



Genes de interesse ligados à resistência biótica na cultura do tomateiro: uma revisão

Victor Gurgel PESSOA¹, Yorhan Hansley da Silva de MEDEIROS², Jose Luiz Sandes de CARVALHO FILHO³, Tomás Guilherme Pereira da SILVA⁴, Gabriel Siqueira Tavares FERNANDES⁵

¹ Doutorando em Agronomia (Melhoramento Genético de Plantas), Universidade Federal Rural de Pernambuco – UFRPE

victor.pessoa@outlook.com

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-4845-9948>

² Mestrando em Agronomia (Melhoramento Genético de Plantas), Universidade Federal Rural de Pernambuco – UFRPE

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-4984-295X>

³ Professor do curso de Agronomia, Universidade Federal Rural de Pernambuco – UFRPE

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-8473-4332>

⁴ Pós-doutorando em Zootecnia, Universidade Federal Rural de Pernambuco – UFRPE

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-6115-5474>

⁵ Doutorando em Agronomia (Agrometeorologia e Climatologia), Universidade Federal Rural da Amazônia – UFRA

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-0781-1696>

RESUMO - Dentre as solanáceas, a cultura do tomateiro destaca-se como uma das mais importantes no mundo. No entanto, plantas desta cultura são alvo de diferentes fitopatógenos. Assim, o manejo de doenças de plantas torna-se uma valiosa ferramenta capaz de minimizar os danos e perdas econômicas causados por esses agentes. As estratégias adotadas para o manejo de doenças nessas culturas estendem-se desde o uso de práticas culturais até a adoção de transgênicos. Contudo, a manipulação da resistência do hospedeiro é considerada mais eficaz e econômica para o controle de doenças.



Dessa forma, objetivou-se com o presente trabalho realizar um levantamento bibliográfico acerca dos genes de resistência a estresse biótico presentes na cultura do tomateiro. Para tanto, levantou-se trabalhos científicos nas seguintes bases de dados e motores de busca: Scielo, Google Acadêmico e Science Direct. Verificou-se que diversos genes de resistência já foram identificados e bem caracterizados para cultura do tomateiro. Esses genes há muito tempo vêm conferindo resistência contra notórios fitopatógenos, especialmente vírus, bactérias, fungos e nematoides, que são considerados os principais agentes causadores de diversos prejuízos a cultura. Os nematoides e fungos configuram organismos nos quais mais foram descobertos genes de resistência. Apesar da descoberta de tais genes, mais pesquisas são necessárias para encontrar genes de resistência duráveis e robustos, afim de diminuir a quantidade de substâncias químicas usadas na cultura, contribuindo-se assim com uma agricultura mais sustentável.

Palavras-chave: Solanaceae; fitopatógenos; resistência do hospedeiro.

ABSTRACT - Among the Solanaceae, the tomato crop stands out as one of the most important in the world. However, plants of this culture are target of different phytopathogens. Thus, the management of plant diseases becomes a valuable tool capable of minimizing the damage and economic losses caused by these agents. The strategies adopted for the management of diseases in these cultures range from the use of cultural practices to the adoption of transgenics. However, manipulation of host resistance is considered more effective and economical for disease control. Thus, the objective of the present work



was to carry out a bibliographic survey about the genes of resistance to biotic stress present in the tomato crop. For that, scientific works were collected in the following databases and search engines: Scielo, Google Scholar and Science Direct. It was found that several resistance genes have already been identified and well characterized for tomato crops. These genes have long been conferring resistance against notorious phytopathogens, especially viruses, bacteria, fungi and nematodes, which are considered the main agents causing various damages to the crop. Nematodes and fungi configure organisms in which most resistance genes have been discovered. Despite the discovery of such genes, more research is needed to find durable and robust resistance genes in order to decrease the amount of chemicals used in the crop, thus contributing to a more sustainable agriculture.

Keywords: Solanaceae; phyto-patogens; host resistance.

INTRODUÇÃO

As solanáceas é uma das maiores famílias de plantas dentre as angiospermas que apresentam grande destaque em todo o território mundial, uma vez que auxiliam na obtenção de dietas equilibradas, contribuindo assim com a segurança alimentar (RALTE et al., 2021). No entanto, diversas espécies que formam este grupo de plantas são acometidas por diferentes grupos de patógenos como vírus, bactérias, fungos, nematóides e oomicetos (RASUL et al., 2019). A ação destes fitopatógenos exigem atenção urgente dos horticultores, como manejo agrônômico adequado (SINGH et al., 2022).



O tomate (*Solanum lycopersicum*) destaque-se no grupo das solanáceas como uma das hortaliças mais importantes cultivadas em todo o mundo (MENG et al., 2022). De acordo com os últimos dados da FAO, a produção global de tomate mostra uma tendência crescente nos últimos sessenta anos, com aproximadamente 180,8 milhões de toneladas de frutos sendo produzidos em 5,03 milhões de hectares a cada ano (FAOSTAT, 2021).

Os tomates podem ser consumidos como vegetal fresco, ingeridos crus ou cozidos, assim como na forma de produtos processados pela indústria. Além disso, são considerados parte de uma dieta saudável, pois representam uma importante fonte de carotenoides e outros nutrientes que promovem saúde para o consumidor (MENG et al., 2022).

Entretanto, pesquisas comprovaram que a espécie *S. lycopersicum* é significativamente impactado por uma ampla gama de patógenos (KROSCHEL et al., 2019; WAI et al., 2020). Portanto, entender a base das interações e o desenvolvimento de cultivares resistentes são importantes objetivos adotados por diversas pesquisas visando uma produção agrícola sustentável (YAMAGUCHI et al., 2018).

Os chamados genes de resistência (R) desempenham um papel fundamental nas respostas imunes das plantas. Os genes R são geralmente genes dominantes (mas às vezes recessivos) que fornecem resistência total ou parcial a um ou mais patógenos, assim como na maioria das populações de plantas, são polimórficos, sendo este último aspecto um dos fatores que levou à sua caracterização inicial e uso em programas de melhoramento de plantas (KOURELIS e VAN DER HOORN, 2018).

Portanto, o conhecimento acerca do isolamento de genes R do tomate e a sua transferência através de abordagens de melhoramento



podem trazer muitos benefícios em termos de ecologia, economia e saúde para uma agricultura sustentável em crescimento. Diante do exposto, objetivou-se com o presente trabalho realizar um levantamento bibliográfico acerca dos genes de resistência a estresse biótico presentes na cultura do tomateiro.

MATERIAIS E MÉTODOS

Trata-se de um estudo de revisão de literatura integrativa com abordagem qualitativa, sendo o levantamento realizado a partir das seguintes bases de dados e motores de busca: Scielo, Google Acadêmico e Science Direct. De modo geral, foram utilizados como descritores os termos ‘gene R’, ‘gene de resistência’, ‘tomate’, ‘tomateiro’, ‘solanáceas’, ‘solanaceae’ e ‘fitopatógenos’, em português e inglês. Com o intuito de sistematizar informações sobre o tema a ser investigado, ao final foram selecionados artigos científicos dos últimos 40 anos.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Interações planta-nematoides com ênfase em genes de resistência na cultura do tomateiro

A gama de patógenos de plantas é amplamente diversificada, incluindo agentes de doenças como vírus, bactérias, fungos, oomicetos e nematóides, com a maioria das culturas sendo afetadas por múltiplas ameaças, muitas vezes simultaneamente (FISHER et al., 2012; SALLAM et al., 2019). Os nematoides, representados por mais de 4300 espécies, são um dos principais parasitas por ocasionarem perdas na colheita em todo o mundo e 197 gêneros e infectam uma enorme



variedade de plantas economicamente importantes (ALI et al., 2015; ALI et al., 2017).

Em pesquisa conduzida por Vos et al (1998), observou-se que variedades selvagens de tomate (*Lycopersicon peruvianum*) apresentam alto nível de resistência a diferentes grupos de nematoides. Esta resistência é eficaz contra *Meloidogyne incognita*, *M. arenaria* e *M. javanica* e o gene que a codifica foi designado Mi-1 (Tabela 1). Mi-1 é atualmente a única fonte de resistência comercialmente disponível (EL-SAPPAH et al., 2022).

Estudos apontam que o tomateiro selvagem possui um sistema genético com capacidade de gerar variação no *locus* de resistência do nematoide, levando à geração de novas especificações de resistência (VEREMIS e ROBERTS, 1996). A resistência fornecida pelo gene Mi é induzida em um estágio inicial em plantas de tomate, tanto no início da germinação quanto duas semanas após. Este gene conferiu resistência nas folhas e raízes de plantas de tomate (ILARDUYA et al., 2001).

Outros genes de resistência (Mi-2, Mi-3, Mi-4, Mi-5, Mi-6, Mi-7, Mi-8, Mi-9 e Mi-HT) também foram identificados. Dos dez genes para resistência a nematoides das galhas identificados em tomates, sete (Mi-2, Mi-3, Mi-4, Mi-5, Mi-6, Mi-9 e MI-HT) (Tabela 1) mostraram resistência estável ao calor (WU et al., 2009).

Tabela 1. Genes de resistência a nematoides encontrados em plantas de tomate

| Gene | Patógeno | Referência |
|---------|----------|------------|
| Clonado | | |



| | | |
|---------------|---|---|
| <i>Mi-1</i> | Nematoides das galhas: <i>Meloidogyne incognita</i> , <i>M. javanica</i> e <i>M. arenaria</i> | Vos et al. (1998) |
| <i>Hero A</i> | Nematóide de cisto da batata: Patótipos de <i>Globodera rostochiensis Ro1, Ro3 e Ro5</i> ; Patótipos de <i>Globodera pallida Pa2 e Pa3</i> , e <i>Luffnes</i> | Bleve-Zacheo et al. (1998), Ernst et al. (2002) |

Mapeado

| | | |
|--------------|---|---------------------------|
| <i>Mi-3</i> | Nematoides das galhas: <i>Meloidogyne incognita</i> , <i>M. javanica</i> , <i>M. arenaria</i> | Yaghoobi et al. (2005) |
| <i>Mi-4</i> | Nematoides das galhas: <i>M. incognita</i> e <i>M. javanica</i> | Veremis e Roberts, (1996) |
| <i>Mi-5</i> | Nematoides das galhas: <i>M. incognita</i> | Veremis e Roberts (1996) |
| <i>Mi-9</i> | Nematoides das galhas: <i>Meloidogyne incognita</i> | Ammiraju et al. (2003) |
| <i>Mi-HT</i> | Nematoides das galhas: <i>M. incognita</i> | Wang et al (2013) |

Não mapeado

| | | |
|-------------|--|--|
| <i>Mi-2</i> | Nematoides das galhas: <i>M. incognita</i> , <i>M. arenaria</i> , <i>M. javanica</i> e <i>M. hapla</i> | Cap et al (2003) Ammati et al. (1986) |
| <i>Mi-6</i> | Nematoides das galhas: <i>M. incognita</i> | Veremis e Roberts (1996) |
| <i>Mi-7</i> | Nematoides das galhas: <i>M. incognita</i> | Veremis e Roberts (1996) |



Mi-8 Nematoides das galhas: *M. Veremis* e Roberts
incognita (1996)

O gene Mi-2 é um gene dominante único expresso a 30°C. Este gene apresenta resistência termoestável a *M. incognita* em alguns acessos de tomate como PI270435-2R2 e não foi mapeado (CAP et al., 1993). Acessos de *L. peruvianum* (PI270435 e PI126443) apresentaram resistência a *M. incognita*, *M. arenaria*, *M. javanica* e *M. hapla*. Estes acessos apresentaram resistência a temperatura de até 32°C (AMMATI et al., 1986).

Também proveniente da espécie *L. peruvianum*, o gene nomeado de Mi-3 apresenta eficiência em temperaturas nas quais Mi-1 não é eficaz (acima de 30°C) (VEREMIS e ROBERTS, 1996). Mi-3 é mapeado para a região telomérica do braço curto do cromossomo 12 em tomates (HUANG et al., 2004). Os ensaios conduzidos por Yaghoobi et al (2005) sugeriram que a resistência a nematoides é mais eficaz em plantas que são homozigotas para Mi-3 do que em heterozigotos, apesar de que nos testes realizados, tanto homozigotos quanto heterozigotos, apresentem forte resistência.

O gene Mi-4 é proposto para conferir resistência a altas temperaturas contra nematoides das galhas. Veremis e Roberts (1996) reportaram que o clone LA1708-I era resistente a Mi - virulento *M. incognita* a altas temperaturas, mas era susceptível a isolados Mi - virulentos de *M. incognita*, sendo assim considerado de resistência estável sob altas temperaturas. Além disso, os autores observaram que existem poucos estudos sobre esse gene e seu mapeamento.

Assim como o Mi-3, o gene Mi-5 está localizado na região telomérica do cromossomo 12 e está ligado e expresso como um gene dominante (BARBARY et al., 2015). Mi-5 e Mi-3 são encontrados no clone 1MH PI126443 e são caracterizados como genes de resistência



termoestáveis, provavelmente operam como um único *locus* na maioria das condições envolvendo ligações fracas (Veremis e Roberts, 1996).

Mi-6 é um gene dominante que confere resistência contra nematoides de galhas sob altas temperaturas. Foi encontrado no clone 3MH de *L. Peruvianum* (acesso PI270435). Por outro lado, o gene Mi-7 no clone PI270435-3MH confere resistência contra nematoides de galhas em temperaturas moderadas (25°C). Tanto o Mi-7 quanto o Mi-6 estão fracamente ligados e são expressos como genes dominantes únicos (Veremis e Roberts, 1996).

O gene Mi-8 é considerado dominante, sendo encontrado no acesso de *S. peruvianum* (PI270435-2R2) e confere resistência moderada a temperatura de 25°C (Veremis e Roberts, 1996). A resistência mediada por Mi-8 ao Mi - virulento *M. incognita* é acompanhada por uma resposta de hipersensibilidade. No entanto, alguns estudos indicam que o Mi-8A resistência mediada pode ser semelhante à resistência mediada por Mi, onde a morte celular foi notada perto da cabeça do J2 de alimentação. Estudos apontam que a morte celular pode ser a causa da resistência mediada por Mi (HWANG et al., 2000).

Mi-9 apresenta resistência a todos os três tipos comuns de nematoides (*M. arenaria*, *M. incognita* e *M. javanica*) em climas quentes. Este gene possui o mesmo efeito de expressão que Mi-1 faz em termos de especificidade de *Meloidogyne*, mas a única diferença no efeito fenotípico é a resistência estável em altas temperaturas. Experimentos de silenciamento de RNA confirmaram que Mi-9 é considerado um homólogo de Mi-1. Mi-9 é mapeado no braço curto do cromossomo 6 entre dois marcadores (C32.1 e C8B) (AMMATI et al., 1986). Seis marcadores foram usados para mapear o Mi-9, dois deles são baseados em RFLP (C32.1 e C264.2) e quatro são baseados



em PCR (CT119, REX-1, APS-1 e C&B) (AMMIRAJU et al., 2003; JABLONSKA et al., 2007).

O gene *Hero* do tomateiro é um gene de resistência de amplo espectro que confere um alto nível de resistência a todos os patótipos do nematoide de cisto *Globodera rostochiensis* (95%) (GANAL et al., 1995) e resistência parcial a *G. pallida Pa2* e *Pa3*, e *Luffness* (Tabela 1). O gene codifica uma proteína com um sítio de ligação de nucleotídeo (NBS) e um domínio de repetição rica em leucina (LRR) (ERNST et al., 2002).

Mi-HT (Tabela 1) é um gene dominante que confere resistência contra nematoides das galhas em altas temperaturas (32°C). Mi-HT é mapeado no braço curto do cromossomo 6, próximo às posições de Mi-1 e Mi-9. Quatro marcadores em dois grupos foram adaptados para mapear Mi-HT. Três marcadores - Mi, REX-1 e SSR-W415 - formaram um aglomerado, e a resistência co-segregando com o marcador W737 formou outro aglomerado (WANG et al., 2013).

Interações planta-fungos com ênfase em genes de resistência na cultura do tomateiro

Mais de 19.000 fungos são conhecidos por causar doenças em plantas cultivadas em todo o mundo. Estes, podem permanecer “inativos”, mas vivos em tecidos de plantas vivas e mortas até que as condições ambientais sejam propícias à sua proliferação (JAIN et al., 2019). Os fungos patogênicos são capazes de causar diferentes doenças nas plantas, como, por exemplo: antracnose, mancha foliar, ferrugem, murcha, sarna, cancro, tombamento, podridão radicular e míldio (IQBAL et al., 2018).

A doença do mofo da folha do tomateiro causada por *Cladosporium fulvum* é uma das doenças mais comuns que afetam a produção de tomate em estufa (JIANG et al., 2022). Diversos genes de



resistência provenientes de diferentes espécies de tomate já foram descobertos (Tabela 2), os quais conferem resistência específica de raça ao patógeno *C. fulvum* (JONES et al., 1994; DIXON et al., 1996; THOMAS et al., 1997). Atualmente, a maneira mais eficaz de controlar esta doença consiste em utilizar cultivares com genes *Cf* (RIVAS e THOMAS, 2005). Os genes *Cf* codificam proteínas ancoradas na membrana compostas em grande parte por leucinas extracitoplasmáticas (DIXON et al., 1998).

Tabela 2. Genes *Cf* e sua localização cromossômica

| Gene | Cromossomo | Referência |
|--------------|-------------------|----------------------------|
| <i>Cf-1</i> | 1 | Jones (1993) |
| <i>Cf-2</i> | 6 | Balint-Kurti et al. (1994) |
| <i>Cf-3</i> | 11 | Langford (1948) |
| <i>Cf-4</i> | 1 | Jones (1993) |
| <i>Cf-5</i> | 6 | Balint-Kurti et al. (1994) |
| <i>Cf-6</i> | 6 | Grushetskaya et al. (2007) |
| | 11 | Wang et al. (2007) |
| <i>Cf-7</i> | 9 | Kanwar et al. (1980) |
| <i>Cf-8</i> | 9 | Kanwar et al. (1980) |
| <i>Cf-9</i> | 1 | Jones et al., 1993, 1994 |
| <i>Cf-10</i> | 8 | Kanwar et al. (1980) |
| | 1 | Liu et al. (2019) |
| <i>Cf-12</i> | 8 | Kanwar et al. (1980) |
| | 6 | Xue et al. (2017) |
| <i>Cf-13</i> | 11 | Kanwar et al. (1980) |
| <i>Cf-14</i> | 3 | Kanwar et al. (1980) |
| <i>Cf-15</i> | 3 | Kanwar et al. (1980) |
| <i>Cf-16</i> | 11 | Kanwar et al. (1980) |



| | | |
|--------------|----|----------------------|
| | 6 | Zhang et al. (2020) |
| <i>Cf-17</i> | 11 | Kanwar et al. (1980) |
| <i>Cf-18</i> | 2 | Kanwar et al. (1980) |
| <i>Cf-19</i> | 1 | Zhao et al. (2016) |
| <i>Cf-20</i> | 2 | Kanwar et al. (1980) |
| <i>Cf-21</i> | 4 | Kanwar et al. (1980) |
| <i>Cf-22</i> | 1 | Kanwar et al. (1980) |
| <i>Cf-23</i> | 7 | Kanwar et al. (1980) |
| <i>Cf-24</i> | 5 | Kanwar et al. (1980) |

Fonte: Adaptado de Zhao et al. (2022)

Uma outra doença que limita o sistema produtivo da cultura do tomate é a murcha do tomateiro, causada pelo fungo *Fusarium oxysporum* (GORDON, 2017). Este patógeno pode infectar plantas de tomate em todas as fases de crescimento e é uma das doenças mais devastadoras do tomateiro (ZHOU et al., 2020). No entanto, na espécie selvagem *Solanum Pimpinellifolium* foi isolado um gene que confere resistência contra isolados da raça 2 do fungo patogênico do solo *F. oxysporum* f. sp. *Lycopersici*, gene este denominado de *I-2* (Tabela 3) (SIMONS et al., 1998).

Tabela 3. Genes de resistência em tomateiros contra patógenos fúngicos

| Gene | Patógeno | Referência |
|-------------|---------------------------|----------------------|
| <i>I-2</i> | <i>Fusarium oxysporum</i> | Simons et al. (1998) |



| | | |
|-----------------|--------------------------------|-------------------------------|
| <i>Asc</i> | <i>Alternaria alternata</i> | Brandwagt et al. (2000) |
| <i>Ve1</i> | <i>Verticillium dahliae</i> | Acciarri et al. (2007) |
| <i>Ve1, Ve2</i> | <i>Verticillium albo-atrum</i> | Acciarri et al. (2007) |
| <i>Lv</i> | <i>Oidium lycopersicum</i> | Chunwongse et al. (1994) |
| <i>Ol-1</i> | <i>Leveillula taurica</i> | Van der Beek et al. (1994) |
| <i>Pto</i> | <i>Cladosporium fulvum</i> | Tang et al. (1999) |

O fungo *Alternaria alternata*, que causa a requeima no tomate, é um dos agentes mais importantes do tomateiro e provoca perdas significativas, assim como reduz o valor nutricional do tomate (YANG et al., 2019; MARTINKO et al., 2022). O gene de resistência *Asc* (Tabela 3) encontrado na espécie *Solanum lycopersicum* apresenta modo de ação relacionado a micotoxinas análogas à esfinganina (SAMs) (BRANDWAGT et al., 2000).

A murcha de *Verticillium* é uma doença fúngica que acomete diversas espécies de plantas, uma vez que a ação do patógeno é, principalmente, pela colonização dos vasos do xilema das plantas (MAZZOTTA, et al., 2022). No tomate, *Ve* está envolvido na resistência específica de *Verticillium*. O locus *Ve* consiste em dois genes orientados inversamente intimamente ligados, *Ve1* e *Ve2* (Tabela 3) que codificam proteínas receptoras de superfície celular da proteína tipo receptor LRR (repetições ricas em leucina) extracelular. Destes, *Ve1* fornece resistência em tomateiro contra *Verticillium dahliae* e *Verticillium albo-atrum*, enquanto que *Ve2* apenas a *Verticillium albo-atrum* (ACCIARRI et al., 2007).

Os genes *Lv* e *Ol-1* (Tabela 3) conferem resistência ao oídio em tomate (CHUNWONGSE et al., 1994; VAN DER BEEK et al., 1994). O oídio do tomateiro é uma doença fúngica que ocorre comumente em



folhas de tomateiro, caracterizada por clorose, placa branca e necrose ocasional (JONES et al., 2001). De modo geral, esta doença causa até 50% de perdas de rendimento (frutos) em campos fortemente infectados (LIAN et al., 2022). Já o gene de resistência *Pto* (Tabela 3) confere resistência a *Cladosporium fulvum* (TANG et al., 1999). *Pto* codifica uma proteína quinase serina/treonina que é postulada para ser ativada por uma interação física com a proteína AvrPto (MARTIN et al., 1993; LOH e MARTIN, 1995).

Interações planta-vírus com ênfase em genes de resistência na cultura do tomateiro

As viroses são o tipo de patologia de controle mais complexo no tomateiro. A ausência de produtos antivirais limita o controle dessas doenças apenas com estratégias como a erradicação, proteção e resistência genética. Várias doenças causadas por vírus apresentam grande importância econômica para a cultura, como o Tospovirus, o *Tomato Mosaic Virus* e o *Tomato Yellow Leaf Curl Virus* (TYLCV) (RASSUL et al., 2019).

A doença conhecida como vira-Cabeça causada por Tospovirus é uma das doenças mais importantes da espécie e que pode gerar danos expressivos, com incidência entre 50 a 90%, principalmente nos meses de proliferação de tripses, o inseto vetor do patógeno (KIMATI et al., 1997). O gene *sw-5* (Tabela 4) é o de maior importância para o controle do Tospovírus, sendo originado da espécie *Solanum peruvianum*, e introgridido para o tomateiro (*Solanum lycopersicum*). *Sw-5* foi descoberto próximo à área telomérica do cromossomo 9. O locus *sw-5* faz parte de família de genes agrupados que inclui seis genes parálogos homólogos: *Sw-5a*, *Sw-5b*, *Sw-5c*, *Sw-5d*, *Sw-5e* e *Sw-5f* (ISLAM et al., 2022).



Tabela 4. Genes de resistência em tomateiros contra patógenos virais

| Gene | Patógeno | Referência |
|-------------|-------------------------------|--------------------------|
| <i>Sw-5</i> | Tospovírus | Islam et al. (2022) |
| <i>Ty-1</i> | Tomato yellow leaf curl virus | Butterbach et al. (2014) |
| <i>Tm-2</i> | <i>Tomato mosaic virus</i> | Hak e Spiegelman (2021) |

A ondulação de folha amarelada (TYLCV) causa perdas significativas na produtividade da cultura e é causada por diferentes begomovírus, sendo a mosca-branca (*Bemisia tabaci*) a principal transmissora do vírus (RAMOS et al., 2019). O gene *Ty-1* (Tabela 4) atua no aumento da metilação de citosina do genoma viral, dificultando seu processo de replicação (BUTTERBACH et al., 2014).

O mosaico do tomateiro, virose causada pelo *Tomato mosaic virus*, é uma doença de menor importância para a cultura, porém apresenta características de preocupação, por ser bastante infeccioso, cosmopolita e de ampla distribuição (KIMATI et al., 1997). O gene de resistência *Tm-2* (Tabela 4) atua codificando um CC-NLR que se associa à proteína de movimento do vírus na membrana plasmática para ativar uma resposta imune (CHEN et al., 2017). Esta associação confere resistência às plantas através da indução de uma resposta hiper sensível, que causa a morte programada da célula infectada ou de resistência extrema, que não causa morte celular (HALL, 1980), resultado que depende do nível específico de expressão de *Tm-2* (Tabela 4) (HAK e SPIEGELMAN, 2021).

Interações planta-bactérias com ênfase em genes de resistência na cultura do tomateiro



As bacterioses representam patologias de grande importância econômica na cultura do tomateiro, sendo o estudo de genes de resistência a bactérias fundamentais para o seu manejo, auxiliando também na diminuição do uso de antibióticos. Várias doenças causadas por bactérias apresentam relevância econômica, como o cancro bacteriano, a mancha bacteriana, a queima bacteriana, o talo oco, a necrose da medula e a murcha bacteriana (RASSUL et al., 2019).

Pseudomonas syringae pv. tomato é uma bactéria fitopatogênica que infecta o tomateiro (*Solanum lycopersicum*) e causa a doença conhecida como mancha bacteriana, esta induz lesões necróticas circundadas por halos cloróticos amarelos (SANTAMARÍA-HERNANDO et al., 2019). A resistência a este patógeno depende de dois genes de resistência no tomateiro: o Pto e Prf (Tabela 5). O primeiro pertence à oitava classe de proteínas R que codificam a proteína quinase e a última contém o sítio de ligação do nucleotídeo e a região de repetição rica em leucina (VAN DER BIEZEN e JONES, 1998). O gene de avirulência da bactéria interage com o gene Pto do tomate, que inicia a síntese da proteína quinase que, por sua vez, ativa os mecanismos de defesa da planta (MUCYN et al., 2006).

Tabela 5. Genes de resistência em tomateiros contra patógenos bacterianos

| Gene | Patógeno | Referência |
|-----------------|-------------------------------|-------------------------------|
| <i>Pto, Prf</i> | <i>Pseudomonas syringae</i> | van der Biezen e Jones (1998) |
| <i>Bwr-12</i> | <i>Ralstonia solanacearum</i> | Wang et al. (2013) |



A murcha do tomateiro, causada pelo agente etiológico *Ralstonia solanacearum*, é uma das doenças mais destrutivas e economicamente significativas (SURESH et al., 2021) que, além dos sintomas de murcha é capaz de causar a morte da planta hospedeira (CALDWELL et al., 2017). O gene Bwr-12, localizado no cromossomo 12, tem como principal função a supressão da multiplicação interna do patógeno no caule. Bwr-6 no cromossomo 6 atua com menor intensidade na capacidade de resistência do tomateiro, no entanto a presença de ambos os genes causa uma interação aditiva na resistência da planta ao patógeno (WANG et al., 2013).

CONCLUSÕES

São inúmeros os fitopatógenos, incluindo-se vírus, bactérias, fungos e nematoides, que causam grandes prejuízos a cultura do tomateiro. Por outro lado, durante a coevolução das interações planta-fitopatógeno, as plantas também desenvolveram genes de resistência que há muito tempo fornecem resistência eficaz e durável às doenças devastadoras induzidas pelos patógenos. Dentre estes grupos, os nematoides e os fungos representam os que mais foram descobertos genes R. Nos nematoides, os genes mais estudados são aqueles capazes de evitar galhas em tomate.

Apesar da descoberta de diversos genes R, muitos isolados de fitopatógenos podem desenvolver mecanismos para resistir a estes genes. Portanto, mais pesquisas são necessárias para encontrar genes de resistência duráveis e robustos, contribuindo assim com a diminuição da dependência de substâncias químicas para o cultivo do tomate e com uma produção agrícola mais sustentável.



CONFLITOS DE INTERESSE

Os autores declaram que o trabalho não possui conflito de interesses.

REFERÊNCIAS

- ACCIARRI, N.; ROTINO, G. L.; TAMIETTI, G.; VALENTINO, D.; VOLTATTORNI, S.; SABATINI, E. Molecular markers for Ve1 and Ve2 Verticillium resistance genes from Italian tomato germplasm. *Plant Breeding*, v. 126, p. 617-621, 2007.
- ALI, M. A.; ABBAS, A.; AZEEM, F.; JAVED, N.; BOHLMANN, H. Plantnematode interactions: From genomics to metabolomics. *International Journal of Agriculture And Biology*, v. 17, p. 1071-1082, 2015.
- ALI, M.A.; AZEEM, F.; ABBAS, A.; JOYIA, F.A.; LI, H.J.; DABABAT, A.A. Transgenic strategies for enhancement of nematode resistance in plants. *Frontiers in Plant Science*, v. 8, p. 1-13, 2017.
- AMMATI, M.; THOMASON, I. J.; MCKINNEY, H. Retention of resistance to *Meloidogyne incognita* in *Lycopersicon* genotypes at high soil temperature. *Journal of Nematology*, v. 18, p. 491-495, 1986.
- AMMIRAJU, J.; VEREMIS, J.; HUANG, X.; ROBERTS, P.; KALOSHIAN, I. The heat-stable root-knot nematode resistance gene Mi-9 from *Lycopersicon peruvianum* is localized on the short arm of



chromosome 6. **Theoretical and Applied Genetics**, v. 106, p. 478-484, 2003.

BALINT-KURTI, P. J.; DIXON, M. S.; JONES, D. A.; NORCOTT, K. A.; JONES, J. D. G. RFLP linkage analysis of the Cf-4 and Cf-9 genes for resistance to *Cladosporium fulvum* in tomato. **Theoretical and Applied Genetics**, v. 88, p. 691-700, 1994.

BARBARY, A.; DJIAN-CAPORALINO, C.; PALLOIX, A.; CASTAGNONE-SERENO, P. Host genetic resistance to root-knot nematodes, *Meloidogyne* spp., in Solanaceae: From genes to the field. **Pest management science**, v. 71, p. 1591-1598, 2015.

BLEVE-ZACHEO, T.; BONGIOVANNI, M.; MELILLO, M. T.; CASTAGNONE-SERENO, P. The pepper resistance genes Me1 and Me3 induce differential penetration rates and temporal sequences of root cell ultrastructural changes upon nematode infection. **Plant Science**, v. 133, p. 79-90, 1998.

BRANDWAGT, B. F.; KNEPPERS, T. J.; NIJKAMP, H. J.; HILLE, J. Overexpression of the tomato Asc-1 gene mediates high insensitivity to AAL toxins and fumonisin B1 in tomato hairy roots and confers resistance to *Alternaria alternata* f. sp. *lycopersici* in *Nicotiana umbratica* plants. **Molecular Plant-Microbe Interactions**, v. 15, p. 35-42, 2002.

BUTTERBACH, P.; VERLAAN, M. G.; DULLEMANS, A.; LOHUIS, D.; VISSER, R. G. F.; BAI, Y.; KORMELINK, R. Tomato yellow leaf curl virus resistance by Ty-1 involves increased cytosine methylation of viral genomes and is compromised by cucumber mosaic virus infection. **National Academy of Sciences**, v. 111, p. 12942-12947, 2014.

CALDWELL, D.; KIM, B. S.; IYER-PASCUZZI, A. S. *Ralstonia solanacearum* differentially colonizes roots of resistant and susceptible tomato plants. **Phytopathology**, v. 107, p. 528-536, 2017.



CAP, G. B.; ROBERTS, P.; THOMASON, I. J. Inheritance of heat-stable resistance to *Meloidogyne incognita* in *Lycopersicon peruvianum* and its relationship to the Mi gene. **Theoretical and Applied Genetics**, v. 85, p. 777-783, 1993.

CHEN, T.; LIU, D.; NIU X.; WANG, J.; QIAN, L.; HAN L.; LIU, N.; ZHAO, J.; HONG Y; LIU, Y.; Antiviral Resistance Protein Tm-22 Functions on the Plasma Membrane. **Plant Physiology**, v. 173, p. 2399-2410, 2017.

CHUNWONGSE, J.; BUNN, T. B.; CROSSMAN, C.; JIANG, J.; TANKSLEY, S. D.; Chromosomal localization and molecular-marker tagging of the powdery mildew resistance gene (Lv) in tomato. **Theoretical and Applied Genetics**, v. 89, p. 76-79, 1994.

DIXON, M. S.; JONES, D. A.; KEDDIE, J. S.; THOMAS, C. M.; HARRISON, K. JONES, J. D. G. The tomato Cf-2 disease resistance locus comprises two functional genes encoding leucine-rich repeat proteins. **Cell**, v. 84, p. 451-459, 1998.

EL-SAPPAH, A. H.; ISLAM, M. M.; EL-AWADY, H. H.; YAN, S.; QI, S.; LIU, J.; CHENG, G.; LIANG, Y. Tomato natural resistance genes in controlling the root-knot nematode. **Genes**, v. 10, p. 1-19, 2019.

ERNST, K.; KUMAR, A.; KRISELEIT, D.; KLOOS, D. U.; PHILLIPS, M. S.; GANAL, M. W. The broad-spectrum potato cyst nematode resistance gene (Hero) from tomato is the only member of a large gene family of NBS-LRR genes with an unusual amino acid repeat in the LRR region. **The Plant Journal**, v. 31, p. 127-136, 2002.

FAOSTAT - Food and Agriculture Organization Corporate Statistical Database. 2021. Disponível em:

<<https://www.fao.org/faostat/en/#search/tomato>>. Acesso em: 26 de junho de 2022.



FISHER, M. C.; HENK, D.; BRIGGS, C. J.; BROWNSTEIN, J. S.; MADOFF, L. C.; McCraw, S. L.; Gurr, S. J. Emerging fungal threats to animal, plant and ecosystem health. **Nature**, v. 484, p.186-194, 2012.

GANAL, M. W.; SIMON, R.; BROMMONSCHENKEL, S.; ARNDT, M.; PHILLIPS, M. S.; TANKSLEY, S. D.; KUMAR, A. Genetic mapping of a wide spectrum nematode resistance gene (Hero) against *Globodera rostochiensis* in tomato. **Molecular Plant-Microbe Interactions**, v. 8, p. 886-891, 1995.

GORDON, T. R. *Fusarium oxysporum* and the Fusarium wilt syndrome. **Annual Review of Phytopathology**, v. 55, p. 23-39, 2017.

GRUSHETSKAYA, Z. E.; LEMESH, V. A.; KILCHEVSKIJ, A. V.; KHOTYLEVA, L. V.; POLIKSENOVA, V. D. Creation of molecular markers of resistance genes to tomato *cladosporium* disease.. Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. **Biological Sciences Series**, 2007.

HAK, H.; SPIEGELMAN, Z. The Tomato Brown Rugose Fruit Virus Movement Protein Overcomes *Tm-2²* Resistance in Tomato While Attenuating Viral Transport. **The American Phytopathological Society**, v. 34, pag. 1024-1032, 2021.

HALL, T. J. Resistance at the TM-2 locus in the tomato to tomato mosaic virus. **Euphytica**, v. 29, p. 189-197, 1980.

HWANG, C. F.; BHAKTA, A. V.; TRUESDELL, G. M.; PUDLO, W. M.; WILLIAMSON, V. M. Evidence for a role of the N terminus and leucine-rich repeat region of the Mi gene product in regulation of localized cell death. **The Plant Cell**, v. 12, p. 1319-1329, 2000.

HUANG, X.; MCGIFFEN, M.; KALOSHIAN, I. Reproduction of Mi-virulent Meloidogyne incognita isolates on *Lycopersicon* spp. **Journal of Nematology**, v. 36, p. 69-75, 2004.



- ILARDUYA, O. M.; MOORE, A. E.; KALOSHIAN, I. The tomato Rme1 locus is required for Mi-1-mediated resistance to root-knot nematodes and the potato aphid. **The Plant Journal**, v. 27, p. 417-425, 2001.
- IQBAL, Z.; KHAN, M. A.; SHARIF, M.; SHAH, J. H.; UR REHMAN, M. H.; JAVED, K. An automated detection and classification of citrus plant diseases using image processing techniques: A review. **Computers and electronics in agriculture**, v. 153, p. 12-32, 2018.
- ISLAM, M. M.; QI, S.; ZHANG, S.; AMIN, B.; YADAV, V.; EL-SAPPAH, A. H.; ZHANG, F.; LIANG, Y. Genome-Wide Identification and Functions against Tomato Spotted Wilt Tospovirus of PR-10 in *Solanum lycopersicum*. **International Journal of Molecular Sciences**, v. 23, p. 1502, 2022.
- JABLONSKA, B.; AMMIRAJU, J.S.; BHATTARAI, K.K.; MANTELIN, S.; MARTINEZ DE ILARDUYA, O.; ROBERTS, P.A.; KALOSHIAN, I. The Mi-9 gene from *Solanum arcanum* conferring heat-stable resistance to root-knot nematodes is a homolog of Mi-1. **Plant Physiology**, v. 143, p. 1044-1054, 2007.
- JAIN, A.; SARSAIYA, S.; WU, Q.; LU, Y.; SHI, J. A review of plant leaf fungal diseases and its environment speciation. **Bioengineered**, v. 10, p. 409-424, 2019.
- JIANG, X.; LI, Y.; LI, R.; GAO, Y.; LIU, Z.; YANG, H.; LI, J.; JIANG, J.; ZHAO, T.; XU, X. Transcriptome Analysis of the Cf-13-Mediated Hypersensitive Response of Tomato to *Cladosporium fulvum* Infection. **International Journal of Molecular Sciences**, v. 23, p. 4844, 2022.
- JONES, D. A.; DICKINSON, M. J.; BALINT-KURTI, P. J.; DIXON, M. S.; JONES, J. D. G. Two complex resistance loci revealed in tomato by classical and RFLP mapping of the Cf-2, Cf-4,



Cf-5, and Cf-9 genes for resistance to *Cladosporium fulvum*.

Molecular Plant Microbe Interactions, v. 6, p. 348-348, 1993.

JONES, D. A.; THOMAS, C. M.; HAMMOND-KOSACK, K. E.; BALINT-KURTI, P. J.; JONES, J. D. G. Isolation of the tomato Cf-9 gene for resistance to *Cladosporium fulvum* by transposon tagging. **Science**, v. 266, p. 789-793, 1994.

JONES, H.; WHIPPS, J. M.; GURR, S. J. The tomato powdery mildew fungus *Oidium neolycopersici*. **Molecular Plant Pathology**, v. 2, p. 303-309, 2001.

KANWAR, J. S.; HARNEY, P. M.; KERR, E. Allelic relationships of genes for resistance to tomato leaf mold, *Cladosporium fulvum* Cke. **HortScience**, v. 15, p. 418-428, 1980.

KIMATI, H.; AMORIM, L.; BERGAMIM FILHO, A.; CAMARGO, L. E. A.; REZENDE, J. A. M. Manual de Fitopatologia. 3^a ed., **Editores Agrônômica Ceres**, São Paulo, 1997.

KOURELIS, J.; VAN DER HOORN, R. A. Defended to the nines: 25 years of resistance gene cloning identifies nine mechanisms for R protein function. **The Plant Cell**, v. 30, p. 285-299, 2018.

KROSCHER, J.; MUJICA, N.; OKONYA, J.; ALYOKHIN, A. Insect Pests Affecting Potatoes in Tropical, Subtropical, and Temperate Regions. **Potato Crop**, p. 25-306, 2019.

LANGFORD, A. N. Autogenous necrosis in tomatoes immune from *Cladosporium fulvum* Cooke. **Canadian Journal of Research**, v. 26, p. 35-64, 1948.

LIAN, Q.; HE, X.; ZHANG, B.; WANG, Y.; MA, Q. Identification and Characterization of WRKY41, a Gene Conferring Resistance to Powdery Mildew in Wild Tomato (*Solanum habrochaites*) LA1777. **International Journal of Molecular Sciences**, v. 23, p. 1267, 2022.

LIU, G.; ZHAO, T.; YOU, X.; JIANG, J.; LI, J.; XU, X. Molecular mapping of the Cf-10 gene by combining SNP/InDel-index and



linkage analysis in tomato (*Solanum lycopersicum*). **BMC Plant Biology**, v. 19, p. 1-11, 2019.

LOH, Y.-T.; MARTIN, G. B. The Pto bacterial resistance gene and the Fen insecticide sensitivity gene encode functional protein kinases with serine/threonine specificity. **Plant Physiology**, v. 108, p. 1735-1739, 1995.

MARTIN, G. B.; BROMMONSCHENKEL, S.; CHUNWONGSE, J.; FRARY, A.; GANAL, M. W.; SPIVEY, R.; WU, T.; EARLE, E. D.; TANKSLEY, S. D. Map-based cloning of a protein kinase gene conferring disease resistance in tomato. **Science**, v. 262, p. 1432-1436, 1993.

MAZZOTTA, E.; MUZZALUPO, R.; CHIAPPETTA, A.; MUZZALUPO, I. Control of the Verticillium Wilt on Tomato Plants by Means of Olive Leaf Extracts Loaded on Chitosan Nanoparticles. **Microorganisms**, v. 10, p. 1-17, 2022.

MARTINKO, K.; IVANKOVIĆ, S.; LAZAREVIĆ, B.; ĐERMIĆ, E.; ĐERMIĆ, D. Control of early blight fungus (*Alternaria alternata*) in tomato by boric and phenylboronic acid. **Antibiotics**, v. 11, p. 1-12, 2022.

MENG, F.; LI, Y.; LI, S.; CHEN, H.; SHAO, Z.; JIAN, Y.; MAO, Y.; LIU, L.; WANG, Q. Carotenoid biofortification in tomato products along whole agro-food chain from field to fork. **Trends in Food Science & Technology**, v. 124, p. 296-308, 2022.

MUCYN, T. S.; CLEMENTE A.; ANDRIOTIS, V. M. E.; BALMUTH A. L.; OLDROYD, G. E. D., STASKAWICZ, B. J.; RATHJEN, J. P. The tomato NBARC-LRR protein Prf interacts with Pto kinase in Vivo to regulate specific plant immunity. **Plant Cell Onl**, v. 18; p. 2792-2806, 2006.

RALTE, L.; BHARDWAJ, U.; SINGH, Y. T. Traditionally used edible Solanaceae plants of Mizoram, India have high antioxidant



- and antimicrobial potential for effective phytopharmaceutical and nutraceutical formulations. **Heliyon**, v. 7, p. 07907, 2021.
- RAMOS, R. S.; KUMAR, L.; SHABANI, F.; PICANÇO, M. C. Risk of spread of tomato yellow leaf curl virus (*TYLCV*) in tomato crops under various climate change scenarios. **Agricultural Systems**, v. 173, p. 524-535, 2019.
- RASUL, I.; ZAFAR, F.; ALI, M. A.; NADEEM, H., SIDDIQUE, M. H.; SHAHID, M.; ASHFAQ, U. A.; AZEEM, F. Genetic Basis for Biotic Stress Resistance in Plants from Solanaceae Family: A Review. **International Journal of Agriculture And Biology**, v. 22, p. 178-194, 2019.
- RASSUL, I.; ALI, M. A.; NADEEM, H.; SIDDIQUE, M.; SHAHID, M.; ASHFAQ, U.A.; AZEEM, F. Genetic Basis for Biotic Stress Resistance of Solanaceae Family: A Review. **International Journal of Agriculture and Biology**, v. 22, p. 178-194, 2019.
- RIVAS, S.; THOMAS, C. M. Molecular interactions between tomato and the leaf mold pathogen *Cladosporium fulvum*. **Annual Review of Phytopathology**, v. 43, p. 395-436, 2005.
- SALLAM, N.; ERAKY, A. M.; SALLAM, A. Effect of *Trichoderma* spp. on *Fusarium* wilt disease of tomato. **Molecular biology reports**, v. 46, p. 4463-4470, 2019.
- SANTAMARÍA-HERNANDO, S.; SENOVILLA, M.; GONZÁLEZ-MULA, A.; MARTÍNEZ-GARCÍA, P. M.; NEBREDA, S.; RODRÍGUEZ-PALENZUELA, P.; LÓPEZ-SOLANILLA, E.; RODRÍGUEZ-HERVA, J. J. The *Pseudomonas syringae* pv. tomato DC3000 PSPTO_0820 multidrug transporter is involved in resistance to plant antimicrobials and bacterial survival during tomato plant infection. **PloS one**, v. 14, p. 1-19, 2019.
- SIMONS, G.; GROENENDIJK, J.; WIJBRANDI, J.; REIJANS, M.; GROENEN, J.; DIERGAARDE, P.; LEE, T. V. D.; BLEEKER, M.;



- ONSTENK, J.; BOTH, M. D.; HARING, M.; MES, J.; CORNELISSEN, B.; ZABEAU, M.; VOS, P. Dissection of the fusarium I2 gene cluster in tomato reveals six homologs and one active gene copy. **Plant Cell**, v. 10, p. 1055-1068, 1998.
- SINGH, G.; WARD, B. K.; WECHTER, W. P.; KATAWCZIK, M. L.; FARMAHA, B. S.; SUSEELA, V.; CUTULLE, M. A. Assessment of Agro-Industrial Wastes as a Carbon Source in Anaerobic Disinfestation of Soil Contaminated with Weed Seeds and Phytopathogenic Bacterium (*Ralstonia solanacearum*) in Tomato (*Solanum lycopersicum*). **ACS Agricultural Science & Technology**, v. 2, p. 769-779, 2022.
- SURESH, P.; VARATHRAJU, G.; SHANMUGAIAH, V.; ALMAARY, K. S.; ELBADAWI, Y. B.; MUBARAK, A. Partial purification and characterization of 2, 4-diacetylphloroglucinol producing *Pseudomonas fluorescens* VSMKU3054 against bacterial wilt disease of tomato. **Saudi Journal of Biological Sciences**, v. 28, p. 2155-2167, 2021.
- TANG, X.; XIE, M.; KIM, Y. J.; ZHOU, J.; KLESSIG, D. F.; MARTIN, G. B. Overexpression of Pto activates defense responses and confers broad resistance. **The Plant Cell**, v. 11, p. 15-29, 1999.
- THOMAS, C. M.; JONES, D. A.; PARNISKE, M.; HARRISON, K.; BALINT-KURTI, P. J.; HATZIXANTHIS, K.; JONES, J. D. G. Characterization of the tomato Cf-4 gene for resistance to *Cladosporium fulvum* identifies sequences that determine recognitional specificity in Cf-4 and Cf-9. **Plant Cell**, v. 9, p. 2209-2224, 1997.
- VAN DE BEEK, J. G.; PET, G.; LINDBOUR, P. Resistance to powdery mildew (*Oidium lycopersicum*) in *Lycopersicon hirsutum* is controlled by an incompletely-dominant gene Ol-1 on chromosome 6. **Theoretical and Applied Genetics**, v. 89, p. 467-473, 1994.



VAN DER BIEZEN, E. A.; JONES, J. D. G. The NB-ARC domain: a novel signalling motif shared by plant resistance gene products and regulators of cell death in animals. **Current Biology**, v. 8, p. 226-228, 1998.

VEREMIS J. C.; ROBERTS, P. A. Relationship between *Meloidogyne incognita* resistance gene in *Lycopersicon peruvianum* differentiated by heat sensitivity and nematode virulence.

Theoretical and Applied Genetics, v. 93, p. 950-959, 1996.

VOS, P.; WIJBRANDI, J.; HEINEN, L.; HOGERS, R.; FRIJTERS, A.; GROENENDIJK, J.; DIERGAARDE, P.; REIJANS, M.; FIERENS-ONSTENK, J.; BOTH, M.; PELEMAN, J.; LIHARSKA, T.; HONTELEZ, J.; HONTELEZ, J. The tomato Mi-1 gene confers resistance to both root-knot nematodes and potato aphids. **Nature Biotechnology**, v. 16, p. 1365-1369, 1998.

WAI, A. H.; NAING, A. H.; LEE, D. J.; KIM, C. K.; CHUNG, M. Y. Molecular genetic approaches for enhancing stress tolerance and fruit quality of tomato. **Plant Biotechnology Reports**, v. 14, 515-537, 2020.

WANG, A.; MENG, F.; XU, X.; WANG, Y.; LI, J. Development of molecular markers linked to *Cladosporium fulvum* resistant gene Cf-6 in tomato by RAPD and SSR methods. **HortScience**, v. 42, p. 11-15, 2007.

WANG, J.-F.; HO, F.-I.; TRUONG, H. T. H.; HUANG, S.-M.; BALATERO, C.H.; DITTAPONGPITCH, V.; HIDAYATI, N. Identification of major QTLs associated with stable resistance of tomato cultivar 'Hawaii 7996' to *Ralstonia solanacearum*.

Euphytica, v. 190, p. 241-252, 2013.

WANG, Y.; YANG, W.; ZHANG, W.; HAN, Q.; FENG, M.; SHEN, H. Mapping of a heat-stable gene for resistance to southern root-knot



- nematode in *Solanum lycopersicum*. **Plant Molecular Biology Reporter**, v. 31, p. 352-362, 2013.
- WU, W. W.; SHEN, H. L.; YANG, W. C. Sources for Heat-Stable Resistance to Southern Root-Knot Nematode (*Meloidogyne incognita*) in *Solanum lycopersicum*. **Agricultural Sciences in China**, v. 8, p. 697-702, 2009.
- XUE, D. Q.; CHEN, X. L.; ZHANG, H.; CHAI, X. F.; JIANG, J. B.; XU, X. Y.; LI, J. F. Transcriptome analysis of the Cf-12-mediated resistance response to *Cladosporium fulvum* in tomato. **Frontiers in plant science**, v. 7, p. 1-11, 2017.
- YAGHOUBI, J.; YATES, J. L.; WILLIAMSON, V. M. Fine mapping of the nematode resistance gene Mi-3 in *Solanum peruvianum* and construction of a *S. lycopersicum* DNA contig spanning the locus. **Molecular Genetics and Genomics**, v. 274, p. 60-69, 2005.
- YAMAGUCHI, H.; OHNISHI, J.; SAITO, A.; OHYAMA, A.; NUNOME, T.; MIYATAKE, K.; FUKUOKA, H. An NB-LRR gene, TYNBS1, is responsible for resistance mediated by the Ty-2 Begomovirus resistance locus of tomato. **Theoretical and Applied Genetics**, v. 131, p. 1345-1362, 2018.
- YANG, L. -N.; HE, M. -H.; OUYANG, H. -B.; ZHU, W.; PAN, Z. -C.; SUI, Q. -J.; SHANG, L. -P.; ZHAN, J. Cross-resistance of the pathogenic fungus *Alternaria alternata* to fungicides with different modes of action. **BMC Microbiology**, v. 19, p. 1-10, 2019.
- ZHANG, D.; BAO, Y.; SUN, Y.; YANG, H.; ZHAO, T.; LI, H., DU, C.; JIANG, J.; LI, J.; XIE, L.; XU, X. Comparative transcriptome analysis reveals the response mechanism of Cf-16-mediated resistance to *Cladosporium fulvum* infection in tomato. **BMC Plant Biology**, v. 20, p. 1-16, 2020.



ZHAO, T.; PEI, T.; JIANG, J.; YANG, H.; ZHANG, H.; LI, J.; XU, X. Understanding the mechanisms of resistance to tomato leaf mold: A review. **Horticultural Plant Journal**, v. 8, p. 1-9, 2022.

ZHAO, T.; JIANG, J.; LIU, G.; HE, S.; ZHANG, H.; CHEN, X.; LI, J.; XU, X. Mapping and candidate gene screening of tomato *Cladosporium fulvum*-resistant gene Cf-19, based on high-throughput sequencing technology. **BMC Plant Biology**, v. 16, p. 1-10, 2016.

ZHOU, X.; WANG, J. T.; WANG, W. H.; TSUI, C. K.; CAI, L. Changes in Bacterial and Fungal Microbiomes Associated with Tomatoes of Healthy and Infected by *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici*. **Microbial Ecology**, v. 81, p. 1004-1017, 2021.