

## Cuantificación de enzimas en *Tetranychus urticae* Koch (Acari: Tetranychidae) relacionadas con resistencia a acaricidas en rosal

### Quantification of enzymes in *Tetranychus urticae* Koch (Acari: Tetranychidae) related to resistance to acaricides in rose bushes

Lisett Romero-Pavón\*, Ernesto Cerna-Chávez\*✉, Yisa María Ochoa-Fuentes\*, Agustín Hernández-Juárez\*, Rafael Alvarado-Navarro\*\*

Romero-Pavón, L., Cerna-Chávez, E., Ochoa-Fuentes, Y. M., Hernández-Juárez, A., & Alvarado-Navarro, R. (2025). Cuantificación de enzimas en *Tetranychus urticae* Koch (Acari: Tetranychidae) relacionadas con resistencia a acaricidas en rosal. *Investigación y Ciencia de la Universidad Autónoma de Aguascalientes*, 33(94), e5778, <https://doi.org/10.33064/iycuaa2025945778>

#### RESUMEN

Se han generado acaricidas específicos para controlar *Tetranychus urticae*. Sin embargo, aspectos fisiológicos de este ácaro han llevado a desarrollar resistencia contra estos pesticidas, uno de los mecanismos involucrados, es la detoxificación mediante enzimas. En esta investigación, mediante análisis bioquímicos se cuantificaron los niveles de enzimas detoxificadoras que pudieran conferir resistencia, contra acaricidas en tres poblaciones de *T. urticae*, provenientes de la zona productora de rosas del sur del Estado de México. A cada población se le realizaron cinco pruebas bioquímicas, para la determinación de los niveles enzimáticos de  $\alpha$ -Est,  $\beta$ -Est, Oxid, GST y AChE. Se concluye que las  $\alpha$ -Est y  $\beta$ -Est están involucradas en la resistencia de *T. urticae* hacia la abamectina, las Oxid hacia los piretroides y acequinocil, las GST no parecen estar involucradas en la detoxificación de acaricidas y las AChE confieren resistencia a organofosforados.

**Palabras clave:** araña roja; detoxificación; mecanismos; pesticidas; proteína; rosal.

#### ABSTRACT

Specific acaricides have been generated to control *Tetranychus urticae*. However, biological aspects of this species have led to the development of resistance against these

Recibido: 4 de mayo de 2024 Aceptado: 6 de enero de 2025 Publicado: 31 de enero de 2025

\*Departamento de Parasitología, Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro. Calzada Antonio Narro No. 1923, C. P. 25315, Buenavista, Saltillo, Coahuila, México. Correo electrónico: romero\_pavon@hotmail.com; jabaly1@yahoo.com; yisa8a@yahoo.com; chinoahj14@hotmail.com ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-1755-0319>; <https://orcid.org/0000-0003-2263-4322>; <https://orcid.org/0000-0001-7859-8434>; <https://orcid.org/0000-0001-7059-4471>

\*\*Universidad Autónoma del Estado de México, Tenancingo. Carretera Tenancingo-Villa Guerrero, Km 1.5, C. P. 52400, Estado de México, México. Correo electrónico: ralvaradon@hotmail.com ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-6988-6063>

✉ Autor para correspondencia

pesticides, one of the mechanisms involved is detoxification through enzymes. In this research, the levels of detoxifying enzymes that could confer resistance against acaricides in three populations of *T. urticae* from the rose-producing area in the south of the State of Mexico were quantified through biochemical tests. Five biochemical tests were performed on each population to determine the enzymatic levels of  $\alpha$ -Est,  $\beta$ -Est, Oxid, GST and AChE. It is concluded that  $\alpha$ -Est and  $\beta$ -Est are involved in the resistance of *T. urticae* to abamectin, Oxid to pyrethroids and acequinocyl, GST do not seem to be involved in the detoxification of acaricides and AChE confer resistance to organophosphates.

**Keywords:** red spider; detoxification; mechanisms; pesticides; protein; rose bush.

## INTRODUCCIÓN

El uso continuo de un solo modo de acción acaricida ocasiona una mayor abundancia de individuos con genes de resistencia en la población, lo que produce ineficacia del producto y conduce al fracaso en el control de la plaga. La resistencia es un cambio transmisible en la hiperestesia de la población de una plaga que ocasiona la ineficacia de un producto para alcanzar el control deseado al ser usado conforme las sugerencias de uso para esa plaga (IRAC, 2024). Se han desarrollado una variedad de acaricidas dirigidos a procesos biológicos específicos para controlar al ácaro de dos puntos, *Tetranychus urticae* Koch (Acari: Tetranychidae). Sin embargo, aspectos biológicos de esta especie como su ciclo de vida corto, alta fecundidad y reproducción arrenotoca han sido factores importantes en el desarrollo de resistencia a la mayoría de los grupos de acaricidas (Van Leeuwen & Dermauw, 2016).

De acuerdo a la *Arthropod Pesticide Resistance Database* en el 2023, esta especie ha aumentado resistencia a 96 ingredientes activos con distinto modo de acción y se reportan 558 casos de resistencia, donde destacan abamectina, bifenazato, clorfenapir, dicofol y acequinocil con el mayor número de casos (Mota-Sanchez & Wise, 2024). El aspecto más interesante en el manejo de resistencia a los pesticidas es el entendimiento de los mecanismos que conducen a los ácaros a adquirirla; entre estos podemos señalar múltiples formas que involucran mutaciones de desintoxicación, mutaciones de aminoácidos de destino, resistencia de penetración, de comportamiento y por el aumento de enzimas detoxificadoras; las más reportadas (Bass, Denholm, Williamson, & Nauen, 2015; De Rouck, Inak, Dermauw, & Van Leeuwen, 2023). Las más frecuentes son el incremento de las actividades de oxidasas, esterasas, glutatión S-transferasas y acetilcolinesterasas. Khanjani, Saberfar, Mirzaie-Asi y Sheikhi Garjan (2020) reportaron la resistencia de *T. urticae* a la abamectina con la participación de una elevada actividad de esterasas. El aumento en la actividad de las oxidasas contribuye a la resistencia a diamidas, carbamatos y piretroides (Hu *et al.*, 2014).

Por otro lado, las glutatión-S-transferasas tienen un papel primordial en el metabolismo de fase II de sustratos xenobióticos (Van Leeuwen & Dermauw, 2016), catalizan la conjugación de glutatión reducido a sustratos que contienen un centro electrofílico (Labrou, Papageorgiou, Pavli, & Flemetakis, 2015); de esta forma se incrementa la solubilidad en agua del sustrato y facilita su excreción; participando en la desintoxicación de acaricidas mediante metabolismo directo en los organoclorados causa la

deshidrocloración y en los organofosforados la conjugación con glutatión o unión pasiva mediante secuestro y metabolismo de subproductos de peroxidación lipídica en piretroides (Yamamoto & Yamada, 2016). En los ácaros el metabolismo tiene una función importante respecto a la resistencia a acaricidas, el entendimiento de éste contribuye a mejorar el control mediante el correcto manejo de ingredientes activos que tengan distintas vías metabólicas. Por consecuencia, el objetivo de la presente investigación fue determinar los niveles de enzimas que pudieran estar involucradas en la resistencia contra acaricidas en tres poblaciones de *T. urticae* provenientes de la zona productora de rosas del sur del Estado de México.

## MATERIALES Y MÉTODOS

Se evaluaron poblaciones de *T. urticae* provenientes de invernaderos de diferentes zonas del Estado de México (tabla 1). La población susceptible se obtuvo del invernadero de Parasitología Agrícola que se encuentra en la Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro, misma que no ha estado expuesta a acaricidas.

Tabla 1

*Ubicación de las distintas poblaciones de T. urticae, recolectadas en mayo de 2023, en cultivo del rosal*

Población	Coordenadas
Población susceptible (LS)	25° 21' 8.55", 101° 1' 37.426"
Rancho Los Pilares (L1)	18° 54' 49.392", 99° 37' 3.971"
Rancho Isoflor (L2)	18° 59' 47.004", 99° 34' 56.46"
Rancho Lizflor (L3)	19° 0' 10.402", 99° 35' 1.054"

La recolecta de las poblaciones en invernadero se llevó a cabo en forma manual, sustrayendo hojas infestadas de los estratos bajo, medio y alto de las plantas; las cuales se situaron dentro de contenedores para ser transportados al Laboratorio de Toxicología de la Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro. Posteriormente se infestaron plantas de frijol (*Phaseolus vulgaris*) variedad Lima para la alimentación y adimatación de la plaga durante una semana en una cámara bioclimática, proporcionando condiciones controladas a una temperatura de  $25 \pm 2$  °C, humedad relativa de 60 a 70% y 12 h de luz diaria proporcionada con focos de luz blanca. A cada población se le realizaron cinco análisis bioquímicos, los cuales permitieron conocer los niveles de enzimas para  $\alpha$ -esterasas ( $\alpha$ -Est),  $\beta$ -esterasas ( $\beta$ -Est), oxidasas (Oxid), glutatión-S-transferasas (GST) y acetilcolinesterasas (AChE).

### Procedimiento para diagnosticar cantidad de proteína

El método que se usó fue el de Bradford (1976) modificado por Brogdon (1984) y Brogdon y Barber (1987). En tubos Eppendorf se colocaron por triplicado 60, 90, 120, 200, 300 y 400 adultos de *T. urticae*, se adicionaron 500  $\mu$ l de  $KPO_4$  (solución buffer) a 0.05 M y pH 7.2, se maceraron con la ayuda de un homogeneizador de tejidos manual, para luego aforar a 1 ml y se usó como fuente de enzima. En una microplaca de 96 pocillos (figura 1) se colocaron 20  $\mu$ l de enzima más 80  $\mu$ l de  $KPO_4$ , finalmente se adicionaron 200  $\mu$ l de colorante diluido por

cavidad; para cada una de las repeticiones se realizó por triplicado. Posteriormente se tomaron las lecturas del nivel de enzima, utilizando el difusor de 630 nm y de acuerdo a los requerimientos de proteína comprendidos en el rango de 80 a 120  $\mu\text{g}$  se calcularon los valores en  $\mu\text{g}/\mu\text{l}$ .

Bradford en 1976, respecto a la fuente de enzima, reportó que valores que se encuentran fuera del nivel no son eficaces para el cálculo correcto de proteína en tejidos. En 1990 Dary, Georghiou, Parsons y Pasteur reportaron que entre el tamaño de la muestra y la cantidad de proteína existe una importante relación, por tal motivo se pueden manifestar discrepancias en los datos obtenidos.

### **Procedimiento para diagnosticar niveles de enzima**

Los niveles de  $\alpha$ -Est y  $\beta$ -Est se diagnosticaron mediante el método de Brogdon y Dickinson (1983). Utilizando una microplaca, en cada pocillo se adicionaron 100  $\mu\text{l}$  del homogenado y 100  $\mu\text{l}$  de  $\alpha$ -naftil o  $\beta$ -naftil acetato; dejando incubar durante 10 min, agregando 100  $\mu\text{l}$  de Dianisidina; posteriormente se permitió reposar 2 min y se registraron los datos de cantidad con un difusor de 540 nm. Según la metodología de Brogdon, McAllister y Vulule (1997) se determinaron las Oxid, agregando a cada pocillo 100  $\mu\text{l}$  del homogenado, 200  $\mu\text{l}$  de 5,5'Dihidrocloruro de tetrametilbencidina y 25  $\mu\text{l}$  de  $\text{H}_2\text{O}_2$  a 3%; posteriormente se incubó durante 5 min y se registraron los datos usando un difusor de 620 nm.

En cuanto a las GST, se utilizó la metodología de Brogdon y Barber (1990), adicionando a cada pocillo 100  $\mu\text{l}$  del homogenado, 100  $\mu\text{l}$  de glutatión-reducido y 100  $\mu\text{l}$  de 1-cloro-2,4'-dinitrobenzeno; se registró la lectura inmediatamente (tiempo cero) y se tomó una segunda lectura transcurridos 5 min utilizando un difusor de 340 nm; posteriormente se obtuvieron las diferencias de las lecturas en ambos tiempos para analizar los resultados.

Para finalizar, mediante el método de Brogdon (1988) se diagnosticó la cantidad de AChE colocando 100  $\mu\text{l}$  del homogenado más 100  $\mu\text{l}$  de yoduro de acetilcolina al 3.0 mM y 100  $\mu\text{l}$  de ácido 5,5'-ditio-bis-2-nitrobenzoico; inmediatamente se realizó una lectura (tiempo cero) y se dejó reposar durante 10 min; posteriormente se registraron los datos utilizando un difusor de 414 nm; a las lecturas de ambos tiempos se les sacaron las diferencias y así se obtuvieron los datos para el análisis de resultados. Para la toma de lecturas correspondiente a las diferentes enzimas de estudio se usó el lector de microplacas BioTek®. A los resultados se les realizó un análisis de varianza y una prueba de Tukey ( $p= 0.05$ ) en el programa estadístico R versión 4.1.2.

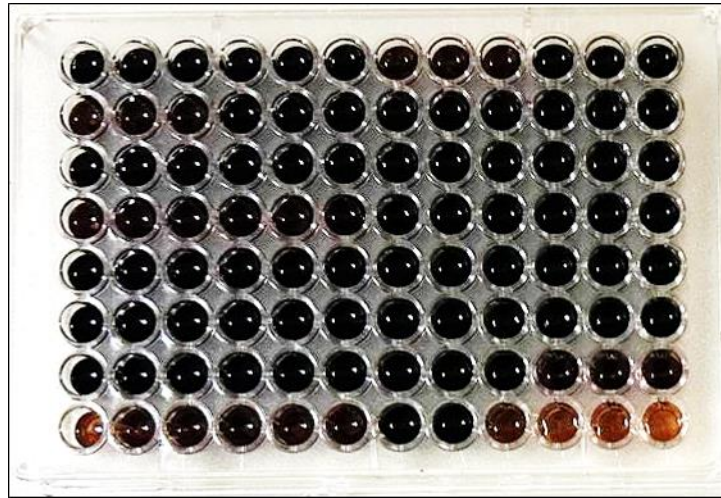


Figura 1. Microplaca con reactivos lista para la toma de lectura.  
Elaboración propia.

## RESULTADOS

### Determinación de proteína

En la figura 2 se puede observar que cuando se colocaron de 60 a 300 ácaros el contenido de proteína resultó por debajo del intervalo requerido; que debe ser entre 80 y 120  $\mu\text{g/ml}$ ; mientras que al colocar 400 ácaros se cumple con el límite, seleccionando 400 adultos como fuente de enzima.

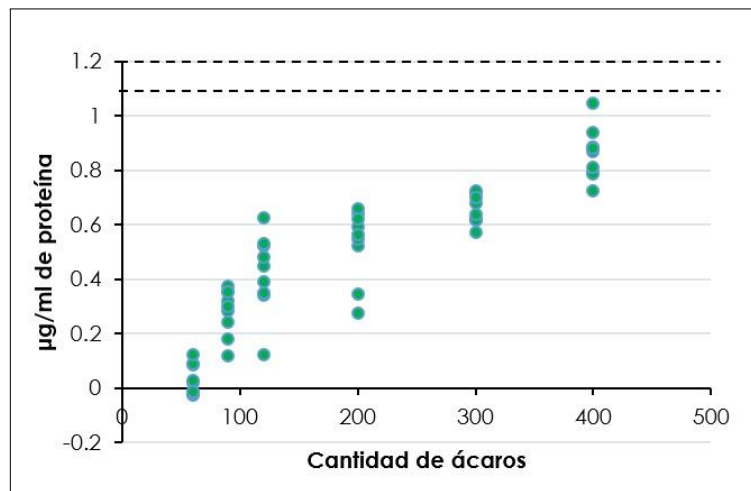


Figura 2. Cantidad de proteína en  $\mu\text{g/ml}$  de *T. urticae* en solución buffer (0.05 M, 7.2 pH).  
Elaboración propia.

### Niveles de enzima

En la tabla 2 se muestra la cantidad de enzimas para las diferentes poblaciones de *T. urticae*, entre las cuales se observan diferencias estadísticas significativas. Las  $\alpha$  y  $\beta$ -Est son las enzimas que se expresan en mayor cantidad en las tres poblaciones en estudio y son estadísticamente diferentes al compararlas con la LS. La presencia de la enzima  $\alpha$ -Est fue mayor en la L3 seguida de la L1 y L2, respectivamente, con diferencias significativas en comparación con la línea susceptible; la cual presentó el contenido más bajo. El contenido de las  $\beta$ -Est para las tres poblaciones de campo no presentaron diferencias significativas, pero sí al compararlas con la LS; la cual registró el valor más bajo de esta enzima.

Para las Oxid se presentan diferencias estadísticas significativas; en la L3 se expresaron en mayor proporción, seguida de la L2, de la L1 y de la LS; donde se expresaron en menor proporción. Cantidades de enzima similares se expresaron de las GST; las cuales no presentaron diferencia estadística entre ellas ni al compararlas con la LS. En lo que respecta a la AChE, presentó menor contenido enzimático respecto al resto de enzimas en estudio; en la L2 se presentó la mayor cantidad y mostró diferencia estadística significativa; para el resto de las poblaciones no hay diferencias, siendo la LS en la que menos se expresó.

Tabla 2

Cantidad expresada en  $\mu\text{g/ml}$  y desviación estándar de los niveles de enzimas detoxificativas en diferentes poblaciones de *T. urticae* del sur del Estado de México

Población	N	$\alpha$ -Est	$\beta$ -Est	Oxid	GST	AChE
		Media $\pm$ SD	Media $\pm$ SD	Media $\pm$ SD	Media $\pm$ SD	Media $\pm$ SD
LS	9	1.898 <sup>b</sup> $\pm$ 0.523	0.036 <sup>b</sup> $\pm$ 0.002	1.242 <sup>c</sup> $\pm$ 0.298	2.980 <sup>a</sup> $\pm$ 0.254	0.187 <sup>b</sup> $\pm$ 0.045
L1	9	2.256 <sup>ab</sup> $\pm$ 0.776	3.738 <sup>a</sup> $\pm$ 0.146	1.426 <sup>bc</sup> $\pm$ 0.183	2.907 <sup>a</sup> $\pm$ 0.143	0.202 <sup>b</sup> $\pm$ 0.057
L2	9	2.013 <sup>b</sup> $\pm$ 0.740	3.329 <sup>a</sup> $\pm$ 0.206	1.599 <sup>b</sup> $\pm$ 0.072	2.842 <sup>a</sup> $\pm$ 0.119	0.421 <sup>a</sup> $\pm$ 0.129
L3	9	3.015 <sup>a</sup> $\pm$ 0.607	3.240 <sup>a</sup> $\pm$ 0.199	1.881 <sup>a</sup> $\pm$ 0.132	2.968 <sup>a</sup> $\pm$ 0.234	0.223 <sup>b</sup> $\pm$ 0.031

Nota: SD: Desviación Estándar. Cantidades con distinta letra presentan diferencia significativa ( $p=0.05$ ).

## DISCUSIÓN

Referente a los niveles enzimáticos es interesante recalcar que las poblaciones de campo evaluadas han estado expuestas al menos en los últimos dos años a los acaricidas abamectina, acequinocil, a piretroides y organofosforados. En un estudio realizado en el 2019 por Díaz-Arias et al., en la misma zona productora, reportaron un alto nivel de resistencia a la abamectina para el mismo ácaro; el cual fue de 5.375 veces en relación a las enzimas esterasas; resultados similares se asocian a la resistencia para este mismo ingrediente activo en esta investigación.

En otro estudio, Solmaz, Çevik y Ay (2020) observaron el cambio en la actividad enzimática de  $\alpha$ -Est y  $\beta$ -Est en tres poblaciones de campo expuestas a la abamectina; incrementando de 0.77 a 1.56, 1.28 a 2.66 y 1.09 a 3.46 veces al comparar con una línea susceptible y concluyeron que dichas enzimas ejercen una función importante en la

resistencia de este ácaro al estar expuesta a este acaricida. De la misma manera, en esta investigación se ven involucradas las  $\alpha$ -Est y  $\beta$ -Est en la resistencia de *T. urticae* a la abamectina.

Para el caso de Oxid, la L3 fue la que mostró diferencia estadística con las otras poblaciones; esto se atribuye a las repetidas aplicaciones de abamectina durante más de dos años y dosis cada vez más elevadas para el control de *T. urticae*. Yorulmaz Salman y Saritaş en 2014 mostraron que la actividad de esta enzima aumentó 1.0 veces en una población de campo con resistencia al acequinocil al contrastar con una población susceptible. Por otro lado, Liu, Wu, Lijuan y Huang (2022) concluyen que el aumento de la actividad de estas enzimas desempeña un rol fundamental en la resistencia a piretroides y organoclorados al catalizar la oxidación de sustancias tóxicas en ácaros e insectos.

Las GST no presentan diferencia significativa entre las poblaciones en este estudio, esto se atribuye a la baja aplicación del acaricida ciflumetofen; ya que en estudios reportados por Pavlidi et al. (2017) mencionan que estas mismas enzimas le confieren resistencia a *T. urticae* al estar expuesta a dicho acaricida y en el historial de aplicaciones para la zona productora en estudio no figura el uso de este ingrediente activo. Khanjani et al. (2020) indican que, al evaluar una población susceptible y una de campo que estuvieron expuestas a acaricidas, la actividad de las GST no se incrementó en forma significativa.

Con la enzima AChE se encontraron diferencias significativas para las tres poblaciones de campo. De la misma manera, Farahani, Bandani y Amiri (2021) registraron diferencias significativas en la actividad de la enzima AChE en poblaciones resistentes a clorpirifos (organofosforado). La actividad de esta enzima fue 1.29 veces mayor en poblaciones que habían sido tratadas con este acaricida en relación a la población susceptible; lo anterior es similar a lo registrado en esta investigación para la población L2; ya que no se observó diferencia significativa de la LS en relación con la L3 y la L1.

## CONCLUSIONES

Datos de esta investigación permiten concluir que las  $\alpha$ -Est y  $\beta$ -Est están involucradas en la resistencia de *T. urticae* hacia la abamectina para L1 y L3; así como las Oxid les confieren resistencia a piretroides y acequinocil en L3. Las GST no parecen estar involucradas en la detoxificación de acaricidas al no presentar diferencias significativas en comparación con la población susceptible y las enzimas AChE confieren resistencia a los organofosforados, lo cual nos permite precisar que efectivamente las enzimas detoxificativas están involucradas en conferir resistencia a los acaricidas abamectina, acequinocil y a los organofosforados. Con base en lo anterior, se recomienda el uso de ingredientes activos de diferente modo de acción; como bifenazato, clorfenapir y ciflumetofen para evitar una disminución en el control de *T. urticae* debido al rápido desarrollo de resistencia.

## Agradecimientos

La presente investigación fue posible gracias al apoyo del programa del Conahcyt (Consejo Nacional de Humanidades, Ciencias y Tecnologías), asimismo, a la Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro.

## REFERENCIAS

- Bass, C., Denholm, I., Williamson, M. S., & Nauen, R. (2015). The global status of insect resistance to neonicotinoid insecticides. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 121, 78-87. <https://doi.org/10.1016/j.pestbp.2015.04.004>
- Bradford, M. M. (1976). A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Analytical Biochemistry*, 72(1-2), 248-254. [https://doi.org/10.1016/0003-2697\(76\)90527-3](https://doi.org/10.1016/0003-2697(76)90527-3)
- Brogdon, W. G. (1984). Mosquito protein microassay—I: Protein determinations from small portions of single-mosquito homogenates. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 79(3), 457-459. [https://doi.org/10.1016/0305-0491\(84\)90405-X](https://doi.org/10.1016/0305-0491(84)90405-X)
- Brogdon, W. G. (1988). Microassay of acetylcholinesterase activity in small portions of single mosquito homogenates. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 90(1), 145-150. [https://doi.org/10.1016/0742-8413\(88\)90110-7](https://doi.org/10.1016/0742-8413(88)90110-7)
- Brogdon, W. G., & Barber A. M. (1987). Microplate assay of acetylcholinesterase inhibition kinetics in single-mosquito homogenates. *Pesticides Biochemistry and Physiology*, 29(3), 252-259. [https://doi.org/10.1016/0048-3575\(87\)90155-6](https://doi.org/10.1016/0048-3575(87)90155-6)
- Brogdon, W. G., & Barber, A. M. (1990). Microplate assay of glutathione s-transferase activity for resistance detection in single-mosquito triturates. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 96(2), 339-342. [https://doi.org/10.1016/0305-0491\(90\)90385-7](https://doi.org/10.1016/0305-0491(90)90385-7)
- Brogdon, W. G., & Dickinson, C. M. (1983). A microassay system for measuring esterase activity and protein concentration in small samples and in high-pressure liquid chromatography eluate fractions. *Analytical Biochemistry*, 131(2), 499-503. [https://doi.org/10.1016/0003-2697\(83\)90204-X](https://doi.org/10.1016/0003-2697(83)90204-X)
- Brogdon, W. G., McAllister, J. C., & Vulule, J. (1997). Heme peroxidase activity measured in single mosquitoes identifies individuals expressing an elevated oxidase for insecticide resistance. *Journal of the American Mosquito Control Association*, 13(3), 233-237. <https://www.biodiversitylibrary.org/part/126926>
- Dary, O., Georghiou, G. P., Parsons, E., & Pasteur, N. (1990). Microplate adaptation of Gomori's assay for quantitative determination of general esterase activity in single insects. *Journal of Economic Entomology*, 83(6), 2187-2192. <https://doi.org/10.1093/jee/83.6.2187>
- De Rouck, S., İnak, E., Dermauw, W., & Van Leeuwen, T. (2023). A review of the molecular mechanisms of acaricide resistance in mites and ticks. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 159, 103981. <https://doi.org/10.1016/j.ibmb.2023.103981>
- Díaz-Arias, K. V., Rodríguez-Maciel, J. C., Lagunés-Tejada, A., Aguilar-Medel, S., Tejeda-Reyes, M. A., & Silva-Aguayo, G. (2019). Resistance to abamectin in field population of *Tetranychus urticae* Koch (Acari: Tetranychidae) associated with cut rose from State of Mexico, Mexico. *Florida Entomologist*, 102(2), 428-430. <https://doi.org/10.1653/024.102.0222>
- Farahani, S., Bandani, A. R., & Amiri, A. (2021). Variable susceptibility in populations of *Tetranychus urticae* Koch (Acari: Tetranychidae) to propargite and chlorpyrifos. *Journal of Crop Prot*, 10(1), 139-150. <http://jcp.modares.ac.ir/article-3-43043-en.html>

- Hu, Z., Lin, Q., Chen, H., Li, Z., Yin, F., & Feng, X. (2014). Identification of a novel cytochrome P450 gene, CYP321E1 from the diamondback moth, *Plutella xylostella* (L.) and RNA interference to evaluate its role in chlorantraniliprole resistance. *Bulletin of Entomological Research*, 104(6), 716-723. <https://doi.org/10.1017/S0007485314000510>
- Insecticide Resistance Action Committee. (IRAC). (2024). Mode of action classification scheme. v11.1. <https://es.scribd.com/document/728280183/IRAC-MoA-brochure-Ed11-1-31Jan24-1>
- Khanjani, M., Saberfar, F., Mirzaie-Asl, A., & Sheikhi Garjan, A. (2020). Resistance mechanisms of the two-spotted spider mite, *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae) populations to fenpyroximate. *Journal of Crop Protection*, 9(2), 337-345. <http://jcp.modares.ac.ir/article-3-39883-en.html>
- Labrou, N. E., Papageorgiou, A. C., Pavli, O., & Flemetakis, E. (2015). Plant GSTome: structure and functional role in xenome network and plant stress response. *Current Opinion in Biotechnology*, 32, 186-194. <https://doi.org/10.1016/j.copbio.2014.12.024>
- Liu, Z., Wu, F., Lijuan, Z. W. L., & Huang, J. (2022). Molecular Mechanisms Underlying Metabolic Resistance to Cyflumetofen and Bifenthrin in *Tetranychus urticae* Koch on Cowpea. *International Journal of Molecular Sciences*, 23(24), 16220. <https://doi.org/10.1016/j.copbio.2014.12.024>
- Mota-Sanchez, D., & Wise, J. C. (2024). *The Arthropod Pesticide Resistance Database* [Base de datos]. Michigan State University. <http://www.pesticideresistance.org>
- Pavlidi, N., Khalighi, M., Myridakis, A., Dermauw, W., Wybouw, N., Tsakireli, D., ... Leeuwen, T. V. (2017). A glutathione-S-transferase (TuGSTd05) associated with acaricide resistance in *Tetranychus urticae* directly metabolizes the complex II inhibitor cyflumetofen. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 80, 101-115. <https://doi.org/10.1016/j.ibmb.2016.12.003>
- Solmaz, E., Çevik, B., & Ay, R. (2020). Abamectin resistance and resistance mechanisms in *Tetranychus urticae* populations from cut flowers greenhouses in Turkey. *International Journal of Acarology*, 46(2), 94-99. <https://doi.org/10.1080/01647954.2020.1727009>
- Van Leeuwen, T., & Dermauw, W. (2016). The molecular evolution of xenobiotic metabolism and resistance in chelicerate mites. *Annual Review of Entomology*, 61, 475-498. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-010715-023907>
- Yamamoto, K., & Yamada, N. (2016). Identification of a diazinon-metabolizing glutathione S-transferase in the silkworm, *Bombyx mori*. *Scientific Reports*, 6, 30073. <https://doi.org/10.1038/srep30073>
- Yorulmaz Salman, S., & Santaş, E. (2014). Acequinocyl resistance in *Tetranychus urticae* Koch (Acari: Tetranychidae): inheritance, synergists, cross-resistance and biochemical resistance mechanisms. *International Journal of Acarology*, 40(6), 428-435. <https://doi.org/10.1080/01647954.2014.944932>



Esta obra está bajo una licencia internacional [Creative Commons Atribución-NoComercial-CompartirIgual 4.0](https://creativecommons.org/licenses/by-nc-sa/4.0/).

Usted es libre de Compartir — copiar y redistribuir el material en cualquier medio o formato

Adaptar — remezclar, transformar y construir a partir del material

La licenciente no puede revocar estas libertades en tanto usted siga los términos de la licencia

Atribución — Usted debe dar crédito de manera adecuada, brindar un enlace a la licencia, e indicar si se han realizado cambios. Puede hacerlo en cualquier forma razonable, pero no de forma tal que sugiera que usted o su uso tienen el apoyo de la licenciente.

NoComercial — Usted no puede hacer uso del material con propósitos comerciales.

CompartirIgual — Si remezcla, transforma o crea a partir del material, debe distribuir su contribución bajo la misma licencia del original.