THYAGO LIMA DA SILVA

RESISTÊNCIA, VIGOR HÍBRIDO, DIVERSIDADE GENÉTICA E TOXICIDADE DE CONSTITUINTES QUÍMICOS DE TOMATEIROS A *Tuta absoluta* (LEPIDOPTERA: GELECHIIDAE)

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Produção Vegetal, para obtenção do título de *Magister Scientiae*.

Orientadora: Maria Elisa de Sena Fernandes

RIO PARANAÍBA – MINAS GERAIS

2020

Ficha catalográfica elaborada pela Biblioteca da Universidade Federal de Viçosa - Campus Rio Paranaíba

T
S586r
2020

Silva, Thyago Lima da, 1993-
Resistência,vigor híbrido, diversidade genética e toxicidade de constituintes químicos de tomateiros a *Tuta absoluta* (Lepidoptera:Gelechiidae) / Thyago Lima da Silva. – Rio Paranaíba, MG, 2020.
32 f. : il. (algumas color.) ; 29 cm.

Orientador: Maria Elisa de Sena Fernandes.
Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Viçosa.
Referências bibliográficas: f.27-32.

1. Antibiose. 2. Antixenose. 3. Heterose. 4. Solanum lycopersicum. 5. Traça-do-tomateiro. I. Universidade Federal de Viçosa. Instituto de Ciências Agrárias. Mestrado em Agronomia (Produção Vegetal). II. Título.

635.642

THYAGO LIMA DA SILVA

RESISTÊNCIA, VIGOR HÍBRIDO, DIVERSIDADE GENÉTICA E TOXICIDADE DE CONSTITUINTES QUÍMICOS DE TOMATEIROS A *Tuta absoluta* (LEPIDOPTERA: GELECHIIDAE)

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Produção Vegetal, para obtenção do título de *Magister Scientiae*.

APROVADA: 16 de junho de 2020.

Assentimento:

Thyago Lima da Silva
Autor

Maria Elisa de Sena Fernandes
Orientadora

AGRADECIMENTOS

À minha família pelo apoio incondicional.

Aos meus amigos que sempre estiveram presentes comigo durante todo o mestrado.

Aos professores Maria Elisa de Sena Fernandes e Flávio Lemes Fernandes, pela orientação, apoio, confiança.

Aos professores Gerson Adriano Silva, Cosme Damião Cruz e Pedro Ivo Vieira Good God pelas contribuições para finalização desse trabalho.

À Universidade Federal de Viçosa pela oportunidade de fazer o curso e a todos os funcionários que contribuíram de forma direta e indireta para a conclusão desse trabalho.

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001.

RESUMO

SILVA, Thyago Lima, M.Sc,. Universidade Federal de Viçosa, junho de 2020. **Resistência, vigor híbrido, diversidade genética e toxicidade de constituintes químicos de tomateiros a *Tuta absoluta* (Lepidoptera: Gelechiidae)**. Orientadora: Maria Elisa de Sena Fernandes.

As plantas possuem estratégias de defesa para reduzir ou evitar o ataque de fitófagos e sobreviver no ambiente. Elas podem ter constituintes químicos, que são sintetizados para defesa contra pragas, esses constituintes químicos podem ser tóxicos ou repelentes a artrópodes. Este padrão de defesa é altamente expresso em plantas da família Solanaceae, como tomateiro. Porém a domesticação alterou as interações entre planta, insetos e seus inimigos naturais, aumentando a suscetibilidade das plantas às pragas. O tomateiro possui diversas pragas, sendo a principal a *Tuta absoluta*. Ela pode reduzir a produtividade e aumentar os custos de controle. Entretanto, o melhoramento genético pode ser uma alternativa a outros métodos de controle, pois pode aumentar a eficácia de controle da praga e reduzir custos. Assim, os objetivos foram: estudar a resistência, o vigor híbrido (heterose e heterobeltiose) dos acessos de tomateiros cruzados com a variedade comercial 'Santa Clara' e a toxicidade dos principais constituintes químicos destas plantas a *T. absoluta*. Foram feitos bioensaios de antixenose, antibiose e toxicidade relativa dos constituintes químicos. Para os bioensaios de antixenose e antibiose foram confeccionados seis tratamentos: 'Santa Clara', PI127826, PI134417, BGH985, SC x PI127826, SC x PI134417 e SC x BGH985 com quatro repetições. Na antixenose foi avaliado o número de ovos por tratamento em 24 e 48 h após a liberação dos adultos e depois foi calculado o índice de não-preferência para oviposição (INPO). Na antibiose foi avaliada a percentagem de mortalidade das lagartas e pupas, peso de pupa e razão sexual. Foram determinadas as concentrações dos constituintes químicos 2-tridecanona, p-cimeno, α-tomatina e cumarina para matar 50, 80 e 90% da população de *T. absoluta*. PI134417 apresentou o menor número de ovos e foi o mais deterrente nos tempos de 24 e 48 h. PI134417 e o BHG985 apresentaram as maiores taxas de mortalidade de lagartas de *T. absoluta*. SC x BGH985, SC x PI127826 e SC x PI134417 apresentaram heterose negativa para sobrevivência e positiva para mortalidade de lagartas e oviposição. SC x BGH985 apresentou heterobeltiose negativa para oviposição e o SC x PI127826 apresentou heterobeltiose positiva para mortalidade de lagartas e negativa para sobrevivência. O constituinte α-tomatina apresentou a menor CL_{50} (4,9 μg inseto^{-1} para lagartas de primeiro instar e 6,8 μg inseto^{-1} para lagartas de terceiro instar) em comparação com

a tridecanona, p-cimeno e cumarina, ela foi 60 vezes mais tóxica que a tridecanona. Diante dos resultados conclui-se que o tratamento PI134417 foi o mais eficiente no controle de *T. absoluta*. A heterose pode ser explorada nos híbridos SC x PI127826, SC x PI134417 e SC x BGH985 para resistência a *T. absoluta* em programa de melhoramento vegetal. A α-tomatina foi o constituinte químico mais tóxico para lagartas de *T. absoluta*.

Palavras-chave: Antibiose. Antixenose. Heterose. *Solanum lycopersicum*. Traça-do-tomateiro.

ABSTRACT

SILVA, Thyago Lima, M.Sc., Universidade Federal de Viçosa, June, 2020. **Resistance, hybrid vigor, genetic diversity and toxicity of chemical constituents of tomatoes to *Tuta absoluta* (Lepidoptera: Gelechiidae)**. Adviser: Maria Elisa de Sena Fernandes.

The plants have defense strategies to reduce or prevent phytophagous attack and survive in the environment. They can have chemical constituents, which are synthesized to defend against pests, these chemical constituents can be toxic or repellent to arthropods. This type of defense is expressed in plants of the Solanaceae family, such as tomato plant. However, domestication altered the interactions between plants, insects and their natural enemies, increasing the susceptibility of plants to pests. The main pest of tomato plant is *Tuta absoluta*, it can reduce productivity and increase control costs. However, plant breeding can be an alternative to other control methods, as it can increase the effectiveness of pest control and reduce costs. Thus, the objectives were to study the resistance, the hybrid vigor (heterosis and heterobeltiosis) of the accessions of tomato plants crossed with the commercial variety 'Santa Clara' and the toxicity of the main chemical constituents of these plants to *T. absoluta*. The bioassays of antixenosis, antibiosis and relative toxicity of chemical constituents were made. Antixenosis and antibiosis bioassays, six treatments were performed: 'Santa Clara', PI127826, PI134417, BGH985, SC x PI127826, SC x PI134417 and SC x BGH985 with four replicates, In antixenosis, the number of eggs per treatment was evaluated at 24 and 48 h after the release of adults and then the non-preference index for oviposition was calculated. In antibiosis, the percentage of larvae and pupae mortality, pupal weight and sex ratio were evaluated. The concentrations of the chemical constituents 2-tridecanone, p-cymene, α-tomatine and coumarin were determined to reduce 50, 80 and 90% of the population of *T. absoluta*. PI134417 was the one with the lowest number of eggs and was the most deterrent in the 24 and 48 h times. PI134417 and BHG985 had the highest mortality rates of *T. absoluta* caterpillars. SC x BGH985, SC x PI127826 and SC x PI134417 showed negative heterosis for survival and positive for caterpillar mortality and oviposition. SC x BGH985 showed negative heterobeltiosis for oviposition and SC x PI127826 showed positive heterobeltiosis for caterpillar mortality and negative for survival. The α-tomatine constituent had the lowest LC50 (4.9 µg insect-1 for first instar caterpillars and 6.8 µg insect-1 for third instar caterpillars) compared to tridecanone, p-cymene and coumarin. The α-tomatine was 60 times more toxic than tridecanone. Therefore the results demonstrated that treatment PI134417 was the most efficient in the control of *T. absoluta*. Heterosis can be explored in SC x PI127826, SC x PI134417 and SC x BGH985 hybrids

for resistance to T. absoluta in a breeding program. The α-tomatine was the most toxic chemical constituent for *T. absoluta* caterpillars.

Keywords: Antibiosis. Antixenosis. Heterosis. *Solanum lycopersicum*. Tomato pinworm.

SUMÁRIO

1. Introdução 9
2. Material e métodos 11
2.1. Obtenção das plantas 11
2.2. Obtenção dos insetos 12
2.3. Cruzamento entre os genitores 12
2.4. Bionsaio de antixenose 13
2.5. Bioensaio de antibiose 13
2.6. Cálculo da heterose, heterobeltiose e diversidade genética 14
2.7. Toxicidade dos constituintes químicos 15
2.8. Análise estatística 16
3. Resultados 16
3.1. Antixenose 16
3.2. Antibiose 19
3.3. Heterose e heterobeltiose 20
3.4. Diversidade genética 21
3.5. Toxicidade relativa dos constituintes 23
4. Discussão 24
5. Conclusão 27
6. Referência bibliográfica 27

1. Introdução

As plantas possuem estratégias de defesa para reduzir ou evitar o ataque de fitófagos e sobreviver no ambiente. Estas estratégias podem ser de origem física, morfológica e, ou química (Mithöfer e Boland, 2012; Bruce, 2015; Reynolds et al., 2016). A defesa física está associada às alterações de cores, dureza dos tecidos e arquitetura foliar (Charles-Dominique et al, 2017; Liu et al., 2017; Belete, 2018). A defesa morfológica está associada com a presença de tricomas (tectores e glandulares), espinhos, cera e espessura da parede celular (Belete, 2018). A defesa química está relacionada à presença constitutiva e, ou induzida de constituintes químicos sintetizados pelas plantas, como aleloquímicos, inibidores de proteínas e enzimas antinutricionais (Bruce, 2015; Belete, 2018). Este padrão de defesa é altamente expresso em plantas da família Solanaceae, como tomateiro (*Solanum lycopersicum* L.), beringela (*S. melongena* L.), batata (*S. tuberosum* L.) e tabaco (*Nicotiana tabacum* L.), que são as hortaliças bastante afetadas pelo ataque de artrópodes-pragas e são ricas em constituintes químicos de defesa (Chowański et al. 2016; Mitchell et al, 2016).

O tomateiro possui diversos constituintes químicos contra o ataque de pragas (Lima et al., 2016; Oliveira et al., 2018;). Dentre os grupos de compostos, têm-se os aleloquímicos como os acilaçúcares (ésteres alifáticos de sacarose e glicose), zingibereno e 2-tridecanona (terpenos), p-cimeno (monoterpeno), cumarina (fenilpropanoide) e α-tomatina (glicoalcaloide), que podem ser tóxicos ou repelentes a artrópodes (Koh et al., 2013; Neiva et al., 2013; Schilmiller et, 2016; Silva et al., 2017; Belete, 2018; Chanthini et al., 2019; Lee et al., 2019). Os acilaçúcares, zingibero e 2-tridecanona podem acarretar repelência, deterrência, morte e redução da oviposição da traça-do-tomateiro (*Tuta absoluta*) (Meyrick, 1917) (Lepidoptera: Gelechiidae) (Oliveira et al., 2012; Biondi et al., 2018; Dias et al., 2019). O p-cimeno pode causar morte em adultos de *Sitophilus oryzae* L. (Coleoptera: Curculionidae), *Stegobium paniceum* L. (Coleoptera: Anobiidae), *Tribolium castaneum* (Herbest, 1797) (Coleoptera: Tenebrionidae) e *Callosobruchus analis* (Fabricius, 1781) (Coleoptera: Bruchidae) (Brari e Thaku, 2015). A cumarina tem ação deterrente, repelente e ação letal sobre adultos de *Drosophila melanogaster* (Meigen, 1830) (Diptera: Drosophilidae) (Poudel e Lee, 2016). A α-tomatina afeta o desenvolvimento e a reprodução, causando anomalias no tamanho do corpo, má formação das asas e abdômen de *D. melanogaster* (Ventrella et al., 2016) e mortalidade dos adultos de *T. castaneum* e *S. oryzae* (Nenaah, 2011).

Apesar dos tomateiros serem ricos em constituintes químicos de defesa, a domesticação desta cultura alterou as interações tritróficas entre planta, insetos e seus inimigos naturais. Essa domesticação afetou a morfologia, o conteúdo nutricional, o °brix e a produtividade do tomateiro, aumentando a suscetibilidade das plantas às pragas e fitopatógenos (Barrios-Masias e Jackson, 2014; Fentik, 2017). Diversos estudos tem mostrado aumento de suscetibilidade de tomateiros a tripes (*Frankliniella schultzei*) (Trybom, 1910) (Thysanoptera: Thripidae), broca-pequena-do-fruto (*Neoleucinodes elegantalis*) (Guenée, 1854) (Lepidoptera: Pyralidae), mosca-branca (*Bemisia tabaci*) (Gennée, 1889) (Hemiptera: Aleyrodidae), mosca-minadora (*Liriomyza huidobrensis)* (Blanchard,1926) (Diptera: Agromyzidae) e a traça-do-tomateiro (*T. absoluta*) (Desneux et al., 2011; Díaz-Montilla et al., 2013; Rotenberg et al., 2015; Stephenson et al., 2020;).

Dentre as pragas do tomateiro a traça tem causado danos em todos os continentes (Guillemaud et al., 2015; Mansour et al., 2018; Han et al., 2019; Santana et al., 2019). Esta praga é oligófaga, alimenta-se principalmente de beringela (*S. melongena* L.), batata (*S. tuberosum* L.), tabaco (*N. tabacum* L.) e tomate (*S. lycopersicum*) (Desneux et al., 2010; Biondi et al., 2018). Os prejuízos causados por esta praga estão relacionados à redução de produção, custos de controle e restrições comerciais a países infestados (Han et al., 2019). Esta praga é extremamente agressiva, sendo necessárias apenas cinco lagartas por planta para causar perdas econômicas de US$ 2060,25/ha, e o custo médio com aplicação de inseticida de US$ 639,13/ha para reduzir a população abaixo do nível de dano econômico (Shiberu e Getu, 2018).

Tuta absoluta é holometábola, com ovos elípticos, lagartas de cor amarelo-claro, com pupa de formato cilíndrico e os adultos são micromariposas de cor cinza (Desneux et al., 2010; Biondi et al., 2018). Esta praga se protege no dossel das plantas e o principal método de controle é o químico, que muitas das vezes apresenta falhas (Biondi et al., 2018). O controle biológico pode ser utilizado, no entanto, a disponibilidade de inimigos naturais comercializados nem sempre atendem à demanda das grandes áreas (Van Lenteren, 2012). Como alternativa a estes métodos de controle, o melhoramento genético apresenta uma excelente alternativa, pois pode reduzir a pressão de seleção dos inseticidas, aumentar a eficácia de controle da praga e reduzir custos (Biondi et al., 2018). Para o melhoramento genético ser viável, é essencial que se obtenha fontes de variabilidade genética nos tomateiros em bancos de germoplasmas (FAO, 2015). Os bancos de germoplasma são unidades para a conservação e manutenção da biodiversidade genética e são pouco utilizados e conhecidos quanto a sua riqueza genética (Machado et al. 2016).

A Universidade Federal de Viçosa possui um banco de germoplasma de hortaliças (BGH-UFV) com fontes de tomateiros resistentes à diversas pragas (Fernandes et al., 2012). Pode-se determinar a heterose e a heterobetiose dos acessos de tomateiro do BGH-UFV. A heterose ou vigor híbrido é um termo utilizado para a superioridade do híbrido em relação a média dos genitores (Lippman e Zamir, 2007), a heterobeltiose está relacionada com a superioridade do híbrido em relação à média do melhor genitor (Graça et al., 2015). A heterose é muito explorada em tomateiros para várias características como produtividade, tamanho dos frutos, frutos por planta, °brix, flores, número de lóculos por fruto e resistência a bactérias, vírus e nematoides (Ahmad et al., 2011; Singh e Asati, 2011; Farzane et al.; 2012; Jiang et al., 2013; Yadav et al., 2013; Kaushik et al., 2015; Kumar et al., 2015). Todavia poucos estudos sobre a heterose e heterobeltiose são conhecidos para resistência de plantas a insetos, com isso estudos relacionados a resistência do tomateiro a pragas como *T. absoluta* são necessários.

Considerando que o banco de germoplasma da UFV possui fonte de genes de resistência, compostos químicos de defesa e pouco se sabe sobre as características genéticas da resistência. Os objetivos foram estudar a resistência, o vigor híbrido (heterose e heterobeltiose) dos acessos de tomateiros cruzados com a variedade comercial 'Santa Clara' e a toxicidade dos principais constituintes químicos que estas plantas possuem a *T. absoluta*.

2. Material e métodos

2.1. Obtenção das plantas

O experimento foi conduzido em casa-de-vegetação e no laboratório do Grupo de Pesquisa em Horticultura (GPH) na Universidade Federal de Viçosa, *Campus* Rio Paranaíba (UFV-CRP). Para tanto foram utilizados sementes do acesso BGH985 do Banco de Germoplasma de Hortaliças da Universidade Federal de Viçosa – BGH-UFV, que é resistente a *B. tabaci* biótipo B (Fernandes et al., 2012), os acessos resistentes a traça-do-tomateiro PI127826, PI134417 (Maluf et al., 1997; Maluf et al., 2010) e suscetível 'Santa Clara' (SC) a *T. absoluta*.

Foram semeadas três sementes por célula em bandeja de isopor de 128 células, contendo substrato comercial Maxfertil®. Aos 30 dias após a semeadura, as mudas de tomate foram transplantadas para vasos de 8 L contendo solo Latossolo vermelho-amarelo, com 0,13 g de calcário dolomítico de poder relativo de neutralização total (PRNT) de 85%. As plantas foram conduzidas com uma haste e tutoradas verticalmente

com bambu, exceto PI134417, PI127826, SC x PI134417 e SC x PI127826 que não foram tutorados. A irrigação foi feita diariamente, e a fertilização foi realizada com 3,14 g de NPK 4-14-8 por vaso, em duas aplicações (1ª – transplantio e 30 dias após). Os demais tratos culturais como capinas manual e desbrota dos tomateiros foram realizadas segundo Almeida et al. (2017).

2.2. Obtenção dos insetos

A população de *T. absoluta* foi iniciada a partir de lagartas, sem definição do instar, coletadas junto com folhas de tomateiro 'Santini' em fase reprodutiva, localizadas em Rio Paranaíba, MG, Brasil (19°14'45,7" S 46°11'02,6" O). As coletas foram feitas no mês de setembro de 2019 e a criação foi realizada no laboratório do Grupo de Pesquisa em Hortaliças da UFV-CRP.

Para iniciar a criação, folhas de tomateiro da cultivar 'Débora', foram cortadas e tiveram seu pecíolo imersos em água no interior de frascos de 50 mL, no gargalo dos frascos foi inserido algodão hidrofílico para evitar perdas evaporativas de água, mantendo a folha túrgida por mais tempo (7 dias). As lagartas coletadas foram liberadas sobre folhas de tomateiro e os fracos contendo as folhas foram colocados em gaiolas de 50 x 50 x 50 cm (Lab Creation®), e a cada dois dias folhas novas foram acrescentadas para alimentação das lagartas até formação das pupas. Em seguida as folhas secas contendo pupas foram coletadas, transferidas e armazenadas em gaiola de pupas até a eclosão. Após a eclosão os adultos foram transferidos para a gaiola de oviposição contendo frascos de 50 mL com água destilada com folhas de tomateiro da variedade 'Santa Clara' para oviposição de *T. absoluta* (Miranda et al, 1998). As mariposas foram alimentadas com solução de mel a 10% embebidas em algodão hidrofílico presos na parte superior da gaiola por um alfinete. Após 24 h esses frascos com folhas foram transferidos para gaiola de ovos até a emergência de novas lagartas.

2.3. Cruzamento entre os genitores

O genitor feminino utilizado nos cruzamentos foi a variedade suscetível 'Santa Clara' (SC) e os genitores masculinos resistentes foram os acessos PI127826, PI134417 e BGH985. Com o cruzamento entre o genitor feminino e os genitores masculinos foram obtidas as gerações F_1: SC x PI127826, SC x PI134417 e SC x BGH985. Para obtenção da geração F_1 foi realizado cruzamentos entre a variedade 'SC e os acessos PI127826,

PI134417 e BGH985 com emasculação e polinização manual seguindo método de Georgiev (1991) (Figura 1).

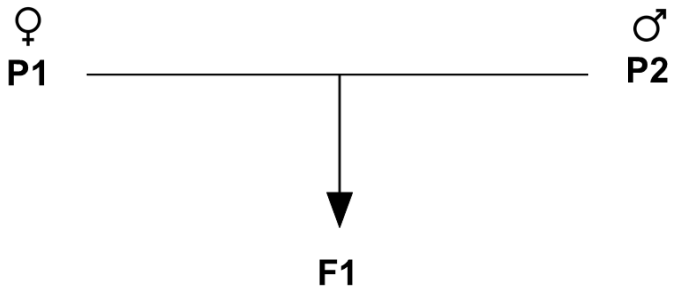

Figura 1. Esquema de cruzamentos, em que: P1= 'Santa Clara', P2= PI127826, PI134417 e BGH985, F1= SC x PI127826, SC x PI134417 e SC x BGH985.

2.4. Bionsaio de antixenose

O bioensaio de antixenose foi realizado aos 15 dias após o transplantio da cultivar 'Santa Clara' e dos acessos PI127826, PI134417, BGH985 e dos cruzamentos SC x PI127826, SC x PI134417 e SC x BGH985. Uma folha expandida do terço superior de cada tratamento foi colocada em uma gaiola de 50 x 50 x 50 cm e em seguida foi liberado, em cada gaiola, 70 adultos da traça-do-tomateiro. O delineamento experimental foi em blocos casualizados com quatro repetições. A contagem do número de ovos foi feita 24 e 48 horas após a liberação dos adultos de *T. absoluta* na gaiola. Em seguida, foi calculado o índice de não-preferência para oviposição (INPO) de *T. absoluta* para cada tratamento proposto por Fenemore (1980) (Fórmula 1).

$$INPO = \frac{A - B}{A + B} \times 100 \qquad \text{Fórmula (1)}$$

Em que, A= número de ovos nos tratamentos 'Santa Clara', BGH985, SC x BGH985, PI127826, SC x PI127826, PI134417 e SC x PI134417; B= número de ovos no tratamento controle 'Santa Clara'. Valores positivos significam que os tratamentos são estimulantes e valores negativos significam que são deterrentes ou pouco estimulantes para a oviposição de *T. absoluta*. O INPO varia de +100 à -100.

2.5. Bioensaio de antibiose

No bioensaio de antibiose foram liberadas cinco lagartas de segundo instar de *T. absoluta* em três folíolos dos tratamentos 'Santa Clara', PI127826, PI134417, BGH985,

SC x PI127826, SC x PI134417 e SC x BGH985. Em seguida, os folíolos foram acomodados em placa de Petri (dimensões, 150 x 15 mm) com algodão umedecido com água destilada. Os folíolos foram substituídos por folíolos novos a cada dois dias e o delineamento foi inteiramente casualizado com quatro repetições. As características avaliadas foram a percentagem de mortalidade de lagartas, peso da pupa, percentagem de mortalidade de pupa e razão sexual (Fórmula 2).

$$RS = \frac{NF}{NF + NM} \qquad \text{Fórmula (2)}$$

Em que, RS= razão sexual; NF= número de fêmeas e NM= número de machos.

As avaliações foram diárias até completar o ciclo da *T. absoluta*, sendo realizada a contagem do número de lagartas por folha e ao mudar para fase de pupa foi realizado a sexagem e pesagem das pupas (Genç, 2016). Em seguida as pupas, devidamente identificadas, foram acondicionadas em tubos de ensaio para avaliar a taxa de emergência de adultos.

2.6. Cálculo da heterose, heterobeltiose e diversidade genética

Os dados médios do número de ovos (ovos/folha), tempo de vida de lagarta a adulto (dias) e mortalidade das lagartas (%) de *T. absoluta* foram utilizados para determinar a heterose (Fórmula 3) e heterobeltiose (Fórmula 4) para cada híbrido (Cruz, 2005).

$$H\,(\%) = \frac{100h}{MP} \qquad \text{Fórmula (3)}$$

Em que H= heterose; h= F_1 – MP (F_1= média do número de ovos (ovos/folha), tempo de vida de lagarta a adultos (dias) e mortalidade das lagartas (%) de *T. absoluta* da primeira geração híbrida); MP= média do número de ovos (ovos/folha), tempo de vida de lagarta a adultos (dias) e mortalidade das lagartas (%) de *T. absoluta* dos pais dada pela fórmula (P1 + P2)/2. A heterose manifesta-se quando a média fenotípica estimada no híbrido é maior (heterose positiva) ou menor (heterose negativa) do que a média dos genitores. A escolha de qual melhor heterose (positiva ou negativa) depende da variável avaliada.

$$Hb\,(\%) = \frac{(F1 - BP)}{BP} \times 100 \qquad \text{Fórmula (4)}$$

Em que Hb= heterobeltiose; F_1= média do número de ovos (ovos/folha), tempo de vida de lagarta a adultos (dias) e mortalidade das lagartas (%) de *T. absoluta* da primeira

geração híbrida; BP= média do número de ovos (ovos/folha), tempo de vida de lagarta a adultos (dias) e mortalidade das lagartas (%) de *T. absoluta* do melhor pai.

Para a estimativa da diversidade genética entre os tomateiros foi utilizado número de ovos (ovos/folha), média da número de ovos (ovos/folha), tempo de vida de lagarta a adulto (dias) e mortalidade das lagartas (%) de *T. absoluta* e foi adotada como medida de dissimilaridade a distância quadrada generalizada de Mahalanobis (D^2). A partir da distância quadrada generalizada de Mahalanobis, foi feita análise de agrupamento dos acessos pelo método de ligação média entre grupos não ponderados, para evitar a dissimilaridade de valores extremos entre os genótipos (UPGMA). O UPGMA utiliza médias aritméticas das medidas de dissimilaridade, a obtenção do dendrograma é estabelecido pelos acessos de tomateiro de menor dissimilaridade.

2.7. Toxicidade dos constituintes químicos

Neste bioensaio foi utilizado constituintes químicos comerciais. Primeiramente, foi determinado a toxicidade dos constituintes químicos 2-tridecanona, p-cimeno, α-tomatina e cumarina, que já foram detectados nestes tomateiros (Koh et al., 2013; Chanthini et al., 2019; Lee et al., 2019). O bioensaio de toxicidade relativa dos constituintes químicos a *T. absoluta* foi utilizado para determinar as concentrações letais 50% (CL_{50}), 80% (CL_{80}) e 90% (CL_{90}). As concentrações foram definidas de forma a obter mortalidades entre 5 e 95%. Um teste pré-elimitar foi realizado para determinar o alcance da curva.

Inicialmente, foram preparadas soluções estoque para cada constituinte químico. Amostras de 1 g de 2-tridecanona, 1 g de p-cimeno, 0,023 g de α-tomatina e 0,5 g de cumarina foram solubilizados separadamente em quatro provetas com 10 mL de acetona. As concentrações obtidas foram de 100 µg μL^{-1} de 2-tridecanona e p-cimeno, 2,3 µg μL^{-1} de α-tomatina e 50 µg μL^{-1} de cumarina. Em seguida foram feitas diluições seriadas em acetona para obter oito concentrações. Em seguida, 0,2 µL de cada constituinte foram aplicados sobre o dorso de 10 lagartas de primeiro e terceiro instar. Em seguida, as lagartas foram liberadas sobre um folíolo de tomateiro ‘Santa Clara’ e acondicionado em placa de Petri (dimensões, 150 x 15 mm) forradas com algodão hidrofílico umedecido. O delineamento experimental foi inteiramente casualizado com quatro repetições.

.

O número de lagartas mortas de *T. absoluta* foi avaliado com 96 h após a aplicação dos compostos, usando um microscópio estereoscópico (Olympus), com aumento de 40 vezes.

2.8. Análise estatística

Os dados dos bioensaios de antixenose e antibiose foram submetidos aos testes de pressupostos da normalidade dos erros e homogeneidade das variâncias, e se atendidos, realizou-se Anova e o teste de agrupamento de Scott-Knott a $p<0,05$, se não atendido foram submetidos ao teste não paramétrico de Kruskal-Wallis. Para a análise estatística do índice de não-preferência para oviposição foi utilizado o Intervalo de Confiança (IC) a 95%. Para a análise de sobrevivência realizou-se o teste de Kaplan & Meier para confecção das curvas e o teste log-rank para verificar diferenças entre as curvas usando o PROC Life test (SAS Institute, 2012).

Para calcular a significância da heterose e heterobeltiose as médias foram analisadas utilizando o teste t. Foi estimado a dissimilaridade genética pela distância generalizada de Mahalanobis. Após a obtenção da matriz de dissimilaridade foi realizado o agrupamento pelo método hierárquico da ligação média entre grupo (UPGMA). Foi utilizado o programa GENES (Cruz, 2006).

Os dados de mortalidade das lagartas com 96 h após a exposição foram corrigidos pela fórmula de Abbott (1925) e submetidos à análise de probit (Finney, 1971) (PROC PROBIT; Instituto SAS, SAS, Cary, NC (SAS Institute, 2012). Para verificar qual o constituinte mais tóxico a *T. absoluta* calculou-se a razão de toxicidade (RT_{50}), dividindo-se a maior concentração letal que mata 50% da população (CL_{50}) do constituinte químico pela menor CL_{50}. A significância foi determinada pela estimativa dos intervalos de confiança a 95% das RTs_{50} e foram identificadas como significativas se não incluindo o valor 1 (Robertson et al. 2007).

3. Resultados

3.1. Antixenose

Diferenças significativas na repelência dos diferentes tratamentos de tomateiro a *T. absoluta* foram observadas com 24 h ($F_{6;21}= 2,96$; $p=0,03$) e 48 h ($F_{6;21}= 3,14$; $p=0,024$) após a liberação dos adultos (LA) nas gaiolas com as folhas de tomateiro (Figura 2). O número de ovos/folha de tomateiro no tratamento PI134417 foi menor em comparação

com o controle ‘Santa Clara’ em 24 e 48 h, a média foi de 8 e 16 após a LA, respectivamente. Por outro lado, os tratamentos BGH985 e SC x PI134417 foram mais sensíveis que ‘Santa Clara’ nos bioensaios de 24 e 48 h, com médias de 32 ovos/folha e 63 ovos/folha, respectivamente (Figura 2).

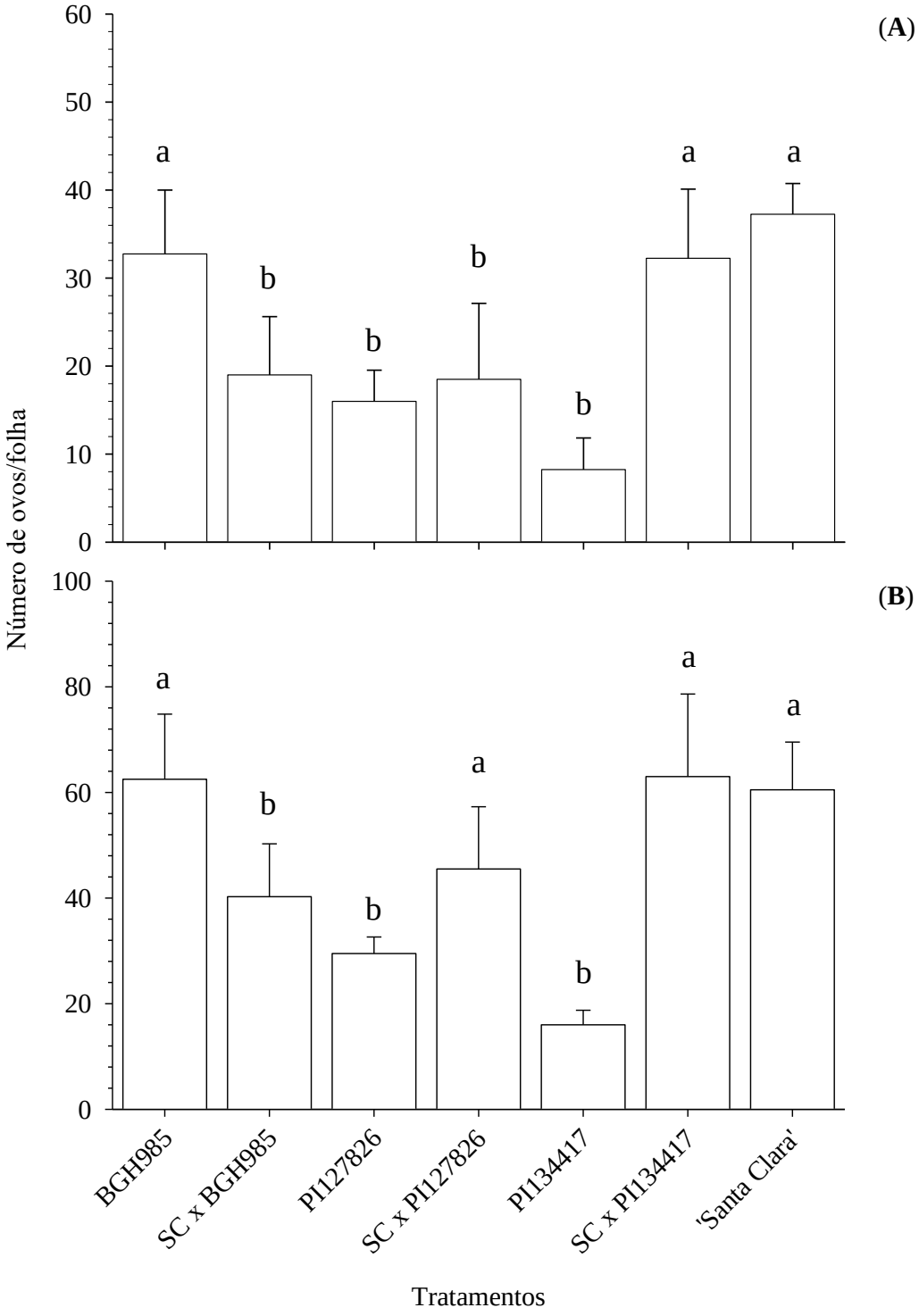

Figura 2. Média ± erro padrão do número de ovos de *T. absoluta*/folha em acessos de tomateiro e cruzamentos com ‘Santa Clara’ (SC) com 24 (A) e 48 h (B) após a liberação dos adultos. Médias seguidas pela mesma letra minúscula sobre a barra não diferem estatisticamente entre si pelo teste de Scott-Knott ($p<0,05$).

O tratamento PI134417 apresentou a maior deterrência para oviposição em 24 h (INP= -63,74) e 48 h (INP= -58,17) após a liberação dos adultos de *T. absoluta* (Figura 3A). Os tratamentos PI127826, SC x PI127826 e SC x BGH985 proporcionaram níveis intermediários de deterrência para oviposição em ambos os tempos. Entretanto BGH985 e SC x PI134417 apresentaram níveis de deterrência próximas a zero assemelhando-se ao controle 'Santa Clara' no bioensaio de 24 e 48 h (Figura 3).

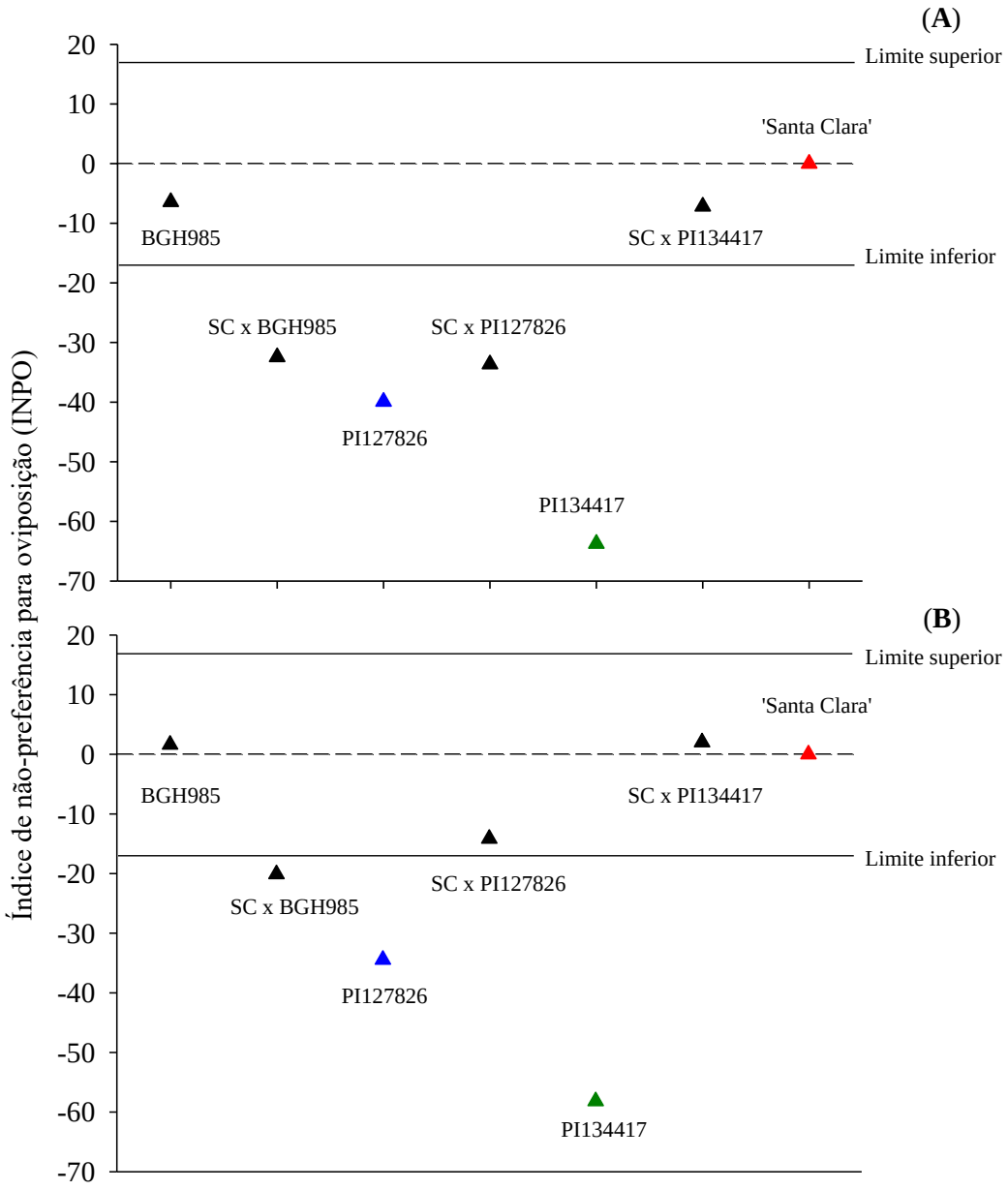

Figura 3. Índice de não-preferência para oviposição (INPO) nos tratamentos BGH985, SC x BGH985, PI127826, SC x PI127826, PI134417, SC x PI134417 e 'Santa Clara' (SC) com 24h (A) e 48h (B) após a liberação de adultos de *T absoluta*. Linha tracejada no interior da figura significa o controle 'Santa Clara', e a linha contínua o limite superior e inferior do intervalo de confiança a 95%.

3.2. Antibiose

Não houve diferença estatística para razão sexual, massa (mg) e mortalidade de pupas (Kruskal-Wallis, p> 0,05). Entretanto, foi observada diferença significativa para a taxa de mortalidade das lagartas de *T. absoluta* para todos os tratamentos ($F_{6;21}$= 7,29; p=0,01). Os tratamentos BGH985 e PI134417 demonstraram as maiores taxas de mortalidade de lagartas (85%) e PI127826 a menor taxa (55%) (Figura 4).

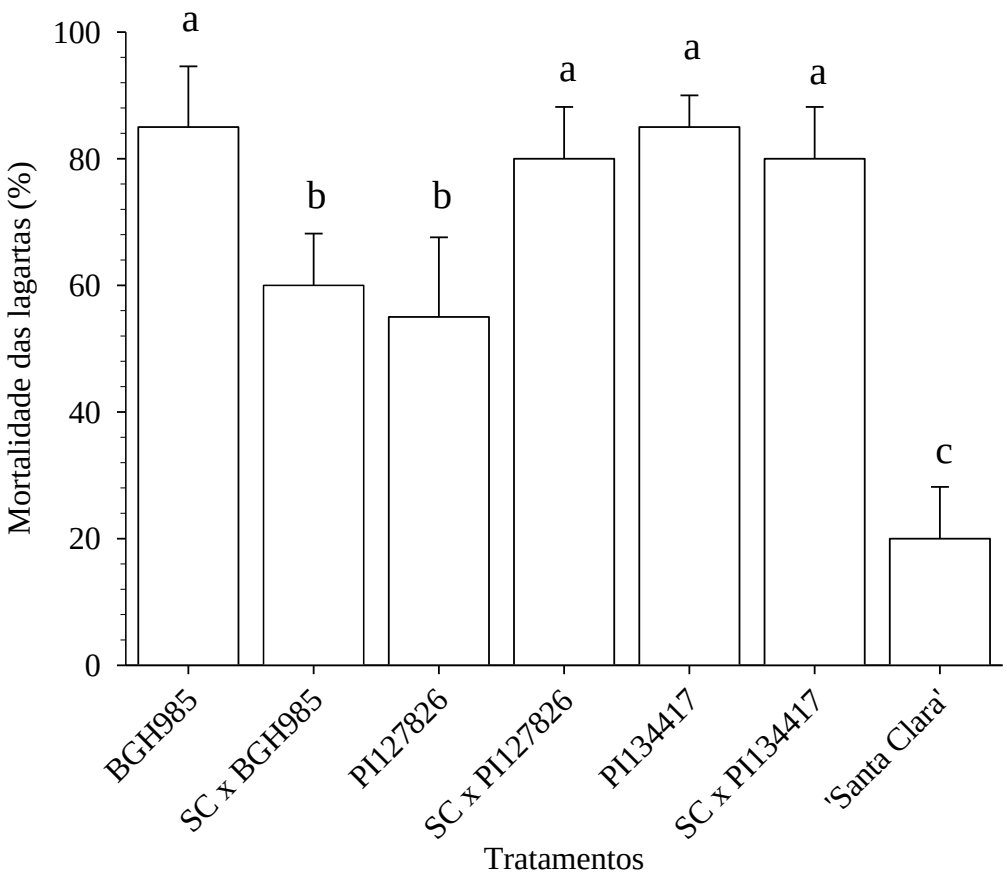

Figura 4. Média ± erro padrão da mortalidade corrigida das lagartas de *T. absoluta* em acessos de tomateiro e cruzamentos com 'Santa Clara' (SC). Barras seguidas pela mesma letra minúscula não diferente estatisticamente entre si pelo teste de Scott-Knott (p<0,05).

No teste de consumo de folíolos de tomateiros, as curvas de sobrevivência foram significativas (Log-rank, p<0,05) (Figura 5A). A taxa de sobrevivência de *T. absoluta* foi de 10% aos 24 dias de consumo de folíolos nos tratamentos PI134417 e PI134417 x 'Santa Clara', em comparação com o controle 'Santa Clara' houve redução na sobrevivência no mesmo período. Para os tratamentos BGH985 e PI127826 x 'Santa Clara' a taxa de sobrevivência de *T. absoluta* em 24 dias foi de 15%. Em comparação com o controle 'Santa Clara' a redução na proporção de sobreviventes foi de 78,6% para o mesmo

período. Os tratamentos BGH985 x ‘Santa Clara’ e PI127826 apresentaram as maiores taxas de sobrevivência em comparação com os outros tratamentos, que foram de 30 e 40% respectivamente. Em relação ao controle ‘Santa Clara’ a redução foi de 57,1 e 42,9% respectivamente, para o mesmo período (Figura 5A).

Em relação ao número de dias de sobrevivência não houve diferença estatística entre os tratamentos (Kaplan-Meier, p<0,05) (Figura 5B). Foi observado que a proporção de sobrevivência do PI134417 foi menor em relação a ‘Santa Clara’, BGH985, PI127826, SC x PI134417, SC x BGH985 e SC x PI127826. Ao consumir o acesso PI134417 o ciclo de vida de *T. absoluta* completou-se aos 24 dias, e nos 11 primeiros dias a proporção de sobrevivente foi de 20%, demonstrando mortalidade de 80% nesse período (Figura 5).

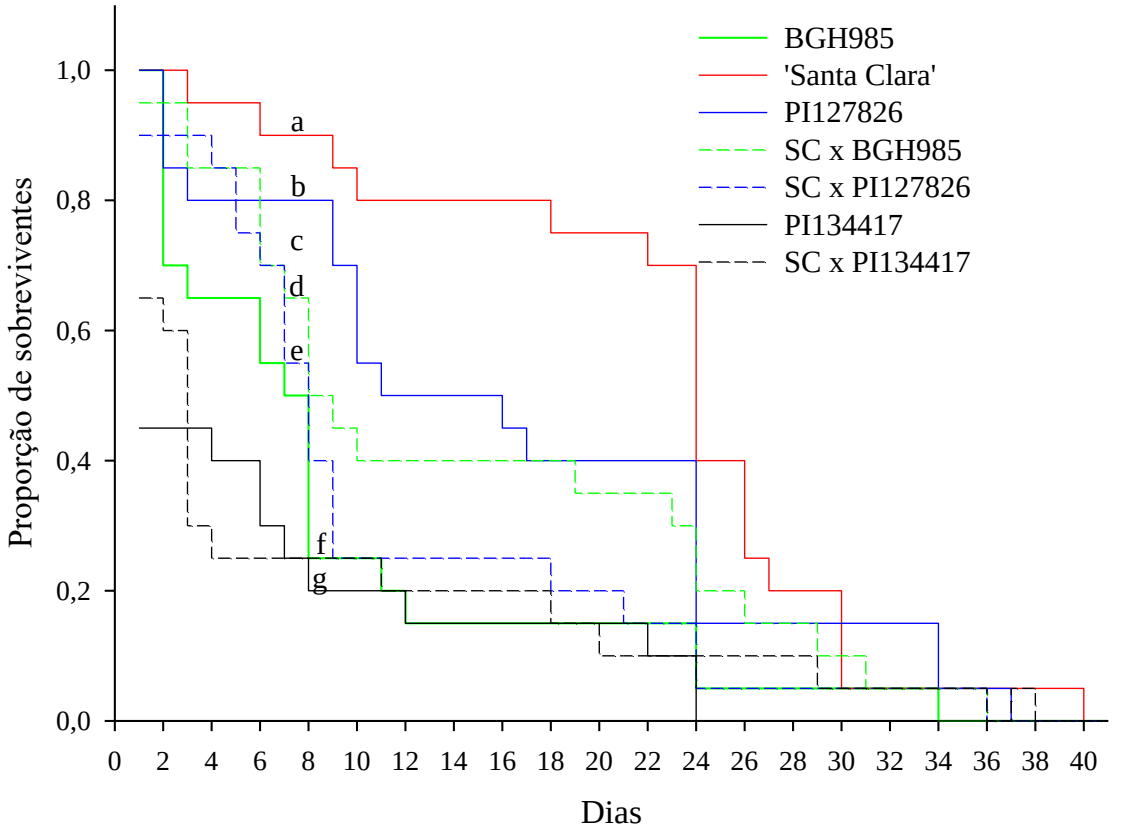

Figura 5. Curvas de sobrevivência de *T. absoluta* alimentadas de acessos de tomateiro e cruzamentos com ‘Santa Clara’, estimadas pelo método de Kaplan-Meier. As letras diferentes na curva não diferenciam entre si comparado pelo teste de log-rank (p<0.05).

3.3. Heterose e heterobeltiose

Os valores para número de ovos (ovos/folha) ($F_{6;18}$= 3,39; p<0,05), mortalidade de lagartas (%) ($F_{6;21}$=10,61; p<0,01) e tempo de vida (dias) ($F_{6;21}$=10,61; p<0,01) de *T. absoluta* foram significativos. A heterose variou de -34,55 a 64,71 para número de ovos, 14,29 a 113,33 para mortalidade de lagartas e 8,86 a 46,17 para tempo de vida (Tabela

1). A heterobeltiose variou de -35,60 a 293,75 para oviposição, -38,46 a 50 para mortalidade de lagartas e -33,14 a 53,27 para sobrevivência (Tabela 1).

Tabela 1. Estimativa e significância da heterose e heterobeltiose para as variáveis número de ovos/folha, mortalidade de lagartas (%) e tempo de vida (dias) de lagarta à adulto de *T. absoluta* em cruzamentos da variedade suscetível 'Santa Clara' (SC) com os genitores resistentes PI127826, PI134417 e BGH985.

Heterose (%)[1]			
Tratamento	Número de ovos	Mortalidade de lagartas	Tempo de vida
SC x BGH985	-34,55^{ns}	14,29^{ns}	-8,86^{ns}
SC x PI127826	1,11^{ns}	113,3*	-43,37*
SC x PI134417	64,71*	58,32*	-46,17*
Heterobeltiose (%)[1]			
SC x BGH985	-35,60^{ns}	-38,46^{ns}	53,27^{ns}
SC x PI127826	54,24^{ns}	50,00^{ns}	-33,14^{ns}
SC x PI134417	293,88^{ns}	-7,69^{ns}	22,56^{ns}

[1]O teste t foi usado para comparar a média dos híbridos com a média dos pais na heterose e a média dos híbridos com a média do melhor pai na heterobeltiose; *Significativo ao teste t a $p< 0,05$; ^{ns}Não significativo ao teste t a $p< 0,05$.

3.4. Diversidade genética

Foi observado a formação de dois grupos de tomateiros e dois subgrupos para cada grupo (método de otimização de UPGMA). O primeiro grupo é composto por 'Santa Clara', BGH985 e PI134417. O segundo grupo é composto pelo SC x PI127826, SC x PI134417, SC x BGH985 e PI127826. Os tratamentos BGH985 e PI134417 são mais similares geneticamente. Os tratamentos 'Santa Clara' e PI127826 foram os que apresentaram a maior divergência genética (Figura 6).

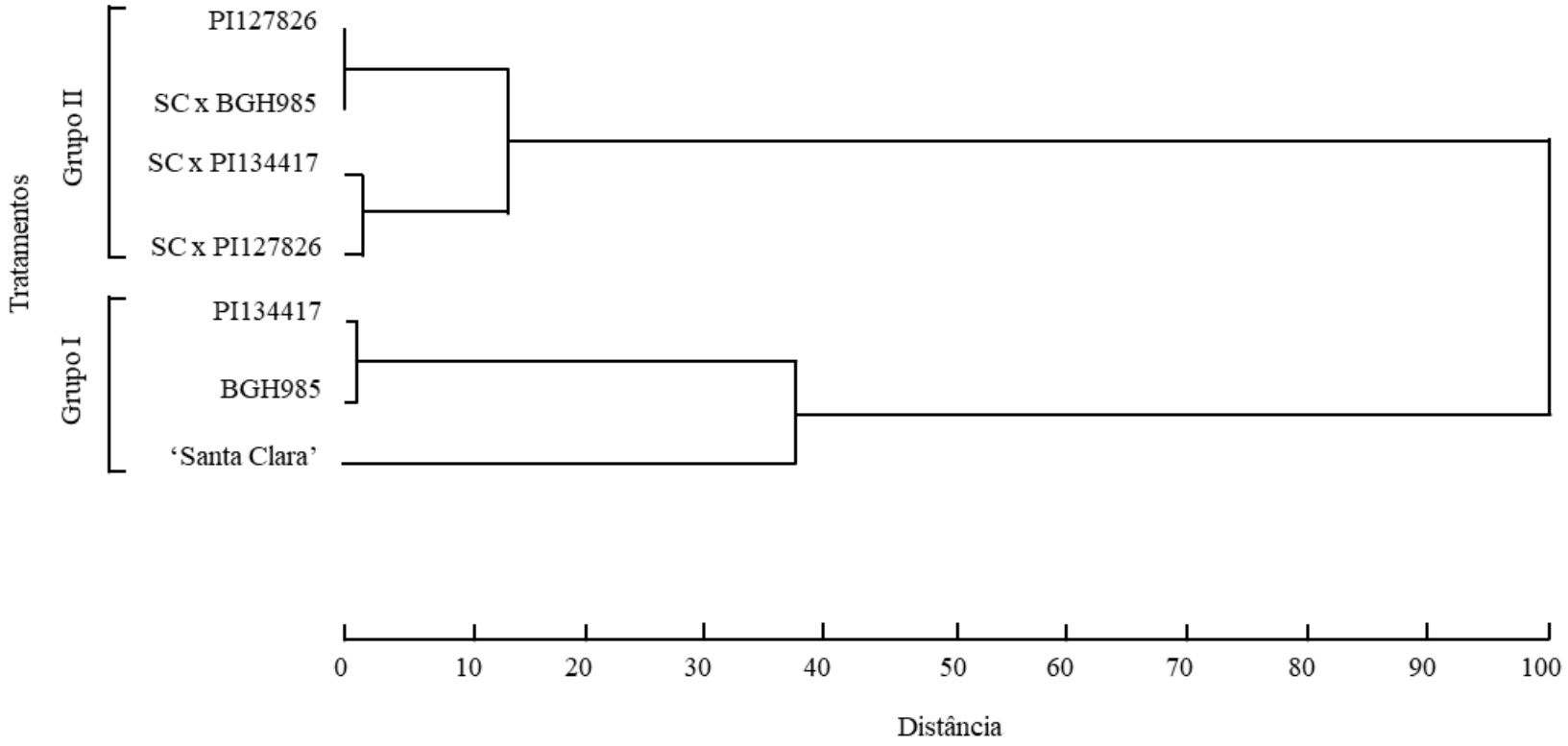

Figura 6. Dendrograma obtido com o método UPGMA a partir da distância generalizada de Mahalanobis (D^2) de 'Santa Clara', PI127826, BGH985 e seus cruzamentos.

3.5. Toxicidade relativa dos constituintes

As concentrações aplicadas sobre as lagartas de primeiro e terceiro instar de *T. absoluta* variaram de 92,3 a 174 µg inseto^{-1} para cumarina, 255 a 317 µg inseto^{-1} para p-cimeno, 4,9 a 11,9 µg inseto^{-1} para α-tomatina e 295 a 369 µg inseto^{-1} para tridecanona (Tabela 1). A CL_{50} no primeiro e terceiro instar variaram de 92,3 a 108 µg inseto^{-1} para cumarina, 255 a 271 µg inseto^{-1} para o p-cimeno, 4,9 a 6,8 µg inseto^{-1} para α-tomatina e 295 a 310 µg inseto^{-1} para tridecanona. A α-tomatina foi a mais tóxica a *T. absoluta* para lagartas de primeiro e segundo instar, seguida por cumarina, p-cimento e tridecanona (Tabela 2).

Tabela 2. Toxicidade relativa de compostos puros de origem do metabolismo secundário do tomateiro às lagartas de primeiro e terceiro instar de *T. absoluta* com 96 h após a exposição.

Composto	Concentrações letais (µg inseto^{-1}) (I.C.95%)			χ^2	g.l.	RT_{50}
	CL_{50}	CL_{80}	CL_{90}	(p>0.05)		(I.C.95%)
Primeiro instar						
Cumarina	92,3(89-96)	127(121-129)	157(150-161)	1,18(0,97)	6	19(17-23)*
p-cimeno	255(250-261)	263(251-270)	271(269-279)	6,75(0,33)	6	52(49-57)*
α-tomatina	4,9(4,5-5,6)	7,2(6,4-8,3)	9,5(8,7-10,1)	10,9(0,13)	6	1(0,5-1,9)
Tridecanona	295(281-302)	324(316-334)	347(330-356)	0,98(0,99)	6	60(55-67)*
Terceiro instar						
Cumarina	108(99-119)	138(133-147)	174(164-181)	2,35(0,86)	6	16(19-27)*
p-cimeno	271(261-284)	296(289-305)	317(311-328)	1,33(0,95)	6	40(49-61)*
α-tomatina	6,8(4,1-7,9)	9,7(2,8-16,7)	11,9(8,8-16,0)	1,79(0,92)	6	1(0,5-2,7)
Tridecanona	310(301-319)	322(319-331)	369(353-379)	2,11(0,94)	6	46(58-69)*

χ^2= qui-quadrado, g.l.= grau de liberdade (n-2), RT_{50}= Razão de toxicidade (Maior valor da CL_{50} /menor valor da CL_{50}), I.C.95%= intervalo de confiança a 95%. O símbolo de asterisco (*) sobre o valor da razão de toxicidade (RT_{50}) mostra diferença estatística entre o composto mais tóxico do menos tóxico às lagartas de primeiro e terceiro instar adaptado de Robertson et al. (2007).

4. Discussão

No presente estudo, menor preferência de oviposição foi observada entre adultos de *T. absoluta* para os acessos PI134417, PI127826 e SC x BGH985. A não preferência de oviposição pode estar associada a características morfológicas e químicas do tomateiro. Segundo Glas et al. (2012) os tricomas podem dificultar os movimentos dos insetos ou impedir que cheguem à superfície da folha, além de aprisionar em exsudatos pegajosos ou tóxicos produzidos por tricomas glandulares. De acordo com Neiva et al. (2013) a densidade dos tricomas glandulares tipo VI do PI134417 pode ser fator responsável pela redução do número de ovos de *B. tabaci*. Resultados semelhantes foram observados por Fernandes et al. (2012), na qual a presença de tricomas em acessos de BGH985 podem ser responsáveis pela menor preferência para alimentação, oviposição ou abrigo de *L. trifolii*. Adicionalmente, os tricomas podem armazenar constituintes químicos tóxicos ou deterrentes para artrópodes (tricomas glandulares) (Biondi, 2016). Em folhas de PI127826 os tricomas glandulares de tipos IV e VI armazenam 2-tridecanona e são encontrados em maior frequência em comparação com os tricomas não glandulares (2,788 tricomas/cm² tipo IV e 696 tricomas/cm² tipo VI) (Maluf et al. 2001). Na superfície abaxial e adaxial das folhas de PI134417 o tricoma glandular tipo IV armazena zingibereno e é o mais frequente, em média são encontrados 8,941 tricoma/cm² (Maluf et al., 2007). Entretanto, no controle 'Santa Clara' os tricomas não glandulares são mais frequentes, apresentando em média 360 tricomas/cm² (Oriani e Vendramim, 2010). A menor densidade e a maior frequência de tricomas não glandulares no 'Santa Clara' em comparação com PI127826 e PI134417 podem ser fatores que influenciaram a oviposição, alimentação e mortalidade de *T. absoluta* nos tratamentos.

O BGH985, PI134417, SC x PI134417 e SC x PI127826 quando consumido pelas lagartas de *T. absoluta* proporcionaram alta mortalidade (80 e 85%). A maior taxa de mortalidade pode estar associada a presença de composto do metabólito secundário da planta como 2-tridecanona, α-tomatina, cumarina e p-cimeno (Maluf et al., 1997; Koh et al., 2013; Chanthini et al., 2019; Lee et al., 2019). Mortalidades acima de 80% mostram que o composto se equivale a eficiência de controle de um inseticida para ser registrado no Ministério da Agricultura, Pecuária e do Abastecimento no Brasil (MAPA, 1995). Esta informação se torna importante, pois estes compostos podem vir a compor formulações de inseticidas para ser utilizado no manejo desta praga ou ainda ser incorporado nos cultivares de tomate. Além desses compostos, o zingibereno e os acilaçúcares podem estar relacionados com a resistência destes tomateiros a *T. absoluta* (Maluf et al., 2010). O

composto 2-tridecanona tem sido associado a maior taxa de toxicidade às lagartas de *T. absoluta* (Oliveira et al., 2012; Biondi et al., 2018). Neste estudo, observamos mortalidade de 85%, que corrobora com a mortalidade encontrada por Moreira et al. (2009) (90%) quando alimentadas com PI134417. Pode-se considerar que os tratamentos PI134417, PI127826, SC x PI134417 e SC x PI127826 apresentaram toxicidade para as lagartas. Além disso, o consumo de folhas pelas lagartas nos tratamentos BGH985, SC x BGH985, PI127826, SC x PI127826, PI134417 e SC x PI134417 pode afetar a sobrevivência desta praga. De acordo com Sridhar et al. (2019) os acessos de tomateiros silvestres resistentes *S. pennellii, S. arcanum* e *S. corneliomulleri* reduzem a sobrevivência, aumentando a duração da fase larval e a fase de pupa de *T. absoluta*. Resultado semelhante para a sobrevivência foi apresentado no nosso estudo, neste caso houve redução de dias para PI134417 em relação aos outros tratamentos, mas não foi observado aumento da fase larval ou de pupa.

O BGH985 foi mais preferido para oviposição de *T. absoluta* do que PI127826 e PI134417, não diferindo estatisticamente do controle 'Santa Clara', porém apresentou alta mortalidade das lagartas *T. absoluta*. Isso pode demonstrar que a categoria de resistência envolvida na oviposição e mortalidade de lagartas de *T. absoluta* desse tratamento podem ser diferentes. A preferência por oviposição pode ser afetada por compostos químicos, eles interferem em neurorreceptores ou neurotransmissores que afeta a transdução de sinal neural, pode inibir ação de enzimas ou funcionalidade de proteínas (Wink, 2018). Compostos químicos que afetam sistema nervoso e enzimático de insetos proporcionam alterações comportamentais e reduzem a performance reprodutiva e comportamental de insetos, além de poder causar mortalidade (Szendrei e Rodriguez-Saona, 2010).

Foi observado que os híbridos SC x PI127826 e SC x PI134417 apresentaram as maiores heteroses (-43,37 e 46,17%, respectivamente) para tempo de vida. O híbrido SC x PI127826 apresentou a maior heterose para mortalidade de lagartas (113,30%). O híbrido SC x BG985 apresentou a maior heterose (-34,55%) para número de ovos/folha. O híbrido SC x PI127826 apresentou a maior heterobeltiose (-33,14 %) para tempo de vida e para mortalidade de lagartas (50,00%) de *T. absoluta*. O híbrido SC x BGH985 apresentou a maior heterobeltiose (-35,60%) para o número de ovos/folha. A heterose e heterobeltiose negativa dos híbridos SC x PI127826, SC x PI134417 pode demostrar que houve redução do tempo de vida e do número de ovos/folha de *T. absoluta* nos híbridos em relação a média dos pais e do melhor pai. A heterose e heterobeltiose positiva do híbrido SC x PI134417 pode demonstrar que houve aumento na mortalidade de lagartas

de *T. absoluta* nos híbridos em relação a média dos pais e do melhor pai, respectivamente. Essa condição de heterose pode ocorrer pela complementação de alelos recessivos levemente deletérios presentes nos pais ou a heterozigosidade em loci individuais leva a um desempenho fenotipicamente superior em comparação à qualquer condição homozigótica (Schnable e Springer, 2013). Segundo Hallauer (1990) a heterose permite a identificação de populações geneticamente divergentes, e essas populações podem ser a base para o desenvolvimento de linhagens contrastantes que podem ser utilizadas em cruzamentos híbridos. Para compreensão da heterose dos híbridos SC x BGH985, SC x PI127826 e SC x PI134417 estudos posteriores são necessários, mas os resultados desse estudo podem demonstrar que os híbridos têm potencial de serem utilizados em programas de melhoramento genético para resistência a *T. absoluta*.

Os híbridos SC x PI127826, SC x PI134417, SC x BGH985 foram agrupados no grupo dois, eles se diferenciaram do primeiro grupo por apresentaram maior mortalidade de lagartas e menor sobrevivência de *T. absoluta*. Esses resultados podem demonstrar que pode haver divergência genética entre os tratamentos. Segundo Oliboni et al. (2012) a divergência genética é uma das caraterísticas que permite identificação de cruzamentos com maior probabilidade de sucesso para heterose. De acordo com Araújo et al. (2016), a distância quadrada generalizada de Mahalanobis ajuda na identificação de divergência genética entre genótipos e consequentemente na seleção de bons genitores. Conhecer bons genitores é importante em um programa de melhoramento genético para tomada de decisões (Maciel et al. 2018). Segundo Figueiredo et al. (2017) a identificação da divergência genética possibilitou que eles pudessem selecionar os melhores híbridos que seriam utilizados na formação de linhagens contrastantes.

Dentre os constituintes químicos a α-tomatina foi o composto mais tóxico para lagartas de *T. absoluta*, seguido da cumarina, p-cimeno e tridecanona. De acordo com Nenaah (2014) a toxicidade desses compostos pode estar relacionada com o estádio de desenvolvimento do artrópode. Entretanto, nesse estudo não foi observada variação na toxicidade dos compostos para lagartas de primeiro e terceiro instar de *T. absoluta*. A α-tomatina tem ação na membrana plasmática das células, ela se liga aos esteróis presente na membrana plasmática e altera sua biossíntese e metabolismo (Chowański et al. 2016). O p-cimeno tem ação sobre as mitocôndrias, atuando no sistema oxidativo-fosforilativo, alterando a capacidade de síntese de ATP causando morte dos insetos (Custódio et al. 2011). Segundo Pavela (2014) a concentração de p-cimeno de 300 µg inseto^{-1} matou 100% das lagartas de terceiro instar de *S. littoralis* (Boisduval, 1833) (Lepidoptera: Noctuidae), a CL_{50} foi de 52 µg inseto^{-1}. Os resultados apresentados pela α-tomatina

cumarina, p-cimento e tridecanona demonstram o potencial desses compostos no controle de *T. absoluta*, e tomateiros que apresentam esses compostos em abundância podem ser utilizados em programas de melhoramento vegetal.

5. Conclusão

O tratamento PI134417 foi resistente a *T. absoluta*. A heterose pode ser explorada nos híbridos SC x PI127826, SC x PI134417 e SC x BGH985 para resistência a *T. absoluta* em programa de melhoramento vegetal. Houve diversidade genética entre os tratamentos, e o 'Santa Clara' e PI127826 foram os que apresentaram a maior divergência genética. A α-tomatina foi o constituinte químico mais tóxico para as lagartas de *T. absoluta*.

6. Referência bibliográfica

ABBOTT, W. S. A method of computing the effectiveness of an insecticide. **Journal of Economic Entomoly**, v. 18, n. 2, p. 265-267, 1925.

AHMAD, S.; QUAMRUZZAMAN, A. K. M.; ISLAM, M. R. Estimate of heterosis in tomato (*Solanum lycopersicum* L.). **Bangladesh Journal of Agricultural Research**, v. 36, n. 3, p. 521-527, 2011.

ALMEIDA, V. S.; DELAZARI, F. T.; NICK, C.; ARAÚJO, W. L.; SILVA, D. J. H. Optimizing yields in tomato cultivation: maximizing tomato plant use of resources Universidade Federal de Viçosa, Brazil. In: **Achieving sustainable cultivation of tomatoes**. Burleigh Dodds Science Publishing, 2017. p. 45-62.

ARAÚJO, J. C.; TELHADO, S. F.; SAKAI, R. H.; LEDO, C. A.; MELO, P. C. Univariate and multivariate procedures for agronomic evaluation of organically grown tomato cultivars. **Horticultura Brasileira**, v. 34, n. 3, p. 374-380, 2016.

BARRIOS-MASIAS, F. H.; JACKSON, L. E. California processing tomatoes: morphological, physiological and phenological traits associated with crop improvement during the last 80 years. **European Journal of Agronomy**, v. 53, p. 45-55, 2014.

BELETE, T. Defense mechanisms of plants to insect pests: From morphological to biochemical approach. **Trends Technical Scientific Research**, v. 2, p. 555584, 2018.

BIONDI, A.; GUEDES, R. N. C.; WAN, F. H.; DESNEUX, N. Ecology, worldwide spread, and management of the invasive South American tomato pinworm, *Tuta absoluta*: past, present, and future. **Annual Review of Entomology**, v. 63, p. 239-258, 2018.

BRARI, J.; THAKUR, D. R. Fumigant toxicity and cytotoxicity evaluation of monoterpenes against four stored products pests. **International Journal of Development Research**, v. 5, p. 5661-5667, 2015.

BRUCE, T. J. A. Interplay between insects and plants: dynamic and complex interactions that have coevolved over millions of years but act in milliseconds. **Journal of Experimental Botany**, v. 66, n. 2, p. 455-465, 2015.

CHANTHINI, K. M. P.; STANLEY-RAJA, V.; THANIGAIVEL, A.; KARTHI, S.; PALANIKANI, R.; SHYAM N. S.; SIVANESH, H.; SORANAM, R.; SENTHIL-NATHAN, S. Sustainable agronomic strategies for enhancing the yield and nutritional quality of wild tomato, *Solanum lycopersicum* (l) var *Cerasiforme* Mill. **Agronomy**, v. 9, n. 6, p. 311, 2019.

CHARLES-DOMINIQUE, T.; BARCZI, J. F.; LE ROUX, E.; CHAMAILLÉ-JAMMES, S. The architectural design of trees protects them against large herbivores. **Functional Ecology**, v. 31, n. 9, p. 1710-1717, 2017.

CHOWAŃSKI, S.; Adamski, Z.; Marciniak, P.; Rosiński, G.; Büyükgüzel, E.; Büyükgüzel, K.; FALABELLA, P.; SCRANO, L.; VENTRELLA, E.; LELARIO, F. Bufo, S. A. A review of bioinsecticidal activity of Solanaceae alkaloids. **Toxins**, v. 8, n. 3, p. 60, 2016.

CRUZ, C. D. **Princípios de genética quantitativa**. 1.ed. – Viçosa: Editora UFV, 2005. 394 p.

CRUZ, C. D. . **Programa Genes - Biometria**. v.1, 1.ed. – Viçosa: Editora UFV, 2006. 382 p.

CUSTÓDIO, J. B.; RIBEIRO, M. V.; SILVA, F. S.; MACHADO, M.; SOUSA, M. C. The essential oils component p-cymene induces proton leak through Fo-ATP synthase and uncoupling of mitochondrial respiration. **Journal of experimental pharmacology**, v. 3, p. 69, 2011.

DESNEUX, N.; LUNA, M. G.; GUILLEMAUD, T.; URBANEJA, A. THE invasive South American tomato pinworm, *Tuta absoluta*, continues to spread in Afro-Eurasia and beyond: the new threat to tomato world production. **Journal of Pest Science**, v. 84, n. 4, p. 403-408, 2011.

DESNEUX, N.; WAJNBERG, E.; WYCKHUYS, K. A.; BURGIO, G.; ARPAIA, S.; NARVÁEZ-VASQUEZ, C. A.; GONZÁLEZ-CABRERA, J.; RUESCAS, D. C.; TABONE, E.; FRANDON, J.; PIZZOL, J.; PONCET, C.; CABELLO, T.; URBANEJA, A. Biological invasion of European tomato crops by *Tuta absoluta*: ecology, geographic expansion and prospects for biological control. **Journal of pest Science**, v. 83, n. 3, p. 197-215, 2010.

DIAS, D. M.; RESENDE, J. T.; ZEIST, A. R.; GABRIEL, A.; SANTOS, M. H.; VILELA, N. C. Resistance of processing tomato genotypes to leafminer (*Tuta absoluta*). **Horticultura Brasileira**, v. 37, n. 1, p. 40-46, 2019.

DÍAZ-MONTILLA, A. E.; SUÁREZ-BARÓN, H. G.; GALLEGO-SÁNCHEZ, G.; SALDAMANDO-BENJUMEA, C. I.; TOHME, J. Geographic differentiation of Colombian *Neoleucinodes elegantalis* (Lepidoptera: Crambidae) haplotypes: evidence for Solanaceae host plant association and Holdridge life zones for genetic differentiation. **Annals of the Entomological Society of America**, v. 106, n. 5, p. 586-597, 2013.

FAO. The Second Report on the State of the World's Animal Genetic Resources for Food and Agriculture, Rome, 2015. Disponível em: <http://www.fao.org/3/a-i4787e/index.html>.

FARZANE, A.; NEMATI, H.; AROUIEE, H.; KAKHKI, A. M.; VAHDATI, N. The estimate of combining ability and heterosis for yield and yield components in tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.). **Journal of Biological and Environmental Sciences**, v. 6, n. 17, p. 129-134, 2012.

FENEMORE, P. G. Oviposition of potato tuber moth, *Phthorimaea operculella* Zell. (Lepidoptera: Gelechiidae); identification of host-plant factors influencing oviposition response. **New Zealand Journal of Zoology**, v. 7, n. 3, p. 435-439, 1980.

FENTIK, D. A. Review on genetics and breeding of tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill). **Advances in crop Science and Technology**, v. 5, n. 5, 2017.

FERNANDES, M. E. S.; Fernandes, F. L.; Silva, D. J.; Picanço, M. C.; Jhamc, G. N.; Carneiro, P. C.; Queiroz, R. B. Trichomes and hydrocarbons associated with the tomato plant antixenosis to the leafminer. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 84, n. 1, p. 201-210, 2012.

FIGUEIREDO, A. S. T.; RESENDE, J. T. V.; SCHWARZ, K.; MARODIN, J. C.; GALVÃO, A. G. RESENDE, N. C. V. Genetic divergence among processing tomato hybrids and formation of new segregating populations. **Ciência e Agrotecnologia**, v. 41, n. 3, p. 279-287, 2017.

FINNEY, D. J. **Probit analysis: a statistical treatment of the sigmoid response curve**. Cambridge university press, cambridge, 1952.

GENÇ, H. The tomato leafminer, *Tuta absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera: Gelechiidae): pupal key characters for sexing individuals. **Turkish Journal of Zoology**, v. 40, n. 5, p. 801-805, 2016.

GEORGIEV, H. Heterosis in tomato breeding. In: **Genetic improvement of tomato**. Springer, Berlin, Heidelberg, 1991. p. 83-98.

GLAS, J. J.; SCHIMMEL, B. C.; ALBA, J. M.; ESCOBAR-BRAVO, R.; SCHUURINK, R. C.; KANT, M. R. Plant glandular trichomes as targets for breeding or engineering of resistance to herbivores. **International journal of molecular sciences**, v. 13, n. 12, p. 17077-17103, 2012.

GRAÇA, A. J.; AMARAL JÚNIOR, A. T.; RODRIGUES, R.; GONÇALVES, L. S.; SUDRÉ, C. P.; VIVAS, M.; MELO, P. C. Heterosis and combining ability of dual-purpose tomato hybrids developed to meet family farmers' needs in Brazil and Mozambique. **Horticultura Brasileira**, v. 33, n. 3, p. 339-344, 2015.

GUILLEMAUD, T.; BLIN, A.; LE GOFF, I.; DESNEUX, N.; REYES, M.; TABONE, E.; TSAGKARAKOU. A.; NIÑO, L.; LOMBAERT, E. *Tuta absoluta*, invading the Mediterranean Basin, originates from a single introduction from Central Chile. **Scientific reports**, v. 5, p. 8371, 2015.

HALLAUER, A. R. Methods used in developing maize inbreds. **Maydica**, v. 35, n. 1, p. 1-16, 1990.

HAN, P.; BAYRAM, Y.; SHALTIEL-HARPAZ, L.; SOHRABI, F.; SAJI, A.; ESENALI, U. T.; JALILOV, A.; ALI, A.; SHASHANKP. R.; ISMOILOV, K.; LU, Z. Z.; WANG, S.; ZHANG, G.; WAN, F.; BIONDI, A.; DESNEUX, N. *Tuta absoluta* continues to disperse in Asia: damage, ongoing management and future challenges. **Journal of Pest Science**, p. 1-11, 2019.

JIANG, K.; LIBERATORE, K. L.; PARK, S. J.; ALVAREZ, J. P.; LIPPMAN, Z. B. Tomato yield heterosis is triggered by a dosage sensitivity of the florigen pathway that fine-tunes shoot architecture. **PLoS Genetics**, v. 9, n. 12, 2013.

KAUSHIK, P.; DHALIWAL, M. S.; JINDAL, S. K.; SRIVASTAVA, A.; TYAGI, V.; BRAR, N. S.; RANA, M. K. Heterosis and leaf curl virus resistance in rainy season tomato under North Indian conditions. **African Journal of Agricultural Research**, v. 10, p. 2763-2772, 2015.

KOH, E.; KAFFKA, S.; MITCHELL, A. E. A long-term comparison of the influence of organic and conventional crop management practices on the content of the glycoalkaloid α-tomatine in tomatoes. **Journal of the Science of Food and Agriculture**, v. 93, n. 7, p. 1537-1542, 2013.

KUMAR, V.; JINDAL, S. K.; DHALIWAL, M. S.; MEENA, O. P. Hybrid development for resistance to late blight and root knot nematodes in tomato (*Solanum lycopersicum* L.). **SABRAO Journal of Breeding and Genetics**, v. 47, n. 4, p. 340-354, 2015.

LEE, J. H. J.; JAYAPRAKASHA, G. K.; AVILA, C. A.; CROSBY, K. M.; PATIL, B. S. Metabolomic studies of volatiles from tomatoes grown in net-house and open-field conditions. **Food chemistry**, v. 275, p. 282-291, 2019.

LIMA, I P.; Resende, J. T.; Oliveira, J. R.; Faria, M. V.; Dias, D. M.; Resende, N. C. Selection of tomato genotypes for processing with high zingiberene content, resistant to pests. **Horticultura Brasileira**, v. 34, n. 3, p. 387-391, 2016.

LIPPMAN, Z. B.; ZAMIR, D. Heterosis: revisiting the magic. **Trends in genetics**, v. 23, n. 2, p. 60-66, 2007.

LIU, K.; FADZLY, N.; MANSOR, A.; ZAKARIA, R.; RUPPERT, N.; LEE, C. Y. The dual defensive strategy of *Amorphophallus* throughout its ontogeny. **Plant signaling & behavior**, v. 12, n. 10, p. e1371890, 2017.

MACHADO, L. C. OLIVEIRA, V. C.; PARAVENTI, M. D.; CARDOSO, R. N.; MARTINS, D. S.; AMBRÓSIO, C. E. Maintenance of brazilian biodiversity by germplasm bank. **Pesquisa Veterinária Brasileira**, v. 36, n. 1, p. 62-66, 2016.

MACIEL, G. M.; FINZI, R. R.; CARVALHO, F. J.; MARQUEZ, G. R.; CLEMENTE, A. A. Agronomic performance and genetic dissimilarity among cherry tomato genotypes. **Horticultura Brasileira**, v. 36, n. 2, p. 167-172, 2018.

MALUF, W. R.; BARBOSA, L. V.; SANTA-CECÍLIA, LV Costa. 2-Tridecanone-mediated mechanisms of resistance to the South American tomato pinworm *Scrobipalpuloides absoluta* (Meyrick, 1917) (Lepidoptera-Gelechiidae) in Lycopersicon spp. **Euphytica**, v. 93, n. 2, p. 189-194, 1997.

MALUF, W. R.; CAMPOS, G. A.; CARDOSO, M. G. Relationships between trichome types and spider mite (*Tetranychus evansi*) repellence in tomatoes with respect to foliar zingiberene contents. **Euphytica**, v. 121, n. 1, p. 73-80, 2001.

MALUF, W. R.; INOUE, I. F.; FERREIRA, R. D. P. D.; GOMES, L. A. A.; CASTRO, E. M. D.; CARDOSO, M. D. G. Higher glandular trichome density in tomato leaflets and repellence to spider mites. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 42, n. 9, p. 1227-1235, 2007.

MALUF, W. R; SILVA, V. F.; CARDOSO, M. G.; GOMES, L. A. A., GONÇALVES NETO, Á. C.; MACIEL, G. M.; NÍZIO, D. A. C. Resistance to the South American tomato pinworm *Tuta absoluta* in high acylsugar and/or high zingiberene tomato genotypes. **Euphytica**, v. 176, n. 1, p. 113-123, 2010.

MANSOUR, R.; BRÉVAULT, T.; CHAILLEUX, A.; CHERIF, A.; GRISSA-LEBDI, K.; HADDI, K.; MOHAMED, S. A.; NOFELA, R. S.; OKE, A.; SYLLA, S.; TONNANG, H. E.; ZAPPALA, L.; KENIS, M.; DESNEOUX, N.; BIONDI, A. Occurrence, biology, natural enemies and management of *Tuta absoluta* in Africa. **Entomolologia Generalis**, v. 38, n. 2, p. 83-112, 2018.

MINISTÉRIO DA AGRICULTURA, PECUÁRIA E ABASTECIMENTO [MAPA]. Normas e exigências para execução de testes de produtos químicos para fins de registro no MAPA. 1995.

MIRANDA, M.M.M.; PICANÇO, M.C.; ZANUNCIO, J.C.; GUEDES, R.N.C. Ecological life table of *Tuta absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera: Gelechiidae). **Biocontrol Science and Technology**, v.8, n.3, p.597-606, 1998.

MITCHELL, C.; Brennan, R. M.; Graham, J.; Karley, A. J. Plant defense against herbivorous pests: exploiting resistance and tolerance traits for sustainable crop protection. **Frontiers in plant science**, v. 7, p. 1132, 2016.

MITHÖFER, A.; BOLAND, W. Plant defense against herbivores: chemical aspects. **Annual review of plant biology**, v. 63, p. 431-450, 2012.

MOREIRA, L. A.; PICANÇO, M. C.; SILVA, G. A.; SEMEÃO, A. A.; CASALI, V. W. D.; CAMPOS, M. D.; FERNANDES, M. E. S.; XAVIER, V. M. Antibiosis of eight *Lycopersicon* genotypes to *Tuta absoluta* (Lepidoptera: Gelechiidae). **Revista Ceres**, v. 56, n. 3, p. 283-287, 2009.

NEIVA, I. P.; ANDRADE JÚNIOR, V. C.; MALUF, W. R.; OLIVEIRA, C. M.; MACIEL, G. M. Role of allelochemicals and trichome density in the resistance of tomato to whitefly. **Ciência e Agrotecnologia**, v. 37, n. 1, p. 61-67, 2013.

NENAAH, G. E. Chemical composition, toxicity and growth inhibitory activities of essential oils of three *Achillea* species and their nano-emulsions against *Tribolium castaneum* (Herbst). **Industrial Crops and Products**, v. 53, p. 252-260, 2014.

NENAAH, G. E. Toxic and antifeedant activities of potato glycoalkaloids against *Trogoderma granarium* (Coleoptera: Dermestidae). **Journal of stored products research**, v. 47, n. 3, p. 185-190, 2011.

OLIBONI, R.; FARIA, M. V.; NEUMANN, M.; BATTISTELLI, G. M.; TEGONI, R. G.; RESENDE, J. T. V. Genetic divergence among maize hybrids and correlations with heterosis and combining ability. **Acta Scientiarum. Agronomy**, v. 34, n. 1, p. 37-44, 2012.

OLIVEIRA, C. M. D.; ANDRADE JÚNIOR, V. C. D.; MALUF, W. R.; NEIVA, I. P.; MACIEL, G. M. Resistance of tomato strains to the moth *Tuta absoluta* imparted by allelochemicals and trichome density. **Ciência e Agrotecnologia**, v. 36, n. 1, p. 45-52, 2012.

OLIVEIRA, J. R. F.; RESENDE, J. T.; MALUF, W. R.; LUCINI, T.; LIMA FILHO, R. B.; LIMA, I. P. N., C. Trichomes and Allelochemicals in tomato genotypes have antagonistic effects upon behavior and biology of *Tetranychus urticae*. **Frontiers in Plant Science**, v. 9, p. 1132, 2018.

ORIANI, M. A. G.; VENDRAMIM, J, D. Influence of trichomes on attractiveness and ovipositional preference of *Bemisia tabaci* (Genn.) B biotype (Hemiptera: Aleyrodidae) on tomato genotypes. **Neotropical Entomology**, v. 39, n. 6, p. 1002-1007, 2010.

PAVELA, R. Acute, synergistic and antagonistic effects of some aromatic compounds on the *Spodoptera littoralis* Boisd. (Lep., Noctuidae) larvae. **Industrial Crops and Products**, v. 60, p. 247-258, 2014.

POUDEL, S.; LEE, Y. Gustatory receptors required for avoiding the toxic compound coumarin in *Drosophila melanogaster*. **Molecules and cells**, v. 39, n. 4, p. 310, 2016.

REYNOLDS, O. L.; PADULA, M. P.; ZENG, R.; GURR, G. M. Silicon: potential to promote direct and indirect effects on plant defense against arthropod pests in agriculture. **Frontiers in Plant Science**, v. 7, p. 744, 2016.

ROBERTSON, J. L.; RUSSELL, R. M.; PREISLER, H. K.; SAVIN, N. E. **Bioassays with arthropods**. CRC Press, 2007.

ROTENBERG, D.; JACOBSON, A. L.; SCHNEWEIS, D. J.; WHITFIELD. Thrips transmission of tospoviruses. **Current opinion in virology**, v. 15, p. 80-89, 2015.

SANTANA, P. A.; KUMAR, L.; SILVA, R. S.; PICANÇO, M. C. Global geographic distribution of *Tuta absoluta* as affected by climate change. **Journal of Pest Science**, v. 92, n. 4, p. 1373-1385, 2019.

SAS, S. A. S. STAT User's Guide for Personal Computers, Release 6.12. **SAS Institute Inc. Cary, NC, USA**, 2012.

SCHILMILLER, A. L.; GILGALLON, K.; GHOSH, B.; JONES, A. D.; LAST, R. L. Acylsugar acylhydrolases: carboxylesterase-catalyzed hydrolysis of acylsugars in tomato trichomes. **Plant physiology**, v. 170, n. 3, p. 1331-1344, 2016.

SCHNABLE, P. S.; SPRINGER, N. M. Progress toward understanding heterosis in crop plants. **Annual review of plant biology**, v. 64, p. 71-88, 2013.

SHIBERU, T.; GETU, E. Experimental analysis of ecomomic action level of tomato leafminer, *Tuta absoluta* Meyrick (Lepidoptera: Gelechiidae) on tomato plant under open field. **Advances in Crop Science and Technology**, v. 6, n. 1, p. 1-5, 2018.

SILVA, A. A.; ANDRADE, M. C.; MALUF, W. R.; MORAES, J. C.; REZENDE, J. F. Resistance of tomato plant genotypes with high foliar allelochemical contents to the leafminer *Liriomyza trifolii*. **Arquivos do Instituto Biológico**, v. 84, 2017.

SINGH, A. K.; ASATI, B. S. Combining ability and heterosis studies in tomato under bacterial wilt condition. **Bangladesh Journal of Agricultural Research**, v. 36, n. 2, p. 313-318, 2011.

SRIDHAR, V.; SADASHIVA, A. T.; RAO, V. K.; SWATHI, P.; GADAD, H. S. Trichome and biochemical basis of resistance against *Tuta absoluta* in tomato genotypes. **Plant Genetic Resources**, v. 17, n. 3, p. 301-305, 2019.

STEPHENSON, R. C.; COKER, C. E.; POSADAS, B. C.; BACHMAN, G. R.; HARKESS, R. L.; ADAMCZYK, J. J.; KNIGHT, P. R. Economic effect of insect pest management strategies on small-scale tomato production in Mississippi. **HortTechnology**, v. 30, n. 1, p. 64-75, 2020.

SZENDREI, Z.; RODRIGUEZ-SAONA, C. A meta-analysis of insect pest behavioral manipulation with plant volatiles. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, v. 134, n. 3, p. 201-210, 2010.

VAN LENTEREN, J. C. The state of commercial augmentative biological control: plenty of natural enemies, but a frustrating lack of uptake. **BioControl**, v. 57, n. 1, p. 1-20, 2012.

VENTRELLA, E.; ADAMSKI, Z.; CHUDZIŃSKA, E.; MIĄDOWICZ-KOBIELSKA, M.; MARCINIAK, P.; BÜYÜKGÜZEL, E.; BÜYÜKGÜZEL, K.; ERDEM, M.; FALABELLA, P.; SCRANO, L.; BUFO, S. A. *Solanum tuberosum* and *Lycopersicon esculentum* leaf extracts and single metabolites affect development and reproduction of *Drosophila melanogaster*. **PloS one**, v. 11, n. 5, 2016.

WINK, M. Plant secondary metabolites modulate insect behavior-steps toward addiction?. **Frontiers in physiology**, v. 9, p. 364, 2018.

YADAV, S. K.; SINGH, B. K.; BARANWAL, D. K.; SOLANKEY, S. S. Genetic study of heterosis for yield and quality components in tomato (*Solanum lycopersicum*). **African journal of agricultural research**, v. 8, n. 44, p. 5585-5591, 2013.