

UNIVERSIDAD PÚBLICA DE EL ALTO
ÁREA DE CIENCIAS AGRÍCOLAS, PECUARIAS
Y RECURSOS NATURALES
CARRERA DE INGENIERÍA AGRONÓMICA



TESIS DE GRADO

IDENTIFICACIÓN DE FUENTES DE RESISTENCIA A FACTORES
BIÓTICOS EN ESPECIES SILVESTRES DE TOMATE (*Solanum*
spp.) POR MARCADORES MOLECULARES

Por:

Carmen Castaya Quispe

EL ALTO – BOLIVIA

Octubre, 2024

UNIVERSIDAD PÚBLICA DE EL ALTO
ÁREA DE CIENCIAS AGRÍCOLAS, PECUARIAS
Y RECURSOS NATURALES
CARRERA DE INGENIERÍA AGRONÓMICA

IDENTIFICACIÓN DE FUENTES DE RESISTENCIA A FACTORES BIÓTICOS EN
ESPECIES SILVESTRES DE TOMATE (*Solanum* spp.) POR MARCADORES
MOLECULARES

*Tesis de Grado presentado
como requisito para optar el Título de
Ingeniera Agrónoma*

Carmen Castaya Quispe

Asesores:

Ing. Gonzalo Quispe Choque

Ing. Felipe Noel Ortuño Castro

Lic. Ing. Félix Marza Mamani

Tribunal Revisor:

Lic. Ing. Félix Wilfredo Rojas

Lic. Ing. Paulino Bruno Condori Ali

Lic. Ing. Reinaldo Quispe Tarqui

Aprobada

Presidente Tribunal Examinador

DEDICATORIA:

A mis padres Valeriana Quispe Zuleta y Angelino Castaya Calderón quienes con gran cariño, empeño y sacrificio han hecho posible que escale un peldaño más en mi vida inculcándome responsabilidad y esmero, para alcanzar mis metas propuestas.

A mis hermanos y demás familiares, que fueron una gratitud por sus consejos y apoyo, los cuales me formaron como persona perseverante.

A aquellas amistades con los que compartí alegrías y tristezas, durante esta etapa de mi vida.

AGRADECIMIENTOS

A la Universidad Pública de El Alto (UPEA), Carrera Ingeniería Agronómica, por permitir mi formación profesional. También, se agradece infinitamente al Proyecto Nacional de Hortalizas (PNH), perteneciente al Instituto Nacional de Innovación Agropecuaria y Forestal (INIAF), por permitirme realizar el trabajo de tesis.

Expresar mi agradecimiento a M. Sc. Ing. Gonzalo Quispe Choque, por su colaboración permanente, asesoramiento, enseñando de manera constante, agradecer la paciencia y la orientación por los grandes aportes con las diferentes correcciones y observaciones muy acertadas en el trabajo de tesis.

Expresar mi agradecimiento a M. Sc. Ing. Felipe Noel Ortuño Castro, por la formación académica y profesional, apoyando con las correcciones, observaciones en la presente tesis de investigación.

Agradezco a Ph. D. Ing. Félix Marza Mamani, por el constante apoyo moral y disciplinario que tuve de su persona, asesorando, corrigiendo y formando.

A mis tribunales, profesionales de calidad, agradecida siempre por su apoyo, en cada etapa de desarrollo de mi documento de investigación, desde el inicio hasta la culminación de la investigación, siempre con paciencia y gran profesionalismo, M. Sc. Ing. Félix Wilfredo Rojas, Ph. D. Ing. Paulino Bruno Condori Ali y M. Sc. Ing. Reinaldo Quispe Tarqui.

A la Lic. Silene Veramendi y M. Sc. Ing. Agr. Abel Turumaya, Técnicos de Biología Molecular, por su invaluable ayuda en el trabajo para determinar los genes de resistencia en las 26 especies silvestres y variedades cultivadas de tomate.

A mis amigos y compañeros a quienes no mencioné, quiero agradecerles por su amistad por estos años de estudio, pienso quedarán marcados en cada uno de nosotros como parte de los mejores recuerdos de nuestras vidas.

Un agradecimiento muy especial a todos los integrantes, del laboratorio Microbiología y Bioinsumos de la Facultad de Ciencias Agrícolas Pecuarias y Forestales, Universidad Mayor de San Simón, por el constante apoyo durante la formación y conclusión exitosa de la tesis.

CONTENIDO

ÍNDICE DE TEMAS.....	i
ÍNDICE DE CUADROS	vi
ÍNDICE DE FIGURAS	viii
ÍNDICE DE ANEXOS	xi
ABREVIATURAS	xii
RESUMEN	xiii
ABSTRACT	xiv

ÍNDICE DE TEMAS

1. INTRODUCCIÓN.....	1
1.1. Antecedentes.....	2
1.2. Planteamiento del problema	3
1.3. Justificación	4
1.4. Objetivos.....	5
1.4.1. Objetivo general.....	5
1.4.2. Objetivos específicos	5
1.5. Hipótesis.....	5
2. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA	6
2.1. Generalidades del cultivo.....	6
2.1.1. Origen y domesticación del tomate	6
2.1.2. Hábitat y distribución de los tomates silvestres	6
2.1.3. Taxonomía del tomate y especies silvestres relacionadas	7
2.1.4. Factores bióticos que afectan al cultivo de tomate	8
2.1.5. Métodos de control de enfermedades	9
2.1.5.1. Control químico	9

2.1.5.2.	Control biológico.....	9
2.1.5.3.	Control genético	10
2.1.6.	Mejora genética y genes de resistencia en el cultivo de tomate	10
2.1.6.1.	Tizón tardío (Ph).....	11
2.1.6.2.	Nematodos spp.	12
2.1.6.3.	Virus de la marchitez manchada del tomate (TSWV)	13
2.1.6.4.	Virus del mosaico del tomate (ToMV).....	14
2.1.7.	Mejora selección y mejora para la resistencia a enfermedades.....	14
2.1.8.	Herramientas para el premejoramiento y mejoramiento genético	15
2.1.9.	Marcadores ligados a la resistencia a Ph, TSWV, ToMV y RKN	16
2.1.9.1.	Genes de resistencia a TSWV de tomate	17
2.1.9.2.	Genes de resistencia a Ph de tomate.....	17
2.1.9.3.	Genes de resistencia a RKN de tomate.....	18
2.1.9.4.	Genes de resistencia a ToMV de tomate.....	18
2.1.10.	Interacción planta patógeno	18
2.1.11.	Tipos de resistencia según su mecanismo de acción.....	19
3.	MATERIALES Y MÉTODOS.....	20
3.1.	Localización.....	20
3.1.1.	Ubicación geográfica.....	20
3.1.2.	Características edafoclimáticas.....	20
3.1.2.1.	Clima.....	20
3.2.	Materiales	21
3.2.1.	Material de estudio.....	21
3.2.2.	Material de laboratorio.....	21
3.2.3.	Material de campo.....	21
3.2.4.	Material genético.....	22

3.3.	Metodología	22
3.3.1.	Fase de implementación del experimento	22
3.3.1.1.	Germinación de semillas	22
3.3.1.2.	Preparación de sustrato	23
3.3.1.3.	Trasplante	23
3.3.1.4.	Extracción de inóculo	23
3.3.1.5.	Inoculación	24
3.3.2.	Fase del manejo del bioensayo	25
3.3.2.1.	Riego	25
3.3.2.2.	Tutorado	25
3.3.2.3.	Poda de formación	25
3.3.2.4.	Control de plagas y enfermedades	26
3.3.2.5.	Extracción de los nódulos y conteo de población de nematodos	26
3.3.3.	Fase de biología molecular	28
3.3.3.1.	Colecta y almacenamiento de material vegetal	28
3.3.3.2.	Molido de muestras con nitrógeno líquido	28
3.3.3.3.	Extracción de ADN genómico	28
3.3.3.4.	Cuantificación de ADN en gel de agarosa al 1 %	30
3.3.3.5.	Aplicación por Reacción de Cadena de la Polimerasa	31
3.4.	Variables de respuesta	32
3.4.1.	Determinación del índice de reproducción de nematodos (DTIRN)	32
3.4.2.	Población de nematodos en suelo (PNS)	32
3.4.3.	Número de nódulos en raíz (NNR)	32
3.4.4.	Peso de nódulos en raíz (PNR)	32
3.4.5.	Población de huevos de nematodos en raíz (PHNR)	33
3.4.6.	Población de nematodos juveniles en raíz (PNJR)	33

3.4.7.	Índice de nodulación (IN)	34
3.4.8.	Longitud de raíz (LR).....	34
3.4.9.	Peso fresco de raíz (PFR).....	34
3.4.10.	Diámetro del tallo inicial y final (DTI y DTF).....	34
3.4.11.	Temperatura foliar (TF)	34
3.4.12.	Temperatura del suelo (TS).....	35
3.4.13.	Humedad del suelo (HS).....	35
3.4.14.	Contenido relativo de clorofila (CRC)	35
3.4.15.	Índice de vegetación de diferencia normalizada (NDVI)	35
3.4.16.	Peso del fruto (PF)	36
3.4.17.	Diámetro ecuatorial del fruto (DEF)	36
3.4.18.	Diámetro polar del fruto (DPF)	37
3.4.19.	Expresiones del gen <i>Mi</i>	37
3.4.20.	Expresión del gen <i>Sw-5</i>	37
3.4.21.	Expresión del gen <i>Ph-3</i>	37
3.4.22.	Expresión del gen <i>Tm-2²</i>	38
3.5.	Diseño experimental	38
3.6.	Análisis de datos.....	38
4.	RESULTADOS Y DISCUSIÓN	40
4.1.	Comportamiento climático.....	40
4.2.	Análisis estadístico descriptivo.....	41
4.2.1.	Diagrama de cajas (boxplot).....	41
4.3.	Análisis de varianza (ANVA) paramétricos.....	42
4.3.1.	Número de nódulos en raíz (NNR)	42
4.3.2.	Peso de nódulos (PN)	44
4.3.3.	Longitud de raíz (LR).....	46

4.3.4.	Contenido relativo de clorofila (CRC)	47
4.3.5.	Temperatura foliar (TF)	49
4.3.6.	Temperatura del suelo (TS).....	50
4.3.7.	Humedad del suelo (HS)	51
4.3.8.	Diámetro del tallo inicial (DTI)	52
4.3.9.	Diámetro del tallo final (DTF).....	53
4.3.10.	Índice de vegetación de diferencia normalizada (NDVI)	55
4.4.	Análisis no paramétrico.....	57
4.4.1.	Determinación del índice de reproducción de nematodos (DTIRN)	57
4.4.2.	Población de nematodos en el suelo (PNS)	59
4.4.3.	Índice de nódulos (IN)	60
4.4.4.	Número de poblaciones de huevos en raíz (NPHR)	62
4.4.5.	Población de nematodos juveniles en raíz (PNJR).....	63
4.4.6.	Peso fresco de raíz (PFR).....	65
4.5.	Análisis de correlación	66
4.5.1.	Análisis de componentes principales.....	67
4.6.	Análisis estadístico de biología molecular	73
4.6.1.	Expresiones del gen <i>Mi</i>	73
4.6.2.	Expresión del gen <i>Sw-5</i>	74
4.6.3.	Expresión del gen <i>Ph-3</i>	76
4.6.4.	Expresión del gen <i>Tm-2²</i>	77
5.	CONCLUSIONES.....	80
6.	RECOMENDACIONES.....	81
7.	REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	82
8.	ANEXOS	100

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1.	Lista de especies del género <i>Solanum</i> y su correspondencia con el género <i>Lycopersicon</i> (Peralta <i>et al.</i> , 2008).....	8
Cuadro 2.	Lista de principales genes de resistencia en genero <i>Solanum</i> a diversos patógenos y las especies donde han sido identificados (Soler y Viñals, 2004 y Nuez <i>et al.</i> , 2004).....	11
Cuadro 3.	Descripción de las 26 especies silvestres y variedades cultivadas de tomate. 22	
Cuadro 4.	Reactivos para Solución de Extracción de ADN: CTAB2X.	29
Cuadro 5.	Preparación de gel de agarosa (cuantificación de ADN y Productos PCR). ..	30
Cuadro 6.	Genes de resistencia a virus de la marchitez manchado del tomate, <i>Phytophthora infestans</i> , virus mosaico del tomate y <i>Meloidogyne</i> spp. en tomate (<i>Solanum</i> spp.) y marcadores genéticos moleculares asociados.	31
Cuadro 7.	Escala para calificar el índice de nodulación de <i>Nacobbus aberrans</i> a través del número de agallas en las raíces.	37
Cuadro 8.	Análisis de varianza para la variable número de nódulos en raíz (NNR) en 26 especies silvestres y variedades cultivadas de tomate, evaluadas durante la campaña agrícola 2022 – 2023.....	43
Cuadro 9.	Análisis de varianza para la variable peso de nódulos (PN) en 26 especies silvestres y variedades cultivadas de tomate, evaluadas durante la campaña agrícola 2022 – 2023.....	44
Cuadro 10.	Análisis de varianza para la variable longitud de raíz (LR) en 26 especies silvestres y variedades cultivadas de tomate, evaluadas durante la campaña agrícola 2022 – 2023.....	46
Cuadro 11.	Análisis de varianza para la variable contenido relativo de clorofila (CRC) en 26 especies silvestres y variedades cultivadas de tomate, evaluados durante la campaña agrícola 2022 – 2023.....	47
Cuadro 12.	Análisis de varianza para la variable temperatura foliar (TF) en 26 especies silvestres y variedades cultivadas de tomate, evaluadas durante la campaña agrícola 2022 – 2023.....	49

Cuadro 13.	Análisis de varianza para la variable temperatura suelo (TS) en 26 especies silvestres y variedades cultivadas de tomate, evaluadas durante la campaña agrícola 2022 – 2023.....	50
Cuadro 14.	Análisis de varianza para la variable humedad del suelo (HS) en 26 especies silvestres y variedades cultivadas de tomate, evaluadas durante la campaña agrícola 2022 - 2023.....	51
Cuadro 15.	Análisis de varianza para la variable diámetro del tallo inicial (DTI) en 26 especies silvestres y variedades cultivadas de tomate, evaluadas durante la campaña agrícola 2022 – 2023.....	52
Cuadro 16.	Análisis de varianza para la variable diámetro del tallo final (DTF) en 26 especies silvestres y variedades cultivadas de tomate, evaluadas durante la campaña agrícola 2022 – 2023.....	54
Cuadro 17.	Análisis de varianza para la variable Índice de vegetación de diferencia normalizada (NDVI) en 26 especies silvestres y variedades cultivadas de tomate, evaluadas durante la campaña agrícola 2022 – 2023.	55
Cuadro 18.	Valores propios y correlación asociada a los tres primeros componentes principales de 26 especies silvestres y variedades cultivadas de tomate, evaluadas durante la campaña agrícola 2022 – 2023.	70

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Ubicación del Centro Nacional de Producción de Semillas de Hortalizas (CNPSH).....	20
Figura 2. Fase de implementación del bioensayo: a) germinación de semillas, b) preparación de sustrato, c) trasplante, d) y e) extracción de inóculo, y f) inoculación. 24	
Figura 3. Manejo del bioensayo: a) tutorado, b) control de plagas y enfermedades, c) extracción de nódulos y d) conteo de población de nematodos.	27
Figura 4. Biología molecular: a) colecta y almacenamiento de material vegetal, b) molido de muestras con nitrógeno líquido, c) extracción de ADN genómico, d) cuantificación de ADN en gel de agarosa al 1 %, y e) aplicación por reacción de cadena de la polimerasa.	31
Figura 5. Evaluación de variables de respuesta: a) población de nematodos en suelo, b) número de nódulos en raíz, y c) peso de nódulos.	33
Figura 6. Evaluación de variables: a) longitud de raíz, b) peso fresco de raíz, c) diámetro del tallo, d) temperatura foliar, e) temperatura del suelo y humedad del suelo, y f) contenido relativo de clorofila.....	36
Figura 7. Temperaturas registradas durante la campaña agrícola 2022 – 2023. (Fuente: Reporte climático de CNPSH).....	40
Figura 8. Diagrama de cajas (boxplot) para: a) determinación de índice de reproducción, número de población en suelo y peso de nódulos, b) número de nódulos en raíz, número de población de huevos en raíz, peso fresco de raíz evaluadas durante la campaña agrícola 2022 – 2023.....	42
Figura 9. Comparación de Duncan para la variable número de nódulos en raíz (NNR) en 26 especies silvestres y variedades cultivadas de tomate, evaluadas durante la campaña agrícola 2022 – 2023.....	43
Figura 10. Comparación de medias de Duncan para la variable peso de nódulos (PN) en 26 especies silvestres y variedades cultivadas de tomate, evaluadas durante la campaña agrícola 2022 – 2023.....	45

Figura 11.	Comparación de medias de Duncan para la variable contenido relativo de clorofila (CRC) en 26 especies silvestres y variedades cultivadas de tomate, evaluadas durante la campaña agrícola 2022 – 2023.	48
Figura 12.	Comparación de medias de Duncan para la variable diámetro del tallo inicial (DTI) en 26 especies silvestres y variedades cultivadas de tomate, evaluadas durante la campaña agrícola 2022 – 2023.	53
Figura 13.	Comparación de medias de Duncan para la variable diámetro del tallo final (DTF) en 26 especies silvestres y variedades cultivadas de tomate, evaluadas durante la campaña agrícola 2022 – 2023.	54
Figura 14.	Comparación de medias de Duncan para índice de vegetación de diferencia normalizada (NDVI) en 26 especies silvestres y variedades cultivadas de tomate, evaluados durante la campaña agrícola 2022 – 2023.	56
Figura 15.	Análisis de Kruskal – Wallis y prueba de test de Dunn para la variable determinación del índice de reproducción de nematodos (DTIRN) en 26 especies silvestres y variedades cultivadas de tomate, evaluadas durante la campaña agrícola 2022 – 2023.	58
Figura 16.	Análisis de Kruskal – Wallis y prueba de test de Dunn para la variable población de nematodos en el suelo (PNS) en 26 especies silvestres y variedades cultivadas de tomate, evaluadas durante la campaña agrícola 2022 – 2023.	59
Figura 17.	Análisis de Kruskal – Wallis y prueba de test de Dunn para la variable índice de nódulos (IN) en 26 especies silvestres y variedades cultivadas de tomate, evaluadas durante la campaña agrícola 2022 – 2023.	61
Figura 18.	Análisis de Kruskal – Wallis y prueba de test de Dunn para la variable número de población de huevos en raíz (NPHR) en 26 especies silvestres y variedades cultivadas de tomate, evaluadas durante la campaña agrícola 2022 – 2023.	62
Figura 19.	Análisis de Kruskal – Wallis y prueba de test de Dunn para la variable población de nematodos juveniles en raíz (PNJR) en 26 especies silvestres y variedades cultivadas de tomate, evaluadas durante la campaña agrícola 2022 – 2023.	64

- Figura 20.** Análisis de Kruskal – Wallis y prueba de test de Dunn para la variable peso fresco de raíz (PFR) en 26 especies silvestres y variedades cultivadas de tomate, evaluadas durante la campaña agrícola 2022 – 2023. 65
- Figura 21.** Coeficiente de correlación para caracteres cuantitativos de 26 especies silvestres y variedades cultivadas de tomate, evaluadas durante la campaña agrícola 2022 – 2023. 67
- Figura 22.** Gráfico de sedimentación de los componentes principales, de acuerdo a la varianza de 26 especies silvestres y variedades cultivadas de tomate, evaluadas durante la campaña agrícola 2022 – 2023. 68
- Figura 23.** a) y b) Diagrama de Biplot para Análisis de componentes principales (ACP) para resistentes y susceptibles de los 26 especies silvestres y variedades cultivadas de tomate, evaluadas durante la campaña agrícola 2022 – 2023. 72
- Figura 24.** Producto de aplicación de PCR con el marcador CAPS, REX-1 para identificación de bandas de alelos *Mi*. en 26 especies silvestres y variedades cultivadas de tomate, susceptible (S) (*mi/mi*); resistente (R) (*Mi/Mi*). 74
- Figura 25.** Producto de aplicación de PCR con el marcador SCAR, Sw-421 para identificación de bandas de alelos *Sw-5*, en 26 especies silvestres y variedades cultivadas de tomate, susceptible (S) (*sw-5/sw-5*); resistente (R) (*Sw-5/Sw-5*). 75
- Figura 26.** Producto de aplicación de PCR con el marcador SCAR, TG-328 para identificación de bandas de alelos *Ph-3*, en 26 especies silvestres y variedades cultivadas de tomate, susceptible (S) (*ph-3/ph-3*); resistente (R) (*Ph-3/Ph-3*). 77
- Figura 27.** Producto de la aplicación de PCR con el marcador SCAR, para identificación de bandas de alelos *Tm-2²*, en 26 especies silvestres y variedades cultivadas de tomate, susceptible (S) (*tm-2² / tm-2²*); resistente (R) (*Tm-2² / Tm-2²*). 78
- Figura 28.** Diagrama polar sobre la expresión en relación al gen *Mi* que confiere a *Meloidogyne* spp., al gen *Sw-5* que confiere resistencia al Virus del Marchitez Manchado del Tomate (TSWV), al gen *ph-3* que confiere al tizón tardío (*Phytophthora infesta*) y al gen *Tm-2²* que confiere al Virus Mosaico del Tomate (ToMV). 79

ÍNDICE DE ANEXOS

Anexo 1.	Croquis del ensayo	100
Anexo 2.	Correlación.....	101
Anexo 3.	Diagrama de Biplot de análisis de componentes principales (ACP)	102
Anexo 4.	Diagrama de red neuronal.....	102
Anexo 5.	Fotografías del almacigo, repique y trasplante del material de germoplasma. 103	
Anexo 6.	Fotografías de la toma de datos de las variables en estudio.	103
Anexo 7.	Fotografías de manejo agronómico del presente trabajo.....	104
Anexo 8.	Fotografías de procesamiento de muestras de raíces de las 26 especies silvestres y variedades comerciales en laboratorio de Fitopatología.....	104
Anexo 9.	Fotografías de cuantificación de población de huevos y juveniles en la raíz y suelo en laboratorio de Fitopatología.	105
Anexo 10.	Fotografías de molida y extracción de ADN en laboratorio de Biología Molecular.....	105
Anexo 11.	Fotografías del procedimiento para la cuantificación de ADN en laboratorio de Biología Molecular.	106
Anexo 12.	Fotografías de identificación visual de las bandas se realizó en un gel de agarosa al 1,5% en un transluminador UV para el gen <i>Mi</i>	106
Anexo 13.	Fotografías de identificación visual de las bandas se realizó en un gel de agarosa al 1,5% en un transluminador UV para el gen <i>Sw-5</i>	107
Anexo 14.	Fotografías de identificación visual de las bandas se realizó en un gel de agarosa al 1,5% en un transluminador UV para el gen <i>Ph-3</i>	107
Anexo 15.	Fotografías de identificación visual de las bandas se realizó en un gel de agarosa al 1,5% en un transluminador UV para el gen <i>Tm-2²</i>	107

ABREVIATURAS

TSWV.	Marchitez manchada del tomate
Ph	Tizón tardío
RNK	Nematodos agalladores
ToMV	Virus mosaico del tabaco
ADN	Ácido desoxirribonucleico
MAS	Marcadores moleculares de ADN
QTL	Mapeo de loci de caracteres cuantitativos
R	Resistente
S	Susceptible
G	Genotipo
Pb	Pares de bases
EDTA	Etilen diaminotetracético
PVP	Polivinilpirrolidona
CTAB	Hexadecilbromuro de trimetil amonio
SCAR	Regiones Amplificadas Caracterizadas por Secuencias
CAPS	Secuencias Polimórficas Amplificadas Escindidas
INIAF	Instituto Nacional de Innovación Agropecuaria y Forestal
CNPSH	Centro Nacional de Producción Semilla de Hortalizas
PROINPA	Promoción e Investigación de Productos Andinos

RESUMEN

El objetivo de esta investigación fue identificar fuentes de resistencia a factores bióticos en especies silvestres de tomate mediante marcadores moleculares de ADN (MAS) para su uso en programas de mejoramiento genético tradicional o mediante selección asistida del INIAF. El experimento se llevó a cabo en invernadero en los predios del Centro Nacional de Producción de Semillas de Hortalizas (CNPSH) durante la campaña agrícola 2022 – 2023, evaluado 26 especies silvestres y variedades cultivadas de tomate. Se aplicó un diseño completamente al azar, con tres repeticiones y dos plantas por unidad experimental. Se registraron las siguientes variables: índice de reproducción de nematodos, población de nematodos en suelo, número de nódulos en raíz, peso de nódulos, población de huevos de nematodos en raíz, población de nematodos juveniles en raíz, índice de nodulación, longitud de la raíz, peso fresco de la raíz, diámetro del tallo inicial, diámetro del tallo final, temperatura foliar, temperatura del suelo, humedad del suelo, contenido relativo de clorofila, índice de vegetación de diferencia normalizada, peso del fruto, diámetro ecuatorial del fruto y diámetro polar del fruto. Se realizó un análisis de varianza, correlaciones fenotípicas y análisis de componentes principales utilizando el software R. El coeficiente de correlación permitió identificar que la reproducción de los nematodos afecta las etapas fenológicas del cultivo de tomate. Todos los genotipos se evaluaron fenotípicamente para determinar la resistencia a *Nacobbus aberrans* mediante inoculación artificial. El análisis de componentes principales reveló que la población de huevos en raíz y la población de juveniles en raíz representan un desafío para la supervivencia de las plantas. Se identificó la expresión de los genes *Mi*, *Sw-5*, *Ph-3* y *Tm-2²* utilizando marcadores moleculares tipo SCAR y CAPS, logrando una clasificación exitosa de las 26 especies de tomate. Se determinó que 22 de ellas son resistentes al gen *Mi* y 16 al gen *Sw-5*. Además, se identifican 19 materiales genéticos con el gen *Ph-3*, y 13 con el gen *Tm-2²*, todos con resistencia dominante. Este estudio representa un avance significativo en la identificación y clasificación de la resistencia genética en el tomate, siendo crucial para futuras investigaciones y el mejoramiento genético de variedades más resistentes a enfermedades.

ABSTRACT

The objective of this research was to identify sources of resistance to biotic factors in wild tomato species using molecular DNA markers (MAS) for use in traditional genetic improvement programs or through assisted selection of the INIAF. The experiment was carried out in a greenhouse on the premises of the National Center for Vegetable Seed Production (CNPSH) during the 2022-2023 agricultural campaign, evaluating 26 wild species and cultivated varieties of tomato. A completely randomized design was applied, with three replications and two plants per experimental unit. The following variables were recorded: nematode reproduction index, nematode population in soil, number of nodules in root, nodule weight, nematode egg population in root, juvenile nematode population in root, nodulation index, root length, root fresh weight, initial stem diameter, final stem diameter, leaf temperature, soil temperature, soil moisture, relative chlorophyll content, normalized difference vegetation index, fruit weight, fruit equatorial diameter and fruit polar diameter. An analysis of variance, phenotypic correlations and principal component analysis were performed using the R software. The correlation coefficient allowed to identify that nematode reproduction affects the phenological stages of tomato cultivation. All genotypes were phenotypically evaluated to determine resistance to *Nacobbus aberrans* by artificial inoculation. Principal component analysis revealed that the egg population in the root and the juvenile population in the root represent a challenge for plant survival. The expression of the *Mi*, *Sw-5*, *Ph-3* and *Tm-2²* genes was identified using SCAR and CAPS molecular markers, achieving a successful classification of the 26 tomato species. It was determined that 22 of them are resistant to the *Mi* gene and 16 to the *Sw-5* gene. In addition, 19 genetic materials with the *Ph-3* gene and 13 with the *Tm-2²* gene were identified, all with dominant resistance. This study represents a significant advance in the identification and classification of genetic resistance in tomato, being crucial for future research and the genetic improvement of varieties more resistant to diseases.

1. INTRODUCCIÓN

El tomate (*Solanum lycopersicum* L.) es el segundo cultivo hortícola más importante a nivel mundial, después de la papa (FAOSTAT, 2018). Durante su cultivo, enfrenta diversos estreses bióticos, como el virus de la marchitez manchada del tomate (TSWV), el tizón tardío causado por *Phytophthora infestans* (Ph), el virus del mosaico del tomate (ToMV), el agallador de la raíz (*Meloidogyne* spp.) y el falso nematodo nodular *Nacobbus aberrans*, presentes en las áreas de cultivo de tomate en todo el mundo (Kumar *et al.*, 2019; Martínez *et al.*, 2021 y Uçar y Şensoy 2022).

El TSWV, transmitido por trips y causado principalmente por *Begomovirus*, ha sido objeto de numerosos estudios que identificaron genes de resistencia en *S. pimpinellifolium*, con siete loci de resistencia designados como *Sw-1a* y *Sw-1b* (dominantes y alélicos), y los genes recesivos *sw-2*, *sw-3* y *sw-4*, además de los genes dominantes *Sw-5*, *Sw-6* y *Sw-7* (Price *et al.*, 2007 y Saidi y Warade, 2008). Actualmente, *Sw-5* es la principal fuente de resistencia al TSWV en variedades comerciales de tomate a nivel mundial (Padmanabhan *et al.*, 2019).

Por otro lado, el tizón tardío, causado por *Phytophthora infestans*, es otra enfermedad significativa. Estudios previos han identificado tres genes de resistencia: *Ph-1*, *Ph-2* y *Ph-3*, siendo *Ph-3* el más valioso, ya que confiere una resistencia dominante incompleta a una amplia gama de razas, incluidas aquellas que superan a *Ph-1* y *Ph-2* (Nelson, 2008; Adhikari *et al.*, 2017; Kumar *et al.*, 2019 y Merk *et al.*, 2012).

Los nematodos agalladores son endoparásitos que afectan una amplia gama de especies vegetales, incluyendo el tomate, y tienen una distribución global (Williamson y Hussey, 1996). El género *Meloidogyne* spp. cuenta casi 100 especies, entre las que se encuentran *M. incognita*, *M. arenaria* y *M. javanica*, todas capaces de infectar la planta de tomate (Elling, 2013 y Hadisoeganda *et al.*, 1982). Hasta la fecha, se han identificado nueve genes (*Mi-1* a *Mi-9*) que confieren resistencia contra el agallamiento de raíz (Ammiraju *et al.*, 2003). Sin embargo, solo el gen *Mi-1* ofrece un alto nivel de resistencia al nematodo y se utiliza comercialmente en programas de mejoramiento para desarrollar variedades de tomate resistentes (Kaur *et al.*, 2014 y Kumar *et al.*, 2019).

El ToMV es una de las enfermedades virales más devastadoras del tomate a nivel global, causado por *Tobamovirus* (Ortiz y Ramírez, 2019). La introducción de genes de resistencia

al ToMV en variedades mejoradas se ha considerado una estrategia rentable y respetuosa con el medio ambiente para reducir las pérdidas de rendimiento. Se han identificado tres genes de resistencia: *Tm-1*, *Tm-2* y *Tm-2²*, a través de cruzamientos entre especies de tomate silvestre y cultivado (Ohmori *et al.*, 1996; Young *et al.*, 1988; Motoyoshi *et al.*, 1996; Panthee *et al.*, 2013 y Jin *et al.*, 2014). De estos, el gen *Tm-2²* de *L. chilense* ha demostrado ser particularmente duradero y eficaz (Hall, 1980; Lanfermeijer *et al.*, 2003 y Jiang e Yang, 2003).

Nacobbus aberrans es uno de los nematodos agalladores más significativos a nivel global, con una amplia gama de hospederos que incluyen cultivos como el tomate y la papa (Marro *et al.*, 2018 y Martínez *et al.*, 2021). Este organismo figura entre los diez nematodos más problemáticos y es endémico en varias regiones, incluyendo Argentina, Bolivia, Chile, Perú, Ecuador, Estados Unidos y México (Jones *et al.*, 2013). En las raíces, induce la formación de agallas, similares a las ocasionadas por *Meloidogyne* spp. razón por la cual se denomina "falso nematodo agallador" (Martínez *et al.*, 2021 y Meza *et al.*, 2024).

La mayoría de las variedades comerciales de tomate han sido desarrolladas mediante selección fenotípica y métodos tradicionales de mejoramiento. Sin embargo, con el advenimiento de los marcadores moleculares y la tecnología de selección asistida por marcadores (MAS), la investigación en genética y mejoramiento del tomate ha entrado en una nueva y desafiante. Los marcadores moleculares se han utilizado ampliamente para el mapeo genético, así como para la identificación y caracterización de genes y loci de caracteres cuantitativos (QTL) para muchas características agrícolas importantes en tomate, incluida la resistencia a enfermedades e insectos (Foolad y Panthee, 2012 y Uçar y Şensoy, 2022).

1.1. Antecedentes

Los principales factores bióticos que afectan el cultivo de tomate en Bolivia se atribuyen a los *Begomovirus*, tanto en condiciones de invernadero como en campo, especialmente en los departamentos de Santa Cruz, Cochabamba y Tarija, que presentan valles mesotérmicos y trópicos. según Plata, (2012), se identificaron dos grupos distintos de virus: uno compuesto por el virus de la mancha anular del cacahuate (GRSV) y el virus de la mancha clorótica del tomate (TCSV), y otro por el virus de la marchitez manchada del tomate (TSWV). Estos resultados se obtuvieron mediante técnicas serológicas y moleculares a lo largo de dos campañas (2005-2006 y 2006-2007).

Gabriel *et al.*, (2013), realizaron una investigación sobre la identificación de genes de resistencia en poblaciones híbridas desarrolladas en el marco del programa de mejoramiento genético de PROINPA. Los resultados indicaron que el marcador SW-421 estaba situado junto al gen *Sw-5*, que confiere resistencia al TSWV. Se observó la presencia de la banda de resistencia (R) del TSWV a 940 pb en las variedades PROINPA 2 (Aguaf) y PROINPA 9 (Bonita), en un estado homocigoto dominante (*Sw-5/Sw-5*). Las variedades PROINPA 1 (Andinita), PROINPA 3 (Arami), PROINPA 4 (Yara), PROINPA 5 (Pintona), PROINPA 6 (Jasuka) y PROINPA 10 (Bola Pera) exhibieron la banda de resistencia (H) al TSWV a 900-940 pb, en un estado heterocigoto (*Sw-5/Sw-5+*). Solo la variedad PROINPA 7 (Redonda), la madre 71 89S LACHING SW-5 y la variedad Shannon mostraron el gen de susceptibilidad (S) al TSWV a 900 pb, en un estado homocigoto recesivo (*Sw-5+/Sw-5+*).

Por otro lado, el tizón tardío, causado por *Phytophthora infestans*, y el agallamiento radicular, causado por *Meloidogyne* spp. son patógenos significativos en las regiones frías y húmedas. Sin embargo, en Bolivia no se han registrado esfuerzos significativos para explorar las fuentes de resistencia a estos patógenos en el germoplasma silvestre.

1.2. Planteamiento del problema

En los cultivos de tomate, una variedad de enfermedades puede provocar importantes pérdidas económicas, con reducciones de rendimiento que oscilan entre el 60 y el 100%. En los valles mesotérmicos y tropicales de Bolivia, los cultivos de tomate se ven afectados por fitopatógenos de orígenes bacterianos, fúngicos, virales y nematológicos, lo que disminuye los rendimientos, la calidad de la fruta, la vida útil y el contenido nutricional. Entre los principales factores que contribuyen a estas pérdidas se encuentran el virus de la marchitez manchada del tomate (TSWV) que es un *Begomovirus*, transmitido por trips; el tizón tardío, causado por el hongo Oomiceto *Phytophthora infestans*; el virus del mosaico del tomate (ToMV) es un *Tobamovirus*; y el agallamiento en las raíces, provocado por los nematodos sedentarios *Meloidogyne* spp. y *Nacobbus* spp.

Los patógenos responsables de estas enfermedades presentan una notable diversidad genética y un considerable potencial para desarrollar nuevas variaciones, lo que obliga a los productores a depender de pesticidas para combatirlas. Esta necesidad se ve agravada por la falta de variedades resistentes, resultando en un uso excesivo de estos productos y planteando riesgos para la salud de los agricultores, sus familias y los consumidores.

1.3. Justificación

Los métodos de control cultural, biológico y químico utilizados en el cultivo de tomate para mitigar los efectos perjudiciales de los patógenos han demostrado una eficacia limitada en la producción a gran escala, debido a la alta prevalencia de enfermedades virales, fúngicas y nematológicas. Sin embargo, cuando se combinan con genotipos de tomate resistentes, estos métodos de control pueden resultar más efectivos. Actualmente, en Bolivia no existen variedades de tomate resistentes al virus de la marchitez manchada del tomate (TSWV), al hongo Oomycete *Phytophthora infestans*, al virus del mosaico del tomate (ToMV) y al agallamiento de las raíces causado por los nematodos sedentarios *Meloidogyne* spp. y *Nacobbus* spp. Por lo tanto, es imperativo explorar las posibles fuentes de resistencia en tomates silvestres para contribuir al Programa de Mejoramiento Genético del INIAF. Esto permitirá la introducción de genes de resistencia en líneas élites y cultivares de interés.

Entre las técnicas habituales utilizadas para identificar la resistencia a enfermedades se incluyen las pruebas de inoculación de plántulas en invernadero, que permiten evaluar rápidamente las reacciones a diversas enfermedades. Para minimizar la variación ambiental, se emplean cepas patógenas caracterizadas y concentraciones de inóculo definidas, excluyendo la influencia de otras plagas o enfermedades. Se han identificado numerosos genes de resistencia en el tomate, como el gen *Sw-5* para la resistencia al TSWV, el gen *Ph-3* para la resistencia a *Phytophthora infestans*, el gen *Tm-2²* para la resistencia al ToMV y el gen *Mi* para *Meloidogyne* spp., La combinación de los genes *Sw-5*, *Sw-7*, *Ph-1*, *Ph-2* y *Ph-3*, *Tm-1*, *Tm-2* y *Tm-2²* permite la creación de pirámides genéticas con una resistencia más amplia. Los marcadores moleculares asociados a estos genes facilitan la selección asistida por marcadores (MAS), permitiendo la identificación de variedades de tomates silvestres resistentes a estos cuatro fitopatógenos importantes. La identificación de variedades de tomates silvestres resistentes abre la posibilidad de establecer una plataforma para el desarrollo de estrategias viables, tanto desde el punto de vista económico como ambiental, lo que, en última instancia, permitiría un manejo exitoso de estas enfermedades.

1.4. Objetivos

1.4.1. Objetivo general

- Identificar fuentes de resistencia a factores bióticos en especies silvestres de tomate por marcadores moleculares de ADN (MAS) para ser utilizadas en programas de mejoramiento genético tradicional o mediante selección asistida.

1.4.2. Objetivos específicos

- Determinar la presencia de los genes *Sw-5*, *Ph-3*, *Tm-2²* y *Mi* involucrados con la resistencia a fitopatógenos, para establecer su grado de homocigosis en las especies silvestres y variedades cultivadas de tomate.
- Seleccionar accesiones de tomate con resistencia combinada a nematodos y virus de la marchitez manchada del tomate (*Mi/Mi*, *SW-5/SW-5*), para uso en programas de mejoramiento genético.
- Evaluar el estrés producido en las especies silvestres y variedades cultivadas de tomate, por la presencia de *Nacobbus aberrans* mediante parámetros fisiológicos en la histología de la raíz, a fin de detectar aquellos materiales que ofrecen cierto grado de resistencia.

1.5. Hipótesis

No existen diferencias significativas en los alelos de resistencia a factores bióticos entre las especies silvestres y las variedades cultivadas de tomate, y los marcadores moleculares de ADN (MAS) no permiten identificar fuentes de resistencia útiles para programas de mejoramiento genético.

2. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

2.1. Generalidades del cultivo

2.1.1. Origen y domesticación del tomate

El tomate *Solanum lycopersicum* L. se originó en el oeste de América del sur a lo largo de los Andes en Perú, Ecuador y Chile, incluyendo las Islas Galápagos (Bergounoux, 2014 y Li *et al.*, 2018). Según Esquinas-Alcázar y Nuez, 1995 su domesticación ocurrió en México a partir de tres conjuntos de genes distintos, el ancestro silvestre *S. pimpinellifolium* (SP), la forma de transición *S. lycopersicum* L. var. *cerasiforme* (SLC), y la especie cultivada *S. lycopersicum* L. var. *Lycopersicum* (SLL) (Paran y Knaap, 2007; Lin *et al.*, 2014; Blanca *et al.*, 2015 y Razifard *et al.*, 2020). Los estudiosos describen el proceso de domesticación del tomate como una progresión de «dos pasos», que se caracteriza por un aumento del tamaño del fruto, desde SP, que es similar al tamaño de un arándano, hasta un SLC, comparable al tamaño de una cereza, que culmina con los tomates de frutos grandes que se consumen en todo el mundo (Lin *et al.*, 2014 y Razifard *et al.*, 2020).

2.1.2. Hábitat y distribución de los tomates silvestres

Sobre la base del examen de las características morfológicas, las conexiones filogenéticas y la distribución geográfica, se han identificado formalmente un total de 16 especies distintas de tomates silvestres, que incluyen los tomates domesticados (*Solanum lycopersicum*). Las especies de tomate endémicas presentan una amplia gama de adaptaciones ecológicas y pueden prosperar en varios hábitats, que van desde el nivel del mar a lo largo de la costa del Pacífico hasta una altitud de 3300 metros sobre el nivel del mar (Bergounoux, 2018 y Peralta *et al.*, 2008). Algunas de las especies de tomate silvestres (*S. chilense*, *S. peruvianum*, *S. neorickii*, *S. habrochaites*, *S. chmielewskii*, *S. huaylasense*, *S. pennellii*, *S. lycopersicum* var. *cerasiforme*, *S. arcanum* y *S. pimpinellifolium*) se encuentra principalmente en Perú. *S. chilense* y *S. habrochaites* se encuentra en el norte de Chile y *S. chmielewskii*, *S. cheesmaniae*, *S. neorickii*, *S. pimpinellifolium*, *S. habrochaites* y *S. lycopersicoides* se hallan en Ecuador (Zuriaga *et al.*, 2009 y Peralta *et al.*, 2008). Además, existen otras especies de frutos amarillos a naranjas, como *S. galapagense*, que fueron segregadas de *S. cheesmaniae*, *S. lycopersicum* var. *Cerasiforme*, y ambas son endémicas de las Islas Galápagos (Darwin *et al.*, 2003).

2.1.3. Taxonomía del tomate y especies silvestres relacionadas

La clasificación taxonómica del tomate cultivado ha sido objeto de múltiples controversias a lo largo de los años debido a la gran cantidad de especies que componen el género *Solanum* (Luckwill, 1943; Linnaeus, 1753; Miller, 1754; Rick, 1960; Lester y Hasan, 1991 y Peralta y Spooner, 2007). En 1694, Joseph Pitton de Tournefort, basándose en los frutos multiloculares del tomate cultivado, lo asignó a un nuevo género, que denominó género *Lycopersicon*, separado del género *Solanum*. Más tarde, en 1753, Carl Linneo clasificó el tomate dentro del género *Solanum*, incluyendo las especies *S. lycopersicum* y *S. peruvianum*. En 1754, Philip Miller propuso una nueva clasificación del tomate, separándolo del género *Solanum* de nuevo e incluyéndolo en el género *Lycopersicon* como *L. esculentum*. Dunal (1813) continuó con esta clasificación y describió las especies *L. cerasiforme* y *L. pyriforme*, teniendo en cuenta la forma de los frutos (Mata, 2021).

Actualmente, la taxonomía aceptada para el tomate cultivado es la siguiente (Peralta *et al.*, 2008):

División: Magnoliophyta

Clase: Magnoliopsida

Subclase: Asteridae

Orden: Solanales

Familia: Solanaceae

Subfamilia: Solanoideae

Género: *Solanum* L.

Especie: *Solanum lycopersicum*

El Cuadro 1 recoge los nombres actuales de las especies silvestres del género *Solanum*, sección *Lycopersicoides*, sección *Juglandifolia* y sección *Lycopersicon*, así como su correspondencia con la nomenclatura anterior.

Cuadro 1. Lista de especies del género *Solanum* y su correspondencia con el género *Lycopersicon* (Peralta et al., 2008).

Equivalente del género <i>Lycopersicon</i>	
Sección <i>Lycopersicoides</i>	
<i>S. lycopersicoides</i> Dunal	<i>L. lycopersicoides</i> Dunal A. Child ex J.M.h.Shaw
<i>S. sitiens</i> I.M. Johnst	<i>L. sitiens</i> I.M. Johnst
Sección <i>Juglandifolia</i>	
<i>S. juglandifolium</i> DunLa	<i>L. juglandifolium</i> Dunal
<i>S. ochranthum</i> Dunal	<i>L. ochranthum</i> Dunal
Sección <i>Lycopersicon</i>	
<i>S. pennellii</i> Correll	<i>L. pennellii</i> Correll D'Arcy
<i>S. habrochaites</i> S.Knapp D.M Spooner	<i>L. hirsutum</i> Dunal
<i>S. chilense</i> Dunal Reiche	<i>L. chilense</i> Dunal
<i>S. huaylasense</i> Peralta	Parte de <i>L. peruvianum</i> L. Miller
<i>S. peruvianum</i> L.	Parte de <i>L. peruvianum</i> L. Miller
<i>S. corneliomuelleri</i> J.F.Macbr.L.	Parte de <i>L. peruvianum</i> L. Miller
<i>S. arcanum</i> Peralta	Parte de <i>L. peruvianum</i> L. Miller
<i>S. chmielewskii</i> C.M. Rick, Kesicki, Fobes & M. Holle D.M. Spooner, Anderson & R.K. Jansen	<i>L. chmielewskii</i> C.M. Rick, Kesicki, Fobes & M. Holle
<i>S. chmielewskii</i> C.M. Rick, Kesicki, Fobes & M. Holle D.M. Spooner, Anderson & R.K. Jansen	<i>L. parviflorum</i> C.M. Rick, Kesicki, Fobes & M. Holle
<i>S. pimpinellifolium</i> L.	<i>L. pimpinellifolium</i> L. Miller
<i>S. lycopersicum</i> L.	<i>L. esculentum</i> Miller
<i>S. cheesmaniae</i> L. Riley Fosberg	<i>L. cheesmaniae</i> L. Riley
<i>S. galapagense</i> S. Darwin & Peralta	Parte de <i>L. cheesmaniae</i> L. Riley

2.1.4. Factores bióticos que afectan al cultivo de tomate

En Bolivia, su área cultivada en las principales regiones productoras es de 4691 hectáreas con una producción de 61.360 a 63.454 t año⁻¹ y un rendimiento por unidad de área de 12 a 13 t ha⁻¹ que es menos de la mitad de su rendimiento potencial (OAP, 2019). Sin embargo, la viabilidad de su producción enfrenta diversos desafíos, como las condiciones climáticas propias del país, el impacto del cambio climático y, especialmente, la susceptibilidad a enfermedades prevalentes en zonas tropicales y subtropicales. Entre las enfermedades que representan una amenaza considerable y pueden ocasionar pérdidas significativas y difíciles de controlar en los rendimientos del tomate se encuentran varias: la enfermedad

del virus de la marchitez manchada del tomate (TSWV), provocada por *Begomovirus* transmitidos por la mosca blanca (Hanssen *et al.*, 2010); tizón tardío *Phytophthora infestans* causado por Oomycete (Fry, 2008 y Nowicki *et al.*, 2012); el virus del mosaico del tomate (ToMV) causada por *Tobamovirus* (Sofy *et al.*, 2021); el nematodo agallador (RKN), que es atribuible a *Meloidogyne* spp. y *Nacobbus* spp. (Fayette *et al.*, 2018). Los patógenos responsables de estas enfermedades presentan heterogeneidad genética y albergan un inmenso potencial para generar nuevas variaciones (Hayward, 1991 y Fry, 2008). En el contexto de la producción mundial y local de tomate, la adopción de cultivares resistentes a enfermedades representa actualmente el enfoque más efectivo y rentable. El uso del mejoramiento asistido por marcadores ha demostrado ser eficaz en la identificación de la resistencia a enfermedades al identificar marcadores genéticos asociados con los genes o alelos de resistencia en el tomate (Hussain *et al.*, 2019 y Chanda *et al.*, 2021).

2.1.5. Métodos de control de enfermedades

2.1.5.1. Control químico

Históricamente, el manejo de enfermedades de plantas ha evolucionado desde medidas convencionales, como el manejo del agua, la rotación de cultivos y la erradicación de fuentes de inóculo, hacia el empleo de fungicidas sintéticos. Aunque las técnicas de cultivo contribuyen significativamente a regular las enfermedades vegetales, no garantizan un control sostenible de los brotes. Por el contrario, el uso de pesticidas de amplio espectro contra varios patógenos ofrece una protección eficaz y sostenible para la salud y productividad de las plantas. Por consiguiente, el tratamiento con fungicidas sigue siendo la estrategia de control más eficiente para las enfermedades vegetales (Volynchikova y Kim, 2022 e Inés Vásquez, 2021).

2.1.5.2. Control biológico

Cada año, una cantidad sustancial de cultivos se pierde durante las etapas previas y posteriores a la cosecha debido a la infestación por una variedad de patógenos, que incluyen bacterias, hongos, virus y nematodos. Estos fitopatógenos exhiben una persistencia significativa en sus ataques, resultando en pérdidas a escala global (Jamiołkowska, 2020 y Pandit *et al.*, 2022). Actualmente, la mayoría de los métodos utilizados para proteger a las plantas de estos patógenos dependen principalmente de antibióticos y productos químicos (Ab Rahman *et al.*, 2018). Sin embargo, el control

biológico de los fitopatógenos ha experimentado un crecimiento considerable (Ongena y Jacques, 2008). Los microorganismos asociados al suelo y a las plantas desempeñan un papel fundamental en el control biológico. En décadas pasadas el control biológico con microorganismos vivos para combatir patógenos, representaban el 1 % de las ventas totales de los productos químicos agrícolas en los mercados (Fira *et al.*, 2018 y O'Brien, 2017).

2.1.5.3. Control genético

El tomate cultivado es un vegetal de gran relevancia económica. Sin embargo, enfrenta diversas enfermedades que amenaza significativa la producción y que se traducen en una reducción de la productividad y rendimiento a nivel global (Yin y Qiu, 2019). Las enfermedades como el virus del bronceado del tomate, el virus del tabaco del tomate, el tizón tardío y los nematodos agalladores. Para hacer frente a estas enfermedades, se han utilizado métodos de mejoramiento convencional para desarrollar líneas de mejoramiento o cultivares resistentes (Osuna-Cruz *et al.*, 2018). La aplicación de marcadores de ADN ha facilitado enormemente la selección asistida por marcadores, permitiendo la exitosa integración de genes de resistencia únicos o múltiples (QTL) en variedades de tomate resistentes a enfermedades. Mediante la incorporación de genes de resistencia provenientes de especies de tomates silvestres en los tomates domesticados, se ha logrado aumentar la resistencia a las enfermedades (Ramakrishnan *et al.*, 2015 y Kaushal *et al.*, 2020).

2.1.6. Mejora genética y genes de resistencia en el cultivo de tomate

La variabilidad genética presente en el tomate cultivado es limitada como consecuencia de los cuellos de botella sufridos durante los procesos de domesticación. Su traslado a Europa los primeros trabajos de selección y mejora genética contribuyeron más tarde esta disminución de la base genética (Blanca *et al.*, 2012 y 2015). Estudios moleculares demuestran que la especie cultivada contiene menos del 5 % de la variabilidad genética presente en las especies silvestres (Miller y Tanksley, 1990).

En cualquier caso, las especies silvestres han sido especialmente aprovechadas desde hace décadas como poseedoras de genes de resistencia a patógenos y enfermedades. En el Cuadro 2 las más estudiadas para su utilización como fuentes de resistencia a enfermedades y patógenos han sido *S. pimpinellifolium*, *S. pennellii*, *S. habrochaites*, *S. peruvianum* y *S. chilense* (Foolad, 2007).

Cuadro 2. Lista de principales genes de resistencia en genero *Solanum* a diversos patógenos y las especies donde han sido identificados (Soler y Viñals, 2004 y Nuez et al., 2004).

Patógeno	Fuente de resistencia	Locus
Virus del rizado amarillo del tomate (TYLCV)	<i>S. chilense</i>	Ty1, Ty3, Ty4
	<i>S. habrochaites</i>	Ty2
	<i>S. peruvianum</i>	Ty5
Virus del bronceado del tomate (TSWV)	<i>S. peruvianum</i>	Sw-5
Virus del mosaico del tomate (ToMV)	<i>S. habrochaites</i>	Tm1
	<i>S. peruvianum</i>	Tm22
<i>Verticillium dahliae</i> y <i>Verticillium alboatrum</i>	<i>S. pennelli</i>	Ve
<i>Fusarium oxysporum</i>	<i>S. pimpinellifolium</i>	I1
	Híbrido entre <i>S. lycopersicum</i> × <i>S. pimpinellifolium</i>	I2
	<i>S. pennelli</i>	I3
	<i>S. peruvianum</i>	I7
<i>Phytophthora infestans</i>	<i>S. pimpinellifolium</i>	Ph1, Ph2, Ph3
	<i>S. pimpinellifolium</i>	Cf2, Cf9
Cladosporium fulvum	<i>S. habrochaites</i>	Cf4, Cf4E
	<i>S. lycopersicum</i>	Cf5
<i>Meloidogyne</i> spp.	<i>S. peruvianum</i>	Mi-1, Mi-2
<i>Xanthomonas campestris</i> pv. <i>Vesicatoria</i>	<i>S. lycopersicum</i>	Rx-3, Bs4, QTL
	<i>S. pimpinellifolium</i>	Rx-4
	<i>S. lycopersicum</i> y <i>S. pimpinellifolium</i>	Xv3
	<i>S. pennelli</i>	Xv40R XopJ4
<i>Pseudomonas syringae</i> pv. <i>Tomato</i>	<i>S. lycopersicum</i>	Pto

En muchos casos, con el objetivo de aprovechar la resistencia que proporcionan estas especies, se han desarrollado marcadores moleculares asociados a estos caracteres de interés. Estos marcadores se emplean en la selección asistida por marcadores (MAS) en el contexto de los programas de mejora (Bai y Lindhout, 2007 y Pérez de Castro et al., 2012).

2.1.6.1. Tizón tardío (Ph)

El tizón tardío del tomate, causado por el organismo fúngico *Phytophthora infestans*, hizo su primera aparición en Europa durante la década de 1840, un evento que desencadenó la catastrófica Gran Hambruna de la Papa en Irlanda (Bourke, 1991). Este patógeno tiene la

capacidad de infectar y devastar varios componentes de las plantas de papa y tomate, incluyendo hojas, tallos, frutos y tubérculos. Los productores de tomate en todo el mundo han enfrentado desafíos significativos debido a la prevalencia del tizón tardío (Kumbar *et al.*, 2019). *P. infestans* es un Oomiceto patógeno altamente destructivo, capaz de destruir las plantas en un período de solo 7 a 10 días en condiciones frescas y húmedas (Foolad *et al.*, 2008 y Nowicki *et al.*, 2012). La infección puede amenazar la sostenibilidad del cultivo de tomate, ya que el aire húmedo y las altas temperaturas proporcionan condiciones climáticas favorables para la propagación de la enfermedad. Además de las condiciones climáticas adecuadas, factores como el riego, las prácticas de cultivo y los sistemas de cultivo también contribuyen al riesgo potencial de la enfermedad en ciertos campos de tomate (Arafa *et al.*, 2022).

2.1.6.2. Nematodos spp.

Meloidogyne: El nematodo agallador (RKN) pertenece al género *Meloidogyne*, que incluye más de 100 especies, y algunas de ellas tienen varias razas. Las cuatro especies *M. incognita*, *M. javanica*, *M. hapla* y *M. arenaria* se consideran las más devastadoras económicamente en todo el mundo. Son parásitos biotróficos capaces de infectar a más de 2000 especies de plantas. *Meloidogyne* spp. fue reportado por primera vez en yuca. En la mayoría de los cultivos, el daño de los nematodos afecta la salud y el crecimiento de las plantas. Los parásitos infectan las raíces de las plantas e inducen la formación de células gigantes que se alimentan, lo que reduce la nutrición de las plantas y la absorción de agua. Como consecuencia, las plantas pueden mostrar varios síntomas como marchitamiento y retraso en el crecimiento, aumentando así la susceptibilidad a otros patógenos y con rendimientos considerablemente reducidos (El-Sappah *et al.*, 2019; Ghahremani *et al.*, 2019; Pocurull *et al.*, 2020 e Inés Vásquez, 2021).

Nacobbus aberrans: se distingue de otros nematodos del suelo por su polifagia, su alto potencial reproductivo y su excepcional capacidad de adaptación. Estas características aseguran su invasión exitosa y su establecimiento en diversos entornos. Por el contrario, se sustenta alimentándose de las raíces de diversas malezas, lo que le permite completar su ciclo de vida en ausencia de cultivos susceptibles (Doucet y Lax, 2005 y Cabrera *et al.*, 2019). En consecuencia, el ataque del nematodo provoca la formación de agallas de distintos tamaños, dentro de las cuales se pueden distinguir masas de huevos. Al inicio de la infección, las agallas se encuentran separadas y en su interior alojan una sola hembra

(Manzanilla-López *et al.*, 2002 y Lax *et al.*, 2011), sin embargo, a medida que avanza la infección, el número de agallas aumenta, lo que hace que se fusionen y parezcan cadenas de rosario. En algunos casos, se pueden encontrar varias hembras dentro de una misma agalla. Debido a este fenómeno, también se lo conoce como nematodo del rosario. La infección causada por *Nacobbus aberrans* se manifiesta en la disminución del crecimiento de las plantas, la clorosis del follaje, el marchitamiento repentino (especialmente en condiciones de baja humedad) y una reducción significativa del rendimiento. En particular, las plantas afectadas dan frutos pequeños que a menudo presentan síntomas de pudrición apical. En comparación con las plantas libres de nematodos, las infectadas por *Nacobbus aberrans* presentan un menor peso tanto en el follaje verde como en las raíces (Biaus 2017 y Cabrera *et al.*, 2019).

2.1.6.3. Virus de la marchitez manchada del tomate (TSWV)

El virus de la marchitez manchada del tomate, que pertenece al género *Tospovirus* de la familia Bunyaviridae, representa uno de los virus emergentes que infectan plantas económicamente importantes a escala mundial (Tsompana *et al.*, 2005; Pappu *et al.*, 2009; Karavina y Gubba, 2017 y Werghi *et al.*, 2021). Es responsable de importantes pérdidas económicas, estimadas en mil millones de dólares al año, que afectan a varios cultivos ornamentales, alimentarios y comerciales importantes en todo el mundo (Goldbach y Peters, 1994 y Parrella *et al.*, 2003). El TSWV tiene la capacidad de infectar a más de 1300 especies de 92 familias de plantas diferentes (Parrella *et al.*, 2003 y EFSA, 2012). Desde su identificación inicial en Australia en 1915 (Brittlebank, 1919), el TSWV se ha registrado en más de 60 países de todo el mundo.

En la actualidad, se sabe que al menos nueve especies de trips (*Thysanoptera* o *Thripidae*) pueden transmitir el TSWV de forma persistente y propagativa, siendo *Frankliniella occidentalis* Pergande el vector principal (Riley *et al.*, 2011 y Rotenberg *et al.*, 2015). El virus induce una amplia gama de síntomas en sus plantas hospedadoras, que dependen de varios factores, como las condiciones ambientales, la variedad del hospedador, la cepa del patógeno y la etapa de desarrollo del hospedador (Sevik y Arli-Sokmen, 2012). Los síntomas típicos incluyen manchas circulares, patrones lineales, manchas moteadas y cloróticas en las hojas, un retraso significativo del crecimiento, marchitamiento e incluso la mortalidad de las plantas. Las plantas jóvenes de tomate infectadas presentan hojas ahuecadas hacia dentro, frutos decolorados y deformados con una maduración irregular,

así como protuberancias elevadas en la superficie (Sether y DeAngelis, 1992 y Werghi *et al.*, 2021).

2.1.6.4. Virus del mosaico del tomate (ToMV)

El virus del mosaico del tomate plantea un desafío persistente para la calidad y la producción de los tomates, lo que provoca pérdidas económicas que obligan a los productores a cultivar cultivos alternativos. Entre la amplia gama de especies virales capaces de infectar los tomates, ToMV destaca como uno de los más prominentes y devastadores, perteneciente al género *Tobamovirus* dentro de la familia Virgaviridae (Luria *et al.*, 2017; Sui *et al.*, 2017 y Ullah *et al.*, 2019). El grado de reducción del rendimiento causado por la infección por ToMV varía según factores como la variedad específica de tomate, el momento de la infección, la cepa particular del virus y las condiciones ambientales predominantes. La infección por ToMV puede provocar una disminución del rendimiento de hasta un 25 % (Ullah *et al.*, 2019 y Arinaitwe *et al.*, 2018), y las infecciones tempranas provocan pérdidas de rendimiento aún mayores (Mrkvová *et al.*, 2022). El ToMV es difícil de controlar debido a su capacidad de propagarse a través de varios medios, como la transmisión por semillas, la transmisión mecánica a través de injertos o herramientas contaminadas, e incluso por trabajadores humanos. En consecuencia, su propagación es rápida (Buchen-Osmond, 2006 y Sofy *et al.*, 2020). Las plantas de tomate infectadas presentan síntomas como coloración amarillenta, patrones de mosaico, manchas, malformaciones, necrosis, hojas parecidas a helechos y cordones de zapatos. Dada su naturaleza contagiosa, el ToMV representa una amenaza importante, especialmente en el contexto de la producción de tomates en invernadero (Ullah *et al.*, 2019 y Nagai *et al.*, 2019).

2.1.7. Mejora selección y mejora para la resistencia a enfermedades

La selección es un proceso fundamental en el ámbito del fitomejoramiento, también conocido como mejoramiento de cultivos. Este proceso implica la cuidadosa elección de plantas que exhiban los rasgos y características deseados para que sirvan como progenitores en la generación siguiente. El objetivo último es desarrollar variedades mejoradas que muestren rendimientos superiores, resistencia a enfermedades o una mejor calidad (Breseghello y Coelho, 2013; Bhat *et al.*, 2016 y Krishnappa *et al.*, 2021). Por lo tanto, la selección desempeña un papel central en los programas de fitomejoramiento, ya que cualquier variedad exitosa debe poseer un conjunto integral de atributos, que incluyen alto rendimiento, resistencia a enfermedades, características agronómicas y calidad del

producto final. Con el fin de acelerar el desarrollo de variedades mejoradas, el mejoramiento genético asistido por genómica se ha convertido en una herramienta valiosa dentro de los programas de mejoramiento (Poland y Rutkoski, 2016 y Hanson *et al.*, 2016). Específicamente, la selección asistida por marcadores ha demostrado ser eficaz en la mejora de la resistencia a enfermedades. Sin embargo, una parte importante de los esfuerzos de investigación se ha dedicado a la identificación, el mapeo y la selección de los principales genes de resistencia, los cuales pueden tener una eficacia considerable, pero son susceptibles de deteriorarse debido a los rápidos cambios en las razas de patógenos (Meuwissen *et al.*, 2001 y Heffner *et al.*, 2010). Por otro lado, el mejoramiento de la resistencia cuantitativa, que implica la utilización de múltiples genes de menor efecto, tiende a producir variedades con una resistencia más duradera. No obstante, este objetivo de reproducción presenta desafíos adicionales.

2.1.8. Herramientas para el premejoramiento y mejoramiento genético

El premejoramiento se refiere a un conjunto de actividades diseñadas para identificar rasgos y genes deseables a partir de materiales no adaptados, los cuales no pueden ser utilizados directamente en los programas de mejoramiento de poblaciones. El objetivo es transferir estas características a un conjunto intermedio de materiales que los mejoradores puedan utilizar de manera más eficaz para crear nuevas variedades para los agricultores (Mohan *et al.*, 2009 y Singh *et al.*, 2019). Este proceso ofrece una oportunidad única al incorporar genes deseables del germoplasma silvestre a los fondos cultivados, los cuales pueden ser fácilmente utilizados con un mínimo arrastre de enlace (Schulthess *et al.*, 2022). Su propósito es restaurar la diversidad genética de los cultivos mediante la reintroducción de la variación genética que se ha quedado atrás. La identificación de un rasgo útil, la captura de su diversidad genética y la incorporación de esos genes en una forma utilizable son componentes clave del premejoramiento. Además, se espera que la reproducción previa y el producto final resultante tengan el mérito suficiente para ser incluidos en los programas de mejoramiento (Abebe y Tafa, 2021).

Por otro lado, el fitomejoramiento implica la manipulación científica y artística de los rasgos genéticos de las plantas para desarrollar variedades mejoradas con características deseables. Esto implica el cruce deliberado de plantas que poseen las características deseadas para generar descendientes con una combinación de estas características (Lin *et al.*, 2021 y Oladosu *et al.*, 2016). El objetivo general del fitomejoramiento es aumentar la

productividad de los cultivos, mejorar la calidad, fortaleces la resistencia a las enfermedades y adaptar las plantas a condiciones ambientales específicas (Boote *et al.*, 2021 y Wang *et al.*, 2018). Esto es particularmente crucial debido a que durante el proceso de domesticación, muchos cultivos experimentaron cuellos de botella que disminuyeron significativamente su diversidad genética (Meyer y Purugganan, 2013).

2.1.9. Marcadores ligados a la resistencia a Ph, TSWV, ToMV y RKN

Los métodos tradicionales de fitomejoramiento han tenido un impacto significativo en la mejora de la resistencia de los tomates a las principales enfermedades. Sin embargo, el largo proceso de creación de cruces y retrocruzamientos, así como la selección de progenies resistentes deseadas, plantea dificultades a la hora de abordar eficazmente la aparición de nuevos brotes causados por patógenos altamente virulentos (Rodríguez *et al.*, 2013 y Sacco *et al.*, 2015). Para superar estos desafíos, la aplicación de biotecnologías moleculares, específicamente los marcadores de ADN, se ha convertido en una estrategia novedosa y poderosa para mejorar las características de las plantas. La selección asistida por marcadores (MAS), que utiliza marcadores de ADN, se ha implementado con éxito en los programas de mejoramiento de tomates, especialmente en lo que respecta a la resistencia de enfermedades. Esta técnica permite la selección de genes de resistencia individuales, así como la combinación de múltiples genes de resistencia (Lee *et al.*, 2015 y Uçar y Şensoy, 2022). Además, los parientes silvestres de los cultivos cultivados son una fuente valiosa de variación genética natural, contribuyendo al desarrollo de plantas con mayor tolerancia al estrés ambiental y resistencia a los patógenos. Durante los últimos 80 años, la mejora genética de los tomates ha dependido en gran medida de la incorporación de características deseables reguladas por alelos naturales de parientes silvestres (Kadirvel *et al.*, 2015; Mangat *et al.*, 2021 y Mata, 2021). Entre los diversos tipos de marcadores derivados de secuencias de ADN conocidas, se han desarrollado las SCAR (regiones amplificadas caracterizadas por secuencias) y las CAPS (secuencias polimórficas amplificadas escindidas) (Hamada *et al.*, 1982; Collard y Mackill, 2008 y Uçar y Şensoy, 2022). Estos marcadores se distribuyen uniformemente por todo el genoma de las plantas, lo que los hace muy versátiles para una amplia gama de aplicaciones en la mejora de las plantas (Holton, 2001 y Jarne y Lagoda, 1996). Además, su reproducibilidad en diferentes laboratorios aumenta su utilidad para integrar mapas genéticos de la misma especie y estudiar la diversidad genética en las colecciones de germoplasma (Barrantes *et al.*, 2014 y Almeida *et al.*, 2021).

2.1.9.1. Genes de resistencia a TSWV de tomate

Los materiales relacionados con los tomates presentan una variedad de orígenes, que incluyen tomates cultivados y silvestres. Entre estos materiales, el gen *Sw-5* se ha clonado con éxito debido a su resistencia altamente efectiva al virus de la marchitez manchada del tomate (TSWV), como señalaron además, varios otros genes, a saber, *SW-1a*, *SW-1b*, *sw-2*, *sw-3*, *sw-4* y *Sw-6*, han demostrado diversos grados de resistencia a cepas específicas de TSWV, como lo indican (Roselló *et al.*, 1998; Stevens *et al.*, 1991; Boiteux y de B. Giordano, 1993). Un descubrimiento más reciente, el gen *Sw-7*, tiene un rango de regiones limitado pero ofrece resistencia a un amplio espectro de TSWV, según lo informado por el *Sw-5*, originario de *L. peruvianum*, es un gen de resistencia de calidad dominante que brinda protección contra una amplia gama de especies de *Tospovirus*, como indican (Boiteux y de B. Giordano, 1993). Este gen ha sido identificado e introducido en el tomate fresco (*Lycopersicon esculentum*) por (Stevens *et al.*, 1991) y ha sido mapeado en la región telomérica del brazo largo del cromosoma 9, situada entre los marcadores RFLP CT71 y CT220, según (Stevens *et al.*, 1995). En particular, el *Sw-5* está estrechamente asociado con el marcador CT220, con una cercanía de aproximadamente 65 kb, como lo documentan (Brommonschenkel *et al.*, 2000; Spassova *et al.*, 2001; Brommonschenkel y Tanksley, 1997 y Qi *et al.*, 2021).

2.1.9.2. Genes de resistencia a Ph de tomate

El tizón tardío, causado por el Oomiceto *Phytophthora infestans*, hay tres genes que se ha informado *Ph-1*, *Ph-2* y *Ph-3* confirman la resistencia contra el tizón tardío (Gallegly y Marvel, 1955 y Gardner y Panthee, 2010). Mientras que el gen *Ph-1* solo se encontró ineficaz en el cultivo de tomates debido a la aparición de distintas razas de *P. infestans* (Foolad *et al.*, 2008) y no se informó ningún marcador molecular que esté estrechamente asociado con este gen de resistencia. Mientras que *Ph-2* combinado con el gen *Ph-3* se está utilizando comercialmente en el programa de mejoramiento de resistencia de tomate. *Ph-3* es mucho más valioso que los genes *Ph-1* y *Ph-2* y confiere una resistencia dominante incompleta a una amplia gama de razas, incluidas aquellas que superan a *Ph-1* y *Ph-2* (Chunwongse *et al.*, 2002). Recientemente, también se informó que el gen *Ph-5* en una entrada distinta de *S. pimpinellifolium* (PI 270433) proporciona resistencia contra una amplia variedad de razas de *P. infestans* (Merk *et al.*, 2012).

2.1.9.3. Genes de resistencia a RKN de tomate

Bailey (1941) documentó inicialmente la resistencia del tomate a los nematodos agalladores (RKN) en la especie silvestre *Lycopersicon peruvianum* L. Tras la utilización del rescate de embriones, Smith (1944) introdujo este rasgo en el *Lycopersicon esculentum* cultivado. Posteriormente se reveló que esta resistencia estaba gobernada por un gen dominante solitario conocido como *Meloidogyne incognita* -1 (*Mi-1*), que está situado en el cromosoma 6 (Ho *et al.*, 1992). Este gen presenta una eficiencia significativa contra *M. incognita*, *M. arenaria* y *M. javanica*, aunque no contra *M. hapla* (Cap *et al.*, 1993). Actualmente, el *Mi-1* representa la única fuente de resistencia disponible (De Ilarduya *et al.*, 2001 y Lizardo *et al.*, 2022). Además, se han identificado otros genes de resistencia (*Mi-2*, *Mi-3*, *Mi-4*, *Mi-5*, *Mi-6*, *Mi-7*, *Mi-8*, *Mi-HT* y *Mi-9*). De los diez genes de resistencia a RKN descubiertos en tomate, siete (*Mi-2*, *Mi-3*, *Mi-4*, *Mi-5*, *Mi-6*, *Mi-9* y *Mi-HT*) Muestran una resistencia constante a altas temperaturas (Wu *et al.*, 2009). Los tres genes resistentes al calor restantes aún no se han mapeado y, por el momento, ninguno de estos genes se ha clonado con éxito (El-Sappah *et al.*, 2019).

2.1.9.4. Genes de resistencia a ToMV de tomate

El logro de la resistencia al *Tobamovirus* en el tomate implicó la introgresión de los genes *Tm-1*, *Tm-2* y su alelo *Tm-2²* de especies de tomate silvestre (Meshi *et al.*, 1989; Lanfermeijer *et al.*, 2003; Ishibashi *et al.*, 2007 y Luria *et al.*, 2017). En las últimas décadas, la aparición de cepas ha provocado la ruptura de la resistencia al *Tm-1* y al *Tm-2*, dejando al *Tm-2* como el principal gen responsable del control del *Tobamovirus* en el tomate durante los últimos 60 años (Meshi *et al.*, 1989; Strasser y Pfitzner, 2007 y Chanda *et al.*, 2021). La codificación del CC-NLR por el *Tm-2²*, facilita su interacción con el *Tobamovirus* efector en la membrana plasmática, lo que desencadena una respuesta inmune (Weber *et al.*, 1993, Chen *et al.*, 2017). Esta interacción provoca resistencia en la planta al inducir una resistencia hipersensible o extrema, según el nivel específico de expresión de *Tm-2²* (Hall, 1980; Zhang *et al.*, 2013; Hak y Spiegelman, 2021).

2.1.10. Interacción planta patógeno

La interacción entre las plantas y sus patógenos es una relación compleja que implica difusos mecanismos de evasión de los patógenos y de reconocimiento en las plantas (Dangl y Jones, 2001; Jones y Dangl, 2006; Bent y Mackey, 2007 e Yu *et al.*, 2017). Las plantas

se enfrentan constantemente a varios patógenos potenciales, como hongos, Oomicetos, bacterias, insectos, nematodos y virus. A diferencia de los animales, las plantas carecen de movilidad y de la capacidad de evitar los ataques de patógenos (Prihatna, 2009; Aruna Kumara *et al.*, 2022 y Ngou *et al.*, 2022). Las plantas no poseen células móviles que puedan generar respuestas inmunitarias adaptativas a los sitios de infección. Sin embargo, para que los patógenos potenciales se transformen en patógenos reales en las plantas, deben superar varios mecanismos de defensa, como las barreras físicas, los compuestos antimicrobianos preformados y la inmunidad dependiente del reconocimiento mediada por los genes de resistencia (R) (Dangl y Jones, 2001 y Prihatna, 2009). Los patógenos que son capaces de traspasar las capas defensivas pasivas pueden establecer relaciones convincentes y sutiles con el huésped.

2.1.11. Tipos de resistencia según su mecanismo de acción

Existen todos tipos de resistencia las cuales son: la resistencia horizontal disminuye el grado en el cual la enfermedad aumenta en el campo. La resistencia vertical reduce la cantidad inicial de inóculo, a partir del cual comienza la epidemia. Un lento grado de aumento de la enfermedad en el campo, activa en gran medida el beneficio de reducir el inóculo inicial. Por lo tanto, la resistencia horizontal mejora enormemente la resistencia vertical: la resistencia horizontal activa los genes R. Los genes R han caído en descrédito, porque se utilizaron incorrectamente, se utilizaron para sustituir la resistencia horizontal, cuando deberían utilizarse sólo para complementarla (Van Der Plank, 1966 y Parlevliet y Zadoks, 1977).

3. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1. Localización

3.1.1. Ubicación geográfica

La presente investigación se realizó en campaña agrícola 2022 – 2023 en predios del Centro Nacional de Producción de Semillas de Hortalizas (CNPSH) ubicado en Villa Montenegro perteneciente al municipio de Sipe Sipe, provincia Quillacollo, km 23,5 Carretera Cochabamba - Oruro, con dirección Oeste, en la región del Valle Bajo a 2505 msnm. Las coordenadas geográficas son 17°27'00" de Latitud Sur y 66°23'00" de Longitud Oeste (Figura 1).



Figura 1. Ubicación del Centro Nacional de Producción de Semillas de Hortalizas (CNPSH).

3.1.2. Características edafoclimáticas

3.1.2.1. Clima

Las características de temperatura y humedad de las estaciones de primavera, verano y otoño son medias de 16 °C y 44 % de humedad, durante el invierno las temperaturas bajan y se registran heladas a -2 °C (CNPSH, 2005).

3.2. Materiales

3.2.1. Material de estudio

Para la tabulación de la matriz de datos, análisis e interpretación de resultados se utilizó una computadora portátil, para plasmar los resultados en un documento final.

3.2.2. Material de laboratorio

Fase fitopatología: alcohol, vasos precipitados de 500 cc, porta objetos, cubre objetos, coladores, piceta, masking, marcador indeleble, papel filtro, tijera, probeta de 200 ml, cajas petris, tamices, tubos falcon y aguja de disección. A demás de los equipos: balanza analítica marca AND ER-180A, centrifugadora Thermo, autoclave SQ510C, licuadora Oster, estereoscopio Olympus y microscopio Motic.

Fase molecular: bolsas plásticas, identificadores, caja de tecnopor, paquetes de gel congelado, gradillas, tubos eppendorf, tips para micropipeta mortero, gradillas, piceta, masking, marcadores indelebles, vasos precipitados, probetas, parafilm, espátulas, guantes latex, matraces Erlenmeyer, papel aluminio, placas de dilución, tijeras, probetas de plástico de 100 ml y barras magnéticas. También se utilizao los reactivos: ácido clorhídrico (37 %), ácido bórico, ácido etilen diaminotetracético (EDTA), agarosa, azul de bromofenol, etanol 96 %, glicerol, isopropanol, 2-mercaptoetanol (β), nitrógeno líquido, polivinilpirrolidona (PVP), ribonucleasa (A), syber green, dNTPs 100 Mm ($4 \times 25 \mu \text{ mol}$) taq ADN polimerasa, trizma base, urea, marcador de peso molecular de 200 – 10000 pb, marcador de peso molecular de 2000 pb. Asimismo, se utilizaron los equipos: agitador magnético marca Jisico, autoclave, balanza analítica, cámara de electroforesis Cole Parmer, bandeja de electroforesis, baño maria Julabo, Frezzer (-20°C), documentador de imagen, destilador de agua, microcentrífuga, (Capacidad – 24 tubos) thermo scientific, Microondas whirlpool, pHmetro de Hanna Instruments, refrigerador Consul 4°C , Tanque para nitrógeno líquido (cap. 10 l) thermo scientific, termociclador Peq Lab, transiluminador de rayos U.V. Photonyx.

3.2.3. Material de campo

Para el establecimiento, seguimiento y evaluación de la investigación, los materiales que se utilizaron en las actividades de campo fueron: bandejas para almacigo, azadón, pala, cinta métrica, macetas (5 kg), cono para tutorado, tijera de podar, mochila fumigadora (20 l), etiquetas de identificación y libro de campo.

3.2.4. Material genético

El material genético estaba conformado por 26 especies silvestres y variedades cultivadas de tomate pertenecientes a la colección de *Solanum* spp. del Banco de Germoplasma de Hortalizas (Cuadro 3), que fueron provistas por el Proyecto Hortalizas del Instituto Nacional de Innovación Agropecuaria y Forestal (INIAF).

Cuadro 3. Descripción de las 26 especies silvestres y variedades cultivadas de tomate.

Genero	Especie	Genotipo	N° Accesoión
<i>Solanum</i>	<i>cerasiforme</i>	G1	BOL8195HT
<i>Solanum</i>	<i>cerasiforme</i>	G2	BOL8203HT
<i>Solanum</i>	<i>cerasiforme</i>	G3	BOL8249HT
<i>Solanum</i>	<i>galapagense</i>	G4	BOL8252HT
<i>Solanum</i>	<i>pimpinellifolium</i>	G5	BOL8256HT
<i>Solanum</i>	<i>pimpinellifolium</i>	G6	BOL8259HT
<i>Solanum</i>	<i>pimpinellifolium</i>	G7	BOL8260HT
<i>Solanum</i>	<i>pimpinellifolium</i>	G8	BOL8261HT
<i>Solanum</i>	<i>pimpinellifolium</i>	G9	BOL8262HT
<i>Solanum</i>	<i>Pennellii</i>	G10	BOL8263HT
<i>Solanum</i>	<i>cerasiforme</i>	G11	BOL8265HT
<i>Solanum</i>	<i>Neorickii</i>	G12	BOL8266HT
<i>Solanum</i>	<i>habrochaites</i>	G13	BOL8271HT
<i>Solanum</i>	<i>chmielewskii</i>	G14	BOL8272HT
<i>Solanum</i>	<i>chmielewskii</i>	G15	BOL8273HT
<i>Solanum</i>	<i>cerasiforme</i>	G16	BOL8274HT
<i>Solanum</i>	<i>cerasiforme</i>	G17	BOL8299HT
<i>Solanum</i>	<i>cerasiforme</i>	G18	BOL8302HT
<i>Solanum</i>	<i>cerasiforme</i>	G19	BOL8343HT
<i>Solanum</i>	<i>cerasiforme</i>	G20	BOL8346HT
<i>Solanum</i>	<i>cerasiforme</i>	G21	BOL8348HT
<i>Solanum</i>	<i>cerasiforme</i>	G22	BOL8351HT
<i>Solanum</i>	<i>habrochaites</i>	G23	L001
<i>Solanum</i>	<i>lycopersicum</i>	G24	Ísa
<i>Solanum</i>	<i>lycopersicum</i>	G25	Renacer
<i>Solanum</i>	<i>lycopersicum</i>	G26	Riogrande

3.3. Metodología

3.3.1. Fase de implementación del experimento

3.3.1.1. Germinación de semillas

La semilla de cada una de las especies se almacenó en la segunda semana de septiembre de 2022, en bandejas de germinación, posteriormente estas se introdujeron a la cámara

fitotrón a una temperatura constante de 24 °C, con la finalidad de garantizar la emergencia del total de semillas. A la emergencia y alcance del desarrollo de los dos cotiledones se repicó en semilleros de 50 alveolos y pasó a la sala de encurtido, donde permaneció hasta que lleguen a desarrollar cuatro hojas verdaderas (Figura 2a).

3.3.1.2. Preparación de sustrato

El sustrato para la implementación del ensayo estuvo compuesto de cascarilla de arroz requemada, tierra vegetal y lama de río, a una relación 1:1:1, proporciones mezcladas homogéneamente. La esterilización de la mezcla se efectuó en calderones a una temperatura 115 °C por un lapso de 45 minutos, tiempo que garantiza la eliminación de microorganismos en estado activo o latente. La desinfección del sustrato se efectuó la primera semana de septiembre (Figura 2b).

3.3.1.3. Trasplante

El trasplante de las plantas correspondiente a cada especie se realizó la tercera semana de octubre, cuando llegaron a desarrollar 4 a 5 hojas verdaderas en macetas con capacidad de 5 kg de sustrato y con una fertilización base de 19 g de 20 N-20 P₂O₅-20 K₂O (Figura 2c).

3.3.1.4. Extracción de inóculo

El inóculo se obtuvo de plantas de tomate que presentaban una infestación de nematodos, específicamente *Nacobbus aberrans*. Posteriormente, se retiraron las plantas afectadas y se las sometió a un proceso de lavado exhaustivo con abundante agua para eliminar cualquier resto de suelo de la radícula. Luego, con una tijera de podar, se cortaron las raíces en fragmentos de aproximadamente 1 a 2 centímetros de longitud. Posteriormente, estos segmentos de raíces se colocaron dentro de un recipiente con una tapa de rosca, en el que se introdujo una solución compuesta de agua e hipoclorito de sodio al 1%. Las raíces se sumergieron completamente en la solución, dejando un espacio vacío dentro del recipiente para facilitar la agitación horizontal durante 4 minutos. A continuación, el tamiz de malla 100 mesh se acopló con el tamiz de malla 400 mesh, que había sido previamente acondicionado con agua. Luego, el contenido del recipiente se depositó en los tamices acoplados. Se realizó un lavado minucioso con una cantidad abundante de agua durante un minuto. Posteriormente, los huevos recolectados en el tamiz de malla 400 se transfirieron a un tubo

falcón, lo que dio como resultado un volumen total de 10 mililitros. De esta mezcla, se extrajo 1 mililitro y se colocó en una placa de Petri de 60 x 15 milímetros, con el fin de facilitar la observación microscópica y la cuantificación de la población de huevos (Figura 2d y 2e).

3.3.1.5. Inoculación

La inoculación artificial se realizó la primera semana de noviembre, tres semanas después de la implementación del bioensayo. El sustrato de las macetas tenía un nivel de humedad del 90%. Posteriormente, se realizó un ligero surco a una profundidad y distancia de 5 centímetros del tallo de las plantas de tomate. En este surco, se depositaron 5000 unidades de inóculo (compuesto por huevos y juveniles en segundo estadio) utilizando una micropipeta, una vez depositada el inóculo, se cubrió con suelo y se dio una ligera irrigación. Esta irrigación facilitó el movimiento de nematodos activos hacia la zona radicular (Figura 2f).



Figura 2. Fase de implementación del bioensayo: a) germinación de semillas, b) preparación de sustrato, c) trasplante, d) y e) extracción de inóculo, y f) inoculación.

3.3.2. Fase del manejo del bioensayo

3.3.2.1. Riego

La ejecución del experimento implicó el empleo de un sistema de riego por goteo durante las primeras horas de la mañana y de la tarde. Cada sesión de riego duró 30 minutos al día. La duración del riego se ajustó en función del crecimiento de las plantas y se complementó con la aplicación de una solución nutritiva al sistema radicular.

Fertirrigación: Con el fin de proporcionar a las plantas nutrientes esenciales, se empleó de manera general para el ensayo una solución nutritiva. Esta solución se enriqueció con macronutrientes y se administró a una tasa del 5 %, iniciando a los 15 días después del trasplante y continuando durante toda la fase de ramificación y floración. Sin embargo, durante la fase de fructificación y maduración, la solución se suministró a una tasa del 50 %. Los fertilizantes utilizados para preparar las soluciones nutritivas antes mencionadas fueron los siguientes: Nitrato de Calcio ($\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$), Nitrato de Potasio (KNO_3 , K_2SO_4), Sulfato de Magnesio ($\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$) y Ácido Fosfórico (H_3PO_4).

3.3.2.2. Tutorado

Esta actividad se realizó a la tercera semana después del trasplante. Este procedimiento consistió en direccionar el tallo principal y los tres tallos secundarios que mostraron el mayor vigor. El proceso del tutorado fue manualmente, utilizando conos metálicos previamente desinfectados. Durante este proceso, se tuvo cuidado al introducir los conos para no causar daño a las raíces de la planta. Esta acción se hizo porque los tallos o brazo de la planta de tomate no se mantienen erguidos, de modo que para mantenerlos de forma vertical y aprovechar la radiación, así facilita las labores culturales (Figura 3a).

3.3.2.3. Poda de formación

Se realizó la poda de formación a un mes y medio después del trasplante. Este procedimiento consistió en dejar crecer el tallo primario y seleccionar los tres tallos secundarios que mostraban el mayor vigor. El proceso de poda se ejecutó manualmente, utilizando una tijera de podar previamente desinfectada. Durante este proceso, se eliminaron los tallos basales débiles, junto con las hojas basales viejas y enfermas ubicadas cerca del suelo. Esta acción facilitó la correcta circulación del aire y la iluminación, evitando así la propagación de plagas y enfermedades. Además, se eliminó la primera inflorescencia

para garantizar una distribución uniforme de los nutrientes absorbidos en toda la planta. Esta tarea se realizó con diligencia en las primeras horas de la mañana y se repitió cada 2 semanas.

Simultáneamente con el crecimiento de las hojas, se implementó una práctica conocida como desbrote. Esta práctica implica la eliminación de los brotes delicados que emergen de las partes axilares de la planta durante sus etapas de desarrollo. Siguiendo esta práctica, se llevó a cabo una medida curativa, en la que se empleó una mochila que contenía 20 litros de agua con una dosis de 70 gramos de Mancozeb. Para evitar la infiltración de microorganismos y enfermedades perjudiciales en la planta. En consecuencia, todo el experimento se sometió a fumigación para garantizar resultados óptimos.

3.3.2.4. Control de plagas y enfermedades

Se realizaron inspecciones periódicas y se adoptaron las medidas adecuadas en función de los síntomas que presentaban las plantas. Se emplearon agroquímicos preventivos como Mitiran, Mancozeb y Cipermetrina en etapas iniciales, mientras que en los casos de alta incidencia se utilizaron productos curativos como Mitiran e Imidaclopriti (Figura 3b).

La primera aplicación de insumos químicos se inició la tercera semana de octubre de 2022. Esto implicó aplicar productos fitosanitarios de acuerdo con la aparición de plagas y enfermedades a lo largo del desarrollo del cultivo. Para ayudar a las plantas, se administraron diversas combinaciones de fertilizantes foliares, fungicidas e insecticidas así como: CalciBor a.i. 50 cc, Bas foliar 50 g, Fertilom combi 10 g, fosfol 100 cc y MAP 30 g. Estos tratamientos se administraron con una mochila pulverizadora motorizada de 20 litros, cada 15 días durante el ensayo.

3.3.2.5. Extracción de los nódulos y conteo de población de nematodos

Para cuantificar la cantidad de nódulos presentes en las raíces de las plantas infestadas, el método empleado fue la extracción de huevos de *Nacobbus aberrans*. de las raíces infectadas, siguiendo la técnica propuesta por Williamson y Hussey (1996).

El procedimiento de conteo de población de nematodos se realizó mediante la propuesta de Lopez-Nicora *et al.*, (2021). La radícula se limpió a fondo lavándola con abundante agua para eliminar cualquier residuo del suelo. Posteriormente, se cortó las raíces en fragmentos de aproximadamente 1 a 2 centímetros con la ayuda de una tijera de podar. Luego, estos

fragmentos se transfirieron a un recipiente con una tapa de rosca y se adicionó una solución compuesta por agua e hipoclorito de sodio al 1 %. Es importante que las raíces estén completamente sumergidas en la solución, dejando un espacio libre dentro de la botella para facilitar la agitación horizontal durante 4 minutos. El tamiz de malla 100 se acopló encima del tamiz de malla 400 mesh, previamente acondicionado este último con agua. Posteriormente, el contenido del frasco se vertió en los tamices antes mencionados. Se realizó un enjuague minucioso con abundante agua durante un minuto. Los huevos que se hayan acumulado en el tamiz de malla 400 se transfirió a un tubo falcón, con un volumen de 10 milímetros. Posteriormente, se extrajo 1 milímetro de la solución antes mencionada en una caja de Petri con unas dimensiones de 60 x 15 milímetros, que luego se sometió a una observación microscópica para determinar la cantidad de huevos presentes (Figura 3c y d).



Figura 3. Manejo del bioensayo: a) tutorado, b) control de plagas y enfermedades, c) extracción de nódulos y d) conteo de población de nematodos.

3.3.3. Fase de biología molecular

3.3.3.1. Colecta y almacenamiento de material vegetal

Siguiendo el protocolo propuesto por Saldaña *et al.*, (2022), cuidadosamente se colectó hojas pequeñas cerca al ápice de cada especie en campo, depositando en bolsas plásticas debidamente identificadas (código de acceso, cultivo y fecha). Durante la colecta las muestras de hojas de tomate se mantuvieron conservadas en una caja de tecnopor con paquetes de gel congelado, hasta llegar al laboratorio y almacenarlas a una temperatura -20 °C (Figura 4a).

Esta actividad se realizó de acuerdo a las siguientes recomendaciones:

- Las hojas colectadas deben estar sanas (sin presencia de enfermedades o ataque de plagas) y limpias.
- Por acceso se colectaron entre 3 a 5 hojas por cada planta.
- Una vez colectadas las muestras se mantuvieron congeladas para que no pueda existir degradación de ADN.

3.3.3.2. Molido de muestras con nitrógeno líquido

Se molió cada una de las muestras de tejido vegetal de tomate con nitrógeno líquido a -196 °C hasta obtener un polvo fino en morteros pre-enfriados. (Cuanto más fino el polvo, mayor el rendimiento de ADN). Se transfirió 100 miligramos de tejido molido a tubos Eppendorf debidamente etiquetados y pre enfriados, los cuales fueron mantenidos a -20 °C hasta el momento de la extracción del ADN genómico (Figura 4b).

3.3.3.3. Extracción de ADN genómico

El proceso de extracción de ADN se realizó mediante el protocolo CTAB (Hexadecilbromuro de trimetil amonio) Doyle and Doyle Isolation of DNA de pequeñas cantidades de tejido vegetal propuesto por Pérez *et al.*, (2016), en el Cuadro 4 se muestra los reactivos para solución extracción de ADN. Por el método se logró obtener concentraciones de entre 20 a 80 ng de ADN extraído por cada 100 mg de tejido molido (Figura 4c).

Procedimiento:

1. Agitar la solución de extracción CTAB 2X y disolver precipitados.
2. Utilizar los tubos Eppendorf con 100 mg de tejido molido obtenido en el proceso de molido.
3. Agregar 700 μ L de solución extracción, CTAB 2X, mezclar por inversión, para homogenizar el tejido con la solución de extracción.
4. Incubar en baño María a 65 °C durante 45 minutos y remover los tubos por inversión.
5. Agregar 700 μ L de cloroformo, isoamil alcohol: (24:1) y agitar vigorosamente los tubos por inversión durante 10 min a temperatura ambiente.
6. Centrifugar a 10000 rpm a temperatura ambiente durante 10 min para formar la fase acuosa (parte superior) y la fase orgánica (parte inferior).
7. Recuperar aproximadamente 700 μ L de la fase superior acuosa a otro tubo Eppendorf.
8. Repetir los pasos 5, 6 y finalmente recuperar 400 μ L del sobrenadante.
9. Agregar una proporción de 1/2 volumen de isopropanol (2-propanol) previamente enfriado y mezclar por inversión para favorecer la precipitación de la hebra del ADN. Incubar las muestras en baño de hielo durante 20 minutos, para optimizar la obtención del pellet de ADN.
10. Centrifugar a 11000 rpm durante 7 min para precipitar y formar el pellet de ADN en el fondo del tubo, desechar el isopropanol inclinando levemente el tubo (cuidando de no perder el pellet de ADN).
11. Agregar 350 μ L de etanol al 75 %, lavar suavemente el pellet de ADN por 10 min. descartar el etanol y repetir el lavado.
12. Dejar que el etanol se evapore a temperatura ambiente hasta que el pellet de ADN seque.
13. Suspender pellet de ADN en 50 a 80 μ L de agua milliQ con RNasa (10 mg/ml). Incubar en baño María a 37 °C durante 1 hora y almacenar las muestras a -20 °C.

Cuadro 4. Reactivos para Solución de Extracción de ADN: CTAB2X.

Reactivo	Concentración en solución
Tris-HCl1M (pH=8.0)	100 Mm
EDTA 0.1M(pH=8.0)	20 Mm
CTAB	2,0 %
Cloruro de Sodio NaCl	1,4 Mm
Polivinilpirrolidona	1,0 %

3.3.3.4. Cuantificación de ADN en gel de agarosa al 1 %

Para verificar la calidad y concentración del ADN genómico extraído se utilizó el método por electroforesis en gel de agarosa al 1 % como se muestra en el Cuadro 5. Que sirve para estimar por comparación de intensidad de bandas con un marcador de peso molecular de concentraciones conocidas (Figura 4d).

La cuantificación del ADN mediante electroforesis en gel de agarosa se realizó bajo el siguiente procedimiento:

1. Ensamblar la cubeta de electroforesis.
2. Preparar el gel de agarosa de acuerdo a la concentración y tamaño deseado.
3. Calentar la mezcla de agarosa en un horno microondas, luego enfriar la solución a 60 °C aproximadamente.
4. Vaciar la solución a la cubeta y dejar gelificar al menos 30 min.
5. Preparar unos tubos Eppendorf con las muestras a cuantificar, deben ser mantenidos en hielo y en cada uno de ellos depositar 5 µL de agua destilada, 2 µL de ADN total de la muestra correspondiente y 1 µL de tampón de cargado (1 ml de tampón de cargado + 7 µL de Syber Green).
6. Una vez gelificado el gel de agarosa, colocarlo en la cámara de electroforesis con el buffer de corrida y depositar suavemente las muestras en los pocillos del gel.
7. Colocar en un pocillo 2,5 µL del marcador de peso molecular de 200 - 10.000 pares de bases.
8. Aplicar la corriente (5 V/cm) por 45 a 60 min aproximadamente.
9. Sacar cuidadosamente el gel y colocarlo sobre la fuente de luz ultravioleta.
10. Fotografiar la imagen del gel, documentarla en una computadora y posteriormente interpretar los resultados.

Cuadro 5. Preparación de gel de agarosa (cuantificación de ADN y Productos PCR).

	Gel mediano 100 ml	Buffer de corrida
Agarosa 1% (cuantificación de ADN)	1 g	400 ml
Agarosa 1% (cuantificación de ADN)	1 g	600 ml
TBE 0,5X (ml) para el gel	100	
TBE 0,5X (ml) para la cubeta	600	

3.3.3.5. Aplicación por Reacción de Cadena de la Polimerasa

En el Cuadro 6 se describen las secuencias de cada uno de los cebadores utilizados en la investigación para determinar la presencia de loci específicos (Figura 4e).

Cuadro 6. Genes de resistencia a virus de la marchitez manchado del tomate, *Phytophthora infestans*, virus mosaico del tomate y *Meloidogyne* spp. en tomate (*Solanum* spp.) y marcadores genéticos moleculares asociados.

Gen	Marcador/ Locus	Cromo soma	Estatus	Primers	
<i>Ph-3</i>	TG328	9	CAPS	F	5'- GGTGATCTGCTTATAGACTTGGG-3'
				R	5'- AAGGTCTAAAGAAGGCTGGTG-3'
<i>Sw-5</i>	Sw421	9	SCAR	F	5'-AATTAGGTTCTTGAAGCCCATCT-3'
				R	5'-TTCCGCATCAGCCAATAGTGT-3'
<i>Mi</i>	REX1	6	CAPS	F	5'-TCGGAGCCTTGGTCTGAATT-3'
				R	5'-GCCAGAGATGATTCGTGA-3'
<i>Tm-2²</i>		9	SCAR	F	5'-CACCTTTCCCTCTCCAA-3'
				R	5'-CACCTTTCCCCTAAAGC-3'

Secuencia polimórfica amplificada y cortada (CAPS)

Región amplificada y caracterizada por secuencia (SCAR)



Figura 4. Biología molecular: a) colecta y almacenamiento de material vegetal, b) molido de muestras con nitrógeno líquido, c) extracción de ADN genómico, d) cuantificación de ADN en gel de agarosa al 1 %, y e) aplicación por reacción de cadena de la polimerasa.

3.4. Variables de respuesta

Las variables de respuesta que se registraron durante el desarrollo de la investigación se describen a continuación:

3.4.1. Determinación del índice de reproducción de nematodos (DTIRN)

La eficiencia del huésped se evaluó a través de la siguiente fórmula propuesta por Seinhorst (1970):

$$IR = \frac{Pf}{Pi}$$

Donde:

IR: Índice de reproducción

Pf: Población final que surge del recuento después de culminado el ensayo

Pi: Población inicial corresponde al número de huevos y J2 inoculados para cada tratamiento

3.4.2. Población de nematodos en suelo (PNS)

Se tomó una muestra de 100 gramos de suelo de la zona radicular por cada planta, una vez terminada la evaluación de parámetros fisiológicos, posteriormente en el laboratorio se extrajo los nematodos activos en estado juvenil J2 de *Nacobbus aberrans* por el método de pocillo y finalmente el conteo se realizó en un microscopio (Figura 5a).

3.4.3. Número de nódulos en raíz (NNR)

Cada sistema de raíces se lavó cuidadosamente y luego se procedió a contar el número de agallas totales que se encontraron en el volumen total de la radícula. El procedimiento se realiza después de finalizar con la evaluación de parámetros fisiológicos (Figura 5b).

3.4.4. Peso de nódulos en raíz (PNR)

Una vez cuantificadas las agallas se procedió a pesar en una balanza analítica (Figura 5c).



Figura 5. Evaluación de variables de respuesta: a) población de nematodos en suelo, b) número de nódulos en raíz, y c) peso de nódulos.

3.4.5. Población de huevos de nematodos en raíz (PHNR)

En el laboratorio se lavó el sistema radical con agua corriente, se registró su peso y se cortaron en trozos de 1 a 2 centímetros, de los cuales, previa homogenización, se tomaron 10 gramos y se procesaron mediante la técnica del hipoclorito de sodio en base al método propuesto por Hussey y Barker (1973); luego, el número de huevos extraídos de la muestra de 10 gramos de raíces, se relacionó con el peso total del sistema radicular mediante una regla de tres simple para conocer la población total presente en el sistema radical, de la siguiente forma: en 10 gramos de raíces = NH número huevos, en TG total gramos de raíces, X qué población de huevos de nematodos corresponderá?.

3.4.6. Población de nematodos juveniles en raíz (PNJR)

En el laboratorio se lavó el sistema radical con agua corriente, se registró su peso y se cortaron en trozos de 1 a 2 centímetros, de los cuales, previa homogenización, se tomaron 10 gramos y se procesaron mediante la técnica del hipoclorito de sodio siguiendo el método propuesto por Hussey y Barker (1973); luego, los estado J2 extraídos de la muestra de 10 gramos de raíces, se relacionó con el peso total del sistema radicular mediante una regla

de tres simple para conocer la población total presente en el sistema radical, de la siguiente forma: en 10 gramos de raíces = PN número de nematodos, en TG total gramos de raíces, X qué número de población de nematodos corresponderá?.

3.4.7. Índice de nodulación (IN)

En el laboratorio se lavó el sistema radical con agua corriente y se registró el grado de agallas mediante la escala de 0 a 4. Los valores del índice de agallas y de incremento de la población del nematodo, se relacionaron con la escala del Cuadro 7, lo que permitió conocer con precisión el grado de eficiencia como hospedantes de *Nacobbus aberrans* de los cultivos o malezas evaluados.

3.4.8. Longitud de raíz (LR)

La longitud de raíz se midió una vez finalizado el trabajo de investigación, en una planta como muestra de cada tratamiento. Tomando la medida desde la cofia de la raíz hasta el cuello de la planta, con ayuda de una cinta métrica (Figura 6a).

3.4.9. Peso fresco de raíz (PFR)

La medición del peso fresco de raíz en gramos, se determinó una vez culminada la investigación, tomando una planta como muestra de cada tratamiento (Figura 6b).

3.4.10. Diámetro del tallo inicial y final (DTI y DTF)

Esta variable se registró dos veces en el ciclo del cultivo. La primera lectura se efectuó después de las tres semanas del trasplante y la segunda al culminar el ensayo, usando un calibrador Vernier automático (Figura 6c).

3.4.11. Temperatura foliar (TF)

Se hizo la medición de una parte de la hoja más expuesta al sol, y se aseguró de que no haya sombra con el cuerpo del operador o el sombreado de otras plantas cercanas. Las lecturas se tomaron al mismo lado de cada planta con el sol detrás del operador. El equipo que se utilizó para la medición de temperatura foliar es un termómetro infrarrojo Sixth Sense LT300 IRT (Figura 6d).

3.4.12. Temperatura del suelo (TS)

La temperatura del suelo se registró posterior a la inoculación en cada una de las macetas, con la ayuda de un termómetro de suelo, haciendo una penetración de 10 centímetros en la parte más expuesta al sol, este dato estaba expresado en grados centígrados (Figura 6e).

3.4.13. Humedad del suelo (HS)

La humedad del suelo se registró posterior a la inoculación en cada una de las macetas, con la ayuda de un tensiómetro, haciendo una penetración de 10 centímetros en la parte más expuesta al sol, este dato está expresado en porcentaje (Figura 6e).

3.4.14. Contenido relativo de clorofila (CRC)

Para realizar esta medición, se usó el clorofilímetro (Konica Minolta Sensing, Inc., Osaka, Japan) seleccionando tres folíolos, un impar y los dos pares cercanos a este, de la tercera hoja extendida desde la parte apical de la planta. En los cuales se realizó tres lecturas o muestreos, por cada folíolo y se promediaron dichas lecturas por cada unidad experimental. Las unidades de medición son característica del equipo, los cuales figuran como unidades SPAD (Soil Plant Analyzer Device) los cuales representan o equivalen al contenido relativo de clorofila en la hoja de la planta (Figura 6f).

3.4.15. Índice de vegetación de diferencia normalizada (NDVI)

Las mediciones de la reflectancia del dosel se tomaron a 1,0 metro por encima del dosel con una empuñadura de pistola en un campo de visión de 25° en días despejados entre las 11:00 y las 14:00.



Figura 6. Evaluación de variables: a) longitud de raíz, b) peso fresco de raíz, c) diámetro del tallo, d) temperatura foliar, e) temperatura del suelo y humedad del suelo, y f) contenido relativo de clorofila.

3.4.16. Peso del fruto (PF)

Se registró el peso de cinco frutos del segundo racimo de cada especie planta por planta. Se realizó el procedimiento después de finalizar con la evaluación de parámetros fisiológicos.

3.4.17. Diámetro ecuatorial del fruto (DEF)

La medición del diámetro ecuatorial se realizó de cinco frutos más ancha del fruto maduro, este carácter se evaluó del segundo racimo de cada planta. Se efectuó el procedimiento después de finalizar con la evaluación de parámetros fisiológicos.

3.4.18. Diámetro polar del fruto (DPF)

La medición del diámetro polar se realizó de cinco frutos se mide desde la inserción del pedicelo hasta el ápice del fruto. Este carácter se evalúa en el tercer fruto del segundo racimo, por cada planta. Se desarrolló el procedimiento después de finalizar con la evaluación de parámetros fisiológicos.

Cuadro 7. Escala para calificar el índice de nodulación de *Nacobbus aberrans* a través del número de agallas en las raíces.

Grado	N° de agallas	Daño	Respuesta
0	0	Sin daño	Inmune
1	1 a 100	Muy leve	Altamente resistente
2	101 a 500	Leve	Resistente
3	501 a 1000	Moderado	Moderadamente resistente
4	1001 a 1500	Intenso	Susceptible
5	> 1501	Muy intenso	Muy susceptible

Fuente: elaboración propia.

3.4.19. Expresiones del gen *Mi*

Los tamaños de los fragmentos de ADN, esperados por la secuencia polimórfica amplificada y cortada (CAPS) REX-1 ligado al gen *Mi*, se determinaron siguiendo a Williamson *et al.*, (1994). El marcador CAPS, REX-1, amplifica una banda de 750 pb tanto en el susceptible como en el dominante.

3.4.20. Expresión del gen *Sw-5*

Los tamaños de los fragmentos de ADN deseados del marcador región amplificada y caracterizada por secuencia (SCAR) 421 se determinaron siguiendo a Stevens *et al.*, (1995). El marcador desarrolla, aproximadamente, a un centimorgan del gen *Sw-5*. Este marcador es codominante, con una banda de 940 pb para el resistente y de 900 pb para el susceptible.

3.4.21. Expresión del gen *Ph-3*

La utilización del marcador Secuencias polimórfica amplificada y cortada (CAPS) TG328 se determina siguiendo a Robbins *et al.*, (2010), que sirve para determinar la presencia del gen *Ph-3*. Este marcador amplifica una región de 500 pb.

3.4.22. Expresión del gen *Tm-2²*

La utilización de marcador amplificada y caracterizada por secuencia (SCAR) *Tm-2²* en tomate se determinó según Dax *et al.*, (1998), se pudo observar una banda de 950 pb y una banda más grande tanto en líneas susceptibles como resistentes.

3.5. Diseño experimental

El ensayo se estableció bajo un Diseño Completamente al Azar (DCA); con 26 tratamientos y 3 repeticiones. El modelo estadístico empleado fue según lo descrito por Calzada (1964). El modelo lineal aditivo es el siguiente:

$$\gamma_{ij} = \mu + \tau_i + \varepsilon_{ij}$$

Donde:

γ_{ij} = Observación correspondiente a la *j*-ésima unidad experimental, sujeto al *i*-ésimo tratamiento

μ = media general de la variable de respuesta

τ_i = Efecto del *i*-ésimo tratamiento

ε_{ij} = Efecto del error experimental

3.6. Análisis de datos

a) Análisis de varianza (ANVA)

El análisis de varianza (ANVA) permitió la identificación de diferencias significativas entre las especies silvestres y variedades cultivadas de tomate en las variables estudiadas. Para el análisis de datos se utilizó el software R versión 4.4.0 (paquetes Agro R.).

b) Prueba de promedios

La prueba Duncan es un test utilizado para comparar pares de medias. Las medias de los tratamientos (con el mismo tamaño de muestras) son colocadas en orden creciente después de haber rechazado la Hipótesis nula de igualdad de medias mediante la técnica ANVA.

c) Análisis de correlación (r)

El coeficiente de correlación permitió conocer el grado de asociación entre las variables, cuantificando en términos relativos, el grado de asociación íntima o variación conjunta entre dos variables cuantitativas, las cuales presentaron distintas unidades tales como: centímetros, días y gramos (Morales, 2011).

d) Análisis de Componentes Principales (ACP)

Con este análisis se construyeron nuevas variables o componentes principales para la identificación de la relación que se presentan entre p variables que miden información común (correlacionadas). Cada componente principal contiene información en diferentes proporciones de todas las variables originales, mismos que deben ser interpretados independientemente uno del otro, cuyo análisis fueron expresados en valores y vectores propios (Franco e Hidalgo, 2003).

4. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

4.1. Comportamiento climático

La Figura 7 muestra la temperatura durante la campaña agrícola 2022-2023. Entre octubre y noviembre, durante la etapa de establecimiento y desarrollo vegetativo, se registraron temperaturas máximas de 35 °C y mínimas de 17 °C. Estas condiciones no afectaron negativamente esta etapa, ya que los rangos óptimos para el desarrollo del cultivo oscilan entre 28 y 30 °C durante el día y entre 15 y 18 °C durante la noche. En la etapa de floración, fructificación y maduración, durante diciembre y enero, las temperaturas alcanzaron un máximo de 33 °C y un mínimo de 12.8 °C. En general, se observó que no hubo condiciones desfavorables para el desarrollo del cultivo.

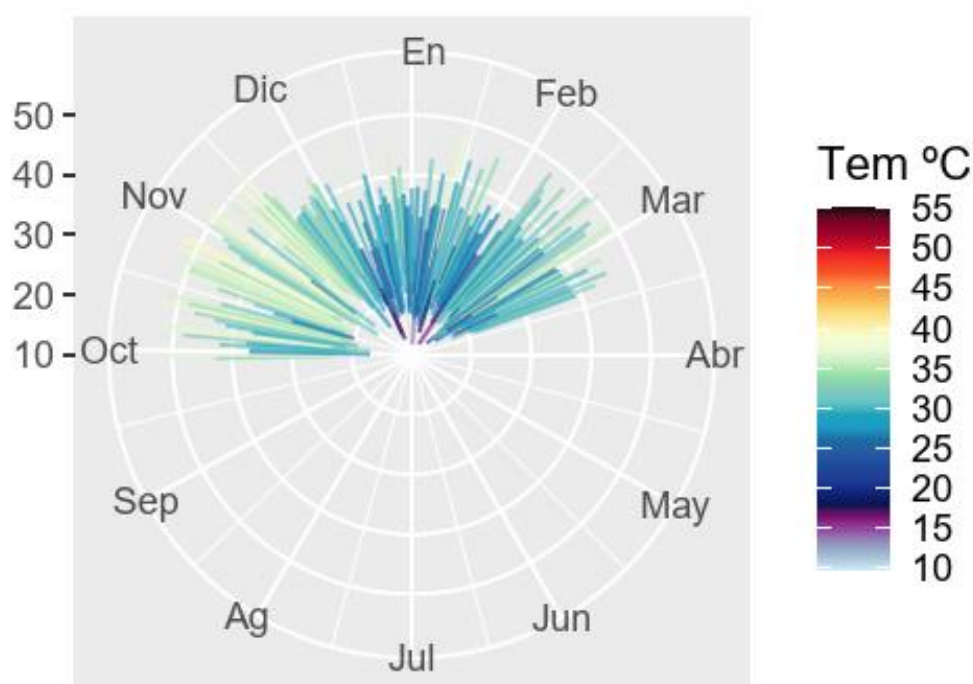


Figura 7. Temperaturas registradas durante la campaña agrícola 2022 – 2023. (Fuente: Reporte climático de CNPSH).

4.2. Análisis estadístico descriptivo

4.2.1. Diagrama de cajas (boxplot)

La Figura 8a presenta descripciones cuantitativas de las raíces, enfocándose en la determinación del índice de reproducción de nematodos (DTIR). Se observa una concentración en la media y la ausencia de valores atípicos, excepto en la especie silvestre *S. chmielewskii* (G15). De las 26 especies silvestres y variedades cultivadas de tomate, se evidencia una alta variabilidad en el número de población en suelo (NPS), mostrando valores dispersos en relación con la media. El valor mínimo corresponde a la especie silvestre *S. cerasiforme* (G22), que no es susceptible a los nematodos. En contraste, la especie silvestre *S. cerasiforme* (G16) presenta el valor máximo, indicando una susceptibilidad muy alta al nematodo. Asimismo, la variable peso de nódulos (PN) mostró valores intermedios de dispersión respecto a la media. El valor mínimo se observó en la especie silvestre *S. cerasiforme* (G11), lo que sugiere que este genotipo presenta resistencia al desarrollo de nematodos en las raíces. Por otro lado, el valor máximo se registró en la especie silvestre *S. cerasiforme* (G16), que exhibe la mayor población de nematodos.

En la Figura 8b, se analizan las variables número de nódulos por raíz (NNR) y peso fresco de la raíz (PFR), que demuestran una agrupación concordante. En cambio, la variable número de población de huevos por raíz (NPHR) presenta valores dispersos en relación con la media, con la especie silvestre *S. chmielewskii* (G15) mostrando una severa infestación por nematodos en las raíces. Sin embargo, la especie silvestre *S. cerasiforme* (G3) muestra una tolerancia significativa. Estos resultados sugieren que los genotipos con gen de resistencia a nematodos (RKN) pueden deberse a su origen geográfico. En consecuencia, Jacquet *et al.*, (2005); Cortada *et al.*, (2009) y Verdejo-Lucas *et al.*, (2009) informaron que el origen genético de la planta influye significativamente en la variabilidad de su resistencia a los nematodos.

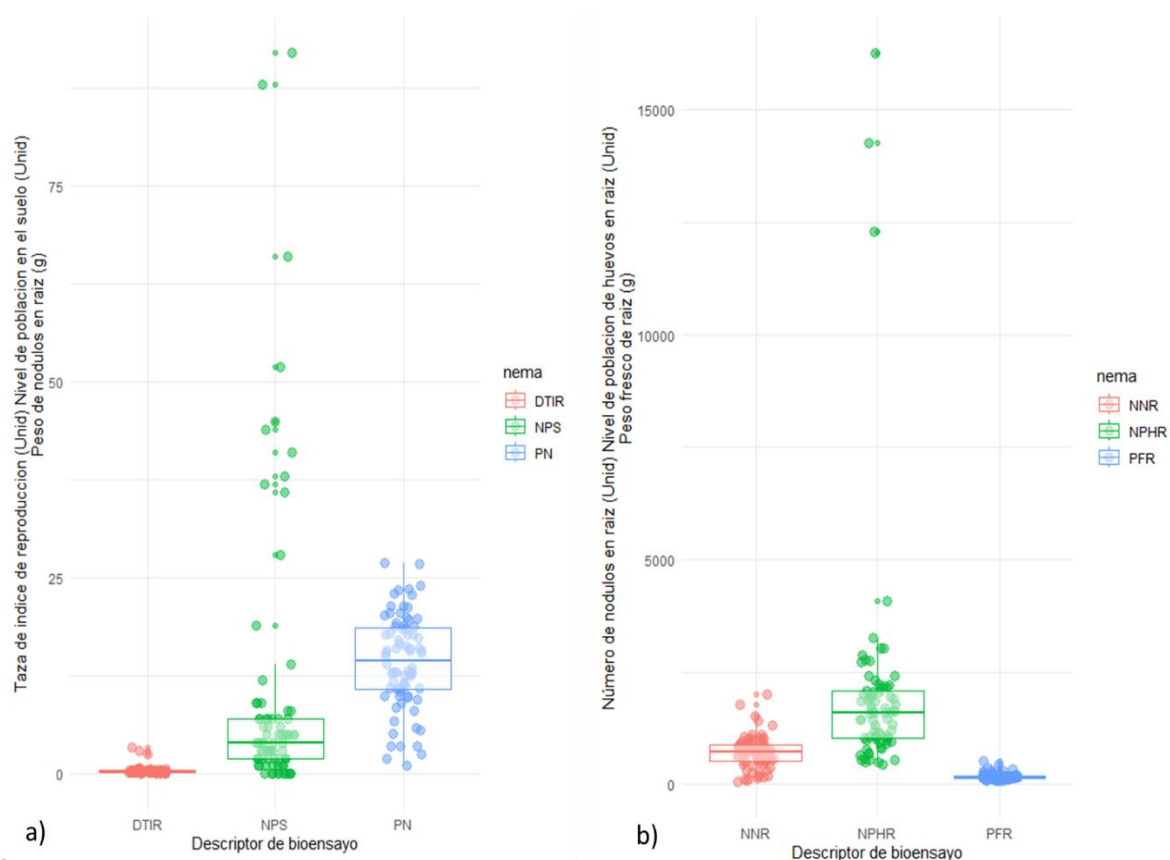


Figura 8. Diagrama de cajas (boxplot) para: a) determinación de índice de reproducción, número de población en suelo y peso de nódulos, b) número de nódulos en raíz, número de población de huevos en raíz, peso fresco de raíz evaluadas durante la campaña agrícola 2022 – 2023.

4.3. Análisis de varianza (ANVA) paramétricos

4.3.1. Número de nódulos en raíz (NNR)

El análisis de varianza para la variable número de nódulos en raíz (NNR), según el Cuadro 8, reveló que existen diferencias estadísticas altamente significativas ($P < 0.01$). Esto indica que las 26 especies silvestres y variedades cultivadas de tomate exhibieron un comportamiento diferente en el número de nódulos por raíz. Asimismo, se observa un coeficiente de variación igual al 29.4 %, lo que sugiere que los datos son confiables, ya que el coeficiente de variación es inferior al 30 %.

Cuadro 8. Análisis de varianza para la variable número de nódulos en raíz (NNR) en 26 especies silvestres y variedades cultivadas de tomate, evaluadas durante la campaña agrícola 2022 – 2023.

FV	GL	SC	CM	F	p-valor
Genotipo	25	7889379.67	315575.19	7.25	0.0001**
E. Exp.	52	2263821.17	43535.02		
CV %	29.4				
R ²	0.78				

Dónde: (**) = altamente significativo $P \leq 0.01$: (FV) fuente de variación, (GL) grados de libertad, (SC) suma de cuadrado, (CM) cuadrados medios, (FC): frecuencia, ($P > F$) frecuencia tabla, (CV %): coeficiente de variación, (R^2): coeficiente de determinación.

La Figura 9 exhibe los resultados de la prueba de promedios de Duncan con un nivel de significancia del 5 % para la variable del número de nódulos por raíz (NNR). En total, se identificaron ocho grupos que comprenden a las 26 especies silvestres y variedades cultivadas de tomate. Es importante señalar que las especies silvestres G4 y G6 reportan 1518 y 1414 nódulos, respectivamente, datos superiores indicando una alta incidencia en comparación con otros materiales genéticos. Por el contrario, las especies silvestres y variedades cultivadas como G25 (variedad Renacer) y G11 muestran una notable resistencia a la formación de nódulos de nematodos, demostrando promedios de 188 y 122 nódulos en la raíz, respectivamente.

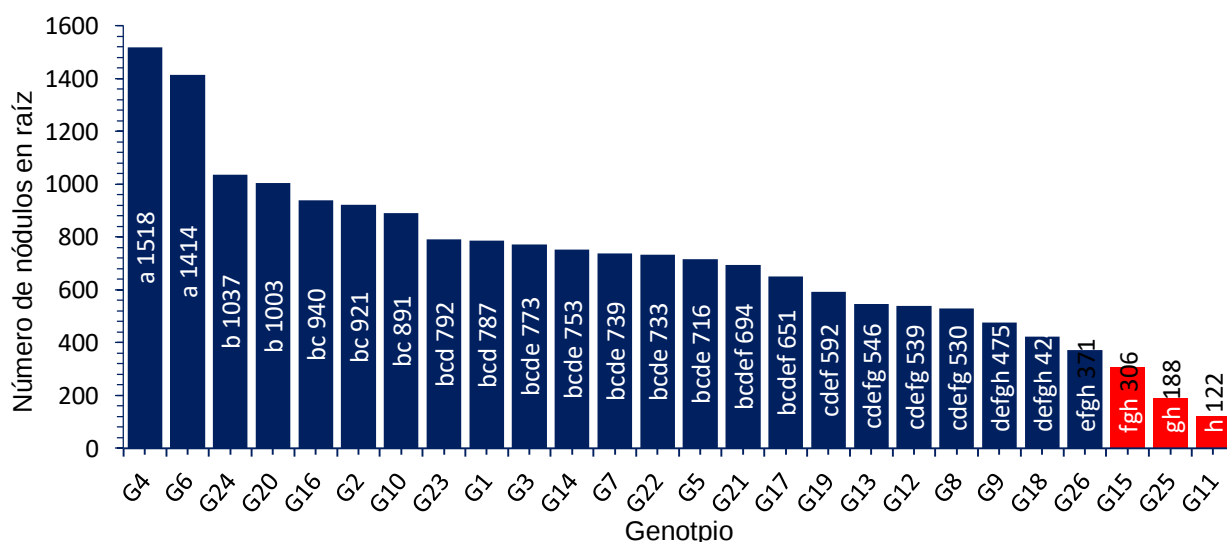


Figura 9. Comparación de Duncan para la variable número de nódulos en raíz (NNR) en 26 especies silvestres y variedades cultivadas de tomate, evaluadas durante la campaña agrícola 2022 – 2023.

En la presente investigación se evaluó daños ocasionados por la infección por *Nacobbus aberrans* y los resultados obtenidos evidencian un desarrollo normal en la histología de las raíces en las 26 especies silvestres y variedades cultivadas de tomate. Lo cual contrasta con los resultados reportados por Cabrera *et al.*, (2019), donde analizó el efecto causado por *Nacobbus aberrans* en la histología de las raíces en tres cultivares (Platense, Superman y Mikonos) que resultaron ser susceptibles. Sin embargo, no se evidenció la disminución del desarrollo fisiológico de las plantas ante el parasitismo de este nematodo. Por el contrario, habría una reducción en el sistema radical y afectaría la capacidad para obtener nutrientes, esto, a su vez, conduce a una disminución en el rendimiento y crecimiento de las plantas Biaux, (2017).

4.3.2. Peso de nódulos (PN)

Los resultados del análisis de varianza, para peso de nódulos (PN) en el Cuadro 9 evidencian que existen diferencias estadísticas altamente significativas ($P < 0.01$) en la fuente de variación para genotipos. Esto afirma que las 26 especies silvestres y variedades cultivadas de tomate, indicando diferencia en el peso de nódulos, el coeficiente de variación fue de 22.04 %, lo que está por debajo del umbral del 30 %. En consecuencia, el conjunto de datos demuestra ser fiable y se encuentra dentro de un rango aceptable.

Cuadro 9. Análisis de varianza para la variable peso de nódulos (PN) en 26 especies silvestres y variedades cultivadas de tomate, evaluadas durante la campaña agrícola 2022 – 2023.

F.V.	GL	SC	CM	F	p-valor
Genotipo	25	2198.07	87.92	8.79	0.0001**
E. Exp.	52	520.36	10.01		
CV %	22.04				
R ²	0.81				

Dónde: (**) = altamente significativo $P \leq 0.01$: (FV) fuente de variación, (GL) grados de libertad, (SC) secuencia de cuadrado, (CM) cuadrados medios, (FC) frecuencia, ($P > F$) frecuencia tabla, (CV %) coeficiente de variación, (R²) coeficiente de determinación.

La comparación de medias mediante la prueba de Duncan, con un nivel de probabilidad del 5 % de significancia para el peso de nódulos (PN) según la Figura 10, reveló 10 clasificaciones distintas entre los 26 especies silvestres y variedades cultivadas de tomate. Es importante destacar que las especies silvestres G13, G14 y G16, presentaron 23.65, 21.40 y 20.70 gramos en peso de nódulo, respectivamente, superando así a la mayoría de las especies silvestres y variedades cultivadas de tomate. Estos resultados indican que los

genotipos son susceptibles a la alta proliferación de masas de huevos. Por el contrario, G25 (variedad Renacer) y G11 presentaron pesos de nódulos de 5.30 y 2.67 gramos, correspondientemente, lo que evidencia una resistencia significativa y un menor desarrollo de nódulos en estos materiales genéticos.

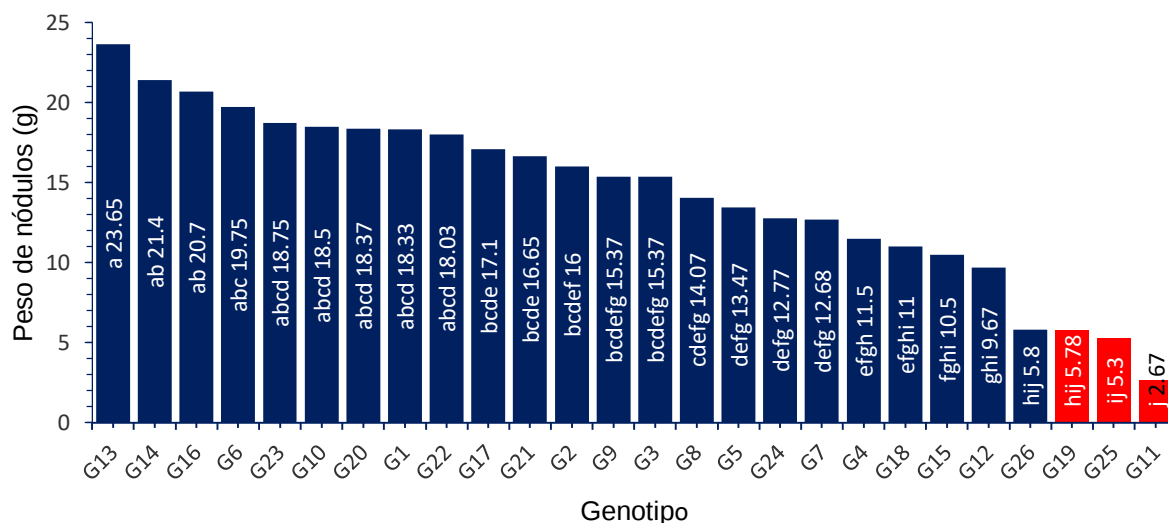


Figura 10. Comparación de medias de Duncan para la variable peso de nódulos (PN) en 26 especies silvestres y variedades cultivadas de tomate, evaluadas durante la campaña agrícola 2022 – 2023.

En el presente estudio, se evaluó el peso de los nódulos radiculares, observando que no se presentaron signos evidentes de daño en la estructura de la raíz. Esto sugiere que las células vegetales son capaces de responder eficazmente a los ataques de nematodos a través de la producción de superóxido (O_2^-) y peróxido de hidrógeno (H_2O_2), ambos compuestos tóxicos para los nematodos, tal como se ha demostrado en investigaciones previas Detrey *et al.*, (2022). En su trabajo, Detrey realizaron inoculaciones artificiales con nematodos en cultivos de puerro y tomate, encontrando un mayor número de nódulos en el puerro, mientras que las plantas de tomate no mostraron diferencias significativas en el número total de nódulos. A pesar de la infección, no se evidenció un impacto negativo en el desarrollo vegetativo ni en la productividad de las plantas. Asimismo, Salazar y Guzmán, (2013) indicaron que los nematodos fitoparásitos pueden ejercer tanto efectos estimuladores como inhibidores en las plantas. Cuando el estímulo supera la inhibición, las plantas afectadas por nematodos pueden incluso mostrar un crecimiento superior en comparación con aquellas no infectadas. Para Bali *et al.*, (2021), también destacaron que las plantas, al estar sometidas a heridas o ataques patogénicos, pueden producir inductores

de defensa, lo que refuerza su respuesta inmunológica y, en algunos casos, contribuye a un mayor vigor y resistencia frente a los patógenos. Esta capacidad de respuesta sugiere la existencia de mecanismos complejos de defensa y adaptación que permiten a las plantas convivir y, en ciertos casos, beneficiarse de la interacción con estos organismos.

4.3.3. Longitud de raíz (LR)

El análisis de varianza de la variable longitud de la raíz (LR), según el Cuadro 10 no hay diferencias significativas ($P > 0.05$) notables entre las 26 especies silvestres y variedades cultivadas de tomate. Esta representación numérica significa que los datos proporcionados pueden considerarse fiables, dado que el coeficiente de variación de 21 % está dentro del umbral aceptable del 30 %.

Cuadro 10. Análisis de varianza para la variable longitud de raíz (LR) en 26 especies silvestres y variedades cultivadas de tomate, evaluadas durante la campaña agrícola 2022 – 2023.

F.V.	GL	SC	CM	F	p-valor
Genotipo	25	2131.86	85.27	1.51	0.1051 ^{ns}
E.Exp.	52	2938.13	56.5		
CV %	21				
R ²	0.42				

Dónde: (ns) = no significativo $P \leq 0.01$: (FV) fuente de variación, (GL) grados de libertad, (SC) secuencia de cuadrado, (CM) cuadrados medios, (FC) frecuencia, ($P > F$) frecuencia tabla, (CV %) coeficiente de variación, (R²) coeficiente de determinación.

La presente investigación muestra que la longitud promedio de la raíz osciló entre 48.37 centímetro como máxima y 25.67 centímetros como mínima, indicando un desarrollo radicular normal sin evidencia de efectos adversos causados por nematodos. Esto sugiere que los mecanismos de defensa de la planta pudieron contrarrestar posibles daños radiculares. Según Lovdal *et al.*, (2010), los flavonoides desempeñan un papel fundamental en la adaptación de las plantas a diferentes condiciones ambientales y contribuyen a la resistencia contra patógenos, actuando como agentes protectores en plantas de tomate. Por su parte, Martínez (2016) encontró que la longitud promedio de las raíces en plantas de tomate cherry bajo diferentes niveles de potasio alcanzó 81 centímetros, lo que indica que el desarrollo radicular puede estar influenciado por factores nutricionales. Asimismo, Rodríguez *et al.*, (2022), examinaron el efecto de la inoculación con *Trichoderma* en el crecimiento vegetativo del tomate y reportaron una longitud promedio de raíz de 40 centímetros, lo que sugiere que ciertos agentes biológicos pueden influir positivamente en el crecimiento radicular.

4.3.4. Contenido relativo de clorofila (CRC)

El Cuadro 11 presenta el análisis de varianza (ANOVA) para la variable contenido relativo de clorofila (CRC). Los resultados muestran diferencias altamente significativas ($P < 0.01$) entre las 26 especies silvestres y variedades cultivadas de tomate, indicando variabilidad en los niveles de clorofila entre los genotipos evaluados. El coeficiente de variación obtenido fue del 8.89 %, lo que demuestra la alta fiabilidad y precisión de los datos recopilados en el presente estudio. Este valor está bien dentro del rango aceptable ($<30\%$), lo que respalda la consistencia de los resultados y la robustez metodológica de la investigación.

Cuadro 11. Análisis de varianza para la variable contenido relativo de clorofila (CRC) en 26 especies silvestres y variedades cultivadas de tomate, evaluados durante la campaña agrícola 2022 – 2023.

F.V.	GL	SC	CM	F	p-valor
Genotipo	25	1644.06	65.76	3.15	0.0002**
E. Exp.	52	1086.56	20.9		
CV %	8.89				
R ²	0.6				

Dónde: (**) = altamente significativo $P \leq 0.01$: (FV) fuente de variación, (GL) grados de libertad, (SC) secuencia de cuadrado, (CM) cuadrados medios, (FC) frecuencia, ($P > F$) frecuencia tabla, (CV %) coeficiente de variación, (R²) coeficiente de determinación.

La Figura 11 muestra la prueba de promedios de Duncan al 5 % de significancia para la variable contenido relativo de clorofila (CRC) evaluada en las 26 especies silvestres y variedades cultivadas de tomate, donde se identificó siete grupos estadísticamente diferentes. Los especies silvestres y variedad cultivada que presentaron los valores más altos de contenido de clorofila fueron G10 y G26 (variedad Rio Grande), con 60.4 y 57.26 SPAD, respectivamente. Estos valores indican un mayor contenido de clorofila en sus folíolos, lo que indica una superioridad frente a los otros genotipos evaluados. Esto también sugiere que estas especies no fueron significativamente afectadas por la infección de nematodos. En contraste, la especie silvestre G19 presentó un valor de 43.3 SPAD, lo que indica que esta fue adversamente afectada en su parte vegetativa por el daño radicular provocado por los nematodos, resultando en un menor contenido relativo de clorofila y, posiblemente, en un desempeño fotosintético reducido. Cabe destacar que la especie silvestre *S. galapagense* G4 mostró un bajo contenido de clorofila en su parte vegetativa, lo cual podría atribuirse a factores genéticos inherentes a esta especie. Estos hallazgos ofrecen información relevante sobre la variabilidad genética en la respuesta al estrés biótico

y podrían contribuir al desarrollo de cultivares más resistentes en futuros programas de mejoramiento genético.

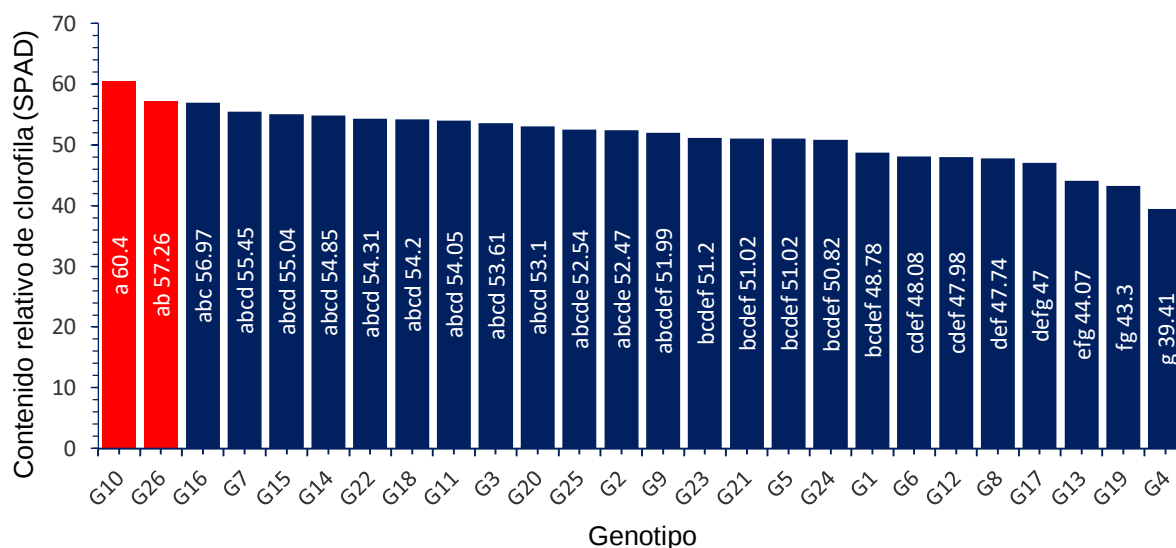


Figura 11. Comparación de medias de Duncan para la variable contenido relativo de clorofila (CRC) en 26 especies silvestres y variedades cultivadas de tomate, evaluadas durante la campaña agrícola 2022 – 2023.

En el presente estudio, se ha evidenciado que la presencia de nematodos fitoparásitos no provocó una disminución en el contenido de clorofila (CRC) en las 26 especies silvestres y variedades cultivadas de tomate evaluadas. Estos resultados sugieren una posible tolerancia o mecanismos de defensa que permiten mantener la funcionalidad fotosintética en presencia de nematodos. Mendoza et al., (1998) informa que, en las plantas no infestadas, el contenido de clorofila varió entre 7.73 y 53.93 SPAD. De manera similar, Sikandar et al., (2024) demostró que el efecto negativo de *Nacobbus aberrans* incrementó gradualmente la reproducción de los nematodos, lo que resultó en una reducción significativa del contenido de clorofila y del crecimiento vegetal. Por otro lado, (Bernardo et al., (2022) encontraron que, en el cultivo de pimiento, el contenido de clorofila fue de 60.42 SPAD en plantas sin infestación de nematodos, mientras que, en plantas con infestación, el contenido disminuyó a 29.85 SPAD. Estos hallazgos refuerzan la importancia de estudiar la interacción planta-nematodo para desarrollar estrategias de manejo que minimicen los impactos negativos en cultivos de importancia agrícola.

4.3.5. Temperatura foliar (TF)

En el análisis de varianza para la variable temperatura foliar (TF), el Cuadro 12 muestra que no existe diferencias significativas ($P > 0.05$) entre las 26 especies silvestres y variedades cultivadas de tomate con respecto a los valores de temperatura foliar, con un coeficiente de variación del 4.76 %, lo que indica que los datos pueden considerarse confiables y se encuentran dentro de un rango aceptable (<30 %).

Cuadro 12. Análisis de varianza para la variable temperatura foliar (TF) en 26 especies silvestres y variedades cultivadas de tomate, evaluadas durante la campaña agrícola 2022 – 2023.

F.V.	GL	SC	CM	F	p-valor
Genotipo	25	18.9	0.76	0.57	0.9345 ^{ns}
E. Exp.	52	68.65	1.32		
CV %	4.76				
R ²	0.22				

Dónde: (ns) = no significativo $P \leq 0.01$: (FV) fuente de variación, (GL) grados de libertad, (SC) secuencia de cuadrado, (CM) cuadrados medios, (FC) frecuencia, ($P > F$) frecuencia tabla, (CV %) coeficiente de variación, (R²) coeficiente de determinación.

Durante la evaluación de temperatura foliar (TF) a lo largo del bioensayo, no se observaron síntomas visibles en la parte aérea de las plantas atacadas por *Nacobbus aberrans*. A pesar de que el período de evaluación fue suficiente para que el nematodo completara su ciclo de vida y causara daños en las 26 especies silvestres y variedades cultivadas de tomate, el aumento de la población no fue lo suficientemente significativo como para ejercer un efecto notable sobre la temperatura foliar. Garita *et al.*, (2021) también reportaron que, en evaluaciones realizadas 21 días después de la inoculación, no se observaron diferencias significativas en la temperatura foliar entre plantas parasitadas y no parasitadas, sugiriendo que la densidad de la población de *Nacobbus aberrans* no afecta directamente este parámetro. Cabrera *et al.*, (2019) documentaron que, si bien los nematodos pueden inducir síntomas visibles en la parte aérea, como crecimiento reducido y atrofiado, clorosis, enrollamiento de los bordes de las hojas, marchitamiento y disminución del tamaño del fruto, no necesariamente impactan la temperatura foliar de manera directa. Además, Rodríguez, (2020) indica que las plantas de tomate mantienen una temperatura foliar promedio de 21°C, la cual no se ve afectada significativamente por factores bióticos como los nematodos, reforzando la idea de que la temperatura foliar puede no ser un indicador directo del estrés causado por estos patógenos. Estos hallazgos subrayan la complejidad de las

interacciones entre los nematodos y las plantas, lo cual se tiene la necesidad de seguir investigando para comprender plenamente sus impactos.

4.3.6. Temperatura del suelo (TS)

El Cuadro 13, ilustra el análisis de varianza para la temperatura del suelo (TS) para 26 especies silvestres y variedades cultivadas de tomate, donde se puede observar que no existe significancia estadística ($P > 0.05$) en la temperatura del suelo. El coeficiente de variación de 2.26 %, lo que implica que los datos pueden considerarse confiables y se encuentran dentro de un rango aceptable inferior al 30 %.

Cuadro 13. Análisis de varianza para la variable temperatura suelo (TS) en 26 especies silvestres y variedades cultivadas de tomate, evaluadas durante la campaña agrícola 2022 – 2023.

F.V.	GL	SC	CM	F	p-valor
Genotipo	25	8.95	0.36	0.92	0.5805 ^{ns}
E. Exp.	52	20.27	0.39		
CV %	2.26				
R ²	0.31				

Dónde: (ns) = no significativo $P \leq 0.01$: (FV) fuente de variación, (GL) grados de libertad, (SC) secuencia de cuadrado, (CM) cuadrados medios, (FC) frecuencia, ($P > F$) frecuencia tabla, (CV %) coeficiente de variación, (R²) coeficiente de determinación.

Durante el desarrollo de la investigación, la temperatura del suelo (TS) en las macetas osciló entre 27 a 28.31 °C, lo cual proporciona condiciones favorables para el crecimiento y desarrollo del nematodo *Nacobbus aberrans*. Según Espíndola, (2019), estas temperaturas son ideales para el crecimiento del fitopatógeno, mientras que temperaturas inferiores a 15 °C y superiores a 40 °C pueden ser letales e interrumpir el desarrollo normal de las hembras de nematodos. Manzanilla-López *et al.*, (2002) reportaron la presencia de *Nacobbus aberrans* en Tecamachalco, México (Estado de Puebla), donde la temperatura mínima fue de 3.5 °C y la máxima de 29.5 °C, sugiriendo que la distribución geográfica del nematodo está influenciada por el rango de temperaturas del suelo. Adicionalmente, Garita, (2019) indicó que las masas de huevos de este nematodo son capaces de resistir condiciones adversas de bajas temperaturas (hasta -13 °C), y que los estadios juveniles (J3 y J4) pueden permanecer viables en el suelo bajo condiciones extremas de humedad, temperatura y ausencia de hospedadores susceptibles durante un año. Devran *et al.*, (2023) evaluaron el efecto de diferentes temperaturas del suelo en la resistencia de plantas de tomate inoculadas con nematodos y encontraron que, a 25 °C, los nematodos se desarrollaron normalmente, mientras que, a 35 °C, hubo un aumento significativo en la

formación de nódulos y masas de huevos en las plantas. Estos resultados confirman que la temperatura del suelo es un factor crucial en el desarrollo y patogenicidad de *Nacobbus aberrans*, y su capacidad para adaptarse a una variedad de condiciones ambientales influye en su éxito como fitopatógeno.

4.3.7. Humedad del suelo (HS)

El análisis de varianza para la variable humedad del suelo (HS) se muestra en el Cuadro 14, donde muestra que no existe diferencias estadísticamente significativas ($P > 0.05$), entre las especies silvestres y variedades de tomate en la fuente de variación de humedad de suelo. El coeficiente de variación fue de 0.66 % ya que se encuentran dentro del margen de aceptación de 30 %.

Cuadro 14. Análisis de varianza para la variable humedad del suelo (HS) en 26 especies silvestres y variedades cultivadas de tomate, evaluadas durante la campaña agrícola 2022 - 2023.

F.V.	GL	SC	CM	F	p-valor
Genotipo	25	3.98	0.16	0.76	0.7679ns
E. Exp.	52	10.86	0.21		
CV %	0.66				
R ²	0.27				

Dónde: (ns) = no significativo $P \leq 0.01$: (FV) fuente de variación, (GL) grados de libertad, (SC) secuencia de cuadrado, (CM) cuadrados medios, (FC) frecuencia, ($P > F$) frecuencia tabla, (CV %) coeficiente de variación, (R²) coeficiente de determinación.

En la presente investigación, se observó que los nematodos permanecieron vivos en las 26 especies silvestres y variedades cultivadas de tomate evaluadas, con un contenido de humedad del suelo que osciló entre 69.06 % y 70.03 %. Esto indica que la inoculación fue efectiva y que las condiciones de humedad del suelo fueron favorables para la multiplicación del nematodo. Espíndola, (2019) señala que los nematodos requieren la presencia de películas de agua libre en el suelo para facilitar su movimiento y para la transición entre sus estadios de vida. Además, se ha observado que los nematodos tienden a entrar en un estado latente cuando el contenido de humedad del suelo se encuentra entre el 40 % y el 60 % de su capacidad de campo, lo cual se atribuye a la reducción de oxígeno disponible, ya que los espacios porosos del suelo se llenan de agua en estos niveles de humedad. Estos resultados sugieren que un adecuado manejo del contenido de humedad del suelo es un factor crítico en la dinámica de supervivencia y movilidad de los nematodos fitoparásitos en condiciones de cultivo.

4.3.8. Diámetro del tallo inicial (DTI)

Los resultados del análisis de varianza presentado en el Cuadro 15, indicando que existen estadísticas altamente significativas ($P < 0.01$) para la variable diámetro inicial del tallo inicial (DTI). Existe diferencias entre las 26 especies silvestres y variedades cultivadas de tomate. El coeficiente de variación fue de 12.69 %, se establece la fiabilidad de los datos, ya que se encuentra se rango aceptable de 30 %.

Cuadro 15. Análisis de varianza para la variable diámetro del tallo inicial (DTI) en 26 especies silvestres y variedades cultivadas de tomate, evaluadas durante la campaña agrícola 2022 – 2023.

F.V.	GL	SC	CM	F	p-valor
Genotipo	25	128.77	5.15	4.54	0.0001**
E. Exp.	52	59.02	1.14		
CV %	12.69				
R ²	0.69				

Dónde: (**) = altamente significativo $P \leq 0.01$: (FV) fuente de variación, (GL) grados de libertad, (SC) secuencia de cuadrado, (CM) cuadrados medios, (FC) frecuencia, ($P > F$) frecuencia tabla, (CV %) coeficiente de variación, (R²) coeficiente de determinación.

La comparación de medias utilizando la prueba de Duncan al 5 % de significancia para el diámetro del tallo inicial (DTI), como se presenta en la Figura 12, revela la existencia de nueve grupos estadísticamente diferentes entre las 26 especies silvestres y variedades cultivadas de tomate. Específicamente, las especies silvestres de tomate G22, G19 y G2 destacaron por presentar un diámetro de tallo significativamente mayor, con valores de 10.53, 10.17 y 10.04 milímetros, respectivamente. Estos resultados indican un desarrollo normal y resistente de estos materiales genéticos incluso bajo condiciones de infección artificial por nematodos. Por el contrario, las especies silvestres G9, G14, G10 y G4 mostraron diámetros promedio de 6.72, 6.46, 6.25 y 5.62 milímetros, respectivamente, lo que evidencia un desarrollo vegetativo menos vigoroso. Esta variabilidad en el diámetro del tallo sugiere diferencias en la tolerancia o resistencia a la infestación por nematodos entre los genotipos evaluados.

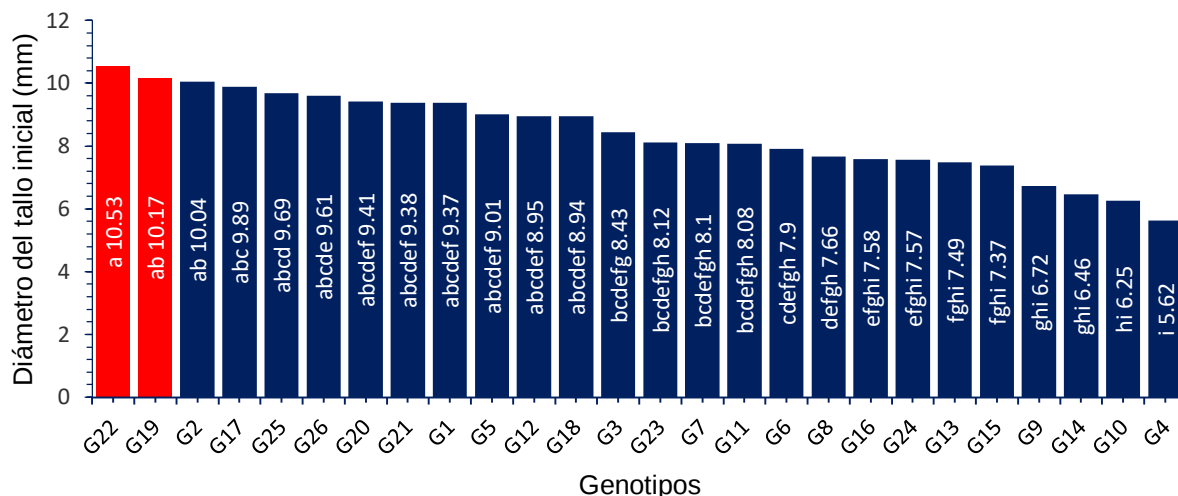


Figura 12. Comparación de medias de Duncan para la variable diámetro del tallo inicial (DTI) en 26 especies silvestres y variedades cultivadas de tomate, evaluadas durante la campaña agrícola 2022 – 2023.

La presente investigación demostró un rango promedio de 5.62 a 10.53 milímetros, para el diámetro del tallo inicial (DTI) en las especies evaluadas. El diámetro del tallo es un factor crucial, ya que plantas con tallos más delgados tienden a presentar problemas en su desarrollo y estabilidad. Según Sequeiros, (2016) en variedades comerciales de tomate, el diámetro del tallo principal puede variar entre 20 y 40 milímetros, lo que destaca la importancia de un tallo robusto para el cultivo. De manera similar, Prócel y Maribel, (2016) encontraron en su estudio que el diámetro del tallo en híbridos de tomate durante la segunda semana después del trasplante osciló entre 20.3 y 20.6 milímetros. Esto coincide con los hallazgos de Pallo, (2022), quien afirma que el tallo, con un diámetro que varía de 20 a 40 milímetros, es fundamental para proporcionar soporte y equilibrio a la planta. Estos estudios resaltan la importancia de monitorear y seleccionar plantas con un adecuado desarrollo del diámetro del tallo para asegurar un crecimiento óptimo y un buen rendimiento.

4.3.9. Diámetro del tallo final (DTF)

El análisis de varianza del Cuadro 16 para la variable diámetro del tallo final (DTF) revela diferencias estadísticamente significativas ($P < 0.05$) entre las 26 especies silvestres y variedades cultivadas de tomate presentando diferencia de diámetro del tallo final. El coeficiente de variación del 17.1 % indica la confiabilidad de los datos recopilados en esta investigación, ya que se mantiene por debajo del rango de 30 %.

Cuadro 16. Análisis de varianza para la variable diámetro del tallo final (DTF) en 26 especies silvestres y variedades cultivadas de tomate, evaluadas durante la campaña agrícola 2022 – 2023.

F.V.	GL	SC	CM	F	p-valor
Genotipo	25	233.95	9.36	1.82	0.0342*
E. Exp.	52	267	5.13		
CV %	17.1				
R ²	0.47				

Dónde: (**) = altamente significativo $P \leq 0.01$: (FV) fuente de variación, (GL) grados de libertad, (SC) suma de cuadrado, (CM) cuadrados medios, (FC) frecuencia, ($P > F$) frecuencia tabla, (CV %) coeficiente de variación, (R^2) coeficiente de determinación.

La comparación de medias utilizando la prueba de Duncan, con un nivel de significancia del 5 %, en relación con el diámetro del tallo final (DTF), revela cuatro clasificaciones distintas entre las 26 especies silvestres y variedades cultivadas de tomate, como se muestra en la Figura 13. Las especies silvestres G22, G17 y G19 destacan por sus diámetros, que son de 16.66, 15.48 y 15.21 milímetros, respectivamente. Estos resultados sugieren un desarrollo normal de estos genotipos cuando son infectados artificialmente por nematodos, especialmente en lo que respecta al crecimiento del tallo. En contraste, las especies silvestres G14, G11, G9 y G12 presentan diámetros promedio significativamente menores, de 10.90, 10.83, 9.96 y 9.79 milímetros, respectivamente, indicando un menor desarrollo.

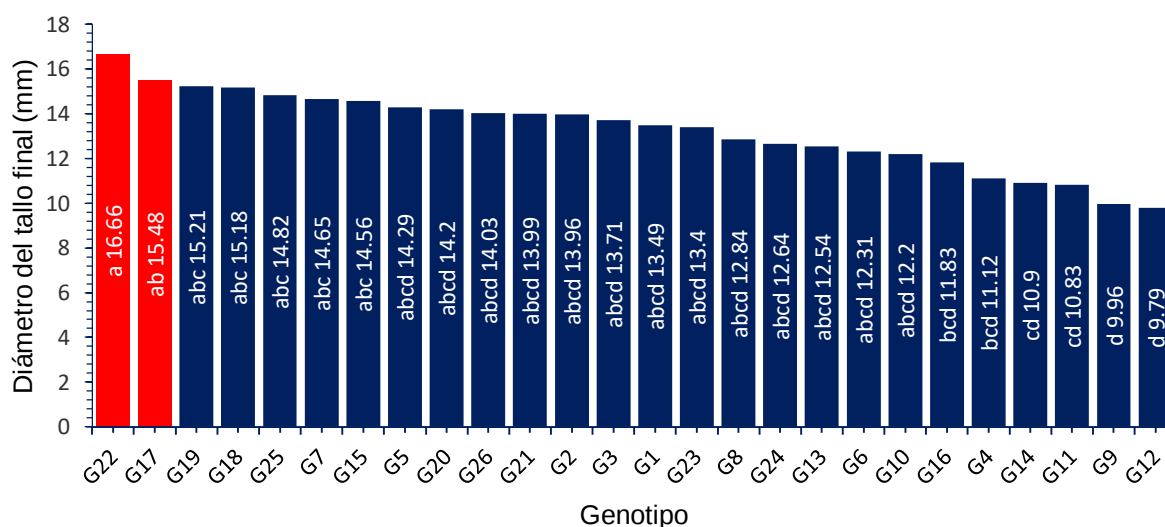


Figura 13. Comparación de medias de Duncan para la variable diámetro del tallo final (DTF) en 26 especies silvestres y variedades cultivadas de tomate, evaluadas durante la campaña agrícola 2022 – 2023.

La presente investigación sobre el diámetro del tallo final (DTF) se muestra en la Figura 14, destacando las especies silvestres G22, G17 y G19, con valores de 16.66, 15.48 y 15.21 milímetros, respectivamente. Estas medidas podrían atribuirse a la inoculación artificial con el nematodo *Nacobbus aberrans*. En un estudio realizado por Gabriel *et al.*, (2022), se seleccionaron ocho híbridos de tomate en función de sus características agronómicas y su potencial de rendimiento, encontrando que el diámetro del tallo final variaba entre 30 y 36.7 milímetros en ausencia de nematodos. Asimismo, en una investigación previa de Acosta, (2016) sobre tomates híbridos evaluados en condiciones de invernadero, se observaron diferentes valores para el diámetro del tallo final. La variedad Strabo mostró un promedio de 26.3 milímetros, seguida por Cedral con 24.9 milímetros y Daniela Mejorada con 22.8 milímetros, todos sin daños provocados por nematodos.

4.3.10. Índice de vegetación de diferencia normalizada (NDVI)

Los resultados del análisis de varianza presentado en el Cuadro 17 revelan diferencias estadísticamente significativas ($P < 0.01$) para índice de vegetación de diferencia normalizada (NDVI, entre las 26 especies silvestres y variedades cultivadas de tomate. Además, el coeficiente de variación es del 9.36 %, situándose por debajo del rango de 30 %, lo que asegura la confiabilidad de los datos dentro de un rango aceptable.

Cuadro 17. Análisis de varianza para la variable Índice de vegetación de diferencia normalizada (NDVI) en 26 especies silvestres y variedades cultivadas de tomate, evaluadas durante la campaña agrícola 2022 – 2023.

F.V.	GL	SC	CM	F	p-valor
Genotipo	25	0.31	0.01	3.44	0.0001**
E. Exp.	52	0.19	3.60E-03		
CV %	9.36				
R ²	0.62				

Dónde: (**) = altamente significativo $P \leq 0.01$: (FV) fuente de variación, (GL) grados de libertad, (SC) suma de cuadrado, (CM) cuadrados medios, (FC) frecuencia, ($P > F$) frecuencia tabla, (CV %) coeficiente de variación, (R²) coeficiente de determinación.

La comparación de medias realizada mediante la prueba de Duncan, utilizando un nivel de significancia del 5 %, para evaluar el índice de vegetación de diferencia normalizada (NDVI), como se muestra en la Figura 14, identificó seis grupos distintos entre las 26 especies silvestres y variedades cultivadas de tomate. Entre ellos, las especies silvestres G13, G2, G8, G7 y G3 se destacaron al mostrar NDVI significativamente más altos, con promedios de 0.72, 0.72, 0.70, 0.70 y 0.69, respectivamente. Estos resultados sugieren que estos

materiales genéticos experimentan un desarrollo normal incluso en presencia de nematodos, sin evidenciar deficiencias nutricionales en el follaje. En contraste, las especies silvestres y variedades cultivadas G15, G24, G5 y G23 exhibieron un NDVI promedio de 0.59, 0.59, 0.58 y 0.57, respectivamente, lo que indica un menor nivel de vigor en las plantas. Es relevante mencionar que la especie silvestre *S. galapagense* G4 presentó un promedio de 0.41, sugiriendo un NDVI bajo, que puede atribuirse a su genética.

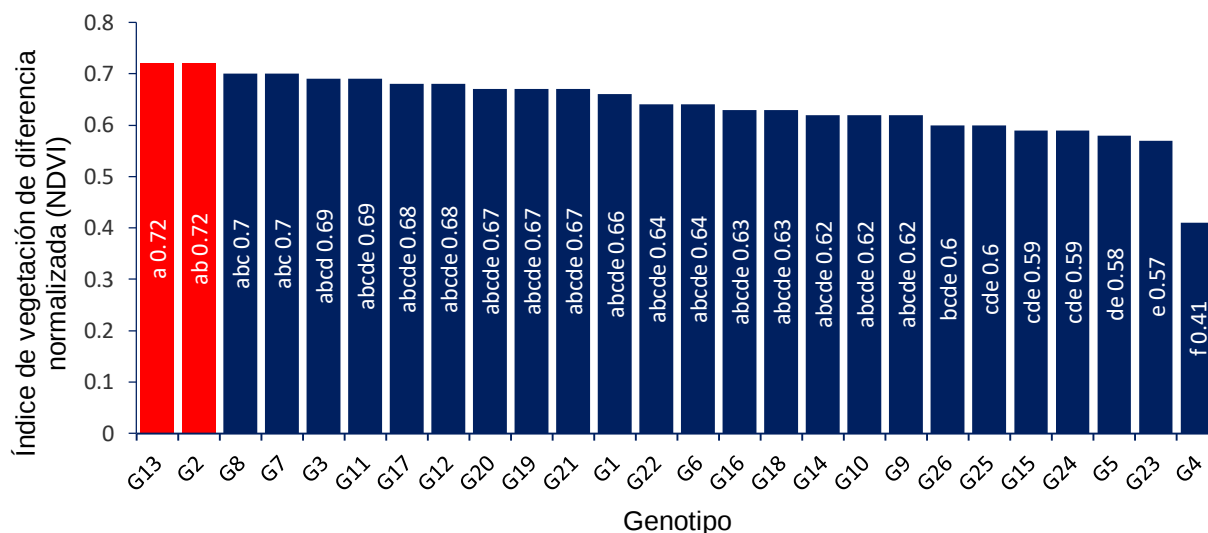


Figura 14. Comparación de medias de Duncan para índice de vegetación de diferencia normalizada (NDVI) en 26 especies silvestres y variedades cultivadas de tomate, evaluados durante la campaña agrícola 2022 – 2023.

El índice de vegetación de diferencia normalizada (NDVI) se ha consolidado como una herramienta eficaz para evaluar el estado vegetativo de las plantas. Por esta razón, optamos por utilizarlo como referencia para anticipar el impacto de los nematodos. En este estudio, los resultados para las especies silvestres G13 y G4 se presentan en la Figura 15, con valores de NDVI de 0.72 y 0.41, respectivamente. Según Gallego *et al.*, (2015), en su evaluación de tomates varietales, los valores de NDVI fueron de 0.71 y 0.67, lo que indica un buen contenido de nitrógeno en el follaje de las plantas. Por otro lado, Hamdane *et al.*, (2022) evaluaron la eficacia de injertos para controlar nematodos y analizaron su impacto en las plantas. En su evaluación del NDVI, las plantas injertadas mostraron valores de 0.00 y 0.99, respectivamente, evidenciando una concentración normal de nitrógeno en las plantas.

4.4. Análisis no paramétrico

Los datos no se ajustan a ninguna distribución, por tanto, el análisis para las siguientes variables se analizó con la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis y la prueba de test de Dunn.

4.4.1. Determinación del índice de reproducción de nematodos (DTIRN)

La Figura 15 muestra una diferencia notable en la variable tasa de índice de reproducción de nematodos (DTIRN), indicando diferencias estadísticas altamente significativas ($P < 0.01$) entre las 26 especies silvestres y variedades cultivadas de tomate evaluados. La especie silvestre G15 exhibió el promedio más alto de 2.93 %, mostrando diferencias significativas en comparación con las especies silvestres y variedades cultivadas (Renacer y Rio Grande) G3, G5, G25, G26, G21, G17 y G9, con valores de 0.13, 0.13, 0.14, 0.17, 0.20, 0.28 y 0.43 %, respectivamente. Asimismo, la especie silvestre G16 presentó un promedio de 0.70 %, con diferencias significativas respecto a las especies silvestres y variedades cultivadas (Renacer y Rio Grande) G3, G5, G25, G26 y G21, con valores de 0.13, 0.13, 0.14, 0.17 y 0.20 %, respectivamente. Del mismo modo, la especie silvestre G22 mostró un promedio de 0.49 %, con diferencias significativas en comparación con silvestres y variedades cultivadas G3, G5, G25 y G26, cuyas diferencias fueron de 0.13, 0.13, 0.14 y 0.17 %, respectivamente. En cuanto a los materiales restantes no mostraron diferencias significativas entre las 26 especies silvestres y variedades cultivadas de tomate.

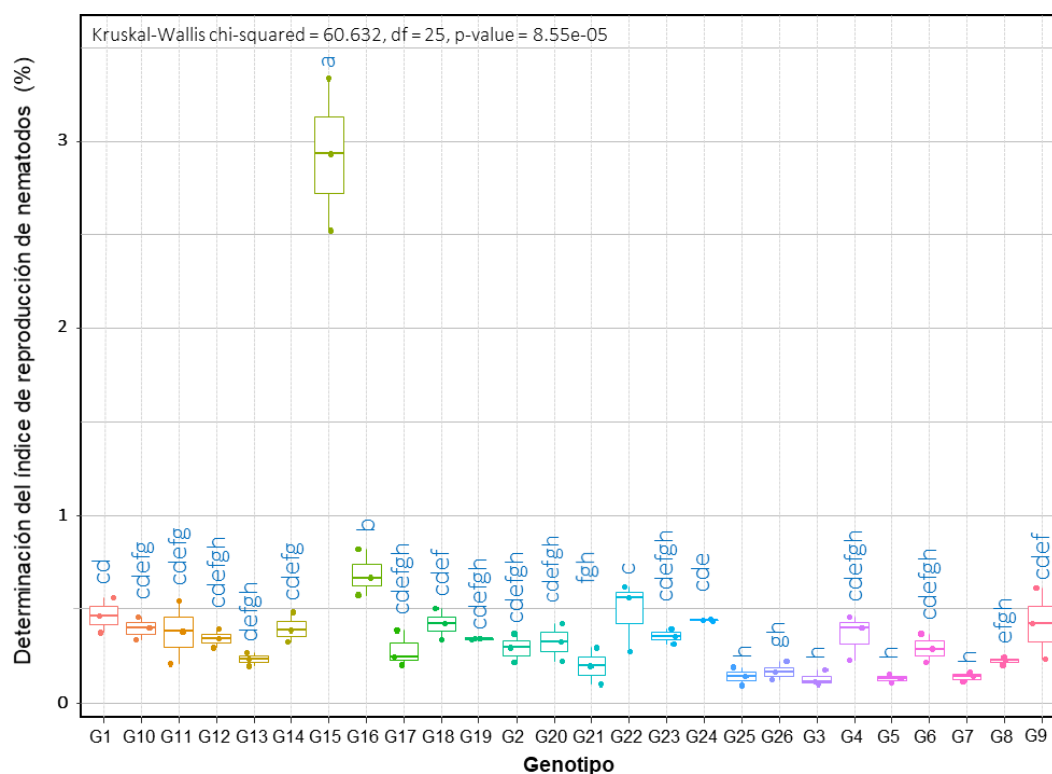


Figura 15. Análisis de Kruskal – Wallis y prueba de test de Dunn para la variable determinación del índice de reproducción de nematodos (DTIRN) en 26 especies silvestres y variedades cultivadas de tomate, evaluadas durante la campaña agrícola 2022 – 2023.

El análisis para la determinación del índice de reproducción de nematodos (DTIRN), como se muestra en la Figura 15, revela disparidades significativas en el DTIRN entre las 26 especies silvestres y variedades cultivadas de tomate evaluadas. Este conocimiento es crucial para determinar el grado de resistencia o susceptibilidad. Las especies silvestres y variedades cultivadas G3, G5, G7, G25 y G26 exhiben índices promedios de 0.13, 0.13, 0.14, 0.14 y 0.20, respectivamente, lo que las clasifica como resistentes. Según Martínez, (2021), un índice de reproducción inferior a 1 indica resistencia del hospedero, mientras que valores superiores a 1 sugieren susceptibilidad. Este autor también señala que las plantas con estos valores no muestran susceptibilidad en su desarrollo vegetativo. Por otro lado, Corrales, (2011) informa que la combinación de remoción de suelo, incorporación de gallinaza fresca y aplicación de Cadusafos (un producto químico) resultó en una incidencia de 0.5, mientras que la remoción de suelo sola presentó una incidencia de 7.2. Estos métodos de control de nematodos evitaron impactos negativos en el desarrollo y rendimiento de las plantas de tomate, evidenciando valores elevados en su crecimiento.

4.4.2. Población de nematodos en el suelo (PNS)

La Figura 16 muestra una variación notable en la población de nematodos en el suelo (PNS), indicando diferencias estadísticas significativas ($P < 0.01$) entre las 26 especies silvestres y variedades cultivadas de tomate evaluados. La especie silvestre G2 presenta el promedio más alto, con 66 J4, destacándose frente a las especies silvestres y variedades comerciales (Renacer) como G3, G22, G19, G21, G4 y G25, que tienen poblaciones de nematodos de 0, 0, 1, 1, 2 y 2 J4, respectivamente. Asimismo, la especie G16 alcanza un valor máximo de 63 J4, mostrando diferencias significativas con G3, G22, G19, G21, G4 y G25, que presentan valores de 0, 0, 1, 1, 2 y 2 J4, respectivamente. Además, la especie G20 tiene un promedio de 38 J4, evidenciando diferencias con las especies silvestres y variedades cultivadas (Renacer) G3, G22, G19, G21, G4 y G25, que registran recuentos de 0, 0, 1, 1, 2 y 2 J4, respectivamente. En cuanto a los demás materiales, no se observan distinciones significativas entre los materiales genéticos.

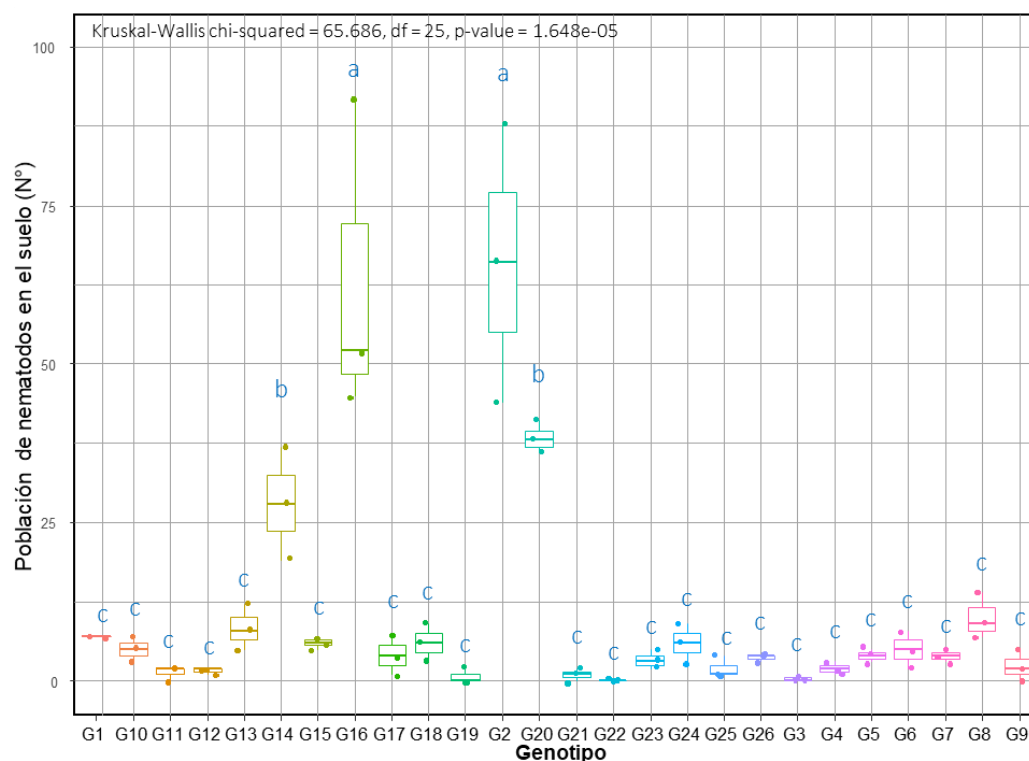


Figura 16. Análisis de Kruskal – Wallis y prueba de test de Dunn para la variable población de nematodos en el suelo (PNS) en 26 especies silvestres y variedades cultivadas de tomate, evaluadas durante la campaña agrícola 2022 – 2023.

Las 26 especies silvestres y variedades cultivadas de tomate muestran la menor presencia de población de nematodos en el suelo (PNS), como se ilustra en la Figura 16. Estas incluyen G3, G22, G11, G19, G25, G9, G12 y G4, con promedios correspondientes de 0, 0, 1, 1, 2, 2, 2 y 2 J4 (estadio juvenil) por planta. Ortuño *et al.*, (2005) sugieren que las estrategias de supervivencia de estos nematodos están vinculadas a las masas de huevos adheridos a los restos de raíces en descomposición, lo que les permite soportar condiciones desfavorables durante el ciclo del cultivo. Palacios *et al.*, (2022) informan haber observado hasta 16 machos alrededor de las agallas que albergan a las hembras no fertilizadas en las raíces de los tomates; sin embargo, los machos adultos no causan daños ni lesiones en la raíz. Por otro lado, Akker *et al.*, (2014) destacan que la etapa J4 presenta una capacidad de supervivencia ante condiciones ambientales adversas, como bajos niveles de humedad, permitiéndoles permanecer viables en las raíces y el suelo durante períodos prolongados.

4.4.3. Índice de nódulos (IN)

La Figura 16 muestra una variación significativa en el índice de nodulación (IN), con diferencias estadísticas significativas ($P < 0.01$) entre las 26 especies silvestres y variedades cultivadas de tomate examinadas. La evaluación del índice de nodulación por *Nacobbus aberrans* se realizó mediante una escala de calificación visual con un rango de 0 a 5, descrita en el Cuadro 7. Las especies silvestres como G15, G16 y G14, presentaron un índice de 5 (638, 3,453 y 2,002 nódulos, respectivamente), calificados como “Muy susceptible”, mientras que las especies silvestres G6 y G8 obtuvieron un rango de 4 (1465 y 1141 nódulos, respectivamente), considerados “Susceptible”. Asimismo, las especies silvestres G25, G5 y G3, junto con la variedad cultivada Renacer, mostrando un índice de 3 (720, 665, 663 nódulos, respectivamente), clasificados como “Moderadamente resistente”. Los materiales genéticos restantes prestan un índice de susceptibles y muy susceptibles.

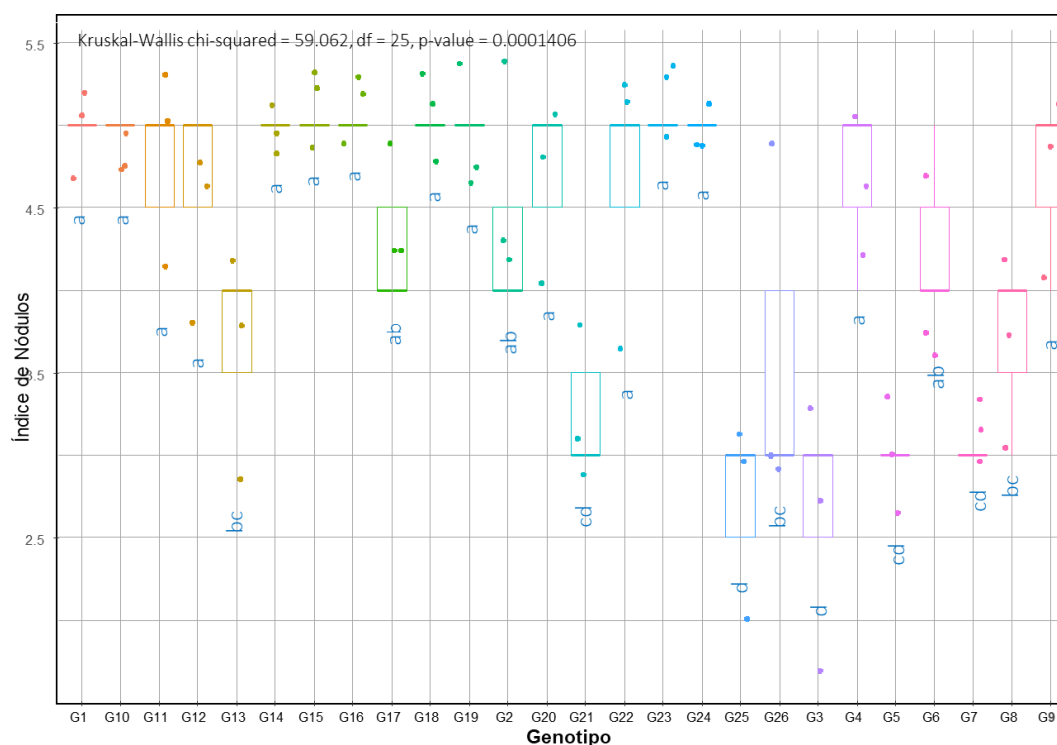


Figura 17. Análisis de Kruskal – Wallis y prueba de test de Dunn para la variable índice de nódulos (IN) en 26 especies silvestres y variedades cultivadas de tomate, evaluadas durante la campaña agrícola 2022 – 2023.

En esta investigación se evaluaron 26 especies silvestres y variedades cultivadas de tomate para determinar el índice de nódulos (IN) utilizando una escala de calificación visual con un rango de 0 a 5. Los resultados, presentados en la Figura 17, muestran que los genotipos G3, G5, G7, G25 y G26 exhiben un índice de 3, clasificados como "moderadamente resistentes", con nódulos de 663, 665, 714, 720 y 863, respectivamente. Según Lizardo *et al.*, (2022), en ocho variedades de tomate, 45 días después de la inoculación con nematodos, se observó un rango de 5 en el índice de nodulación; la histología de las raíces mostró nódulos, lo que no afectó el desarrollo y rendimiento de las plantas. Taylor y Sasser, (1978) indican que un índice de nódulos en el rango de 5 se asocia con un número de 3800 nódulos, lo que tampoco afecta la capacidad de las raíces para absorber nutrientes. Además, Wubie y Temesgen, (2019) informan que, en un estudio sobre los mecanismos de resistencia del tomate a los nematodos, las especies de tomate silvestre resistentes presentaron un promedio de 2,988 nódulos, mientras que el cultivar susceptible mostró 8966 nódulos, lo que provocó una reducción en el crecimiento de la planta.

4.4.4. Número de poblaciones de huevos en raíz (NPHR)

La Figura 18 muestra una diferencia significativa en el número de población de huevos en raíz (NPHR), indicando diferencias estadísticas altamente significativas ($P < 0.01$) entre las 26 especies silvestres y variedades cultivadas de tomate evaluadas. En particular, la especie silvestre G15 se distingue con un promedio más alto de 14,268 huevos, a diferencia con las especies silvestres y varietales G3, G5, G25, G26 y G21, que registran 648, 656, 696, 813 y 966 huevos, respectivamente. Asimismo, se observa una diferencia significativa en la especie silvestre G16, que presenta un promedio de 3,400 huevos, mostrando diferencias a los genotipos G3, G5, G25, G26 y G21, que tienen cantidades de 648, 656, 696, 813 y 966 huevos, respectivamente. Además, la especie silvestre G22, con un promedio de 2,363 huevos, muestra diferencias significativas con G3, G5 y G25, que exhiben cantidades de 648, 656 y 696 huevos, respectivamente. Por otro lado, los demás materiales genéticos no presentan distinciones significativas.

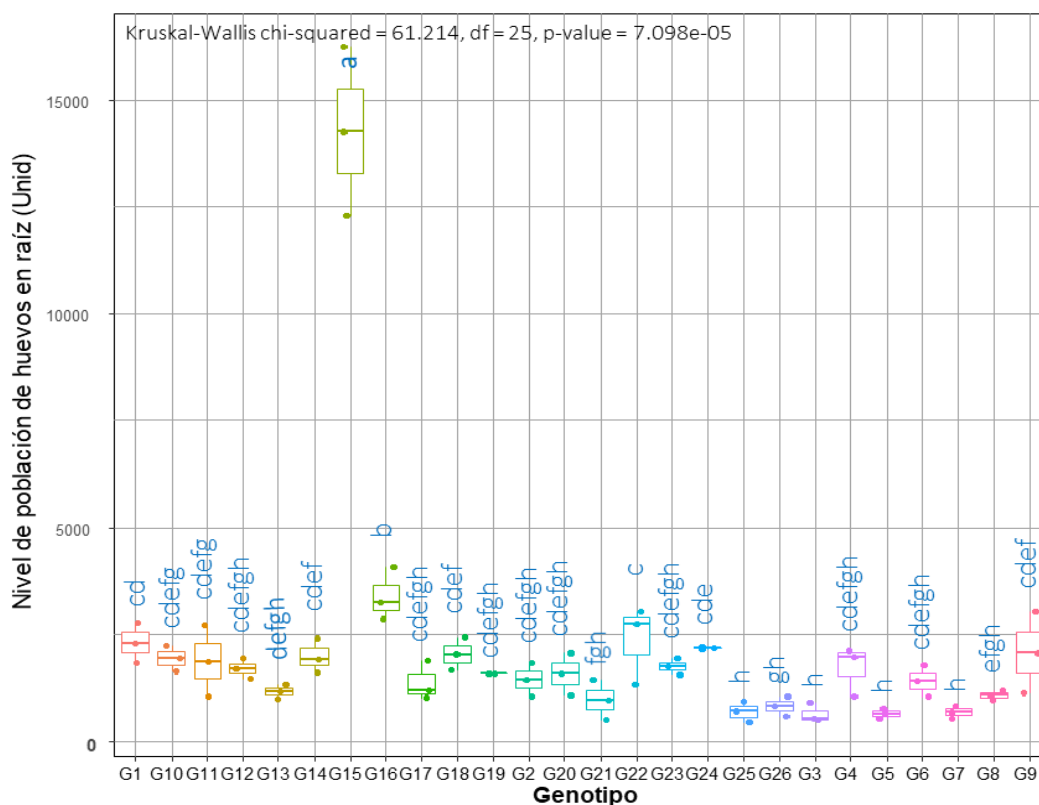


Figura 18. Análisis de Kruskal – Wallis y prueba de test de Dunn para la variable número de población de huevos en raíz (NPHR) en 26 especies silvestres y variedades cultivadas de tomate, evaluadas durante la campaña agrícola 2022 – 2023.

En esta investigación, se identificaron de las 26 especies silvestres y variedades cultivadas con un menor número de población de huevos en las raíces, en las especies silvestres y variedades cultivadas como G3, G5, G25, G26 y G21, con promedios de 648, 656, 696, 813 y 966 huevos, respectivamente. A pesar de la presencia de estos huevos de nematodos, estas plantas no manifestaron deficiencias durante su ciclo vegetativo. En una investigación realizada por Cazares *et al.*, (2019), se observó que en cinco poblaciones de tomate silvestre y una variedad cultivada, Rio Grande, inoculadas con nematodos, las poblaciones silvestres presentaron una mayor nodulación que la variedad comercial Rio Grande, sin que se observaran daños fisiológicos en las plantas. Por su parte, Garita *et al.*, (2021) informo que mediante la inoculación artificial del nematodo *Nacobbus aberrans* en plantas variedad Platense, a los 75 días se registraron numerosas agallas, con un total de 90,060 huevos por planta. No obstante, esto no afectó el desarrollo vegetativo de las plantas. Según Veremis *et al.*, (2007), en un estudio sobre accesiones de tomates exóticos en busca de fuentes de resistencia a *Nacobbus aberrans*, se encontró que la reproducción de los nematodos alcanzó un promedio de 13,149 huevos por raíz, presentando raíces con agallas; sin embargo, esto no implicó una reducción en la absorción de nutrientes del suelo por parte de las plantas.

4.4.5. Población de nematodos juveniles en raíz (PNJR)

La Figura 19 revela una diferencia notable en la variable población de nematodos juveniles en la raíz (PNJR), indicando la presencia de diferencias estadísticas altamente significativa ($P < 0.01$) entre las 26 especies silvestres y variedades cultivadas de tomate evaluados. La especie silvestre G15 muestra el mayor promedio, con 368 PNJR exhibiendo diferencias significativas en comparación con las especies silvestres y cultivares G5, G13, G14, G25, G24 y G26 que registraron 9, 11, 12, 24, 33 y 50 PNJR, respectivamente. Por otro lado, la especie silvestre G19 presento diferencias con G5, G13, G14, y G25 con valores de 9, 11, 12 y 24 PNJR, correspondientemente. Los materiales restantes no mostraron diferencias significativas.

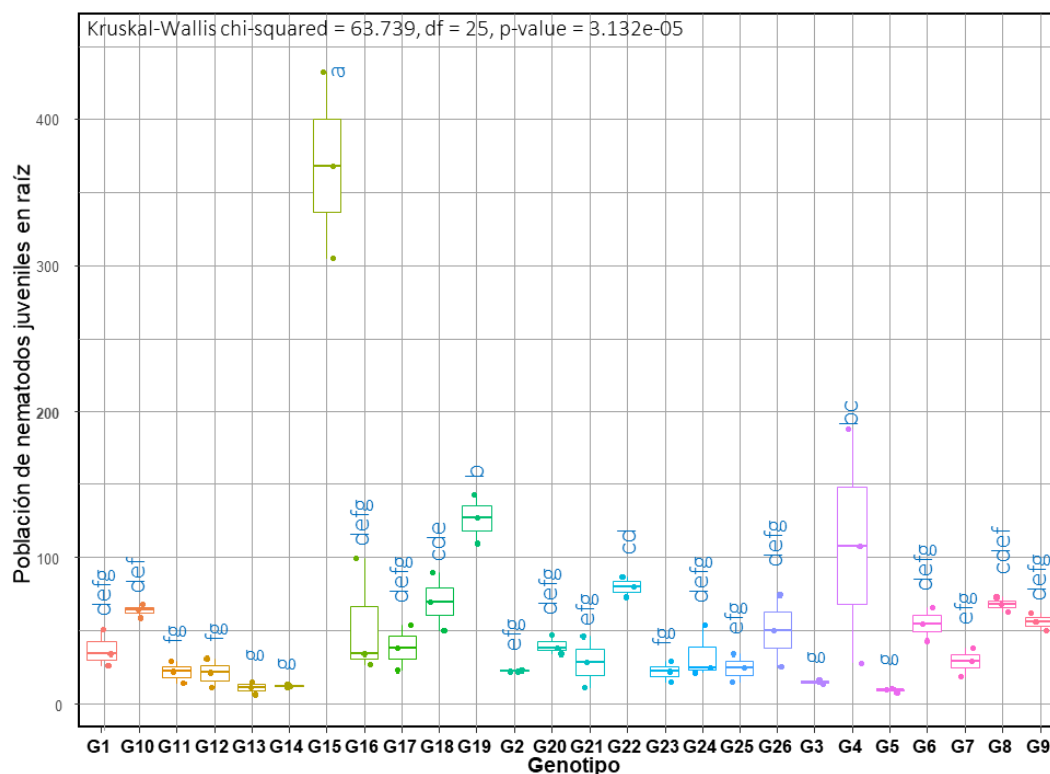


Figura 19. Análisis de Kruskal – Wallis y prueba de test de Dunn para la variable población de nematodos juveniles en raíz (PNJR) en 26 especies silvestres y variedades cultivadas de tomate, evaluadas durante la campaña agrícola 2022 – 2023.

En esta investigación, se evaluaron 26 especies silvestres y variedades cultivadas de tomate en relación con la población de nematodos juveniles en la raíz (PNJR). Las especies silvestres que mostraron la menor población de juveniles fueron G5, G13, G14 y G3, con promedios de 9, 11, 12 y 15 juveniles por gramo de raíz, respectivamente. Los nematodos fitoparásitos representan una limitación importante en los sistemas agrícolas, provocando pérdidas en los rendimientos de los cultivos. Según Wubie y Temesgen, (2019), los juveniles infecciosos de segundo estadio (J2) eclosionan de los huevos e inician la infección en las partes de la raíz. Sin embargo, en las variedades tomate resistente, estos procesos se bloquean, ya sea impidiendo la penetración de los J2, provocando su muerte tras la penetración o reduciendo su reproducción. Además Palacios *et al.*, (2022) observaron el número de juveniles 45 días después del trasplante, encontrón 158 y 102 juveniles por gramo de raíz en la variedad comercial Miroma, respectivamente; sin embargo, no se presentaron signos de deficiencia en el desarrollo de la planta.

4.4.6. Peso fresco de raíz (PFR)

La Figura 20 muestra una notable diferencia en el peso fresco de raíz (PFR), indicando la presencia de diferencias estadísticas altamente significativas ($P < 0.01$) entre las 26 especies silvestres y variedades cultivadas de tomate. Específicamente, la especie silvestre G22 se destaca al exhibir el valor promedio más alto, con 352.25 gramos, lo que refleja una clara diferencia en comparación con las accesiones silvestres y las variedades cultivadas como G14, G10, G15, G11, G16 y G1, que registraron pesos frescos de raíz de 82.40, 94.60, 94.90, 111.33, 118.30 y 145.55 gramos, respectivamente. Además, se observa una distinción significativa en la especie silvestre G5, que presentó un promedio de 314.13 gramos de peso fresco de la raíz, mostrando una marcada diferencia respecto a las especies silvestres G14, G10, G15, G11 y G16, que obtuvieron valores de 82.40, 94.60, 94.90, 111.33 y 118.30 gramos, respectivamente. Por otro lado, los demás genotipos no presentan diferencias significativas entre sí.

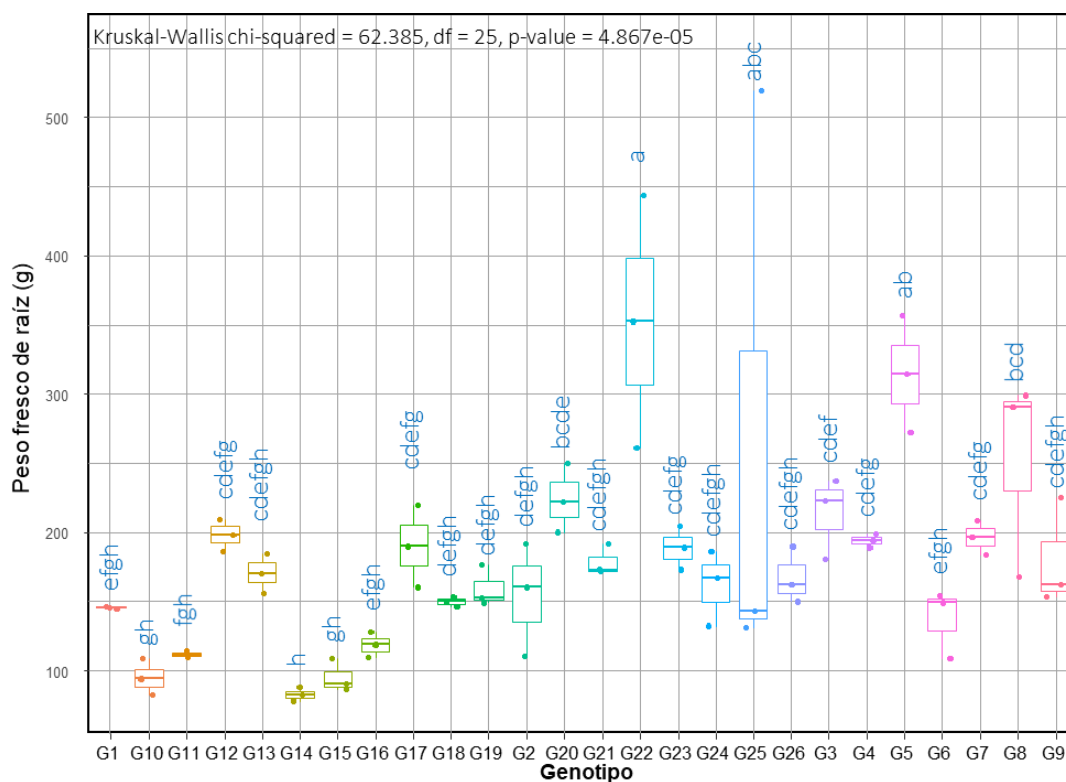


Figura 20. Análisis de Kruskal – Wallis y prueba de test de Dunn para la variable peso fresco de raíz (PFR) en 26 especies silvestres y variedades cultivadas de tomate, evaluadas durante la campaña agrícola 2022 – 2023.

El nematodo desencadena una serie de alteraciones celulares e histológicas en las raíces infectadas, dando lugar a la formación de nódulos, donde el parásito establece su sitio de alimentación. En esta investigación, se evaluó el peso fresco de la raíz (PFR) en raíces infestadas por nematodos, como se muestra en la Figura 20. Se observó que las especies silvestres con menor peso fresco fueron G14, G10, G15, G11 y G16, con promedios de 82.40, 94.60, 94.90, 111.33 y 118.30 gramos, respectivamente. Según Martínez, (2016),), en variedades comerciales utilizando diferentes fuentes de potasio, el peso fresco promedio de la raíz fue de 109.15 gramos. Además, Cetintas *et al.*, (2018) investigaron el efecto de 15 cepas de *Rhizobacterias* promotoras del crecimiento vegetal (PGPR) contra *Meloidogyne incognita* en tomate en invernadero, obteniendo un peso fresco promedio de la raíz de 40.4 gramos.

4.5. Análisis de correlación

La matriz de correlación entre cada par de caracteres cuantitativos se presenta en la Figura 21. Se observaron 16 coeficientes altamente significativos ($P \leq 0.01$) y 8 coeficientes significativos ($P \leq 0.05$). Entre las correlaciones más importantes se encuentran las variables correspondientes al índice de reproducción de nematodos y la productividad en del fruto. La correlación más alta correspondió al índice de reproducción (DTIR) con $r = 1.00$, lo que indica que estas variables están altamente correlacionadas con el número de población de huevos en raíz (NPHR) y la población de nematodos juveniles en la raíz (PNJR), con $r = 0.91$ para ambas. Esto sugiere que un mayor DTIR está asociado con un aumento en NPHR y PNJR. Según Silva *et al.*, (2019), se demostró que el número de nódulos y la masa de huevos por raíz causan daños en la raíz, lo que interfiere con la absorción de nutrientes y resulta en una reducción del rendimiento. Wubie y Temesgen, (2019) menciona que el síntoma principal de la infección en plantas susceptibles es la formación de nódulos en las raíces, que alteran la función normal del tejido xilemático de la planta. Además Salazar-Antón y Guzmán-Hernández, (2013) indican que la reproducción de los nematodos afecta las etapas fenológicas del cultivo de tomate, señalando que la cantidad de nematodos aumenta conforme avanza el desarrollo de las plantas, ya que un sistema radicular extenso proporciona más alimento y refugio para los nematodos.

Asimismo, se observó una correlación notable entre el diámetro ecuatorial (DE) y otras variables, con $r = 0.07$. Esta variable está altamente correlacionada con el peso del fruto (PF) y el diámetro polar (DP), con $r = 0.88$ y $r = 0.93$, respectivamente. Sin embargo, se

observa que a menor PF y DP, habrá un menor DE del fruto, lo que sugiere que estos dos caracteres influyen en que el diámetro ecuatorial sea mayor tamaño. Gabriel *et al.*, (2022), en un análisis de correlación de Pearson, también señalaron correlaciones significativas entre las variables evaluadas, como el peso del fruto, la altura de la planta y los diámetros ecuatorial y polar del fruto.

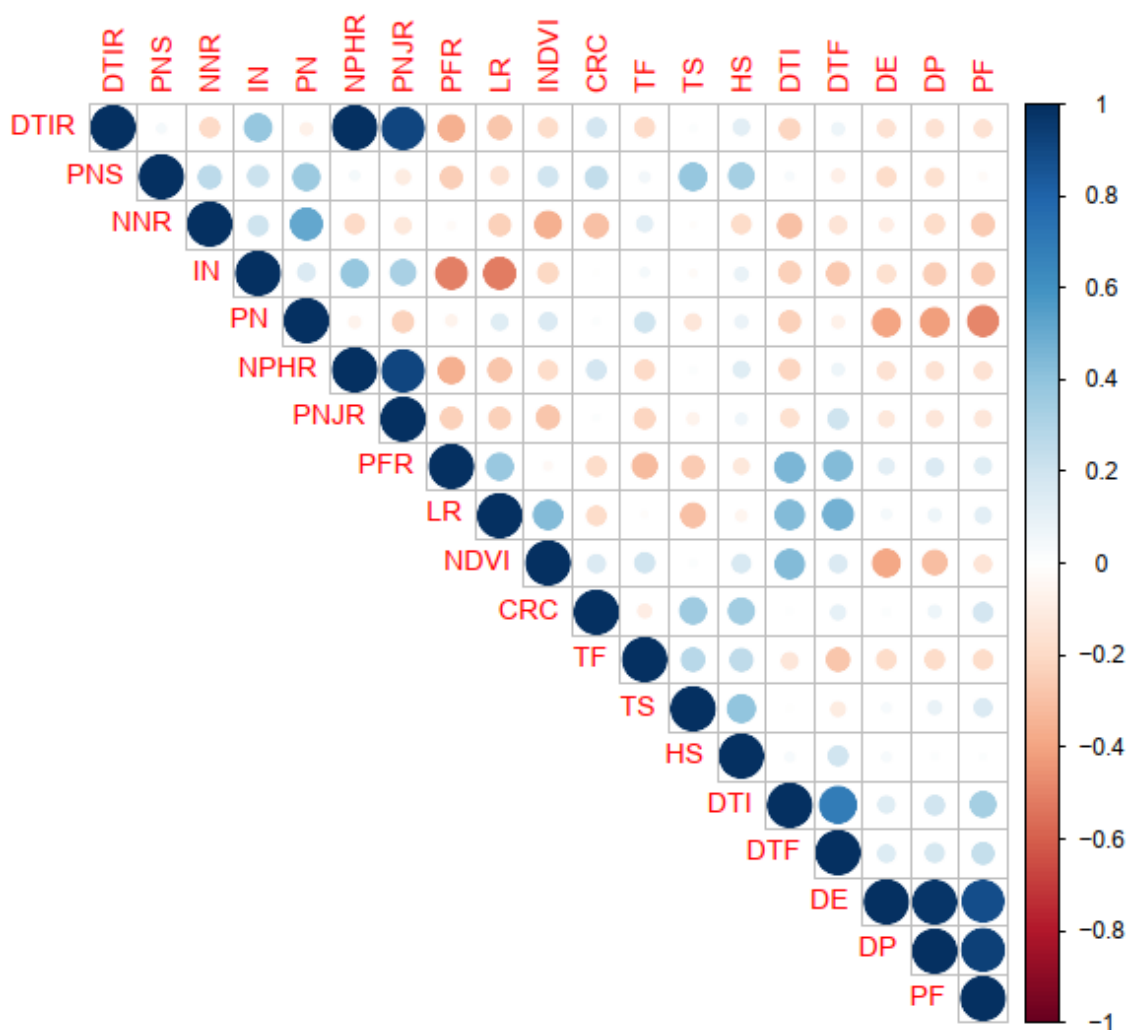


Figura 21. Coeficiente de correlación para caracteres cuantitativos de 26 especies silvestres y variedades cultivadas de tomate, evaluadas durante la campaña agrícola 2022 – 2023.

4.5.1. Análisis de componentes principales

La transformación lineal realizada mediante este método permitió generar un nuevo conjunto de 19 variables independientes, denominadas componentes principales, que se

expresan en valores y vectores propios. La reducción del número de dimensiones originales facilita una explicación más clara de la relación existente entre los individuos y las variables.

De acuerdo con el criterio de Sánchez (1995) y González *et al.*, 2010), para la selección basada en la proporción acumulada, se consideran aceptables aquellos componentes cuyos valores propios superen el 50% de la varianza acumulada en los tres primeros componentes principales. Siguiendo este criterio, se seleccionaron los tres primeros componentes principales como significativos, los cuales, en conjunto, explican más del 50% de la varianza total acumulada. Para ilustrar esto, se elaboró la Figura 22, que presenta los valores propios en la abscisa y el porcentaje de variabilidad acumulada de cada componente en la ordenada, permitiendo observar gráficamente el decrecimiento de los primeros componentes en relación con los demás.

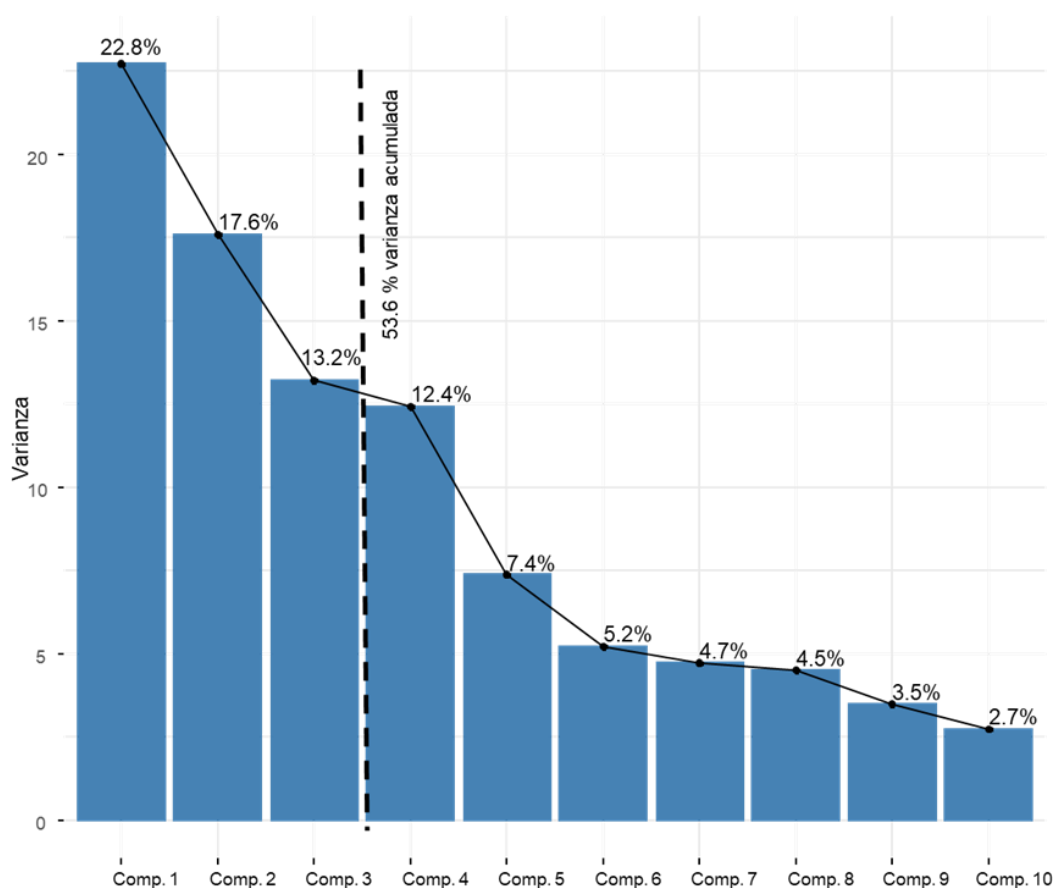


Figura 22. Gráfico de sedimentación de los componentes principales, de acuerdo a la varianza de 26 especies silvestres y variedades cultivadas de tomate, evaluadas durante la campaña agrícola 2022 – 2023.

La contribución de cada variable original asociada a cada componente principal se presenta en el Cuadro 18. Se advierte que el primer componente principal contribuyó con el 22.8 % de la varianza. Según los coeficientes, se identificaron materiales genéticos que expresan un alto potencial genético en términos de productividad, incluso en presencia de infección por nematodos. Estas variables incluyen longitud de raíz (LR), peso fresco de raíz (PFR), diámetro del tallo inicial (DTI), peso de fruto (PF), diámetro ecuatorial (DE) y diámetro polar (DP), las cuales aportaron de manera positiva. En contraste, las variables relacionadas con el índice de reproducción de nematodos (DTIR) y el índice de nodulación (IN) presentaron una contribución negativa. Por lo tanto, este componente caracteriza aquellos materiales genéticos que desarrollan cierto grado de resistencia a la infección por nematodos, indicando que una mayor incidencia de nematodos se asocia con una menor longitud de raíz, un peso fresco de raíz reducido y tallos delgados, lo que resulta en frutos más pequeños.

El segundo componente principal aportó un 17.8% de la varianza, destacando que las variables que más contribuyeron positivamente fueron el índice de reproducción de nematodos (DTIR), peso de fruto (PF), diámetro ecuatorial (DE) y diámetro polar (DP). En cambio, la variable peso de nódulos (PN) mostró una contribución negativa. Este componente caracteriza a las especies silvestres y variedades cultivadas que tienden a desarrollar cierto grado de resistencia a estos nematodos.

El tercer componente principal contribuyó con el 13.2% de la varianza, indicando que las variables que más contribuyeron de forma negativa fueron la longitud de raíz (LR), el índice de vegetación de diferencia normalizada (NDVI) y el diámetro del tallo final (DTF). Por lo tanto, este componente caracteriza a aquellas especies silvestres y variedades cultivadas de tomate que no muestran resistencia, sugiriendo la formación de nódulos de nematodos en las raíces.

Cuadro 18. Valores propios y correlación asociada a los tres primeros componentes principales de 26 especies silvestres y variedades cultivadas de tomate, evaluadas durante la campaña agrícola 2022 – 2023.

Componentes principales	C.P. 1	C.P. 2	C.P. 3
Valor propio	43.2	33.5	25.1
Varianza total explicada (%)	22.8	17.8	13.2
Varianza acumulada (%)	22.7	40.3	53.6
Variables			
DTIR	-0.627	0.656	-0.341
NPS	-0.272	-0.178	0.105
NNR	-0.254	-0.396	0.420
IN	-0.647	0.156	0.178
PN	-0.339	-0.596	-0.044
NPHR	-0.628	0.654	-0.339
PNJR	-0.530	0.671	-0.367
PFR	0.611	-0.139	-0.293
LR	0.552	-0.263	-0.519
NDVI	0.131	-0.418	-0.533
CRC	-0.073	0.263	-0.050
TF	-0.172	-0.400	0.229
TS	-0.094	0.109	0.304
HS	-0.110	0.113	-0.076
DTI	0.598	0.019	-0.507
DTF	0.429	0.227	-0.624
DE	0.617	0.544	0.467
DP	0.664	0.555	0.415
PF	0.684	0.546	0.311

En la Figura 23a, se observan las variables más positivamente vinculadas al primer eje, que incluyen longitud de raíz (LR), peso fresco de la raíz (PFR), diámetro del tallo inicial (DTI) y diámetro del tallo final (DTF). En contraste, el índice de nodulación (IN) y la población de nematodos en el suelo (NPS) se relacionan negativamente. Para el segundo eje, las variables más asociadas positivamente son el contenido relativo de clorofila (CRC), la humedad del suelo (HS) y la temperatura del suelo (TS); mientras que el índice de vegetación de diferencia normalizada (NDVI), la temperatura foliar (TF), el peso de nódulo (PN) y el número de nódulos en raíz (NNR) se correlacionan negativamente.

Además, se puede apreciar el grado de asociación entre las variables, determinado por la separación angular de sus proyecciones y las distancias desde el origen. Cuanto mayor es la distancia, mayor es la contribución de la variable. Según las separaciones angulares, la mejor asociación se observa entre el índice de reproducción en la raíz (DTIR) con el número de población de huevos en raíz (NPHR) y la población de juveniles en raíz (PNJR). A continuación, se encuentra el peso del fruto (PF) asociado con el diámetro ecuatorial (DE) y el diámetro polar (DP). En sentido negativo, se destacan el número de nódulos en raíz (NNR) y el peso de nódulo (PN). La distancia al origen indica que las variables relacionadas con el número de nódulos, el número de población de huevos en raíz y la población de nematodos juveniles en raíz representan un desafío para la supervivencia de la planta.

La Figura 23b muestra la dispersión de las 26 especies silvestres y variedades cultivadas en todos los cuadrantes del gráfico del análisis de componentes principales (ACP), revelando tres agrupaciones distintas. Las especies silvestres y variedades cultivadas de tomate, como G18, G19, G23, G24, G25 y G26, se distribuyen en el primer cuadrante, representando un mayor peso de fruto, diámetro polar, diámetro ecuatorial, diámetro del tallo inicial y diámetro del tallo final. Por otro lado, las especies silvestres G4, G11, G10, G14, G15 y G16 se agrupan en el segundo y tercer cuadrante, siendo determinadas como resistentes, con mayores valores en las variables relacionadas con el índice de reproducción, número de población de huevos en raíz e índice de nodulación. En contraste, las especies silvestres G1, G2, G3, G5, G6, G7, G8, G9, G12, G13, G17, G20, G21 y G22 presentan promedios menores, sugiriendo resistencia. Según Detrey *et al.*, (2022), se encontraron resultados similares en el análisis de componentes principales (PCA) basado en la inoculación de nematodos en plantas de tomate.

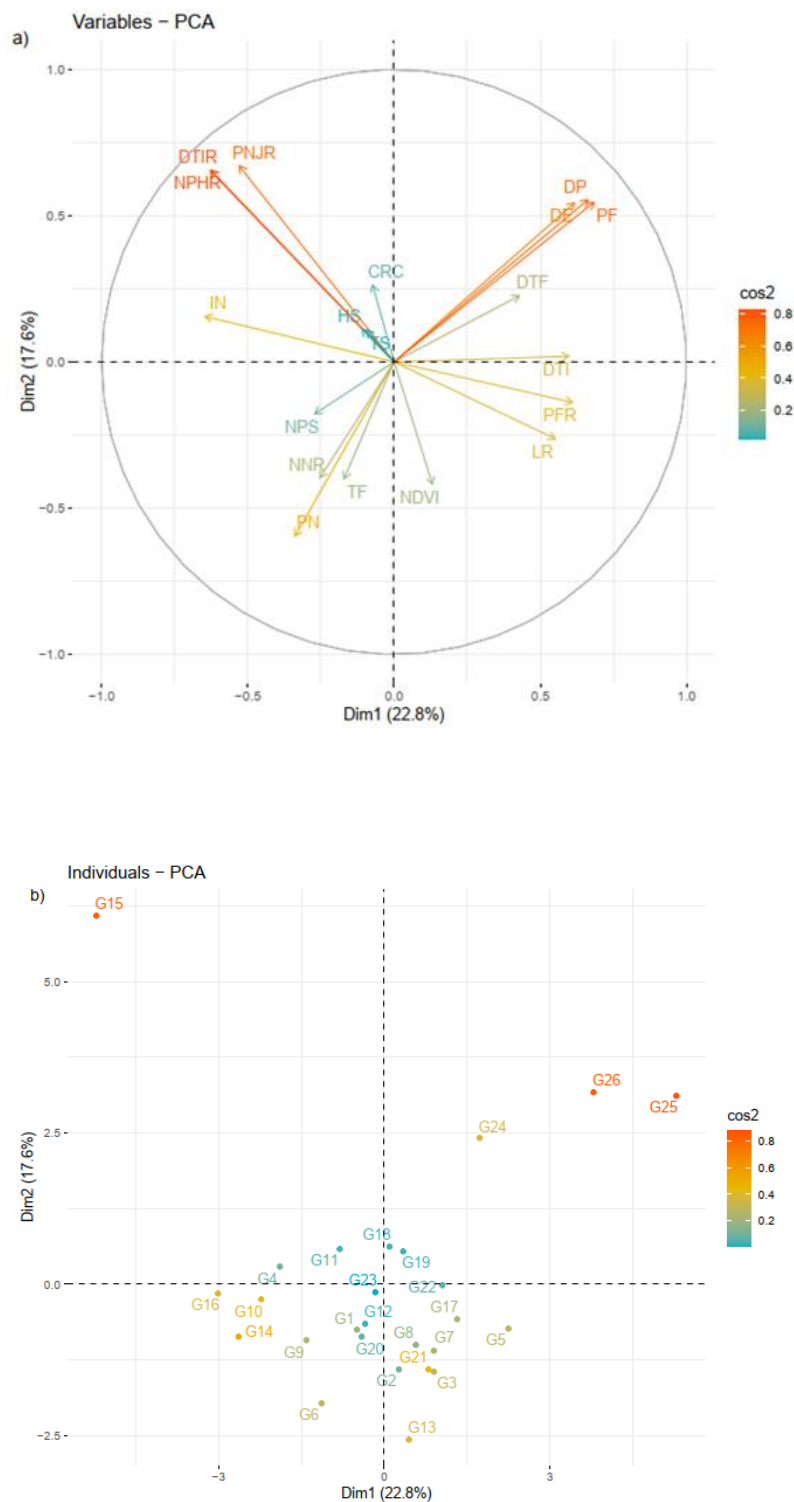


Figura 23. a) y b) Diagrama de Biplot para Análisis de componentes principales (ACP) para resistentes y susceptibles de los 26 especies silvestres y variedades cultivadas de tomate, evaluadas durante la campaña agrícola 2022 – 2023.

4.6. Análisis estadístico de biología molecular

4.6.1. Expresiones del gen *Mi*

En la presente investigación, se logró identificar el gen *Mi* en las especies silvestres y variedades cultivadas de tomate. Las Figura 28 y 24 ilustran una clasificación en dos grupos distintos basada en el patrón de amplificación. El primer grupo, compuesto por 22 materiales genéticos, exhibió un patrón de amplificación de un fragmento de 750 pb, lo que indica un estado homocigoto resistente (*Mi/Mi*). Esta agrupación incluye tanto tomates silvestres como cultivares (G1, G2, G3, G4, G6, G7, G8, G9, G10, G12, G14, G15, G16, G17, G19, G20, G21, G22, G23, G24, G25 y G26), siendo las especies predominantes *S. cerasiforme*, *S. galapagense*, *S. pimpinellifolium*, *S. pennellii*, *S. neorickii*, *S. chmielewskii*, *S. habrochaites* y *S. lycopersicum*.

Por otro lado, el segundo grupo comprende cuatro materiales restantes que no mostraron un patrón de amplificación, correspondiendo en su mayoría a accesiones silvestres (G5, G13, G11 y G18), también pertenecientes a especies como *S. cerasiforme*, *S. pimpinellifolium* y *S. habrochaites*.

Resultados similares fueron encontrados en estudios realizadas, por Gallardo *et al.*, (2013) y Hassan y Mahmoud (2021), quienes identificaron el gen *Mí*, en cinco variedades de tomate como resistentes y uno como susceptible *Meloidogyne* spp. Asimismo Carvalho *et al.*, (2015) y Hassan y Mahmoud (2021) encontraron respuestas en especies silvestres y cultivares de tomate que portan el gen *Mi-1* frente a diferentes especies de *Meloidogyne* spp. Según Dangl *et al.*, (2013), se han identificado mecanismos de defensa innatos en las plantas, mediadas por genes de resistencia, que actúan como defensa contra los nematodos, destacando la producción de sustancias como las fitoalexinas. Es importante resaltar que se identificaron 22 especies silvestres y variedades cultivadas con el gen de resistencia *Mi* en el Banco Nacional de Germoplasma de Hortalizas del INIAF.

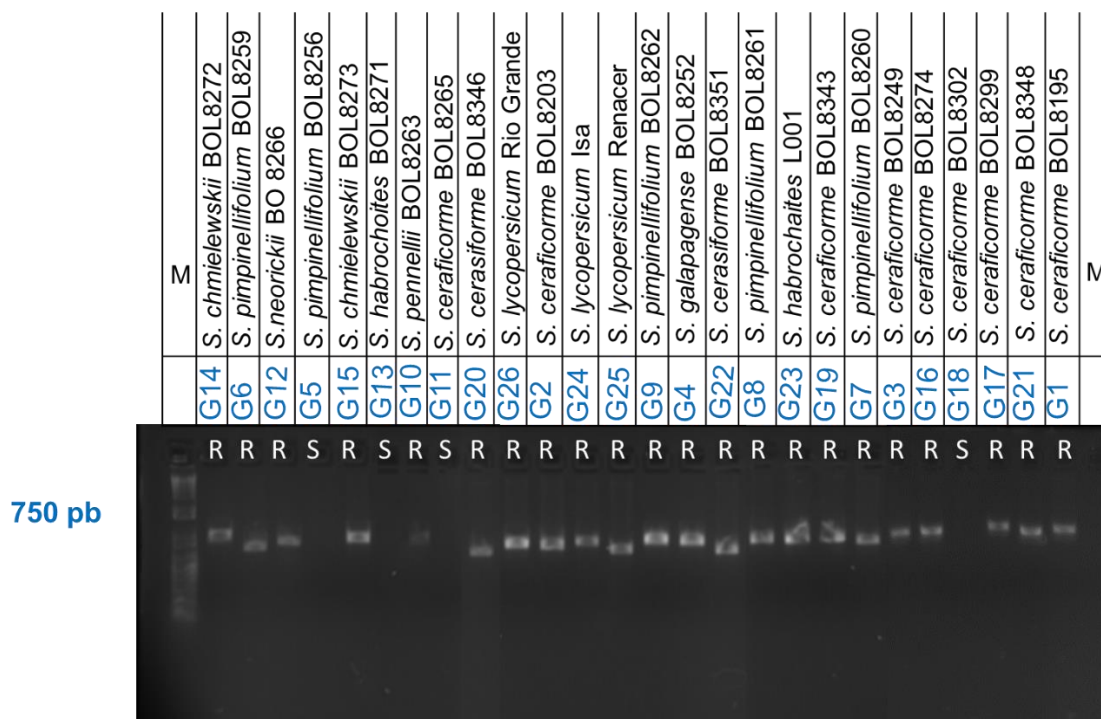


Figura 24. Producto de aplicación de PCR con el marcador CAPS, REX-1 para identificación de bandas de alelos *Mi*. en 26 especies silvestres y variedades cultivadas de tomate, susceptible (S) (*mi/mi*); resistente (R) (*Mi/Mi*).

4.6.2. Expresión del gen *Sw-5*

En el presente estudio se muestra la identificación del gen *Sw-5* en las especies silvestres y variedades cultivadas de tomate. Las Figura 28 y 25 representan la clasificación en dos grupos distintos. El primer grupo reveló un patrón de amplificación de 940 pb, indicando un estado de alelo homocigoto resistente (*Sw-5/Sw-5*). Este grupo está conformado por 16 especies silvestres y variedades cultivadas (G1, G2, G3, G4, G6, G7, G8, G9, G17, G19, G20, G21, G22, G23, G25 y G26), que pertenecen mayormente a especies como *S. cerasiformes*, *S. pimpinellifolium*, *S. galapagense*, *S. habrochaites* y *S. lycopersicum*. Por otro lado, el segundo grupo comprende 10 especies silvestres restantes que no presentaron patrones de amplificación (G5, G10, G11, G12, G13, G14, G15, G16, G18 y G24), perteneciendo mayormente a *S. cerasiforme*, *S. neorickii*, *S. chmielewskii* y *S. lycopersicum*.

Los resultados obtenidos son consistentes con los estudios de Gallardo *et al.*, (2013), quienes utilizaron material de retrocruzas F₈ y R₁ a F₆ R₄ con marcador (SCAR) Sw-421 ligado al gen *Sw-5*. Se identificaron ocho variedades como resistente y uno como

susceptible. Asimismo, Gabriel *et al.*, (2013) identificaron genes de resistencia en poblaciones híbridas, observando la presencia de la banda de resistencia (R) del TSWV a 940 pb en las variedades PROINPA 2 (Aguai) y PROINPA 9 (Bonita), en un estado homocigoto dominante (*Sw-5/Sw-5*). Las variedades PROINPA 1 (Andinita), PROINPA 3 (Arami), PROINPA 4 (Yara), PROINPA 5 (Pintona), PROINPA 6 (Jasuka) y PROINPA 10 (Bola Pera) exhibieron la banda de resistencia (H) al TSWV en el rango de 900 a 940 pb, en estado heterocigoto (*Sw-5/Sw-5+*). Solo la variedad PROINPA 7 (Redonda), la madre 71 89S LACHING SW-5 y la variedad Shannon mostraron el gen de susceptibilidad (S) al TSWV a 900 bp, en estado homocigoto recesivo (*Sw-5+/Sw-5+*). Según Hanson *et al.*, (2016), los cultivos de tomate infectados por virus pueden provocar una reducción significativa en el rendimiento, la calidad de la fruta, la vida útil y el contenido nutricional, llegando en casos extremos a obligar a los agricultores a abandonar por completo la producción de tomate. La infección por TSWV reduce severamente tanto el rendimiento como la calidad de la fruta. Por lo tanto, estas 16 especies silvestres y variedades cultivadas de tomate que poseen el gen de resistencia *Sw-5* son un material genético valioso del Banco Nacional de Germoplasma de Hortalizas del INIAF para la mejora genética.

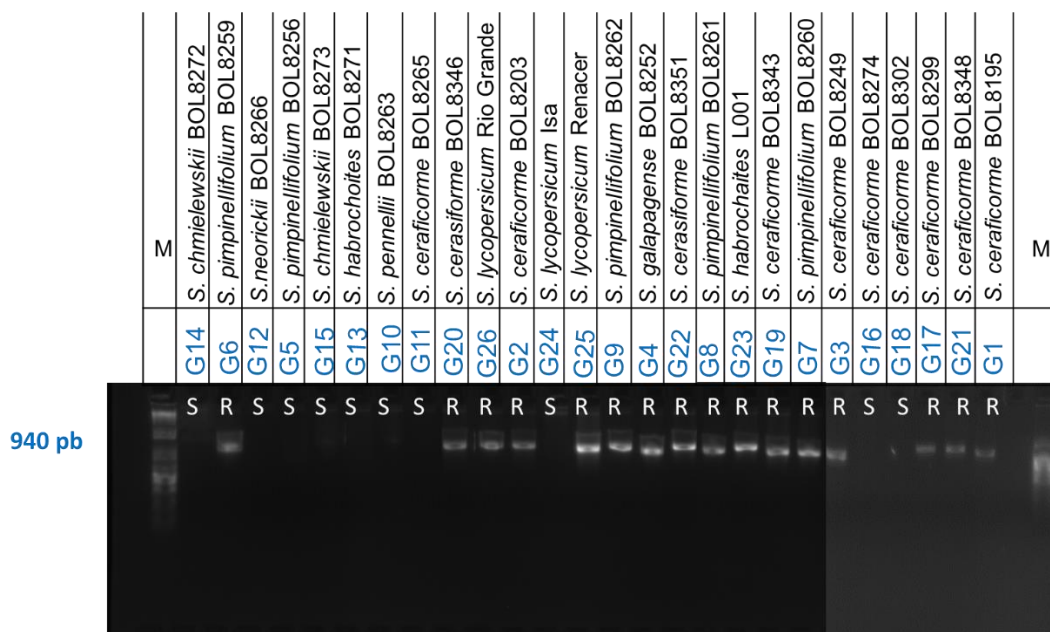


Figura 25. Producto de aplicación de PCR con el marcador SCAR, Sw-421 para identificación de bandas de alelos *Sw-5*, en 26 especies silvestres y variedades cultivadas de tomate, susceptible (S) (*sw-5/sw-5*); resistente (R) (*Sw-5/Sw-5*).

4.6.3. Expresión del gen *Ph-3*

En la presente investigación se realizó un análisis molecular del gen *Ph-3* en 26 especies silvestres y varietales cultivadas de tomate. Los resultados se presentan en las Figuras 28 y 26, revelando una clara división en dos grupos distintos. El primer grupo compuesto por 19 especies silvestres y variedades cultivadas, mostró fragmentos de banda 500 pb indicativos de homocigotos resistentes (*Ph-3/Ph-3*), este grupo incluye a los materiales (G1, G2, G6, G8, G9, G10, G12, G13, G14, G16, G17, G18, G19, G20, G21, G22, G23, G24 y G26), que confieren resistencia a *P. infestans*, predominando en especies como *S. habrochaites*, *S. pimpinellifolium*, *S. lycopersicum*, *S. cerasiforme*, *S. pennellii*, *S. chmielewskii* y *S. neorickii*. El segundo grupo está compuesto por siete materiales restantes que no presentaron los fragmentos, los cuales son especies silvestres y comercial (G3, G4, G5, G7, G11, G15, y G25), pertenecen a *S. pimpinellifolium*, *S. galapagense* y *S. lycopersicum*.

El control de *P. infestans* sigue siendo un desafío debido a la alta variación genética y la compleja composición racial de esta especie, que continuamente genera múltiples razas mediante reproducción sexual entre diferentes tipos de apareamiento (A1 y A2). Younghoon *et al.*, (2013) indica que las especie silvestres y cultivadas albergan el gen de *ph-3*, y Moreau *et al.*, (1998) señala que este gen también está presente en plantas comerciales. Según Chang Kee Anselmo, (2017), en seis poblaciones de *S. pimpinellifolium* y un cultivado de tomate, se identificó el gen *Ph-3* en cinco de las especies silvestres, mientras que la variedad cultivada no mostró el gen de resistencia.

Es crucial destacar que se logró identificar 13 especies silvestres y variedades cultivadas de tomate que poseen el gen *Ph-3*, material genético del Banco Nacional de Germoplasma de Hortalizas del INIAF. Estos materiales son valiosos para el programa de mejoramiento genético y pueden ser utilizados en cruzamientos con materiales que carecen del gen de resistencia.



Figura 26. Producto de aplicación de PCR con el marcador SCAR, TG-328 para identificación de bandas de alelos *Ph-3*, en 26 especies silvestres y variedades cultivadas de tomate, susceptible (S) (*ph-3/ph-3*); resistente (R) (*Ph-3/Ph-3*).

4.6.4. Expresión del gen *Tm-2²*

En el presente estudio se llevó a cabo un análisis molecular del gen *Tm-2²* en 26 especies silvestres y variedades cultivadas de tomate. Los resultados, presentados en las Figuras 28 y 27, se dividieron en dos grupos distintos. El primer grupo mostró fragmentos de banda de 585 pb, correspondientes a alelos homocigotos resistentes (*Tm-2²/Tm-2²*), que agrupando 13 genotipos (G1, G3, G4, G9, G12, G14, G16, G17, G20, G21, G23, G24 y G26). Estos materiales genéticos, que presentan fragmentos de resistencia, son principalmente de las especies *S. cerasiforme*, *S. galapagense*, *S. pimpinellifolium*, *S. neorickii*, *S. chmielewskii*, *S. habrochaite* y *S. lycopersicum*. Por otro lado, el segundo grupo no manifestó el fragmento del gen *Tm-2²* en 13 especies silvestres y cultivares (G2, G5, G6, G7, G8, G10, G11, G13, G15, G18, G19, G22 y G25), perteneciente a las especies *S. pennellii*, *S. habrochaite*, *S. pimpinellifolium* y *S. lycopersicum*.

De acuerdo Jin et al., (2014), en seis muestras amplificadas con el cebador *Tm-2²*, se identificaron dos genotipos con el gen de resistencia, mientras que cuatro variedades no mostraron el gen de resistencia a *Tm-2²*. Estos resultados evidencian la eficacia del

marcador SCAR para diferenciar los genotipos. Según Panthee *et al.*, (2013), los marcadores moleculares estrechamente vinculados a genes de resistencia pueden mejorar la eficiencia de la selección y prevenir problemas asociados. Por consiguiente, estos 13 materiales que poseen el gen de resistencia *Tm-2²*, provenientes del Banco Nacional de Germoplasma de Hortalizas del INIAF, son valiosos para su uso en programas de mejora genética, representando un enfoque beneficioso y respetuoso con el medio ambiente al reducir la necesidad de productos químicos y minimizar las pérdidas de producción ocasionadas por esta enfermedad.



Figura 27. Producto de la aplicación de PCR con el marcador SCAR, para identificación de bandas de alelos *Tm-2²*, en 26 especies silvestres y variedades cultivadas de tomate, susceptible (S) (*tm-2²* / *tm-2²*); resistente (R) (*Tm-2²* / *Tm-2²*).

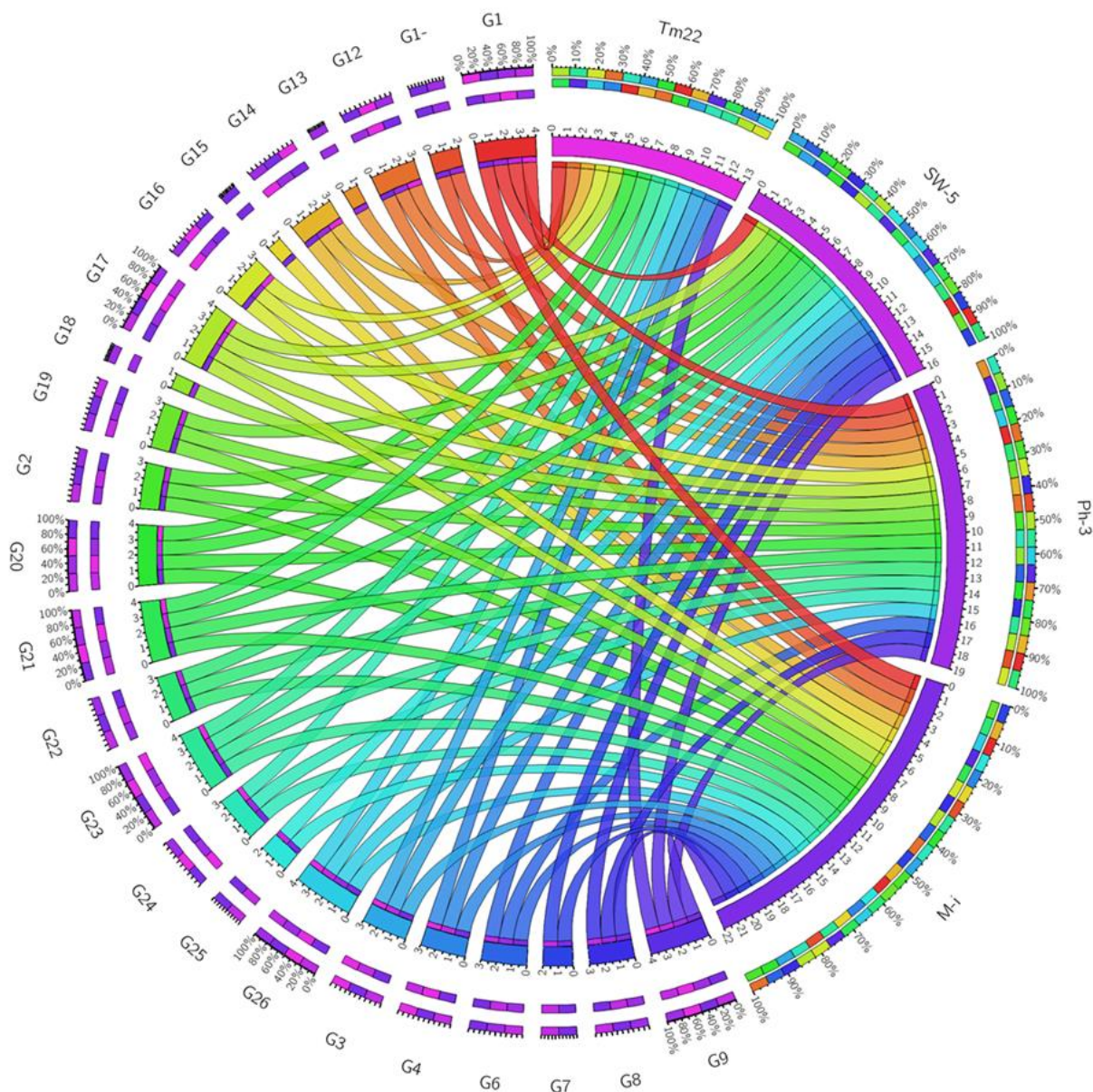


Figura 28. Diagrama polar sobre la expresión en relación al gen *Mi* que confiere a *Meloidogyne* spp., al gen *Sw-5* que confiere resistencia al Virus del Marchitez Manchado del Tomate (TSWV), al gen *ph-3* que confiere al tizón tardío (*Phytophthora infesta*) y al gen *Tm-2²* que confiere al Virus Mosaico del Tomate (ToMV).

5. CONCLUSIONES

- Las 26 especies silvestres y variedades cultivadas de tomate evaluadas contienen el fragmento de ADN asociado con la resistencia a diversos factores bióticos, incluidos nematodos agalladores, el virus de la marchitez manchada del tomate, el tizón tardío y el virus del mosaico del tomate. Además, se ha confirmado la resistencia al falso nematodo (*Nacobbus aberrans*).
- Las 26 especies analizadas se agruparon en cuatro grupos homocigotos. Se determinó que 22 de ellas presentan el gen *Mi* y 16 al gen *Sw-5*, ambos asociados con resistencia al nematodo y al Virus Mosaico de la Marchitez Manchada del Tomate (TSWV). Además, se identificaron 19 materiales genéticos con el gen *Ph-3* y 13 con el gen *Tm-2²*, ambos relacionados con la resistencia a Tizón tardío y Virus Mosaico del Tabaco.
- Se realizó una minuciosa selección de las 26 especies silvestres y variedades comerciales de tomate, identificando que 16 de estas son homocigotos para la resistencia combinada contra nematodos y el virus del marchitamiento manchado del tomate.
- En relación con el comportamiento patológico frente a *Nacobbus aberrans*, evaluado mediante el índice de nodulación, cinco especies (G3, G5, G7, G25 y G26) exhibieron un rango de 3, clasificándose como "moderadamente resistentes" a la infección del falso nematodo.

6. RECOMENDACIONES

- Se recomienda continuar la investigación de las especies silvestres y variedades cultivadas que muestran resistencia a factores bióticos, incluidos los nematodos agalladores, el virus de la marchitez manchada del tomate, el tizón tardío y el virus mosaico del tabaco, así como al falso nematodo (*Nacobbus aberrans*). Estos descubrimientos son fundamentales para impulsar su uso en el mejoramiento genético de variedades de tomate más resistentes.
- Se sugiere enfocar la atención en los materiales genéticos que han demostrado homocigosis para los genes *Mi*, *Sw-2*, *Ph-3* y *Tm-2²*, ya que han mostrado resistencia a amenazas fitopatológicas. Además, se insta a seguir investigando y evaluando nuevas combinaciones genéticas para desarrollar variedades de tomate aún más resistentes y adaptadas a los desafíos actuales y futuros en la agricultura.
- Es recomendable aprovechar al máximo los 16 genotipos de tomate identificados como homocigotos para la resistencia combinada contra nematodos y el virus del marchitamiento manchado del tomate. Estos genotipos son recursos clave para los fitomejoradores, proporcionando una base sólida para investigaciones y el desarrollo de futuras variedades en la mejora genética del tomate, así como su adaptación a los desafíos agrícolas presentes y futuros.
- Se sugiere considerar el uso de las especies silvestres y variedades comerciales de tomate identificadas (G3, G5, G7, G25 y G26), que presentan un grado de resistencia moderada a *Nacobbus aberrans*, en programas de mejora genética para fortalecer la resistencia de las plantas a enfermedades.

7. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Ab Rahman, SFS; Singh, E; Pieterse, CM; Schenk, PM. 2018. Emerging microbial biocontrol strategies for plant pathogens. *Plant Science* 267:102-111.
- Abebe, A; Tafa, Z. 2021. Pre-Breeding Concept and Role in Crop Improvement. *International Journal for Research in Applied Sciences and Biotechnology* 8(2):275-279.
- Acosta, JM. 2016. Evaluación del comportamiento agronómico de nuevos híbridos de tomate hortícola "*Lycopersicum esculentum*" bajo cubierta plástica (en línea). s.l., Universidad Técnica de Ambato Facultad de Ciencias Agropecuarias carrera de Ingeniería Agronómica. 89 p. Disponible en <https://repositorio.uta.edu.ec/bitstream/123456789/19038/1/Tesis-122%20%20Ingenier%C3%ADa%20Agron%C3%B3mica%20-CD%20381.pdf>.
- Adhikari, P; Oh, Y; Panthee, DR. 2017. Current status of early blight resistance in tomato: an update. *International journal of molecular sciences* 18(10):2019.
- Akker, SE den; Lilley, CJ; Danchin, EGJ; Rancurel, C; Cock, PJA; Urwin, PE; Jones, JT. 2014. The Transcriptome of *Nacobbus aberrans* Reveals Insights into the Evolution of Sedentary Endoparasitism in Plant-Parasitic Nematodes. *Genome Biology and Evolution* 6(9):2181-2194. DOI: <https://doi.org/10.1093/gbe/evu171>.
- Almeida, DP de; Caixeta, ET; Moreira, KF; Oliveira, ACB de; Freitas, KNP de; Pereira, AA; Rosado, RDS; Zambolim, L; Cruz, CD. 2021. Marker-Assisted Pyramiding of Multiple Disease Resistance Genes in Coffee Genotypes (*Coffea arabica*). *Agronomy* 11(9):1763. DOI: <https://doi.org/10.3390/agronomy11091763>.
- Ammiraju, J; Veremis, J; Huang, X; Roberts, P; Kaloshian, I. 2003. The heat-stable root-knot nematode resistance gene *Mi-9* from *Lycopersicon peruvianum* is localized on the short arm of chromosome 6. *Theoretical and Applied Genetics* 106(3):478-484. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00122-002-1106-y>.
- Arafa, RA; Kamel, SM; Taher, DI; Solberg, SØ; Rakha, MT. 2022. Leaf Extracts from Resistant Wild Tomato Can Be Used to Control Late Blight (*Phytophthora infestans*) in the Cultivated Tomato. *Plants* 11(14):1824.
- Arinaitwe, W; Ochwo-Ssemakula, M; Mbewe, WK; Sseruwagi, P; Kyamanywa, S; Erbaugh, M; Miller, S; Qu, F. 2018. Molecular characteristics of tomato mosaic virus infecting tomato in Uganda. *African Crop Science Journal* 26(3):433-445.
- Aruna Kumara, UM; Cooray, PLVN; Ambanpola, N; Thiruchchelvan, N. 2022. 23 - Plant-pathogen interaction: Mechanisms and evolution (en línea). In *Soni, R; Suyal, DC; Yadav, AN; Goel, R (eds.)*. s.l., Academic Press, (Developments in Applied Microbiology and Biotechnology). p. 655-687 DOI: <https://doi.org/10.1016/B978-0-323-91595-3.00025-2>.
- Bai, Y; Lindhout, P. 2007. Domestication and breeding of tomatoes: what have we gained and what can we gain in the future? *Annals of Botany* (en línea). DOI: <https://doi.org/10.1093/aob/mcm150>.
- Bailey, DM. 1941. The seedling test method for root-knot-nematode resistance. In *Proceedings of the American Society for Horticultural Science*. s.l., s.e. p. 573-575.

- Bali, S; Zhang, L; Franco, J; Gleason, C. 2021. Biotechnological advances with applicability in potatoes for resistance against root-knot nematodes. *Current Opinion in Biotechnology* (Serie Food Biotechnology. Plant Biotechnology) 70:226-233. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.copbio.2021.06.010>.
- Barrantes, W; Fernández-del-Carmen, A; López-Casado, G; González-Sánchez, MÁ; Fernández-Muñoz, R; Granell, A; Monforte, AJ. 2014. Highly efficient genomics-assisted development of a library of introgression lines of *Solanum pimpinellifolium*. *Molecular breeding* 34(4):1817-1831.
- Bent, AF; Mackey, D. 2007. Elicitors, effectors, and R genes: the new paradigm and a lifetime supply of questions. *Annu. Rev. Phytopathol.* 45:399-436.
- Bergougnoux, V. 2014. The history of tomato: From domestication to biopharming. *Biotechnology Advances* (Serie Plant Biotechnology 2013: «Green for Good II».) 32(1):170-189. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.biotechadv.2013.11.003>.
- Bergougnoux, V. 2018. The history of tomato: From domestication to biopharming. :170-189. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.biotechadv.2013.11.003>.
- Bernardo, VF; Garita, SA; González, MA; Arango, MC; Saparrat, MCN; Ruscitti, MF. 2022. Physiological and biochemical alterations in *Capsicum annuum* L. by the false root-knot nematode *Nacobbus aberrans*. DOI: <https://doi.org/10.21203/rs.3.rs-1674067/v1>.
- Bhat, JA; Ali, S; Salgotra, RK; Mir, ZA; Dutta, S; Jadon, V; Tyagi, A; Mushtaq, M; Jain, N; Singh, PK; Singh, GP; Prabhu, KV. 2016. Genomic Selection in the Era of Next Generation Sequencing for Complex Traits in Plant Breeding (en línea). *Frontiers in Genetics* 7. Consultado 15 jul. 2023. Disponible en <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fgene.2016.00221>.
- Biaus, AJ. 2017. Evaluación de la aplicación de nematicidas y hongos micorrícicos arbusculares sobre un cultivo de berenjena infestado con *Nacobbus aberrans*. s.l., Universidad Nacional de La Plata. Consultado 25 feb. 2024. Disponible en <http://sedici.unlp.edu.ar/handle/10915/62961>.
- Blanca, J; Cañizares, J; Cordero, L; Pascual, L; Díez, MJ; Nuez, F. 2012. Variation Revealed by SNP Genotyping and Morphology Provides Insight into the Origin of the Tomato. *Plos one* 7(10): e48198. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0048198>.
- Blanca, J; Montero-Pau, J; Sauvage, C; Bauchet, G; Illa, E; Díez, MJ; Francis, D; Causse, M; Van der Knaap, E; Cañizares, J. 2015. Genomic variation in tomato, from wild ancestors to contemporary breeding accessions. *BMC genomics* 16(1):1-19.
- Boiteux, LS; de B. Giordano, L. 1993. Genetic basis of resistance against two *Tospovirus* species in tomato (*Lycopersicon esculentum*). *Euphytica* 71(1-2):151-154.
- Boote, KJ; Jones, JW; Hoogenboom, G. 2021. Incorporating realistic trait physiology into crop growth models to support genetic improvement (en línea). *in silico Plants* 3(1). DOI: <https://doi.org/10.1093/insilicoplants/diab002>.
- Bourke, A. 1991. Potato blight in Europe in 1845: the scientific controversy. s.l., Cambridge University Press Cambridge. p. 12-24.

- Breseghello, F; Coelho, ASG. 2013. Traditional and modern plant breeding methods with examples in rice (*Oryza sativa* L.). *Journal of agricultural and food chemistry* 61(35):8277-8286.
- Brittlebank, C. 1919. A new tomato disease, spottedmwilt. :27: 231-235.
- Brommonschenkel, SH; Frary, A; Frary, A; Tanksley, SD. 2000. The broad-spectrum tospovirus resistance gene *Sw-5* of tomato is a homolog of the root-knot nematode resistance gene *Mi*. *Molecular Plant-Microbe Interactions* 13(10):1130-1138.
- Brommonschenkel, SH; Tanksley, SD. 1997. Map-based cloning of the tomato genomic region that spans the *Sw-5* tospovirus resistance gene in tomato. *Molecular and General Genetics* MGG 256:121-126.
- Buchen-Osmond, C. 2006. ICTVdB-The Universal Virus Database, version 3. Columbia University, New York.
- Cabrera, VA; Dottori, N; Doucet, ME. 2019. Influence of two *Nacobbus aberrans* isolates from Argentina on the growth of three tomato cultivars. *Nematropica* 49(1):42-48.
- Calzada, BJ. 1964. Métodos estadísticos para la investigación. Lima, Sesator.
- Cap, GB; Roberts, PA; Thomason, IJ. 1993. Inheritance of heat-stable resistance to *Meloidogyne incognita* in *Lycopersicon peruvianum* and its relationship to the *Mi* gene. *Theoretical and Applied Genetics* 85:777-783.
- Carvalho, LM de; Benda, ND; Vaughan, MM; Cabrera, AR; Hung, K; Cox, T; Abdo, Z; Allen, LH; Teal, PEA. 2015. *Mi-1*-Mediated Nematode Resistance in Tomatoes is Broken by Short-Term Heat Stress but Recovers Over Time. *Journal of Nematology* 47(2):133-140.
- Cazares, EA; Méndez, CI; Zepeda, IJ; Fernández, EH; Medina-, JM; Villar, EL. 2019. Host suitability of five populations of wild tomato (*Solanum lycopersicum* var. *cerasiforme*) for nematode *Nacobbus aberrans* sensu lato. *Revista mexicana de fitopatología* 37(3):432-443. DOI: <https://doi.org/10.18781/r.mex.fit.1905-1>.
- Cetintas, R; Kusek, M; Fateh, SA. 2018. Effect of some plant growth-promoting rhizobacteria strains on root-knot nematode, *Meloidogyne incognita*, on tomatoes. *Egyptian Journal of Biological Pest Control* 28(1):7. DOI: <https://doi.org/10.1186/s41938-017-0008-x>.
- Chanda, B; Gilliard, A; Jaiswal, N; Ling, K-S. 2021. Comparative Analysis of Host Range, Ability to Infect Tomato Cultivars with *Tm-2²* Gene, and Real-Time Reverse Transcription PCR Detection of Tomato Brown Rugose Fruit Virus. *Plant Disease* 105(11):3643-3652. DOI: <https://doi.org/10.1094/PDIS-05-20-1070-RE>.
- Chang Kee, JA. 2017. Caracterización de seis poblaciones de *Solanum pimpinellifolium* de las regiones Piura y Lima respecto de su resistencia a *Phytophthora infestans*. :63.
- Chen, T; Liu, D; Niu, X; Wang, J; Qian, L; Han, L; Liu, N; Zhao, J; Hong, Y; Liu, Y. 2017. Antiviral resistance protein *Tm-2²* functions on the plasma membrane. *Plant physiology* 173(4):2399-2410.

- Chunwongse, J; Chunwongse, C; Black, L; Hanson, P. 2002. Molecular mapping of the Ph-3 gene for late blight resistance in tomato. *The Journal of Horticultural Science and Biotechnology* 77(3):281-286.
- CNPSH, (Centro Nacional de Producción de Semillas de Hortalizas). 2005. Cultivo del Tomate. Cochabamba – Bolivia. :3-11 p.
- Collard, BC; Mackill, DJ. 2008. Marker-assisted selection: an approach for precision plant breeding in the twenty-first century. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 363(1491):557-572.
- Corrales, A. 2011. Dinámica Poblacional del “nematodo del rosario de la raíz” (*Nacobbus aberrans*) en las prácticas culturales del cultivo de tomate de mesa (*Lycopersicon esculentum* Mill.) y pérdidas que causa. Ibarra – Imbabura (en línea). Tesis. s.l., Universidad Técnica del Norte. 113 p. Consultado 25 feb. 2024. Disponible en <http://repositorio.utn.edu.ec/handle/123456789/268>.
- Cortada, L; Sorribas, FJ; Ornat, C; Andrés, MF; Verdejo-Lucas, S. 2009. Response of tomato rootstocks carrying the *Mi*-resistance gene to populations of *Meloidogyne arenaria*, *M. incognita* and *M. javanica*. *European Journal of Plant Pathology* 124(2):337-343. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10658-008-9413-z>.
- Dangl, JL; Jones, JD. 2001. Plant pathogens and integrated defence responses to infection. *nature* 411(6839):826-833.
- Darwin, SC; Knapp, S; Peralta, IE. 2003. Taxonomía de tomates en las Islas Galápagos: Especies nativas e introducidas de *Solanum* sección *Lycopersicon* (Solanaceae). 2010 :29-53.
- Dax, E; Livneh, O; Aliskevicius, E; Edelbaum, O; Kedar, N; Gavish, N; Milo, J; Geffen, F; Blumenthal, A; Rabinowich, HD; Sela, I. 1998. A SCAR marker linked to the ToMV resistance gene, *Tm2²*, in tomato. *Euphytica* 101(1):73-77. DOI: <https://doi.org/10.1023/A:1018307326636>.
- De Ilarduya, OM; Moore, AE; Kaloshian, I. 2001. The tomato Rme1 locus is required for Mi-1-mediated resistance to root-knot nematodes and the potato aphid. *The Plant Journal* 27(5):417-425.
- Detrey, J; Cognard, V; Djian-Caporalino, C; Marteu, N; Doidy, J; Pourtau, N; Vriet, C; Maurousset, L; Bouchon, D; Clause, J. 2022. Growth and root-knot nematode infection of tomato are influenced by mycorrhizal fungi and earthworms in an intercropping cultivation system with leeks. *Applied Soil Ecology* 169:104181. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2021.104181>.
- Devran, Z; Özalp, T; Studholme, DJ; Tör, M. 2023. Mapping of the gene in tomato conferring resistance to root-knot nematodes at high soil temperature (en línea). *Frontiers in Plant Science* 14. Consultado 2 mar. 2024. Disponible en <https://www.frontiersin.org/journals/plant-science/articles/10.3389/fpls.2023.1267399>.
- Dianese, EC; de Fonseca, MEN; Goldbach, R; Kormelink, R; Inoue-Nagata, AK; Resende, RO; Boiteux, LS. 2010. Development of a locus-specific, co-dominant SCAR marker for assisted-selection of the Sw-5 (Tospovirus resistance) gene cluster in a wide range of tomato accessions. *Molecular Breeding* 25:133-142.

- Doucet, ME; Lax, P. 2005. El género *Nacobbus* Thorne & Allen, 1944 en la Argentina. 6.
- EFSA, 2012. Scientific Opinion on the pest categorisation of the tospoviruses. EFSA Journal 10(7):2772.
- Elling, AA. 2013. Major emerging problems with minor *Meloidogyne* species. Phytopathology 103(11):1092-1102.
- El-Sappah, AH; MM, I; H. El-awady, H; Yan, S; Qi, S; Liu, J; Cheng, G; Liang, Y. 2019. Tomato natural resistance genes in controlling the root-knot nematode. Genes 10(11):925.
- Espíndola, AP. 2019. Biofumigación para el control de *Meloidogyne* spp. y *Nacobbus aberrans* en el cultivo de jitomate. Tesis. Montecillo, Texcoco, Estado de México, Instituto de Enseñanza e Investigación en Ciencias Agrícolas. 141 p.
- Esquinas-Alcázar, J; Nuez, F. 1995. Taxonomic status, domestication and diffusion of the tomato. In: "Nut, F. (Ed.). Tomato cultivation: Mundi Press Editions.
- FAOSTAT. 2018. UN Food and Agriculture Organization statistics (en línea). Disponible en <http://www.fao.org/faostat>.
- Fayette, J; Jones, JB; Pernezny, K; Roberts, PD; Raid, R. 2018. Survival of *Xanthomonas campestris* pv. *vitians* on lettuce in crop debris, irrigation water, and weeds in south Florida. European Journal of Plant Pathology 151(2):341-353. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10658-017-1377-4>.
- Fira, D; Dimkić, I; Berić, T; Lozo, J; Stanković, S. 2018. Biological control of plant pathogens by *Bacillus* species. Journal of Biotechnology 285:44-55. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jbiotec.2018.07.044>.
- Foolad, MR. 2007. Mapeo Genómico y Mejoramiento Molecular de Tomate. DOI: <https://doi.org/10.1155/2007/64358>.
- Foolad, MR; Merk, HL; Ashrafi, H. 2008. Genetics, Genomics and Breeding of Late Blight and Early Blight Resistance in Tomato. Critical Reviews in Plant Sciences 27(2):75-107. DOI: <https://doi.org/10.1080/07352680802147353>.
- Foolad, MR; Panthee, DR. 2012. Identification of a SSR marker (TOM-144) linked to Fusarium wilt resistance in *Solanum lycopersicum* (en línea). 18 de octubre de 2013 3(4). Disponible en <http://dx.doi.org/10.1080/07352689.2011.616057>.
- Franco, TL; Hidalgo, R. 2003. Análisis estadístico de datos de caracterización morfológica de recursos filogenéticos. Cali, Colombia, Instituto Internacional de Recursos Fotogénicos.
- Fry, W. 2008. *Phytophthora infestans*: the plant (and R gene) destroyer. Molecular plant pathology 9(3):385-402.
- Gabriel, J; Sanabria, D; Veramendi, S; Plata, G; Angulo, A; Crespo, M. 2013. Resistencia genética de híbridos de tomate [*Solanum lycopersicum* L. (Mill.)] al virus del bronceado (TSWV) (en línea). Agronomía Costarricense. DOI: <https://doi.org/10.15517/rac.v37i1.10713>.

- Gabriel, JO; Cevallos, KG; Vera, RV; Castro, CP; Narváez, W; Burgos, GL. 2022. Evaluación y selección de híbridos de tomate *Solanum lycopersicum* L. (Mill.) en Puerto la Boca, Ecuador. *Journal of the Selva Andina Biosphere* 10(1):21-31. DOI: <https://doi.org/10.36610/j.jsab.2022.100100021>.
- Gallardo, GS; Masuelli, RW; Ferrer, S. 2013. Avances en la mejora genética de tomate para industria (en línea) (En accepted: 2015-10-05t15:29:37. Consultado 1 mar. 2024. Disponible en <https://ri.conicet.gov.ar/handle/11336/2309>.
- Gallegly, ME; Marvel, ME. 1955. Inheritance of resistance to tomato race-O of *Phytophthora-infestans*. *Phytopathology* 45(2):103-109.
- Gallego, RF; Losada, M del HP; Martín, AG; Pérez, AC; Martínez, L; Torres, CC. 2015. Using NDVI and guided sampling to develop yield prediction maps of processing tomato crop (en línea) (En accepted: 2017-05-02t11:21:36z). DOI: <https://doi.org/10.5424/sjar/2015131-6532>.
- Gardner, RG; Panthee, DR. 2010. NC 1 CELBR and NC 2 CELBR: early blight and late blight-resistant fresh market tomato breeding lines. *HortScience* 45(6):975-976.
- Garita, S. 2019. Herramientas biológicas. Un aporte para elaboración de un plan de manejo de *Nacobbus aberrans* (en línea). s.l., Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales Universidad Nacional de La Plata. 150 p. Disponible en https://ri.conicet.gov.ar/bitstream/handle/11336/144735/CONICET_Digital_Nro.e9f498da-d8cb-4bfc-9fb4-c924af74c013_A.pdf?sequence=2&isAllowed=y.
- Garita, SA; Bernardo, VF; Gonzalez, M; Ripodas, JI; Arango, MC; Ruscitti, M. 2021. "The false root-knot nematode: Modification of the root anatomy and alteration of the physiological performance in tomato plants". *Rhizosphere* 20:100424. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.rhisph.2021.100424>.
- Ghahremani, Z; Escudero, N; Saus, E; Gabaldón, T; Sorribas, FJ. 2019. *Pochonia chlamydosporia* Induces Plant-Dependent Systemic Resistance to *Meloidogyne incognita* (en línea). *Frontiers in Plant Science* 10. Consultado 8 oct. 2023. Disponible en <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fpls.2019.00945>.
- Goldbach, R; Peters, D. 1994. Possible causes of the emergence of tospovirus diseases. *In* *Seminars in virology*. s.l., Elsevier. p. 113-120.
- González, A; Pérez, D de J; Sahagún, J; Franco, O; Morales, EJ; Rubí, M; Gutiérrez, F; Balbuena, A. 2010. Aplicación y comparación de métodos univariados para evaluar la estabilidad en maíces del Valle Toluca-Atlacomulco, México. *Agronomía Costarricense* 34(2):129-143.
- Hadisoeganda, W; WW, H; JN, S. 1982. Resistance of tomato, bean, southern pea, and garden pea cultivars to root-knot nematodes based on host suitability.
- Hak, H; Spiegelman, Z. 2021. The Tomato Brown Rugose Fruit Virus Movement Protein Overcomes *Tm-2²* Resistance in Tomato While Attenuating Viral Transport. *Molecular Plant-Microbe Interactions*® 34(9):1024-1032. DOI: <https://doi.org/10.1094/MPMI-01-21-0023-R>.
- Hall, TJ. 1980. Resistance at the *Tm-2* locus in the tomato to tomato mosaic virus. *Euphytica* 29:189-197.

- Hamada, H; Petrino, MG; Kakunaga, T. 1982. A novel repeated element with Z-DNA-forming potential is widely found in evolutionarily diverse eukaryotic genomes. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 79(21):6465-6469.
- Hamdane, Y; Abrougui, K; Sorribas, FJ; Araus, JL; Kefauver, SC. 2022. Artificial intelligence applications in precision agriculture to predict the effect of Root-Knot nematodes and grafting on vegetable crop health from proximal remote sensing machines. *Journal of oasis agriculture and sustainable development* 4(4):1-10. DOI: <https://doi.org/10.56027/JOASD.192022>.
- Hanson, P; Lu, S-F; Wang, J-F; Chen, W; Kenyon, L; Tan, C-W; Tee, KL; Wang, Y-Y; Hsu, Y-C; Schafleitner, R; Ledesma, D; Yang, R-Y. 2016. Conventional and molecular marker-assisted selection and pyramiding of genes for multiple disease resistance in tomato. *Scientia Horticulturae* 201:346-354. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2016.02.020>.
- Hanssen, IM; Lapidot, M; Thomma, BPHJ. 2010. Emerging Viral Diseases of Tomato Crops. *Molecular Plant-Microbe Interactions®* 23(5):539-548. DOI: <https://doi.org/10.1094/MPMI-23-5-0539>.
- Hassan, MI; Mahmoud, AF. 2021. Evaluation of some Tomato Genotypes for Nematode Resistance and Detection of the *Mi-1.2* Resistance Gene. *Journal of Agricultural Chemistry and Biotechnology* 12(1):5-10. DOI: <https://doi.org/10.21608/jacb.2021.54585.1008>.
- Hayward, A. 1991. Biology and epidemiology of bacterial wilt caused by *Pseudomonas solanacearum*. *Annual review of phytopathology* 29(1):65-87.
- Heffner, EL; Lorenz, AJ; Jannink, J-L; Sorrells, ME. 2010. Plant breeding with genomic selection: gain per unit time and cost. *Crop science* 50(5):1681-1690.
- Ho, J-Y; Weide, R; Ma, HM; van Wordragen, MF; Lambert, KN; Koornneef, M; Zabel, P; Williamson, VM. 1992. The root-knot nematode resistance gene (*Mi*) in tomato: construction of a molecular linkage map and identification of dominant cDNA markers in resistant genotypes. *The Plant Journal* 2(6):971-982.
- Holton, TA. 2001. Plant Genotyping by Analysis of. *Plant genotyping: the DNA fingerprinting of plants* :15.
- Hussain, Z; Lata, S; Mangal, M; Tomar, BS; Yadav, RK; Gosavi, G; Kumar, A; Yadav, P; Monika; Yadav, SK. 2019. Validation of molecular markers for multiple disease resistance in tomato (*Solanum lycopersicum*). *Indian Journal of Agricultural Sciences* 89(6):964-968.
- Inés Vásquez, S. 2021. Alternativas bioecológicas para el control de nemátodos fitopatógenos en tomate rojo (*Solanum lycopersicum* L.) cultivado en invernadero.
- Ishibashi, K; Masuda, K; Naito, S; Meshi, T; Ishikawa, M. 2007. An inhibitor of viral RNA replication is encoded by a plant resistance gene. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104(34):13833-13838.
- Jamiołkowska, A. 2020. Natural compounds as elicitors of plant resistance against diseases and new biocontrol strategies. *Agronomy* 10(2):173.

- Jarne, P; Lagoda, PJ. 1996. Microsatellites, from molecules to populations and back. *Trends in ecology & evolution* 11(10):424-429.
- Jiang, G; Yang, R. 2003. Transgenic Tobacco Plants Expressing Tomato *Tm-2²* Display Resistance Specificity to Tobamoviruses. *Chinese journal of virology* 19(4):365-370.
- Jin, F-M; Jun, X; Jian, S; Liu, Z-Q; Lin, X. 2014. Development of Allele-specific PCR Markers for *Tm2²* Gene In Tomato. *Asian Journal of Plant Sciences* 13(1):34-39. DOI: <https://doi.org/10.3923/ajps.2014.34.39>.
- Jones, JD; Dangl, JL. 2006. The plant immune system. *nature* 444(7117):323-329.
- Jones, JT; Haegeman, A; Danchin, EG; Gaur, HS; Helder, J; Jones, MG; Kikuchi, T; Manzanilla-López, R; Palomares-Rius, JE; Wesemael, WM. 2013. Top 10 plant-parasitic nematodes in molecular plant pathology. *Molecular plant pathology* 14(9):946-961.
- Kadirvel, P; Senthilvel, S; Geethanjali, S; Sujatha, M; Varaprasad, KS. 2015. Genetic Markers, Trait Mapping and Marker-Assisted Selection in Plant Breeding (en línea). In *Bahadur, B; Venkat Rajam, M; Sahijram, L; Krishnamurthy, KV (eds.)*. New Delhi, Springer India. p. 65-88 DOI: https://doi.org/10.1007/978-81-322-2283-5_4.
- Karavina, C; Gubba, A. 2017. Detection and characterization of Tomato spotted wilt virus infecting field and greenhouse-grown crops in Zimbabwe. *European Journal of Plant Pathology* 149(4):933-944. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10658-017-1243-4>.
- Kaur, S; Dhaliwal, MS; Cheema, DS; Jindal, SK; Gaikwad, AK. 2014. Screening of tomato (*Solanum lycopersicum* L.) germplasm for root-knot nematode resistance using conventional and molecular marker techniques. *Indian Journal of Nematology* 44(1):56-61.
- Kaushal, A; Sadashiva, AT; Ravishankar, KV; Singh, TH; Prasanna, HC; Rai, AK; Jatav, VK. 2020. A Rapid Disease Resistance Breeding in Tomato (*Solanum lycopersicum* L.) (en línea). In *Gosal, SS; Wani, SH (eds.)*. Cham, Springer International Publishing. p. 17-55 DOI: https://doi.org/10.1007/978-3-030-47298-6_2.
- Krishnappa, G; Savadi, S; Tyagi, BS; Singh, SK; Mamrutha, HM; Kumar, S; Mishra, CN; Khan, H; Gangadhara, K; Uday, G; Singh, G; Singh, GP. 2021. Integrated genomic selection for rapid improvement of crops. *Genomics* 113(3):1070-1086. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ygeno.2021.02.007>.
- Kumar, A; Jindal, SK; Dhaliwal, MS; Sharma, A; Kaur, S; Jain, S. 2019. Gene pyramiding for elite tomato genotypes against ToLCV (*Begomovirus* spp.), late blight (*Phytophthora infestans*) and RKN (*Meloidogyne* spp.) for northern India farmers. *Physiology and Molecular Biology of Plants* 25(5):1197-1209. DOI: <https://doi.org/10.1007/s12298-019-00700-5>.
- Kumbar, B; Mahmood, R; Nagesha, SN; Nagaraja, MS; Prashant, DG; Kerima, OZ; Karosiya, A; Chavan, M. 2019. Field application of *Bacillus subtilis* isolates for controlling late blight disease of potato caused by *Phytophthora infestans*. *Biocatalysis and Agricultural Biotechnology* 22:101366. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.bcab.2019.101366>.

- Lanfermeijer, FC; Dijkhuis, J; Sturre, MJ; de Haan, P; Hille, J. 2003. Cloning and characterization of the durable tomato mosaic virus resistance gene *Tm-2²* from *Lycopersicon esculentum*. *Plant molecular biology* 52:1039-1051.
- Lax, P; Rondan Dueñas, JC; Coronel, NB; Gardenal, CN; Bima, P; Doucet, ME. 2011. Host range study of Argentine *Nacobbus aberrans* sensu Sher populations and comments on the differential host test. *Crop Protection* 30(11):1414-1420. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2011.06.001>.
- Lee, JM; Oh, C-S; Yeam, I. 2015. Molecular Markers for Selecting Diverse Disease Resistances in Tomato Breeding Programs. 3(4):308-322. DOI: <https://doi.org/10.9787/PBB.2015.3.4.308>.
- Lester, RN; Hasan, SMZ. 1991. Origin and domestication of the brinjal egg-plant, *Solanum melongena*, from *S. incanum*, in Africa and Asia. *Solanaceae III: taxonomy, chemistry, evolution*.
- Li, T; Yang, X; Yu, Y; Si, X; Zhai, X; Zhang, H; Dong, W; Gao, C; Xu, C. 2018. Domestication of wild tomato is accelerated by genome editing. *Nature Biotechnology* 36(12):1160-1163. DOI: <https://doi.org/10.1038/nbt.4273>.
- Lin, T; Zhu, G; Zhang, J; Xu, X; Yu, Q; Zheng, Z; Zhang, Z; Lun, Y; Li, S; Wang, X; Huang, Z; Li, J; Zhang, C; Wang, T; Zhang, Y; Wang, A; Zhang, Y; Lin, K; Li, C; Xiong, G; Xue, Y; Mazzucato, A; Causse, M; Fei, Z; Giovannoni, JJ; Chetelat, RT; Zamir, D; Städler, T; Li, J; Ye, Z; Du, Y; Huang, S. 2014. Genomic analyses provide insights into the history of tomato breeding. *Nature Genetics* 46(11):1220-1226. DOI: <https://doi.org/10.1038/ng.3117>.
- Lin, X; Fang, C; Liu, B; Kong, F. 2021. Natural variation and artificial selection of photoperiodic flowering genes and their applications in crop adaptation. *aBIOTECH* 2(2):156-169. DOI: <https://doi.org/10.1007/s42994-021-00039-0>.
- Linnaeus, C. 1753. *Species Plantarum*, 1st ed. Stockholm: L. Salvius.
- Lizardo, RCM; Pinili, MS; Diaz, MGQ; Cumagun, CJR. 2022. Screening for Resistance in Selected Tomato Varieties against the Root-Knot Nematode *Meloidogyne incognita* in the Philippines Using a Molecular Marker and Biochemical Analysis. *Plants* 11(10):1354. DOI: <https://doi.org/10.3390/plants11101354>.
- Lopez-Nicora, H; Soilan, L; Caballero Mairesse, G; Grabowski, C; Enciso-Maldonado, G. 2021. *Manual de Nematología Agrícola. Bases y Procedimientos*. s.l., s.e. DOI: <https://doi.org/10.53997/DFXA5914>.
- Lovdal, T; Olsen, KM; Slimestad, R; Verheul, M; Lillo, C. 2010. Synergetic effects of nitrogen depletion, temperature, and light on the content of phenolic compounds and gene expression in leaves of tomato. *Phytochemistry* 71(5):605-613. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2009.12.014>.
- Luckwill, LC. 1943. The genus *Lycopersicon*: An historical, biological, and taxonomical survey of the wild and cultivated tomatoes. :120: 1-44.
- Luria, N; Smith, E; Reingold, V; Bekelman, I; Lapidot, M; Levin, I; Elad, N; Tam, Y; Sela, N; Abu-Ras, A; Ezra, N; Haberman, A; Yitzhak, L; Lachman, O; Dombrovsky, A. 2017. A New Israeli

Tobamovirus Isolate Infects Tomato Plants Harboring *Tm-2²* Resistance Genes. PLOS ONE 12(1): e0170429. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0170429>.

- Mangat, PK; Shim, J; Gannaban, RB; Singleton, JJ; Angeles-Shim, RB. 2021. Alien introgression and morpho-agronomic characterization of diploid progenies of *Solanum lycopersicoides* monosomic alien addition lines (MAALs) toward pre-breeding applications in tomato (*S. lycopersicum*). Theoretical and Applied Genetics 134(4):1133-1146. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00122-020-03758-y>.
- Manzanilla-López, RH; Costilla, MA; Doucet, M; Franco, JM; Inserra, RNM; Lehman, PS; Cid del Prado-Vera, I; Souza, RM; Evans, K. 2002. The genus *Nacobbus* Thorne & Allen, 1944 (Nematoda: Pratylenchidae): Systematics, distribution, biology and management. :149-227 P.
- Marro, N; Caccia, M; Doucet, ME; Cabello, M; Becerra, A; Lax, P. 2018. Mycorrhizas reduce tomato root penetration by false root-knot nematode *Nacobbus aberrans*. Applied Soil Ecology 124:262-265. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2017.11.011>.
- Martínez, SB. 2021. Estudio del efecto de hormonas vegetales en la Inducción de la Resistencia (RI) a *Nacobbus aberrans* en cultivo de tomate (en línea). Tesis. s.l., Universidad Nacional de La Plata. DOI: <https://doi.org/10.35537/10915/120335>.
- Martínez, SB; Garbi, M; Puig, L; Cap, GB; Gimenez, DO; Martínez, SB; Garbi, M; Puig, L; Cap, GB; Gimenez, DO. 2021. Fitohormonas reducen daños por *Nacobbus aberrans* en tomate (*Solanum lycopersicum* L.). Chilean journal of agricultural & animal sciences 37(1):43-53. DOI: <https://doi.org/10.29393/chjaas37-5frsm50005>.
- Martinez, SM. 2016. Comporamiento de Variables Agronomicas en Tomate Cherry en Funcion de Diferentes Fuentes y Dosis de potasio (en línea). s.l., Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro. 58 p. Disponible en chrome-extension://efaidnbmnnnibpcajpcgiclfindmkaj/http://repositorio.uaaan.mx:8080/xmlui/bitstream/handle/123456789/7958/63934.
- Mata, E. 2021. Utilización de una colección de germoplasma de tomate para la identificación de genes de interés. s.l., Universidad Politécnica de Valencia. 101 p.
- Mendoza, M de las NR; González, GA; Santelises, AA; Barra, JDE; Rincón, JAS. 1998. Estimación de la concentración de nitrógeno y clorofila en tomate mediante un medidor portátil de clorofila. Terra Latinoamericana 16(2):135-141.
- Merk, HL; Ashrafi, H; Foolad, MR. 2012. Selective genotyping to identify late blight resistance genes in an accession of the tomato wild species *Solanum pimpinellifolium*. Euphytica 187(1):63-75.
- Meshi, T; Motoyoshi, F; Maeda, T; Yoshiwoka, S; Watanabe, H; Okada, Y. 1989. Mutations in the tobacco mosaic virus 30-kD protein gene overcome *Tm-2* resistance in tomato. The Plant Cell 1(5):515-522.
- Meuwissen, TH; Hayes, BJ; Goddard, M. 2001. Prediction of total genetic value using genome-wide dense marker maps. genetics 157(4):1819-1829.

- Meyer, RS; Purugganan, MD. 2013. Evolution of crop species: genetics of domestication and diversification. *Nature Reviews Genetics* 14(12):840-852. DOI: <https://doi.org/10.1038/nrg3605>.
- Meza, SAZ; García, LB; Maldonado, IEM; Delgado, RJM. 2024. Detección temprana de la infección por el falso nematodo agallador (*Nacobbus aberrans*) en tomates cultivados en invernadero mediante espectroscopía infrarroja. *Journal of Agriculture and Food Research* 16:101115. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jafr.2024.101115>.
- Miller, JC; Tanksley, SD. 1990. RFLP analysis of phylogenetic relationships and genetic variation in the genus *Lycopersicon*. *Theoretical and Applied Genetics* 80(4):437-448. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00226743>.
- Miller, P. 1754. The Gardeners Dictionary: Containing the Methods of Cultivating and Improving All Sorts of Trees, Plants, and Flowers, for the Kitchen, Fruit, and Pleasure Gardens; as Also Those which are Used in Medicine. With Directions for the Culture of Vineyards, and Making of Wine in England. In which Likewise are Included the Practical Parts of Husbandry. s.l., author. 602 p.
- Mohan, A; Kulwal, P; Singh, R; Kumar, V; Mir, RR; Kumar, J; Prasad, M; Balyan, HS; Gupta, PK. 2009. Genome-wide QTL analysis for pre-harvest sprouting tolerance in bread wheat. *Euphytica* 168(3):319-329. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10681-009-9935-2>.
- Morales, V. 2011. Correlación y regresión, simple y múltiple. (en línea, sitio web). Consultado 29 may 2022. Disponible en <https://www.google.com/search?q=Morales>.
- Moreau, P; Thoquet, P; Olivier, J; Laterrot, H; Grimsley, N. 1998. Genetic Mapping of Ph-2, a Single Locus Controlling Partial Resistance to *Phytophthora infestans* in Tomato. *Molecular Plant-Microbe Interactions*® 11(4):259-269. DOI: <https://doi.org/10.1094/MPMI.1998.11.4.259>.
- Motoyoshi, F; Ohmori, T; Murata, M. 1996. Molecular characterization of heterochromatic regions around the *Tm-2* locus in chromosome 9 of tomato. *Symposia of the Society for Experimental Biology* 50:65-70.
- Mrkvová, M; Hančinský, R; Grešíková, S; Kaňuková, Š; Barilla, J; Glasa, M; Hauptvogel, P; Kraic, J; Mihálik, D. 2022. Evaluation of New Polyclonal Antibody Developed for Serological Diagnostics of Tomato Mosaic Virus. *Viruses* 14(6):1331. DOI: <https://doi.org/10.3390/v14061331>.
- Nagai, A; Duarte, LML; Chaves, ALR; Peres, LEP; dos Santos, DYAC. 2019. Tomato mottle mosaic virus in Brazil and its relationship with *Tm-2²* gene. *European Journal of Plant Pathology* 155(1):353-359. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10658-019-01762-7>.
- Ngou, BPM; Ding, P; Jones, JD. 2022. Thirty years of resistance: Zig-zag through the plant immune system. *The Plant Cell* 34(5):1447-1478.
- Nowicki, M; Foolad, MR; Nowakowska, M; Kozik, EU. 2012. Potato and Tomato Late Blight Caused by *Phytophthora infestans*: An Overview of Pathology and Resistance Breeding. *Plant Disease* 96(1):4-17. DOI: <https://doi.org/10.1094/PDIS-05-11-0458>.
- Nuez, F; Pérez de la Vega, M; Carrillo, JM. 2004. Resistencia genética a patógenos vegetales. s.l., Sociedad Española de Ciencias Hortícolas, Madrid (España) Sociedad Española.

- OAP. 2019. Observatorio Agroambiental y Productivo – OAP – El Observatorio Agroambiental y Productivo es la instancia técnica del Ministerio de Desarrollo Rural y Tierras, con la tarea de monitorear y gestionar la información agropecuaria para garantizar la soberanía alimentaria. (en línea, sitio web). Consultado 15 jul. 2024. Disponible en <https://observatorioagro.gob.bo/>.
- O'Brien, PA. 2017. Biological control of plant diseases (En company: springerdistributor: springerinstitution: springerlabel: springernumber: 4publisher: springer netherlands). *Australasian Plant Pathology* 46(4):293-304. DOI: <https://doi.org/10.1007/s13313-017-0481-4>.
- Ohmori, T; Murata, M; Motoyoshi, F. 1996. Molecular characterization of RAPD and SCAR markers linked to the Tm-1 locus in tomato. *Theoretical and Applied Genetics* 92(2):151-156. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00223369>.
- Oladosu, Y; Rafii, MY; Abdullah, N; Hussin, G; Ramli, A; Rahim, HA; Miah, G; Usman, M. 2016. Principle and application of plant mutagenesis in crop improvement: a review. *Biotechnology & Biotechnological Equipment* 30(1):1-16. DOI: <https://doi.org/10.1080/13102818.2015.1087333>.
- Ongena, M; Jacques, P. 2008. *Bacillus* lipopeptides: versatile weapons for plant disease biocontrol. *Trends in microbiology* 16(3):115-125.
- Ortiz, DSD; Ramírez, AMS. 2019. Estandarización de un método rápido de detección del virus del mosaico del tomate (ToMV) mediante reacción en cadena de la polimerasa con transcripción inversa (RT-PCR) (en línea). Tesis. s.l., Quito: Universidad de las Américas, 2019. Consultado 3 jul. 2024. Disponible en <http://dspace.udla.edu.ec/handle/33000/10824>.
- Ortuño, N; Franco, J; Ramos, J; Oros, R; Main, G; Montecinos, R. 2005. Desarrollo del manejo integrado del nematodo rosario de la papa *Nacobbus aberrans* en Bolivia. Documento de trabajo (26).
- Osuna-Cruz, CM; Paytuvi-Gallart, A; Di Donato, A; Sundesha, V; Andolfo, G; Aiese Cigliano, R; Sanseverino, W; Ercolano, MR. 2018. PRGdb 3.0: a comprehensive platform for prediction and analysis of plant disease resistance genes. *Nucleic Acids Research* 46(D1): D1197-D1201. DOI: <https://doi.org/10.1093/nar/gkx1119>.
- Padmanabhan, C; Ma, Q; Shekasteband, R; Stewart, KS; Hutton, SF; Scott, JW; Fei, Z; Ling, K-S. 2019. Comprehensive transcriptome analysis and functional characterization of PR-5 for its involvement in tomato Sw-7 resistance to tomato spotted wilt tospovirus. *Scientific Reports* 9(1):7673. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41598-019-44100-x>.
- Palacios, MA; Marban, NM; Carrillo, CL; Acuña, JA; Cabrerualgo, A de J; Palacios-Alcántara, M; Marban-Mendoza, N; Carrillo-Fonseca, CL; Acuña-Soto, JA; Cabrera-Hidalgo, A de J. 2022. Parasitic behavior of *Nacobbus aberrans* populations from different geographical origin in tomato plants. *Revista mexicana de fitopatología* 40(2):284-297. DOI: <https://doi.org/10.18781/r.mex.fit.2203-2>.
- Pallo, KVV. 2022. Evaluación de dos bioestimulantes en el desarrollo vegetativo de tomate riñón (*Lycopersicon esculentum*) en la parroquia Eloy Alfaro, cantón Latacunga (en línea). Tesis. s.l., Universidad Técnica de Ambato Ciencias Agropecuarias Tesis Ingeniería Agronómica.

63 p. Consultado 25 feb. 2024. Disponible en <https://repositorio.uta.edu.ec:8443/jspui/handle/123456789/37027>.

- Pandit, MA; Kumar, J; Gulati, S; Bhandari, N; Mehta, P; Katyal, R; Rawat, CD; Mishra, V; Kaur, J. 2022. Major Biological Control Strategies for Plant Pathogens. *Pathogens* 11(2):273. DOI: <https://doi.org/10.3390/pathogens11020273>.
- Panthee, DR; Brown, AF; Yousef, GG; Ibrahim, R; Anderson, C. 2013. Novel molecular marker associated with *Tm2a* gene conferring resistance to tomato mosaic virus in tomato. *Plant Breeding* 132(4):413-416. DOI: <https://doi.org/10.1111/pbr.12076>.
- Pappu, HR; Jones, RAC; Jain, RK. 2009. Global status of tospovirus epidemics in diverse cropping systems: successes achieved and challenges ahead. *Virus research* 141(2):219-236.
- Paran, I; van der Knaap, E. 2007. Genetic and molecular regulation of fruit and plant domestication traits in tomato and pepper. *Journal of Experimental Botany* 58(14):3841-3852. DOI: <https://doi.org/10.1093/jxb/erm257>.
- Parlevliet, JE; Zadoks, JC. 1977. The integrated concept of disease resistance: A new view including horizontal and vertical resistance in plants. *Euphytica* 26(1):5-21. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00032062>.
- Parrella, G; Gognalons, P; Gebre-Selassie, K; Vovlas, C; Marchoux, G. 2003. An update of the host range of Tomato spotted wilt virus. *Journal of Plant Pathology* :227-264.
- Peralta, IE; Spooner, DM. 2007. Historia, Origen y Cultivo Temprano del Tomate (Solanaceae) (en línea). s.l., s.e. Disponible en <https://www.taylorfrancis.com/chapters/edit/10.1201/b10744-1/history-origin-early-cultivation-tomato-solanaceae-iris-peralta-david-spooner>.
- Peralta, IE; Spooner, DM; Knapp, S. 2008. Taxonomy of wild tomatoes and their relatives (*Solanum* sect. *Lycopersicoides*, sect. *Juglandifolia*, sect. *Lycopersicon*; Solanaceae). *Systematic botany monographs* 84.
- Pérez de Castro, AM; Vilanova, S; Cañizares, J; Pascual, L; M Blanca, J; J Diez, M; Prohens, J; Picó, B. 2012. Application of genomic tools in plant breeding. *Current genomics* 13(3):179-195.
- Pérez, I; Morales, R; Medina, R; Salcedo-Rosales, G; Dascon, AF; Solano-Castillo, T. 2016. Evaluación molecular de genotipos de tomate por su resistencia a *Meloidogyne incognita*, *Fusarium oxysporum* y *Ralstonia solanacearum* con fines de mejoramiento. *Bioagro* 28(2):107-116.
- Plata, G. 2012. Caracterización de enfermedades virales en el cultivo de tomate (*Solanum lycopersicum*) bajo condiciones de invernadero (en línea). Thesis. s.l., s.e. Consultado 1 sep. 2022. Disponible en <http://ddigital.umss.edu.bo:8080/jspui/handle/123456789/12203>.
- Pocurull, M; Fullana, AM; Ferro, M; Valero, P; Escudero, N; Saus, E; Gabaldón, T; Sorribas, FJ. 2020. Commercial Formulates of Trichoderma Induce Systemic Plant Resistance to *Meloidogyne incognita* in Tomato and the Effect Is Additive to That of the *Mi-1.2* Resistance Gene (en línea). *Frontiers in Microbiology* 10. Consultado 15 may 2023. Disponible en <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fmicb.2019.03042>.

- Poland, J; Rutkoski, J. 2016. Advances and Challenges in Genomic Selection for Disease Resistance. Annual Review of Phytopathology 54(1):79-98. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev-phyto-080615-100056>.
- Price, DL; Memmott, FD; Scott, JW; Olson, SM; Stevens, MR. 2007. Identification of molecular markers linked to a new Tomato spotted wilt virus resistance source in tomato. Tomato Genet. Coop 57:35-36.
- Prihatna, C. 2009. The Planteae Pathogen Interactions. Microbiology Indonesia 3(3):1-1. DOI: <https://doi.org/10.5454/mi.3.3.1>.
- Prócel, A; Maribel, J. 2016. Evaluación del comportamiento agronómico de nuevos híbridos de tomate hortícola ("*Lycopersicum esculentum*"), bajo cubierta plástica (en línea). Tesis. s.l., s.e. Consultado 25 feb. 2024. Disponible en <https://repositorio.uta.edu.ec:8443/jspui/handle/123456789/19038>.
- Qi, S; Zhang, S; Islam, MM; El-Sappah, AH; Zhang, F; Liang, Y. 2021. Natural Resources Resistance to Tomato Spotted Wilt Virus (TSWV) in Tomato (*Solanum lycopersicum*). International Journal of Molecular Sciences 22(20):10978. DOI: <https://doi.org/10.3390/ijms222010978>.
- Ramakrishnan, AP; Ritland, CE; Blas Sevillano, RH; Riseman, A. 2015. Review of Potato Molecular Markers to Enhance Trait Selection. American Journal of Potato Research 92(4):455-472. DOI: <https://doi.org/10.1007/s12230-015-9455-7>.
- Razifard, H; Ramos, A; Della Valle, AL; Bodary, C; Goetz, E; Manser, EJ; Li, X; Zhang, L; Visa, S; Tieman, D. 2020. Genomic evidence for complex domestication history of the cultivated tomato in Latin America. Molecular biology and evolution 37(4):1118-1132.
- Rick, CM. 1960. Hybridization between *Lycopersicon esculentum* and *Solanum pennellii*: phylogenetic AND cytogenetic significance. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 46(1):78-82.
- Riley, DG; Joseph, SV; Srinivasan, R; Diffie, S. 2011. Thrips vectors of tospoviruses. Journal of Integrated Pest Management 2(1): 11-110.
- Robbins, MD; Masud, MA; Panthee, DR; Gardner, RG; Francis, DM; Stevens, MR. 2010. Marker-assisted selection for coupling phase resistance to tomato spotted wilt virus and *Phytophthora infestans* (late blight) in tomato. HortScience 45(10):1424-1428.
- Rodríguez, A. 2020. Cuál es la temperatura ideal según las plantas (en línea, sitio web). Consultado 26 feb. 2024. Disponible en <https://be.green/es/blog/cual-es-la-temperatura-ideal-segun-las-plantas>.
- Rodríguez, DG; Vargas, JR; Rodríguez, DG; Vargas, JR. 2022. Efecto de la inoculación con *Trichoderma* sobre el crecimiento vegetativo del tomate (*Solanum lycopersicum*). Agronomía Costarricense 46(2):47-60. DOI: <https://doi.org/10.15517/rac.v46i2.52045>.
- Rodríguez, GR; Kim, HJ; van der Knaap, E. 2013. Mapping of two suppressors of OVATE (sov) loci in tomato. Heredity 111(3):256-264. DOI: <https://doi.org/10.1038/hdy.2013.45>.

- Roselló, S; Díez, MJ; Nuez, F. 1998. Genetics of tomato spotted wilt virus resistance coming from *Lycopersicon peruvianum*. European Journal of Plant Pathology 104:499-509.
- Rotenberg, D; Jacobson, AL; Schneewis, DJ; Whitfield, AE. 2015. Thrips transmission of tospoviruses. Current Opinion in Virology 15:80-89.
- Sacco, A; Ruggieri, V; Parisi, M; Festa, G; Rigano, MM; Picarella, ME; Mazzucato, A; Barone, A. 2015. Exploring a Tomato Landraces Collection for Fruit-Related Traits by the Aid of a High-Throughput Genomic Platform. PLOS ONE 10(9): e0137139. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0137139>.
- Saidi, M; Warade, SD. 2008. Tomato breeding for resistance to Tomato spotted wilt virus (TSWV): an overview of conventional and molecular approaches. Czech Journal of Genetics and Plant Breeding 44(3):83-92.
- Salazar, WA; Guzmán, TH. 2013. Efecto de poblaciones de *Meloidogyne* sp. en el desarrollo y rendimiento del tomate. Agronomía Mesoamericana 24(2):419-426.
- Saldaña, CL; Cancan, JD; Salazar, EJ; Chumbimune, SY; Jhoncon, JH; Arbizu, CI; Saldaña, CL; Cancan, JD; Salazar, EJ; Chumbimune, SY; Jhoncon, JH; Arbizu, CI. 2022. Genetic structure and diversity of a peruvian collection of a high-quality wood tree species, ulcumano (*Retrophyllum rospigliosii*, podocarpaceae). Chilean journal of agricultural & animal sciences 38(3):374-389. DOI: <https://doi.org/10.29393/chjaa38-35cebs10035>.
- Sánchez, J, G. 1995. El análisis biplot en clasificación. Revista Fitotecnia Mexicana 18(2):188-188. DOI: <https://doi.org/10.35196/rfm.1995.2.188>.
- Schulthess, AW; Kale, SM; Liu, F; Zhao, Y; Philipp, N; Rembe, M; Jiang, Y; Beukert, U; Serfling, A; Himmelbach, A; Fuchs, J; Oppermann, M; Weise, S; Boeven, PHG; Schacht, J; Longin, CFH; Kollers, S; Pfeiffer, N; Korzun, V; Lange, M; Scholz, U; Stein, N; Mascher, M; Reif, JC. 2022. Genomics-informed prebreeding unlocks the diversity in genebanks for wheat improvement. Nature Genetics 54(10):1544-1552. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41588-022-01189-7>.
- Seinhorst, JW. 1970. Dynamics of Populations of Plant Parasitic Nematodes. Annual Review of Phytopathology 8(1):131-156. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev.py.08.090170.001023>.
- Sequeiros, CAM. 2016. Evaluación del rendimiento de tomate de crecimiento indeterminado (*Lycopersicum sculentum* Mill.) de variedades híbridos utilizando abonos fermentados de gallinaza y cuyaza – Abancay (en línea) (En accepted: 2017-10-04t16:52:41z). Universidad Tecnológica de los Andes. Consultado 25 feb. 2024. Disponible en <https://repositorio.utea.edu.pe/handle/utea/29>.
- Sether, DM; DeAngelis, JD. 1992. Tomato spotted wilt virus host list and bibliography.
- Sevik, MA; Arli-Sokmen, M. 2012. Estimation of the effect of Tomato spotted wilt virus (TSWV) infection on some yield components of tomato. Phytoparasitica 40:87-93.
- Sikandar, A; Wu, F; He, H; Ullah, RMK; Wu, H. 2024. Growth, Physiological, and Biochemical Variations in Tomatoes after Infection with Different Density Levels of *Meloidogyne enterolobii*. Plants 13(2):293. DOI: <https://doi.org/10.3390/plants13020293>.

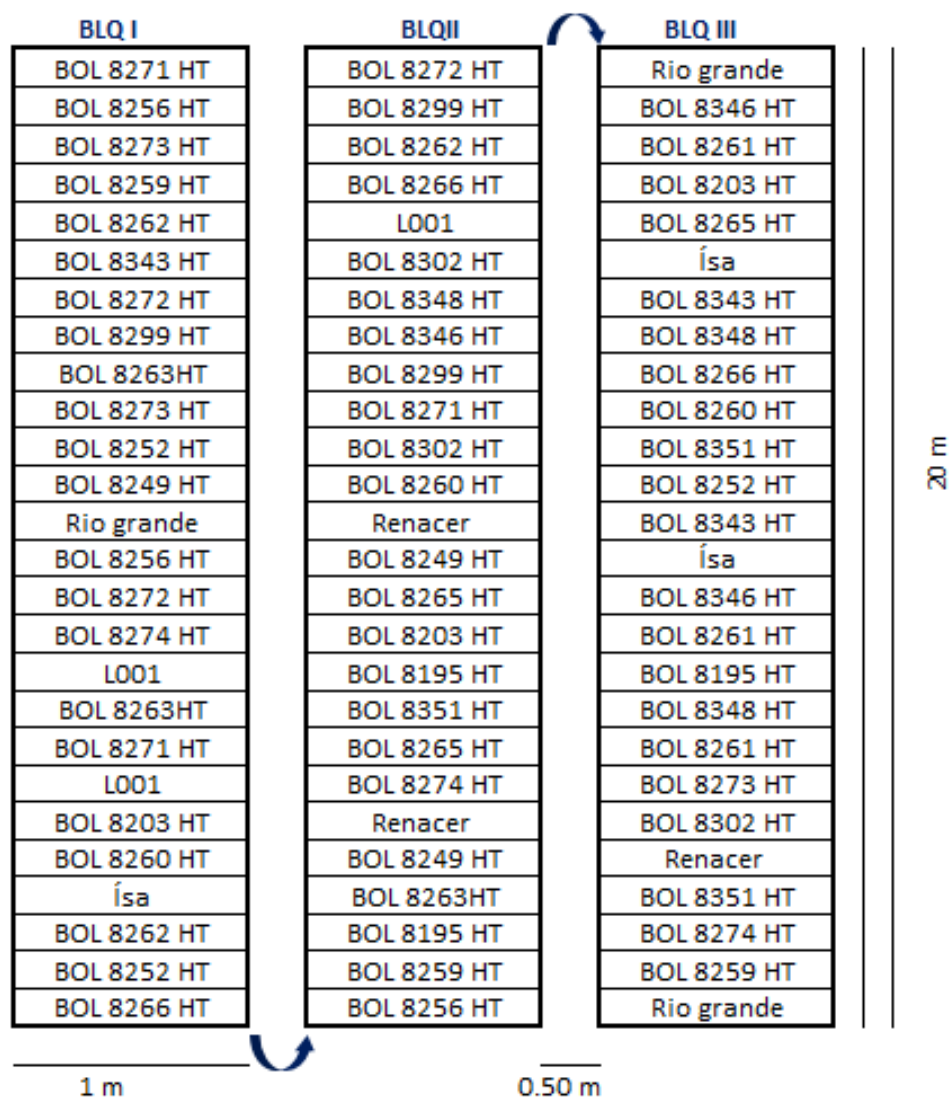
- Silva, AJ da; Oliveira, GH de; Pastoriza, RJ; Maranhão, EH; Pedrosa, EM; Maranhão, SR; Boiteux, LS; Pinheiro, JB; Carvalho, JLS de. 2019. Search for sources of resistance to *Meloidogyne enterolobii* in commercial and wild tomatoes. *Horticultura Brasileira* 37:188-198. DOI: <https://doi.org/10.1590/S0102-053620190209>.
- Singh, K; Kumar, S; Kumar, SR; Singh, M; Gupta, K. 2019. Plant genetic resources management and pre-breeding in genomics era. *Indian journal of genetics and plant breeding* 79(Sup-01):117-130.
- Smith, PG. 1944. Embryo culture of a tomato species hybrid. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* 44:413-416.
- Sofy, AR; Hmed, AA; Abd EL-Aleem, MA; Dawoud, RA; Elshaarawy, RF; Sofy, MR. 2020. Mitigating effects of Bean yellow mosaic virus infection in faba bean using new carboxymethyl chitosan-titanium nanobiocomposites. *International Journal of Biological Macromolecules* 163:1261-1275.
- Sofy, AR; Sofy, MR; Hmed, AA; Dawoud, RA; Alnaggar, AE-AM; Soliman, AM; El-DougDoug, NK. 2021. Ameliorating the Adverse Effects of Tomato mosaic tobamovirus Infecting Tomato Plants in Egypt by Boosting Immunity in Tomato Plants Using Zinc Oxide Nanoparticles. *Molecules* 26(5):1337. DOI: <https://doi.org/10.3390/molecules26051337>.
- Soler, S; Viñals, FN. 2004. Genes de resistencia en cultivos hortícolas. *In Resistencia genética a patógenos vegetales*. s.l., Universidad de León. p. 393-463.
- Spasova, MI; Prins, TW; Folkertsma, RT; Klein-Lankhorst, RM; Hille, J; Goldbach, RW; Prins, M. 2001. The tomato gene Sw5 is a member of the coiled coil, nucleotide binding, leucine-rich repeat class of plant resistance genes and confers resistance to TSWV in tobacco. *Molecular Breeding* 7:151-161.
- Stevens, MR; Lamb, EM; Rhoads, DD. 1995. Mapping the Sw-5 locus for tomato spotted wilt virus resistance in tomatoes using RAPD and RFLP analyses. *Theoretical and Applied Genetics* 90(3):451-456.
- Stevens, MR; Scott, SJ; Gergerich, RC. 1991. Inheritance of a gene for resistance to tomato spotted wilt virus (TSWV) from *Lycopersicon peruvianum* Mill. *Euphytica* 59:9-17.
- Strasser, M; Pfitzner, AJP. 2007. The double-resistance-breaking Tomato mosaic virus strain ToMV1-2 contains two independent single resistance-breaking domains. *Archives of virology* 152(5).
- Sui, X; Zheng, Y; Li, R; Padmanabhan, C; Tian, T; Groth-Helms, D; Keinath, AP; Fei, Z; Wu, Z; Ling, K-S. 2017. Molecular and Biological Characterization of Tomato mottle mosaic virus and Development of RT-PCR Detection. *Plant Disease* 101(5):704-711. DOI: <https://doi.org/10.1094/PDIS-10-16-1504-RE>.
- Tsompana, M; Abad, J; Purugganan, M; Moyer, JW. 2005. The molecular population genetics of the Tomato spotted wilt virus (TSWV) genome. *Molecular Ecology* 14(1):53-66.
- Uçar, C; Şensoy, S. 2022. Validity Control of Markers Used in Molecular Marker Assisted Selection in Tomato. *Yuzuncu Yıl University Journal of Agricultural Sciences* 32(2):300-309. DOI: <https://doi.org/10.29133/yyutbd.1039398>.

- Ullah, N; Akhtar, KP; Saleem, MY; Habib, M. 2019. Characterization of tomato mosaic virus and search for its resistance in *Solanum* species. *European Journal of Plant Pathology* 155(4):1195-1209. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10658-019-01848-2>.
- Van Der Plank, JE. 1966. Horizontal (polygenic) and vertical (oligogenic) resistance against blight. *American Potato Journal* 43(2):43-52. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF02871406>.
- Verdejo-Lucas, S; Blanco, M; Cortada, L; Sorribas, FJ. 2013. Resistance of tomato rootstocks to *Meloidogyne arenaria* and *Meloidogyne javanica* under intermittent elevated soil temperatures above 28 °C. *Crop Protection* 46:57-62. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2012.12.013>.
- Veremis, JC; Cap, GB; Roberts, PA. 2007. A Search for Resistance in *Lycopersicon* spp. to *Nacobbus aberrans*. *Plant Disease* 81(2):217-221. DOI: <https://doi.org/10.1094/PDIS.1997.81.2.217>.
- Volynchikova, E; Kim, KD. 2022. Biological Control of Oomycete Soilborne Diseases Caused by *Phytophthora capsici*, *Phytophthora infestans*, and *Phytophthora nicotianae* in Solanaceous Crops. *Mycobiology* 50(5):269-293. DOI: <https://doi.org/10.1080/12298093.2022.2136333>.
- Wang, L; Xue, Y; Xing, J; Song, K; Lin, J. 2018. Exploring the spatiotemporal organization of membrane proteins in living plant cells. *Annual Review of Plant Biology* 69:525-551.
- Weber, H; Schultze, S; Pfitzner, AJ. 1993. Two amino acid substitutions in the tomato mosaic virus 30-kilodalton movement protein confer the ability to overcome the *Tm-2²* resistance gene in the tomato. *Journal of virology* 67(11):6432-6438.
- Werghi, S; Herrero, FA; Fakhfakh, H; Gorsane, F. 2021. Auxin drives tomato spotted wilt virus (TSWV) resistance through epigenetic regulation of auxin response factor ARF8 expression in tomato. *Gene* 804:145905. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.gene.2021.145905>.
- Williamson, VM; Ho, J-Y; Wu, FF; Miller, N; Kaloshian, I. 1994. A PCR-based marker tightly linked to the nematode resistance gene, *Mi*, in tomato. *Theoretical and Applied Genetics* 87:757-763.
- Williamson, VM; Hussey, RS. 1996. Nematode pathogenesis and resistance in plants. *The Plant Cell* 8(10):1735.
- Wu, W; Shen, H; Yang, W. 2009. Sources for heat-stable resistance to southern root-knot nematode (*Meloidogyne incognita*) in *Solanum lycopersicum*. *Agricultural Sciences in China* 8(6):697-702.
- Wubie, M; Temesgen, Z. 2019. Resistance Mechanisms of Tomato (*Solanum lycopersicum*) to Root-Knot Nematodes (*Meloidogyne* species). *Journal of Plant Breeding and Crop Science* 11(2):33-40. DOI: <https://doi.org/10.5897/JPBCS2018.0780>.
- Yin, K; Qiu, J-L. 2019. Genome editing for plant disease resistance: applications and perspectives. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 374(1767):20180322. DOI: <https://doi.org/10.1098/rstb.2018.0322>.

- Young, ND; Zamir, D; Ganai, MW; Tanksley, SD. 1988. Use of isogenic lines and simultaneous probing to identify DNA markers tightly linked to the *tm-2a* gene in tomato. *Genetics* 120(2):579-585. DOI: <https://doi.org/10.1093/genetics/120.2.579>.
- Younghoon, P; hwang, J; Kim, K; Kang, J; Kim, B; Xu, S; Ahn, YK. 2013. Development of the gene-based SCARs for the *Ph-3* locus, which confers late blight resistance in tomato. *Scientia Horticulturae* 164:9-16. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2013.08.013>.
- Yu, X; Feng, B; He, P; Shan, L. 2017. From chaos to harmony: responses and signaling upon microbial pattern recognition. *Annual review of phytopathology* 55:109-137.
- Zhang, H; Zhao, J; Liu, S; Zhang, D-P; Liu, Y. 2013. *Tm-2²* confers different resistance responses against tobacco mosaic virus dependent on its expression level. *Molecular plant* 6(3):971-974.
- Zuriaga, E; Blanca, J; Nuez, F. 2009. Classification and phylogenetic relationships in *Solanum* section *Lycopersicon* based on AFLP and two nuclear gene sequences. *Genetic Resources and Crop Evolution* 56(5):663-678.

8. ANEXOS

Anexo 1. Croquis del ensayo

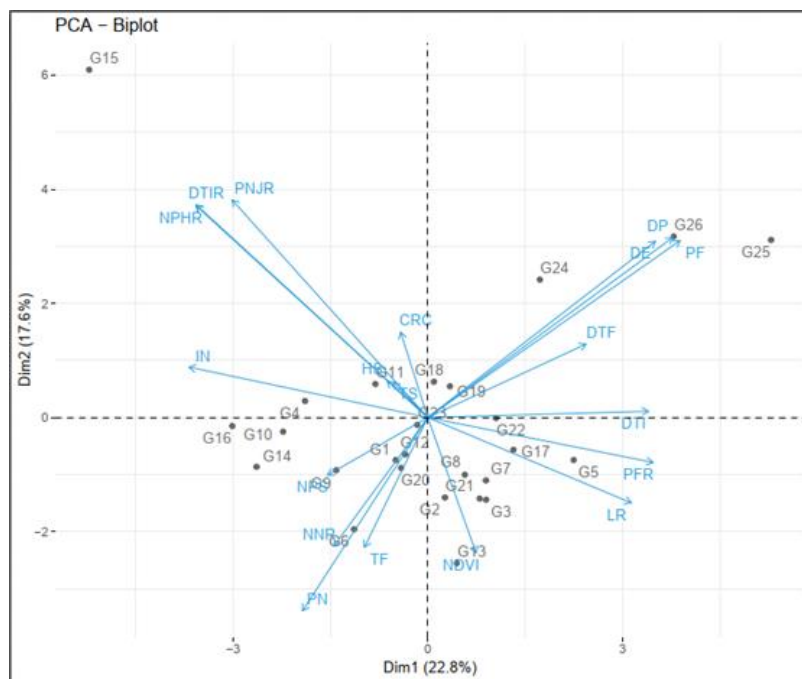


Anexo 2. Correlación

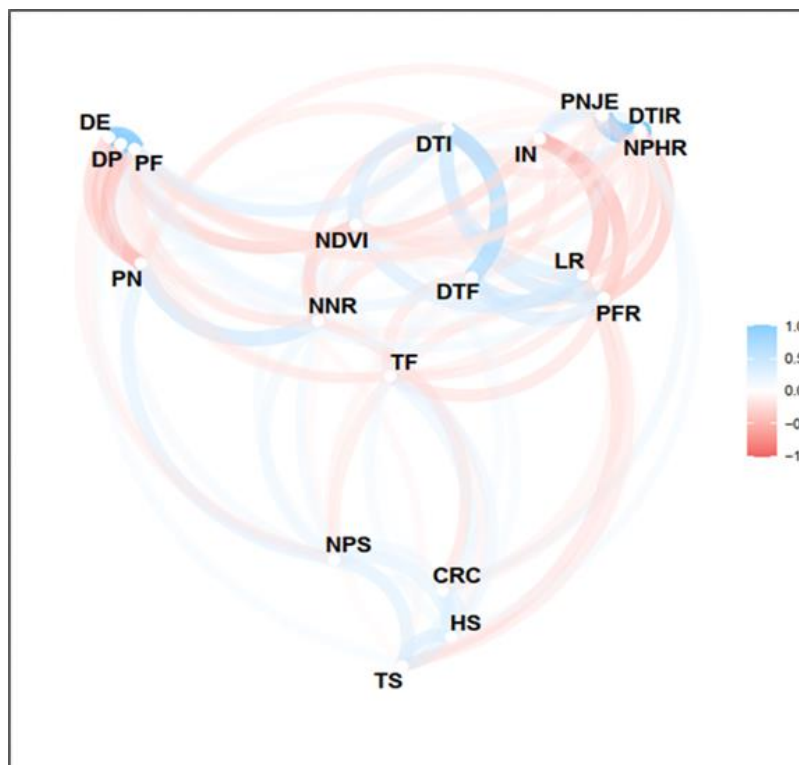
	DTIR	NPS	NNR	IN	PN	NPHR	EJPA	PFR	LR	IVDN	CRC	TF	TS	HS	DTI	DTF	DE	DP	PF
DTIR	1																		
NPS	0.040	1																	
NNR	-0.190	0.263	1																
IN	0.384	0.220	0.203	1															
PN	-0.073	0.368	0.517**	0.151	1														
NPHR	1.000**	0.044	-0.192	0.384	-0.069	1													
EJPA	0.915**	-0.108	-0.130	0.327	-0.223	0.910**	1												
PFR	-0.352	-0.247	-0.029	-0.508**	-0.062	-0.354	-0.238	1											
LR	-0.276	-0.159	-0.236	-0.518**	0.132	-0.276	-0.235	0.370	1										
IVDN	-0.183	0.198	-0.358	-0.205	0.157	-0.180	-0.272	-0.032	0.435*	1									
CRC	0.184	0.247	-0.295	-0.006	0.015	0.188	0.013	-0.190	-0.186	0.159	1								
TF	-0.193	0.052	0.123	0.040	0.202	-0.192	-0.214	-0.313	-0.015	0.198	-0.091	1							
TS	0.015	0.385	-0.012	-0.026	-0.131	0.017	-0.069	-0.252	-0.300	0.017	0.357	0.276	1						
HS	0.129	0.330	-0.183	0.091	0.081	0.130	0.062	-0.121	-0.059	0.168	0.342	0.260	0.397*	1					
DTI	-0.212	0.032	-0.296	-0.236	-0.233	-0.213	-0.162	0.459*	0.438*	0.437*	0.009	-0.134	-0.007	0.039	1				
DTF	0.074	-0.087	-0.150	-0.264	-0.076	0.071	0.201	0.433*	0.475*	0.155	0.107	-0.276	-0.102	0.196	0.696**	1			
DE	-0.156	-0.182	-0.093	-0.165	-0.396*	-0.156	-0.122	0.121	0.048	-0.382	0.019	-0.187	0.039	0.040	0.140	0.150	1		
DP	-0.154	-0.167	-0.189	-0.247	-0.420*	-0.154	-0.134	0.155	0.077	-0.305	0.077	-0.187	0.092	0.015	0.191	0.177	0.977**	1	
PF	-0.152	-0.030	-0.260	-0.254	-0.487*	-0.152	-0.136	0.137	0.129	-0.149	0.187	-0.184	0.158	0.013	0.332	0.239	0.887**	0.935**	1

Determinación del índice de reproducción de nematodos (DTIRN); Población en suelo (PS); Numero de nódulos de una raíz (NNR); Peso de nódulos e una raíz (PNR); Población de Huevos de nematodos en raíz (PHNR); Población de nematodos juveniles en raíz (PNJR); Índice de Nodulación (IN); Longitud de raíz (LR); Peso fresco de la raíz (PFR); Diámetro del tallo inicial y final (DTI y DTF); Temperatura foliar (TF); Temperatura del suelo (TS); Humedad del suelo (HS); Contenido relativo de clorofila (CRC); Índice de vegetación de diferencia normalizada (NDVI).

Anexo 3. Diagrama de Biplot de análisis de componentes principales (ACP)



Anexo 4. Diagrama de red neuronal.



Anexo 5. Fotografías del almacigo, repique y trasplante del material de germoplasma.



Anexo 6. Fotografías de la toma de datos de las variables en estudio.



Anexo 7. Fotografías de manejo agronómico del presente trabajo.



Anexo 8. Fotografías de procesamiento de muestras de raíces de las 26 especies silvestres y variedades comerciales en laboratorio de Fitopatología.



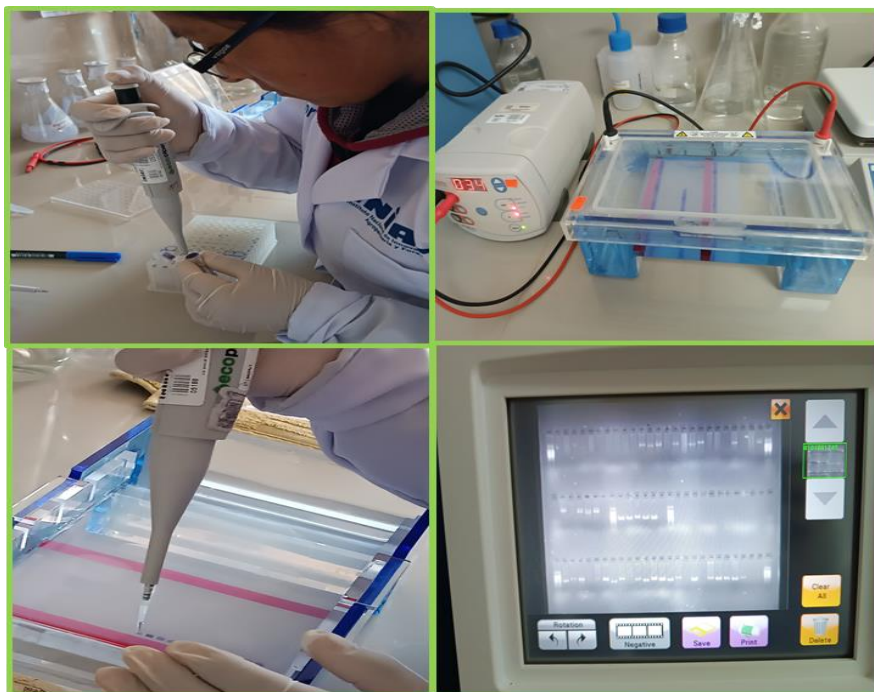
Anexo 9. Fotografías de cuantificación de población de huevos y juveniles en la raíz y suelo en laboratorio de Fitopatología.



Anexo 10. Fotografías de molienda y extracción de ADN en laboratorio de Biología Molecular.



Anexo 11. Fotografías del procedimiento para la cuantificación de ADN en laboratorio de Biología Molecular.

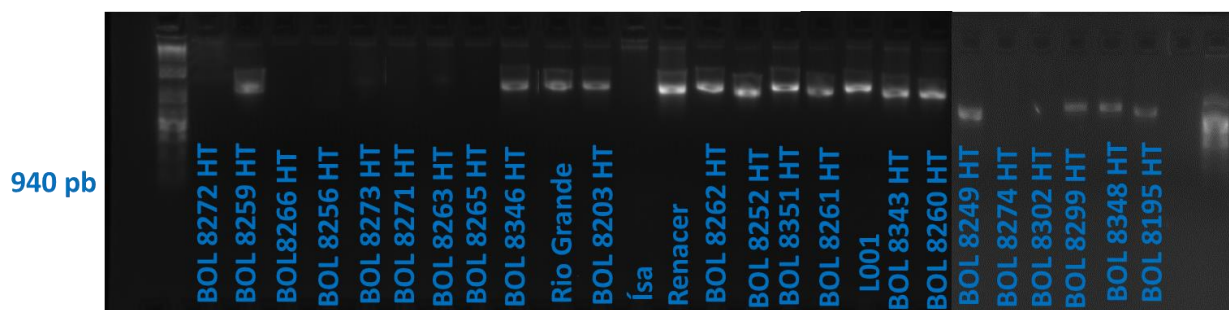


Anexo 12. Fotografías de identificación visual de las bandas se realizó en un gel de agarosa al 1,5% en un transiluminador UV para el gen *Mi*.

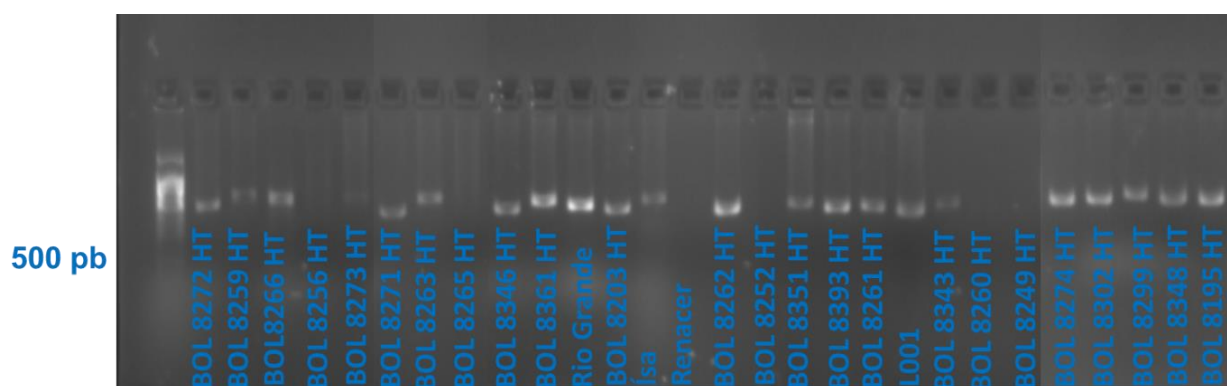
750 pb



Anexo 13. Fotografías de identificación visual de las bandas se realizó en un gel de agarosa al 1,5% en un transiluminador UV para el gen *Sw-5*.



Anexo 14. Fotografías de identificación visual de las bandas se realizó en un gel de agarosa al 1,5% en un transiluminador UV para el gen *Ph-3*.



Anexo 15. Fotografías de identificación visual de las bandas se realizó en un gel de agarosa al 1,5% en un transiluminador UV para el gen *Tm-2²*.

