

**MONOGRAFIA SOBRE LA FACTIBILIDAD DEL USO DE LA
TRANSFORMACIÓN GENÉTICA COMO HERRAMIENTA PARA INTRODUCIR
RESISTENCIA A MOSCA BLANCA EN LA YUCA (*Manihot esculenta* CRANTZ)
EN EL DEPARTAMENTO DEL CAUCA**

ADRIANA CÓRDOBA CAMPO

**UNIVERSIDAD DEL CAUCA
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES, EXACTAS Y DE LA EDUCACIÓN
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA
POPAYÁN
2007**

**MONOGRAFIA SOBRE LA FACTIBILIDAD DEL USO DE LA
TRANSFORMACIÓN GENÉTICA COMO HERRAMIENTA PARA INTRODUCIR
RESISTENCIA A MOSCA BLANCA EN LA YUCA (*Manihot esculenta* CRANTZ)
EN EL DEPARTAMENTO DEL CAUCA**

ADRIANA CÓRDOBA CAMPO

**Trabajo de Grado en calidad de monografía presentado como
Requisito parcial para optar al título de Bióloga**

PAUL CHAVARRIAGA, M.A., M.Sc.

Director

MABEL PAZ, M.Sc.

Asesora

**UNIVERSIDAD DEL CAUCA
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES, EXACTAS Y DE LA EDUCACIÓN
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA
POPAYÁN
2007**

NOTA DE ACEPTACIÓN

M.A., M.Sc. Paul Chavarriaga
DIRECTOR.

M.Sc. Silvio Carvajal M.Sc.
JURADO.

M.Sc. Oscar Darío Bermúdez
JURADO.

Fecha de sustentación Popayán, 12 de Octubre de 2007

Dedico este trabajo a todas las personas que me brindaron su apoyo y colaboración para que este trabajo se llevara a cabo.

Especialmente a mi madre, a mi padre, a mi novio, a mis hermanos y mis primas por su apoyo y comprensión durante todo este proceso.

AGRADECIMIENTOS

Primero a Dios quien me ha dado sabiduría e inteligencia para poder llevar a cabo tan arduo trabajo.

También quiero agradecerle al M.Sc. Paul Chavarriaga, por sus consejos, asesorias, colaboración y respaldo para que se pudiera llevar a cabo la ejecución de la monografía, a la M.Sc. Mabel Paz. Profesora de la Universidad del Cauca, quien me brindo su asesoria.

Al Ingeniero Jesús Alvares por su respaldo, colaboración en la revisión y sugerencias en el trabajo realizado.

A los jurados M.Sc. Oscar Dario Bermudez y Silvio Carvajal por su colaboración en la revisión final del documento y por sus sugerencias en el trabajo.

A mi familia, que me sirvió de apoyo en los momentos más difíciles.

A mi novio que siempre confio en mi y me apoyo en todo.

Y finalmente a todas las personas que me brindaron su amistad y su apoyo para que se pudiera realizar este trabajo.

CONTENIDO

	Pág.
INTRODUCCIÓN	14
2. JUSTIFICACIÓN	17
3. OBJETIVOS	19
3.1 OBJETIVO GENERAL	19
3.2 OBJETIVOS ESPECIFICOS	19
4. METODOLOGIA	20
5. MARCO TEORICO	22
5.1 GENERALIDADES DE LA YUCA	22
5.1.1 Origen y taxonomía	22
5.1.2 Descripción biológica y morfológica	23
5.1.3 Plagas que aquejan el cultivo de la yuca	23
5.1.4 Biotecnología y transformación genética en yuca	24
5.2 GENERALIDADES DE MOSCA BLANCA	27
5.2.1 Taxonomía	28
5.2.1.2 Diversidad, distribución e importancia	29
5.2.1.3 Daños y síntomas	30
5.3 CONTROL DE MOSCA BLANCA	31
5.3.1 Prácticas agronomicas en el control cultural	31
5.3.2 Control biológico	32
5.3.3 Control químico	33
5.4 MEJORAMIENTO GENÉTICO PARA RESISTENCIA A MOSCA BLANCA EN YUCA	33
5.4.1 Resistencia de plantas hospedera y fuentes de resistencia	35
5.5 MEJORAMIENTO NO CONVENCIONAL DE PLANTAS PARA INTRODUCIR RESISTENCIA A INSECTOS	36
5.5.1 Genes comúnmente utilizados para la resistencia a insectos	38

5.5.2 Genes para resistencia a Homópteros	39
5.5.2.1 Genes a partir de tricomas	40
5.5.2.2 Genes R	41
5.5.2.3 Gen Mi-1 (sistema de vigilancia)	42
5.5.2.4 Proteínas patogénicas-relacionadas (PR)	42
5.5.2.5 Respuestas genéticas de las plantas a homópteros (cascadas de señalización AJ (ácido jasmonico), AS (ácido salicílico)	43
5.5.2.6 Señales Oxilipin	43
5.5.2.7 ERO (especies reactivas de oxigeno) y generación de señales adicionales de oxilipin	45
5.5.2.8 Producción de alcoholes y aldehidos volatiles C ₆	46
5.5.2.9 Lectinas	48
5.6 TECNOLOGÍAS DE TRANSFORMACIÓN GENÉTICA APLICADAS A RESISTENCIA CONTRA HOMÓPTERA	53
6. DISCUSION	59
7. CONCLUSIONES	61
BIBLIOGRAFIA.	
ANEXOS	

LISTA DE TABLAS

	Pag.
Tabla 1 Esfuerzos realizados en transformación de yuca desde 1998, haciendo énfasis en las metodologías seguidas, y los genotipos usados (basada en Jaimes, 2005).....	25
Tabla 2 Distribución global de las moscas blancas de importancia para el cultivo de la yuca (Tomado de Bellotti 2002).....	28
Tabla 3 Ejemplos de inserción de genes derivados de plantas y su expresión en plantas transgenicas resistentes a insectos (Tomado de Mohan et al., 2003).....	40
Tabla 4 Perfil de expresión genética de respuestas de plantas al ataque de diferentes insectos (Tomado de Kaloshian & Walling. 2005).....	44
Tabla 5 Tecnologías de transformación genética aplicadas a resistencia contra homoptera.....	49

LISTA DE FIGURAS

	Pag.
Figura 1. Clasificación taxonómica de la yuca. Tomado de Rogers & Appan (op. Cit.)...22	
Figura 2 Hembras de <i>A. socialis</i> ovopositando en el envés de la hoja de yuca. (Fuente: Entomología de yuca, CIAT).....27	
Figura 3 Daños causados por mosca blanca en yuca, hojas rastreras y presencia de fumagina (Fuente: Entomología de yuca, CIAT).....30	
Figura 4 Comparación un genotipo de yuca susceptible a mosca blanca y uno resistente el MEcu 72. (Fuente: Entomología de yuca, CIAT).....35	
Figura 5. Representación esquemática del plásmido usado en la transformación de maíz (Hu, 2000).....56	

LISTA DE ANEXOS

Anexo A. Importancia del control de la mosca blanca en el Departamento del Cauca, usando métodos convencionales y/o biotecnológicos.

GLOSARIO

AFLP: Ampliación de la longitud polimorfa de fragmentos de ADN, sirve para identificar el polimorfismo de ADN

AS: Acido salicílico, es una señal de defensa.

AJ: Acido jasmonico, señal de defensa.

ASAL: (Proteína homodimerica rica enlazada a manosa 25-kDa (*Allium sativum* leaf lectin)).

BSA: Bulk segregant análisis, sirve para analizar grupos segregantes, para hallar ligamientos de los marcadores respecto a la resistencia y asociarlos al mapa genético.

CIP: Control integrado de plagas.

ELISA: análisis de enzyme linked immunosorbent assay, que utiliza anticuerpos para la identificación de proteínas específicas.

ERO: Especies reactivas al oxígeno, moléculas de señalización en la defensa.

ERE: Especies reactivas electrofilicas

ET: Etileno

GNA: El gen de la lectina de Campanilla (*Galanthus nivalis* L. agglutinin; GNA)

LRR: Leucina enriquecida repetida

MeJA: Metil ester de ácido jasmonico.

NBS: Sitio de enlace nucleotidico.

RH: Respuesta hipersensible (forma de muerte celular programada), puede activar las defensas de la planta.

RPH: Control por resistencia varietal.

PCR: Reacción en cadena de la polimeraza, sirve de base para la construcción del mapa genético molecular con marcadores moleculares ligados.

PR: proteínas patogénicas relacionadas

SCARs: Marcadores de secuencias repetidas caracterizadas.

SSR: Repetición de secuencias simples

TMV: Tobacco Mosaic Virus (Virus del mosaico del tabaco)

ZCA: Gen de Espirantes candida agglutinin (ZCA)

RESUMEN

El cultivo de yuca ha demostrado ser un cultivo de interés agronómico para los productores en Colombia y específicamente en el Cauca, siendo uno de los principales productores de almidón agrio del país. A pesar de ser uno de los principales cultivos, la producción de éste ha sido limitada por la presencia de plagas y enfermedades, siendo la mosca blanca una de las más representativas. Los métodos usados para el control de la mosca blanca van desde control cultural, biológico, químico y mejoramiento tradicional, siendo este último el que ha tenido resultados efectivos para el control de esta plaga. Desarrollándose para el 2003 una variedad resistente a mosca blanca en el Tolima, Nataima-31 la cual tuvo buenos resultados al ser evaluada en esta región. En el Cauca esta variedad ha sido recientemente evaluada, pero no ha tenido los resultados esperados, pues existen diferencias marcadas en cuanto a factores climáticos y geográficos que pueden ser causales de la mala respuesta de esta variedad, así como la alta incidencia de enfermedades como cuero de sapo y la enfermedad de superalargamiento.

La transformación genética representa una herramienta atractiva para ser implementada en los programas de Manejo Integrado de Plagas (MIP) de Yuca, para encontrar resistencia a mosca blanca. Siendo el objetivo de este trabajo evaluar la factibilidad de aplicar la tecnología de transformación genética para aplicarla al problema de mosca blanca en yuca comparandola con los sistemas tradicionales de control, según la revisión bibliográfica. Siendo una limitante la falta de información para el control de mosca blanca mediante métodos de transferencia génica, así como fuentes de genes resistentes a mosca blanca. Por esta razón la búsqueda de información se hizo con respecto al orden de los homópteros, ya que ha este orden pertenece mosca blanca.

Desde el punto de vista técnico, de producción de plantas transgénicas de yuca, que incorporan características nuevas, parece posible obtener plantas con resistencia a insectos. La limitante no está en la tecnología de producción de las plantas per se. Se encuentra en la fuente de genes de resistencia a Homópteros, probados en otras especies, seguros para el consumo en mamíferos, que es aun escasa. Siendo los genes de lectinas procedentes de Campanilla (GNA), los más usados y efectivos, en cuanto a resistencia a homópteros, afectando su supervivencia, su actividad antialimentaria y teniendo un marcado y significativo efecto sobre la fecundidad. La limitante esta en que algunos estudios revelan que puede ser tóxica para el consumo humano y animal.

La transformación genética representa una herramienta disponible para ayudar al control de la plaga, y estaría lista para ser usada en yuca cuando se encuentren genes de resistencia a mosca blanca que provengan de la misma yuca o de otros organismos. Siendo una opción la tecnología de “piramiding genes” o “gene stacking”, que consiste en juntar en un solo genotipo varios genes de resistencia, de distintas fuentes, para obtener resistencia más duradera

INTRODUCCIÓN

Importancia del cultivo de yuca

La yuca (*Manihot esculenta* Crantz), planta originaria de América tropical, es un arbusto leñoso perenne, que pertenece a la familia Euphorbiaceae. Es probablemente la especie vegetal más eficiente del trópico en la producción, por unidad de área, de carbohidratos para las necesidades del pequeño agricultor. Su alta productividad la convierte en una fuente atractiva de materia prima renovable para la industria (Fregene M. et al 2000). En Colombia constituye una fuente de carbohidratos de bajo costo y ocupa el quinto lugar después del arroz, maíz, papa, y caña de azúcar, en la cantidad de calorías producidas para la alimentación humana.

El departamento del Cauca tiene una extensión de 29.308 Kms² de los cuales más de 18.000 Kms² son de frontera agrícola (Gobernación del Cauca, 2001), en donde la yuca es producida principalmente en la zona de laderas por pequeños agricultores minifundistas. Alrededor de 5000 familias campesinas siembran yuca en fincas con un área entre 2.5 y 3.5 hectáreas (UMATA, 1996). A pesar que el Cauca es el principal productor de almidón agrio de yuca en Colombia, ya que procesa casi el 80% de la producción total del país (IGAC, 1993), la producción de yuca del Cauca representa el 3.2% de la producción total del país. De la yuca cosechada se destina un 3.6% al consumo directo dentro de la finca, el 86.76% a la producción de almidón agrio y el 9.64% se mercadea para mercado fresco (Alarcón & Dufour, 1999).

Factores que limitan el cultivo de yuca

Datos proporcionados por la Secretaria de Agricultura en el año 2004 muestran que en el departamento del Cauca se sembraron en promedio 2803 hectáreas de yuca al año (desde el 2003). Se estima que la producción promedio es de 21793,6 toneladas de raíces de yuca por año. Por esta razón el cultivo de yuca en el norte del Cauca es uno de los más importantes para los pequeños agricultores, ya que en el departamento del Cauca existen alrededor de 5000 productores de yuca los cuales venden, en promedio, el 70% de su producción a las “rallanderías”.

La productividad del cultivo en el Cauca se encuentra por debajo del promedio nacional; 9.4 tn/ha en comparación con 9.7 tn/ha del promedio nacional; y aún más si se compara con algunas zonas productoras de yuca en Colombia como son la Costa Atlántica, con 10 tn/ha; los Llanos Orientales, 12 tn/ha y el Quindío con 15 tn/ha (DANE, 2002). Aunque a nivel experimental, el rendimiento del cultivo se ha excedido de 70 tn/ha en el Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), y la producción comercial en Colombia ha llegado a 40 tn/ha, el promedio mundial apenas es de 10 a 15 tn/ha. Estas cifras indican que varios factores limitan la producción, siendo las plagas, uno de los más importantes (Bellotti A., et al 2000).

Una de las causas del bajo rendimiento del cultivo, es el complejo de especies de moscas blancas llamadas comúnmente “palomillas”, considerada uno de los mayores grupos de plagas que atacan un amplio rango de cultivos en el mundo, causando considerables pérdidas económicas. En la yuca, se han encontrado varias especies de moscas blancas de importancia, distribuidas en Latinoamérica, África y ciertas regiones de Asia, ya que además de causar daño por alimentación directa, algunas especies son vectores de virus (Belloti et al. 2002).

Mosca blanca como plaga de yuca

En Colombia, la mosca blanca *Aleurotrachelus socialis* Bondar es la especie de mayor importancia económica y ocasiona pérdidas en el rendimiento de raíces hasta de un 79 % (Belloti & Vargas, 1986). En los últimos años sus poblaciones se han elevado y tornado endémicas en casi todas las regiones yuqueras del país, causando un gran impacto en la economía de los agricultores de yuca (Belloti et al. 2002a). En los últimos 5 años de la década del 90 y en el primero del 2000, la población de *A. socialis* se ha elevado mucho y se ha vuelto endémica en los departamentos del Cauca y Valle del Cauca (Belloti et al. 2000).

Ante esta situación, los agricultores intensifican el uso de insecticidas, induciendo la aparición de resistencia de la plaga, empeorando el problema. La aplicación de insecticidas se convierte en una práctica antieconómica, aumentando los costos de producción del pequeño agricultor, además de generar un severo peligro ambiental para la salud humana y animal (Holguin & Belloti, 2004).

Herramientas biotecnológicas (transformación genética para el control de mosca blanca)

La biotecnología ha ofrecido soluciones alternativas para los problemas de propagación, producción y obtención de plantas de yuca con las características deseadas por el consumidor. Ha ofrecido herramientas para la limpieza, multiplicación rápida del material sano y para la conservación de germoplasma, uso de marcadores moleculares para mejoramiento genético del cultivo, y transformación genética para modificar características agronómicas de interés como la resistencia a las enfermedades, el mejoramiento de la calidad del almidón y la eliminación de los glucósidos cianogénicos de la raíz, entre otras (Taylor et al 2004).

Los métodos biotecnológicos y moleculares ofrecen una alternativa a las técnicas convencionales debido a que permiten introducir uno o más genes para la corrección de deficiencias de los cultivares más importantes a nivel mundial (Mehelbaker, 1995). Hoy las variedades de plantas transgénicas que se cultivan a gran escala contienen principalmente genes que confieren resistencia a herbicidas e insectos (James, 1998; 2000; 2003).

En yuca, la tecnología transgénica se utiliza desde los años 80. La primera evidencia para la producción de embriones somáticos y plantas transgénicas fue reportada entre 1993 y 1995

(Sarria et al., 1993; 1995). Desde entonces se han introducido características novedosas en la planta que van desde la resistencia a herbicidas (Sarria et al., 2000), pasando por la disminución del contenido de cianuro en la planta (Siritunga & Sayre. 2003.; Siritunga et al., 2004), hasta la modificación de la cantidad (Ihemere et al., 2006) y la calidad (Raemakers et al., 2005) del almidón que se acumula en la raíz. Muy recientemente se ha demostrado que es posible silenciar genes específicos de rutas biosintéticas en yuca para, por ejemplo, disminuir la cantidad de glucósidos cianogénicos (cianuro) que produce la planta usando la tecnología de interferencia del ARN (ARNi; Jorgensen et al., 2005). La introducción de nueva información genética en plantas de yuca se ha hecho esencialmente utilizando el *Agrobacterium tumefaciens* como vector natural de los genes de interés. Comúnmente se utilizan dos tipos de tejidos que pueden generar plantas *de novo*, las células totipotentes (capaces de dediferenciarse y regenerar un organismo completo) que se derivan de los embriones somáticos, también conocidas como Callo Embriogénico Friable –CEF-, y los cotiledones de los embriones somáticos (Taylor et al., 2004). La vía de regeneración de plantas transgénicas generalmente se hace a través de la inducción de embriones y/o la inducción de órganos directamente (organogénesis) a partir de células totipotentes. Es común utilizar como agentes de selección de células transgénicas antibióticos, herbicidas, fluorescencia y azúcares como la manosa.

El mejoramiento genético convencional de yuca ha sido el responsable de producir todas las variedades que se cultivan hoy en el mundo. Su éxito ha sido indiscutible para enfrentar muchos problemas que aquejan al cultivo. Sin embargo, todavía los problemas existen y, en algunos casos hay que pensar en la alternativa de la biotecnología para ayudar a resolverlos, siendo el tiempo uno de ellos. Los procesos de selección implican muchos años en la obtención de la variedad de interés agronómico (8 o más). Es un proceso bastante costoso (Ceballos et al., 2002).

A pesar que el mejoramiento genético se ha usado para controlar las poblaciones de mosca blanca en Colombia (Arias y Guerrero, 2000; Vargas, et al 2002; CIAT, 2003; CIAT, 2004; CIAT, 2005), en regiones como el Cauca las variedades obtenidas por medio de mejoramiento genético no han tenido muy buenos resultados (CIAT, 2004; CIAT, 2005). Por esta razón es estratégicamente importante considerar la implementación de tecnologías como la transformación genética en yuca, como una posible vía para la solución al problema de mosca blanca.

2. JUSTIFICACIÓN

La mosca blanca como plaga de la yuca

Una de las plagas que constituye uno de los mayores problemas en la producción de la yuca en Centro y Sur América y la región Caribe es mosca blanca. En esta parte del mundo hay un gran complejo con 11 especies reportadas. Una de las mayores especies causantes de pérdidas en los cultivos en Colombia, Venezuela y Ecuador, y en ciertas áreas de América Central, es *Aleurotrachelus socialis*. Sobre campos experimentales, la infestación durante un mes resulta en un 5% de reducción del rendimiento, de 6 meses en un 42%, y de 11 meses en un 79 % (Vargas y Bellotti, 1981).

En años recientes las poblaciones de mosca blanca, entre ellas *A. socialis*, se han incrementado dramáticamente en ciertas regiones productoras de yuca en Colombia que incluyen los departamentos de Cauca, Valle del Cauca, y la región cafetera de Quindío, Risaralda y Caldas (CIAT, 2005)

Las pérdidas provocadas por *A. socialis* en Colombia son reportadas en un rango de 5 a 79 % dependiendo de la duración del ataque (CIAT, 2005). La yuca frecuentemente es producida por sistemas de producción tradicional, en donde los agricultores tienen pocas opciones disponibles para el control de plagas. Por otra parte las aplicaciones de pesticidas químicos para el control de mosca blanca tienden frecuentemente a ser poco efectivas para solucionar este problema a largo plazo. En Colombia, recientes investigaciones con los productores de yuca han mostrado que las aplicaciones con pesticidas químicos no son una solución efectiva para los pequeños agricultores, debido a las numerosas aplicaciones requeridas para un cultivo de ciclo extenso como yuca (Holguin & Bellotti, 2004).

En promedio se estima que la producción de almidón agrario de yuca en el departamento es de 11.000 toneladas al año, que representa el 80% de la producción total del país (Trujillo, 1995). En el departamento del Cauca, el Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT) tiene una estación experimental en Santander de Quilichao, y ha venido realizando investigaciones en diversos campos desde hace casi unos 30 años (Conversación personal, Bernardo Arias), para encontrar un genotipo superior que tenga resistencia a mosca blanca, ya que las poblaciones de *A. socialis* son usualmente altas (CIAT, 2005).

Según datos proporcionados por el Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural (MADR) en los años 1996 y 2004, en el departamento del Cauca se sembraron:

- Año 1996: 6400 ha; producción = 60160 t ; rendimiento = 9,4 t/ha
- Año 2004: 2803 ha; producción = 22000 t ; rendimiento = 7,8 t/ha

Viéndose reflejada una disminución en el rendimiento y la producción por área, esta disminución tiene múltiples causas, entre ellas la mosca blanca.

La transformación genética como herramienta para el control de insectos

Una de las posibilidades que brinda la biotecnología vegetal es la obtención de cultivos transgénicos. Los cultivos transgénicos son cultivos que contienen genes de otros organismos donantes, relacionados o no, que han sido transferidos sin necesidad de reproducción sexual, para dar una característica agronómica específica al organismo receptor. Existen ejemplos para yuca (Taylor et al 2004, White et al. 1998, Siritunga & Sayre, 2003, Siritunga et al., 2004; Joergensen et al., 2005; Chellappan, et al, 2003; Uzoma, et al., 2003; Puentes, 2003, Puentes et al. 2003^a; Puentes et al. 2003^b; Zhang et al, 2003; James, 1998; 2000, Ladino et al 2002).

La capacidad de aislar y manipular genes únicos a través de tecnología de DNA recombinante (Watson et al., 1987), junto con la capacidad para insertar genes específicos dentro de la variedad escogida (Chilton, 1983) abrió una nueva era de cultivos de plantas. Se han hecho progresos significativos las pasadas dos décadas en la introducción de genes foráneos en plantas, y esto ha abierto oportunidades para modificar el rendimiento, la resistencia a estrés biótico y abiótico y el mejoramiento en la calidad nutricional, entre otros (Sharma et al., 2002). Genes que codifican endotoxinas de *Bacillus thuringiensis* (Bt) fueron clonados en los años 1980 (Schenepef & Whiteley, 1981), y plantas modificadas genéticamente con resistencia a insectos fueron desarrolladas en la mitad de los años 1990 (Hilder and Boulter, 1999; Sharma et al., 2000).

Desde los primeros reportes de cultivos transgénicos de yuca, los esfuerzos han sido enfocados en la integración de genes con interés agronómico potencial. Las plantas transformadas genéticamente han sido desarrolladas para reducir el contenido de compuestos cianogénicos (White et al. 1998, Siritunga & Sayre, 2003, Siritunga et al., 2004; Joergensen 2005), resistir la infección por geminivirus (Chellappan, et al, 2003; Taylor et al 2004), modificar el contenido y la calidad del almidón (Reamakers et al., 2003; Uzoma, et al., 2003; Puentes, 2003, Puentes et al. 2003^a y Puentes et al. 2003^b), elevar el contenido de proteínas almacenadas en la raíz (Zhang et al, 2003) y tolerar herbicidas y plagas de insectos (James, 1998; 2000, Ladino et al 2002).

Desde el punto de vista técnico, de producción de plantas transgénicas de yuca, que incorporan características nuevas, parece posible obtener plantas con resistencia a insectos. La limitante no está en la tecnología de producción de las plantas *per se*. Posiblemente se encuentra en la fuente de genes de resistencia a Homópteros, probados en otras especies, seguros para el consumo en mamíferos, que es aun escasa.

3. OBJETIVOS

3.1. OBJETIVO GENERAL

Hacer un análisis de la tecnología de Organismos Genéticamente Modificados –OGMs– para determinar si ésta es aplicable a la yuca, como una alternativa para el control de la mosca blanca. El análisis se hace mediante comparación con la efectividad de los sistemas convencionales de control de la plaga que se han venido usando a través de la historia del mejoramiento de este cultivo en Colombia.

3.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS

Realizar un análisis de la bibliografía relevante en cuanto a la tecnología de transformación genética de yuca, para su potencial aplicación en el control de mosca blanca en el Departamento del Cauca, Colombia.

Realizar un análisis de la bibliografía relevante en materia de mejoramiento convencional y prácticas de manejo del cultivo de yuca para controlar la mosca blanca.

Elaborar un documento resumen que explique la importancia del control de la mosca blanca en el departamento del Cauca, usando métodos convencionales y/o biotecnológicos.

METODOLOGÍA

1. FORMULACIÓN DEL PROBLEMA Y JUSTIFICACIÓN: Se realizó mediante información colectada de instituciones que tienen fuentes de información de yuca o que trabajan directamente con esta planta, por medio de entrevistas con las personas encargadas de proyectos de investigación o de control de plagas y enfermedades (control fitosanitario). Entre estas instituciones están: UNICAUCA, CRC, ICA, CORPOICA, CIAT, UMATA, Secretaria de Agricultura.
2. REVISIÓN DE LITERATURA: Se hizo en Internet, en la universidad del Cauca y en el CIAT, para averiguar que se ha realizado en materia de yuca en general, con especificidad en resistencia a plagas y enfermedades, tipos de control, biotecnología en yuca, fisiología del cultivo y del insecto, resistencia mediante transformación genética a insectos en especial a los Homópteros, genes y fuentes de resistencia contra homópteros, entre otras.

Además se consultaron versiones electrónicas de revistas científicas como:

- ❖ *Plant Cell Reports*
- ❖ *Genetic and Molecular Research*
- ❖ *Euphytica*
- ❖ *Planta*
- ❖ *Plant Molecular Biology*
- ❖ *Journal of Invertebrate Pathology*
- ❖ *Crop Protection*
- ❖ *Transgenic Research*
- ❖ *AgBioForum*
- ❖ *African Journal of Biotechnology*
- ❖ *The Plant Cell*

En libros como:

- ❖ Cassava: Biology Production and utilization
- ❖ La yuca en el tercer milenio
- ❖ Cassava biotechnology
- ❖ Whitefly and whitefly-borne Viruses in the tropics: Building a knowledge Base for Global Action.

Acceso a bibliotecas:

- ❖ Biblioteca del CIAT
- ❖ Biblioteca de la Universidad del Cauca

Acceso a base de datos:

- ❖ Proquest
- ❖ Science Direct
- ❖ Acceso a base de datos del CIAT.

3. RECOPIACIÓN: Se hizo un compendio de forma estructurada y ordenada de la información. Además el desarrollo de la estructura de la monografía fue constituida por los siguientes puntos:

- ❖ Generalidades de la yuca
 - Origen y taxonomía
 - Descripción biológica y morfológica
 - Biotecnología para el mejoramiento de la yuca
 - Transformación genética de yuca
 - ❖ Generalidades de mosca blanca
 - Taxonomía
 - Diversidad, distribución e importancia
 - Biología y hábito
 - Daños y síntomas que causa en la yuca
 - ❖ Control de mosca blanca
 - Defensas naturales: Mecanismos físicos y químicos
 - Control químico
 - Control biológico
 - Prácticas culturales
 - ❖ Mejoramiento genético para resistencia a mosca blanca
 - Resistencia de la yuca a la mosca blanca y fuentes de resistencia
 - ❖ Transformación genética de plantas para resistencia de insectos
 - Genes comúnmente utilizados para la resistencia a insectos
 - ❖ Genes para resistencia a Homópteros
 - Tipos de genes
 - Modo de acción
 - Fuentes
 - ❖ Tecnologías de transformación genética aplicadas a resistencia contra Homóptera
4. ANÁLISIS: se hizo con base a la información recopilada, básicamente comparando la información existente entre los dos sistemas de control, uno usado para controlar mosca blanca en yuca: métodos convencionales (control biológico, químico, cultural y mejoramiento genético). Otro como posible herramienta potencial: la transformación genética.
5. CONCLUSIONES: Se realizaron mediante la interpretación de toda la información recopilada y de entrevistas con las personas a cargo de investigaciones relacionadas con yuca y el control de la mosca blanca. Contrapesando los sistemas de control convencional y el uso de OGM como una posible vía para el control de mosca blanca en el Cauca.

5. MARCO TEORICO

5.1 GENERALIDADES DE LA YUCA

La yuca fue domesticada hace unos 5000 años y cultivada extensivamente desde entonces en zonas tropicales y subtropicales del continente americano (Ceballos & De la Cruz, 2002). La yuca es un cultivo de amplio rango de adaptabilidad (latitudes menores de 28°), ya que se extiende por muchas regiones tropicales en especial en zonas con suelos de mala calidad (desde el nivel del mar hasta los 1800m), ácidos (desde pH = 4) e infértiles, adaptándose también a diversos regimenes pluviométricos (desde 1000 mm anuales) y prolongados periodos de sequía. Aunque tiene mejores rendimientos en las condiciones que favorecen aspectos como su capacidad fotosintética, es decir disponibilidad de luz, humedad relativa, apertura estomatica (que mejora el mecanismo de la transpiración), concentración de CO₂, que se correlacionan y a su vez afectan el índice de área foliar y el rendimiento en materia seca total de la planta. Cabe aclarar que todas las variedades no tienen el mismo comportamiento, ya que a pesar de que este cultivo tiene un gran rango de adaptación a periodos de sequía y acidez del suelo; algunas variedades se comportan mejor que otras. Por ejemplo en el Departamento de Cauca, en Santander de Quilichao se sometieron dos variedades: CM 507-37 y MCOL 1684 a estrés hídrico, presentando rendimientos equivalentes a 23.25 y 22.34 tn/ha respectivamente. (Mejia de tafu, 2002). Por lo anterior la yuca es considerada como el cuarto producto básico más importante después del arroz, el trigo y el maíz, como componente elemental en la dieta de 1000 millones de personas en el mundo (FAO & IFAD, 2000).

5.1.1 Origen y taxonomía. El origen de la yuca como planta cultivada se ha debatido por varios años; inicialmente se propuso la hipótesis de que la yuca era un híbrido de diversas especies del genero *Manihot* localizadas en México (Rogers 1965 y Rogers & Appan 1973); pero recientemente se ha descubierto que la yuca pudo haber derivado de poblaciones silvestres de *Manihot esculenta* subespecie *flabellifolia* que se encuentran en la región sur de la amazonia brasilera, entre los estados de Mato Grosso y Rondônia (Olsen & Schaal 1999 y 2001). Con respecto a la taxonomía de la yuca, Ceballos & De la Cruz (2002), esta pertenece a la familia Euphorbiacea, compuesta por unas 7200 especies. La yuca (*Manihot esculenta* Crantz) es la especie que tiene relevancia económica y es cultivada. Del género *Manihot*, se han definido aproximadamente unas 98 especies, siendo la clasificación taxonómica de la yuca la siguiente:

Reino:	Vegetal
División:	Espermatofita
Subdivisión:	Angiosperma
Clase:	Dicotiledonea
Subclase:	Archichlamida
Orden:	Euphorbial
Familia:	Euphorbiacea
Genero:	Manihot
Especie:	<i>Manihot esculenta</i> (Crantz)

5.1.2 Descripción biológica y morfológica. Las especies del genero *Manihot*, incluyendo la yuca, presentan 36 cromosomas y en la mayoría de los casos el apareamiento de estos forma bivalentes, sugiriendo que esta especie sería diploide ($2n= 36$ cromosomas) (Perry 1941). Por otra parte la ploidia de esta especie esta en discusión, puesto que otros autores la consideran un poliploide, posiblemente un alotetraploide (número cromosómico básico de 9) (Umanah & Hartman 1973).

La yuca es un arbusto perenne; es monoica, de ramificación simpodial (tipo de ramificación de donde el eje central no es muy bien definido y esta ramificado paralelamente), con una altura entre 1 y 5 m. El tallo maduro es cilíndrico y su diámetro varía de 2 a 6 cm. Las hojas son simples. La lámina foliar es palmeada y profundamente lobulada. La yuca es una planta monóica (flores femeninas y masculinas en la misma planta, en la misma inflorescencia). Las flores están compuestas de cinco tépalos. El fruto de la planta es una cápsula dehiscente (tienen una hendidura para la diseminación de semillas) y trilocular, de forma ovoide a globular, de 1 a 1.5 cm. de diámetro. La semilla es de forma ovoide-elipsoidal y mide alrededor de 1 cm. de largo, 6 mm de ancho y 4 mm de espesor (Domínguez et al. 1985).

Otro componente que cabe destacar es la profundidad que alcanzan las raíces de yuca, ya que alcanzan hasta 2 m., lo que ayuda a que la planta tenga mayor disponibilidad de agua en los estratos mas internos del suelo donde hay mayor disponibilidad de este elemento cuando la planta sufre de estrés hídrico ambiental (Mejía de tafu, 2002).

5.1.3 Plagas que aquejan el cultivo de la yuca. En el cultivo de yuca, todas las plagas no causan el mismo daño económico en todas las regiones, difiriendo el nivel de daño dependiendo de las variedades, condiciones ambientales, calidad del suelo (fertilidad del suelos), la edad de la planta, el tipo de daño y la duración del ataque; factores determinantes a la hora de establecer qué plaga es de importancia económica, correlacionando el daño causado por las plagas y su pérdida en rendimiento (Bellotti et al., 2000).

Otros factores que determinan la importancia de las plaga son la biología y fisiología de la planta. El daño causado por la plaga determina la reducción en la tasa fotosintética; esta es una de las principales causas de las pérdidas en rendimiento, así como también el tiempo que la plaga permanece dañando el cultivo. Así, a mayor tiempo de estancia de la plaga en la planta (i.e., ácaros, trips, moscas blancas, escamas) se produce mayor perdida en rendimiento. Los de estancia corta (gusano cachón, mosca de la fruta, mosca del cogollo), disminuyen notablemente la tasa fotosintética y por ende la producción (Bellotti et al., 2000).

Las preferencias alimenticias de la plaga, o el lugar de la planta donde se desarrolle fisiológicamente, por ejemplo en estados larvarios tiene diferentes efectos, en el rendimiento o estado del producto que se quiera comercializar. Las plagas pueden atacar el material de siembra (mosca de la fruta, barrenadores, chizas, escamas y tierreros); la planta en desarrollo (consumidores de follaje, chupadores, deformadores de la hoja y barrenadores del tallos, las ramas y los cogollos); las raíces frescas (chinche, piojos harinosos, chizas blancas) o la yuca seca almacenada (gorgojos de la harina, trozos de yuca, almidón de yuca) (Bellotti et al., 2000).

Específicamente en Colombia, variedades altamente susceptibles como la chiroza gallinaza, pueden ser totalmente destruidas por los trips en ecosistemas como el del CIAT (Valle del Cauca) y Santander del Quilichao (Norte del departamento del Cauca). Por otro lado en los últimos 6 años de la década de los 90 en Colombia, la especie *Aleurotrachelus sociales* Bondar (mosca blanca), ha causado grandes pérdidas y alarmó a los agricultores de ciertas regiones del país (norte del departamento del Cauca, sur del Valle del Cauca, Tolima y parte de la Costa Atlántica) (Arias, 1995).

5.1.4 Biotecnología y transformación genética en yuca. La biotecnología puede contribuir a la solución de estos y otros problemas para beneficiar tanto a los productores como a los consumidores. Algunas de las áreas de la biotecnología que presentan el mayor potencial para el mejoramiento de la yuca son:

a) El cultivo de tejidos (para la limpieza, multiplicación rápida del material sano y para la conservación de germoplasma)

b) El uso de marcadores moleculares para distintas actividades en el mejoramiento genético del cultivo (empleado en la diferenciación de individuos, discriminación entre clones, análisis filogenéticos y taxonómicos, mapeo de genomas, cuantificación de variabilidad génica intra e interespecífica, mejoras genéticas, detección de infecciones o propensión a sufrirlas, localización de resistencia a enfermedades y dispersión de especies).

c) La transformación genética, para modificar ciertas características agronómicas de interés como la resistencia a las enfermedades, el mejoramiento de la calidad del almidón, el incremento del valor nutritivo de la raíz y la eliminación de los glucósidos cianogénicos de la raíz, entre otras (Taylor et al 2004)

En cuanto a transformación genética en yuca (tabla 1) se han enfocado diferentes problemas del cultivo, introduciendo nuevos genes (incluyendo genes marcadores de selección) o inactivando genes, como los de producción de compuestos cianogénicos, para mejorar la calidad nutritiva de la raíz.

Los datos existentes sobre transformación genética en yuca demuestran que es posible obtener plantas transgénicas, aunque todavía existen limitaciones como la baja eficiencia de regeneración. Según la tabla 1, se puede apreciar que el método de transformación genética más usado es el que usa la bacteria *Agrobacterium tumefaciens* como vía para la introducción de genes de interés.

Tabla 1. Esfuerzos realizados en transformación de yuca desde 1998, haciendo énfasis en las metodologías seguidas, y los genotipos usados (basada en Jaimes, 2005)

Método de transformación	Tipo de explante y plasmido	Genotipo y éxito de regeneración	Gen a introducir y características.	Referencia
<i>Agrobacterium tumefaciens</i>	Embriones somáticos. Plasmido PGV 1040.	Genotipo MCOL 1505	Gen bar. resistencia al herbicida fosfonitricina (PPT): expresión de la enzima fosfonitricina-acetiltransferasa	Calderon-Urrea 1988.
<i>A. tumefaciens</i>	Cotiledones de embriones somáticos (CES) Plasmido PGV 1040	Genotipo MPER 183. Eficiencia: 1% (1 línea con plantas transgénicas).	Gen bar. resistencia al herbicida PPT para la expresión de la enzima fosfonitricina-acetiltransferasa)	Sarria et al. 1993, 1995 y 2000.
<i>A. tumefaciens</i>	CES. Plásmido pBinGusIn	MCOL 22. Eficiencia: 0.3% y 0.5% (5 líneas con plantas transgénicas).	Gus y hptII. Plantas resistentes a la higromicina	Li et al. 1996.
<i>A. tumefaciens</i> cepa ABi-piLTAB188	CEF.	Genotipo 60444. Regenerándose 2 plantas transgénicas, (eficiencia de transformación: 1% - 10%).	Resistentes al antibiótico paramomicina. Gen GUS.	Gonzales et al. 1998.
<i>A. tumefaciens</i>	Suspensiones embriogénicas	Genotipo 60444. 11% (5 líneas con plantas transgénicas).	Gen PMI (codifica para la enzima fosfomanosa isomerasa: permite metabolizar la manosa).	Zhang et al. 2000b.
<i>A. tumefaciens</i> y bombardeo con micro partículas	CEF	Genotipos a)60444: 4 líneas con plantas transgénicas= 4.5 plantas/10g b)CM3306-4: 2 plantas/10g =9 líneas con plantas transgénicas y c)SM1219-9: 5 plantas /100g= 1 línea con plantas transgénicas	Gen cry1AB	Ladino et al. 2002.

<i>A. tumefaciens</i>	Embriones somáticos secundarios	Genotipo MCOL2215. Regeneración de 5 líneas de plantas transgénicas <i>in vitro</i> . Concentración de linamarina se redujo hasta 1%.	Genes CYP79D1 y CYP79D2 en orientación antisentido (codifican dos citocromos P450 y catalizan la síntesis del compuesto cianogénico linamarina en yuca.). Reducir el potencial del cianogénico.	Siritunga & Sayre 2003.
<i>A. tumefaciens</i>	Embriones somáticos secundarios	Genotipo MCOL2215. Eficiencia: 3.6%, en 3 de las 77 líneas con plantas potencialmente transgénicas (southern blot y western blot). disminución en el contenido de acetona cianohidrina en un 35%-59%	Gen HNL (codifica para la enzima hidroxinitrilo liasa: degrada el compuesto cianogénico acetona cianohidrina	Siritunga et al., 2004.
<i>A. tumefaciens</i>	CEF	Genotipo 60444: eficiencia de transformación en un 84.1%. SM1219-9: eficiencia duplicada.	Mejoramiento de protocolo de trans. genet. en yuca. Vacío durante la infección, disminuyéndose la T° de cocultivo de 28 °C a 21°C (condición de oscuridad).	Jaimes, 2005
Bombardeo con micro partículas.	Suspensiones embriogénicas a partir de CEF (Taylor et al. 1996)	Genotipo 60444. eficiencias de transformación de 12% (dos líneas con plantas transgénicas) y 1-15% respectivamente	Genes reporteros GUS (B-glucoronidasa) y luc (luciferasa)	Schöpke et al. 1996 y Reamakers et al. 1996
Bombardeos con micro partículas.	CES	Genotipos 60444 y MCOL2215: eficiencia de transformación de 1.2% (12 líneas con plantas transgénicas).	Gen gus y hptII	Zhang et al. 2000a.
RNAi	Embriones somáticos secundarios	MCol22: 92 % de reducción en glucosidos cianogénicos	Genes CYP79D1 y CYP79D2 (orientación antisentido) inhibir síntesis de las enzimas linamarina y lotaustralina. Y Gus	Jorgensen et al., 2005
Bombardeo con micropartículas	CEF	Genotipo TMS60444: 36 % reducción de amilosa en el almidon	Gen GBSSI en orientacion antisentido y Luc.	Reamakers et al., 2005

En cuanto a los tipos de explantes, el CEF (Callo embriogénico friable) y el CES (cotiledones de embriones somáticos), son los que han tenido más éxito en la regeneración y transformación genética. Contando sólo el número de plantas regeneradas que han sido confirmadas como transgénicas, la eficiencia máxima de transformación de 84.1% ha sido reportada por Jaimes (2005). Sin embargo, en este cálculo no se tuvieron en cuenta las eficiencias en las diferentes etapas del proceso (p.e. número de callos inducidos positivos, número de callos convertidos en plantas, etc.). Los genotipos utilizados también han demostrado tener una eficacia relativa para ser transformados, siendo el genotipo 60444 el más usado y presentando la máxima eficiencia de transformación. Sin embargo, el número de genotipos transformables genéticamente aún es muy restringido si se tiene en cuenta la variabilidad de genotipos que cultivan los agricultores en, por ejemplo, el Departamento del Cauca.

Esta sería una seria limitante a la aplicación de la tecnología de transformación genética. Sería recomendable conocer el comportamiento *in vitro* de los genotipos preferidos por los agricultores del Cauca para establecer si pueden ser modificados genéticamente con eficiencias aceptables (p.e., alrededor del 10%).

5.2 GENERALIDADES DE MOSCA BLANCA



Figura 2 Hembras de *A. socialis* ovopositando en el envés de la hoja de yuca. (Fuente: Entomología de yuca, CIAT)

Según McAuslane et al. 1995, las moscas blancas pertenecen a la familia Aleyrodidae del orden Homóptera. Son considerados una plaga antieconómica para la agricultura de muchos países. Estos insectos pueden atacar una gran diversidad de especies de plantas cultivadas, y sus daños no sólo se limitan a defoliaciones localizadas, también son capaces de transmitir virus patógenos y por ende provocar desordenes fisiológicos; además son altamente resistentes a insecticidas.

El complejo de moscas blancas según Bellotti et al. (1994; 1999) y Castillo (1996) atacan y limitan el cultivo de la yuca en América, África y, en menor grado, Asia (Tabla 2; Bellotti et al. 2002). *A. socialis* es la especie predominante en la zona norte de Suramérica y, en menor medida, en Brasil (Farías 1994). *B. tuberculata* y *T. variabilis* han sido registradas en bajas densidades en Brasil, Colombia y Venezuela (Farías 1990; Bellotti et al. 1999).

En Colombia se estima que 62 especies de moscas blancas se encuentran presentes en diferentes cultivos (Saldarriaga & Posada 1993). En este país la especie de “mosca blanca” mas importante en el cultivo de yuca (*Manihot esculenta* Crantz) es *Aleurotrachelus sociales* Bondar (figura 2) junto con *Bemisia tuberculata* Bondar y *Trialeurodes variabilis* Quintace (Arias, 1995).

Las pérdidas en rendimiento por mosca blanca en yuca alcanzan hasta un 79%. En África, el virus del mosaico africano, transmitido por *Bemisia tabacci* Gennadius, ha causado pérdidas que oscilan entre el 23 y el 100% (CIAT 1986, 1992). Debido al largo ciclo del cultivo de la yuca, la aplicación continua de plaguicidas resulta costoso económica, biológica y ecológicamente hablando. Se deteriora el medio ambiente y se corre el riesgo de generar resistencia entre las poblaciones de moscas a los insecticidas de más uso.

Tabla 2. Distribución global de las moscas blancas de importancia para el cultivo de la yuca (Tomado de Bellotti 2002).

Plaga	Especies principales	América	África	Asia
Moscas blancas	<i>Aleurotrachelus sociales</i>	X		
	<i>Aleurodicus dispersus</i>	X	X	X
	<i>Aleurothrixus aepim</i>	X		
	<i>Bemisia tabaci</i>		X	X
	<i>Bemisia afer</i>	X	X	

5.2.1 Taxonomía. Según Gill 1990, existen aproximadamente 1.200 especies de moscas blancas. Con una distribución de 724 en zonas tropicales y 420 en regiones templadas. Las moscas blancas pertenecen a la familia Aleyrodidae y esta tiene dos subfamilias: Aleurodicinae y Aleyrodinae. La primera, endémica en Centro y Sur América, se considera más primitiva por el volumen de su cuerpo (>2,0 mm) y al número de nervaduras de sus alas (Mound & Halsey 1978; Gill 1990). Según Martín (1987) Aleyrodinae se caracteriza por tener un dorso sin poros productores de cera; la línula (es una parte de una estructura llamada orificio basiforme, ubicada en el extremo abdominal de las moscas blancas el cual es un órgano de excreción. Esta estructura es importante para la diferenciación de especies de mosca blanca), es de tamaño variable, visible, y no tiene los cuatro pares de setas visibles.

Desde el punto de vista económico las tres especies más importantes de Aleyrodinae son: *Trialeurodes vaporariorum* (Westwood), *B. tabaci* (Gennadius) y actualmente *B. tabaci* (Gennadius) biotipo B, clasificada en 1994 por Bellows y colaboradores (Bellows et al., 1994) como *B. argentifolii*.

Su clasificación se basa en la forma del cuarto estadio ninfal o cápsula pupal (estadio sesil). Sin embargo, algunas especies polífagas de moscas blancas modifican el aspecto de la cápsula pupal de acuerdo a la planta hospedera en donde se desarrollan (Mound & Halsey 1978).

5.2.1.2 Diversidad, distribución e importancia. Las especies de mosca blanca se encuentran distribuidas en nueve zonas zoogeográficas: Paleártica, Etiope, Madagascar, Oriental, Austro Oriental, Austral-Asiática, Pacífica, Neoártica y Neotropical. (Mound & Halsey, 1978). En el cultivo de yuca se han determinado varias especies de “mosca blanca”, distribuidas en América, África y Asia.

La familia Aleyrodidae cuenta con más de 126 géneros que comprenden 1.156 especies, de las cuales las más importantes en el cultivo de la yuca son: *Bemisia tabaci* (Gennadius), *Aleurotrachelus socialis* (Bondar), *Trialeurodes variabilis* (Quaintance), *B. tuberculata* y *Aleurothrixus aepin* (Goldi). Estas especies generalmente se encuentran en diferentes hospedantes ya que atacan tanto plantas ornamentales como cultivos comerciales (Arias, 1995).

Las moscas blancas (Homoptera: Aleyrodidae) se alimentan directamente de la planta de yuca y sirven de vectores de los virus que la atacan. Existen muchas especies de mosca blancas en el neotrópico y hay once especies relacionadas con la yuca: *Aleurotrachelus socialis* Bondar, *trialeurodes variabilis* Quaintance, *Bemisia tuberculata* Bondar, *Aleurothrixus aepim* Goldi, *Bemisia tabaci* Gennadius, *B. argentifolii*, *Trialeurodes abutiloneus*, *Aleurodicus dispersus*, *Paraleyrodes* sp., *Aleuronudus* sp. y *Tetraleurodes* sp. (Bellotti et al., 1994; 1999; Castillo, 1996; Franca et al., 1996).

Aleurotrachelus socialis Bondar predomina en el norte de América del Sur, se encuentra también en Brasil, aunque en menor número (Farias, 1994). Se han registrado pequeñas poblaciones de *B. tuberculata* y *T. variabilis* en Brasil, Colombia, Venezuela y otros países (Farias 1990; Bellotti et al., 1999). En Colombia se han encontrado poblaciones bajas de *A. dispesus* en cultivos de yuca de la costa Atlántica y del Valle del Cauca, así como en algunas provincias de Ecuador. También se encuentra *Bemisia afer* en Kenia (Munthali, 1992) y en Costa de Marfil (Bellotti 2000a; 2000b).

Arias (1995) en el Centro Experimental Nataima del ICA, Tolima, encontró proporciones correspondientes a: *A. socialis* 96% y *T. variabilis* con *B. tuberculata* sumaron 4%. En investigaciones realizadas por Castillo en Colombia durante 1994, en cinco departamentos de la región de la Costa Atlántica, encontró una proporción de 86.3 % para *A. socialis*,

12.8% *B. tuberculata*, 0.7% *T. variabilis* y 0.2% para la especie identificada como *Tetraleurodes* sp. En el departamento del Cauca la proporción de *T. variabilis* y *A. socialis* fue de 55.6% y 42.2% respectivamente, y *B. tuberculata* solo se presentó en un 2.2% (CIAT 1994).

Vargas y Bellotti, (1981), mencionan que antes de 1978 no había registros sobre las pérdidas en rendimiento causadas por alimentación de la mosca blanca en el cultivo de la yuca. Desde entonces se han desarrollado diferentes investigaciones para determinar pérdidas en la producción, búsqueda de cultivares resistentes, control biológico y químico, ya que los controles convencionales no están siendo efectivos.

En los últimos 6 años de la década de los 90, en Colombia, la especie *A. socialis* ha causado grandes epizootias (Epidemia causada al mismo tiempo por un gran número de animales de la misma especie) y alarmó a los agricultores de ciertas regiones del país (Norte del departamento del Cauca, sur del Valle del cauca, Tolima y parte de la costa Atlántica) (Arias, 1995). Ya que esta plaga se encuentra en algunas regiones durante todo el año, haciendo que los agricultores acudan a los pesticidas químicos.

5.2.1.3 Daños y síntomas. Bellotti (2002a) realizó una evaluación del efecto del ataque de la mosca blanca en 3 variedades de yuca (CMC 57, CMC 40 y MMEX 59), mostrando una reducción en rendimiento de 33.6% para MMEX 59, 52.0% para CMC-40 y 76.7% para CMC-57, porcentajes que indican un daño considerable causado al cultivo. Bellotti (2002a) realizó una evaluación del efecto del ataque de la mosca blanca en 3 variedades de yuca (CMC 57, CMC 40 y MMEX 59), mostrando una reducción en rendimiento de 33.6% para MMEX 59, 52.0% para CMC-40 y 76.7% para CMC-57, porcentajes que indican un daño considerable causado al cultivo



Figura 3 Daños causados por mosca blanca en yuca, hojas rastreras y presencia de fumagina (Fuente: Entomología de yuca, CIAT)

Las moscas blancas causan daño directo al alimentarse del floema de las hojas, produciendo clorosis y caída de las mismas (figura 3), dando como resultado una reducción en la producción de raíces. Pérdidas en producción debido a *A. socialis* y *A. aepim* son comunes. Existe una correlación entre la duración del ataque de mosca blanca y las pérdidas en producción de raíces (Bellotti, 2000a, 2000b).

El daño en las variedades susceptibles se manifiesta por un moteado o enrollamiento de las hojas, muy similar al del mosaico africano. Puede ocurrir también el amarillamiento de las hojas y la deformación de las terminales de crecimiento; además, se produce fumagina (se desarrolla sobre las excreciones azucaradas del insecto). En infestaciones severas se manifiesta la caída de las hojas bajas (Bellotti, 2002a).

Cuando los ataques se inician a edad temprana y duran hasta etapas muy avanzadas del periodo vegetativo de la planta, y cuando las variedades son susceptibles, las plantas se tornan raquílicas y sus tallos delgados sufren volcamiento; se producen entonces tallos de rebrote que son apetecidos por los adultos de la plaga. De este modo la plaga consigue afectar la producción del material de siembra, el rendimiento del cultivo y la calidad de las raíces cosechadas (Arias, 1995).

B. tabaci se encuentra distribuida en la región tropical considerándose como plaga de yuca en África y diversas regiones de Asia incluyendo la India (Lal & Pillai, 1981) y Malasia. Después de 1990, se encontró que los biotipos de *B. tabaci* se habían colonizado como plaga de yuca en América. Las moscas blancas pueden transmitir virus en yuca como:

- ⇒ La enfermedad del mosaico de la yuca en África (ACMD), causada por varios geminivirus transmitidos por *B. tabaci* (Tresh et al., 1994).
- ⇒ *B. tuberculata* es registrada como el vector de cuero de sapo en la yuca en el Neotrópico (Angel et al., 1990). Esta podría estar implicada en la transmisión del agente causante del cuero de sapo, si se tratara de un virus.

A principios de los años 90, un nuevo biotipo (B) de *B. tabaci* considerado por algunos como una especie separada de *B. argentifolii*, ha sido encontrado alimentándose de yuca en el neotrópico. Se considera a ACMD como una amenaza seria para la producción de yuca dado que los cultivares más tradicionales del Neotrópico son altamente susceptibles a la enfermedad. Además, el complejo de biotipos de *B. tabaci* es vector de varios virus del cultivo que a menudo se reproducen en asociación con yuca o cerca de ella. La posibilidad que la enfermedad viral circule entre esas especies, o que aparezcan nuevos virus, representa una amenaza potencial para la yuca (Bellotti, 2000a, 2000b).

5.3 CONTROL DE MOSCA BLANCA

5.3.1 Prácticas agronómicas en el control cultural. El cultivo tradicional de yuca junto a otros cultivos ha reducido algunas poblaciones de plagas (Leihner, 1983). La asociación de yuca con caupí (*Vigna unguiculata*) reduce la población de huevos de *A. socialis* y *T. variabilis* (Gold et al. 1990). Estos efectos fueron residuales, persistiendo hasta 6 meses después de la cosecha.

Las pérdidas en producción en la asociación de yuca con maíz, monocultivo de yuca y una mezcla de sistemas de cultivos fueron sólo del 12% (Gold et al., 1989). La asociación con maíz no redujo la población de huevos (Gold et al., 1993), lo que muestra que la reducción de las especies de mosca blanca depende de la especie con que se intercale. Por esta razón los grandes agricultores no han aceptado este sistema, a pesar que reduzca la población de la plaga en pequeños agricultores (Bellotti, 2000b).

En el control agronómico, el manejo de fechas de plantación tiene un papel importante en la disminución de la incidencia de esta plaga. Si se planta en la época de lluvias adecuada, el cultivo puede estar libre de la plaga, o soportar sólo pequeñas poblaciones de ésta, en los primeros 2 a 3 meses del periodo vegetativo, que son muy importantes para el desarrollo del cultivo. Así mismo, el control de malezas y la fertilización (cuando sea necesaria) evitarán, si son oportunos, la competencia de otras plantas y darán un vigor inicial a las plantas que les permitirán soportar los ataques de este insecto (Arias, 1995). Sin embargo, algunas especies de mosca blanca atacan el cultivo en los periodos de lluvia y alcanzan vigor en su invasión.

Las trampas amarillas se usan como práctica de control físico en diferentes cultivos. Los investigadores han encontrado que las “moscas blancas” son atraídas por las superficies que reflejan el color amarillo (longitudes de onda de 500 a 700 nm) (Berlinger, citado por Arias, 1995).

A pesar que las prácticas culturales no alcanzan los niveles deseados para la erradicación de la plaga en el departamento del Cauca, estos sistemas de prevención y manejo de mosca blanca en yuca son una herramienta de la cual no se puede prescindir en los programas de manejo integrado de plagas (MIP) hasta tanto no se tenga resistencia genética eficiente y durable.

5.3.2 Control Biológico. En el neotrópico (Colombia, Venezuela, Ecuador y Brasil) se han identificado bastantes enemigos naturales asociados con el complejo de mosca blanca que ataca la yuca. Aun falta mucho por conocer sobre los enemigos naturales asociados con las diferentes especies de mosca blanca y esto ha limitado la determinación de su efectividad y, por ende, de su uso en los programas de control biológico. Existe un conjunto de parasitoides, pero se sabe poco sobre su nivel de parasitismo, sus tasas de parasitismo por especies de mosca, el hospedero específico que eligen, y su efecto en la regulación de poblaciones de la mosca blanca (Bellotti et al., 2002).

Estudios hechos con *E. hispida* como parásito de *A. socialis* muestran una tasa de parasitismo entre 15% y 75.3%, con una tasa promedio de parasitismo de 45% (CIAT, 1999; Ortega, 2000). *Encarsia hispida* es el parasitoide que se observa con más frecuencia en Brasil y en la región del caribe. El chinche de encaje negro, *A. machalana* causa daños a la yuca en Colombia, Venezuela y Ecuador (Bellotti et al., 1999, adaptado de Bellotti, 2000a).

Desde 1994, los investigadores del CIAT han hecho exploraciones para identificar enemigos naturales en el norte de América del Sur, siendo los parasitoides microhimenópteros el grupo más representativo (Castillo, 1996; Evans y Castillo, 1998). Hay abundancia de estas especies en Colombia, recolectándose más de 10 especies, algunas de ellas sin registrar, identificándose tres de las especies de *Encarsia* como *E. hispida*, *E. pergandiella* y *E. bellotti* (Evans y Castillo, 1998). Las especies predominantes fueron *E. hispida*, *Amitus* sp. y *Eretmocerus* sp.; los niveles más altos de parasitismo observados en *A. socialis*, *B. tuberculata* y *T. variabilis* fueron 15.3% 13.9 % y 12.1% respectivamente, y variaron según la región geográfica (Castillo, 1996). El parasitismo fue mayor en la región andina que en las zonas costeras y en las regiones planas del oriente de Colombia.

En Colombia se halló que *Encarsia* era el género más frecuentemente recolectado en la Región Andina y que *Eretmocerus* lo era en las bajas altitudes de la Costa Caribe (CIAT, 1999). Las especies de parasitoides asociados con cada especie de mosca blanca pueden estar influenciadas por la región geográfica. En el Valle del Cauca (1000 msnm), el 99.6% del parasitismo de *A. socialis* se debió a *Encarsia* y el 0.4% a *Eretmocerus*. El complejo de especies de parasitoides más numeroso se halló asociado a *B. tuberculata*. Por la variación geográfica de los parasitoides relacionados con las especies de mosca blanca, por la ausencia de estudios en el control biológico en el departamento del Cauca, y por la falta de protocolos establecidos para la cría de estas especies, resulta incierta su utilización para el control biológico de la mosca blanca.

5.3.3 Control Químico. Holguin y Bellotti (2004), mostraron que el uso de los insecticidas químicos Imidacloprid y Tiametoxan en el control de mosca blanca *A. sociales*, reduce la población en un período entre 45 y 60 días después de la aplicación foliar. Para los agricultores con áreas grandes de siembra, el cultivo es rentable haciendo únicamente las aplicaciones foliares. Para el pequeño agricultor el cultivo es rentable sólo con la aplicación foliar de un producto desde la aparición de la plaga, pero deja de serlo cuando se hacen aplicaciones desde la siembra, por el alto costo de los productos.

Según Cardona y colaboradores (2005) el biotipo B de *B. tabaci* recientemente introducido en Colombia presenta altos niveles de resistencia a methomil y methamidofos, y en algunos lugares moderados niveles de resistencia a cipermetrin. Los niveles de resistencia a insecticidas químicos en mosca blanca parecen estar relacionados a la intensidad del uso. Nuevos insecticidas como diafentiuron, buprofezin, pyriproxifen e imidacloprid son aun efectivos en el control de mosca blanca en Colombia y Ecuador (Rodríguez et al., 2003), a pesar que las moscas blancas puedan desarrollar resistencia a nuevos insecticidas (Denholm et al., 1996; Horowitz & Ishaaya, 1996; Elbert & Nauen, 2000; Palumbo et al., 2001).

5.4 MEJORAMIENTO GENÉTICO PARA RESISTENCIA A MOSCA BLANCA EN YUCA

Moderados niveles de resistencia en yuca para la mosca blanca *Aleutrachelus socialis* han sido identificados en el germoplasma de *Manihot esculenta* (Bellotti & Arias, 2001).

Más del 90 % de las accesiones de *Manihot esculenta* en el banco de germoplasma de yuca del CIAT han sido evaluadas y se estima que cerca del 1% alcanzan bajos a moderados niveles de resistencia a *A. socialis*.

Diferentes estudios mostraron que *A. socialis*, cuando se alimentó sobre variedades resistentes, tuvo menos oviposición, periodos de desarrollo más largos, tamaño reducido y mayor mortalidad que las que se alimentaban de clones susceptibles. Las ninfas de *A. socialis*, cuando se alimentaron de MECU 72 (figura 4), presentaron 72.5% de mortalidad en los primeros instares (CIAT, 1994; Arias, 1995; Bellotti & Arias, 2001). Las progenies (CG489-34, CG489-4, CG489, CG489-31, CG489-23) seleccionadas de un cruce de MECU 72 y MBRA 12 tuvieron niveles moderados de resistencia a mosca blanca. Tres de estos híbridos fueron evaluados para ser entregados a productores en el Departamento de Tolima, Colombia (Arias & Guerrero, 2000).

Instituciones como la Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria (CORPOICA) y el Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), desarrollaron nuevas variedades de yuca (*Manihot esculenta*, Crantz) con resistencia a la mosca blanca o palomilla (*Aleurotrachelus socialis*, Bondar), encontrando resistencia en la variedad Nataima 31 (CG 489-31, código del CIAT). Esta variedad proviene del cruzamiento entre las variedades MECU 72 (Variedad resistente) y MBRA 12 (buen rendimiento y calidad culinaria), colectadas en Ecuador y Brasil, respectivamente. MECU 72 es altamente resistente a mosca blanca (Aproximadamente 35 % de reducción de *A. socialis*) con un buen rendimiento, bajo contenido de HCN y buena calidad culinaria (CIAT, 2004). Esta variedad supera a la variedad regional del Valle cálido del alto Magdalena. Fue liberada a los productores de yuca por el Ministerio Colombiano de Agricultura (Vargas, et al 2002).

En dos estaciones experimentales del CIAT ubicadas en el Cauca y Tolima se evaluó en un periodo comprendido entre el 2003-2004 la familia CM 8996 para un estudio de resistencia a mosca blanca en yuca. Este estudio hecho por CORPOICA, en la que la familia CM 8996 fue desarrollada de un cruce del cultivar resistente a *A. socialis* MECU 72 y el susceptible MCol 2246; se obtuvieron diferentes resultados.

En la estación de Nataima, en el Espinal Tolima, se obtuvo de un 48.3% de los clones resistentes a mosca blanca, con poco contenido de HCN siendo variedades dulces, aceptables para consumo animal y en el mercado industrial (CIAT, 2004).

En la estación de Santander de Quilichao en el Cauca, el 37.5 % de los clones evaluados no presentaron síntomas de daño, el 72 % de los clones tuvieron poblaciones bajas de mosca blanca. Adicionales datos sobre la cantidad de raíz, contenido de materia seca y calidad culinaria fueron 26.3% de los cultivares tuvieron bajo contenido de materia seca, 7.7 % presentaron buena calidad culinaria y 70% tuvieron pobre calidad de raíz. Según el estudio la calidad de la raíz pudo haber sido debida a la enfermedad del superalargamiento (CIAT, 2004). En previos ensayos con los mismos cultivares, la calidad culinaria de las raíces tuvo un promedio mucho mas alto (CIAT, 2003).

En la primera evaluación hecha en Nataima, Tolima en el periodo 2004-2005 el 11% de los cultivares CM 8996-637, CM 8996-382 y CM 8996-55 no presentó síntomas de daño de *A. socialis*, el 29.8 % tuvieron una buena resistencia y el 41.6% fueron susceptibles. En la segunda evaluación del mismo período, 67.5 % tuvieron un buen rango de resistencia y 22% moderado. En general tuvieron un rango de resistencia de moderada a alta. En cuanto a la producción, el 30.5% produjo entre 20 y 30 t/ha, 52.4% un contenido de materia seca hasta 30%. Solo el 15% un contenido superior al 35% (considerado adecuado para un cultivar comercial) (CIAT, 2005). En la misma evaluación anterior, en Santander de Quilichao el 97.6% de los genotipos reaccionaron aceptablemente a la resistencia y 81 % fueron susceptibles. Solo 1 genotipo CM 8996-539 tuvo bajas poblaciones y daño de mosca blanca. 19 % de los genotipos produjeron menos de 10 t/ha y 11% produjo aprox. 30 t/ha. Esto fue debido a la alta incidencia de las enfermedades de cuero de sapo (afecta las raíces de la yuca, según los estudios de diseminación de la enfermedad indica contagio por vector aereo, siendo la mas asociada a esta enfermedad la mosca blanca *B. tuberculata*) y la superelongación (promueve el crecimiento exagerado de los entrenudos de la planta y es causada por el hongo *sphaceloma manihotcola*) (CIAT, 2005).

Los cultivares de yuca que resisten bien el ataque de la mosca blanca en regiones como el Tolima podrían no presentar el mismo patrón de resistencia a mosca blanca en regiones como el Cauca. Esto puede deberse, entre otros factores, a la falta de selección durante el desarrollo del cultivar para las condiciones edafoclimáticas del Cauca, y a la alta incidencia de enfermedades que limitan el cultivo en el Cauca como el cuero de sapo y el superalargamiento.

5.4.1 Resistencia de plantas hospedera y fuentes de resistencia. La resistencia varietal ofrece una opción estable, de bajo costo y de larga duración para mantener controladas las poblaciones de mosca blanca.



Figura 4 Comparación de un genotipo de yuca susceptible a mosca blanca y uno resistente el MEcu 72. (Fuente: Entomología de yuca, CIAT).

La resistencia a la mosca blanca es rara en los cultivos, aunque han sido identificadas buenas fuentes de resistencia y se están desarrollando híbridos resistentes altamente productivos. Los estudios sobre RPH (control por resistencia varietal) iniciados en el CIAT hace más de 15 años han permitido evaluar sistemáticamente más de 6000 variedades de yuca del banco de germoplasma respecto a la resistencia a la mosca blanca (CIAT, 1999), especialmente a *A. socialis*. En Brasil se han hecho investigaciones con *A. aepim* (Farias, 1990; citado en Arias & Guerrero, 2000).

Como se mencionó anteriormente, entre las variedades resistentes a *A. socialis* se encuentra el clon MECU 72 (figura 4) con un 72.5 % de mortalidad de ninfas de *A. socialis* (Bellotti & Arias, 2001). Otras variedades presentaron resistencia entre moderada y alta incluida MECU 64, MPER 335, MPER 415, MPER 317, MPER 216, MPER 221, MPER 265, MPER 266 y MPER 365. Partiendo de estos resultados, la resistencia a *A. socialis* parece estar concentrada en el germoplasma de Ecuador y Perú (CIAT, 1992; Bellotti et al., 1999).

En el CIAT se están llevando a cabo investigaciones para identificar marcadores ligados a genes que confieren resistencia a *A. socialis* con el fin de entender la genética de la resistencia de la yuca a la mosca blanca y anticiparse a la evaluación de clones resistentes o susceptibles. Se han obtenido progenies de yuca a partir de cruzamientos entre variedades resistentes (CG489-34) y susceptibles (MCOL 2026) (Arias y Guerrero, 2000).

Recientes estudios bajo condiciones controladas, mostraron que *A. socialis* tuvo un ciclo más largo de desarrollo cuando se alimentó de MEcu 64, MEcu 72 y MPer 334 que con la variedad susceptible, control CMC 40. La mortalidad de las ninfas fue más alta sobre MPer 334 (77.5%), seguido de MEcu 64 y MEcu 72 con 68.5 y 68 % respectivamente (CIAT, 2005).

5.5 MEJORAMIENTO NO CONVENCIONAL DE PLANTAS PARA INTRODUCIR RESISTENCIA A INSECTOS

Las plantas OGM para controlar insectos. A lo largo de la historia de la agricultura, las plantas han sido genéticamente modificadas. Hoy en día se ha logrado por ingeniería genética, mover genes individuales entre organismos filogenéticamente distantes creando los denominados OGM o Transgénicos. En el caso de cultivos extensivos, estos han sido transformados especialmente para conferir resistencia al ataque de insectos y virus, y para tolerar herbicidas (Shelton et al., 2002).

La capacidad de aislar y manipular genes únicos a través de tecnología de DNA recombinante (Watson et al., 1987), junto con la capacidad para insertar genes específicos dentro de la variedad escogida (Chilton, 1983) abrió una nueva era en el mejoramiento de plantas. Progresos significativos han sido hechos las pasadas dos décadas en la introducción de genes foráneos dentro de plantas, y esto ha proveído oportunidades para modificar el rendimiento, la resistencia a estrés biótico y abiótico, y el mejoramiento en la calidad nutricional entre otras características (Sharma et al., 2002).

Genes que codifican endotoxinas de *Bacillus thuringiensis* (Bt) fueron clonados en los años 1980 (Schenepf and Whiteley, 1981), y plantas modificadas genéticamente con resistencia a insectos fueron desarrolladas en la mitad de los años 90 (Hilder and Boulter, 1999; Sharma et al., 2000). Los cultivos transgénicos son producidos vía transformación mediada por *Agrobacterium* y otros métodos de transferencia directa de DNA.

Es innegable el impacto que han tenido los cultivos OGM sobre la agricultura mundial. Para el 2006 ya se habían sembrado más de 100 millones de hectáreas de cultivos OGM en todo el mundo, lo cual ha significado que, desde su liberación en 1996 hasta el 2006, el aumento en número de hectáreas sembradas se haya multiplicado 60 veces; posiblemente la tasa de adopción más alta registrada para cualquier tecnología en plantas cultivadas (ISAA, 2006). Para darnos una idea del impacto mundial, en sólo soya, el 60% de la superficie mundial que se cultiva con soya hoy está sembrada con soya OGM.

En los Estados Unidos, seis cultivos OGM (canola, maíz, algodón, papaya, squash y soya), sembrados en el 2003, produjeron 2,4 millones de toneladas extra de fibra y comida, e incrementaron el ingreso de los agricultores en US\$1,9 billones (Christou et al 2006). La siembra de los mismos cultivos también produjo una reducción de 21000 toneladas en la aplicación de pesticidas en los Estados Unidos.

En la India, los agricultores que adoptaron el algodón transgénico con resistencia a insectos redujeron las aplicaciones de insecticidas en 70%, lo cual se tradujo en un ahorro de US\$30.00 por hectárea y un incremento en rendimiento que osciló entre 80-87% (Qaim & Zilberman, 2003). Por su parte los chinos no se quedan atrás en reducción de aplicación de insecticidas. En 1999 los agricultores que sembraron algodón Bt aplicaron en promedio 6,6 veces por cultivo, mientras que aquellos que sembraron algodón convencional tuvieron que aplicar 19,8 veces por cultivo. Además, la utilización de algodón Bt parece que tuvo incidencia en la reducción de los envenenamientos por uso de pesticidas. En porcentaje se reportaron 4,7% con algodón Bt y 22% con algodón convencional (Huang et al., 2002).

En la actualidad existen más de 40 líneas de arroz modificado genéticamente con genes individuales o en combinaciones de cry1Ab, cry1Ac, cry1B y cry2A, para resistencia a diferentes lepidópteros, especialmente barrenadores del tallo, que aún no han sido comercializadas (Ming High et al., 2004). En la China, las pérdidas causadas por los barrenadores se estimaron en el 3.1% del rendimiento nacional, equivalente a una pérdida de US\$780 millones (Sheng et al., 2003).

En Colombia la mayor aplicación del uso de cultivos Bt se encuentra en el algodón. El número de hectáreas sembradas en el 2006 fue 23,000, principalmente en el departamento de Córdoba, con variedades resistentes al ataque de lepidópteros y a herbicidas.

Más recientemente se aprobó la liberación comercial de una variedad que conjuga las dos características, y que será sembrada en al menos 4,000 ha en este año (Arias, 2007).

Además, también se cultiva el clavel azul, que aunque no contiene genes Bt es un organismo OGM. Comercialmente se sembrarán cuatro hectáreas de clavel que se usarán todas para la exportación. Además del clavel también se sembrarán en Colombia, a nivel semi-comercial, a pequeña escala, tres tecnologías de maíz OGM, con resistencia a insectos (Bt), a herbicidas y con ambas.

5.5.1 Genes comúnmente utilizados para resistencia a insectos

El *Bacillus thuringiensis* y las proteínas insecticidas. La especie *Bacillus thuringiensis* es una bacteria bacilo, gram-positiva, aeróbica, formadora de esporas que sintetiza un cristal proteínico para-esporal durante la fase estacionaria de su ciclo de crecimiento. Debido a los múltiples hábitats en donde se ha aislado al *B. thuringiensis* (suelo, insectos muertos, productos en polvo almacenados y caducos, madera abandonada, entre otros), existe una gran diversidad de estos organismos y sus toxinas que, según Schnepf y colaboradores (1998), son debidas al alto grado de plasticidad genética que presentan.

Las propiedades insecticidas del *B. thuringiensis* son atribuidas a la presencia de las proteínas denominadas δ – endotoxinas. De acuerdo con Crickmore y colaboradores (1998), Parker & Feil (2005), Griffiths & Aroian (2005), Kaur (2006) entre otros autores, estas toxinas tienen acción principalmente sobre los ordenes Lepidóptera, Coleóptera, Díptera, Himenóptera, Ortóptera y Malófaga, aunque también se ha encontrado actividad contra nemátodos y ácaros haciéndolas altamente útiles como biopesticidas.

Los genes de endotoxinas *Bt* son específicos en su actividad contra grupos limitados de especies de insectos y tienen poco efecto sobre especies no blanco, incluyendo insectos benéficos (Perlak et al., 1990; Carriere et al., 2003; Qaim & Zilberman 2003). Genes derivados de plantas como los proteínasas inhibidores, que son parte del sistema de defensa que tiene la planta contra el insecto, estos pueden perjudicar el desarrollo y crecimiento de muchos insectos (Jongsma & Bolter, 1997; Larry & Richard, 2002), ofrecen nuevas oportunidades para el control de insectos y estrategias dirigidas a la combinación de genes.

Genes *Lectina*. Muchas lectinas son tóxicas para los insectos, presumiblemente a través de una interacción deletérea con glicoproteínas intestinales. Rao et al. (1998) introdujeron en arroz (*Oryza sativa* L.) genes a partir de Campanilla (*Galanthus nivalis agglutinin*; GNA), la lectina (gna) a través del método de transformación de biolística en arroz, para evaluar el potencial del gen gna, en donde su expresión fue manejada por un promotor floema-específico (del gen del arroz sacarosa Sinthasa *RSs1*) para conferir resistencia a *Nilaparvata lugens* Stal (especie perteneciente al mismo orden de la mosca blanca, es decir Homóptero).

Análisis de PCR y Southern de DNA de estas plantas confirmaron su transgenesis. Análisis de Western blot revelaron la expresión de GNA a niveles de hasta 2 % de proteína total en algunas plantas transgénicas.

Otros genes. Varios genes para resistencia a insectos han sido transferidos a través de ingeniería genética (Hua et al., 1998; Sehnke & Ferl, 1999; Zhu et al., 2000).

Ding et al (1998) introdujeron genes quitina derivados de insecto en tabaco. El DNAc codifica una quitinasa de *Manduca sexta* L. fue transferida a través transformación medida *Agrobacterium* una truncada pero enzimáticamente activa quitina se presento en las plantas expresando el gen, presentando resistencia y daños antialimentarios a larvas de *Heliothis virescens*.

Otros genes derivados de plantas como los α -amilasa inhibidores pueden ser tóxicos para los insectos por interferencia en la digestión de los carbohidratos, como los proteinasa inhibidores son producidos por los tejidos de las plantas como un sistema de defensa natural (Ishimoto et al., 1996; Shade et al., 1994). Otros que pueden conferirle a la planta aumento en la resistencia contra plagas de insectos son los genes codificadores de lectinas y quitinasas, por otra parte las quitinasas pueden ser tóxicas para los insectos si estas son capaces de degradar la capa de Quitina de la membrana peritrófica, la cual protege el epitelio intestinal del insecto (Shade et al., 1994; Schroeder et al., 1995; Ishimoto et al., 1996)

5.52 Genes para resistencia a Homópteros. La mayoría de investigaciones concernientes a resistencia de plantas a insectos succionadores del orden Homóptera han sido enfocados al estudio de nuevos caminos de señalización, como importantes componentes de defensa de la planta al insecto y la naturaleza de la defensa en la interacción planta-homóptero (Tabla 3 y 4).

5.5.2.1 Genes a partir de tricomas. Las plantas usan estrategias constitutivas e inductivas para detener la colonización de los insectos herbívoros provocando daños en su alimentación, crecimiento, desarrollo y fecundidad (Walling, 2000). Muchas plantas producen compuestos químicos sobre su superficie cuticular, o almacenan compuestos tóxicos en vacuolas o tricomas para liberarlas sobre el tejido dañado. Los tricomas glandulares producen metabolitos secundarios volátiles y no volátiles, incluyendo azúcares acílicos, terpenoides, fenilpropanoides, y flavonoides (Kennedy, 2003). Los tricomas glandulares desarrollan y sintetizan muchos de los metabolitos almacenados, liberándolos y suprimiéndolos por señales de defensa como el ácido jasmonico (AJ) y el ácido salicílico (AS), respectivamente (Li, et al., 2004). Los azúcares acílicos producidos por algunos tricomas glandulares son irritantes y detienen el establecimiento del insecto y su alimentación del floema (Goffreda et al., 1988)

Fuentes. En *Lycopersicon* spp. los tricomas glandulares son asociados con altos niveles de resistencia a diversas especies de artrópodos incluyendo moscas blancas en el caso de *Bemisia argentifolli* (Kennedy, 2003); la resistencia de estos tricomas está correlacionada con la producción de azúcares acílicos o compuestos fenólicos tóxicos (Goffreda & Mutschler, 1989).

Las bibliotecas de cDNA específica de tricomas glandulares están enriquecidas por genes importantes de la biosíntesis de compuestos exudados de tricomas, tales como monoterpenos, diterpenos y sesquiterpenos (Gang et al., 2001)

Tabla 3. Ejemplos de inserción de genes derivados de plantas y su expresión en plantas transgénicas resistentes a insectos (Tomado de Mohan et al., 2003).

Cultivo Blanco	Gene Insertado	Origen del transgen	Uso	Referencias
<i>Oryza sativa</i> L.	<i>Pin 2</i>	Patata	Resistencia a <i>Chilo suppressalis</i> Walke <i>lepidoptera</i>	Duan et al 1996
	Corn cystatin CC	Maiz	Resistencia a <i>Nilaparvata lugens</i> Sta Homoptera	Irie et al 1996
	GNA	Campanilla	Resistencia a <i>N. lugens</i> Stal	Rao et al 1998
<i>Zea mays</i> L.	Avidin	Avidin de pollo	Resistencia al almacenamiento del insecto	Kramer et al 2000
<i>Pisum sativum</i> L.	α -AI	α -amilasa I d frijol	Resistencia a <i>Bruchus pisorum</i> L. Coleoptera	Shade et al 1994
<i>Vigna angualri</i> L..	α -AI	α -amilasa I d frijol	Resistencia a <i>B. Pisorum</i> L.	Schroeder et al 1995
	α -AI	α -amilasa I d frijol	Resistencia a <i>B. Pisorum</i> L.	Ishimoto et al 1996
<i>Populus tomentosa</i> C.K.. Schneid	OCI	Cisteina de arroz	Resistencia a <i>Chrysomela tremulae</i> F coleoptera	Leple et al 1995
<i>Solanum tuberosum</i> L.	<i>CpTi</i>	Cowpea	Tolerancia a <i>Lacanobia oleracea</i> L <i>lepidoptera</i>	Gatehouse et al 1997
	<i>aai</i>	<i>Phaseolus vulgaris</i>	Actividad insecticida sobre <i>Tenebrio moliator</i> L. Coleoptero	Altabella Chrispeels 1990
	<i>Kti3, C-II, PI-IV</i>	Soya	Resistencia a <i>Spodoptera littoralis</i> Bois Lepidoptero	Marchetti et al 2000
	<i>cpTi</i>	Cowpea	Resistencia a <i>Chilo suppressalis</i> Walker	Xu et al 1996
	GNA	Campanilla	Resistencia a <i>L.oleracea</i> L.	Bell et al 2001
	-	Chitinase de frijo	Tolerancia a <i>Macrosiphum euphorbiae</i> Thomas Homoptero	Gatehouse et al 1996
	GNA	Lectina d Campanilla	Tolerancia a <i>L. oleracea</i> L.	Gatehouse et al 1996
	-	<i>B</i> -amilasa d trigo	Tolerancia a <i>M. euphorbiae</i> Thomas	Gatehouse et al 1996
<i>Nicotiana tobaccum</i> L.	<i>CpTi</i>	Cowpea	Resistencia a <i>H. virescens</i> .Fabriciu Lepidoptero y <i>Manduca sexta</i> L. lepidoptera	Hilder et al 1987
	Proteina inhibidor II	Patata	Resistencia a <i>M. sexta</i> L.	Jonson et al 1989
	Chitinase	Gen de insecto chitinase	Resistencia a <i>H. virescens</i> Fabricius	Ding et al 1998

5.5.2.2 Genes R. Los productos del gen de resistencia R de las plantas reconocen directa o indirectamente la presencia del patógeno o las moléculas efectoras del patógeno, las cuales son codificadas por el gen proteínico viral (avr) (Dangl & Hones 2001), así como bacterias, hongos y nemátodos (Kant et al., 2004; Martin et al., 2003).

Modo de acción. La mayoría de genes tipo R confieren resistencia a biotipos específicos de insectos del orden de los Homópteros. El grupo más grande de genes R confiere resistencia a diferentes biotipos de *Mayetiola destructor*, siendo este insecto una de las plagas más serias del trigo por su capacidad de generar nuevos biotipos virulentos (Ralcliffe & Hatchell, 1997).

La efectividad de los genes *R* estaría limitada por el tiempo, pues su uso extensivo en el campo –grandes plantaciones de monocultivos y por periodos extensos- puede estimular la aparición de resistencia, que se puede contrarrestar con la práctica de lo que en Inglés se conocí como “pyramiding genes” o “gene stacking” (Yencho et al., 2000), que consiste en juntar en un solo genotipo varios genes de resistencia, de distintas fuentes, con la ayuda de los marcadores moleculares.

Un marcador de resistencia génica para patógenos es la respuesta hipersensible (RH), una forma de muerte celular programada. El reconocimiento de una molécula efectora *avr* del patógeno por una proteína *R* inicia una respuesta de defensa, que es frecuentemente acompañada por RH. RH no es esencial para activar las defensas de la planta, pero puede confinar los patógenos a regiones mas pequeñas del tejido de la planta, y/o producir especies reactivas de oxígeno (ERO), como el peróxido de hidrógeno (H₂O₂), las cuales son moléculas importantes de señalización en la defensa (Keen, 1990; Laloi et al., 2004)

El mecanismo del reconocimiento de las moléculas efectoras mediadas por *Avr* de los áfidos, moscas blancas y nemátodos, es desconocida. Sin embargo, el reconocimiento de las proteínas *R* a los múltiples productos de los genes *Avr* son conocidos y los mecanismos de reconocimiento están emergiendo (Hwang et al., 2000; Martin et al., 2003)

Fuentes. La mayoría de genes *R* están en las Gramíneas y han sido revisados recientemente (Yencho et al., 2000). Sólo un modesto número de estos genes *R* únicos, dominantes, han sido mapeados e identificados con marcadores moleculares (Kaloshian, 2004; Walling, 2000; Yencho et al., 2000).

El primer gen *R* clonado que proveía resistencia a homópteros fue (*Mi-1*), reconocido como el gen que confirió resistencia a el nematodo *Melidogyne incognita* en el tomate (Milligan et al., 1998)

5.5.2.3 Gen *Mi-1* (sistema de vigilancia). *Mi-1* es miembro de los genes *R* de monocotiledóneas y dicotiledóneas. Este gen confiere resistencia a bacterias, virus, hongos y nemátodos, lo cual sugiere que mecanismos similares de reconocimiento y activación de las defensas de las plantas son usadas contra los patógenos y animales que se alimentan a expensas del floema (Kant et al., 2004; Martin et al., 2003). El gen *Mi-1* tiene el característico dominio NBS (sito de enlace-nucleotídico del ATP) y el dominio RRL (repetición rica en Leucina) de esta familia del gen *R* (Milligan et al., 1998; Rossi et al., 1998).

Modo de acción. El dominio NBS en *Mi-1* tiene similaridad con la secuencia del dominio NB-ARC de las proteínas efectoras de la muerte celular en los animales, y enlaza e hidroliza ATP (Tameling et al., 2002). La hidrólisis del ATP puede proveer la energía necesaria para cambios conformacionales y posible oligomerización de *Mi-1* y otras proteínas NBS-RRL que inician cascadas de señales (Van der Biezen & Jones, 1998).

Colectivamente, estos datos sugieren que después del reconocimiento, *Mi-1* mediante un cambio conformacional, puede activar la RH mediada por él mismo y ayudar en la defensa contra el organismo agresor.

La presencia o ausencia de RH, mediada por el gen de resistencia R para insectos perforadores-succionadores, está frecuentemente relacionada con la disminución de la alimentación del floema (Kaloshian et al., 2000; Klingler et al., 1998; Van Helden et al., 1993), presentando en un estudio sobre plantas *Mi-1* que los áfidos no ingirieron el floema y murieron por inanición (Kaloshian et al., 2000). Sin embargo el mecanismo de resistencia de *Mi-1* a mosca blanca en el tomate es diferente, pues al principio éstas tienen dificultad en buscar el floema en las plantas resistentes, debido a factores en la epidermis o el mesófilo que impiden la búsqueda de elementos del floema. Pero, una vez que la mosca blanca encuentra un elemento del floema, el mecanismo de resistencia de *Mi-1* no interfiere con la alimentación del insecto (Jiang et al., 2001).

Campo de acción. El gen *Mi-1* de tomate confiere resistencia a biotipos de áfidos (*M. euphorbiaceae*), a dos especies de mosca blanca: *B. argentifolii* y *Bemisia tabaci*) y tres especies de nemátodos: *Meloidogyne arenaria*, *M. incognita* y *M. javanica* (Goggin et al., 2001; Milligan et al., 1998)

En el tomate el locus *Mi* tiene dos genes estrechamente ligados, *Mi-1.1* y *Mi-1.2*, con 91% de identidad en aminoácidos (Milligan et al., 1998). Ambos genes son transcritos pero sólo *Mi-1.2* confiere resistencia a nemátodos e insectos, y es conocido como *Mi-1.1*.

Existen otras fuentes que proporcionan resistencia a insectos pertenecientes al orden de los homópteros (tabla 3 y 4), que se relacionan con la interacción planta-herbívoro que incluyen: proteínas patogénicas relacionadas (PR), exudación de compuestos volátiles y elicitors de estos, cascadas de señalización (como AJ, AS, ET y oxilipin).

5.5.2.4 Proteínas patogénicas-relacionadas (PR). Las monocotiledóneas y dicotiledóneas responden al ataque de los homópteros mediante la acumulación de proteínas patogénicas-relacionadas (PR), las cuales son comúnmente asociadas con la infección de patógeno (Fidantsef et al., 1999; Forslund et al., 2000; Martinez et al., 2003; Moran & Thompson, 2001; Walling, 2000; Zhu-Salzman et al., 2004). Las proteínas patogénicas relacionadas pueden incrementar la actividad más rápidamente durante las interacciones incompatibles (Forslund et al., 2000, Martinez et al., 2003; Ni et al., 2001, Van der Westhuizen et al., 1998).

5.5.2.5 Respuestas genéticas de las plantas a homópteros (cascadas de señalización AJ (ácido jasmonico), AS (ácido salicílico). Es incierto pensar que los genes inducen o suprimen la mayoría de defensas efectivas contra herbívoros. Como las respuestas a patógeno Avr determinantes, los insectos posiblemente pueden aumentar su virulencia sobre las plantas huésped por supresión de defensas críticas.

JA, ET y SA Modo de acción. En algunos casos las defensas AS, AJ, y ET son activadas simultáneamente (Arimura et al., 2000; Kant et al., 2004). Además, el AS es elevado durante la infestación por orugas (*Manduca sexta*, *Spodoptera littoralis*, *Tricuplusia ni*), miriápodos (*T. notatus*), o áfidos (*M. nicotiane*), pero solo en 2 herbívoros (*M. sexta* y *T. ni*) presentan marcado incremento en el contenido de AJ (Heidel & Baldwin, 2004). *T. notatus* y *S. littoralis* pueden suprimir la respuesta de AJ, como se ha visto con *H. sea* (Musser et al., 2002). Alternativamente, se reflejan diferencias temporales en las respuestas de la planta a los insectos. Por ejemplo, *M. sexta* y *T. notatus* suprimen muchos genes *PR* inicialmente (Voelckel & Baldwin, 2004).

5.5.2.6 Señales Oxilipin. Una de las respuestas más comunes a heridas, en la alimentación de herbívoros y ataque de patógenos, es el incremento en la producción de señales derivadas de ácido linoleico (18:3), ácido linoleico (18:2) y ácido hexadecatrienoico (16:2). Estos ácidos grasos poliinsaturados son liberados desde las membranas de los plastidios por fosfolipasas y catabolizadas por reacciones enzimáticas y no enzimáticas para producir un complejo grupo de lípidos oxigenados (oxilipinas) con importantes papeles en la defensa de herbívoros. El perfil de las oxilipinas es exhibido en diferentes tejidos y son únicos en respuesta al estrés. La biosíntesis y diversidad de estas moléculas ha sido recientemente revisado (Farmer et al., 2003; Feussner & Wasternack, 2002; La Camera et al., 2004).

Modo de acción. AJ y su metil ester (MeAJ) son 2 de las señales mejor caracterizadas de oxilipinas y tienen papeles esenciales en las defensas contra los herbívoros. También son importantes en la defensa y desarrollo de los caminos de señalización. AJ y MeAJ inducen también la producción de proteínas y metabolitos secundarios que impiden el crecimiento y desarrollo del insecto; desarrollo de los tricomas, síntesis y liberación de una compleja mezcla de compuestos volátiles (MeAJ, volátiles C₆, terpenoides) que alteran en el insecto la selección de la planta huésped para oviposición, alimentación o atraer parásitos o predadores (Dicke & Hilker, 2003; Farmer et al., 2003; Kessler & Baldwin, 2002; Walling, 2000).

5.5.2.7 ERO (especies reactivas de oxígeno) y generación de señales adicionales de oxilipin. En adición a las señales de oxilipin, los ácidos grasos y los lípidos oxigenados no derivados enzimáticamente son también potentes señales de defensa (Farmer et al., 2003; La Camera et al., 2004).

Tabla 4. Perfil de expresión genética de respuestas de plantas al ataque de diferentes insectos (Tomado de Kaloshian & Walling, 2005).

Planta	Tratamiento (tejido de prueba)	Tipo de ensayo	Número de genes	Naturaleza de los clones	Tiempo transcurrido	Referencia
<i>Arabidopsis thaliana</i>	<i>Pieris rapae</i>	cDNA	150	Preseleccionado	3-4 h.	Reymond et al., 2000
<i>A. thaliana</i>	<i>Myzus persicae</i>	cDNA	105	Preseleccionado	72 h.	Moran et al., 2002
<i>A. thaliana</i>	<i>P. rapae</i> y <i>Spodoptera littoralis</i>	cDNA	7200 ^d	No seleccionado	3-5 h.	Reymond et al., 2004
<i>Cucumis sativus</i>	<i>Tetranychus urticae</i>	cDNA	757	Preseleccionado	24, 48, 72, 96 y 168 h.	Mercke et al., 2004
<i>Lycopersicon esculentum</i>	<i>T. urticae</i>	cDNA	1483 ^f	Pres. (tomate) y no pres. (Petunia)	1 y 4 días	Kant et al., 2004
<i>L. esculentum defl</i> mutante	<i>T. urticae</i>	cDNA	1483 ^f	Pres. (tomate) y no pres (Petunia) Preseleccionado	24 h.	Ament et al., 2004
<i>Nicotiana attenuata</i>	<i>Manduca sexta</i>	cDNA	123	Preseleccionado	2, 6, 12 y 24 h.	Hui et al., 2003
<i>N. attenuata</i>	<i>M. sexta</i> y <i>Manduca quinquemaculata</i>	cDNA	241	Preseleccionado	1d. y 1° h. del tratamiento	Halistchke et al., 2003
<i>N. attenuata</i>	<i>Tupiocoris notatus</i> y <i>M. sexta</i>	cDNA	240	Preseleccionado	Complejo régimen ^f	Voelckel & Baldwin, 2004
<i>N. attenuata</i>	<i>Myzus nicotiane</i>	cDNA	240	Preseleccionado	48 h.	Voelckel et al., 2004
<i>N. attenuata</i>	<i>M. sexta</i> , <i>S. littoralis</i> , <i>Trichoplusia ni</i> , <i>T. notatus</i> y <i>M. nocotiane</i> <i>M. sexta</i> regurgitante	Oligo	789	Preseleccionado	72 h.	Heidel & Baldwin, 2004
<i>Nicotiana longiflora</i>	<i>Nilaparvata lugens</i>	cDNA	241	Preseleccionado	24 h. después del tto.	Izaguirre et al., 2003
<i>Oryza sativa</i> (resis y susc cultivares)	<i>T. urticae</i> y <i>T. urticae</i> s	cDNA	108 ^b	Preseleccionado	72 h.	Zhang et al., 2004
<i>Phaseolus lunatus</i>	<i>Schizaphis graminum</i>	cDNA	2032	Preseleccionado	24 h.	Arimura et al., 2000
<i>Sorghum bicolor</i>		cDNA	672		48 h.	Zhu-Salzman et al., 2004

^a Controles.

^b Macroensayos.

^c Macroensayos que contienen un subgrupo de los clones de microensayos en adición a otros genes

^d Microensayo.

^e Infestación de 3–5 h. con tejido cosechado inmediatamente o 24 h. después de la remoción del insecto.

^f Microensayo conteniendo 428 clones de tomate, 1009 clones de petunia, y 46 controles no relacionados.

^g Análisis que incluyen cambios en especies únicas y dobles (simultáneamente o secuencialmente).

Modo de acción. El mecanismo no enzimático es iniciado con ERO, el cual es generado durante una herida, infestación o invasión de un insecto debido a las perturbaciones de las respuestas de la planta a componentes en la saliva del insecto (Laloi et al., 2004; Miles, 1999; Musser et al., 2002). Las plantas inducen una amplia variedad de sistemas de ERO en respuesta a los herbívoros en la patogénesis, presumiblemente por el daño directo por ERO y el mecanismo de autopropagación iniciado por este produce un conjunto de especies reactivas electrofílicas (ERE) que incluyen ácidos grasos poliinsaturados. Estas moléculas incluyen pentonas cíclicas (fitoprostano) y una serie de pequeñas moléculas electrofílicas (malondialdehído, detil vinil cetona) (Farmer et al., 2003, Mueller, 2004). Estos electrófilos reactivos son tóxicos para las células huésped y pueden alterar la expresión de genes (Weber et al., 2004).

5.5.2.8 Producción de alcoholes y aldehídos volátiles C₆. Son producidos por la planta desde los ácidos linoleicos y son importantes componentes de las emisiones volátiles después de la alimentación del insecto, la oviposición y el ataque del patógeno (Hilker & Meiners., 2002; Walling, 2000). Muchos compuestos volátiles C₆ son almacenados en los tricomas y se incrementan cuando ocurren síntesis y emisiones en el ápice de las hojas dañadas por herbívoros (respuesta local), en hojas no infestadas (respuesta sistémica) (Holopainen, 2004). Esto es atribuido a elicitores de producción de compuestos volátiles presentes en secreciones orales de artrópodos. Por ejemplo, los extractos de las glándulas salivares de *Lygus* estimulan la liberación de mezclas de compuestos volátiles similares a los que libera por la alimentación de *Lygus* (Rodríguez-Saona et al., 2002). La naturaleza química de los elicitores de *Lygus* y los elicitores volátiles de otros homópteros es desconocida.

Modo de acción. Las antenas receptoras olfatorias de los homópteros son sensibles a los compuestos volátiles C₆ (Chamberlain et al., 2000). Las respuestas de los homópteros a los compuestos volátiles son similares de otros herbívoros, pues actúan directamente atrayendo o repeliendo insectos (Walling, 2000). Los tratamientos con compuestos volátiles C₆ exógenamente y plantas transgénicas emitiendo niveles reducidos de compuestos volátiles C₆ muestran que esos compuestos reducen la fecundidad del áfido (Hildebrand et al., 1993, Vancanneyt et al., 2001).

Los compuestos volátiles C₆ actúan directamente en las defensas primarias de las plantas que permiten el aumento de los niveles de AJ y emisiones volátiles cuando las plantas son estimuladas con secreciones orales de herbívoros y por la estimulación de la expresión de los genes PR y los genes encargados de la biosíntesis de los compuestos volátiles C₆ (Bate & Rothstein; 1998; Engelberth et al., 2004, Gomi et al., 2003). Los compuestos volátiles C₆ son importantes en la patogénesis desde que estos son inducidos en los estadios tempranos de la infección del patógeno y tienen actividad antimicrobiana en concentraciones biológicamente relevantes (Gomi et al., 2003).

5.5.2.9 Lectinas. Son glucoproteínas insecticidas producidas endógenamente por las plantas. Muchas lectinas son tóxicas para los insectos, presumiblemente a través de interacciones con las glicoproteínas intestinales de los insectos. De estas lectinas se tienen diversas opiniones y estudios que demuestran su toxicidad para mamíferos, como la presentada por Ewen & Pusztai en 1999 en donde mostraron que ratas alimentadas con patatas modificadas genéticamente (con la lectina *Galanthus nivalis* agglutinin [GNA]), presentaban diversos efectos en diferentes partes del tracto gastrointestinal. Algunos de estos efectos, tales como la proliferación de la mucosa gástrica, fueron atribuidos principalmente a la expresión del transgen GNA. Sin embargo, otras partes de la estructura modificada genéticamente o la propia transformación genética (o ambas), pudieron también haber contribuido a los efectos biológicos globales del consumo de patatas transgénicas, especialmente en el intestino delgado y el ciego.

En el mismo año Fenton y colaboradores realizaron un estudio llevado a cabo en leucocitos humanos para establecer los efectos de la lectina GNA, llegando a la conclusión de que la lectina GNA se podía enlazar fuertemente con numerosas proteínas de los leucocitos. Las posibles consecuencias de este hallazgo llevaron también a esos investigadores a recomendar que los potenciales efectos sobre la salud de los alimentos que contienen GNA debieran ser rigurosamente evaluados, antes de su posible paso a la cadena alimentaria.

Por otro lado muestran al GNA como una posible vía para tratamiento de enfermedades. En un estudio en donde las lectinas de plantas de la familia Amarilidaceae específicas de manosa (*Hippeastrum* sp. Hybrid y *Galanthus nivalis*) inhiben la entrada del virus de la inmunodeficiencia humana (VIH) a las células linfocíticas humanas (Balzarini et al., 2004)

Las lectinas han sido estudiadas para expresión en plantas transgénicas. La proteína mas efectiva evaluada es la lectina de *Galanthus nivalis* aglutinin (GNA), en plantas donde la expresión de GNA es tejido-especifico (floema y capa epidérmica) o constitutivo, la supervivencia de masticador de hoja verde (*Nephotettix virescens*) ha sido reducida en un 23 y 53 %, respectivamente (Foissac et al., 2000).

El GNA tiene efecto antimetabólico sobre el masticador de hoja café (*Nilapavata lugens*) y masticador de la hoja verde (*Nephotettix virescens*), conocidos como sogatas del arroz (Powell et al., 1993). En estudios en donde se hacen aspersiones foliares en plantas con GNA se presenta una reducción del daño realizado por los homópteros en las familias Aphididae (Rahbe' et al., 1995; Sauvion et al., 1996), Cicadellidae y Delphacidae (Powell et al., 1993, 1995a, 1998; Powell, 2001).

Por otra parte se han modificado genéticamente varios cultivos de plantas para dar resistencia a especies de homópteros, obteniendo parciales niveles de resistencia. Estos incluyen tabaco (Hilder et al., 1995; Yuan et al., 2001), papa (Down et al., 1996; Gatehouse et al., 1996), arroz, (Rao et al., 1998; Foissac et al., 2000; Sun et al., 2002; Wu et al., 2002), y trigo (Stoger et al., 1999).

Modo de acción. El mecanismo exacto de acción es complejo y aun no ha sido totalmente elucidado. El enlace a glicoproteínas en la matriz peritrófica del intestino medio del insecto es considerado un prerrequisito para la toxicidad de las lectinas, para interrumpir los procesos digestivos y la asimilación de nutrientes (Czapla, 1997), pero el enlace no es un absoluto predictor de la subsiguiente toxicidad (Harper et al., 1995). El GNA se enlaza específicamente a D-manosa (Van Damme et al., 1995). Sin embargo, este es resistente a la proteólisis intestinal en las larvas de lepidópteros (Gatehouse et al., 1995). Para los homópteros *Nilaparvata lugens* (Sta^o 1) y lepidópteros *Lacanobia oleracea* L., ha sido reportado que el GNA es transportado a través de la barrera epitelial del intestino medio dentro del sistema circulatorio (Powell et al., 1998; Fitches et al., 2001). Du et al. (2000) demostraron que de los mayores receptores para GNA en *N. lugens* fue la subunidad de ferritin, sugiriendo que esta lectina particular puede interferir con la homeostasis del hierro en los insectos (Hogervorst et al., 2006).

Ciertas lectinas también presentan efectos sistémicos cuando cruzan la pared intestinal y pasan al sistema circulatorio. Un factor adicional es el efecto de las lectinas sobre la microflora intestinal y el epitelio intestinal, el cual puede provocar el rompimiento de la pared intestinal y la invasión bacteriana de los tejidos del intestino. Todos estos efectos son mediados a través de propiedades de enlace a carbohidratos de las lectinas, las cuales permiten las interacciones con las glicoproteínas de la superficie celular, sobre las células epiteliales del intestino y bacteria (Gatehouse et al., 1996a).

El ligamiento de las lectinas a la superficie intestinal en insectos ha sido observado por varios investigadores. La toxicidad de las lectinas del germen de trigo tiene un rango de insectos y su especificidad de enlace a quitina ha permitido sugerir que la membrana peritrófica, una delgada capa porosa de quitina que cubre el epitelio intestinal en muchos insectos, es el blanco de su acción. (Powell et al., 1993; 1995)

Fuentes. Las lectinas son carbohidratos enlazados a proteínas, son abundantes en semillas y se almacenan en tejidos de algunas especies de plantas. Tales lectinas son purificadas a partir de campanilla (*Galanthus nivalis*) o ajo (*Allium sativum*).

La lectina de Campanilla (Amarillidaceae) ligadas específicamente a manosa en los residuos α -1,3 o α -1,6 glucosídicos. La proteína es un tetramero de polipéptidos de M_r aproximadamente 11600 y esta acumulada en los bulbos de Campanilla y en menor grado en otros tejidos. Esta es codificada por una familia de multigenes y muchas formas isoméricas están presentes en los tejidos de Campanilla. Los polipéptidos son sintetizados como preproteínas y son objeto de procesamiento cotranslacional N-terminal y post-transcripcional C-terminal.

Las proteínas GNA y sus genes codificadores han sido extensivamente caracterizados en el laboratorio de W. Peumans y E. Van Damme (Leuven, Belgium), de donde un clon cDNA conteniendo la secuencia completa codificante de una isoforma de GNA fue obtenida (Van Damme et al., 1991).

5.6 TECNOLOGÍAS DE TRANSFORMACIÓN GENÉTICA APLICADAS A RESISTENCIA CONTRA HOMÓPTERA

En cuanto a transformación genética para resistencia al orden de los homópteros existen pocos estudios realizados (Tabla 5), entre ellos se encuentran:

Resultados obtenidos sobre la biología y comportamiento alimentario de la psylla de la pera, *Cacopsylla pyricola* (Homóptera: Psyllidae) los cuales inicialmente (en un periodo ≤ 7 días) son aumentados sobre clones de pera transgénica. Sin embargo, las exposiciones crónicas (en un periodo de 32 días) de las poblaciones de psylla a las plantas de pera transformadas que expresaba el marcador *nptII* (aminoglucosido 3'-fosfotransferasa) que codifica para resistencia a antibióticos para identificar plantas transformadas y genes del péptido lítico (un gen sintético antimicrobial *D5C1* controlado por el promotor ubiquitin) tuvieron efectos detrimentales sobre la reproductividad biológica de *Cacopsylla pyricola*, obteniéndose 4 veces la reducción de la población de *Cacopsylla pyricola* (Puterka et al., 2002).

Uno de los primeros estudios muestra la aplicación de la tecnología de transformación genética en plantas de tabaco para dar resistencia a *M. persicae*, con una construcción genética conteniendo el gen GNA (*Galanthus nivalis* agglutinin; GNA), utilizando el promotor CaMV35S. Obteniéndose una línea de tabaco transgénico el cual expresó altos niveles de resistencia a *M. persicae*, por medio de bioensayos con partes de la planta (disco de la hoja) y plantas totales (Hilder et al., 1995).

Plantas de papa (*Solanum tuberosum*) var. Desireé fueron transformadas con: a) genes codificadores de la proteína del frijón chitinase (BCH), b) la lectina de Campanilla (GNA) c) inhibidor α -amilasa del trigo (WAI); bajo el control del promotor constitutivo CaMV 35S. Con la excepción de WAI, las plantas expresaron altos niveles de la proteína foránea (1.5 – 2.0 % de la proteína total soluble). Las líneas transgénicas designadas PWG6#85 (transformada con la doble construcción WAI/GNA) y PBG#47 (transformada con la doble construcción BCH/GNA) tuvieron un marcado y significativo efecto sobre la fecundidad, el número de ninfas producidas por hembra por día estuvo demarcado entre 4.1 y 4.2 para líneas PBG#47 y PWG6#85 respectivamente, comparado a 5.4 en las plantas control. La producción de ninfas fue significativamente mas baja sobre las líneas transgénicas comparadas a las plantas control ($P < 0.001$). (Gatehouse et al., 1996)

Tabla 5. Tecnologías de transformación genética aplicadas a resistencia contra Homóptera

Transgen	Especies de Homópteros	Planta	Promotor	Efectividad	Referencia
<i>D5C1 nptII</i> (gen marcador)	<i>Cacopsylla pyricola</i>	Pera	Ubiquitin	4 veces menos población	Puterka et al., 2002
GNA	<i>M. persicae</i>	Tabaco	CaMV35S	Altos niveles de resistencia	Hilder et al., 1995
BCH, GNA y WAI		Papa	CaMV35S	Efecto en la fecundidad	Gatehouse et al., 1996
GNA	<i>Nilaparvata lugens</i>	Arroz	<i>RSs1</i> y <i>ubiquitin ubi1</i>	Efecto en fecundidad y alimentación	Rao et al. 1998
GNA	<i>Sitibion avenae</i>	Trigo	<i>RSs1</i> y CaMV 35S	Efecto en fecundidad	Stoger et al., 1999
GNA	<i>Nephotettix virescens</i> y <i>Nilaparvata lugens</i>	Arroz	<i>RSs1</i> y CaMV 35S	Supervivencia: menos de 29-53%	Foissac et al., 2000
GNA, hpt, GusA	<i>Nilaparvata lugens</i>	Arroz		Actividad Antialimentaria, efecto en fecundación	Tang et al., 2001
GNA-bar	<i>Nephotettix virescens</i> y <i>Nilaparvata lugens</i>	Arroz	<i>RSs1</i> y CaMV 35S	Altos niveles de resistencia	Nagadhara et al., 2003
GNA	<i>whitebacked planthopper (WBPH)</i>	Arroz	<i>RSs1</i> y CaMV 35S	Alto nivel resistencia y entomotóxico	Nagadhara et al., 2004
GNA-sbti	<i>Nilaparvata lugens</i> y <i>Cnaphalocrocis medinalis</i>	Arroz		Altos niveles de resistencia	Li et al., 2004a
GNA	<i>Rhopalosiphum maidis</i>	Papa	<i>RSs1</i>	Ninfas reducidas 46.9%	Wang et al., 2005

Por otro lado Rao et al. (1998) introdujo el gen de lectina de la Campanilla (*gna*) en arroz donde su expresión fue manejada por el gen de la sintasa sacarosa de arroz *RSs1* y el gen *ubiquitin ubi1* del maíz. A través del método de transformación biolístico para conferir resistencia a la sogata (*Nilaparvata lugens*; BPH), en plantas de arroz (*Oryza sativa* L.) transgénico. La expresión de GNA se dio a niveles de hasta el 2% del total de la proteína en algunas de las plantas transgénicas. Las plantas transgénicas (con *gna*) afectó la fecundidad de los insectos y retardó el desarrollo de los mismos, teniendo un efecto detrimental sobre la alimentación de BPH.

Otro estudio con plantas transgénicas de trigo conteniendo el gen GNA para resistencia al áfido del grano *Sitibion avenae* bajo el control de promotores constitutivos y específicos del floema fueron generados a través del método de bombardeo de partículas. La integración de los transgenes varió de 1 a 12 copias estimadas por genoma haploide y los niveles de expresión de GNA desde 0 a 0.2% de la proteína total soluble fue observada en diferentes plantas transgénicas. Los resultados mostraron que las líneas transgénicas de trigo expresando GNA en niveles mayores a ca. 0.04% de la proteína total soluble disminuyó la fecundidad, pero no la supervivencia del áfido del grano (Stoger et al., 1999).

Consecutivamente plantas de arroz transgénico expresando lectina de Campanilla (*Galanthus nivalis* agglutinin; GNA) fue evaluada para resistencia a las sogatas (*Nephotettix virescens*; GLH) y (*Nilaparvata lugens*; BPH). En plantas donde la expresión de GNA fue tejido-específica (floema y capa epidérmica) o constitutiva la supervivencia fue reducida en 29% y 53% ($P < 0.05$) respectivamente. El GNA enlazado a glucoproteínas en el tejido del intestino presento que BPH contenía mas “receptores” que GLH, y que las afinidad de enlace fue mas fuerte, particularmente en el intestino medio. La toxicidad de GNA parece estar directamente relacionada a la cantidad de lectina enlazada.

El GNA no fue detectado en la fumagina, sugiriendo que el GNA no está siendo liberado al insecto eficientemente. Las ninfas de BPH tienden a evitar las plantas que expresan GNA, la evasión fue menos pronunciada y mas larga sobre plantas que expresaban GNA en la expresión tejido-específica. En contraste a BPH, ninfas de GLH fueron atraídas a plantas expresando GNA, por ambas expresiones, constitutiva o tejido-específico (Foissac et al., 2000).

El primer reporte de líneas homocigotas de arroz transgénico (variedad elite de arroz Chinese japonica cv. Ewwan 5) expresando GNA fue cotransformada con 2 plásmidos, pWRG1515 y pRSSGNA1, conteniendo: a) el gen marcador seleccionable hygromycin phosphotransferase (*hpt*), b) el gen reportero beta-glucoronidase (*gusA*) y c) el gen de lectina de Campanilla (GNA) vía bombardeo de partículas. 35 plantas de arroz transgénicas fueron regenerados de 177 callos bombardeados. 83 % de las plantas transgénicas contenían los 3 genes, según datos revelados por análisis Southern blot. Análisis Western blot revelaron que 23 aparte de las 29 que contenían GNA, expresaron (GNA) en un 79% en varios niveles con la mayor expresión, aproximadamente 0.5% de la proteína total soluble. El análisis genético confirmó la segregación mendeliana de todos los 3 transgenes (*gna*, *hpt* y *gusA*) en la progenie R2.

La evaluación alimentaria a BPH (*Nilaparvata lugens*) presentó que todas las líneas homocigotas mostraron disminución en la supervivencia por actividad antialimentaria, afectando su fecundidad y retardando su desarrollo (Tang et al., 2001).

Otro estudio muestra la transformación genética mediada-*Agrobacterium* tipo LBA4404 hecha en arroz var. Indica susceptible a insectos succionadores de savia, las sogatas BPH y GLH. En donde el gen de lectina de Campanilla (GNA) de *Galanthus nivalis*, fue manejado por el promotor específico del floema: arroz-sacarosa-sintetasa, albergando el plasmido Ti pSB111 *bar-gna*, junto con el gen de resistencia a herbicidas (*bar*) y manejado por el promotor CaMV 35S. Análisis PCR y southern blot confirmaron la integración estable de ambos genes dentro del genoma de las plantas de arroz transgénico (To). Análisis Northern y Western blot revelaron la expresión de *gna* en las plantas transgénicas. En las generaciones T₁ y T₂ los transgenes GNA y *bar* presentaron cosegregación en un rango de 3:1, exhibiendo resistencia a BPH y GLH (Nagadhara et al., 2003).

Adicionalmente plantas de arroz transgénico expresando la lectina de Campanilla [*Galanthus nivalis agglutinin* (GNA)], obtenida via *A. tumefaciens* fue evaluada para resistencia contra whitebacked planthopper (WBPH). El transgen GNA fue dirigido por el promotor específico de floema sintasa arroz sacarosa RSs1 y el *bar* fue dirigido por el promotor CaMV 35S. Se confirmó la transgénesis con los análisis Southern, Northern y Western blot. Los transgenes *gna* y *bar* fueron integrados y cosegregados establemente en las progenies de las generaciones T₁ y T₅. Los bioensayos sobre plantas transgénicas revelaron alto nivel de resistencia contra WBPH y potente efecto entomóxico de GNA sobre WBPH. También se observó una disminución significativa en la supervivencia, alimentación, desarrollo y fecundidad de los insectos sobre las plantas transgénicas. Además, fue detectado GNA intacto en las proteínas totales de los insectos alimentados con estas plantas. (Nagadhara et al., 2004).

Simultáneamente se realizaron bioensayos en plantas transgénicas de arroz var. indica “Zhuxian B”, llevando el gen de lectina de Campanilla (GNA) y el gen de soybean trypsin inhibitor (*sbt*), para evaluar resistencia a *Nilaparvata lugens* (Ståhl) y *Cnaphalocrocis medinalis* (Guenée). Análisis PCR “dot” blot y PCR-Southern blot presentaron que ambos transgenes fueron incorporados dentro del genoma del arroz y transmitidos hasta la progenie R3 en la mayoría de las líneas evaluadas. Algunas líneas transgénicas exhibieron segregación mendeliana, pero las otras presentaron ambas 1:1 (positivo: negativo para los transgenes) u otras segregaciones aberrantes paternas. En la mitad de las líneas transgénicas R3, los transgenes GNA y *sbt* cosegregaron. 2 líneas homocigóticas independientes expresando ambos transgenes fueron identificados en la progenie R3. El análisis Southern blot demostró que el número de copias de transgenes integrados de GNA y *sbt* variaron de 1 a 10 en diferentes líneas. La resistencia de insectos de las líneas transgénicas aumentó con el incremento en el rango positivo de transgenes en la mayoría de líneas transgénicas. Obteniendo 9 líneas de plantas transgénicas R3, incluyendo 1 línea pura, la cual tuvo mejor resistencia a *N. lugens* y *C. medinalis* que las del tipo silvestre (Li et al., 2004a)

Recientemente se evaluó la resistencia al áfido de la hoja del maíz (*Rhopalosiphum maidis* Fitch, con plantas de líneas elites endogámicas de maíz transgénico mediado-*A. tumefaciens* tipo AGLO, conteniendo el gen que codifica la lectina de Campanilla (*Galanthus nivalis* L. agglutinin; GNA) usando el plásmido pWRG815 bajo el control de un promotor específico del floema RSs-1. Mediante los análisis de reacción en cadena de polimerasa (PCR) y el análisis de southern blot se confirmó la integración del *gna* dentro de callos embriogénicos derivados de embriones inmaduros de 3 líneas endogámicas elite DH4866, DH9942 y 8902. Observándose niveles de expresión de GNA en 0.13 a 0.28 % de la proteína total soluble. La progenies de estas plantas sintetizaron GNA en niveles superiores a 0.22% del total de proteína soluble. La producción de ninfas fue reducida significativamente en 46.9% sobre las plantas que expresaban-GNA (Wang et al., 2005).

Existen otras fuentes de lectinas las cuales no han sido suficientemente evaluadas como la del gen GNA obtenida de la campanilla (*Galanthus nivalis*). Entre estas se encuentran los reportes de Dutta (2005) y Saha et al., 2006, donde describen la expresión de ASAL (*Allium sativum* leaf lectin, una proteína homodimérica glicosilada con manosa, de 25-kDa), reduciendo la supervivencia de insectos homópteros en un 16%-20% y 40 %, respectivamente, con un nivel de expresión de ASAL 0.68%-2% y 0.72-0.67 % de la proteína total soluble, respectivamente.

6. DISCUSIÓN

Resistencia varietal. Para resistencia a mosca blanca, se han usado diferentes métodos de control, desde el químico, pasando por el cultural, biológico y métodos de mejoramiento genético tradicional. El control químico es el menos aceptado por la gran mayoría de los agricultores resultando un costo no efectivo por el largo periodo del cultivo de yuca y las grandes aplicaciones de insecticidas químicos. Alternativamente, el control cultural, biológico y el mejoramiento genético, representan herramientas efectivas para los programas de control integrado de plagas (CIP). El uso simultaneo de control biológico y prácticas agronómicas culturales reducen la aparición de resistencia en poblaciones de mosca blanca. Por otra parte, los programas implementados por el CIAT como el CIT (control integrado de plagas) manejan conjuntamente los tres tipos de control. El CIAT ha reducido las poblaciones de mosca blanca significativamente en yuca a través de programas de CIP en Colombia, realizando estudios en las ciudades productoras de yuca afectadas por el complejo de mosca blanca, principalmente buscando una variedad resistente.

En materia de mejoramiento genético, uno de los descubrimientos más importantes hechos en resistencia a mosca blanca ha sido el híbrido Nataima 31 (CG 489-31, registro del CIAT) resistente a mosca blanca, obtenido de la variedad resistente MECU 72, y una variedad con óptimo rendimiento MBRA 12. Nataima 31 ya ha sido introducida en algunas regiones de Colombia con buenos resultados en cuanto a rendimiento y resistencia a mosca blanca.

Nataima 31 fue desarrollada originalmente en el Valle del Tolima donde las poblaciones de mosca blanca eran muy altas, esta variedad es altamente resistente a mosca blanca (Aproximadamente 35 % de reducción) con un buen rendimiento, bajo contenido de HCN y buena calidad culinaria (CIAT, 2004).

Recientemente Nataima 31 ha sido introducida en el Cauca, región que según datos estadísticos, ha visto limitada su producción por la infestación de la mosca blanca la cual le ha causado grandes pérdidas económicas. A pesar de la reciente introducción en la estación experimental del CIAT en Santander de Quilichao, de la variedad Nataima 31, en el Cauca parece ser que por las condiciones climáticas y geográficas (latitud alta 1100 m.s.n.m.; suelos ácidos; con un promedio de temperaturas entre 26-27°C) no se han presentado los resultados esperados. Sigue predominando la alta incidencia de mosca blanca. Comparado con los factores climáticos y geográficos de otros lugares en donde se han evaluado cultivares resistentes a mosca blanca como es el caso de Nataima Tolima, en donde la latitud es de 420 m.s.n.m., con una temperatura promedio de 27°C, suelos arenosos y promedio anual de pluviosidad entre 1000-1300 mm, que son totalmente diferentes, se ha presentado alta resistencia a mosca blanca.

Otro factor limitante para la introducción de la variedad Nataima -31, así como otros estudios con variedades resistentes como las de la familia CM 8996, que han tenido buenos resultados en Nataima Tolima, es la alta incidencia en el Cauca de enfermedades que atacan la yuca como el cuero de sapo y la superelongación, que hacen que las variedades que se comportan bien en otras regiones no tengan el mismo rendimiento ni resistencia en el Cauca (CIAT, 2004; CIAT, 2005; Conversación personal con Bernardo Arias, CIAT)

Transformación genética para el control de homópteros. Una herramienta ampliamente usada en la resistencia a insectos lepidópteros en diferentes cultivos de importancia agronómica es la transformación genética. Siendo la más usada e investigada la actividad de las proteínas Bt-Cry. Esta herramienta ya ha sido implementada en yuca para el control del barrenador del tallo y gusano cachón iniciada en el CIAT, en el cual los genes *cry* fueron integrados a cultivares de yuca importantes económicamente en Colombia: CM 3306-4 y SM 1219-9 (Ladino, et al., 2002).

Los genes *cry* tienen limitado poder de acción ya que actúan sobre un limitado rango de insectos, y aun no se han encontrado genes del tipo Bt que controlen el orden de los Homópteros (orden al que pertenece la mosca blanca). Hay muy poca información sobre la actividad biológica de otros genes insecticidas que pueden ser usados para conferir resistencia a insectos en plantas transgénicas (Hilder & Boulter 1999).

Sin embargo existen reportes que describen genes que tienen efectos detrimentales en la supervivencia, desarrollo y actividad antialimentaria de Homópteros. Adicionalmente hay estudios realizados acerca de transformación genética para evaluar resistencia a insectos homópteros en diferentes cultivos.

En cuanto a los genes usados en estudios de evaluación del comportamiento de homópteros, existe información limitada en donde se hacen bioensayos con dietas artificiales (aspersiones foliares), estudios con mutantes o con plantas transformadas genéticamente. Herramientas como la bioquímica, la biología molecular entre otras, son las más importantes para determinar el efecto de los genes sobre el orden de los homópteros. Para poder llegar a una conclusión se debe estudiar las fuentes de genes, el modo de acción y la posibilidad de que se puedan introducir y expresar en las plantas de interés.

Se ha hecho mucha investigación con el fin de entender el comportamiento de la planta frente a los insectos plaga del orden de los Homópteros y sus respuestas cuando estos atacan. Los genes que han sido involucrados en la resistencia a homópteros se relacionan con el comportamiento de genes endógenos en el sistema de defensa de las plantas, así como las cascadas de señalización involucradas en la defensa de estas y elicitores presentes tanto en las plantas como en los insectos. También la producción de compuestos volátiles que intervienen en las defensas de las plantas y los caminos bioquímicos seguidos por estas, actuando en algunos procesos conjuntamente o aisladamente, dependiendo del caso.

Finalmente existen las lectinas, estas son producidas por la planta y sirven para defenderla del ataque de ciertos insectos succionadores y herbívoros, siendo tóxicas para estos, presumiblemente a través de algunas interacciones deletéreas con las glucoproteínas intestinales. Estos genes han sido los más estudiados en cuanto a resistencia a homópteros y de los que más reportes existen.

En la revisión de la transgénesis aplicada a homóptera, se encontraron reportes en su gran mayoría de la expresión de genes de lectinas y resistencia a homópteros, como resultados que demuestran una reducción en la población de insectos, así como un marcado y significativo efecto sobre la fecundidad y actividad antialimentaria. Aisladamente se encontró un reporte que involucraba también la transformación genética con un transgen de un péptido lítico sintético cecropin (un gen sintético antimicrobial *D5C1* controlado por el promotor ubiquitin).

La integración de herramientas de genética, genómica, proteómica y bioquímica proveerán nuevos sistemas para la identificación de genes en las respuestas de las plantas en la resistencia a homópteros y posterior clonación; para introducirlos a los cultivares usados en el Cauca, previamente evaluados *in vitro*. Tales sistemas, donde los perfiles de expresión y análisis de genes como los de lectinas han sido estudiados, también han identificado nuevos genes importantes en la resistencia a homópteros. Datos actuales de expresión ilustran la complejidad de la señalización después del ataque del herbívoro. Por otra parte se debe estudiar la accesión de genotipos de Ecuador y los que actualmente se están evaluando en el Cauca que han mostrado ciertos niveles de resistencia.

Transformación con GNA. En cuanto al transgen, el que ha alcanzado los mejores resultados (reducción en la población de mosca blanca, así como un marcado y significativo efecto sobre la fecundidad y actividad antialimentaria) y alcanzado un exitoso nivel de expresión en plantas transgénicas es según los reportes de la literatura (Tang et al., 2001; Nagadhara et al., 2003; Nagadhara et al., 2004; Li et al., 2004a; Wang et al., 2005) el gen que codifica la lectina de Campanilla (*Galanthus nivalis* L. agglutinin; GNA). Por ejemplo se ha usado en construcciones donde su expresión debe ser manejada por un promotor específico de floema (del gen de la sintasa sacarosa de arroz *RSs1*). El uso de tales promotores podría dar altos niveles de expresión en el floema y podría reducir la exposición de los insectos no blanco al GNA (basado en el vector binario WRG815 (figura 5) construido por Hu (2000).

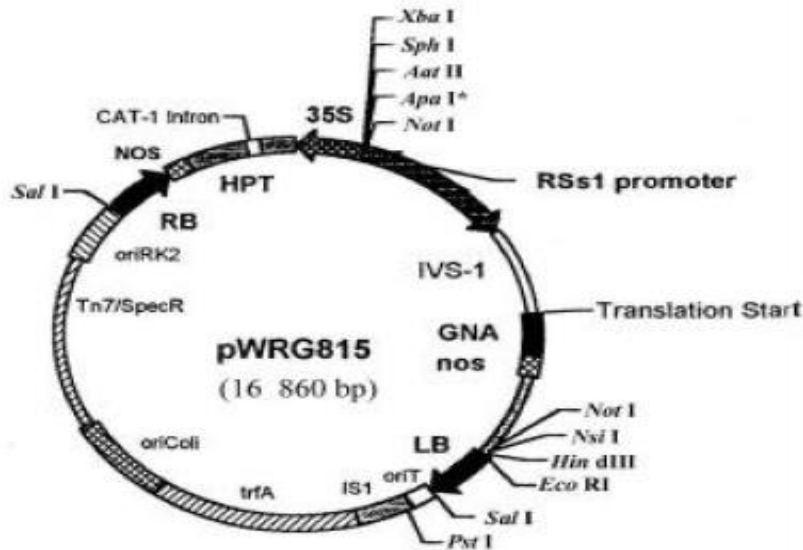


Figura 5. Representación esquemática del plásmido usado en la transformación de maíz. La región del T-DNA del vector tiene el gen *Galanthus nivalis* L. agglutinin (*gna*), manejado por el promotor específico del floema rice sucrose synthase-1 promoter (RSs-1), y un gen hygromycin phosphotransferase (*hpt*) que confiere resistencia a higromicina, el cual es manejado por el promotor CaMV35S. Fuera de la región T-DNA, hay un gen de resistencia a spectinomycin (*SpecR*) para la selección de *Agrobacterium tumefaciens* por spectinomycin. CAT-1 es una versión modificada del intron del gene castor bean catalase; NOS es una secuencia terminadora de nopaline synthase; LB y RB significan de izquierda a derecha bordes de secuencias de TDNA respectivamente **Apa I* debería ser usado a 30°C (Hu, 2000).

Por la disponibilidad del gen GNA, u otro gen putativo, y de la tecnología de transformación genética, se puede pensar en transformar genéticamente la yuca. Teniendo en cuenta algunos aspectos determinantes para el éxito de la transformación genética para yuca con GNA:

- 1) Toxicidad de la lectina codificada por el GNA en humanos: Una de las razones por las cuales no hay plantas transgénicas comercialmente disponibles con resistencia a áfidos e insectos succionadores, que contengan el gen GNA, es por que parecen tener un efecto en la salud humana. Aunque se han realizado pocos estudios acerca de los efectos del GNA en mamíferos, de los cuales, los realizados por Ewen & Psztai y Fenton y colaboradores en 1999, reportan los efectos deletéreos de estas proteínas en interacciones con órganos y células con un potencial efecto nocivo en la salud humana. Por otro lado Balzarini y colaboradores (2004) encontraron que la lectina GNA podría inhibir la entrada del virus de la inmunodeficiencia humana (VIH) a las células linfocíticas humanas, con miras a contrarrestar este virus que actualmente afecta a millones de personas en el mundo. Para determinar si esta lectina es tóxica para humanos o no se necesitan realizar más estudios al respecto, y ser cuidadosos al aplicar la tecnología de transformación genética a cultivos agrónomicamente importantes, teniendo en cuenta las normas de bioseguridad de laboratorio y de campo, al hacer bioensayos de este tipo.
- 2) Genotipos que se deberían transformar: Los genotipos utilizados en la transformación genética aplicada a yuca han demostrado tener una eficacia relativa para ser transformados, siendo el genotipo 60444 el más usado y presentando la máxima eficiencia de transformación. Sin embargo, el número de genotipos transformables genéticamente aun es muy restringido si se tiene en cuenta la variabilidad de genotipos que cultivan los agricultores en el Departamento del Cauca. Los genotipos que actualmente se estan cultivando en el Cauca son las variedades: Sata (Mcol 2740) y la Algodona (Mcol 1522) (Conversación personal con Rodrigo Torres, CORPOICA). Estos se cultivan principalmente en los municipios de Morales, Piendamó, Caldono y en menor medida en Buenos Aires. Esta sería una seria limitante a la aplicación de la tecnología de transformación genética, ya que sería recomendable conocer el comportamiento in vitro de los genotipos preferidos por los agricultores del Cauca para establecer si pueden ser modificados genéticamente con eficiencias aceptables (p.e., alrededor del 10%).
- 3) Marcadores de selección: Según los reportes de la literatura la frecuencia de transformación genética en yuca es baja, por ello, es necesario emplear diferentes marcadores para diferenciar las células transgénicas de las no transgénicas y poder seleccionarlas (Schrott, 1995). La opinión pública es cada vez más reacia a la utilización de genes de resistencia a antibióticos en plantas transgénicas, como el gen hygromycin phosphotransferase (*hpt*) que confiere resistencia a higromicina (Hu, 2000), para la obtención de plantas transgénicas conteniendo el gen GNA, actitud que ha obligado a pensar en otras alternativas de selección. Hay un marcador de selección, basado en el gene *ipt* del T-DNA de *A. tumefaciens*, que está ligado a un transposon para removerlo de brotes transgénicos (Ebinuma et al., 1997), tiene buenas perspectivas. El azúcar manosa (Joersbo et al., 1998) son compuestos alternos que se podrían usar para seleccionar materiales transformados de yuca. La selección mediante manosa ha sido confirmada con éxito (Zhnag & Puonti-Kaerlas., 2000)

- 4) Pruebas o bioensayos del gen GNA: Para determinar si efectivamente la lectina GNA mata a las moscas blancas del Cauca o retarda su desarrollo, es necesario realizar pruebas o bioensayos para verificar la toxicidad de esta proteína. Para este fin se podría realizar un bioensayo de dieta artificial con GNA a las moscas blancas, que describe Armes et al (1992), en donde se realizan extractos a partir de la planta que posea el gen de interés y se realizan aspersiones foliares desde los estados iniciales de desarrollo del insecto hasta el estado adulto

7. CONCLUSIONES

Las prácticas de manejo del cultivo como el químico, cultural y biológico no son suficientes en el Cauca, presumiblemente por el mal manejo y la aplicación inoportuna de estos, resultando en un costo poco efectivo a nivel económico, biológico y ecológico. Además, la aparición de resistencia en la mosca blanca a métodos de control como el químico resultan ineficientes, debido a que a medida que pasa el tiempo se requieren mayores dosis de insecticidas químicos, para controlar las poblaciones de estos insectos. Hasta que finalmente se hacen ineficaces, presumiblemente por un proceso de selección de individuos con alelos de genes resistentes.

Aunque el fitomejoramiento convencional ha sido exitoso en la producción de diversos cultivares de yuca en Colombia, con características diversas, incluyendo el control de la mosca blanca en los llanos y el Tolima, en el Cauca el impacto ha sido menor, presumiblemente por la diferencia en las condiciones geográficas, climáticas y edáficas; la alta incidencia de enfermedades severas como cuero de sapo y superalargamiento han enmascarado de alguna manera el efecto que la resistencia a la mosca blanca tiene sobre el rendimiento.

Las prácticas de manejo tradicionales para controlar mosca blanca, incluyendo el fitomejoramiento convencional mediante la producción de variedades resistentes, presumiblemente por el mal manejo y uso inoportuno no han sido suficientes para controlar la mosca blanca en el departamento del Cauca. La transformación genética representa una herramienta disponible para ayudar al control de la plaga, y estaría lista para ser usada en yuca cuando se encuentren genes de resistencia a mosca blanca que provengan de la misma yuca o de otros organismos.

El gen GNA ha sido el más usado y evaluado para controlar poblaciones de diferentes especies de homópteros usando OGMs en diferentes cultivos, sin embargo, la toxicidad del GNA para mamíferos ha sido confirmada en diferentes estudios. El GNA presenta capacidad de enlace a proteínas de leucocitos humanos y alta toxicidad al intestino y tejido gástrico, siendo esto el principal obstáculo para transferirlo genéticamente a yuca para consumo humano y animal.

A pesar de que la tecnología para la transformación genética en yuca está disponible, no existen fuentes de genes resistentes a homópteros, seguros para la salud humana y animal, que estén listos para su introducción en yuca. Por otro lado, algunos de los genes evaluados para resistencia a especies de homópteros, como los genes R, Mi y compuestos volátiles, son relativamente nuevos y aún no se conoce su mecanismo de acción.

Es necesario realizar una búsqueda de genes para resistencia a mosca blanca entre los cultivares de yuca que se siembran en el Cauca para evaluar toxicidad para mamíferos, hacer bioensayos de preselección para determinar el efecto del gen en el desarrollo de mosca blanca, establecer un protocolo de regeneración *in vitro* de las variedades cultivadas en el Cauca, y determinar marcadores de selección seguros y aceptados, entre otras actividades. Parece ser que estos genes de resistencia a mosca blanca podrían estar en la accesión de materiales del CIAT, en los cuales podría estar concentrada la resistencia en el germoplasma de Ecuador, y en uno de los genotipos de la familia CM 8996 evaluados actualmente en Santander de Quilichao.

BIBLIOGRAFIA

ALARCON MF & DUFOUR D. 1999. Almidón agro de yuca en Colombia: Producción y recomendaciones. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali, Colombia. 35 p.

ALTABELLA T., CHRISPPEELS M.J. 1990. Tobacco plants transformed with the bean α -amilase in their seeds. *Plant Physiol.* 93, 805-810.

AMENT K, KANTMR, SABELISMW, HARING MA, SCHUURINK RC. 2004. Jasmonic acid is a key regulator of spider mite-induced volatile terpenoid and methyl salicylate emission in tomato. *Plant Physiol.* 135:2025–37

ANGEL J.C., PINEDA B.L., NOLT B., VELASCO A.C. 1990. Mosca blancas (Homoptera: Aleyrodidae) asociadas a transmisión de virus en yuca. *Fitopatología colombiana* 13: 65-71.

ARIAS A.F. 2007. Transgenicos en Colombia. *Agro Bio* (<http://www.agrobio.org/bioactualidad.php?id=96>)

ARIAS B. 1995. Estudio sobre el comportamiento de la “mosca blanca” *Aleurotrachelus socialis* Bondar (Homoptera: Aleyrodidae) en diferentes genotipos de yuca, *Manihot esculenta* Crantz. Tesis (M.Sc.). Universidad Nacional de Colombia, sede Palmira, Colombia. 181 p.

ARIAS B. & GUERRERO G.M. 2000. Control de plagas de la yuca (*Manihot esculenta* Crantz) por resistencia varietal. En: Simposio Avances en el Manejo de plagas. Memorias del XXVII congreso de SOCOLEN, Medellín, Colombia, julio 2000. Sociedad Colombiana de Entomología (SOCOLEN), Bogota D.C., Colombia. P. 543-259.

ARIMURA G, TASHIRO K, KUHARA S, NISHIOKA T, OZAWA R, TAKABAYASHI J. 2000. Gene responses in bean leaves induced by herbivory and by herbivore-induced volatiles. *Biochem. Biophys. Res. Commun.* 277:305–10

ARMES N.J., BOND G.S. Y COOTER R.J. 1992. The laboratory cultura and development of *Helicoverpa armigea*. Natural Resource Institue, Bulletin N°. 57. Chatham, UK: Natural Resources Institute.

BALZARINI J., VAN LAETHEM K., HATSE S., VERMEIRE K., DE CLERCQ E., PEUMANS W, VAN DAMME E., VANDAMME A., BÖHLMSTEDT A., AND SCHOLS D. 2004. Profile of Resistance of Human Immunodeficiency Virus to Mannose-Specific Plant Lectins. *Journal of Virology.* Vol. 78 N°. 19. p. 10617-10627.

BATE NJ & ROTHSTEIN SJ. 1998. C6-volatiles derived from the lipoxygenase pathway induced a subset of defense-related genes. *Plant J.* 16:561-69

BAYLEY C.C., MORGAN M., DALE E.C., OW D.W. 1992. Exchange of gene activity in transgenic plants catalyzed by the Cre-tox site-specific recombination system. *Plant Molecular Biology* 18: 353-361.

BELL H.A., FITCHES E.C., MARRIS G.C., BELL J., EDWARDS J.P., GATEHOUSE J.A., GATEHOUSE A.M.R. 2001. Transgenic GNA expressing potato plants augment the beneficial biocontrol of *Lacanobia oleracea* (Lepidoptera: Noctuidae) by the parasitoid *Eulophus pennicornis* (Hymenoptera: Eulophidae). *Transgenic Res.* 10, 35-42.g

BELLOTTI A.C. & VARGAS O. 1986. Mosca blanca del cultivo de la yuca: Biología y control (conjunto audiotutorial). Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT). Cali, CO. Diapositivas (color) + Guía de estudio.

BELLOTTI, A. C. BRAUN, A. R. ARIAS, B. CASTILLO, J. A. & GUERRERO, J. M. 1994. Origin and management of Neotropical cassava arthropod pests. *African Crop Science Journal* 2 (4): 407-417.

BELLOTTI, A. C. SMITH, L. & LAPOINTE, S. T. 1999. Recent advances in cassava pest management. *Annual Rev. Entomol.* 44: 343-370.

BELLOTTI AC; ARIAS B; VARGAS O; PEÑA JE. 2000. La yuca en el tercer milenio: Pérdidas en el Rendimiento del Cultivo de Yuca Causadas por Insectos y Acaros. Centro Internacional de Agricultura Tropical. CIAT, Cali, Colombia. P 204

BELLOTTI A.C. 2000a. Las plagas principales del cultivo de la yuca: Un panorama global. En: Simposio avances en el Manejo de Plagas. Memorias del XXVII congreso de SOCOLEN, Medellín, Colombia, julio de 2000. Sociedad Colombiana de Entomología (SOCOLEN), Bogota D.C., Colombia. P. 189-217.

BELLOTTI A.C. 2000b. El manejo integrado de las principales plagas de la yuca (*Manihot esculenta* Crantz). En: Primer curso-taller Internacional sobre control biológico. Memorias. Corporación colombiana de investigación Agropecuaria (CORPOICA), Palmira, Valle, Colombia. Produmedios, Bogota. P. 210-243.

BELLOTTI A.C. & ARIAS B. 2001. Host plant resistance to whiteflies with emphasis on cassava as a case study. *Crop protection* 20: 813-823.

BELLOTTI, A. C. 2002. Arthropod Pest. En: Hillocks, R.J.; Thresh, J.M.; Bellotti, A.C, (eds.). Cassava biology, production and utilization. CAB Internacional, Oxon, Reino Unido. 209-235 p.

- BELLOTI, A. C., B. ARIAS., O. VARGAS., J. A. REYES. & J. M. GUERRERO. 2002. Insectos y Acaros Dañinos a la Yuca y su Control. Cap. 10, pags. 160-203 en: B. Ospina & H. Ceballos (eds.). La Yuca en el Tercer Milenio: Sistemas modernos de producción, procesamiento, utilización y comercialización. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT). Cali, Colombia. 586p.
- BELLOTTI, A. C., ARIAS B., VARGAS O., PEÑA J.E. 2002a. Perdidas en rendimiento del cultivo de Yuca Causadas por insectos y acaros. Cap. 11, pags. 204-219 en: B. Ospina & H. Ceballos (eds.). La Yuca en el Tercer Milenio: Sistemas modernos de producción, procesamiento, utilización y comercialización. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT). Cali, Colombia. 586p.
- BELLOTTI, A.C., ARIAS B., VARGAS O., REYES J. Y GUERRERO J. 2002b. Insectos y Acaros dañinos a la yuca y su control. In: Ospina, B., Ceballos, H. (eds.). La yuca en el tercer milenio. Sistemas modernos de producción, procesamiento, utilización y comercialización. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali, CO. P. 160-203.
- BELLOWS, T. S. JR. PERRING, T. M., GILL, R. J. & HEADRICK, D.H., 1994. Description of a species of *Bemisia* (Homoptera: Aleyrodidae). Ann. Entomol. Soc. Am. 87: 195-206.
- BRAVO A. GOMEZ I., CONDE J., MUÑOZ-GARAY C. SANCHEZ J., MIRANDA R., ZHUANG M., GILL S. AND SOBERON M. 2004. Oligomerization Triggers Binding Of A Bacillus thuringiensis Cry1Ab pore-forming toxin to aminopeptidase N receptor leading to insertion into membrane microdomains. *Biochimica and Biophysica Acta*. 1667, 38-46.
- CALDERON-URREA A. 1988. Transformation of *Manihot esculenta* (cassava) using *Agrobacterium tumefaciens* and expression of the introduced foreign genes in transformed cell lines. Tesis (M. Sc.) Vrije Univ. Bruselas, Bélgica.
- CARDONA C., RENDON F., RODRIGUEZ I., LOPEZ AVILA A. 2005. Insecticida resistance in Colombia and Ecuador. Pags: 285-294. In: Whitefly and whitefly-borne viruses in the tropics: Building a knowledge base for global action. ANDERSON P. & MORALES F. Cali, Colombia.
- CARRIERE Y., ELLERS-KIRK C., SISTERTSON M., ANTILLA L., WHITLOW M., DENNEHY T.J., TABASHNIK B.E. 2003. Long-term regional suppression of pink bollworm by *Baillus thuringiensis* cotton. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 18, 1519-1523.
- CASTILLO, J. 1996. Moscas blancas (Homoptera:Aleyrodidae) y sus enemigos naturales sobre cultivos de yuca (*Manihot esculenta* Crantz) en Colombia. MSc. Thesis, Univ. del Valle, Cali, Colombia. 173 p.

- CEBALLOS H.; MORANTE N.; CALLE F.; LENIS J.I.; JARAMILLO G.; PEREZ J.C. 2002. Mejoramiento Genético en Yuca. Cap. 18, pags. 293-323 en: B. Ospina & H. Ceballos (eds.). La Yuca en el Tercer Milenio: Sistemas modernos de producción, procesamiento, utilización y comercialización. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT). Cali, Colombia. 586p.
- CEBALLOS, H & G.A. DE LA CRUZ. 2002. Taxonomía y Morfología de la Yuca. Cap. 2 pags. 17-33 en: Ospina & H. Ceballos (eds.). La Yuca en el Tercer Milenio: sistemas modernos de producción, procesamiento, utilización y comercialización. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT). Cali.
- CHAMBERLAIN K, PICKETT JOHN A, WOODCOCK CM. 2000. Plant signalling and induced defence in insect attack. *Mol. Plant Pathol* 1:67–72
- CHELLAPPAN, P., MASONA, M.V., RAMACHANDRAN, V., TAYLOR, N.J., & FAUQUET, C.M. 2003. Broad spectrum resistance to ssDNA viruses associated with transgene-induced gene silencing in cassava plant molecular biology. *w*.
- CHILTON M. D. 1983. A vector for introducing new genes into plants. *Sci. Am.* 248: 50-59.
- CHRISTOU, P, CAPELL, T, KOHLI, A, GATEHOUSE, JA, GATEHOUSE, AMR. 2006. Recent developments and future prospects in insect pest control in transgenic crops. *Trends in Plant Science.* 11: 302-308
- CRICKMORE N., ZEIGLER D., FEITELSON J. SCHNEPF E., VAN RIE J., LERECLUS D., BAUM J., AND DEAN D. 1998. Revision Of The Nomenclature For The *Bacillus Thuringiensis* Pesticidal Crystal Proteins. *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* 62(3), 806 – 813.
- CIAT (Centro Internacional de Agricultura Tropical). 1986. Annual report Cassava Program, 1986. Cali, Colombia. 475 pags.
- CIAT (Centro Internacional de Agricultura Tropical). 1992. Annual report Cassava Program, 1992. Cali, Colombia. 325 pags.
- CIAT (Centro Internacional De Agricultura Tropical). 1994. Annual report Cassava Program, 1993. Cali, Colombia. 325 pags.
- CIAT (Centro Internacional De Agricultura Tropical). 1999. Annual report; Project IP-3 1999: Improved Cassava for a developing world. Cali, Colombia. 127 p.
- CIAT (Centro Internacional de Agricultura Tropical) 2003. Improved cassava for developing world: Annual report, Project IP3. Cali, CO.

- CIAT (Centro Internacional de Agricultura Tropical) 2004. Improved cassava for developing world: Annual report, Project IP3. Cali, CO. 57 p.
- CIAT (Centro Internacional De Agricultura Tropical). 2005. Annual report; Project IP-3 2005: Improved Cassava for a developing world. Cali, Colombia. 127 p.
- CZAPLA, T.H., 1997. Plant lectins as insect control proteins in transgenic plants. In: Carozzi, N., Koziel, M. (Eds.), *Advances in Insect Control: The Role of Transgenic Plants*. Taylor & Francis Ltd., London, pp. 123–138.
- D'ALMEIDA Y.A., LYZ J.A., NEUENSCHWANDER P. & AJUONU, O. 1998. Impact of two accidentally introduced *Encarsia* species (Hymenoptera: Aphelinidae) and other biotic and abiotic factors on the whitefly *Aleurodicus dispersus* Russell (Homoptera: Aleyrodidae), in Benin. *Biocontrol Science and Technology* 8(1), 163-173.
- DANE (Departamento Administrativo Nacional de Estadística). 2002. Cauca, Colombia.
- DANGL J.L. & JONES J.D.G. 2001. Plant pathogens and integrated defense responses to infection. *Nature* 411: 826-833.
- DE MAAGD R., BRAVO A. AND CRICKMORE N. 2001. How *Bacillus Thuringiensis* Has Evolved Specific Toxins To Colonize The Insect World. *Trends. Genet.* 17(4), 193-199.
- DE MAAGD R., BRAVO A., BERRY C. CRICKMORE N., AND SCHNEPF E. 2003. Structure, diversity and evolution of protein toxin from spore-forming entomopathogenic bacteria. *Annu. Rev. Genet.* 37, 409-433
- DENHOLM I., CAHILL M., BYRNE F.J., DEVONSHIRE A. L. 1996. Progress with documenting and combating insecticide resistance in *Bemisia*. In: Gerling, D.; Mayer R. T.(eds.). *Bemisia*: 1995. Taxonomy, biology, damage, control and management. Intercept Ltd. Andover, Hants, GB. p. 577-603.
- DICKE M & HILKER M. 2003. Induced plant defences: from molecular biology to evolutionary ecology. *Basic Appl. Ecol.* 4:3– 14
- DING X., GOPALAKRISHNAN B., JOHNSON L.B., WHITE F.F., WANG X., MORGAN T.D., KRAMER K.J., MUTHUKRISHNAN S. 1998. Insect resistance of transgenic tobacco expressing an insect chitinase gene. *Transgenic Res.* 7, 77-84.
- DOMÍNGUEZ. C. E., L. F. CEBALLOS. & C. FUENTES. 1985. Morfología de la planta de la yuca. Pags. 29-49 en: C.E. Domínguez (ed.). *Yuca: Investigación, producción y utilización*. Programa de Yuca/Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT). Cali, Colombia, 660 p.

- DOWN, R.E., GATEHOUSE, A.M.R., HAMILTON, W.D.O., GATEHOUSE, J.A. 1996. Snowdrop lectin inhibits development and decreases fecundity of the glasshouse potato aphid (*Aulacorthum solani*) when administered in vitro and via transgenic plants both in laboratory and glasshouse trials. *Journal of Insect Physiology* 42, 1035–1045.
- DU, J.P., FOISSAC, X., CARSS, A., GATEHOUSE, A.M.R., GATEHOUSE, J.A., 2000. Ferritin acts as the most abundant binding protein for snowdrop lectin in the midgut of rice brown planthoppers (*Nilaparvata lugens*). *Insect Biochemistry and Molecular Biology* 30, 297–305.
- DUAN X. L., LI X.G., XUE Q.Z., ABOELSAAD M., XU D.P., WU R. 1996. Transgenic rice plants harboring an introduced potato proteinase inhibitor II gene are insect resistance. *Nat. Biotechnol.* 14, 494-498.
- DUTTA I., SAHA P., MAJUMDER P., SARKAR A., CHAKRABORTI D., BANERJEE S., DAS S. 2005. The efficacy of a novel insecticidal protein, *Allium sativum* leaf lectin (ASAL), against homopteran insects monitored in transgenic tobacco. *Plant Biotechnology Journal*. 8: 601-611.
- EBINUMA H., SUGITA K., MATSUNAGA E., YAMAKADO. 1997. Selection of marker free transgenic plants using the isopentenyl transferase gene. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 94: 2117-2121.
- ELBERT A. & NAUEN R. 2000. Resistance of *Bemisia tabaci* (Homoptera: Aleyrodidae) to insecticides in southern Spain with special reference to neonicotinoids. *Pest Manag. Sci.* 56(1): 60-64.
- ENGELBERTH J, ALBORN HT, SCHMELZ EA, TUMLINSON JH. 2004. Airborne signals prime plants against insect herbivore attack. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 101: 1781–85
- EVANS G.A. & CASTILLO J.A. 1998. Parasites of *Aleurotrachelus socialis* (Homoptera: aleyrodidae) from Colombia including description of two new species (Hymenoptera: Aphelinidae: Platygasteridae). *Florida Entomologist* 81(2): 171-178.
- EWEN SWB & PUSZTAI A. 1999. Effect of diets containing genetically modified potatoes expressing *Galanthus nivalis* lectin on rat small intestine. *Lancet*; 354:1353-4.
- FAO (FOOD AND AGRICULTURE ORGANIZATION OF THE UNITED NATIONS). & IFAD (INTERNATIONAL FUND FOR AGRICULTURAL DEVELOPMENT). 2000. *La economía Mundial de la Yuca: hechos y tendencias*. Roma, Italia. 59p.
- FARIAS, A. R. N. 1990. Especies de “mosca blanca” situação actual e perspectivas de controle Cruz das Almas, Brazil: Empr. Bras. Pesqui. Agropec., Cent. Nac. Pesqui. Mand. Fruticult.

- FARIAS, A. R. N. 1994. Fluctuação poblacional de *Aleurothrixus aepim* en mandioca, em São Miguel das Matas, Bahia. *Rev. Bras. Mand.* 13: 119-22.
- FARMER EE, ALMERAS E, KRISHNAMURTHY V. 2003. Jasmonates and related oxylipins in plant responses to pathogenesis and herbivory. *Curr. Opin. Plant Biol.* 6: 372–78
- FENTON B, STANLEY K, FENTON S, BOLTON-SMITH C. 1999. Differential binding of the insecticidal lectin GNA to human blood cells. *Lancet*; 354:1354-5.
- FEUSSNER I & WASTERNAK C. 2002. The lipoxygenase pathway. *Annu. Rev. Plant Biol.* 53:275–97
- FIDANTSEF AL, STOUT MJ, THALER JS, DUFFEY SS, BOSTOCK RM. 1999. Signal interactions in pathogen and insect attack: expression of lipoxygenase, proteinase inhibitor II, and pathogenesis-related protein P4 in the tomato, *Lycopersicon esculentum*. *Physiol. Mol. Plant Pathol.* 54:97–114
- FITCHES, E., WOODHOUSE, S.D., EDWARDS, J.P., GATEHOUSE, J.A., 2001. In vitro and in vivo binding of snowdrop (*Galanthus nivalis* agglutinin; GNA) and jackbean (*Canavalia ensiformis*; Con A) lectins within tomato moth (*Lacanobia oleracea*) larvae; mechanisms of insecticidal action. *Journal of Insect Physiology* 47, 777–787
- FRANCA F.H., VILLAS-BOOS G.L., BRANCO M.C. 1996. Ocurrência de *Bemisia argentifolii* Bellow & Perring (Homoptera: Aleyrodidae) in the Federal District. *Ansi da Sociedad Entomologica do Brasil* 25(2):369-372.
- FREGENE M; TOHME J; ROCA W; CHAVARRIAGA P; ESCOBAR R; CEBALLOS H. 2000. La Yuca en el tercer milenio: Biotecnología para la yuca .Centro Internacional de Agricultura Tropical. CIAT, Cali, Colombia. P 377.
- FOISSAC X., NGUYEN T.L., CHRISTOU P., GATEHOUSE A.M.R. Y GATEHOUSE J.A. 2000. Resistance to green leafhopper (*Nephotettix virescens*) and brown planthopper (*Nilaparvata lugens*) in transgenic rice expressing snowdrop lectin (*Galantus nivalis* agglutinin; GNA). *J. Insect Physiol.* 46: 573-583.
- FONTES, E.M.G., C.S.S. PIRES, E.R. SUJII & A.R. PANIZZI. 2002. The environmental effects of genitacally modified crops resistan to insects. *Neotropical Entomology* 31: 497-513.
- FORSLUND K, PETTERSSON J, BRYNGELSSON T, JONSSON L. 2000. Aphid infestation induces PR-proteins differently in barley susceptible or resistant to the birdcherryoat aphid (*Rhopalosiphum padi*). *Physiol. Plant.* 110:496–502
- GANG D.R., WANG J., DUDAREVA N., NAM K.I., SIMON J.E. 2001. An investigation of the storage and biosynthesis of phenylpropenes in sweet basil. *Plant Physiol.* 125: 539-555.

- GATEHOUSE A.M.R., POWELL K.S., VAN DAMME E.J.M., GATEHOUSE J.A. 1995. Insecticidal properties of plant lectins. In: Pusztai, A., Bardocz S. (Eds.). Lectins, biomedical perspectives. Taylor and Francis, London, UK.
- GATEHOUSE A.M.R., DOWN R.E., POWELL K.S., SAUVION N., RAHBE Y., NEWELL C.A., MERRYWEATHER A., HAMILTON W.D.O., GATEHOUSE J.A. 1996. Transgenic potato plants with enhanced resistance to the peach-potato aphid *Myzuz persicae*. *Entomol. Exp. Appl.* 79, 295-307.
- GATEHOUSE J.A., POWELL K., & EDMONDS H. 1996a. Genetic engineering of rice for resistance to homopteran insect pests. [IRRI] International Rice Research Institute. 1996. Rice genetics III. Proceedings of the Third International Rice Genetics Symposium, 16-20 Oct 1995. Manila (Philippines): IRRI.
- GATEHOUSE A.M.R., DAVISON G.M., NEWELL C.A., MERRYWEATHER A., HAMILTON W.D.O., BURGESS E.P.J. 1997. Transgenic potato plants with enhanced resistance to the tomato moth, *Lacanobia oleracea*: growth room trials. *Mol. Breed.* 3, 1-15.
- GILL R. J. 1990. The morphology of whiteflies. En: Gerling, D. (Ed.), Whiteflies: their bionomics, pest status and management. Intercept Ltd. Andover, Hants, Reino Unido. 13-46 p.
- GOBERNACION DEL CAUCA. 2001. Diagnostico del Departamento del Cauca Anexo al Plan de Desarrollo 2001-2003 "En minga por El Cauca", Abril del 2001. Popayán.
- GOFFREDA J.C., MUTSCHLER M.A., TINGEY WM. 1988. feeding behavior of potato aphid affected by glandular trichomes of wild tomato. *Entomol. Exp. Appl.* 48: 101-107.
- GOFFREDA J.C. & MUTSCHLER M.A. 1989. Inheritance of potato aphid resistance in hybrids between *Lycopersicon esculentum* and *L. pennellii*. *Theor. Appl. Genet.* 78: 210-216.
- GOGGIN F.L., WILLIAMSON V.M., ULLMAN D.E. 2001. Variability in the response of *Macrosiphum euphorbiae* and *Myzus persicae* (Hemiptera: Aphididae) to the tomato resistance gene *Mi*. *Environ. Entomol.* 30:101-6
- GOLD C.S., ALTIERI M.A., & BELLOTTI A.C. 1989. Cassava intercropping and pest management: a review illustrated with a case study from Colombia *Tropical pest management.* 35(4), 339-344.
- GOLD C.S. 1993. Effects on Cassava intercropping and varietal mixtures on herbivore load, plant growth and yield: applications for small farmers in latin America, In Altieri M.A.(ed.) *Crop protection strategies for subsistence farmers*. Westview, Boulder, CO. pp. 5, 117-142.

GOLD C.S., ALTIERI M.A., & BELLOTTI A.C. 1990. Effects and intercropping and varietal mixtures on the cassava hornworm, *Erinnyis ello* (Lepidoptera: Sphingidae) and the stemborer, *Chilomima clarkei* (Amsel) (Lepidoptera: Pyralidae), in Colombia, in Colombia. *Tropical pest management*. 36(4), 362-367.

GOMI K, YAMASAKI Y, YAMAMOTO H, AKIMITSU K. 2003. Characterization of a hydroperoxide lyase gene and effect of C6-volatiles on expression of genes of the oxylipin metabolism in citrus. *J. Plant Physiol.* 160:1219–31

GONZALES AE; SCHOPKE C; TAYLOR NJ; BEACHY RN; FAUQUET CM. 1998. Regeneration of transgenic cassava plants (*Manihot esculenta* Crantz) through *Agrobacterium*-mediated transformation of embryogenic suspension cultures. *Plant Cell Reports* 17:827-831.

GRIFFITTS J. & AROIAN R. 2005. Many Roads To Resistance: How Vertebrates Adapt To Bt Toxins. *Bioessays*. 27, 614-624.

HALITSCHKE R, GASE K, HUI D, SCHMIDT DD, BALDWIN IT. 2003. Molecular interactions between the specialist herbivore *Manduca sexta* (Lepidoptera, sphingidae) and its natural host *Nicotiana attenuata*. VI. Microarray analysis reveals that most herbivore-specific transcriptional changes are mediated by fatty acid-amino acid conjugates. *Plant Physiol.* 131:1894–902

HARPER, S.M., CRENSHAW, R.W., MULLINS, M.A., PRIVALLE, L.S., 1995. Lectin-binding to insect brush-border membranes. *Journal of Economic Entomology* 88, 1197–1202.

HEIDEL AJ & BALDWIN IT. 2004. Microarray analysis of salicylic acid- and jasmonic acid-signalling in responses of *Nicotiana attenuata* to attack by insects from multiple feeding guilds. *Plant Cell Environ.* 27:1362–73

HILDEBRAND DF, BROWN GC, JACKSON DM, HAMILTON-KEMP TR. 1993. Effects of some leaf-emitted volatile compounds on aphid population increase. *J. Chem. Ecol.* 19:1875–87

HILDER V.A., GATEHOUSE A.M.R., SHEERMAN S.E., BAKER R.F., BOULTER D. 1987. A novel mechanism of insect resistance engineered into tobacco. *Nature* 330, 160-163.

HILDER V. A., POWELL K. S., GATEHOUSE A. M. R., GATEHOUSE J. A., GATEHOUSE L. N., SHI Y., HAMILTON W. D. O., MERRYWEATHER A., NEWELL C. A., TIMANS J. C., PEUMANS W. J., VAN DAMME E., BOULTER D. 1995. Expression of snowdrop lectin in transgenic tobacco plants results in added protection against aphids. *Transgenic Research*. 4: 18-25.

HILDER V. A. & BOULTER D. 1999. Genetic engineering of crop plants for insect resistance-a critical review. *Crop Prot.* 18: 177-191.

HILKER M. & MEINERS T. 2002. Induction of plant responses to oviposition and feeding by herbivorous arthropods: a comparison. *Entomol. Exp. Appl.* 104:181–92

HOGERVORST P. A. M., FERRY N., GATEHOUSE A. M. R., WACKERS F. L., ROMEIS J. 2006. Direct effects of snowdrop lectin (GNA) on larvae of three predators and fate of GNA after ingestion. *Journal of Insect Physiology.* 52: 614–624.

HOLGUIN, C.M. & BELLOTTI, A. C., 2004. Efecto de la aplicación de insecticidas químicos en el control de la mosca blanca *Aleurotrachelus socialis* (Homoptera: Aleyrodidae) en el cultivo de yuca *Manihot esculenta* Crantz. *Revista colombiana de entomología* 30 (1):37-42.

HOLOPAINEN JK. 2004. Multiple functions of inducible plant volatiles. *Plant Sci.* 9:529–33

HOROWITZ A. R. & ISHAAYA I., 1996. Chemical control of Bemisia management and application. In: Gerling, D., Mayer R. T., (eds.) *Bemisia: 1995. Taxonomy, biology, damage, control and management.* Intercept Ltd. Andover, Hants, GB. P. 537-556.

HU Q A 2000 *Agrobacterium-mediated transformation of rice hybrid parental lines using snowdrop lectin gene (gna)*; Doctoral dissertation, Fudan University, Shanghai, China

HUA G., TSULAMOTO K., RASILO M.L., IKEZAWA H. 1998. Molecular cloning of a GPI-anchored aminopeptidase N from *Bombyx mori* midgut: a putative receptor for *Bacillus thuringiensis* toxin (Dipel ES) in the European corn borer. *Science* 284, 965-967.

HUANG, J. et al. 2002 Plant biotechnology in China. *Science* 295, 674–677

HUI D, IQBAL J, LEHMANN K, GASE K, SALUZ HP, BALDWIN IT. 2003. Molecular interactions between the specialist herbivore *Manduca sexta* (Lepidoptera, Sphingidae) and its natural host *Nicotiana attenuata*: V. microarray analysis and further characterization of large-scale changes in herbivore-induced mRNAs. *Plant Physiol.* 131:1877–93

HWANG C.F., BHAKTA A.V., TRUESDELL G.M., PUDLO W.M., WILLIAMSON V.M. 2000. Evidence for a role of the N terminus and leucine-rich repeat region of the *Mi* gene product in regulation of localized cell death. *Plant Cell* 12:1319–29

HWANG C.F. & WILLIAMSON V.M. 2003. Leucine-rich repeat-mediated intramolecular interactions in nematode recognition and cell death signaling by the tomato resistance protein *Mi*. *Plant J.* 34:585–93

IGAC (Instituto Geografico Agustin Codazzi). 1993. Cauca: Características geográficas. Santafe de Bogota, Colombia.

IHEMERE, U, ARIAS-GARZON, D, LAWRENCE, S, SAYRE, R. 2006. Genetic modification of cassava for enhanced starch production. *Plant Biotechnol J.* 4:453-65.

IRIE K., HOSOYAM H., TAKEUCHI T., IWABUCHI K., WATANABE H., ABE M., ARAI S. 1996. Transgenic rice established to express corn cystain exhibits strong inhibitory activity against insect gut proteinases. *Plant Mol. Biol.* 30, 149-157.

ISAAA Brief 35-2006: Press Release Global Biotech Area Surges Past 100 Million Hectares on 13 Percent Growth *Study predicts 200 million hectares, 20 million farmers by 2015.* (<http://www.isaaa.org/resources/publications/briefs/35/pressrelease/default.html>).

ISHIMOTO M., SATO T., CHRISPEELS M.J., KITAMURA K. 1996. Bruchid resistance of transgenic azuki bean expressing seed alpha-amylase inhibitor of common bean. *Entomol. Exp. Appl.* 79, 309-315.

IZAGUIRRE MM, SCOPEL AL, BALDWIN IT, BALLARE CL. 2003. Convergent responses to stress. Solar ultraviolet-B radiation and *Manduca sexta* herbivory elicit overlapping transcriptional responses in field-grown plants of *Nicotiana longiflora*. *Plant Physiol.* 132:1755–67

JAIMES Q. A. 2005. Mejora del protocolo para la transformación genética de yuca (*Manihot esculenta* Crantz) mediada por *Agrobacterium tumefaciens* usando callo embriogénico friable. Tesis (Biólogo) . Universidad del Valle, Facultad de Ciencias, Programa Académico de Biología, Santiago de Cali, CO. 95 p.

JAMES C. 1998. Global review of commercialized transgenic crops: 1998. ISSA Briefs N°. 8. International Service for the Adquisition of Agri-Biotech Applications, Ithaca, NY, E.U.

JAMES C. 2000. Preview: Global review of commercialized transgenic crops: 2000. International Service for the Adquisition of Agri-Biotech Applications, Ithaca, NY, E.U. 21 p.

JAMES, C. 2003. Global status of commercialized transgenic crops: 2003. ISAAA Briefs No. 27, International Service for the Acquisition of Agri-biotech Applications (ISAAA). Ithaca, NY.

JIANG YX, NOMBELA G, MUNIZ M. 2001. Analysis by DC-EPG of the resistance to *Bemisia tabaci* on an *Mi*-tomato line. *Entomol. Exp. Appl.* 99:295–302

JOERSBO M., DONALDSON I., KREIBERG K., GULDAGER P.S., BRUNSTEDT J., OKKELS F.T. 1998. Analysis of mannose selection used for transformation of sugar beet. *Molecular Breeding* 4: 111-117.

JOHNSON R., NARVAEZ J., GYNHEUNG A., RYAN C. 1989. Expression of proteinbase inhibitors I and II in transgenic tobacco plants: effects on natural defense against *Manduca sexta* larvae. *Proc. Natl. acad. Sci. USA* 86, 9871-9875.

JONGSMA M.A. & BOLTER C. 1997. The adaptation of insects to plant protease inhibitors. *J. Insect Physiol.* 43, 885-895.

JØERGENSEN, K, BAK, S, BUSK, PK, SØRENSEN, CH, OLSEN, CE, PUONTI-KAERLAS, J Y MØLLER, BL. 2005. Cassava plants with a depleted cyanogenic glucoside content in leaves and tubers. Distribution of cyanogenic glucosides, their site of synthesis and transport, and blockage of the biosynthesis by RNA interference technology. *Plant Physiology* 139: 363–374.

KALOSHIAN I., KINSEY M.G., WILLIAMSON V.M., ULLMAN D.E. 2000. *Mi*-mediated resistance against the potato aphid *Macrosiphum euphorbiae* (Hemiptera: Aphididae) limits sieve element ingestion. *Environ. Entomol.* 29:690–95

KALOSHIAN I. 2004. Gene-for-gene disease resistance: bridging insect pest and pathogen defense. *J. Chem. Ecol.* 30: 2421–39

KALOSHIAN I. & WALLING L.L., 2005. Hemipterans as Plant Patogens. *Annu. Rev. Phytopathol.*43: 491-521.

KANT M.R., AMENT K., SABELIS M.W., HARING M.A., SCHUURINK R.C. 2004. Differential timing of spider mite-induced direct and indirect defenses in tomato plants. *Plant Physiol.* 135:483–95

KAUR S. 2006. Molecular approaches for identification and construction of novel insecticidal genes for crop protection. *World J. Microbiol. Biotechnol.* 22, 233 –253.

KEEN NT. 1990. Gene-for-gene complementarity in plant-pathogen interactions. *Annu. Rev. Genet.* 24:447–63

KENNEDY G.G. 2003. Tomato pests parasitoids and predators: Tritrophic interactions involving the genus *Lycopersicon* *Annu. Rev. Entomol.* 48: 51-72.

KESSLER A & BALDWIN IT. 2002. Plant responses to insect herbivory: The emerging molecular analysis. *Annu. Rev. Plant Biol.* 53:299–328

KLINGLER J., POWELL G., THOMPSON G.A., ISAACS R. 1998. Phloem specific aphid resistance in *Cucumis melo* line AR5: effects on feeding behavior and performance of *Aphis gossypii*. *Entomol. Exp. Appl.* 86:79–88

KRAMER K.J., MORGAN T.D., THRONE J.E., DOWELL F.E., BAILEY M., HOWARD J.A. 2000. Transgenic avidin maize is resistant to storage insects pests. *Nat. Biotechnol.* 18, 670-674.

KUNKEL T., NIU Q.W., CHAN Y. S., CHUA N. H. 1999. Inducible isopentenyl transferase as a high-efficiency marker for plant transformation. *Nature Biotechnology* 17. 916-919.

- LADINO, J.J., ECHEVERRY, M., L.L., LOPEZ, D., CHAVARRIAGA, P., TOHME, J., & ROCA, W. 2002. *Genetic transformation of cassava: Confirmation of transgenesis in clone 60444 and analysis of CRY1Ab protein in transgenic lines. Preliminary data on transformation of farmer-preferred cultivars SM1219-9 and CM3306-4* (annual report). Cali, Colombia: Centro Internacional de Agricultura Tropical.
- LA CAMERA S, GOUZERH G, DHONDT S, HOFFMANN L, FRITIG B. 2004. Metabolic reprogramming in plant innate immunity: the contributions of phenylpropanoid and oxylipin pathways. *Immunol. Rev.* 198:267–84
- LAL S.S. & PILLAI K.S. 1981. Cassava pest and their control in southern India. *Tropical Pest Management* 27 (4); 480-491.
- LALOI C., APEL K., DANON A. 2004. Reactive oxygen signalling: the latest news. *Curr. Opin. Plant Biol.* 7:323–28
- LARRY L.M. & RICHARD E.S. 2002. Lectins and proteasa inhibitors as plant defenses against insects. *J. Agric. Food Chem.* 50, 6605-661.
- LEIHNER D.E. 1983. Management and evaluation of intercropping systems with cassava. Centro Internacional de Agricultura Tropical, Cali. Colombia, 700 pp.
- LEPLE J.C., BONADE B.M., AUGUSTIN S., PILATE G., DUMANOS LE T. V., DELPLANQUE A., CORNU D., JOUANIN L., 1995. Toxicity to *Chrysomela tremulae* (Coleoptera: Chrysomelidae) of transgenic poplars expressing a cystein proteinase inhibitor. *Mol. Breed.* 1, 319-328.
- LI J., DERBYSHIRE D., PROMDONKOY B. AND ELLAR D. 2001. Structural Implications For The Transformation Of The *Bacillus Thuringiensis* -Endotoxin From Water Soluble To Membrane-Inserted Forms. *Biochem. Soc. Tran.* 29(4), 571-577.
- LI H-Q; SAUTTER C; POTRYKUS I; PUONTI-KAERLAS J. 1996. Genetic transformation of cassava (*Manihot esculenta* Crantz). *Nature Biotechnology* 14 (6): 736-740.
- LI L., ZHAO Y., McCAIG B.C., WINGERD B.A., WANG J., 2004. The tomato homolog of *CORONATINE –INSENSITIVE* is required for the maternal control of seed maturation, jasmonate-signaled defense responses and glandular trichome development. *Plant cell* 16:126-143.
- LI G., XU X., XING H., ZHU H., FAN Q. 2004a. Insect resistance to *Nilaparvata lugens* and *Cnaphalocrocis medinalis* in transgenic indica rice and the inheritance of *gna+sbt1* transgenes. *Pest Management and Science.* Vol. 61 N° 4. pags: 390-396.
- MADR (Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural), 1996

- MANN C. 1997. Reseeding the green revolution. *Science* 277: 209-220.
- MARCHETTI S., DELLEDONNE M., FOGHER C., CHIABA C., CHIESA F., SAVAZZINI F., GIORDANO A. 2000. Soybean Kunitz, C-II and PI-IV inhibitor genes confer different levels of insect resistance to tobacco and potato transgenic plants. *Theor. Appl. Gen.* 101, 519-526.
- MARTIN, J. H. 1987. An identification guide to common whitefly pest species of the world (Homoptera: Aleyrodidae). *Tropical Pest Management*, 33 (4): 298-322
- MARTIN G.B., BOGDANOVA A.J., SESSA G. 2003. Understanding the functions of plant disease resistance proteins. *Annu. Rev. Plant Biol.* 54:23–61
- MARTINEZ DE ILARDUYA O, XIE Q-G, KALOSHIAN I. 2003. Aphid-induced defense responses in *Mi-1*-mediated compatible and incompatible tomato interactions. *Mol. Plant-Microbe Interact.* 16: 699–708
- MCAUSLANE, H. J., JONSON, F. A. COLVIN, D. L. & SOJACK, B. 1995. Influence of foliar pubescence on abundance and parasitism of *Bemisia argentifolii* (Homoptera: Aleyrodidae) on soybean and peanut. *Env. Entomol.* 24: 1135-1143.
- MEHELBAKER S. A. 1995. Classical and Molecular approaches to breeding fruits and nuts for disease resistance. *Hort science* 30: 466-477.
- MEJIA DE TAFU M. S. 2002. Fisiología de la yuca. Cap. 3 pags. 34-45 en: Ospina & H. Ceballos (eds.). *La Yuca en el Tercer Milenio: sistemas modernos de producción, procesamiento, utilización y comercialización*. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT). Cali.
- MERCKE P, KAPPERS IF, VERSTAPPEN FW, VORST O, DICKE M, BOUWMEESTER HJ. 2004. Combined transcript and metabolite analysis reveals genes involved in spider mite induced volatile formation in cucumber plants. *Plant Physiol.* 135: 2012–24
- MILLIGAN S.B., BODEAU J., YAGHOUBI J., KALOSHIAN I., ZABEL P., WILLIAMSON V.M. 1998. The rootKnot nematode resistance gene *Mi* from tomato is a member of leucine zipper, nucleotide binding leucine-rich repeat family of plant genes, *Plant cell* 10: 1307-1319.
- MILES PW. 1999. Aphid saliva. *Biol. Rev.* 74:41–85
- MING HIGH S, COHEN MB, SHU QY AND ALTOSAAR I. 2004. Achieving successful deployment of Bt rice. *TRENDS in Plant Science* Vol.9 No.6 286-292.

- MOHAN R., SAJEENA A., SEETHARAMAN K., REDDY M.S. 2003. Advances in genetically engineered (transgenic) plants in pest management an over view. *Crop Protection*. 22: 1071-1086.
- MORAN PJ & THOMPSON GA. 2001. Molecular responses to aphid feeding in *Arabidopsis* in relation to plant defense pathways. *Plant Physiol*. 125:1074– 85
- MORAN PJ, CHENG YF, CASSELL JL, THOMPSON GA. 2002. Gene expression profiling of *Arabidopsis thaliana* in compatible plant-aphid interactions. *Arch. Insect Biochem. Physiol*. 51:182–203
- MOUND L. A. & HALSEY S. H., 1978. Whiteflies of the world. British Museum of Natural History and Wiley, New York, NY, 340 pp.
- MUELLER MJ. 2004. Archetype signals in plants: the phytoprostanes. *Curr. Opin. Plant Biol*. 7:441–48
- MUNTHALI D.C. 1992. Effect of cassava variety on the biology of Bemisia afer (Priesner & Hosny) (Hemiptera: Aleyrodidae). *Insect Science and its Application* 13(3), 459-465.
- MUSSER RO, HUM-MUSSER SM, EICHENSEER H, PEIFFER M, ERVIN G. 2002. Herbivory: Caterpillar saliva beats plant defences—a new weapon emerges in the evolutionary arms race between plants and herbivores. *Nature* 416:599– 600
- NAGADHARA D., RAMESH S., PASALU I.C., RAO Y.K., KRISHNAIAH N.V., SARMA N.P., BOWN D.P., GATEHOUSE J.A., REDDY V.D., RAO K.V. 2003. Transgenic indica rice resistant to sap-sucking insects. *Plant Biotechnology Journal*. 1: 231-240.
- NAGADHARA D., RAMESH S., PASALU I.C., KONDALA RAO Y., SARMA N. P., REDDY V. D., RAO K. V. 2004. Transgenic rice plantas expresing the snowdrop lectin (*gna*) exhibit high level resistance to the whitedacked planthopper (*Sogatella furcifera*). *Theor. And Appl. Gen.* Vol. 109 N°. 7 Pags: 1399-1405.
- NEUENSCHWANDER P. 1994. Spiralling whitefly *Aleurodicus dispersus*, a recent invader and new cassava pest. *African Crop Science Cassava Journal* 2(4), 419-421.
- NI X, QUISENBERRY SS, HENG-MOSS T, MARKWELL J, SARATH G. 2001. Oxidative responses of resistant and susceptible cereal leaves to symptomatic and nonsymptomatic cereal aphid (Hemiptera: Aphididae) feeding. *J. Econ. Entomol*. 94:743–51
- ODELL J.J., CAIMI P.G., SAUER B., RUSELL S.H. 1990. Site-directed recombination in the genome of transgenic tobacco. *Molecular & General Genetics* 223: 369-378.
- OLSEN, K. M. & B. A. SCHAAL. 1999. Evidence on the origin of cassava: phylogeography of *Manihot esculenta*. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 96: 5586-5591.

OLSEN K.M. & SCHAAL B. A.; 2001. Microsatellite variation in Cassava (*Manihot esculenta*, Euphorbiaceae) and its wild relatives: further evidence for a southern Amazonian origin of domestication. *American Journal of Botany* 88 (1): 131-142. 2001.

ORTEGA G.A. 2000. Determinación de la efectividad de *Encarsia hispida* De santis (Himenoptera: Aphelinidae) como parasitoide de “mosca blanca” de la yuca, *Aleurotrachelus socialis* Bondar (Homoptera: Aleurodidae) bajo condiciones de invernadero. Tesis. Universidad Nacional, Sede Palmira, Colombia. 89 p.

PALUMBO J., HOROWITZ A., PRABHAKER N. 2001. Insecticidal control and resistance management for bemicia tabaci. *Crop. Prot.* 20 (9): 739-765.

PARDO-LÓPEZ L. GOMEZ I., MUÑOZ-GARAY C., JIMENEZ-JUAREZ N. SOBERON M. AND BRAVO A. 2006. Structural And Functional Analysis Of The Pre-Pore And Membrane-Inserted pore of Cry1Ab toxin. *J. Inverteb. Pathol.* 92, 172-177.

PARKER M. & FEIL S. 2005. Pore-Forming Protein Toxins: From Structure To Function. *Progr. Biophys. Mol. Biol.* 88, 91–142.

PERLAK F.J., DEATON R.W., ARMSTRONG T.A., FUCHS R.L., SIMS S.R., GREENPLATE J.T., FISCHOFF D.A. 1990. Insect resistnat cotton plants. *Bio/Technology* 8, 939-943.

PERRY, A. B. 1941. Chromosome number and Phylogenetic relationship in the euphorbiacea, *American Journal of Botany* 30: 527-543.

POWELL, K.S. 2001. Antimetabolic effects of plant lectins towards nymphal stages of the planthoppers Tarophagous proserpina and Nilaparvata lugens. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 99, 71–77.

POWELL, K.S., GATEHOUSE, A.M.R., HILDER, V.A., GATEHOUSE, J.A. 1993. Antimetabolic effects of plant-lectins and plant and fungal enzymes on the nymphal stages of 2 important rice pests, Nilaparvata lugens and Nephotettix cinciteps. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 66, 119–126

POWELL, K.S., GATEHOUSE, A.M.R., HILDER, V.A., GATEHOUSE, J.A. 1995. Antifeedant effects of plant-lectins and an enzyme on the adult stage of the rice brown planthopper, Nilaparvata lugens. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 75, 51–59.

POWELL KS, GATEHOUSE AMR, HILDER VA, VAN DAMME EJM, PEUMANS WJ, BOONJAWAT J, HORSHAM K, GATEHOUSE JA. 1995a. Different antimetabolic effects of related lectins towards nymphal stages of *Nilaparvata lugens*. *Entomol. Exp. Appl.* 75:61-65.

- POWELL, K.S., SPENCE, J., BHARATHI, M., GATEHOUSE, J.A., GATEHOUSE, A.M.R. 1998. Immunohistochemical and developmental studies to elucidate the mechanism of action of the snowdrop lectin on the rice brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Sta^o l). *Journal of Insect Physiology* 44, 529–539.
- PUENTES, Y. J. 2003. Ensayos preliminares para la transformación genética con orientación antisentido del gen Waxy en yuca (*Manihot esculenta* Crantz) para la obtención de un almidón 100% amilopectina. Tesis de pregrado. Palmira-Colombia. Universidad Nacional. Facultad de Ciencias Agropecuarias. 95p.
- PUENTES, G., J. J. LADINO., D. LOPEZ., E. BARRERA., M. FREGENE., P. CHAVARRIAGA. & TOHME. 2003a. Waxi cassava starch: transgenic plantlets expressing gus in a vector that contains a GBSSi gene in sense orientation. Pags. 310-312 en: CIAT (ed.). Annual Report 2003; Project SB-02. Assessing and utilizing agrobiodiversity through biotechnology. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT). Cali, Colombia.
- PUENTES, Y. J., E. BARRERA., P. CHAVARRIAGA, & M. FREGENE. 2003b. Aislamiento y clonación del gen GBSSi para la producción de almidón tipo waxy en yuca (*Manihot esculenta* Crantz). *Fitotecnia Colombiana* 3(2): 31-37.
- PUTERKA G.J., BOCCHETTI C., DANG P., BELL R.L., SCORZA R. 2002. Pear Transformed with a Lytic Peptide Gene for Disease Control Affects Nontarget Organism, Pear Psylla (Homoptera: Psyllidae). *J. Econ. Entomol.* 95(4): 797-802
- QAIM M. & ZILBERMAN D. 2003. Yield effects of genetically modified crops in developing countries. *Science* 299, 900-902.
- QUIN M., BAYLEY C., STOCKTON T., OW D.W., 1994. Recombinase-mediated site-specific recombination between plant chromosomes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 91: 1706-1710.
- RAHBE', Y., SAUVION, N., FEBVAY, G., PEUMANS, W.J., GATEHOUSE, A.M.R. 1995. Toxicity of lectins and processing of ingested proteins in the pea aphid *Acyrtosiphon pisum*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 76, 143–155.
- RALCLIFFE R.I. & HATCHELL J.I. 1997. Biology and genetics of the Hessian fly and resistance in wheat. In *New developments in Entomology*. EdK Bonardi. pp. 47-56. Trivandrum. India: Res. Signpost.
- RAO K.V., RATHORE K.S., HODGES T.K., FU X.D., STOGER E., SUDHAKAR D., WILLIAMS S., CHRISTOU P., BOWN D.P., POWELL K.S., SPENCE J., BHARATHI M., GATEHOUSE J.A. 1998. Expression of snowdrop lectin (GNA) in the phloem of transgenic rice plants confers resistance to rice brown plant hopper. *Plant J.* 14, 469-477.

REAMAKERS CJJM; SOFIARI E; TAYLOR NJ; HENSHAW GG; JACOBSEN E; VISSER RGF. 1996. Production of transgenic cassava (*Manihot esculenta* Crantz) plants by particle bombardment using luciferase activity as selection marker. *Molecular Breeding* 2:339-349.

REAMAKERS CJJM., SCHREUDER, M.M., PEREIRA, I., SUURS, L., VINCKEN, J.P., JACOBSEN, E. AND VISSER, R.G.F. 2003. Production of amylose-free cassava plants by genetic modification. In: C.M. Fauquet and N.J. Taylor (Eds.) *Cassava: An Ancient Crop for Modern Times* (Compact disc 2), Proceedings of the 5th International Meeting of the cassava Biotechnology Network (4-9 November 2001, st Louis, MO).

RAEMAKERS, K, SCHREUDER, M, SUUR, L, FURRER-VERHORST. H, VINCKEN JP, DE VETTEN, N, JACOBSEN E, Y VISSER, RGF. 2005. Improved cassava starch by antisense inhibition of granule-bound starch synthase I. *Molecular Breeding* 16: 163–172.

REYMOND P, WEBER H, DAMOND M, FARMER EE. 2000. Differential gene expression in response to mechanical wounding and insect feeding in *Arabidopsis*. *Plant Cell* 12:707–20

REYMOND P, BODENHAUSEN N, VAN POECKE RM, KRISHNAMURTHY V, DICKE M, FARMER EE. 2004. A conserved transcript pattern in response to a specialist and a generalist herbivore. *Plant Cell* 16:3132–47

RODRIGUEZ-SAONA C, CRAFTS-BRANDNER SJ, CANAS LA. 2003. Volatile emissions triggered by multiple herbivore damage: Beet armyworm and whitefly feeding on cotton plants. *J. Chem. Ecol.* 29:2539–50

RODRIGUEZ-SAONA C, CRAFTS-BRANDNER SJ, WILLIAMS L III, P'ARE PW. 2002. *Lygus hesperus* feeding and salivary gland extracts induce volatile emissions in plants. *J. Chem. Ecol.* 28:1733–47

ROGERS, D. J. 1965. Some botanical and ethnological considerations of *Manihot esculenta* *Economic Botany* 19: 369-377.

ROGERS, D. J. & S. G. APPAN. 1973. *Manihot* and *Manihotoides* (Euphorbiaceae): a computer assisted study. Hafner. New York, USA. 258p

ROSSI M., GOGGIN F.L., MILLIGAN S.B., KALOSHIAN I., ULLMAN D.E., WILLIAMSON V.M. 1998. The nematode resistance gene *Mi* of tomato confers resistance against the potato aphid. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 95:9750–54

SAHA P., MAJUMDER P., DUTTA I., RAY T., ROY S. C., DAS S. 2006. Transgenic rice expressing *Allium sativum* leaf lectin with enhanced resistance against sap-sucking insect pests. *Planta*. 233: 1329-1343.

SALDARRIAGA, A. V. & POSADA, F. J. 1993. Moscas blancas en Colombia: reconocimiento, clasificación y comportamiento: Memorias XX Congreso de Socolen. Cali. Colombia. 259-287 p.

SARRIA, R, TORRES, E, BALCAZAR, N, DESTAFANO-BELTRAN, L, ROCA, WM. 1993. Towards the development of *Agrobacterium tumefaciens* a particle bombardment-mediated cassava transformation. Págs. 216-221 en: W. M. Roca & A. M. Thro (eds.). Proceedings of the First International Scientific Meeting of the cassava Biotechnology Network. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT). Cali, Colombia.

SARRIA, R., E. TORRES., N. BALCAZAR., L. DESTEFANO. & W. M. ROCA. 1995. Progress in *agrobacterium*-mediated transformatio of cassava (*Manihot esculenta* Crantz). Pags. 241-244 en: CIAT (ed.). Proceedings of the Second Internacional Scientific Meeting of the Cassava Biotechnology Network. Bogor, Infonesia. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT). Cali, Colombia.

SARRIA, R., E. TORRES., F. ANGEL., P. CHAVARRIAGA. & W. M. ROCA. 2000. Transgenic Plants of cassava (*Manihot esculenta*) with resistance to Basta obtained by *Agrobacterium*-mediated transformation. Plant Cell Reports 19: 339-344.

SAUVION, N., RAHBE´ , Y., PEUMANS, W.J., VANDAMME, E.J.M., GATEHOUSE, J.A., GATEHOUSE, A.M.R.. 1996. Effects of GNA and other mannose binding lectins on development and fecundity of the peach-potato aphid *Myzus persicae*. Entomologia Experimentalis et Applicata 79, 285-293.

SCHNEPF H. E. & WHITELEY H. R. 1981. Cloning and expression of *Bacillus thuringiensis* crystal protein gene in *Escherichia coli*. *Proc. Natl. Acad. Sci., USA* 78: 2893-2897.

SCHNEPF E., CRICKMORE N., VAN RIE J., LERECLUS D., BAUM J., FEITELSON J., ZEIGLER D., AND DEAN D. 1998. *Bacillus Thuringiensis* And Its Pesticidal Crystal Proteins. *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* 62(3), 775-806.

SCHROEDER H.E., GOLLASCH S., MOORE A., TABE L.M., CRAIG S., HARDIE D.C., CHRISPEELS M.J., SPENCER D., HIGGINS T.J.V. 1995. Bean alpha-amylase inhibitor confers resistance to the pea weevil (*Bruchus pisorun*) in transgenic peas (*Pisum sativum* L.). Plant Physiol. 107, 1233-1239.

SCHOPKE C; TAYLOR NJ; CARCOMO R; KONAN NK; MARMEY P; HENSHAW GG. 1996. Development of friable embryogenic callus and embryogenic suspensión culture systems in cassava (*Manihot esculenta* Crantz). Nature Biotechnology 14:726-730.

SCHROTT M. 1995. Selectable marker and reporter genes. En: Potrykus I; Spanger G (eds.) Gene transfer to plants. Springer-Verlag, Berlin. P. 325-336.

SECRETARIA DE AGRICULTURA. 2004. Cauca, Colombia.

SEHNKE P.C. & FERL R.J. 1999. Processing of preproricin in transgenic tobacco. *Protein Exp. Purif.* 15, 188-195.

SHADE R.E., SCHROEDER H.E., PUETO J.J., TABE L.M., MURDOCK L.L., HIGGINS T.J.V., CHRISPEDS M.J. 1994. Transgenic pea seeds, expressing the α -amylase inhibitor of the common bean are resistant to bruchid beetles. *Bio/Technology* 12, 793-797.

SHARMA H. C., SHARMA K. K., SEETHARAMA N. AND ORTIZ R. 2000. Prospects for transgenic resistance to insects. *Elec. J. Biotechnol.* www.ejbiotechnology.info/content/vol5/issue2/full/htm.pp25.

SHARMA H. C. CROUCH J. H. SHARMA K. K. SEETHARAMA N, HASH C. T. 2002. Applications of biotechnology for crop improvement: prospects and constraints. *Plant Sci.* 163: 381-395.

SHENG, C.F. et al. 2003. The current status on large scale occurrence of rice stem borers, their loss estimation and control and protection strategies in China. *Plant Prot.* 29, 37-39

SHELTON, A.M., J.Z. ZHAO & R.T. ROUSH. 2002. Economic, ecological, food safety, and social consequences of the deployment of Bt transgenic plants. *Annual Review of Entomology.* 47: 845-881.

SIRITUNGA, D., & SAYRE, R.T. 2003. Generation of cyanogenic-free transgenic cassava. *Planta*, 217, 367-373.

SIRITUNGA D.; ARIAS-GARZON D.; WHITE W.; SAYRE R.T. 2004. Over-expression of hydroxynitrile lyase in transgenic cassava roots accelerates cyanogenesis and food detoxification. *Plant Biotechnology Journal*, 2, 37-44.

STOGER, E., WILLIAMS, S., CHRISTOU, P., DOWN, R.E., GATEHOUSE, J.A. 1999. Expression of the insecticidal lectin from snowdrop (*Galanthus nivalis* agglutinin; GNA) in transgenic wheat plants: effects on predation by the grain aphid *Sitobion avenae*. *Molecular Breeding* 5, 65-73.

SUN, X., WU, A., TANG, K. 2002. Transgenic rice lines with enhanced resistance to the small brown planthopper. *Crop Protection* 21, 511-514.

TAMELING W.I., ELZINGA S.D., DARMIN P.S., VOSSEN J.H., TAKKEN F.L. 2002. The tomato *R* gene products I-2 and Mi-1 are functional ATP binding proteins with ATPase activity. *Plant Cell* 14:2929-39 155.

TANG K., HU Q., SUN X., WAN B., QI H., LU X. 2001. Development of transgenic rice pure lines with enhanced resistance to rice brown planthopper. *In Vitro Cellular & Developmental Biology - Plant [In Vitro Cell. Dev. Biol. Plant]*. Vol. 37, no. 3, pp. 334-340.

- TAYLOR, N., P. CHAVARRIAGA., K. REAMARKES., D. SIRITUNGA. & P. ZHANG. 2004. Development and application of transgenic technologies in cassava. *Plant Molecular Biology* 56: 671-688.
- TRESH J.M., FARGETTE D., OTIM-NAPE G.W. 1994. Effects on African Cassava mosaic geminivirus on the yields of cassava. *Tropical Science*. 34:26-42.
- TRUJILLO JM., 1995. Estadística de producción del almidón, Santander de Quilichao, Colombia, COPRACAUCA. 28 p.
- UMANAH, E. & HARTMANN, C. 1973. Chromosome numbers and karyotypes of some *Manihot* species. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 98(3): 272-274.
- UMATA (Unidad Municipal de Asistencia Técnica Agropecuaria). 1996. Cauca, Colombia.
- UZOMA, E.I., ARIAS-GARZON, D.I., & SAYRE, R.T. 2003. Genetic modification of cassava for enhanced starch production. In *Harnessing crop technologies to alleviate hunger in Africa: Proceedings 6th biennial conference of the African Crop Science Society* (p. 65). Nairobi, Kenya.
- VANCANNEYT G, SANZ C, FARMAKI T, PANEQUE M, ORTEGO F. 2001. Hydroperoxide lyase depletion in transgenic potato plants leads to an increase in aphid performance. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 98:8139-44
- VAN DAMME EJM, DECLERQ N, CLAESSENS F, HENSCOOTE K, PEETERS B, PEUMANS WJ. 1991. Molecular cloning and characterisation of multiple isoforms of the snowdrop (*Galanthus nivalis* L.) lectin. *Planta* 186:35-43.
- VAN DAMME, E.J.M., SMEETS, K., PEUMANS, W.J., 1995. The mannosebinding monocot lectins and their genes. In: Pusztai, A., Bardocz, S. (Eds.), *Lectins: Biomedical Perspectives*. Taylor & Francis Ltd., London, pp. 59-80.
- VAN DER BIEZEN E.A. & JONES J.D. 1998. The NB-ARCdomain: a novel signalling motif shared by plant resistance gene products and regulators of cell death in animals. *Curr. Biol.* 8:R226-27 g.
- VAN DER WESTHUIZEN A, QIAN X, BOTHA A. 1998. 1-1,3-glucanases in wheat and resistance to the Russian wheat aphid. *Physiol. Plant.* 103:125-31
- VAN HELDEN M, TJALLINGII WF, DIELEMAN FL. 1993. The resistance of lettuce (*Lactuca sativa* L.) to *Nasonovia ribisnigri*: bionomics of *N. ribisnigri* on near isogenic lettuce lines. *Entomol. Exp. Appl.* 66:53-58
- VARGAS, O & A. C. BELLOTTI, 1981. Perdidas en rendimiento causadas por moscas blancas en el cultivo de la yuca. *Revista Colombiana de Entomología*. 7, 13-20.

- VARGAS H. L., BOLIVAR L. R., ARIAS B. V., BELLOTTI A. C. 2002. Nataima-31 Variedad de yuca (*Manihot esculenta* Crantz) resistente a mosca blanca (*Aleotrachelus socialis* Bondar) para el Valle Calido del Alto Magdalena. Poster del CIAT.
- VOELCKEL C, WEISSER WW, BALDWIN IT. 2004. An analysis of plant-aphid interactions by different microarray hybridization strategies. *Mol. Ecol.* 13:3187–95
- VOELCKEL C & BALDWIN IT. 2004. Herbivore-induced plant vaccination. Part II. Array-studies reveal the transience of herbivore-specific transcriptional imprints and a distinct imprint from stress combinations. *Plant J.* 38:650–63
- WALLING L.L. 2000. The myriad plant responses to herbivores. *J. Plant Growth Regul.* 19:195–216
- WANG M.B., UPADHAYA N.M., BRETTELL R.IS., WATERHOUSE P.M. 1997. Intron-mediated improvement of selectable marker gene for plant transformation using *Agrobacterium tumefaciens*. *Journal of Genetics & Breeding* 51. 325-334.
- WANG E., WANG R., DE PARASIS J., LOUGHRIN J.H., GAN S., AND WAGNER G.J. 2001. Tricomas vegetales y resistencia a insectos: Obtención de resistencia a áfidos basado en el aumento de productos naturales mediante la supresión del gen de la P450 hidroxilasa. *Nature biotechnology*, 19: 371-374
- WANG E.M., HALL J.T., WAGNER G.J. 2004. Transgenic *Nicotiana tabacum* L. with enhanced trichome exudate cembratrieneols has reduced aphid infestation in the field. *Mol. Breed.* 13:49–57
- WANG Z., ZHANG K., SUN X., TANG K., ZHANG J. 2005. Enhancement of resistance to aphids by introducing the snowdrop lectin gene *gna* into maize plants. *J. Biosci.* 30: 627-638.
- WATSON J. D., HOPKINS N. H., ROBERTS J- W., STEITZ J. A., AND WEITNER A. M. 1987. *Molecular Biology of the Gene*. Benjamín/Cummings Publishing Co., Menlo Park, CA. 1163 pp.
- WEBER H, CHETELAT A, REYMOND P, FARMER EE. 2004. Selective and powerful stress gene expression in *Arabidopsis* in response to malondialdehyde. *Plant J.* 37:877–88
- WHITE, W.L.B., ARIAS-GARZO´ N, D.I., MAHON, J.M. AND SAYRE, R.T. 1998. Cyanogenesis in cassava: the role of hydroxynitrile lyase in root cyanide production. *Plant Physiol.* 116: 1229–1225.
- WU, A., SUN, X., PANG, Y., TANG, K. 2002. Homozygous transgenic rice lines expressing GNA with enhanced resistance to the rice sap-sucking pest *Laodelphax striatellus*. *Plant Breeding* 121, 93–95

- XU D., XUE Q., MCELROY D., MAWAL Y., HILDER V.A. WU R. 1996. Constitutive expression of a cowpea trypsin inhibitor gene, *CpTi*, in transgenic rice plants confers resistance to two major rice pests. *Mol. Breed.* 2, 167-172.
- YENCHO GC, COHEN MB, BYRNE PF. 2000. Applications of tagging and mapping insect resistance loci in plants. *Annu. Rev. Entomol.* 45:393–422
- YUAN, Z.Q., ZHAO, C.Y., ZHOU, Y., TIAN, Y.C., 2001. Aphid-resistant transgenic tobacco plants expressing modified GNA gene. *Acta Botanica Sinica* 43, 592–597
- ZHANG P. & PUONTI-KAERLAS J. 2000. PIG-mediated cassava transformation using positive and negative selection. *Plant Cell Reports* 19:1041-1048.
- ZHANG P., LEGRIS G., COULIN P., PUONTI-KAERLAS J. 2000a. Production of stably transformed cassava plants via particle bombardment. *Cell Biology and Morphogenesis*. *Plant Cell Reports* 19:939-945.
- ZHANG, P., I. POTRYKUS. & J. PUONTI-KAERLAS. 2000b. Efficient production of transgenic cassava using negative and positive selection. *Plant Cell Reports* 9: 405-415.
- ZHANG P., JAYNES, J.M.; POTRYKUS, I.; GRUISSEM, W.; PUONTI-KAERLAS, J. 2003. Transfer and expression of an artificial storage protein (ASP1) gene in cassava: Towards improving nutritive value of storage roots. In: *Plant biotechnology 2002 and beyond: Proceedings of the 10th IAPTC&B Congress, Orlando, Florida, USA, 23-28 June, 2002.* p. 425-420
- ZHANG F, ZHU L, HE GC. 2004. Differential gene expression in response to brown planthopper feeding in rice. *J. Plant Physiol.* 161:53–62
- ZHANG X. CANDAS M. GRIKO N, ROSE-YOUNG L. AND BULLA L. 2005. Cytotoxicity Of *Bacillus Thuringiensis* Cry1ab Toxin Depends On Specific Binding Of The Toxin To The Cadherin Receptor Bt-R₁ Expressed In Insect Cells. *Cell Death Differ.* 12, 1407-1416
- ZHANG X. CANDAS M. GRIKO N, TAUSSING L. AND BULLA L. A. 2006. Mechanism Of Cell Death Involving An Adenyl Cyclase/Pka Signaling Pathway Is Induced By The Cry1ab Toxin Of *Bacillus Thuringiensis*. *Proc. Nalt. Acad. Sci.* 103(26), 9897-9902.
- ZHU Y.C., KRAMER K.J., OPPERT B., DOWDY A.K. 2000. CDNAs of aminopeptidase-like protein genes from *Plodia interpunctella* strains with different susceptibilities to *Bacillus thuringiensis* toxins. *Insect Biochem. Mol. Biol.* 30, 215-224.
- ZHU-SALZMAN K, SALZMAN RA, AHN JE, KOIWA H. 2004. Transcriptional regulation of sorghum defense determinants against a phloem-feeding aphid. *Plant Physiol.* 134:420–31