



Bioagro

ISSN: 1316-3361

bioagro@ucla.edu.ve

Universidad Centroccidental Lisandro Alvarado
Venezuela

Cortez Madrigal, Hipólito

Resistencia a insectos de tomate injertado en parientes silvestres, con énfasis en Bactericera
cockerelli Sulc. (hemiptera: psyllidae)

Bioagro, vol. 22, núm. 1, enero-abril, 2010, pp. 11-16
Universidad Centroccidental Lisandro Alvarado
Barquisimeto, Venezuela

Disponible en: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=85716706002>

- ▶ Cómo citar el artículo
- ▶ Número completo
- ▶ Más información del artículo
- ▶ Página de la revista en redalyc.org

redalyc.org

Sistema de Información Científica

Red de Revistas Científicas de América Latina, el Caribe, España y Portugal
Proyecto académico sin fines de lucro, desarrollado bajo la iniciativa de acceso abierto

RESISTENCIA A INSECTOS DE TOMATE INJERTADO EN PARENTES SILVESTRES, CON ÉNFASIS EN *Bactericera* *cockerelli* Sulc. (HEMIPTERA: PSYLLIDAE)

Hipólito Cortez-Madrigal¹

RESUMEN

Para evaluar la resistencia de tomate (*Solanum lycopersicum* L.) injertado sobre parentes silvestres a insectos plaga, con énfasis en el psílido *Bactericera cockerelli* (Sulc.), fueron desarrolladas ensayos de laboratorio y campo desde mayo 2006 hasta abril 2007 en Jiquilpan, Michoacán, México. El tomate ‘Rio Grande’ fue injertado sobre la especie silvestre *S. lycopersicum* var. Cerasiforme (“tinguaraque”) colectado en el área de estudio. Se conformaron tres tratamientos con tomate injertado, tomate sin injertar y tinguaraque solo. En condiciones controladas, las plantas fueron confrontadas con un número conocido de adultos de *B. cockerelli* y su preferencia por cada planta fue registrada. La incidencia del psílido y de otras plagas en condiciones de campo fue también considerada. En condiciones controladas, la mayor preferencia del insecto fue por el tomate sin injertar y menor en el tinguaraque. La resistencia del tinguaraque e injerto a *B. cockerelli* fue confirmada en condiciones de campo; adicionalmente, esos mismos tratamientos mostraron resistencia a *Liriomyza* spp. (Diptera: Agromyzidae), áfidos (Hemiptera: Aphididae) y mosca blanca (Hemiptera: Aleyrodidae). Sólo el complejo de chinches (Hemiptera) mostró similar incidencia entre tratamientos. Al parecer, la resistencia del tomate silvestre es de tipo antixenosis, pero dado que también se manifestó en el injerto, probablemente otros tipos de resistencia estén involucrados, incluida la antibiosis. Estos resultados son de gran utilidad para futuros estudios de manejo integrado de plagas del tomate.

Palabras clave adicionales: Injertación, tomate silvestre, insectos fitófagos

ABSTRACT

Resistance to insects of tomato grafted on wild relatives, with emphasis in *Bactericera cockerelli* (Sulc.) (Hemiptera: Psylidae)

To evaluate the resistance of grafted tomato (*Solanum lycopersicum* L.) on wild relatives to insect pests, with emphasis in the psyllid *Bactericera cockerelli* (Sulc.), laboratory and field studies were established from May 2006 to April 2007, in Jiquilpan, Michoacan, Mexico. Tomato cv. Rio Grande was grafted on the wild species *S. lycopersicum* var. Cerasiforme (“Tinguaraque”) collected in the study area. Three treatments were investigated: tomato grafted on Tinguaraque, own rooted tomato, and own rooted Tinguaraque. In laboratory, the plants were confronted with a known number of adults of *B. cockerelli*, and its preference for each plant was registered. The incidence of pests was also considered under field conditions. In laboratory, the results showed that the highest preference of the insects was for the own rooted tomato and the lowest for Tinguaraque. Under field conditions, the resistance of Tinguaraque (and tomato grafted on it) to *B. cockerelli* was also confirmed. Additionally, those treatments showed also resistance to *Liriomyza* spp. (Diptera: Agromyzidae), aphids (Hemiptera: Aphididae) and whitefly (Hemiptera: Aleyrodidae). Only the bugs’s complex (Hemiptera) showed similar incidence among treatments. Apparently, the resistance of wild tomato was antixenosis type, but since it also was manifested in the grafting, it is probably that other types of resistance could be involved, even antibiosis. These results may be important for futures studies of tomato integrated pest management.

Additional key words: Grafting, wild tomato, phytophagous insects

INTRODUCCIÓN

El psílido de las solanáceas *Bactericera* (=*Paratriozia*) *cockerelli* (Sulc.) (Hemiptera: Psyllidae) es una de las principales plagas de esa familia, y dentro de ella el tomate (jitomate en el

sur y centro de México) es fuertemente afectado. Aunque frecuentemente inefectivo, su control se basa en el método químico; sin embargo, otras estrategias de control han sido sugeridas, incluida la resistencia vegetal (Al-Jabar, 1999; Liu y Trumble, 2005; Casteel et al., 2006).

Recibido: Octubre 25, 2008

Aceptado: Octubre 15, 2009

¹ Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional-Instituto Politécnico Nacional, Justo Sierra No. 28, Jiquilpan Michoacán, Méx. C.P. 59510. e-mail: hcortezm@ipn.mx

La resistencia vegetal es reconocida como uno de los pilares fundamentales del manejo integrado de plagas, MIP (Kogan, 1990) y los parientes silvestres de los cultivos son la principal fuente de resistencia (Hoyt, 1992; Eigenbrode, 1993; Ramanatha y Hodgkin, 2002); su transferencia al cultivo puede ser mediante hibridación o por la técnica del injerto. El primer caso documentado de resistencia vegetal a insectos fue precisamente un injerto: el de la vid europea sobre patrones de vid silvestre americana para inducir resistencia a *Daktulosphaira* (= *Phylloxera*) *vitifoliae* (Fitch) (Kogan, 1990). El injerto en plantas herbáceas se conoce desde el siglo pasado (Garner, 2000) y su uso en el mejoramiento sólo ha despertado interés en países europeos, asiáticos y algunos de América. El objetivo es inducir resistencia a factores abióticos y bióticos, incluyendo plagas, enfermedades y sequía, además de mejorar la cantidad y calidad de frutos (Rojas y Riveros, 2001; Pire et al., 2007; Dorais et al., 2008).

Uno de los cultivos originarios de América y domesticado en México es el tomate, *Solanum lycopersicum* L. (= *Lycopersicon esculentum* Mill.) que cuenta con una amplia diversidad de parientes silvestres y características valiosas de resistencia a sequía, exceso de humedad, plagas y enfermedades (Nuez et al., 1995; Pérez et al., 1997). En diferentes regiones de México crecen variedades de tomate silvestre (Pérez et al., 1997) que pudieran injertarse con variedades cultivadas para inducirles resistencia. En Michoacán, México, el tomate silvestre, *S. lycopersicum* var. Cerasiforme es conocido como “Tinguaraque” el cual se desarrolla bajo condiciones adversas de humedad, y presumiblemente es tolerante a plagas y enfermedades (Eigenbrode y Trumble, 1993; Pérez et al., 1997; Sánchez-Peña et al., 2006). Sin embargo, son pocos los estudios documentados sobre injertos en hortalizas por lo que la riqueza de germoplasma nativo no ha sido aprovechada, y en algunos casos, en riesgo de desaparecer. Por lo anterior, el objetivo de este estudio fue evaluar la resistencia a plagas de injertos de tomate en su pariente silvestre *S. lycopersicum* var. Cerasiforme de la región de Jiquilpan, Michoacán, México, con énfasis en el psilido *B. cockerelli*.

MATERIALES Y MÉTODOS

Para evaluar la resistencia del tomate a los

insectos plaga, con énfasis en el psilido de las solanáceas, se evaluaron los materiales: *S. lycopersicum* cv. ‘Río grande’, este mismo cultivar injertado sobre la variedad silvestre conocida regionalmente como Tinguaraque (*S. lycopersicum* var. Cerasiforme), la cual fue colectada en la región de Jiquilpan, Michoacán y Tinguaraque en siembra directa.

Se establecieron almácigos utilizando como sustrato de siembra la mezcla comercial Sunshine, previamente humedecida y depositada en charolas para la producción de tomate comercial, con capacidad para 200 plantas. Dado el más rápido desarrollo del tomate, primeramente se sembró el Tinguaraque y 15 días después el tomate, uniformizando así el diámetro de tallos. La fertilización fue basada en la fórmula 17-17-17 (N-P-K) en dosis de 5 g·L⁻¹. El almacigo se ubicó dentro de jaulas cubiertas con malla antiáfidos.

A partir de abril de 2006 se estableció en el laboratorio una cría del psilido de las solanáceas *B. cockerelli* a partir de ejemplares colectados en campo. Éstos fueron colocados junto con plantas de tomate como hospedero, dentro de jaulas con malla antiáfidos para evitar el escape de los insectos. Las condiciones de cría fueron a 24 ± 1 °C y un fotoperiodo de 12:12 h.

Los injertos se practicaron con plantas de Tinguaraque y tomate de 30 y 15 días de edad, respectivamente. Con la ayuda de un vernier se seleccionaron los diámetros del corte en la unión patrón-injerto, de modo que fuera lo más uniforme posible. Mediante una hoja de afeitar se ejecutaron cortes transversales para la obtención del patrón e injerto y rápidamente ambos tallos fueron unidos mediante minas de grafito de lápiz de 0,5 mm de diámetro. Las plantas unidas fueron colocadas dentro de una cámara húmeda bajo condiciones controladas (HR 100 %, 27 ± 1 °C y fotoperiodo 12:12 h). Siete días después las plantas fueron retiradas de la cámara y transplantadas a macetas de diversos tamaños de acuerdo con el estudio a realizar.

Bajo las condiciones señaladas, a partir del 27 de junio de 2006 se practicaron dos tipos de ensayos: uno denominado individual y el otro múltiple. En ambos casos se consideraron tres tratamientos: tomate, Tinguaraque e injerto. Para el primer ensayo, plantas de tomate, Tinguaraque e injerto fueron evaluadas en forma individual. Para cada prueba, cinco adultos del psilido fueron

liberados dentro de la jaula con la planta correspondiente. A partir del segundo día, se tomaron registros diarios en forma visual del número de psílidos sobre la planta. Los valores fueron transformados a porcentaje con base al total de insectos liberados. Se establecieron de cuatro a ocho pruebas y el periodo de lectura fue de seis días.

Para el segundo ensayo (múltiple) plantas de los tres tratamientos fueron expuestas a la vez a un número de 10 a 15 psílidos dentro de las jaulas. A partir del segundo día, las plantas fueron revisadas diariamente y el número de insectos por planta contabilizado durante un periodo de ocho días. Se realizaron cinco pruebas por tratamiento.

Los datos de ambos bioensayos se procesaron mediante estadística descriptiva y, donde fue conveniente, se convirtieron según la transformación angular (arcoseno de la raíz cuadrada de la proporción) y se les practicó un análisis de varianza bajo un diseño de bloques con repeticiones en el tiempo en donde la media de insectos por fecha fue considerada como la repetición (Brinkman y Gardner, 2001).

Para determinar la incidencia de insectos en campo, plantas de los tres tratamientos (tomate, Tinguaraque e injerto) de 40 días de edad fueron establecidas en macetas de plástico (17 x 21 cm) y colocadas en condiciones de campo; se consideraron 20 plantas por tratamiento. Se practicaron muestreos entomológicos semanales entre enero y abril de 2007. Para el psílido *B. cockerelli* y el minador *Lyriomiza* spp. se registró el número de folíolos con huevecillos y minas, según el caso; para áfidos, mosca blanca, chinches, ninfas y adultos del psílido se registró el número de individuos por planta.

Los datos fueron convertidos según la transformación angular ó $\log(x + 1)$ antes de ser procesado mediante un análisis de varianza bajo un diseño en bloques repetidos en el tiempo, y prueba de medias de Tukey.

RESULTADOS

Evaluación en laboratorio. Cuando los tratamientos se expusieron en forma individual, la incidencia de los psílidos adultos mostró diferencias ($P \leq 0,05$) entre tratamientos. La mayor incidencia se registró en el tomate y la menor en Tinguaraque e injerto, sin observar diferencias

estadísticas entre los dos últimos (Cuadro 1).

Cuando los tres tratamientos se expusieron simultáneamente, la tendencia observada en la prueba individual fue confirmada en este bioensayo múltiple. El análisis estadístico reveló diferencias altamente significativas entre tratamientos. La preferencia del psílido adulto fue 22,8 veces mayor por tomate que por Tinguaraque y tres veces más que por los injertos (Cuadro 2). Aunque tanto en la prueba individual como en la múltiple se registraron oviposturas y ninfas de *B. cockerelli*, observaciones preliminares mostraron que el número de huevos, ninfas y adultos emergidos siempre tendió a ser mayor en tomate, seguido del injerto y de Tinguaraque.

Cuadro 1. Incidencia de adultos de *Bactericera cockerelli* en diferentes materiales de tomate expuestos en forma individual o en conjunto (ensayo múltiple)

Tratamiento	Incidencia (%)	
	Ensayo individual	Ensayo múltiple
Tomate	16,00 a	15,03 a
Injerto	8,33 b	4,99 b
Tinguaraque	7,50 b	0,66 c
n	6	8

Medias con diferente letra difieren estadísticamente entre sí según la prueba de Tukey ($P \leq 0,05$). Para el ensayo múltiple, los datos fueron convertidos según la transformación angular

Cuadro 2. Incidencia de *Bactericera cockerelli* por planta en diferentes materiales de tomate bajo condiciones de campo, en Jiquilpan, Michoacán. Año 2007

Tratamiento	Adultos	Huevos	Ninfas
Tomate	1,041 a	0,461 a	1,131 a
Injerto	0,270 b	0,120 b	0,270 b
Tinguaraque	0,350 b	0,100 b	0,210 b

Medias con diferente letra difieren estadísticamente entre sí según la prueba de Tukey ($P \leq 0,05$). n = 12. Datos transformados según $\log(x + 1)$

Incidencia de *B. cockerelli* en campo. Aunque la incidencia del psílido en campo fue baja, se detectaron diferencias significativas respecto a la incidencia de adultos, oviposturas y ninfas del psílido en los tres tratamientos (Cuadro 3). El mayor número de adultos se registró en el tomate seguido del Tinguaraque y del injerto, sin diferencias entre los dos últimos. El mayor

número de folíolos con oviposturas ocurrió en tomate, superando significativamente al injerto y Tinguaraque. La incidencia de ninfas fue mayor en tomate, manteniéndose la misma tendencia que para las otras variables.

Incidencia de otros fitófagos. Los principales grupos de insectos fitófagos registrados fueron el complejo de especies de áfidos (Hemiptera: Aphididae), *Bemisia tabaci* (Hemíptera: Aleyrodidae) y el complejo de chinches (Hemiptera), además de los minadores *Liriomyza* spp. (Díptera: Agromyzidae). El análisis estadístico mostró diferencias significativas únicamente para la incidencia de minadores y de áfidos. La mayor incidencia de minadores se registró en tomate y la menor en Tinguaraque (Cuadro 3). El injerto mostró una incidencia intermedia de minadores y diferencias significativas con el tomate y el Tinguaraque.

Para los áfidos ocurrió mayor incidencia en el tomate con relación al Tinguaraque, pero sin diferencias con relación al injerto (Cuadro 3).

Cuadro 3. Incidencia de minadores y áfidos por planta en diferentes materiales de tomate bajo condiciones de campo, en Jiquilpan, Michoacán. Año 2007

Tratamiento	Minador	Áfidos
Tomate	3,91 a	0,7581 a
Injerto	2,18 b	0,3160 ab
Tinguaraque	0,68 c	0,2370 b

Medias con diferente letra difieren estadísticamente entre sí según la prueba de Tukey ($P \leq 0,05$). $n = 12$. Datos transformados según $\log(x+1)$

La incidencia de mosca blanca no alcanzó diferencias significativas, aunque la tendencia obtenida fue similar al caso de otros insectos en los que el tomate mostró el mayor ataque y el Tinguaraque el menor (Figura 1). Sólo en el caso del complejo de chinches (hemípteros) la incidencia lució muy similar en tomate, Tinguaraque e injerto.

DISCUSIÓN

Aunque la incidencia de las diferentes especies de insectos fue baja en condiciones de campo, los resultados de laboratorio y campo indican que el tomate silvestre o Tinguaraque (*S. lycopersicum*

var. Cerasiforme) presenta resistencia a diversos insectos fitófagos, entre ellos, el psilido de las solanáceas *B. cockerelli*, complejo de áfidos y minadores del género *Liriomyza* spp., y al menos, se encontraron evidencias de posible resistencia a *B. tabaci*. Es probable que con incidencias más altas de mosca blanca las tendencias aquí presentadas sean estadísticamente confirmadas. Al respecto, Sánchez-Peña et al. (2006) indican haber encontrado resistencia a *B. tabaci* en diferentes ecotipos de Tinguaraque colectados en México.

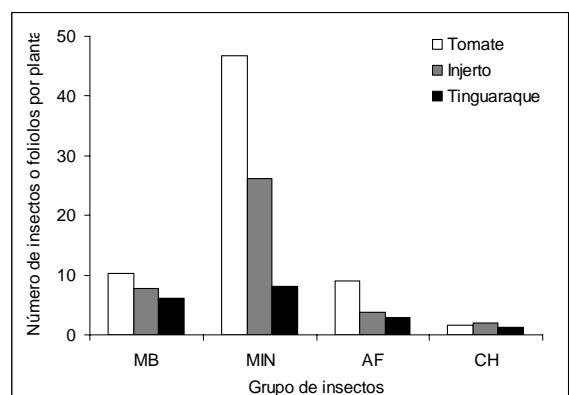


Figura 1. Incidencia de mosca blanca (MB), minadores (MIN), áfidos (AF) y chinches (CH) en diferentes materiales de tomate bajo condiciones de campo, en Jiquilpan, Michoacán. Año 2007

Al parecer, la resistencia observada en Tinguaraque es de tipo antixenosis (Kogan, 1990), es decir, el insecto puede alimentarse de la planta, e incluso reproducirse en ella cuando no existen alternativas, pero cuando hay plantas más apetecibles, como el tomate e injerto, éstas fueron preferidas por los insectos. Sin embargo, no se descarta la posibilidad de que otro tipo de resistencia esté involucrada, incluida la antibiosis, lo que pudiera explicar la resistencia mostrada por el injerto hacia algunos insectos, similar incluso a la del Tinguaraque.

En México, reportes previos han señalado de manera aislada la resistencia del tomate silvestre hacia diversas plagas del tomate (Pérez et al., 1997); sin embargo, no se encontraron reportes que muestren evidencias experimentales ni el ecotipo del Tinguaraque evaluado.

Estos resultados coinciden con los mencionados por Eigenbrode y Trumble (1993) en

el sentido de que el tomate silvestre presenta resistencia al minador *Liriomyza* spp., más no con la resistencia señalada por esos autores para el complejo de chinches. En nuestro caso, la resistencia más clara del Tinguarque fue hacia *Liriomyza* spp., más no para el complejo de chinches, conformado principalmente por la especie *Tupiocoris* (= *Cyrtopeltis*) *notatus* (Hem: Myidae). Es probable que esas diferencias se deban a la presencia de diferentes especies de estos hemípteros en ambos estudios.

Uno de los objetivos de los injertos se dirige hacia la resistencia de patógenos y plagas del suelo (Nuez et al., 1995; Rojas y Riveros, 2001; Dorais et al., 2008) y poco se ha documentado sobre su efecto en plagas de la parte aérea. En el presente estudio se demuestra que los injertos también pueden reducir la incidencia de plagas de la parte aérea de la planta. En tal sentido, se hace necesario investigar a mayor profundidad la posible translocación de sustancias o metabolitos del patrón al injerto.

Documentar que uno de los parientes silvestres del tomate es resistente a insectos plaga tiene implicaciones prácticas. Conocer además, que esa resistencia puede ser transferida a los injertos de tomate abre nuevas perspectivas en el manejo sustentable del cultivo. Insectos como *B. cockerelli* y la mosca blanca son dos de las principales plagas del tomate y otras solanáceas, por lo que los presentes resultados pueden ser de utilidad en la producción de esos cultivos, tanto a nivel de invernadero como de huertos familiares. Sin embargo, dada la baja diversidad e incidencia de insectos plaga que ocurrieron en el presente estudio, es necesario evaluar los injertos contra otras plagas del tomate, incluidos los nematodos. Especies como el gusano del cuerno (*Manduca* spp.), gusano del fruto (*Heliothis* spp.) y gusano alfiler (*Keiferia lycopersicella* Walsingham) no se registraron durante el desarrollo del estudio, por lo que deberían ser consideradas en estudios futuros. Asimismo, otro tema que debería abordarse sería determinar la calidad de los frutos obtenidos de los injertos.

Los presentes resultados son el inicio de una línea a seguir en el manejo fitosanitario de hortalizas. Existen diversas regiones de México en donde crecen tomates silvestres (Pérez et al., 1997; Sánchez-Peña et al., 2006), los que deben ser explorados y aprovechados para el

mejoramiento del cultivo. Y como parte de un manejo integrado de plagas, la resistencia deberá complementarse con otros métodos ecológicos de manejo de plagas como la diversificación vegetal, conservación e incremento de enemigos naturales, insecticidas microbiales y trampas, entre otros.

CONCLUSIONES

Se detectó resistencia del tomate silvestre *Solanum lycopersicum* var. Cerasiforme hacia *Bactericera cockerelli*, *Liriomyza* spp. y complejo de áfidos (Aphididae).

La resistencia a esas plagas fue también manifestada, aunque en menor grado, en los injertos de tomate sobre su pariente silvestre, de manera que la técnica de injerto puede ser una importante herramienta en el manejo de plagas del cultivo del tomate.

AGRADECIMIENTO

A la Comisión de Fomento de Actividades Académicas (COFAA) del Instituto Politécnico Nacional, por el apoyo económico otorgado para la realización de la presente investigación.

LITERATURA CITADA

1. Al-Jabar, A. 1999. Integrated pest management of tomato/potato psyllid, *Paratriozza cockerelli* (Sulc) (Homoptera: Psyllidae) with emphasis on its importance in greenhouse grown tomatoes. PhD dissertation. Colorado State University, Fort Collins, Colorado. 89 p.
2. Brinkman, M.A. y W.A. Gardner. 2001. Use of diatomaceous heart and entomopathogen combinations against the red imported fire ant (Hymenoptera: Formicidae). Florida Entomologist 84: 740-741.
3. Casteel, C.L., L.L. Walling y T.D. Paine. 2006. Behavior and biology of tomato psyllid, *Bactericera cockerelli*, in response to the Mi-1.2 gene. Entomologia Experimentalis et Applicata 121: 67-72.
4. Dorais M., D.L. Ehret y A.P. Papadopoulos. 2008. Tomato (*Solanum lycopersicum*) health components: from the seed to the consumer.

- Phytochem Rev. 7: 231-250.
5. Eigenbrode, S.D. y J.T. Trumble. 1993. Resistance to beet armyworm, hemipterans, and *Liriomyza* spp. in *Lycopersicon* Accessions. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 118: 442-556.
6. Garner, R.J. 2000. The Grafters Handbook. Editorial Cassell. London.
7. Hoyt, E. 1992. Conservando los parientes silvestres de las plantas cultivadas. Addison-Wesley Iberoamericana. Wilmington, Delawre.
8. Kogan, M. 1990. La resistencia de la planta en el manejo de plagas. In: Metcalf, R.L. y W.H. Luckman (eds.) Introducción al Manejo Integrado de Plagas. Limusa. México. pp. 123-172.
9. Liu, D. y J.T. Trumble. 2005. Interactions of plant resistance and insecticides on the development and survival of *Bactericera cockerelli* (Sulc) (Homoptera: Psyllidae). Crop Protection 24: 111-117.
10. Nuez V., F., A. Rodríguez Del R., J. Tello, J. Cuartero y B. Segura. 1995. El Cultivo del Tomate. Mundi-Prensa. Bilbao, España.
11. Pérez, M., F. Márquez S. y A. Peña L. 1997. Mejoramiento genético de hortalizas. Universidad Autónoma Chapingo. Chapingo, México.
12. Pire, R., A. Pereira, J. Díez y E. Fereres. 2007. Evaluación de la tolerancia a la sequía de un portainjerto venezolano de vid y posibles mecanismos condicionantes. Agrociencia 41(4): 435-446.
13. Ramanatha Rao, V. y T. Hodgkin. 2002. Genetic diversity and conservation and utilization of plant genetic resources. Plant Cell, Tissue and Organ Culture 68: 1-19.
14. Rojas P., L. y F. Riveros. 2001. Efecto del método y edad de las plántulas sobre el prendimiento y desarrollo de injertos en melón (*Cucumis melo*). Agricultura Técnica (Chile) 61(3): 262-274.
15. Sánchez-Peña, P., K. Oyama, J. Núñez-Farfán, J. Fornoni, S. Hernández-Verdugo, J. Márquez-Guzmán y J.A. Garzón-Tiznado. 2006. Sources of resistance to whitefly (*Bemisia* spp.) in wild populations of *Solanum lycopersicum* var. Cerasiforme (Dunal) Spooner G.J. Anderson et R. K. Jansen, in Northwestern México. Genetic Resources and Crop Evolution 53: 711-719.