizado el ensayo, y las fuentes y dosificaciones, dependieron de los requerimientos nutricionales en cada una de las etapas de desarrollo.

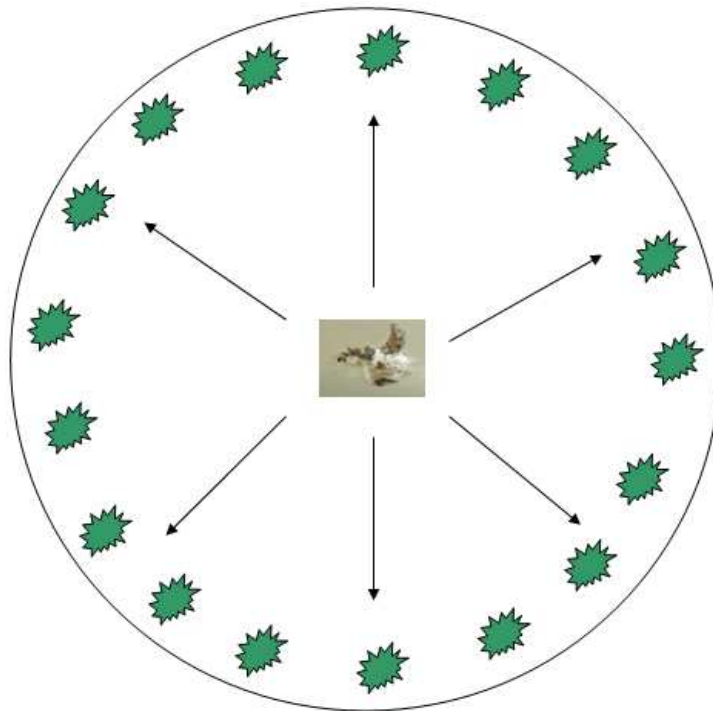
Contiguo a la casa de malla se ubicó un tanque con capacidad para un metro cúbico, el cual permitió garantizar un suministro constante de agua a cada una de las plantas en los baldes.

Luego de hacer una revisión a la evaluación morfoagronómica realizada por Restrepo *et. al.*, (2007), fue necesario realizar una siembra escalonada para hacer coincidir los días a aparición de la primera inflorescencia en todas las plantas de los cuatro tratamientos. Las plantas de la accesión LA1264 de *S. habrochaites* var *typicum*, se sembraron 10 días antes que las plantas de los tratamientos restantes. De esta forma, se garantizó la uniformidad en cuanto al estado de fructificación en las plantas de todos los tratamientos al inicio de las infestaciones.

Partiendo de los resultados obtenidos en el primer objetivo específico planteado en este trabajo de investigación, se logró establecer que para la evaluación de la resistencia al pasador del fruto *N. elegantalis*, en materiales de *Solanum*, se requieren tres insectos hembra y uno macho por planta (relación 3:1). Es decir, que por cada liberación fueron necesarios 96 adultos hembra y 32 machos, para una población total de 480 hembras y 160 machos. Para la obtención de una fuente confiable y segura de adultos del insecto, se utilizó la misma metodología planteada en el objetivo anterior.

Las plantas de cada uno de los tratamientos, se distribuyeron al azar, para cada una de las liberaciones, de forma equidistante al punto central (quedando dispuestas en forma circular) y aproximadamente a cincuenta centímetros entre plantas (Figura 14).

Figura 14. Distribución espacial de plantas del género *Solanum* en la prueba de no preferencia.



Fuente: Casas, 2008.

Las liberaciones de los adultos del insecto se realizaron en el punto central de la casa de malla, permitiendo la libre escogencia del hospedero. Dichas liberaciones se realizaron al momento en que al menos la mitad de los frutos del racimo, correspondiente a la evaluación, de todas las plantas en los cuatro tratamientos, presentaron un diámetro superior a 1 centímetro. Se realizaron cinco liberaciones siguiendo este criterio.

Luego de cinco días después de realizada cada liberación, los racimos en evaluación fueron cortados cuidadosamente para evitar el desprendimiento de los huevos ovipositados por el insecto y almacenados en una bandeja tipo Mesa-Bellotti, para posteriormente ser llevados al laboratorio y realizar las evaluaciones de cada una de las variables planteadas mediante el uso de un estereoscopio.

Dada la alta prolificidad en los genotipos silvestres, fue necesario embolsar o eliminar algunos racimos (dependiendo de la disponibilidad de material de evaluación), permitiendo garantizar la disponibilidad de solo un racimo por planta al momento de realizar la liberación de los insectos.

3.2.2. Evaluación bajo condiciones de jaula.

Se realizó una prueba anexa bajo condiciones de jaula para confirmar los resultados obtenidos en la casa de malla. Para tal fin, se utilizó una jaula de las utilizadas en la determinación del nivel óptimo de infestación (Figura 11).

La jaula se ubicó bajo el dosel de un árbol grande, proporcionando condiciones favorables para el insecto, dado que por múltiples observaciones hechas en campo, se ha establecido que este insecto prefiere los ambientes frescos y sombreados dentro del cultivo. Dentro de la jaula, se colgaron racimos de cada

uno de los genotipos evaluados junto con partes de la planta (cogollos) (Figura 15).

Figura 15. Material vegetal utilizado para la evaluación en jaula. (A) Tomate, (B) PI134417, (C) PI134418 y (D) LA 1264.



Fuente: Casas, 2008.

Se utilizó un diseño completamente al azar con cuatro tratamientos (genotipos) y 6 repeticiones (racimos).

Tratamiento 1: *Solanum lycopersicum* (genotipo susceptible).

Tratamiento 2: *S. habrochaites* var *glabratum* PI134417 (genotipo resistente).

Tratamiento 3: *S. habrochaites* var *glabratum* PI134418 (genotipo resistente).

Tratamiento 4: *S. habrochaites* var *typicum* LA1264 (genotipo resistente).

Se realizaron seis liberaciones. Por cada liberación se utilizaron 12 insectos adultos hembra y 3 machos, para un total de 72 hembras y 18 machos utilizados durante toda la evaluación bajo estas condiciones. Para cada liberación se utilizaron racimos frescos y que presentaran características similares en cuanto estado de desarrollo y número de frutos.

Se evaluaron las variables oviposición por racimo (%), huevos por fruto por racimo, total huevos por racimo, ubicación de postura y número promedio de frutos por racimo.

La variable oviposición por racimo (%) fue transformada usando arcoseno $\sqrt{x+0,2}$. De otro lado, las variables número promedio de huevos por racimo y total de huevos por racimo se transformaron usando $\sqrt{x+1,0}$. Se presentaron los datos sin transformar para todas las variables.

Cinco días después de cada liberación los racimos en evaluación fueron cortados cuidadosamente para evitar el desprendimiento de los huevos ovipositados por el insecto y depositados en una bandeja tipo Mesa-Bellotti, para posteriormente ser llevados al laboratorio y realizar las evaluaciones de cada una de las variables planteadas mediante el uso de un estereoscopio.

Se realizó un análisis de varianza mediante el uso del procedimiento GLM de SAS, permitiendo establecer diferencias significativas entre tratamientos para las variables: oviposición por racimo (%), número promedio de huevos por fruto por racimo, total de huevos por racimo. Se hizo comparación de medias a través de la prueba de DMS (diferencia mínima significativa). Se utilizó un nivel de significancia al 5 %.

4. RESULTADOS Y DISCUSION

4.1 DESARROLLO DE UNA METODOLOGÍA PARA OBTENCIÓN DE INSECTOS ADULTOS DE *N. elegantalis*

4.1.1. Obtención de una fuente adecuada de insectos adultos de pasador del fruto *N. elegantalis*.

Los ajustes realizados a la metodología propuesta por Casas y Estrada (2005), para la obtención masal de insectos adultos de este insecto, permitieron mantener una fuente segura y confiable de adultos sanos y vigorosos por semana, suficientes para cada una de las liberaciones propuestas. Dicha metodología ajustada consistió en:

Establecer un lote, contiguo a las jaulas de evaluación, donde se sembraron y establecieron cerca de 300 plantas de tomate tipo chónito Unapal Maravilla. A dichas plantas se les realizó todas las labores y actividades agronómicas, orientadas a proporcionarle todas las condiciones que favorezcan la expresión del potencial genético del cultivar, y de igual manera, favorecer la colonización del pasador del fruto.

Se colectó cada siete días alrededor de 150 frutos de tomate en estado verde que presentaron la mayor cantidad de orificios de entrada y al menos 2 orificios de presalida de larva de pasador, permitiendo garantizar que al menos una larva esté a punto de emerger para empupar por cada fruto colectado. Los orificios de presalida se caracterizan por permitir observar el interior del fruto a través del epicarpio del fruto o cáscara.

Se ubicaron los frutos colectados sobre una estructura metálica de dos niveles en el laboratorio de semillas del CEUNP (Figura 16). En el nivel superior se dispusieron los frutos infestados, con papel toalla entre ellos. En nivel inferior se colocaron trozos de papel toalla, procurando dejar un área de traslape entre ellos, facilitando el inicio del empupamiento de las larvas de ultimo instar. Las larvas emergieron y descendieron al segundo nivel, mediante un hilo que secretan por su boca.

Figura 16. Estructura metálica utilizada para la obtención de pupas e insectos adultos de pasador *N. elegantalis*.

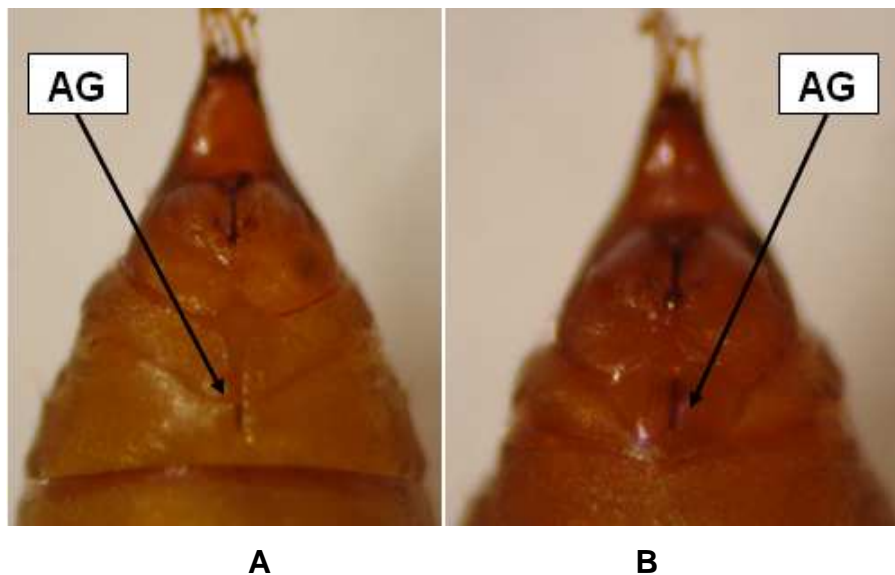


Fuente: Casas, 2008.

Se colectaron diariamente larvas en prepupa, procurando no manipularlas demasiado dado que en este estado son muy frágiles, y se confinaron en recipientes tipo Mesa-Bellotti con papel toalla picado, proporcionando un ambiente adecuado para completar el proceso de empupamiento. Igualmente, se desecharon los frutos que presentaban mayor deterioro y se reemplazó el papel toalla.

Se identificaron y clasificaron las pupas de acuerdo al sexo, mediante observación al estereoscopio de la apertura genital, ubicada en los últimos segmentos pupales, aprovechando el dimorfismo sexual presente en este estado (Figura 17). Se utilizaron bandejas tipo Mesa-Belloti para separar cada sexo.

Figura 17. Morfología de la apertura genital para la clasificación por sexo de pupas de *N. elegantalis*. (AG) Apertura genital, (A) Hembra, (B) Macho.



Fuente: Casas, 2008.

Se obtuvieron alrededor de 300 pupas e igual número de insectos adultos por semana, permitiendo mantener una fuente constante de insectos sanos y vigorosos. Dichos insectos se utilizaron para realizar las infestaciones artificiales de las plantas de tomate en cada tratamiento, seleccionando los de mejor desarrollo morfológico y anatómico.

4.1.2. Determinación del nivel óptimo de infestación de plantas de tomate con el *N. elegantalis*.

De acuerdo con el análisis de varianza, se presentaron diferencias significativas entre tratamientos para la variable frutos afectados por planta (%), sugiriendo que

hubo al menos un tratamiento que fue diferente de los demás. El tratamiento 4 registró un promedio de frutos afectados por pasador (%) significativamente mayor que el mismo promedio del tratamiento 1. No se presentaron diferencias significativas entre los tratamientos 1, 2 y 3; ni tampoco entre los tratamientos 2, 3 y 4. Contrariamente, no hubo diferencias significativas entre tratamientos para la variable número promedio de orificios de entrada de pasador por fruto (Tabla 13).

Tabla 13. Valores promedio de las variables FAP y OEPP por tratamiento.

Tratamiento	Descripción	FAP (%)	OEPP
1	1 Insecto hembra por jaula	24.4 a	4.5 a
2	2 Insectos hembra por jaula	36.1 ab	10.2 a
3	4 Insectos hembra por jaula	39.0 ab	11.2 a
4	6 Insectos hembra por jaula	54.1 b	10.8 a

Medias seguidas con la misma letra no son significativamente diferentes ($P < 0.05$).
FAP: Frutos afectados por planta, OEPP: Orificios de entrada por fruto.

Se presentó un $CV = 28.19\%$ y 21.89% para dichas variables, respectivamente. Valores considerados como bajos, teniendo en cuenta la naturaleza de dichas variables.

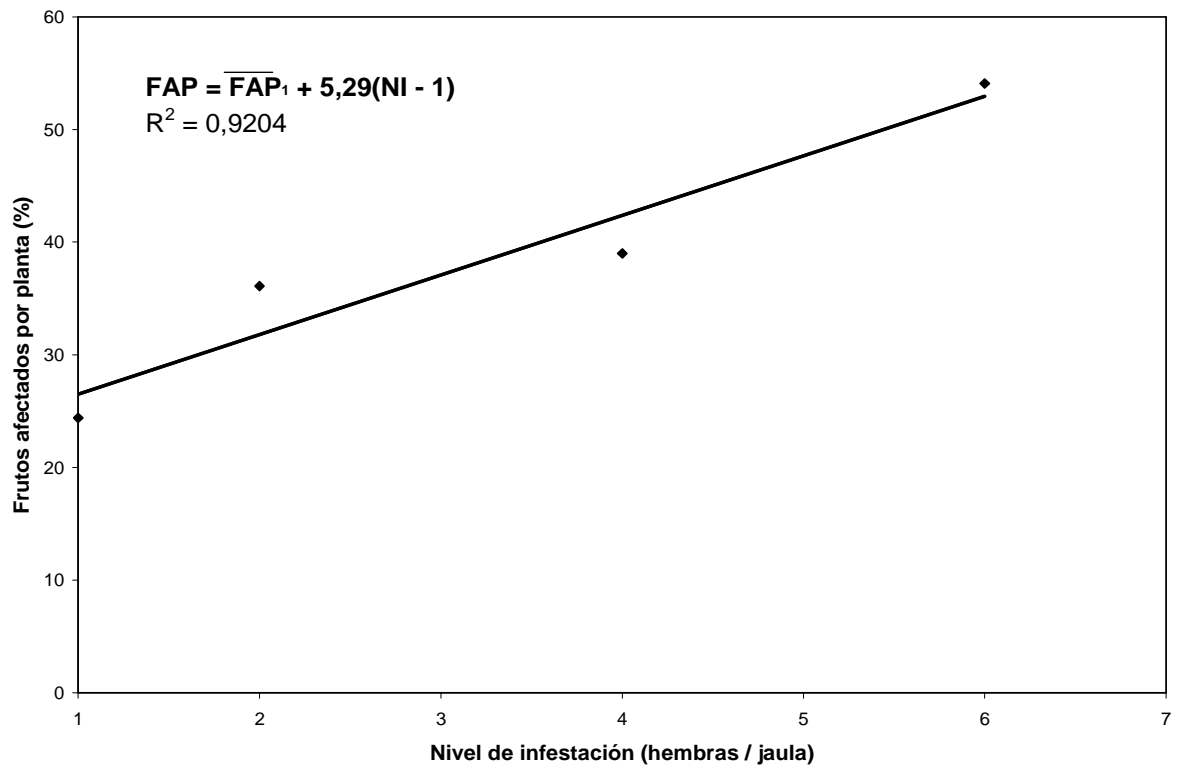
En el análisis de regresión simple entre las variables independiente nivel de infestación (NI) y la variable dependiente frutos afectados por pasador para los cuatro tratamientos (Figura 18), se encontró una correlación positiva simple con alta significancia entre las dos variables ($r = 0.9593$, $P < 0.0029$), indicando que la relación entre ambas puede ser expresada por el modelo lineal:

$$FAP = \overline{FAP}_1 + 5.29 (NI - 1) \quad (R^2 = 0.9204)$$

Donde \overline{FAP}_1 es frutos afectados por planta (valor correspondiente al promedio de frutos afectados cuando el nivel de infestación es de un insecto hembra) y NI es el nivel de infestación (número de insectos adultos hembra), este modelo se cumple solo para un nivel de infestación entre 1 y 6 insectos hembra por jaula.

A partir de la ecuación se deduce que con el aumento de 1 insecto hembra en el nivel de infestación, se obtiene un incremento en los frutos afectados por planta de 5.29%. El valor del coeficiente de determinación (R^2), indica que este modelo explica el 92.04 % de la variabilidad observada en el porcentaje de frutos afectados por pasador por planta. El nivel de significancia calculado para ésta variable fue de 0.0029, el cual, es inferior al nivel de significancia crítico 0.01, y por tanto, la variable fue altamente significativa en el modelo.

Figura 18. Regresión entre nivel de infestación con hembras adultas de *N. elegantalís* y frutos afectados por planta en tomate Unapal Maravilla.



De acuerdo con la escala de evaluación de daño (Tabla 11), las plantas de los tratamientos 1, 2 y 3, fueron calificadas como susceptibles al pasador del fruto. Por otro lado, las plantas del tratamiento 4 se calificaron como muy susceptibles al pasador (Tabla 14).

Tabla 14. Daño de *N. elegantalis* expresado por las plantas de tomate Unapal Maravilla en los diferentes tratamientos.

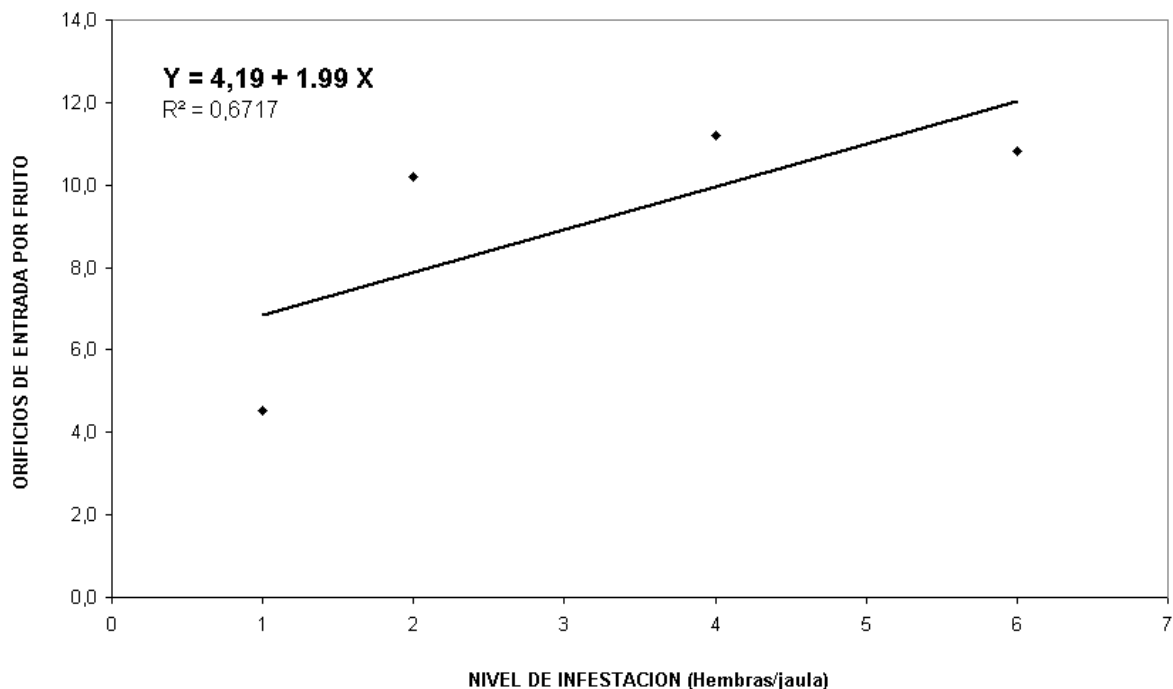
Tratamiento	Descripción	Calificación
1	1 Insecto hembra por jaula	Susceptible
2	2 Insectos hembra por jaula	Susceptible
3	4 Insectos hembra por jaula	Susceptible
4	6 Insectos hembra por jaula	Muy susceptible

Teniendo en cuenta la estimación de disminución en la producción de frutos de tomate entre 50 y 60% observada en lotes comerciales sembrados con tomate tipo chónito que presentaron una alta incidencia de pasador del fruto, se infiere, que para lograr obtener un porcentaje de pérdida de frutos similar en condiciones de jaulas en campo, se requiere la introducción de 6 insectos hembra adultos de pasador al interior de una jaula de dimensiones 1.5 x 1.5 x 1.8 m, con dos plantas de tomate tipo chónito cultivar maravilla manejadas a dos tallos.

El promedio de orificios de entrada por fruto fue de 9.17 y por tratamientos fue 4.5, 10.2, 11.2 y 10.8, respectivamente. El análisis de varianza, no encontró diferencias significativas entre tratamientos $P < 0.072$ (Tabla 12). Se presentó un $CV = 21.89\%$ y un $R^2 = 0.6717$, indicando que el modelo $Y = 4.19 + 1.99 X$, explica el 67.17 % de la variabilidad observada en dicha variable. De la ecuación se deduce que con el aumento de 1 insecto hembra en el nivel de infestación, se obtiene un incremento de dos orificios de entrada por fruto. El promedio de orificios de entrada por fruto, se presenta en la figura 19.

El análisis de regresión entre nivel de infestación y el número de orificios de entrada para las cuatro repeticiones, encontró una correlación positiva simple, sin embargo, no fue significativa para las dos variables ($r = 0.7280$, $P < 0.5133$).

Figura 19. Regresión entre nivel de infestación con adultos de *N. elegantalis* y número promedio de orificios de entrada por fruto en tomate Unapal Maravilla.



El número promedio de frutos por racimo fue de 3.6, con un porcentaje de cuajamiento de 48.2 (%) por planta. Estos resultados están por debajo de los que se registran bajo condiciones óptimas de cultivo a libre exposición (5 -7 frutos / racimo y mas del 80% de cuajamiento). Sin embargo, la fructificación obtenida bajo estas condiciones, fue suficiente para llegar a un estimado confiable de las variables evaluadas, relacionadas con la determinación del nivel óptimo de infestación.

El número promedio de orificios de salida por fruto fue de 1.74 y por racimo de 6.26. Para todas las evaluaciones, las larvas al interior del fruto se encontraron

vivas y el estado de maduración del fruto al momento de aparición del primer orificio de salida siempre fue verde.

4.2. EVALUACIÓN DE LA RESISTENCIA AL PASADOR DEL FRUTO *N. elegantal*, EN MATERIALES DE *Solanum* spp

4.2.1. Evaluación bajo condiciones de casa de malla.

A partir de los resultados obtenidos en el análisis de varianza, se logró detectar diferencias significativas entre tratamientos para la variable oviposición por planta (%). Unapal Maravilla, registró un promedio de oviposición por planta (%), significativamente mayor que el promedio de los genotipos PI134417, PI134418 y LA1264. Así mismo, la accesión LA1264 registró un promedio para la misma variable, significativamente menor que el promedio de los tratamientos Unapal Maravilla, PI134417 y PI134418. No se presentaron diferencias significativas entre los promedios de los genotipos PI134417 y PI134418 de *Solanum habrochaites* var *glabratum*, (Figura 20 y Tabla 15).

Para la variable número promedio de huevos por fruto, se presentaron diferencias significativas entre tratamientos. La accesión LA1264 registró un promedio significativamente menor al de los tratamientos Unapal Maravilla, PI134417 y PI134418. No se presentó diferencias significativas entre los promedios de los genotipos Unapal Maravilla, PI134417 y PI134418, (Tabla 15). Es importante mencionar, que el número de huevos por fruto esta condicionado por la actividad reproductiva del insecto, sobre la cual no es posible tener control.

Para la variable número total de huevos por planta, se determinaron diferencias significativas entre tratamientos. Unapal Maravilla registró un promedio, significativamente mayor que el promedio de las genotipos PI134417, PI134418 y

Figura 20. Porcentaje de frutos ovipositados por *N. elegantalis*, en cuatro genotipos del género *Solanum*, bajo condiciones de casa de malla.

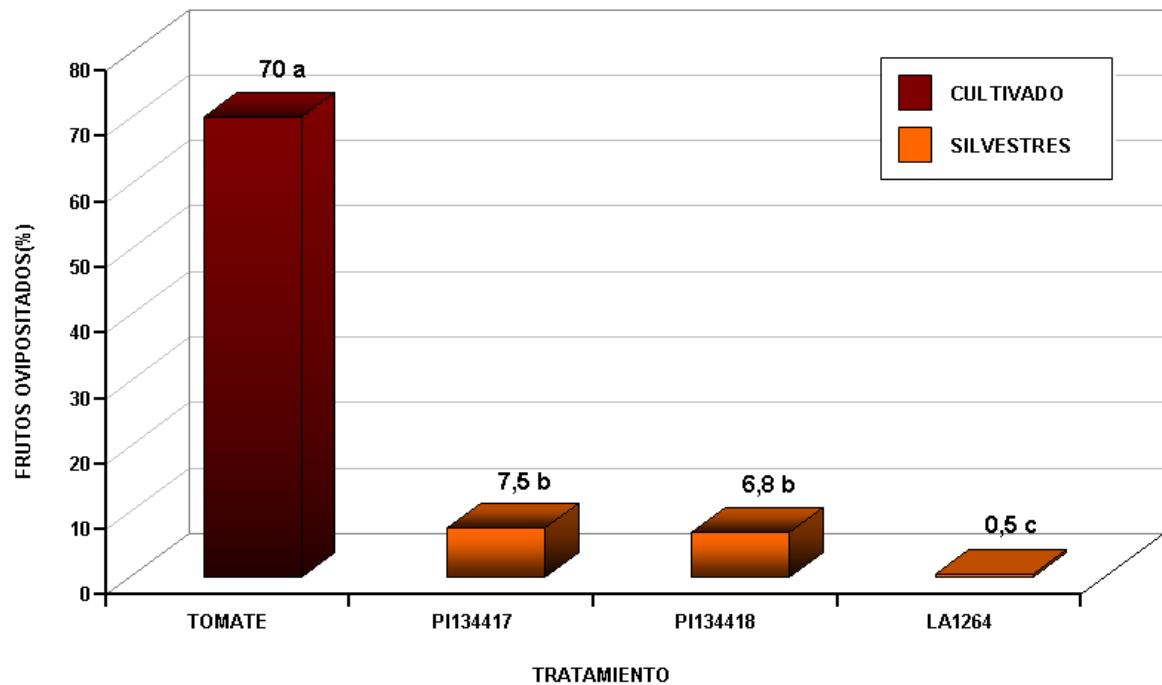
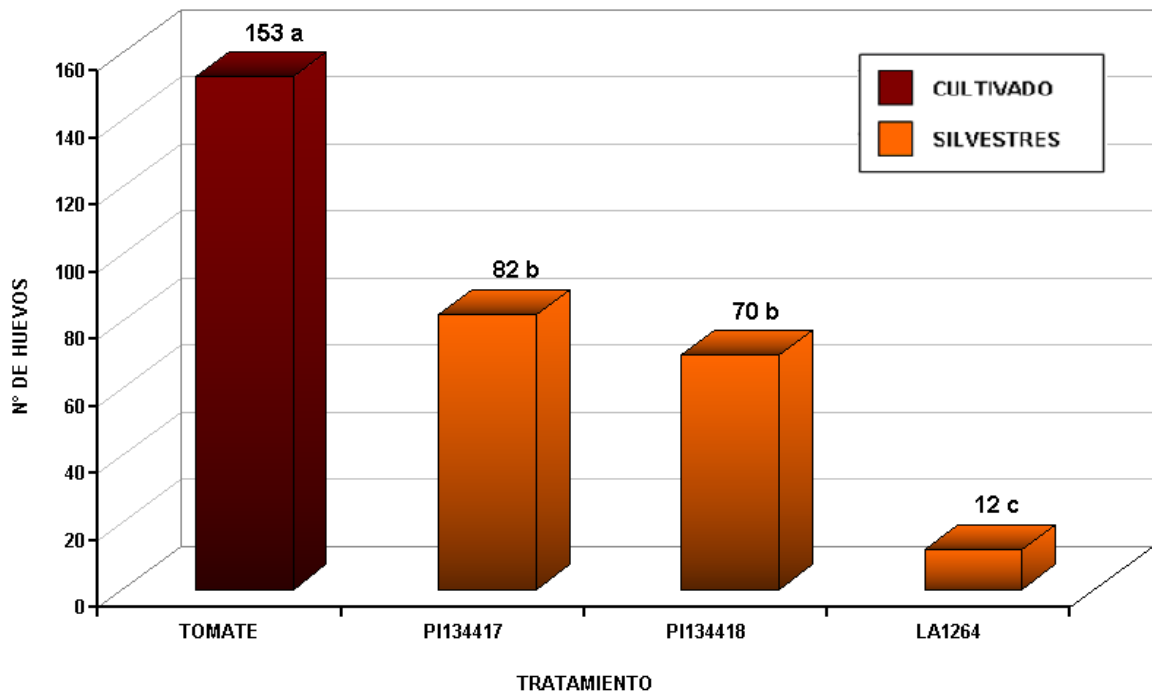


Figura 21. Número total de huevos de *N. elegantalis*, en cuatro genotipos del género *Solanum*, bajo condiciones de casa de malla.



LA1264. De igual manera, LA1264 registró un promedio para la misma variable, significativamente menor que el promedio de los genotipos Unapal Maravilla, PI134417 y PI134418. No se presentaron diferencias significativas entre los promedios de los tratamientos PI134417 y PI134418, (Figura 21 y Tabla 15).

En la figura 20, claramente se visualiza la alta susceptibilidad del tomate cultivado y la resistencia bien marcada en los genotipos silvestres, evidenciado por las diferencias significativas entre tratamientos. En el tomate cultivado el 70 % de los frutos producidos fueron ovipositados, mientras que en los genotipos PI134417 y PI134418 de *S. habrochaites* var *glabratum*, presento un 7.3 y 6.8% de frutos ovipositados, respectivamente. La accesión LA1264 de *S. habrochaites* var *typicum*, presentó el nivel más bajo de oviposición, solo el 0.5 % de sus frutos presento posturas. Los valores tan reducidos en el porcentaje de oviposición en los genotipos silvestres, comparados con el cultivado, sugiere un efecto antixenótico sobre el pasador del fruto. En promedio, el número de frutos por racimo por tratamiento fueron: 2.2, 9.6, 8.1 y 26.0, respectivamente. (Anexo B).

Estos resultados validan los estudios realizados por Kennedy, (2003) y Simmons *et. al.*, (2004), donde se menciona que los tricomas, glandulares y no glandulares, son componente fundamental en la defensa de las plantas del género *Solanum*. Los tricomas tipo IV y VI, presentes principalmente en las especies silvestres, han sido asociados con altos niveles de resistencia a artrópodos.

Kennedy, (2003), menciona que, *S. habrochaites* var *glabratum* y *S. habrochaites* var *typicum*, presentan los mayores niveles de resistencia a gran número de especies artrópodos, y mediante el presente estudio podemos incluir al pasador del fruto de tomate *N. elegantalis*.

Los resultados presentados en la figura 20, son confirmados con la distribución del número total de huevos por planta presentados en la figura 21. Estas dos figuras

se complementan, permitiendo apreciar como fue el comportamiento del insecto, en cuanto a preferencia y cantidad de oviposición.

En la Tabla 15, se presentan el resumen del análisis de varianza para las variables oviposición por planta (%), número promedio de huevos por fruto, número total de huevos por planta. Valores de promedios con su respectiva significancia, los valores de coeficiente de variación (CV), expresado en porcentaje; y los valores de probabilidad mayor que F ($Pr > F$), correspondiente a cada una de las variables para los cuatro tratamientos.

Los valores de los coeficientes de variación para cada variable por tratamiento fueron 13.86, 21.33 y 38.68%; respectivamente. Se consideran bajos teniendo en cuenta la naturaleza de las variables. Los valores de probabilidad mayor que F, claramente reflejan la alta significancia en las diferencias de los promedios de los tratamientos para cada variable.

Tabla 15. Resumen del análisis de varianza para la evaluación de resistencia al pasador del fruto *N. elegantalis*, bajo condiciones de casa de malla.

Tratamiento	Variable	Promedio	CV (%)	$Pr > F$
Tomate PI134417 PI134418 LA1264	Oviposición por planta (%)	70 a 7.3 b 6.8 b 0.5 c	13.86	< .0001**
Tomate PI134417 PI134418 LA1264	Número promedio de huevos por fruto	3.1 a 2.9 a 3.2 a 2.4 b	21.33	< .0065*
Tomate PI134417 PI134418 LA1264	Número total de huevos por planta	153 a 82 b 70 b 12 c	38.68	< .0002**

Medias seguidas con la misma letra no son significativamente diferentes ($P < 0.05$).

Para la variable ubicación de posturas (%), en promedio el insecto eligió ovipositar sobre el fruto en un 69.3% y el 30.7% restante sobre cáliz y pedúnculo. Los valores promedio para la variable ubicación de posturas en cada tratamiento se presentan y visualizan en la Tabla 16 y Figura 22.

Tabla 16. Valores promedio de ubicación de posturas de *N. elegantalis* bajo condiciones de casa de malla.

Tratamiento	Fruto (%)	Cáliz y pedúnculo (%)
Tomate	75.8	24.2
PI134417	63.4	36.6
PI134418	71.4	28.6
LA1264	66.7	33.3

Estos resultados, sugieren que evidentemente existe una mayor preferencia de los insectos hembra de ovipositar sobre la superficie del fruto que en otras estructuras tales como cáliz y pedúnculo, demostrando que independiente del tipo de tomate (silvestre o cultivado) el insecto oviposita en mayor proporción sobre la superficie del fruto. Sin embargo, al realizar las evaluaciones de la ubicación de las posturas se encontró, en unos pocos casos, huevos en folíolos pequeños asociados al racimo, en el raquis del racimo e incluso en folíolos de hojas cercanas a los racimos evaluados. Estos resultados fueron sumados a las observaciones hechas en el cáliz y pedúnculo.

Para las variables número promedio de huevos por racimo, total de frutos por racimo y número promedio de frutos por racimo, se hizo un análisis descriptivo, el cual se resume en la tabla 17, (Para ver la información completa, ver Anexo A).

Durante el desarrollo de la investigación se presentaron algunas dificultades de tipo sanitario. Dado que las plantas de los genotipos silvestres semanalmente fueron sacadas para facilitar la fructificación, sumado a la suspensión en el uso de

insecticidas, se presentó un ataque severo de cogollero (*Tuta absoluta*) en todos los tratamientos y prodiplosis (*Prodiplosis longifila*), principalmente en las plantas del tratamiento 1 (Unapal Maravilla).

Figura 22. Ubicación de las posturas de pasador del fruto *N. elegantalis*. (A) Unapal Maravilla, (B) PI134417, (C) PI134418 y (D) LA1264.



Fuente: Casas, 2008.

Esta situación, en poco tiempo derivó en la afectación tanto de las estructuras de crecimiento como de las estructuras reproductivas, en la plantas de Unapal Maravilla, a partir del tercer racimo. Al no contar con racimos uniformes solo se logró evaluar hasta el racimo número tres en este tratamiento. Considerando esta

situación se decidió hacer un análisis descriptivo de las variables, evaluando las plantas en dos estratos. El primer estrato (A) comprende los racimos 1, 2 y 3 y el segundo estrato (B) los racimos 4 y 5. Los resultados de este análisis de presentan en la tabla 17 y figura 23.

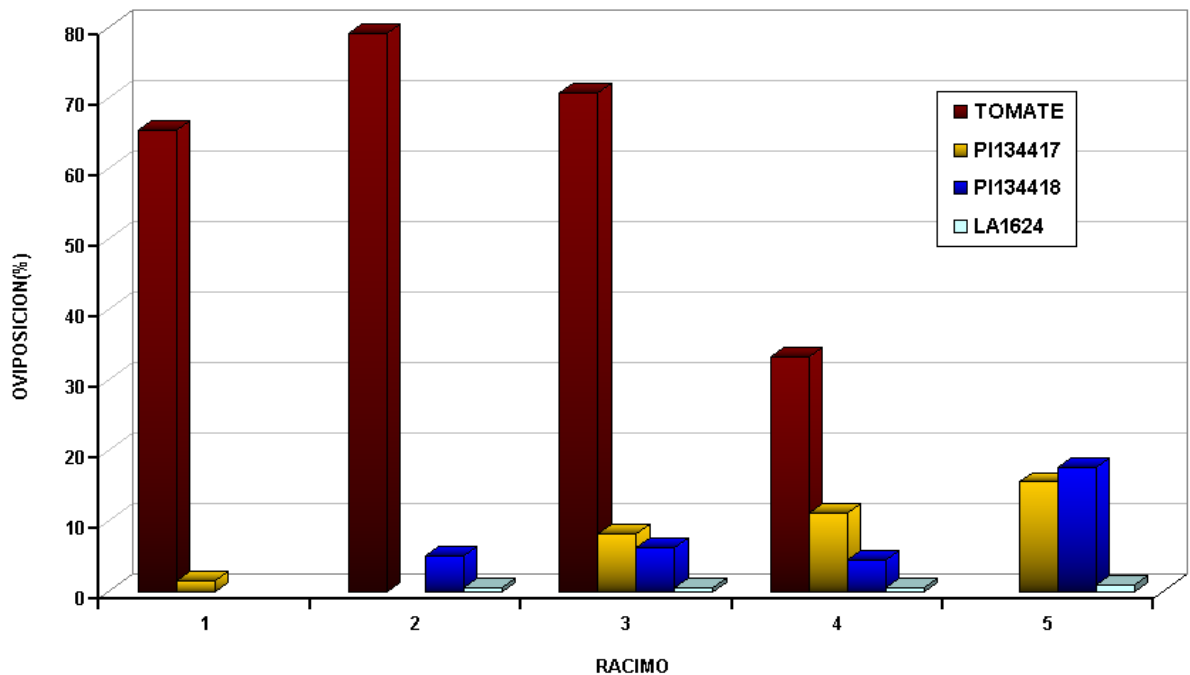
Tabla 17. Resumen del análisis descriptivo por estratos de las variables utilizadas en la evaluación de resistencia a *N. elegantalis* en cuatro genotipos del género *Solanum*, bajo condiciones de casa de malla.

Tratamiento	Estrato	TotaHuev	NuProHuev	NuPrHuFr	TotaFrut	NuProFru	Ovip (%)
Tomate	A	49,7	6,2	3,2	22,3	2,8	71,7
	B	2,0	0,3	2,0	1,5	0,2	16,7
PI 134417	A	8,0	1,0	1,7	77,7	9,7	3,2
	B	29,0	3,6	2,9	76,0	9,5	13,3
PI 134418	A	6,0	0,8	1,8	63,3	7,9	3,7
	B	26,0	3,3	3,6	67,5	8,5	11,1
LA 1264	A	1,3	0,2	1,3	215,0	26,9	0,3
	B	4,0	0,5	2,3	197,5	24,7	0,8

Totahuev: número total de huevos por planta, NuProHuev: número promedio de huevos por planta, NuPrHuFr: número promedio de huevos por fruto, TotaFrut: número total de frutos por planta, NuProFru: número promedio de frutos por racimo, Ovip(%): oviposición por planta (%).

De acuerdo a estos resultados, se puede decir, que al realizar la evaluación en el estrato A, para la variable oviposición por planta, se observó una marcada preferencia del insecto por el tomate cultivado, con 71.7% de oviposición, a pesar que la fructificación en este tratamiento no fue la adecuada por los factores bióticos antes mencionados (solo 3 frutos promedio por racimo). Mientras que, en los tratamientos restantes la oviposición por planta en el mismo estrato no supero el 3.7%. Esta situación claramente se puede visualizar en la figura 23, donde hasta el tercer racimo, correspondiente al estrato A, la oviposición en el tomate cultivado estuvo alrededor del 70%.

Figura 23. Oviposición de *N. elegantalis* por racimo, en cuatro genotipos del género *Solanum*.



En el estrato B se logró advertir, para esta misma variable, un incremento considerable de la oviposición por planta en los genotipos silvestres, al no presentarse una adecuada oferta de frutos en el tomate cultivado (Figura 23), especialmente en las genotipos de *S. habrochaites* var *glabratum* PI134417 y PI134418, pasando de 3.5% en promedio para el primer estrato a 12% en promedio para el segundo estrato. En el genotipo LA1624, la diferencia de un estrato a otro no fue significativa, en ambos la oviposición estuvo por debajo del 1%.

La tabla 17 y figura 23, permiten un acercamiento para entender el comportamiento reproductivo del insecto. Al no presentarse frutos del hospedero susceptible (Unapal Maravilla), el insecto se vio forzado a ovipositar en los frutos de los genotipos silvestres (sin ser los mejores hospederos). Esta situación, probablemente responde a un instinto de supervivencia y conservación de la

especie, bajo condiciones de confinamiento. Estos resultados difieren de los encontrados por Restrepo *et. al.*, (2007), donde reportaron bajo condiciones de campo, la presencia de algunas posturas en frutos de los genotipos silvestres, convirtiéndolos en hospederos para este insecto; sin embargo, no se presentó daño alguno en los frutos.

La tabla 17 muestra, que para la variable total de huevos por tratamiento, evidentemente hay una mayor oviposición en el genotipo Unapal Maravilla para el estrato A (49.7), comparado con las cantidades observadas en los tratamientos PI134417, PI134418 y LA1264 (8.0, 6.0 y 1.3; respectivamente). Al analizar el estrato B, para la misma variable, se logra apreciar como se presenta un incremento considerable en la oviposición, especialmente para las accesiones correspondientes a la especie *S. habrochaites* var *glabratum* (PI134417 y PI134418), en las cuales paso de 8.0 y 6.0 huevos en el estrato A, a 29.0 y 26.0 huevos en el estrato B, respectivamente.

Si bien existe clara evidencia de la presencia de diferentes mecanismos que le permiten a las especies silvestres defenderse de diversas plagas, pasando desde las barreras físicas (diferentes tipos de tricomas) hasta las químicas (sustancias tóxicas en los tricomas y liberación de volátiles repelentes), estas no fueron un obstáculo para que el adulto hembra del pasador del fruto *N. elegantalis*, bajo condiciones controladas, ovipositara en los genotipos silvestres, especialmente en las accesiones de *Solanum habrochaites* var *glabratum* (PI134417 y PI134418), aunque distan mucho de las cantidades observadas en el tomate cultivado.

Dentro de las investigaciones realizadas para probar la presencia de volátiles en algunas especies del género *Solanum* están: la realizada por, Peter y Shanower, (1998), en la cual aseguran que los tricomas glandulares en tomate producen grandes cantidades de 2 tridecanona, 2 undecanona y una mezcla viscosa de

acilazucars. Estos tricomas también liberan químicos volátiles, tales como; la E-beta farnesene y la nepetalactona.

Aragão, (2000), menciona que los tricomas glandulares para la defensa química cuentan con secreciones de terpenos, alcaloides, sustancias fenólicas y otras que pueden ser repelentes olfatorios o gustativas. De igual manera, Simmons y Gurr, (2005), indican que los exudados de estos tricomas pueden disuadir o repeler plagas, sugiriendo un efecto antixenótico importante, en respuesta a los químicos presentes en los exudados de los tricomas, tales como acilazucars en los tricomas tipo IV, que tiene un efecto deterrente sobre los insectos.

Igualmente, Van Schie *et. al.*, (2007), mencionan que las planta de tomate *Solanum lycopersicum*, producen y emiten una gran variedad de compuestos orgánicos volátiles, presentes en sus tricomas, los cuales consisten principalmente de terpenos. A pesar de esto, en el presente estudio se logró demostrar que bajo condiciones controladas el tomate cultivado (Unapal Maravilla), se mostró muy susceptible al ataque del pasador del fruto *N. elegantalis*.

Al realizar los conteos y evaluación de las posturas al estereoscopio, se encontró que la mayoría de las oviposiciones ubicadas sobre los frutos en los genotipos silvestres se encontraban adheridas a los tricomas tipo I. Este comportamiento probablemente ovedece en un intento por evitar la superficie del fruto, donde se encuentran los tricomas tipo IV y VI, que son en gran medida los responsables de los altos niveles de resistencia en estas especies, tal como lo mencionan diferentes autores: Simmons y Gurr, (2005); Kennedy, (2003); De Souza, (2002); y Aragao, (2000), figuras 24A y 24B.

Esto sugiere, que existe probablemente un efecto antixenótico sobre el insecto adulto de *N. elegantalis*, dado que se presenta una alteración en su

comportamiento reproductivo, al ser comparado con el tratamiento susceptible (Unapal Maravilla), donde la oviposición fue sobre la superficie del fruto.

Figura 24. Posturas de *N. elegantalis*, en los tricomas tipo I de las genotipos silvestres. (A) PI134417, (B) PI134418.



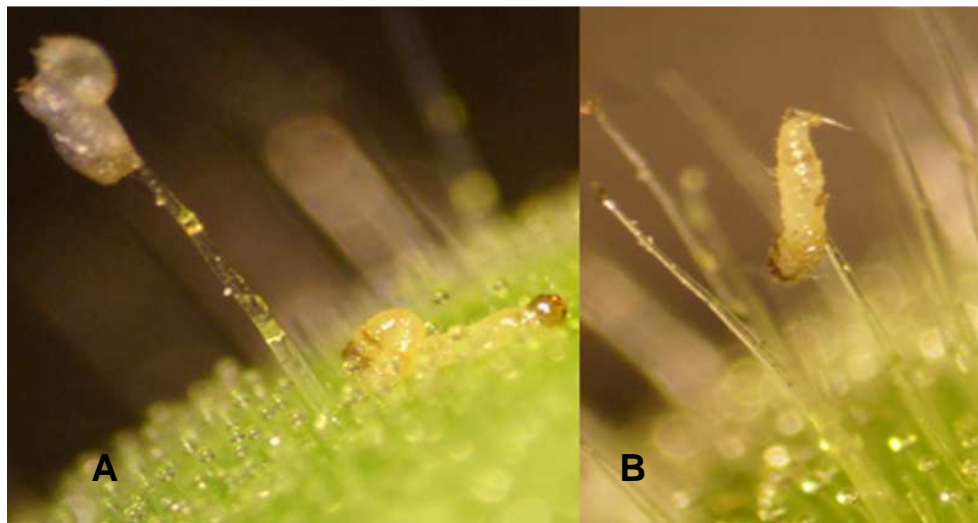
Fuente: Casas, 2008.

Se logró apreciar como las larvas que eclosionaron de los huevos ubicados en este tipo de tricomas, al descender y llegar a la superficie del fruto donde se encuentran los tricomas tipo IV y VI, morían rápidamente y muy cerca de los coriones (Figura 25A). De igual manera, se logró detectar como algunas de estas larvas que intentaban escapar infructuosamente de la superficie del fruto ascendían nuevamente por los tricomas tipo I, donde finalmente después de un corto tiempo morían (Figura 25B). Estas reacciones sobre las larvas neonatas de pasador, sugieren claramente un posible efecto antibiótico.

Recordando la evidencia con la que se cuenta para demostrar el efecto antixenótico y antibiótico de los tricomas glandulares tipo I, IV y VI y los no glandulares, presentes en las genotipos silvestres; Aragão, (2000), asegura que los tricomas no glandulares pueden actuar directamente sobre los insectos, afectando su oviposición, alimentación, locomoción o su comportamiento, a través de su densidad y tamaño. Simmons y Gurr, (2005), menciona que los tricomas

glandulares tipo VI de *S. habrochaites* var *typicum* contiene varios sesquiterpenos, incluyendo zingibereno, predominante en este tipo de tricomas. Mientras que Kennedy, (2003), indica que el follaje de *S. habrochaites* var *glabratum* (PI134417), es letal para varias especies de plagas, debido a la presencia de tóxicos tales como, metil cetonas (2 tridecanona y 2 undecanona), en los tricomas glandulares tipo VI. Las cetonas comprenden el 90 % del contenido de la cabeza de los tricomas glandulares tipo VI de PI134417, (Kennedy, 2003).

Figura 25. Reacción antibiótica sobre larvas neonatas de *N. elegantalis*, sobre frutos de los genotipos silvestres del género *Solanum*.



Fuente: Casas, 2008.

De otro lado, se presentó en menor proporción, posturas directamente sobre la superficie de los frutos en los genotipos silvestres (PI134417, PI134418 y LA1264). Al hacer un seguimiento de éstas, se logró establecer que casi la totalidad de las larvas eclosionadas de estos huevos, morían al lado o a pocos milímetros de los coriones, (Figura 26A). Incluso, se detectaron larvas que sin haber eclosionado completamente habían muerto (Figura 26B). Estas observaciones, claramente muestran que existe una alteración en la biología del insecto; lo cual sugiere, un aparente efecto antibiótico sobre este primer estado de desarrollo del pasador.

Tal como lo reportan en algunas investigaciones hechas en estas especies del género *Solanum*, se pudo corroborar como los tricomas tipo IV y VI de los tres genotipos silvestres (PI134417, PI134418 y LA1264), atrapan las larvas neonatas de pasador, limitando sus movimientos y ocasionándoles la muerte por la acción de los metabolitos secundarios presentes en ellos (Figura 26C). Simmons y Gurr, (2005), mencionan que al liberarse los contenidos de los tricomas glandulares y al entrar en contacto con la plaga, estos pueden causarle irritación, atraparlos e inclusive matarlos.

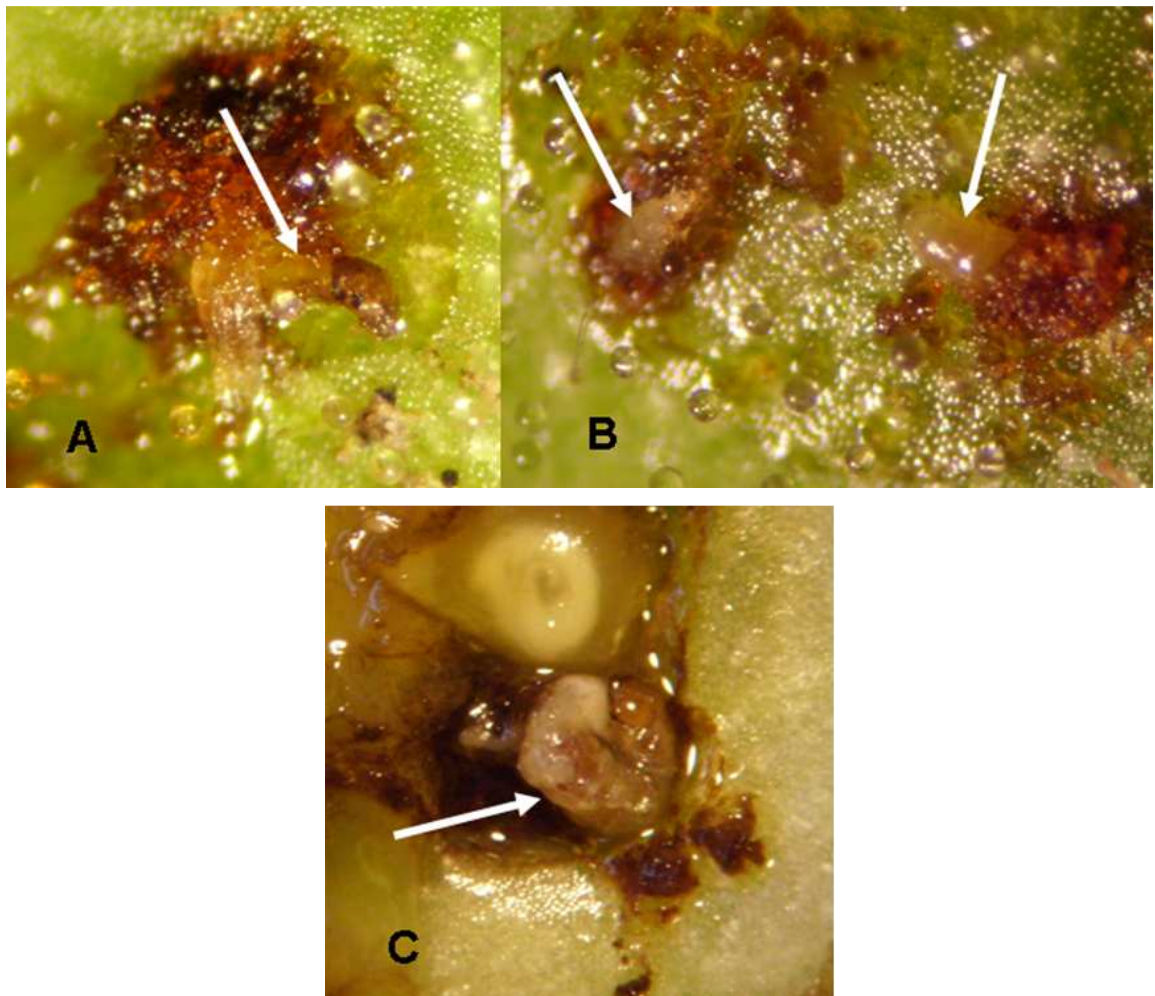
Figura 26. Reacción antibiótica y antixenótica de los tricomas tipo IV y VI sobre el pasador del fruto *N. elegantalis*.



Fuente: Casas, 2008.

Algunas larvas que inicialmente lograron superar la barrera de los tricomas glandulares tipo I, IV y VI y el efecto de sus componentes químicos, intentaron penetrar los frutos, pero murieron en el intento (Figura 27A). Se logró observar larvas vivas penetrando los frutos (Figura 27B), pero poco tiempo después, estas larvas que consiguieron ingresar, fueron encontradas muertas al interior del fruto (Figura 27C), ocasionando un leve daño en los frutos afectados, principalmente en el tejido del mesocarpio. Estas reacciones sobre la biología del insecto, permiten sugerir que existe un efecto antibiótico sobre el pasador del fruto.

Figura 27. Reacción antibiótica sobre larvas neonatas de *N. elegantalis* sobre y dentro de frutos de genotipos silvestres de *Solanum*.



Fuente: Casas, 2008.

Algunas investigaciones hechas sobre el efecto antibiótico de los tricomas glandulares sobre diferentes tipos de plagas, como las realizadas por Simmons y Gurr, (2005), mencionan que la antibiosis probablemente es conferida por los componentes químicos de los exudados de los tricomas. Dos tipos de metil cetonas (2 tridecanona y 2 undecanona) están presentes en los tricomas tipo VI de *S. habrochaites var glabratum* y están asociados con numerosos efectos negativos sobre varias plagas de lepidópteros y hemípteros. Así mismo, aseguran que los tricomas asociados con los efectos negativos sobre las plagas (mortalidad, supervivencia y atrapamiento) son los tricomas glandulares tipo IV y VI, presentes en las accesiones silvestres utilizadas para este estudio.

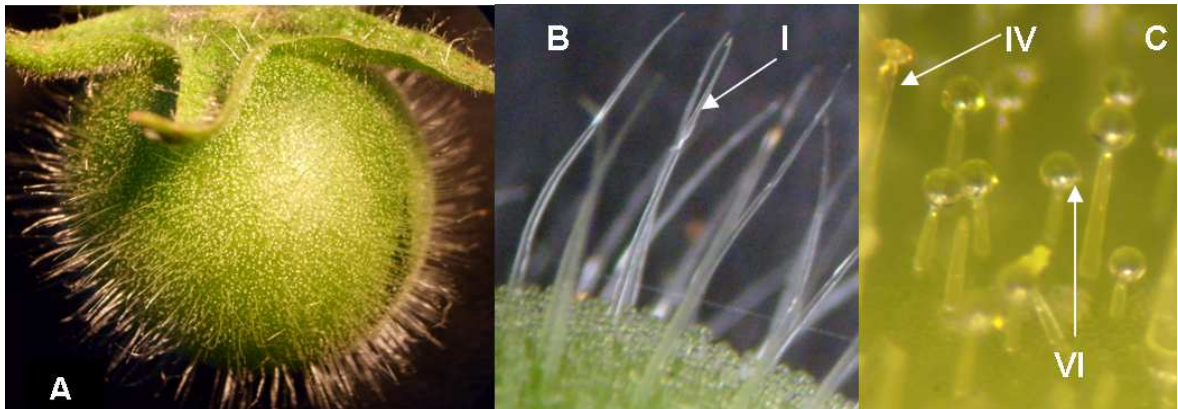
De acuerdo a las observaciones realizadas, se puede decir que, las reacciones negativas sobre el comportamiento reproductivo y la biología del insecto, descritas anteriormente, representan una clara evidencia que sugiere un efecto antibiótico y antixenótico (conferido principalmente por la presencia de tricomas glandulares tipo IV y VI en los frutos de las accesiones silvestres PI134417, PI134418 y LA1264), sobre el pasador del fruto *N. elegantalis*.

En el cultivar Maravilla, la evaluación de posturas permitió establecer que en mayor proporción el insecto hembra ubicó sus huevos directamente sobre la superficie del fruto y en menor proporción sobre el cáliz (Tabla 16). Los huevos a los cuales se les realizaron seguimiento, no presentaron ninguna alteración en su desarrollo y las larvas penetraron los frutos de tomate sin ninguna dificultad. Al abrir los frutos días después, las larvas continuaban vivas y desarrollándose normalmente. No se hizo un seguimiento hasta el último instar larval, dado que este ensayo no tiene como objetivo realizar un ciclo de vida de dicho insecto.

Mediante observación al estereoscopio, en los frutos provenientes de los genotipos silvestres (PI134417, PI134418 y LA1264), se logró comprobar la presencia de tricomas glandulares tipo I, IV y VI (Figura 28), los cuales constituyen

la principal línea de defensa contra diferentes plagas, incluida la evaluada en este ensayo.

Figura 28. Tricomas presentes en los genotipos silvestres del género *Solanum*. (A) Fruto de accesión PI134418, (B) Tricoma glandular tipo I y (C) Tricomas glandulares tipo IV y VI.



Fuente: Casas y Perez, 2008.

Igualmente, el tomate cultivado (Unapal Maravilla) presenta tanto en los frutos en formación como en otras partes de la planta, tales como tallos jóvenes, cogollos y botones florales, tricomas glandulares tipo I, III, V, VI y VII. Tal como lo menciona Luckwill, (1943), las plantas de tomate contienen glucoalcaloides esteroidales como la α -tomatina y se cree que estos actúan como compuestos tóxicos de defensa y se encuentran en todas las partes de la planta, incluyendo los frutos y raíces.

Sin embargo, a pesar de tener mayor diversidad de tricomas, es muy susceptible al ataque. Algunas investigaciones como la de Williams *et. al.*, (1980), indican que los tricomas glandulares del tomate cultivado presentan concentraciones de 2 tridecanona y 2 undecanona 72 veces menores que las encontradas en los genotipos silvestres de *Solanum habrochaites*.

Los tricomas glandulares tipo I, IV y VI presentes en las plantas de los genotipos silvestres (PI134417, PI134418 y LA1264), claramente ejercieron un efecto antixenótico sobre el insecto, tal como lo mencionan Simmons y Gurr, (2005) y Kennedy, (2003) en sus trabajos de investigación, reduciendo el porcentaje de oviposición, reflejándose en un menor nivel de infestación en las plantas de estos tratamientos (Tabla 15, figuras 20 y 21). Probablemente, los diferentes compuestos presentes en dichos tricomas glandulares, produjeron un efecto de repelencia sobre la plaga, contribuyendo a alterar el comportamiento reproductivo del pasador del fruto *N. elegantalis*. De igual manera, estas estructuras de defensa limitaron el desplazamiento de larvas neonatas del insecto atrapándolas sobre la superficie del fruto ocasionando posteriormente su muerte (Figura 26C).

Las diferentes reacciones observadas sobre las larvas neonatas de *N. elegantalis*, (Figuras 24, 25, 26 y 27), permiten sugerir como la aparente presencia de 2 tridecanona, 2 undecanona y zingibereno en los tricomas glandulares tipo I, IV y VI, presentes de los genotipos silvestres, sin lugar a dudas ejercen un efecto antibiótico fuerte sobre las larvas neonatas del pasador, ocasionando un 100% de mortalidad, dado que a lo largo de las observaciones no se encontraron larvas en instares avanzados, ni larvas vivas luego de dos días de observaciones.

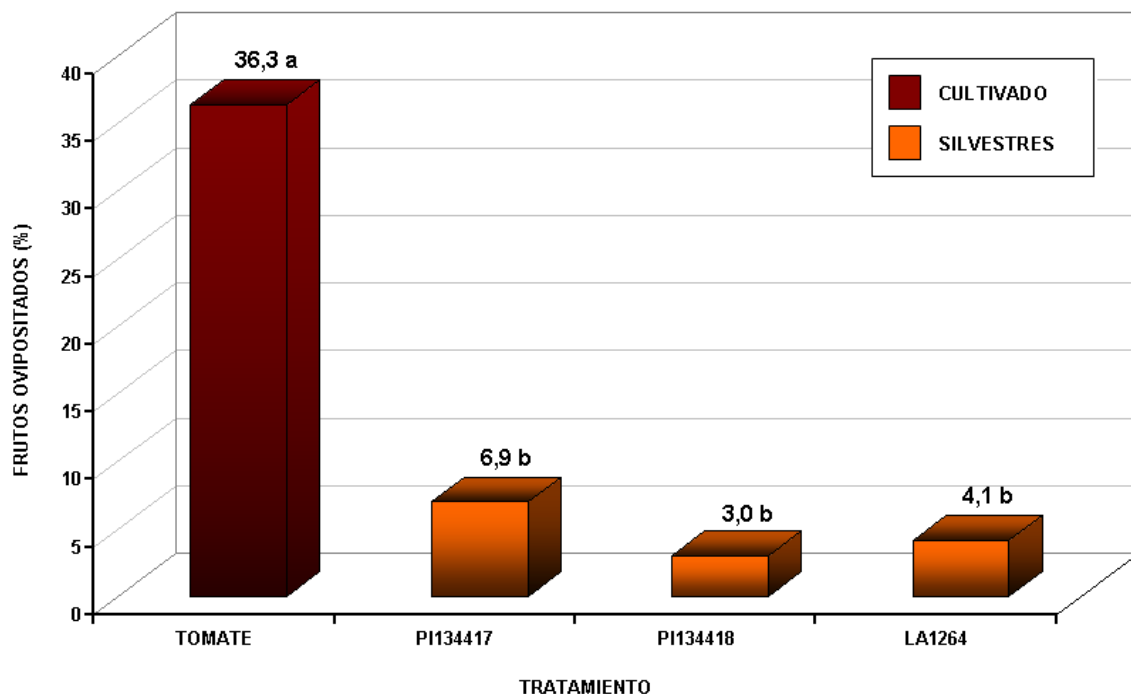
4.2.2. Evaluación bajo condiciones de jaula.

Los resultados presentados a continuación, corresponden a una prueba paralela a la realizada bajo condiciones de casa de malla, con el propósito de confirmar los resultados observados bajo estas condiciones.

El análisis de varianza para las tres variables evaluadas: oviposición por racimo (%), número promedio de huevos por racimo y número total de huevos por racimo), mostró diferencias significativas entre tratamientos. Para las variables

mencionadas, los promedios de Unapal Maravilla, fueron significativamente mayores que los promedios de las accesiones PI134417, PI134418 y LA1264. No se presento diferencias significativas entre los promedios de las accesiones PI134417, PI134418 y LA1264 (Figura 29 y Tabla 18).

Figura 29. Porcentaje de frutos ovipositados por *N. elegantalis*, en cuatro genotipos del género *Solanum*, bajo condiciones de jaula.



En la figura 29, se logra apreciar la susceptibilidad del tomate cultivado (Unapal Maravilla) y la resistencia bien marcada en los genotipos silvestres, evidenciado por las diferencias significativas entre tratamientos. En el tomate cultivado el 36.3 % de los frutos producidos fueron ovipositados, mientras que en las genotipos PI134417 y PI134418 de *S. habrochaites* var *glabratum*, presentaron un 6.9 y 3.0 % de frutos ovipositados, respectivamente. En la accesión LA1264 de *S. habrochaites* var *typicum*, el 4.1 % de sus frutos presentó posturas. La diferencia tan reducida en el porcentaje de oviposición en los genotipos silvestres comparados con el cultivado, sugiere un efecto antixenótico en estos materiales,

siguiendo una tendencia similar a la observada bajo condiciones de casa de malla (Figuras 20 y 21).

En la Tabla 18, se presenta el resumen del análisis de varianza para las variables oviposición por racimo (%), número promedio de huevos por racimo y número total de huevos por racimo. Los valores de promedios con su respectiva significancia, valores de coeficiente de variación (CV), expresado en porcentaje; y los valores de probabilidad mayor que F ($Pr > F$), correspondiente a cada una de las variables para los cuatro tratamientos.

Tabla 18. Resumen del análisis de varianza para la evaluación de resistencia al pasador del fruto *N. elegantalis*, bajo condiciones de jaula.

Tratamiento	Variable	Promedio	CV (%)	$Pr > F$
Tomate PI134417 PI134418 LA1264	Oviposición por racimo (%)	36.3 a 6.9 b 3.0 b 4.1 b	22.61	< .0024**
Tomate PI134417 PI134418 LA1264	Número promedio de huevos por racimo	8.3 a 4.3 b 5.8 b 2.0 b	47.78	< .0011**
Tomate PI134417 PI134418 LA1264	Número total de huevos por racimo	100 a 13 b 2 b 29 b	68.63	< .0200*

Medias seguidas con la misma letra no son significativamente diferentes ($P < 0.05$).

Los valores de los coeficientes de variación para cada variable fueron 22.61, 47.78 y 68.63%, respectivamente. Los valores de probabilidad mayor que F, para cada una de las variables, claramente reflejan una alta significancia en las diferencias de los promedios por tratamiento. Al igual a lo observado en el ensayo bajo condiciones de casa de malla (Tabla 15), el tomate cultivado Unapal Maravilla,

difiere significativamente respecto de los demás tratamientos, tanto para la variable oviposición por racimo (%), como para número total de huevos por racimo.

Para la variable ubicación de posturas (%), en promedio el insecto eligió ovipositar sobre el fruto en un 76% y el 24% restante sobre cáliz y pedúnculo. Resultados similares a los observados bajo condiciones de casa de malla, donde la oviposición sobre el fruto en promedio fue de 69.3% y 30.7% en otras estructuras (Tabla 16). Los valores promedio para la variable ubicación de posturas en cada tratamiento se presentan en la Tabla 19.

Tabla 19. Valores promedio de ubicación de posturas de *N. elegantalis* bajo condiciones de jaula.

Tratamiento	Fruto (%)	Cáliz y pedúnculo (%)
Tomate	70	30
PI134417	61.5	38.5
PI134418	100	0
LA1264	72.4	27.6

En la accesión PI134418, la totalidad de los huevos ovipositados fueron ubicados sobre el fruto, mientras que en los genotipos Unapal Maravilla, PI134417 y LA1264 la oviposición sobre los frutos fue de 70, 61.5 y 72.4 %, respectivamente.

Al igual que la evaluación bajo condiciones de casa de malla, los resultados obtenidos en la evaluación bajo condiciones de jaula, igualmente mostró que existe una mayor preferencia de los insectos hembra por ovipositar sobre la superficie del fruto que en otras estructuras tales como cáliz y pedúnculo, confirmando que independiente del tipo de tomate (silvestre o cultivado) el insecto oviposita en mayor proporción sobre la superficie del fruto.

No se observaron posturas sobre los cogollos que acompañaban los racimos evaluados, probablemente por el rápido deterioro del material vegetal, promovido por la deshidratación de los mismos. A pesar de este inevitable hecho, los frutos de los racimos evaluados presentaban buena apariencia, en términos de contenido de agua, al momento de realizar las evaluaciones (5 días después de cortados), proporcionando a los racimos una apariencia similar a la observada en campo con plantas completas.

Las reacciones observadas sobre el comportamiento reproductivo y la biología de las larvas neonatas del insecto bajo condiciones de jaula, fueron semejante a las descritas detalladamente en el ensayo bajo condiciones de casa de malla, confirmando que existe un aparente efecto antibiótico y antixenótico sobre el pasador del fruto *N. elegantalis.*, dada la presencia principalmente, de tricomas glandulares tipo IV y VI en los frutos de las genotipos silvestres PI134417, PI134418 y LA1264.

En el Anexo C, se presentan los valores totales, promedio y en porcentaje (por tratamiento por racimo), para la evaluación de resistencia en el género *Solanum*, bajo condiciones de jaula.

5. CONCLUSIONES

5.1. DESARROLLO DE UNA METODOLOGÍA DE INFESTACIÓN ARTIFICIAL DE PLANTAS DE TOMATE CON EL PASADOR DEL FRUTO *N. elegantalis*

La metodología de obtención de insectos adultos de *Neoleucinodes elegantalis*, propuesta por Casas y Estrada (2005), permitió obtener alrededor de 300 insectos adultos sanos y vigorosos de ambos sexos por semana, suficientes para cada uno de las liberaciones por tratamiento.

Se determinó que la introducción de seis insectos hembra adultos de pasador al interior de una jaula de dimensiones 1.5 x 1.5 x 1.8 m, con dos plantas de tomate tipo chónito cultivar Maravilla manejadas a dos tallos, se constituye, en una unidad experimental adecuada y eficiente para mantener y evaluar el insecto plaga, bajo condiciones controladas. Es decir que el nivel óptimo de infestación es de 3 insectos hembra adultos por planta.

5.2. EVALUACIÓN DE LA RESISTENCIA AL PASADOR DEL FRUTO *N. elegantalis*, EN MATERIALES DE *Solanum* spp.

Se confirmó la alta susceptibilidad del tomate cultivado y la expresión de la resistencia en los genotipos silvestres, evidenciado por las diferencias significativas entre oviposición por planta (%), número de huevos por fruto y número de huevos por racimo.

Bajo condiciones de casa de malla, el insecto en promedio oviposita sobre el fruto en un 69.3% y el 30.7% restante sobre cáliz y pedúnculo. Mientras que bajo condiciones de jaula, lo hace sobre el fruto en un 76% y el 24% restante sobre cáliz y pedúnculo.

Se presentaron posturas en los genotipos silvestres, especialmente en la genotipos de *Solanum habrochaites* var *glabratum* (PI134417 y PI134418), aunque no en las proporciones observadas en el tomate cultivado. Lo cual prueba que estas especies son hospedantes del pasador del fruto *Neoleucinodes elegantalis*.

Los tricomas glandulares tipo I, IV y VI presentes en las plantas de los genotipos silvestres (PI134417, PI134418 y LA1264), ejercieron un aparente efecto antixenótico y antibiótico sobre el pasador del fruto *Neoleucinodes elegantalis*.

6. BIBLIOGRAFÍA

ALVAREZ, L., *et. al.* 1992. Estudios sobre la feromona sexual natural del perforador del fruto del tomate *Neoleucinodes elegantalis*: Agronomía Tropical. Venezuela. 42 (3): p. 227-231.

ANTONIUS, G. F. 2001. Production and quantification of methyl ketones in wild tomato accessions. J. Environ. Sci. Health B: Pesticides, Food Contaminants and Agricultural Wastes. 36 (6): p. 835–848

ARAGÃO, C. A.; FRANÇA, D. B.; RODRIGO, F.; GANDOLFI B. R. 2000. Tricomas foliares em tomateiro com teores contrastantes do aleloquímico 2-tridecanona. Scientia Agricola, 57 (4): p. 813-816.

ARAGÃO, C. A.; DANTAS, B. F.; GANDOLFI, F. R.; .2000a. Tricomas foliares em tomateiro com teores contrastantes do aleloquímico 2-tridecanona. Scientia Agricola. 57 (4): p. 813-816.

ARAGÃO, C. A.; MALUF, W. R.; DANTAS, B. F.; GAVILANES, M. L.; CARDOSO, M. D. 2000b. Tricomas foliares associados a resistencia ao acaro rajado (*Tetranychus urticae* Koch) em linhagens de tomateiro com alto teor de 2-tridecanona nos folíolos. Cienc. Agrotec. 24: p. 81-93.

ARAUJO, R. L. 1948. Notas sobre la nomenclatura de *Neoleucinodes elegantalis* G., a broca do tomate. 14 (8): p. 193.

ARAUJO, M. L.; LEAL, N. R.; CRUZ, C. A. 1985. Availacao de accesos de tomateiro en relacao a incidencia da broca das ponteiras (*Scrobipalpus* sp.). Hortic. Brasil. 3 (1): p. 57-59.

AZEVEDO, S. M.; MALUF, W. R.; FARIA, M. V.; OLIVIERA, A. C. B.; RIBEIRO, C. A.; GONCALVES-GERVASIO, R. C; SANTA CECILIA, L. V. C. 1999. Resistencia a traca (*Tuta absoluta*) em genótipos de tomateiro com diferentes teores de sesquiterpenos nos folíolos. Congresso Brasileiro de Olericultura. 39: p. 38.

BARBARA, E. L.1995. Acylsugars of wild tomato *Lycopersicon pennellii* alters settling and reduces oviposition of *Bemisia argentifolli* (Hom: Aleyrodidae). Journal of Economic Entomology. 88 (3): p. 742-748.

- BARBOSA, L. V.; MALUF, W. R. 1996. Heritability of 2-tridecanone-mediated arthropod resistance in an interspecific segregating generation of tomato. *Revista Brasileira de Genética*. 19 (3): p. 465-468.
- BARBOUR, J.; KENNEDY, G. 1991. Role of steroidal glycoalkaloid alfa-tomatina in host-plant resistance of tomato to Colorado potato beetle. *Journal Chemical Ecology*. 17 (5): p. 989.
- BECK, C. D. 1965. Resistance of plant to insects. *Ann. Rev. Entomolo.* 3: p. 267-290.
- BECK, C. D. 1980. *Insect photoperiodism*. Academic Press. New York.
- BERENBAUM, M. 1988. Effects to electromagnetic radiation on insecto-plant interactions. New York. p. 167-185
- BONILLA, L. C. 1996. Biología de pasador del fruto *Neoleucinodes elegantalis* (Lep: Pyralidae), en el cultivo de Tomate *Lycopersicon esculentum*. Tesis Ing. Agrónomo UNAL Palmira.
- CAMPOS, G. A. 1999. Inter-relacoes entre teor de zingibereno, tipos de tricomas foliares e resistencia a ácaros *Tetranychus evansi* em tomateiro. Tese mestrado. Lavras, Universidade Federal de Lavras, UFLA.
- CAPPS, H. W. 1948. Status of the pyraustid moths of the genus *Leucinodes* in the world, with descriptions of new genera and species. *Proceeding of the United States National Museum*. 98 (3223): p. 69-83.
- CARDONA, C. 2008. Resistencia varietal a insectos. Palmira (Impreso universitario). Universidad Nacional de Colombia. Cuarta edición. 86p.
- CASAS, N. E.; ESTRADA, E. I. 2005. Estudios preliminares sobre la utilización de ultrasonido en el control del pasador del fruto *Neoleucinodes elegantalis* Guenée en el cultivo del tomate *Lycopersicum esculentum* Mill. Trabajo de grado. Universidad Nacional. Palmira. Facultad de Ciencias Agropecuarias. 110 p.
- CERMEI, M.; RAMÍREZ, E.; VAN BALEN, L.; GERAUD, F.; GARCÍA, D.; SANDOVAL, J. R. 1972. Problemas encontrados en el control químico de plagas de tomate en dos regiones de Venezuela. *CIARCO*. 2 (3): p. 76-84.
- CHATZIVASILEIADIS, E. A.; BOON, J. J.; SABELIS, M. W. 1999. Accumulation and turnover of 2-tridecanone in *Tetranychus urticae* and its consequences for resistance of wild and cultivated tomatoes. *Experimental and Applied Acarology* 23: p. 1011–1021

- CIMMYT (International Maize and Improvement Center). 1989. Toward insect resistant maize for the tired world. Proceedings of the International Symposium on Methodologies for Developing Host Plant resistance to maize insects. Mexico. 301 p.
- CRUZ, B. M.; HERNÁNDEZ, F. Y.; ELIO RIVAS F. E. 2006. Mecanismos de resistencia de las plantas al ataque de patógenos y plagas. Temas de ciencia y tecnología. 10 (29).
- DAVIS, F. M. 1976. Production and handling of eggs of southwestern corn borer for host plant resistance studies. Miss. Agric. For. Exp. Stn. Tech. Bull. 74: p. 11.
- DAVIS, F. M. 1985. Entomological techniques and methodologies used in research programmes on plant resistance to insect. Insect Sci. Appl. 6: p. 391-400.
- DAVIS, F. M.; OSWALT, T. G. 1976. Hand inoculator for dispensing lepidopterous larvae. USDA. Agricultural Research Service. Washington DC.
- De SOUZA, G. M. 1985. Recetario caseiro: alternativas para o controle de pragas e doenças de plantas e de seus productos. Embrater. Brasil. 166 p.
- De SOUZA, C.; VIANA-BAILEZ, A.; BLACKMER, J. 2002. Toxicity of tomato allelochemicals to eggs and neonate larvae of *Neoleucinodes elegantalis* (Guenée) (Lep: Crambidae). Agricultural Research Service.
- DÍAZ, A. E. 2006. Nuevos registros de solanáceas hospederas de *Neoleucinodes elegantalis* (Lep: Crambidae) y su distribución en Colombia. Resúmenes XXXIII Congreso de Entomología. Socolen reencuentro con la entomología en el eje cafetero. Manizales, Julio 26, 27 y 28. p. 79.
- EDWARDS, P. J.; WRATTEN, S. D. 1983. Wound induced defenses in plant and their consequences for patterns of insect grazing. Oecologia. 59: p. 88-93.
- EIGENBRODE, S. D.; TRUMBLE, J. T. 1993. Antibiosis to beet armyworm (*Spodoptera exigua*) in *Lycopersicon* accessions. Horticultural Science. 28 (9): p. 932-934.
- EIRAS, A.; BLACKMER, J. 2002. Time of eclosion and larval behavior of the tomato fruit borer, *N. elegantalis* (Guenée) (Lep: Crambidae) on tomato, *Lycopersicon esculentum*. Agricultural Research Service.
- ESQUINAS-ALCÁZAR, J. T.; NUEZ, F. 1995. Situación taxonómica domesticación y difusión del tomate. In: Nuez, F. El cultivo del tomate. Madrid, Mundi-Prensa. p. 793.

ESTRADA, E. I. 2003. Investigación genética para el desarrollo de variedades mejoradas de hortalizas (Tomate, Pimentón, Cilantro, Zapallo). UNAL Palmira.

ESTRADA, E. I. 2008. Portafolio de cultivares de tomate ofrecidas en el mercado de semillas en Colombia. Villa de Leiva. Primer simposio internacional de tomate 2008.

FANCELLI, M.; VENDRAMIM, J. D. 2002. Development of *Bemisia tabaci* (Gennadius) biotype B on *Lycopersicon* spp. genotypes. *Scientia agricola*. 59 (4): p.665-669.

FAOSTAT. 2007. Agriculture. Statistics on crops. Core production data. http://www.fao.org/waicent/portal/statistics_en.asp

FARRAR, R. R.; KENNEDY, G. G. 1987. 2-Undecanone, a constituent of the glandular trichomes of *Lycopersicon hirsutum* f. *glabratum*: Effects on *Heliothis zea* and *Manduca sexta* growth and survival. *Entomol. exp. appl.* 43: p. 17-23

FARRAR, R. R.; KENNEDY, G. G.; KASHYAP, R. 1991. 2-tridecanone glandular trichome mediated insect resistance in tomato. Effects on parasitoids and predators of *Heliothis zea*. *American Society Symposium*. (449): p. 150-165.

FIGUEROA, P. M.; GIRALDO, G. L. 1995. Estudio sobre la dinámica poblacional de insectos, ácaros plaga y benéficos en el cultivo de Tomate *Lycopersicon esculentum*, en tres localidades del Valla del Cauca. Tesis Ing. Agrónomo UNAL Palmira.

FRANÇA, F. H.; MALUF, W. R.; ROSSI, P. E. F.; MIRANDA, J. E. C.; COELHO, M. C. F. 1984. Avaliação e seleção em tomates visando resistência a traca de tomateiro. *Cong. Bras. Olericultura*. 1: p. 143.

FRANÇA, F. H.; MALUF, W. R.; FERREIRA, P. E.; MIRANDA, J. E. C.; COELHO, M. C. F.; BRANCO, M. C.; REZENDE, A. M. 1989. Breeding for resistance to *Scrobipalpula absoluta* (Meyrick) among *Lycopersicon* accessions in Brazil. *Tomato And Pepper Production In The Tropics*. Avrdc Publication. Shanhua, Tainan (Taiwan). 1: p. 21-22.

FREITAS, J. A.; MALUF, W. R.; CARDOSO M. G.; BENITES, F. R.; OLIVEIRA, A. C.; AZEVEDO, S. M.; GOMES, L. A.; LICURSI, V. 2000. Control genético do teor de zingibereno e da densidade de tricomas glandulares em cruzamento interespecífico de tomateiro. *Hortic. Brasil*. 18: p. 619-620.

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

GALLEGO, F. 1960. Gusano del tomate de árbol. Revista de la Facultad de Agronomía de la Universidad Nacional sede Medellín. 20 (4): p. 39-43.

GALLEGO, F.; VELEZ, R. 1974. Lista de insectos y algunos otros artrópodos que afectan los principales cultivos, animales domésticos y al hombre en Colombia. Medellín, Universidad Nacional de Colombia, Facultad de Agronomía. 141 p.

GALLO, D.; AKANO, O. N.; SILVEIRA, S.; CARVALHO, R. P.; BATISTA, G. C.; BERTI, E.; PARRA, J. R.; ZUCCHI, R. A.; ALVES, S. B.; VENDRAMIM, J. D. 1978. Manual de entomología agrícola. Sao Paulo: Editora Agronómica. 649 p.

GALLUN, R. L.; KHUSH, G. S. 1980. Genetic factors affecting expression and stability of resistance. Pages 63-85 in Breeding plants resistant to insecto. New York.

GARCÍA, F. 1991. Plagas de las hortalizas y su manejo. Guía para la producción de hortalizas. ASIAVA. 66 p.

GARDNER, W. A.; DUNCAN, R. R. 1982. Influence of soil pH on fall armyworm (Lep: Noctuidae) damage to whorl-stage sorghum. Environ. Entomol. 11: p. 908-912.

GERAUD, F. 1977. Comparación de la evolución de los problemas de plagas en tomate y cítricos en Venezuela y del uso de insecticidas para su control. Trabajo presentado en seminario sobre uso de biocidas en Venezuela. Unellez Guanare. 24 p.

GERAUD-POUEY, F.; CHIRINOS, D. T.; RIVERO, G. 1992. Artrópodos asociados con el cultivo de tomate (*Lycopersicon esculentum* Mill) en Venezuela. Bol. Entomol. (Venezuela). 10 (1): p. 31-49.

GIANFAGNA, T. J.; CARTER, C. D.; SACALIS, J. N. 1992. Temperature and photoperiod influence trichome density and sesquiterpene content of *Lycopersicon hirsutum* f. *Hirsutum*. Plant Physiology. 100 (3): p. 1403-1405.

GIUSTOLIN, T. A. 1991. Efeito dos aleloquímicos 2-tridecanona y 2-undecanona, presentes em *Lycopersicon* spp., sobre a biología da traça - do - tomateiro *Tuta absoluta* (Lep: Gelechiidae). Piracicaba. Brasil.

GUIRARD, E.; LOBO, M. 1977. Cultivo de tomate de árbol. Curso de frutales. Instituto Colombiano Agropecuario. 20: p. 195-212.

GUO, Z.; WESTON, P. A.; SNYDER, J. C. 1993. Repellency to two-spotted spider mite, *tetranychus urticae* Joch, as related to leaf surface chemistry of

Lycopersicon hirsutum accesions. Journal of Chemical Ecology. 19 (12): p. 2965-2979.

HAMMOND, A. M.; HARDY, T. N. 1988. Quality of diseased plant as hosts for insect. Pages 381-432 in Plant stresses-insect reaction. New York.

HARLAN, J. R.; De WET, J. M. 1971. Toward a rational classification of cultivated plants. Taxon 20: p. 509-517.

HEINRICHS, E. A.; MEDRANO, F. G.; RAPUSAS, H. R. 1985. Genetic evaluation for insect resistance in rice. Los Baños, IRRI. 356 p.

INSTITUTO COLOMBIANO AGROPECUARIO. PROGRAMA DE ENTOMOLOGÍA Velez (Santander). 1982. También en Santander. Notas y Noticias Entomológicas (Colombia). 77 p.

INSTITUTO COLOMBIANO AGROPECUARIO. PROGRAMA DE ENTOMOLOGÍA Bogotá (Cundinamarca). 1989. También en tomate. Notas y Noticias Entomológicas (Colombia). p. 4-5.

JIJON, R. G. 1982. Algunas plagas del cultivo de la naranjilla. Primera conferencia internacional sobre naranjilla. Quito, Ecuador.

KENNEDY, G. G.; YAMAMOTO, R. T.; DIMOCK, M. B.; WILLIAMS, W. G.; BORDNER, J. 1981. effect to daylength and light intensity on 2-tridecanone levels and resistance in *Lycopersicon hirsutum* f. *glabratum* to *Manduca sexta*. Jornal Chemical Ecology. 7: p. 707-716.

KENNEDY, G. G. 2003. Tomato, pests, parasitoids, and predators: Tritrophic Interactions Involving the Genus *Lycopersicon*. Annu. Rev. Entomol. 48: p. 51–72 EEUU.

KOGAN, M.; ORTMAN, E. E. 1978. Antixenosis – A new term proposed to replace Painter's 'nonpreference' modality of resistance. Bull. Entomol. Soc. Ame. 24: p. 175-176.

KOGAN, M.; PAXTON, J. 1983. Natural inducers of plant resistance to insect. p. 153-171.

KOGAN, M. 1994. Plant resistance in pest management. 3rd. Ed. John Wiley & Sons. New York.

KREUTER, M. L. 1994. Jardín y Huertos Biológicos. Manual práctico para el cultivo biológico de hortalizas, frutas y flores. Madrid.

LEIDERMAN, L. 1963. A broca pequena do fruto de tomateiro. *Biológico* (Sao Paulo). 19 (10): p. 182-186.

LEITE, G.L.; PICANCO, M.; GUEDES, R.N.; ZANUNCIO, J.C. 2001. Role of plant age in the resistance of *Lycopersicon hirsutum* f. *glabratum* to the tomato leafminer *Tuta absoluta* (Lep: Gelechiidae). *Scientia Horticulturae* 89: p. 103–113.

LEPAGE, H. S. 1948. A broca do tomateiro. *Biológico* (Sao Paulo). 10 (2): p. 40-42.

LINNAEUS, C. 1753. *Species Plantarum*, 1st ed. Holmiae, Stockholm.

LOURENCAO, A. L. 1985. Selecao de linhagens de tomateiro resistentes a *Scrobipalpus absoluta* (Meyrick). *Hortic. Brasil*. 3: p. 57-59.

LUCKWILL, L. C. 1943. The genus *Lycopersicon*: an historical, biological, and taxonomic survey of the wild and cultivated tomatoes. *Aberdeen University Studies*. 120: p. 1-44.

MARCANO, R. V. 1991. Estudio de la biología y algunos aspectos del comportamiento del perforador del fruto del tomate *Neoleucinodes elegantalis* (Lep: Pyralidae) en tomate. *Agronomía Tropical*. 41 (5): p. 257-263.

MARSHALL, J. A.; KNAPP, S.; DAVEY, M. R.; POWER, J. B.; COCKING, E. C.; BENNET, M. D.; COX, A. V. 2001. Molecular systematics of *Solanum* section *Lycopersicum* using the nuclear ITS rDNA region. *Theor. Appl. Genetic*. 103: p. 1216-1222.

MAXWELL, F. G.; JENNINGS, P. R. 1980. *Breeding plants resistant to insects*. John Wiley & Sons. New York. 683 p.

MIHM, J. A.; PEAIRS, F. B.; ORTEGA, A. 1978. New procedures for efficient mass production and artificial infestation with lepidopterous pest of maize. *CIMMYT. Review*. Mexico.

MIHM, J. A. 1989. Evaluating maize for resistance to tropical stem borers, armyworms and earworms. Pages 109-121 in *Toward insect resistant maize for the third world*. CIMMYT. Mexico.

MILLER, R. H.; EI-MASRI, S.; AI-JUNDI, K. 1993. Plant density and wheat stem sawfly (Hym: Cephidae) resistance in Syrian wheats. *Bull. Entomol. Res*. 83: p. 95-102.

MOYLE, L. C.; GRAHAM, E. B. 2005. Genetics of hybrid incompatibility between *Lycopersicon esculentum* and *L. hirsutum*. *Genetics*. 169 (1): p. 355–373.

MUÑOZ, L. E.; SERRANO, A.; PULIDO, J.; CRUZ, L. 1989. Ciclo de vida y enemigos naturales de *N. elegantalis* (Guenée) (Lep: Pyralidae) pasador del fruto del lulo *Solanum quitoense* Lam. en el Valle del Cauca. Acta Agronomica. 41: p. 99-104.

MUSETTI, I. L.; NEAL, J. J. 1997. Resistance to the pink potato aphid, *Macrosiphum euphorbiae*, in two accessions of *Lycopersicon hirsutum* f. *glabratum* Entomologia Experimentalis et Applicata 84: p. 137–146. USA

NESBITT, T. C.; TANKSLEY, S. 2002. Comparative sequencing in the genus *Lycopersicon*: implications for the evolution of fruit size in the domestication of cultivated tomatoes. Genetics. 162 (1): p. 365–366.

NORRIS, D. M.; KOGAN, M. 1980. Biochemical and morphological bases of resistance. Pages 23-61 in breeding plants resistant to insect. New York.

PAINTER, R. H. 1951. Insect resistance in crops plant. McMilan. New York.

PALMER, D. F.; WINDELS, M. B.; CHIANG, H. C. 1979. Artificial infestation of corn with western corn rootworm eggs in agar water. J. Econ. Entomol. 70: p. 277-278.

PANDA, N. y KHUSH, G. 1995. Host plant resistance to insects. CAB International. Manila. 431 p.

PARRA, A.; BARONA, G.; VALLEJO, F. A. 1993. Evaluación de especies silvestres de *Lycopersicon* sp. como fuente de resistencia al insecto plaga *Scrobipalpula absoluta* (Meyrick) y su intento de transferencia a la especie cultivada *Lycopersicon esculentum* Mill. Trabajo de grado (Ingeniero Agrónomo). Universidad Nacional. Palmira. Facultad de Ciencias Agropecuarias. 74 p.

PARRA, P. A.; LOPEZ, C. M. 1993. Evaluación de especies del género *Lycopersicon* spp., como posibles fuentes de resistencia al Pasador del fruto *Neoleucinodes elegantalis* (Lep: Pyralidae). Tesis Ing. Agrónomo UNAL Palmira.

PATIÑO, C. A.; TRUJILLO, B. W. 1998. Evaluación de diferentes productos para el manejo de *Neoleucinodes elegantalis* (Lep: Pyralidae), en el cultivo de Tomate *Lycopersicon esculentum*, en el Bolo San Isidro. Palmira. Tesis Ing. Agrónomo UNAL Palmira.

PERALTA, I. E.; SPOONER, D. M. 2001. Classification of wild tomatoes: a review. Kurtziana. 28: p. 45-54.

- PERALTA, I. E.; SPOONER, D. M. 2001. Granule-bound starch synthase (GBSSI) gene phylogeny of wild tomatoes *Solanum* L. section *Lycopersicum* (Mill.) Wettst. Subsection *Lycopersicon*. American Journal of Botany. 88 (10): p. 1888-1902.
- PEREIRA, N. E.; ROCHA, N.; GONZAGA, M. 2000. Controle genético da concentração de 2-tridecanona e de 2-undecanona em cruzamentos interespecíficos de tomateiro. Bragantia (Campinas.) 59 (2): p. 165-172.
- PETER, A. J.; SHANOWER, T. G. 1998. Plant glandular trichomes chemical factories with many potential uses. resonance. p. 41-45
- POSADA, L.; GARCÍA, F. 1970. Lista de insectos dañinos y otras plagas en Colombia. Programa Nacional de Entomología. Instituto Colombiano Agropecuario. Bogotá: Publicación miscelánea. (18). 202 p.
- POSADA, L.; GARCIA, F. 1976. Lista de predadores, parásitos y patógenos de insectos registrados en Colombia. Instituto Colombiano Agropecuario. Boletín Técnico. (41). p. 90.
- RAHIMI, F. R.; CARTER, C. D. 1993. Inheritance of zingiberene in *Lycopersicon*. Theoretical and Applied Genetics. 87 (5): p. 593-597.
- RAINA, A. K.; BENEPAL, P. S.; SHEIKH, A. Q. 1980. Effects to excised and intact leaf methods, leaf size, and plant age on Mexican bean beeding feeding. Entomol. Exp. Appl. 27: p. 303-306.
- RAMOS, G. A. 1998. Evaluación de un simulador de Ecdisona para el control de *Neoleucinodes elegantalis* (Lep: Pyralidae), en el cultivo de Tomate *Lycopersicon esculentum*, en zona rural de Palmira. Tesis Ing. Agrónomo UNAL Palmira.
- RAPUSAS, H. R.; HEINRICHS, E. A. 1987. Plant age on resistance of rice IR36 to the green leafhopper, *Nephotettix virescens* (Distant) and rice tungro virus. Environ. Entomol. 16: p. 106-110.
- REESE, J. C.; SCHMIDT, D. J. 1986. Physiological aspects of plant insect interactions. Iowa State Journal Res. 60: p. 545-567.
- RESENDE, T.V. 1999. Teores de acilacúcares mediadores da resistencia a pragas e sua heranca em folíolos de tomateiro, obtidos a partir do cruzamento interespecífico *Lycopersicon esculentum* X *Lycopersicon pennellii*. Tese mestrado. UFLA.
- RESTREPO, E. F.; VALLEJO, F. A. 2003. Diversidad genética del tomate cultivado tipo "chonto", *Lycopersicon esculentum* Mill, en las zonas productoras de Colombia. Acta Agronómica. 52 (1): p. 11-17.

- RESTREPO, E. F.; VALLEJO, F. A. LOBO, M. 2007. Estudios básicos para iniciar la producción de cultivares de tomate *Solanum lycopersicum* L. con resistencia al pasador del fruto *Neoleucinodes elegantalis* (guenée). Trabajo de grado (Doctorado). Universidad Nacional. Palmira. Facultad de Ciencias Agropecuarias.
- REYES, J. A. 1976. Aspectos prácticos sobre el manejo de plagas y control biológico. Universidad Nacional de Colombia. Palmira. Impreso universitario. 32 p.
- REYES, E.; REINA, J. O. 1987. Descripción de la información existente sobre la naranjilla o lulo (*Solanum quitoense* Lam.), y de las prácticas realizadas por los agricultores en las diferentes zonas del país. Trabajo de grado (Ingeniero Agrónomo). Universidad Nacional. Palmira. Facultad de Ciencias Agropecuarias.
- REYNOLDS, G. W.; SMITH, C. M. 1985. Effects to leaf position, leaf wounding, and plant age of two soybean genotypes on soybean looper (Lep: Noctuidae) growth. *Environment Entomology*. 14: p. 475-478.
- RHOADES, D. F. 1979. Evolution of plant chemical defense against herbivores. Pages 4-54. in *Herbivores: their interaction with secondary plant metabolites*. Academic press. New York.
- RICK, C. M. 1973. Potencial genetic resources in tomato species: clues from observations in native habitats. In: *Genes, enzymes and populations*. New York: Ed. Sv. Plenum. Vol 2. p. 255-269.
- RICK, C. M. 1978. El tomate. *Investigación y Ciencia*. 25: p. 45-55.
- RICK, C. M. 1979. Biosystematic studies in *Lycopersicon* and closely related species in *Solanum*. En: Hawkes, J. G.; Lester, R. N.; Skelding, A. D. (eds). *The Biology and Taxonomy of the Solanaceae*. New York. p. 667-678.
- RICK, C. M.; TANKSLEY, S. D. 1980. Genetic variation in *Solanum penellii*: comparisons with other sympatric tomato species. *Plant Systematics and evolution*. 139: p. 11-45.
- RICK, C. M. 1982. The potencial of exotic germplasm for tomato improvement. *Plant improvement and somatic cell genetics*. New York: Academic Press. p. 1-28.
- SALAS, J.; ALVAREZ, C.; PARRA, A. 1992. Estudios sobre la feromona sexual natural del perforador del fruto del tomate *N. elegantalis* G. *Agronomía Tropical*. Venezuela. 42 (3): p. 227-231.
- SALDARRIAGA, A. V. 1981. Problemas en tomate de árbol. Estación experimental Tulio Ospina. ICA. Medellín, notas y noticias entomológicas. 17 p.

SALINAS, A. H.; ESTRADA, E. I.; VALLEJO, F. A. 1993. Evaluación de la resistencia al pasador del fruto del tomate *Neoleucinodes elegantalis* (Guenée) en materiales de *Lycopersicon hirsutum* Hum y Bonpl y *Lycopersicon pimpinellifolium* (Just) Mill y su transferencia a materiales cultivados de tomate *L. esculentum* Mill. Trabajo de grado (Posgrado en Producción Vegetal). Universidad Nacional de Colombia. Sede Palmira. Facultad de Ciencias Agropecuarias. 106 p.

SAMS, D. W.; LAUER, F. I.; RADCLIFFE. 1975. Excised leaflet test for evaluating resistance to green peach aphid in tuber-bearing *Solanum* plant material. *Jor. Econ. Entomol.* 68: p. 607-609.

SEP. 1998. Manual para la educación agropecuaria. Tomates. Segunda edición. Cuarta impresión. - ISBN 968-24-3908-6.

SERRANO, P. A.; MUÑOZ, L. E. 1989. Ciclo de vida, hábitos y enemigos naturales de *Neoleucinodes elegantalis* (Lep: Pyralidae), pasador del fruto de lulo *Solanum quitoense*, en el Valle del Cauca. Tesis Ing. Agrónomo UNAL Palmira.

SILVEIRA, N. S. 1976. Manual de ecología de insectos. Sao Paulo: Editora Agronómica Ceres.

SILVESTRE, F.J. 1985. El perforador del fruto de tomate. FONAIAP (Venezuela). 2 (18): p. 19-20.

SIMMONS, A. T.; GURR, G. M.; McGRATH, D.; MARTIN, P. M.; NICOL, H. I. 2004. Entrapment of *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lep: Noctuidae) on glandular trichomes of *Lycopersicon* species. *Australian Journal of Entomology.* 43: p. 196–200.

SIMMONS, A. T.; GURR, G. M. 2005. Trichomes of *Lycopersicon* species and their hybrids: effects on pests and natural enemies. *The Royal Entomological Society, Agricultural and Forest Entomology.* 8: p. 1–11.

SINGH, P. MOORE, R. F. 1985. handbook of insect rearing. Vol I. Elsevier. New York.

SMITH, C. M.; ROBINSON, J. F. 1983. Effect of rice cultivar height on infestation by the least skipper, *Ancyloxypha numitor* (Lep: hesperiidae). *Environ. Entomol.* 12: p. 967-969.

SMITH, C. M. 1985. Expresión, mechanisms and chemistry of resistance in soybean, *Glycine max* L. (Merr.) to the soybean looper, *Pseudoplusia includens* (Walker). *Insect Sci. Appl.* 6: p. 243-248.

SMITH, C. M. 1989. Plant Resistance to Insects. A Fundamental Approach. New York, John Wiley y Sons. 286 p.

SMITH, C. M.; KHAN, Z. R.; PATHAK, M. D. 1994. Techniques for evaluating insect resistance in crop plants. Boca Ratón, CRC Press. 320 p.

SNELLING, R. O. 1941. Resistance of plant to insect attack. Bot. Rev. 7: p. 543-586.

SOLIS, A. 2006. Key to selected Pyraloidea (Lepidoptera) Larval intercepted at US. Ports of entry: Revision of Pyraloidea in "Keys to frequently intercepted lepidopterus larvae" by Weisman. USDA.

SPOONER, D. M.; ANDERSON, G. J.; JANSEN, R. K. 1993. Chloroplast DNA evidence for the interrelationships of tomatoes, potatoes, and pepinos (Solanaceae). American Journal of Botany. 80 (6): p. 676-688.

SUTTER, G. R.; BRANSON, T. F. 1980. A procedure for artificially infesting field plots with corn rootworm eggs. J. Econ. Entomol. 73: p. 135-137.

SYNGENTA. 2008. Diccionario de especialidades agroquímicas. Thomson. Plm. S.A. edi. 18. Bogotá. Colombia. 951 p.

THOMAS, J. G.; SORENSON, E. L.; PAINTER, R. H. 1966. Attached vs. excised trifoliated for evaluation of resistance in Alfalfa to the spotted alfalfa aphid. Jor. Econ. Entomol. 59: p. 444-448.

TOLEDO, A. A. 1948. Contribucao para o estudo de *Leucinodes elegantalis*, praga do tomate. Biológico (Sao Paulo). 14 (5): p. 103-108.

VALLEJO, FRANCO A. 1999. Mejoramiento genético y producción de tomate en Colombia. Cali: Editorial Feriva. 216 p.

VAN DER PLANK, J. E. 1963. Plant diseases: Epidemics and control. Academic press, Inc. New York. 349 p.

VAN DER PLANK, J. E. 1968. Diseases resistance in plant. Academic press, Inc. New York. 206 p.

VAN SCHIE, C. C.; HARING, M. A. 2007. Tomato linalool synthase is induced in trichomes by jasmonic acid. Plant Mol. Biol. 64: p. 251–263.

VARELA, R., *et. al.* 2001. Situación fitosanitaria de los principales sistemas de producción en el Valle del Cauca durante el año 2000. Palmira, informe de la División de Sanidad Vegetal Seccional Valle del Cauca.

VELUSAMY, R.; HEINRICHS, E. A. 1986. Electronic monitoring of feeding behavior of *Nilaparvata lugens* (Stal) (Hom: Delphacidae) on resistant and susceptible rice cultivars. *Environ. Entomol.* 15: p. 678-682.

VIÁFARA, H.F. 1998. Reconocimiento y determinación del parasitismo natural del pasador del fruto *Neoleucinodes elegantalis* (Guenée) en algunas zonas productoras de solanáceas en algunos municipios del Cauca y Valle del Cauca. Universidad Nacional de Colombia. Sede Palmira.

VISSER, J. H. 1983. Differential sensory perceptions of plant compounds by insects. Pages 215-230 in *Plant resistance to insecto*. American Chemical Society. Washington, DC.

WALLACE, L. E.; McNEAL, F. H.; BERG, M. A. 1974. Resistance to both *Zulema melanopus* and *cephus cinctus* in pubescent-leaved and solid stemmed wheat selections. *J. Econ. Entomol.* 67: p. 105-107.

WARNER, R. W.; RICHTER, P. O. 1974. Alfalfa weevil: Diel activity cycle of adults in Oregon. *Environ. Entomol.* 3: p. 939-945.

WHANG, H. S.; TONELLI, T. 2008. Release characteristics of the non-toxic insect repellent 2-undecanone from its crystalline inclusion compound with α -cyclodextrin. *J Incl Phenom Macrocycl Chem.* 62: p. 127-134.

WILLIAMS, W.G.; KENNEDY, G. G.; YAMAMOTO, E. T.; THACKER, J. D.; BORDNER, J. 1980. 2-tridecanone: a naturally occurring insecticide from the wild tomato *Lycopersicon hirsutum* f. *glabratum*. *Science.* 207: p. 888-889.

ZAMIR, D., *et. al.* 1984. Frequency distributions and linkage relationships of 2-tridecanone in Interspecific segregating generations in tomato. *Euphytica.* (33): p. 481-84

7. ANEXOS

Anexo A. Resumen de variables evaluadas por racimo para cada tratamiento bajo condiciones de casas de malla.

Tratamiento	Racimo	TotaHuev	NuProHuev	NuPrHuFr	TotaFrut	NuProFru	Ovip (%)
Tomate	R1	54	6,8	3,2	26	3,3	65,4
	R2	53	6,6	2,8	24	3	79,2
	R3	42	5,3	3,5	17	2,1	70,6
	R4	4	0,5	4	3	0,4	33,3
	R5	0	0	0	0	0	0
PI 134417	R1	2	0,3	2	70	8,8	1,4
	R2	0	0	0	78	9,8	0
	R3	22	2,8	3,1	85	10,6	8,2
	R4	25	3,1	2,8	81	10,1	11,1
	R5	33	4,1	3	71	8,9	15,5
PI 134418	R1	0	0	0	64	8	0
	R2	11	1,4	3,7	61	7,6	4,9
	R3	7	0,9	1,8	65	8,1	6,2
	R4	11	1,4	3,7	67	8,4	4,5
	R5	41	5,1	3,4	68	8,5	17,6
LA 1264	R1	0	0	0	217	27,1	0
	R2	2	0,3	2	210	26,3	0,5
	R3	2	0,3	2	218	27,3	0,5
	R4	1	0,1	1	189	23,6	0,5
	R5	7	0,9	3,5	206	25,8	1

Anexo B. Valores totales, promedio y en porcentaje (por tratamiento por planta), para la evaluación de resistencia en el género Solanum, bajo condiciones de casa de malla.

TRATAMIENTOS		TOTALES					PROMEDIOS/PLANTA					PORCENTAJES			
		NH	Fr	F	S	NF	NH	Fr	F	S	NF	NH/Fr	F	S	NF
TOMATE	Total	153	49	116	38	70	19,1	6,1	14,5	4,8	8,8	3,1	75,8	24,2	70
	Promedio	38,3	12,3	29	9,5	17,5	4,8	1,5	3,6	1,2	2,2				
	Porcentaje	3,1		75,8	24,2	70	0,4		9,5	3	8,8				
PI134417	Total	82	28	52	30	385	10,3	3,5	6,5	3,8	48,1	2,9	63,4	36,6	7,3
	Promedio	20,5	7	13	7,5	77	2,6	0,9	1,6	0,9	9,6				
	Porcentaje	2,9		63,4	36,6	7,3	0,4		7,9	4,6	0,9				
PI134418	Total	70	22	50	19	325	8,8	2,8	6,3	2,4	40,6	3,2	71,4	28,6	6,8
	Promedio	17,5	5,5	12,5	4,8	65	2,2	0,7	1,6	0,6	8,1				
	Porcentaje	3,2		71,4	28,6	6,8	0,4		8,9	3,6	0,8				
LA1624	Total	12	5	8	4	1040	1,5	0,6	1	0,5	130	2,4	66,7	33,3	0,5
	Promedio	3	1,3	2	1	208	0,4	0,2	0,3	0,1	26,0				
	Porcentaje	2,4		66,7	33,3	0,5	0,3		8,3	4,2	0,1				

NH: Número de huevos.

Fr: Frutos.

F: Ubicación de postura, sobre el fruto.

S: Ubicación de postura, sobre el sépalo.

NF: Número de frutos

Anexo C. Valores totales, promedio y en porcentaje (por tratamiento por racimo), para la evaluación de resistencia en el género Solanum, bajo condiciones de jaula.

TRATAMIENTO		TOTALES					PROMEDIO					PORCENTAJE			
		NH	Fr	F	S	NF	NH	Fr	F	S	NF	NH/Fr	F	S	NF
TOMATE	R1	54	17	41	13	26	6,8	2,1	5,1	1,6	3,3	3,2	75,9	24,1	65,4
	R2	53	19	38	15	24	6,6	2,4	4,8	1,9	3	2,8	71,7	28,3	79,2
	R3	42	12	33	10	17	5,3	1,5	4,1	1,3	2,1	3,5	78,6	21,4	70,6
	R4	4	1	4	0	3	0,5	0,1	0,5	0	0,4	4	100	0	33,3
	R5														
	R6														
PI134417	R1	2	1	2	0	70	0,3	0,1	0,3	0	8,8	2	100	0	1,4
	R2	0	0	0	0	78	0	0	0	0	9,8	0	0	0	0
	R3	22	7	13	9	85	2,8	0,9	1,6	1,1	10,6	3,1	59,1	40,9	8,2
	R4	25	9	22	3	81	3,1	1,1	2,8	0,4	10,1	2,8	88	12	11,1
	R5	33	11	15	18	71	4,1	1,4	1,9	2,3	8,9	3	45,5	54,5	15,5
	R6														
PI134418	R1	0	0	0	0	64	0	0	0	0	8	0	0	0	0
	R2	11	3	5	6	61	1,4	0,4	0,6	0,8	7,6	3,7	45,5	54,5	4,9
	R3	7	4	7	0	65	0,9	0,5	0,9	0	8,1	1,8	100	0	6,2
	R4	11	3	6	5	67	1,4	0,4	0,8	0,6	8,4	3,7	54,5	45,5	4,5
	R5	41	12	32	8	68	5,1	1,5	4	1	8,5	3,4	78	22	17,6
	R6														
LA1624	R1	0	0	0	0	217	0	0	0	0	27,1	0	0	0	0
	R2	2	1	2	0	210	0,3	0,1	0,3	0	26,3	2	100	0	0,5
	R3	2	1	2	0	218	0,3	0,1	0,3	0	27,3	2	100	0	0,5
	R4	1	1	1	0	189	0,1	0,1	0,1	0	23,6	1	100	0	0,5
	R5	7	2	3	4	206	0,9	0,3	0,4	0,5	25,8	3,5	42,9	57,1	1
	R6														

NH: Número de huevos. Fr: Frutos. F: Ubicación de postura, sobre el fruto.
S: Ubicación de postura, sobre el sépalo. NF: Número de fruto.

