



**Defensas químicas de plantas contra herbívoros:
estudio comparativo entre la papa cultivada y una
especie silvestre emparentada**

**Tesina de grado
Licenciatura en Bioquímica**

Bach. Álvaro Manuel García Gómez

Tutora: Dra. Paula Altesor

Laboratorio de Ecología Química, Facultad de Química,

Universidad de la República

Diciembre 2019

TABLA DE CONTENIDOS

RESUMEN.....	1
1. INTRODUCCION.....	2
1.1. <i>Domesticación de las plantas y disminución de la capacidad defensiva</i>	3
1.2. <i>Solanáceas y glicoalcaloides</i>	3
1.3. <i>Solanum tuberosum</i>	3
1.4. <i>Solanum commersonii</i>	4
1.5. <i>Herbívoros de S. tuberosum y S. commersonii</i>	4
2. OBJETIVOS.....	5
2.1. <i>Objetivo general</i>	5
2.2. <i>Objetivos específicos</i>	5
3. MATERIALES Y MÉTODOS.....	6
3.1. <i>Obtención y mantenimiento de plantas e insectos</i>	6
3.2. <i>Bioensayos de performance</i>	6
3.3. <i>Bioensayos de preferencia</i>	7
3.4. <i>Extracción de glicoalcaloides y su efecto en la preferencia de alimentación</i>	7
3.5. <i>Análisis estadístico</i>	8
4. RESULTADOS.....	8
4.1. <i>Bioensayos de Performance</i>	8
4.2. <i>Bioensayos de Preferencia</i>	11
4.3. <i>Extracción de glicoalcaloides y su efecto en la preferencia de alimentación</i>	12
5. DISCUSION.....	13
6. CONCLUSIONES.....	15
7. REFERENCIAS.....	16

RESUMEN

Los insectos son la principal plaga de los cultivos y productos almacenados a pesar de las medidas de control. El uso de insecticidas para combatir este tipo de problemas tiene beneficios económicos que no compensan en muchos casos los costos de su uso. Por esto, se hace necesario desarrollar alternativas al manejo de insectos más amigables con el medio ambiente, como potenciar o aprovechar la capacidad propia de las plantas de resistir a la herbivoría. El género *Solanum* se caracteriza por la síntesis de glicoalcaloides como metabolitos secundarios, que brindan a la planta una defensa contra depredadores herbívoros. Dentro de este género se encuentra la especie de papa que se cultiva mundialmente, *Solanum tuberosum* L. (Solanaceae), que en Uruguay coexiste con la papa silvestre *Solanum commersonii* Dunal. Los procesos de domesticación de las especies cultivadas pueden implicar la redirección de energía, que antes estaba destinada a la defensa, hacia el crecimiento o reproducción para aumentar el rendimiento agropecuario, dejándolas más susceptibles al ataque por insectos. En este trabajo se comparó la capacidad de resistir a la herbivoría de la papa cultivada y su pariente silvestre frente a los principales insectos que las atacan. Para ello, se evaluó la preferencia de alimentación y la performance de los áfidos *Myzus persicae* (Sulzer) y *Macrosiphum euphorbiae* (Thomas) (Hemiptera: Aphididae) y la avispa sierra *Tequus schrottkyi* (Konow) (Hymenoptera: Pergidae), frente a las dos especies de papa. También se realizaron ensayos para evaluar el rol de los glicoalcaloides de la papa silvestre en la preferencia de alimentación de los insectos. Los resultados obtenidos mostraron distinta susceptibilidad a la herbivoría según la especie de insecto. La papa cultivada fue más susceptible a *M. persicae* que la papa silvestre, ya que *M. persicae* prefirió alimentarse y su performance fue mejor en la papa cultivada. En cambio, frente a *M. euphorbiae*, ambas *Solanum* mostraron igual susceptibilidad. Por su parte, la papa silvestre fue más susceptible a *T. schrottkyi*, que prefirió alimentarse y se desempeñó mejor en esta especie de papa. Los glicoalcaloides de la papa silvestre explicaron, al menos en parte, los resultados obtenidos para *M. persicae* y *T. schrottkyi*. Esto tiene implicancias prácticas en el mejoramiento genético de la papa cultivada, ya que se podría incorporar la fuente de resistencia de la papa silvestre y de esta forma reducir el ataque de *M. persicae*, que constituye el principal herbívoro plaga por la transmisión de patógenos a la planta. Sin embargo, habría que evaluar si la incorporación de los glicoalcaloides de *S. commersonii* tiene consecuencias negativas para *S. tuberosum* debido a la preferencia de *T. schrottkyi* por estos compuestos.

Palabras claves: *Solanum tuberosum*, *Solanum commersonii*, glicoalcaloides, insectos herbívoros, performance, preferencia de alimentación, áfidos, avispa sierra, insectos generalistas, insectos especialistas.

1. INTRODUCCION

Los insectos son la principal plaga de los cultivos y productos almacenados a pesar de las medidas de control (Schoonhoven et al. 2005). Actualmente, las pérdidas que se registran en la producción son muy grandes, y los costos ecológicos generados por las prácticas de control no son menos significativos. Se estima que en el mundo el 14% de las cosechas se pierden por esta causa, a lo que se deben añadir los perjuicios que los insectos causan en pos-cosecha sobre los productos almacenados y alimentos elaborados (Betancourt & Scatoni 2010).

El uso de insecticidas tiene beneficios económicos que no reflejan los costos de su uso. Entre estos costos encontramos intoxicación humana y de ganado, reducción de especies de animales salvajes, principalmente insectos benéficos como los enemigos naturales de las plagas, e insectos polinizadores (Pimentel 1993). Otro problema radica en la resistencia adquirida por los insectos. Esto sucede cuando individuos predispuestos genéticamente a sobrevivir a un insecticida son seleccionados por la aplicación de dicho químico, generando resistencia en la nueva población. Además, la aplicación de insecticidas puede llevar a la aparición de nuevas plagas que antes no se consideraban importantes, por efecto de la eliminación de sus enemigos naturales y competidores (Gullan & Cranston 2005).

Por esto se hace necesario desarrollar alternativas al manejo de insectos más amigables con el medio ambiente, entre ellas potenciar o aprovechar la capacidad propia de las plantas de resistir a la herbivoría. Las plantas han desarrollado diferentes sistemas de defensa ante el ataque de los insectos, los cuales se pueden agrupar de forma principal en defensas físicas, químicas, espaciales y temporales. Entre las defensas físicas están los tricomas glandulares y no glandulares, capas de ceras sobre la cutícula y dureza de la hoja. Las defensas químicas incluyen los metabolitos secundarios, los cuales se originan a partir de los metabolitos primarios y pueden ser clasificados como alomonas cuando tienen un rol directo en la defensa contra herbívoros (Drijfhout 2010). Los metabolitos secundarios se pueden clasificar por su naturaleza química en alcaloides, terpenoides, esteroides, compuestos fenólicos, entre otros. Las defensas espaciales y temporales hacen referencia a plantas poco aparentes, que tienen alta capacidad de dispersión o germinación y/o crecimiento rápido o impredecible (Schoonhoven et al. 2005).

Por otro lado, los insectos han desarrollado adaptaciones en respuesta a los sistemas de defensa de la planta. Éstas se pueden clasificar como morfológicas, fisiológicas y comportamentales (Schoonhoven et al. 2005). Las adaptaciones morfológicas incluyen, por ejemplo, modificaciones del aparato bucal o el ovipositor para penetrar tejidos endurecidos de las plantas. Las adaptaciones fisiológicas son en respuesta a los metabolitos secundarios e incluyen la impermeabilización de la membrana peritrófica del intestino medio, con lo cual los metabolitos secundarios se excretan tal cual se ingirieron; la detoxificación, en la que participan enzimas digestivas que inactivan dichas sustancias; y la tolerancia, en la que el sitio de acción en la célula donde actúa el metabolito se modifica, por lo que pueden circular en el organismo sin provocar un efecto nocivo. Por su parte, entre las adaptaciones comportamentales se encuentra la detección y alimentación de tejidos con menores niveles de defensas o la eliminación de dichos compuestos, por ejemplo, a través de cortar y drenar los tejidos vasculares en plantas productoras de látex (Schoonhoven et al. 2005).

1.1. Domesticación de las plantas y disminución de la capacidad defensiva

A diferencia de lo que ocurre en las plantas silvestres, las cultivadas sufren procesos de selección artificial dependiendo de las características deseadas. Lo más común es la selección que busca mejorar la producción, en donde se dirige la inversión energética de la planta hacia el aumento de tejidos de crecimiento y/o reproducción, lo que lleva a una disminución de la inversión en defensa. Asimismo, los metabolitos secundarios que le proveen defensas a la planta pueden tener sabor amargo y/o ser tóxicos para el ser humano, por lo que pueden ser seleccionadas para carecer de este rasgo. De esta manera, las plantas cultivadas suelen ser más susceptibles a la herbivoría que sus parientes silvestres (Bautista et al. 2012), lo cual se puede manifestar en una mayor preferencia de alimentación y oviposición, así como en una mejor performance de los insectos en estas plantas.

1.2. Solanáceas y glicoalcaloides

La familia Solanaceae contiene muchas especies relevantes para consumo humano como son las plantas de morrón, berenjena, tomate y papa, entre otros. Los miembros de esta familia, y el género *Solanum* en particular, se caracterizan por la síntesis de glicoalcaloides (GAs) como metabolitos secundarios principales, que confieren resistencia contra insectos herbívoros dada su toxicidad y aversión al consumirlo. Los GAs están formados por una parte denominada aglicona y otra azucarada. La porción aglicona corresponde a un tipo de alkalina esteroidal, formada por un esqueleto de anillos fusionados llamado colestano. A este esqueleto se une la porción azucarada generalmente compuesta por tri- o tetra-sacáridos (Friedman & McDonald 1997).

Además del efecto perjudicial en insectos herbívoros, los GAs son potencialmente tóxicos para las personas, dependiendo de la dosis y las condiciones de uso. Uno de los mecanismos moleculares por el cual son potencialmente tóxicos, radica en la capacidad de los mismos de inhibir la enzima acetilcolinesterasa. La acetilcolinesterasa es responsable de la hidrólisis del neurotransmisor acetilcolina en la sinapsis del sistema nervioso central, produciendo cambios en el pulso y la respiración, delirio y coma (Friedman 2006). Los GAs causan además disrupción de las membranas celulares, afectando el sistema digestivo y otros órganos (Friedman & McDonald 1997). Se ha establecido que concentraciones mayores a 200 mg/Kg de peso fresco de tubérculo pueden ser tóxicas para el ser humano (Van Gelder et al. 1988). En los tubérculos, la mayoría de los GAs se encuentra en el primer milímetro de afuera hacia adentro, por lo tanto, durante el pelado del mismo se elimina la mayoría.

1.3. *Solanum tuberosum*

Solanum tuberosum L. es una planta herbácea que forma tubérculos y puede medir hasta 1 m de altura en condiciones silvestres. El cultivo de esta planta se realiza en climas templados y tiene origen en el altiplano sur de Perú y noroeste de Bolivia. La parte comestible de la planta son los tubérculos, los cuales son tallos subterráneos modificados y constituyen los principales órganos de almacenamiento de la planta. Dentro de las solanáceas, es la papa cultivada mundialmente y su producción mundial supera ampliamente al resto de las especies de esta familia (FAOSTAT 2016). En Uruguay, según las últimas estadísticas publicadas de la Dirección de Estadísticas Agropecuarias (DIEA), para la zafra 2017/2018, se plantaron 4.167 hectáreas de

papa, lo que dejó una producción de 87 mil toneladas con un rendimiento de 21 ton/ha. Se planta en 3 zonas; Sur: que incluye los departamentos de Montevideo, Canelones, San José, Colonia, Soriano, Durazno y Florida; Este: Maldonado y Rocha y Norte: Tacuarembó, Rivera, Salto, Paysandú y Rio Negro. La zona Sur es la que comprende mayor cantidad de cultivo sembrado (87% para esta zafra). Es un cultivo con alta incorporación de tecnología y nuevas variedades de cultivos, lo que se evidencia con menores superficies de siembra y mayores rendimientos conforme pasan los años. Al ser de clima templado, se realiza en dos ciclos de producción, uno de primavera y otro de verano-otoño el cual generalmente presenta rendimientos mayores que el primero (Anuario Estadístico Agropecuario MGAP-DIEA 2015). Los glicoalcaloides presentes en *S. tuberosum* se encuentran en cantidades menores respecto a otras congéneres silvestres, resultado del proceso de selección para el consumo humano. Los glicoalcaloides mayoritarios de *S. tuberosum* (que representan más del 95% del total de GAs) son α -solanina y α -chaconina (Friedman & McDonald 1997).

1.4. *Solanum commersonii*

En Uruguay, la papa silvestre *S. commersonii* Dunal, coexiste con la congénere cultivada, *S. tuberosum*. Perteneciente a la sección Petota, subsección Potato del género *Solanum*, es, al igual que *S. tuberosum*, una especie herbácea formadora de tubérculos, aunque éstos son de mucho menor tamaño que los de *S. tuberosum*. *Solanum commersonii* tiene su centro de distribución en Uruguay, encontrándose también en Brasil, Argentina y Paraguay (Spooners & Hijmans 2001). Los GAs principales identificados para esta especie en Uruguay son: commersonina, demissina, tomatina, dehidro-commersonina, y dehidro-demissina (Vázquez et al. 1997), los cuales presentan actividad anti-insecto (Tingey et al. 1978; Tingey 1984). Debido al reporte de resistencia a bajas temperaturas, enfermedades comunes de la papa y plagas (Hawkes 1992) y a su alto grado de biodiversidad (Pianzola et al. 2005), *S. commersonii* constituye un gran recurso genético para programas que buscan mejorar el cultivo de papa (Siri et al. 2004).

1.5. Herbívoros de *S. tuberosum* y *S. commersonii*

En Uruguay, *S. tuberosum* es atacada principalmente por los áfidos generalistas *Myzus persicae* (Sulzer) y *Macrosiphum euphorbiae* (Thomas) (Hemiptera: Aphididae), mientras que *S. commersonii* es atacada principalmente por la avispa sierra especialista *Tequus schrottkyi* (Konow) (Hymenoptera: Pergidae) (Altesor et al. 2014). *Myzus persicae* es una especie cosmopolita de gran importancia económica debido a su rol como vector de virus vegetales, pudiendo transmitir más de 100 virus a las plantas. Se puede alimentar de más de 40 familias, lo que lo hace una especie extremadamente polífaga (Blackman & Eastop 2007; Stroyan 1952). *Macrosiphum euphorbiae* también tiene distribución mundial y un papel importante como vector de virus vegetales, aunque menor al de *M. persicae*, pudiendo transmitir más de 45 virus a las plantas. Es altamente polífaga, alimentándose de plantas pertenecientes a más de 20 familias (Blackman & Eastop 2007; Lee et al. 2009).

El ciclo biológico de los áfidos puede ser extremadamente complejo. En otras latitudes desarrollan un ciclo completo (holociclo dioico) que alterna generaciones sexuales y asexuales partenogenéticas entre dos huéspedes denominados primario (especie de planta donde pasan el invierno) y secundario (donde viven el resto del año). En países como Uruguay, de inviernos

benignos, el ciclo biológico es incompleto, no existiendo las formas sexuales. Las poblaciones de áfidos consisten en sucesivas generaciones de hembras partenogenéticas que transcurren todo el año sobre los huéspedes primarios o secundarios en cualquier estado de desarrollo. Este tipo de desarrollo se denomina anholociclo (Bentancourt 2008).

Tequus schrottkyi no es un insecto de importancia agronómica en Uruguay, aunque miembros de este género han sido reportados como plaga ocasional de la papa en Cusco, Perú (García-Catalán 2011). El género *Tequus* comprende 14 especies, todas de distribución Neotropical, encontrándose en Argentina, Bolivia, Chile, Colombia, Nicaragua, Perú y Uruguay, alimentándose de *Solanum* (Schmidt & Smith 2018). Pertenece al suborden de himenópteros más primitivos (Symphyta), a los que se les llama comúnmente avispa sierra o “sawfly” debido a que las hembras presentan un ovipositor modificado en forma de sierra para penetrar los tejidos vegetales, donde ponen los huevos (Smith 1993). En Uruguay fue recientemente reportado alimentándose de *S. commersonii*, y se describieron características de su ciclo biológico, de las que no había información previa (Altesor et al. 2016). Presenta varias generaciones entre marzo y julio, después de lo cual no fue vista sobre *S. commersonii*, pudiendo entrar en diapausa o moverse hacia otros hospederos. Los huevos son puestos individualmente dentro del tejido vegetal en los márgenes de las hojas. Las larvas se alimentan de las hojas y la etapa de pupa la realizan en el suelo, para lo cual construyen un capullo de seda. Los adultos presentan dimorfismo sexual, la hembra es más grande que el macho y con diferente patrón de coloración (Altesor et al. 2016).

Un estudio de campo previo, que comparó la susceptibilidad a la herbivoría entre *S. tuberosum* y *S. commersonii*, obtuvo que las dos especies de áfidos, que fueron analizadas de forma conjunta, se encontraron en mayor número sobre la especie cultivada y la avispa sierra se encontró casi exclusivamente sobre la especie silvestre (Altesor et al. 2014). Para profundizar en estos resultados, y en función de los distintos procesos de selección a que han estado sujetas las dos especies de *Solanum*, que han afectado cualitativa- y cuantitativamente a los GAs, sería interesante comparar en condiciones controladas de laboratorio la resistencia a la herbivoría frente a estos insectos de forma individual, y evaluar específicamente el papel de los glicoalcaloides en dicha resistencia.

2. OBJETIVOS

2.1. Objetivo general

Comparar en las dos especies de plantas emparentadas, *S. tuberosum* y *S. commersonii*, sujetas a distintos procesos de selección (artificial y natural respectivamente), la resistencia a los principales insectos que las atacan (*Myzus persicae*, *Macrosiphum euphorbiae* y *Tequus schrottkyi*) y evaluar el rol de sus principales metabolitos secundarios en dicha resistencia.

2.2. Objetivos específicos

2.2.1. Evaluar la performance y la preferencia de alimentación de *M. persicae*, *M. euphorbiae* y *T. schrottkyi* frente a las dos especies de papa.

2.2.2. Estudiar el efecto de los glicoalcaloides de *S. commersonii* en la preferencia de alimentación de las tres especies de insectos.

3. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1. Obtención y mantenimiento de plantas e insectos

Se utilizaron clones de *S. tuberosum* (variedad Iporá) y *S. commersonii* (accesión 05.02-6), obtenidos in vitro por repique de plantas del banco de germoplasma del Instituto Nacional de Investigaciones Agropecuarias (INIA-Las Brujas, Canelones). Las plantas se mantuvieron por 15 días en frascos con agar enriquecido en nutrientes (Murashige & Skoog 1962) y condiciones controladas de luz, temperatura y fotoperiodo (3000 lux, 21 ± 2 °C, 16:8 h L:O) hasta alcanzar 4 nudos. Posteriormente se trasplantaron a almacigueras con tierra, manteniéndolas en un invernáculo dentro de cajas forradas con tela de voile para evitar el ataque de insectos. Al cabo de 15 días se trasplantaron a recipientes de mayor tamaño (macetas de 6 x 7 cm, diámetro y altura) y se mantuvieron en las mismas condiciones por 15-30 días adicionales para su crecimiento. Seguido esto se trasladaron al laboratorio, a una cámara con luz artificial (2500 lux) y condiciones controladas de temperatura y fotoperiodo (23 ± 2 °C, 16:8 h L:O), donde se mantuvieron hasta su uso en los experimentos o en la cría de insectos. También en dicha cámara se sembraron plantas de morrón, *Capsicum annum* (macetas de 6 x 7 cm), hasta alcanzar al menos 15 cm, para la cría de insectos.

Los áfidos *Myzus persicae* y *Macrosiphum euphorbiae* provinieron de una cría de laboratorio, establecida a partir de su colecta en campo, *M. persicae* sobre papa y *M. euphorbiae* sobre tomate. Se buscó mantener ambos insectos en un hospedero alternativo a las dos especies de papa, para evitar un posible efecto de la planta de cría en los resultados de los bioensayos. Esto se logró para *M. persicae* de forma exitosa en morrón, pero no para *M. euphorbiae*, tras probar en morrón, tomate, lechuga y rabanito. Por este motivo, se desarrollaron crías independientes de *M. euphorbiae* en cada especie de papa. Los insectos en las plantas se mantuvieron dentro de recipientes cerrados con voile en una incubadora con condiciones estables de temperatura, humedad y fotoperiodo (19 ± 1 °C, 50 ± 10 % HR y 14:10 L:O). Por su parte, debido a que no se logró mantener una cría de *T. schrottkyi* en laboratorio, se colectaron larvas en plantas de *S. commersonii* crecidas silvestres en el predio de INIA-Las Brujas. Las larvas fueron utilizadas en los días posteriores a su colecta, para lo cual se mantuvieron en el laboratorio sobre *S. commersonii* a 23 ± 2 °C y 50 ± 10 HR.

Tanto el mantenimiento de las plantas e insectos, como la realización de los ensayos, tuvo lugar en el laboratorio de Ecología Química, Facultad de Química, Universidad de la República.

3.2. Bioensayos de performance

Se realizaron bioensayos para evaluar la performance de *M. persicae*, *M. euphorbiae* y *T. schrottkyi* frente a *S. tuberosum* y *S. commersonii*. Para el caso de *M. persicae*, se colocaron 10 hembras adultas por planta (N = 10 plantas de cada especie, individualizadas) y se contabilizó el número de adultos como de ninfas nacidas cada día durante 5 días consecutivos. Para *M. euphorbiae* se realizó el mismo procedimiento, pero se contabilizó el número de áfidos cada 2-

3 días en un total de 12 días. La diferencia en los tiempos de observación para cada áfido se debió a resultados preliminares que indicaron la no supervivencia de *M. persicae* en la especie silvestre, haciendo necesaria una observación diaria para esta especie, lo cual no fue necesario en el caso de *M. euphorbiae*. Los bioensayos con *M. euphorbiae* se realizaron tanto para la cría mantenida en *S. tuberosum* como en *S. commersonii* (N = 10 plantas individualizadas de cada especie por cada condición de cría). En el caso de *T. schrottkyi*, se colocó una larva de primer estadio en cada planta (N = 10 plantas individualizadas de cada especie), registrando cada 2 días durante 30 días la supervivencia de larvas y prepupas, el tiempo de desarrollo larval y el peso de las larvas al inicio y al finalizar dicha etapa, así como la supervivencia de pupas o emergencia de adultos.

3.3. Bioensayos de preferencia

Se realizaron bioensayos para evaluar la preferencia de alimentación de *M. euphorbiae* y *T. schrottkyi* frente a *S. tuberosum* y *S. commersonii* (la preferencia de *M. persicae* había sido evaluada en un trabajo previo). Para ello se utilizaron placas de Petri con agar (2 %) (6,5 cm de diámetro y 2,4 cm de altura), en las cuales se colocaron dos discos de hoja equidistantes del centro y los bordes (diámetro 1 cm), previamente mantenidos en agua para evitar la desecación. Uno de los discos de hoja correspondió a *S. tuberosum*, el otro a *S. commersonii*.

En el bioensayo con *M. euphorbiae* se colocaron 10 adultos por placa, observando a las 24 horas el número de áfidos asentados en cada disco de hoja (N = 25 placas en el caso de los áfidos criados en *S. commersonii* y N = 25 para los áfidos criados en *S. tuberosum*). Las placas con más de la mitad de los áfidos muertos y menos de la mitad de los áfidos vivos asentados, se descartaron.

En el caso de *T. schrottkyi* se colocó una larva por placa (entre el segundo y quinto estadio larval), observando cada media hora durante 3 horas el porcentaje de área de disco consumido de cada planta (25, 50, 75 y 100 %) (N = 40 placas). Si antes de ese tiempo las larvas llegaban a consumir el 100 % de uno de los discos, la observación en esa placa se daba por finalizada. Por su parte, las larvas que no se alimentaron en dos observaciones consecutivas fueron sustituidas.

3.4. Extracción de glicoalcaloides y su efecto en la preferencia de alimentación

Se extrajeron los glicoalcaloides de plantas de *S. commersonii* (N = 5). Para ello se secaron las hojas de cada planta en estufa a 50 °C, hasta que su peso fue constante. Una vez esto, se trituraron en mortero con 5 ml de ácido acético 1 %. El triturado, junto con los residuos del mortero arrastrados con 1 ml de ácido acético, se colocaron en un tubo que fue sonicado por 5 minutos y luego centrifugado por otros 5 minutos. El sobrenadante fue retirado, colocado en otro tubo y al residuo se le realizó una re-extracción con otros 5 ml de ácido acético 1 % repitiendo el sonicado y centrifugado. Ambos sobrenadantes obtenidos se mezclaron y se filtraron a vacío previo a la etapa de purificación. Para la purificación se utilizó un cartucho de 1000 mg Sep-Pak C18, el cual fue pre- acondicionado con pasajes sucesivos de metanol, agua destilada y ácido acético (3 veces con 3 ml en todos los casos). Se aplicó el extracto en el cartucho y se realizó un lavado con 10 ml de metanol 40 %, para luego eluir los glicoalcaloides con 10 ml de metanol (Ferreira et al. 1993). Los glicoalcaloides obtenidos se llevaron a sequedad mediante vacío primero, utilizando un rotavapor y finalizando con una corriente de nitrógeno. De esta

forma se obtuvo su concentración por peso de planta, información que se utilizó en los ensayos de actividad biológica.

Para evaluar el efecto de los glicoalcaloides en la preferencia de alimentación de *M. euphorbiae* y *T. schrottkyi* se realizaron ensayos de preferencia en placas de Petri. Dichos ensayos se desarrollaron tal como se describió más arriba, excepto que se colocaron dos discos de hoja de *S. tuberosum*. A uno de los discos se le añadió de forma tópica 10 µL del extracto de glicoalcaloides de *S. commersonii* disuelto en metanol (0.8 µg/µL), mientras que al otro se le colocaron 10 µL de metanol sólo (control). La cantidad de glicoalcaloides utilizada por disco de hoja correspondió con la cantidad presente en una masa equivalente de *S. commersonii*. Ésta se calculó a partir de la cantidad de GAs por peso de hoja fresca obtenidos al final de la etapa de extracción (0,36 ± 0,09 mg/g de peso fresco) y el peso promedio de un disco de hoja de *S. commersonii* (22 ± 1 mg, N=10). La preferencia fue evaluada de igual forma que en el experimento con los discos de hoja de *S. tuberosum* y *S. commersonii* (N = 33 placas para *M. euphorbiae* criado en *S. tuberosum*, N = 26 para *M. euphorbiae* criado en *S. commersonii* y N = 40 placas para *T. schrottkyi*).

3.5. Análisis estadístico

En el caso de *M. persicae* y *M. euphorbiae*, se comparó la performance entre los tratamientos mediante un ANOVA de medidas repetidas en el tiempo, previa transformación de los datos a $\sqrt{x+1}$ para normalizarlos. En el caso de *T. schrottkyi*, el tiempo de desarrollo larval (previa transformación a \sqrt{x}) y los pesos alcanzados por las larvas criadas en *S. tuberosum* y *S. commersonii* se compararon mediante la prueba t de Student para muestras independientes. El análisis de supervivencia considerando el ciclo completo, de larva a adulto, se realizó mediante el análisis de Kaplan-Meier. La supervivencia de cada etapa de desarrollo se comparó mediante el test de Chi-Cuadrado. Se trabajó con el programa SPSS Statistics, versión 20. Para los ensayos de preferencia de alimentación de *M. euphorbiae* y *T. schrottkyi* frente a las dos especies de papa y frente a los glicoalcaloides de *S. commersonii*, se utilizó la prueba de rangos de Wilcoxon para muestras apareadas. El programa estadístico utilizado fue el InfoStat, versión 2011. En todos los casos se consideraron diferencias significativas para $p < 0.05$. Los datos se expresaron en promedio ± error estándar.

4. RESULTADOS

4.1. Bioensayos de Performance

El ensayo de performance mostró resultados distintos para cada uno de los insectos evaluados. En el caso de *M. persicae*, se encontraron diferencias en la supervivencia frente a *S. tuberosum* y *S. commersonii*: mientras la población creció con los días en *S. tuberosum*, la presente en *S. commersonii* decreció, llegando a cero al cabo de los 5 días de observación (ANOVA de medidas repetidas en el tiempo, $F_{1,18} = 7,76$; $p < 0,0001$) (Figura 1).

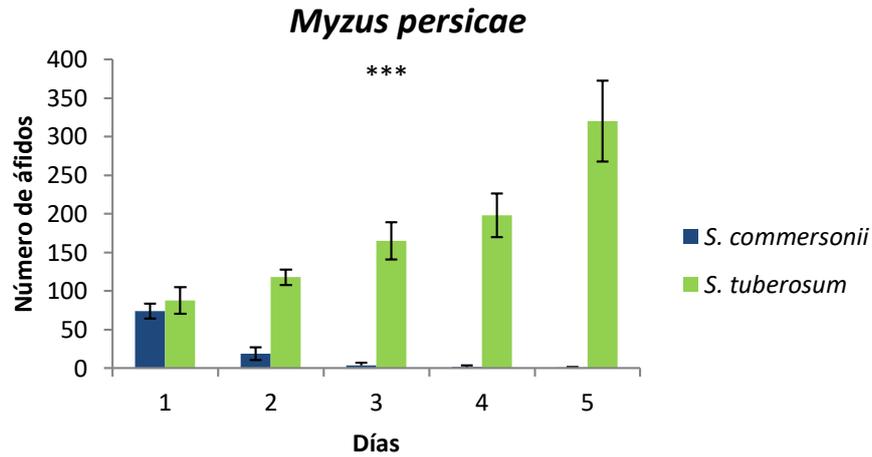


Figura 1. Performance de *M. persicae* sobre *S. commersonii* y *S. tuberosum* durante 5 días de observación. *** = $p < 0,0001$.

En el caso de *M. euphorbiae*, no se observaron diferencias significativas en su performance frente a las dos especies de plantas a lo largo de los 12 días de observación, bajo ninguna de las condiciones de cría (ANOVA de medidas repetidas en el tiempo, $F_{3,36} = 0,29$; $p = 0,83$) (Figura 2).

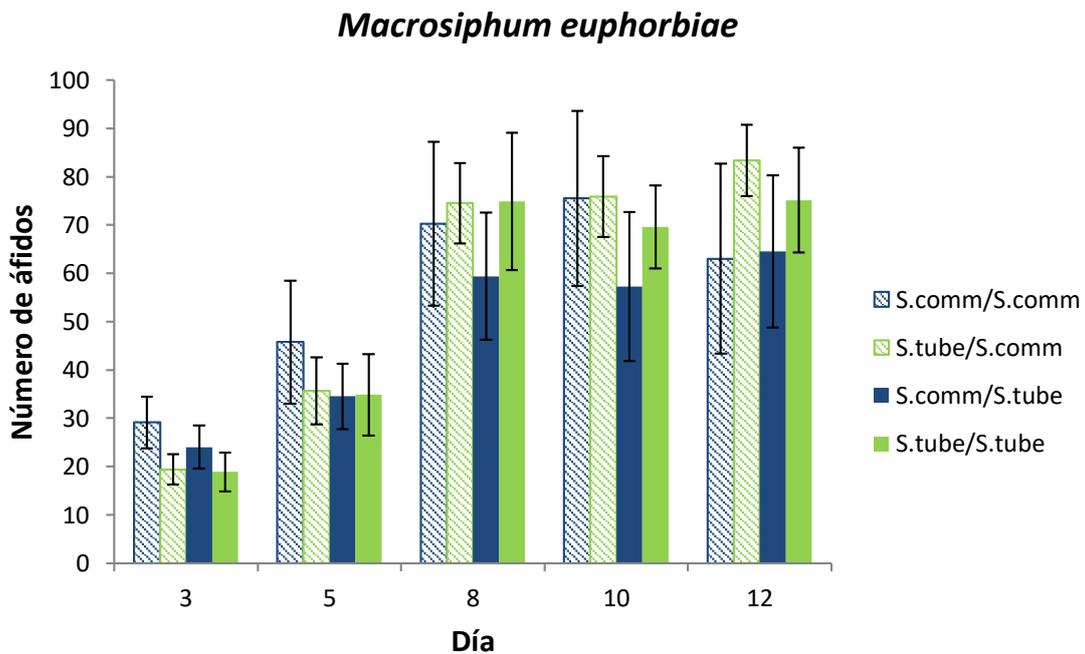


Figura 2. Performance de *M. euphorbiae* en *S. tuberosum* y *S. commersonii*, en las dos condiciones de cría. S.comm/S.comm: pulgones evaluados en *S. commersonii* y criados en *S. commersonii*, S.tube/S.comm: pulgones evaluados en *S. tuberosum* y criados en *S. commersonii*, S.comm/S.tube: pulgones evaluados en *S. commersonii* y criados en *S. tuberosum*, y S.tube/S.tube: pulgones evaluados en *S. tuberosum* y criados en *S. tuberosum*.

Respecto a la performance de *T. schrottkyi*, al comparar la supervivencia de todo el ciclo se obtuvieron diferencias significativas entre las dos especies de papa, existiendo un mayor porcentaje de adultos emergidos en *S. commersonii* (Análisis de supervivencia de Kaplan-Meier, $\chi^2 = 4,284$, $p = 0,038$) (Figura 3). Al analizar por separado cada una de las etapas de desarrollo, no se encontraron diferencias significativas en ningún caso (supervivencia de larvas en *S. commersonii* = 90 %, en *S. tuberosum* = 60 %, $\chi^2 = 1,067$, $p = 0,302$; supervivencia de prepupas en *S. commersonii* = 89 %, en *S. tuberosum* = 50 %, $\chi^2 = 1,151$, $p = 0,283$; supervivencia de pupas o emergencia de adultos en *S. commersonii* = 75 %, en *S. tuberosum* = 67 %, $\chi^2 = 0,076$, $p = 0,782$). Tampoco se encontraron diferencias significativas en el tiempo de desarrollo larval ni en el peso de las larvas entre los dos tratamientos (Tabla I).

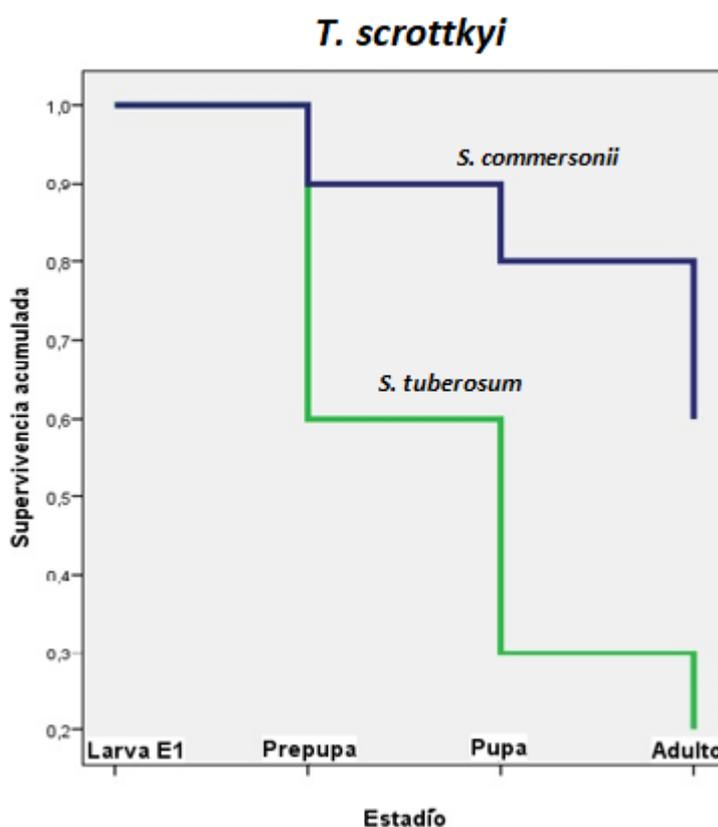


Figura 3. Curvas de supervivencia de *T. schrottkyi* a lo largo de todo el ciclo, en *S. commersonii* y *S. tuberosum*.

Tabla I. Tiempo de desarrollo larval y pesos iniciales y finales de larvas de *T. schrottkyi* alimentadas en *S. commersonii* y *S. tuberosum* (datos en promedio \pm EE).

	<i>S. commersonii</i>	<i>S. tuberosum</i>	Test de Student
Tiempo de desarrollo larval (días)	4,7 \pm 0,3	5,0 \pm 0,5	t = - 0,61, p = 0,55
Peso inicial de las larvas (mg)	0,51 \pm 0,06	0,6 \pm 0,1	t = - 0,35, p = 0,73
Peso final de las larvas (mg)	18 \pm 2	22 \pm 3	t = - 1,09, p = 0,30

4.2. Bioensayos de Preferencia

Para *M. euphorbiae*, los bioensayos de preferencia de alimentación teniendo como opciones a *S. tuberosum* y *S. commersonii* no mostraron preferencia por una u otra especie para ninguna de las condiciones de cría (*S. tuberosum* o *S. commersonii*), ya que no se encontraron diferencias en el porcentaje de áfidos asentados en cada disco de hoja (Prueba de rangos de Wilcoxon para muestras apareadas, $p = 0.23$ para *M. euphorbiae* criado en *S. tuberosum* y $p = 0.54$ para *M. euphorbiae* criado en *S. commersonii*) (Figura 4).

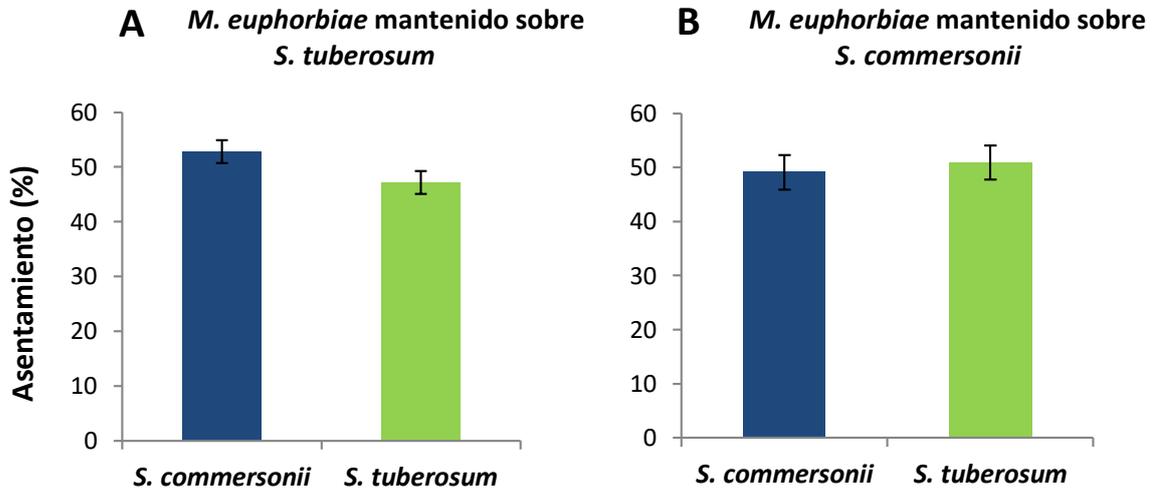


Figura 4. Preferencia de asentamiento de *M. euphorbiae* frente a *S. commersonii* y *S. tuberosum*, para las dos condiciones de cría: **A)** criado en *S. tuberosum*, y **B)** criado en *S. commersonii*.

A diferencia de lo encontrado para *M. euphorbiae*, las larvas de *T. schrottkyi* consumieron en mayor medida el disco de hoja de *S. commersonii* frente al de *S. tuberosum* (Prueba de rangos de Wilcoxon para muestras apareadas, $p < 0.0001$) (Figura 5).

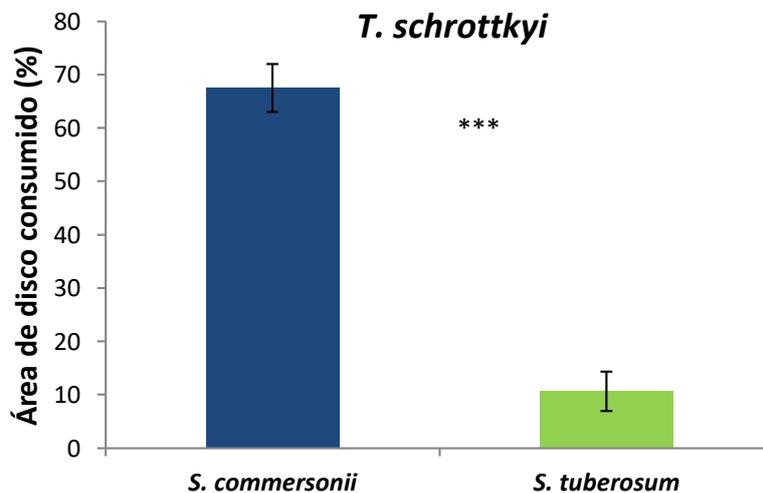


Figura 5. Preferencia de alimentación de las larvas de *T. schrottkyi* frente a *S. commersonii* y *S. tuberosum*. *** = $p < 0,0001$.

4.3. Extracción de glicoalcaloides y su efecto en la preferencia de alimentación

Se extrajeron los glicoalcaloides de 5 plantas de *S. commersonii*, cuyas cantidades promedio fueron 0,36 mg/g de planta fresca o 4,21 mg/g de planta seca.

En cuanto a la evaluación del efecto de los glicoalcaloides de *S. commersonii* en la preferencia de alimentación de *M. euphorbiae*, no se encontraron diferencias significativas por alguno de los discos de *S. tuberosum* (con y sin extracto de glicoalcaloides de *S. commersonii*), bajo ninguna de las condiciones de cría (sobre *S. tuberosum* o *S. commersonii*) (Prueba de rangos de Wilcoxon para muestras apareadas, $p = 0,06$ para *M. euphorbiae* criado en *S. tuberosum* y $p = 0,38$ para *M. euphorbiae* criado en *S. commersonii*) (Figura 6).

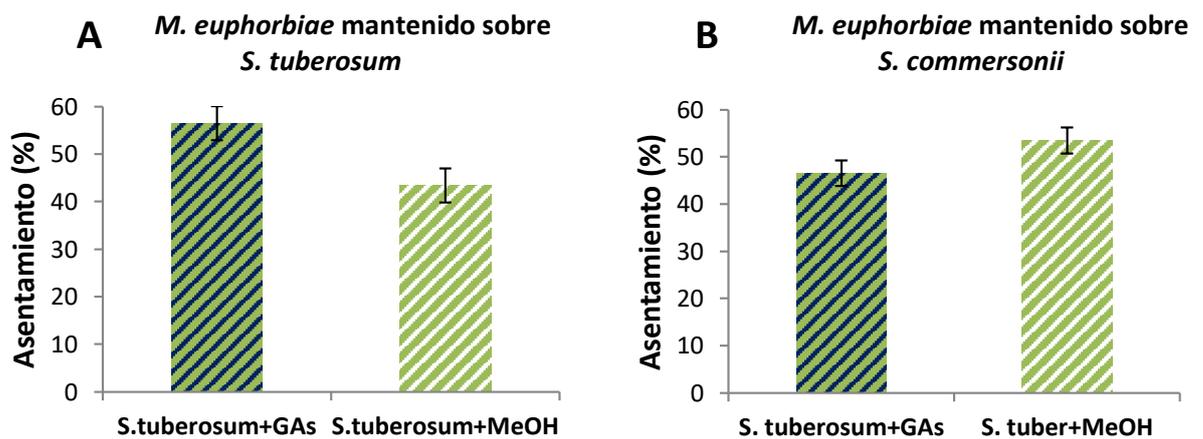


Figura 6. Preferencia de alimentación de *M. euphorbiae* frente a dos discos de *S. tuberosum*, uno con el extracto de glicoalcaloides de *S. commersonii* (*S. tuberosum* + GAs) y el otro con el solvente solo, *S. tuberosum* + MeOH) para las dos condiciones de cría: **A)** criado en *S. tuberosum* y **B)** criado en *S. commersonii*.

Para *T. schrottkyi*, el ensayo con los glicoalcaloides de *S. commersonii* adicionados tópicamente a *S. tuberosum* mostró una preferencia de las larvas a alimentarse del disco de hoja con estos compuestos, en relación al disco con el solvente solo (Prueba de rangos de Wilcoxon para muestras apareadas, $p < 0,0001$) (Figura 7).

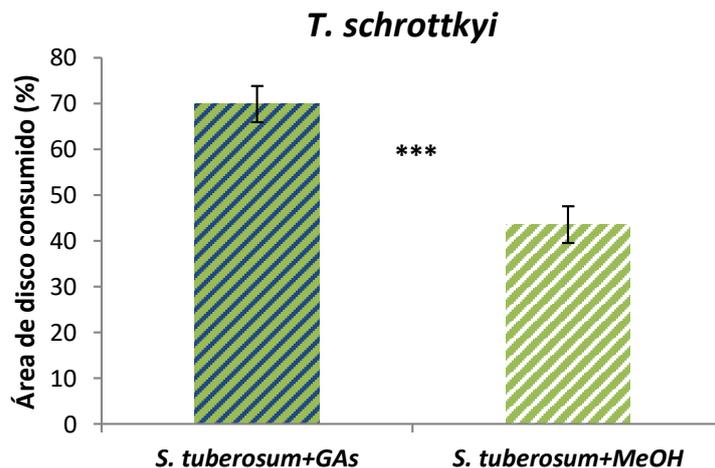


Figura 7. Preferencia de alimentación de las larvas de *T. schrottkyi* frente a dos discos de *S. tuberosum*, uno con el extracto de glicoalcaloides de *S. commersonii* y el otro con el solvente solo. *** = $p < 0,0001$.

5. DISCUSION

En este trabajo se comparó la resistencia a la herbivoría de dos especies de plantas emparentadas sujetas a distintos procesos de selección, la papa cultivada *S. tuberosum* y la papa silvestre *S. commersonii*. Para ello, se estudiaron la performance y la preferencia de alimentación de los principales herbívoros que las atacan, *M. persicae*, *M. euphorbiae* y *T. schrottkyi*, así como el efecto de los glicoalcaloides en la resistencia diferencial de ambas *Solanum*. Los resultados obtenidos variaron según la especie en estudio. *Myzus persicae* mostró un crecimiento de la población únicamente en la especie cultivada, mientras que, en la especie silvestre, la totalidad de los áfidos no sobrevivió para el final del ensayo. Asimismo, trabajos previos demostraron que prefirió alimentarse de la especie cultivada sobre la silvestre, y esto se explicó en parte por los glicoalcaloides presentes en la especie silvestre (Altesor et al. 2014). *Macrosiphum euphorbiae* tuvo una performance similar en las dos especies de plantas. A su vez, no se encontró preferencia de alimentación por ninguna de las dos especies ni efecto de los GAs de la especie silvestre, siendo estos resultados similares para las dos condiciones de cría (*S. tuberosum* y *S. commersonii*). *Tequus schrottkyi* tuvo un mayor porcentaje de adultos emergidos en la especie silvestre y prefirió alimentarse de esa especie en comparación con la papa cultivada. Al analizar el efecto de los glicoalcaloides de la especie silvestre se encontró que éstos explicaron, al menos en cierta medida, la preferencia por *S. commersonii*.

La no supervivencia de *M. persicae* sobre la especie silvestre podría estar relacionada a las diferencias en las defensas químicas presentes en las dos especies de papa, según los resultados de rechazo a alimentarse de la planta con los GAs añadidos de *S. commersonii*. Las solanáceas y el género *Solanum* en particular se caracterizan por la síntesis de GAs como metabolitos secundarios principales, que confieren resistencia contra insectos herbívoros dada su toxicidad (Friedman & McDonald 1997). Las diferencias entre las dos especies de papa en cuanto a GAs radican tanto en la concentración como en la composición de los mismos. En un trabajo previo con las mismas accesiones de plantas, se encontró en *S. commersonii* una concentración de GAs de más del doble con respecto a *S. tuberosum* (1,46 miligramos de GAs por gramo de biomasa

seca en las hojas de *S. commersonii* y 0,65 mg/g en las de *S. tuberosum*). En cuanto a la composición, para la accesión de *S. commersonii* se identificaron cuatro GAs, que representan el 91 % de los GAs totales presentes en esta accesión, siendo éstos dehidro-commersonina, dehidro-demissina, demissina y dehidro-tomatina (Altesor et al. 2014). En cuanto a *S. tuberosum*, se encontraron los dos GAs principales previamente descritos, α -solanina y α -chaconina, que constituyen más del 95 % de los GAs totales (Altesor et al. 2014). Éstos comparten la misma aglicona solanidina con dos de los GAs de *S. commersonii* (dehidro-commersonina y dehidro-demissina) y se diferencian en la porción azucarada, portando un trisacárido en vez de un tetrasacárido, como lo hacen todos los GAs de *S. commersonii*. Esta distinta composición de GAs, junto a una mayor concentración y diversidad de estos compuestos tóxicos en *S. commersonii*, podrían explicar la baja performance de *M. persicae* sobre esa especie.

A diferencia de *M. persicae*, *M. euphorbiae* tuvo un desempeño similar y no hubo preferencia entre ambas plantas, sin afectarle los GAs de *S. commersonii*. Esto podría explicarse porque las papas formadoras de tubérculo y *M. euphorbiae* comparten el mismo origen geográfico americano (Hijmans & Spooner, 2001; van Emden & Harrington 2007). Por lo tanto, *M. euphorbiae* podría haber adaptado su fisiología para hacer frente a una variedad mayor de GAs, que en el caso de *M. persicae* cuyo origen es presuntamente asiático (van Emden & Harrington 2007).

T. schrottkyi tuvo un mejor desempeño y prefirió alimentarse de la especie silvestre, y esto se explicó en parte por los GAs que esta planta posee. El género *Tequus* está compuesto por 14 especies, todas de distribución Neotropical y en los casos que se conoce, el hospedero pertenece al género *Solanum*. Si suponemos que *T. schrottkyi* también se alimenta únicamente de plantas pertenecientes al género *Solanum*, estaríamos ante un insecto especialista monófago, y en ese caso surgen dos posibilidades que expliquen los resultados obtenidos teniendo en cuenta los diferentes GAs que producen las dos plantas. La primera es que el insecto esté adaptado a los GAs de la especie silvestre, y no a los de *S. tuberosum*, los cuales le provocarían algún grado de toxicidad. Esta adaptación puede estar dada, por ejemplo, por enzimas de detoxificación específicas para dichos GAs, que no actúan, o actúan de forma ineficiente con los GAs de *S. tuberosum*. La otra posibilidad es que el insecto obtenga beneficios de los GAs de *S. commersonii*, utilizándolos como defensa contra depredadores o patógenos. En este trabajo, si bien no se evaluó el efecto de depredadores o patógenos en la performance de *T. schrottkyi*, tampoco se controló ese posible efecto, que pudo tener lugar en la tierra de las macetas donde las larvas puparon, ya que la misma no era estéril.

La presencia de sustancias deterrentes está sugerida en un experimento previo, en donde se ofrecieron larvas de *T. schrottkyi* al depredador generalista *Schizocosa malitiosa* (Araneae, Lycosidae), obteniendo un rechazo total de las arañas (N = 15) a alimentarse de las larvas (Altesor, datos no publicados). La utilización de metabolitos secundarios de la planta hospedera como defensa es una estrategia común en los insectos especialistas (Bautista et al. 2012). Entre las avispa sierra, el secuestro de metabolitos secundarios derivados de la planta hospedera ha sido registrado especialmente en Tenthredinidae y Pergidae, siendo esta última la familia a la que pertenece *Tequus*. En los casos registrados, las larvas almacenan los metabolitos secundarios extraídos de la planta hospedera en bolsas del intestino anterior, desde donde son regurgitados como mecanismo de defensa (Opitz & Müller 2009; Morrow et al. 1976).

Para evaluar la posibilidad de que *T. schrottkyi* se proteja con los GAs de *S. commersonii*, se podría realizar el ensayo de performance nuevamente con un sustrato inerte en vez de tierra que no albergue depredadores ni patógenos, esperando no obtener diferencias en los resultados. Otro ensayo con el mismo objetivo, sería exponer larvas criadas sobre las dos especies de plantas al mismo depredador, con el objetivo de evaluar la deterrencia de los diferentes GAs, esperando que el depredador sí se alimente de las larvas que consumieron a *S. tuberosum*.

Para finalizar, si bien los GAs son la principal fuente de resistencia de las *Solanum*, no se puede descartar el efecto de otras características defensivas en los resultados de preferencia y performance de los tres insectos estudiados. Por ejemplo, los tricomas simples pueden obstaculizar el movimiento y el comportamiento alimenticio especialmente de insectos pequeños como los áfidos, dificultándoles alcanzar la epidermis con sus estiletes (Schoovenhoven et al. 2005; Southwood T.R.E 1986). También, los tricomas pueden disuadir a los insectos hembra de oviponer en el vegetal (Chiang & Norris 1983). Por su parte, el contenido de las glándulas asociadas a los tricomas glandulares pueden ser repelentes, deterrentes, tóxicos o pegajosos, inmovilizando al insecto en la superficie de la planta (Gregory et al. 1986).

6. CONCLUSIONES

En este trabajo se encontró que *S. tuberosum* fue más susceptible al herbívoro generalista *M. persicae* en comparación con *S. commersonii*, debido a una mayor preferencia de alimentación y mejor performance de este insecto en la papa cultivada. Por su parte, *S. tuberosum* y *S. commersonii* fueron igualmente susceptibles frente al otro herbívoro generalista, *M. euphorbiae*, ya que el insecto no mostró diferencias en la preferencia de alimentación ni en la performance frente a estas plantas. Finalmente, *S. tuberosum* fue menos atacada por el herbívoro especialista *T. schrottkyi* que *S. commersonii*, debido a que la avispa sierra prefirió alimentarse de la especie silvestre y mostró mejor performance en esta especie de papa. Estos resultados muestran que, si bien las especies domesticadas pueden presentar menores niveles de defensas, no necesariamente resultan más atacadas que parientes silvestres mejor defendidas. Como se obtuvo en este trabajo, *M. euphorbiae* y *T. schrottkyi* están adaptados a las defensas de la papa silvestre *S. commersonii*, y en particular la avispa sierra prefiere alimentarse de esta especie respecto a la cultivada *S. tuberosum*.

La no supervivencia de *M. persicae* en la especie silvestre podría deberse a los GAs de esta especie, por lo que se podría incorporar en la papa cultivada esa fuente de resistencia frente a su principal herbívoro, a través de programas de hibridación o transgénesis. Sin embargo, habría que evaluar también los efectos de incorporar esta fuente de resistencia en la atracción de *T. schrottkyi*, a fin de evitar la incorporación de una nueva plaga a la papa cultivada.

7. REFERENCIAS

- Altesor P, García A, Font E, Rodríguez A, Vilaró F, Oesterheld M, Soler R, Gonzales A (2014) Glycoalkaloids of wild and cultivated Solanum: Effects on Specialist and Generalists Insects Herbivores. *Journal of Chemical Ecology* 40(6): 599-608.
- Altesor P, González A, Schmidt S (2016) First report of *Tequus schrottkyi* (konow) (Hymenoptera:Pergidae) in Uruguay, and information about its host plant and biology. *Biodiversity Data Journal* 4: e7538. doi:[10.3897/BDJ.4.e7538](https://doi.org/10.3897/BDJ.4.e7538)
- Bautista A, Parra F, Espinosa FJ (2012) "Efectos de la domesticación de plantas en la diversidad fitoquímica". En JC Rojas & EA Malo (Eds.). *Temas selectos de Ecología química de insectos* (pp. 253-267). Morelia, México. El Colegio de la Frontera Sur.
- Bentancourt CM (2008) *Manual de Entomología*. Universidad de la República – Facultad de Agronomía, Montevideo, Uruguay, Departamento de Publicaciones de Facultad de Agronomía.
- Bentancourt CM, Scatoni IB (2010) *Guía de insectos y ácaros de importancia agrícola y forestal en el Uruguay*. Buenos Aires, Argentina. Hemisferio Sur SRL.
- Blackman RL, Eastop VF (2007) Taxonomic Issues. En: Van Emden HF & Harrington R, (Eds). *Aphids as Crop Pests* (pp. 1-29), Wallingford, United Kingdom. CABI.
- Chiang H.S & Norris, D.M (1983). Morphological and physiological parameters of soybean resistance to Agromyzid bean flies. *Environmental Entomology*, 12, 260–5.
- Dirección de Estadísticas Agropecuarias (DIEA)-MGAP (2015) Anuario Estadístico agropecuario 18ª ed. Recuperado de <http://www2.mgap.gub.uy/portal/page.aspx?2,diea,diea-anuario-2015,O,es,0>,
- Distl M & Wink Michael (2009): Identification and Quantification of Steroidal Alkaloids from Wild Tuber-Bearing Solanum Species by HPLC and LC-ESI-MS. *Potato Research*, 52,79-104.
- Drijfhout F (2010) Chemical Ecology. En Encyclopedia of Life Sciences. John Wiley & Sons, Ltd: Chichester. DOI: 10.1002/9780470015902.a0003265.pub2.
- Eigenbrode, S.D, Espelie, K.E. (1995). Effects of plant epicuticular lipids on insects herbivores. *Annual review of Entomology*, 40, 171-94.
- Friedman M, McDonald MG & Filadelfi-Keszi M (1997): Potato Glycoalkaloids: Chemistry, Analysis, Safety, and Plant Physiology, *Critical Reviews in Plant Sciences*, 16 (1), 55-132.
- Friedman M (2006) Potato Glycoalkaloids and Metabolites: Roles in the Plant and in the Diet. *Journal of agricultural and food chemistry*. 54, 8655-8681.
- Ferreira F, Moyna P (1993) Rapid determination of solanum glycoalkaloids by thin-layer chromatographic scanning. *Journal of Chromatography A*, 653, 380-384.
- García SY, Catalán W (2011) Observations of Biological Cycle and Damage of *Tequus sp.* Smith (Hymenoptera: Pergidae) in the Region of Cusco, Peru. *Revista Latinoamericana de la papa* 16(1), 68-83.

- Gibson, R. W, & Pickett, J. A (1983). Wild potato repels aphids by release of aphid alarm pheromone. *Nature*, 302(5909), 608-609. Doi:10.1038/302608a0
- Gregory P, Ave´ D.A, Bouthyette P.J, & Tingey, W.M (1986). Insect-defensive chemistry of potato glandular trichomes. En B. Juniper and T.R.E. Southwood (Eds.), *Insects and the plant surface*, (pp. 173–83). Edward Arnold, London,
- Gullan PJ & Cranston PS (2005) *The Insects: An Outline of Entomology*. Davis, EEUU. Blackwell Publishing.
- Hawkes J (1992) Biosystems of the potato. En: P Harris (Ed), *The Potato Crop*. 2nd edition (pp. 13-64). Chapman Hall, London.
- Lee S, Lee W, Kim H, Havelka J (2009) Taxonomic review of the genus *Macrosiphum* (Sternorrhyncha: Aphididae) for the Korean Peninsula, with description of a new species. *Entomological Science* 12: 33-40.
- Morrow PA, Bellas TE, Eisner T (1976) Eucalyptus Oils in the Defensive Oral Discharge of Australian Sawfly Larvae (Hymenoptera: Pergidae). *Oecologia* (Berl.) 24, 193-206.
- Murashige T, Skoog F (1962) Revised medium for rapid growth and bioassay with tobacco tissue culture. *Physiol Plant* 15, 473-497.
- Opitz SEW, Muller C (2009) Plant Chemistry and insect sequestration. *Chemoecology* 19, 117-154.
- Pianzola MJ, Zarantonelli L, González G, Fraguas LF, Vázquez A (2005). Genetic, Phytochemical and biochemical analyses as tool for biodiversity evaluation of wild *Solanum commersonii* accessions. *Biochemical systematics and Ecology* 33, 67-78.
- Pimentel D, McLaughlin L, Zepp A, Lakitan B, Kraus T, Kleinman P, Vancini F, J Roach J, Graap E, Keeton WS y Selig G (1993) Environmental and economic effects of reducing pesticide use in agriculture. *Agriculture, ecosystems and environment* 46,273-288.
- Schmidt, S. & Smith, D.R. (2018). Pergidae of the World – an online catalogue of the sawfly family Pergidae (Insecta, Hymenoptera, Symphyta). World Wide Web electronic publication. <http://pergidae.snsb-zsm.de>
- Schoonhoven LM, van Loon JJA & Dicke M (2005) *Insect-Plant Biology*. Oxford, England. University Press.
- Simmons AT, Gurr GM, McGrath D, Nicol HI, Martin PM (2003) Trichomes of *Lycopersicon* spp. and their effect on *Myzus persicae* (Sulzer) (Hemiptera: Aphididae). *Australian Journal of Entomology* 42, 373–378.
- Siri MI, Villanueva P, Pianzola MJ, Fraguas LF, Galván G, Acosta M, Ferreira F (2004) In vitro antimicrobial activity of different accessions of *Solanum commersonii* Dun. From Uruguay. *Potato research* 47: 127-138.
- Smith DR (1993) Systematics, Life History, and Distribution of Sawflies. *Plant Science Institute, United States Department of Agriculture*, Washington DC.

- Stroyan HLG, The identification of aphids of economic importance (1952). *Plant pathology* 1, 11-15.
- Southwood, TRE (1986) Plant surfaces and insects—an overview. In *Insects and the plant surface* (ed. B. Juniper and T.R.E. Southwood), pp. 1–22. E. Arnold, London
- Spooner DM, Hijmans RJ (2001) Potato Systematics and Germplasm Collecting, 1989-2000. *American Journal of Potato Research* 78,237–268.
- Tingey WM, Mackenzie JD, Gregory P (1978). Total foliar glycoalkaloids and resistance of wild potato species to *Empoasca fabae*. *American potato journal* 55: 577-585.
- Tingey WM (1984) Glycoalkaloids as pest resistance factors. *American Potato Journal* 67, 461-466.
- Van Emden HF & Harrington Eds. (2007) *Aphids as Crop Pests* CABI, Wallingford, United Kingdom, 1-29.
- Van Gelder WMJ, Vinke JH and Scheffer JJC (1988) Steroidal glycoalkaloids in tubers and leaves of *Solanum* species used in potato breeding. *Euphytica* 5, 147-158.
- Vázquez A, González G, Ferreira F, Moyna P, Kenne L (1997) Glycoalkaloids of *Solanum commersonii* Dun. ex Poir. *Euphytica* 95, 195–201.
- Yencho, C.G. and Tingey, W.M. (1994) Glandular trichomes of *Solanum berthaultii* alter host preference of the Colorado potato beetle, *Leptinotarsa decemlineata*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 70, 217–25.