

Cuantificación de enzimas asociadas a la resistencia de insecticidas en *Bactericera cockerelli* (Sulc) de la zona papera de Coahuila y Nuevo León, México

Quantification of enzymes related to resistance of insecticides in *Bactericera cockerelli* (Sulc) from potato-growing regions in Coahuila and Nuevo Leon, Mexico

Ernesto Cerna Chávez¹, Omegar Hernández Bautista¹, Jerónimo Landeros Flores¹, Yisa María Ochoa Fuentes^{1*}

Cerna Chávez, E.; Hernández Bautista, O.; Landeros Flores, J.; Ochoa Fuentes, Y.M., Cuantificación de enzimas asociadas a la resistencia de insecticidas en *Bactericera cockerelli* (Sulc) de la zona papera de Coahuila y Nuevo León, México. *Investigación y Ciencia de la Universidad Autónoma de Aguascalientes*. 59, 5-12, 2013.

RESUMEN

En México, *Bactericera cockerelli* es una plaga primaria en solanáceas. En los últimos años, se ha incrementado el uso de insecticidas para disminuir sus altas densidades; sin embargo, el uso irracional de éstos genera problemas de resistencia, mediante el incremento de enzimas.

En la zona papera de Coahuila y Nuevo León, se desconocen los mecanismos y niveles enzimáticos involucrados en la resistencia a insecticidas por *B. cockerelli*, por lo anterior se determinaron los mecanismos enzimáticos de resistencia en 20 poblaciones de *B. cockerelli*, provenientes de la región papera de Coahuila y Nuevo León. Los resultados mostraron la presencia de todas las enzimas; las β -EST y OX fueron los grupos de enzimas con mayor presencia, por su parte, las GST y ACE no presentaron relevancia como mecanismo detoxificativo.

ABSTRACT

In Mexico, *Bactericera cockerelli* is a main plague in solanaceous crops. In recent years, there has been an increase use of insecticides in order to

Palabras clave: Resistencia, paratíroza, esterases, oxidasas, glutathione s-transferasa, acetilcolinesterasa.

Keywords: Resistance, potato psyllid, esterases, oxidases, glutathione s-transferase, and acetylcholinesterase.

Recibido: 5 de Marzo de 2013, aceptado: 30 de Septiembre de 2013

¹ Departamento de Parasitología, Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro.

* Autor para correspondencia: yisa8a@yahoo.com.

reduce high densities of this plague. Irrational use of these agrochemicals has resulted in insect resistance problems, due to increased production of insecticide detoxifying enzymes esterases (EST), oxidases (OX), glutathione s-transferase (GST) and acetylcholinesterase (ACE). The mechanisms and enzyme levels involved in tolerance to insecticides of *B. cockerelli* from potato-growing regions in Coahuila and Nuevo Leon remain unknown. Therefore, the enzymatic mechanisms for resistance in 20 *B. cockerelli* populations from potato-growing regions in Northeastern Mexico were determined. The results revealed the presence of all enzymes, although β -esterases and oxidases were the groups with a greater presence. On the other hand, glutathione s-transferase and acetylcholinesterase showed little relevance as detoxifying mechanisms.

INTRODUCCIÓN

Bactericera cockerelli (Sulc), conocido como sa-lerillo, es una plaga en cultivo de solanáceas, en Estados Unidos, América Central, Nueva Zelanda y México, siendo esta primaria en la región papera de Coahuila y Nuevo León (Almeyda *et al.*, 2008). Este psílido causa un daño directo al succionar la savia de las plantas y succionar una toxina sistémica (Muyanenza *et al.*, 2007). Además, ocasiona un daño indirecto al ser un transmisor de fitoplasmas (Garzón *et al.*, 2004).

Almeida *et al.* (2008) detectaron la relación de este psílido con el fitoplasma que causa la punta morada de la papa. Recientemente, a este insecto se le ha relacionado como vector de

la bacteria "*Candidatus Liberibacter solanacearum*", dicho agente se encuentra asociado con la enfermedad Zebra chip (papa rayada) (Secor *et al.*, 2009), provocando pérdidas económicas importantes (Vega *et al.*, 2008). Para el control de *B. cockerelli* se han utilizado varias alternativas como el uso de trampas, enemigos naturales, y principalmente la aplicación de productos agroquímicos de manera indiscriminada. En general, los productores de este cultivo realizan de 5 a 30 aplicaciones por temporada (Rubio *et al.*, 2006).

El estudio de casos de resistencia en esta especie son pocos; sin embargo, Liu y Trumble (2004) reportan un incremento en la aplicación de plaguicidas para el control de esta plaga. Berry *et al.* (2009) evaluaron 13 insecticidas reportando controles inferiores a 50%. El uso irracional y elevado número de aplicaciones genera la selección de múltiples mecanismos de resistencia (Lagunes y Villanueva, 1994). La resistencia de tipo fisiológico es la más importante por los sistemas enzimáticos reportados. En los insectos son provocados por la actividad de esterasas detoxificativas, que hidrolizan enlaces ésteres de un amplio rango de insecticidas, comprendidas en familias proteicas pertenecientes a las α y β hidrolasas (Cygler *et al.*, 1993). Por otro lado, en insectos resistentes se muestra una sobreexpresión de los niveles de OX (Carino *et al.*, 1994), que les permite la detoxificación de xenobióticos mediante citocromo P-450 dependiente de las monooxigenasas y GST (Yang *et al.*, 2001); estos últimos presentes en la mayoría de los organismos (Hayes y Pulford, 1995).

Al respecto, Dávila *et al.* (2011) reportan la presencia de una elevada cantidad de enzimas esterasas y oxidasas responsables de la resistencia a productos sintéticos en la región de Arteaga, Coahuila. Por lo anterior, el objetivo de esta investigación fue generar información sobre los mecanismos bioquímicos de resistencia en poblaciones de campo de *B. cockerelli* del Norte de México, donde estudios preliminares demuestran la presencia de oxidasas y esterasas como mecanismos de resistencia en esta especie.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se realizaron muestreos, utilizando una red entomológica para la captura de *B. cockerelli* en las zonas productoras de Coahuila (Huachichil, Emiliano Zapata, el Huizache) y Nuevo León (Navidad, San Rafael, Hediondilla). Asimismo, se

muestreó una población de invernadero de la Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro, los adultos se recolectaron de hojas infestadas en cultivos de papa, papa mostrenca y maleza aledaña a los cultivos como: jarilla *Senecio salignus* (Kunth) y cilindrillo *Lycium berlandieri* (Dunal), las muestras se mantuvieron en refrigeración a -2° C, presentando en total 20 poblaciones (Tabla 1).

Cuantificación de proteína

Se empleó la metodología descrita por Bradford (1976) modificada por Brogdon (1984), Brogdon y Barber (1987), se cuantificó la proteína de referencia Albumina sérica bovina. Se colocaron cuatro muestras en tubos eppendorf con uno, tres y siete y 10 insectos adultos con 10 repeticiones, se agregaron 100 μ L de buffer KPO_4 a 0.05 M y 7.2 pH, se trituraron, se aforó a 1 mL para emplearlo como fuente de enzima. Se utilizó una microplaca de 96 pozos, en donde a cada cavidad se colocaron 20 μ L de homogenato, y se agregaron 80 μ L de buffer y 200 μ L de colorante diluido, esto se realizó por triplicado para cada repetición. Se tomaron las lecturas de absorbancia utilizando el filtro de 630 nM y se calcularon los valores de μ g mL^{-1} de proteína comprendidos en el rango de 60 a 140 μ g.

Niveles enzimáticos

Usando la metodología de Fersht (1985), se determinaron los niveles de β -EST, OX, GST y ACE, a partir de la técnica adaptada para mosquitos descrita por Brogdon *et al.* (1997), se utilizaron 200 muestras de insectos, cada una por triplicado, se tomaron las lecturas, las cuales se utilizaron para el análisis de resultados. Empleando el método de Brogdon y Dickinson (1983), se determinaron los niveles de β -EST, se agregaron 100 μ L del homogenato y 100 μ L de β -naftil acetato en cada pozo de la microplaca, se dejó incubar por 10 min, se adicionó 100 μ L de Dianisidina (esto se realizó por duplicado para cada repetición de las 20 localidades) se dejaron incubar durante 2 min, y fueron leídas con un filtro de 540 nm.

En cuanto a las OX, se utilizó la metodología de Brogdon *et al.* (1997), se colocaron 100 μ L del homogenato, se adicionaron 200 μ L de 3,3',5,5'-Tetramethyl-Benzidina Dihydrochloride, y 25 μ L de H_2O_2 a 3%, se dejó incubar por 5 min y se leyó usando un filtro de 620 nm. Para las GST, se utilizó el método de Brogdon y Barber (1990), se colocó 100 μ L del homogenato, adicionando 100 μ L de

Tabla 1. Coordenadas de los 20 sitios de colecta en la región papera

Localidad	N	O	Altitud	Hospedero
1	25° 16' 25.89" N	100° 47' 51.81" O	2063	maleza
2	25° 16' 10.96" N	100° 45' 48.31" O	2029	maleza
3	25° 15' 29.39" N	100° 44' 14.51" O	1060	maleza
4	25° 2' 45.92" N	100° 38' 10.08" O	1877	mostrenca
5	25° 3' 20.32" N	100° 36' 9.49" O	1891	mostrenca
6	25° 4' 4.72" N	100° 37' 45.45" O	1887	maleza
7	25° 2' 9.16" N	100° 35' 58.04" O	1884	mostrenca
8	25° 5' 57.49" N	100° 47' 2.60" O	1960	papa
9	25° 2' 45.74" N	100° 39' 53.37" O	1881	mostrenca
10	24° 59' 41.35" N	100° 41' 42.23" O	1888	mostrenca
11	24° 59' 7.38" N	100° 39' 11.58" O	1885	papa
12	25° 1' 3.40" N	100° 38' 13.05" O	1881	papa
13	25° 0' 38.91" N	100° 36' 9.26" O	1883	papa
14	25° 1' 8.73" N	100° 34' 33.41" O	1894	papa
15	25° 12' 23.80" N	100° 47' 37.16" O	2032	papa
16	24° 57' 42.32" N	100° 42' 19.73" O	1875	maleza
17	24° 54' 54.94" N	100° 43' 36.96" O	1870	maleza
18	25° 12' 18.82" N	100° 46' 32.59" O	2011	papa
19	25° 1' 35.59" N	100° 42' 16.67" O	1833	mostrenca
20	25° 21' 8.35" N	101° 1' 37.82" O	1750	invernadero

glutatión reducido y 100 µL de 1-cloro-2,4'-dinitro-benceno, se leyó a tiempo cero (T_0), se volvió a leer a los 5 min (T_5) utilizando el filtro de 340 nm, se tomaron las diferencias de ambos tiempos para el análisis de resultados.

Por último, siguiendo la metodología de Brogdon (1988), se determinaron los niveles de ACE, se colocaron 100 µL del homogenato, se agregaron 100 µL de yoduro de acetilcolina al 3.0 mM y 100 µL de ácido 5,5'-ditio-bis-2-nitrobenzoico, se tomó la primera lectura (T_0), se volvió a correr después de 10 min (T_{10}), utilizando el filtro de 414 nm. En cada una de las pruebas se utilizaron cavidades como controles, G10, G11, G12 como control positivo, agregando a cada uno 300 µL de β-naftil, 300 µL de citocromo-C, para β-EST y OX, respectivamente; y H10, H11, H12 como control negativo 300 µL de solución buffer (KPO_4), a excepción de GST, las cuales no se contemplaron controles positivos y negativos, por lo que se dejaron los espacios vacíos.

Análisis de resultados

Se obtuvo la frecuencia de las muestras que superaron el umbral de resistencia de cada población, para cada enzima. Para determinar este umbral, se tomó la mediana, el valor medio entre la máxima y la mínima absorbancia de cada enzima (Jiménez *et al.*, 2010). El porcentaje de resistencia se estimó mediante el número de medias que excedía dicho umbral, y se clasificaron según Montella *et al.* (2007) con pequeñas modificaciones como: "inalterado" de 0-5%, "incipientemente alterado" 6-30%, "moderadamente alterado" de 31-50%, "alterado" de 51-75%, "muy alterado" por arriba de 76%. Se realizó un ANOVA y prueba de Tukey ($P \leq 0.05$), para conocer la variación en la actividad enzimática en las poblaciones.

RESULTADOS

Para realizar las pruebas bioquímicas, se determinó el número de insectos por muestra, por lo que 10 insectos fueron los requeridos como fuente de enzima, ya que las muestras de 1-7 presentaron

valores por debajo del rango lineal. Para determinar los niveles enzimáticos, mencionaremos que las poblaciones en estudio estuvieron bajo un manejo con insecticidas piretroides, neonicotinoides, fosforados y carbámicos.

Para los niveles enzimáticos de β -EST, se presentaron de forma homogénea, siendo la población 3, la que reportó mayor contenido de éstos, con un valor medio de 3.5061, que corresponde

a una localidad de Emiliano Zapata y la menor fue la población 10, con 2.8896, situada en Navidad (Tabla 2). Las frecuencias de la resistencia mediante β -EST también se comportaron de forma uniforme, ya que sólo las poblaciones 8 y 10 registraron 90% y 70% de la población que superó el umbral, el resto alcanzó 100%, categorizándose a este mecanismo detoxicativo en la zona papera de Coahuila y Nuevo León como "muy alterado".

Tabla 2. Niveles enzimáticos de β -esterasas y frecuencias de resistencia en poblaciones de *B. cockerelli*, en la zona papera de Coahuila y Nuevo León

Niveles enzimáticos de β -esterasas					
Pob.	Abs \pm S.D. *	F.R. 2.744**	Pob.	Abs \pm S.D.	F.R. 2.744**
1	3.5003 \pm 0.01 a	100 ⁵	11	3.4817 \pm 0.03 ab	100 ⁵
2	3.4916 \pm 0.03 a	100 ⁵	12	3.3855 \pm 0.23 ab	100 ⁵
3	3.5061 \pm 0.01 a	100 ⁵	13	3.4850 \pm 0.02 a	100 ⁵
4	3.4960 \pm 0.02 a	100 ⁵	14	3.4875 \pm 0.02 a	100 ⁵
5	3.5057 \pm 0.01 a	100 ⁵	15	3.4937 \pm 0.02 a	100 ⁵
6	3.4375 \pm 0.07 ab	100 ⁵	16	3.4961 \pm 0.02 a	100 ⁵
7	3.4940 \pm 0.02 a	100 ⁵	17	3.4840 \pm 0.01 ab	100 ⁵
8	3.3545 \pm 0.49 b	90 ⁵	18	3.4582 \pm 0.11 ab	100 ⁵
9	3.4985 \pm 0.03 a	100 ⁵	19	3.4922 \pm 0.01 a	100 ⁵
10	2.8896 \pm 0.03 c	70 ⁵	20	3.4800 \pm 0.02 a	100 ⁵

*: Valores con diferentes letras son estadísticamente diferentes ($P \leq 0.05$); Abs: absorbancias; S.D.: desviación estándar; F.R.: frecuencia de resistencia; 5: muy alterado; **: umbral de resistencia.

Para el caso de OX (Tabla 3), presentaron una frecuencia de 70.5% del total de las poblaciones que superaron el umbral, siendo el segundo mecanismo detoxicativo en la zona. Para las poblaciones 8 y 12 están categorizadas como "inalterado"; siendo la población 4 (1.2257) quien registró los más altos valores de OX, seguido de las poblaciones 13 y 14 (3.4850 y 3.4875), con una distancia de 6.5 km entre puntos de muestreo.

Para la GST sólo 1.5% de las poblaciones superaron el umbral de resistencia (Tabla 4). La ACE presentó 33.5% como frecuencia de resistencia. Sin embargo, de las 20 poblaciones, la 7, 14 y 15 clasificadas como "muy alterado" (Tabla 5), de los cuales 7 y 14 pertenecen a San Rafael, Nuevo León y la 15 corresponde a la localidad de Huachichil, con una distancia promedio entre ellos de 4.5 km.

DISCUSIÓN

Respecto a la fuente de enzima, Bradford (1976) menciona que valores fuera del rango no son confiables para la cuantificación de proteína en tejidos. Para los niveles enzimáticos de β -EST, se presentaron de forma homogénea al igual que las frecuencias de la resistencia mediante β -EST, categorizándose a este mecanismo detoxicativo como "muy alterado", de acuerdo a Montella *et al.* (2007). En estudios similares, Flores *et al.* (2006) determinaron frecuencias de resistencia de 100% en mosquitos *Aedes aegypti* (Linnaeus) relacionadas a enzimas (α y β -EST) en poblaciones que han estado expuestas a productos piretroides. Asimismo, Ponce *et al.* (2009) reportaron que las β -EST son el mecanismo que registra los valores más altos en adultos de *Aedes albopictus* (Skuse), expuestos piretroides y organoclorados.

Debido a lo anterior, estas enzimas son las responsables de la resistencia, a través de la detoxificación de organofosforados y carbamatos (Pasteur y Raymond, 1996). Asimismo, otros autores mencionan que su actividad también está asociada con resistencia a piretroides (Brogdon

Tabla 3. Niveles enzimáticos de oxidasas y frecuencias de resistencia en poblaciones de *Bactericera cockerelli*, en la zona papera de Coahuila y Nuevo León

Niveles enzimáticos de oxidasas					
Pob.	Abs ± S.D. *	F.R. 0.445**	Pob.	Abs ± S.D. *	F.R. 0.445**
1	0.8348 ± 0.14 ef	40 ³	11	0.9914 ± 0.12 bcde	90 ⁵
2	0.8559 ± 0.26 de	60 ⁴	12	0.5795 ± 0.05 gh	0 ¹
3	0.9783 ± 0.13 bcde	70 ⁴	13	1.0726 ± 0.13 abc	100 ⁵
4	1.2257 ± 0.10 a	100 ⁵	14	1.0112 ± 0.06 abce	100 ⁵
5	0.9180 ± 0.14 bcde	60 ⁴	15	0.9622 ± 0.06 bcde	90 ⁵
6	1.1100 ± 0.10 ab	100 ⁵	16	0.8820 ± 0.10 cde	70 ⁴
7	0.8746 ± 0.16 cde	50 ³	17	1.0401 ± 0.11 abcd	100 ⁵
8	0.4243 ± 0.08 h	0 ¹	18	0.9408 ± 0.11 bcde	80 ⁵
9	0.9898 ± 0.12 bcde	90 ⁵	19	1.0601 ± 0.07 abc	100 ⁵
10	1.1029 ± 0.09 ab	100 ⁵	20	0.6396 ± 0.14 fg	10 ²

*: Valores con diferentes letras son estadísticamente diferentes ($P \leq 0.05$); Abs: absorbancias; S.D.: desviación estándar; F.R.: frecuencia de resistencia; 1: inalterado; 2: ligeramente alterado; 3: moderadamente alterado; 4: alterado; 5: muy alterado; **: umbral de resistencia.

Tabla 4. Niveles enzimáticos de glutations-transferasas y frecuencias de resistencia en poblaciones de *Bactericera cockerelli*, en la zona papera de Coahuila y Nuevo León

Niveles enzimáticos de glutations-transferasas					
Pob.	Abs ± S.D. *	F.R. 0.084**	Pob.	Abs ± S.D. *	F.R. 0.084**
1	0.0272 ± 0.01 cde	0 ¹	11	0.0416 ± 0.01 abcd	0 ¹
2	0.0188 ± 0.01 de	0 ¹	12	0.0397 ± 0.04 abcd	10 ²
3	0.0151 ± 0.01 de	0 ¹	13	0.0559 ± 0.01 ab	0 ¹
4	0.0175 ± 0.01 de	0 ¹	14	0.0568 ± 0.02 a	10 ²
5	0.0505 ± 0.01 abc	0 ¹	15	0.0304 ± 0.01 abcde	0 ¹
6	0.0285 ± 0.02 bcde	0 ¹	16	0.0221 ± 0.01 de	0 ¹
7	0.0253 ± 0.01 cde	0 ¹	17	0.0558 ± 0.02 ab	10 ²
8	0.0235 ± 0.01 cde	0 ¹	18	0.0280 ± 0.01 bcde	0 ¹
9	0.0368 ± 0.02 abcde	0 ¹	19	0.0217 ± 0.01 de	0 ¹
10	0.0159 ± 0.01 de	0 ¹	20	0.0111 ± 0.01 e	0 ¹

*: Valores con diferentes letras son estadísticamente diferentes ($P \leq 0.05$); Abs: absorbancias; S.D.: desviación estándar; F.R.: frecuencia de resistencia; 1: inalterado; 2: ligeramente alterado; **: umbral de resistencia.

Tabla 5. Niveles enzimáticos de acetilcolinesterasa y frecuencias de resistencia en poblaciones de *Bactericera cockerelli*, en la zona papera de Coahuila y Nuevo León

Niveles enzimáticos de acetilcolinesterasa					
Pob.	Abs ± S.D. *	F.R.% 0.850**	Pob.	Abs ± S.D. *	F.R.% 0.850**
1	0.0423 ± 0.01 g	0 ¹	11	0.4686 ± 0.09 bcd	60 ⁴
2	0.0222 ± 0.01 g	0 ¹	12	0.5105 ± 0.01 abc	70 ⁴
3	0.0348 ± 0.01 g	0 ¹	13	0.4499 ± 0.09 bcd	20 ²
4	0.0058 ± 0.01 g	0 ¹	14	0.5353 ± 0.01 ab	100 ⁵
5	0.4383 ± 0.03 bcde	40 ³	15	0.5706 ± 0.07 ab	100 ⁵
6	0.3740 ± 0.08 cde	20 ²	16	0.3444 ± 0.16 def	30 ³
7	0.5656 ± 0.09 ab	100 ⁵	17	0.2095 ± 0.11 f	10 ²
8	0.6091 ± 0.19 a	70 ⁴	18	0.0196 ± 0.01 g	0 ¹
9	0.4604 ± 0.09 bcd	50 ⁵	19	0.0143 ± 0.01 g	0 ¹
10	0.2365 ± 0.07 ef	0 ¹	20	0.0230 ± 0.01 g	0 ¹

*: Valores con diferentes letras son estadísticamente diferentes ($P \leq 0.05$); Abs: absorbancias; S.D.: desviación estándar; F.R.: frecuencia de resistencia; 1: inalterado; 2: ligeramente alterado; 3: moderadamente alterado; 4: alterado; 5: muy alterado; **: umbral de resistencia.

y Barber, 1990; Flores *et al.*, 2006), tales como la bifentrina y λ -cyhalotrina (Yang *et al.* 2001).

Para el caso de OX, fue el segundo mecanismo detoxificativo en la zona, Riley *et al.* (2000) reportan las esterasas como el principal mecanismo de resistencia en poblaciones de insectos expuestos a piretroides, también involucran al sistema oxidativo. Los altos valores de oxidasas posiblemente se debe a las repetidas aplicaciones de abamectina en San Rafael, Nuevo León; según Clark *et al.* (1994), las enzimas oxidativas son el principal mecanismo fisiológico de resistencia a la abamectina.

La GST, en la zona papera de Coahuila y Nuevo León, no es un factor determinante para la presencia de resistencia de *B. cockerelli*, en concordancia con los resultados obtenidos por Díaz *et al.* (2004) y Landeros *et al.* (2010), utilizando esta misma metodología, reportaron una baja presencia de GST en mosquitos y *Tetranychus urticae* (KOCH), respectivamente. Una de las posibles razones de encontrar bajos niveles de GST, es que estas enzimas están involucradas en la resistencia a insecticidas organofosforados (Ortelli *et al.*, 2003); sin embargo, la elevada producción de β -EST en un organismo es más afín a este grupo toxicológico (Bisset *et al.*, 2001). Para este estu-

dio se encontró un coeficiente de variación muy elevado (56.3%), indicando que dentro de cada población el contenido de GST es heterogéneo resultado de la variabilidad de los individuos para la producción de esta enzima, probablemente se debe a la ausencia de organoclorados, ya que este sistema enzimático provee la forma más importante de resistencia metabólica en insectos a estos plaguicidas través de la dehidroclorinación (Ortelli *et al.*, 2003).

Para la ACE no presentó valores elevados, por lo que podemos considerar como un mecanismo enzimático no importante en el desarrollo de resistencia de *B. cockerelli* en la región agrícola en estudio.

CONCLUSIONES

En la zona papera de Coahuila y Nuevo León, las β - esterasas y oxidasas son las enzimas con mayor presencia, responsables de la resistencia en *B. cockerelli*. Por su parte, glutathion s-transferasa y acetilcolinesterasa no presentan relevancia como mecanismo detoxificativo, por lo que se propone reducir las aplicaciones de productos organofosforados y carbamatos, así como disminuir los intervalos de aplicación para el caso de los piretroides.

LITERATURA CITADA

- ALMEYDA, L. I.; SÁNCHEZ, S. J.; GARZÓN, T. J., Vectores causantes de punta morada en Coahuila y Nuevo León, México. *Agricultura técnica en México*, 32(2): 141-150, 2008.
- BERRY, N. A.; WALKER, M. K.; BUTLER, R. C., Laboratory studies to determine the efficacy of selected insecticides on tomato/potato psyllid. *New Zealand Plant Protection*, 62: 145-151, 2009.
- BISSET, J. A.; RODRÍGUEZ, M. M.; MOLINA, D.; DÍAZ, C.; SOCA, L. A., Esterasas elevadas como mecanismo de resistencia a insecticidas organofosforados en cepas de *Aedes aegypti*. *Revista Cubana de Medicina Tropical*, 53(1): 37-43, 2001.
- BRADFORD, M. M., A rapid and sensitive method for quantification of microgram quantities of protein utilizing the principles of protein-dye binding. *Analytical Biochemistry*, 72: 248-254, 1976.
- BROGDON, W. G.; DICKINSON, M. C., A microassay system for measuring esterase activity and protein concentration in small samples and in high-pressure liquid chromatography eluate fractions. *Analytical Biochemistry*, 131: 499-503, 1983.
- BROGDON, W. G., Mosquito protein microassay-1, protein determinations from small portions of single-mosquito homogenates. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 79: 457-459, 1984.
- BROGDON, W. G., Microassay of acetylcholinesterase activity in small portions of single mosquito homogenates. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 90: 145-150, 1988.
- BROGDON, W. G.; BARBER, A. M., Microplate assay of acetylcholinesterase inhibition kinetics in single mosquitoes homogenates. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 29: 252-259, 1987.
- BROGDON, W. G.; BARBER, A. M., Microplate assay of glutathione s-transferase activity for resistance detection in single mosquito triturates. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 96: 339-342, 1990.
- BROGDON, W. G.; McALLISTER, J. C.; VULULE, J., Hemeperoxidase activity measured in single mosquitoes identifies individuals expressing an elevated oxidase for insecticide resistance. *Journal of the American Mosquito Control Association*, 13: 233-237, 1997.
- CARINO, F. A.; KOENER, J. F.; PLAPP, F. W.; FEYEREISEN, R., Constitutive overexpression of the cytochrome P450 gene Cyp6A1 in a house fly strain with metabolic resistance to insecticides. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 24: 411-418, 1994.
- CLARK, J. M., SCOTT, J. G.; CAMPOS, F.; BLOOMQUIST, J. R., Resistance to avermectins: Extent, mechanisms and management implications. *Annual Review Entomology*, 40: 1-30, 1994.
- CYGLER, M.; SCHRAG, J. D.; SUSSMAN, J. L.; HAREL, M.; SILMAN, I.; GENTRY, M. K., Relationship between sequence conservation and three-dimensional structure in a large family of esterases, lipases and related proteins. *Protein Science*, 2: 366-382, 1993.
- DÁVILA, M.M.D.; CERNA, CH. E.; AGUIRRE, U. L. A.; GARCÍA M. O.; OCHOA F. Y M.; GALLEGOS, M. G.; LANDEROS, F. J. Susceptibilidad y mecanismos de resistencia a insecticidas en *Bactericera cockerelli* (sulc) en Coahuila. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas*, 3(6): 1145-1155.
- DÍAZ C.; RODRÍGUEZ, M. M.; FRESNEDA, M.; BISSET, J. A., Determinación de la actividad glutatión-s-transferasa en cepas de *Culex quinquefasciatus* de Cuba y otros países de América Latina. *Revista Cubana de Medicina Tropical*, 56(2): 111-116, 2004.
- FERSHT, A., Measurement and magnitude of enzymatic rate constants. In: *Enzyme Structure and Mechanism*, 2 ed. New York. W. H.: Freeman and Company, pp. 121-124, 1985.
- FLORES, E. A.; GRAJALES, J. S.; FERNÁNDEZ, I. S.; PONCE, G. G.; LOAIZA, M. H. B.; LOZANO, S.; BROGDON, W. G.; BLACK IV, W. C.; BEATY, B., Mechanisms of insecticide resistance in field populations of *Aedes aegypti* (L.) from Quintana Roo, Southern Mexico. *Journal of the American Mosquito Control Association*, 22: 672-677, 2006.
- GARZÓN, T. J. A.; BÚJANOS, R.; VELARDE, F. S.; MARÍN, J. A.; PARGA, V. M.; AVILÉS, M. C.; ALMEIDA, H. I. SÁNCHEZ, A. J.; MARTÍNEZ, J. L., *Bactericera* vector de fitoplasmas en México, pp. 91-114. En: Flores, O. A y Lira R. H. (Eds), *Detección, diagnóstico y manejo de la enfermedad punta morada de la papa*. España: Parnaso, 2004.
- HAYES, J. D.; PULFORD, D. J., The glutathione s-transferase supergene family: regulation of GST and the contribution of the isoenzymes to cancer chemoprotection and drug resistance. *Critical Reviews in Biochemistry and Molecular Biology*, 30: 445-600, 1995.
- JIMÉNEZ, C. R., Determinación de la tolerancia a insecticidas de diferente grupo toxicológico del psílido de la papa *Bactericera cockerelli* SULC (Hemiptera:Triozidae). Tesis de Maestría Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro. Saltillo, Coahuila, México, 2010.

- LAGUNES, T. A.; VILLANUEVA, J. A., *Toxicología y manejo de insecticidas*. Colegio de Postgraduados en Ciencias Agrícolas, México, 1994.
- LANDEROS, J.; AIL, C.; CERNA, E.; OCHOA, Y.; GUEVARA, L.; AGUIRRE, L., Susceptibilidad y mecanismos de resistencia de *Tetranychus urticae* en rosal de invernaderos. *Revista Colombiana de Entomología*, 36(1): 5-9, 2010.
- LIU, D.; TRUMBLE, J. T., Comparative fitness of invasive and native populations of the potato psyllid (*Bactericera cockerelli*). *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 123: 35-42, 2007.
- MONTELLA, I. R.; MARTINS, A. J.; FERNÁNDEZ, V.; PEREIRA, L. B.; BRAGA, I. A.; VALLE, D., Insecticide resistance mechanism of Brazilian *Aedes aegypti* populations from 2001-2004. *The American Journal of Tropical Medical and Hygiene*, 77: 467-477, 2007.
- MUNYANEZA J. E.; CROSSLIN, J. M.; UPTON, J. E. Association of *Bactericera cockerelli* (Hemiptera: Psyllidae) with "Zebra Chip" a new potato disease in Southwestern United States and México. *Journal of Economic Entomology*, 100: 656-663, 2007.
- ORTELLI, F.; ROSSITER, L. C.; VONTAS, J.; RANSON, H.; HEMINGWAY, J., Heterologous expression of four glutathione transferase genes genetically linked to a major insecticide-resistance locus from the malaria vector *Anopheles gambiae*. *Biochemical Journal*, 373 (Pt 3): 957-63, 2003.
- PASTEUR, N.; RAYMONDS, M., Insecticide resistance genes in mosquitoes: their mutations, migration and selection in field populations. *Journal of Heredity*, 87: 444-449, 1996.
- PONCE, G. G.; BADII, M.; MERCADO, R.; FLORES, A. E., Esterases in *Aedes albopictus* from Northeastern Mexico. *Southwestern entomologist*, 34(4): 477-484, 2009.
- RILEY, D. G.; TAN, W. J.; WOLFENBARGER, D., Activities of enzymes associated with inheritance of bifenthrin resistance in the silverleaf whitefly, *Bemisia argentifolii* *Southwestern Entomologist*, 25: 201-211, 2000.
- RUBIO, C. O.; ALMEYDA, I. H.; IRETA, J.; SÁNCHEZ, J. A.; FERNÁNDEZ, R.; BORDON, J. T.; DÍAZ, C.; GARZÓN, J. A.; ROCHA, R.; CADENA, M., Distribución de la punta morada y *Bactericera cockerelli* Sulc. en las principales zonas productoras de papa en México. *Agricultura Técnica en México*, 32(2): 201-211, 2006.
- SECOR, G. A.; RIVERA, V. V.; ABAD, J. A.; LEE, I. M.; CLOVER, G. R.; LIEFTING, L. W.; LIU, X.; DE BOER, S. H., Association of *Candidatus Liberibacter solanacearum* with zebra chip disease of potato established by graft and psyllid transmission, electron microscopy, and PCR. *Plant Disease*, 93: 574-583, 2009.
- VEGA, G.; RODRÍGUEZ, M.; DÍAZ, G.; BUJANOS, M.; MOTA, S.; MARTÍNEZ, C.; LAGUNES, T.; GARZÓN, T., Susceptibilidad a insecticidas en dos poblaciones mexicanas del salerillo, *Bactericera cockerelli* (sulc) (Hemiptera: Triozidae). *Agrociencia*, 32(4): 463-471, 2008.
- YANG, X.; MARGOLIES, D. C.; ZHU, K. Y.; BUSCHMAN, L. L. Host plant-induced changes in detoxification enzymes and susceptibility to pesticides in the twospotted spider mites (Acari: Tetranychidae). *Journal of Economic Entomology*, 94: 381-387, 2001.