

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA AGRARIA ANTONIO NARRO

DIVISIÓN DE AGRONOMÍA

DEPARTAMENTO DE BOTÁNICA



Evaluación de la Patogenicidad de *Candidatus Liberibacter solanacearum* en Material Silvestre de *Solanum lycopersicum* var. *cerasiforme*

Por:

ELSA CAROLINA LANDEROS GÁLVEZ

TESIS

Presentada como requisito parcial para obtener el título de:

INGENIERO EN AGROBIOLOGÍA

Saltillo, Coahuila, México

Junio, 2021

BANCO DE TESIS

16/06/2021

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA AGRARIA ANTONIO NARRO
DIVISIÓN DE AGRONOMÍA
DEPARTAMENTO DE BOTÁNICA

Evaluación de la Patogenicidad de *Candidatus Liberibacter solanacearum* en Material Silvestre de *Solanum lycopersicum* var. *cerasiforme*

Por:


ELSA CAROLINA LANDEROS GÁLVEZ

TESIS

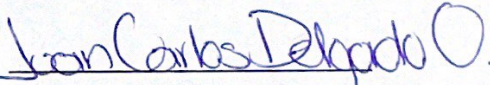
Presentada como requisito parcial para obtener el título de:

INGENIERO EN AGROBIOLOGÍA


Aprobada por el Comité de Asesoría:




Dra. Yisa María Ochoa Fuentes
Asesor Principal Interno



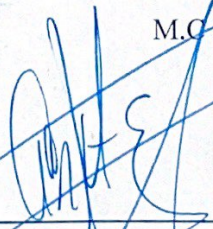
Dr. Juan Carlos Delgado Ortiz
Asesor Principal Externo



Dr. Ernesto Cerna Chávez
Coasesor



M.C. Alberto Roque Enríquez
Coasesor



Dr. José Antonio González Fuentes
Coordinador de la División de Agronomía



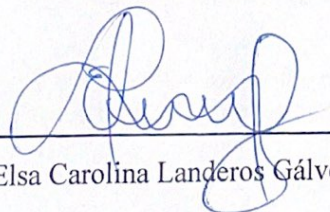
Saltillo, Coahuila, México

Junio, 2021

Derechos de Autor y Declaración de no plagio

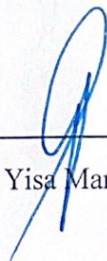
Todo material contenido en esta tesis está protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor de los Estados Unidos Mexicanos, y pertenece al autor principal quien es el responsable directo y jura bajo protesta de decir verdad que no se incurrió en plagio o conducta académica incorrecta en los siguientes aspectos: Reproducción de fragmentos o textos sin citar la fuente o autor original (corta y pega); reproducir un texto propio publicado anteriormente sin hacer referencia al documento original (auto plagio); comprar, robar o pedir prestados los datos o la tesis para presentarla como propia; omitir referencias bibliográficas o citar textualmente sin usar comillas; utilizar ideas o razonamientos de un autor sin citarlo; utilizar material digital como imágenes, videos, ilustraciones, gráficas, mapas o datos sin citar al autor original y/o fuente. Así mismo tengo conocimiento de que cualquier uso distinto de estos materiales como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor. Por lo anterior nos responsabilizamos de las consecuencias de cualquier tipo de plagio en caso de existir y declaramos que este trabajo no ha sido previamente presentado en ninguna otra institución educativa, organización, medio público o privado.

Autor Principal



Elsa Carolina Landeros Gálvez

Asesor Principal



Dra. Yisa María Ochoa Fuentes

DEDICATORIA

A mis padres: Jerónimo Landeros Flores y Sofía Zulema Gálvez Chan. Las personas que siempre me han dado su apoyo incondicional y me han ayudado a cumplir cada uno de los sueños y proyectos que me he propuesto. Me dieron todos los medios y las herramientas necesarias para lograr todo lo que me he propuesto, sin su amor y su fe en mí no estaría donde estoy en este momento. Todos mis estudios, logros y crecimiento personal en esta vida se los debo a ustedes, estoy eternamente agradecida.

A mis hermanos Marcia, Sofía y Carlos, por el apoyo moral que me brindaron durante mis estudios y por mantener nuestra familia unida.

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Juan Carlos Delgado Ortiz, mi asesor de tesis, por darme la oportunidad de aprender y trabajar con usted. Le agradezco el tiempo, conocimiento y esfuerzos dedicados a mi aprendizaje, este trabajo es el resultado de eso.

A la Dra. Yisa María Ochoa Fuentes y al Dr. Ernesto Cerna Chávez, mis mentores que siempre estuvieron para guiarme y apoyarme, permitiéndome obtener conocimientos y experiencia en el transcurso de mis estudios académicos. Gran parte de mi crecimiento personal y académico es gracias a ustedes.

A todos los maestros, tutores y mentores que se dedicaron educarme, aconsejarme y apoyarme en el transcurso de estos 5 años. Esta tesis representa la culminación y la puesta en práctica de todo los conocimientos aprendidos y experiencias vividas en mi periodo como estudiante.

ÍNDICE GENERAL

1. INTRODUCCIÓN	1
2. OBJETIVOS	4
2.1. Objetivo General	4
2.2. Objetivo Específico	4
3. HIPÓTESIS	4
4. JUSTIFICACIÓN	5
5. REVISIÓN DE LITERATURA	6
5.1. Historia y Origen del Cultivo	6
5.2. Productividad del Cultivo	6
5.2.1. Producción Internacional.....	6
5.2.2. Producción Nacional	7
5.3. Características Botánicas	7
5.3.1. Hábitos de Crecimiento	8
5.4. Taxonomía	9
5.5. Clasificación	9
5.6. Morfología de la Planta de Tomate	9
5.6.1. Raíz.....	9
5.6.2. Tallo.....	10
5.6.3. Hojas.....	10
5.6.4. Flor	10
5.6.4.1. Floración	11
5.6.5. Fruto	11
5.6.6. Semilla.....	12
5.7. Principales Plagas del Tomate	12
5.7.1. Mosquita Blanca.....	12
5.7.2. Trips.....	13
5.7.3. Pulgón.....	14
5.7.4. Araña Roja.....	14
5.7.5. Gusano Soldado.....	15
5.7.6. Gusano del Fruto	16

5.7.7.	Minador de la Hoja.....	17
5.8.	Principales Enfermedades.....	17
5.8.1.	Damping Off.....	17
5.8.2.	Pudrición Radicular.....	18
5.8.3.	Tizón Tardío.....	19
5.8.4.	Tizón Temprano.....	19
5.9.	<i>Bactericera cockerelli</i> y <i>Candidatus Liberibacter solanacearum</i>.....	20
5.9.1.	<i>Bactericera cockerelli</i>	20
5.9.1.1.	Biología y Ciclo de Vida.....	21
5.9.1.2.	Daños.....	21
5.10.	Enfermedades Causadas por <i>B. cockerelli</i>.....	22
5.10.1.	Permanente del Tomate.....	22
5.10.1.1.	<i>Candidatus Liberibacter solanacearum</i>	24
5.10.2.	Amarillamiento del Psílido.....	25
5.11.	Variedades Silvestres del Tomate.....	25
5.12.	Resistencia a Plagas y Enfermedades en Plantas.....	27
5.12.1.	Variedades Silvestres como Fuente de Diversidad Genética.....	29
6.	MATERIALES Y MÉTODOS.....	31
6.1.	Establecimiento del Experimento.....	31
6.1.1.	Producción de la Plántula.....	31
6.1.2.	Inoculación de <i>CaLso</i>	32
6.1.2.1.	Confirmación de <i>CaLso</i> por PCR.....	32
6.1.3.	Variables Evaluadas.....	33
6.1.3.1.	Área Bajo la Curva del Progreso de la Enfermedad.....	33
6.1.3.2.	Análisis Estadístico.....	35
7.	RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	36
7.1.	Progresión de los Síntomas Asociados con la Infección por <i>CaLso</i>.....	36
7.2.	Análisis Estadísticos.....	45
8.	DISCUSIÓN.....	49
9.	CONCLUSIÓN.....	50
10.	BIBLIOGRAFÍA.....	51

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Análisis de varianza del ABCPE de los materiales silvestres de <i>S. lycopersicum</i> var. <i>cerasiforme</i>	47
---	----

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Escala empleada para cuantificar la sintomatología de la enfermedad causada por <i>CaLso</i>	35
Figura 2. Confirmación de <i>CaLso</i> en insectos de <i>B. cockerelli</i> mediante PCR.....	36
Figura 3. Síntomas de la infección de <i>CaLso</i> en las primeras semanas después de la exposición al insecto vector.	37
Figura 4. Síntomas de la infección de <i>CaLso</i> a la sexta semana después de la exposición al insecto vector.	38
Figura 5. Síntomas de la infección de <i>CaLso</i> después de ocho semanas de exposición al insecto vector.	40
Figura 6. Síntomas presentados por la infección de <i>CaLso</i> en el periodo de 9 a 12 semanas después de la exposición al insecto vector.....	41
Figura 7. Síntomas presentados por la infección de <i>CaLso</i> posteriores a las 12 semanas después de la exposición al insecto vector.....	42

ÍNDICE DE GRÁFICOS

Gráfico 1. Área Bajo la Curva del Progreso de la Enfermedad de los materiales silvestres de tomate (<i>S. lycopersicum</i> var. <i>cerasiforme</i>) en el transcurso de 11 semanas.....	45
--	----

RESUMEN

México es el principal país exportador de tomate a nivel mundial, generando importantes divisas. Por este motivo resulta imperativo mantener una alta productividad del cultivo, reduciendo en la medida de lo posible los factores bióticos o abióticos causantes de la disminución en rentabilidad y calidad del producto. El “permanente del tomate” es una enfermedad presente en los cultivares de tomate de varios estados en México, es atribuida a la bacteria *Candidatus Liberibacter solanacearum* (*CaLso*) y puede causar pérdidas de hasta un 60% en los cultivos si no se llevan a cabo un manejo adecuado de la enfermedad o de su vector, el psílido *Bactericera cockerelli* (*B. cockerelli*). Hasta el momento, los principales métodos de control consisten en el uso de productos químicos que implican un gasto económico elevado que reduce la rentabilidad del cultivo. Por este motivo se están estudiando alternativas orientadas al mejoramiento genético de la especie a través del uso de parientes silvestres, que serán aprovechados como fuente de genes de interés agronómico como aquellos útiles para la resistencia a factores causantes de estrés bióticos y abióticos. El presente trabajo consistió en evaluar la patogenicidad de *CaLso* en cuatro variedades de tomate silvestre (*Solanum lycopersicum* var. *cerasiforme*) de los estados de Michoacán (Uruapan y Villanueva), Sinaloa y San Luís Potosí en México. Se evaluó como testigo *S. lycopersicum* var. Rio Grande, una variedad comercial altamente susceptible. Se observó el progreso de la enfermedad en dichas variedades a través del tiempo, posteriormente se analizaron los resultados mediante el modelo estadístico del Área Bajo la Curva del Progreso de la Enfermedad (ABCPE) para determinar el grado de resistencia y tolerancia de los mismos. Los resultados indican que el material proveniente del estado Michoacán (Villanueva) es el único material que cuenta con un grado de resistencia significativo a la infección por *CaLso* en la variedad de tomate silvestre *Solanum lycopersicum* var. *cerasiforme*, tomando en cuenta el ABCPE expresado en las plantas. Por lo que tiene potencial para ser utilizado como fuente de germoplasma resistente a dicha patología.

Palabras Clave: Tomate, Variedades Silvestres, Resistencia Vegetal, *B. cockerelli*, *Candidatus Liberibacter solanacearum*, *Solanum lycopersicum* var. *cerasiforme*, ABCPE.

INTRODUCCIÓN

Una de las hortalizas más importantes para la alimentación humana es el tomate cultivado (*Solanum lycopersicum*) que es consumido en fresco o procesado. Es una planta arbustiva y perenne que es cultivada de forma anual para aprovechar sus frutos. Estos tienen un alto valor nutricional y otros compuestos como antioxidantes y carotenoides que tienen efectos positivos en la salud (Raiola *et al.*, 2015; Canene-Adams *et al.*, 2005).

El cultivo de dicha solanácea está posicionado como el de mayor valor económico a nivel mundial, así mismo es uno de los cultivos cuyos productos y derivados son mayormente comercializados. En los últimos años se han registrado una tendencia en alta tanto del volumen cosechado a nivel mundial, así como del consumo total per cápita. México es el principal proveedor a nivel mundial de tomate con una participación de 25.11% de las exportaciones en el mercado internacional, siendo Estados Unidos el principal importador de dicho producto (SAGARPA, 2017). En nuestro país este cultivo cuenta con un promedio anual de 3.3%, este incremento se debe al aumento en la productividad de los cultivos de tomate por unidad de área, y no por un incremento en la superficie sembrada. La producción de tomate a nivel nacional está concentrada en cinco entidades: Sinaloa, Michoacán, San Luis Potosí, Baja California y Jalisco. Juntas produjeron el 56.3 % del total nacional en 2017 (FIRA, 2017).

Pese a que es una de las especies más cultivadas en el mundo, cuenta con una diversidad genética restringida. Este es uno de los principales motivos por los cuales es un cultivo altamente susceptible al ataque de plagas, enfermedades y estrés abiótico (Délices *et al.*, 2019). La presencia de plagas y enfermedades tienen repercusiones directas sobre el cultivo, ocasionando disminuciones en la productividad, así como la devaluación y dificultades en la comercialización del producto como consecuencia de la reducción en la calidad física del producto. Esto se traduce en pérdidas económicas.

Una de las plagas que ha tomado importancia en distintas regiones de México es el psílido *Bactericera cockerelli* (Hemiptera: Trioizidae), que afecta principalmente a cultivos de

solanáceas (tomate, chile y papa). Causa un daño directo a los cultivos por alimentación, debido a una toxina que se encuentra presente en la saliva del psílido y provoca una apariencia raquílica y clorótica esto se debe a que daña a las células productoras de clorofila en las hojas de la planta en el proceso de alimentación (Ramirez-Gomez *et al.*, 2008). Dicho insecto también puede llegar a ocasionar daños indirectos como vector transmisor de la bacteria patogénica *Candidatus Liberibacter solanacearum* causante de la enfermedad denominada “permanente del tomate” (Bujanos-Muñiz & Ramos-Méndez, 2015). Esta es una de las enfermedades más comunes en los cultivos del tomate y se caracteriza debido a que las plantas presentan un enrollamiento de las hojas inferiores, clorosis en los folíolos apicales junto con una coloración morada de los márgenes, hojas quebradizas, aborto floral y sobrebrotación de las yemas. En general las plantas son achaparradas con hojas amarillas y el tejido vascular en la raíz presenta color café oscuro (Garzón-Tizando *et al.*, 2009).

La susceptibilidad del tomate a plagas y enfermedades obliga a explorar las opciones disponibles para disminuir la incidencia y efectos negativos de las mismas. Una de las opciones más viables es mediante la obtención de plantas con resistencia o tolerancia al ataque dichas plagas y enfermedades (Délices *et al.*, 2019). Los parientes silvestres de los cultivos comerciales como el tomate, son la principal fuente de genes de resistencia vegetal en la agricultura moderna. Dicha resistencia es resultado de su desarrollo y adaptación evolutiva a las condiciones silvestres de su hábitat, que le han conferido múltiples características anatómicas y fisiológicas que les permiten sobrevivir en condiciones climáticas adversas y resistir el constante ataque de patógenos e insectos herbívoros (Eigenbrode *et al.*, 1993).

América posee diversos acervos genéticos considerados como formas silvestres de tomate (*Solanum lycopersicum* L.) que fueron generados durante largos procesos de domesticación y diversificación (Crisanto-Juárez *et al.*, 2010). Entre estas especies silvestres se encuentra el probable ancestro del tomate cultivado, *Solanum lycopersicum* var. *cerasiforme*. Dicha especie se caracteriza por contar con frutos redondos y considerablemente más pequeños que sus parientes comerciales crece en una gran variedad de hábitats desde 0 hasta 3 300 m.s.n.m. Cuenta con un diámetro variable de 1 a 2.5 cm

(Álvarez-Hernández *et al.*, 2009). El tomate silvestre (*Solanum lycopersicum* var. *cerasiforme*) se dispersó desde Ecuador, Bolivia, Perú, y Chile (su supuesto centro de origen) al resto de Sudamérica, Centroamérica y Mesoamérica. En su hábitat natural es silvestre y no existe manipulación alguna por acción del ser humano, crece en una gran variedad de hábitats por lo que es considerada como una especie cosmopolita. Habita zonas con ecosistemas naturales intactos e incluso aquellos que son perturbados por la actividad del hombre tanto ganadera como agrícola, tal es el caso de las milpas o agostaderos. La presencia de esta especie es tolerada en las distintas comunidades e incluso es fomentada (Rodríguez *et al.*, 2009).

A pesar de la importancia para la agricultura moderna y de la relevancia y potencial científico de conocer la resistencia vegetal de las variedades silvestres al ataque de plagas y enfermedades, existe muy poca información documentada respecto a la misma. Con la presente investigación se pretende obtener más información de valor sobre la resistencia de las variedades silvestres de tomate al ataque de patógenos. Esto se llevará a cabo a través de la evaluación de la sintomatología por medio de bioensayos sobre de la infección por *Candidatus Liberibacter solanacearum* en tomate silvestre (*Solanum lycopersicum* var. *cerasiforme*) y, de esta forma, identificar el grado de resistencia y tolerancia de los materiales probados.

OBJETIVOS

2.1. Objetivo General

Evaluar la tolerancia de materiales silvestres de tomate (*Solanum lycopersicum*) a la infección por *Candidatus Liberibacter solanacearum*.

2.2. Objetivo Específico

Llevar a cabo bioensayos con material silvestre de tomate para evaluar la tolerancia ante *Candidatus Liberibacter solanacearum*.

HIPÓTESIS

Al menos uno de los cuatro materiales probados, presentará resistencia a *Candidatus Liberibacter solanacearum*, esto debido a su carácter silvestre.

JUSTIFICACIÓN

El tomate es uno de los cultivos más relevantes a nivel mundial. Para México, su importancia radica en el papel cultural del mismo, así como el hecho de que nuestro país es líder a nivel mundial en exportación siendo una fuente importante de divisas. Por este motivo, mantener una alta productividad resulta imperativo para los agricultores mexicanos, esto implica reducir al máximo los daños ocasionados por plagas y enfermedades en los cultivos (Heuvelink, 2018).

Una de las enfermedades, que puede causar pérdidas de hasta 60% en la producción de las variedades comerciales de tomate en México es el “permanente del tomate” (Garzón, 1984). Es causada por la bacteria *Candidatus Liberibacter solanacearum* (*CaLso*), cuyo vector es el psílido *Bactericera cockerelli* (*B. cockerelli*). La infección reduce considerablemente la calidad del producto, los rendimientos del cultivo, así como su valor comercial. Los principales métodos de control de la enfermedad y su vector se basan en el uso de productos químicos, lo que implica grandes pérdidas económicas en la compra y aplicación de los insumos, reduciendo así la rentabilidad del cultivo. Por este motivo surge la necesidad de investigar y emplear formas alternativas para el control de dicha enfermedad (Gudmestad & Secor, 2007; Greenway & Rondon, 2018; Delgado-Ortiz *et al.*, 2019).

Uno de los principales rasgos de las variedades comerciales de tomate cultivado que las vuelve susceptible al ataque de plagas y enfermedades es que cuentan con una variabilidad genética muy reducida. Dicha característica es resultado de los procesos de domesticación que permitió la obtención de frutos con características organolépticas deseables (Flores-Hernández *et al.*, 2017). Bergougnoux (2014) y Foolad (2007) mencionan que la fuente más importante de diversidad genética para el mejoramiento genético de la especie son los tomates silvestres. Esto se debe en gran parte a que pueden contener genes de resistencia a factores causantes de estrés tanto biótico como abiótico. Dichos genes pueden ser incorporados al genoma de las variedades comerciales reduciendo así la incidencia de plagas y enfermedades, aumentando la productividad y rentabilidad del cultivo.

REVISIÓN DE LITERATURA

5.1. Historia y origen del cultivo

En varios estudios taxonómicos se ha determinado que el género que antiguamente era denominado como *Lycopersicon* se originó en la zona de los Andes, sin embargo, no hay evidencia alguna que compruebe su uso por parte de las culturas antiguas de dicha región. No existe registro alguno de restos del mismo en excavaciones o arte referenciando dicho fruto, además de que no existe palabra para dicho fruto en las lenguas andinas antiguas. Lo más probable es que la planta haya existido de forma silvestre en el área, sin embargo, nunca fue domesticada y por lo tanto no formó parte de la dieta de los locales. El tomate empleado en la actualidad fue una introducción postcolombina proveniente de México, cuando América Hispana se encontraba aún bajo el dominio español (Long, 1995).

5.2. Productividad del cultivo

5.2.1. Producción Internacional

Es uno de los vegetales más importantes producidos en la agricultura comercial ya que se cultiva en una gran variedad de climas que van desde regiones templadas a cálidas en distintas partes del mundo, así mismo es una fuente importante de ingresos económicos ya que es un conocido cultivo de exportación. A nivel mundial existe una superficie total cultivada de alrededor de 5 millones de hectáreas, de las cuales se cosechan alrededor de 171 millones de toneladas de tomate se cosechan anualmente. Casi el 60% de la producción mundial proviene de Asia, el 11.1% de África, el 13.3% de Europa, el 11.3% de África, el 8.7% de América del Norte y el 6.6% de América Central y América del Sur. Los cinco mayores productores de tomate del mundo en 2017 fueron China, India, Estados Unidos, Turquía y Egipto (FAO, 2017).

5.2.2. Producción Nacional

En México el tomate es la hortaliza con mayor valor de producción y es el segundo producto más cultivado después del chile, por estos motivos este fruto es uno de los productos agrícolas que genera más divisas al país. En México la producción de tomate crece en un promedio anual de 3.3%, sin embargo, este incremento se debe al aumento en la productividad del tomate por unidad de superficie, no por un incremento de superficie sembrada. La producción nacional de tomate está concentrada en cinco entidades: Sinaloa, Michoacán, San Luis Potosí, Baja California y Jalisco. Juntas produjeron el 54.1 % del total nacional en 2015. México aporta un 25.11% del total de las exportaciones al mercado internacional de tomate, lo que lo posiciona como el principal proveedor a nivel mundial de dicho producto, siendo Estados Unidos el principal importador del mismo (SAGARPA, 2017).

En el 2016 las exportaciones de tomate mexicano al mercado internacional fueron de 1,748,858 toneladas de tomate fresco con un valor aproximado de 2, 105 millones de dólares en divisas generadas por la comercialización de dicho cultivo. Se estima que en abril del 2019 la superficie sembrada de tomate fue de 27,502 ha. Al final de dicho periodo se obtuvo una cosecha de 979,493 toneladas de tomate, con un rendimiento promedio de 52.563 toneladas por hectárea (SIAP, 2019). En cuanto a las exportaciones de hortalizas de México, el tomate es el de mayor venta ya que se posiciona en primer lugar en ventas y volumen, siendo ampliamente aceptado en los países compradores. El principal mercado de destino de las exportaciones nacionales de tomate es Estados Unidos, nación que importa el 90.1 por ciento de la producción total nacional (SIAP, 2018).

5.3. Características botánicas

El tomate es perteneciente a la familia Solanaceae. Se trata de una dicotiledónea, herbácea perenne, cultivada de forma anual con la finalidad de consumir los frutos. En su hábitat natural es probable que se comporte como una planta anual y es común que muera después de la primera estación de crecimiento debido a las condiciones ambientales adversas como heladas o sequía. Las hojas son generalmente pinnadas por folíolos dispuestos en dos a seis

pares, sésiles, subsésiles o pecioladas. Cuenta con una inflorescencia básica con tres nudos entre cada una, se trata de una cima con ramificación en diferentes patrones. Las flores son típicamente amarillas, las anteras están unidas lateralmente para formar un cono en forma de botella con una punta alargada estéril en el ápice. La polinización juega un papel importante en la evolución de las plantas y en la actualidad ocurre de distintas formas dependiendo del cultivar. El tamaño del fruto, el color y pubescencia son variables, al igual que el tamaño de las semillas. El fruto son bayas generalmente biloculares en las especies silvestres, y bilocular o multiloculares en las variedades cultivadas (Benton-Jones, 2007).

5.3.1. Hábitos de crecimiento

Se llegan a distinguir dos tipos de plantas según su hábito de crecimiento, los determinados y los indeterminados. Las primeras son de tipo arbustivo y de porte bajo, cuentan con una producción precoz y producen frutos durante un periodo de tiempo relativamente corto. Este es caracterizado por la presencia de inflorescencias en el extremo del ápice y son plantas que detienen el crecimiento de los tallos tanto principal como lateral después de un determinado número de inflorescencias que puede ser diferente dependiendo de la variedad, su crecimiento se detiene al aparecer varios racimos florales con la formación de un último racimo apical. Se pueden llegar a cosechas de una hasta tres veces durante el ciclo de cultivo. En cuanto al tipo indeterminado, este puede llegar a alcanzar una altura de dos metros o más ya que cuenta con un crecimiento vegetativo continuo. Su comportamiento generativo comienza alrededor de seis semanas después de la siembra con la producción de flores. Las inflorescencias son laterales. En cuanto a los tallos axilares, en este tipo de planta son de gran desarrollo y se eliminan todos o se dejan algunos según las técnicas culturales. Los tallos de este tipo de planta crecen en un patrón continuo, siendo la yema terminal la que desarrolla el siguiente tallo. Este tipo de plantas suelen ser cultivadas en invernaderos con tutoreo ya que la floración, fructificación y cosecha se extienden por periodos muy largos. La aparición de flores en los racimos y su grado de desarrollo son escalonados: las primeras flores del racimo pueden estar totalmente abiertas, mientras que las últimas aún no se abren. Para la producción mecanizada se prefieren las variedades de tipo determinado, que son bajos o arbustivos (López-Marín, 2017).

5.4. Taxonomía

El tomate cultivado es un miembro del género *Solanum*, este género está conformado por aproximadamente 1 500 especies. Así mismo se encuentra clasificado dentro de la familia Solanaceae, a la cual pertenecen otras plantas cultivadas de importancia agrícola como tabaco, papa, pimientos, chile y berenjena (OECD, 2017). El clado del tomate incluye el tomate cultivado (*Solanum lycopersicum*) y 12 parientes silvestres, todos nativos de Sudamérica. El tomate cultivado se deriva de dos especies de ancestros silvestres, *Solanum pimpinellifolium* y *Solanum cerasiforme*. Estas especies silvestres son útiles para mejorar la resistencia a enfermedades, la mejora del color y los rasgos de calidad deseables en las variedades comerciales (Ranc *et al.*, 2008).

5.5. Clasificación

División: Magnoliophyta

Clase: Magnoliopsida

Subclase: Asteridae

Orden: Solanales

Familia: Solanaceae

Género: *Solanum*

Especie: *lycopersicum*

5.6. Morfología de la planta de tomate

5.6.1. Raíz

La planta del tomate posee una raíz pivotal fuerte. De la raíz principal se forma un sistema denso de raíces laterales fibrosas, con el potencial de alcanzar un radio de hasta 1.5 metros cuando las condiciones del suelo son bien favorables para su desarrollo. De los nudos

inferiores del tallo y ramas principales se pueden desarrollar raíces adventicias (Fornaris, 2007).

5.6.2. Tallo

Tiene una apariencia herbácea y suele ser más delgado en la parte superior y más ancho en la parte inferior, puede llegar a medir de dos a cuatro cm de ancho y es grueso, pubescente, anguloso y de color verde. Del tallo principal se pueden llegar a formar tallos secundarios, racimos florales y del meristemo apical surgen nuevos primordios florales y foliares. Está compuesto de epidermis con pelos glandulares, corteza, cilindro vascular y tejido medular (Escobar & Lee, 2009).

5.6.3. Hojas

Las hojas son pinnadas, compuestas, con un haz de color verde, glanduloso y pubescente; el envés es de color grisáceo y su tamaño depende de las características genéticas de la variedad ya que en tomates más rústicos el tamaño de las mismas suele ser más pequeño. Se encuentran insertadas sobre los diversos nudos de forma alterna. El limbo se puede encontrar seccionado en siete hasta once foliolos peciolados que miden entre 4-60 mm x 3-40 mm, estos pueden presentar bordes dentados y pueden ser lobulados alternos u opuestos. Las hojas se pueden encontrar posicionadas sobre el tallo de manera semirrecta, inclinada u horizontal (López-Marín, 2017).

5.6.4. Flor

Son pubescentes en el lado exterior y generalmente están compuestas de seis lóbulos o sépalos. Cuenta con un diámetro aproximado de 1.5 cm. Cuentan con un cáliz verde y tienen una flor en forma de estrella de corola amarilla con seis pétalos. Usualmente la flor tiene seis estambres cuyas anteras amarillas están unidas para formar un tubo y rodeado por éstas se encuentra el pistilo. Las flores se encuentran agrupadas en estructuras denominadas inflorescencias, generalmente una cima racimosa compuesta de dos a 12 flores perfectas,

aunque en cultivares de frutos pequeños se pueden llegar a presentar hasta 30 flores o más (Fornaris, 2007).

5.6.4.1. *Floración*

Puede ocurrir en un periodo de 20 a 50 días después de la siembra y está dividida en dos etapas principales. La primera de ellas es la etapa microscópica, que abarca desde que inicia el proceso, hasta que emerge del ápice y se libra de la protección de las hojas. La diferenciación floral ocurre en el meristemo apical y cuando la planta tiene de cuatro a cinco hojas bien formadas ocurre el cambio de condición vegetativa a reproductiva. Cuando el meristemo principal se diferencia, una yema vegetativa axilar continúa el crecimiento y retomando dicha condición. Una vez que se crean tres fitómetros en ella, ese meristemo sustituto vuelve a diferenciarse en lo que será la segunda inflorescencia. Cuando ocurre la floración y cuajo de los frutos, dichos órganos se convierten en los principales receptores o sumideros de los fotosintatos producidos por la planta, por lo que ya no se encuentran destinados al crecimiento vegetativo. Por este motivo se debe de alcanzar un nivel apropiado de crecimiento vegetativo antes de que comience la floración de la planta, de esta forma podrá soportar el desarrollo de los frutos (Contreras-Magaña *et al.*, 2013).

5.6.5. Fruto

Puede presentar distintos tamaños dependiendo del cultivar, estos pueden ir desde los dos hasta los 15 cm de diámetro. Es una baya carnosa, dividida en su interior en dos a 18 lóculos o celdas. La superficie de la fruta es lisa o lobulada, y brillante al madurar, aunque cuando es joven puede presentar una vellosidad a su exterior que desaparecerá eventualmente. Tiene una forma globosa o deprimida en uno de los extremos, aunque también se pueden presentar de forma variada. El color que desarrolla la fruta al madurar puede ser muy variado (rosa, anaranjado, amarillo o sin color). El color rojo se debe al pigmento carotenoide licopeno y el color amarillo a otros pigmentos carotenoides. Colores intermedios entre ellos se deben a diferentes proporciones de estos pigmentos en la pulpa en combinación con el color que adquiere la piel de la fruta. Además del cambio en color que ocurre en la fruta al madurar,

ocurren cambios en la composición química que le imparten el sabor y aroma característico (Contreras-Magaña *et al.*, 2013).

5.6.6. Semilla

Se encuentran contenidas dentro del fruto y tienen un tamaño promedio de cinco mm. Son de características variadas según el cultivar, pueden ser ovoides o comprimidas, lisas o muy velludas, y se encuentran rodeadas de una sustancia mucilaginosa. Cada semilla está compuesta por el embrión, el endospermo y la cubierta seminal (Díaz-Pérez & Alfonso-Hernández, 2003). Las semillas en el tomate fisiológicamente maduro se encuentran rodeadas de un material gelatinoso que normalmente llena las celdas de la fruta. En cuanto a su peso, una onza de semilla puede contener de 7,000 a 12,000 semillas (Pérez *et al.*, 2013).

5.7. Principales plagas del tomate

5.7.1. Mosquita Blanca

Trialeurodes vaporariorum y *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae)

Son insectos polívoros cosmopolitas, que cuentan con una amplia variedad de huéspedes por lo que se han convertido en una de las plagas más importantes y perjudiciales para una gran variedad de cultivos. Los adultos tienen una longitud de uno a dos mm de largo, depositan sus huevecillos en el envés de las hojas, los cuales emergerán al cabo de una semana. Las larvas forman una pupa en un periodo dos a cuatro semanas posteriores a la eclosión. La metamorfosis tiene una duración de 1 semana, después de la cual surgirán adultos listos para alimentarse (Muimba-Kankolongo, 2018).

Causan tres tipos de daño a los cultivos: (1) daño directo, ya que las ninfas y adultos presentan un aparato bucal de tipo picador chupador. Al alimentarse, perforan las células del follaje y succionan la savia de los tejidos vegetales, ocasionando daños directos como amarillamiento y debilitamiento de las plantas. Puede haber maduración desuniforme en frutos, causada por

las toxinas presentes en la saliva del insecto; (2) daño indirecto, causado por la melaza rica en azúcares que excretan como desecho de su alimentación. Al caer sobre el haz de las hojas inferiores origina el desarrollo hongos, reduciendo la capacidad fotosintética de la planta y la respiración de la hoja; (3) como vector de virus y bacterias causantes de enfermedades (Head & Savinelli, 2008; SAGARPA, 2015).

5.7.2. Trips

Thrips tabaci y *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera: Thripidae)

Son insectos pequeños que cuentan con dos alas estrechas, con una longitud de 1.5 - 3 mm. Su ciclo de vida incluye los huevecillos que son depositados por las hembras dentro de las hojas, dos estadios ninfales en los que se alimentan activamente; así mismo presentan un estado prepupal y otro pupal durante los cuales no se alimentan y finalmente el adulto (Parella *et al.*, 2003).

Pueden llegar a causar daños directos ocasionados por las picaduras de alimentación de las ninfas y adultos al succionar o raspar el contenido celular de los tejidos, esta acción puede causar necrosamiento y deformación de los órganos atacados. Las áreas de alimentación se cubren prontamente de excretas que tienen la apariencia de puntos negros, si esta se acumula propicia a la aparición de una capa grisácea sobre las hojas lo que ocasiona una disminución en la actividad fotosintética y la respiración de la planta. También existen los daños mecánicos que ocurren cuando la hembra realiza la puesta de los huevecillos, acción que causa lesiones como agallas, punteaduras o abultamientos en el tejido vegetal donde incrusta el huevo. Los daños indirectos son producidos por la transmisión de virus (Solís-Calderón, 2016).

5.7.3. Pulgón

Myzus persicae (Homoptera: Aphididae)

Pueden contar con alas o no, son de tamaño pequeño llegando a alcanzar de 1-10 milímetros de longitud. Los colores que presentan son variados, aunque son principalmente verdes, amarillos o negros. Causan tres tipos de daños: (1) Tanto las ninfas como los adultos se alimentan de la savia de las plantas, introduciendo un estilete que le permite perforar el tejido epidérmico del tallo de las plantas, extraen nutrientes y alteran el balance de las hormonas del crecimiento; (2) Existen también efectos indirectos como consecuencia de la alimentación, los pulgones excretan una secreción azucarada como producto de su digestión, que al depositarse sobre las hojas favorece el desarrollo de mohos, reduciendo la actividad fotosintética y deprecia su valor comercial debido al manchado de frutos; (3) son transmisores de una gran variedad de sustancias tóxicas, también son vectores de virus fitopatógenos. Muchas especies de pulgones han desarrollado una relación simbiótica con hormigas, que no sólo los toleran sobre las plantas, sino que los protegen de sus depredadores, a cambio de la secreción de una melaza, que les sirven de alimento, dificultando el control de esta plaga (Villacide & Masciocchi, 2014).

5.7.4. Araña Roja

Tetranychus urticae (Acariformes: Tetranychidae)

Esta plaga no cuenta con antenas ni con alas como lo hacen los insectos, ya que se trata de un ácaro fitófago, una de las características anatómicas más notorias es que usualmente tienen dos áreas o puntos más oscuros en el cuerpo. Su ciclo de vida consiste de cinco etapas de desarrollo: huevo, larva, protoninfa, deutoninfa y adulto. Los huevecillos son redondos, pequeños (0.14 mm) de color amarillo translúcido en un inicio, aunque pueden llegar a tomar una coloración rojiza con el paso del tiempo. Al eclosionar el huevo, saldrá una larva de seis patas que tomará su color característico con dos manchas oscuras en medio del cuerpo después de alimentarse. Posteriormente la larva se transforma en una protoninfa de ocho

patas y ésta a la vez se convierte en deutoninfa, el último estadio inmaduro. Finalmente, un adulto con ocho patas emerge después del último periodo de crecimiento (Tjosvold & Karlik, 2003).

El ácaro se encuentra generalmente postrado al envés de las hojas, y se alimentan de las plantas con una estructura similar a un estilete con el cual perforan las hojas y otros órganos de los huéspedes. Al realizar la punción las células epidérmicas se rompen liberando el contenido de las mismas que es succionado por las arañas, como consecuencia, las células del mesófilo en el área de alimentación colapsan, creando puntos cloróticos pequeños donde la clorofila ha sido removida. Conforme progresa el daño, las hojas comienzan a lucir un patrón punteado de manchas cloróticas sobre la superficie foliar. La necrosis en el tejido de la planta se hace visible al cabo de varios días de alimentación, por lo que las hojas comienzan a tomar un color amarillo a gris que continuará esparciéndose hasta que estas mueran eventualmente. Los daños pueden ser causados directamente al fruto por alimentación sobre este, o también pueden causar daños indirectos por la secreción de cristales de oxalato de calcio que lucen como puntos amarillos dispersos por la superficie del fruto maduro que reducen el valor del mercado del mismo, aunque solo se encuentren en el exterior y no penetren el fruto. Otra característica se presenta en los cultivos altamente infestados es que tanto los adultos como los estadios inmaduros producen telarañas que se encuentran dispuestas sobre las plantas en las cuales viven los ácaros, si no se controlan pueden llegar a cubrir toda la planta disminuyendo su capacidad fotosintética y causando lesiones en la postura de las plantas por el peso de las telarañas (Brust & Gotoh, 2018).

5.7.5. Gusano soldado

Spodoptera exigua (Lepidoptera: noctuidae)

La forma más invasiva de este insecto son los estadios inmaduros, en específico las larvas que se alimentan de forma gregaria sobre el follaje y los frutos causando la esquelitización de los mismos. Conforme maduran, los daños pueden ser más notorios y centralizados ya que las larvas se vuelven solitarias y se alimentan de un solo lugar en específico, lo que provoca

grandes hoyos irregulares en el follaje. Las larvas son de color verde pálido, lisas, sin espinas con una banda clara lateral a mitad del cuerpo y pasan por 6 instares larvales que duran de 22 a 25 días. Los adultos tienen alas de tres a cuatro cm de largo, sienta las delanteras son de color café grisáceo o rosadas con manchas oscuras y una mancha blanca en la parte media, mientras que las alas traseras son de color claro. Los huevecillos tienen un tiempo de eclosión promedio de dos a cinco días y son ovipositados con una densidad promedio de 50 a 200 en el haz o envés de las hojas, estos a su vez se encuentran cubiertos por escamas de la hembra para la protección de los mismos. El fruto es el órgano de mayor susceptibilidad al daño, especialmente cerca de la madurez del mismo. (CESAVEG, 2005).

5.7.6. Gusano del fruto

Helicoverpa zea (Lepidoptera: Noctuidae)

En tomate las larvas se alimentan en un principio del follaje tierno de las plantas y conforme se desarrollan comienzan a alimentarse y a dañar los frutos en formación. Los estados larvales pueden tardar de 14 a 25 días y se presentan 6 de estos en su ciclo de vida. Las larvas por lo general cuentan con una franja oscura con pináculos que son divididos por una línea clara en el dorso de la larva, el color de la larva es variable. En cuanto a los hábitos alimenticios de estas, los dos primeros instares se alimentan del follaje de la planta para trasladarse al fruto posteriormente. La pupa tiene una duración de 12 a 14 días y tiene un tamaño promedio de 16 mm de largo. Por otro lado, el adulto suele ser una palomilla con una coloración amarilla y con una mancha cerca del centro de las alas trasera de forma circular oscura. Las alas delanteras son más claras que las traseras y cuenta con una franja en el extremo apical. Por otro lado, los huevecillos tienen un tamaño promedio de 0.6 mm y presentan un color cremoso y con estrías, estos son depositados de forma individual en las partes jóvenes de la planta y tarda de dos a cuatro días en eclosionar. De forma general el ciclo de vida tiene una duración de 28 a 30 días a una temperatura promedio de 25°C (CESAVEG, 2004).

5.7.7. Minador de la hoja

Liriomyza spp (Diptera: Agromyzidae)

Se trata de una mosca de tamaño pequeño con un color negro brillante y marcas amarillas sobre el tórax en su forma adulta. Su comportamiento se caracteriza por la formación de galerías en formas de serpentinadas que han dejado las larvas sobre la lámina foliar durante su proceso de alimentación. Entre los principales daños ocasionados por altas poblaciones sin medidas de control de dicha plaga se encuentra la desecación de una gran parte o la totalidad de la lámina foliar. Esto a su vez puede provocar una defoliación parcial o total del cultivo, agravado por la presencia de hongos y bacterias que entran por medio de las galerías. En su estado larval, estos suelen ser de color cremoso a amarillo con un tamaño de alrededor de uno a tres mm, son de forma cilíndrica con la parte anterior aguda con picos y el otro extremo achatado, duran de 7 a 10 días. Las pupas son de color café, de forma cilíndrica y permanecen por debajo de la hoja o en el suelo (CESAVEG, 2014).

5.8. Principales enfermedades

Existen una gran variedad de microorganismos (bacteria, hongos y virus) asociados con el cultivo del tomate; algunos son benéficos mientras que otros son patógenos de la planta de tomate (Kliot *et al.*, 2014).

5.8.1. Damping off

Pythium spp., *Rhizoctonia solani*, *Phytophthora* sp, *Fusarium* sp.

Se trata de una enfermedad común que ataca plántulas de tomate en sus primeras etapas de desarrollo. El daño ocasionado por dicho hongo provoca el ahorcamiento del cuello de la planta y pudrición de la raíz ocasionando marchitamiento y muerte de la misma. Los síntomas comienzan en plantas aisladas que después se extienden en manchones, las plántulas presentan una pudrición acuosa en la zona radicular, a la altura del suelo, y en algunos casos

se puede observar el crecimiento de micelio del hongo. Los síntomas en la raíz aparecen como lesiones de color oscuro o como pudriciones rojizas o marrones. Cuando las plantas presentan heridas o se encuentran en condiciones de estrés suelen ser más susceptibles a esta enfermedad. Las condiciones favorables para que se desarrolle la enfermedad son el exceso de humedad del suelo y terrenos mal nivelados con mal drenaje. Pueden llegar a causar daños del 30 al 50% en plántulas ya establecidas (Millas, 2017).

5.8.2. Pudrición radicular

Fusarium oxysporum

Se trata de un grupo de hongos tienen la capacidad de sobrevivir años en el suelo, por lo que siguen infectando nuevas plantas y tubérculos establecidos en periodos posteriores de cultivo. Por este motivo, una de las fuentes más importantes de inóculo son las semillas infectadas y el suelo. La sintomatología más temprana de dicha enfermedad es un amarillamiento de las hojas basales que culminará con la muerte de las mismas permaneciendo adherida a la planta. Esta sintomatología se mueve progresivamente hacia la parte superior de la planta, aunque también puede ser localizada. Otro síntoma común es la necrosis vascular tanto en las raíces principales como en la base del tallo, dicha sintomatología puede ser percibida con un color marrón al interior del tallo al realizar un corte al mismo. Si los síntomas de la enfermedad no son tratados en un periodo de tiempo adecuado, la planta morirá eventualmente. En cuanto a las condiciones óptimas para la aparición y propagación de dicho hongo, es más propicio a aparecer a temperaturas de entre 15 a 20°C y humedades relativas altas mayores al 70%. *Fusarium* spp. infecta a la planta principalmente por heridas que se ocasionan en el periodo de cosecha, una vez realizada la infección la enfermedad se desarrolla progresivamente ocasionando pudrición y esporulación, propagándose así la enfermedad a un área mayor. (Acuña & Araya, 2017).

5.8.3. Tizón tardío

Phytophthora infestans

Es un hongo que puede afectar a las plantas en cualquier estado de su desarrollo. Los primeros síntomas manifestados son hojas con áreas necróticas que se encuentran rodeadas de un fieltro blanco. Las lesiones que en un principio se encontraban localizadas pueden incrementarse conforme progresa el desarrollo de la enfermedad llegando a tomar toda la hoja, pasando simultáneamente a tallos y frutos. En los tallos que llegan a presentar necrosis, si la enfermedad no es tratada puede llegar a estrangularlo por completo. De igual manera, el fruto puede llegar a mostrar zonas de color marrón oscuro, la característica distintiva de esta enfermedad (Flores *et al.*, 2012).

5.8.4. Tizón Temprano

Alternaria alternata

Es una enfermedad en la que el inóculo puede sobrevivir en los restos de cosecha y en el suelo por lo que puede llegar a manifestarse varias veces en el mismo ciclo de cultivo y es recurrente en futuras cosechas. Su principal modo de dispersión es mediante plántulas que se encuentran infectadas, semillas, viento, agua y herramientas que no fueron utilizadas con la asepsia correcta. La condición óptima para la aparición del hongo es con temperaturas moderadas y con una alta humedad ambiental. En cuanto a sintomatología de la enfermedad, en plántulas, se forman lesiones de tejido muerto al nivel del cuello que terminaran por estrangularlas. Estas mismas lesiones caracterizadas como manchas circulares de color café rodeadas por un borde amarillo, se presentan de igual manera en hojas inferiores e internas. Si no hay un tratamiento óptimo y las condiciones ambientales son las adecuadas, las lesiones presentes aumentarán de tamaño, avanzando por la planta afectando las zonas media y alta de la misma. Las manchas se caracterizan por tener anillos concéntricos de color oscuro y aspecto pulverulento (Flores *et al.*, 2012).

5.9. *Bactericera cockerelli* y *Candidatus Liberibacter solanacearum*

El tomate es un cultivo altamente susceptible al ataque de plagas y enfermedades que pueden llegar a causar grandes pérdidas económicas de no recibir un manejo adecuado. Aunado a esto, los métodos existentes para el control de las mismas se basan en el uso de agroquímicos que aparte de ser altamente dañinos para el medio ambiente, representan un costo extra en la adquisición y aplicación de los insumos. Por este motivo resulta imperativo conocer las principales plagas del cultivo, los daños que ocasionan, su biología y posibles alternativas para su control. Un ejemplo es el psílido *Bactericera cockerelli* o también conocido como paratrioza que afecta a los principales estados productores de tomate del país, este artrópodo no solo representa un peligro debido a su alimentación, sino que es vector de la bacteria *Candidatus Liberibacter solanacearum*. De no llevarse un correcto manejo, la interacción vector-patógeno con el cultivo puede resultar en pérdidas totales de la producción.

5.9.1. *Bactericera cockerelli*

También es conocido como el psílido del tomate/papa. Se trata de una plaga presente en cultivos vegetales de solanáceas principalmente en América. Se puede dispersar a través del viento de un cultivar a otro, por lo que hace que su rango y velocidad de alcance sea elevado, logrando afectar a grandes extensiones de cultivo en periodos muy cortos de tiempo. Dicho psílido cuenta con diferentes haplotipos que son generalmente asociados a distintas regiones geográficas, dichas características han complicado el manejo y control de esta plaga. Así mismo, es ampliamente conocido que *B. cockerelli* está asociado por lo menos a dos desordenes en plantas. El primero de ellos es conocido como el “amarillamiento del psílido” y el segundo es el “permanente de tomate”, “zebra chip” en papa o “vein greening disease” en otras plantas solanáceas. Esta última enfermedad se debe a que *B. cockerelli* es vector de *Candidatus Liberibacter solanacearum*, una bacteria patógena causante de dicha enfermedad. La presencia de estos desordenes también contribuyen a la difícil efectividad del manejo del psílido. A pesar de que existen enemigos naturales depredadores y parasitoides (catarinas, crisopas, avispa parasitoides y chinches) que consumen ninfas y adultos de este psílido, su efectividad es casi nula debido a su carácter generalista y a la presencia de otras enfermedades

como *CaLso*. Por estos motivos, los métodos de control se basan principalmente en el uso candelarizado de insecticidas (Prager & Trumble, 2018; Capinea, 2001).

5.9.1.1. *Biología y ciclo de vida*

Las condiciones óptimas para el desarrollo óptimo de este psílido son los climas cálidos entre 21-27°C. El comportamiento de dicho psílido depende en gran parte de la temperatura, por este motivo, la dispersión de estos se da en base a la temperatura ambiental ya que vuelan en busca de lugares más cálidos cuando las temperaturas comienzan a descender. Una generación se completa en 20-30 días dependiendo de la calidez del ambiente. Los huevos se encuentran generalmente en el envés de la hoja y son ovalados de color amarillo a naranja y eclosionan alrededor de tres-seis días después de su puesta. Las ninfas son de ámbito sedentario durante su desarrollo y prefieren los lugares sombreados y protegidos por lo que se encuentran generalmente al reverso de la hoja. El desarrollo ninfal toma de 12-21 días y tanto las ninfas como adultos producen grandes cantidades de excremento color blanco que se adhiere al follaje y a los frutos, lo que disminuye su valor comercial.

En cuanto a los adultos, suelen ser activos y fácilmente perturbados a comparación de estadios más tempranos como las ninfas. Son pequeños, con una longitud aproximada de 2.5 mm de un color verde a verde oscuro e incluso pueden llegar a tomar coloraciones frises. Cuentan con dos pares de alas transparentes, siendo las frontales considerablemente más largas que las traseras. Tiene antenas largas, de la misma longitud del tórax. Tienen líneas horizontales amarillas de la cabeza al tórax, y dos bandas más gruesas de color blanco en el primer y último segmento abdominal. La longevidad promedio de los adultos es de 25-35 días (Capinera, 2001).

5.9.1.2. *Daños*

Tanto los adultos como las ninfas se alimentan succionando la savia de las plantas, esta acción ocasiona dos tipos de daños en la planta. (1) Daños directos, ocasionados por la alimentación que implica el movimiento de los estiletes para alcanzar el haz vascular y así

hacer succión de la savia. La saliva de los psílidos es toxicogénica, cuando se alimentan, al mismo tiempo inyectan sustancias que dañan las células (toxiníferas) e interfieren con la producción de clorofila, haciendo que las plantas adquieran un aspecto amarillento y raquítrico. Esta enfermedad es conocida como amarillamiento del psílido. (2) Daños indirectos, están relacionados a su función como vector de virus y bacterias que provocarán enfermedades en el tomate. *B. cockerelli* es un conocido vector transmisor de *Candidatus Liberibacter solanacearum*, causante de la ya mencionada enfermedad “permanente del tomate” (Gastelum-Luque *et al.*, 2003).

5.10. Enfermedades causadas por *B. Cockerelli*

Existen dos enfermedades principales relacionadas al psílido *B. cockerelli* en solanáceas. (1) La primera de ellas es la denominada “amarillamiento del psílido” que es causada por una toxina que provoca una disrupción en la regulación hormonal y crecimiento de la planta, ocasionando síntomas como amarillamiento y deformación de las hojas, aborto floral y disrupción del crecimiento. La toxina es producida e inyectada durante la alimentación del insecto. (2) La segunda enfermedad se trata del “permanente del tomate”, esta es causada por la bacteria *CaLso*, cuyo vector de transmisión es *B. cockerelli*. De igual manera, es transmitida durante la alimentación del psílido y causa clorosis, enrollamiento de las hojas, aborto floral y un debilitamiento general de la planta. A continuación, se describe a mayor profundidad cada una de ellas.

5.10.1. Permanente del tomate

Una de las enfermedades más recurrentes en los principales estados productores de tomate en México es el “permanente del tomate”. A pesar de que es una enfermedad que ataca a una amplia variedad de cultivos pertenecientes a las solanáceas como la papa o chile, el tomate es la especie más afectada por dicha enfermedad, dañando por lo menos a un 60% del total de las plantas cultivadas a comparación de un 40% en papa y un 30% en chile (Melgoza-Villagómez *et al.*, 2018).

Se trata de una enfermedad reportada en México por primera vez en el estado de Guanajuato, en el año de 1984. Esta enfermedad llegó a causar daños en el cultivo del tomate de hasta un 60% en su producción total (Garzón-Tiznado, 1984). La transmisión de dicha enfermedad está relacionada con el psílido *B. cockerelli*, que sirve como vector de la bacteria *Candidatus Liberibacter solanacearum* (*CaLso*). El psílido es la forma más común de transmitir la enfermedad, por su facilidad de movimiento y sus hábitos alimenticios (Garzón-Tiznado, 2009). La presencia de esta enfermedad está confirmada en 14 estados de la república mexicana, afectando cultivos de tomate en por lo menos 10 de ellos. Por este motivo resulta importante conocer más información relacionada a dicha enfermedad y su relación con la bacteria *CaLso* (Melgoza-Villagómez *et al.*, 2018).

El psílido adquiere la bacteria de una planta infectada por medio de la alimentación, esto puede ocurrir en un tiempo tan corto como 15 minutos. Una vez infectado, el insecto puede vivir con la bacteria en su sistema ya que es sistémica y circulante, por lo que puede realizar todas sus funciones biológicas, incluso puede transmitirlo a su descendencia sin causar ningún síntoma de enfermedad. Sin embargo, para las plantas es diferente, ya que cuando adquieren *CaLso*, afecta el floema causando clorosis, reducción en la productividad e incluso la muerte. Al alimentarse, conforme cambie de planta, el psílido irá transmitiendo la bacteria a cada una de ellas y comenzarán a mostrar síntomas de la enfermedad en algunos días. *CaLso* puede ser transmitida por un solo psílido en un periodo de 2h, aunque conforme el número de psílicos alimentándose de la planta incrementa, el tiempo requerido para la inoculación disminuye. Las ninfas son menos eficientes que los adultos en transmitir la bacteria (Prager & Trumble, 2018).

La enfermedad se presenta en cualquier etapa de desarrollo del cultivo cuando mientras exista una fuente de inóculo y adultos de *Bactericera cockerelli* infectados por el fitoplasma para transmitirla. El permanente del tomate inicia con una clorosis de los bordes y un enrollamiento de las hojas inferiores que adquieren una estructura quebradiza, con un verde intenso y brillante. Las flores se secan (aborto floral). Las plantas quedan achaparradas, más verdes de lo normal y finalmente se tornan amarillentas, secándose por fungosis en la raíz,

causada por el debilitamiento de la planta y mayor susceptibilidad al ataque de otros patógenos (Garzón-Tiznado *et al.*, 2009; CESAVEG, 2014).

5.10.1.1. *Candidatus Liberibacter solanacearum*

Es una bacteria filamentosa, Gram negativa, que se desarrolla en el floema de las plantas hospederas y en el sistema digestivo del insecto vector. Morfológicamente puede ser redonda con un diámetro promedio entre 0.2 – 0.3 μm , sin sobrepasar los 0.5 μm . Esta bacteria carece de una membrana externa, pero posee una pared de peptidoglicanos apenas visible. Posee tres capas de células sobre la pared de la membrana exterior y en la membrana citoplasmática interna. Su citoplasma es menos denso con respecto a otras bacterias fitopatógenas y con frecuencia muestran plasmólisis (Reveles-Torres *et al.*, 2016).

Esta bacteria es encontrada principalmente en cultivos de solanáceas, siendo más común en papa y tomate. Sin embargo, también se ha encontrado en otras plantas umbelíferas como la zanahoria y apio. Esto indica que existen haplotipos específicos del patógeno que interactúan con diferentes cultivos huéspedes y así mismo, son transportados por diferentes insectos vectores. En la actualidad se conocen 7 haplotipos distintos, siendo el más reciente descubierto en el 2019. Los haplotipos A-B han sido encontrados en cultivos de solanáceas en USA, México, Centro América y Nueva Zelanda, y el vector de estos son diferentes haplotipos del psílido *B. cockerelli* (Munyanza *et al.*, 2007, Swisher *et al.*, 2014). El haplotipo C fue descubierto en cultivos de zanahoria al norte de Europa, específicamente en Suecia, Noruega, Finlandia y Alemania; su vector es el psílido de la zanahoria *Triozza apicalis* (Munyanza *et al.*, 2010). Los haplotipos D-E se han identificado en el Mediterráneo, en lugares como España, las Islas Canarias, Grecia y Marruecos; y están asociados con el vector *Bactericera trigonica*, también conocido como psílido de la zanahoria (Alfaro-Fernández *et al.*, 2012). El haplotipo F fue identificado en el 2019 en Estados Unidos en un cargamento comercial de papa, es el haplotipo de descubrimiento más reciente y por lo mismo, aún no se han determinado sus vectores (Swisher-Grimm & Garczynski, 2019). El haplotipo U se encuentra presente en solanáceas y fue identificado en el norte de Europa, su vector es el psílido *Triozza urticae* (Haapalainen *et al.*, 2018).

5.10.2. Amarillamiento del psílido

Este síndrome es causado por una toxina que es producida e inyectada durante la alimentación del insecto, dicha toxina causa una disrupción en la regulación hormonal del crecimiento de la planta. Los síntomas reportados como consecuencia de una alta infestación de adultos y ninfas de *B. cockerelli* en tomate son: amarillamiento en los brotes terminales, así como en las ramas laterales jóvenes; deformación de las hojas debido a un desarrollo anormal de los folíolos, siendo estos de menor tamaño con una reducción de forma gradual de la base de la hoja al ápice; interrupción en el crecimiento de la planta; aborto frutal y floral; maduración invertida de los frutos, ya que maduraron de la base hacia el ápice. También puede haber presencia de gránulos con apariencia refinada y fumagina en el haz de las hojas, esto como producto de desecho del psílido (Gastelum-Luque *et al.*, 2003).

Las pérdidas por el amarillamiento del psílido pueden llegar a ser de hasta un 20-50% si no existe ningún tipo de tratamiento para el control de estos. Las plantas pueden mostrar una recuperación parcial de los síntomas si los psílicos son retirados a tiempo, de lo contrario las ninfas, que son el estado más perjudicial para las plantas, pueden ocasionar la muerte de este si es que se establecen densamente antes de la floración (Bujanos-Muñiz & Ramos-Méndez, 2015).

5.11. Variedades silvestres del tomate

El tomate (*Solanum lycopersicum* L.) es la hortaliza de mayor importancia económica en todo el planeta y uno de los vegetales más consumidos en el mundo. Presenta una alta diversidad genética, existiendo innumerables variedades con distinto aspecto, color y sabor, además de presentar una demanda que aumenta continuamente y, con ello su producción y comercialización. Las especies silvestres que son emparentadas con el tomate cultivado provienen de una gran variedad de diversos hábitats presentes en Centro y Sur América y han sido utilizadas como fuente de genes para crear variedades que estén adaptadas a distintos factores bióticos y abióticos de todo el mundo (Torres *et al.*, 2017). México es presuntamente la región más probable como lugar de domesticación del tomate y Perú como centro de

diversidad para parientes silvestres. El pariente silvestre que es probablemente el ancestro del tomate cultivado del tomate se cree que es *Solanum lycopersicum* var. *cerasiforme* esto debido a que cuenta con una amplia presencia en América Central y algunas características morfológicas (Bauchet & Causse, 2012).

La zona montañosa de los Andes y la costa del Pacífico de Sudamérica han sido identificadas como la distribución geográfica natural o centro de origen de *Solanum lycopersicum*. Son tres especies las que se encuentran estrechamente relacionadas al tomate cultivado, dichas especies son las especies de fruto rojo *S. pimpinellifolium* y las especies de fruto naranja *S. galapagense* and *S. cheesmaniae* que se encuentran presentes en las islas Galápagos (Menda *et al.*, 2013).

El tomate que originalmente provenía de América del Sur se convirtió en una planta traída a México en la época prehispánica como parte del comercio entre las culturas de la región. Esta práctica de difusión cultural era común durante la época prehispánica, ya que se introdujeron y domesticaron varias plantas útiles en Mesoamérica, desde América del Sur. La fruta silvestre inicial contaba con características diferentes a la actual fruta cultivada, por lo general eran de tamaño pequeño de no más de 2 cm de diámetro con un sabor ácido. El hecho de que tuviera una morfología similar a la del tomate verde (*Physalis*) facilitó su adopción y adaptación por las culturas mexicanas. Desde ese entonces han surgido una gran cantidad de especies y variedades derivadas de la misma con una diversidad de formas, colores, sabores y dimensiones de dicho fruto que fueron empleadas por las diversas culturas indígenas mexicanas. En sí la zona de los Andes junto con México son las regiones que albergan la mayor variabilidad morfológica en el tomate, por este motivo son consideradas como centro de diversificación y domesticación del tomate *S. lycopersicum* (Rick & Holle, 1990).

El proceso de domesticación logró ciertos cambios en el fruto, entre los más importantes se menciona el aumento del tamaño de la fruta, la modificación del sistema reproductivo y la reducción del acervo genético del mismo. El acervo del tomate es muy limitado ya que es una especie que ha estado constantemente bajo el manejo del ser humana, que, al buscar mejores características agrícolas y agradables para el consumo, la han dejado genéticamente

vulnerable. Por este motivo de selección artificial, y la subsecuente disminución de la diversidad genética, existe un alto riesgo de perder la diversidad genética de la fruta original.

Algunas de las características de importancia agrícola del tomate cultivado han sido adaptadas y tomadas de los parientes silvestres del mismo. Por este motivo, las investigaciones y estudios sobre la distribución e información en general de los parientes silvestres son prioridad ya que estos aun cuentan con altos niveles de diversidad genética que pueden ser empleados para la agricultura moderna (Sim *et al.*, 2012).

5.12. Resistencia a plagas y enfermedades en plantas

Diariamente las plantas se enfrentan a una amplia gama de factores ambientales tanto abióticos como la temperatura, disponibilidad de agua e intensidad de luz; como factores bióticos entre los que se encuentran ataques por parte de patógenos, virus, entre otros (Álvarez-Gil, 2015). A consecuencia de esto y como parte del proceso evolutivo, las plantas desarrollaron mecanismos de defensa que les permiten protegerse a dichas adversidades. Por lo general se trata de factores aleloquímicos o biofísicos que vuelven incompatibles las interacciones entre un artrópodo y una planta resistente, resultando así benéfico para esta última (Smith & Clement, 2012).

Existen dos tipos de defensas: (1) directas, son aquellas en las que las interacciones antagónicas ocurren solamente entre la planta y agresor. Algunos ejemplos son las estructuras de las plantas que sirven de obstáculo para la alimentación del artrópodo debido a la dureza del tejido, pubescencia o tricomas; o también los compuestos aleloquímicos que causan efectos antialimentarios, tóxicos o de repelencia sobre los enemigos. El otro tipo de defensa son (2) indirectas, en estas intervienen otros organismos que liberarán a la planta de sus agresores, tal es el caso de parasitoides y depredadores que son atraídos a la planta gracias a compuestos orgánicos volátiles liberados por la planta después de haber sido dañadas por la plaga de artrópodos. La defensa directa es la que más interesa desde el punto de vista de mejora genética de la planta huésped ya que son características que se pueden obtener

mediante la cruce con parientes silvestres (Howe & Jander, 2008; Sabelis, Janssen & Kant, 2001; Kessler & Baldwin, 2002).

La resistencia de las plantas al ataque de herbívoros se debe principalmente a dos factores o efectos que se dan cuando una planta y una plaga interactúan, se trata de la antixenosis y antibiosis. La antixenosis ocurre cuando un artrópodo no se encuentra atraído o no tiene preferencia a una planta, esto se debe a factores biofísicos o aleloquímicos que afectan el comportamiento del artrópodo y ocasiona el rechazo de la planta como huésped. Se dice que planta es resistente ya que cuenta con características como sabor, color u olor que la hace menos preferida por el herbívoro para la alimentación y posterior ovoposición. Por otro lado, la antibiosis se trata de distintos factores que provocan que una planta resistente tenga efectos negativos sobre la supervivencia, desarrollo o fecundidad del artrópodo y puede causar la mortalidad del mismo (Smith & Clement, 2012).

Las plantas tolerantes o resistentes a los insectos cuentan con la habilidad de resistir el ataque de plagas y enfermedades, así como de tolerar el daño causado por estos agentes biológicos. La resistencia en dichas plantas es principalmente de dos tipos: la resistencia inducida, que es activada por factores extrínsecos ya sean bióticos o abióticos; y la segunda es la resistencia constitutiva, que es aquella que siempre se expresa. Ambos tipos de resistencia afectan las poblaciones de herbívoros plagas mediante antixenosis, antibiosis o tolerancia (Rusch *et al.*, 2010; Muimba-Kankolongo, 2018).

Estas plantas son altamente deseadas en la agricultura debido a los beneficios que otorgan como los es la reducción en el uso de insumos químicos para el control de artrópodos plagas. Los parientes silvestres de los cultivos comerciales, son a menudo la fuente principal de resistencia a plagas y enfermedades. Las plantas resistentes son una las estrategias más usadas y recomendadas en el manejo integrado de plagas (Álvarez-Hernández *et al.*, 2009).

5.12.1. Variedades silvestres como fuente de diversidad genética

Las variedades silvestres cuentan con una gran diversidad genética, uno de los principales motivos para dicha diversidad es que han sido objeto de largos procesos de adaptación a un sin número de factores ambientales presentes en los distintos sitios de origen (Flores-Hernández *et al.*, 2017).

Por este motivo, los tomates silvestres son la fuente más importante de diversidad genética que puede emplearse en el mejoramiento genético de la especie, pues en ellos se pueden encontrar genes de resistencia a factores causantes de estrés biótico y abiótico, así genes que aportarán otros atributos de importancia agronómica. Las variedades silvestres son empleadas principalmente con el propósito de conservar y explotar los recursos fitogenéticos en función de la mejora genética de los mismos. Resulta importante conocer información sobre el comportamiento de dichas variedades silvestres ante distintos factores de estrés, para aplicarlos en la mejora genética de las variedades comerciales y así aumentar su productividad (Bergognoux, 2014; Foolad, 2007).

Estudios realizados de injertos en *S. lycopersicum* var. *cerasiforme* (conocido localmente como “tinguaraque”) muestran resultados positivos respecto a la reducción en la incidencia de las principales plagas del tomate entre las que se encuentra el psílido *B. cockerelli*. Existe menor incidencia tanto de adultos como de ninfas en plantas con fruto pequeño, a comparación de aquellas de fruto grande como el testigo comercial Rio Grande. Uno de los posibles mecanismos implicados en la baja incidencia tanto de *B. cockerelli* como de otras plagas como mosca blanca, puede ser la mayor densidad de tricomas en esta variedad silvestre comparada con la de las variedades cultivadas (Álvarez-Hernández *et al.*, 2009).

Estos resultados son confirmados por Cortéz-Madrigal (2010) que de igual manera reportó resistencia por parte de *S. lycopersicum* var. *cerasiforme* a diversos insectos fitófagos entre los que se incluye el psílido *B. cockerelli*, así como *B. tabaci*, minadores del género *Liryomiza* spp. y al complejo de áfidos. La incidencia de estos fue menor en la variedad silvestre comparada con la comercial usada como testigo. Se plantea que el tipo de resistencia

observada es de tipo antixenosis, ya que el insecto se alimenta de la planta cuando no hay alternativas, sin embargo, cuando hay plantas más apetecibles el insecto muestra preferencia por las mismas.

MATERIALES Y MÉTODOS

El presente trabajo de investigación se realizó en la Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro (UAAAN), en la ciudad de Saltillo, Coahuila, México. Los análisis de laboratorio se llevaron a cabo en el Laboratorio de Toxicología del departamento de Parasitología. Las actividades de monitoreo y desarrollo de las unidades experimentales se realizaron en el invernadero del Laboratorio de Toxicología, ubicado en el campo experimental El Bajío en la UAAAN con coordenadas en 25°21'18.6"N 101°02'11.7"O. Es un invernadero capilla (techo dos aguas) de acero, con ventana cenital y cubierta de polietileno blanco.

Se evaluó la tolerancia de materiales silvestres de tomate de la variedad conocida localmente como Tinguaranque (*S. lycopersicum* var. *cerasiforme*) a la infección por *Candidatus Liberibacter solanacearum* (*CaLso*) cuyo vector es el psílido *Bactericera cockerelli*. Se utilizaron materiales procedentes de los estados de Michoacán (Uruapan y Villanueva), Sinaloa y San Luís Potosí (SLP). Así mismo se evaluó como testigo *S. lycopersicum* var. Rio Grande (SLvRG), ya que al tratarse de una variedad comercial es una planta susceptible a *CaLso*. Se establecieron cuatro repeticiones de cada material, formando una unidad experimental de 20 plantas incluyendo al testigo.

6.1. Establecimiento del experimento

6.1.1. Producción de la plántula

Las plántulas se obtuvieron a partir de semillas proporcionadas por el departamento de Parasitología de la Universidad. Se remojaron las semillas en ácido giberélico (GA₃) a una concentración de 500 ppm durante 24 horas con la finalidad de facilitar la germinación del material silvestre, debido a que el porcentaje de germinación de éstos suele ser bajo. Posteriormente se procedió a la siembra en charolas de germinación de unicel, utilizando como sustrato de siembra peat moss-perlita (relación 1:1). El riego de las semillas se realizó diariamente, de forma manual con solución nutritiva Steiner (Steiner, 1961). Las plantas se irrigaron con diferentes porcentajes de la solución Steiner según la etapa fenológica del

cultivo: de la emergencia de la planta al inicio del crecimiento vegetativo se aplicó al 25%, durante el crecimiento vegetativo al 50%, en la floración y crecimiento de frutos al 75%, y durante el llenado de frutos y cosecha la solución nutritiva fue 100%. Una vez germinadas, se esperó a la aparición de las primeras cuatro hojas verdaderas de la planta y a que contara con una altura de 15 a 20 cm para realizar su trasplante a bolsas individuales.

6.1.2. Inoculación de *CaLso*

Posteriormente se llevó a cabo la inoculación con la bacteria *CaLso* por medio del psílido *B. cockerelli* siguiendo la metodología de Garzón-Tiznado *et al.*, (2019). Para la inoculación se tomaron insectos de la colonia perteneciente al Laboratorio de Toxicología, originada a partir de ejemplares previamente colectados en campo. Se colocaron 5 insectos a cada una de las plantas de tomate y se cubrieron con malla o tela tipo tul para evitar el escape de los insectos.

B. cockerelli estuvo en contacto con el hospedero por un periodo de 72 horas para asegurar la infección. Posterior a este periodo, tanto los insectos como los huevecillos fueron removidos manualmente, esto con la finalidad de evitar los daños ocasionados por la alimentación del psílido que pudieran afectar el desarrollo de la planta como la enfermedad conocida como “amarillamiento del psílido”, y así evaluar únicamente el daño ocasionado por la bacteria.

6.1.2.1. *Confirmación de *CaLso* por PCR*

Cuando las plantas comenzaron a mostrar los primeros síntomas de la enfermedad, se procedió a realizar la reacción en cadena de la polimerasa (PCR) de las mismas con la finalidad de confirmar la presencia de *CaLso* en las mismas. Para realizar la identificación molecular de *CaLso* en las muestras, se realizó una extracción de ADN de las plantas por medio de tejido fresco siguiendo el protocolo propuesto por Doyle & Doyle (1990). Los pasos para la extracción del ADN fueron los siguientes:

Se colectó tejido fresco de las plantas (hojas apicales) de las cuales se obtuvieron muestras de alrededor de 1 cm² de cada una, esto para asegurar la uniformidad de las muestras y facilitar el manejo de estas. Se maceraron con un mortero y pistilo el tejido vegetal y se pasó a un tubo Eppendorf al que también se le agregó 500 µL de buffer de extracción (Tris-HCL, pH 8.0 - 100mM; EDTA pH 8.5 - 50 mM; NaCl 50 mM y SDS 2%) y se agitó en un vórtex durante 30 segundos. Posteriormente se agregaron 500 µL de cloroformo/alcohol isoamílico (24:1) y se agitó con ayuda de un vórtex. Se centrifugaron las muestras durante 15 minutos a 12,000 rpm. La fase acuosa fue extraída y colocada en un tubo nuevo al que también se le adicionó un volumen equivalente de isopropanol. Dicho tubo se dejó reposar por 15 minutos en hielo para después centrifugarlo durante 10 minutos a 12,000 rpm. Terminada la centrifugación se desechó el sobrenadante, la pastilla de ADN se dejó secar a temperatura ambiente.

Para identificar la presencia de *CaLso* en el ADN obtenido se utilizaron los primers Lso TX16/23 F (5'- AATTTTAGCAAGTTCTAAGGG-3') y LsoTX 16/23 R (5'- GGTACCTCCCATATCGC-3') (Ravindran *et al.*, 2011). Para el PCR se realizó 1 ciclo de desnaturalización inicial del ADN a una temperatura de 94°C por 5 minutos, seguido a este se realizaron 30 ciclos de desnaturalización a 94°C por 10 segundos, posteriormente se llevaron a cabo 30 ciclos para el alineamiento de los primers a 64°C por 30 segundos, seguido por 30 ciclos de extensión a 72°C por 2 minutos y por último un ciclo de extensión final a 72°C por 5 minutos. La amplificación fue visualizada en un gel de agarosa al 1% mediante electroforesis.

6.1.3. Variables evaluadas

6.1.3.1. *Área Bajo la Curva del Progreso de la Enfermedad*

Para determinar la severidad de la enfermedad en las distintas variedades se empleó el modelo conocido como Área Debajo de la Curva del Progreso de la Enfermedad. Se trata de una herramienta estadística empleada ampliamente en la actualidad para realizar análisis del comportamiento de epidemias en patosistemas agrícolas y así fundamentar la toma de

decisiones con fines de control fitosanitario. El presente método nos permite cuantificar la enfermedad a través de su intensidad, por medio del monitoreo de las variables de incidencia (porción de plantas enfermas con respecto a la población total de plantas monitoreadas) y severidad (grado de enfermedad que presenta la planta monitoreada) a través del tiempo.

Se tomaron registros semanales de forma visual sobre los daños y síntomas que presentaron en la planta y se cuantificaron según las escalas de la sintomatología ante la infección de *CaLso* reportada en la literatura (figura 1) por Beltrán-Beache (2014) y Garzón-Tiznado *et al.*, (2019). Con los datos colectados se llevó a cabo un análisis del progreso de la enfermedad en las plantas por un periodo de ocho semanas de acuerdo con las escalas anteriormente mencionadas. Se calculó el área debajo de la curva del progreso de la enfermedad (ABCPE) con la fórmula propuesta por Shaner y Finney (1977).

$$ABCPE = \sum \frac{Y_i + Y_{i+1}}{2} * (X_{i+1} - X_i)$$

Donde Y_i es la intensidad de la enfermedad según la escala empleada y X_i es el tiempo o periodo de evaluación en días después de la siembra.

0. Planta aparentemente sana.
1. Enroscamiento de las hojas de la parte superior.
2. Enroscamiento y clorosis en el borde de las hojas de la parte superior.
3. Enroscamiento y clorosis en el borde las hojas de toda la planta.
4. La planta se torna de un verde más intenso y presenta aborto de botones florales.
5. Deformación del ápice y retraso en el crecimiento de la planta.
6. Nervaduras y puntas color púrpura en las hojas más jóvenes.
7. Coloraciones púrpura en más del 50% de las hojas superiores.
8. Plantas pequeñas con enroscamiento y clorosis general, con aborto floral y puntas púrpuras.
9. Los folíolos del estrato superior de la planta comienzan a tornarse secas y flexibles de la punta hacia el peciolo de hoja, provocando la muerte descendente de la planta.
10. Planta muerta.

Figura 1. Escala empleada para cuantificar la sintomatología de la enfermedad causada por *CaLso*. Escala UAAAN (Beltrán-Beache, 2014)

6.1.3.2. *Análisis estadístico*

A los datos obtenidos se les aplicó un análisis de varianza, y la comparación de medias se realizó mediante la prueba de Tukey ($p \leq 0.05$) con el programa estadístico del SAS versión 9.1.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

7.1. Desarrollo de síntomas asociados con la infección por *CaLso*

El monitoreo semanal reveló que los primeros síntomas de la infección por *CaLso* se hicieron visibles hasta la cuarta semana después de haber expuesto la planta al insecto vector. Los primeros síntomas se presentaron en la totalidad de las plantas establecidas del material correspondiente a Sinaloa (SIN), San Luis Potosí (SLP) y Villanueva (VVA), mientras que el material de Uruapan (UPN) no mostró síntomas de infección en esta semana. Los materiales afectados mostraron síntomas característicos a los primeros niveles de infección, entre estos se encuentran plantas aparentemente sanas y plantas con ligero amarillamiento en las hojas superiores (Figura 3). Una vez visibles los primeros síntomas en las plantas, se procedió a realizar un análisis mediante PCR para confirmar la presencia de *CaLso* en los materiales (Figura 2).

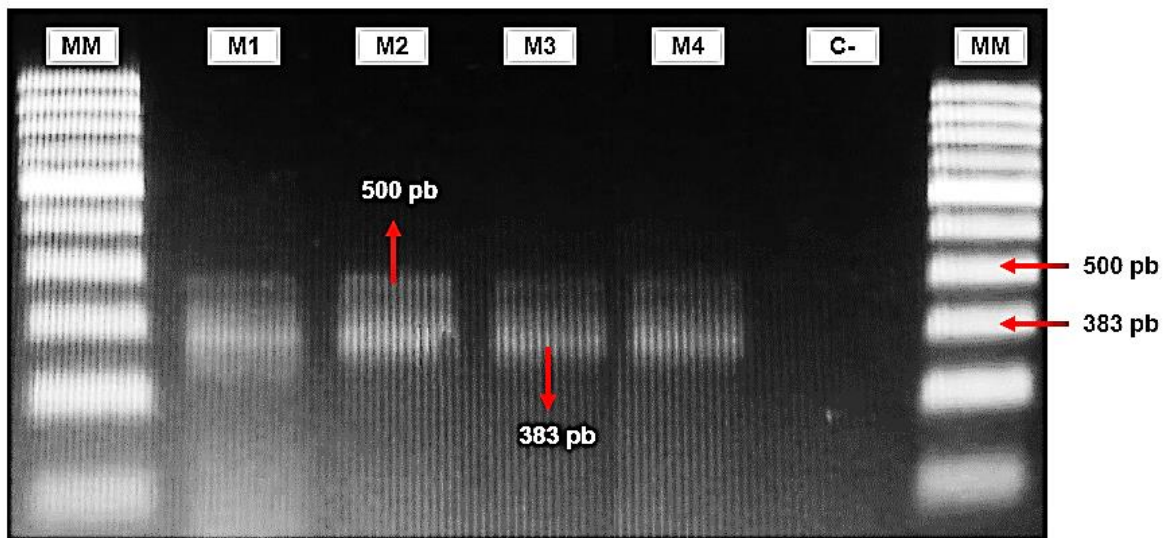


Figura 2. Confirmación de *CaLso* en material silvestre de tomate mediante PCR. Los cebadores Lso Tx 16/23 dieron resultados positivos para el haplotipo A (383 pb) y B (500 pb) en todos los materiales. MM) Marcador Molecular, M1) Material San Luis Potosí, M2) Material Uruapan, M3) Material Sinaloa, M4) Material Villanueva.

Los cambios visibles en las plantas en todos los materiales probados a la cuarta semana fueron enroscamiento de las hojas de la parte superior de la planta y ligera clorosis en el borde de estas, también se encontraron algunas repeticiones aparentemente sanas, sin daños visibles por la infección, dichos síntomas reportados son correspondientes a los citados por Melgoza-Villagómez *et al.*, (2018) y Beltrán-Beache (2014), en el cultivo de tomate.



Figura 3. Síntomas de la infección de *CaLso* en las primeras semanas después de la exposición al insecto vector. A) clorosis ligera en las hojas apicales, B) leve enroscamiento de las hojas, C) clorosis en borde de las hojas.

Para la quinta semana casi el 100% de las plantas presentaban síntomas correspondientes a la infección por *CaLso* con un nivel de severidad muy leve (ligera clorosis - nivel 3 en la escala), incluso algunas repeticiones se presentaron aparentemente sanas y sin sintomatología de la enfermedad. Para el mismo periodo de tiempo, Mendoza-Herrera *et al.*, (2018), reportan una reducción en el tamaño las hojas jóvenes de las plantas junto con una ligera descoloración, así mismo menciona un debilitamiento generalizado de la planta, enroscamiento y clorosis de las hojas medias y basales e incluso reporta presencia de algunas manchas necróticas. Dichos síntomas son más severos que los reportados en el presente experimento ya que para la quinta semana la mayoría de los materiales presentaban presentaba ligera clorosis y algo de enroscamiento tanto en hojas superiores como en el resto

de la planta, mientras que el resto de las plantas se mostraban aparentemente sanas sin síntomas de la enfermedad. La sintomatología fue muy similar a la cuarta semana, no hubo un progreso visible notorio en el progreso de la enfermedad.

Para la sexta semana, las lecturas registradas del material procedente de Villanueva presentaron niveles intermedios de infección con un valor de 4-5 en la escala, expresando cambios morfológicos como clorosis en el borde de las hojas en la totalidad de la planta y un enroscamiento visible de las mismas que comenzó en el ápice y que continuó por el resto de la planta. En los materiales de San Luis Potosí y Sinaloa se mostraron síntomas más invasivos de infección por la enfermedad. Adicionalmente a los cambios mencionados, también se reportan plantas de color verde más intenso, ligera coloración morada en el envés de las hojas y abortos florales en algunas repeticiones (Figura 4). Sin embargo, el material Uruapan fue el que mostró menos cantidad de síntomas de la infección por *CaLso*, los pocos que se llegaron a manifestar en la planta eran de poca severidad (ligera clorosis en el ápice de la planta), incluso algunas repeticiones no presentaron ninguno de los síntomas mencionados (visiblemente sanas).

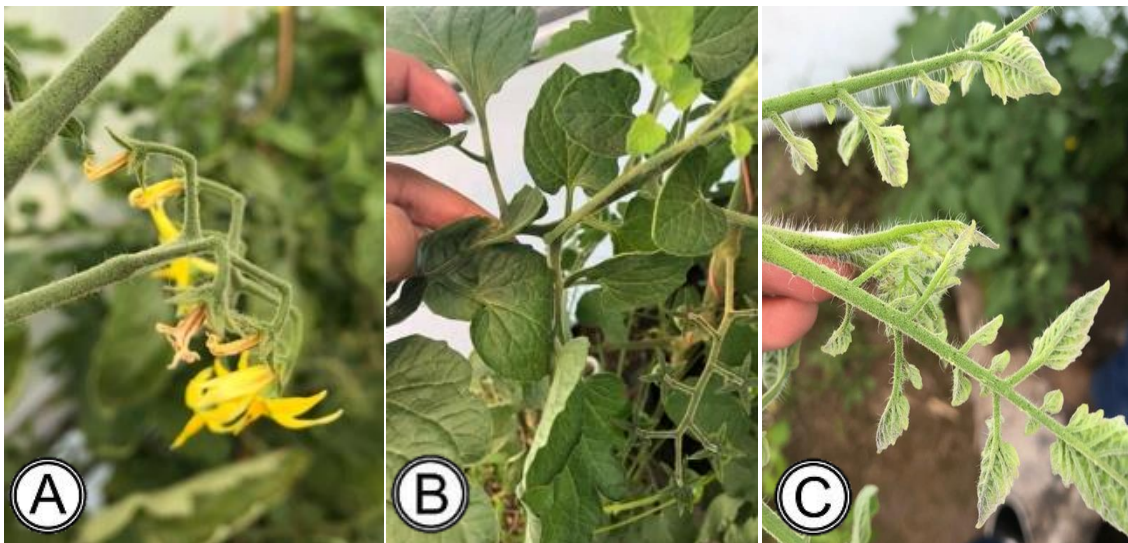


Figura 4. Síntomas de la infección de *CaLso* a la sexta semana después de la exposición al insecto vector. A) aborto floral, B) coloración verde oscuro de la lámina foliar, C) coloración púrpura al envés de las hojas.

Para la octava semana, los síntomas de la enfermedad eran severos, sin embargo, no se presentó el colapso de la planta en ninguna de las repeticiones de los materiales probados. Mendoza-Herrera *et al.*, (2018), reportan la muerte de plantas de variedades comerciales de tomate para la octava semana después de la exposición inicial al insecto vector. Garzón-Tiznado *et al.*, (2019), también reportan la muerte de las plantas de la variedad silvestre *Solanum lycopersicum* var. *cerasiforme* al día 60 después de haber sido inoculadas, dicha variedad es la misma empleada en el presente experimento. Dichos resultados difieren de los obtenidos en el presente ensayo, ya que para dicho periodo de tiempo ninguna de las plantas empleadas presentó tal nivel de daño. En cuanto a los síntomas, si bien eran visibles en la planta, no eran algo moderados y se encontraban en los valores medios de ambas escalas. Por este motivo las lecturas en el presente proyecto continuaron semanalmente, hasta un periodo de 12 semanas. En este periodo de tiempo se pudo mostrar que aún con el tiempo extra de evaluación ninguna de las plantas había muerto o colapsado, aunque los síntomas sí eran visiblemente notorios y eran evidencia del desarrollo de la enfermedad. La discrepancia tan amplia en cuanto al comportamiento y desarrollo de la enfermedad se pudo haber dado debido a una diferencia en el manejo agronómico de la planta, las diferencias en la nutrición de las mismas u otros factores externos a la interacción planta-patógeno.

Para este periodo de tiempo el nivel de severidad más alto alcanzado en las lecturas de los materiales fue correspondiente a un nivel siete en la escala. Entre los síntomas más comunes se encontró un fuerte enroscamiento foliar, coloración verde fuerte en las hojas jóvenes y sobrebrotación de las yemas axilares (figura 5). Si bien dichos síntomas son de mayor severidad que los presentes en las semanas anteriores, estos no ocasionaron un cese total en el crecimiento y desarrollo, o lo equivalente a la muerte de la planta.

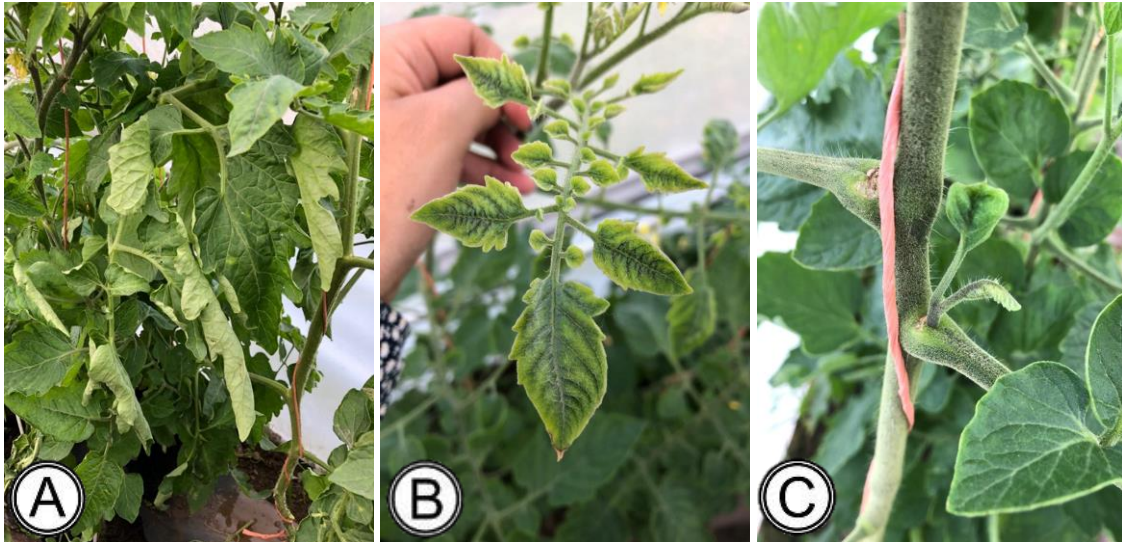


Figura 5. Síntomas de la infección de *CaLso* después de ocho semanas de exposición al insecto vector. A) fuerte enroscamiento de las hojas de toda la planta, B) coloración verde fuerte de las hojas jóvenes, C) sobrebrotación de las yemas axilares.

Dichos síntomas se presentaron en tres de los cuatro materiales (Villanueva, San Luis Potosí y Uruapan). A pesar de presentarse en casi todos los materiales, solo se vieron afectadas una de las cuatro repeticiones de cada material, esta susceptibilidad de una sola planta se debe presuntamente a la variabilidad genética natural que existe entre los individuos de la misma especie y no por una característica general que se presente en la totalidad de los individuos del material, por lo que este nivel de severidad no es representativo de los materiales probados. El resto de las repeticiones de los materiales presentaron síntomas moderados de la enfermedad, siendo un nivel 5 en ambas escalas la sintomatología más común en todas las repeticiones.

Debido a que se superó el tiempo promedio de expectativa de vida reportado en la literatura (Mendoza-Herrera *et al.*, 2018; Garzón-Tiznado *et al.*, 2019) se decidió extender el periodo de monitoreo, continuando así con la lectura semanal de la sintomatología por cuatro semanas extras a las contempladas inicialmente. Sumando así un total de 12 semanas que tuvo de duración el experimento.

El progreso de la enfermedad y su sintomatología no aumentó en severidad de forma drástica en el periodo extendido, más bien se mantuvo constante durante las cuatro semanas. Los síntomas presentados en la mayoría de las repeticiones fueron clorosis media a severa, hojas enroscadas y secas, aborto floral y retraso en el crecimiento de la planta (figura 6). Pese a la severidad de los síntomas, la mayoría de los materiales lograron llegar a la formación del fruto, indicador de que la planta logró continuar con su desarrollo fenológico a pesar de la enfermedad; asegurando la supervivencia de la misma. A pesar de que los síntomas visibles eran algo severos, no hubo el colapso o muerte de ninguna de las repeticiones de los materiales probados al finalizar el periodo de 12 semanas.

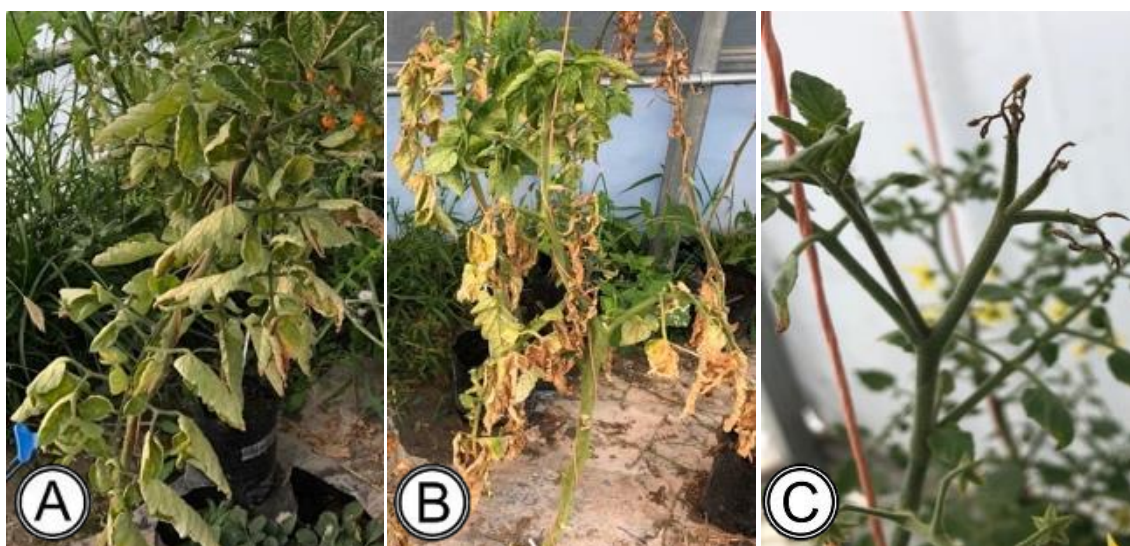


Figura 6. Síntomas presentados por la infección de *CaLso* en el periodo de 9 a 12 semanas después de la exposición al insecto vector. A) clorosis media a severa, B) hojas enroscadas y secas, C) abortos florales.

En observaciones posteriores al tiempo de evaluación establecido, se logró percibir un aumento en la altura de la planta, superando el punto crítico de los daños ocasionados a la misma como consecuencia de la enfermedad. Los nuevos órganos eran visiblemente sanos e incluso hubo presencia de frutos en algunos materiales (Figura 7). Esto puede indicar que la planta superó el punto crítico de enfermedad y logró continuar con un desarrollo parecido al normal. Sin embargo, dichos resultados y suposiciones no fueron comprobados o medidos

en el presente proyecto, por lo que se requerirán investigaciones posteriores para confirmar su veracidad.

En cuanto al crecimiento que se presentó después del punto crítico de la enfermedad, autores como Brodersen *et al.*, (2014) reportan un comportamiento similar con agentes patológicos *Candidatus Liberibacter spp.* en cítricos. A pesar de que el patógeno ha causado un colapso total o parcial del floema de la planta, ocasionando el taponamiento de los tejidos vasculares y por ende una deficiencia en el transporte de nutrientes; se reportan nuevos crecimientos vegetativos de hojas y sobre todo de frutos. Este fue el mismo comportamiento presente en los materiales silvestres empleados en el presente ensayo. A pesar de que dicho comportamiento resulta esperanzador, se establece que la planta colapsará eventualmente debido a los síntomas causados por la enfermedad estableciendo dicho crecimiento como algo temporal.

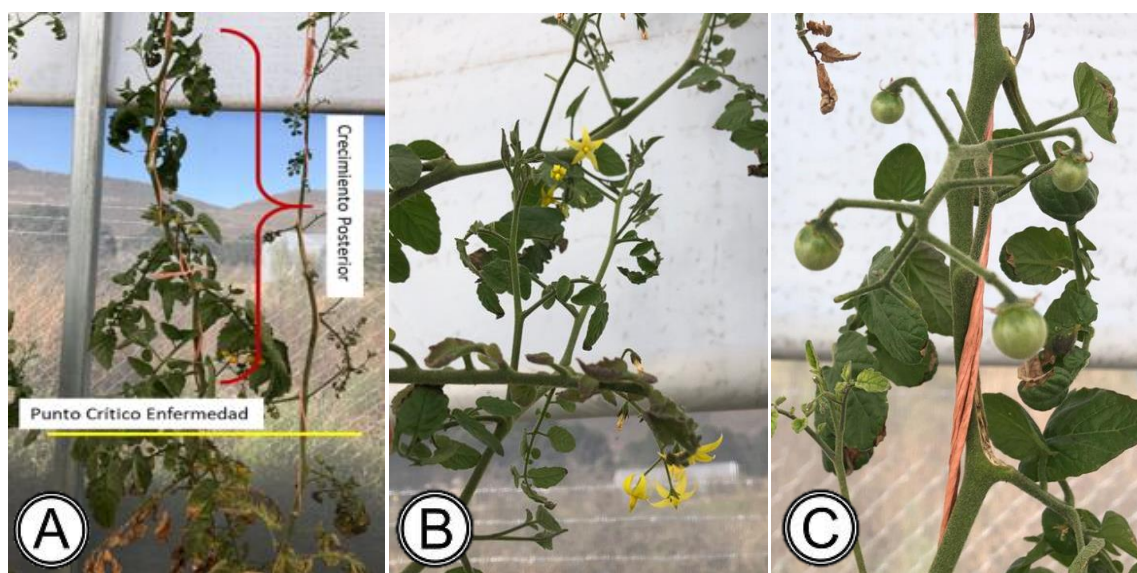


Figura 7. Síntomas presentados por la infección de *CaLso* posteriores a las 12 semanas después de la exposición al insecto vector. A) continuación en el crecimiento de la planta, pasando la parte que evidencia el punto más crítico de la enfermedad, B) floración ocurrida después del periodo crítico, C) frutos formados en el crecimiento posterior a la enfermedad. Uno de los principales motivos por los cuales los cultivares modernos de tomate son altamente susceptibles al ataque de plagas y enfermedades es porque cuentan con una

reducida variabilidad genética como resultado de años de domesticación. Una alternativa para evitar los riesgos y costos implicados en el uso de productos químicos para el manejo de plagas y enfermedades es el desarrollo de genotipos resistentes a estas. Los parientes silvestres de las variedades comerciales de varios cultivos agrícolas, incluido el tomate, son una fuente importante de genes de interés agronómico. Algunos de estos genes de interés otorgan a las plantas características deseables entre las que se incluyen la resistencia a factores bióticos, como lo es el ataque de plagas y enfermedades; así como de factores abióticos cuyo ejemplo más común es tolerancia a la sequía. Estos genes encontrados en variedades silvestres son la base para el mejoramiento genético de las especies comerciales cultivadas (Flores-Hernández *et al.*, 2017).

Hablando más específicamente de los motivos por los que se presume ocurrió dicho retraso en el progreso de la enfermedad, es importante mencionar las interacciones del patógeno con el floema y su translocación en el mismo. La infectividad y eficacia del patógeno va a depender de qué tan rápido pueda moverse entre las células de la planta hasta penetrar el floema, este proceso puede llevar desde una hasta cinco semanas en las que si bien, el patógeno se encuentra dentro de la planta, esta no mostrará sintomatología de la enfermedad en dicho periodo causando un “retraso” de la misma. Para que un patógeno pueda infectar toda la planta de manera sistemática, deben de moverse entre células por el plasmodesmo hacia el tejido vascular a una velocidad promedio de 1mm/día, por lo que le puede tomar hasta cinco días de llegar de la hoja al peciolo. Una vez que entra el floema, la translocación en el mismo se da de manera rápida ya que sigue los patrones de movimiento de carbohidratos de la planta, por lo que llega primero a las hojas nuevas o apicales ya que son estas las que consumen una mayor cantidad de carbohidratos (Levy *et al.*, 2011; Gosalvez-Bernal *et al.*, 2008).

Relacionado a la importancia del papel que juega el floema en esta enfermedad, cabe mencionar que las posibles causas por la que se presenta con dicha sintomatología es debido a que la bacteria ocasiona necrosis en el floema de la planta, así como la formación excesiva de callosa (polisacárido vegetal) que taponan los elementos cribosos y el plasmodesmo en el tejido vegetal. Esto resulta en una interrupción en el transporte de nutrientes a través del

mismo. Este bloqueo impide que el suministro de nutrientes llegue a los órganos “sink” (frutos, semillas, meristemas, entre otros) lo que conduce a cambios anatómicos en la planta como: clorosis debido a la falta de nutrientes, deformación de fruto, enroscamiento de las hojas (consecuencia del colapso de los tubos cribosos por taponamiento), sintomatología característica de la enfermedad del “permanente del tomate” (Koh *et al.*, 2012; Brodersen *et al.*, 2014; Camacho-Tapia *et al.*, 2016).

El segundo posible motivo del retraso de la enfermedad se trata de las rutas metabólicas que se activan de manera natural como parte de defensa de la planta. Entre ellas se encuentran el ácido salicílico, el jasmonato, salicilato y etileno. Todas estas hormonas ayudan a las plantas a protegerse de los daños ocasionados por patógenos y plagas, sin embargo, Casteel *et al.*, (2012) comprobaron que los genes reguladores de dichos metabolitos se veían afectados negativamente cuando las plantas de tomate se encontraban infectadas con altas concentraciones de *CaLso*. Se puede inferir que dichas rutas permanecieron activas hasta etapas avanzadas de la infección, aunque eventualmente se vieron afectadas permitiéndole al patógeno ocasionar daños en la planta.

7.2. Análisis estadísticos

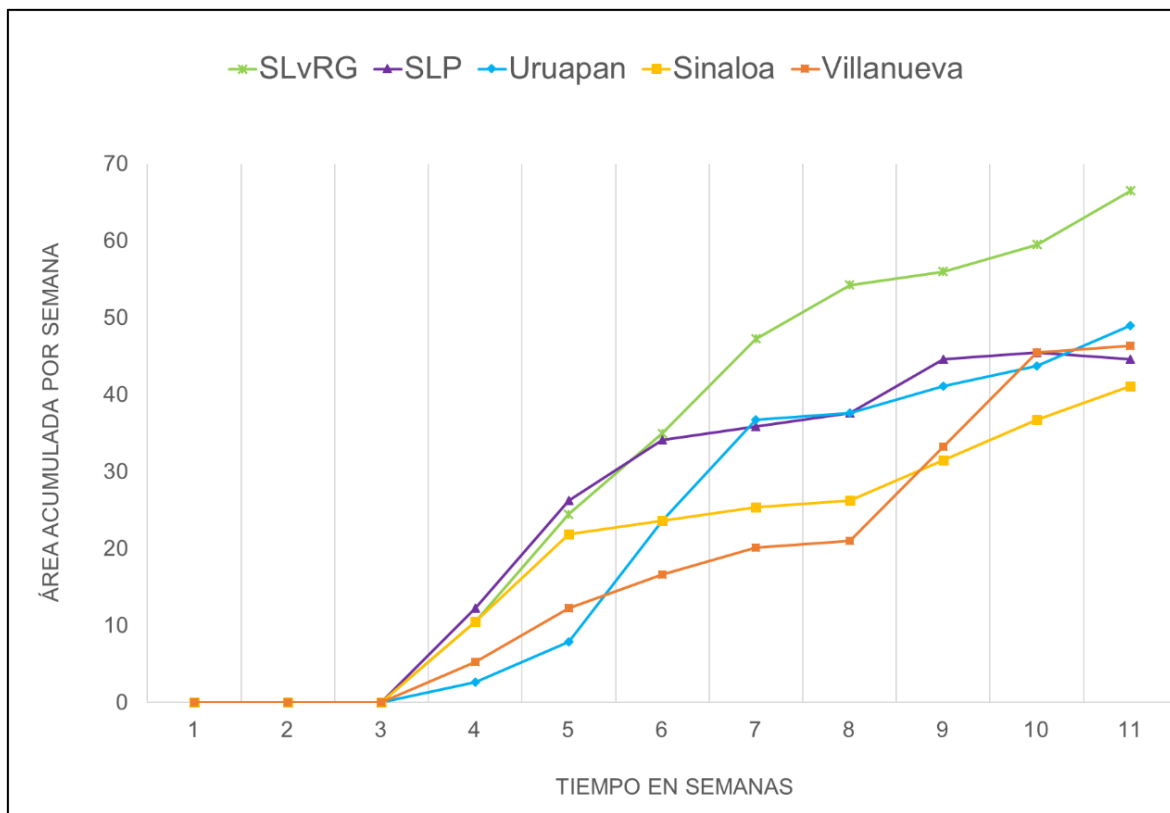


Gráfico 1. Área Bajo la Curva del Progreso de la Enfermedad en material silvestre (*S. lycopersicum* var. *cerasiforme*) y comercial de tomate (*S. lycopersicum* var. Rio Grande) en el transcurso de 11 semanas.

Como se muestra en la gráfica, se puede determinar que el material de SLP presenta un número mayor de unidades de daño acumuladas, es el material que presenta una mayor área bajo la curva que indica el del progreso de la enfermedad en el transcurso de las semanas que duró la evaluación, estos resultados indican que es el material que presenta una menor tolerancia al patógeno. Este material expresó la enfermedad de forma elevada desde la primera semana en que los materiales comenzaron a mostrar síntomas (cuarta semana) y sus valores no bajaron en el transcurso de las 11 semanas. El siguiente material que mostró ser el segundo más susceptible fue el material de Uruapan, que a pesar de que no mostró un progreso muy elevado en las primeras semanas, a partir de la quinta a la sexta, la severidad avanzó de forma considerable, igualando e incluso superando el daño del material de SLP

para las últimas semanas. En cuanto al material de Sinaloa, el progreso de la enfermedad se mantuvo constante y promedio, no avanzó de forma exponencial en el transcurso del tiempo. Por último, el material de Villanueva fue el que mantuvo el progreso de la enfermedad en niveles bajos durante el mayor tiempo posible (ocho semanas), por lo que se considera que es el material con mayor tolerancia al patógeno.

Así mismo, mediante el análisis visual del progreso de la sintomatología de la enfermedad pudimos observar que el material de Villanueva fue de los últimos en mostrar los síntomas de infección, lo que podría indicar que la enfermedad tardó más tiempo en afectar a la planta debido a la resistencia natural de la misma, de igual manera, mostró un lento desarrollo de la infección, presentándose como una planta relativamente sana o con síntomas leves por lo menos hasta la mitad de la duración del presente ensayo. De igual manera fue el material que menos daño obtuvo en base a los porcentajes de las escalas, logrando mantener la enfermedad controlada por un tiempo relativamente largo, sin embargo, la enfermedad avanzó considerablemente en un periodo de una semana hacia el final del ensayo. Se pueden señalar dos posibles motivos por los cuales existe dicho retraso en la expresión de la enfermedad en el material resistente. El primero de ellos es debido a las interacciones del patógeno con el floema, su translocación dentro de este y de la concentración de la bacteria. El segundo motivo se trata de las rutas metabólicas de varias hormonas (ácido salicílico, el jasmonato, salicilato y etileno) que se activan de manera natural como parte de defensa de la planta (Levy *et al.*, 2011; Mas, Vereijssen & Suckling, 2014).

Con los resultados obtenidos del ABCPE, se prosiguió a llevar a cabo análisis de varianza, y la comparación de medias mediante la prueba de Tukey ($p \leq 0.05$) con el programa estadístico del SAS (Tabla 1).

Tabla 1. Comparación de medias del ABCPE de los materiales silvestres de *S. lycopersicum* var. *cerasiforme*

Material	Media ABCPE	Agrupamientos
SLvRG	353.50	A
SLP	280.88	A B
Uruapan	242.38	A B
Sinaloa	217.00	A B
Villanueva	200.38	B

Nota: Las medias que cuenten con la misma letra no son significativamente diferentes.

En base a los valores del ABCPE obtenidos, se puede determinar que el material procedente de San Luis Potosí resultó ser el más susceptible a la infección por *CaLso* entre los probados en el presente ensayo. Mostrando solamente un 20% menos de severidad de la enfermedad que la variedad comercial usada como testigo *S. lycopersicum* var. Río Grande. Los siguientes materiales más susceptibles después de SLP son los correspondientes a Uruapan y Sinaloa, dichos materiales mostraron un 31% y 38% menos severidad de la enfermedad la enfermedad que *S. lycopersicum* var. “Río Grande”. Los resultados obtenidos en el presente ensayo demuestran que según los análisis de varianza sobre el ABCPE expresado en las plantas, el único material que resultó tener un grado de resistencia significativo a la infección por *CaLso* en la variedad de tomate silvestre *Solanum lycopersicum* var. *cerasiforme* fue el proveniente del estado de Michoacán, específicamente de Villanueva. Dicho material mostró un 43% menos de severidad en el progreso de la enfermedad que la variedad comercial usada como testigo. De acuerdo con el análisis no se registró diferencia significativa entre las repeticiones de cada una de las variedades probadas ($Pr > F$ 0.33). Por otro lado, los resultados arrojaron que la diferencia entre los genotipos evaluados era significativa ($Pr > F$ 0.027).

Respecto a los materiales susceptibles (SLP, Uruapan y Sinaloa) Garzón-Tiznado *et al.*, (2019) mostraron resultados similares para el material de Sinaloa. De los 9 ecotipos probados

de dicho estado, ninguno mostró nivel alguno de tolerancia. Lo mismo para el material de Uruapan que resultó ser susceptible en la presente investigación. Ambos materiales presentan altos niveles de infección según la escala empleada y un rápido desarrollo de la enfermedad, estos resultados coinciden con los reportados por los autores mencionados anteriormente.

El éxito o fracaso del progreso de la enfermedad depende de una gran cantidad de factores que son resultado principalmente de la interacción entre el insecto vector (*B. cockerelli*), el patógeno (*CaLso*) y la planta hospedera (*S. lycopersicum* var. *cerasiforme*). Álvarez Hernández *et al.*, (2009) y reportan que la resistencia de los parientes silvestres comienza desde la morfología de la planta, especialmente a la densidad y forma de los tricomas. En el caso específico de la variedad empleada en el presente trabajo, Sánchez-Peña (2006) reporta una alta densidad de tricomas en la misma comparadas con las variedades cultivadas, factor que le confiere resistencia debido a que impiden la alimentación de varias plagas que se alimentan del floema.

Otro ejemplo de la interacción entre vector-patógeno-huésped que interviene significativamente en el proceso de infección/enfermedad es el cambio en los compuestos volátiles producidos por la planta después de ser expuesta al patógeno. Los experimentos realizados por Mas, Vereijssen & Suckling (2014) comprueban que las plantas de tomate sufrieron cambios en la producción de sus compuestos volátiles al ser expuestas a *CaLso*, destacando la producción de 6 terpenos y 2 aldehídos específicos, caracterizando así la respuesta de defensa de la planta ante dicho patógeno. La modificación de dichos compuestos volátiles tuvo un impacto sobre el comportamiento y preferencias alimentarias de *B. cockerelli* ya que los vectores portadores de *CaLso* mostraron preferencia por las plantas no infectadas mientras que los vectores no infecciosos prefirieron plantas huéspedes infectadas. El razonamiento detrás de esto es que los vectores no infectados se sienten atraídos por plantas infectadas ya que estas les permitirán adquirir el patógeno de su floema y así transmitirlo a nuevos hospederos cuando se alimenten.

El potencial de las variedades silvestres de tomate como fuente de genes resistentes ha sido estudiado con anterioridad por varios autores (Sánchez-Peña *et al.*, 2006; Garzón-Tiznado *et*

al., 2020) con distintos métodos entre los que se incluyen ensayos de injertos de plantas silvestres sobre variedades comerciales (Álvarez-Hernández *et al.*, 2009; Cortez-Madrigal, 2010). Una de las variedades silvestres más estudiadas debido a que suele destacar debido sus cualidades resistentes ante el ataque de patógenos es *Solanum habrochaites*. Gracias a estos estudios se sabe cuáles son algunas de las características implicadas en la resistencia de las variedades silvestres de tomate a *B. cockerelli*: (1) las variedades silvestres tienen un efecto reductivo en la tasa de fecundidad y de supervivencia de *B. cockerelli*; (2) la resistencia es poligénica, dándose a entender que es compleja e incluye diferentes y variados mecanismos de defensa; (3) hormonas como el ácido salicílico son esenciales para la defensa basal y por lo tanto la resistencia a *B. cockerelli* (Avila *et al.*, 2019).

Levy y Tamborindeguy (2014) reportan resistencia a la infección de *CaLso* y al ataque por su vector *B. cockerelli*, en el pariente silvestre del tomate conocido como *Solanum habrochaites*, presentando infección en solo el 25% de las plantas después de haber sido expuestas al insecto vector comparado con un 91.7% de plantas infectadas de la especie de tomate cultivado (*S. lycopersicum*). Así mismo encontraron preferencia de *B. cockerelli* por *S. lycopersicum* sobre *Solanum habrochaites*, para su alimentación y ovoposición. Los resultados obtenidos por dichos autores confirman que al igual que con la variedad de tomate utilizada en el presente estudio, otros parientes silvestres del tomate cultivado también son resistentes a la infección por *CaLso* y cuentan con mecanismos de defensa como los mencionados en párrafos anteriores, que le permiten tolerar la infección, así como mecanismos que repelen la alimentación y ovoposición del insecto vector sobre la planta, esto gracias al carácter silvestre de ambos materiales. Entre estos mecanismos se encuentran factores aleloquímicos y biofísicos que actúan como inhibidores, toxiníferos o repelentes que tendrán un efecto de antixenosis o antibiosis sobre los insectos plaga (Smith & Chuang, 2014).

Con los resultados del presente experimento, se considera que el material proveniente del estado Michoacán (Villanueva) es el único material que cuenta con un grado de resistencia significativo a la infección por *CaLso* en la variedad de tomate silvestre *Solanum lycopersicum* var. *cerasiforme*, tomando en cuenta el ABCPE expresado en las plantas.

CONCLUSIÓN

El material proveniente del estado Michoacán (Villanueva) es el único material que cuenta con un grado de resistencia significativo a la infección por *CaLso* en la variedad de tomate silvestre *Solanum lycopersicum* var. *cerasiforme*, tomando en cuenta el ABCPE expresado en las plantas.

No se presentó el colapso o muerte de ninguno de los materiales probados a diferencia de lo reportado en la literatura, en la que se menciona la muerte de materiales silvestres iguales o similares a la empleada en el presente experimento. Este factor es un indicador de que los materiales probados cuentan con algún grado de tolerancia o resistencia a *CaLso*. Aunque esta no haya sido estadísticamente significativa, aún está presente en los materiales silvestres probados ya que no hubo colapso de la planta en comparación con el testigo del cual sí registró la muerte de las repeticiones.

Los resultados obtenidos en el presente ensayo muestran ser prometedores, ya que pueden ser empleados para futuras investigaciones que impliquen el mejoramiento genético de las variedades comerciales susceptibles mediante la integración de estos genotipos en programas de mejoramiento.

BIBLIOGRAFÍA

1. Acuña, I., & Araya, M. (2017). *Ficha 48: Enfermedades de la papa: Pudrición seca o fusariosis*. Chile. Recuperado de http://www.inia.cl/wp-content/uploads/FichasTecnicasSanidadVegetal/Ficha_48_Pudricion_seca_o_fusariosis.pdf
2. Alfaro-Fernández, A., Siverio, F., Cebrián, M. C., Villaescusa, F. J., & Font, M. I. (2012). “*Candidatus Liberibacter solanacearum*” Associated with *Bactericera trigonica*-Affected Carrots in the Canary Islands. *Plant Disease*, 96(4), 581–581. doi:10.1094/pdis-10-11-0878-pdn
3. Álvarez Gil, M. (2015). Resistencia a insectos en tomate (*Solanum* spp.). *Cultivos Tropicales*, 36(2), 100-110.
4. Álvarez-Hernández, J. C., Cortez-Madrigal, H., & García-Ruiz, I. (2009). Exploración y caracterización de poblaciones silvestres de jitomate (*Solanaceae*) en tres regiones de Michoacán, México. *Polibotánica*, (28), 139-159.
5. Álvarez-Hernández, J. C., Cortez-Madrigal, H., Garcia-Ruiz, I., Ceja-Torres, L. F., & Pérez-Domínguez, J. F. (2009). Incidence of pests in grafts of tomato (*Solanum lycopersicum*) on wild relatives. *Revista Colombiana de Entomología*, 35(2), 150-155.
6. Avila, C.A., Marconi, T.G., Vilorio, Z. et al. *Bactericera cockerelli* resistance in the wild tomato *Solanum habrochaites* is polygenic and influenced by the presence of *Candidatus Liberibacter solanacearum*. *Sci Rep* 9, 14031 (2019). <https://doi.org/10.1038/s41598-019-50379-7>
7. Bauchet, G., & Causse, M. (2012). Genetic Diversity in Tomato (*Solanum lycopersicum*) and Its Wild Relatives. *Genetic Diversity in Plants*, 133–162. <https://doi.org/10.5772/33073>
8. Bautista, M. N., Soto, R. L., & Pérez, P. R. (2009). Tópicos Selectos de Estadística Aplicados a la Fitosanidad. *Colegio de Postgraduados. Montecillo, Texcoco, México*.
9. Beltrán-Beache, M. (2014). Inducción de resistencia en tomate (*Solanum lycopersicum* L.) A *Candidatus liberibacter solanacearum*, mediante la aplicación de alcalmidas. Tesis para obtener el grado de Maestro en Ciencias. UAAAN.

10. Benton-Jones, J. (2007). *Tomato Plant Culture. In the Field, Greenhouse, and Home Garden* (2da Edición). Florida, Estados Unidos: CRC Press.
11. Bergougnoux, V. (2014). The history of tomato: From domestication to biopharming. *Biotechnology Advances*, 32(1), 170–189. <https://doi.org/10.1016/j.biotechadv.2013.11.003>
12. Brodersen, C., Narciso, C., Reed, M. and Etxeberria, E. (2014). Phloem production in Huanglongbing-affected citrus trees. *HortScience* 49: 59-64.
13. Brust, G. E., & Gotoh, T. (2018). *Mites. Sustainable Management of Arthropod Pests of Tomato*, 111–130. doi:10.1016/b978-0-12-802441-6.00005-x
14. Bujanos-Muñiz, R., & Ramos-Méndez, C. (2015). *El psílido de la papa y tomate Bactericera (=Paratrioza) cockerelli (Sulc) (Hemiptera: Triozidae): ciclo biológico; la relación con las enfermedades de las plantas y la estrategia del manejo integrado de plagas en la región del OIRSA*. San Salvador, El Salvador: Corporativo Editorial Tauro S.A. de C.V.
15. Camacho-Tapia, M., Rojas-Martínez, R. I., Rebollar-Alviter, Á., Aranda-Ocampo, S., & Suárez-Espinosa, J. (2016). Biological, ecological, epidemiological and management aspects of Candidatus Liberibacter. *Revista Chapingo. Serie horticultura*, 22(1), 5-16.
16. Canene-Adams, K., Campbell, J. K., Zaripheh, S., Jeffery, E. H., & Erdman Jr, J. W. (2005). The tomato as a functional food. *The Journal of nutrition*, 135(5), 1226-1230.
17. Capinera, J. L. (2001). *Order Homoptera—Aphids, Leaf- and Planthoppers, Psyllids and Whiteflies. Handbook of Vegetable Pests*, 279–346. doi:10.1016/b978-012158861-8/50009-0
18. Casteel CL, Hansen AK, Walling LL, Paine TD (2012) Manipulation of plant defense responses by the tomato psyllid (*Bactericera cockerelli*) and its associated endosymbiont Candidatus *Liberibacter psyllae*. *PLoS ONE* 7:e35191. doi:10.1371/ journal.pone.0035191
19. CESAVEG. (2004). *Helicoverpa Zea. Programa de Sanidad Vegetal. Celaya Guanajuato, México*. Recuperado de <http://www.cesaveg.org.mx/new/fichastecnicas/fichatecnicahelicoverpazea.pdf>

20. CESAVEG. (2005). *Spodoptera exigua*. Programa de Sanidad Vegetal. Celaya Guanajuato, México. Recuperado de <http://www.cesaveg.org.mx/html/fichastecnicas/fichatecnicaspodopteraexigua.pdf>
21. CESAVEG. (2014). *Campaña Manejo Fitosanitario del Jitomate Manual de Plagas y Enfermedades en Jitomate*. Recuperado de http://www.cesaveg.org.mx/html/folleto/folleto_11/folleto_jitomate_11.pdf
22. Contreras-Magaña, E., Arroyo-Pozos, H., Ayala-Arreola, J., Sánchez-Del Castillo, F., & Moreno-Pérez, E. (2013). Caracterización Morfológica de la Diferenciación Floral en Tomate (*Solanum lycopersicum* L.). *Revista Chapingo Serie Horticultura*, 19(4), 59–70. <https://doi.org/10.5154/r.rchsh.2012.02.010>
23. Cortez-Madriral, H. (2010). Resistencia a insectos de tomate injertado en parientes silvestres, con énfasis en *Bactericera cockerelli* Sulc.(Hemiptera: Psyllidae). *Bioagro*, 22(1), 11-16.
24. Crisanto-Juárez, A. U., Vera-Guzmán, A. M., Chávez-Servia, J. L., & Carrillo-Rodríguez, J. C. (2010). Calidad de frutos de tomates silvestres (*Lycopersicon esculentum* var. cerasiforme Dunal) de Oaxaca, México. *Revista fitotecnia mexicana*, 33(4), 7-13.
25. Delgado-Ortiz, J. C., Beltrán-Beache, M., Cerna-Chávez, E., Aguirre-Uribe, L. A., Landero-Flores, J., Rodríguez-Pagaza, Y., & Ochoa-Fuentes, Y. M. (2019). *Candidatus* Liberibacter solanacearum patógeno vascular de solanáceas: Diagnóstico y control. *TIP Revista Especializada en Ciencias Químico-Biológicas*, 22, 1-12. <https://doi.org/10.22201/fesz.23958723e.2019.0.177>
26. Délices, G., Leyva Ovalle, O. R., Mota-Vargas, C., Núñez Pastrana, R., Gámez Pastrana, R., Meza, P. A., & Serna-Lagunes, R. (2019). Biogeography of tomato *Solanum lycopersicum* var. cerasiform (Solanaceae) in its center of origin (South America) and domestication (Mexico). *Revista de Biología Tropical*, 67(4), 1023-1036. doi:10.15517/RBT.V67I4.33754
27. Díaz-Pérez, T., & Alfonso Hernández, D. (2003). *Comportamiento de la Germinación de Semillas De Tomate Tratadas con Cloro*. Temas. La Habana, Cuba. Recuperado de <http://www.utm.mx/temas/temas-docs/nota4t19.pdf>

28. Doyle, J. J., & Doyle, J. L. (1990). Isolation of plant DNA from fresh tissue. *Focus*, 12(13), 39-40.
29. Eigenbrode, S. D., Trumble, J. T., & Jones, R. A. (1993). Resistance to beet armyworm, Hemipterans, and *Liriomyza* spp. in *Lycopersicon* accessions. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 118(4), 525-530. <https://doi.org/10.21273/JASHS.118.4.525>
30. Escobar, H., & Lee, R. (2009). *Manual de Producción de Tomate Bajo Invernadero*. Bogotá, Colombia. Recuperado de https://www.utadeo.edu.co/sites/tadeo/files/node/publication/field_attached_file/pdf-manual_produccion_de_tomate_-_pag.-_web-11-15.pdf
31. FAO. (2017). Datos sobre alimentación y agricultura - Producción - Cultivos. FAOSTAT. Fecha de consulta: 16 de octubre 2019, Recuperado de <http://www.fao.org/faostat/es/#data/QC>
32. FIRA. (2017). *Tomate Rojo 2017. Dirección de Investigación y Evaluación Económica y Sectorial. Panorama Agroalimentario*. Recuperado de <https://www.fira.gob.mx/InfEspDtoXML/abrirArchivo.jsp?abreArc=65310>
33. Flores, C., Sebastián, B., & Giorgini, S. (2012). *Guía de Consulta Enfermedades de Tomate*. Argentina. Recuperado de <http://www.manualfitosanitario.com/InfoNews/GuiaConsultaEnfermedadesTomateWeb.pdf>
34. Flores-Hernandez, L. A., Lobato-Ortiz, R., García-Zavala, J. J., Molina-Galan, J. D., Sargerman-Jarquín, D. M., & Velasco-Alvarado, M. D. J. (2017). Tomato wild relatives as a source of germplasm for breeding of the species. *Revista Fitotecnia Mexicana*, 40(1), 83-91.
35. Foolad, M. R. (2007). Genome mapping and molecular breeding of tomato. *International Journal of Plant Genomics*, 2007,1-52. <https://doi.org/10.1155/2007/64358>
36. Fornaris, G. (2007). Conjunto Tecnológico para la Producción de Tomate- Características de la Planta. Universidad de Puerto Rico, *Estación Experimental Agrícola*, 1-6.

37. Garzón, T.J.A. (1984). Enfermedad del "permanente" del jitomate (*Lycopersicon esculentum* Mill.) en Celaya, Gto. XI Congreso Nacional de Fitopatología. San Luis Potosí, SLP. *Resúmenes Sociedad Mexicana de Fitopatología, A.C.* p 138.
38. Garzón-Tiznado, J. A., Cárdenas-Valenzuela, O. G., Bujanos-Muñiz, R., Marín-Jarillo, A., Becerra-Flora, A., Velarde-Felix, S., ... & Martínez-Carrillo, J. L. (2009). Asociación de Hemiptera: Triozidae con la enfermedad permanente del tomate en México. *Agricultura técnica en México*, 35(1), 61-72.
39. Garzón-Tiznado, J. A., López-Orona, C. A., Castro-Espinoza, L., Velarde-Félix, S., Figueroa-Pérez, M. G., & Retes-Manjarrez, J. E. (2019). Resistance to *Candidatus Liberibacter solanacearum* in tomato landraces from Mexico. *BioRxiv*, 605188. <https://doi.org/10.1101/605188>
40. Garzón-Tiznado, J. A., Melgoza-Villagómez, C. M., López-Orona, C. A., Castro-Espinoza, L., Velarde-Félix, S., Figueroa-Pérez, M. G., & Retes-Manjarrez, J. E. (2020). Resistance to *Candidatus Liberibacter solanacearum* haplotype B in tomato landraces from Mexico. *Journal of Phytopathology*. doi:10.1111/jph.12943
41. Gastelum-Luque, R., Godoy-Angulo, T., López-Meza, M., & Medina-López, R. (2003). Manejo del psilido del tomate (*Bactericera (Paratrioza) cockerelli* (Sulc.)). Recuperado de http://sistemanodalsinaloa.gob.mx/archivoscomprobatorios/_15_memoriaextenso/212.pdf
42. Gomez, M. R., Cesar, E. S., Rivera, J. M., Flores, J. R., Salgado, J. H., & Mendez, J. P. (2008). Evaluación de insecticidas alternativos para el control de paratrioza (*Bactericera cockerelli* By L.)(Homoptera: Triozidae) en el cultivo de chile jalapeño (*Capsicum annum* L.). *Revista Chapingo Serie Zonas Áridas*, 7(1), 47-56.
43. Gosalvez-Bernal, B., Genoves, A., Navarro, J. A., Pallas V., and SanchesPina, M. A. 2008. Distribution and pathway for phloem-dependent movement of Melon necrotic spot virus in melon plants. *Mol. Plant Pathol.* 9:447-461.
44. Greenway, G. A., & Rondon, S. (2018). Economic impacts of zebra chip in Idaho, Oregon, and Washington. *American Journal of Potato Research*, 95(4), 362-367.
45. Gudmestad, N.C. & Secor, G.A. (2007). Zebra Chip: A new disease of potato. *Nebraska Potato Eyes*, 19, 1-4. Disponible en línea:

https://www.ndsu.edu/fileadmin/potatopathology/potato_trials/Zebra_Chip_New_Potato_Disease.pdf

46. Haapalainen, M., Wang, J., Latvala, S., Lehtonen, M. T., Pirhonen, M., & Nissinen, A. I. (2018). *Genetic Variation of “Candidatus Liberibacter solanacearum” Haplotype C and Identification of a Novel Haplotype from Trioza urticae and Stinging Nettle. Phytopathology, 108(8), 925–934.* doi:10.1094/phyto-12-17-0410-r
47. Head, G., & Savinelli, C. (2008). *Adapting Insect Resistance Management Programs to Local Needs. Insect Resistance Management, 89–106.* doi:10.1016/b978-012373858-5.50007-1
48. Heuvelink, E. (Ed.) (2018). *Tomatoes*. (2nd ed.) (Crop production science in horticulture series; Vol. 27). CAB International. <https://doi.org/10.1079/9781780641935.0000>
49. Howe, G. A., & Jander, G. (2008). Plant immunity to insect herbivores. *Annu. Rev. Plant Biol., 59*, 41-66.
50. Jenkins, J. A. (1948). The Origin of the Cultivated Tomato. *Economic Botany, 2(4)*, 379–392. <https://doi.org/10.1126/science.ns-1.1.12>
51. Kessler, A., & Baldwin, I. T. (2002). Plant responses to insect herbivory: the emerging molecular analysis. *Annual review of plant biology, 53(1)*, 299-328.
52. Kliot, A., Cilia, M., Czosnek, H., & Ghanim, M. (2014). Implication of the Bacterial Endosymbiont Rickettsia spp. in Interactions of the Whitefly Bemisia tabaci with Tomato yellow leaf curl virus. *Journal of Virology, 88(10)*, 5652–5660. <https://doi.org/10.1128/JVI.00071-14>
53. Koh, E.-J., Zhou, L., Williams, D. S., Park, J., Ding, N., Duan, Y.-P. and Kang, B.-H. (2012). Callose deposition in the phloem plasmodesmata and inhibition of phloem transport in citrus leaves infected with “Candidatus Liberibacter asiaticus”. *Protoplasma 249*: 687-697.
54. Levy, J., & Tamborindegy, C. (2014). Solanum habrochaites, a potential source of resistance against Bactericera cockerelli (Hemiptera: Triozidae) and “Candidatus Liberibacter solanacearum”. *Journal of economic entomology, 107(3)*, 1187-1193. <https://doi.org/10.1603/EC13295>

55. Levy, J., Ravindran, A., Gross, D., Tamborindeguy, C., & Pierson, E. (2011). Translocation of "*Candidatus Liberibacter solanacearum*", the Zebra Chip Pathogen, in Potato and Tomato. *Phytopathology*, 101(11), 1285–1291. doi:10.1094/phyto-04-11-0121
56. Long, J. (1995). De Tomates y Jitomates en el Siglo XVI. *Estudios de Cultura Náhuatl*, 25, 239–252.
57. López-Marín, L. (2017). *Manual técnico del cultivo de tomate Solanum lycopersicum*. INTA. San José, Costa Rica. Recuperado de <http://repositorio.iica.int/bitstream/11324/3143/1/BVE17079148e.pdf>
58. Mas, F., Vereijssen, J., & Suckling, D. M. (2014). Influence of the Pathogen *Candidatus Liberibacter Solanacearum* on Tomato Host Plant Volatiles and Psyllid Vector Settlement. *Journal of Chemical Ecology*, 40(11-12), 1197–1202. doi:10.1007/s10886-014-0518-x
59. Melgoza Villagómez, C. M., León Sicairos, C. D. R., López Valenzuela, J. Á., Hernández Espinal, L. A., Velarde Félix, S., & Garzón Tiznado, J. A. (2018). Presencia de *Candidatus Liberibacter solanacearum* en *Bactericera cockerelli* Sulc asociada con enfermedades en tomate, chile y papa. *Revista mexicana de ciencias agrícolas*, 9(3), 499-509. doi.org/10.29312/remexca.v9i3.267
60. Menda, N., Strickler, S. R., & Mueller, L. A. (2013). Advances in tomato research in the post-genome era. *Plant Biotechnology*, 30(3), 243–256. <https://doi.org/10.5511/plantbiotechnology.13.0904a>
61. Mendoza-Herrera, A., Levy, J., Harrison, K., Yao, J., Ibanez, F., & Tamborindeguy, C. (2018). Infection by *Candidatus Liberibacter solanacearum* haplotypes A and B in *Solanum lycopersicum* 'Moneymaker'. *Plant disease*, 102(10), 2009-2015. <https://doi.org/10.1094/PDIS-12-17-1982-RE>
62. Millas, P. (2017). *Pudrición de la raíz y damping-off en tomate*. Chile. Recuperado de http://www.inia.cl/wp-content/uploads/FichasTecnicasSanidadVegetal/Ficha_72_Pudrición_de_la_raíz_y_damping-off_en_tomate.pdf
63. Muimba-Kankolongo, A. (2018). *Crops Diseases and Pests. Food Crop Production by Smallholder Farmers in Southern Africa*, 23–39. doi:10.1016/b978-0-12-814383-4.00004-9

64. Munyaneza, J. E., Crosslin, J. M., & Upton, J. E. (2007). *Association of Bactericera cockerelli (Homoptera: Psyllidae) with “Zebra Chip,” a New Potato Disease in Southwestern United States and Mexico. Journal of Economic Entomology, 100(3), 656–663. doi:10.1093/jee/100.3.656*
65. Munyaneza, J. E., Fisher, T. W., Sengoda, V. G., Garczynski, S. F., Nissinen, A., & Lemmetty, A. (2010). *Association of “Candidatus Liberibacter solanacearum” With the Psyllid, Trioza apicalis (Hemiptera: Triozidae) in Europe. Journal of Economic Entomology, 103(4), 1060–1070. doi:10.1603/ec10027*
66. OECD. (2017). *Safety Assessment of Transgenic Organisms in the Environment. Tomato (Solanum lycopersicum). OECD Consensus Documents (Vol. 7). Paris: OECD Publishing.*
67. Parrella, M. P., O’Donnell, C., Murphy, B. C., & Casey, C. (2003). *INSECTS AND OTHER ANIMALS | Thrips. Encyclopedia of Rose Science, 437–443. doi:10.1016/b0-12-227620-5/00197-x*
68. Peralta, I. E., Knapp, S., & Spooner, D. M. (2005). New species of wild tomatoes (*Solanum* section *Lycopersicon*: Solanaceae) from Northern Peru. *Systematic Botany, 30(2), 424-434. https://doi.org/10.1600/0363644054223657*
69. Pérez, J., Hurtado, G., Aparicio, V., Argueta, Q., & Larín, M. A. (2013). *Guía Técnica Cultivo de Tomate*. San Salvador, El Salvador. Recuperado de <http://www.centa.gob.sv/docs/guias/hortalizas/Guia Tomate.pdf>
70. Prager, S. M., & Trumble, J. T. (2018). *Psyllids. Sustainable Management of Arthropod Pests of Tomato, 163–181. doi:10.1016/b978-0-12-802441-6.00007-3*
71. Prager, S. M., Vindiola, B., Kund, G. S., Byrne, F. J., & Trumble, J. T. (2013). Considerations for the use of neonicotinoid pesticides in management of *Bactericera cockerelli* (Šulk) (Hemiptera: Triozidae). *Crop Protection, 54, 84-91. DOI: 10.1016/j.cropro.2013.08.001*
72. Raiola, A., Tenore, G. C., Barone, A., Frusciante, L., & Rigano, M. M. (2015). Vitamin E content and composition in tomato fruits: beneficial roles and bio-fortification. *International journal of molecular sciences, 16(12), 29250-29264. https://doi.org/10.3390/ijms161226163*

73. Ranc, N., Muños, S., Santoni, S., & Causse, M. (2008). A clarified position for *Solanum lycopersicum* var. *cerasiforme* in the evolutionary history of tomatoes (solanaceae). *BMC plant biology*, 8(1), 130. <https://doi.org/10.1186/1471-2229-8-130>
74. Reveles-Torres, L. R., Velásquez-Valle, R., Mena.Covarrubias, J., Salas-Muñoz, S., & Mauricio-Castillo, J. A. (2016). *Candidatus Liberibacter solanacearum*: un nuevo fitopatógeno en el cultivo de chile en el norte centro de México (Primera). Ciudad de México, México. Recuperado de <http://www.zacatecas.inifap.gob.mx/publicaciones/LiberibacterSolanacearum.pdf>
75. Rick, C. M., & Holle, M. (1990). Andean lycopersicon esculentum var. cerasiforme: genetic variation and its evolutionary significance. *Economic Botany*, 44(3), 69–78. <https://doi.org/10.1007/BF02860476>
76. Rodríguez, G. E., Vargas, D., Sánchez, J. J., Lépiz, R., Rodríguez, A., Ruiz, J. A., ... & Miranda, R. (2009). Etnobotánica de *Solanum lycopersicum* var. *cerasiforme* en el Occidente de México. *Naturaleza y Desarrollo*, 7(2), 46-59.
77. Rusch, A., Valantin-Morison, M., Sarthou, J.-P., & Roger-Estrade, J. (2010). *Biological Control of Insect Pests in Agroecosystems. Advances in Agronomy*, 219–259. doi:10.1016/b978-0-12-385040-9.00006-2
78. Sabelis, M. W., Janssen, A., & Kant, M. R. (2001). The enemy of my enemy is my ally. *Science*, 291(5511), 2104-2105.
79. SAGARPA (2015). *Manejo Fitosanitario de Mosquita Blanca en Hortalizas*. Ciudad de México, México. Recuperado de http://www.osiap.org.mx/senasica/sites/default/files/PDF_MOSQUITA_BLANCA.pdf
80. SAGARPA. (2017). *Jitomate Mexicano. Planeación Agrícola Nacional 2017-2030*. Recuperado de <https://www.gob.mx/cms/uploads/attachment/file/257077/Potencial-Jitomate.pdf>
81. Sánchez-Peña, P., Oyama, K., Núñez-Farfán, J., Fornoni, J., Hernández-Verdugo, S., Márquez-Guzmán, J., & Garzón-Tiznado, J. A. (2006). Sources of resistance to whitefly (*Bemisia* spp.) in wild populations of *Solanum lycopersicum* var.

- cerasiforme (Dunal) spooner GJ Anderson et RK Jansen in Northwestern Mexico. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 53(4), 711-719.
82. Shaner, G., & Finney, R. E. (1977). The effect of nitrogen fertilization on the expression of slow-mildewing resistance in Knox wheat. *Phytopathology*, 67(8), 1051-1056.
 83. SIAP. (2018). *Atlas Agroalimentario y Pesquero* (1era ed.). Ciudad de México, México.
 84. SIAP. (2019). Avance de Siembras y Cosechas Resumen Nacional por Producto (Tomate). Fecha de consulta: 16 de octubre 2019, Recuperado de http://infosiap.siap.gob.mx:8080/agricola_siap_gobmx/AvanceNacionalSinPrograma.do
 85. Sim, S. C., Van Deynze, A., Stoffel, K., Douches, D. S., Zarka, D., Ganal, M. W., ... Francis, D. M. (2012). High-Density SNP Genotyping of Tomato (*Solanum lycopersicum* L.) Reveals Patterns of Genetic Variation Due to Breeding. *PLoS ONE*, 7(9), 1–18. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0045520>
 86. Smith, C. M. (2011). Plant resistance to arthropods: Molecular and conventional approaches. *The Annual Review of Entomology*, 18(22), 309–328. <https://doi.org/10.1007/1-4020-3702-3>
 87. Smith, C. M., & Chuang, W.-P. (2014). *Plant resistance to aphid feeding: behavioral, physiological, genetic and molecular cues regulate aphid host selection and feeding*. *Pest Management Science*, 70(4), 528–540. doi:10.1002/ps.3689
 88. Smith, C. M., & Clement, S. L. (2012). Molecular bases of plant resistance to arthropods. *Annual review of entomology*, 57, 309-328.
 89. Solís-Calderón, P. (2016). *Plan de Manejo de trips en el cultivo de aguacate*. San José, Costa Rica. Recuperado de <http://repiica.iica.int/docs/B4226e/B4226e.pdf>
 90. Steiner, A. A. (1961). A universal method for preparing nutrient solutions of a certain desired composition. *Plant and soil*, 15(2), 134-154. <https://doi.org/10.1007/BF01347224>
 91. Swisher Grimm, K. D., & Garczynski, S. F. (2018). *Identification of a new haplotype of “Candidatus Liberibacter solanacearum” in Solanum tuberosum*. *Plant Disease*. doi:10.1094/pdis-06-18-0937-re

92. Swisher, K. D., Henne, D. C., & Crosslin, J. M. (2014). *Identification of a Fourth Haplotype of *Bactericera cockerelli* (Hemiptera: Triozidae) in the United States. *Journal of Insect Science*, 14(1). doi:10.1093/jisesa/ieu023*
93. Tjosvold, S. A., & Karlik, J. F. (2003). *INSECTS AND OTHER ANIMALS / Mites. Encyclopedia of Rose Science*, 431–437. doi:10.1016/b0-12-227620-5/00146-4
94. Torres, A., Guzmán, A., Corradini, F., Martínez, J., Allende, M., Abarca, P., ... Sepúlveda, P. (2017). *Manual de cultivo del tomate al aire libre. BOLETÍN INIA N° 11*. Recuperado de <http://www.inia.cl/wp-content/uploads/ManualesdeProduccion/11 Manual Tomate Aire Libre.pdf>
95. Villacide, J., & Masciocchi, M. (2014). *Serie de Divulgación sobre Insectos de Importancia Ecológica, Económica y Sanitaria. Pulgones. Argentina*. Recuperado de https://inta.gob.ar/sites/default/files/script-tmp-inta-boletin_pulgones.pdf