



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES CUAUTITLÁN

**Eriófidos asociados al cultivo de zarzamora
(*Rubus* subgénero *Rubus*) y distribución intra-
planta de *Phyllocoptes gracilis* (Nalepa) (Acari:
Eriophyidae) en Michoacán**

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:
INGENIERO AGRÍCOLA

P R E S E N T A :
Óscar Gibrán Ábrego Álvarez

Asesor: Dr. Jesús Alberto Acuña Soto
Coasesor: Dr. Sergio Jiménez Ambriz

Cuautitlán Izcalli, Estado de México, 2023



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES CUAUTITLÁN
SECRETARÍA GENERAL
DEPARTAMENTO DE TITULACIÓN

DR. DAVID QUINTANAR GUERRERO
DIRECTOR DE LA FES CUAUTITLÁN
PRESENTE

ATN: DRA. MARÍA DEL CARMEN VALDERRAMA BRAVO
del Departamento de Titulación
de la FES Cuautitlán.



Con base en el Reglamento General de Exámenes, y la Dirección de la Facultad, nos permitimos comunicar a usted que revisamos la: **Tesis**

Eriófididos asociados al cultivo de zarzamora (*Rubus* subgénero *Rubus*) y distribución intraplanta de *Phyllocoptes gracilis* (Nalepa) (Acari:Eriophyidae) en Michoacán

Que presenta el pasante: **Óscar Gibrán Ábrego Álvarez.**
Con número de cuenta: **413100847** para obtener el Título de: **Ingeniero Agrícola**

Considerando que dicho trabajo reúne los requisitos necesarios para ser discutido en el **EXAMEN PROFESIONAL** correspondiente, otorgamos nuestro **VOTO APROBATORIO.**

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"
Cuautitlán Izcalli, Méx. a 24 de Noviembre de 2022.

PROFESORES QUE INTEGRAN EL JURADO

	NOMBRE	FIRMA
PRESIDENTE	Dra. Rosa Navarrete Maya	
VOCAL	Dr. Sergio Jiménez Ambriz	
SECRETARIO	M. en C. Juan Roberto Guerrero Agama	
1er. SUPLENTE	Ing. Asunción Martínez Vazquez	
2do. SUPLENTE	Dra. Martha Elena Domínguez Hernández	

NOTA: los sinodales suplentes están obligados a presentarse el día y hora del Examen Profesional.

MCVB/ntm*

Página intencionalmente en blanco

Dedicatoria

A aquel que, a pesar de ser invisible, es perceptible a través de las criaturas más diminutas de la tierra, pero instintivamente sabias.

A mis abuelitos “Fide” y “Tenchis” por mostrarme la belleza del campo.

A mi “Guachita” (quizás del purépecha *uátsi* ‘hijo, hija’) querida por alentar mi afición a la ciencia y siempre otorgarme su apoyo incondicional.

A la Dra. Nora Cristina Mesa Cobo por adentrarme en el apasionante mundo de la acarología.

A todos mis Profesores.

A mi *alma mater*.

A cualquier estudiante que hizo lo imposible por concluir su investigación durante la pandemia de la COVID-19.

Página intencionalmente en blanco

Agradecimientos

Deseo expresar mi agradecimiento sincero al actual y anterior personal del Centro Nacional de Referencia Fitosanitaria (SENASICA, SADER), especialmente al del Laboratorio de Entomología y Acarología: M. en C. Héctor Enrique Vega Ortiz, Biól. Román Martínez Rosas, Dra. Dulce Hernández Zetina, M. en C. Hugo Enrique González García, M. en C. Liliana Hernández Sosa y M. en C. Edith Blanco Rodríguez; por transmitirme parte de sus conocimientos y compartir su tiempo, espacio y amistad. A la Dra. Magnolia Moreno Velázquez por permitirme llevar a cabo parte de mi investigación en el Laboratorio de Micología brindándome todos los recursos a su alcance; a la Biól. Bárbara Hernández Macías del Laboratorio de Bacteriología, al M. en C. Leonel Rosas Hernández del Laboratorio de Nematología y la M. en C. María del Rocío Hernández Hernández del Departamento de Fitopatología por facilitar mi investigación mediante el préstamo de material y equipo indispensables; al Dr. Víctor Torres Torres por la gestión de todos los trámites que garantizaron mi acceso al Centro; y al Ing. Ismael Pérez García por compartirme bibliografía relevante que difícilmente hubiera podido conseguir.

Agradezco profundamente al Instituto de Biología de la UNAM, principalmente a los miembros de la Colección Nacional de Ácaros: la M. en C. Griselda Montiel Parra y la Dra. Tila María Pérez Ortiz por recibirme en su laboratorio, capacitarme y suministrarme varios recursos que enriquecieron mi trabajo; y al entonces estudiante de posgrado M. en C. Bernardo Daniel López Sandoval por orientarme en la preparación de especímenes para su observación al Microscopio Electrónico de Barrido (MEB). A la M. en C. María Berenit Mendoza Garfías del Laboratorio Nacional de la Biodiversidad por su asesoramiento y asistencia en la captura de microfotografías en el MEB.

Mi gratitud al Dr. Ricardo Alberto Toledo Hernández antes investigador en Driscoll's Operaciones S.A. de C.V. por concederme acceso a todas las plantaciones visitadas en Michoacán, muchas veces llevándome hasta ellas, ofreciéndome su apoyo absoluto al realizar los muestreos y acogiéndome en su hogar; también, aprecio sus valiosas observaciones y sugerencia a este trabajo. Reconozco la ayuda prestada en numerosas ocasiones por los integrantes de su equipo de trabajo: Francisco Landeros Pedro, Alejandra Martínez Lúa, Andrea Guzmán Báez y Mauro Gerardo Velázquez Velázquez; sin su colaboración los muestreos no hubieran sido

eficientes y amenos. A todos los ranchos visitados y sus encargados, muchísimas gracias.

Considero importante agradecerle al Dr. Gabriel Otero Colina y a mi amigo, en aquel tiempo estudiante de posgrado, M. en C. Fernando Martínez Huasanche, ambos del Colegio de Postgraduados, por compartirme los detalles más finos de la técnica de preparación de ácaros para su observación al MEB. Agradezco tanto a la Biól. Mercedes Guadalupe López Campos como al Dr. Ignacio Vázquez Rojas por concederme el honor de conocer el Laboratorio “Anita Hoffmann” en la Facultad de Ciencias de la UNAM; permitiéndome tomar microfotografías de varios de los especímenes estudiados a través de Microscopía Óptica de Contraste Interdiferencial. Me siento muy agradecido con el Dr. Miguel Tapia Rodríguez, responsable de la Unidad de Microscopía del Instituto de Investigaciones Biomédicas de la UNAM, por contactarme una vez aminorada la COVID-19 y ayudarme a concluir la descripción morfométrica de los eriófidos estudiados

Me encuentro sumamente agradecido con mi asesor el Dr. Jesús Alberto Acuña Soto por la extraordinaria paciencia que me tuvo, compartirme su amplia experiencia con los eriófidos y todas sus aportaciones a esta investigación. Del mismo modo, agradezco al Dr. Sergio Jiménez Ambriz por complementar este trabajo con sus sugerencias y observaciones, sobre todo con la homologación de los términos científicos en inglés. Aprecio mucho el apoyo y las correcciones de todos mis sinodales; a este respecto, me gustaría destacar a la Dra. Martha Elena Domínguez Hernández quien fue de gran ayuda con la parte estadística y al M. en C. Juan Roberto Guerrero Agama por facilitar mis tramites de titulación.

Quisiera darles las gracias a: la Dra. Gloria María Solares Díaz, quien desde un principio me ayudo a definir las etapas fenológicas de la zarzamora y diseñar el plan de muestreo; a mi amiga, la Ing. Madel Jiménez Romano por revisar la descripción botánica de la zarzamora y proporcionarme bibliografía actual; y a mi compañera de generación la Ing. Ana Karen Granados Mayorga por brindarme toda su ayuda con muchos de los trámites relacionados con mi proceso de titulación.

Muchísimas gracias al M. en C. Ismael Eduardo Huerta de la Barrera de la Universidad de Guadalajara por compartirme parte de sus conocimientos y experiencia en cuanto al manejo de Photoshop, permitiéndome ilustrar gran parte de este trabajo.

I am grateful to Dr. James W. Amrine Jr. from West Virginia University, USA and to Dr. Enrico de Lillo from Università degli studi di Bari Aldo Moro, Italy for answering my emails since I started writing to them; share valuable information with me, including their database of the eriophyoid mites of the world and digital books; and carry out the corroboration of the specimens sent to their laboratories. Thanks so much to Dr. Karin Winkler and Dr. Gerben Messelink from Wageningen University and Research, the Netherlands for sharing information about the eriophyoids mites associated with *Rubus* plants, their damage and management; to Dr. Jamie Davies from Biosecurity Tasmania, Australia for sending me his research work about the redberry mite; to Dr. Stuart MacFarlane and the curators of the FruitGateway website at the James Hutton Institute, UK for providing some pictures of the redberry and raspberry leaf mites damage in Scotland.

Le doy las gracias a mis amigos: Ruth Marisol Zanabria Luna, por brindarme su apoyo sincero, compartirme su experiencia sobre los sistemas de filtrado y el uso de membranas de nitrocelulosa; Alan Monter Santillán, por ayudarme con el software AutoCAD; Roxana Borda Mamani, por asistirme en uno de los muestreos más laboriosos de este trabajo; Luz María Velázquez Sánchez y Cyntia Nayely Nolacea López, por impulsarme a concluir este trabajo a pesar de las dificultades; Yolitzma Pérez Alamilla, Francly Jhoana Ceballos Burgos y Víctor Danilo David Chanci, por animarme en algún momento durante este trabajo.

Mi eterna gratitud a toda mi familia, sobre todo a mis padres y hermanos, sin su apoyo sencillamente esta investigación no hubiera sido posible. No menos importante, todo mi afecto a nuestra Maddy por haber sido un soporte emocional al final de este trabajo.

Página intencionalmente en blanco

Contenido

	Pág.
Índice de Tablas	<i>i</i>
Índice de Figuras	<i>ii</i>
Resumen	<i>v</i>
Abstract	<i>vi</i>
Parte I Introducción	1
1. Introducción General	3
1.1. Justificación	5
1.2. Objetivo General	6
1.3. Objetivos Particulares	6
Parte II Marco Teórico	7
2. Cultivo de Zarzamora y Eriófidos Asociados	9
2.1. Distribución y clasificación del género <i>Rubus</i>	9
2.2. Descripción botánica de la zarzamora	11
2.3. Estadios fenológicos de la zarzamora	13
2.4. Especies y variedades cultivadas en México	17
2.5. Producción mundial de zarzamora	22
2.6. Producción nacional de zarzamora	26
2.7. Eriófidos asociados a <i>Rubus</i>	29
3. Introducción a la Superfamilia Eriophyoidea	36
3.1. División del cuerpo	36
3.2. Anatomía general	39
3.3. Morfología general	55
3.4. Clasificación taxonómica	69
3.5. Bio-ecología básica	75
3.6. Técnicas y métodos de estudio	128

	Pág.
4. Eriófidos Perjudiciales para el Cultivo de <i>Rubus</i> spp.	145
4.1. Principales especies	145
4.2. Síntomas/daños asociados	161
4.3. Manejo integrado	172
Parte III Materiales y Métodos	187
5. Características Ecológicas de la Zona de Estudio	189
6. Eriófidos Asociados a Zarzamoras	191
6.1. Muestreo y embalaje	191
6.2. Preservación y montaje	193
6.3. Descripción y corroboración	194
7. Distribución Intraplanta de <i>Phyllocoptes gracilis</i> (Nal.)	197
7.1. Muestreo, embalaje y selección	197
7.2. Extracción y cuantificación	199
7.3. Análisis estadístico	200
Parte IV Resultados y Discusión	203
8. Eriófidos Asociados a Zarzamora	205
9. Distribución Intraplanta de <i>P. gracilis</i>	238
Parte V Conclusiones	251
10. Conclusión General	253
Parte VI Referencias	257
Parte VII Anexos	287
A1. Especies y distribución del género <i>Rubus</i> en México	289
A2. Clasificación taxonómica de Eriophyoidea II	292
A3. Principales géneros dentro Eriophyoidea*	293
A4. Clave de síntomas y signos asociados a eriófidos	297
A5. Virus transmitidos por eriófidos	302

*Eriophyidae, Diptilomiopidae y Phytoptidae.

A6.	Medios para el montaje de eriófidos	Pág. 308
A7.	Diagramas morf.: <i>P. gracilis</i>, <i>A. essigi</i> y <i>A. orthomerus</i>	310
A8.	Normal climatológica estación 16137 Urepetiro, Mich.	314
A9.	Preparación de eriófidos para su observación al SEM	315
A10.	Subparcela sembrada con ‘DB13’ y ‘DB7’	317

Página intencionalmente en blanco

Índice de Tablas

Tabla	Pág.
1. Secciones y principales especies de <i>Rubus</i> .	10
2. Estadios fenológicos de la zarzamora.	14
3. Distribución de las especies de <i>Rubus</i> en Michoacán.	18
4. Variedades comerciales de zarzamora liberadas en México.	20
5. Eriófidos (Eriophyoidea: Eriophyidae) asociados a <i>Rubus</i> en el mundo.	31
6. Eriófidos (Eriophyoidea: Diptilomiopidae) asociados a <i>Rubus</i> en el mundo.	34
7. Clasificación taxonómica de Eriophyoidea I, <i>sensu</i> Klimov <i>et al.</i> (2018).	70
8. Clasificación taxonómica de Eriophyoidea III, <i>sensu</i> Amrine <i>et al.</i> (2003).	75
9. Clasificación del daño causado por eriófidos en las plantas.	81
10. Agentes para el aclaramiento y/o montaje de eriófidos.	137
11. Montaje de eriófidos empleando medio Keifer.	138
12. Montaje de eriófidos empleando medio Heinze o Berlese modificado.	140
13. Morfología de hembra de <i>Phyllocoptes gracilis</i> .	147
14. Morfología de los estadios larvales de <i>P. gracilis</i> , <i>sensu</i> Domes (1957).	149
15. Morfología de la hembra de <i>Acalitus essigi</i> .	153
16. Morfología de la hembra de <i>Acalitus orthomerus</i> .	158
17. Estrategias generales para el MIA enfocado a eriófidos.	175
18. Ingredientes activos utilizados para el control de eriófidos asociados a <i>Rubus</i> .	178
19. Procedencia del material vegetal colectado.	191
20. Cantidad de muestras procesadas.	193
21. Submuestras procesadas.	198
22. Rasgos morfométricos de las especies de eriófidos estudiadas.	232
23. Morfometría del genital interno de <i>P. gracilis</i> .	237
24. Densidad poblacional de <i>P. gracilis</i> .	239
25. Índices de disp. (<i>b</i> de Taylor) por estrato para las poblaciones de <i>P. gracilis</i> .	248

Índice de Figuras

Figura	Pág.
1. Estadios fenológicos de la floricaña.	16
2. <i>Popcorn stage</i> .	17
3. Producción promedio mundial de zarzamora y otras bayas afines.	23
4. Superficie cosechada promedio mundial de zarzamora y otras bayas afines.	24
5. Rendimiento prom. mundial del cultivo de zarzamora y otras bayas afines.	25
6. Promedio mundial de exportaciones de frambuesa y zarzamora fresca.	25
7. Promedio mundial de importaciones de frambuesa y zarzamora fresca.	26
8. Producción y valor promedio nacional del cultivo de zarzamora.	27
9. Promedio nacional de la superficie sembrada y cosechada con zarzamora.	28
10. Rendimiento promedio nacional del cultivo de zarzamora.	28
11. Promedio nacional de exportaciones de frambuesa y zarzamora fresca.	29
12. Principales divisiones del cuerpo de los eriófidos, vistas laterales.	38
13. Pseudotagmas y segmentación del cuerpo de Eriophyoidea.	39
14. Fotografías CLSM de la musculatura del cuerpo de los eriófidos.	42
15. Anatomía de <i>Phytoptus avellanae</i> I.	44
16. Anatomía de <i>P. avellanae</i> II.	45
17. Estructura general del gnatosoma de los eriófidos.	48
18. Sistema reproductor femenino de los eriófidos.	52
19. Sistema reproductor masculino de los eriófidos, vista ventral y dorsal.	54
20. Vista lateral del gnatosoma de los eriófidos.	56
21. Morfotipos del idiosoma en Phytoptidae.	57
22. Estructura general del prodorso en los eriófidos.	60
23. Orientación natural de los tubérculos y las sedas escapulares.	61
24. Estructura general del primer par de patas en los eriófidos.	63
25. Empodios tarsales de distintas especies.	64
26. Estructura general de la región coxigenital de los eriófidos.	66
27. Morfología de la región genital.	67
28. Genital femenino de <i>Trisetacus</i> .	68
29. Comparativa entre linajes cercanos a Eriophyoidea, fot. de SEM-criogén.	72

Figura	Pág.
30. Clasificaciones alternativas de Eriophyoidea.	74
31. Posición alimenticia de <i>Aculus comatus</i> .	80
32. Agallas foliares inducidas por eriófidos.	86
33. Agallas foliares sacciformes inducidas por eriófidos.	88
34. Otros tipos de agallas inducidas por eriófidos.	90
35. Teratogénias y otros síntomas inducidos por eriófidos.	92
36. Necrosis y otras heteroplasias inducidas por eriófidos I.	95
37. Necrosis y otras heteroplasias inducidas por eriófidos II.	97
38. Síntomas de agentes virales transmitidos por eriófidos.	99
39. Síntomas de algunos emaravirus transmitidos o asociados a eriófidos.	101
40. Conidios de <i>Puccinia</i> sp. sobre <i>Abacarus hystrix</i> .	103
41. Signos asociados a eriófidos.	106
42. Fotografía CLSM del embrión de un huevo de <i>Oziella hirtae</i> .	111
43. Ciclo de vida de los eriófidos.	115
44. Ciclo de vida complejo acorde con la fenología de un hospedero decidido.	118
45. Principales mecanismos de dispersión pasiva.	123
46. Quiescencia en tricomas foliares.	126
47. Refugio en domacios de <i>Cupania vernalis</i> .	127
48. Cámara pegajosa para la extracción de eriófidos.	132
49. Microfotografía DICLM del escudo prodorsal y la región coxigenital.	151
50. Daños asociados a <i>Phyllocoptes gracilis</i> .	164
51. Daños asociados a <i>A. essigi</i> en frutos de <i>R. subg. R.</i>	168
52. Daños asociados a <i>A. orthomerus</i> y <i>Epitrimerus gibbosus</i> .	171
53. Ubicación política de la zona de estudio.	189
54. Climograma estación 16137 Urepetiro, Michoacán.	190
55. Patrón de distribución del muestreo sistemático.	192
56. Microfotografías de DICLM del cuerpo de una hembra de <i>P. gracilis</i> .	206
57. Microfotografías de DICLM de dos hembras de <i>P. gracilis</i> .	207
58. Microfot. de SEM del escudo prodorsal y la región coxigen. de <i>P. gracilis</i> .	208
59. Microfotografías de DICLM y PCLM del empodio de <i>P. gracilis</i> .	209
60. Microfotografías de SEM de las patas de <i>P. gracilis</i> .	209

Figura	Pág.
61. Microfotografías DICLM y PCLM del genital interno de <i>P. gracilis</i> .	211
62. Microfotografía de SEM del cuerpo de <i>P. gracilis</i> .	211
63. Microfot. de SEM de los anillos dorsales y la región telosomal de <i>P. gracilis</i> .	212
64. Microfotografías de PCLM del macho de <i>P. gracilis</i> .	213
65. Microfotografías PCLM de la ninfa de <i>P. gracilis</i> .	215
66. Síntomas/daños asociados a <i>P. gracilis</i> en frutos de ‘DrisBlackThirteen’.	222
67. Síntomas/daños asociados a <i>P. gracilis</i> en ‘DrisBlackSeven’.	223
68. Microfotografía de DICLM de <i>Acalitus</i> cf. <i>essigi</i> .	226
69. Microfotografías de PCLM de <i>A. cf. essigi</i> .	226
70. Diagrama de algunas de las características de <i>Diptacus</i> cf. <i>rubusolum</i> .	230
71. Prueba LSD de Fisher para la densidad de <i>P. gracilis</i> en los factores eval.	244
72. Prueba Tukey-Kramer para la densidad de <i>P. gracilis</i> en los factores eval.	245
73. Posible competencia interespecífica dentro del sitio de estudio.	246
74. Densidad de <i>P. gracilis</i> por estrato a través del periodo de muestreo.	249

Resumen

México lidera la producción global de zarzamora, destinando gran parte de la cosecha al mercado internacional. Entre las limitantes fitosanitarias más importantes para la fruticultura mundial se encuentran los ácaros, de estos, los eriófidos son plagas recurrentes que pasan inadvertidas o son difíciles de detectar. Durante este trabajo, se realizaron muestreos periódicos en Zamora, Michoacán y en algunas localidades aledañas para identificar los eriófidos asociados al cultivo de zarzamora. Además, se estudió preliminarmente la distribución intraplanta de *Phyllocoptes gracilis* en dos variedades cultivadas en Zamora. La identificación se efectuó con varias técnicas de microscopía y descripciones morfológicas. Las densidades poblacionales de *P. gracilis* se analizaron mediante las pruebas LSD Fisher, Tukey-Kramer y el índice *b* de Taylor. Se registra por primera vez en México a *P. gracilis* suscitando la *redberry disease*. No se encontraron síntomas del *Raspberry leaf blotch emaravirus* (RLBV). Asimismo, se sospecha la existencia de *Acalitus essigi* y *Diptacus rubus-colum*. Las densidades poblacionales de *P. gracilis* en las dos variedades estudiadas alcanzan sus niveles más altos a mediados del verano y el otoño, siendo mayores en el estrato superior y en los brotes apicales tanto de las cañas como de las ramas fructíferas. Adicionalmente, exhibe un patrón de distribución fuertemente agregado a lo largo de las cañas, especialmente en los estratos inferiores. De confirmarse la transmisión del RLBV a través de *P. gracilis*, quizás resulte ser el eriófido de mayor importancia económica para el cultivo de especies afines a *Rubus*. Aunque se requieren más estudios, parece ser que *P. gracilis* depende de microhábitats específicos, sumamente influenciados por la fenología de su hospedero y el manejo agronómico, que determinan sus hábitos y estrategias de supervivencia.

Palabras clave: Eriophyoidea, *Phyllocoptes gracilis*, *Rubus*, plaga, *redberry disease*, distribución intraplanta

Abstract

Mexico leads the global production of blackberries, distributing a large part of the harvest to the international market. Among the most important phytosanitary limitations for world fruit growing are mites, of which eriophyids are recurrent pests that go unnoticed or are difficult to detect. During this work, periodic samplings were carried out in Zamora, Michoacán and in some neighboring localities to identify the eriophyids associated with blackberry cultivation. In addition, the intraplant distribution of *Phyllocoptes gracilis* in two varieties grown in Zamora was preliminarily studied. The identification was made with various microscopy techniques and morphological descriptions. Regarding the population densities of *P. gracilis*, were analyzed using the LSD Fisher, Tukey-Kramer tests, and Taylor's *b*-index. *P. gracilis* is recorded for the first time in Mexico causing the redberry disease. No symptoms of the *Raspberry leaf blotch emaravirus* (RLBV) were found. The existence of *Acalitus essigi* and *Diptacus rubuscolum* is suspected. The population densities of *P. gracilis* in the two cultivars studied reach their highest levels in mid-summer and autumn, being higher in the upper layer and in the apical shoots of both the canes and the fruiting branches. Additionally, it exhibits a strongly aggregated distribution pattern throughout the canes, especially in the lower strata. If the transmission of RLBV through *P. gracilis* is confirmed, it may turn out to be the most economically important eriophyid for the cultivation of species related to *Rubus*. Although more studies are required, it seems that *P. gracilis* depends on specific microhabitats, highly influenced by the phenology of its host and agronomic management, which determine its habits and survival strategies.

Key words: Eriophyoidea, *Phyllocoptes gracilis*, *Rubus*, pest, redberry disease, intraplant distribution

Parte I Introducción

Página intencionalmente en blanco

1. Introducción General

Los ácaros son un grupo de artrópodos quelicerados de proporciones diminutas, hábitos alimenticios variados y amplia distribución. Asimismo, representan el grupo más diverso dentro de los arácnidos, con más de 55,000 especies descritas (Dhooria, 2016). La gran diversidad de ácaros no solo se ve reflejada en el conjunto de especies existentes, sino que se manifiesta en las relaciones que han establecido con otros seres vivos; las plantas se encuentran entre los componentes bióticos de mayor importancia para los ácaros, además de proveerles un hábitat, en ellas ocurren distintas interacciones como: depredación, comensalismo, parasitismo, etc. (Pérez *et al.*, 2014). El parasitismo, desde el punto de vista económico, es considerado el tipo de interacción más perjudicial para las plantas cultivadas (Walter y Proctor, 2013; Vacante, 2015).

Los ácaros que parasitan las plantas pertenecen al orden Acariformes, aunque mayormente al suborden Prostigmata; suelen ser muy diversos y se caracterizan por alimentarse exclusivamente de fluidos (Walter y Proctor, 2013). En el mundo se conocen alrededor de 7,000 especies fitófagas, de las cuales, poco más de la mitad pertenecen a la superfamilia Eriophyoidea: Phytoptidae, Diptilomiopidae y Eriophyidae (Amrine *et al.*, 2003; Dhooria, 2016).

En comparación con los ecosistemas naturales, las comunidades de ácaros que colonizan los agroecosistemas suelen ser poco diversas. No obstante, son importantes porque su abundancia relativa es mayor y tienen el potencial de ocasionar daños económicos importantes para la agricultura (Cardona-Mejía y Mesa-Cobo, 2015: 53). Aunque resulta difícil dimensionar la magnitud de las pérdidas económicas ocasionadas por ácaros, tanto las ventas como el uso global de acaricidas han ido en aumento; la producción frutícola mundial, por ejemplo, registró en 2008 pérdidas de más de 400 millones de dólares por el uso de acaricidas, convirtiéndola en la actividad agrícola más susceptible al daño por ácaros (Van Leeuwen *et al.*, 2015).

Los eriófidos son los artrópodos más pequeños que se alimentan únicamente de tejidos vegetales, miden en promedio 100-500 μm , por tal motivo, es muy común que pasen desapercibidos en las mercancías agrícolas (Hoy, 2011). A pesar de su diminuto tamaño y escasa movilidad, se dispersan de forma pasiva a través de corrientes de aire, lluvia y principalmente por actividades antropogénicas, estas últimas les permiten recorrer grandes distancias en poco tiempo (Michalska *et al.*, 2010; Van Leeuwen

et al., 2010). Alrededor de 85 especies de eriófidos, agrupados en 30 géneros distintos, son considerados “especies exóticas invasoras” o “adventicias” que han sido diseminadas de forma accidental o deliberadamente mediante el intercambio comercial de sus hospederos (principalmente plantas de interés hortofrutícola u ornamental) y/o sus productos (Navia *et al.*, 2010; CIPF, 2019c).

También, son colonizadores altamente específicos pues habitan plantas hospederas susceptibles con las que están estrechamente relacionados. Por consiguiente, los hábitos alimenticios de la gran mayoría de las especies se restringen a un determinado hospedero o grupo de ellos, ocasionando diferentes tipos de daños (Jeppson *et al.*, 1975; Keifer *et al.*, 1982; Westphal y Manson, 1996; Vacante, 2015). Los daños que provocan no se limitan a malformaciones o anomalías en las estructuras de las plantas, sino a la capacidad de algunas especies para transmitir agentes virales o propiciar otro tipo de desórdenes conocidos como “toxemias” (Keifer *et al.*, 1982; Oldfield, 1996b; Vacante, 2015).

Los eriófidos generalmente se distribuyen en su hospedero de forma agregada o agrupada (Davies *et al.*, 2001a; Landeros *et al.*, 2003). Habitan distintas estructuras vegetales (p. ej. hojas, yemas, frutos, brácteas, etc.), pese a ello, no se distribuyen en todas estas dentro de una misma planta, suelen preferir ciertas zonas. Su afinidad hacia ciertas estructuras también obedece a factores climáticos y fisiológicos, algunas especies hibernan en las yemas durante el invierno, mientras que otras habitan primordios vegetativos o florales (Perring *et al.*, 1996). Se distinguen tres grupos con base en la forma de distribución en su hospedero: (a) “itinerantes o de vida libre”, (b) “buscadores de refugios” y (c) “inductores de refugios o formadores de agallas/erineos” (Sabelis y Bruin, 1996; Skoracka *et al.*, 2010).

Asimismo, son capaces de soportar condiciones realmente adversas; resisten bajas temperaturas, incluso menores a las que podría soportar su hospedero. Dicha particularidad les permite sobrevivir al transporte de mercancías refrigeradas (Navia *et al.*, 2010: 228; Vacante, 2015: 51). El tipo de reproducción de la mayoría de las especies es estrictamente partenogénica por arrenotoquia, en la que los huevos fertilizados originan hembras y los infértiles machos; por lo cual, únicamente se requiere de una sola hembra para iniciar una nueva población potencialmente dañina para la agricultura y los ecosistemas (Helle y Wysoki, 1996; Chetverikov, 2015a: 153; Vacante, 2015: 34).

1.1. Justificación

El cultivo de frutillas (*berries*) ha incrementado a nivel mundial, en dicha expansión, la frambuesa y la zarzamora (*blackberry*) son relevantes. En los últimos diez años (2009-2018), México se ha posicionado como primer productor mundial de zarzamora y actualmente sustenta los mejores rendimientos (FAO, 2020a). Los factores ecológicos de las regiones, el empleo de técnicas forzadas de cultivo, el uso de variedades (= cultivares) con bajos requerimientos de horas frío y la cercanía con los Estados Unidos (USA), han contribuido a incrementar la producción (Clark y Finn, 2014; Hall, 2017). Durante el 2019, México cosechó más de 298,000 t de fruto fresco con un valor de 678.52 millones de dólares, siendo los estados de Michoacán y Jalisco los principales productores (SIAP, 2020; DOF, 2020).

La diversidad de especies de eriófididos en México es poco estudiada, de las 95 especies registradas solamente 16 son consideradas de importancia económica, aunque es muy probable que existan más (Acuña-Soto y Estrada-Venegas, 2009). A nivel mundial, se conocen alrededor de 50 especies de eriófididos asociadas al género *Rubus* L. (Rosaceae) (de Lillo y Amrine, base de datos sin publicar). En México tan solo se tiene constancia de tres especies asociadas a variedades de zarzamora (*Rubus* subgénero *Rubus* Watson) y especies no nativas de *Rubus* sp. (Acuña-Soto *et al.*, 2014; DGSV-CNRF, 2018; Acuña-Soto *et al.*, 2019; Ayala-Ortega *et al.*, 2019). De estas, *Acalitus essigi* (Hassan, 1928) (comúnmente conocido como “redberry mite”) es la única especie de importancia económica considerada “plaga regulada sujeta a vigilancia pasiva” (DGSV-CNRF, 2019).

Por otro lado, *Phyllocoptes gracilis* (Nalepa, 1890) (comúnmente conocido como “dryberry mite o blackberry leaf mite”) es una especie buscadora de refugio reportada como plaga secundaria en el cultivo de frambuesa [*Rubus* subgénero *Idaebatus* (Focke) Focke)] y zarzamora (Gordon *et al.*, 1997; EPP0, 2002). Puede confundirse fácilmente con *A. essigi* o *Acalitus orthomerus* (Keifer, 1951) (Vacante, 2015). Coloniza diversas estructuras de las cañas: yemas, hojas y frutos; no obstante, cuando existen infestaciones severas, los daños son evidentes en los frutos (Jeppson *et al.*, 1975). Ocasionan que estos se desarrollen y maduren más rápido de lo habitual y que las drupas se vayan deshidratando paulatinamente hasta que el fruto se seca por completo (de Lillo y Duso, 1996; Vacante, 2015). Además, es el presunto vector del virus del *Raspberry leaf blotch emaravirus* (RLBV), el cual provoca malformaciones y coloraciones atípicas, así como, maduración desigual en frutos, necrosis de las estructuras afectadas

y pérdida del vigor de la planta (McGavin *et al.*, 2012; Dong *et al.*, 2016; Jevremović *et al.*, 2016).

Los mecanismos de dispersión, la bio-ecología y adaptabilidad de los eriófidos los convierte en organismos potencialmente dañinos para la agricultura, especialmente en las regiones productoras más importantes del país en donde su presencia ha sido poco estudiada y mucho menos los daños que estos pudieran provocar en cultivos de alto valor comercial. Diversas regiones productoras de frutillas en el estado de Michoacán presentan problemas con ácaros y algunos cultivos como la zarzamora reportan supuestos daños atribuidos a la presencia de eriófidos, por tal motivo, es importante identificar las principales especies de la superfamilia Eriophyoidea asociadas a zarzamora a fin de corroborar su presencia, determinar si estas suponen alguna amenaza a la producción del cultivo en el país y profundizar en su estudio a fin de proponer estrategias de manejo integrado.

1.2. Objetivo General

Identificar las principales especies de eriófidos (Acari: Eriophyoidea) asociadas al cultivo de zarzamora (*Rubus* L. subgénero *Rubus* Watson) y estimar de manera preliminar la distribución intraplanta de *Phyllocoptes gracilis* (Nalepa, 1890) (Acari: Eriophyidae) en Michoacán.

1.3. Objetivos Particulares

- Realizar una compilación bibliográfica sobre la superfamilia Eriophyoidea (Acari: Prostigmata) estableciendo su relación con algunos aspectos del cultivo de zarzamora.
- Determinar las especies de eriófidos vinculadas al cultivo de zarzamora y detectar sus principales daños en Zamora y otros municipios aledaños.
- Evaluar la distribución intraplanta de *P. gracilis* mediante su densidad poblacional y el índice de dispersión de Taylor (*b*) en las variedades ‘DrisBlackThirteen’ y ‘DrisBlackSeven’ en una localidad de Zamora.

Parte II Marco Teórico

Página intencionalmente en blanco

2. Cultivo de Zarzamora y sus Eriófidos Asociados

Al igual que otras frutillas, la zarzamora es un cultivo que ha cobrado auge en mundo debido a las propiedades organolépticas y nutricionales de sus frutos. En México se considera un cultivo altamente rentable debido que su comercialización se orienta principalmente al mercado internacional. Es un producto que, además de dejar una derrama económica importante en las regiones productoras, requiere de una gran cantidad de mano de obra, especialmente durante la cosecha y las podas. No obstante, como sucede con otros cultivos, su producción y comercialización conllevan distintas problemáticas fitosanitarias. Los ácaros eriófidos son unas de tales, pues cada vez son plagas más recurrentes con el potencial de impactar directamente en la calidad del fruto, pero que con frecuencia pasan desapercibidas o son difíciles de detectar. En este apartado se abordan algunos aspectos generales sobre la zarzamora que permiten comprender su relación con este tipo de plagas, su importancia económica tanto a nivel mundial como nacional; un listado con las distintas especies de eriófidos asociadas al género *Rubus*, incluyendo su rango de hospederos, actual distribución y hábitos.

2.1. Distribución y clasificación del género *Rubus*

Con excepción de la Antártida, las plantas de zarzamora y frambuesa se distribuyen en todos los continentes. La mayoría de las especies se encuentran en Europa, Norte y Suramérica; mientras que, en África y Oceanía apenas existen unas cuantas. Comúnmente habitan las regiones templadas y frías del hemisferio norte, pero también las regiones montañosas intertropicales (Rzedowski y Calderón, 2005; Hummer, 2017; Sobczyk, 2018).

A nivel mundial se conocen más de 500 especies pertenecientes a *Rubus* L. (Rosaceae) y miles de variedades comerciales (o cultivares, *sensu* Art. 2 en Brickell *et al.*, 2016). Asimismo, debido a procesos de reproducción apomíctica e hibridación natural, existe una enorme variación entre especies; dificultando su clasificación taxonómica y ocasionando problemas a los fitomejoradores quienes, a lo largo del tiempo, han empleado diferentes binomios para referirse a las variedades cultivadas (Rzedowski y Calderón, 2005; Sobczyk, 2018; Carter *et al.*, 2019).

Hummer (2017), menciona que el uso de binomios latinos es apropiado para variedades derivadas de mutaciones o programas de selección a partir de especies silvestres, más no para variedades con múltiples progenitores. La mayoría de los nombres que reciben las variedades de

zarzamora presentan serias inconsistencias que obstaculizan su comercialización, por ejemplo, el nombre “*Rubus* híbrido” hace referencia a cualquier variedad dentro del género, pero no necesariamente a las de zarzamora. Lo mismo ocurre cuando se emplea “*Rubus* sp. o spp.”, ambas designaciones son generalistas y no aluden a sus progenitores. El nombre *Rubus fruticosus* L. “agg. o aggr.” (agregado), se usa para referirse al conjunto de especies europeas, pero también para nombrar a la maleza *Rubus plicatus* Weihe & Nees (= *R. fruticosus* L. *sensu stricto*) (código EPPO: RUBFR); por lo que, el uso de dicha acepción supone serias restricciones al ingreso de su material vegetal en países como Australia, Nueva Zelanda, Estados Unidos (USA) y México, donde es considerada una plaga reglamentada (CABI, 2019c; EPPO, 2019a; CIPF, 2019a).

A diferencia de la frambuesa [*Rubus* subgénero *Idaeobatus* (Focke) Focke: *R. idaeus* L. y otras especies], las variedades de zarzamora se derivan de un complejo de especies, razón por la cual su nombre científico no contiene epíteto específico (Fin y Clark, 2012). Actualmente, se ha establecido el nombre “*Rubus* subgénero *Rubus* Watson” para designar a las variedades provenientes de Europa, Escandinavia y Norteamérica (Oriental y Occidental). A su vez, el subgénero *Rubus* se divide en 12 secciones donde se agrupan las principales especies que se han utilizado para el mejoramiento genético (tab. 1). Dicha designación, además de facilitar su clasificación, ha contribuido a establecer el rango de distribución de las especies de importancia económica e identificar las plagas y las enfermedades asociadas a las variedades comerciales (Hummer, 2017).

Tabla 1. Secciones y principales especies del subgénero *Rubus*.
Adaptado de Hummer (2017).

Sección	Distribución	Principales especies
<i>Allegheniensis</i>	Norteamérica Oriental	<i>R. allegheniensis</i> Porter y <i>R. alumnus</i> L.H. Bailey
<i>Arguti</i>	Norteamérica Oriental	<i>R. argutus</i> Link, <i>R. frondosus</i> Bigelow y <i>R. pennsylvanicus</i> Poir.
<i>Caesii</i>	Europa	<i>R. caesius</i> L.
<i>Canadenses</i>	Norteamérica Oriental	<i>R. canadensis</i> L.
<i>Carylifolii</i>	Escandinavia	<i>R. dumetorum</i> Weihe
<i>Cuneifolii</i>	Norteamérica Oriental	<i>R. cuneifolius</i> Pursh

Tabla 1. Continuación.

Sección	Distribución	Principales especies
<i>Flagellares</i>	Norteamérica Oriental	<i>R. flagellaris</i> Willd.
<i>Hispidi</i>	Norteamérica Oriental	<i>R. hispidus</i> L.
<i>Persistentes</i>	Norteamérica Oriental	<i>R. trivialis</i> Michx.
<i>Rubus</i>	Europa y Norteamérica	<i>R. anglocandicans</i> A. Newton, <i>R. armeniacus</i> L., <i>R. axillaris</i> Lej. y <i>R. fruticosus</i> agg.
<i>Setosi</i>	Norteamérica Oriental	<i>R. setosus</i> Bigelow y <i>R. vermontanus</i> Blanch.
<i>Ursini</i>	Norteamérica Occidental	<i>R. ursinus</i> Cham. & Schldl.

2.2. Descripción botánica de la zarzamora

Las zarzamoras son plantas arbustivas, subarbustivas o herbáceas de hábito erecto a procumbente. La base de la planta (corona) y su sistema radical son estructuras perennes, mientras que los tallos (cañas) generalmente son bianuales (Rzedowski y Calderón, 2005; Clark y Finn, 2011). Las cañas, usualmente arqueadas, se encuentran provistas de agujones o espinas; pero también existen variedades desprovistas de tales apéndices, característica que podría ser un rasgo genético homogéneo o el producto de una quimera periclinal. Asimismo, existen variedades que desarrollan espinas con el transcurso del tiempo, mientras que otras permanecen inermes todo su ciclo biológico (Finn y Clark, 2012; Strick, 2017).

Las hojas pueden ser trifoliadas o palmaticompuestas con cinco o siete folíolos, con menor frecuencia pinnaticompuestas o simples, se disponen de forma alterna y cuentan con estípulas que a menudo se encuentran unidas a la base del peciolo o al tallo (Rzedowski y Calderón, 2005). Las especies y variedades del género *Rubus* son caducifolias, sin embargo, en las regiones templadas algunas variedades no pierden la totalidad de sus hojas, pero las que lo hacen, tienden a dejar adherido el peciolo al tallo. La coloración de la parte adaxial de las hojas varía en función de la estación, verde durante el verano y rojo a púrpura en el otoño, mientras que, el color

de la de la parte abaxial puede ser verde claro a blanco y puede estar provista de espinas (Hummer y Janick, 2007; Strick, 2017).

Las flores generalmente son pequeñas (0.5-1.5 cm), hermafroditas o rara vez unisexuales y con hipantio corto. Se disponen a manera de racimos, corimbos, cimas o panículas y en ocasiones pueden ser solitarias. El cáliz consta de cinco segmentos persistentes, patentes o reflejos y de prefloración imbricada. Mientras que la corola, aunque a veces ausente, se conforma de cinco pétalos blancos a rosados, erectos a patentes y de prefloración imbricada. Los estambres son numerosos (60-90), filamentosos cilíndricos o planos. El gineceo consta de varios carpelos apocárpicos (60-80), a veces sólo unos pocos, que se disponen sobre un receptáculo convexo o cónico (a veces llamado “toro o *torus*” o “núcleo”) que a menudo se alarga en fruto. Además, presentan estilo subterminal y dos óvulos, de los cuales uno de ellos comúnmente es abortivo (Rzedowski y Calderón, 2005; Graham y Woodhead, 2011; Valencia-Ávalos *et al.*, 2012).

Al ocurrir la fecundación, cada carpelo origina una “drupa pequeña, drupilla o drupeola” de base concrecente que junto con el receptáculo conforman un “fruto agregado, polidrupa o conocarpo” (Valencia-Ávalos *et al.*, 2012; Troiani *et al.*, 2017: 169). Las drupillas tienen un exocarpio delgado, un mesocarpio jugoso y endocarpio lignificado que recibe el nombre de “pireno o hueso”. Por lo general, encierra una sola semilla o a veces dos (Calderón, 1993; Clark y Finn, 2011; Hummer, 2017). La zarzamora se distingue porque su fruto maduro se mantiene íntegro al desprenderse, mientras que, en la frambuesa el receptáculo permanece adherido al cáliz (Strik, 2017).

La cubierta de la semilla (pireno) presenta ornamentaciones a manera de depresiones (retículas), dichos patrones son únicos entre especies y podrían ser utilizados como caracteres taxonómicos. De igual manera, posee una epidermis externa engrosada (exotesta) y dos capas multicelulares de macroesclerenquima que se encuentran en ángulos rectos entre sí (Wadaa *et al.*, 2011; Hummer, 2017). Las semillas son “ortodoxas” (tolerantes a la desecación y pueden almacenarse con muy bajos contenidos de humedad) y habitualmente requieren de procesos de escarificación-estratificación y/o técnicas de cultivo *in vitro* para germinar (Finn, 2008; Osuna-Fernández A.M. y Osuna-Fernández H.R., 2019).

2.3. Estadios fenológicos de la zarzamora

La fenología es el estudio de los eventos naturales cíclicos y estacionales de las plantas que dependen de factores ecológicos, fisiológicos y genéticos. Dichos sucesos permiten determinar el periodo apropiado para realizar diversas prácticas agronómicas, incluyendo las fitosanitarias (Fenner, 1998). Existe poca información sobre los estadios fenológicos de la zarzamora, probablemente porque los estudios requieren varios años de observación para completarse. En este apartado se describe la fenología de la zarzamora basándose en la información existente y se brinda una escala adaptada a la codificación BBCH para facilitar su comprensión (tab. 2) (Schmid, 2001; Meier, 2018).

Las plantas de zarzamora tienen una expectativa de vida de 15-50 años, pues tanto la corona como el sistema radical son perennes. Ambas estructuras son un suministro importante de carbohidratos y reservas que favorecen el desarrollo de yemas y cañas, pero también son fundamentales durante la fructificación. Gran parte de las raíces se concentran en los primeros 30-100 cm del suelo, aunque algunas pueden penetrar hasta 2 m de profundidad (Strik, 2017).

El ciclo de vida de las cañas es bianual, pues crecen vigorosamente durante el primer año y tras haber florecido mueren al siguiente (Valencia-Ávalos *et al.*, 2012). Las cañas vegetativas o de primer año se denominan “primocañas”, mientras que las fructíferas o de segundo año “floricañas”. Asimismo, con base en su hábito de crecimiento, las variedades comerciales se clasifican en: erectas, semi-erectas o postradas (procumbentes) (Finn y Clark, 2012). Por otro lado, existen variedades anuales o con “primocañas fructíferas”, las cuales florecen después de un corto periodo de crecimiento, incluso sin haber acumulado “horas frío” (cantidad de horas en las que la temperatura del aire se encuentra entre 0 y 7 °C a partir de que las plantas entran en reposo) o verse influenciadas por la duración del día (plantas de fotoperiodo neutro). La mayoría de esas variedades tienen primocañas erectas e inermes (Strik y Thompson, 2009; Strik, 2017).

A inicios de primavera, a partir de las yemas de renuevo, la corona emite una serie de brotes vegetativos vigorosos que continúan desarrollándose hasta que algún factor ambiental (p. ej. temperaturas más bajas) o físico (p. ej. podas) limite su crecimiento. Conforme los brotes crecen, también engrosan y lignifican (crecimiento secundario), formándose así las nuevas primocañas (Bonfil-Campos, 2010). Además, durante esa estación, las yemas laterales de cada nudo retoñan formando una o más ramas

fructíferas (racimos) con 1-4 brotes mixtos (conformados por primordios vegetativos y florales): uno primario, uno secundario y uno o más terciarios (Strik, 2017). Las labores de poda y/o tutorado que se llevan a cabo en el verano, propician que el periodo de ramificación se extienda a lo largo de dicha estación (Strik *et al.*, 2017).

A diferencia de las variedades con floricañas fructíferas, el periodo de floración/fructificación de las variedades anuales, depende del sistema de producción al que fueron sometidas, pero usualmente ocurre a inicios o finales del verano y se extiende al otoño (Strik *et al.*, 2012). La disminución de la duración del día y la temperatura en el otoño, desaceleran los procesos fisiológicos en la planta y consecuentemente su crecimiento, obligando a las primocañas a entrar en un estado latente o periodo de reposo en el que gradualmente perderán sus hojas (abscisión foliar) (Calderón, 1993). Las primocañas aletargadas necesitan acumular cierta cantidad de horas frío para poder retoñar y florecer adecuadamente en primavera, cada variedad tiene sus propios requerimientos, pero normalmente se satisfacen entre las 200-900 horas frío (Strik, 2017).

Tabla 2. Estadios fenológicos de la zarzamora (*Rubus* subg. *Rubus*).
Adaptado de Schmid (2011).

Cód.	Primocañas	Floricañas
Estadio principal 0. Brotación, desarrollo de las yemas		
00	-	Dormancia invernal o periodo de reposo
07	-	Las yemas vegetativas empiezan a abrir
09	Las cañas emergen de la superficie del suelo	Puntas verdes en yemas
Estadio principal 1. Desarrollo de las hojas		
10	Ápices foliares sobresalen de las escamas	
11	Primeras hojas desplegadas	
16	Seis o más hojas desplegadas	
Estadio principal 3. Desarrollo de las cañas		
31	Alcanzan el 10 % de su long. varietal final	-
36	Alcanzan el 60 % de su long. varietal final	-
39	Alcanzan su máxima longitud varietal final	-
Estadio principal 5. Desarrollo de las inflorescencias		
51	Primeras yemas florales visibles	
53	Los pétalos de las flores se extienden (botones florales compactos)	
55	Los pétalos de las flores se extienden (botones florales separándose)	

Tabla 2. Continuación.

Cód.	Primocañas	Floricañas
57	Botones florales péndulos, parcialmente rojos en la punta (<i>popcorn stage</i>)	
59	Pétalos blancos visibles, flor aún cerrada (etapa muy corta)	
Estadio principal 6. Floración		
60	Primeras flores aisladas abiertas	
61	10 % de las flores abiertas	
65	Plena floración: 50 % de las flores abiertas o marchitas	
69	Final de la floración: la mayoría de las flores marchitas, primeros frutos visibles	
Estadio principal 7. Desarrollo de los frutos		
71	10 % de los frutos inmaduros (verdes) visibles	
75	50 % de los frutos inmaduros (verdes) visibles	
79	La mayoría de los frutos inmaduros (verdes) visibles	
Estadio principal 8. Maduración de los frutos		
81	Comienzo de la coloración varietal de los primeros frutos	
85	Progreso de la coloración varietal de los primeros frutos	
89	Frutos maduros: primeros frutos de color varietal	
891	10 % de los frutos cosechables	
895	50 % de los frutos cosechables	
899	La mayoría de los frutos pueden ser cosechados	
Estadio principal 9. Senescencia y comienzo de la dormancia		
91	Fin del crecimiento de los brotes, follaje aún verde	
93	Las hojas empiezan a decolorarse	
95	Abscisión de las hojas	
97	Dormancia	Muerte de las cañas de segundo año
99	Labores culturales finalizando la cosecha	

Tras percibir un estímulo, generalmente días más largos y cálidos, las yemas de las ramas laterales despiertan de su letargo invernal, desplegando las escamas y exponiendo los primordios foliares y florales (etapa de inducción floral) (fig. 1A, B) (Grajales-Muñiz, 2004). A partir de ese momento las primocañas reciben el nombre de floricañas, dicha etapa inicia hacia finales de invierno y se extiende a través de la primavera (fig. 1C-D). El orden de apertura de las flores es variable, aunque siempre es mayor en la parte alta y media de las floricañas, ya que es donde existe mayor exposición a la luz. A medida que los botones florales abren, los estambres y los pistilos son visibles para sus polinizadores, principalmente abejas (Strik, 2017). El polen es viable 1-2 semanas a partir de que los botones

empiezan a mostrar los pétalos (aun plegados), fase coloquialmente conocida como “*popcorn stage*” (fig. 2); los estigmas en cambio son receptivos 3 días después (Finn, 2008).

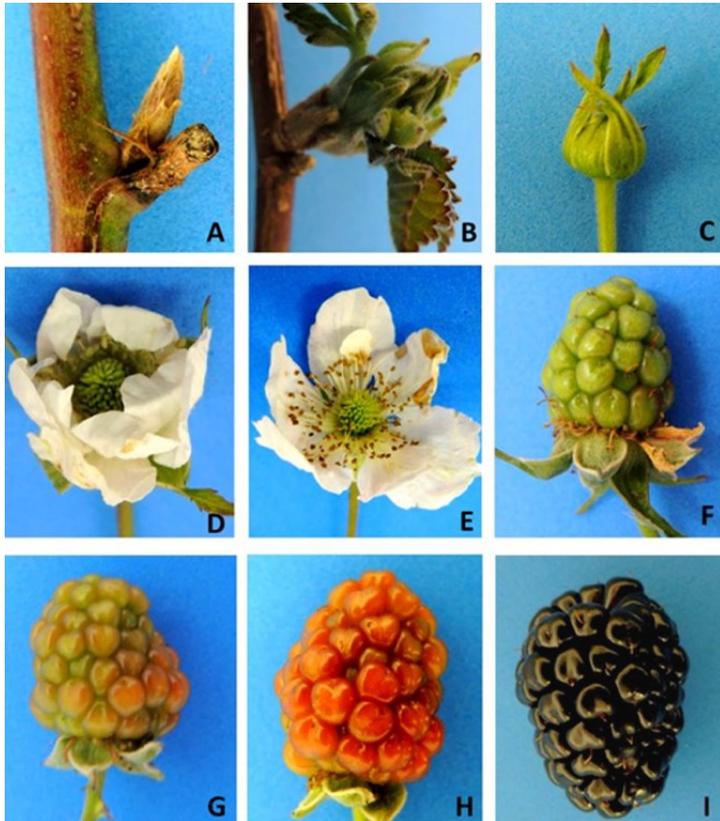


Figura 1. Estadios fenológicos de la floricaña. (A) Yema en reposo o dormancia, (B) brote mixto, (C) botón floral, (D) flor semi abierta, (E) flor completamente abierta, (F) fruto inmaduro color verde, (G) fruto temprano inmaduro con matices rosados, (H) fruto inmaduro color rosado y (I) fruto maduro. Adaptado de Hussain *et al.* (2016: 80).

Una vez que ocurre la polinización, cada ovario fecundado origina una drupilla, que en conjunto forman una polidrupa comúnmente llamada “baya” (*berry*) (Calderón, 1993; Valencia-Ávalos *et al.*, 2012). En la primavera, el fruto incrementa rápidamente su tamaño a medida que los

procesos de división celular se aceleran; posteriormente, su crecimiento disminuye cuando el embrión en la semilla empieza a desarrollarse y el endocarpio endurece; el proceso culmina a partir de que las drupillas empiezan a expandirse (Grajales-Muñiz, 2004; Strik, 2017). Durante su desarrollo, los frutos experimentan distintas tonalidades, elementalmente: verde, rosa o rojo y negro; el resto son intermedias, es decir, una proporción entre las principales (fig. 1F-I) (Hussain *et al.*, 2016).

Finalmente, los frutos maduran 35-60 días después de la polinización, además, son considerados “no climatéricos”, porque su tasa respiratoria no aumenta mientras maduran, a pesar de que existe producción de etileno. Por tal razón, es necesario que los frutos adquieran todas sus propiedades organolépticas en la planta antes de ser cosechados, algunas variedades llegan a ese punto cuando los frutos cambian de color negro brillante a mate (Grajales-Muñiz, 2004; Strik, 2017).



Figura 2. *Popcorn stage*. Botón floral de *R.* subg. *R* ‘DrisBlackSeven’ con pétalos plegados y parcialmente rosados. © Ó.G. Ábrego, FESC/UNAM-Michoacán, México.

2.4. Especies y variedades cultivadas en México

Cada región del mundo en donde las zarzamoras crecen de forma silvestre, se han desarrollado pequeñas industrias o comercios sustentados en las especies locales (Pritts, 1991: 1; Strik *et al.*, 2007: 209; Finn y Clark, 2012). México no es la excepción, pues se sabe que antes de la conquista las culturas precolombinas de Mesoamérica utilizaban los frutos de las especies

nativas de “moreras o zarzamoras” (Serna-Arnaiz y Castany-Prado, 2014). En la actualidad, los frutos continúan recolectándose y comercializándose para usarse en la gastronomía local en algunos estados como Michoacán (Rzedowski y Calderón, 2005).

En México existen alrededor de 41 especies de *Rubus* (anexo 1), de las cuales, únicamente 13 de ellas son consideradas endémicas, el resto se distribuye ampliamente (Rzedowski y Calderón, 2005; MEXU, 2020; Bánki *et al.*, 2023). Algunas otras como: *R. flagellaris*, *R. parviflorus* (*thimbleberry*) y *R. rosifolius* (*roseleaf raspberry*) en ciertos países son catalogadas como especies exóticas invasoras, en el país solo la última posee dicha acepción (Villaseñor y Espinosa-García, 2004; CABI, 2019d).

La mayoría de las especies de *Rubus* en Michoacán habitan los bosques templados del Eje Volcánico Transmexicano (Rodríguez-Bautista *et al.*, 2019). Además, se distribuyen en casi 30 municipios, en donde predominan: *R. adenotrichos* y *R. cymosus* (tab. 3). A pesar del uso tradicional y el grado de adaptabilidad de muchas de las especies, muy pocas o ninguna se han utilizado en programas de mejoramiento genético, únicamente se tiene constancia de algunas cruza: ‘Tupy’ x *R. sapidus* y ‘Kiowa’ x *R. sapidus* (Segura *et al.*, 2012; Rodríguez-Bautista *et al.*, 2018).

Tabla 3. Distribución de las especies de *Rubus* en Michoacán. Elaborada con datos de Rzedowski & Calderón (2005) y MEXU (2020).

Especie	Municipios
<i>R. adenotrichos</i> Schltldl.	Acuitzio, Ario, Charo, Erongarícuaro, Hidalgo, Madero, Morelia, Nahuatzen, Pátzcuaro, Queréndaro, Salvador Escalante, Tingambato, Tzintzuntzan, Tzitzio, Uruapan y Zitácuaro
<i>R. allegheniensis</i> Porter	-
<i>R. caudatisepalus</i> Calderon*	-
<i>R. coriifolius</i> Liebm.	-
<i>R. costaricanus</i> Liebm.	Uruapan
<i>R. cymosus</i> Rydb.*	Charo, Cherán, Erongarícuaro, Indaparapeo, Morelia, Pátzcuaro, Queréndaro, Quiroga, Salvador Escalante, Zinapécuaro y Zitácuaro

*Endémica.

Tabla 3. Continuación.

Especie	Municipios
<i>R. humistratus</i> Steudel*	Acuitzio, Charo, Morelia, Ocampo y Zinapécuaro
<i>R. idaeus</i> subsp. <i>strigosus</i> (Michx.) Focke	Zitácuaro
<i>R. liebmannii</i> Focke	Nuevo Parangaricutiro y Tangamandapio
<i>R. pringlei</i> Rydb.	Epitacio Huerta, Erongaricuario, Tingambato y Zitácuaro
<i>R. pumilus</i> Focke*	Hidalgo, Huiramba, Pátzcuaro, Tlalpujahua y Zinapécuaro
<i>R. sapidus</i> Schtdl.	Angamacutiro, Morelia y Panindícuaro
<i>R. schiedeanus</i> Steud.	-

*Endémica.

En los 90s, empleando la variedad ‘Brazos’, México incursionó en el cultivo de zarzamora obteniendo buenos resultados. No obstante, a partir del año 2000 la producción fue incrementando sustancialmente, dicho crecimiento se debió a la aplicación de diversas técnicas de cultivo forzado y a la adopción de ‘Tupy’ como variedad principal (Clark, 2006; Clark y Finn, 2014; Finn y Clark, 2017). Durante ese periodo, el 90 % de la producción de zarzamora en Michoacán se limitó al uso exclusivo de ‘Tupy’ (Calderón-Zavala, 2006).

Muchas de las variedades establecidas en el país han sido desarrolladas por la Universidad de Arkansas (UA) en USA. Algunas como ‘Tupy’ y su predecesora ‘Brazos’, se evaluaron en locaciones con bajos requerimientos de horas frío de Texas (USA) y Río Grande del Sur (Brasil), pero no propiamente para su cultivo en México (Clark y Finn, 2011; Finn y Clark, 2012). Sin embargo, debido al éxito obtenido y a la creciente demanda, el país siguió adoptando variedades liberadas por la UA como: ‘Comanche’, ‘Cherokee’, ‘Cheyenne’, ‘Shawnee’, ‘Choctaw’, ‘Chickasaw’ y ‘Ouachita’ (Calderón-Zavala, 2006; López-Medina, 2006). Al mismo tiempo, con la llegada de empresas trasnacionales como Driscoll Strawberry Associates (Driscoll’s Inc.), se establecieron en Michoacán y Jalisco diferentes variedades como: ‘Pecos’, ‘Sleeping Beauty’, ‘Zorro’ y ‘Driscoll Cowles’, todas ellas desarrolladas por dicha empresa en Watsonville, California (USA) (Finn y Clark, 2017).

Mundialmente, el desarrollo y evaluación de nuevas variedades se ha convertido en una de las actividades fundamentales para la producción

de zarzamora y otras frutillas. Pese a ello, los programas de fitomejoramiento enfocados a la creación de nuevas variedades de zarzamora y frambuesa son escasos en México. La Unión Internacional para la Protección de las Obtenciones Vegetales (UPOV) reconoce en el país 148 variedades de *Rubus* inscritas o en algún proceso de inscripción, 48 de estas corresponden a zarzamoras (*Rubus* subg. *Rubus*) (Códigos UPOV: RUBUS, RUBUS_EUB). Adicionalmente, el Servicio Nacional de Inspección y Certificación de Semillas (SNICS), encargado de regular la liberación de variedades en el país, incluye dos más bajo proceso de inscripción: ‘Palma’ y ‘DrisBlackTwenty’ (Vásquez-Navarrete y Vera-Castillo, 2019) (tab. 4). Sin embargo, la mitad de todos los derechos de obtentor son propiedad de Driscoll’s Inc. (UPOV 2020). Actualmente, dicha corporación lidera la producción de zarzamora en México; empleando distintas variedades como ‘DrisBlackFive’ (Dasha™) y ‘DrisBlackSix’ (Victoria™) de floricañas fructíferas y ‘DrisBlackThirteen’ (Elvira™) de primocañas fructíferas inermes (Finn y Clark, 2017: 76).

Tabla 4. Variedades comerciales de zarzamora (*Rubus* subg. *Rubus*) liberadas en México. Elaborada con datos de Vásquez-Navarrete & Vera-Castillo (2019) y UPOV (2020).

Denominación	Nombre comercial	No. de concesión	Periodo de concesión	Obtentor
Driscoll Sonoma*	-	0236	2005-2018	Driscoll Strawberry Associates Inc.
Driscoll Cowles	-	0228	2005-2023	Driscoll's Inc.
Driscoll Eureka	-	0227	2005-2023	Driscoll's Inc.
Pecos	-	0235	2005-2023	Driscoll Strawberry Associates Inc.
Sleeping Beauty	-	0145	2005-2023	Driscoll's Inc.
Zorro	-	0237	2005-2023	Driscoll's Inc.
Driscoll Carmel	-	0229	2005-2023	Driscoll's Inc.
Zafiro Azteca*	-	1096	2013-2018	Black Venture Farm S. de R.L. de C.V.
DrisBlackTwo	King George™	0971	2013-2031	Driscoll's Inc.
DrisBlackFive	Dasha™	1027	2013-2031	Driscoll's Inc.
DrisBlackFour	Catherine™	1028	2013-2031	Driscoll's Inc.
DrisBlackThree*	Monica™	1187	2014-2032	Driscoll's Inc.
DrisBlackSeven	Vanessa™	1188	2014-2032	Driscoll's Inc.
DrisBlackSix	Victoria™	1189	2014-2032	Driscoll's Inc.

*Concesión expirada.

Tabla 4. Continuación.

Denominación	Nombre comercial	No. de concesión	Periodo de concesión	Obtendor
Incentive	-	1248	2014-2032	Plant Sciences, Inc.
Amara	Amara	1249	2014-2032	Hortifrut S.A.
Camila	Camila	1250	2014-2032	Hortifrut S.A.
Olmecca Black*	-	1416	2015-2018	Black Venture Farm S. de R.L. de C.V.
DrisBlackEight	-	1322	2015-2033	Driscoll's Inc.
HJ7	-	1315	2015-2033	Plant Sciences, Inc.
APF 45	Prime-Ark®45	1325	2015-2033	The Board of Trustees of the University of Ar- kansas
DrisBlackTwelve	Chance™	1512	2016-2034	Driscoll's Inc.
DrisBlackEleven	-	1513	2016-2034	Driscoll's Inc.
DrisBlackThirteen	Elvira™	1511	2016-2034	Driscoll's Inc.
DrisBlackFourteen	-	1565	2016-2034	Driscoll's Inc.
APF-122	Mary Carmen®	1500	2016-2034	The Board of Trustees of the University of Ar- kansas
DrisBlackSixteen	-	1704	2017-2035	Driscoll's Inc.
A-2312	Stella	1855	2018-2036	The Board of Trustees of the University of Ar- kansas, Division of Ag- riculture
APF-190T	Prime-Ark® Traveler	1856	2018-2036	The Board of Trustees of the University of Ar- kansas, Division of Ag- riculture
EXPB3181	-	2089	2018-2036	Expoberries, S.A. de C.V.
EXPB31810	-	2090	2018-2036	Expoberries, S.A. de C.V.
EXPB422	-	2091	2018-2036	Expoberries, S.A. de C.V.
EXPB3187	-	2092	2018-2036	Expoberries, S.A. de C.V.
DrisBlackSeventeen	Rebeca™	2117	2019-2037	Driscoll's Inc.
Nayeli	-	2178	2019-2037	Gerardo Escalera Villanueva

*Concesión expirada.

Tabla 4. Continuación.

Denominación	Nombre comercial	No. de concesión	Periodo de concesión	Obtendor
Yazareth	-	2179	2019-2037	Gerardo Escalera Villanueva
DrisBlackEighteen	Letizia™	2261	2019-2037	Driscoll's Inc.
Aketzali	-	2136	2019-2037	Black Venture Farm S. de R.L. de C.V.
Yoali	-	2137	2019-2037	Black Venture Farm S. de R.L. de C.V.
Amelali	-	2138	2019-2037	Black Venture Farm S. de R.L. de C.V.
SP Atzimba	-	2139	2019-2037	Splendor Produce S. de R.L. de C.V.
SP Erandy	-	2140	2019-2037	Splendor Produce S. de R.L. de C.V.
Osage	Osage	2295	2019-2037	The Board of Trustees of the University of Arkansas
A-2416T	-	2296	2019-2037	The Board of Trustees of the University of Arkansas
A-2491T	-	2297	2019-2037	The Board of Trustees of the University of Arkansas
Plablack 15157**	Plablack 15157	-	-	Plantas de Navarra S.A.
MM01**	-	-	-	Mario Aguas Alvarado
Palma**	-	-	-	Oscar Manuel Herrera del Río
DrisBlackTwenty**	Laurita™	-	-	Driscoll's Inc.

*Concesión expirada. **En proceso inscripción.

2.5. Producción mundial de zarzamora

Norteamérica ha desempeñado un papel importante en la reciente expansión de la producción mundial de zarzamora, especialmente para su consumo en fresco en USA y Europa. Algunos factores que han contribuido con ese aumento son: el suministro constante del fruto durante todo el año, el desarrollo de variedades con mayor vida de anaquel y el creciente interés de los consumidores por sus beneficios a la salud (Clark y Finn, 2014).

Anualmente, el mundo produce en promedio (2009-2018) más de 860,000 t de fruto fresco de zarzamora y otras bayas afines (a excepción

de la frambuesa) (código FAOSTAT: 0558) con un valor medio (2009-2016) de 905.31 millones de dólares (FAO, 2020a y b). Los principales productores son: México, Vietnam, Papúa Nueva Guinea, Turquía e Italia (fig. 3). En los últimos años (2009-2018), México se ha mantenido como principal productor de zarzamora, aportando cerca del 93 % de la producción en Norteamérica (Canadá, USA y México) y más del 28 % de la producción mundial. Los países que destinan la mayor superficie para la cosecha de zarzamora u otras bayas afines son: Papúa Nueva Guinea, Vietnam, México, Polonia y Turquía. Sin embargo, la producción en los dos primeros se basa fundamentalmente en el cultivo de especies de moras [*Morus* spp. (Moraceae)] y no precisamente de zarzamora (*Rubus* spp.). Dicho esto, México posee la mayor superficie promedio cosechada con zarzamora en el mundo, destinando 10,827 ha seguido de Polonia con 10,481 ha (fig. 4) (FAO, 2020a).

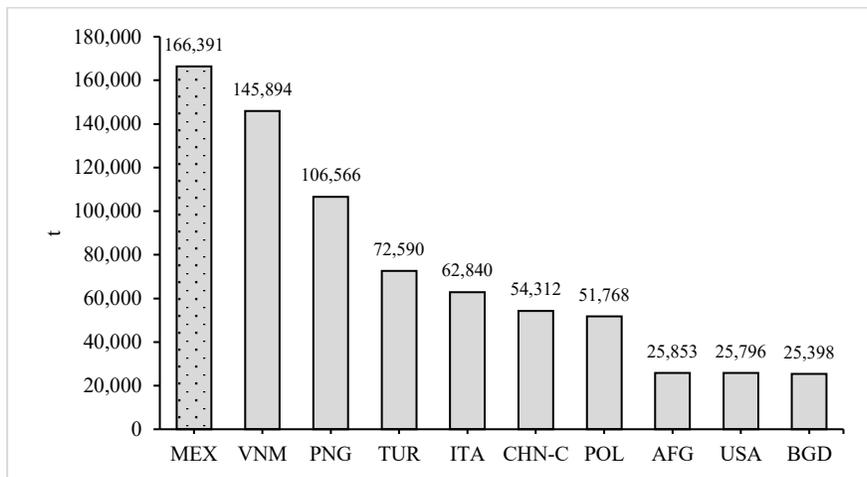


Figura 3. Producción promedio mundial de zarzamora y otras bayas afines (2009-2018). MEX: México, VNM: Vietnam, PNG: Papúa Nueva Guinea, TUR: Turquía, ITA: Italia, CHN-C: China-Continental, POL: Polonia, AFG: Afganistán, USA: Estados Unidos y BGD: Bangladés. Elaborada con datos de la FAO (2020a).

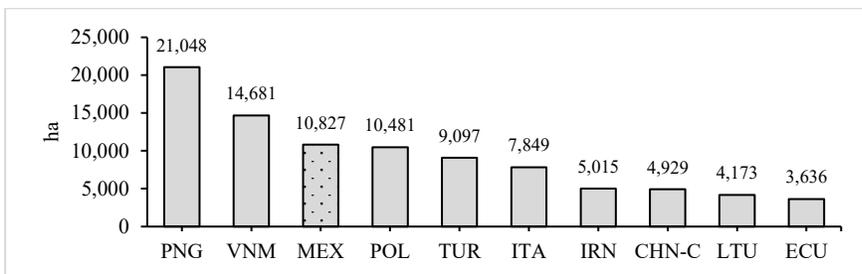


Figura 4. Superficie cosechada promedio mundial con zarzamora y otras bayas afines (2009-2018). PNG: Papúa Nueva Guinea, VNM: Vietnam, MEX: México, POL: Polonia, TUR: Turquía, ITA: Italia, IRN: Irán, CHN-C: China-Continental, LTU: Lituania y ECU: Ecuador. Elaborada con datos de la FAO (2020a).

Entre los países con mejor rendimiento promedio en los últimos diez años figuran: Costa Rica, México, Nueva Zelanda, Uzbekistán y Bangladés (fig. 5). En el 2009 Costa Rica obtuvo un rendimiento promedio anual de $17.73 \text{ t}\cdot\text{ha}^{-1}$; no obstante, dicho parámetro ha disminuido en los últimos años hasta alcanzar $16.69 \text{ t}\cdot\text{ha}^{-1}$ en 2018. A pesar de que México tiene un rendimiento promedio menor al de Costa Rica, su rendimiento anual ha ido en aumento, en 2018 obtuvo un máximo histórico de $21.81 \text{ t}\cdot\text{ha}^{-1}$, cerca del doble de lo que reportan el resto de los países (FAO, 2020a).

A nivel mundial México, USA, España, Portugal y Marruecos son los principales exportadores de frambuesa y zarzamora fresca (código ITC: 081020) (fig. 6). En promedio México exporta anualmente más de 65,676 t con un valor de 239.49 millones de dólares. A pesar de que México exporta la mayor cantidad, España y USA son quienes obtienen mayores ganancias por su mercancía. España anualmente obtiene en promedio de casi 300 millones de dólares con un volumen poco más de la mitad de lo que exporta México, alrededor de 35,000 t. En cuanto a USA, sus ganancias son similares al país europeo pues anualmente recauda 288.21 millones de dólares con un volumen de poco más de 42,000 t. Ambos países se encuentran entre los cinco primeros compradores globales de frambuesa y zarzamora. USA encabeza la lista adquiriendo en promedio 120,440 t anuales con un valor de más de 727.53 millones de dólares, le suceden Canadá, Alemania, Reino Unido y España (fig. 7) (ITC, 2020; UNSD, 2020).

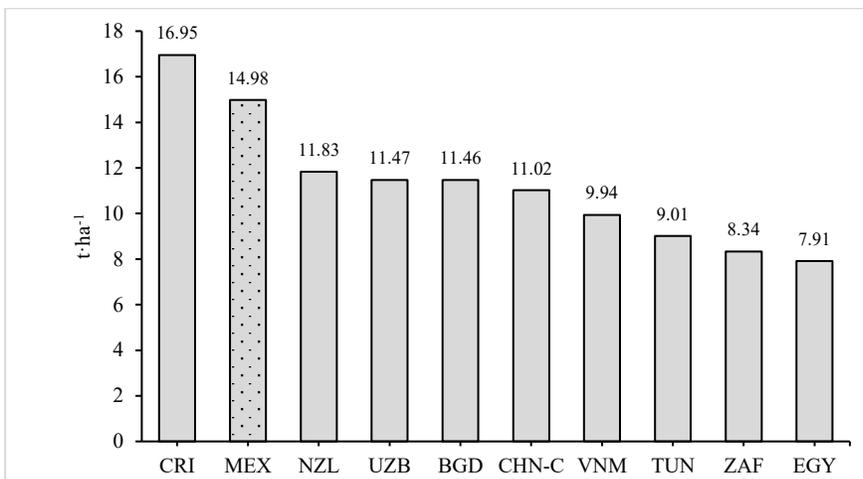


Figura 5. Rendimiento promedio mundial del cultivo de zarzamora y otras bayas afines (2009-2018). CRI: Costa Rica, MEX: México, NZL: Nueva Zelanda, UZB: Uzbekistán, BGD: Bangladés, CHN-C: China-Continental, VNM: Vietnam, TUN: Túnez, ZAF: Sudáfrica y EGY: Egipto. Elaborada con datos de la FAO (2020a).

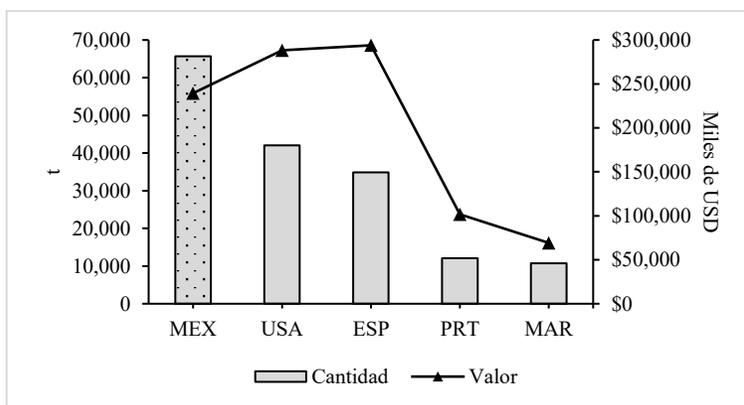


Figura 6. Promedio mundial de exportaciones de frambuesa y zarzamora fresca (2010-2019). MEX: México, USA: Estados Unidos, ESP: España, PRT: Portugal y MAR: Marruecos. Elaborada con datos del ITC (2020).

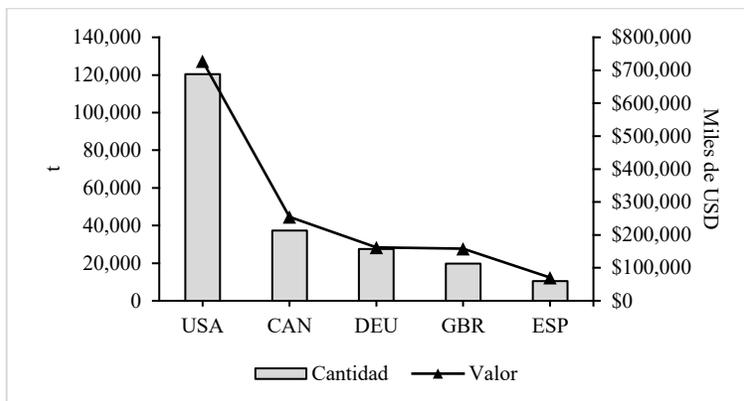


Figura 7. Promedio mundial de importaciones de frambuesa y zarzamora fresca (2010-2019). USA: Estados Unidos, CAN: Canadá, DEU: Alemania, GBR: Reino Unido y ESP: España. Elaborada con datos del ITC (2020).

2.6. Producción nacional de zarzamora

A partir de la última década, entre los factores que han contribuido a incrementar la producción de zarzamora en México figuran: las condiciones ecológicas de las regiones de cultivo, el uso de técnicas de producción forzada, la selección de variedades con bajos requerimientos de horas frío y su proximidad con USA (Clark, 2006; Finn y Clark, 2017). De acuerdo con las estadísticas más recientes (2019), el país produce más de 298,000 t de fruto fresco con un valor de 678.50 millones de dólares y dispone de 13,175 ha para la siembra comercial de zarzamora. Además, el rendimiento promedio nacional alcanzó un nuevo máximo histórico de 23.1 t·ha⁻¹ y cada kilogramo de fruto fresco tiene un precio medio rural (PMR) de \$2.27 dólares (SIAP, 2020; DOF, 2020).

Los principales productores de zarzamora en México son: Michoacán, Jalisco, Colima, Baja California y Guanajuato (fig. 8). A la fecha (2019), el estado de Michoacán aporta el 95.83 % de la producción nacional y durante el 2018 poco más del 27 % de la producción mundial (FAO, 2020a). Asimismo, cada año destina en promedio 11,430 y 10,834 ha para la siembra y cosecha del fruto, respectivamente; el resto de los estados ocupa una superficie menor al 4 % de la que emplea dicho estado para cada actividad (fig. 9). En cuanto al rendimiento promedio anual, Michoacán vuelve a ocupar el primer sitio con 15.76 t·ha⁻¹; le suceden Colima, Jalisco, Baja California y Guanajuato (fig. 10). No obstante, en 2019 los estados

que obtuvieron el mejor rendimiento promedio anual fueron: Michoacán ($23.73 \text{ t}\cdot\text{ha}^{-1}$) y Guanajuato ($21.91 \text{ t}\cdot\text{ha}^{-1}$) (SIAP, 2020).

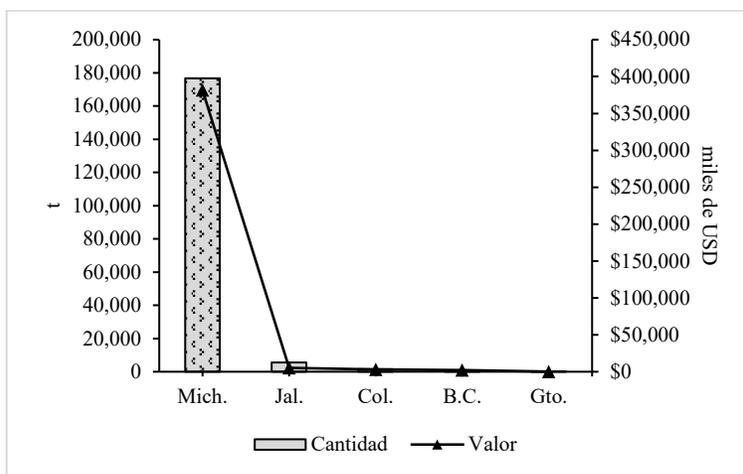


Figura 8. Producción y valor promedio nacional del cultivo de zarzamora (2010-2019). Mich.: Michoacán, Jal.: Jalisco, Col.: Colima, B.C.: Baja California y Gto.: Guanajuato. Elaborada con datos del SIAP (2020) y DOF (2020).

En cuanto al valor medio de la producción (2010-2019), Michoacán encabeza la lista con 381.52 millones de dólares, alrededor del 97 % del valor promedio nacional (392.22 millones de dólares). Los demás estados contribuyen con apenas el 3 % restante, entre los más importantes se encuentran: Jalisco (5.10 millones de dólares), Colima (3 millones de dólares) y Baja California (2.02 millones de dólares) (fig. 8). Este último, a pesar de que no cuenta con indicadores tan sobresalientes como los de Michoacán, actualmente obtiene un PMR de $\$5.6 \text{ dólares}\cdot\text{kg}^{-1}$. Dicho precio es superior al resto de los estados, incluso al promedio nacional; también, su proximidad con USA lo convierte en un punto estratégico para la producción y comercialización de zarzamora (SIAP, 2020; DOF, 2020).

Gran parte de la producción zarzamora en México es exportada hacia USA y Europa (Clark y Finn, 2014). Los principales socios europeos son: Gran Bretaña, Países Bajos, Italia y Alemania. Sin embargo, USA es por mucho el más importante, alrededor del 95 % de sus importaciones de zarzamora proceden de México (fig. 11) (Nonnecke *et al.*, 2017). En los

últimos años (2010-2019), México ha exportado a USA un promedio de 62,270 t de frambuesa y zarzamora fresca con un valor de 215.27 millones de dólares. Por otro lado, México importa anualmente en promedio 167.46 t de frambuesa y zarzamora fresca con un valor promedio anual de 1.47 millones de dólares, dicha demanda es satisfecha totalmente por USA (ITC, 2020; UNSD, 2020).

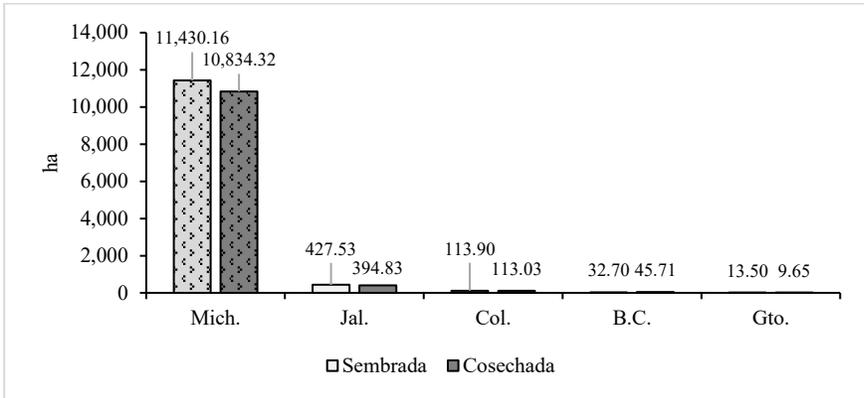


Figura 9. Promedio nacional de la superficie sembrada y cosechada con zarzamora (2010-2019). Mich.: Michoacán, Jal.: Jalisco, Col.: Colima, B.C.: Baja California y Gto.: Guanajuato. Elaborada con datos del SIAP (2020).

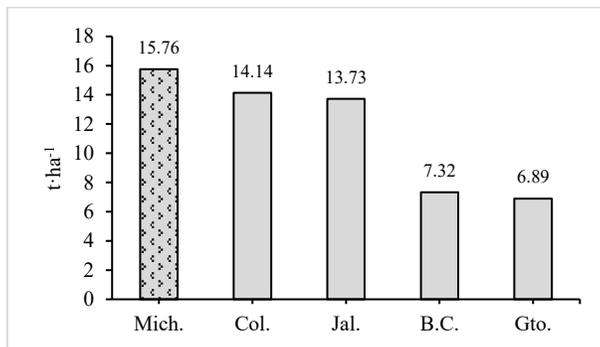


Figura 10. Rendimiento promedio nacional del cultivo de zarzamora (2010-2019). Mich.: Michoacán, Col.: Colima, Jal.: Jalisco, B.C.: Baja California y Gto.: Guanajuato. Elaborada con datos del SIAP (2020).

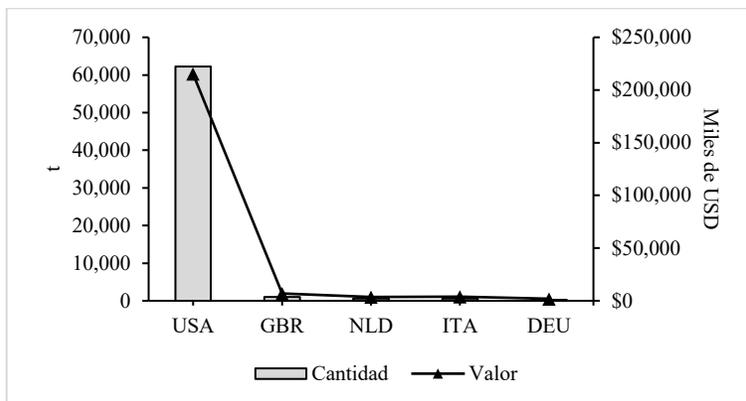


Figura 11. Promedio nacional de exportaciones de frambuesa y zarzamora fresca (2010-2019). USA: Estados Unidos, GBR: Reino Unido, NLD: Países Bajos, ITA: Italia y DEU: Alemania. Elaborada con datos del ITC (2020).

2.7. Eriófidos asociados a *Rubus*

En el mundo se sabe de alrededor de 50 especies de eriófidos asociadas al género *Rubus*, las cuales se agrupan en dos familias: Eriophyidae Nalepa, representada por 18 géneros y 35 especies (tab. 5); y Diptilomiopidae Keifer, con 7 géneros y 15 especies (tab. 6). La mayoría de las especies pertenecientes a Eriophyidae son plagas de importancia económica, debido a ello es reconocida como la segunda familia de ácaros más perjudicial para la agricultura (Hoy, 2011). En cambio, las especies que integran Diptilomiopidae son itinerantes o de vida libre y rara vez ocasionan algún daño, por eso muy pocas son consideradas de importancia económica (Lindquist y Amrine, 1996).

México cuenta con escasos registros de eriófidos afines a plantas del género *Rubus*, se tiene constancia de *Rhynacus abronius* (Keifer, 1939b) (Eriophyoidea: Diptilomiopidae) (conocido como “blackberry leaf mite”) asociado a *R. plicatus* (mencionada por los autores como *R. fruticosus*) (Acuña-Soto *et al.*, 2014). Sin embargo, dicha especie hasta el momento no supone ninguna amenaza para sus hospederos, únicamente habita el envés de las hojas de ciertas especies de zarzamora (Jeppson *et al.*, 1975: 523; Vacante, 2015: 414).

Actualmente, también se registra la presencia de *Acalitus orthomerus* (Keifer, 1951) (Eriophyoidea: Eriophyidae) [= *Acalitus orthomera* (Keifer, 1951)] en Jalisco (Zapotitlán de Vadillo) y Michoacán (Los Reyes,

Tacámbaro y Ziracuaretiro); aunque muy seguramente se encuentra presente en otras localidades de esos mismos estados. Por ahora, la especie ha sido encontrada en yemas, brotes tiernos y frutos de ‘Tupy’ (mencionada por los autores como *R. fruticosus* var. ‘Tupy’ o *Rubus* sp. cv. ‘Tupy’) (Flores-Martínez, 2010; Arreguín-Zavala, 2016; Acuña-Soto *et al.*, 2019; Ayala-Ortega *et al.*, 2019a; Arreguín-Zavala *et al.*, 2021).

De acuerdo con la DGSV-CNRF (2018, 2019), *Acalitus essigi* (Hassan, 1928) (Eriophyoidea: Eriophyidae) (conocido como: “redberry mite, ácaro del *berry* rojo o ácaro de la zarzamora roja”) en el país tiene un estatus fitosanitario de “presente solo en algunas áreas”, por ello se encuentra listado como “plaga regulada sujeta a vigilancia pasiva”. Sin embargo, dichos informes no mencionan claramente a partir de cuándo se registra la presencia del eriófido y mucho menos precisan las localidades o estados en donde se distribuye, únicamente sugieren su existencia en los municipios de Ario, Los Reyes, Tacámbaro y Zitácuaro, Michoacán citando a Lemus-Soriano *et al.* (2016) en donde la especie a la cual se le atribuyen los daños solo fue determinada a nivel de género, es decir *Acalitus* sp.

Algo similar sucede con el trabajo de Arreguín-Zavala (2016), el cual reporta la presencia de *A. essigi* en Los Reyes y Tacámbaro, Michoacán provocando daños en frutos de ‘Tupy’. No obstante, es muy probable que la especie en cuestión haya sido identificada erróneamente, pues la investigación no aporta detalles suficientes sobre su morfología o un registro fotográfico claro y tampoco existen especímenes depositados en alguna colección científica para su corroboración (Acuña-Soto *et al.*, 2019; Ayala-Ortega *et al.*, 2019a). Un trabajo recién publicado por el mismo autor y desarrollado en la misma localidad, señala que la decoloración en las drupas (*redberry disease*) es una enfermedad asociada a *A. orthomerus*, la cual se manifiesta en la producción subtropical de zarzamora en México y que no es provocada exclusivamente por *A. essigi* como se creía (Arreguín-Zavala *et al.*, 2021).

Por otro lado, las especies: *Acalitus plucheae* (Cook, 1906), *Aculus lycopersici* (Tryon, 1917) [= *Aculops lycopersici* (Tryon, 1917)], *Stenacis triradiata* (Nalepa, 1892) [= *Stenacis triradiatus* (Nalepa, 1892)] de la familia Eriophyidae y *Diptacus gigantorhynchus* (Nalepa, 1892) de Diptilomiopidae, a pesar de distribuirse en México, hasta el momento ninguna de ellas ha sido reportada en alguna especie o variedad del género *Rubus*. Únicamente se conoce la presencia de una nueva especie del género *Asetadip-tacus* Carmona, 1970 (Eriophyoidea: Diptilomiopidae), en proceso de

descripción, asociada al follaje de ‘Tupy’ (mencionada por los autores como *Rubus* sp. cv. ‘Tupy’) en Ziracuaretiro y Tacámbaro, Michoacán (Ayala-Ortega, 2017 y Ayala-Ortega *et al.*, 2019b).

Tabla 5. Eriófidos (Eriophyoidea: Eriophyidae) asociados a *Rubus* en el mundo. Elaborada con datos de Keifer (1952), Navia *et al.* (2010: 230, 234), Vacante (2015), Acuña-Soto *et al.* (2019), Ayala-Ortega *et al.* (2019a), Honarmand *et al.* (2019: 1845-1847), Ripka *et al.* (2020) y de Lillo & Amrine (base de datos sin publicar).

Especie	Hospederos	Distribución	Háb.
<i>Abacarus korosicsomai</i> Ripka, 2011	<i>Rubus</i> sp.	CHN (Anhui), HUN y USA (Virginia Occidental)	It
<i>Abacarus pliszki</i> Shi & Boczek, 2000	<i>R. caesius</i> L., <i>R. laciniatus</i> Willd. ‘Thornless Evergreen’ y <i>R. ursinus</i> Cham. & Schlecht.	POL	It
<i>Acalitus essigi</i> (Hassan, 1928)*	<i>R. armeniacus</i> Focke, <i>R. caesius</i> , <i>R. grabowskii</i> Weihe, <i>R. leucodermis</i> Dougl. ex Hook. y <i>R. prae-cocox</i> Bertol.	AUS (Tasmania), AUT, CAN, CHL, DEU, FRA, GBR (Inglaterra), ITA, MEX (?), NZL, POL, SRB, TUR y USA (California, Colorado, Oregon, Texas y Washington)	Br
<i>Acalitus orthomerus</i> (Keifer, 1951)*	<i>Boysenberry</i> (<i>R. loganobaccus</i> L.H. Bailey), <i>Rubus</i> ‘Boysen’ [<i>R. idaeus</i> L. x <i>R. plicatus</i> Weihe & Nees (= <i>R. fruticosus</i> L. sens. str.) x <i>R. loganobaccus</i>], <i>Dewberry</i> [<i>R. ursinus</i> subsp. <i>macropectatus</i> (Dougl. ex Hook.) Taylor & Mac Bryde] y <i>R. vitifolius</i> Cham. & Schlecht.	BRA, MEX (Jalisco y Michoacán), NZL, POL y USA (California y Maryland)	Br
<i>Acalitus pluchaeae</i> (Cook, 1906)	<i>Rubus</i> sp.	CUB (?), MEX (Jalisco, Oaxaca, Tabasco y Veracruz) y USA	It
<i>Acalitus rubensis</i> Manson, 1970*	<i>R. schmidelioides</i> A. Cunn.	NZL	Ir-e

*Provocan algún tipo de daño en su hospedero. Los hospederos en negritas aluden al hospedero(s) tipo. Los países se abrevian basándose en el código α -3 de la norma ISO-3166; los sitios en negritas aluden a la localidad tipo, mientras que los subrayados a su distribución en México. (?) Su presencia es incierta. It: itinerante, Br: buscador de refugios e Ir-e: inductor de refugios-formador de erineos.

Tabla 5. Continuación.

Especie	Hospederos	Distribución	Háb.
<i>Acaphyllisa shinkoensa</i> Huang & Wang, 2003	<i>R. corchorifolius</i> L. f.	CHN (Taiwán)	It
<i>Aceria rubicasei</i> (Flechtmann, 1983)*	<i>R. bifrons</i> Vest ex Tratt., <i>R. caesius</i> y <i>R. grabowskii</i>	DEU	It
<i>Aceria rubierinea</i> (Nalepa, 1914)*	<i>R. rosifolius</i> Sm.	IDN (Java)	Ir-e
<i>Aceria silvicola</i> (Canestrini, 1892)*	<i>R. arcticus</i> L., <i>R. laciniatus</i> , <i>R. idaeus</i> , <i>R. saxatilis</i> L. y <i>R. ursinus</i>	ARM, AUT , DEU, FIN, GBR (Inglaterra), HUN, ITA y POL	Ir-a
<i>Aculodes rubivagrans</i> Shi & Boczek, 2000	<i>R. laciniatus</i> y <i>R. ursinus</i> ‘Thornfree’	POL	It
<i>Aculops rubicolens</i> (Roivainen, 1953)*	<i>R. bifrons</i> , <i>R. clusii</i> Borbás ex Sabr., <i>R. grabowskii</i> , <i>R.</i> ser. <i>Rhamnifolii</i> (Bab.) Fo- cke, <i>R. laciniatus</i> ‘Thornless Evergreen’, <i>R. praecoci-</i> <i>frons</i> Király & Trávn., <i>R.</i> <i>praecox</i> , <i>R. plicatus</i> , <i>R.</i> <i>slavonicus</i> Király, Trávn. & Zíla y <i>R. solvensis</i> W. Mau- rer	AUT , ESP , GBR (Inglaterra), HUN, LVA y POL	It
<i>Aculus daneki</i> Shi & Boczek, 2000	<i>R. laciniatus</i> ‘Thornless Ev- ergreen’, <i>R. longepedicellat-</i> <i>us</i> (C. E. Gust.) C. H. Stir- ton, <i>Rubus</i> ‘B85481’ (Inst. Pomology, at Nowy Sacz) y <i>R. ursinus</i>	POL	It
<i>Aculus lycopersici</i> (Tryon, 1917)	<i>R. plicatus</i>	AGO (Luanda), ARG, AUS (Nueva Gales del Sur, Queensland y Tas- mania), BGR, CHL, CHN, ESP, LKA, EGY, ETH, ITA, IRN, KEN, <u>MEX</u> , MAR, NIC, NZL, PRT, RUS, SAU, TUR, USA, VEN, YEM, ZAF y ZWE	-
<i>Anthocoptes rubi</i> Domes, 1962*	<i>R. bifrons</i> y <i>R. grabowskii</i>	DEU , POL y PRT	-
<i>Calepitrimerus chamaemori</i> (Liro, 1941)	<i>R. arcticus</i> , <i>R. caesius</i> y <i>R. chamaemorus</i> L.	FIN , HUN, MNE, POL, SRB y SWE	It

*Provocan algún tipo de daño en su hospedero. Los hospederos en negritas aluden al hospedero(s) tipo. Los países se abrevian basándose en el código α -3 de la norma ISO-3166; los sitios en negritas aluden a la localidad tipo, mientras que los subrayados a su distribución en México. It: itinerante, Ir-e: inductor de refugios-formador de erineos e Ir: inductor de refugios-formador de agallas.

Tabla 5. Continuación.

Especie	Hospederos	Distribución	Háb.
<i>Calepitrimerus rubi</i> Lin & Kuang, 2001*	<i>R. parvifolius</i> L.	CHN (Jiangxi)	Ir-e
<i>Cosella rubi</i> Huang, Huang & Wang, 1996	<i>R. lambertianus</i> Ser.	CHN (Taiwán)	It
<i>Epitrimerus gibbosus</i> (Nalepa, 1892)*	<i>R. bifrons</i> , <i>R. caesius</i> , <i>R. idaeus</i> , <i>R. plicatus</i> , <i>Rubus</i> ‘Thornless Evergreen’, <i>Rubus</i> ‘Thornfree’, <i>R. ser. Subcanescentes</i> H.E. Webber y <i>R. suberectus</i> G. Anders. ex Smith	ARM, AUT, DEU, DNK, FIN, GBR (Inglaterra), HUN, IRL, ITA y POL	Ir-e
<i>Epitrimerus rubi</i> (Domes, 1960)*	<i>R. bertramii</i> G. Braun ex Focke, <i>R. bifrons</i> , <i>R. caesius</i> y <i>R. grabowskii</i>	AUT y DEU	Ir-e
<i>Epitrimerus vulgarubi</i> Honarmand, Sadeghi-Namaghi & de Lillo, 2019	<i>R. vulgaris</i> Weihe & Nees	IRN	It
<i>Eriophyes liangi</i> Shi, 2000	<i>R. idaeus</i> y <i>R. ursinus</i> ‘Thornfree’	POL	-
<i>Eriophyes rubicolens</i> (Canestrini, 1891)*	<i>R. plicatus</i>	DNK, FRA, GBR (Inglaterra), ITA y POL	Ir-e
<i>Eriophyes rubifolii</i> ChannaBasavanna, 1966	<i>R. plicatus</i> y <i>R. racemosus</i> Roxb.**	IND y ITA	It
<i>Eriophyes wezaensis</i> Meyer & Ueckermann, 1989*	<i>R. apetalus</i> Poir. y <i>R. longepedicellatus</i>	ZAF (KwaZulu-Natal)	Ir-e
<i>Leipothrix yipingae</i> Shi, 2000	<i>R. idaeus</i> , <i>R. laciniatus</i> y <i>R. ursinus</i> ‘Thornfree’	POL	It
<i>Monochetus saxatilis</i> Liro, 1943	<i>R. saxatilis</i>	FIN y HUN	It
<i>Pentaconvexus lambertianus</i> Ou, Wang & Wei, 2014	<i>R. lambertianus</i>	CHN (Guangxi Zhuang)	It
<i>Phyllocoptes calirubi</i> Keifer, 1938*	<i>R. corchorifolius</i> , <i>R. coreanus</i> Miq., <i>R. palmatus</i> C. P. Thunb. ex A. Murray, <i>R. parviflorus</i> Nutt., <i>R. ursinus</i> y <i>R. vitifolius</i>	JPN, KOR y USA (California, Virginia Occidental y Washington)	It

*Provocan algún tipo de daño en su hospedero. **Nombre ambiguo (su estatus taxonómico permanece sin resolver) (WFOC, 2020). Los hospederos en negritas aluden al hospedero(s) tipo. Los países se abrevian basándose en el código α -3 de la norma ISO-3166; los sitios en negritas aluden a la localidad tipo. It: itinerante, Ir-e: inductor de refugios-formador de erineos e Ir: inductor de refugios-formador de agallas.

Tabla 5. Continuación.

Especie	Hospederos	Distribución	Háb.
<i>Phyllocoptes gracilis</i> (Nalepa, 1890)*	<i>R. armeniacus</i> , <i>R. caesius</i> , <i>R. clusii</i> , <i>R. corylifolius</i> Sm.**, <i>R. grabowskii</i> , <i>Rubus</i> ‘Tayberry’ (<i>R. plicatus</i> x <i>R. idaeus</i>), <i>R. hirtus</i> Waldst. & Kit., <i>R. idaeus</i> , <i>R. leucodermis</i> , <i>R. loga-</i> <i>nobaccus</i> , <i>R. montanus</i> Lib. ex Lej., <i>R. parviflorus</i> , <i>R.</i> <i>plicatus</i> , <i>R. ser. Rhamnifolii</i> , <i>R. slavonicus</i> , <i>R. solvensis</i> y <i>R. ursinus</i>	ARM, AUT, BIH, CHN, DEU, DNK (?), ESP, FIN, FRA, GBR (Escocia e Inglaterra), HRV, HUN, ITA, NOR, POL, RUS, SRB, SVN, SWE, TUR y USA (California, Oregón y Washington)	It
<i>Phyllocoptes quzhounensis</i> Kuang & Gong, 1998*	<i>R. swinhoei</i> Hance	CHN (Zhejiang)	Ir-a
<i>Phyllocoptes rubi</i> Roivainen, 1950	<i>R. suberectus</i>	ARM, DEU, FIN, HUN y SWE	It
<i>Phyllocoptes suavissimi</i> Wei, Li & Chen, 2004*	<i>R. suavissimus</i> S. Lee	CHN (Guangxi Zhuang)	Ir-e
<i>Platyphytoptus rubi</i> Kuang, 1997*	<i>R. swinhoei</i>	CHN (Zhejiang)	Ir-a
<i>Stenacis triradiata</i> (Nalepa, 1892)	<i>Rubus</i> sp.	AUT (?), BIH, CZE, DEU, ESP, FIN, FRA, HRV, HUN, IRQ, KGZ, MDA, MEX (Cd. Mé- xico), POL, SRB, SVN, TUR y USA (California)	-

*Provocan algún tipo de daño en su hospedero. **Nombre ambiguo (su estatus taxonómico permanece sin resolver) (WFOC, 2020). Los hospederos en negritas aluden al hospedero(s) tipo. Los países se abrevian basándose en el código α -3 de la norma ISO-3166; los sitios en negritas aluden a la localidad tipo, mientras que los subrayados a su distribución en México. (?) Su presencia es incierta. It: itinerante, Ir-e: inductor de refugios-formador de eríneos e Ir: inductor de refugios-formador de agallas.

Tabla 6. Eriófidos (Eriophyoidea: Diptilomiopidae) asociados a *Rubus* en el mundo. Elaborada con datos de Keifer (1952), Acuña-Soto *et al.* (2014), Vacante (2015) y de Lillo & Amrine (base de datos sin publicar).

Especie	Hospederos	Distribución
<i>Apodiptacus rubi</i> Kuang, 1998	<i>R. idaeus</i> L.	CHN (Zhejiang)

Los hospederos en negritas aluden al hospedero(s) tipo. Los países se abrevian basándose en el código α -3 de la norma ISO-3166; los sitios en negritas aluden a la localidad tipo.

Tabla 6. Continuación.

Especie	Hospederos	Distribución
<i>Asetadiptacus acarubri</i> Pye & De Lillo, 2010	<i>R. plicatus</i> Weihe & Nees (= <i>R. fruticosus</i> <i>L. sens. str.</i>)	GBR (Inglaterra)
<i>Diptacus caesius</i> Domes, 2000	<i>R. caesius</i> L. y <i>R. plicatus</i>	DEU y HUN
<i>Diptacus chizhouensis</i> Wang, Xue & Hong, 2009	<i>R. corchorifolius</i> L. fil.	CHN (Anhui)
<i>Diptacus gigantorhynchus</i> (Nalepa, 1892)*	<i>Rubus</i> spp. y <i>R. vitifolius</i> Cham. & Schltldl.	ARM, AUT , BGR, CAN (On- tario), CHE, CHL, CHN (Fujian), DEU, ESP, FIN, HUN, IRN, ITA, KGZ, MEX (<u>Morelos</u>), MNE, NZL, PAK, POL, PRT, SWE, y USA (California, Georgia, Vir- ginia Occidental y Washington)
<i>Diptacus gigantorubrus</i> Xin & Dong, 1983	<i>R. pentagonus</i> Wall. y <i>Rubus</i> sp.	CHN (Fujian , Zhejiang)
<i>Diptacus glaber</i> Huang & Wang, 2009	<i>Rubus</i> sp.	CHN (Taiwán)
<i>Diptacus rubi</i> Kuang, 2001	<i>R. corchorifolius</i>	CHN (Huanan)
<i>Diptacus rubuscolum</i> Trinidad, Duarte & Navia, 2018	<i>Rubus</i> ‘Everbearing Black- berry’ y <i>Rubus</i> ‘Tupy’	BRA y USA (California y Virgi- nia Occidental)
<i>Levonga papaitongensis</i> Manson, 1984	<i>Rubus</i> sp.	NZL
<i>Quadracus ursinus</i> Shi & Boczek, 2000	<i>R. ursinus</i> Cham. & Schlecht. ‘Thornfree’	POL
<i>Rhynacus abronius</i> (Keifer, 1939b)	<i>R. plicatus</i> , <i>Rubus</i> sp. y <i>R.</i> <i>vitifolius</i>	<u>MEX</u> y USA (California y Geor- gia)
<i>Trimeroptes lambertianus</i> Wei, Wang & Li, 2008	<i>R. lambertianus</i> Ser.	CHN (Guangxi Zhuang)
<i>Trimeroptes luanchuanensis</i> Xue & Hong, 2005	<i>Rubus</i> sp.	CHN (Henan , Shaanxi)
<i>Trimeroptes rubi</i> Bagdasarian, 1976	<i>R. plicatus</i> y <i>Rubus</i> sp.	ARM , GBR (Inglaterra) e ITA

*Provocan algún tipo de daño en su hospedero. Los hospederos en negritas aluden al hospedero(s) tipo. Los países se abrevian basándose en el código α -3 de la norma ISO-3166; los sitios en negritas aluden a la localidad tipo, mientras que los subrayados a su distribución en México.

3. Introducción a la Superfamilia Eriophyoidea Nalepa

Entre los ácaros que parasitan las plantas, los eriófidos (Acari: Prostigmata: Eriophyoidea) son considerados el grupo más diverso. Se trata de ácaros microscópicos que como superfamilia habitan distintas clases plantas; pero que, a nivel de especie, se encuentran estrechamente relacionados con uno o muy pocos hospederos. Existen varias especies de importancia económica y/o cuarentenaria, muchas de ellas se han vuelto plagas cada vez más recurrentes en cultivos perennes, anuales, ornamentales y forestales. Aunado a esto, su diminuto tamaño y el de sus estructuras anatómicas/morfológicas; los intrincados trastornos que pueden ocasionar; o sus diferentes estrategias reproductivas, dispersivas, adaptativas y etológicas son de los principales desafíos para su estudio. Debido a esto, en este apartado se abordan varios aspectos relacionados a su anatomía, morfología, bioecología y técnicas básicas de estudio que contribuyen tanto a su diagnóstico como al desarrollo de estrategias adecuadas para su manejo integrado.

3.1. División del cuerpo

En comparación con la mayoría de los artrópodos, los ácaros carecen de una segmentación claramente definida, por lo que su cuerpo se divide fundamentalmente en dos tagmas o tagmata: gnatosoma e idiosoma (Hoy, 2011: 13; Vacante, 2015: 6). La “tagmosis” (= tagmatización) es un proceso evolutivo en donde los segmentos corporales o metámeros de un animal se modifican o fusionan para crear distintas regiones (Maggenti y Maggenti, 2005; Smith y Goldstein, 2017; Dhooria, 2018).

En casi todos los grupos de ácaros las tagmas se diferencian en segmentos secundarios denominados “pseudotagmas” que generalmente se encuentran separados mediante surcos (*furrows*) transversales (p. ej. propodosoma, metapodosoma, histerosoma u otras terminologías con sufijo “-soma”). Sin embargo, los eriófidos son de los pocos ácaros que no poseen surcos trasversales definidos que permitan hacer una clara distinción entre las partes del cuerpo. El único surco que por ahora se conoce es el “surco circuncapitular”, perceptible únicamente a través de Microscopía Electrónica de Barrido (SEM) y que divide al cuerpo en las dos tagmas fundamentales antes mencionadas (Chetverikov *et al.*, 2017). En ese sentido, el idiosoma incluye los dos pares de patas (pata I y II), el prodorso y el opistosoma (fig. 12A) (Lindquist, 1996a).

Igualmente, se han adoptado términos meramente descriptivos que aluden a regiones específicas del cuerpo de los eriófidos como: “propodosoma” utilizado para referirse a los dos primeros pares de patas y “prosoma” para designar al gnatosoma, prodorso y propodosoma en conjunto (Chetverikov, 2015a). Algo similar sucede con Dhooria (2016), quien divide el cuerpo de los eriófidos en tres regiones principales: “rostro”, “escudo cefalotorácico o escudo dorsal” y “abdomen”; el rostro alberga el gnatosoma y los dos primeros pares de patas. Por su parte, el opistosoma de las especies con cuerpo fusiforme se ha dividido en dos regiones poco empleadas: “tanosoma” (*thanosome*) y “telosoma” (*telosome*). La primera de ellas comprende los anillos anteriores al par de sedas *f* hasta el margen posterior del prodorso; mientras que la segunda abarca desde el anillo donde se sitúan las sedas *f* hasta el extremo posterior del opistosoma, incluyendo los lóbulos anales (fig. 12B) (Keifer, 1966: 3; Jeppson *et al.*, 1975: 348; Lindquist, 1996a; Amrine *et al.*, 2003).

La “pseudotagmosis” es un proceso de diferenciación de los tergitos o esternitos (en Eriophyoidea se refiere a los anillos dorsales y ventrales, respectivamente) sin un cambio asociado en la forma o función de sus apéndices (Lamsdell, 2013). Dicho proceso ha contribuido notablemente a la segmentación del cuerpo de los eriófidos, provocando que su exoesqueleto sufra distintas modificaciones topográficas y de fortalecimiento con el propósito de adquirir una forma más consolidada y menos vermiforme. Como resultado, algunos taxones han reducido su habilidad para desplazarse (flexionándose o retorciéndose), requiriendo usar más las patas. La pseudotagmosis en los eriófidos generalmente ocurre en el dorso, pues es la porción más expuesta a factores ambientales (p. ej. radiación ultravioleta, corrientes de aire, gotas de lluvia, depredadores, entre otros). Los eriófidos poseen un cuerpo alargado que se divide en dos regiones primarias (tagmas): prosoma y opistosoma (Chetverikov, 2015a). A su vez, el opistosoma se diferencia en cualquiera o en un conjunto de las siguientes regiones secundarias (pseudotagmas): “cerviz” (*cervix*), “postprodorso” (*postprodorsum*), “pretelosoma” (*pretelosoma*), “telosoma” (*telosoma*) y/o “tanosoma” (*thanosoma*) (figura 13A) (Chetverikov *et al.*, 2017).

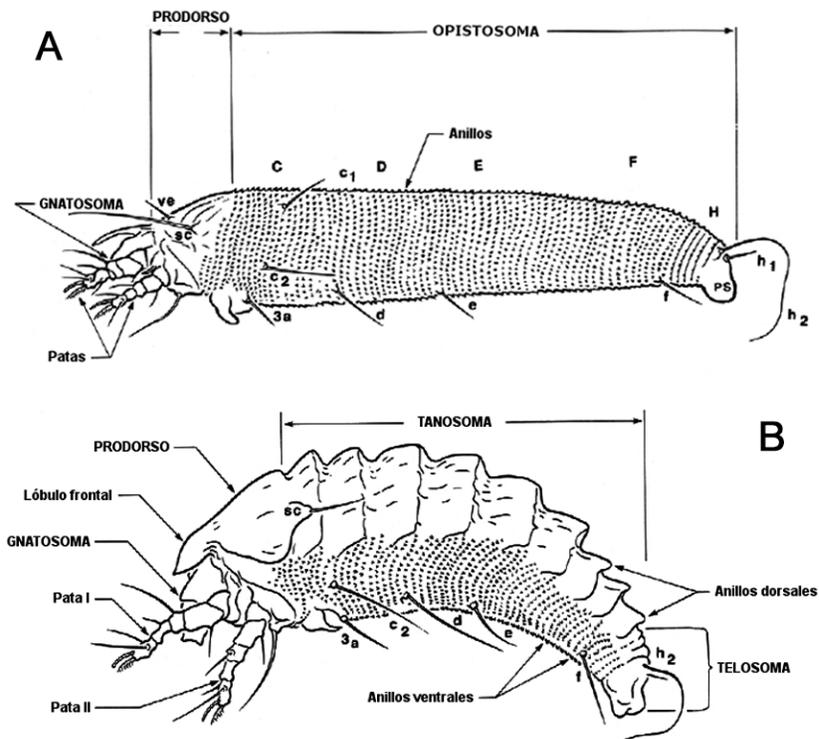


Figura 12. Principales divisiones del cuerpo de los eriófidos, vistas laterales. Cuerpo (A) vermiforme de *Phytoptus leucothonis* (Keifer, 1963) (mencionado como *P. leucothonius*) (Phytoptidae) y (B) fusiforme de *Anthocoptes helianthella* (Keifer, 1962) (Eriophyidae). Anotaciones: C, D, F, H y PS segmentos larvales primitivos; *ve* seda vertical externa; *sc* seda escapular; *c1*, *c2*, *d*, *e*, *f*, *h1* y *h2* sedas fundamentales. Adaptado de Lindquist (1996a) basándose en Amrine *et al.* (2003).

La verdadera segmentación del cuerpo de los eriófidos es una característica evolutiva poco estudiada e incierta. Una teoría sugiere que el idiosoma de los eriófidos debe haberse modificado a partir de los segmentos larvales primitivos (plesiomórficos) del idiosoma acariforme, incluso sin que haya manifestación externa de tales segmentos [sistema Grandjean, ver Walter (2006)]. En cuyo caso, además del prosoma, el último segmento del opistosoma (pseudoanal o PS) es precedido por los segmentos C, D, E, F y H que a su vez albergan los diferentes pares de sedas fundamentales *c1*, *c2*, *d*, *e*, *f*, *h1* y *h2*, distribuidas a lo largo del opistosoma (fig. 12) (Lindquist, 1996a). Otra teoría más reciente considera el prodorso un “segmento

ocular” que se expande cubriendo los siguientes metámeros: ocular (0), quelíceros (I), pedipalpos (II) y el primer par de patas (III, IV). Además, posterior al prodorso se sitúan los seis segmentos larvales primitivos mencionados arriba, el segmento C alberga los metámeros V-VIII donde se cree que estaría ubicado el segundo par de patas (primitivas) y donde se encuentra la región genital (fig. 13B) (Chetverikov *et al.*, 2017).

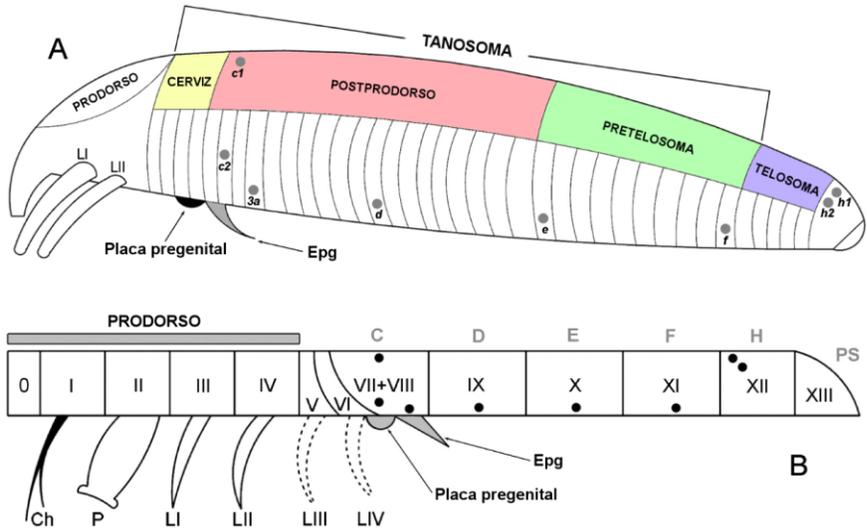


Figura 13. Pseudotagmas y segmentación del cuerpo de Eriophyoidea. Vistas laterales, (A) ubicación de los principales pseudotagmas de un eriófido hipotético y (B) posible segmentación. Anotaciones: *c1*, *c2*, *d*, *e*, *f*, *h1* y *h2* sedas fundamentales; *C*, *D*, *E*, *F*, *H* y *PS* segmentos larvales primitivos; *0-XIII* metámeros; *Epg* solapa genital o epiginio; *Ch* quelíceros; *P* pedipalpos; *LI* y *II* dos primeros pares de patas; *LIII* y *IV* posible ubicación de los dos segundos pares de patas. Notas: los círculos negros en la fig. 13B indican la posición de las sedas fundamentales como en la 13A; placa pregenital *sensu* Chetverikov *et al.* (2014). Adaptado de Chetverikov *et al.* (2017).

3.2. Anatomía general

El cuerpo de los eriófidos se encuentra cubierto por el integumento, el cual se compone de varias capas. La cutícula o exoesqueleto es la capa más externa; generalmente es delgada, transparente y quitinosa. Además, se pliega a manera de anillos (*anulli*) transversales que difieren en arreglo y tamaño acorde a la especie. Dichos anillos cuentan con sucesiones de protuberancias o tubérculos superpuestos. No obstante, la parte prodorsal del

cuerpo carece de tales anillos, en vez de ellos, tiene una placa o escudo con líneas u ornamentaciones que comúnmente siguen el patrón de inserción de los músculos internos. La cutícula tiende a desarrollar pliegues masivos internos o apodemas donde se insertan los músculos (Lindquist, 1996a: 10-14; Nuzzaci y Alberti, 1996: 103-105).

Al igual que otros ácaros, la cutícula de los eriófidos se diferencia en tres subcapas primarias: cerotegumento o capa de secreción, epicutícula y procutícula. El cerotegumento se divide en dos subcapas secundarias: capa de cemento y cerosa. La primera se distingue por ser densa y variable en cuanto a grosor; mientras que la segunda es delgada, transparente y constante en grosor. Ambas son segregadas por la epidermis a través de los canales porosos y participan en la regulación (pérdida-consumo) del agua a través del cuerpo del eriófido. La epicutícula consta de dos subcapas secundarias: epicutícula externa e interna, las dos son uniformes en densidad, color y grosor (Nuzzaci y Alberti, 1996: 103-105; Hoy, 2011: 13; Vacante, 2015: 6).

La procutícula está constituida por fibras de quitina embebidas en una matriz extracelular, se divide en dos subcapas secundarias: exocutícula y endocutícula, las cuales difieren en grosor según el grado de esclerotización de la región del cuerpo. El tejido grueso o esclerosado del escudo prodorsal y sus regiones contiguas usualmente corresponde a la exocutícula, mientras que el más delgado o menos esclerosado de las partes más endebles del opistosoma pertenece a la endocutícula (Nuzzaci y Alberti, 1996:103-105). Los canales porosos empiezan a desarrollarse en la endocutícula, sin embargo, es en la exocutícula donde emergen completamente formados e incluso llegan a ramificarse. Una vez que alcanzan la epicutícula, su crecimiento culmina manteniendo una abertura o microporo (Vacante, 2015: 6).

La “capa de Schimdt” une al complejo cuticular con la epidermis (= hipodermis), esta última es una capa muy delgada constituida por una serie de células cilíndricas que descansan sobre la capa más interna del integumento denominada “lámina basal” (Vacante, 2015: 6). Algunas regiones de la epidermis suelen ser más delgadas de lo normal, permitiendo así que cierto tipo de tejido muscular similar a tendones, compuesto por hebras flexibles y resientes, se adhiera a los apodemas de la cutícula. Los apodemas funge como una clase de endoesqueleto que le confieren estabilidad al cuerpo del eriófido, gran parte de ellos se ubican en la parte prodorsal y distal de la región genital (Nuzzaci y Alberti, 1996: 109).

El gnatosoma posee dos pares de apodemas en los pedipalpos. El primer par se halla en margen dorsal del primer segmento (proximal), alberga los músculos que permiten el movimiento telescópico de los pedipalpos y son un punto de anclaje para los músculos retractores de los mismos. El otro par es una prolongación medioventral de los primeros, se extiende anteriormente para formar los estiletes auxiliares, son sitios de unión para otros músculos intrínsecos que intervienen en el movimiento de los pedipalpos, pero también de aquellos capaces de dilatar la faringe. El motivador (*Mo*) en cambio, es un apodema unido al escudo prodorsal a través de una placa cuticular flexible. A pesar de que ningún músculo se adhiere a tal estructura, desempeña un papel fundamental en el movimiento de los estiletes queliceriales (figs. 15A, 16A, 17A, 20) (Nuzzaci y Alberti, 1996: 109-111).

Existe otro apodema en el margen posterior del escudo prodorsal, tiene forma de cresta y a él se unen los músculos extrínsecos de los pedipalpos, los quelíceros y las patas; así como los músculos anteriores del opistosoma. En la esquina posterolateral de cada coxa se halla un apodema, los del segundo par de coxas son más desarrollados y representan puntos de sujeción muy importantes para los músculos que atraviesan dorsoventralmente la parte anterior del opistosoma, incluidos los que conectan al apodema genital. Este último, es un refuerzo transversal de la parte anterior de la superficie de la cámara genital (fig. 18A) (Nuzzaci y Alberti, 1996: 109-111).

Las fibras musculares se componen de miofibrillas gruesas de miosina y delgadas de actina. Ambos tipos de filamentos son numerosos y ocupan un área compacta dentro de la célula muscular. Los eriófidos cuentan con tres grupos de musculatura: (1) músculos esqueléticos; que incluyen los músculos de las patas (*MEL*), el gnatosoma (*MC*, *MEP* o *c*, *MIP*), los dorsoventrales (*a*), los anales anclados al tubo rectal y probablemente a los genitales (*d*, *GM* o *e*, *Oa*, *OI*, *Op*) (2) músculos periféricos (*D₁*, *L₁*, *L₂*, *LD₁*-*LD₃*, *SD_{1a}*, *SV₁*, *V₁* o *f*) y (3) músculos viscerales (*g*, *h*) (fig. 14). Los músculos periféricos se ubican paralelos al cuerpo del eriófido y se extienden longitudinalmente entre los anillos del integumento (tubo dérmico muscular). Esta clase de músculos contribuye a mantener la firmeza del cuerpo. Los músculos viscerales, son difíciles de detectar ya que únicamente se ubican en el sistema genital y alrededor de la parte posterior del intestino medio. Los músculos del intestino ayudan al transporte de los fluidos ingeridos (Nuzzaci y Alberti, 1996: 111-120).

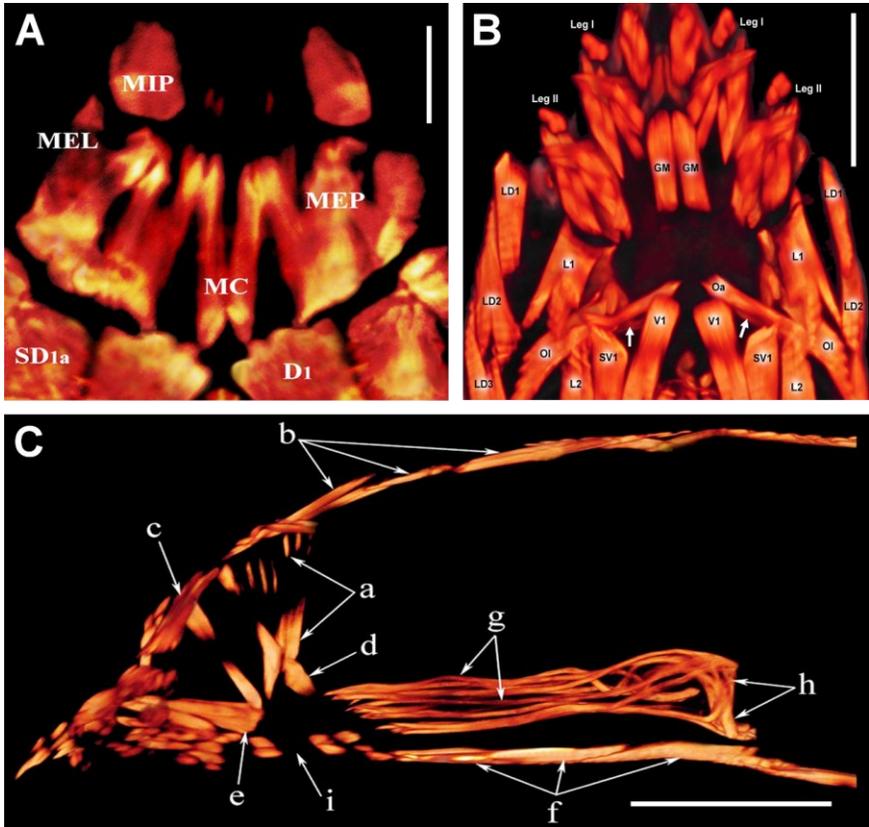


Figura 14. Fotografías de microscopía confocal de barrido láser (CLSM) de la musculatura del cuerpo de los eriófidos. Vista (A) anterodorsal de una hembra de *Loboquintus subsquamatus* Chetverikov & Petanovic, 2013 (Phytoptidae), (B) anteroventral de un macho y (C) anterolateral de una hembra de *Trisetacus cf. bagdasariani* Bagnyuk, 1984 (Phytoptidae). *Anotaciones:* a músculos dorsoventrales; b músculos dorsolongitudinales; d músculo dilatador del oviducto genital; *D*₁ músculo dorsolongitudinal; g fibras musculares longitudinales del oviducto distal; GM, e músculo genital (= músculo coxigenital); h músculo circular del oviducto posterior; i apertura genital; *L*₁, *L*₂ músculos latero-longitudinales; *LD*₁-*LD*₃ músculos latero-dorsales longitudinales; *Leg I*, *Leg II* ubicación de las patas I y II, respectivamente; MC músculos quelicerales; MEL músculos extrínsecos de las patas; MEP, c músculos extrínsecos de los pedipalpos; MIP músculos intrínsecos de los pedipalpos; Oa, OI, flechas blancas (Op) músculos oblicuos (= tríceps genital); *SD*_{1a} músculo subdorsal longitudinal; *SV*₁ músculos subventrales longitudinales; y *V*₁, *f* músculos ventrales longitudinales. Escala: A 10, B y C 30 µm. Adaptado con fotografías de Chetverikov (2014b y 2015b).

El sistema nervioso central (*SNC*) de los eriófidos es una masa compacta o singanglio situado detrás de la glándula traqueal frente al intestino medio, es atravesado por el esófago dividiéndolo en dos regiones: ganglio superior (supraesofágico o protocerebro) e inferior (subesofágico o tritocerebro) (figs. 15A, 16A) (Vacante, 2015: 27). Además, presenta una capa externa llamada corteza o córtex y una interna denominada neurópilo. Alrededor del córtex se agrupan muchas neuronas unidas entre sí por medio axones acompañados de células gliales; sin embargo, en el neurópilo es donde ocurre el mayor número de sinapsis químicas. En cambio, el sistema nervioso periférico se compone de diversas terminaciones nerviosas gruesas que proceden del singanglio y se extienden hacia las patas, el gnatosoma, el sistema genital y los intestinos (Nuzzaci y Alberti, 1996: 121).

Las sedas son los órganos sensoriales más evidentes en los ácaros y son capaces de percibir diferentes estímulos externos. Al parecer, las sedas cuentan con dos células receptoras con terminaciones dendríticas que reaccionan ante la presión o distorsión mecánica (mecanorreceptores). De manera similar, las dendritas en los segmentos distales de los pedipalpos evidencian su acción mecanorreceptora. A pesar de que los estiletes quelicerales y auxiliares poseen elementos dendríticos, aún se desconoce la naturaleza de sus terminaciones. Los solenidios en los tarsos tienen dendritas que posiblemente fungen como quimiorreceptores. Los eriófidos son igualmente capaces de percibir estímulos luminosos, las especies formadoras de agallas generalmente muestran fototaxia negativa, mientras que otras poseen lóbulos laterales en la placa prodorsal similares a ocelos que pudieran ser fotorreceptores (p. ej. *A. orthomerus*), no obstante, su función exacta todavía se desconoce (Jeppson *et al.*, 1975: 341; Nuzzaci y Alberti, 1996: 121-124; Trinidad *et al.*, 2018).

En el prosoma existen tres glándulas asociadas a las partes bucales del eriófido: un par de “glándulas podocefálicas” (= glándulas pareadas, *GP*) y una “glándula desapareada o impar” (= glándula traqueal, *GI*). Las pareadas se conectan al gnatosoma vía cuticular a través de ductos lineales que liberan saliva sobre dos surcos longitudinales ubicados en la base del infracapítulo y que terminan en la base del labro (placa subqueliceral o cerviz). La glándula traqueal piriforme se ubica frente al singanglio, su ducto secretor atraviesa el motivador, la base de los quelíceros y termina en la cerviz. La saliva producida por esta glándula es un lubricante que facilita el movimiento de los estiletes (Nuzzaci y Alberti, 1996). Además, existe una o un par de glándulas anales adyacentes al saco rectal que liberan secreciones, aparentemente hacia el recto, a través de ductos tubulares si-

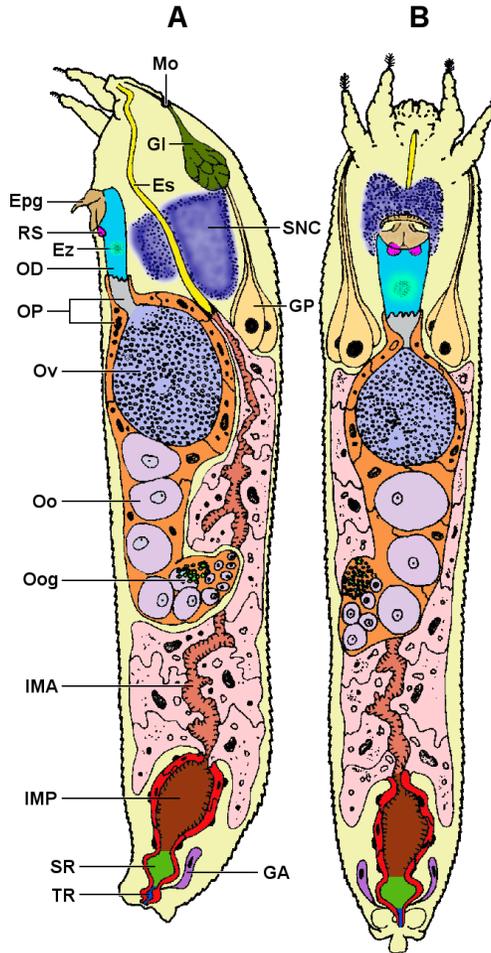


Figura 15. Anatomía de *Phytoptus avellanae* Nalepa, 1889 (Phytoptidae) I. Vista (A) sagital y (B) ventral de la hembra. Anotaciones: Epg epiginio, Es esófago, Ez espermatozoides, GA glándulas anales, GI glándula impar, GP glándulas pareadas, IMA intestino medio anterior, IMP intestino medio posterior, Mo motivador, OD oviducto distal, Oo oocitos, Oog oogonia, OP oviducto proximal, Ov ovario, RS espermateca, SNC sistema nervioso central, SR saco rectal y TR tubo rectal. Adaptado de Nuzzaci y Alberti (1996).

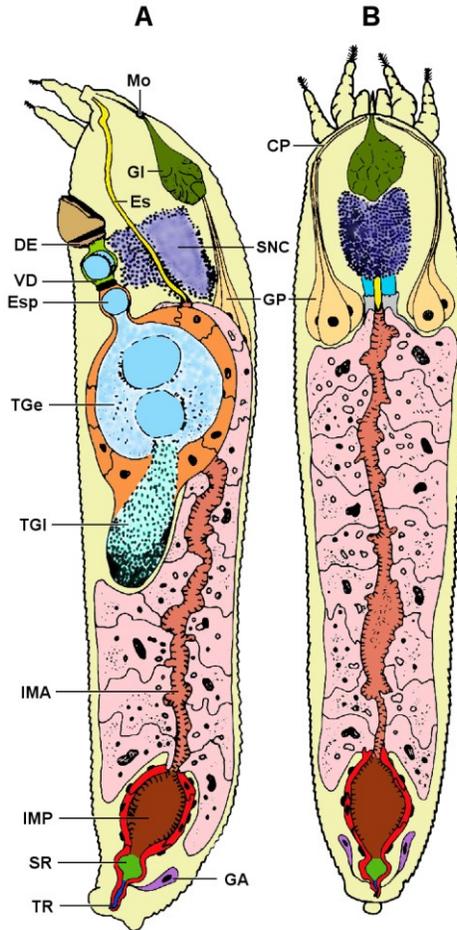


Figura 16. Anatomía de *Phytoptus avellanae* II. Vista (A) sagital del macho y (B) dorsal de la hembra. *Anotaciones:* CP canal podocefálico, DE ducto eyaculatorio, Es esófago, Esp espermátóforo, GA glándulas anales, GI glándula impar, GP glándulas pareadas, IMA intestino medio anterior, IMP intestino medio posterior, Mo motivador, SNC sistema nervioso central, SR saco rectal, TGe porción germinal testicular, TGI porción glandular testicular, TR tubo rectal y VD vaso deferente. Adaptado de Nuzzaci y Alberti (1996).

nuos constituidos posiblemente por tejido cuticular. Se cree que estas glándulas favorecen la adherencia de la ventosa anal al sustrato o liberan feromonas de atracción (figs. 15, 16) (Nuzzaci y Alberti, 1996: 124-126; Chetverikov *et al.*, 2019a).

El gnatosoma es una de las partes más complejas del cuerpo de los eriófidos, pues cuenta con varias estructuras involucradas en su alimentación. Con base en su posición en el tejido de la planta, el gnatosoma puede ser: (a) prognato, orientado hacia el frente o anteriormente (Phytoptidae y Eriophyidae); y (b) hipognato, orientado hacia abajo o ventralmente (Diptilomiopidae). Estructuralmente se divide en tres componentes: pedipalpos, infracapítulo (= subcapítulo, hipostoma o rostro) y quelíceros. Los pedipalpos son estructuras trisegmentadas que se encuentran paralelas al infracapítulo con la capacidad de flexionarse o moverse telescópicamente durante la alimentación (Nuzzaci y Alberti, 1996: 126-129).

En la parte dorsoanterior, entre los segmentos proximales de los pedipalpos, se halla el mecanismo de entrecruzamiento. Dicho mecanismo contribuye a mantener los quelíceros en su sitio durante el movimiento de los pedipalpos o mientras se incrustan al tejido vegetal. Hasta el momento, se reconocen cuatro tipos de mecanismos de entrecruzamiento que varían entre especies: I, II, III y IV. El tipo III es el más común entre los individuos que integran Eriophyidae y Diptilomiopidae, en donde el segmento proximal de cada pedipalpo posee un tipo de púa o gancho lateral situando uno frente al otro y que en conjunto reciben el nombre de “retenedores quelicerales” (cr; figs. 17A, 20) (Craemer, 2010; Chetverikov y Craemer, 2015). El segmento distal de cada pedipalpo cuenta con una ventosa (ps, ventosa pedipalpotarsal) que le permite adherirse y presionar contra el sustrato mientras se insertan los estiletos (fig. 20). Algunas especies pueden tener ventosas palpare reducidas o ausentes (Lindquist, 1996a: 5-10).

El infracapítulo (= probóscide) es una proyección cónica del gnatosoma con la cavidad preoral situada en la punta, la parte dorsal del mismo se forma a partir de la cerviz. En ocasiones, una placa triangular o mentón cubre ventralmente su base, dicha estructura comúnmente termina cerca de la boca, donde inicia la cavidad preoral. El infracapítulo se divide en probóscide ventral (= lamina infracapitular) y dorsal (= vaina estilar), las dos son morfológica y funcionalmente distintas. La probóscide ventral está formada por dos laminas o paredes verticales paralelas, delgadas y con márgenes estriados. El espacio entre ambas corresponde a la cavidad preoral que limita superficialmente con el labro (= estilete oral, lab) y basalmente

con la horquilla suboral. La cavidad preoral conduce a la faringe a través de la boca. Se cree que la horquilla suboral determina el sitio de perforación, limita el movimiento de los estiletes y en Diptilomiopidae, evita la penetración excesiva de la probóscide en el tejido vegetal (Chetverikov y Bolton, 2016).

La vaina estilar se ubica en la porción dorsomedial del infracapítulo, posee un canal longitudinal o vaina que alberga siete o nueve estiletes. Los eriófidos cuentan con un par de ejes quelíceros (= quelíceros o estiletes quelicerales, cs) que se dividen apicalmente en dos estiletes o dígitos, el primero es inmóvil (df, *digitus fixus*) y se proyecta dorsalmente; el segundo, es móvil (dm, *digitus mobilis*) y se dirige ventralmente (figs. 17, 20). Ambos juegos de estiletes presentan terminaciones nerviosas y su principal función es perforar el tejido vegetal. Los quelíceros de las familias Eriophyidae y Phytoptidae generalmente son curvos o ligeramente curvos, pueden ser cortos o de tamaño moderado, pero no sobrepasan el largo del cuerpo. Diptilomiopidae posee quelíceros con curvatura basal abrupta y sumamente largos (Nuzzaci y Alberti, 1996: 126-129).

El labro es un estilete pequeño que se divide en dos segmentos: uno basal (proximal) con surco ventral ancho, que se ensambla a la faringe por medio de una articulación que le permite moverse de arriba-abajo; y otro apical (distal) con surco ventral angosto, que se proyecta libremente. El segmento basal se sitúa internamente en la porción anterior de la cerviz y habitualmente es más desarrollado en Diptilomiopidae que en el resto de las familias. Probablemente el labro actúa como una válvula capaz de regular el paso del contenido celular succionado hacia la faringe mientras esta se contrae (bomba faríngea) (Nuzzaci y Alberti, 1996: 126-129; Westphal y Manson, 1996: 236-238; Chetverikov y Bolton, 2016).

El par de estiletes auxiliares (= estiletes infracapitulares o subcapitulares internos, crecimientos o protuberancias hipostomales, as) son casi del mismo tamaño que los quelíceros, su principal función es canalizar secreciones salivares al tejido perturbado (Nuzzaci y Alberti, 1996). Por otro lado, la lámina o guía infracapitular (ig) es una estructura que permanece oculta o envuelta por la vaina estilar (ss, *stylet sheath*). Dicha lamina cuenta con dos guías o ápices que se proyectan libremente. En Phytoptidae y Diptilomiopidae estos ápices son conspicuos y agudos, por tal motivo se denominan “estiletes infracapitulares externos o ápices infracapitulares” (is). En Eriophyidae son nada evidentes y romos, por esa razón se cree que

carecen de tales estructuras (fig. 17) (Lindquist, 1996a: 5-10; Vacante, 2015: 215; Chetverikov y Bolton, 2016).

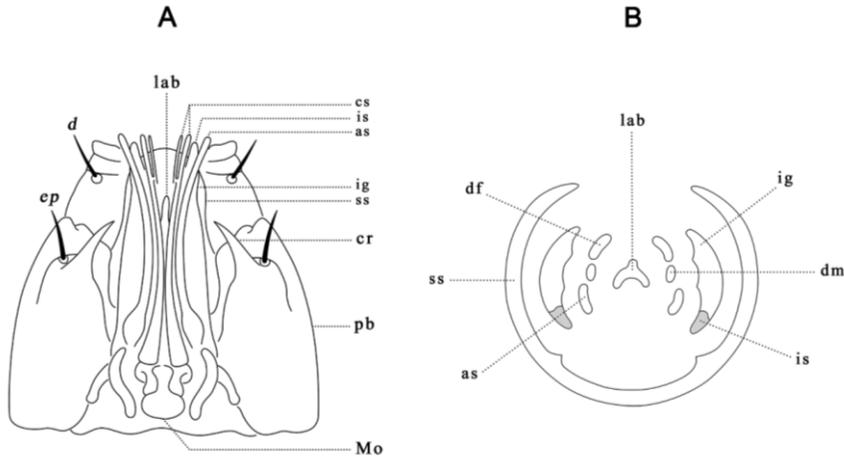


Figura 17. Estructura general del gnatosoma de los eriófidos. Vista (A) dorsal y (B) transversal cerca de los ápices de los estiletes. *Anotaciones:* *as* estiletes auxiliares (internos); *cr* retenedores quelicerales; *cs* ejes queliceros o estiletes quelicerales; *d* seda dorsal pedipalpogenua; *df* *digitus fixus*; *dm* *digitus mobilis*; *ep* seda palpocoxal; *ig* lámina o guía infracapitular; *is* estiletes o ápices infracapitulares (externos); *lab* labro o estilete oral; *Mo* motivador; *pb* base palpocoxal; y *ss* vaina estilar. Redibujado y adaptado de Lindquist (1996a: 7) & Vacante (2015: 215).

El tracto digestivo en los eriófidos se compone de tres segmentos principales: intestino anterior, intestino medio y recto. El intestino anterior, comprende la cavidad oral, la faringe y el esófago. Inicia en la boca, la cual se encuentra rodeada por los distintos estiletes y la vaina estilar. Continúa con la cavidad oral, que a pesar de ser corta, muestra un lumen bastante amplio revestido por una fina capa de cutícula. La faringe, por otro lado, es una estructura compleja con forma de hoz reclinada; su cutícula es ventralmente esclerosada, dorsolateralmente flexible y medioventralmente tiene una cresta a la cual se unen los músculos dilatadores. Además, tres pares de músculos periféricos corren dorsolateralmente para después sujetarse al segundo apodema de los pedipalpos. Tanto los músculos dilatadores como los periféricos contribuyen a que la cubierta de la faringe se eleve

propiciando que el lumen se dilate generando fuerza de succión (Nuzzaci y Alberti, 1996: 129-133).

Después de la faringe, se localiza el esófago (*Es*) el cual es un tubo largo que circula posteriormente hacia el intestino medio atravesando el singanglio (figs. 15A, 16A). La pared interna del esófago se encuentra revestida por una capa llamada “íntima”, pero también desarrolla varios pliegues longitudinales compuestos de tejido epitelial plano que contienen numerosos microtúbulos dispuestos longitudinalmente. El esófago culmina con una válvula o esfínter (Nuzzaci y Alberti, 1996: 129-133).

El intestino medio es una estructura voluminosa que se divide en una porción anterior con lumen angosto (*IMA*) y una posterior con lumen amplio (*IMP*). El intestino medio anterior es la parte más prominente del tracto digestivo, especialmente en los estadios inmaduros, en cuyo caso ocupa la mayor parte del opistosoma detrás del singanglio; en cambio, en los adultos el sistema genital tiende a desplazarlo volviéndolo angosto. Se compone de células digestivas alargadas que se proyectan hacia el lumen, la parte apical de dichas células cuentan con microvellosidades. El intestino medio posterior presenta un lumen amplio compuesto de epitelio plano debajo del cual existen músculos muy delgados. Las células tienen microvellosidades largas que se van haciendo más cortas conforme se avanza hacia el saco rectal (figs. 15, 16) (Nuzzaci y Alberti, 1996: 132).

El recto es la última sección del tracto digestivo, se encuentra formado por el saco (*SR*) y el tubo rectal (*TR*), este último acaba en el ano (figs. 15, 16). El saco rectal se compone igualmente de epitelio plano, sobre este tejido reposa una íntima delgada y densa. A medida que avanza el saco rectal, el grosor de la íntima aumenta, estrechándose lumen. Esta última sección del tracto se conoce como tubo rectal. Algunos músculos se unen a esta porción y es probable que los poros de las glándulas anales se encuentren internamente en este fragmento (Nuzzaci y Alberti, 1996: 132, 133). Igualmente, existe la posibilidad de que los poros de estas mismas glándulas se ubiquen próximos a los lóbulos anales y entonces la secreción de seda, propia de algunas cuantas especies, ocurra externamente (Chetverikov *et al.*, 2019a). Se ha descubierto que la principal función de las secreciones de las glándulas anales es mantener adherido al eriófido a la superficie de su hospedero (Chetverikov *et al.*, 2019b: 695).

Los eriódidos carecen de un sistema circulatorio definido, aparentemente los fluidos corporales se mueven a través de los músculos, de modo que la presencia de hemolinfa es incierta. A diferencia de otros ácaros, no

cuentan con un sistema respiratorio definido (estigmas y peritremos), el intercambio gaseoso ocurre por medio del integumento, es posible que los anillos de la cutícula contribuyan a que el oxígeno se distribuya homogéneamente alrededor del opistosoma. Tampoco poseen un sistema excretor, se piensa que los desechos metabólicos se almacenan entre las células del intestino medio o en el tejido conectivo presente solo en algunas especies (Nuzzaci y Alberti, 1996: 135, 138).

Las hembras en los eriófidos son ovíparas, la inseminación ocurre indirectamente por medio de un espermátforo, es decir, no existe cópula. El sistema reproductor en las hembras adultas se ubica internamente detrás del singanglio, ventralmente al tracto digestivo. La abertura genital u orificio sexual (= gonoporo) se localiza ventralmente detrás del segundo par de coxas, está cubierto por una placa, frecuentemente ornamentada, conocida como “solapa genital o epiginio” (*Epg, epigynium*) que se une por el margen anterior a un apodema transversal que actúa como una bisagra. Debajo de esta solapa se encuentra otra placa de cutícula que rodea al gonoporo sin cubrirlo [reborde del epiginio (= *coverflap flange*), *sensu* Chetverikov *et al.*, 2013: 26, 27, fig. 4], la cual se observa fácilmente cuando la solapa genital se eleva. Se cree que las dos placas ayudan a desprender el espermátforo de su tallo (fig. 15) (Jeppson *et al.*, 1975: 351; Nuzzaci y Alberti, 1996: 138-142).

El gonoporo incluye una depresión llamada “vestíbulo genital” así como el fragmento anterior de la hendidura genital. A la par, el vestíbulo alberga en el fondo los poros que conducen a las espermatecas (*receptacula seminis*), pero también la parte posterior de la hendidura genital. Las espermatecas se conecta a la cámara genital a través un ducto dividido en un segmento proximal, el cual circula ventrodorsalmente del vestíbulo hacia la cámara genital por un costado del cuello; y uno distal que se une lateralmente del segmento proximal a la espermateca. Es probable que estos ductos cuenten con una válvula encargada de regular la liberación del esperma hacia la cámara genital, propiciando la fertilización del huevo durante la oviposición (fig. 18B) (Nuzzaci y Alberti, 1996: 138; Chetverikov, 2014b: 423, 424).

La hendidura genital es la abertura externa de un ducto o “cuello distal” similar a un cono truncado con la base en forma de gota que se conecta a la abertura ventral de la cámara genital. Dicho conducto está formado por dos paredes esclerosadas que, mientras no ocurra la oviposición, permanecen juntas una frente a la otra. Durante la oviposición, las paredes

se abren formando el canal genital por donde transitará el huevo maduro. En la parte media y externa del cuello, corre una sutura longitudinal en forma de quilla que une ambas placas, esa región se denomina “puente longitudinal” (figs. 18B; 26C, D) (Chetverikov, 2014b: 421-423).

La cámara genital es un reservorio revestido de cutícula con apariencia de calabaza formado a partir de una sucesión de placas plegadas entre sí. Cuenta con dos aberturas, la abertura ventral unida al cuello y la abertura posterior ensamblada al oviducto distal. A diferencia de lo que se creía, no está rodeada por fibras musculares. Además, puede contener un huevo maduro a punto de ser liberado o un fragmento de este todavía en tránsito. Por otro lado, el oviducto es un tubo que comunica la cámara genital con el ovario, se divide en dos segmentos: anterior (*OD*, distal) y posterior (*OP*, proximal). Ambos segmentos están recubiertos longitudinalmente por fibras musculares delgadas. Los filamentos musculares anteriores se sujetan entrelazándose en la base de las placas que rodean la abertura posterior de la cámara genital; en cambio, los extremos posteriores crean un anillo muscular que rodea la unión entre el oviducto proximal al ovario (figs. 15, 18A) (Chetverikov, 2014b: 421-423).

El ovario (*Ov*) representa la última parte del sistema reproductor femenino, se ubica detrás del singanglio y posee dos tipos de células: germinativas [oogonia (*Oog*), oocitos (*Oo*)] y nutritivas. Las primeras son más o menos esféricas y las otras irregulares. Las germinativas tienen el potencial de transformarse en huevos; mientras que el origen y función de las células nutritivas aún se desconoce. Con base en su grado de desarrollo, los oocitos u ovocitos se disponen alrededor de una masa globosa de oogonia u ovogonia; las nutritivas, en cambio se distribuyen parcialmente entorno a los oocitos (fig. 15) (Nuzzaci y Alberti, 1996: 141, 142). Antes de la oviposición, el huevo se encuentra en estado casi líquido por lo que es bastante flexible, una vez depositado, sus paredes se expanden adquiriendo la típica forma esférica u ovoide (Chetverikov, 2014b: 424).

El sistema reproductor masculino se localiza en el mismo sitio que en las hembras. A diferencia de estas, el gonoporo en los machos carece de epiginio, es decir se encuentra expuesto. El gonoporo está constituido por una abertura o hendidura transversal (*GS*) externa situada debajo del apodema genital (*AG*). Este último, es una placa esclerosada interna que brinda soporte a la cámara genital y por ende a todo el sistema reproductor. Los extremos laterales de este apodema se proyectan hacia atrás formando crestas delgadas en la superficie interna de la cutícula ventral (fig. 19). El

apodema genital en la superficie externa de la cutícula ventral es una protuberancia más o menos en forma de herradura que flanquea o envuelve parcialmente al gonoporo (Chetverikov, 2015b: 562-564).

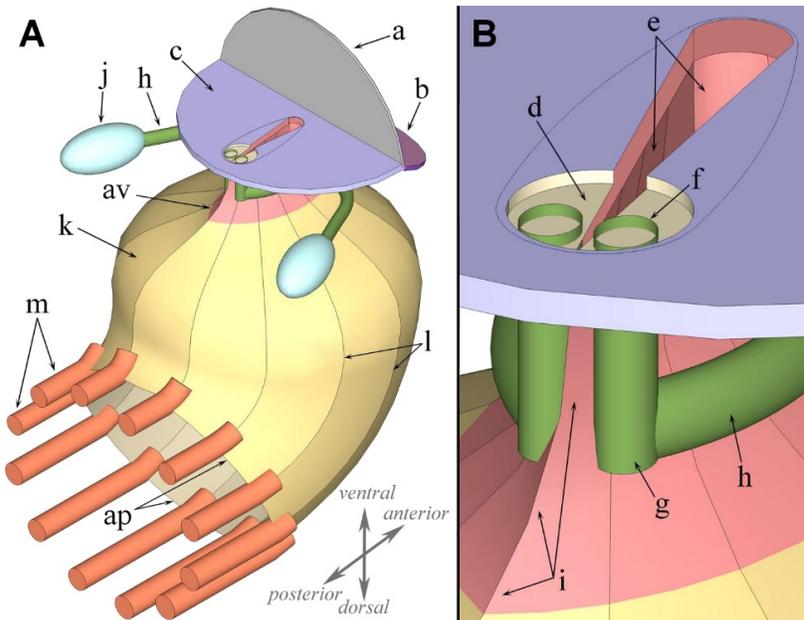


Figura 18. Sistema reproductor femenino. (A) Esquema general y (B) ampliación del gonoporo y cuello distal. *Anotaciones:* *a* solapa genital o epiginio (*epigynium*), *ap* abertura posterior, *av* abertura ventral, *b* apodema genital anterior o transversal, *c* reborde del epiginio, *d* vestíbulo genital, *e* hendidura genital, *f* poro externo del ducto espermatecal, *g* segmento proximal del ducto espermatecal, *h* segmento distal del ducto espermatecal, *i* parte posterior del puente longitudinal, *j* espermateca, *k* cámara genital, *l* placa de la cámara genital y *m* fibras musculares del oviducto distal. Adaptado de Chetverikov (2014b).

La cámara genital (*CG*) es una continuación interna de la epidermis cuticular ventral que rodea la hendidura genital. Su forma y la de los espermatóforos, son un rasgo distintivo entre especies; pese a ello, normalmente asemejan un embudo aplanado de paredes delgadas situado en plano transversal u oblicuo. En tanto el eriófido no libere un espermatóforo, las paredes de dicha estructura permanecen juntas, una sobre la otra. La cutícula de los extremos laterales de la cámara genital forma dos pequeñas crestas ubicadas paralelamente entre las crestas del apodema genital. En la

parte dorsomedial de la cámara existe una protuberancia (*Pr*) central que puede estar acompañada de algunas crestas radiales. Por otro lado, en la región medioventral existe un apéndice vertical alargado, parecido a una quilla, que se extiende desde la hendidura genital hacia la parte proximal del ducto eyaculatorio, se conoce como “puente longitudinal” (*PL*). La cutícula del extremo posterior del puente longitudinal crea un reservorio de aspecto y función desconocida, incluso no se tiene la certeza de que forme parte de la cámara genital (fig. 19) (Chetverikov, 2015b: 564, 565).

El ducto eyaculatorio (*DE*, *ductus eyaculatorius*) es una estructura piriforme o similar a una mandolina constituido por cutícula que se divide en un segmento proximal (*DEP*) y otro distal (*DED*), con respecto a la cámara genital. El ducto proximal se conecta por su extremo posterior al segmento distal que es esférico. El segmento proximal cuenta con dos músculos similares a varillas que circulan oblicuamente por sus costados y se unen ventralmente formando un ángulo agudo. En conjunto estos músculos se conocen como “constrictor genital” (*MCo*, *musculus constrictor ducti ejaculatorii*). Por el contrario, el segmento distal posee una capa gruesa de fibras musculares que al parecer actúan como una bomba responsable de liberar el espermátforo. La fusión del segmento distal con las fibras musculares se denomina “bomba espermátfora” (*Esp* o *BE*). La parte posterior de este último segmento también posee dos aperturas redondas que conectan con los conductos deferentes, entre las dos aperturas reposa un septo muscular de estructuralmente fuerte (fig. 19) (Chetverikov, 2015b: 566, 569).

Los machos cuentan con un par de conductos o vasos deferentes (*VD*), constituidos de tejido suaves, que conectan el segmento distal del ducto eyaculatorio con el testículo; están cubiertos por una red de fibras musculares inconspicuas que forman un “esfínter” (*Esf*, *musculus sphincter testiculodeferentis*) de estructura fuerte en cada uno de sus extremos posteriores (fig. 19). Estos conductos no producen compuestos para la producción del espermátforo (Chetverikov, 2015b: 566).

Los eriófidos cuenta con un solo testículo (*Te*) esférico u ovoide constituido por tejido suave que se ubica detrás del singanglio, ocupando del 30-70 % del opistosoma. Se diferencia en dos partes: germinal (*TGe*) y glandular (= vesícula seminal, *TGl*). La parte germinal se compone de pequeñas células germinales y células somáticas irregulares. En cambio, la parte glandular continua distalmente a la porción germinal; es más o menos esférica y se compone de células cubicas o cilíndricas. Los

espermatozoides (*Ez*) se desarrollan en la parte germinal; mientras que las sustancias protéicas, que componen el material de formación del espermátóforo, se originan en la parte glandular del testículo (figs 15, 16A) (Nuzzaci y Alberti, 1996: 142-146; Chetverikov, 2015b: 571-573).

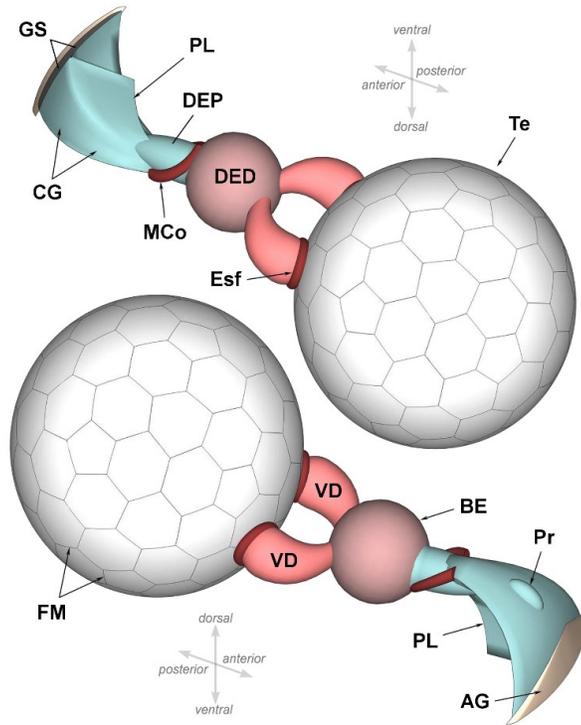


Figura 19. Sistema reproductor masculino, vista ventral y dorsal. *Anotaciones:* AG apodema genital, BE bomba espermatófora, CG cámara genita, DED ducto eyaculatorio distal, DEP ducto eyaculatorio proximal, Esf esfínter, FM fibras musculares dispuestas en celdas poligonales, GS hendidura genital, MCo músculo constrictor, P protuberancia, PL puente longitudinal, Te testículo y VD vaso deferente. Adaptado de Chetverikov (2015b).

El testículo está cubierto por una red de fibras musculares (*FM*) dispuestas en celdas poligonales que favorecen su constricción. Al contraerse,

libera secreciones proteínicas y espermatozoides que son extruidos en el ducto eyaculatorio y la cámara genital (fig. 19). Estas dos últimas actúan como un molde que forma el espermatóforo, el ducto eyaculatorio moldea el tallo mientras que la cámara genital la cabeza. Dicho arreglo sugiere que la liberación del espermatóforo inicia por la cabeza; no obstante, la manera exacta en que dicho proceso ocurre permanece aún sin resolver (Nuzzaci y Alberti, 1996: 142-146; Chetverikov, 2015b: 568-573).

3.3. Morfología general

En comparación con otros artrópodos, los eriófidos son sumamente diminutos, los adultos miden en promedio 200 μm ; aunque dependiendo de la especie, el sexo y estadio en el que se encuentren, su longitud oscila entre 80-500 μm . Por tal motivo, resulta prácticamente imposible observarlos a simple vista o incluso utilizando una lupa con poco aumento (p. ej. 10 x). Cuando están vivos, el color de su cuerpo normalmente es blanco, amarillo, salmón o café de tonalidades claras y con menos frecuencia oscura (Lindquist, 1996a: 4; Zhang, 2003; Navia *et al.* 2010: 227).

Como se indicó en el apartado anterior, el gnatosoma es una estructura compleja que se divide en tres unidades principales: pedipalpos, infracapítulo y quelíceros. Los pedipalpos se componen de tres segmentos: proximal (I), intermedio (II) y distal (III). El primero o “base palpocoxal” (pb), es una proyección del primer par de coxas que, además de los retenedores quelicerales, posee una seda dorsoproximal bien desarrollada denominada “seda palpocoxal o pedipalpocoxal” (*ep*, *palpacoxal* o *pedipalp coxal seda*). En cambio, el segmento intermedio es más grande que los demás, pues se forma a partir de la unión del trocánter (*ptr*), fémur (*pfe*) y genua (*pge*) palpare. En la parte dorsodistal del mismo, se inserta la “seda dorsal pedipalpogenua” (*d*, *dorsal pedipalp genual seta*). El segmento distal consiste en dos subsegmentos pequeños y anchos: “palpotibia” (*pti*) y “palpotarso” (*pT*), este último tiene una seda ventral subapical muy pequeña llamada “pedipalpotarsal” (*v*, *subapical pedipalp tarsal setae*), que en Diptilomiopidae a veces es más larga de lo habitual (fig. 20) (Lindquist, 1996a: 8, 9; Amrine *et al.*, 2003). Tanto el infracapítulo como los quelíceros también se detallan previamente (ver apartado 4.2).

El idiosoma de los estadios larvales y adultos es alargado; el opistosoma se encuentra cubierto por una serie de anillos transversales microtuberculados. En ambos casos, tanto la forma del idiosoma como la

disposición y el tamaño de los anillos del opistosoma se relacionan con su estilo de vida o hábito. De ahí que, a grandes rasgos, se reconozcan dos morfotipos: “habitantes de refugios” e “itinerantes”. El idiosoma de los habitantes de refugios comúnmente es más vermiforme y por ende flexible; mientras que el de los itinerantes es fusiforme, compacto, aplanado, robusto y menos flexible. Este último grupo suele usar más las patas para desplazarse, en consecuencia, los anillos dorsales del opistosoma se modifican en segmentos más anchos que en conjunto asemejan la coraza de un armadillo o un pangolín, brindándoles protección (Chetverikov, 2015a; Chetverikov *et al.*, 2017).

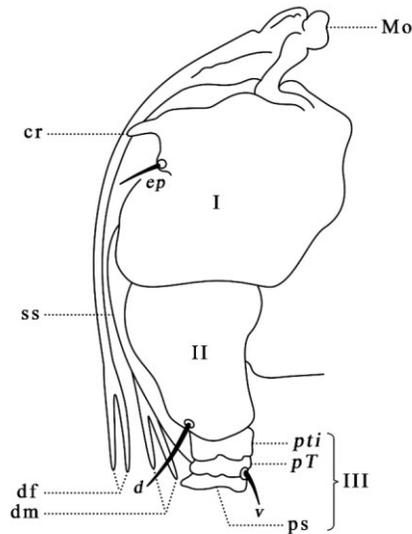


Figura 20. Vista lateral del gnatosoma de los eriófitos. Anotaciones: *cr* retenedor quelicerar, *d* seda dorsal pedipalpogenua, *df* digitus fixus, *dm* digitus mobilis, *ep* seda palpocoxal, *Mo* motivador, *ps* ventosa pedipalpotarsal o palpar, *pT* palpotarso, *pti* palpotibia, *ss* vaina estilar, *v* seda pedipalpotarsal, *I* segmento proximal o base palpocoxal, *II* intermedio (*ptr + pfe + pge*) y *III* distal. Redibujado y adaptado de Lindquist (1996a: 7) basándose en Amrine *et al.* (2003).

Los miembros de Phytoptidae poseen una clasificación más específica en cuanto a la forma de su idiosoma y la posición de sus anillos dorsoventrales, se agrupan en tres morfotipos: (I) vermiformes: el idiosoma es más o menos cilíndrico y aproximadamente tiene la misma cantidad de anillos dorsales que ventrales (isoanillado, *sensu* Sukhareva *et al.*, 2017: 1386) (géneros: *Acathrix*, *Borassia*, *Novophytoptus*, *Oziella*, *Palmiphytopus* y *Phytoptus*); (II) fusiformes: el idiosoma es subcónico, los anillos dorsales son anchos y menos numerosos, mientras que los ventrales angostos y numerosos (anisoanillado, *sensu* Sukhareva *et al.*, 2017: 1386) [géneros: *Austracus*, *Fragariocoptes*, *Solenocristus* (*S. searsius* y *S. karoensis*) y *Solenoplatilobus*]; y (III) aplanados: el idiosoma es sumamente ancho (a veces más ancho que el largo que el cuerpo) y los anillos claramente diferenciados como en el morfotipo II [géneros: *Prothrix*, *Retracrus*, *Sierraphytoptus* y *Solenocristus* (*S. nothofagalis*)]. Adicionalmente, en algunos géneros de este morfotipo los anillos dorsales de la región caudal se fusionan creando el pseudotagma telosomal (géneros: *Neopropilus*, *Neoprothrix* y *Propilus*) (ver apartado 4.1; fig. 21) (Chetverikov *et al.*, 2021: 32).

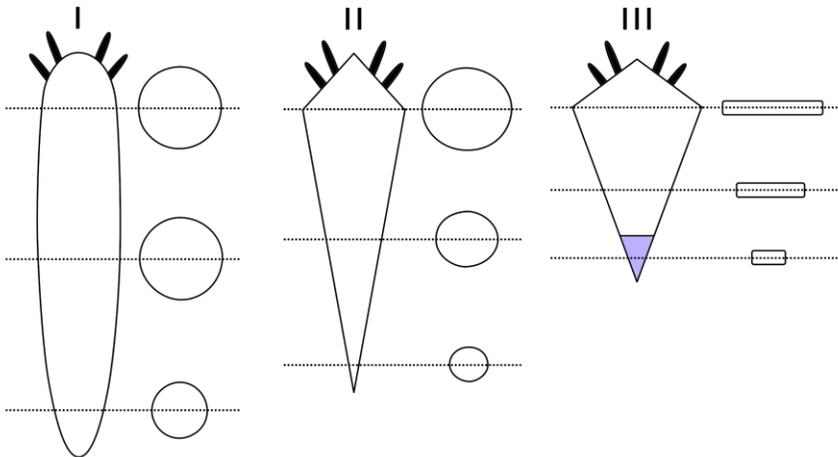


Figura 21. Morfotipos del idiosoma en Phytoptidae. (I) Vermiforme, (II) fusiforme y (III) aplanado. *Notas:* las líneas punteadas y las formas indican el corte y vista transversal del idiosoma, respectivamente; el telosoma del morfotipo III se indica de color azul. Redibujado y adaptado de Chetverikov *et al.* (2021: 33).

Los microtubérculos del opistosoma de los eriófidos son básicamente alargados, ovalados o elípticos; pero su ápice puede ser aplanado, redondo, puntiagudo o con una proyección similar a una espina. Estas variaciones están relacionadas con su hábitad y su habilidad para colonizarlo (Jeppson *et al.*, 1975: 348). No obstante, es común que el extremo caudal del opistosoma carezca de microtubérculos. Las sedas fundamentales del opistosoma, mencionadas con anterioridad, se ubican y designan conforme a su posición en los segmentos larvales primitivos del idiosoma acariforme (ver apartado 4.1). Existen un máximo de siete pares de sedas fundamentales distribuidas a lo largo del opistosoma: subdorsales (*c1*), laterales (*c2*), primeras ventrales (*d*), segundas ventrales (*e*), terceras ventrales (*f*), accesorias (*h1*) y caudales (*h2*). La notación alfanumérica de las sedas opistosomales es la forma más adecuada de nombrarlas, pese a ello, su antigua designación brinda una idea aproximada de su ubicación. La mayoría de las especies cuentan con seis pares sedas y algunas con cinco o cuatro. Las sedas *f* y *h2* son constantes en casi todas las especies de Eriophyoidea, pero la *c1* es exclusiva de Phytoptidae (figs. 12, 13) (Lindquist, 1996a: 16, 17).

El prodorso en los eriófidos es una placa o escudo dorsal ubicado en la parte anterior del idiosoma, pese a ser una estructura simple existen múltiples formas entre especies. A diferencia del opistosoma, el prodorso carece de anillos transversales, en cambio, exhibe distintos patrones de líneas u ornamentaciones, pero también puede ser más o menos liso. Su forma generalmente es subtriangular, subromboide o semicircular y pueden manifestar expansiones laterales. De igual manera, la porción anteromedial con frecuencia se extiende o proyecta sobre la base de los quelíceros creando el “lóbulo frontal” (fol, fig. 22B) (Jeppson *et al.*, 1975: 347; Lindquist, 1996a: 8, 9). La presencia de este lóbulo es un rasgo casi exclusivamente de individuos adultos; en larvas, típicamente es diminuto o ausente, mientras que en ninfas es levemente desarrollado. Además, suele ser diverso en cuanto a forma (triangular, semicircular, acuminado, emarginado, etc.), margen (entero, espinoso, crenado, etc.), grosor (delgado, flexible o rígido) y tamaño (diminuto hasta desarrollado). Se cree que estas variaciones se relacionan con la capacidad de los eriófidos para perforar el tejido epidérmico de las plantas, asegurando su supervivencia alimentándose continuamente de su hospedero (Chetverikov y Creamer, 2015).

El patrón de líneas del escudo prodorsal es un carácter recurrente en numerosas especies de eriófidos, de ahí que existan tres clases de líneas: una “media” (*m*, *median line*), un par de “admedias o admediales” (*ad*, *admedian lines*) y varias “submedias o submediales” (*sm*, *submedian lines*)

(Amrine *et al.*, 2003; Zhang, 2003). La media corre longitudinalmente sobre la parte central del escudo, las admedias flanquean a la media y las submedias se disponen a los costados de las admedias. El número de líneas submedias varía según la especie. La trayectoria de todas las clases de líneas puede ser continua o discontinua y en algunos taxones inexistente, también pueden ser más o menos rectas, onduladas o curvas (fig. 22A). Los estadios larvales carecen de estas líneas y por ende no pueden ser identificados sin la presencia de adultos. Algo similar sucede con las hembras deutoginias adultas, no pueden ser identificadas sin adultos de hembras protoginias o machos (Lindquist, 1996a:10).

Los eriófidos poseen una combinación de 0 a 5 sedas prodorsales. La “seda vertical interna” (*vi*, *internal vertical seta*) se inserta en la parte anterior-medial del escudo, a diferencia de las demás quetas, es solitaria o carece de una contraparte. El escudo también puede disponer de un par de sedas anterolaterales llamadas “sedas verticales externas” (*ve*, *external vertical setae*) y un par de sedas posterolaterales o “sedas escapulares” (*sc*, *scapular setae*) que emergen cada una de un tubérculo bien desarrollado. De forma habitual, el prodorso de la mayoría de los taxones cuenta solamente con este último par de sedas, la presencia de sedas verticales es un distintivo exclusivo de Phytoptidae (fig. 22) (Jeppson *et al.*, 1975: 343; Lindquist, 1996a: 13; Amrine *et al.*, 2003).

La orientación natural de las sedas escapulares con respecto a un eje de rotación ficticio (a-a') trazado en la parte basal de uno de los tubérculos, es una característica importante para la identificación de especies. Cuando el eje es longitudinal al cuerpo del eriófido, los tubérculos setíferos (*st*) y por ende las *sc* estarán orientadas transversalmente y viceversa (fig. 23). En contraste, cuando las sedas escapulares se apuestan en el margen posterior del escudo, tienden a cambiar de orientación durante la ontogenia, de la parte anterior (larva) hacia la posterior (adulto) pasando por un punto intermedio (ninfa) (Jeppson *et al.*, 1975: 343; Lindquist, 1996a: 13; Amrine *et al.*, 2003). En la parte media del margen posterior o al centro del escudo prodorsal puede existir una o un par de fosas (*pits*), respectivamente (Lindquist, 1996a: 14). Otras especies pueden tener tres foveas (*foveas*) en el margen posterior del prodorso, una central y dos laterales. Al parecer estas foveas representan puntos de anclaje para algunos músculos, no obstante, su naturaleza exacta aún es incierta (Chetverikov, 2014b: 416, 417).

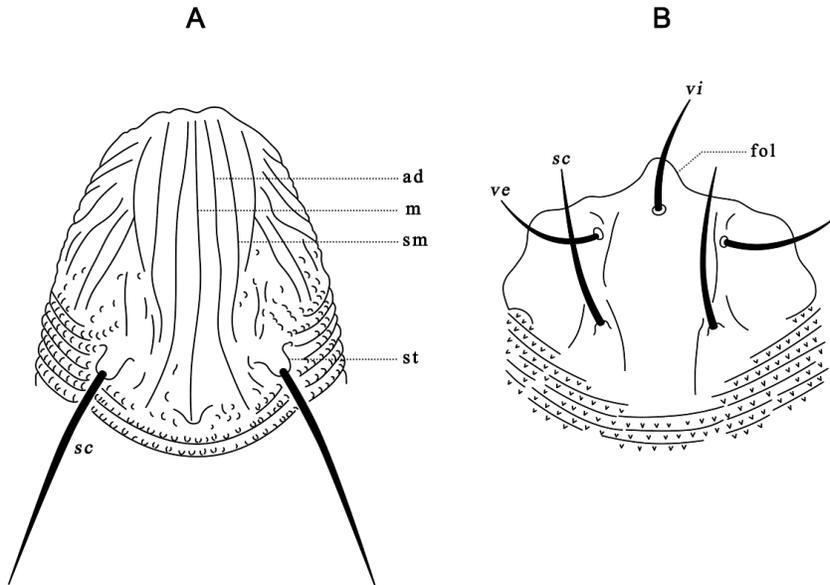


Figura 22. Estructura general del prodorso en los eriófidos. (A) *Aceria* sp. (Eriophyidae) y (B) *Pentasetacus* sp. (Phytoptidae). Anotaciones: *ad* línea admedia, *fol* lóbulo frontal, *m* línea media, *sc* seda escapular, *sm* línea submedia, *st* tubérculo escapular, *ve* seda vertical externa y *vi* seda vertical interna. Redibujado y adaptado de Lindquist (1996a: 12) basándose en Amrine *et al.* (2003).

Otro rasgo que los distingue de los demás ácaros es que únicamente cuentan con dos pares de patas (pata I y II) plenamente desarrolladas que son muy similares entre los estadios larvales activos (larva, ninfa) y ambos sexos. Las patas se dividen en cinco segmentos fundamentales: trocánter (*tr*), fémur (*fe*), genua (*ge*), tibia (*ti*) y tarso (*T*). Cada uno de estos es único, pues carecen de otros subsegmentos. Pese a ello, puede existir cierta variación que habitualmente es considerada un carácter taxonómico distintivo entre géneros y especies. En ciertos taxones los segmentos suelen fusionarse total o parcialmente y en otros, debido a que las patas son muy cortas o largas, pueden ser reducidos o muy amplios, respectivamente. Tales variaciones pueden crear confusión y llegar a creer que alguno de los segmentos se encuentra ausente. De igual forma, en los segmentos de ambas patas puede haber espínulas o filas de líneas dentadas y en raras ocasiones algún tipo de modificación (p. ej. en el tarso del primer par de patas de las hembras adultas del género *Aberoptus* Keifer, 1951 existe una proyección

lateral en forma de disco) (fig. 24) (Jeppson *et al.*, 1975: 346, 347; Lindquist, 1996a: 22).

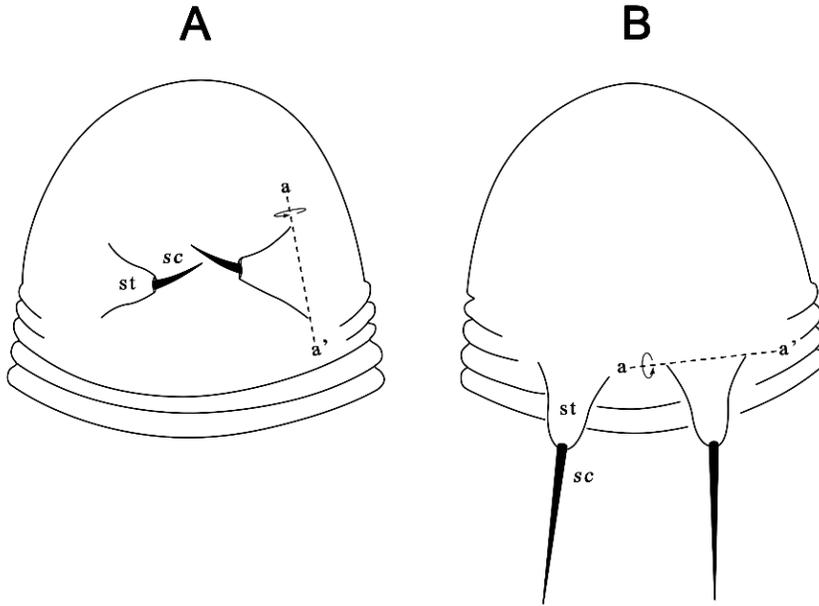


Figura 23. Orientación natural de los tubérculos y las sedas escapulares. (A) Transversal y (B) longitudinal. Anotaciones: *a-a'* eje ficticio de rotación, *sc* seda escapular, *st* tubérculo escapular. Redibujado y adaptado de Lindquist & Amrine (1996: 75).

Las sedas en las patas de los eriófidos son un rasgo constate desde sus estadios larvales hasta su adultez, por tal razón se considetan fundamentales (Walter, 2006). El número máximo de sedas en el trocánter, fémur, genua, tibia y tarso en la pata I es de 0-1-1-1-3, respectivamente. La quetotaxia en la pata II es igual a la del primer par con excepción de la seda *l'* de la tibia que se encuentra ausente. La “seda femoral basiventral” (*bv*, *basiventral femoral seta*) se ubica en la parte ventral del fémur del primer par de patas o en ambos pares, sin embargo, en algunas especies es inexistente. La “seda genual” (*l'*, *genual seta*) se encuentra en la genua de ambos pares de patas, la del primer par a menudo se sitúa dorsalmente, mientras que la del segundo, dorsolateralmente. Además, casi siempre es más larga que las demás sedas de las patas y, pese a ser muy estable, en ocasiones puede estar ausente. La “seda tibial” (*l'*, *tibial seta*) se inserta en la tibia

del primer par de patas, normalmente es la más pequeña de las sedas dorsales de las patas y suele no existir en numerosas especies de las tres familias que conforman Eriophyoidea. El tarso alberga en ambos pares de patas un par de sedas dorsolaterales pseudosimétricas denominadas “fastigiales” (*fastigial setae*), la primera de estas o *ft'* (*paraxial fastigial tarsal setae*) se ubica anterolateral o paraxialmente al solenidio tarsal, en algunas especies puede ser más corta que su contraparte *ft''* (*antaxial*) y pocas veces ausente. La última de las sedas del tarso se localiza anteroventral al ápice y se denomina “seda unguinal” (*u'*, *unguinal*), cuando se encuentra presente es común que pase inadvertida por ser muy pequeña (fig. 24) (Jeppson *et al.*, 1975: 347; Lindquist, 1996a: 23-25; Amrine *et al.*, 2003; Creamer, 2010).

Las sedas nos son las únicas estructuras presentes en las patas de los eriófidos, también cuentan con otras llamadas “solenidios” (ω). Dichos apéndices se proyectan distalmente sobre la parte dorsal del segmento tarsal en ambos pares de patas, son sumamente evidentes tanto en los estadios larvales como en los adultos (Lindquist, 1996a: 25). Otro rasgo que los distingue es que pueden ser curvos o rectos (Dhooria, 2016). Con frecuencia son capitados o bulbosos, aunque también existen especies que no manifiestan tales características (p. ej. *P. calirubi*) (Keifer, 1938: 306, 318; Maggeti *et al.*, 2005; Dhooria, 2008). Cabe señalar que en algunos géneros de Phytoptidae el primer par de patas cuenta con un solenidio posterolateral cerca del ápice ventral de la tibia, el cual es designado como “solenidio tibial” (ϕ , *tibial solenidion*) (fig. 24) (Lindquist, 1996a: 25).

El “empodio” (*em*, *empodium*) es una estructura que se inserta en el extremo posterior del tarso en ambos pares de patas, visto de forma lateral se asemeja a un peine (fig. 24), cuando en realidad es un apéndice comúnmente simétrico con un eje central ramificado (fig. 25). En varios géneros de Diptilomiopidae, el eje central frecuentemente se divide basalmente en dos ejes secundarios simétricos ramificados por uno o ambos lados (fig. 25I, K, L). El número de “ramas o rayos” es una característica intrínseca de cada especie, no obstante, puede incrementar durante el desarrollo o ser distinta entre sexos; pese a lo anterior, el número de ramas usualmente fluctúa de 2-20 por cada lado del eje. La ramificación generalmente se distribuye a lo largo del eje, pero en contadas ocasiones se agrupan en la tercera parte apical, como si radiaran de un mismo punto o tuvieran apariencia palmeada (fig. 25H-J). El extremo distal de cada rama puede ser capitado (fig. 25A, C, F-H, J, K, M), clavado (fig. 25D, E) o agudo (fig. 25B, L, N, O). A lo largo de cada rama pueden surgir pequeñas derivaciones que a

veces únicamente pueden ser apreciadas a través de SEM. La forma del empodio ordinariamente es la misma en ambos pares de patas, pero en contadas ocasiones difiere (fig. 25D, E) (Jeppson *et al.*, 1975: 347; Lindquist, 1996a: 26). Algunas especies tienen la peculiaridad de poseer empodios fuertemente ramificados, con ramas muy finas similares a cabellos, tripartitos (*sensu* Reis *et al.*, 2012) o reducidos a una sola cerda (fig. 25G, N, O) (Craemer, 2010: 42).

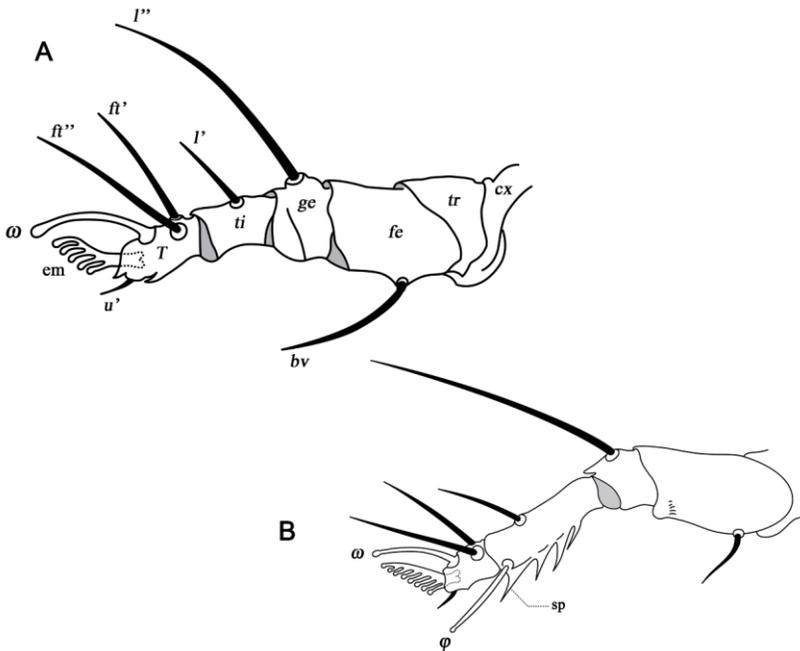


Figura 24. Estructura general del primer par de patas en los eriófidos. Vistas laterales (A) *Aceria* sp. (Eriophyidae) y (B) *Nalepella* sp. (Phytoptidae). Anotaciones: *bv* seda femoral basiventral, *cx* coxa, *em* empodio, *fe* fémur, *ft'* seda tarsal fastigial paraxial (interna), *ft''* seda tarsal fastigial antaxial (externa), *ge* genua, *l'* seda tibial, *l''* seda genual, *sp* espinulas, *T* tarso, *ti* tibia, *tr* trocánter, *u'* seda unguinal, ϕ solenidio tibial y ω solenidio tarsal. Redibujado y adaptado de Lindquist (1996a: 24) basándose en Amrine *et al.* (2003).

Las coxas o platos coxiesternales de los eriófido son segmentos basales de las patas de aspecto más o menos troncocónico que se fusionan ventralmente a la parte anterior de idiosoma (Walter, 2006). El primer par de coxas, designado como región “coxal I”, se ubica debajo del infracápitu-

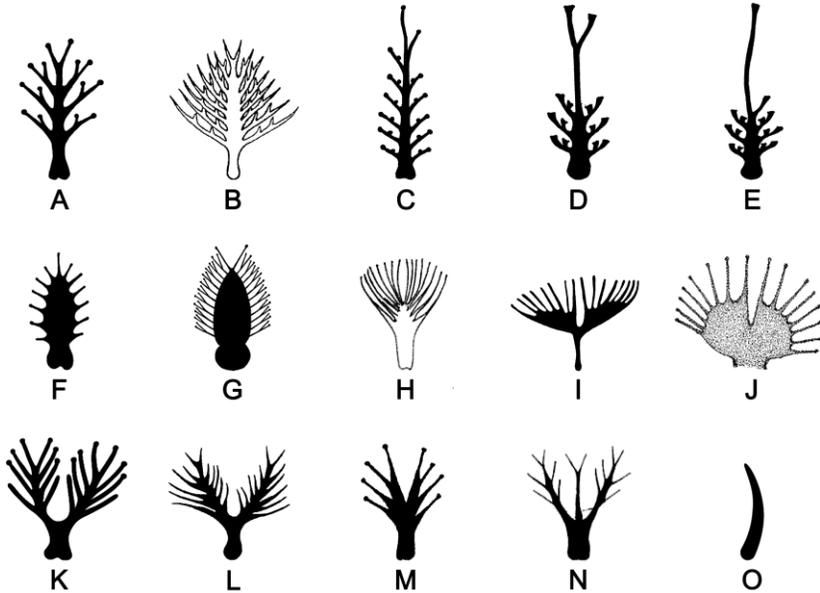


Figura 25. Empodios tarsales de distintas especies (♀). (A) **Entero capitado:** *Fragario-
coptes gansuesis* Wei, Chen & Luo, 2005 (tomado de Chetverikov, 2016b: 281); (B) **entero
agudo:** *Scoliquadracus longipetiolatus* Wei, Wang & Li, 2008 (tomado Wei *et al.*, 2009:
61); (C) **entero alargado:** *Oziella ovalis* Chetverikov, 2016 (tomado de Chetverikov,
2016a: 372); (D) **entero distalmente alargado con ápice bifurcado:** primer par de patas
de *Novophytoptus maritimus* Chetverikov, 2015 (tomado de Chetverikov, 2015c: 490 fig.
5O); (E) **entero distalmente alargado asimétrico:** segundo par de patas de *N. maritimus*
(tomado de Chetverikov, 2015c: 490 fig. 5Q); (F) **entero con eje central ensanchado:**
protoginia de *Aceria inusitata* Britto & Navia, 2008 (tomado de Britto *et al.*, 2008: 308);
(G) **entero con eje central ensanchado fuertemente ramificado:** *Palmiphytoptus barbo-
sae* Navia & Flechtmann, 2005 (adaptado de Navia y Flechtmann, 2005: 50); (H) **palmeado
entero:** *Cheiracus costus* Tan, Yang, Lai & Wang, 2015 (tomado de Tan *et al.*, 2015: 779);
(I) **palmeado dividido:** *Diptacus coreanus* Rajput, Li, Xue & Hong, 2015 (adaptado de
Rajput *et al.*, 2015: 337); (J) **palmeado parcialmente dividido:** *Amrinella dendrocalami*
Chakrabarti, 2021 (Eriophyidae, tomado de Chakrabarti, 2021: 124); (K) **dividido capi-
tado:** *D. rubuscolum* (adaptado de Trinidad *et al.*, 2018: 1204); (L) **dividido agudo:** *Apo-
diptacus archiboehmerus* Wei, Wang & Li, 2008 (adaptado de Wei *et al.*, 2009: 65); (M)
parcialmente dividido: *Dichopelmus ibapitanga* Reis & Navia, 2010 (tomado de Reis *et
al.*, 2010: 51); (N) **tripartito (dos ramas laterales y una central):** *Nasuchus socratea* Reis
& Navia, 2012 (*sensu* Reis *et al.*, 2012: 52, 53); y (O) **reducido:** *Aberoptus samoae* Keifer,
1951 (redibujado y adaptado de Keifer, 1951: 103). *Nota:* las familias pueden verificarse
en las tabs. A3 y 4 (anexo 3).

lo, de tal forma que sus márgenes anterolaterales (ap1, apodema I) transitan dorsalmente el área epicoxal (*EA, epicoxal area*) (Chetverikov y Creamer, 2015). Ambas coxas pueden permanecer unidas a través de una “sutura o apodema proesternal” (pap) que en varias especies es muy bien definido, mientras que en otras apenas se percibe. Las coxas de la región “coxal II” se sitúan por debajo de la primera, cada una está delimitada por un margen anterolateral (ap2, apodema 2) y otro posterolateral (ap3, apodema 3). Además, se encuentran separadas entre sí por medio de la “zona intercoxigenital” (ica) que limita anteriormente con los márgenes posteriores del primer par de coxas (en ocasiones nada evidentes o ausentes) y por su parte posterior con una serie de anillos que se extienden hasta la parte genital (fig. 26) (Jeppson *et al.*, 1975: 346; Lindquist, 1996a: 19).

Los platos coxiesternales de los eriófidos alojan máximo tres pares de sedas fundamentales. Las “sedas anterolaterales” (*Ib, anterolateral setae on coxisternum I*) se disponen en ambas coxas de la primera región; comúnmente son pequeñas, de posición variable y vestigiales o carentes en algunas especies. Igualmente, las “sedas proximales” (*Ia, proximal setae on coxisternum I*) pertenecen al primer par de coxas y, pese a que se encuentran presentes en muchas especies, pueden estar ausentes si las *Ib* también lo están. Las “sedas proximales del segundo par de coxas” (*2a, proximal seta on coxisternum II*) son un rasgo constante en todas las familias de Eriophyoidea (fig. 26) (Lindquist, 1996a: 19).

La región genital en los adultos de ambos sexos generalmente se localiza en la parte ventral de opistosoma cerca de la región coxiesternal, a la altura o un poco antes de la seda *c2*. Excepcionalmente, la región genital de los eriófidos del género *Novophytoptus* (Phytoptidae) es más pequeña y se ubica posterior a la *c2*, separada más o menos 10-15 anillos de los platos coxiesternales. Como se mencionó en el apartado anterior, el gonoporo en las hembras adultas se encuentra cubierto por una solapa fuertemente esclerosada llamada epiginio (ver apartado 4.2). Esta solapa normalmente tiene forma subtriangular o subelíptica y puede estar ornamentada o ser completamente lisa. Las ornamentaciones varían de acuerdo con la especie, aunque comúnmente son un conjunto de líneas paralelas dispuestas en una o dos series de bandas transversales. De forma inusual, en vez de líneas longitudinales existen gránulos, pequeñas estrías o líneas concéntricas continuas o discontinuas (figs. 26A; 27A, B) (Lindquist, 1996a: 20).

Debajo del epiginio y la placa postgenital se observa internamente la estructura general del genital femenino. Está constituido por un apodema

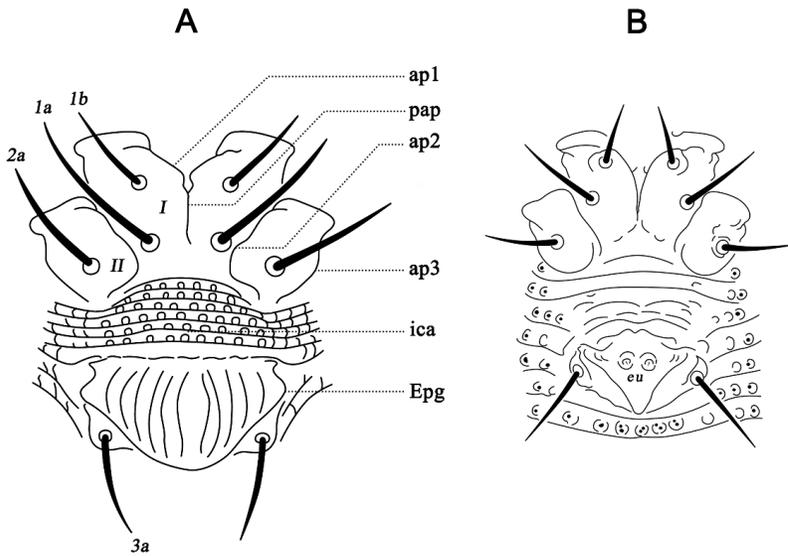


Figura 26. Estructura general de la región coxigenital de los eriófidos. Vista ventral de (A) hembra y (B) macho de *Aceria* sp. Anotaciones: 1a seda proximal de la región coxal (spc) I, 1b seda anterolateral de la región coxal I, 2a spc II, 3a spc III, ap1 apodema I, ap2 apodema II, ap3 apodema III, Epg epiginio, eu sedas eugenitales, ica zona intercoxigenital, pap sutura o apodema proesternal, I región coxal 1 y II región coxal 2. Redibujado y adaptado de Lindquist (1996a: 15) basándose en Amrine *et al.* (2003).

trapezoidal o subtrapezoidal similar a un bigote y de superficie a veces estriada. La parte anterior de este apodema (aa o AP, apodema anterior o placa apical, respectivamente) representa el punto de unión con la cutícula; en cambio, la parte posterior (PA, placa posterior) usualmente se arquea hacia la placa apical y sus extremos laterales suelen ser agudos y/o ligeramente curvos hacia la parte anterior. De la parte central de la placa posterior surge un eje o puente longitudinal (LB), su extremo posterior (C, carina) se bifurca lateral u oblicuamente en dos ductos cónicos (st, ductos espermatecales) unidos cada uno a una espermateca globosa o en forma de gota. A lo largo del puente longitudinal puede surgir un segundo “apodema oblicuo” (OA) cercano a la placa posterior del primer apodema y/o un tercer “apodema perpendicular” (APA) anterior a la carina. Algunas especies cuentan con un “proceso esclerotizado” [“corniculus” *sensu* Petanović

(2016: 590)] similar a una espina (*TLP*) entre la unión del conducto espermatecal y la espermateca (fig. 27C, D) (Duarte *et al.*, 2016; Trinidad *et al.*, 2018). Los ductos espermatecales en Phytoptidae suelen ser más largos que en las otras familias, el género *Trisetacus* es ejemplo de ello (fig. 28) (Lindquist, 1996a: 20, 21; Chetverikov *et al.*, 2020). Los integrantes de *Novophytoptus* poseen las espermatecas más grandes que existen, aunque con ductos espermatecales muy cortos (Chetverikov, 2015c).

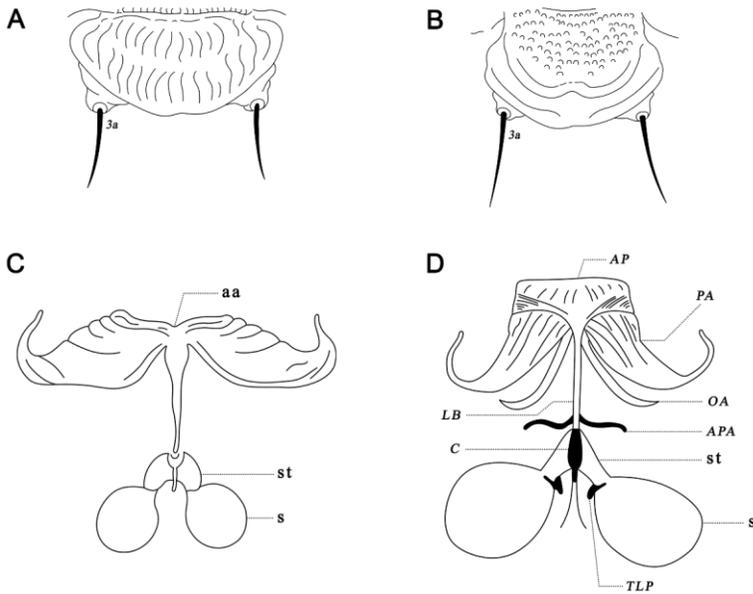


Figura 27. Morfología de la región genital (♀). Epigino: (A) Con líneas paralelas dispuestas en bandas transversales de *Cecidophyes* sp. (Eriophyidae) y (B) gránulos más líneas concéntricas de *Floracarus* sp. (Eriophyidae). **Estructura interna:** (C) *Diptilomiopus* sp. (Diptilomiopidae) y (D) *Tegoprionus alobus* Duarte, Chetverikov & Navia, 2016 (Eriophyidae). **Anotaciones:** 3a seda proximal de la región coxal III, aa apodema anterior, AP placa apical, APA apodema perpendicular, C carina, LB puente longitudinal, OA apodema oblicuo, PA placa posterior, s espermateca, st ducto espermatecal y TLP espina o proceso esclerotizado. Redibujado y adaptado de: (A-C) Lindquist (1996a: 15, 21); y (D) Duarte *et al.* (2016: 1240).

El gonoporo en los machos adultos permanece expuesto, pues carece de una placa que lo cubra, sin embargo, se encuentra parcialmente rodeado por una protuberancia más o menos en forma de herradura que de manera externa marca la trayectoria del apodema genital interno. Inmediatamente después del gonoporo, puede existir un par de estructuras diminutas llamadas “sedas eugenitales” (*eu, eugenital setae*), estas sedas son exclusivas de los machos (fig. 26B). Ambos sexos y los estadios larvales activos cuentan con un par de sedas que flaquean la zona genital, reciben el nombre de “sedas proximales del tercer par de coxas” (*3a, proximal setae on coxisternum III*), ya que se insertan ventralmente en el segmento primitivo C donde hipotéticamente estaría situado el tercero y cuarto par de patas (figs. 13B; 26; 27A, B) (Jeppson *et al.*, 1975: 350-352; Lindquist, 1996a: 20-22).

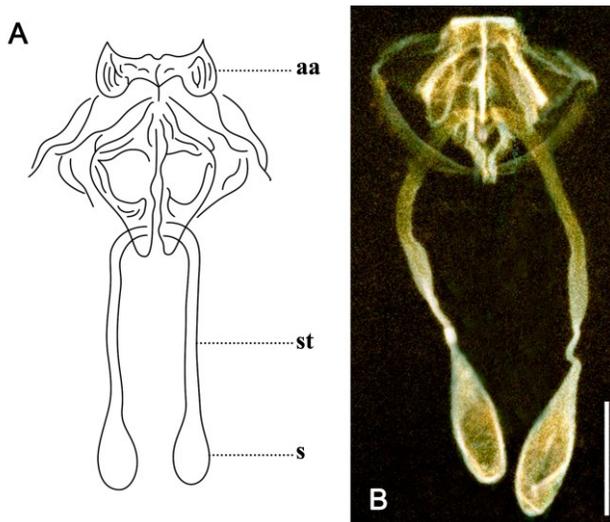


Figura 28. Genital femenino de *Trisetacus* (Phytoptidae). (A) Estructura general y (B) fotografía de CLSM de *Trisetacus juniperinus* (Nalepa, 1911). Anotaciones: *aa* apodema anterior, *st* ducto espermatecal largo y *s* espermateca. Escala: **B** 10 µm. Redibujado y adaptado de: (A) Lindquist (1996a: 21); y (B) Chetverikov *et al.* (2020: 305).

Existen dos clases de lóbulos anales dentro de Eriophyoidea: (a) bilateralmente divididos y (b) no divididos. Los bilaterales con frecuencia se observan en especies de Eriophyidae y Phytoptidae asociadas a gramíneas,

pero también en algunas otras dentro de Diptilomiopidae nativas de Tailandia. Los no divididos son típicos de Pentasetacidae y por eso se considera una característica plesiomórfica dentro de Eriophyoidea (Chetverikov *et al.* 2019c: 1303). Algunas especies presentan ventralmente en los lóbulos anales varias ornamentaciones en forma de retícula o surcos longitudinales que al parecer facilitan la adherencia al sustrato, esparciendo las secreciones de las glándulas anales (Chetverikov *et al.*, 2019b: 696).

3.4. Clasificación taxonómica

Los ácaros son un grupo de artrópodos sumamente diverso ubicado en la clase Arachnida (Pérez *et al.*, 2014). Su clasificación es muy compleja debido a que existen distintas opiniones en cuanto a la designación, nivel y relación taxonómica entre ciertos grupos; cada uno de estos suele contar con terminología muy particular que en ocasiones resulta confusa (Hoy, 2011). Los eriófidos (Acari: Eriophyoidea) son un grupo conflictivo de ácaros diminutos que comparte rasgos genéticos, morfológicos y ecológicos determinantes con otros grupos de ácaros. El registro fósil y las recientes investigaciones en el ámbito molecular brindan una idea más clara acerca de su origen, clasificación y relación con sus hospederos.

Una de las principales problemáticas reside en su categorización superior, ya que no se sabe con exactitud si Eriophyoidea forma parte de Acariformes. Inicialmente fue asignada a este superorden contemplando los siguientes elementos: pedipalpos carentes de apotele, estigmas posteriores a la región coxal II ausentes, coxas fusionadas a la parte ventral del podosoma, tarsos de las patas II-IV carentes de fisura peripodomérica o lirifisuras (órganos similares a hendiduras) y tarsos del primer par de patas con escasas sedas dorsales distales o subdistales (Lidquist *et al.* 2009; Walter y Proctor, 2013; Vacante, 2015). Recientes estudios moleculares, secuenciando genoma mitocondrial y la pequeña subunidad nuclear del ARNr (18S), reafirman parcialmente la posición de Eriophyoidea dentro de Acariformes, pero también han creado varias incógnitas en cuanto a si deberían pertenecer al orden Trombidiformes (Xue *et al.*, 2016 y 2017; Zhang, 2017).

Existen por lo menos diez hipótesis sobre la filogenia de Eriophyoidea, seis de estas se respaldan en una sola característica morfológica o ecológica: la reducción o desaparición de los últimos dos pares de patas (Tenuipalpidae y Tarsonemoidea), cuerpo vermiforme (Demodicidae y

Nematalycidae), la ausencia de un sistema traqueal definido (estigma y peritremo) (Astigmata) o fitofagia obligada (Tetranychoida). Las cuatro restantes se basan en la comparación de múltiples rasgos morfológicos y evolutivos puntuales (Endeostigmata: Alycidae y Nematalycidae; Eupodides: Penthaleidae y Ereynetidae + Tydeidae) [tab. 7 y A2 (anexo 2)] (Lindquist, 1996b; Klimov *et al.*, 2018).

Tabla 7. Clasificación taxonómica de Eriophyoidea I, *sensu* Klimov *et al.* (2018).
Con base en Zhang *et al.* (2011), Walter *et al.* (2011) y Schatz *et al.* (2011).

Phylum Arthropoda
Subphylum Chelicerata
Clase Arachnida
Subclase Acari
Superorden Acariformes (= Actinochaeta)
Orden Trombidiformes
 Suborden Prostigmata (= Actinedida)
 Infraorden Eupodina
 Superfamilia Eupodoidea
 Familia Penthaleidae*
 Superfamilia Tydeoidea
 Familia Ereynetidae + Tydeidae*
 Infraorden Eleutherengona (= Eleutherengonides)
 Hyporden Raphignathina (= Raphignathae)
 Superfamilia Cheyletoidea
 Familia Demodicidae*
 Superfamilia Raphignathoidea*
 Tetranychoida*
 Familia Tenuipalpidae*
 Hyporden Heterostigmata
 Superfamilia Tarsonemoidea*
Orden Sarcoptiformes
 Suborden Endeostigmata
 Infraorden Bimichaliida
 Superfamilia Alycoidea
 Familia Alycidae*
 Infraorden Nematalycina
 Superfamilia Nematalycoidea
 Familia Nematalycidae*
 Suborden Oribatida
 Infraorden Desmonomata
 Hyperorden Astigmata (= Astigmatina)*

*Posibles grupos hermanos.

El uso de técnicas moleculares en la acarología moderna han contribuido a respaldar algunas de estas hipótesis, por ejemplo, los estudios de Xue *et al.* (2016) demostraron que el genoma mitocondrial de dos especies de eriófidos de una tribu no se agrupaba con el de otras especies de ácaros pertenecientes a Trombidiformes. Un estudio subsecuente donde se comparó el genoma mitocondrial y nuclear (ARNr 18S) de diversas especies de arácnidos con el de cuatro especies de eriófidos, arrojó resultados similares a los antes mencionados, se descubrió que el genoma de los eriófidos nuevamente no se agrupaba con el de las demás especies de ácaros del orden Trombidiformes, más bien, se agrupaba en cierta medida con el de otros ácaros del orden Sarcoptiformes, lo cual replantea la idea de que Eriophyoidea es un grupo monofilético [categoría que incluye todas las especies que descienden de un ancestro común, ver Morrone (2013: 123)] vinculado a Trombidiformes (Xue *et al.*, 2017).

Bolton *et al.* (2017) por medio de análisis morfológicos, demostró que Eriophyoidea comparte diversas características con Nematalycidae (familia de ácaros vermiformes que habitan suelos arenosos profundos), abriendo la posibilidad de que ambos grupos pudieran ser parte de un mismo linaje emparentado al suborden Endeostigmata. El estudio molecular más reciente evaluó la posición filogenética de Eriophyoidea a través de distintos genomas: ribosomal (ARNr 18S y 28S), mitocondrial (COI: citocromo c oxidasa subunidad I) y codificadores de proteínas nucleares (EF1- α , SRP54 y HSP70); sus resultados derivan en dos hipótesis de igual posibilidad, Eriophyoidea es un grupo hermano a: (1) Nematalycidae (Endeostigmata) o (2) un linaje que incluye Eupodidae, Ereynetidae y Tydeidae (Eupodina: Trombidiformes) (fig. 29) (Klimov *et al.*, 2018).

La superfamilia Eriophyoidea incluye las familias: Phytoptidae (~ 24 géneros), Eriophyidae (~ 299 géneros) y Diptilomiopidae (~ 67 géneros) (tabs. A3 y 4, anexo 3) (Amrine *et al.*, 2003; Lindquist *et al.*, 2009; Zhang *et al.*, 2011; Walter y Proctor, 2013; Bánki *et al.*, 2023; de Lillo y Amrine, base de datos sin publicar). De las tres, Phytoptidae se considera en términos evolutivos la más temprana o primitiva, pues sus rasgos se asemejan (p.ej. su quetotaxia) a los fósiles de los “eriófidos triásicos” hasta ahora descubiertos (Li *et al.*, 2014). Gran parte de las especies pertenecientes a esta familia son colonizadores altamente específicos de plantas ancestrales: Araucariaceae, Pinaceae, Arecaceae, Cyperaceae, Fagaceae y Betulaceae (Lidquist y Amrine, 1996; Walter *et al.*, 2009: 249; Skoracka *et al.*, 2010); las cuales quizás pudieron haber evolucionado de manera conjunta (Chetverikov *et al.*, 2015a: 221). Cabe destacar que Tetrapodili es un

término acuñado para designar de manera conjunta a Eriophyoidea y a los eriófidos triásicos (Trisacaroidea), de los cuales su clasificación aún permanece sin resolver (Craemer, 2010: 189; Bolton *et al.*, 2017).

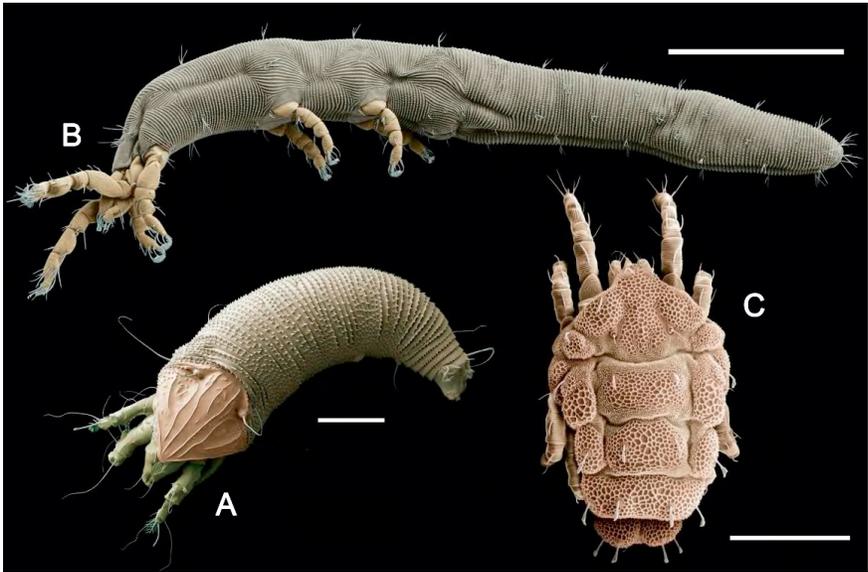


Figura 29. Comparativa entre linajes cercanos a Eriophyoidea, fotografías de SEM-criogénico. Miembro de (A) Eriophyoidea, hembra del wheat curl mite [*Aceria erecta* (Eriophyidae)]; (B) Nematalycoidea (Sarcoptiformes: Endeostigmata), *Cunliffea* sp. (Nematalycidae); y (C) Tydeoidea (Trombidiformes: Eupodina), *citrus yellow mite* [*Brachytodes formosa* (Tydeidae)]. Escala: A 20, B y C 100 μ m. Adaptado de Klimov *et al.* (2018: fig. 1).

Los taxones supragenéricos (superfamilia, familia, subfamilia, tribu y género) de Eriophyoidea son ampliamente aceptados como grupo monofilético (Xue *et al.*, 2017). No obstante, la problemática yace en que son meramente artificiales, porque cuando se definieron únicamente se contemplaron rasgos novedosos, plesiomórficos o sus combinaciones, que ciertamente no reflejaban los patrones evolutivos y adaptativos de numerosas especies con sus hospederos y mucho menos su filogenia. Debido a esto, varios de esos niveles carecen de validez cladística o genealógica (Lindquist, 1996b: 321, Craemer, 2010; Chetverikov *et al.*, 2015a). Phytoptidae es un claro ejemplo, pues fue instaurada casi por completo utilizando caracteres plesiomórficos. Los ductos espermatecales largos y la

posición, mas no la presencia del solenidio tibial (φ) son sus únicas características autapomórficas [apomorfías exclusivas de un taxón, ver Morrone (2013: 119-122)]. Por otro lado, Eriophyidae carece de rasgos autapomórficos, es decir, cualquiera de las características apomórficas que concretamente pudieran diferenciarla, también son comunes en Phytoptidae o Diptilomiopidae. La única de las familias que se distingue por autapomorfía y por ello es concebida como grupo monofilético es Diptilomiopidae, básicamente por la forma inusual del gnatosoma y los quelíceros de sus integrantes (Lindquist, 1996b: 320; Chetverikov *et al.*, 2015a: 221).

Los estudios moleculares han contribuido a resolver varios de estos problemas verificando los taxones establecidos en la clasificación de Amrine *et al.* (2003). En ese sentido la más estudiada ha sido Phytoptidae, los resultados de su investigación han establecido las bases para el estudio de las demás familias, emanando en distintas opiniones modernas sobre el origen, clasificación y relación con sus hospederos. El trabajo de Li *et al.* (2014) emplea diversos fragmentos del ARNr (18S; 28S D2-5 y D9-10) de 112 especies de eriófidos procedentes de China para en parte señalar que: (1) las familias Eriophyidae y Diptilomiopidae son parafiléticas [categoría que incluye algunas pero no todas las especies que descienden de un ancestro común, ver Morrone (2013: 123)], pero en conjunto (Eriophyidae + Diptilomiopidae) engloban un grupo monofilético; y (2) probablemente las subfamilias Nalepellidae (Phytoptidae), Diptilomiopinae (Diptilomiopidae) y Nothopodinae (Eriophyidae) son monofiléticas.

Chetverikov *et al.* (2015a), a partir de fragmentos del genoma nuclear (ARNr 28S) y mitocondrial (COI) de 73 especies de eriófidos de las tres familias, indican que su reconstrucción filogenética de Eriophyoidea concuerda parcialmente con las clasificaciones de Boczek *et al.* (1989) y Amrine *et al.* (2003) (fig. 30). Sin embargo, explican que los géneros *Lo-boquintus* y *Pentasetacus* (Phytoptidae: Nalepellinae *sensu* Amrine *et al.*, 2003): (1) no forman un grupo monofilético, (2) se encuentran separados de otros eriófidos más contemporáneos que presentan una reducción del número de sedas prodorsales y (3) ambos pertenecen a un grupo basal dentro de Eriophyoidea. Por tales motivos y hasta hallar más evidencia, Chetverikov y Petanović (2016: 225) excluyen estos dos géneros de Phytoptidae agrupándolos en la familia “Pentasetacidae”, antiguamente designada para reunir las especies de eriófidos con cinco sedas prodorsales.

Adicionalmente, Chetverikov *et al.* (2019b) confirman la monofilia de la tribu Nalepellini (Phytoptidae) por medio de análisis filogenéticos del

ADNr (D2 28S) de cuatro especies de eriófidos de la subfamilia Nalepellinae, pero igualmente sugieren que los géneros *Nalepella* y *Setoptus* podrían ser polifiléticos [categoría que incluye las especies que descienden de distintos ancestros, ver Morrone (2013: 123)]. Liu *et al.* (2019) reconocen como grupo monofilético al género *Diptilomiopus* (Diptilomiopidae) empleando fragmentos del genoma mitocondrial (COI y 12S) y nuclear (18S y 28S) de distintas especies de eriófidos procedentes de China y Malasia. Los recientes estudios de Chetverikov *et al.* (2021) utilizan diferentes marcadores moleculares (ADNr COI, HSP70, 18S y 28S) para demostrar que distintos grupos dentro de Phytoptidae (*Phytoptus*, *Fragariocoptes*, Sierraphytoptinae, Sierraphytoptini y Phytoptinae) no son monofiléticos y que algunas de las características que se ocuparon al precisarlos, resultan poco fiables para definir los linajes de esta familia.

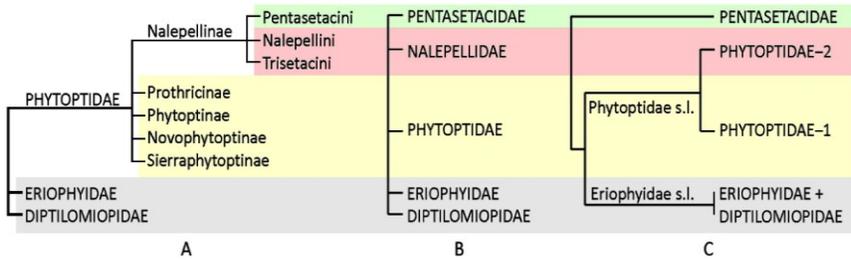


Figura 30. Clasificaciones alternativas de Eriophyoidea. (A) Actualmente aceptada, basada en caracteres morfológicos (*sensu* Amrine *et al.*, 2003); (B) en desuso, basada en caracteres morfológicos (*sensu* Boczek *et al.*, 1989) y (C) recién formulada, basada en evidencia molecular (*sensu* Li *et al.* 2014 y Chetverikov *et al.*, 2015a y 2018). *Notas:* los colores indican linajes equivalentes. Adaptado de Chetverikov *et al.* (2019b: 684, fig. 1).

Algunos piensan que varios de estos estudios concuerdan parcialmente con otras clasificaciones anteriormente propuestas, por ejemplo, se considera elevar la actual familia Phytoptidae a nivel de superfamilia (Phytoptoidea *sensu* Shevtchenko, 1974) y agrupar los géneros existentes en las familias: Pentasetasidae, Phytoptidae [subfamilias Phytoptinae, Sierraphytoptinae (tribus Sierraphytoptini y Mackiellini), Novophytoptinae y Prothricinae] y Nalepellidae (subfamilias Nalepellinae y Trisetacinae) (de Lillo y Amrine, base de datos sin publicar).

Los resultados de todos estos estudios han acortado la brecha en cuanto a la cantidad de hipótesis existentes sobre el origen y clasificación

de Eriophyoidea, pero aún quedan varias interrogantes que aclarar antes de saber su posición exacta dentro del árbol de la vida. Sin embargo, la clasificación taxonómica propuesta por Amrine *et al.* (2003) continúa siendo una guía práctica, clara y ampliamente aceptada (neutral) para el estudio de estos organismos especialmente complejos, por lo que en el transcurso de este trabajo se utilizará dicha categorización a menos que se indique lo contrario (tab. 8). Aun así, se considera importante ahondar en la morfología interna a fin de encontrar sinapomorfias [caracteres apomórficos presentes en dos o más taxones, ver Morrone (2013: 119-122)] que permitan agrupar con mayor exactitud las especies en sus distintos niveles y aclarar su relación filogenética. La morfología interna del genital femenino es tal vez uno de los mejores rasgos que podrían contribuir con ese propósito (Chetverikov *et al.*, 2015a: 243; Chetverikov *et al.*, 2021: 60, 61).

Tabla 8. Clasificación taxonómica de Eriophyoidea III, *sensu* Amrine *et al.* (2003). Con base en Zhang *et al.* (2011), Walter & Proctor (2013) y Bánki *et al.* (2023).

Superorden Acariformes
Orden Trombidiformes
Suborden Prostigmata
Infraorden Eupodides (= Eupodina)
Superfamilia Eriophyoidea
Familia Phytoptidae
Eriophyidae
Diptilomiopidae

3.5. Bio-ecología básica

A diferencia de otros ácaros fitófagos, la cantidad de especies que conforman Eriophyoidea es muy grande, se estima que existen más de 5,000 especies distribuidas en todo el mundo (Navajas y Ochoa, 2013; de Lillo y Amrine, base de datos sin publicar). De las tres familias, Eriophyidae es por mucho la más diversa, se estima que alberga alrededor del 85 % de las especies descritas. Los ecosistemas que habitan son muy contrastantes, se han encontrado eriófidos en las regiones árticas, pero también en las tropicales. Su rango de distribución altitudinal es amplio, desde el nivel del mar hasta un poco más de 3,000 m de altitud (Oldfield, 1996a: 199, 203). La mayoría de las especies habita las regiones templadas de la tierra, sin embargo, se cree que en el trópico y el subtropical existe una enorme

diversidad aún por descubrir (Amrine y Stasny, 1994; Amrine *et al.*, 2003; Walter y Proctor, 2013: 285).

En términos económicos los eriófidos son importantes, pues algunos de ellos se han convertido en plagas directas e indirectas cada vez más recurrentes, su diminuto tamaño solo aumenta la posibilidad de pasar inadvertidos en los campos y las mercancías agrícolas (García-Valencia y Hoffmann, 1997: 254, 255; Navia *et al.*, 2010). A pesar del potencial que tienen para ocasionar alteraciones, se piensa que algunas especies se han adaptado para coexistir con su hospedero sin provocarle mayor daño (Hoy, 2011: 109). Muchos ácaros, incluidos los eriófidos, se han convertido en especies exóticas invasoras o cuarentenadas debido a que la diversidad de hospederos y depredadores dentro de los agroecosistemas es menor a la existente en los ecosistemas que originalmente habitaban, propiciando que su abundancia relativa sea mayor (Cardona-Mejía y Mesa-Cobo, 2015: 53).

El comercio global ha favorecido la introducción y dispersión de numerosas especies de ácaros. Los eriófidos son particularmente difíciles de detectar porque se refugian en casi cualquier estructura de la planta: tallos (tubérculos, cormos y bulbos), hojas (tricomas, pecíolos y domacios), flores, frutos, yemas, brácteas y semillas. Además, como las inspecciones en los puntos de entrada a menudo solo se enfocan en la búsqueda de síntomas o daños, es común que los eriófidos pasen desapercibidos, ya que cuando su población es muy baja o se limita a unos cuantos individuos dispersos, no existe expresión alguna de estos, y solo se requiere de una hembra para comenzar una población potencialmente dañina para la agricultura y/o los ecosistemas. Por si fuera poco, algunas especies son capaces de resistir prolongadamente temperaturas más bajas de las que podría soportar su hospedero o sus productos. A pesar de que los eriófidos se dispersan pasivamente por diversos medios, su principal vía son las plantas o cualquier otro producto vegetal, principalmente el material de propagación, flores de corte, plantas de ornato y frutas o verduras frescas (Westphal y Manson, 1996: 231, 235; Van Leeuwen *et al.*, 2010; Navia *et al.*, 2010).

Los eriófidos son fitófagos obligados, es decir, se alimentan exclusivamente de tejidos vegetales (Hoy, 2011: 110). Habitan un sin número de especies de plantas, diversas mono y dicotiledóneas, coníferas (Pinales) e incluso plantas pteridofitas (Polypodiopsida), como equisetos y helechos (Petanović y Kielkiewicz, 2010a; Walter y Proctor, 2013: 285). Anteriormente se creía que la mayoría de las especies prefería colonizar plantas perennes que anuales, no obstante, se ha demostrado que su proporción es

muy similar; aun así, las que habitan plantas anuales suelen tener un rango más amplio de hospederos que su contraparte (Jeppson *et al.*, 1975: 368; Skoracka *et al.*, 2010).

Gran parte de las especies son monófagas y por lo tanto colonizan ciertas especies o géneros de plantas en particular. Normalmente es tanta su especificidad que con el simple hecho de reconocer al hospedero se puede determinar que especie(s) lo parasita(n). De ahí la importancia de identificar correctamente a la planta (especie, variedad, forma o cultivar) al momento de describir nuevas especies o notificar nuevos registros (Keifer *et al.*, 1982: 25; Hoy, 2011: 110, 111). Este y otros rasgos (tasas reproductivas elevadas con ciclos generacionales muy cortos, dispersión por el viento, alto potencial de impacto en las plantas objetivo, compatibilidad con otros controladores biológicos, vectores de virus altamente específicos, usualmente propician la esterilidad de su hospedero, etc.), han permitido que alrededor de 20 especies de eriófidos sean empleadas como controladores biológicos de malezas en el mundo (Rodríguez-Navarro *et al.*, 2004; Smith *et al.*, 2010; Hoy, 2011: 118-120; Marini *et al.* 2021). Existen contadas especies generalistas, un ejemplo de ello es *A. lycopersici* (ácaro del bronceado del tomate o *tomato russet mite*), la distribución de esta especie es cosmopolita y su éxito se debe en parte a que ha logrado colonizar diversas especies de solanáceas y otras plantas de distintas familias, incluyendo el género *Rubus* (tab. 5) (Jeppson *et al.*, 1975: 359; Duso *et al.*, 2010; Vervaet *et al.*, 2021: 2637).

Considerando la estrecha relación que guardan con sus hospederos, se distinguen tres clases de eriófidos: (1) “itinerantes, errantes (*sensu* Acuña-Soto, comp. pers.) o de vida libre” (*vagrant*), pueden encontrarse en cualquier estructura de la planta, excepto las raíces, pero no buscan o inducen alguna clase de refugio; (2) “buscadores o habitantes de refugios” (*refuge-seeking* o *refuge inhabitants*, respectivamente), no son capaces de inducir refugios pero habitan una o varias estructuras de la planta (yemas, brácteas, peciolos, etc.) que actúan como tal o muy rara vez construyen su propio refugio; e (3) “inductores de refugios o formadores de agallas/erineos” (*refuge-inducing* o *gall/erinea formers*, respectivamente), son capaces de suscitar en su hospedero diversas malformaciones (refugios) que normalmente habitan, las más comunes son las agallas y los erineos (Sabelis y Bruin, 1996; Skoracka *et al.*, 2010). Los eriófidos del primer grupo, son considerados ectoparásitos asociados a la superficie de los órganos de las plantas; mientras que los restantes, endoparásitos adaptados a vivir en

espacios confinados al interior de su hospedero con acceso a tejidos más suaves y nutritivos (Chetverikov, 2015a: 154).

Los eriófidos comúnmente prefieren los tejidos jóvenes y las regiones meristemáticas de las plantas, probablemente por su alto valor nutricional (Royalty y Perring, 1996: 493; Petanović y Kielkiewicz, 2010a). Además, como las células meristemáticas conservan su carácter embrionario durante todo el ciclo de vida de las plantas (Jáquez-Ríos y Sandoval-Zapotitla, 2010), son un suministro constante de alimento que abastece a varias generaciones. En comparación con otros artrópodos fitófagos, los eriófidos se alimentan básicamente del citoplasma de las células epidérmicas debajo de la cutícula de los órganos de las plantas, pero únicamente consumen una parte muy pequeña, con frecuencia una célula a la vez. Por esta razón el hospedero puede permanecer somáticamente intacto cuando los niveles poblacionales son bajos (Sabelis y Bruin, 1996: 330; Acuña-Soto *et al.*, 2012: 134).

Los daños infligidos más severos son de índole fisiológico, ya que, al succionar los nutrientes traslocados, dañan la epidermis de las hojas reduciendo el intercambio gaseoso y la fotosíntesis, lo que a su vez limita el crecimiento. Cuando la población es muy alta en los primordios florales, la capacidad reproductiva de la planta se ve restringida y prácticamente se vuelve estéril. Algunos de estos daños pueden ocasionar la necrosis de ciertos órganos, pero como los eriófidos dependen de que el tejido de la planta permanezca vivo, difícilmente agotan su hospedero hasta el grado de provocar la muerte (Sabelis y Bruin, 1996: 330; Walter *et al.* 2009: 248). Los refugios de los que dependen numerosas especies simplemente no pueden desarrollarse sobre tejido muerto, las agallas y los erineos son un claro ejemplo de ello (Jeppson *et al.*, 1975: 345, 346).

Durante la alimentación, los eriófidos buscan un sitio adecuado en la superficie del órgano, luego de probarlo por unos segundos, arquean su cuerpo adhiriéndose al sustrato a través de las ventosas palpare, los lóbulos anales o ambos. Esta acción les permite tener la suficiente fuerza para perforar la cutícula de la planta mediante sus estiletos quitinosos (fig. 31) (Nuzzaci y Alberti, 1996: 126-129; Westphal y Manson, 1996: 237, 238; Michalska *et al.*, 2010: 38; Walter y Proctor, 2013: 285; Vacante, 2015: 97, 98). Los estiletos de muchos eriófidos son cortos ($\leq 20 \mu\text{m}$), penetran únicamente 2-7 μm , por lo que su alimentación se restringe al tejido epidérmico de los órganos (Walter y Proctor, 2013: 285). Lo anterior no se cumple en Diptilomiopidae, ya que su gnatosoma es muy fuerte y dos a

cuatro veces más largo que el de los demás eriófidos, alcanzando una longitud máxima de 80 μm . Este rasgo no solo les facilita perforar la epidermis, sino succionar diversos nutrientes solubles en el parénquima y el floema (Chetverikov, 2015a: 153); tejidos ricos en carbohidratos, proteínas, aminoácidos, azúcares, micronutrientes y otros compuestos fundamentales para el desarrollo de las plantas (Azcárraga-Rosette, 2010; Jáquez-Ríos, 2010) y de los eriófidos en general (Michalska *et al.*, 2019).

La saliva que se produce en las glándulas pareadas es transportada a las células vegetales por medio de un canal formado entre los quelíceros auxiliares (internos) y el labro (ver apartado 3.2) (Petanović y Kielkiewicz, 2010a: 62, 63). Se opina que la saliva contiene diversas enzimas que contribuyen a degradar la celulosa de la pared celular (Hoy, 2011: 111), pero también otra clase de compuestos desconocidos que provocan cambios de coloración y/o crecimiento anormal del tejido afectado. Al parecer, estos compuestos son similares a fitohormonas, ya que actúan como reguladores de crecimiento (Jeppson *et al.*, 1975: 355; de Lillo y Monfreda, 2004). Tampoco se descarta la posibilidad de que algunos eriófidos sean capaces de sintetizar y secretar ciertas fitohormonas (auxinas, citocininas o péptidos CLE) o influenciar su metabolismo en el tejido de la planta (Chetverikov *et al.*, 2015b: 1139, 1140).

La manera exacta en que los eriófidos comienzan a succionar su alimento es una cuestión que necesita aclararse. Existen varias hipótesis al respecto, algunos opinan que el contenido celular viaja a través de un canal formado entre los ápices infracapitulares externos y el labro (ver apartado 3.2), en cuyo caso, los estiletos permanecen al interior de la célula durante todo el proceso (Jeppson *et al.*, 1975: 345; Petanović y Kielkiewicz, 2010a: 62, 63). Otros consideran que después de horadar la célula, los eriófidos retiran los estiletos y empiezan a succionar su contenido mediante las ventosas palmares. También se sospecha que, tras haber perforado la célula, los eriófidos enganchan el labro a la herida y canalizan el contenido celular hacia la faringe a través del surco ventral. En tal caso, la succión ocurre gracias a la contracción de la faringe (Westphal y Manson, 1996: 237, 238; Vacante, 2015: 97, 98). Los eriófidos itinerantes usualmente se alimentan de la célula perturbada por un corto periodo de tiempo, retraen sus estiletos, rápidamente identifican un nuevo sitio de perforación y comienzan a alimentarse. En cambio, los inductores de refugio se alimentan de una misma célula por horas o días. Este comportamiento influye en la manifestación de los distintos síntomas o alteraciones que los ácaros pueden inducir en su hospedero (Royalty y Perring, 1996).

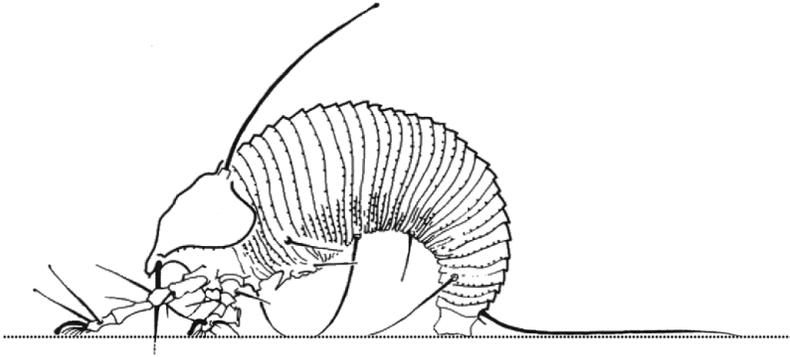


Figura 31. Posición alimenticia de *Aculus comatus* (Nalepa, 1892) (Eriophyidae). *Notas:* los pedipalpos se hallan doblados hacia atrás; el cuerpo se arquea y adhiere solo por medio de los lóbulos anales; los estiletes con excepción del labro (apenas visible) permanecen inmersos en el sustrato; y las patas se encuentra extendidas hacia delante de tal forma que los solenidios se mantienen todo el tiempo en contacto con el sustrato (*sensu* Krantz, 1973: 714, 715). Adaptado de Nuzzaci y Alberti (1996: 128).

Los eriófidos son los ácaros fitófagos más especializados, las alteraciones que inducen claramente evidencian la íntima relación y el grado de adaptación con sus hospederos (Niemelä *et al.*, 2006: 22; Walter *et al.*, 2009: 247; Chetverikov, 2015a). En comparación con los itinerantes, los habitantes e inductores de refugios son los que exteriorizan una relación más estrecha con las plantas que parasitan (Vacante, 2015: 78). Existe una amplia gama de trastornos que pudieran ocasionar, su expresión en la planta depende en gran medida del eriófido: especie, genotipo, estilo de vida, densidad poblacional y periodo de alimentación. A la par, estos se ven influenciados por el hospedero: especie, genotipo, variedad, órgano, longevidad (anuales, bianuales o perennes) y condiciones ambientales (Petanović y Kielkiewicz, 2010a: 71 y b:82; de Lillo *et al.*, 2018: 4). Debido a esto, resulta complejo clasificar los distintos síntomas y teratogénias (*sensu* Walter *et al.*, 2009: 248) valiéndose de un solo parámetro. Por esta razón, Chetverikov *et al.* (2015b: 1137, 1138) proponen clasificarlos a través de cinco criterios fundamentales (tab. 9), los tres primeros (A-C) competen a todas las clases de eriófidos, en tanto que los dos últimos (D, E) solo a aquellas formadoras de agallas, considerando los erineos como agallas “abiertas o expuestas” (*sensu* Keifer *et al.*, 1982: 10; Walter *et al.*, 2009: 250, 342; Corró-Molas *et al.*, 2020: 20).

Tabla 9. Clasificación del daño causado por eriófidos en las plantas.
Adaptado de Chetverikov *et al.* (2015b: 1138).

Criterio de clasificación	Tipo de daño
A. Cantidad de órganos involucrados en el proceso patológico	A.1. Simple o monoorgánico ¹
	A.2. Complejo o multiorgánico ²
B. Duración del daño y de la colonia	B.1. Anual ³
	B.2. A largo plazo ⁴
C. Localización (topografía)	C.1. Hojas ⁵
	C.2. Tallos ⁶
	C.3. Yemas ⁷
	C.4. Flores ⁸
	C.5. Frutos ⁹
D. Apariencia*	D.1. Erineos (<i>erinea</i>), verrugas (<i>warty galls</i>)
	D.2. Protuberancias carnosas
	D.3. Similares a viruela o salpullido (<i>pocken galls</i>)
	D.4. Marginales enrollantes (<i>roll galls</i>)
	D.5. En nervaduras a manera de pliegues (<i>vein galls</i>)
	D.6. En forma de bolsas, vejigas, dedos, uñas, etc. (<i>pouch galls</i>)
	D.7. Parecidas a ampollas (<i>blister o pocket galls</i>)
E. Tipo de inducción epidérmica foliar*	E.1. Adaxial ¹⁰
	E.2. Abaxial ¹¹

*Exclusiva de agallas. ¹Se manifiesta en un solo órgano de la planta (p. ej. agallas foliares). ²Involucra varios órganos de la planta [p. ej. fasciculación (= blastomanía o escobas de bruja) o fasciación (= crestación)]. ³Se desarrollan en órganos anuales de la planta (p. ej. erineos en hojas deciduas). ⁴Se desarrollan en órganos persistentes de la planta [p. ej. agallas caulinares (*stem o bark galls*)]. ⁵P. ej. plateado, bronceado, agallas peciolares (*petiole galls*), etc. ⁶P. ej. necrosis, enanismo o agallas caulinares. ⁷P. ej. necrosis o agallas en yemas (*buds o big bud galls*). ⁸P. ej. fasciculación o agallas florales (*inflorescence galls*). ⁹P. ej. costra (*russet*), agallas frutales (*fruit galls*) o fitotoxemias. ¹⁰Los eriófidos se alimentan sobre el haz de las hojas donde empiezan a formarse las agallas que se manifestarán en el envés. ¹¹Los eriófidos se alimentan sobre el envés de las hojas donde empiezan a formarse las agallas que se manifestarán en el haz.

De manera parecida, se reconocen dos clases de interacciones entre los eriófidos y su hospedero: compatibles e incompatibles (Petanović y Kielkiewicz, 2010a: 63). Las compatibles, se derivan de una reacción propiciada por los eriófidos (o fitoparásitos) mientras se alimentan de un hospedero susceptible; se expresan a manera de síntomas: necrosis (plesionecrosis y holonecrosis), hipoplasias (enanismo, hipocromía, supresión y aborto) o heteroplasias (hiperplasias: gigantismo, hiper Cromía y metaplasia). A su vez, estos se derivan en otros más específicos que son inducidos

de forma directa (por los eriófidos) o indirecta (por un fitopatógeno transmitido por los eriófidos), algunos de estos se consideran “no distorsionantes”, pues no implican la inducción/formación de estructuras anormales, usualmente son estimulados por eriófidos itinerantes. Por otro lado, los síntomas “enmascarados” únicamente se expresan en ciertas estructuras u órganos de la planta cuando las condiciones ambientales son favorables para el desarrollo de las colonias.

Gran parte de los síntomas asociados a eriófidos se consideran primarios, porque aparecen en estructuras u órganos que han sido directamente atacados; los secundarios, en cambio, son alteraciones que se expresan en toda la planta o pueden ser secuelas de índole fisiológico o desconocidas que surgen en estructuras u órganos donde no necesariamente ha ocurrido un ataque (p. ej. supresión, aborto, proliferación, prolepsis, etc.), algunos incluso son ocasionados por un fitopatógeno transmitido por un eriófido. De igual manera, los eriófidos provocan “síndromes”, los cuales son una serie o conjunto de síntomas complejos que se desarrollan durante el transcurso del ataque y dependen en gran medida del grado de infestación (Petanović y Kielkiewicz, 2010b: 85, 86). En este trabajo, la mayoría de los síntomas asociados a eriófidos se recopilan en una clave que facilita su comprensión (ver anexo 4) y otros importantes o confusos se detallan a continuación.

La “costra, sarna o roña” (*crust* o *scab*) (fig. 36E-H) es un síntoma habitual que puede manifestarse en tallos, hojas y/o frutos, generalmente es provocado por eriófidos itinerantes. Patológicamente también se denomina “*russet*” y se define como: áreas parduscas de textura rugosa que se forman en la epidermis de las estructuras u órganos afectados a partir de la ruptura y suberización anormal del tejido (D'Arcy, 2001; Agrios, 2005: 898). En ocasiones, su diagnóstico resulta confuso, porque suele ir acompañado de otros síntomas como: distintas clases de necrosis (p. ej. marchitez o endurecimiento), enrollamiento, plateado, bronceado, etc. (Albrigo y McCoy, 1974; Keifer *et al.*, 1982: 128-131; Westphal y Manson, 1996: 240; Oldfield, 1996b: 246-248; Vacante, 2010: 74, 75, 92-95; Vacante 2015: 102, 103). Debido a esto, aunque la descripción etiológica de los síntomas más severos no necesariamente se trate de una hiperchromía (Petanović y Kielkiewicz, 2010b: 84; Vacante, 2015: 102), la mayoría de las especies que originan costras se consideran eriófidos “bronceadores o tostadores” [*rust* o *russet mites*, *sensu*: Westphal y Manson (1996: 236), Oldfield (1996b: 243), Walter (2006), Hoy (2011: 111) y Amrine (2013: 3); o *russetting (rust) types*, *sensu* Dhooira (2016: 112)].

Las agallas o cecidias son deformidades o tumores que se originan a partir del crecimiento anormal del tejido de la planta como respuesta a la actividad de un organismo inductor (Valencia-Ávalos *et al.*, 2012; Corró-Molas *et al.*, 2020: 19). De todas las malformaciones provocadas por los eriófidos, las agallas son las más frecuentes y diversas. La naturaleza exacta de su formación (agallo o cecidogénesis) todavía se desconoce. Sin embargo, se deduce que las acaroagallas foliares son el resultado de diversas reacciones intrincadas del crecimiento de la epidermis. Después de que la hoja es pinchada, ocurren múltiples divisiones celulares anticlinales y periclinales extrañas [movimientos perpendiculares y paralelos a la superficie del órgano, respectivamente (Valencia-Ávalos *et al.*, 2012)], tanto en la epidermis como en el mesófilo, que inducen la invaginación de la parte abaxial o adaxial (según donde se alimente el eriófido) de la lámina foliar. Cuando la agalla empieza a desarrollarse, la actividad celular, especialmente de las células meristemáticas, se exterioriza anticlinalmente en la parte apical; mientras que, en etapas posteriores, sin cambiar de dirección, solo se manifiesta en la parte basal que rodea al ostiolo. El proceso concluye con la lignificación del tejido interno de la agalla (Chetverikov *et al.*, 2015b: 1138-1139).

La manera precisa en que los eriófidos galígenos penetran los tejidos e ingresan a la agalla es un fenómeno desconocido. Algunos consideran que determinadas especies acceden a la epidermis o al mesófilo a través del ostiolo estomático (Westphal y Manson, 1996: 232; Olfield *et al.*, 1998: 309; Petanović y Kielkiewicz, 2010b: 82). Otros opinan que son capaces de cortar pequeños agujeros circulares en la epidermis de las hojas (Flechtmann, 2004: 160). Aunque, como el gnatosoma carece de estructuras especializadas para realizar cortes, más bien se cree que después de horadar la epidermis, algunos eriófidos utilizan dicha abertura para escabullirse al interior de la hoja. Presuntamente, el mecanismo de entrecruzamiento y el lóbulo frontal contribuyen a que el gnatosoma tenga la fuerza necesaria para acceder y abrirse paso entre el tejido parenquimático (Chetverikov, 2015c: 502).

Igualmente, se sospecha que las hembras ovipositan sobre el tejido perturbado cuando inicia la formación de la agalla. Durante su desarrollo (10-15 días), el tejido envuelve por completo al huevo depositado. La hembra que emerge permanece dentro de la agalla y continúa alimentándose del tejido durante toda su vida (Patankar, 2010: 4). A fin de asegurar su alimentación, los eriófidos galígenos incitan internamente la producción continua de tejido rico en nutrientes (Corró-Molas *et al.*, 2020: 20). De

manera simultánea, las agallas resultan ser un refugio idóneo para sus huéspedes porque los protege de los depredadores y la desecación (Walter *et al.*, 2009: 250; Hoy, 2011: 113). Una sola hembra grávida puede inducir una agalla viable tanto para ella como su descendencia y aunque las ninfas de ciertas especies también pueden generarlas, no son tan eficientes como las adultas (Westphal y Manson, 1996: 231). Las agallas foliares no solo restringen el área fotosintética de las hojas, sino también actúan como sumideros de nutrientes que inhiben su desarrollo y el de otros órganos importantes para la planta (Sabelis y Bruin, 1996: 343).

Existen distintas clases de agallas que se originan en casi cualquier órgano de la planta, excluyendo las raíces. Su apariencia general (forma, tamaño, color, y posición dentro del órgano afectado) es una característica que contribuye a la identificación de distintas especies de eriófidos asociadas a un determinado hospedero. Las agallas foliares pueden ser clavadas, semiesféricas o redondas; esparcirse aleatoriamente sobre la lámina foliar o verse restringidas entre las nervaduras; agruparse, fusionarse o permanecer solitarias; manifestarse en el haz, el envés o en ambas superficies de la hoja; y ser consistentes o flácidas. Incluso pueden surgir en otros órganos como: tallos, yemas, peciolo, primordios florales, inflorescencias y ocasionalmente en frutos (Keifer *et al.*, 1982: 25).

Los “erineos” (sing. *erineum*, pl. *erinea*) (fig. 32A-D) son agallas foliares inducidas exclusivamente por eriófidos que habitualmente se encuentran expuestas y manifiestan aglomeraciones de tricomas anormales (Jeppson *et al.*, 1975: 365-367; Walter, 2006; Dhooria, 2008: 75; Walter *et al.*, 2009: 250; Dhooria, 2016: 112). Patológicamente, el síntoma se denomina “eriosis” (*eriosis*) (Flores-Canales *et al.*, 2018: 2). Además, son alteraciones que logran persistir a pesar de que los eriófidos hayan tenido que abandonar el órgano afectado, lo cual dificulta el diagnóstico (Walter y Proctor, 2013: 286). Dependiendo de la especie, los tricomas estimulados pueden ser unicelulares o pluricelulares; pero también glandulares, alargados, capitados, clavados, lobados o ramificados. Emergen sobre el haz, el envés o ambos lados de la hoja; se extienden sobre limbo o aparecen en determinados sectores; muestran diferentes densidades y una amplia gama de coloraciones. Asimismo, se asocian interna o externamente con distintas clases de agallas u otras malformaciones (verrucosis, enrollamiento y fasciculación). De estas, la verrucosis (*warty galls*) (fig. 32E) es la más frecuente; se trata de una serie de abultamientos foliares cóncavos o convexos, según la disposición de la hoja, que se originan debido a la acumulación excesiva de savia, los erineos normalmente surgen alrededor o sobre

la parte cóncava de las verrugas (Keifer *et al.*, 1982; Westphal y Manson, 1996: 232; Vacante, 2015: 99).

Las “agallas parecidas a ampollas” (*blister* o *pocket galls*) (fig. 32G, H) son protuberancias vacías o hinchazones de la lámina foliar asociadas al crecimiento anormal del mesófilo de la hoja (Westphal y Manson, 1996: 232), se distinguen por su forma irregular y porque al fusionarse con otras agallas adyacentes, forman abultamientos evidentes. En cambio, las “agallas foliares semejantes a viruela o salpullido” [*pocken galls*, *sensu* Chetverikov *et al.* (2015b: 1138, tabla)] (fig. 32F) son erupciones más o menos circulares, consistentes, pequeñas y usualmente numerosas que se extienden sobre el limbo; aunque también pueden llegar a unirse, no forman masas tan grandes como las anteriores.

Cuando los eriófidos galígenos se alimentan en los márgenes de las hojas provocan “agallas marginales enrollantes” (*roll* o *marginal roll galls*) (fig. 32I, J). Esta clase de anomalía se expresa en la totalidad, la mitad o una porción del margen. Asimismo, acentúan o estimulan a que sea revoluta o involuta; es decir, se enrolle hacia el envés o el haz, respectivamente (Valencia-Avalos *et al.*, 2012; Troiani *et al.*, 2017: 62, 63). De igual forma, el borde es capaz de enrollarse varias veces o incluso engrosar. Las colonias de eriófidos habitualmente se desarrollan al interior de este rollo. Esta alteración puede expresarse en las pinnulas (*pinnule galls*) de las frondas de ciertas especies de helechos cuando son parasitadas por eriófidos (Keifer *et al.*, 1982; Westphal y Manson, 1996: 232; Vacante, 2015: 99).

Por otro lado, las “agallas vasculares” (*vein galls*) (fig. 32K) son agallas muy extrañas que se desarrollan regularmente sobre las nervaduras abaxiales de la lámina foliar, son similares a pliegues sinuosos o abultamientos que se proyectan verticalmente hacia abajo siguiendo la venación de la hoja. Pueden manifestarse en las nervaduras primarias, secundarias o en ambas, pero igual en fragmentos específicos de estas (Westphal y Manson, 1996: 232; Vacante, 2015: 99). Algunos eriófidos inducen agallas vasculares que se extienden o aparecen principalmente en el peciolo, raquis, peciólulo y/o raquillas de las hojas simples o compuestas (*petiole galls*) (fig. 32M). Estas agallas son bultos prominentes cubiertos de erineos coloridos que cuando son numerosos se unen creando masas alargadas, consistentes y con constricciones (similares a una oruga) que circulan sobre las nervaduras. Conforme crecen, envuelven parcialmente las estructuras antes mencionadas, distorsionando los foliolos y el aspecto general de la hoja

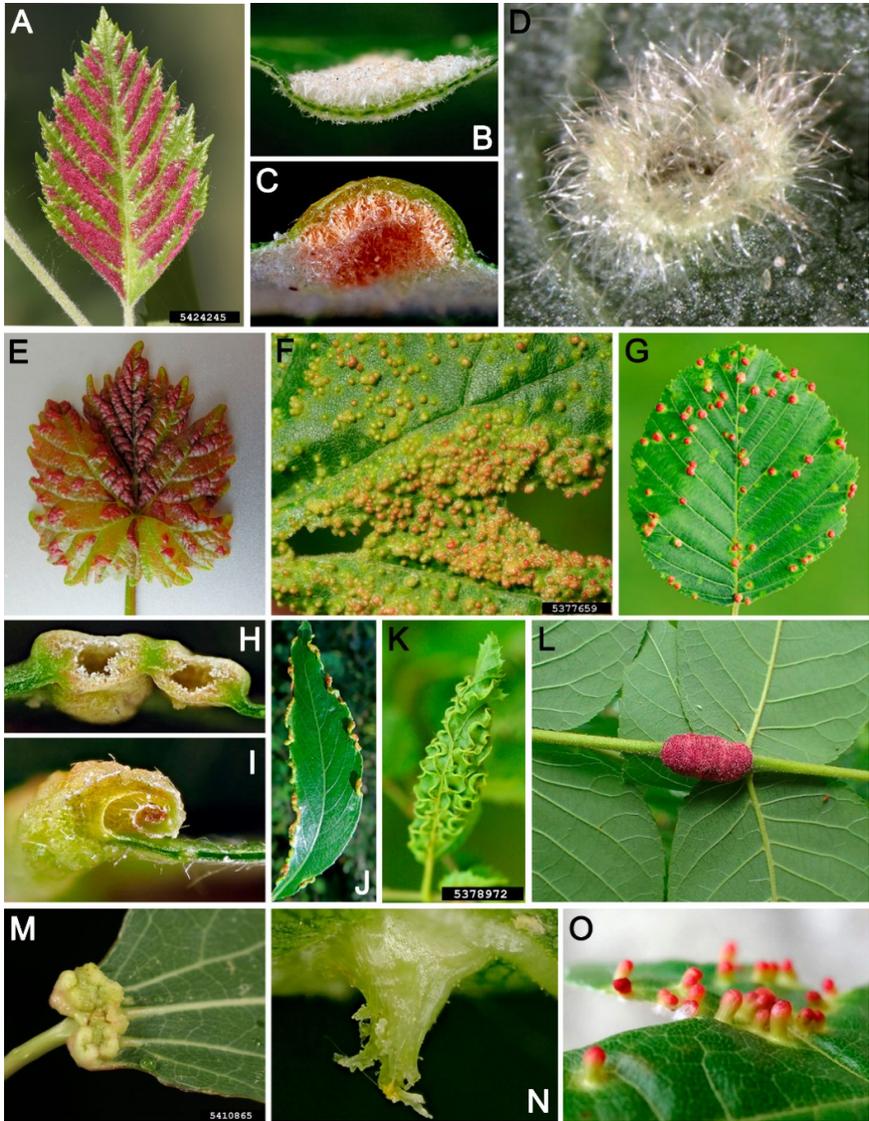


Figura 32. Agallas foliares inducidas por eriófidos. Erinosis adaxial: (A) *Eriophyes* sp. en *Betula nigra* L. (Betulaceae) (© S. Katovich) y (B) *Phytoptus tetratrichus* Nalepa, 1890 en *Tilia tomentosa* Moench (Malvaceae) (© L. Érsek, Hungría). **Erinosis abaxial:** (C) *Phytoptus abnormis* Garman, 1883 en *T. tomentosa* (© L. Érsek, Hungría) y (D) *Eriophyes tiliae* (Pagenstecher, 1857) en *Tilia cordata* Mill. (© W.N. Ellis, Países Bajos). **Verrucosis:** (E) *Colomerus vitis* (Pagenstecher, 1857) en *Vitis vinifera* L. (Vitaceae) (© W.N. Ellis, Países Bajos). **Salpullido:** (F) *Aceria macrorhyncha* (Nalepa, 1889) en *Acer* sp.

(Sapindaceae) (© M. Zubrik, FRIZ/NFC-Eslovaquia). **Ampollas:** (G) *Eriophyes alniincanae* Nalepa, 1919 en *Alnus incana* (L.) Moench (Betulaceae) (© S. Claerebout, Bélgica) y (H) *Aceria kuko* (Kishida, 1927) en *Lycium barbarum* L. (Solanaceae) (© L. Érsek, Hungría). **Marginales enrollantes:** (L, J) *Aculus craspedobius* (Nalepa, 1925) en *Salix* sp. (Salicaceae) (© L. Érsek, Hungría). **Vasculares:** (K) *Aceria macrotrichus* (Nalepa, 1889) en *Carpinus betulus* L. (Betulaceae) (© M. Zubrik, FRIZ/NFC-Eslovaquia); **peciolares:** (L) *Aceria caulis* (Walsh, 1867) en *Juglans nigra* L. (Juglandaceae) (© A. Belden, USA) y (M) *Eriophyes diversipunctata* (Nalepa, 1890) en *Populus* sp. (Salicaceae) (© G. Csoka, ERTI/NARIC-Hungría). **Sacciformes:** (N) *Aceria brachytarsa* (Keifer, 1939) en *Juglans regia* L. (© L. Érsek, Hungría); **dactiladas:** (O) *Aceria acerismonspessulani* (Nalepa, 1922) en *Acer monspessulanum* L. (© A. Grosscurt, Francia). *Notas:* las familias pueden verificarse en las tabs. A3 y 4 (anexo 3). Adaptado con fotografías de: (A, F, K, M) CISEH (2019); (B-E, G-J, N, O) Ellis, (2021); y (L) Belden, (2020).

[p. ej. *Aceria caulis* (Walsh, 1867), ácaro de la agalla del peciolo del nogal negro (fig. 32L)] (Keifer *et al.*, 1982: 44, 45; Vacante, 2015: 243-245).

Las “agallas sacciformes” (*pouch, purse o bag galls*) son las más comunes y diversas. Pese a que su designación limita su aspecto, suelen adoptar una gran variedad de formas: dactiladas (*finger galls*) (figs. 32O, 33A-C), unguiformes (*nail galls*) (fig. 33E, F), reniformes (*reniform galls*), fusiformes (*spindle galls*) (fig. 33D), esféricas (fig. 33G, H), globulares (fig. 33I-K), vesiculares (*bladder galls*) (fig. 33L-O), capitadas, clavadas, etc. Su tamaño oscila de unos cuantos a 10 mm de ancho. Pueden ser sésiles o pedunculadas; curvas o rectas; tener ápice agudo o redondeado; poseer domo liso, arrugado, digitado (fig. 32N) o con erineos; desarrollarse en uno o ambos lados de la hoja; y ser de color: verde, amarillo, rojo, marrón, etc. (Keifer *et al.*, 1982; Westphal y Manson, 1996: 234; Vacante, 2015: 99).

Las “agallas caulinares” (*stem o bark galls*) (fig. 34A-C), son masas huecas de tejido nutritivo que presentan crecimiento anormal (tumefacción) y se originan en la epidermis de los tallos jóvenes. Aparentemente, los eriófidos endoparásitos de plantas leñosas ingresan a la epidermis a través de las lenticelas o las hendiduras cercanas al punto de inserción de las escamas en las yemas. Comúnmente son pequeñas, numerosas y se desarrollan una muy cerca de la otra, por lo que fácilmente crean aglomeraciones carnosas que lignifican conforme el tallo crece. Si no son cortadas, persisten durante todo el ciclo de vida de la planta, volviéndose estructuras perennes (Westphal y Manson, 1996: 234; Vacante, 2015: 99).

Algunos eriófidos galígenos colonizan yemas vegetativas o florales, induciendo agallas particularmente dañinas para las plantas, pues limitan su capacidad regenerativa y/o reproductiva. Las “agallas en yemas” (*buds*

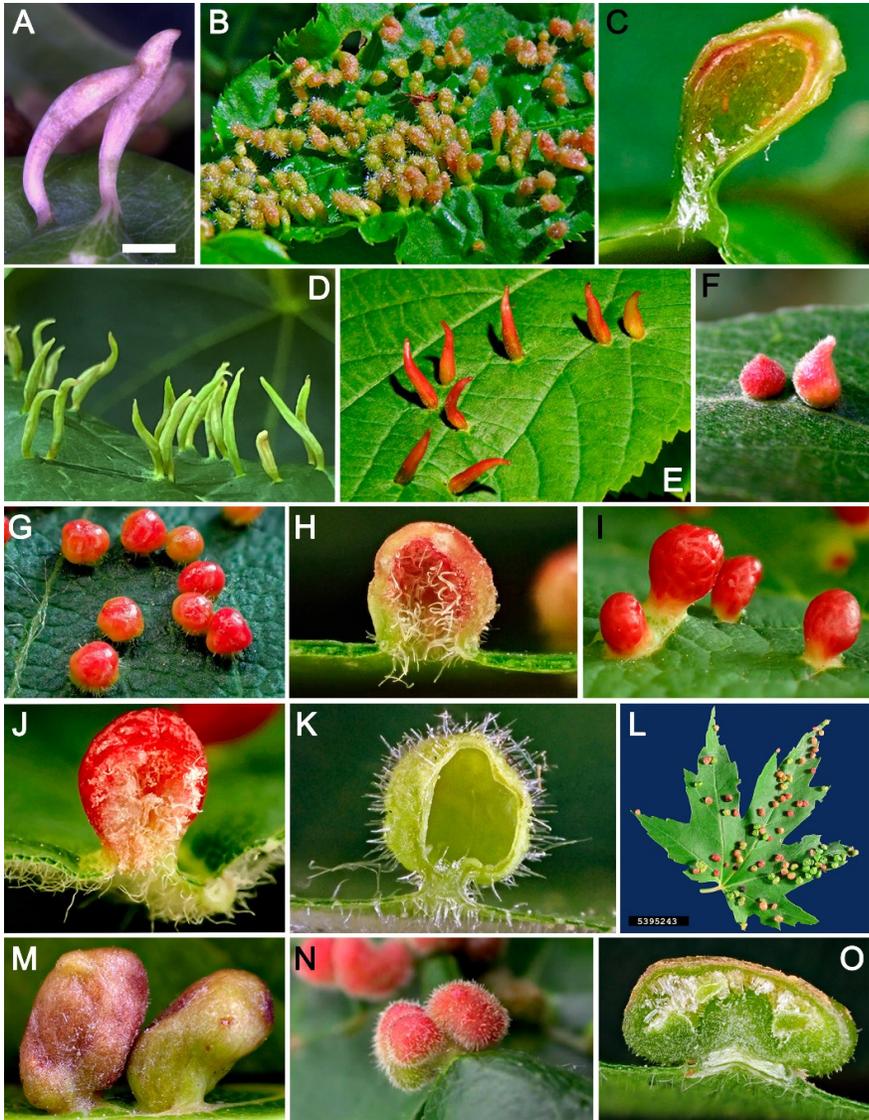


Figura 33. Agallas foliares sacciformes inducidas por eriófidos. Dactiladas: (A) *Eriophyes cerasicrumena* (Walsh, 1867) en *Prunus serotina* Ehrh. (Rosaceae) (© M.-É. Garon-Labrecque, FGPA/CU-Canadá) y (B, C) *Eriophyes eupadi* Newkirk, 1984 [mencionado como *Phyllocoptes eupadi* (Newkirk, 1984)] en *Prunus avium* (L.) L. (© L. Érsek, Hungría). **Fusiformes:** (D) *Vasates aceriscrumena* (Riley & Vasey, 1870) en *Acer* sp. (© Environmentalista, USA). **Unguiformes:** (E) *Eriophyes tiliae* en *Tilia* sp. (© H. Jonkman, Países Bajos) y (F) *Aculus tetanothrix* (Nalepa, 1889) en *Salix alba* L. (© A. Grosscurt,

Países Bajos). **Esféricas:** (G, H) *Aceria myriadeum* (Murray, 1877) en *Acer campestre* L. (© L. Érsek, Hungría). **Globulares:** (I, J) *Aceria opulifolii* (Nalepa, 1922) en *Acer opalus* Mill. (© L. Érsek, Hungría); y (K) *Aceria campestricola* (Frauenfeld, 1865) en *Ulmus* sp. (Ulmaceae) (© L. Érsek, Hungría). **Vesiculares:** *Vasates quadripedes* Shimer, 1869 en (L) *Acer rubrum* L. (© R.S. Kelley, DFPRV/ANR-USA) y (M) *Acer saccharinum* L. (© L. Érsek, Hungría); y (N, O) *Aceria macrochela* (Nalepa, 1891) en *A. campestre* (© J.-Y. Bagnée, Francia; © L. Érsek, Hungría; respectivamente). Escala: A 2 mm. *Notas:* las familias pueden verificarse en las tabs. A3 y 4 (anexo 3). Adaptado con fotografías de: (A) Garon-Labrecque (2017); (B, C, E-K, M-O) Ellis (2021); (D) Environmentalista (2021); y (L) CISEH (2019).

galls) (fig. 34D) surgen cuando existe una infestación muy severa. Inicialmente, son el resultado del engrosamiento y fusión de las escamas que protegen los meristemos caulinares, inhibiendo la brotación de las yemas. Después de esto, ocurre la hiperplasia de los primordios foliares o florales (según la etapa fenológica de la planta) y de las escamas, obligando a que las yemas incrementen su tamaño. En ocasiones son varias veces más grandes de lo normal, que se les califica de gigantes o enormes (*big bud galls*) (fig. 34E, F). Esta clase de agallas albergan colonias con muchísimos individuos. Conforme maduran o envejecen adquieren tonalidades cálidas u oscuras y con el tiempo acontece la absición (Keifer *et al.*, 1982: 76, 77; Westphal y Manson, 1996: 234; Vacante, 2015: 99).

Existen otras agallas inducidas por eriófidos que son el resultado de múltiples hipoplasias e hiperplasias. Muchos de estos síntomas llegan a ser muy severos porque se expresan simultánea o paulatinamente en distintos órganos durante varios ciclos. En vista de lo anterior, más que simples alteraciones, bien podrían considerarse síndromes. Algunas especies de eriófidos suscitan la llamada “proliferación de yemas y fasciculaciones” (*bud proliferation and witches' brooms*) (fig. 34G-I), la cual se trata de una serie de anomalías asociadas con el desarrollo de las yemas vegetativas o florales de las plantas. Al comienzo, ocurre un aumento excesivo de yemas o un desarrollo prematuro de las yemas latentes. Después de que las yemas revientan, los entrenudos y/o los pedúnculos que comienzan a desarrollarse son muy cortos, propiciando que las estructuras crezcan amontonadas [arrosamiento, *rosette galls* (fig. 34J)]. Las hojas y/o las flores jóvenes tienden a ser más pequeñas de lo usual. En ocasiones, algunas de estas estructuras se fusionan formando concrecencias parecidas a una coliflor, pella o corimbo llamadas “agallas corimbiformes” (*cauliflower-like galls*) (fig. 34M, N), capaces de alojar bastantes individuos y con el tiempo lignificar. De lo contrario, de las rosetas comienzan a surgir ramas atrofiadas



Figura 34. Otros tipos de agallas inducidas por eriódidos. Caulinares: *Aceria heteronyx* (Nalepa, 1891) en (A) *Acer* sp. (© G. Csoka, ERTI/NARIC-Hungría) y (B) *Acer platanoides* (© L. Érsek, Hungría); y (C) *Trisetacus pini* (Nalepa, 1887) en *Pinus sylvestris* L. (Pinaceae) (© S. Claerebout, Polonia). **Yemas:** (D) *Aceria thomasi* (Nalepa, 1889) en *Thymus serpyllum* L. (Lamiaceae) (© S. Carbonelle, Bélgica); **gigantes:** (E) *Cecidophyopsis ribis* (Westwood, 1869) en *Ribes nigrum* L. (Grossulariaceae) (© C. Hoyer, Alemania, schadbild.com) y (F) *Phytoptus avellanae* en *Corylus avellana* L. (Betulaceae) (© S.

Haarder, Países Bajos); y **proliferas:** (**G**) *Aceria parapopuli* (Keifer, 1940) en *Populus* sp. [© W. Cranshaw, CSU-Estados Unidos (USA)], (**H**) *Trisetacus gemmavitiens* Styer, Nielsen & Balderstron, 1972 en *P. sylvestris* (© M. Putnam, Plant Clinic/OSU-USA) (**I**) *Aceria celtis* (Kendall, 1929) en *Celtis occidentalis* L. (Cannabaceae) (© R. Anderson, USA) y (**J**) *Aceria populi* (Nalepa, 1889) en *Populus nigra* L. (© L. Érsek, Hungría). **Florales:** (**K**) *Aceria achilleae* (Corti, 1903) en *Achillea millefolium* L. (Compositae) (© P. Duhem, Francia) y (**L**) *Aceria chondrillae* (Canestrini, 1890) en *Chondrilla juncea* L. (Compositae) (© P. Duhem, Francia); **corimbiformes:** (**M**) *A. populi* en *Populus* sp. (© G. Csoka, ERTI/NARIC-Hungría) y (**N**) *Aceria neobeevori* Keifer, 1952 en *Juglans californica* S. Watson (© W. Cranshaw, CSU-USA); y **péndulas:** (**O**) *Aceria fraxiniflora* (Felt, 1906) en *Fraxinus* sp. (Oleaceae) (© S. Katovich) y **en amentos:** (**P**) *Aceria neoessigi* (Keifer, 1940) en *Populus* sp. (© W. Cranshaw, CSU-USA). *Notas:* las familias pueden verificarse en las tabs. A3 y 4 (anexo 3). Adaptado con fotografías de: (**A, G, I, M-P**) CISEH (2019); y (**B-D, F, J-L**) Ellis (2021).

(cortas y delgadas) que comúnmente reciben el nombre de “escobas de bruja” (fig. 35C-F) (Keifer *et al.*, 1982; Westphal y Manson, 1996: 234, 235; Vacante, 2015: 99).

Las “agallas florales” (*inflorescence galls*) (fig. 34K, L) son parecidas a las anteriores, pero únicamente se producen cuando la planta comienza a formar las flores. De igual manera, se asocian con diferentes síntomas complejos que frecuentemente inhiben la diferenciación de los verticilos florales. A veces se produce una proliferación excesiva de yemas florales; no obstante, las agallas se forman por el arrosamiento y concrecencia de los pedúnculos, los pedicelos o ambos. Generalmente van acompañadas de filodias (fig. 35K-M) enrolladas o curvadas repletas de eriófidios. Cuando los pedicelos de una inflorescencia o las flores sésiles de un amento son las únicas estructuras en fusionarse, suelen producirse “agallas péndulas” (fig. 34O) [*catkin galls*, exclusivas de amentos (fig. 34P)]. Algunas de estas estructuras forman masas densas sumamente evidentes que sobreviven por varios períodos, adoptando diversas tonalidades (Keifer *et al.*, 1982; Westphal y Manson, 1996: 235; Vacante, 2015: 99, 100).

Las “agallas frutales” (*fruit o berry galls*) (fig. 35A, B) son las más extrañas de todas, pues son inducidas por unas cuantas especies de eriófidios del género *Trisetacus* en pseudofrutos (coloquialmente llamados bayas) de enebro (Cupressaceae: *Juniperus*). La infestación tiene lugar cuando las gálbulas comienzan a formarse. Al parecer, los eriófidios ingresan al estróbilo femenino a través de la cicatriz distal formada por las brácteas carnosas. Después, ocurre una ligera hiperplasia del tejido interno, impidiendo que las brácteas suelden y originando un hueco distal persistente

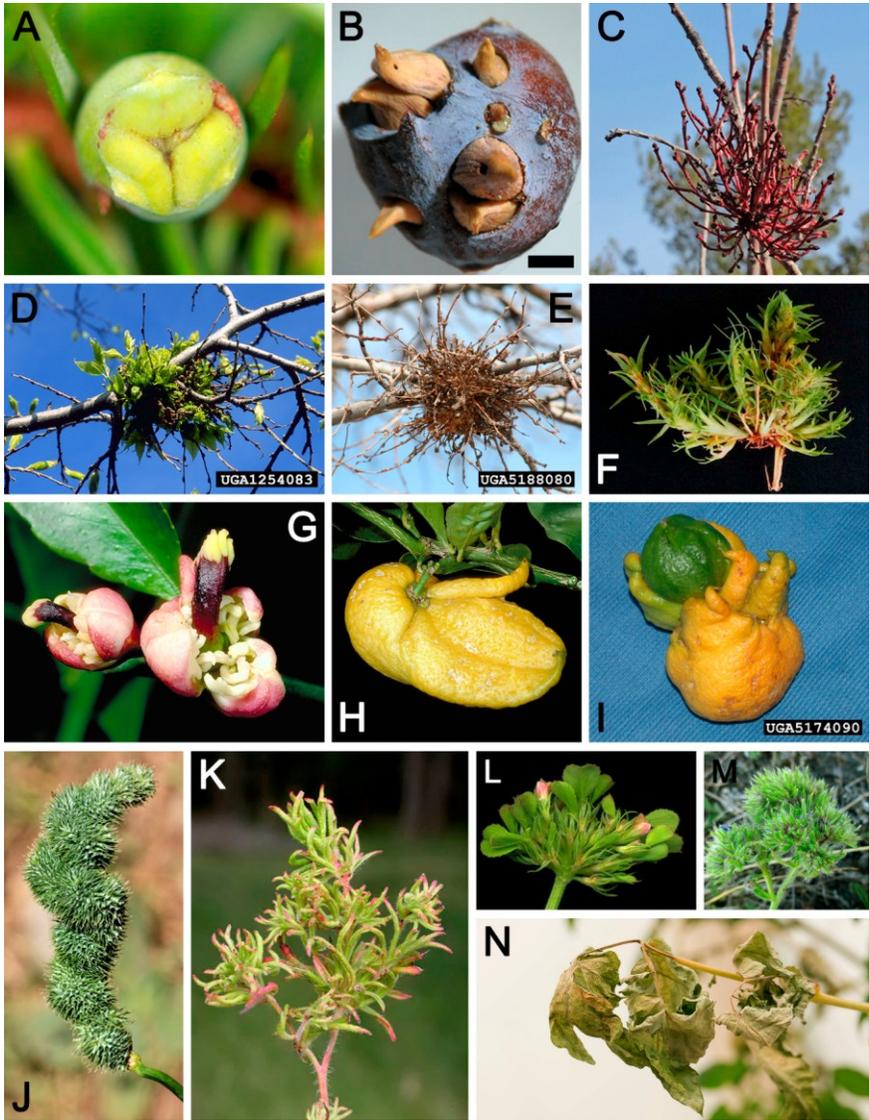


Figura 35. Teratogenias y otros síntomas inducidos por eriófidos. Agallas frutales en gálbulas: (A) *Trisetacus quadrisetus* (Thomas, 1890) en *Juniperus communis* L. (Cupresaceae) (© S. Claerebout, Bélgica); y (B) *Trisetacus kirghizorum* (Shevchenko, 1962) en *Juniperus excelsa* M.Bieb. **Fasciculaciones o escobas de bruja:** (C) *Aceria pistaciae* (Nalepa, 1899) en *Pistacia terebinthus* L. (Anacardiaceae) (© S. Carbonelle, Francia); (D, E) *Aceria celtis* en *Celtis occidentalis* L. (© W.M. Ciesla, FHMI/USDA Forest Service-USA; © W. Cranshaw, CSU-USA; respectivamente); y (F) *Aceria cynodontiensis* Sayed, 1946 en

Cynodon sp. (Poaceae). **Amorfia:** (G, H, I) *Aceria sheldoni* (Ewing, 1937) en flores y frutos de *Citrus limon* (L.) Osbeck (Rutaceae) (primeras: © J.K. Clark, IPM Program/UC-USA; y última: © S. Lew, UC Berkeley-USA); y (J) *Aceria tenuis* (Nalepa, 1890) en inflorescencia de *Phleum pratense* L. (Poaceae) (© S. Claerebout, Bélgica). **Filodias en flores e inflorescencias:** (K) *Aceria geranii* (Canestrini, 1891) en de *Geranium sanguineum* L. (Geraniaceae) (© J.-Y. Bagnée, Bélgica); (L) *Aceria ononidistrifolii* Amrine & Stasny, 1994 [= *A. ononidistrifolii* (Nalepa, 1929)] en *Trifolium hybridum* L. (Fabaceae) (© W.N. Ellis, Países Bajos); y (M) *Aceria echii* (Canestrini, 1891) en *Echium vulgare* L. (Borraginaceae) (© C. Van Steenwinkel, Bélgica). **Marchitez en hoja:** (N) *Aculus lycopersici* [= *Aculops lycopersici*] en *Solanum lycopersicum* L. (Solanaceae) (© Koppert Biological Systems, koppert.com). Escala: B 2 mm. *Nota:* las familias pueden verificarse en las tabs. A3 y 4 (anexo 3). Adaptado con fotografías de: (A, C, J-M) Ellis (2021); (B) Douaihy *et al.* (2013: 395); (D, E, I) CISEH (2019); (F) Loch *et al.* (2017: 504); y (G, H) Hoy (2011: figs. supl. cap. 18).

(Keifer *et al.*, 1982: 82, 83; Westphal y Manson, 1996: 235; Vacante, 2015: 100, 101). Algunas especies logran colonizar las semillas dentro de la gábulula, provocado la hiperplasia del tejido interno. Como resultado, el extremo angular de las semillas se prolonga anormalmente atravesando las brácteas; debido a esto, a veces las gábululas maduras revientan. La testa de las semillas muestra varios surcos resecos. En cambio, internamente guardan muchas colonias de eriófidos que agotan el tejido seminal, lo cual tal vez favorece que se tornen vanas (Douaihy *et al.*, 2013).

Algunas especies de eriófidos son capaces de provocar “amorfia o amorfismo” (*amorphism*) (fig. 35G-J) en brotes, hojas, flores y/o frutos. Este síntoma se debe a una severa infestación de las yemas vegetativas o florales, los eriófidos que las parasitan se refugian en las escamas que recubren los ápices meristemáticos de las plantas. Después de que las yemas revientan y comienzan a desplegarse las nuevas estructuras, los eriófidos migran y se alimentan de estas. Cuando la infestación sucede en brotes, estos suelen distorsionarse. En hojas recién formadas, las células muertas cercanas al tejido de conducción impiden el desarrollo de las nervaduras; mientras tanto, el tejido intervenal en algunas secciones de la lámina continúa creciendo de forma anormal, en consecuencia, las hojas tienden a ser deformes. Los eriófidos que parasitan los órganos florales en desarrollo, suelen distorsionar los verticilos florales e inhibir la fusión de los carpelos después de la fecundación, originando frutos con deformidades variadas y maduración/absición prematura. Los frutos suelen ser más pequeños de lo usual o adoptan formas aberrantes: aplanadas, globosas, periformes, cilíndricas o con cuernos (Keifer *et al.*, 1982: 154, 155; Westphal y Manson, 1996: 236, 240).

El término “rust” (óxido o herrumbre) y sus derivados (*russet*, *russeting* o *rusting*), se emplea como sinónimo de bronceado o enrojecimiento (Manson, 1984a: 16, 17; Oldfield, 1996b: 243; Petanović y Kielkiewicz, 2010b: 84). Su uso es tan frecuente, que el nombre común de muchas especies de eriófidos contienen expresiones relacionadas con dichos vocablos. Generalmente, se emplean para agrupar a aquellas especies itinerantes que inducen bronceado, pardeado o plateado en las estructuras y/u órganos que colonizan (Walter, 2006; Hoy, 2011: 111; Amrine, 2013: 3; Dhooria, 2016: 112). No obstante, las principales alteraciones atribuidas a estos eriófidos, como bien se ha mencionado, se asemejan más a endurecimiento (tipo de holonecrosis), costras u otros síntomas (Petanović y Kielkiewicz, 2010b: 84; Vacante, 2015: 102). Asimismo, patológicamente existe una diferenciación entre los términos enrojecimiento, plateado y bronceado que pudieran crear confusión (ver anexo 4).

El “bronceado o pardeado” (*bronzing* o *browning*) (fig. 36J-L) es un síntoma descrito como una coloración cobriza o marrón que se manifiesta en la epidermis de las estructuras y/u órganos atacados por un fitoparásito (Nelson, 2007). Puesto que su etiología aún no se esclarece, algunos simplemente la consideran una hiper Cromía (Fox, 1993); y otros, una oxidación de la capa de tejido parenquimático anormal que sustituye a la epidermis dañada después de que los eriófidos itinerantes se alimentan (Albrigo y McCoy, 1974; Royalty y Perring, 1996: 495; Vacante, 2015: 103, 104). Los eriófidos no son los únicos ácaros capaces de inducir es su hospedero esta clase de síntoma, también es típico en infestaciones de tetraníquidos (Tetranychidae) o tarsonémidos (Tarsonemidae).

Las “fitotoxemias” (*phytotoxemias*) son cambios evidentes de coloración de la epidermis de un órgano debido a la acumulación de compuestos o agentes desconocidos (fitotoxinas) presentes en la saliva de algunas especies de eriófidos (Cranshaw, 2008; Dhooria, 2008: 182; Vacante, 2015:102). La mayoría de las especies que inducen esta clase de síntoma tienen los estiletes muy cortos, por tal razón la alteración solo se produce en el tejido superficial. De forma semejante, el síntoma se desarrolla exclusivamente en el tejido cercano a la perforación. Las fitotoxemias foliares se manifiestan a manera de manchas cloróticas que pueden extenderse o no hacia las nervaduras y en ocasiones provocar distorsiones foliares. Por otro lado, cuando surgen en frutos, comúnmente son de colores llamativos o adoptan tonalidades que contrastan con el tejido sano (fig. 37G-I). La coloración puede cubrir total o parcialmente al fruto y propiciar su momificación. Los eriófidos galígenos y demás especies que provocan teratoge-

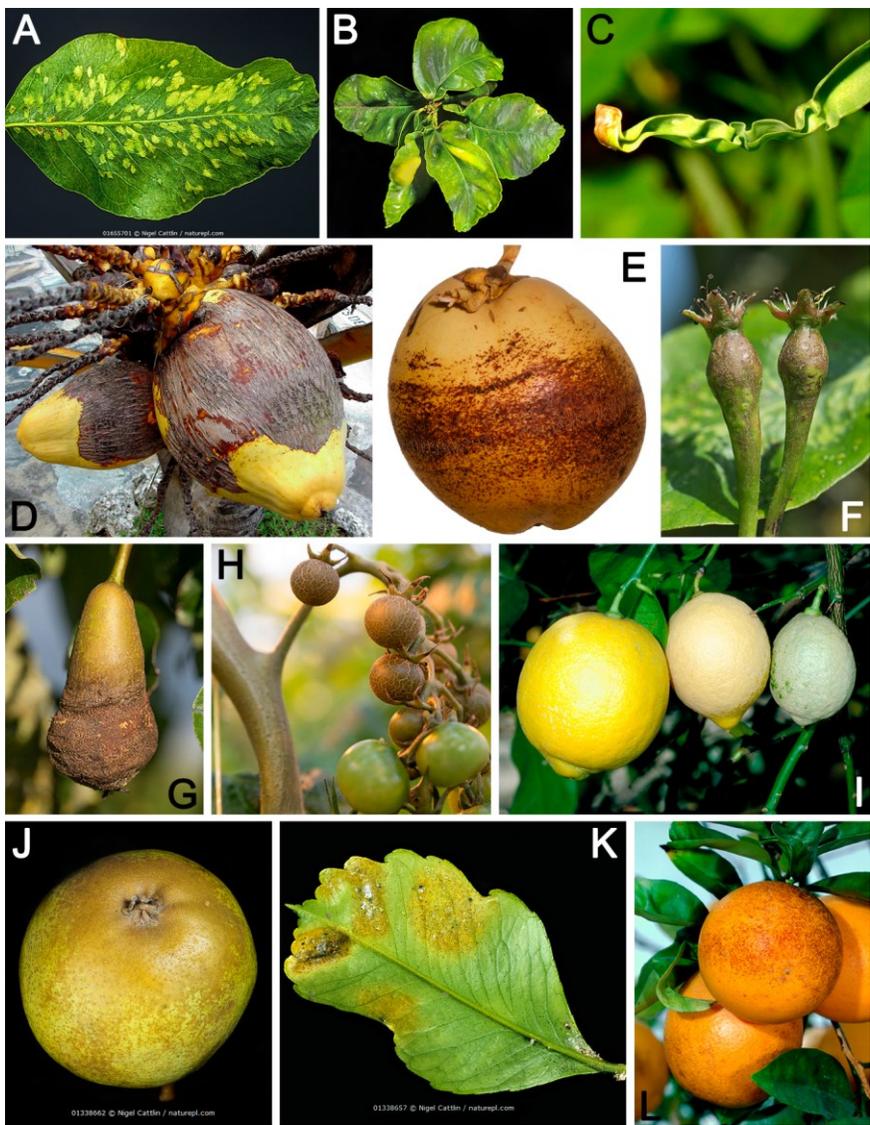


Figura 36. Necrosis y otras heteroplasias inducidas por eriófidos I. (A) **Amarillamiento:** *Eriophyes pyri* (Pagenstecher, 1857) en ampollas foliares de *Pyrus* sp. (Rosaceae) (© N. Cattlin, Inglaterra). **Enrollamiento o enchinamiento foliar:** (B) *Phyllocoptruta oleivora* (Ashmead, 1879) en *Citrus limon* (© N. Cattlin, Italia); y (C) *Aceria tenuis* en *Elymus repens* (L.) Gould [= *Elytrigia repens* (L.) Nevski] (Poaceae) (© H. Jonkman, Países Bajos). **Endurecimiento:** (D) *Aceria guerreronis* Keifer, 1965 en nuez de *Cocos nucifera* L. (Areaceae) (© A.M. Varela, Plant Health Division/ICIPE-Kenia, infonet-biovision.org).

Costras: (E) *Amrineus cocofolius* Flechtmann, 1994 en nuez de *C. nucifera* ‘Indio Amarillo (tipo Añoa)’; *Er. pyri* en (F) frutos cuajados de *Pyrus* sp. y (G) fruto en desarrollo de *Pyrus communis* L. (amabas: © N. Cattlin, Inglaterra); y (H) *Aculus lycopersici* en tallo, pedúnculo y frutos de *S. lycopersicum* (© Koppert Biological Systems, koppert.com). **Platado en frutos:** (I) *P. oleivora* en *C. limon* (© J.K. Clark, IPM Program/UC-USA). **Bronceado:** (J) *Epitrimerus pyri* (Nalepa, 1891) en fruto maduro de *P. communis* (© N. Cattlin, USA); y *P. oleivora* en (K) hojas de *C. limon* (© N. Cattlin, Italia) y (L) frutos maduros de *Citrus sinensis* (L.) Osbeck (© J.K. Clark, IPM Program/UC-USA). *Nota:* las familias pueden verificarse en las tabs. A3 y 4 (anexo 3). Adaptado con fotografías de: (A, B, F, G, J, K) naturepl.com; (C) Ellis (2021); (E) Cabrera *et al.* (2007: 474); (I, L) Hoy (2011: figs. supl. cap. 18).

nias, usualmente no provocan fitotoxemias (Westphal y Manson, 1996: 236; Olfeld, 1996b; Vacante, 2015: 102). En general, es un síntoma no tan común y difícil de diagnosticar, pues se asemeja a otras patologías o deficiencias nutrimentales y requiere varios ciclos de observación (Vacante, 2015: 103). Actualmente, algunas de las alteraciones que se creían fitotoxemias, resultan ser síntomas asociados a infecciones virales [p. ej. *Raspberry leaf blotch emaravirus* (RLBV) el cual se cree es transmitido por *P. gracilis* (fig. 39H)] (McGavin *et al.*, 2012; Lillo *et al.*, 2018; Jevremović *et al.*, 2019; Chen *et al.*, 2019: 85, 86).

Se conocen más de veinticuatro especies de virus asociados a eriófidos colonizadores de plantas herbáceas, leñosas y ornamentales (ver tabla A5., anexo 5) (Oldfield y Proeseler, 1996: 259; de Lillo *et al.*, 2018: 4). No obstante, en comparación con la enorme cantidad de virus transmitidos por insectos, se consideran relativamente pocas. Investigar los virus relacionados a eriófidos es una actividad particularmente difícil, pues muchas veces los síntomas y/o teratogénias ocasionados por estos ácaros son prácticamente iguales a los de un ente viral (fig. 38). Mas aún, su diminuto tamaño y el de sus estructuras representan un obstáculo para su estudio en el laboratorio y en el campo (Jeppson *et al.*, 1975: 94; Vacante, 2015: 112; Stenger *et al.*, 2016; Chen *et al.*, 2019: 86). Los eriófidos vectores de virus pertenecen en su totalidad a Eriophyidae, específicamente a varios géneros de las subfamilias Eriophyinae, Phyllocoptinae y Cecidophyinae, que incluyen especies itinerantes, habitantes e inductoras/formadoras de refugios. Recientemente, se ha descubierto que ciertos eriófidos emparentadas a Eriophyidae, algunos de ellos tal vez nuevas especies, son transmisores de nuevos emaravirus (*Fimoviridae: Emaravirus*) (fig. 39). Sin embargo, por el momento no se tiene constancia de estudios que señalen a determinados miembros de Phytoptidae o Diptilomiopidae como vectores de algu-

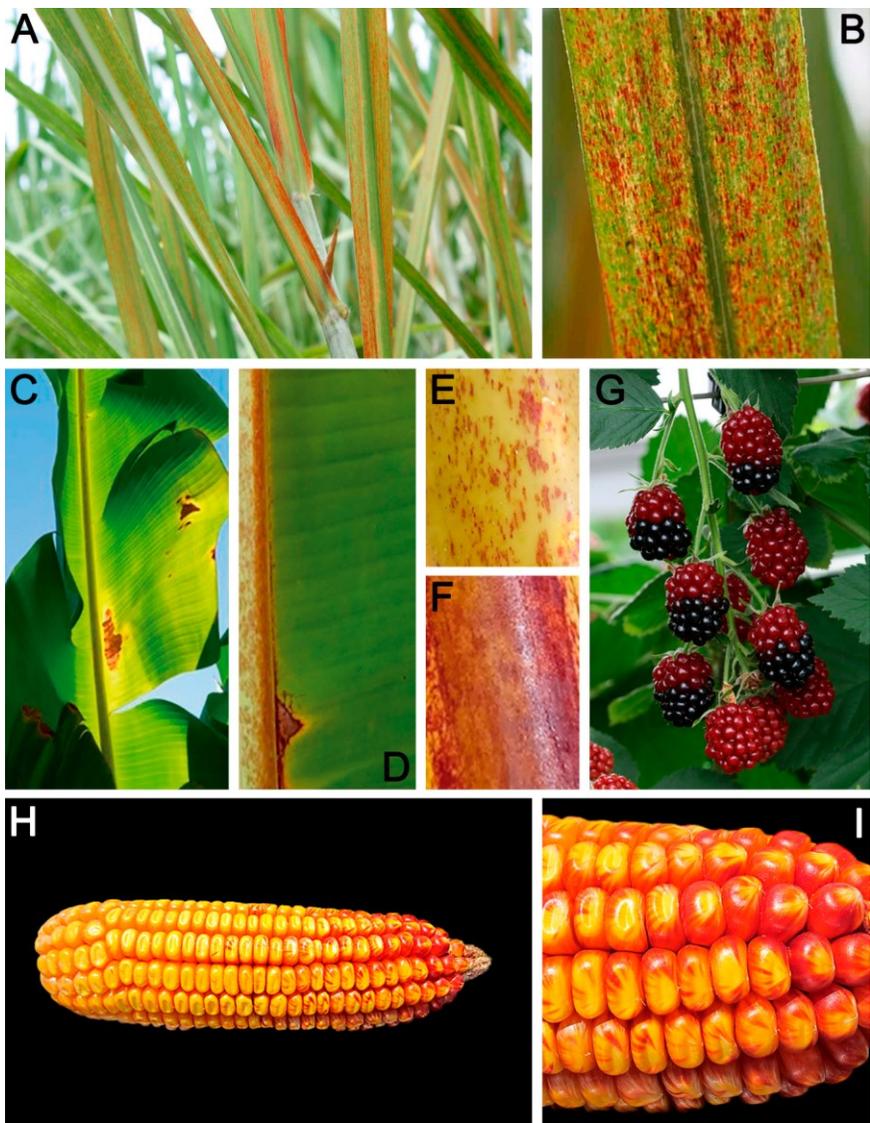


Figura 37. Necrosis y otras heteroplasias inducidas por eriófidos II. Abigarrado o jaspeado: (A, B) *Abacarus doctus* Navia & Fletchmann, 2011 en hojas de *Saccharum officinarum* L. (Poaceae); y (D, E) *Phyllocoptruta musae* Keifer, 1955 en peciolo de *Musa x paradisiaca* L. (Musaceae). **Manchado:** (C, D) *P. musae* en hojas de *M. x paradisiaca*. **Antocianescencia:** (F) *P. musae* en pseudotallo de *M. x paradisiaca*. **Fitotoxemia:** (G) *redberry disease* ocasionada por *Acalitus essigi* en polidrupas de *Rubus* subg. *Rubus* (© C-IPM Eranet: Control of mites in berries, soft fruits and woody ornamentals/WUR-Países

Bajos, cortesía de K. Winkler); y (H, I) *kernel red streak* provocado por *A. tosichella* en granos de *Zea mays* L. (Poaceae) (© R.L. Nielsen, Purdue University-Francia, www.agry.purdue.edu). *Nota*: las familias pueden verificarse en las tabs. A3 y 4 (anexo 3). Adaptado con fotografías de: (A) Guzzo *et al.* (2014: fig. supl. 3); (B) Navia *et al.* (2011: 56); y (C-F) Gómez-Moya *et al.* (2021: 211).

na clase de virus fitopatógeno (Hassan *et al.*, 2017; de Lillo *et al.*, 2018: 4; Kubota *et al.*, 2020).

Por lo regular, los eriófidos adquieren el virus minutos después de haberse alimentado, pero entre más tiempo permanezcan alimentándose en un hospedero infectado, el proceso de adquisición y la tasa de transmisión serán más efectivas. Los eriófidos adultos son capaces de transmitir ciertos agentes virales únicamente si son adquiridos durante sus estadios juveniles, en cuyo caso el virus permanece en el ácaro incluso después de la ecdisis (retención transestadial). Por ahora, no se sabe si los eriófidos infectados pueden contagiar transováricamente a su descendencia. Algunos virus pueden sobrevivir en su vector cerca de una semana a temperatura ambiente o por varias semanas a bajas temperaturas. La diseminación del virus normalmente ocurre a la par de la dispersión del eriófido, esencialmente por el viento o a través de actividades antrópicas. Se desconoce si existe transmisión vertical por semillas o polen. Aun así, unos cuantos virus asociados a eriófidos también se transmiten mecánicamente a través de savia o mediante injertos (Oldfield y Proeseler, 1996; Hoy, 2011: 114; Garrido, 2018; Koch *et al.*, 2020: 365).

Al parecer, la íntima relación entre los eriófidos y sus agentes virales transmisibles representa una asociación mutualista estratégicamente orientada a la colonización de su planta huésped, pues ninguno de estos virus puede ser transmitido por más de una especie de eriófido, cualquier otro ácaro o insecto. Además, únicamente parasitan la misma especie, género o familia de plantas afines a su vector (Oldfield y Proeseler, 1996: 259; Sabelis y Bruin, 1996: 353; Walter *et al.*, 2009: 251; Hoy, 2011: 114; Vancante, 2015: 111; Sarwar, 2020: 258). Y aunque determinadas especies de eriófidos se consideran generalistas por el hecho de transmitir uno o diferentes tipos de virus en una amplia gama de hospederos, actualmente muchas de ellas resultan ser complejos de especies crípticas con un estrecho margen de plantas hospederas (Hoy, 2011: 114; de Lillo y Skoracka, 2010: 12; Skoracka y Dabert, 2010; Skoracka *et al.*, 2012; de Lillo *et al.*, 2018: 3).

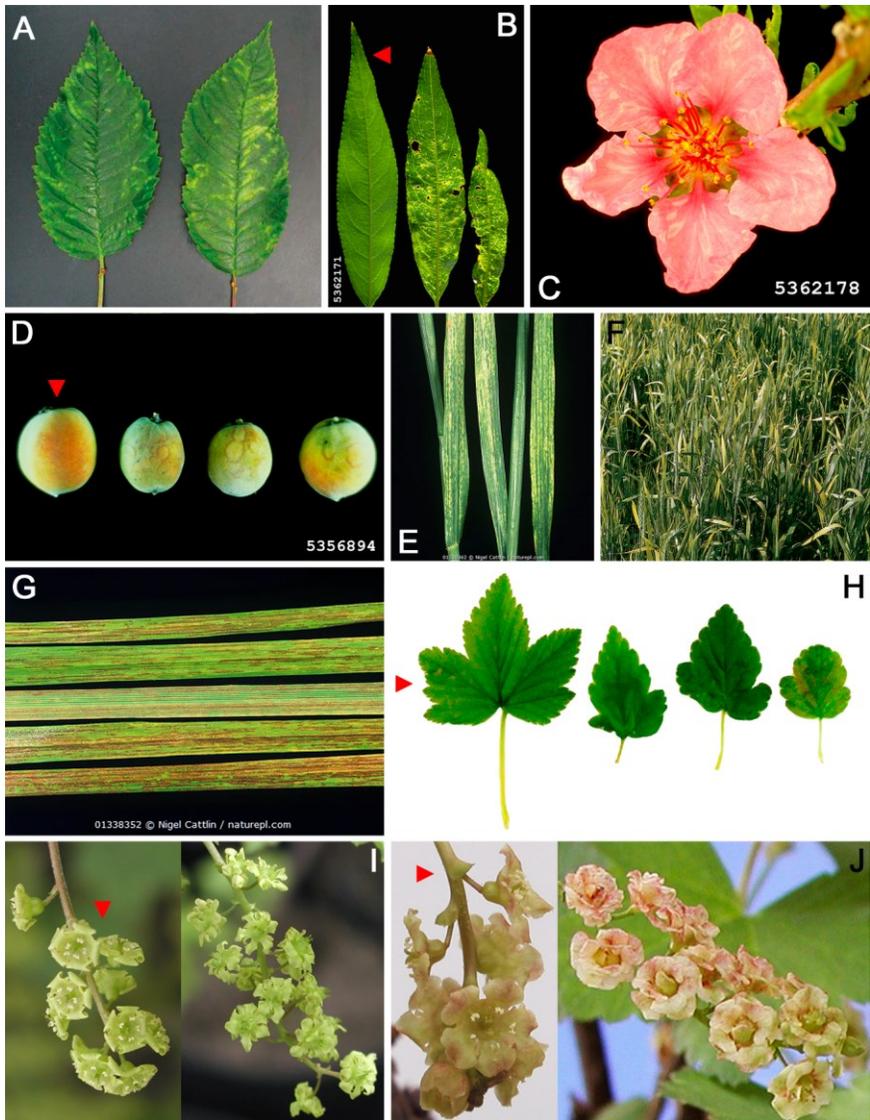


Figura 38. Síntomas de agentes virales transmitidos por eriódidos. *Cherry mottle leaf virus* (CMLV) en *Prunus* subsp. *Cerasus* Pers. 'Bing': (A) moteado clorótico y distorsión (enchinamiento) foliar. *Peach mosaic virus* (PcMV) en *Prunus persica* (L.) Batsch: (B) mosaico, tiro de munición, reducción y distorsión foliar (© H.J. Larsen); (C) pétalos flameados y deformes (© H.J. Larsen); y (D) frutos deformes con manchas anulares en 'Fair Beauty' (© W.M. Brown Jr.). *Wheat streak mosaic virus* (WSMV) en *Triticum* sp. (Poaceae): (E) bandeado clorótico (© N. Cattlin, USA, naturepl.com) y (F) clorosis

generalizada. **Ryegrass mosaic virus (RGMV)** en *Lolium multiflorum* Lam. (Poaceae): (G) rayado y bandeado (© N. Cattlin, naturepl.com). (H) **Blackcurrant reversion virus (BRV)**: (H) clorosis, reducción y distorsión foliar en *Ribes* sp.; (I) supresión de estambres, crecimiento excesivo del estilo y pétalos deformes en *Ribes rubrum* L. ‘Blanka’; además, (J) incremento del número y pigmentación excesiva de los pétalos en *Ri. rubrum* ‘Vitan’. *Notas*: a manera de contraste, los triángulos rojos indican los órganos sanos; los síntomas y los vectores pueden verificarse en el anexo 4 y la tab. A5 (anexo 5), respectivamente. Adaptado con fotografías de: (A) James *et al.* (2017: 391); (B-D) CISEH (2019); (F) Agrios (2005: 773); (H) Juškytė *et al.* (2017: 8); y (I, J) Gaudinová *et al.* (2009: 120).

Del mismo modo, se cree que el grado de especificidad entre el eriófido vector y su virus depende de la forma en la que este último es adquirido, transmitido e inoculado en la planta. En ese sentido, se opina que mientras los eriófidos se alimentan, ocurren reacciones bioquímicas desconocidas entre su saliva y el contenido celular del tejido vegetal perturbado que pudieran influir en la adquisición del virus. Igualmente, se especula la existencia de proteínas auxiliares específicas al interior del intestino del eriófido que tal vez regulan la absorción de la cápside y contribuyen a translocar los viriones a través del epitelio intestinal hacia las glándulas salivales (de Lillo *et al.*, 2018: 4).

Pese a que lo anterior se considera meras conjeturas, se han descubierto viriones del *Wheat streak mosaic virus* (WSMV) (*Potyviridae: Tritimovirus*) en las glándulas salivales de *Aceria tosichella* Keifer, 1969, lo cual sugiere que el mecanismo de retención de este virus es persistente-circulativo (Koch *et al.*, 2020: 365). A grandes rasgos, se sospecha que los virus asociados a eriófidos son retenidos de forma semipersistente o persistente, pero en la mayoría de los casos todavía se desconoce su mecanismo exacto (Agrios, 2005: 773, 774; Mielke-Ehret y Mühlbach, 2012: 152; Stenger *et al.*, 2016; Chen *et al.*, 2019: 87; Dąbrowska *et al.*, 2020: 216). Algunos científicos indican que todos los miembros de los géneros *Poacevirus*, *Rymovirus* y *Tritimovirus* (*Potyviridae*), con excepción del WSMV, son transmitidos de forma semipersistente por eriófidos. De manera similar, todos los integrantes de *Allexivirus* (*Alphaflexiviridae*) presuntamente son transmitidos por eriófidos, pero tal como sucede con el *Blackcurrant reversion virus* (BCRV) (*Secoviridae: Nepovirus* subg. C), sus mecanismos de transmisión permanecen sin resolver. Por su parte, los trichovirus (*Betaflexiviridae: Trichovirus*) probablemente son transmitidos por sus eriófidos vectores de manera semipersistente; mientras que los emaravirus quizás unos de forma semipersistente y otros vía persistente-propagativa (Chen *et al.*, 2019: 87; Koch *et al.*, 2020: 365, 366).

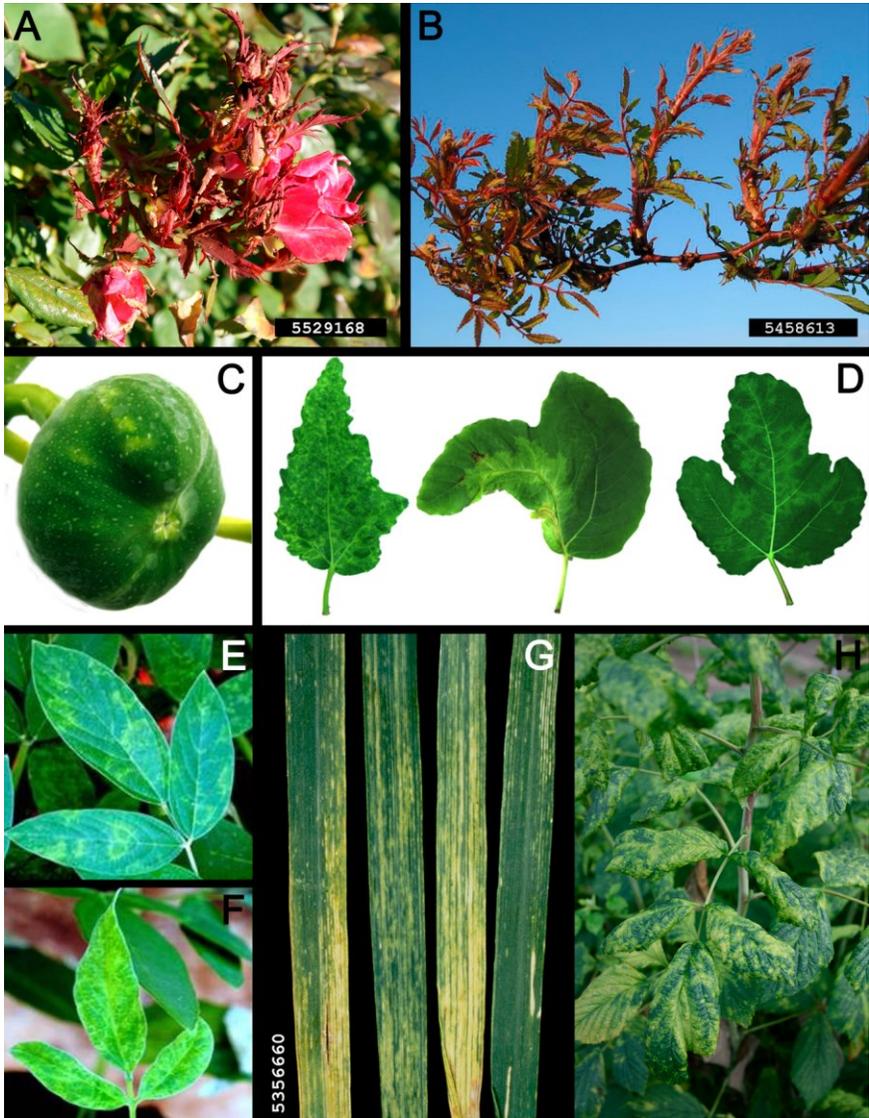


Figura 39. Síntomas de algunos emaraviruses transmitidos o asociados a eriófidos. *Rose rosette emaravirus* (RRV): (A) flores deformes y escobas de bruja en *Rosa* sp. (Rosaceae) (© J. Olson, OSU-USA); y (B) escoba de bruja en *Rosa multiflora* Thunb. (© D.D. O'Brien, Cornell University-USA). *Fig mosaic emaravirus* (FMV) en *Ficus carica* L. (Moraceae): (C) fruto con manchas cloróticas; y (D) mosaico, moteado y distorsión foliar. *Pigeonpea sterility mosaic emaravirus* (PPSMV) en *Cajanus cajan* (L.) Millsp. 'ICP2376' (Fabaceae): (E) anillos cloróticos; y (F) manchado y distorsión foliar. *High Plains wheat mosaic*

emaravirus (HPWMoV) en *Triticum aestivum* L.: (G) bandeado clorótico (© W.M. Brown Jr.). **Raspberry leaf blotch emaravirus (RLBV) en *R. subg. Idaeobatus*:** (H) moteado y distorsión foliar [© FruitGateway, The James Hutton Institute (TJHI)-Reino Unido; cortesía de S. MacFarlane]. *Notas:* los síntomas y los vectores pueden verificarse en el anexo 4 y la tab. A5 (anexo 5), respectivamente. Adaptado con fotografías de: (A, B, G) CISEH (2019); (C, D) Ishikawa *et al.* (2012: 137); y (E, F) Kumar *et al.* (2017: 2).

Además de ser transmisores virales, los eriófidos también diseminan, aunque a menor grado, otro tipo de fitopatógenos. Por ejemplo, *Aceria tulipae* (Keifer, 1938) presuntamente se ve implicado en la diseminación de un hongo que propicia la pudrición de los bulbos de ajo en el campo y durante su almacenamiento (Jeppson *et al.*, 1975: 101; Vacante, 2015: 115). Por su parte, *Aceria mangiferae* Sayed, 1946 es considerado vector de *Fusarium mangiferae* Britz, Wingfield & Marasas (Hypocreales: Nectriaceae). Debido a que la penetración de este hongo se ve restringida a las yemas vegetativa o florales del árbol, *A. mangiferae* contribuye a transportarlas sobre su cuerpo e inocularlas en dichas estructuras. La presencia del eriófido es un factor que aumenta la incidencia y la severidad de la infección fúngica. De forma semejante, *Abacarus hystrix* (Nalepa, 1896) suele acarrear sobre su cuerpo esporas de *Puccinia* spp. y, a pesar de que no existen muchos estudios al respecto, se opina que esta acción seguramente ayuda a inocular las esporas en sitios más inaccesibles de la planta aumentando los puntos de infección del microorganismo (fig. 40) (Gamliel-Atinsky *et al.*, 2010; Vacante, 2015: 115). Por otra parte, se ha esclarecido que algunos de los síntomas anteriormente imputados a determinadas especies de eriófidos más bien son provocados por fitoplasmas, pero no se descarta la posibilidad de que estos ácaros sean capaces de ingerirlos y actuar como sus principales vectores. Sin importar cual sea el caso, la transmisión de fitoplasmas por eriófidos todavía no ha sido constatada (Oldfield y Proeseler, 1996: 259; Petanović y Kielkiewicz, 2010b: 86, 87).

Las interacciones incompatibles son la manifestación de los distintos mecanismos de defensa de las plantas como respuesta al ataque de los eriófidos, a menudo se expresan en genotipos resistentes, provocando alteraciones de corta duración sobre el desarrollo sucesivo de la planta (Westphal y Manson, 1996: 235). Algunas de estas interacciones no requieren de pruebas bioquímicas o moleculares para poder ser detectadas, como la “reacción de hipersensibilidad” (RH) (de Lillo *et al.*, 2018). La RH inducida por eriófidos se asocia a la rápida formación de múltiples micro lesiones necróticas (300 µm de diámetro) que a veces pasan desapercibidas y limitan el desarrollo de los ácaros, conduciéndolos a su muerte (Westphal

y Manson, 1996: 235, 240; Vacante, 2015: 104). Mientras el eriófido se alimenta del tejido, la célula perforada pierde rápidamente la turgencia, se torna color marrón y muere. Después, se presenta una intensa actividad celular en la que las células adyacentes colapsan y mueren aislando el tejido perturbado. La reacción es muy parecida a la suscitada por microorganismos fitopatógenos (ver Agrios, 2005: 221-223), pero difiere en que es mucho más rápida. El proceso inicia más o menos 1 min después de que ocurre la perforación del tejido y termina aproximadamente 3 días después, cuando las lesiones están completamente formadas (Westphal y Manson, 1996: 240; Westphal *et al.* 1996: 683).



Figura 40. Conidios de *Puccinia* sp. sobre *Abacarus hystrix*. Escala: 50 μ m. *Nota:* los conidios de la roya se destacan de amarillo. Adaptado con fotografía de Gamliel-Atinsky *et al.* (2010: 201).

Los cambios involucrados en la RH comprenden la pérdida de permeabilidad de la membrana celular, aumento de la respiración, acumulación/oxidación de compuestos fenólicos y producción de polisacáridos (callosa) y fitoalexinas. La naturaleza exacta en que los diferentes compuestos y procesos bioquímicos actúan afectando el desarrollo y supervivencia de los eriófidos en una planta resistente aún se desconocen, no obstante, se cree que la falta de células nutritivas diferenciadas o la ingestión de sustancias tóxicas (p. ej. fitoalexinas) son dos factores que tal vez inciden en la muerte de los eriófidos. Las interacciones incompatibles inducidas por

eriófididos han sido muy poco estudiadas, por lo que solo se conocen algunos casos en los que se presentan (Westphal *et al.* 1996: 682, 684, 685; Petanović y Kielkiewicz, 2010a: 69; de Lillo *et al.*, 2018).

Además de los síntomas elucidados, los eriófididos secretan otro tipo de sustancias que evidencian su presencia, pero que rara vez perjudican a su hospedero, se denominan signos. Hasta el momento, se conocen tres clases de signos asociados a eriófididos: “seda o revestimiento” (*web spinning*, *webbing* o *coating*), “cera” (*wax*) y “secreciones líquidas” (*liquid secretion*). La seda producida por algunas especies de eriófididos, es un signo que puede observarse a simple vista sobre la parte abaxial o adaxial de la lámina foliar. Se dispone a manera de parches o nidos de tela (*web-nests*, *sensu* Michalska *et al.*, 2010) blanquecinos o grisáceos que suelen concentrarse en el ápice, los márgenes y/o cerca de las nervaduras de las hojas (fig. 41C). Muy pocas veces cubren la hoja por completo. Los parches están formados por un entramado de filamentos de composición desconocida que resguardan las colonias (fig. 41D). Estas últimas albergan numerosos individuos en sus distintos estadios, a veces los dos tipos de hembras (protoginia y deutoginia) y dos clases de machos (fig. 41E). Entre sus principales funciones se encuentran brindarles protección contra las adversidades climáticas y los depredadores (Keifer *et al.*, 1982: 156-159; Manson y Gerson, 1996: 251-253; Lindquist y Oldfield, 1996: 285, 286; Britto *et al.*, 2008; Vacante, 2015: 39).

Existen varias especies de eriófididos con la capacidad exudar sustancias muy parecidas a cera. Pese a su designación, en realidad se desconoce su composición. Las especies se clasifican en dos categorías, productoras de: (a) crestas longitudinales de cera (*longitudinal wax ridges*) (fig. 41A) y (b) cera floculante (*flocculent wax*) (fig. 41B). En ambos casos, la cera blanquecina se produce en la parte dorsal del idiosoma, se especula que su liberación ocurre a través de los microtubérculos de los anillos. La primera categoría incluye los eriófididos que exudan masas de cera a lo largo del opistosoma; en ocasiones también pueden producirla en el escudo prodorsal, en cuyo caso siguen la longitud de las líneas prodorsales. En contraste, la segunda abarca las especies que irradian masas de cera del idiosoma, se asemejan a ninfas de Aleyrodidae (Insecta: Hemiptera). Las tres familias de Eriophyoidea cuentan con especies productoras de cera, en su mayoría itinerantes habitantes de hojas. Al parecer, la cera tiene la función de proteger a los eriófididos de la desecación en ambientes con baja humedad relativa y/o facilitar su dispersión incrementando la superficie de arrastre (Jeppson *et al.*, 1975: 349; Manson y Gerson, 1996: 253-256; Lindquist y

Oldfield, 1996: 285, 286; Walter *et al.*, 2009: 249; Vacante, 2015: 39, 40). Algunas veces, estos eriófidos se agrupan formando parches (*wax nests*) o bandas blanquecinas de textura cerosa en la superficie de las hojas (de Lillo y Skoracka, 2010: 14; Navia *et al.*, 2007).

Las secreciones líquidas son prácticamente imperceptibles, pues solo es posible observarlas cuando el eriófido se alimenta y en ningún momento las depositan sobre la planta. Durante la ingestión, el ácaro secreta un líquido transparente que envuelve por completo al idiosoma en una gota brillante. Por ahora, se conoce un par de especies capaces de producirlas: *Hoderus globulus* (Mohanasundaram, 1981) y *Hyborhinus kallarensis* Mohanasundaram, 1986 (Diptilomiopidae) (Manson y Gerson, 1996: 256; Lindquist y Oldfield, 1996: 285, 286; Vacante, 2015: 40). Algunos opinan que este líquido no es generado por el eriófido mismo, sino más bien se trata de una sustancia que emana de la planta al momento de ser perforada y se adhiere al idiosoma (de Lillo y Amrine, base de datos sin publicar).

La reproducción de los eriófidos es fundamentalmente partenogénica por arrenotoquia, en donde los machos eclosionan a partir de huevos no fecundados (n), mientras que las hembras de huevos fecundados (2n) (Helle y Wysoki, 1996; Walter *et al.*, 2009: 248; Chetverikov, 2015a: 153; Vacante, 2015: 34). De igual forma, se consideran organismos sexualmente independientes, pues como tal, no existe apareamiento físico o copula entre sexos. La transferencia de esperma ocurre indirectamente a través de paquetes o cápsulas llamados “espermátóforos”, dichas estructuras son extruidas por los machos adultos en la superficie de la planta y posteriormente recolectados por las hembras adultas. Cuando las poblaciones de machos son muy bajas o sencillamente no existen en un determinado lugar, las hembras ovipositan huevos infértiles de los cuales surgen machos (Oldfield y Michalska, 1996: 192-194; Michalska *et al.*, 2010: 40; Vacante, 2015: 43). Esta estrategia de reproducción convierte a los eriófidos adventicios en artrópodos potencialmente dañinos para la agricultura y los ecosistemas terrestres, pues solo se requiere una hembra en cualquiera de sus estadios para iniciar una población (Navia *et al.*, 2010: 228).

En general, los espermátóforos depositados por los eriófidos son estructuras diminutas hialinas o blanquecinas que constan de una cabeza (= cabezuela, *sensu* Acuña-Soto *et al.*, 2012: 131) aplanada que oscila de 9-19 μm de diámetro, un tallo (= pedicelo o *pedicel*, *sensu* Acuña-Soto *et al.*, 2012: 131) de a aproximadamente 8-25 μm de altura y un pie o almohadi-

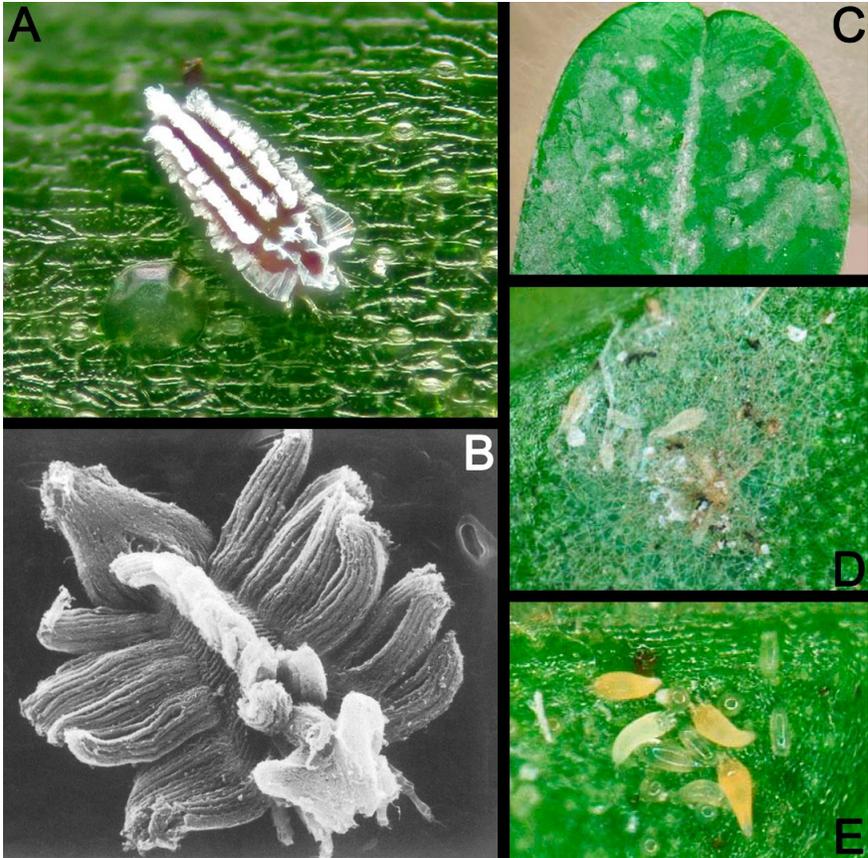


Figura 41. Signos asociados a eriófidos. Cera: (A) crestas longitudinales sobre el cuerpo de *Calacarus* sp. (Eriophyidae) parasitando hojas de *Aspidistra* sp. (Asparagaceae) (© M. Bertone, Plant Disease and Insect Clinic/NC State University-USA); y (B) masas floculantes que irradian del cuerpo de *Trimeroptes aleyrodiformis* (Keifer, 1940) (Diptilomiopidae). **Seda o revestimiento:** (C, D) parches o nidos de seda; y (E) colonia expuesta (sin el recubrimiento de seda) donde coexisten protoginias y deutoginias (de color blanquecino y amarillento, respectivamente) sobre la parte adaxial de un foliolo en una hoja de *Caesalpinia echinata* Lam. (Fabaceae) parasitada por *Aceria inusitata*. Aumento: **B** ~ 445 x. *Nota:* (A, B) aunque no se observe en las fotografías, algunos residuos de cera pueden ser depositados incidentalmente en las hojas de los hospederos. Adaptado con fotografías de: (A) Manson y Gerson (1996: 255); y (C-E) Michalska *et al.* (2010: 52).

Illa que se adhiere al sustrato. En la parte central de la cabeza existe una cápsula o núcleo ovalado donde se almacena el esperma, este reservorio ocupa más o menos la mitad del diámetro de la cabeza. El núcleo contiene

un rango promedio de 40-60 espermatozoides, al parecer esféricos. Dependiendo de la especie, edad, hora del día y/o tipo de hospedero, los machos pueden producir en promedio 30 espermátóforos diarios. Durante su vida, son capaces de extruir más de 600 espermátóforos que podrían resultar en una progenie cercana a 15,000 individuos (Jeppson *et al.*, 1975: 370; Oldfield y Michalska, 1996: 185-187, 194; Michalska, 2011: 350; Vacante, 2015: 43).

El mecanismo exacto en el que los eriófidos machos liberan/depositan los espermátóforos sobre la planta es un evento parcialmente conocido que requiere un análisis concienzudo a fin de esclarecerse. Una de las investigaciones al respecto señala que el espermátóforo es extruido iniciando por la base del tallo mediante una evaginación del genital (Oldfield y Michalska, 1996: 185). Sin embargo, un reciente estudio donde se llevó a cabo una reconstrucción anatómica en tercera dimensión del genital masculino sugiere que la liberación del espermátóforo inicia por la cabeza. Además, como el genital se encuentra revestido de cutícula, difícilmente puede ser expulsado del gonoporo de manera natural. Por su parte, la disposición de la musculatura revela que no existe ningún músculo capaz de estimular esa clase de mecanismo. Por lo tanto, es probable que la liberación/colocación del espermátóforo ocurra de la siguiente manera: (1) el gonoporo se abre e inicia la liberación de la cabeza aplanada; (2) el eriófido apoya la parte ventral de su opistosoma al sustrato; (3) con la ayuda de las patas y la ventosa anal elevan su cuerpo formando un arco, en este punto el tallo es liberado; (4) la parte ventral del opistosoma empieza a constreñirse extruyendo la almohadilla del tallo que se adhiere al sustrato; (5) el cuerpo se relaja estirándose y adoptando su posición natural, tras lo cual el eriófido se retira (Chetverikov, 2015b).

Al igual que otros artrópodos, los eriófidos suelen custodiar a las hembras vírgenes quiescentes a fin de garantizar la recolección de su esperma. Entre los machos de distintas especies se han observado tres estrategias de vigilancia: (a) solitaria (*solitary*), (b) grupal (*joint guarding*) y (c) incidental o casual (*non-guarding*). Los machos de las especies que se valen de las primeras dos tácticas suelen buscar a las ninfas vírgenes, aguardar individual o colectivamente durante horas hasta que inicia la ecdisis y depositan los espermátóforos alrededor de ellas con la intención de aumentar la oportunidad de ser recolectados. Al parecer, los machos que se reúnen en grupos cercanos a las hembras tienden a depositar menos espermátóforos que cuando aguardan solitariamente. En su lugar, los machos de especies que detectan hembras de manera incidental sencillamente visitan

por un corto periodo de tiempo a las ninfas preemergentes mientras deambulan y ocasionalmente depositan espermátóforos en torno a ellas; *A. essigi* es una especie buscadora de refugio que recurre a este tipo de estrategia durante su etapa reproductiva. En ninguno de los casos, los espermátóforos son adheridos en un sitio específico respecto a las hembras (Oldfield y Michalska, 1996: 187-191; Michalska *et al.*, 2010: 43; Vacante, 2015: 43).

La independencia sexual en los eriófidos es un rasgo que favorece la separación o disociación entre sexos. Este atributo tiende a intensificarse o reducirse cuando los niveles poblacionales en un determinado hospedero varían. Cuando son elevados, la cantidad de hembras receptivas suele ser mayor y por ende es más probable que visiten un espermátóforo. En cambio, cuando son bajos, los machos necesitan depositar más espermátóforos con el propósito de incrementar la oportunidad de ser visitados por una hembra receptiva. La disociación sexual se encuentra relacionada con la disponibilidad de espermátóforos que a su vez se ve influenciada por el ambiente; en regiones templadas donde los niveles de humedad favorecen la viabilidad del espermátóforo, perduran aproximadamente tres días después de haber sido depositados, después de ese tiempo se deshidratan (Michalska *et al.*, 2010: 40).

Existen circunstancias en las que las hembras se encuentran dispersas en el hospedero durante la etapa reproductiva. Cuando esto sucede, se ha observado que diferentes machos forman grupos o bosques de espermátóforos en las estructuras que colonizan. Los eriófidos buscadores de refugio como *A. essigi* suelen establecer agrupaciones de espermátóforos en las yemas infestadas. Algo similar sucede con los eriófidos itinerantes, ellos depositan conjuntos de espermátóforos en el envés de las hojas a lo largo de la nervadura central o cerca del punto de unión con las nervaduras secundarias. Al igual que otros artrópodos, se especula que este comportamiento se trata de una estrategia que favorece la atracción de las hembras concentrando las feromonas en un determinado sector. Con todo, aun no se tiene la certeza de que los espermátóforos sean capaces de emanar feromonas de atracción o si estas agrupaciones realmente son una estrategia reproductiva (Oldfield y Michalska, 1996: 188, 189; Michalska *et al.*, 2010: 41; Vacante, 2015: 43).

La competencia entre machos es otro factor que incentiva la disociación sexual, generalmente los eriófidos itinerantes son quienes se ven sometidos a esta clase de presión, sobre todo cuando concurren muchos rivales durante un corto periodo reproductivo y las hojas no manifiestan daños

aparentes. Esto último, comúnmente es una señal de que existe una cantidad limitada de hembra receptivas, reduciendo así la oportunidad de fertilizarlas. Lo anterior obliga a los machos a conservar su esperma para depositarlo cuando las condiciones sean más favorables y existan más hembras (Michalska *et al.*, 2010: 42).

Después de que las hembras salen de su segunda muda, normalmente buscan un espermatozoido del cual disponer. Como bien se ha mencionado, no se sabe a ciencia cierta si las hembras sienten algún tipo de atracción química hacia los espermatozoides. A pesar de esto, se ha visto que las hembras de ciertas especies habitualmente escogen el espermatozoido que desean montar, este comportamiento sugiere que lo anterior pudiera ser cierto, más todavía necesita confirmarse (Michalska *et al.*, 2010: 41; Vacante, 2015: 43). Mientras tanto, se ha observado que la autoinseminación en los eriófidos ocurre de la siguiente manera: (1) la hembra adhiere los lóbulos anales al sustrato, después monta el espermatozoido insertando la cabeza de dicha estructura al gonoporo; (2) luego, permanece inmóvil por unos segundos con las patas al aire y a veces elevando la parte posterior del opistosoma, de tal forma que puede quedar suspendida, soportada únicamente por el tallo del espermatozoido; (3) eventualmente la hembra se mueve hacia delante liberando la cabeza del espermatozoido del gonoporo, durante el proceso el tallo permanece adherido al sustrato. Se cree que la altura del tallo del espermatozoido está relacionada con la longitud de las patas de la hembra. Algo parecido sucede con la cabeza, se sospecha que su tamaño se encuentra asociado al diámetro del gonoporo de la hembra (Michalska, 2011: 350, 355).

Algunas especies de eriófidos se consideran poligínicas, mientras que otras poligámicas. En el primer caso, un solo macho adulto es capaz de fertilizar a distintas hembras depositando varios espermatozoides durante su vida, en tanto que las hembras adultas sencillamente montan un solo espermatozoido en su vida. En cambio, las poligámicas se encuentran sexualmente vinculadas a varios machos y hembras, en cuyo caso, las hembras adultas montan al menos dos espermatozoides depositados por distintos machos en el transcurso de su vida. Las hembras almacenan el esperma simétrica o asimétricamente (= bilateral o unilateral, respectivamente, *sensu* Walter *et al.*, 2009: 248), cuando ocurre de manera simétrica lo preservan en ambas espermatecas, se presenta con frecuencia en especies poligínicas; cuando se lleva a cabo de manera asimétrica es conservado en una sola espermateca, por lo que la hembra puede retener el esperma de dos machos distintos, es una táctica que a menudo es utilizada por especies

poligámicas que habitan plantas dicotiledóneas (Michalska *et al.*, 2010: 43, 45; Vacante, 2015: 43).

Los eriófidos son organismos estrictamente ovíparos, los huevos se originan y maduran internamente en el ovario, después de recorrer el oviducto y fertilizarse en la cámara genital, son depositados en el sustrato a través del gonoporo. Como se explicó en un apartado anterior (ver apartado 4.2), es probable que los huevos en tránsito se encuentren en un estado cercano a líquido y tras liberarse su pared se expande adoptando su forma habitual esférica u ovoide (Nuzzaci y Alberti, 1996: 138, 141; Chetverikov, 2014b: 424). Los huevos hialinos recién liberados son prácticamente imperceptibles, después de unos días, conforme el corion endurece, adoptan una coloración más visible. Su tamaño oscila de 20-60 μm de diámetro (Manson y Oldfield, 1996: 173, 174). Al interior del huevo, las larvas se encuentran plegadas ventralmente por la mitad (fig. 42) (Nalepa, 1889: lám. II, fig.5; Chetverikov, 2012: 60, fig. 2). El sexo de los eriófidos es determinado por haplodiploidía ($n = 2$), de manera que las larvas manifiestan dos o cuatro cromosomas (Vacante, 2015: 34). Esporádicamente, las hembras seniles de ciertas especies exteriorizan una aparente ovoviviparidad o viviparidad, ya que al interior del opistosoma es posible observar huevos con embriones o ninfas desarrolladas. No obstante, más que un tipo de desarrollo embrionario se trata de un fenómeno en el que las hembras, conforme envejecen, pierden la capacidad para ovipositar (Jeppson *et al.*, 1975: 371; Navia *et al.*, 2005; de Lillo y Skoracka, 2010: 13; Vacante, 2015: 33).

Después de autoinseminarse, las hembras adultas comienzan a depositar huevos periódicamente. Las protoginias de ciertas especies inician a ovipositar un día después de haber montado el espermatóforo, continúan por una semana o más y tras haber depositado unos cuantos huevos infértiles, mueren asegurando el nacimiento de machos. Las deutoginias, al igual que sus congéneres, procrean una gran cantidad de hembras la mayor parte de su vida y solo al final unos cuantos machos. En ausencia de machos, las hembras depositan huevos infértiles, engendrando machos con el potencial de cruzarse indirectamente con sus madres, lo cual garantiza el nacimiento de hembras y sus futuras generaciones (Oldfield y Michalska, 1996: 192-194; Walter *et al.*, 2009: 248). Algunas especies de eriófidos ovipositan alrededor de 50 huevos durante su etapa reproductiva, otras cerca de 90 depositando tres huevos diarios durante un mes (Zhang, 2003: 128; Hoy, 2011: 110).

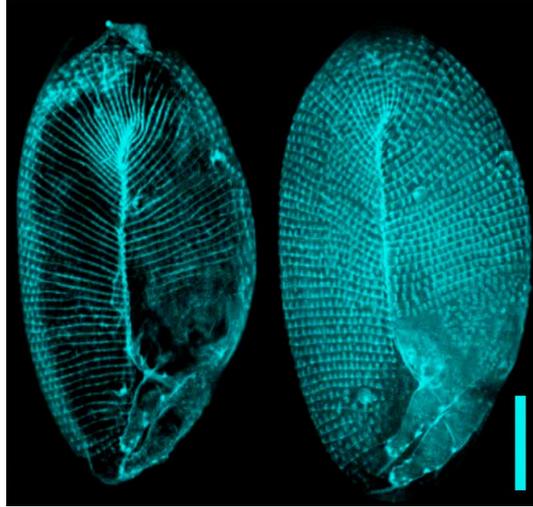


Figura 42. Fotografía de CLSM del embrión de un huevo de *Oziella hirtae* (Roivainen, 1950) (= *Phytophus hirtae* Roivainen, 1950) (Phytoptidae). Escala: 20 μ m. *Notas:* los huevos fueron colectados de las vainas foliares de *Carex hirta* L. (Cyperaceae); la fotografía se tomó a partir de un huevo recién montado en una laminilla; la pseudocoloración roja de la imagen fue ajustada a azul por su autor a fin de mejorar el contraste. Adaptado con fotografía de Chetverikov (2012: 60).

Las hembras grávidas depositan un solo huevo maduro a la vez. En algunas especies la oviposición acontece de la siguiente manera: (1) la hembra recarga su cuerpo sobre el sustrato una y otra vez a fin de detectar un sitio apropiado; (2) después de elegir el lugar, la hembra se adhiere al sustrato con los lóbulos anales e inmediatamente apoya la placa genital al ras del sustrato; (3) el cuerpo comienza a sufrir una serie de contracciones semejantes al movimiento de un acordeón a la altura de la placa genital, con el tiempo dichas contracciones se vuelven más constantes e intensas; (4) sujetándose con las patas y los lóbulos anales, la hembra arquea su cuerpo y comienza a moverlo varias veces de arriba abajo; (5) con el cuerpo arqueado, la hembra eleva la placa genital y enseguida deposita un huevo elástico que sale con fuerza acompañado de un líquido translúcido que le da una apariencia lustrosa; (6) al terminar la oviposición permanece durante unos minutos encima del huevo cubriéndolo con sus patas; (7) finalmente abandona el sitio. Se cree que las hembras permanecen unos

instantes junto al huevo con la intención de cuidarlo mientras el corion endurece, asegurar su adherencia al sustrato y/o descansar tras el esfuerzo que supone la oviposición. Después de unos días, las larvas eclosionan ejerciendo presión transversal sobre la capa interna del huevo, una vez roto el corion, estas se abren camino con las patas (Acuña-Soto *et al.*, 2012: 131, 132, fig. 2).

La madurez de las estructuras u órganos colonizados por los eriófidos es un factor que puede influir en la predisposición de las hembras a ovipositar. Gran parte de ellas tiende a ovipositar en los tejidos incipientes de las plantas. Esto se debe a que la epidermis a menudo es más suave o tierna, pero también existe una buena cantidad de nutrientes los cuales contribuyen a que las larvas recién eclosionadas puedan insertar sus estiletes fácilmente y alimentarse en el menor tiempo posible sin implicar un gasto energético elevado. Del mismo modo, los órganos en desarrollo contienen una mayor concentración de aminoácidos libres y azúcares solubles que se cree son esenciales para la producción de huevos por parte de las hembras. Debido a esto, determinadas especies de eriófidos ovipositan una mayor cantidad de huevos en hojas jóvenes que en maduras. La distribución de los huevos en las hojas jóvenes ocurre de manera similar tanto en la parte adaxial como abaxial, mientras que en las hojas maduras solo en la abaxial donde la epidermis es suave (Michalska *et al.*, 2019).

La pubescencia también puede afectar la oviposición. Al igual que las depresiones o hendiduras, los tricomas son estructuras que favorecen a los eriófidos. Las hembras prefieren establecerse en estructuras u órganos pubescentes, tanto así que algunas especies son capaces de inducir erineos en su hospedero. Tanto los tricomas como los erineos protegen a los eriófidos de los depredadores, reducen la competencia con otros artrópodos fitófagos, filtran los rayos UV-B que pueden secarlos y repelen las gotas de lluvia que fácilmente pueden ahogarlos o lavarlos de su hábitat. A fin de salvaguardar su progenie, las hembras de algunas especies se ven obligadas a depositar sus huevos en la parte adaxial de las hojas, donde naturalmente encuentran mayor protección (Michalska *et al.*, 2019).

El ciclo de vida de los eriófidos se rige por alternancia de generaciones, manifestándose el fenómeno de “deuteroginia” (*deuterogyny*), es decir, la presencia de un macho y dos tipos de hembras morfológicamente distintas: “protoginia” (*protogyne*) y “deutoginia” (*deutogyne*). Generalmente ocurre en todas las familias de Eriophyoidea, pero principalmente en Eriophyidae (Manson y Oldfield, 1996: 174; García-Valencia y

Hoffmann, 1997: 260; Walter *et al.*, 2016: 248; Vacante, 2015: 51, 52). Los términos antes mencionados, solo aplican a eriófidos adultos (Jeppson *et al.*, 1975: 372). Existen muy pocas especies de eriófidos en las que cada tipo de hembra cuenta con un macho morfológicamente distinto. Dicho fenómeno, entre los machos adultos de una misma especie, se conoce como “dimorfismo”. Algunos machos de ciertas especies sencillamente difieren en su tamaño, mientras que otros exhiben ligeras variaciones en el escudo prodorsal, la longitud de las sedas o la estructura externa del genital. No obstante, las características casi siempre están vinculadas de una u otra manera con su hembra correspondiente. Aun así, se necesita un análisis minucioso para lograr diferenciarlos (Britto *et al.*, 2008; de Lillo y Skoracka, 2010: 13; Chetverikov *et al.*, 2019c: 1291).

Los machos isoanillados se reconocen porque sus anillos son completa e igualmente microtuberculados. En contraste, los anillos ventrales de los machos anisoanillados son exclusivamente microtuberculados. Los machos aparecen solo cuando las condiciones ambientales son favorables para el desarrollo del hospedero y por consiguiente de las colonias. Aun así, suelen ser muy escasos y diminutos. Debido a esto, los machos de diversas especies todavía no han sido descubiertos y mucho menos descritos. De cualquier modo, son capaces de liberar espermátóforos para ambos tipos de hembras, aunque por un periodo relativamente corto. Por otro lado, las protoginias son morfológicamente idénticas a los machos, se diferencian porque comúnmente son más grandes y evidentemente la región genital es distinta. También, es la única forma biológica que interactúa con los machos, siendo siempre más abundantes que estos. En tanto existan condiciones favorables para su desarrollo, continuarán depositando activamente huevos de los cuales surgirán nuevas generaciones de protoginias y machos (Jeppson *et al.*, 1975: 372; Vacante, 2015: 52).

Las deutoginias o “hembras de resistencia” son una forma que contribuye a perpetuar la especie cuando las condiciones ambientales son adversas para el desarrollo de las colonias (García-Valencia y Hoffmann, 1997: 260). En esencia, se diferencian de las protoginias por su coloración, la distribución de los anillos opistosomales, tipo de microtubérculos y ornamentación del escudo prodorsal. La coloración de las deutoginias generalmente es más oscura que las protoginias. Los microtubérculos de las deutoginias isoanilladas suelen ser reducidos o ausentes, sin embargo, cuando llegan a manifestarse, son de distinta forma con respecto a los de su contraparte. En su lugar, los anillos dorsales de las deutoginias anisoanilladas a menudo son estrechos y libres de cualquier tipo de surco o

protuberancia que la protoginia pudiera tener. Al parecer este tipo de modificaciones contribuyen a reducir la pérdida de agua a través de la cutícula durante la diapausa. El escudo prodorsal de estas hembras con frecuencia tiende a ser liso y el lóbulo frontal no tan prominente como la protoginia. La quetotaxia y la anatomía interna y externa del genital es una característica estable en ambos tipos de hembras (Jeppson *et al.*, 1975: 372, 373; Manson y Oldfield, 1996: 174, 175; Vacante, 2015: 52).

Existen dos ciclos de vida entre las especies de eriófidos, uno simple y otro complejo. El primero involucra solamente al macho y la protoginia, consta de cuatro estadios principales: huevo, larva (= primera ninfa o protoninfa), ninfa (= segunda ninfa o deutoninfa) y adulto. Los estadios intermedios asiduamente se les refiere como inmaduros o juveniles, pues en ese punto todavía no han alcanzado la madurez sexual (Lindquist, 1996a: 26; Zhang, 2003: 128; Hoy, 2011: 109, 110; Dhooria, 2016: 111, 112). Entre los dos estadios inmaduros y el adulto se manifiestan dos fases quiescentes o inmóviles denominadas “ninfocrisálida” e “imagocrisálida”, respectivamente (fig. 43A). Cada una de estas fases culminan con la ecdisis o muda de la cutícula (Jeppson *et al.*, 1975: 371; Manson y Oldfield, 1996: 173; Vacante, 2015: 32; Vervaet *et al.*, 2021: 2636, 2637).

A diferencia de otros ácaros, todos los estadios dentro de Eriophyoidea, incluso el embrión dentro del huevo, cuentan solamente con dos pares de patas (patas I y II) (Vacante, 2015: 32; Chetverikov y Desnitskiy, 2016: 109). Los estadios inmaduros son sumamente parecidos a los adultos. La única manera de distinguirlos es porque normalmente son más pequeños y carecen de estructura genital externa o cualquier otra clase de abertura rudimentaria. En determinadas especies, existen diferencias entre el número de anillos dorsales o ventrales, la ornamentación del escudo prodorsal y la cantidad de microtubérculos. En cuanto a la quetotaxia, suele ser la misma entre estadios, aunque en algunas especies pueden observarse ligeras variaciones. Mucho menos existe una clara diferenciación entre la larva y la ninfa, en ciertas especies ni siquiera se conocen los estadios inmaduros (Lindquist, 1996a: 26-28; Manson y Oldfield, 1996: 174). Recientemente, en las descripciones se ha estado incluyendo anotaciones morfológicas y ecológicas de los estadios juveniles [p. ej. *A. orthomerus* en Trinidad *et al.*, 2018 o *Ep. rubi* en Ripka *et al.*, 2020] (Petanović, 2016).

Aunque la ecdisis es un suceso habitual en la vida de los eriófidos, muy pocas veces ha sido descrito. La ecdisis en *A. tulipae* ocurre de la siguiente manera: (1) el eriófido comienza constriñendo su cuerpo en inter-

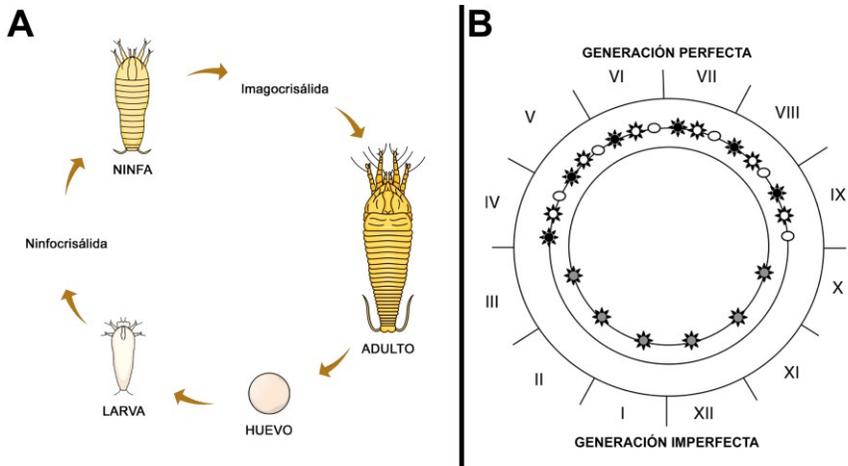


Figura 43. Ciclos de vida de los eriófidos. (A) Simple y (B) complejo. *Anotaciones:* I-XII meses del año; la generación perfecta se encuentra representada por protoginias (estrella negra), machos (estrella blanca) y huevos (ovalo blanco); la generación imperfecta solo por deutoginias (estrella gris). *Nota:* (B) dependiendo de la especie y las condiciones ambientales puede existir variación en el ciclo. Adaptado de: (A) Vervae *et al.* (2021: 2637); y (B) Vacante (2015: 51).

valos suaves e intensos; (2) después se adhiere al sustrato a través de los lóbulos anales, enseguida eleva su cuerpo para estirarse y ejercer tensión sobre la cutícula; (3) luego, empieza a rotar su cuerpo sobre su propio eje manteniendo los lóbulos anales adheridos al sustrato, mientras tanto, el opistosoma también se encoge y expande; (4) a continuación, desde su posición comienza a flexionar su cuerpo repetidas veces de un lado a otro, la cutícula se rasga de la parte anterior del escudo prodorsal, liberando primeramente el gnatosoma y las patas (muda proterodehiscente); (5) entonces vuelve a flexionarse y con sus patas hala su cuerpo librándose gradualmente de la túnica; (6) finalmente se aleja del sitio (Acuña-Soto *et al.* 2012: 133, 134, fig. 6).

Al igual que otros ácaros, el desarrollo de los eriófidos depende en gran medida de la temperatura. Los machos suelen desarrollarse más rápido que las hembras; aun así, ambos sexos en general completan su ciclo de vida en aproximadamente una semana a unos 25 °C (Zhang, 2003: 128). Además, tienen la facultad de resistir condiciones extremas. Debido a que son organismos “ectotérmicos”, los huevos y/o las deutoginias de ciertas especies aguantan temperaturas muy bajas durante el invierno en estado

fisiológico de diapausa, incluso menores a las que normalmente podría soportar su hospedero. Esta particularidad les permite sobrevivir al transporte de mercancías refrigeradas, a pesar de hallarse confinados en bolsas de polietileno perfectamente selladas con humedad relativa elevada o verse sometidos a periodos prolongados de exposición al frío artificial; por ejemplo, las frutas frescas comúnmente son transportadas de 2-6 °C por varias semanas (Navia *et al.*, 2010: 228; Vacante, 2015: 51; Valenzano *et al.*, 2019: 28). La producción de huevos en estado de diapausa es una estrategia insólita que al parecer solamente ocurre en *Nalepella haarlovi* Boczek, 1962 (Phytoptidae) habitante de un par de píceas en Rusia (Manson y Oldfield, 1996: 181; Lindquist y Oldfield, 1996: 286).

La mayoría de las especies de eriófidos, sino es que todas, se consideran organismos “multivoltinos”, pues tienen varias generaciones o crías durante un año natural o temporada específica (Maggenti y Maggenti, 2005: 588; Capinera, 2008b). En determinadas estructuras o estaciones, algunas especies exhiben niveles poblacionales muy altos. Las colonias normalmente pueden estar conformadas por decenas o miles de individuos agrupados en una misma estructura; las yemas y las hojas son los órganos donde se han reportado las infestaciones más severas. Las poblaciones también pueden presentar uno o más picos en su vida, especialmente en el verano (Manson y Oldfield, 1996: 179).

En el ciclo de vida simple, los machos y las hembras son producidos durante prácticamente todo el año, es decir existe un relevo generacional continuo. Ambos sexos inician su etapa reproductiva después de la ecdisis de la ninfa y mueren poco después de culminar dicha etapa. Diversas especies buscadoras de refugio e inductores de agallas foliares manifiestan esta clase de ciclo biológico. Los eriófidos galígenos colonizadores de plantas caducifolias de clima templado tienden a hibernar en las yemas alejadas de su hospedero. La disminución de la temperatura que a su vez propicia la abscisión de las hojas durante el otoño eventualmente desencadena su migración hacia las yemas donde siguen alimentándose. En tanto la temperatura lo permita, continúan reproduciéndose y poco antes de que termine el invierno, cuando las yemas empiezan a reventar, se concentran en las estructuras recién formadas. Dependiendo de la especie, algunas clases de agallas comienzan a expresarse en la primavera, los eriófidos se alojan dentro de ellas hasta que el hospedero inicia de nuevo su dormancia (Jeppson *et al.*, 1975: 371; Manson y Oldfield, 1996: 178; Vacante, 2015: 52).

El ciclo de biológico de ciertas especies de eriófidos asociadas a plantas perennes se manifiesta de forma continua. Sin embargo, en ocasiones las poblaciones se ven afectadas por variaciones en la temperatura durante el verano, pero una vez que se estabilizan, el ciclo vuelve a reanudarse. Ante estos cambios, los eriófidos estivan en diversas estructuras u órganos de la planta donde desde luego encuentran protección (Manson y Oldfield, 1996: 178; Vacante, 2015: 52). Quizás las especies de eriófidos asociadas a plantas caducifolias de bosques tropicales deciduos manifiestan un comportamiento similar. De igual manera, es importante destacar que existe una clara diferencia entre los términos: hibernación, estivación y diapausa, que a veces en la literatura citada, mas no en este trabajo, son empleados como sinónimos [ver Maggenti y Maggenti (2005), Dhooria (2008), Capinera (2008a), Philogène (2008) y Leather (2008)].

El ciclo complejo consta de dos periodos generacionales: (a) “primario o perfecto”, caracterizado por la presencia del macho, la hembra protoginia y los huevos que interactúan durante las etapas fenológicas de crecimiento y desarrollo del hospedero (primavera-verano); y (b) “secundario o imperfecto”, representado únicamente por la hembra deutoginia en la fase fenológica de reposo o dormancia del hospedero (otoño-invierno) (figs. 43B, 44). La generación perfecta, en cierto sentido, equivale al ciclo de vida simple anteriormente explicado, la diferencia estriba en que, antes de que llegue el invierno, las protoginias depositan huevos que al eclosionar originan deutoginias. La generación imperfecta inicia una vez que estas emergen, los estadios subsecuentes se alimentan por un corto tiempo. Después de la muda ninfal, las hembras adultas receptivas aprovechan la oportunidad para autoinseminarse montando un solo espermátforo. Posteriormente, migran a un sitio donde puedan protegerse y entrar en diapausa. Cuando la temperatura empieza a elevarse hacia finales de invierno, despiertan de su letargo a la par de su hospedero, entonces principia la oviposición. En primer lugar, las deutoginias depositan huevos fecundados con el esperma almacenado del año anterior y posteriormente huevos infértiles. Al cabo de unas semanas, las deutoginias mueren. A partir de los huevos depositados, surgen nuevas generaciones de protoginias o machos que se desarrollan a lo largo de la primavera (Manson y Oldfield, 1996: 174-176, 178, 179; Oldfield y Michalska, 1996: 194; Vacante, 2015: 51, 52).

Las protoginias de la generación perfecta se ven incentivadas a producir deutoginias hacia finales de la primavera o el verano cuando la temperatura es más cálida. En este periodo, la cutícula de los órganos de las plantas suele endurecerse o segregar cera como respuesta al aumento de la

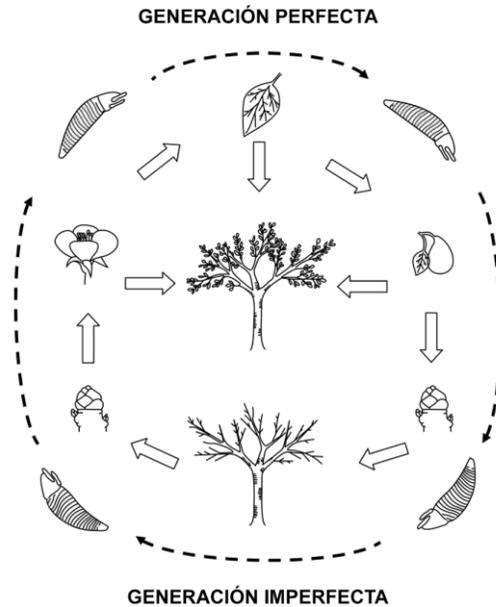


Figura. 44. Ciclo de vida complejo acorde con la fenología de un hospedero deciduo. *Notas:* el círculo externo representa ambas generaciones de eriófidos y el interno las principales etapas fenológicas de la planta; la generación perfecta, representada por protoginias, machos y huevos en la etapa activa de la planta; mientras que la imperfecta, únicamente por protoginias durante el periodo de dormancia de la planta. Dependiendo de la especie y las condiciones ambientales puede existir variación en el ciclo. Adaptado de Vacante (2015: 52).

radiación solar, lo cual disminuye la capacidad de los estadios juveniles para perforarla. Aunado al incremento de la temperatura, se piensa que lo anterior se trata de un acontecimiento percibido por las protoginias que quizás pudiera estimular la producción de deutoginias, esencialmente en las especies itinerantes. En su lugar, los eriófidos galígenos, a semejanza de las especies de ciclo simple, la migración de las agallas y la producción de deutoginias ocurre más tarde cuando el hospedero comienza a tirar las hojas influenciado por las temperaturas otoñales más frescas (Manson y Oldfield, 1996: 176, 180).

Antes de migrar, las deutoginias perciben un estímulo ambiental que las obliga a acelerar sus hábitos alimenticios y reproductivos para buscar sitios donde guarecerse ante las adversidades climáticas de la temporada venidera. La gran mayoría de las deutoginias migran de las hojas hacia las grietas en la corteza de las ramas, debajo de las escamas de las yemas y/o alrededor de estas, pero también entre los frutos jóvenes, las brácteas paracladales y/o los brotes foliares. Habitualmente, se aglomeran en estos sitios donde tranquilamente pueden entrar en diapausa, en el transcurso de esta fase las deutoginias permanecen inmóviles experimentando cambios fisiológicos inéditos que reducen al máximo su metabolismo. La duración de la diapausa depende en gran medida de la especie de eriófido, su hospedero y el ambiente, pese a ello, normalmente transcurren semanas o meses antes de despertar. El fin de la diapausa por lo general coincide con el término de la dormancia del hospedero. Las deutoginias requieren cierta cantidad de frío invernal seguido de un aumento en la temperatura durante la primavera para ovipositar, cuando la diapausa ha sido interrumpida en condiciones de laboratorio, se observa que algunas especies no ovipositan (Manson y Oldfield, 1996: 175, 176, 179, 180; de Lillo y Skoracka, 2010: 13; Vacante, 2015: 52; Dhooria, 2016: 112).

Anteriormente se creía que la deutoginia se trataba de un evento que se presentaba solamente en eriófidos habitantes de plantas deciduas de clima templado. Sin embargo, actualmente se reconoce la existencia de diversas especies que involucran la presencia de deutoginias asociadas a hospederos perennes, tanto de regiones templadas como tropicales. En esta última región, se ha visto que las deutoginias de ciertas especies entran en diapausa hasta un mes durante la época más cálida del verano y algunas depositan activamente más huevos que las que habitan en zonas templadas (Manson y Oldfield, 1996: 176, 177, 180).

Los órganos de las plantas constituyen microambientes sumamente dinámicos para los eriófidos, pues han desarrollado distintas estrategias que no solo les permiten afrontar el parasitismo sino también diversos cambios ambientales. Por ejemplo, determinadas especies de plantas tienden a modificar la composición química, el valor nutricional y/o la toxicidad de sus órganos mientras se desarrollan o detectan alguna perturbación. De igual manera, conforme se acerca el invierno o se ven sometidas a alguna clase de estrés, ocurre la abscisión natural o el aborto de ciertos órganos, respectivamente. Aunado a esto, dentro de una misma planta, puede existir competencia intra e interespecífica y depredación. Los eriófidos, al ser fitoparásitos obligados, necesitan percibir anticipadamente todos estos

cambios y actuar en consecuencia (Sabelis y Bruin, 1996: 332; Michalska *et al.*, 2010: 39).

La supervivencia y reproducción de los eriófidos depende en gran medida de los mecanismos de dispersión que hayan adoptado. Los eriófidos esencialmente se dispersan de forma activa y/o pasiva. A su vez, estos mecanismos se encuentran condicionados a su habilidad para reconocer y aceptar un hospedero apropiado en el cual desarrollarse y al que comúnmente se encuentran vinculados; pero también a condiciones favorables de temperatura, humedad relativa, radiación solar y viento. Según se informa, existen muy pocas especies de eriófidos con la destreza para distinguir entre una planta aceptable e inaceptable; pero como al parecer el solenidio tarsal es una estructura capaz de detectar miles de compuestos volátiles en la superficie de la planta y mostrar cierta afinidad solo por unos cuantos, no se ignora la posibilidad de que otras especies de eriófidos realmente tengan esta facultad de reconocimiento. Adicionalmente, las hembras se conocen como la unidad fundamental de dispersión, pues cada una de ellas tiene el potencial de iniciar una nueva población prescindiendo de los machos; aun así, tanto estos últimos como los estadios juveniles de ambos sexos, pueden dispersarse a menor grado (Michalska *et al.*, 2010: 32-39; Vacante, 2015: 44-47).

La dispersión activa sencillamente implica cualquier desplazamiento llevado a cabo por el ácaro, ya sea para encontrar una nueva fuente de alimento, un lugar donde guarecerse o iniciar una colonia, etc. Debido a que los eriófidos se consideran los artrópodos más pequeños que se alimentan de las plantas, su movilidad prácticamente se ve restringida al interior de su hospedero (intra-planta) o fuera de este (inter-planta) cuando cualquier órgano de la planta hospedera entra en contacto con los de otras adyacentes. Algunos eriófidos buscadores e inductores/formadores de refugios suelen aprovechar los días nublados o las noches frescas para trasladarse a sitios de su preferencia al interior del hospedero, ya que los rayos solares normalmente representan una amenaza para aquellas especies que carecen de adaptaciones en su cuerpo que contribuyan a minimizar su efecto. Se tiene registro de por lo menos siete especies de eriófidos que manifiestan solamente dispersión ambulatoria, entre ellas *P. gracilis*; el resto aprovecha otros tipos de dispersión que favorecen la colonización de nuevos hábitats (Michalska *et al.*, 2010: 32-37; Vacante, 2015: 44).

La dispersión pasiva involucra distintas modalidades, los eriófidos se valen del viento, la lluvia y/o la foresia para colonizar nuevos hábitats.

Como mínimo, existen 30 especies que emplean al menos una de estas modalidades; por ejemplo, *A. essigi* recurre al viento y *D. gigantorhynchus* además del viento utiliza la lluvia y la foresia. La eficiencia de todas estas modalidades depende de una alta densidad poblacional y una gran cantidad de plantas de una misma especie o afines, susceptibles a ser colonizadas. De las tres, el viento se considera la vía más importante, pero al mismo tiempo la más riesgosa de todas debido a que la probabilidad de aterrizar en un hospedero apropiado es sumamente baja. Con todo, la dispersión aérea no se trata de un evento incidental, los eriófidos muestran un comportamiento específico cuando desean trasladarse a otro hospedero empleando esta ruta. Inicialmente, se observa que los ácaros se mueven activamente hacia los extremos de la planta; luego, se adhieren al sustrato empleando los lóbulos anales y a la par comienzan a enderezarse; después, permanecen erguidos (fig. 45A) y, tras percibir una corriente de aire adecuada ($\sim 40 \text{ km} \cdot \text{h}^{-1}$), despegan moviéndose a la deriva. Su diminuto tamaño y la longitud de algunas de las sedas son de las principales características que les permiten ser arrastrados por el viento (Lindquist y Oldfield, 1996: 288, 289; Michalska *et al.*, 2010: 33; Vacante, 2015: 45, 46; Chetverikov, 2015a: 153; Valenzano *et al.*, 2019).

A pesar de que los eriófidos tienen cierta preferencia por la parte abaxial de las hojas, se sospecha que durante la dispersión estos ácaros migran a la parte adaxial donde quizás tienen una mayor exposición a las corrientes de aire (Sudo y Osakabe, 2011: 36). Por otro lado, se ha comprobado que los eriófidos son capaces de sobrevivir varias semanas expuestos a bajas concentraciones de oxígeno y a temperaturas cercanas a $5 \text{ }^\circ\text{C}$ que, dependiendo de la estación y la ubicación geográfica, fácilmente les permitiría soportar elevarse junto con el viento de 1,000-4,500 m s. n. m. y recorrer grandes distancias. Según parece, también pueden permanecer suspendidos en las finas partículas de agua que conforman las nubes, lo cual en teoría disminuiría su pérdida de agua a través del cuerpo y facilitaría su dispersión mediante la lluvia. De igual manera, se sospecha que pueden ser transportados dentro del viento por un corto periodo de tiempo sobre la superficie del suelo, donde la temperatura generalmente oscila los $25 \text{ }^\circ\text{C}$ en la temporada de crecimiento de las plantas (Valenzano *et al.*, 2019).

La foresia es un fenómeno común entre los artrópodos, se trata de un tipo de simbiosis (comensalismo) temporal en la que un organismo pequeño (foronte) es trasladado mecánicamente por otro más grande (anfitrión) (Maggenti y Maggenti, 2005; Walter, 2006). En comparación con la

dispersión aérea, la foresia en los eriófidos representa una modalidad menos riesgosa y más eficiente que garantiza la posibilidad de encontrar un hospedero específico, pero implica tener la habilidad de reconocer a su anfitrión y contar con estructuras especializadas para poder fijarse a este. Pese a que se han encontrado diversas especies de eriófidos asociadas al cuerpo de varios insectos y otros artrópodos, se cree que esta relación es meramente accidental y no se trata de una estrategia adaptativa que potencia la colonización de otros ambientes. Así mismo, ninguno de sus estadios parece exteriorizar alguna clase de adaptación morfológica vinculada a la foresia (Lindquist y Oldfield, 1996: 288; Sabelis y Bruin, 1996: 332; Michalska *et al.*, 2010: 33; Vacante, 2015: 46).

En contraste con lo anterior, recientemente se ha descubierto un eriófido que efectivamente manifiesta un hábito forético obligado, se trata de la relación entre *Aceria pallida* Keifer, 1964 (Eriophyidae) y *Bactericera gobica* (Loginova, 1972) (Hemiptera: Psyllidae); ambos artrópodos parásitos de *Lycium barbarum* L. (Solanaceae) en China. Durante el invierno, tanto la actividad del psílido como de sus eriófidos acompañantes se ven atenuadas por el frío. A inicios de la primavera, rápidamente el psílido comienza a alimentarse de las yemas de la planta y conforme la temperatura se eleva, continúa con sus hábitos alimenticios y reproductivos. Estas actividades favorecen el descenso de las deutoginias que enseguida empiezan a reproducirse. A lo largo de esta estación y en el verano, las protoginias inducen agallas foliares donde se alimentan y reproducen, algunos aprovechan el término de este periodo para dispersarse a través del viento u otro mecanismo. A finales de otoño, las deutoginias adultas migran de las agallas hacia el abdomen de las ninfas quiescentes de los psílicos donde temporalmente hibernan; mientras ocurre o después de la eclosión de las ninfas, las deutoginias se entremeten en las hendiduras de la parte ventral del tórax de los psílicos adultos recién emergidos y permanecen allí todo el invierno en estado de diapausa (fig. 45B). En este punto los psílicos también permanecen inmóviles en un sitio entre las ramas hasta la primavera. Contrario a la típica morfología externa de las deutoginias, el cuerpo vermiforme reducido de las deutoginias de *A. pallida* exhibe microtubérculos más prominentes que las protoginias, dicha estrategia les permite sujetarse al psílido y al mismo tiempo sobrevivir al periodo desfavorable asegurando un hábitat idóneo para la siguiente temporada. También, se cree que las deutoginias obtienen de su anfitrión la humedad necesaria para soportar el invierno. Estos hallazgos evidencian la necesidad de estudiar más a fondo

la foresia como mecanismo de dispersión entre los eriófidos (Liu *et al.*, 2016).

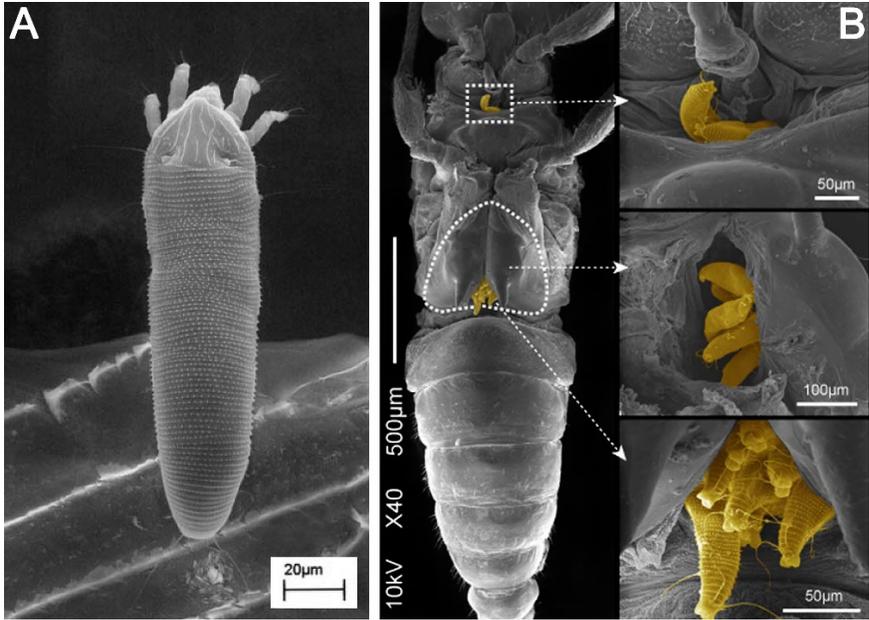


Figura 45. Principales mecanismos de dispersión pasiva. (A) Posición de despegue de *Aceria tulipae* (Keifer, 1938) donde se observa su cuerpo erguido a la espera de una corriente de aire adecuada y (B) deutoginias de *Aceria palida* Keifer, 1964 aglomeradas en las hendiduras de la parte ventral del tórax de *Bactericera gobica* (Loginova, 1972) donde hibernan hasta la primavera. *Nota:* (B) la deutoginias son destacadas de color amarillo por su autor. Adaptado con fotografías de: (A) Michalska *et al.* (2010: 36); y (B) Liu *et al.* (2016: 4).

Como bien se ha explicado, el diminuto tamaño de los eriófidos generalmente conlleva múltiples ventajas, pero no elimina la oportunidad de ser hallado por un depredador merodeando en el hospedero. En realidad, los eriófidos son organismos extremadamente vulnerables a la depredación, porque en comparación con sus oponentes, simplemente son muy lentos y mucho menos pueden enfrentarlos. Se ha observado que los eriófidos son depredados por un sin fin de insectos y ácaros (ver Perring y McMurry, 1996), pero hasta el momento los fitoseidos y estigmeidos (Acari: Phytoseiidae y Stigmaeidae, respectivamente) son considerados sus

principales enemigos. De estos dos, los fitoseidos son los más especializados, además de ser relativamente grandes y rápidos, pueden detectar fácilmente a sus eriófidos presa, aun si se encuentran alejados, a través de los compuestos volátiles emitidos por las plantas cuando son parasitadas; pese a ello, sus hábitos alimenticios son generalistas. En cambio, los estigmeidos prefieren a los eriófidos como sus presas debido a su habilidad para detectarlos a corta distancia y a que su tamaño les permite acceder a sitios más confinados (Sabelis y Bruin, 1996: 331; Michalska *et al.*, 2010: 47).

Ante estas circunstancias, la mejor manera de lidiar con los depredadores es refugiándose en estructuras inaccesibles que idealmente funjan como suministro constante de alimento, pero que a su vez garanticen la supervivencia del eriófido y su descendencia por un tiempo razonable. Una gran cantidad de especies precisamente manifiestan un hábito endoparásito como estrategia no solo ante la depredación sino hacia diversos elementos abióticos. Los eriófidos buscadores de refugios generalmente colonizan espacios muy reducidos, se alojan entre las catáfilas de los bulbos o yemas; las brácteas; las vainas, peciolos, tricomas y domacios de las hojas; los verticilos florales; frutos y sus cicatrices o reminiscencias, etc. Por su parte, los inductores/formadores de refugios suscitan en su hospedero diversas malformaciones que desde luego habitan y solo unas cuantas especies construyen a partir de seda sus propios refugios sobre la superficie de los órganos vegetales (comúnmente hojas). Algunos de los hábitats colonizados por los eriófidos llegan a ser perjudiciales para sus depredadores, por ejemplo, los tricomas glandulares de *Solanum* L. suelen ser pegajosos y tóxicos, lo cual reduce su eficacia para cazar y conlleva una elevada mortalidad (Sabelis y Bruin, 1996: 331; Michalska *et al.*, 2010: 47; Verbaet *et al.*, 2021: 2638); o el eriófido *Leipothrix darlingtoniae* Fashing, 1994 (Eriophyidae) habita internamente las trampas de la planta carnívora *Darlingtonia californica* Torr. (Sarraceniaceae) (Fashing, 1994).

Los únicos eriófidos que por lo visto demuestran una conducta social son aquellas especies que inducen agallas o construyen refugios, pues habitan sitios razonablemente estables con suficientes recursos como para que exista un traslape generacional. Se opina que los eriófidos constructores de nidos de seda se han adaptado a vivir en espacios reducidos con el objetivo de: (1) protegerse a ellos mismos y su descendencia de los depredadores y las condiciones climáticas adversas, (2) reproducirse y (3) dispersarse y colonizar nuevos sitios. Pese a ello, estos refugios no son permanentes, pues al parecer su funcionalidad depende de la cantidad de individuos y la disponibilidad de recursos en un área delimitada. A este

respecto, se especula que las deutoginias son la unidad de dispersión y las encargadas de tejer el domo de seda que alberga la nueva colonia. Estas peculiaridades evidencian la naturaleza “parasocial” de algunas cuantas especies de eriófidos (Manson y Gerson, 1996: 251-253; Britto *et al.*, 2008; Michalska *et al.*, 2010: 50-53; Chetverikov, 2015a: 154).

Mientras tanto, los eriófidos que exhiben un hábito ectoparásito no tienen que asumir el costo de vivir aglomerados en un solo sitio, ya que pueden desplazarse libremente a zonas con mayor disponibilidad de recursos donde no existe competencia intra e interespecífica o límites en cuanto a sus hábitos alimenticios o reproductivos. Sin embargo, tienen que enfrentarse al riesgo de ser capturados por un depredador y lidiar contra la desecación derivada de su exposición al ambiente. Con todo, también han desarrollado diversas estrategias que les permiten hacer frente a la depredación. En ese sentido, los eriófidos itinerantes tienden a agruparse en determinados sectores de la planta, especialmente durante la etapa reproductiva; este comportamiento disminuye el riesgo debido a los efectos de: (1) dilución; la existencia de muchas presas alternativas; (2) colonia egoísta, el individuo se esconde entre sus compañeros; y (3) confusión, el depredador no logra concentrarse en su presa mientras las demás se mueven (Sabelis y Bruin, 1996: 331, 342; Michalska *et al.*, 2010: 48-50).

Las etapas de mayor susceptibilidad para los eriófidos itinerantes son durante su estadio de huevo y sus fases quiescentes (ninfo e imagocri-sálida). Como bien se explicó anteriormente, las hembras adultas pueden contrarrestar la depredación de sus huevos ovipositando en sitios estratégicos de los órganos de las plantas o cuidándolos por un corto espacio de tiempo después de haber sido depositados. Pero una de las tácticas más insólitas de estos pequeños organismos ocurre durante sus fases quiescentes, consiste en colgarse en los ápices de los tricomas de las plantas con el propósito de pasar desapercibidos (Chetverikov, 2015a: 154). Por el momento, se han observado dos modos en los que los eriófidos escalan y se fijan a los tricomas: (a) suspendidos lateralmente o (b) adheridos paralelamente bocabajo. En el primero de los casos, el eriófido prequiescente eleva el extremo caudal de su cuerpo con la ayuda de un tricoma; comienza a deambular entorno a su hábitat soportando su peso solo con las patas (fig. 46AI); tras hallar un tricoma adecuado, recarga su cuerpo y se adhiere fuertemente al ápice con los lóbulos anales (fig. 46AII: 1); luego, sin soltarse del tricoma, empieza a caminar hacia la base ejerciendo tensión hasta curvarlo (fig. 46AII: 2a, 3b) o se acomoda moviéndose lado a lado (fig. 46AII: 2b, 3b); después, se eleva estirando su cuerpo, balanceándose de

arriba-abajo (fig. 46AIII); y finalmente se mantiene inmóvil (fig. 46B). En la otra modalidad, el eriófido prequiescente ubica un tricoma adecuado y comienza a escalarlo; cuando llega a la punta da un giro, se aferra a la estructura con sus lóbulos anales y permanece estático (fig. 46C). En ambos casos, el extremo caudal es la última sección del cuerpo de los eriófidos en endurecerse, tras lo cual entra en total diapausa (Michalska, 2003; Michalska *et al.*, 2010: 48, 49).

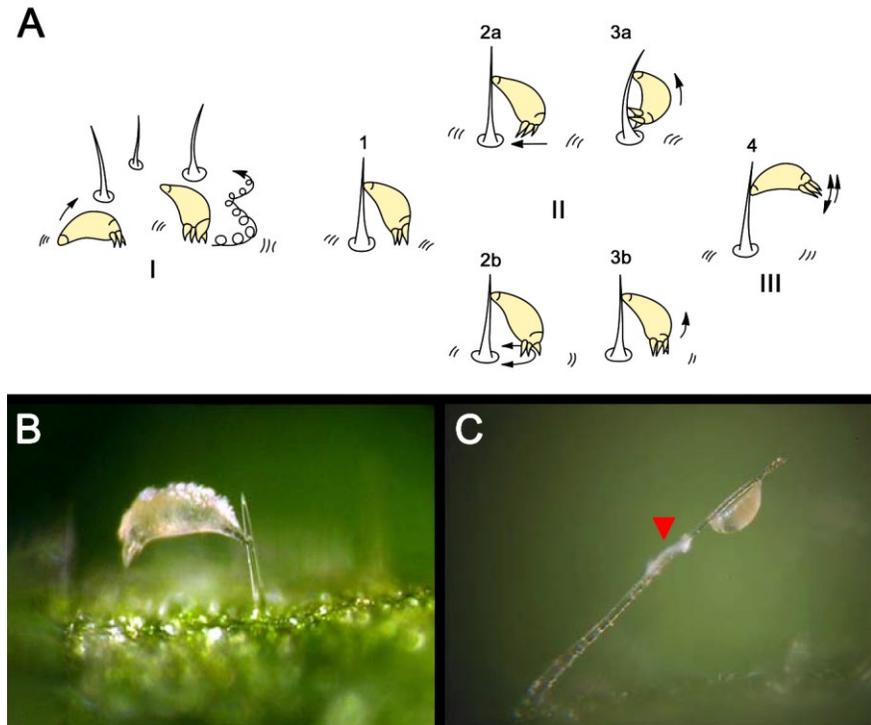


Figura 46. Quiescencia en tricomas foliares. Ninfas de *Rhinophytoptus concinnus* Liro, 1943 (A, B) suspendidas lateralmente en *Ulmus* sp. y *Aculus comatus* (C) adheridas paralelamente bocabajo en *Corylus* sp. Anotaciones: (I) búsqueda, (II) escalada y (III) quiescencia; 1 primera etapa, 2a y b segunda etapa, 3a y b tercera etapa y 4 cuarta etapa. Nota: (C) el triángulo rojo señala una exuvia de una ninfa que quedó adherida en el tricoma después de haber eclosionado. Redibujado y adaptado de: (A) Michalska (2003); y (B, C) Michalska *et al.* (2010: 49).

Otra estrategia igual de extraña consiste en refugiarse al interior de los domacios foliares durante la oviposición y las fases quiescentes. No obstante, diversos ácaros depredadores de eriófidos, en especial los fitoseidos, frecuentemente habitan estas estructuras, pues instintivamente saben que pueden encontrar a sus presas. Aun así, a veces las exuvias de los eriófidos amontonadas a la entrada de estas estructuras naturalmente impiden el acceso de los depredadores (Michalska *et al.*, 2010: 49). Se tiene constancia de un par de especies de eriófidos relacionados a la subfamilia Nothopodinae (Eriophyidae) y al género *Tegolophus* (Eriophyidae: Phyllocoptinae: Anthocoptini) que bloquean la entrada de los domacios foliares de *Cupania vernalis* Cambess. (Sapindaceae) con un entramado de exuvias y filamentos similares a seda (fig. 47A, B) (Romero y Benson, 2004). Igualmente, se ha descubierto una nueva especie que manifiesta la misma conducta, se trata de *Setibia domatiagena* Duarte & Navia, 2017 habitante de domacios de *Cupania oblongifolia* Mart. y *Cupania impressinervia* Acev.-Rodr. (Duarte *et al.*, 2017). Al parecer este comportamiento es una táctica de defensa que contribuye a reducir la cantidad de ácaros depredadores en la planta e incrementar los niveles poblacionales del eriófido (Romero y Benson, 2005: 438). Por otro lado, se cree que la cera o secreciones liberadas por algunos eriófidos itinerantes, además de protegerlos de la desecación e incrementar su superficie de arrastre, probablemente también se trata de una estrategia fisiológica contra la depredación que contribuye a mimetizarlos en su hospedero o a inhibir su ingesta (Manson y Gerson, 1996: 253-256; Michalska *et al.*, 2010: 50).

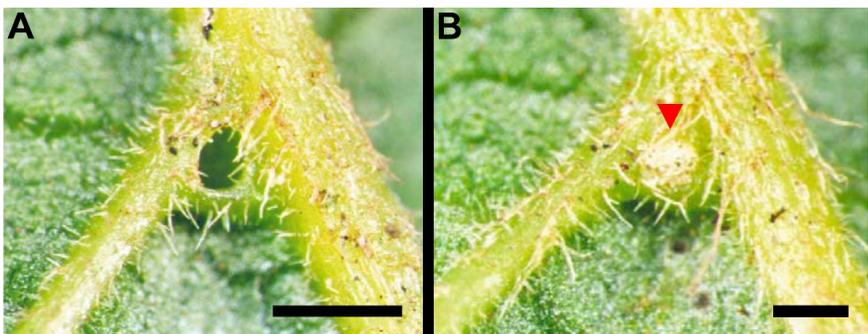


Figura 47. Refugio en domacios de *Cupania vernalis* Cambess. (A) abierto y (B) sellado mediante un entramado formado con exuvias de ácaros y filamentos parecidos a seda. Escala: A y B 0.5 mm. Nota: el triángulo rojo indica la abertura bloqueada por los eriófidos. Adaptado con fotografías de Romero y Benson (2005: 438).

3.6. Técnicas y métodos de estudio

Los procedimientos para el estudio de los eriófidos son muy parecidos a los empleados con otros grupos de ácaros, sin embargo, algunos de ellos han tenido que adaptarse al minúsculo tamaño y los distintos hábitos de estos organismos a fin de facilitar su investigación. A grandes rasgos, abarcan los siguientes aspectos: colecta, extracción, preservación y crianza. A continuación, se abordan cada uno de estos.

Como bien se ha explicado, con excepción de las raíces, los eriófidos colonizan prácticamente cualquier órgano de la planta, pero generalmente solo aquellas estructuras vivas que sustentan sus hábitos alimenticios, al menos durante un ciclo vegetativo. Además, se consideran parásitos obligados que habitan plantas perenes y anuales por igual, pero que comúnmente muestran cierta especificidad hacia determinadas especies o grupos de plantas. Una gran cantidad de eriófidos suele inducir en su hospedero diversos síntomas o teratogénias, otros sencillamente interactúan con este sin infligirle algún daño. La colecta de estos microartrópodos contempla estos y otros aspectos que favorecen su localización en la planta; identificación; aportan detalles sobre su biología, ecología y/o comportamiento; y contribuyen al diseño de estrategias de manejo integrado cuando resultan ser una amenaza para los cultivos o los ecosistemas.

En contraste con otros ácaros fitófagos, los eriófidos difícilmente pueden observarse y mucho menos colectarse en el campo utilizando una lupa Coddington (10-20 x) o similar. Por tal motivo, se colectan indirectamente a partir de muestras vegetales que son analizadas en un laboratorio mediante un microscopio estereoscópico con un amplio rango de aumentos (mín. de 20-60 x) (Jeppson *et al.*, 1975: 385; Amrine y Manson, 1996: 388). De forma habitual, las estructuras u órganos se extraen manualmente de la planta, pese a ello, no siempre es posible realizar esta actividad, en especial cuando se trabaja en una unidad de producción con estrictas normas de bioseguridad o políticas de propiedad intelectual que impiden la salida del material vegetal; en cuyo caso, se puede efectuar un lavado. Las estructuras pueden sacudirse vigorosamente sobre un tamiz analítico (malla no. 16, 1000 μm) que posteriormente es lavado con “fluido AGA” (etanol 240 mL, ácido acético glacial 30 mL, glicerina 30 mL y sorbitol 23.8 g) sobre un embudo grande. La solución residual se almacena en un frasco y transporta al laboratorio. Después, se filtra al vacío (cuando tiene pocas impurezas) ocupando un filtro de nylon con poro de 10 μm o se deja sedimentar (cuando tiene muchas impurezas), después se observa el filtro o el

sobrenadante al microscopio. Cuando la cantidad de eriófidos retenidos en el filtro es muy elevada, se puede dejar secar y guardarse en un sobre de papel etiquetado con los datos de colecta (Amrine y Manson, 1996: 389, 390; Vacante, 2015: 85, 86).

Otro método más sencillo consiste en sumergir las estructuras en un frasco con alcohol al 70 % y, tras cerrarlo, agitarlo vigorosamente a fin de liberar los ácaros de las estructuras. Los recipientes etiquetados y sin el material vegetal son llevados al laboratorio para su análisis. Los eriófidos suelen no aclararse en el medio cuando se conservan en alcohol por más de dos años (Amrine y Manson, 1996: 389). En caso de necesitar ejemplares vivos, se pueden lavar las estructuras directamente en campo, incluso sin cortarlas, valiéndose de una solución a base de agua corriente y unas cuantas gotas de surfactante comercial (detergente líquido o polisorbato). La solución restante se conserva en frascos etiquetados que se remiten al laboratorio. Los eriófidos colectados por este método resisten muy bien al transporte y sobreviven 3-4 semanas en refrigeración a 4 °C (de Lillo *et al.*, 2010: 286).

Cuando no existe inconveniente en coleccionar material vegetal fresco, las muestras se guardan en sobres de papel, bolsas de polietileno (idealmente con cierre hermético o cerradas con una banda elástica) o frascos con cualquiera de las soluciones preservantes antes mencionadas (Jeppson *et al.*, 1975: 386; de Lillo *et al.*, 2010: 286; Vacante, 2015: 85). Deben mantenerse en un contenedor térmico con algún fluido refrigerante (gel o hielo), en caso de que necesiten transportarse largas distancias es apropiado el uso de hielo seco. Para impedir que sufran quemaduras por contacto, se puede utilizar un trozo de cartón o poliestireno como aislante. Durante el transporte debe evitarse la exposición del contenedor al calor y trasladarse al laboratorio lo más pronto posible. Mantener la cadena de frío contribuye a reducir el movimiento de los eriófidos, su depredación por otros ácaros y la degradación fúngica del material (Zhang, 2003: 33; de Lillo *et al.*, 2010: 285, 286; Hoy: 2011: 35; Dhooria, 2016: 22).

De preferencia, las muestras deben rotularse con un lápiz o marcador indeleble anotando: nombre o referencia del sitio, localidad, coordenadas geográficas, altitud, fecha, tipo de manejo (orgánico o convencional, sistema de conducción, etc.), ecosistema, nombre científico del hospedero (variedad, forma, raza o cultivar), nombre común del hospedero, etapa fenológica, nombre del colector y tipo de daño (síntomas o signos) (Jeppson *et al.*, 1975: 386; Zhang, 2003: 36; Hoy, 2011: 35). Resulta práctico llevar

un registro de estos datos en una libreta aparte asignando un código a cada muestra.

En el laboratorio es necesario mantener las muestras frescas en refrigeración de 10-15 °C y procesarlas lo más rápido posible (Vacante, 2015: 85). Algunas estructuras suelen perdurar más tiempo si no son seccionadas. Es posible envolver o colocar las estructuras en tollas de papel e incluso realizar algunas perforaciones a las bolsas para reducir la humedad y evitar su degradación (de Lillo *et al.*, 2010: 286). Dependiendo del material vegetal, la cantidad de muestras por procesar y el propósito del estudio, a veces es conveniente almacenar las estructuras pequeñas o delicadas como: yemas, brotes, botones, hojas tiernas, frutos, etc. en frascos con alcohol al 70 % para evitar su degradación y después extraer los eriófidos manualmente o mediante un tamizado o filtrado.

Retirar los eriófidos directamente de las estructuras es una actividad laboriosa que consume bastante tiempo, por esta razón se han desarrollado diversas técnicas que permiten extraer una gran cantidad de eriófidos con mayor facilidad en un tiempo razonable. En términos generales, todas ellas consisten en lavar las estructuras en soluciones acuosas con algún tipo de alcohol, surfactante o su mezcla que luego son reducidas en una serie de tamices granulométricos, filtradas al vacío o una combinación de las anteriores (ver tab. 1 en Monfreda *et al.*, 2010: 277- 279). Las más modernas ofrecen la ventaja de que las soluciones se formulan con productos de fácil adquisición y económicos que permiten extraer bastantes eriófidos a partir de muestras secas; preservadas en alcohol o cualquier otro preservante; o frescas, en este último caso, incluso se logra obtener especímenes vivos y huevos. El uso de lejía y surfactantes al parecer promueve el desprendimiento de los eriófidos de sus estructuras o refugios. El empleo de una batería de tamices contribuye a separar las impurezas, incluidos otros ácaros y sus respectivos estadios, de la solución residual que contiene los eriófidos. Los filtros de papel o nylon usados en estas técnicas proporcionan una superficie plana, reducida y contrastante (con filtros de color negro) que facilita su recolección y cuantificación (Siriwardena *et al.*, 2005; Monfreda *et al.*, 2007; Law *et al.*, 2020). Las membranas de nitrocelulosa, recientemente se han utilizado para la extracción/cuantificación de tarsonémidos (Mechant *et al.*, 2015), pero también dan muy buenos resultados con eriófidos (Audenaert *et al.*, 2018: 11, 12; de Lillo, comp. pers.).

El uso de “trampas pegajosas” es otra técnica que permite capturar los eriófidos directamente en la planta, extraerlos de las estructuras

colectadas o atraparlos al dispersarse por el viento y después contarlos al microscopio. Conllevan la utilización de cintas u hojas adhesivas (Davies *et al.*, 2001b y 2002), placas de vidrio cubiertas con grasa o charolas con solución jabonosa. Por lo regular, la primera técnica se emplea para evaluar la distribución espacial o temporal de los eriófidos en sus hospederos, sobre todo cuando la estructura general de la planta es sumamente compleja (p. ej. en plantas trepadoras como *Vitis* o *Rubus* spp.) (Monfreda *et al.*, 2010: 276). Con frecuencia, se emplean cintas adhesivas comerciales doble cara (tesa®, 3M® o similares); una vista se fija a cualquier estructura cilíndrica (tallo, peciolo, pedúnculo o pedicelo) formando un anillo, mientras que la otra funge en sí misma como la trampa donde quedan pegados los eriófidos. Otras veces, se elaboran “cámaras pegajosas” (fig. 48), con trozos de cinta adhesiva al fondo de una caja Petri o sencillamente adheridas sobre una cartulina negra. Las estructuras, especialmente las pequeñas (yemas, frutos, etc.), se retiran de la planta y distribuyen uniformemente sobre la otra cara de la cinta. Las cámaras se colocan a temperatura ambiente hasta que se deshidratan por completo, los eriófidos se ven obligados a abandonar sus refugios y quedan pegados en la cinta (Bernard *et al.*, 2005; Davies *et al.*, 2002; Audenaert *et al.*, 2018: 13).

El uso de cintas u hojas adhesivas tiene la desventaja de que la humedad a menudo decolora la película adherente dificultando la observación de los eriófidos. Además, en comparación con las técnicas de lavado, es lenta y laboriosa, pues requiere varios días para que las estructuras se sequen y posteriormente contar los ácaros que muchas veces mueren dentro de ellas, volviéndola menos precisa. Tampoco se pueden utilizar en estudios taxonómicos o en aquellos que requieren individuos vivos, debido a que estos mueren, se deforman y no es posible despegarlos del medio (Law *et al.*, 2020; Monfreda *et al.*, 2010: 276). Lo último puede resolverse sumergiendo las cintas en tolueno (Perring *et al.*, 1996: 372) o despegarlos suavemente con un pincel humedecido en gasolina blanca comercial (mezcla de hidrocarburos alifáticos) (Martínez-Rosas, comp. pers.) o trementina.

Las técnicas que involucran el uso de grasa (p. ej. vaselina) o soluciones jabonosas (agua y 2 mL de detergente líquido) se utilizan para evaluar la dispersión aérea de los eriófidos, las placas con grasa se colocan verticalmente en una estructura con dirección al viento; mientras que los recipientes con solución jabonosa, horizontalmente en un soporte expuesto al viento. De las dos, la última es la más eficiente, pues la grasa tiende a deformar los eriófidos y a oscurecerlos, complicando su identificación;

en cambio, la solución jabonosa puede ser filtrada al vacío para extraer o cuantificar los eriófidos vivos sin afectar su identificación (Perring *et al.*, 1996: 373, 374; Monfreda *et al.*, 2010: 276, 277).

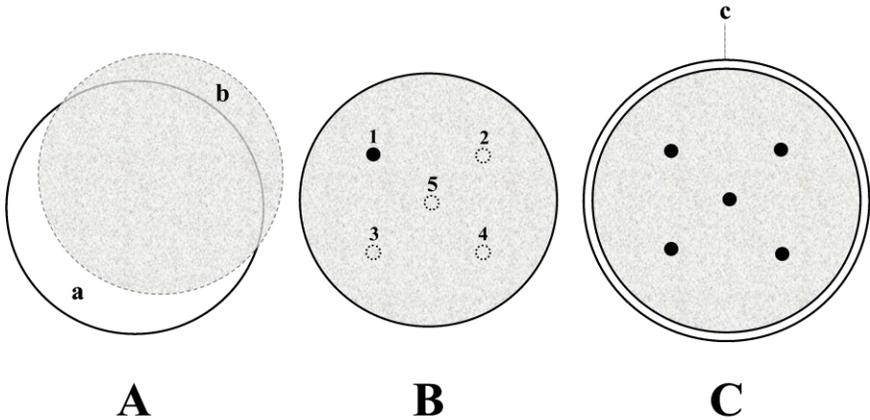


Figura 48. Cámara pegajosa para la extracción de eriófidos. (A) Fabricación, (B) distribución de las estructuras y (C) cierre/etiquetado. *Anotaciones:* a base de la caja de Petri, b superficie autoadherible y c tapa de la caja de Petri; 1-5 estructuras muestreadas. Elaborada basándose en Audenaert *et al.* (2018: 13).

A semejanza de otros ácaros, el montaje de eriófidos en laminillas es la técnica de preservación por excelencia. Sin embargo, no siempre es posible procesar los ejemplares de inmediato o el medio de montaje tiende a deteriorarse con el tiempo, obstaculizando su estudio. Debido a esto, es conveniente emplear diferentes técnicas que garanticen su preservación el mayor tiempo posible para futuras consultas o investigaciones. Como los eriófidos son organismos fuertemente vinculados a sus plantas hospederas, es posible preservarlos siguiendo las técnicas clásicas de herborización, utilizando materiales con estándares de calidad museística o restauración (ver BCMF, 1996). Durante el prensado, es muy importante reemplazar asiduamente el papel secante, de lo contrario el cuerpo de los eriófidos suele deformarse o contaminarse con hongos. Parte del material seco se monta en hojas de cartulina para herbario y otra se almacena en sobres de papel o plástico transparente. La etiqueta no solo debe contener los datos de procedencia, sino otra información ecológica relevante concerniente al eriófido o sus hábitos. Además, es importante aplicar al material alguna

clase de repelente (PDB, timol, etc.) que evite la aparición de plagas (de Lillo *et al.*, 2010: 286, 287).

Los eriófidos momificados se recuperan rehidratando las estructuras secas (agallas, erineos, yemas, etc.). En primer lugar, estas se sumergen en un recipiente pequeño con tapa, lleno de agua destilada a 3/4 de su capacidad, el cual se calienta a baja temperatura de 10-30 min o máximo un par de horas. Sin deshacerse del agua, se retiran las estructuras y colocan sobre papel secante. Por último, tanto el agua como las estructuras se inspeccionan al microscopio y extraen manualmente los eriófidos. A fin de acelerar el proceso, las estructuras se diseccionan dentro del agua, luego se filtra la suspensión y extraen los eriófidos (Amrine y Manson, 1996: 390, 391). Análogamente a otros arácnidos, la cutícula de los eriófidos emite un ligero resplandor en presencia de luz ultravioleta. Esta particularidad permite ubicarlos fácilmente iluminando el material herborizado con una lámpara UV de 365 nm. Los eriófidos visibles se extraen con una minucia entomológica de acero inoxidable (~ 12 mm de largo y Ø de 0.1 mm, *sensu* de Lillo *et al.* 2010: 290, 291) y se recuperan sumergiéndolos en una gota de ácido láctico que se calienta por 30 min a 90 °C (Manson, 1984a: 19; Chetverikov, 2016b). En ambas técnicas los eriófidos quedan listos para su montaje.

Alternativamente, los eriófidos pueden mantenerse en soluciones preservantes. De forma habitual, se conservan y fijan en alcohol etílico al 60-70 %, no obstante, con los años el alcohol impide la degradación del tejido interno no quitinoso del cuerpo al momento de montarlos. Como resultado, las preparaciones no son lo suficientemente claras para la identificación o descripción de los ejemplares. Mas aún, el alcohol suele evaporarse de los recipientes, secando por completo a los especímenes. La incorporación de glicerol a las soluciones (5 % a los viales solo con etanol, *sensu* Vacante, 2015: 87), además de prevenir lo anterior, ayuda a que el tejido se mantenga suave y menos rígido, volviéndolo más susceptible al aclaramiento (Jeppson *et al.* 1975: 386; Lee, 2006: 15; de Lillo *et al.*, 2010: 288, 289). El uso exclusivo de glicerol como preservante ocasiona que el cuerpo de eriófidos se deforme, se torne rígido y necesite mayor tiempo de aclarado (de Lillo, comp. pers.). Con el propósito de evitar efectos adversos durante el montaje, no es recomendable conservar los eriófidos en alcohol por más de dos años (Amrine y Manson, 1996: 389). Para la preservación de especímenes en soluciones alcohólicas se sugiere el uso de frascos de borosilicato pequeños con tapas de seguridad. Las etiquetas deben almacenarse al interior del frasco; por lo que deben escribirse a lápiz, tinta china (Levi, 1966) o imprimirse con tóner a su máxima calidad.

Los eriófidos igualmente se preservan en una solución elaborada a partir de alcohol isopropílico al 25 % y sorbitol (disolver 4 mL de isopropanol absoluto en 12 mL de agua destilada y agregar a 30 g de D-sorbitol en polvo). La solución debe mezclarse suavemente hasta adquirir una consistencia similar a la de miel caliente, durante el proceso su coloración es blanco-lechosa, pero transcurridas unas horas se disuelve completamente volviéndose cristalina. A fin de evitar el crecimiento de hongos, especialmente en ambientes cálido-húmedos, es necesario agregarle una ínfima cantidad de yoduro de potasio (KI) y yodo metálico (I₂) (unos cuantos granos y cristales, respectivamente). La solución debe guardarse en recipientes herméticos perfectamente cerrados, de lo contrario rápidamente se vuelve viscosa y dura. Los eriófidos extraídos se transfieren fácilmente a una gota de fluido; para almacenarlos o transportarlos, se puede colocar una pequeña gota del fluido bajo la tapa de un tubo Eppendorf de 1.5 mL a la cual se pueden transferir por lo menos 100 especímenes. Con el tiempo la gota se cristaliza, aun cerrado el tubo, pero es posible rehidratarla exhalingo con la boca sobre ella o sumergiéndola en “*Booster mixture*” (*B. mixture*) [= Keifer I, tab. A6 (anexo 6)]. Los eriófidos conservados de esta manera no tienen problemas al montarse después de varios meses, pero su viabilidad ante periodos más largos aún no ha sido estudiada (Jeppson *et al.*, 1975: 386, 387; de Lillo *et al.*, 2010: 289).

De forma parecida, las preparaciones de trabajo (*work slides*) también se emplean para preservar los eriófidos por varios años, consisten en colocar una pequeña gota de medio “Berlese modificado” (tab. A7, anexo 6) en el centro de una laminilla excavada limpia y transferir varios especímenes en ella. Los eriófidos deben estar completamente sumergidos en el medio. Posteriormente, la laminilla se coloca en una plancha caliente o en una estufa de secado hasta que el medio haya solidificado por completo. Las preparaciones de trabajo se etiquetan con sus datos de colecta y se colocan en un lugar libre de polvo. En ambientes cálido-húmedos deben almacenarse en un cuarto con aire acondicionado o en una estufa a 30 °C. En caso de que se necesite disponer de los especímenes, simplemente se agrega una gota fresca de *B. mixture* sobre el medio solidificado y se espera uno o dos minutos a que estos floten. Los eriófidos se transfieren con una minucia a otra laminilla con una gota de Berlese modificado para su montaje (Amrine y Manson, 1996: 391). Con frecuencia, la humedad relativa y las temperaturas elevadas reducen la calidad de los especímenes preservados mediante esta técnica (de Lillo *et al.*, 2010: 289, 290).

Ahora bien, para la extracción de ADN, los eriófidos recién colectados se conservan en etanol del 96-100 % y mantienen a -20 °C (Chetverikov *et al.*, 2015a; Xue *et al.*, 2016 y 2017). Antes de la extracción, los especímenes pueden transferirse a buffer ATL (buffer de lisis tisular) o colocarse directamente en el buffer y refrigerarse. Después de la extracción, algunos protocolos no destructivos permiten recuperar los eriófidos para su montaje (Skoracka y Dabert, 2010; de Lillo *et al.*, 2010: 290; Skoracka *et al.*, 2012).

La preservación de eriófidos en laminillas permanentes involucra varias etapas: aclaramiento, montaje, secado, sellado y etiquetado. La mayoría de estos procesos suelen ser tediosos porque, además de trabajar con organismos tan pequeños, se necesita prestar mucha atención a los detalles a fin de lograr preparaciones de calidad (Amrine y Manson, 1996; de Lillo *et al.*, 2010: 291-294). Existen diversas soluciones que permiten aclarar la cutícula de los eriófidos antes de montarlos, todas estas producen resultados satisfactorios, pero es importante conocer sus características para aplicarlas de la mejor manera. Lo mismo ocurre con los medios de montaje, unos cuantos se emplean en determinadas técnicas de microscopía por sus propiedades ópticas; otros brindan menor tiempo de aclarado o secado; o la durabilidad de algunos, sin alterar los especímenes, es mayor. Las técnicas de montaje dependen del medio que se vaya a utilizar, existen dos modalidades: (a) un “medio simple”, en el que los eriófidos necesitan aclararse previamente en algún tipo de solución o (b) un “medio compuesto”, con propiedades aclarantes incluidas.

Cuando los eriófidos se van a montar en un medio simple, en primer lugar, se deposita una pequeña gota (≤ 1 mm) de solución de aclarado (p. ej. *B. mixture*) sobre un portaobjetos excavado o un vidrio de reloj ($\varnothing \sim 40$ mm). Posteriormente, los eriófidos preservados en cualquiera de las soluciones antes mencionadas se transfieren directamente a la solución y se calientan en la orilla de una plancha caliente o en una estufa de secado de 40-60 °C hasta su aclaramiento, el cual normalmente solo toma un par de minutos. La solución debe tornarse ligeramente viscosa, pero no demasiado y mucho menos hervir o endurecerse. Transcurrido el periodo de aclarado, se le agrega encima un par de gotas de agua destilada (con la punta de una minucia) o del mismo agente aclarante para reducir su viscosidad, evitar dañar los especímenes al transferirlos al medio de montaje y ubicarlos fácilmente. Cuando se trabaja con eriófidos vivos (recién extraídos), se necesita esperar a que estos mueran en la solución aclarante antes de someterlos al calor, de lo contrario tienden a elevar el erioiginio obstaculizando

su identificación. Algunas especies precisan un solo ciclo de aclarado, mientras que otras uno extra o también es aconsejable colocarlos en una plancha o estufa a 70 °C durante toda una noche o 24-48 h. El sobrecalentamiento y aclarado excesivos se evitan asegurándose de que la superficie donde se sitúa el portaobjetos o el vidrio de reloj no esté demasiado caliente, es decir, no rebase las temperaturas estipuladas. Esto último puede verificarse con un termómetro infrarrojo y reducirse colocando una placa o plato de vidrio templado (Amrine y Manson, 1996: 392; de Lillo *et al.* 2010: 292, 293).

Cuando los eriófidos se aclaran con ácido láctico, el procedimiento y las consideraciones son parecidas a las previamente mencionadas con unas cuantas diferencias. Se deposita una pequeña gota de ácido láctico sobre un portaobjetos excavado o un vidrio de reloj y se transfieren los especímenes a la misma. Después, se calientan a baja temperatura un par de minutos a fin de propiciar su aclarado y la expansión de sus estructuras. Por último, los eriófidos se transfieren con mucho cuidado directamente al medio de montaje (comúnmente “medio Hoyer”, ver tab. 10), ya que el ácido láctico los vuelve quebradizos. Esta técnica es bastante útil para restaurar eriófidos disecados en material herborizado (Manson, 1984a: 19; Amrine y Manson, 1996: 388, 392). Algunos acarólogos sugieren enjuagar los especímenes en agua destilada antes de transferirlos al Hoyer, pues el ácido láctico tiende a degradar el medio, propiciando su cristalización y el obscurecimiento de los ácaros (Singer, 1967: 476; Zhang, 2003: 39; Walter y Krantz, 2009: 91). De manera similar, los eriófidos gentilmente aclarados al calor en solución “Kono preliminar” (ver tab. 10.) deben enjuagarse en una pequeña gota de Hoyer antes de transferirse al medio final, en ambos casos se emplea “Hoyer modificado” *sensu* Singer (1967: 483), reduciendo la cantidad de goma arábiga a 20 g y adicionando 30 g de sorbitol para atenuar su cristalización. El uso de este otro aclarante también es adecuado para restaurar eriófidos disecados extraídos de material herborizado (Jeppson *et al.*, 1975: 390; Krantz, 1978: 86).

A pesar de las propiedades aclarantes del clorhidrato y otros reactivos presentes en los distintos medios de montaje para eriófidos, los medios “Heinze” (*sensu* Walter y Krantz, 2009: 91) y Berlese modificado son los únicos que conjugan las fases de aclaramiento y montaje en un solo fluido. Al parecer, los especímenes montados en medio Heinze pueden recuperarse sumergiendo las laminillas en glicerol caliente, lactofenol (*sensu* Krantz, 1970: 49) o fluido Nesbitt diluido (Walter y Krantz, 2009: 91). Con todo, los eriófidos montados en medios con alcohol polivinílico difícilmen-

Tabla 10. Agentes para el aclaramiento y/o montaje de eriófidos.

Solución o medio	A	M	Referencias
Ácido láctico	x	-	Manson (1984a: 19); Amrine y Manson (1996: 392)
Berlese modificado ¹	x	x	Amrine y Manson (1996: 387); de Lillo <i>et al.</i> (2010: 291)
Formaldehyde (F) ²	-	x	Jeppson <i>et al.</i> (1975: 391); Amrine y Manson (1996: 387); Vacante (2015: 88)
Heinze	x	x	Zhang (2003: 40, 41); Walter y Krantz (2009: 91); Vacante (2010: 23 y 2015: 88)
Hoyer ³	-	x	Jeppson <i>et al.</i> (1975: 116); Amrine y Manson (1996: 387)
Hoyer modificado ⁴	-	x	Faraji y Bakker (2008)
Keifer (<i>sens. str.</i>) ⁵	x	x	Jeppson <i>et al.</i> (1975: 391); Amrine y Manson (1996: 387, 392)
Keifer I ⁶	x	-	de Lillo <i>et al.</i> (2010: 292)
Kono preliminar ⁷	x	-	Jeppson <i>et al.</i> (1975: 390)
Nesbitt ⁸	x	-	Singer (1967: 482); Walter y Krantz (2009: 89)
Nesbitt modificada ⁹	x	-	Faraji y Bakker (2008)

A: aclaramiento y M: montaje. ^{1, 2, 5, 6}ver tabs. A6 y 7 (anexo 6). ³40 mL de agua destilada, 30 g de goma arábiga, 200 g de clorhidrato (C₂H₃Cl₃O₂) y 20 g de glicerol. ⁴Hoyer (*sensu* Krantz, 1970: 51) + colorantes. ⁵*F. medium* + *Booster mixture* (*B. mix.*) + solución fenólica. ⁶*B. mix.* + fenol saturado de agua. ⁷100 g de clorhidrato, 10 g de glicerol, 50 mL de agua destilada y 1 mL de ácido clorhídrico concentrado (HCl). ⁸40 g de clorhidrato, 2,5 mL de HCl y 25 mL de agua destilada. ⁹Lactofenol (*sensu* Krantz, 1970: 49) + Nesbitt + colorantes.

te pueden remontarse y volver a apreciarse gran parte de sus estructuras (de Lillo *et al.*, 2010: 294). Por el contrario, el medio Berlese modificado ofrece mejores resultados cuando los especímenes se aclaran por unos instantes en *B. mixture* (Amrine y Manson, 1996: 388). Sea cual sea el medio que se utilice, las técnicas para el montaje de eriófidos son muy parecidas entre sí, las variaciones que llegan a existir son producto de la experiencia o pericia del investigador (Vacante, 2015: 88). En este trabajo se describen dos de las técnicas más usadas, empleando el medio simple “*Formaldehyde*” (*F. medium*, tab. 11) [= Keifer II, tab. A6 (anexo 6)] y cualquiera de los compuestos (Heinze o Berlese modificado, tab. 12). La metodología

para montaje de eriófidos valiéndose del “medio Keifer” (*sensu stricto*, ver tab. 10) se encuentra en Jeppson *et al.* (1975: 391).

El montaje de eriófidos en medio Hoyer es similar a otros grupos de ácaros, se puede seguir la técnica propuesta por Walter y Krantz (2009: 91-93) sin olvidar que los eriófidos necesitan ser aclarados previamente y las preparaciones se secan en una estufa de 45-50 °C (40 °C *sensu* Manson, 1984a: 19) en aproximadamente dos semanas (Vacante, 2015: 89); cuando se excede este rango de temperaturas, comienzan a formarse burbujas en el medio alrededor del cubreobjetos y a volverse opaco (Walter y Krantz, 2009: 92). Antes de emplear el medio “Hoyer modificado” (ver tab. 10), los eriófidos necesitan aclararse previamente en solución “Nesbitt modificada”. Primero, se deposita una gota de la solución sobre una Siracusa y enseguida se sumergen los especímenes. Luego, se coloca la Siracusa dentro de una caja Petri y se calienta en una plancha de 45-50 °C por una hora. Después de que se enfrían los recipientes, se sumergen los especímenes que hayan salido a flote y se vuelven a calentar por alrededor de una hora. Al finalizar, se dejan enfriar a temperatura ambiente y se procede con el montaje al día siguiente. Las preparaciones se secan en una plancha caliente o estufa a 45 °C en aproximadamente dos semanas (Faraji y Bakker, 2008).

Tabla 11. Montaje de eriófidos empleando medio Keifer*.
Elaborada basándose en de Lillo (com. pers.).

Metodología	
1.	Depositar una pequeña gota de solución Keifer I en la parte central de un portaobjetos excavado y transferir de 1-12 especímenes.
2.	Colocar el portaobjetos sobre una plancha caliente a 80 ± 3 °C por unos cuantos minutos hasta que la solución se torne espesa.
3.	Agregar un par de gotas más de la solución Keifer I encima de la gota con los ejemplares, asegurándose de cubrirla por completo.
4.	Colocar suavemente con unas pinzas un cubreobjetos cuadrado convencional sobre la gota y rotular la laminilla con los datos o el código de colecta.
5.	Situar la laminilla en una bandeja y aclarar los especímenes en una estufa de secado a 70 °C por aproximadamente 2-3 h. La solución se endurecerá al grado de no poder mover el cubreobjetos.
6.	Introducir la laminilla en una cámara húmeda (elaborada a partir de una caja Petri pequeña dentro de otra más grande) con agua destilada y dejarla reposar alrededor de 15-30 min a fin de rehidratar la solución y tomar los especímenes sin dañarlos.
7.	Remover el cubreobjetos deslizándolo con cuidado.

*Elaboración en tab. A6. (Anexo 6).

Tabla 11. Continuación.

Metodología	
8.	Depositar una gota no muy grande del medio Keifer II al centro de una nueva laminilla limpia y transferir 1-5 especímenes aclarados.
9.	Sumergir dentro del medio, cerca de los bordes de la gota, por lo menos cuatro fibras cortas de kapok o similares a manera de un cuadrado. El tipo de fibra a utilizar depende del grosor de los especímenes.
10.	Enviar los especímenes al centro y al fondo de la gota acomodándolos en posición dorsoventral o lateral, según se requiera.
11.	Utilizando unas pinzas, tomar un cubreobjetos limpio de 12 mm de diámetro, inclinarlo ligeramente, apoyarlo sobre la laminilla sin tocar el medio y liberarlo gentilmente sobre el medio. Con las pinzas ejercer un poquito de presión sobre el cubreobjetos propiciando la expansión del medio.
12.	Colocar la laminilla en una charola y secarla en la estufa a 50 °C durante 48 h para poder observar los ejemplares con el objetivo de inmersión.

A diferencia de otros grupos de ácaros, la cantidad de eriófididos montados en una laminilla depende de la naturaleza de la investigación. Cuando se trata de estudios taxonómicos, la norma es montar un solo espécimen, en especial cuando se va a describir una nueva especie. Ahora bien, en caso de que los estudios sean de índole cuantitativo y solamente se requiera identificar la especie a trabajar, es apropiado montar varios especímenes en una sola laminilla (Walter y Krantz, 2009: 93; Dhooria, 2016: 32). Algunos científicos recomiendan montar de 5-10 especímenes por laminilla (Jeppson *et al.*, 1975: 392), mientras que otros únicamente de 3-6. A lo largo del proceso se debe evitar montar diferentes especies en una misma laminilla, esto se evita: (1) poniendo mucha atención al color, tamaño y ubicación de los especímenes cuando se extraen del material vegetal; (2) llevando a cabo una buena revisión bibliográfica sobre las diferentes especies que pueden encontrarse en un mismo hospedero; y (3) realizando una o dos preparaciones de prueba (Amrine y Manson, 1996: 393). De todos modos, se sugiere elaborar preparaciones con uno y varios especímenes para depositarlas en una misma colección.

Independientemente del medio de montaje, es apropiado usar cubreobjetos redondos de 12-13 mm de diámetro (Amrine y Manson, 1996: 388) o cortar en cuatro partes un cubreobjetos cuadrado con un lápiz punta diamante (Otero-Colina, comp. pers.). Los cubreobjetos pueden almacenarse en etanol al 95 %. Con el propósito de evitar la formación de burbujas y la cristalización del medio, antes de colocar el cubreobjetos, es muy importante dejar que el alcohol se evapore o absorberlo con una toallita para limpiar lentes. La presión que ejerce el cubreobjetos sobre los especímenes

Tabla 12. Montaje de eriófidos empleando medio Heinze o Berlese modificado*. Elaborada basándose en Amrine & Manson (1996: 393) y de Lillo *et al.* (2010: 292).

Metodología

1. Depositar lentamente una pequeña gota no muy voluminosa del medio de montaje en la parte central de un portaobjetos limpio.
 2. En función del estudio, transferir uno o un máximo de seis especímenes al medio.
 3. Sumergir los especímenes al fondo del medio en la parte central de la gota, tratándolos de orientar suavemente con una minucia en posición dorsoventral.
 4. Colocar la preparación unos segundos en la orilla de una plancha caliente para propiciar que el medio se vuelva espeso y poder acomodar los especímenes con facilidad. En caso de trabajar con especímenes vivos, es necesario dejarlos morir antes de poner la preparación sobre la plancha.
 5. Si se desea, insertar en el medio cerca de los especímenes un par de fibras de kapok o algodón para controlar la presión entre el portaobjetos y el cubreobjetos.
 6. Depositar una pequeña gota de medio en la parte central de un cubreobjetos limpio. Los cubreobjetos almacenados en alcohol deben secarse antes de siquiera colocarlos el medio. Cuando se trabaja con Berlese modificado, a esta gota se le puede incorporar una ínfima gota de ácido láctico con una minucia.
 7. Sujetar el borde del cubreobjetos con unas pinzas, inclinarlo ligeramente, colocarlo suavemente sobre los especímenes y soltarlo gentilmente. Con la punta de las pinzas ejercer un poquito de presión sobre el cubreobjetos tratando de acomodar los especímenes mientras el medio se distribuye uniformemente por capilaridad, esto también contribuye a prevenir la formación de burbujas.
 8. Aclarar los ejemplares colocando la preparación en la orilla de una plancha caliente o una estufa de secado de 80-90 °C durante 20-30 min, vigilando que no se encuentre en un lugar muy caliente para evitar que el medio hierva y propicie el desplazamiento de los especímenes al margen del cubreobjetos. En esta etapa los especímenes a veces cambiar de posición, por lo que es necesario volverlos a acomodar tocando y deslizando suavemente el cubreobjetos con una minucia. De igual manera, las preparaciones deben de revisarse al microscopio compuesto para evitar que los especímenes se aclaren de más.
 9. Secar las preparaciones a 40 °C en una plancha caliente o estufa de secado por dos semanas o hasta un mes.
 10. Después de verificar que estén completamente secas, aplicar dos capas de sellador con un intervalo de secado de 24 h entre cada capa.
-

*Elaboración en tab. A7. (Anexo 6).

se controla con la cantidad de medio depositado, pero igualmente es posible regularla incorporando algunos filamentos cortos (máximo 4, *sensu* de Lillo comp. pers.) de espesor acorde al tamaño del eriófido; se recomienda utilizar fibras de algodón, vidrio ($\text{Ø} \sim 10 \mu\text{m}$), kapok (*Ceiba* sp., $\text{Ø} \sim 20 \mu\text{m}$) o lana de acuario ($\text{Ø} \sim 40 \mu\text{m}$). El empleo de este tipo de materiales permite que los eriófidos adopten una posición natural y evitan que se aplanen en demasía, impidiendo la visualización de ciertas estructuras. A pesar de esto, a veces es necesario dejar que el cuerpo de los eriófidos se aplane ligeramente para poder observar o dibujar los patrones del escudo

prodorsal, la forma del genital femenino o el número de ramificaciones del empodio tarsal. Por tal razón, resulta apropiado elaborar preparaciones aplicando las dos modalidades: con o sin fibras (Amrine y Manson, 1996: 393; de Lillo *et al.*, 2010: 293, 294).

Los medios de montaje para el estudio de eriófididos se consideran permanentes, aun así, como el clorhidrato es un compuesto higroscópico, el medio se rehidrata con facilidad. Debido a esta propiedad, salvo el medio Heinze, también se les concibe como semipermanentes (Zhang, 2003: 39). La principal ventaja de dicho atributo es que los especímenes, aunque no con facilidad, pueden remontarse retirando el sellador y rehidratando las preparaciones dentro de una cámara húmeda; la cual puede fabricarse a partir de una caja de Petri, un trozo de papel filtro y un triángulo fabricado con una varilla de cristal. En caso de que el cubreobjetos no se deslice con facilidad, se inserta una o un par de minucias en la orilla del cubreobjetos y se espera unas horas (para más detalles ver referencias). Esto es sumamente útil cuando los especímenes cambian de posición durante el secado, necesitan volver a aclararse o se aclararon de más; no es posible eliminar alguna burbuja o impureza del medio, se requiere observar otro aspecto del ácaro o cambiar de técnica de microscopía; la preparación sufrió algún daño o es muy antigua y desea restaurarse (Amrine y Manson, 1996: 395; Walter y Krantz, 2009: 90, 91; de Lillo *et al.*, 2010: 294).

La higroscopicidad de los medios, un mal sellado y el tiempo comprometen la preservación de los especímenes. De estos factores, el sellado es el único que puede controlarse. Tradicionalmente, se sugieren un sinfín de selladores como: “Glyceel” (= Zut, ver Bates, 1997), asfalto, medio Hoyer o Berlese, barniz para uñas, bálsamo de Canadá, Euparal y demás; sin embargo, con el tiempo todos estos agentes suelen perder sus propiedades y dar paso a la entrada de aire. Por esa razón, muchos acarólogos prefieren ocupar el esmalte dieléctrico rojo Glyptal® 1201 (Glyptal Inc.), el cual asegura buenos resultados durante décadas (Travis, 1968; Amrine y Manson, 1996: 394; Zhang, 2003: 41; Walter y Krantz, 2009: 91; Vacante, 2015: 89; Dhooria, 2016: 32). En muchos países, este esmalte en específico es muy difícil de conseguir, pero es posible utilizar otros similares que aislen la entrada de aire y humedad, es decir, tengan buena adherencia al cristal y sequen rápido; sean flexibles; resistentes al calor, a la abrasión mecánica y química; no reaccionen con el medio perjudicando a los especímenes; de fácil aplicación y remoción; y de preferencia que no sean tóxicos (Neuhaus *et al.* 2017: 106-108).

Antes de aplicar el sellador, se aconseja retirar el polvo de las preparaciones con una perilla sopladora o una brocha de cerdas finas y enseguida limpiarla con una toallita para lentes o un hisopo de algodón humedecidos en agua destilada (Neuhaus *et al.* 2017: 23). Después, se gira la preparación, se ubican a los especímenes montados y se señala su ubicación con un marcador indeleble de punta fina (Dhooria, 2016: 32). A continuación, se remueve el exceso de medio alrededor del cubreobjetos, derivado de su expansión natural sobre el portaobjetos, ya sea raspándolo suavemente con un bisturí o navaja puntiagudos; o frotándolo gentilmente con un hisopo humedecido en agua destilada. Una vez más, se coloca en una plancha o estufa de secado a 45 °C y dos días después se repite el proceso hasta eliminar el exceso de medio (Travis, 1968; Faraji y Bakker, 2008: 793). Las preparaciones se sellan manualmente con un pequeño pincel de cerdas naturales aplicando con cuidado el esmalte alrededor del cubreobjetos. El procedimiento debe efectuarse en un área ventilada o en una campana de extracción. Con la intención de acelerar el proceso, realizar una aplicación uniforme, limpia y aminorar la exposición a los vapores tóxicos, es conveniente utilizar un plato rotativo (Travis, 1968; Zhang, 2003: 41, 42); pero en vez de aplicar el esmalte con un pincel, se logran mejores resultados con un dosificador nasal. El único inconveniente de esta técnica es que se limita al uso de cubreobjetos redondos (Wu, 1986; Amrine y Manson, 1996: 394). La preparación recién sellada se seca a 45 °C de 1-3 días, después de ese lapso, se aplica otra capa de esmalte y nuevamente se somete a las mismas condiciones de secado (Faraji y Bakker, 2008: 793). Finalmente, se vuelve a limpiar y se procede al etiquetado.

Las preparaciones sin etiquetar o que no contienen la información mínima necesaria carecen de validez científica. Por consiguiente, durante todos los procesos antes descritos es primordial nunca perder la trazabilidad de los especímenes colectados, para evitarlo, a menudo se adhieren etiquetas temporales escritas a lápiz o se rotulan con un marcador indeleble. No obstante, después de haberlas sellado y limpiado, se debe colocar la etiqueta permanente con los datos ecológicos y mantener la etiqueta temporal con la información relativa al proceso de montaje (tipo de medio, sellador y/o fibras empleadas). Tras haber identificado o corroborado los especímenes, entonces se adhiere la etiqueta taxonómica final sin olvidar anexar los datos curatoriales. La posición de la etiqueta varía de acuerdo con el criterio del investigador o de la colección donde se vayan a depositar, por lo general, los científicos sistemáticos prefieren colocar la etiqueta

taxonómica a la derecha, mientras que los ecólogos a la izquierda (Walter y Krantz, 2009: 92).

Sin importar su ubicación, la etiqueta ecológica debe tener los siguientes datos: país, estado (o su equivalente), localidad, coordenadas geográficas, altitud, fecha (mes en número romano), nombre científico del hospedero con su descriptor (si se conoce incluir: variedad, forma, raza o cultivar), nombre del colector(es), estructura de donde se extrajo (yemas, hojas, frutos, etc.), hábito (itinerante, buscador o inductor de refugio) y daños (síntomas, teratogénias o signos, ver anexo 4). Por su parte, la etiqueta taxonómica necesita contener: familia, género, especie con su descriptor, nombre del determinador, fecha (mes en número romano), estadio (solo si es una ninfa), sexo (solo si es macho o deutoginia), cantidad de especímenes montados (solo si es más de uno), datos referentes al montaje y número de catálogo (solo si aplica) (Amrine y Manson, 1996: 394; Vacante, 2015: 89). Otra información relevante o histórica puede anotarse en una bitácora o base de datos por aparte (Walter y Krantz, 2009: 93).

Para el etiquetado se debe utilizar papel de gramaje medio, elaborarlas a mano con tinta china o imprimirlas con tóner a su máxima calidad y adherirlas utilizando un pegamento reversible, siempre utilizando material con calidad de archivo o restauración. El número de catálogo o cualquier otro código único que identifique la preparación puede grabarse, lo más legible posible, en una esquina de la preparación con un lápiz punta diamante o agregarse a la etiqueta taxonómica. En caso de remontar un espécimen o restaurar una preparación, jamás se desechan las etiquetas originales, sencillamente se transfieren o si es necesario reemplazarlas (p. ej. porque la identificación fue errónea o existe una nueva designación), se guardan en sobres o tarjetas que se incorporan en una colección asociada a sus respectivas preparaciones. Las preparaciones se almacenan horizontalmente en cajas especiales para ese propósito, las cuales se acomodan verticalmente en un estante cerrado que las proteja del polvo, la luz y la humedad (Neuhaus *et al.* 2017: 15-19, 117-123, 127, fig. 27E-G).

La crianza de eriófididos es una actividad fundamental para la realización de diversos estudios bioecológicos, etológicos, de control biológico, resistencia, manejo integrado, transmisión de agentes fitopatógenos, etc. Sin embargo, debido al fuerte vínculo con sus hospederos e intrincados hábitos reproductivos, es complicado establecer poblaciones de eriófididos sometidas a condiciones artificiales. Generalmente, resulta más sencillo criar especies con hábito itinerante que aquellas habitantes o inductoras de

refugios. Las técnicas de crianza de ácaros fitoparásitos implican la transferencia de un cierto número de individuos a determinadas estructuras o fragmentos vegetales que se conservan vivos el mayor tiempo posible, usualmente embebidos en agua. Con el propósito de iniciar una colonia, los eriófidos o sus huevos se transfieren: (1) empalmado estructuras infestadas en plantas sanas (fijándolas mediante sujetapapeles o injertándolas); (2) colocándolos manualmente con un pincel o una pestaña sobre plantas, estructuras o fragmentos vegetales sanos; o (3) propiciando su desplazamiento hacia otras plantas adyacentes sanas con un ventilador u orientando una fuente de luz sobre las plantas o las estructuras infestadas (Oldfield y Perring, 1996: 377; Walter y Krantz, 2009: 94).

Las colonias pueden mantenerse indefinidamente en el laboratorio o invernadero enraizando varetas infestadas o depositando los eriófidos periódicamente en semilleros o plantas en macetas. En determinados estudios, una cantidad conocida de individuos se aíslan en cámaras o celdas denominadas “arenas”. Algunas de estas cámaras consisten en un anillo de lanolina, cera o similares depositado sobre la superficie vegetal; discos foliares o frutos conservados en superficies húmedas como papel filtro, algodón o arena; o una combinación de las anteriores. Otros se valen de “celdas Munger” o semejantes (Oldfield y Perring, 1996). Por otro lado, se conoce un método novedoso que permite conservar fragmentos vegetales frescos por más de dos semanas dentro de un medio de cultivo (Murashige y Skoog modificado). Este método ofrece la ventaja de que los eriófidos pueden manipularse y contarse fácilmente, no necesita elaborarse dentro de una cámara de flujo laminar, previene el escape de los eriófidos de la arena; e inhibe el desarrollo de hongos y bacterias sobre las estructuras (Karpicka-Ignatowska *et al.*, 2019).

Existen otras técnicas de estudio de eriófidos que no se abordan en este trabajo, en tal caso se sugiere consultar las referencias citadas: SEM y microscopía electrónica de transmisión (TEM) (Alberti y Nuzzaci, 1996); descripción, medición e ilustración (Jeppson *et al.*, 1975: 393, 394; Amrine y Manson, 1996: 383-386; Amrine *et al.*, 2003: 3-7; de Lillo *et al.*, 2010: 294-306; Chetverikov, 2016c); microscopía confocal de barrido láser (CLSM) (Chetverikov, 2012 y 2014b: tab. 3; Chetverikov y Desnitskiy, 2016); y dispersión pasiva (Kuczyński *et al.*, 2020).

4. Eriófidos Perjudiciales para el Cultivo de *Rubus* spp.

Aunque existen varias especies de eriófidos vinculadas al género *Rubus*, tan solo una cuantas se consideran perjudiciales y únicamente un par de ellas de importancia económica. Los daños que ocasionan son específicos y relativamente frecuentes, pero poco estudiados. Algunas especies no se limitan a ocasionar malformaciones en sus hospederos, sino que inducen determinados tipos de agallas foliares, fitotoxemias en los frutos y se estudian como posibles vectores de enfermedades virales. Debido a su diminuto tamaño y sus intrincados hábitos, resultan difíciles de detectar y controlar, sobre todo cuando no se lleva a cabo un manejo integrado. En este apartado se abordan aspectos relacionados con su diagnóstico, distribución, biología y hábitos, incluyendo los daños que se les atribuyen. Asimismo, se mencionan algunas de las estrategias de control hasta el momento utilizadas.

4.1. Principales especies

De las aproximadamente 50 especies asociadas al género *Rubus*, 19 de ellas provocan alguna clase de daño en su hospedero (tabs. 5, 6), pero solo unas cuantas se consideran de importancia económica: *P. gracilis* (= *Phyllocoptes parviflori* Keifer, 1939a) y *A. essigi* (de Lillo y Duso, 1996: 586). Recientemente, *A. orthomerus* se estudia como una plaga potencial para el cultivo de zarzamora en Brasil y México, en ambos países se vincula con la “redberry disease” (Trinidad *et al.*, 2019: 6; Arreguín-Zavala *et al.*, 2021).

La distribución de *P. gracilis* es bastante amplia, se extiende en varios países de Europa, algunos de Asia, ciertos estados de USA y probablemente en Australia. La localidad tipo de esta especie es desconocida, pero se cree que pudo haber sido Austria o Alemania; mientras que el hospedero tipo es *R. idaeus* (Pye y de Lillo, 2010: 19). Además, se trata de un eriófido que parasita una gran variedad de especies silvestres y cultivadas de frambuesas, zarzamoras o afines (tab. 5) (Dicker, 1939: 134; Jeppson *et al.*, 1975: 494; de Lillo y Duso, 1996: 586). Comúnmente recibe el nombre de “raspberry leaf and bud mite, dryberry mite o ácaro del frambueso” (código EPPO: ACEIGR) (CABI, 2019a; EPPO, 2019b).

Su aspecto y hábitos son similares a los de *A. essigi*, debido a ello en ocasiones se le confunde con dicha especie (Keifer, 1952: 52). Sin embargo, su coloración natural es un rasgo distintivo, algunos autores

mencionan que difiere del blanco pudiendo ser anaranjado (Dicker, 1939: 134), rosa a marrón (Dinther, 1951: 92), marrón (Domes, 1957: 412), amarillo pálido a tostado (Dinther, 1951: 83) o amarillo claro (Jeppson *et al.*, 1975: 495). Pero también existen otras características: empodio del primer par de patas (*em I*) con cinco ramas y sedas accesorias (*hl*) evidentes (fig. A1: *D4*, *C3*, respectivamente; anexo 7). Mas aun, la ornamentación del escudo prodorsal y del epiginio son totalmente diferentes (fig. 49A, B) (Dinther, 1951: 83; Scott *et al.*, 2008: 262). Desde su descubrimiento (Nalepa, 1890a y b: 67), existen relativamente pocas descripciones sobre su morfología (tab. 13). Como en diversas especies de eriófidos, el macho y los estadios larvales son prácticamente desconocidos. Del macho, únicamente se sabe que es más pequeño que la hembra [100 μm de largo x 30 μm de ancho, *sensu* Nalepa (1891, 1898 y 1911); ~ 127 μm de largo, *sensu* Masee (1924: 60)], al igual que su región genital (Domes, 1957: 413). En cuanto a los estadios inmaduros, apenas se conocen unos cuantos detalles sobre su morfología (tab. 14).

P. gracilis comúnmente se encuentra en el envés de las hojas jóvenes, por esa razón se le considera una especie itinerante (Denizhan *et al.*, 2015: 37). No obstante, como no es la única clase de estructura que habita en planta, también es concebida como endoparásita, habitante de refugios. A lo largo del invierno, las hembras hibernan en las yemas, las cicatrices peciolares y/o rara vez en las grietas de la corteza de las primocañas alestargadas. Conforme las yemas empiezan a brotar en la primavera, los eriófidos abandonan sus refugios invernales, migran hacia los brotes tiernos de las floricañas y paulatinamente colonizan las hojas de estas mientras se desarrollan. Las hembras normalmente ovipositan entre los tricomas foliares (Masee, 1924: 61; Dinther, 1951: 92, 93 y 1952: 102; Gordon y Taylor, 1976: 502, 503; de Lillo y Duso, 1996: 586; Vacante, 2015: 352). La oviposición suele ocurrir siete días después de la hibernación cuando las temperaturas del día rondan los 25 °C. Son capaces de depositar 1-2 huevos de 30 μm de diámetro cada 12 h. El ciclo de vida se completa en 14 días a una temperatura de 25 °C, originando múltiples generaciones. La temperatura y humedad relativa elevadas favorecen su desarrollo (Domes, 1957: 414-417, 422, 423; Jeppson *et al.* 1975: 495).

En tanto las ramas de las floricañas continúen creciendo activamente, las hembras seguirán reproduciéndose y colonizando nuevas estructuras (dispersión intraplanta), incluidas flores y frutos inmaduros. Durante la primavera, las ramas de las floricañas entran en contacto con las hojas de las nuevas primocañas vigorosas, *P. gracilis* aprovecha la oportunidad

para empezar migrar hacia estas (dispersión interplanta) (ver apartado 4.5). Los niveles poblacionales en las floricañas alcanzan su máximo a mediados del verano cuando los primeros frutos comienzan a madurar; mientras que en las nuevas primocañas a principios de otoño. En esta etapa algunas estructuras llegan a albergar cientos de individuos, incluidos los frutos maduros. A inicios de otoño ocurre una migración masiva hacia los puntos de inserción de las hojas, los eriófidos se aglomeran entre la base del peciolo y las yemas axilares. De igual manera, algunos individuos se refugian debajo de la primera capa de escamas de las yemas (Dinther, 1951: 92, 94 y 1952: 102; Gordon y Taylor, 1976: 502-504; de Lillo y Duso, 1996: 586; Vacante, 2015: 352). Las ninfas y las hembras adultas se mantienen quiescentes en el invierno sin entrar en diapausa. La hibernación es interrumpida por encima de los 11 °C (Dinther, 1951: 93; Domes, 1957: 414, 422, 423; Jeppson *et al.*, 1975: 495). Cabe destacar que la mayoría de los estudios citados se han realizado en diferentes países con condiciones climáticas distintas y principalmente en variedades o especies silvestres de framuesa.

Tabla 13. Morfología de la hembra de *P. gracilis* (fig. A1, anexo 7).

Característica	Nalepa (1891, 1898 y 1911)	Massee (1924)	Keifer (1939a)	Domes (1957)	Jeppson <i>et al.</i> (1975)
F. cuerpo	Fusiforme	Oblongo	Fusi- forme	Fusiforme	Vermiforme
C. cuerpo	-	Variable*	Blanque- cino	Blanque- cino a ma- rrón	Amarillo claro
L. cuerpo	120	~ 102	170-180	150-170	115-130
A. cuerpo	30-38	-	35.5	40-45	-
L. gnatosoma	19	-	-	-	-
F. escudo	Semicircu- lar	-	Subtrian- gular	Semicircu- lar	Subtriangular
L. escudo	-	-	35.5	-	-
A. escudo	-	-	34	-	-
Lóbulo frontal	Evidente	-	Evidente	-	Acuminado
Líneas <i>ad</i>	Presentes	Completas	Comple- tas dis- continuas	Completas onduladas	Presentes
Línea <i>m</i>	Presente	Incompleta	-	Incompleta	-

F.: forma, C.: color, L.: longitud y A.: ancho. *Primavera: semitransparente, blanco, verde pálido o con tintes amarillos; otoño e invierno: marrón con el escudo prodorsal sutilmente más tenue.

Tabla 13. Continuación.

Característica	Nalepa (1891, 1898 y 1911)	Massee (1924)	Keifer (1939a)	Domes (1957)	Jeppson <i>et al.</i> (1975)
Líneas <i>sm</i>	Curveadas hacia adentro y bifurcadas	Ramificadas	-	Ramificadas	-
Orn. lateral	Granular	Granular	-	Granular	Granular
L. <i>sc</i> (s.d.2)	-	Presentes	13.5	17	Moderadamente largas
Ori. <i>sc</i>	-	-	Caudo- central	-	Diagonal- mente hacia atrás y centra- das
Posición <i>st</i>	-	Cerca del margen posterior del escudo	Arriba del mar- gen pos- terior del escudo	-	-
D. entre <i>st</i>	-	-	17	-	-
L. pata I	-	-	30	-	-
L. pata II	-	-	27	-	-
L. tibia I	-	-	6.75	-	-
L. tibia II	-	-	5	-	-
L. tarso I	-	-	6.75	-	-
L. tarso II	-	-	6.5	-	-
L. ω I	-	-	9	-	-
L. ω II	-	-	9.5	-	-
L. <i>em</i> I	-	Presentes	-	-	-
L. <i>em</i> II	-	Presentes	-	-	-
No. ramas <i>em</i> I	5	-	5	5	5
L. <i>l''</i> I (s.ge.I)	-	Presentes	16	-	-
L. <i>l''</i> II (s.ge.II)	-	Presentes	5	-	-
L. <i>ft</i> ' I	-	Pequeñas	-	-	-
L. <i>ft</i> ' II	-	Pequeñas	-	-	-
L. <i>ft</i> '' I	-	Pequeñas	-	-	-
L. <i>ft</i> '' II	-	Pequeñas	-	-	-
L. <i>u</i> ' I	-	Peque- ñas**	-	-	-
L. <i>u</i> ' II	-	Peque- ñas**	-	-	-

L.: longitud, Orn.: ornamentación, Ori.: orientación y D.: distancia. **Quizás confundidas con el solenidio.

Tabla 13. Continuación.

Característica	Nalepa (1891, 1898 y 1911)	Massee (1924)	Keifer (1939a)	Domes (1957)	Jeppson <i>et al.</i> (1975)
L. <i>1b</i> (s.cox.1)	-	Presentes	-	10	-
L. <i>1a</i> (s.cox.2)	-	Presentes	-	22	-
L. <i>2a</i> (s.cox.3)	-	Larga	33	40	-
L. <i>Epg</i>	-	-	8	-	-
A. <i>Epg</i>	17	-	18	15	-
No. líneas <i>Epg</i>	-	-	10	10	10
L. <i>3a</i> (s.gen.)	Media	Presentes	14	22	-
<i>3a</i> en anillo	-	-	-	72***	-
L. <i>c2</i> (s.l.)	-	Presentes	9	32	-
L. <i>d</i> (s.v.1)	-	Presentes	34	50	-
L. <i>e</i> (s.v.2)	-	Presentes	11	22	-
L. <i>f</i> (s.v.3)	-	Cortas	22	30	-
L. <i>h1</i> (s.acc.)	-	-	Presentes	4	-
L. <i>h2</i> (s.caud.)	-	Largas	43	85	-
<i>c2</i> en anillo	-	-	9	68***	-
<i>d</i> en anillo	-	-	28	52***	-
<i>e</i> en anillo	-	-	46	32***	-
<i>f</i> en anillo	-	-	5***	8***	-
No. anillos dorsales	~ 80	~ 70-80	65-70	83	-

L.: longitud y A.: ancho. *Primavera: semitransparente, blanco, verde pálido o con tintes amarillos; otoño e invierno: marrón con el escudo prodorsal sutilmente más tenue. ***Enumerados de la parte posterior a la anterior.

Tabla 14. Morfología de los estadios larvales de *P. gracilis*,
sensu Domes (1957: 416, tab. 3).

Característica	Larva*	Ninfa**
L. cuerpo	62	150
L. <i>sc</i> (s.d.2)	9	10
L. <i>3a</i> (s.gen.)	Ausentes	5
L. <i>c2</i> (s.l.)	3	19
L. <i>d</i> (s.v.1)	5	19
L. <i>e</i> (s.v.2)	9	13
L. <i>f</i> (s.v.3)	11	16
L. <i>h1</i> (s.acc.)	1	3
L. <i>h2</i> (s.caud.)	25	37
No. anillos dorsales	37	83

L.: longitud. *= larva I. **= larva II.

Con respecto a *A. essigi*, es una especie ampliamente distribuida en Europa, Norteamérica y Nueva Zelanda (de Lillo y Duso, 1996: 587; Pye y de Lillo, 2010: 16). Del mismo modo, se conoce su presencia en Costa Rica (Ochoa *et al.*, 1991: 5-7), Chile (Gerding, 1992), Australia (Knihinički y Boczek, 2002: 246) y Turquía (ÇetİN *et al.* 2010; Denizhan *et al.*, 2015: 16, 17). De momento, su existencia en México se basa en meras conjeturas (ver apartado 3.7). Tanto la localidad como el hospedero tipo no se detallan en su descripción original (Hassan, 1928), sin embargo, es muy probable que se trate de Berkeley, California (USA) y haya sido extraído de *R. grabowskii* (= *Rubus thyrsoanthus* Focke.) (Keifer, 1951: 94, 95; Jeppson *et al.*, 1975: 463; Pye y de Lillo, 2010: 16). Se cree que es originario de Europa y fue introducido a USA a través de canastos tejidos con cañas o material de propagación, escondidos entre las yemas (Hanson, 1933:3; Edwards *et al.*, 1935: 6; Breakey y Brannon, 1946: 2). Coloniza una amplia gama de especies silvestres y cultivadas de *Rubus* (tab. 5), pero se ha observado que tiene cierta afinidad por las zarzamoras, especialmente por las variedades de maduración tardía (de Lillo y Duso, 1996: 587; Breakey y Brannon, 1946: 3). Coloquialmente se conoce como “redberry mite, blackberry mite, ácaro de la enfermedad roja de la mora, ácaro de la zarzamora roja o ácaro del berry rojo” (código EPPO: ACEIES) (Ochoa *et al.*, 1991: 5; Arreguín-Zavala, 2016; DGSV-CNRF, 2018; CABI, 2019b; EPPO, 2019c).

Como sucede con *P. gracilis*, existen muy pocas descripciones detalladas sobre la morfología de *A. essigi* (tab. 15; fig. 49C, D) y unos cuantos estudios sobre su biología. Algunos aportan un par de detalles sobre los machos y nada sobre los estadios inmaduros. Comúnmente se le confunde con *A. orthomerus* o *P. gracilis* (Jeppson *et al.*, 1975: 463; Vacante, 2015: 318). Se diferencia de estos últimos porque su coloración natural es blanquizca, pero en el invierno pueden existir formas amarillentas y a veces rojizas (Edwards *et al.*, 1935: 7; Keifer, 1941: 205; Borgman, 1950: 151). Asimismo, el empodio del primer par de patas tiene cuatro ramas (fig. A2: C2, D5; anexo 7); el epiginio manifiesta granulaciones basales y un par de líneas trasversales usualmente partidas al centro (fig. A2: B2, C9-11, D8; anexo 7); y las sedas accesorias son diminutas más no ausentes (Keifer, 1941: 205; Trinidad *et al.*, 2018: tab. 2). El macho es más pequeño que la hembra (111 µm de largo x 27 µm de ancho, *sensu* Hassan, 1928; 105-135 µm de largo x 25-30 µm de ancho, *sensu* Keifer, 1941: 205). Ambos sexos se consideran independientes y el macho a veces visita a las hembras

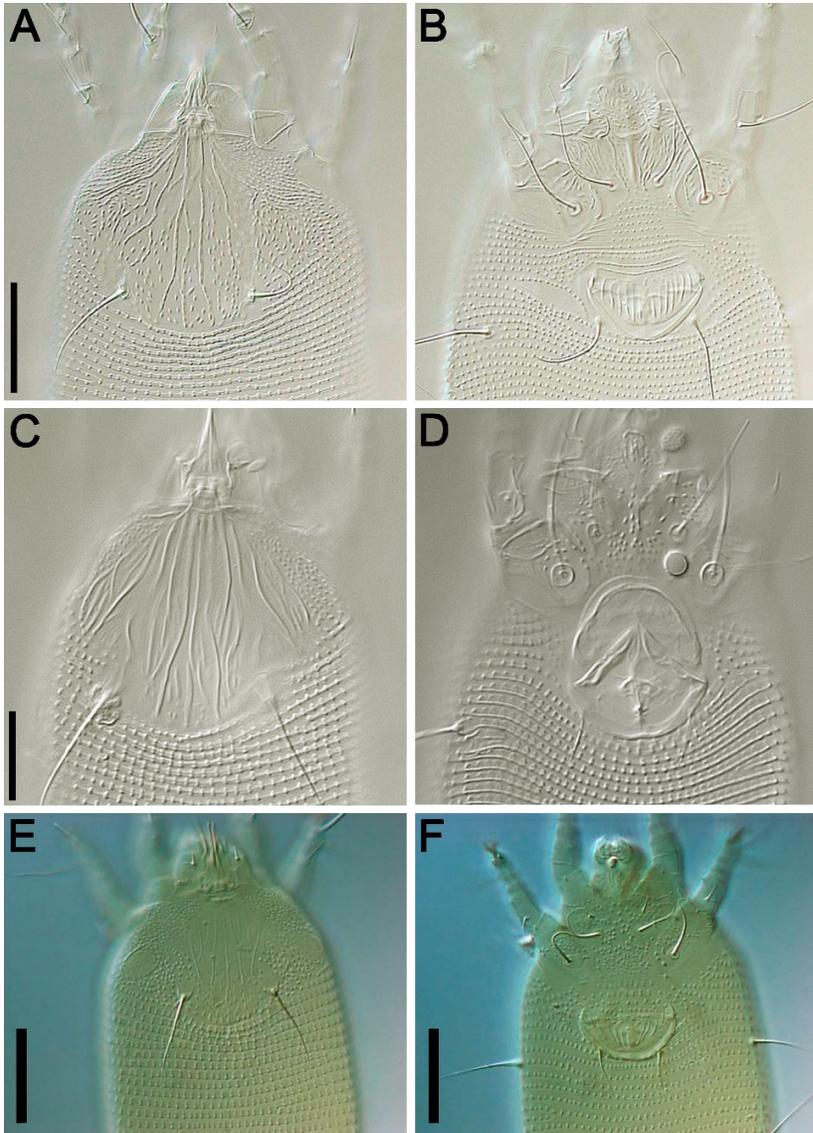


Figura 49. Microfotografía de contraste de interferencia (DICLM) del escudo prodorsal y la región coxigenital. (A, B) *P. gracilis*, (C, D) *A. essigi* y (E, F) *A. orthomerus*. Escala: A-B, E-F 20 y C-D 10 μm . *Notas:* (D) la solapa genital se encuentra elevada. Adaptado con fotografías de: (A-D) Pye y de Lillo (2010: figs. 1, 4); y (E, F) Ayala *et al.* (2019: fig. 1).

quiescentes para depositar espermátóforos cerca de ellas (ver apartado 4.5) (Michalska *et al.*, 2010: 43; Vacante, 2015: 318). Los estadios inmaduros son desconocidos. Los huevos son esféricos ($\sim 5 \mu\text{m}$ de diámetro) y de color blanco opaco (Hanson, 1933: 5; Breakey y Brannon, 1946: 3).

A. essigi es un eriófido endoparásito especializado en la búsqueda de refugios que con frecuencia habita las yemas y axilas foliares de ambos tipos de cañas, igualmente puede establecerse en las brácteas paracladales y los frutos (en la base y entre las drupillas) de las floricañas (Davies *et al.*, 2001a). En ocasiones deambula en las hojas, por esa razón también se le considera itinerante (Denizhan *et al.*, 2015: 16). Hiberna en las distintas capas de escamas de las yemas, sus grietas basales o en los espacios formados por estas y el tallo (de Lillo y Duso, 1996: 587). Al comenzar la primavera, las yemas de las primocañas en reposo se hinchan y gradualmente emiten brotes vigorosos que rápidamente son colonizados por los eriófidos activos (Davies *et al.*, 2001a). A la par, las hembras inician la oviposición alrededor de las yemas, derivando en múltiples generaciones hasta el invierno. Con el tiempo, los brotes se transforman en ramas productivas; en esta etapa los eriófidos colonizan la base de las hojas, las flores y los frutos (Breakey *et al.*, 1957: 5; Jeppson *et al.*, 1975: 464, 495; Vacante, 2015: 318). La infestación de los frutos inicia cuando son verdes y se intensifica conforme adquieren su tonalidad rojiza varietal (ver apartado 3.3). De acuerdo con Ochoa *et al.* (1991: 6), las drupillas verdes son sitios de oviposición y refugios estacionarios de las colonias. El principal mecanismo de dispersión hacia el fruto ocurre de manera activa, arrastrándose cortas distancias sobre el pedicelo (Davies *et al.*, 2001b; de Lillo y Skoračka, 2010: 16). Las variedades tardías son las más afectadas; en cambio, como los frutos de las variedades tempranas se cosechan antes de que un gran número de eriófidos pueda colonizarlos, normalmente no ocurren infestaciones severas (Hanson, 1933: 4; Jeppson *et al.*, 1975: 464).

El pico poblacional se alcanza a finales de verano o principios de otoño, durante ese periodo algunas estructuras albergar cientos o miles de individuos (Edwards *et al.*, 1935: 7; Breakey y Brannon, 1946: 3; Borgman, 1950: 151; de Lillo y Duso, 1996: 587). Las axilas de las hojas y las brácteas paracladales son, en ese momento y hasta mediados de otoño, las regiones con mayor afluencia de individuos (Davies *et al.*, 2001a y b). En comparación con otros eriófidos, *A. essigi* carece de una migración otoñal definida, los únicos individuos en desplazarse hacia sus sitios de hibernación son aquellos que por alguna razón se encontraban en el follaje, las cañas o abandonaron los frutos. La mayor parte de la población se

mantienen en sus hábitats, los que residen en los frutos permanecen allí hasta que estos empiezan a podrirse o se momifican. De lo contrario, son capturados por depredadores o mueren por las condiciones climáticas sucesivamente adversas (Hanson, 1933: 6; Jeppson *et al.* 1975: 464; de Lillo y Duso, 1996: 587; Vacante, 2015: 318). Aunque no se sabe con exactitud si *A. essigi* se dispersa pasivamente por el viento, no se descarta la posibilidad de que algunos individuos utilicen esta vía para lograr alcanzar los sitios de hibernación (Davies *et al.*, 2001b). Los niveles poblacionales de *A. essigi* dependen de la presencia de microhábitats específicos (brácteas y axilas foliares) que se encuentran influenciados por cambios estacionales en la morfología del hospedero. Por tal motivo, a finales de otoño, mientras ocurre la abscisión natural de las hojas y brácteas, sus poblaciones disminuyen bruscamente en las floricañas y las nuevas primocañas (Davies *et al.*, 2001a). Guarecido en sus sitios de hibernación, *A. essigi* puede soportar temperaturas por debajo de los -6 °C (Jeppson *et al.*, 1975: 464).

Tabla 15. Morfología de la hembra *A. essigi* (fig. A2, anexo 7).

Característica	Hassan (1928) ^{1, 2}	Keifer (1941)	Jeppson <i>et al.</i> (1975)	Manson (1984b)	Knihinicki y Boczek (2002)
F. cuerpo	Fusiforme	Vermiforme	Vermiforme	Vermiforme	-
C. cuerpo	Transparente	Blanquecino o ámbar muy claro	Blanquecino	Blanco	-
L. cuerpo	130	120-140	160-175	120-159	178
A. cuerpo	31	28-30	-	40-45	44
P. cuerpo	-	-	-	36-44	-
L. gnatosoma	-	20	-	16-19	-
L. <i>ep</i> (s.basal)	-	Presentes	-	-	-
L. <i>d</i> (s. antap.)	-	Ausentes*	-	Ausentes	-
F. escudo	-	-	-	Subsemicircular	-
L. escudo	-	23	-	22-25	25
A. escudo	-	24.5	-	35-40	-

F.: forma, C.: color, L.: longitud, A.: ancho y P.: profundidad. ¹Reiterado por Massee (1931: 300).

²Hanson (1933: 5) complementa con: cuerpo vermiforme, color blanco o amarillo a ámbar, 125-156 µm de longitud; estiletes quelicerales evidentes; escudo prodorsal definido, *sc* presentes; opistosoma isoanillado con 80 anillos; sedas *c2*, *d*, *e* y *f* presentes. *Aparentemente.

Tabla 15. Continuación

Característica	Hassan (1928) ^{1, 2}	Keifer (1941)	Jeppson <i>et al.</i> (1975)	Manson (1984b)	Knihinicki y Boczek (2002)
Líneas <i>ad</i>	Completas	Completas	Sólidas, sinuosas y gradualmente divergentes	Presentes	-
Línea <i>m</i>	Completa	Completa	Discontinua	Presente	-
Líneas <i>sm</i>	-	Largas	Primera <i>sm</i> de forma sigmoidea que corre de la base del gnatosoma al lado interno del <i>st</i>	~ 3	-
Orn. lateral	-	Numerosas líneas pequeñas, lóbulo claramente marcado y gránulos	-	Una sola línea	-
L. <i>sc</i> (s.d.2)	20	19.5	-	15-19	-
Ori. <i>sc</i>	-	Hacia atrás	-	Posterior	-
Posición <i>st</i>	Margen posterior del escudo	-	-	Margen posterior del escudo	-
D. entre <i>st</i>	-	17.5	-	17-18	20
L. pata I	-	23.5	-	22-24	-
L. pata II	-	20.5	-	20-22	-
L. tibia I	-	3.5	-	3-4	-
L. tibia II	-	3	-	2-3	-
L. tarso I	-	5.5	-	5-6	-
L. tarso II	-	5.5	-	4-5	-
L. ω I	Más largas que <i>em</i> I ~ 2 veces	5.5	-	5	-
L. ω II	más largas que <i>em</i> II	8.5	-	8-9	-
No. ramas <i>em</i> I	4	4	4	4	-

L.: longitud, D.: distancia, Orn.: ornamentación y Ori.: orientación. ¹Reiterado por Masee (1931: 300). ²Hanson (1933: 5) complementa con: cuerpo vermiforme, color blanco o amarillo a ámbar, 125-156 μ m de longitud; estiletos quelicerales evidentes; escudo prodorsal definido, *sc* presentes; opistosoma isoanillado con 80 anillos; sedas *c2*, *d*, *e* y *f* presentes. ***sensu* Keifer (1965: 15).

Tabla 15. Continuación.

Característica	Hassan (1928) ^{1, 2}	Keifer (1941)	Jeppson <i>et al.</i> (1975)	Manson (1984b)	Knihinicki y Boczek (2002)
L. <i>bv</i> I (s.fe.I)	-	Ausente**	-	Ausente**	-
L. <i>l'</i> I (s.ti.I)	-	Ausente	-	-	-
Orn. coxa I	-	Granular	Granular	Granular	-
Orn. coxa II	-	Granular	Granular	Granular	-
Sut. proesternal	-	Desvane-cida	Desvane-cida	Desvane-cida	-
L. <i>lb</i> (s.cox.1)	-	-	-	3-5	5
L. <i>la</i> (s.cox.2)	15	-	-	-	13
L. <i>2a</i> (s.cox.3)	-	-	-	-	31
D. entre tubs. <i>lb</i>	-	-	-	-	9
D. entre tubs. <i>la</i>	-	-	-	-	10
D. entre tubs. <i>2a</i>	-	-	-	-	18
L. <i>Epg</i>	-	9.5	-	7-11	8
A. <i>Epg</i>	-	16.5	-	14-15	16
No. líneas <i>Epg</i>	-	2 medios anillos concéntricos irregulares	2 curvas transversales desiguales, usualmente partidas al centro	Marcas posteriores en forma de medialuna	-
Orn. <i>Epg</i>	-	Granulación basal	Granulación basal	Granulación basal	-
L. <i>3a</i> (s.gen.)	-	8	-	6-8	10
D. entre tubs. <i>3a</i>	-	-	-	-	12
L. <i>c2</i> (s.l.)	22	13.5	-	15-20	14
L. <i>d</i> (s.v.1)	31	44	-	38-50	45
L. <i>e</i> (s.v.2)	25	30	-	31-39	-
L. <i>f</i> (s.v.3)	17	12.5	-	12-18	-
L. <i>h1</i> (s.acc.)	Ausentes	Diminutas	-	Ausentes	Diminutas
L. <i>h2</i> (s.caud.)	45	-	-	-	-
<i>c2</i> en anillo	-	7	-	~ 8	9
<i>d</i> en anillo	-	19	-	~ 23	21
<i>e</i> en anillo	-	38	-	~ 43	-

L.: longitud, A.: ancho, D.: distancia y Orn.: ornamentación. ¹Reiterado por Massee (1931: 300).

²Hanson (1933: 5) complementa con: cuerpo vermiforme, color blanco o amarillo a ámbar, 125-156 µm de longitud; estiletes queliceraleas evidentes; escudo prodorsal definido, *sc* presentes; opistosoma isonillado con 80 anillos; sedas *c2*, *d*, *e* y *f* presentes. ***sensu* Keifer (1965: 15).

Tabla 15. Continuación.

Característica	Hassan (1928) ^{1, 2}	Keifer (1941)	Jeppson <i>et al.</i> (1975)	Manson (1984b)	Knihinicki y Boczek (2002)
<i>f</i> en anillo	-	6***	-	~ 6***	-
No. anillos dorsales	70	65-70	-	57-73	73
No. anillos ventrales	-	-	-	-	67
F. tubérculos	-	Puntiagudos	Elípticos y ligeramente puntiagudos	Óvalos alargados	-

F.: forma. ¹Reiterado por Masee (1931: 300). ²Hanson (1933: 5) complementa con: cuerpo vermiforme, color blanco o amarillo a ámbar, 125-156 μ m de longitud; estiletes quelicerales evidentes; escudo prodorsal definido, *sc* presentes; opistosoma isonillado con 80 anillos; sedas *c2*, *d*, *e* y *f* presentes. ***Enumerados de la parte posterior a la anterior.

En cuanto a *A. orthomerus*, es una especie que en los últimos años se ha estudiado a fin de conocer su impacto en el cultivo de zarzamora. En comparación con las otras mencionadas, su distribución no es tan amplia, se limita a una serie de países: USA, Brasil, México, Polonia y Nueva Zelanda. Fue descrita por primera vez en California, USA parasitando la parte basal de los peciolos y las yemas de *R. vitifolius* (Keifer, 1951: 94). La cantidad de hospederos asociados a esta especie también es reducida (ver tab. 5). De forma habitual, se conoce como “*boysenberry bud mite* o ácaro de las yemas de la zarzamora” (Jeppson *et al.* 1975: 465; Shi, 2000: 64; Arreguín-Zavala, 2016: 39). Morfológicamente es bastante parecido a *A. essigi* y *A. rubensis*, las diferencias estriban en: la longitud del cuerpo, ornamentación de escudo prodorsal, presencia de manchas ocelares prominentes a los costados del escudo prodorsal (fig. 49E), longitud de las sedas escapulares, forma de los microtubérculos en los anillos dorsales, placa genital con líneas longitudinales (fig. 49F); longitud de las sedas *c*, *d* y *e*; ausencia de la seda *hl* y presencia de un apodema perpendicular al puente longitudinal del genital (*APA*, ver apartado 4.3; fig. A3: C9, anexo 7), (Jeppson *et al.* 1975: 465; Manson, 1984: 17; Trinidad *et al.*, 2018; Ayala-Ortega *et al.*, 2019).

Hasta hace poco, solo se contaba con tres descripciones sencillas sobre su morfología, no obstante, actualmente existen otras más completas que han ayudado a esclarecer las diferencias entre especies (tab. 16). La de Trinidad *et al.* (2018), no solo aporta rasgos sobre la protoginia, sino que brinda varios detalles sobre el macho y los estadios inmaduros (págs. 1210,

1211) Aun así, la biología y ecología de esta especie son desconocidas, únicamente se sabe que se refugia entre las escamas de las yemas caulinares y en la base de los peciolos o las drupas, aunque también suelen merodear los brotes vegetativos (Jeppson *et al.* 1975: 465; Ayala-Ortega *et al.*, 2019).

Además de las especies arriba mencionadas, existen otras que, a pesar de no ser consideradas de importancia económica, tienen una distribución relativamente amplia y comúnmente provocan daños a sus hospederos. Por ejemplo, *E. gibbosus* es una especie ampliamente distribuida en la región Paléartica (Pye y de Lillo, 2010: 23). Se describió por primera vez en Austria en hojas con erineos de *R. plicatus* (= *R. fruticosus sens. str.*) (Nalepa, 1895: 634). Se le adjudican distintos hospederos dentro de *Rubus*, sin embargo, como algunos de los reportes se emitieron basándose únicamente en la sintomatología, suelen ser inciertos y difíciles de verificar. Por otro lado, existen pocas descripciones morfológicas de esta especie, en su mayoría se trata de literatura antigua y no disponible en la red. Es muy parecida a *E. rubi* pero se diferencia porque posee un empodio con 5 ramas. Su coloración natural es ocre claro (Ripka *et al.*, 2020: 180). De igual manera, se conocen las dimensiones medias tanto de la hembra (180 µm de largo x 40 µm de ancho) y el ancho de su epiginio (20 µm); como del macho (150 µm de largo x 36 µm de ancho) y el ancho de su epiandrio (17 µm) (Nalepa, 1895: 634; 1898: 28; 1911: 236).

Con respecto a los hábitos y biología de *E. gibbosus*, existe escasa información al respecto; se reconoce como una especie inductora de erineos en donde normalmente se refugia (Ripka *et al.*, 2020: 180). Su ciclo vital se asemeja al de *P. gracilis*, en la primavera abandona sus sitios de hibernación para migrar a las hojas en desarrollo. Los niveles poblacionales más altos se alcanzan durante el verano y comienzan a decaer en el otoño mientras ocurre la abscisión de las hojas (Shi, 2000: 65; Skoracka y Kuczyński, 2003: 108).

Otra especie que registra una amplia distribución es *D. gigantorhynchus*; se le considera uno de los pocos eriófidos aparentemente generalistas, pues se ha reportado en diversas especies de plantas en su mayoría rosáceas, entre ellas dos del género *Rubus* de las cuales ninguna se trata del hospedero tipo (Keifer, 1946: 568; Keifer, 1952: 8, 60; Vacante, 2015: 418). Debido a esto, se cree que tal vez esta especie, como ha sucedido con otros eriófidos, en realidad pudiera tratarse de un complejo (Jeppson *et al.* 1975: 526). Los dos países en los que se constata su presencia en *Rubus*

spp. son Armenia y EUA (California), vulgarmente se conoce como “*big-beaked plum mite*” (Keifer, 1952: 60; de Lillo y Amrine, base de datos sin publicar). De momento, este eriófido en México únicamente se reporta en *Crataegus mexicana* Moc. & Sessé ex DC. (Rosaceae) (Hoffman y López-Campos, 2000: 87; Acuña-Soto y Estrada-Venegas, 2009: 121, cuadro 1).

La mayoría de los estudios sobre *D. gigantorhynchus* son escasos y básicamente morfológicos; entre las descripciones más completas se encuentran las de: Keifer (1939a: 149, lám. XLVII), mencionado como *Diptilomiopus* (= *Diptacus*) *prunorum*; Jeppson *et al.* (1975: 33, 526; figs. 95a, 138; láms. 55, 74); Manson (1984a: 28, 29; figs. 12, 54-64); y Vacante (2015: 418, 419; fig. 18.2). Algunas de estas brindan información sobre macho, mientras que otras incluyen la descripción de la protoginia. Por su parte, Oldfield *et al.* (1970: tab. 1) realiza la caracterizan morfométrica de los espermátóforos. Sin embargo, ninguno de estos estudios se efectuó con especímenes extraídos de *Rubus* spp.

Tabla 16. Morfología de la hembra de *A. orthomerus* (fig. A3, anexo 7).

Característica	Keifer (1951)	Manson (1984b)	Trinidad <i>et al.</i> (2018)
F. cuerpo	Vermiforme	Vermiforme	Vermiforme
C. cuerpo	Crema tenue	-	Blanquecino
L. cuerpo	180-200	135-156	145-204
A. cuerpo	35-40	45-49	40-52
P. cuerpo		45-49	
L. gnatosoma	20	14-16	12-15
L. <i>ep</i> (s.basal)	-	-	2-3
L. <i>d</i> (s. antap.)	-	Ausente	-
L. queliceros	-	-	14-15
L. estiletes aux.	-	-	10-12
F. escudo	Subtriangular	Subsemicircular	-
L. escudo	23	26-29	23-25
A. escudo	29	41-43	35-39
L. lóbulo frontal	-	-	1-2
A. lóbulo frontal	-	-	5-7
Líneas <i>ad</i>	Posteriormente divergentes	Presentes	Completas
Línea <i>m</i>	Presente	Presente	Completa

F.: forma, C.: color, L.: longitud, A.: ancho y P.: profundidad.

Tabla 16. Continuación.

Característica	Keifer (1951)	Manson (1984b)	Trinidad <i>et al.</i> (2018)
Líneas <i>sm</i>	Primera <i>sm</i> se bifurca del extremo posterior frente a los <i>st</i>	~ 3	Incompletas
Orn. lateral	Numerosas líneas cortas que se intercalan con las <i>sm</i> y manchas oclares prominentes	Una sola línea tenue y ligera granulación	Líneas irregulares cortas, gránulos y manchas oclares
L. <i>sc</i> (s.d.2)	20	18-22	20-21
Ori. <i>sc</i>	Caudal	Posterior	Caudal
Posición <i>st</i>	Margen posterior del escudo	Ligeramente encima del margen posterior del escudo	Margen posterior del escudo
D. entre <i>st</i>	17.5	17-19	13-18
L. pata I	23	20-23	20-22
L. pata II	21	19-21	17-19
L. fémur I	-	-	6-7
L. fémur II	-	-	5
L. genua I	-	-	3
L. genua II	-	-	2
L. tibia I	6	3-4	3-4
L. tibia II	2.5	2-3	2-3
L. tarso I	-	5-6	5-6
L. tarso II	5	4-5	5
L. ω I	6	4-5	5
L. ω II	7.5	8-10	7-9
Tipo <i>em</i> I	-	Entero	Entero
Tipo <i>em</i> II	-	Entero	Entero
L. <i>em</i> I	-	-	5-6
L. <i>em</i> II	-	-	5
No. ramas <i>em</i> I	4	4	4
No. ramas <i>em</i> II	-	-	4
L. <i>bv</i> I (s.fe.I)	Ausentes*	Ausentes*	Ausentes
L. <i>bv</i> II (s.fe.II)	-	Presentes	5-6
L. <i>l'</i> I (s.ti.I)	Ausentes	-	Ausentes
L. <i>l''</i> I (s.ge.I)	-	-	11-15
L. <i>l''</i> II (s.ge.II)	-	-	6-7
L. <i>ft'</i> I	-	-	10-11

L.: longitud, Orn.: ornamentación y Ori.: orientación. **sensu* Keifer (1965: 15).

Tabla 16. Continuación.

Característica	Keifer (1951)	Manson (1984b)	Trinidad <i>et al.</i> (2018)
L. <i>ft</i> ' II	-	-	2-3
L. <i>ft</i> '' I	-	-	15-18
L. <i>ft</i> '' II	-	-	15-16
L. <i>u</i> ' I	-	-	2-3
L. <i>u</i> ' II	-	-	2-3
Orn. coxa I	Microtuberculadas	Granular	Líneas cortas y gránulos
Orn. coxa II	Microtuberculadas	Granular	Líneas cortas y gránulos
Sut. proesternal	Desvanecida*	Ausente	Lisa
L. sut. proesternal	-	-	5-7
L. <i>1b</i> (s.cox.1)	-	6-7	4-6
L. <i>1a</i> (s.cox.2)	-	-	15-18
L. <i>2a</i> (s.cox.3)	-	-	20-26
D. entre <i>1b</i>	-	-	10-11
D. entre <i>1a</i>	-	-	8-10
D. entre <i>2a</i>	-	-	19-23
L. <i>Epg</i>	10	9-17	10-15
A. <i>Epg</i>	18	17-22	18-20
No. líneas <i>Epg</i>	9-11	-	8-10
Orn. <i>Epg</i>	Líneas longitudinales irregulares	Anteriormente granulada y con marcas longitudinales posteriores	Basalmente granulado
L. <i>3a</i> (s.gen.)	11	6-10	8-11
F. apodema gen.	Acuminado	-	Trapezoidal
L. <i>c2</i> (s.l.)	21	13-18	14-17
L. <i>d</i> (s.v.1)	35	40-50	37-44
L. <i>e</i> (s.v.2)	26	32-42	30-35
L. <i>f</i> (s.v.3)	12	12-15	12-15
L. <i>h1</i> (s.acc.)	Ausente**	Ausente	Ausente
L. <i>h2</i> (s.caud.)	-	-	30-39
D. a <i>d</i>	-	-	31-37
D. a <i>e</i>	-	-	18-25
D. a <i>f</i>	-	-	9-14
<i>c2</i> en anillos	10	8	2-3
<i>d</i> en anillos	22	24	14-17
<i>e</i> en anillos	41	44	29-39

F.: forma, L.: longitud, A.: ancho, D.: distancia, Orn.: ornamentación y Ori.: orientación.
 **sensu* Keifer (1965: 15). **Aparentemente.

Tabla 16. Continuación.

Característica	Keifer (1951)	Manson (1984b)	Trinidad <i>et al.</i> (2018)
<i>f</i> en anillos	5***	7***	52-61
No. anillos <i>c2-d</i>	-	-	17-25
No. anillos <i>d-e</i>	-	-	10-15
No. anillos <i>e-f</i>	-	-	7-9
No. anillos dorsales	65-75	75-81	64-73
No. anillos ventrales	-	-	57-66
F. tubérculos	Pequeños y redondos	Óvalos alargados	Alargados

F.: forma. ***Enumerados de la parte posterior a la anterior.

4.2. Síntomas/daños asociados

Los síntomas provocados por *P. gracilis* no se limitan a la frambuesa, sino que también se manifiestan en la zarzamora y en otras plantas dentro de *Rubus*; no obstante, varían de acuerdo con el grado de infestación, especie parasitada y/o condiciones climáticas (de Lillo y Duso, 1996: 586; Jeppson *et al.*, 1975: 494; Vacante, 2015: 351, 353). Comúnmente se observan en especies y variedades de frambuesa cultivadas por años en zonas adyacentes a algún tipo de protección (p. ej. junto a una cerca o traspatio). Estos sitios son reservorios idóneos para los eriófidos, pues normalmente no reciben las medidas apropiadas de control, como las que se tomarían en plantaciones comerciales (Gordon y Taylor, 1976: 505-507; Gordon *et al.*, 1997: 842). Las hojas y los frutos son los órganos más perjudicados.

En algunas regiones, las hojas jóvenes parasitadas por *P. gracilis* suelen presentar manchas irregulares o anillos de color verde pálido (clorosis) sobre el haz (fig. 50A). Conforme las hojas se desarrollan, las manchas se fusionan volviéndose más grandes, abarcando una parte considerable del limbo (figs. 39H). Por lo general, los tricomas abaxiales asociados a estas manchas presentan un crecimiento anormal, dando la apariencia de una superficie glabra (fig. 50B). Con el tiempo, las manchas se transforman en sectores necróticos rojizos. Estos daños suelen ser menos evidentes en hojas maduras. Cuando la infestación es severa, las hojas tienden a reducir su tamaño, deformarse y enrollarse; los folíolos se pandean y vuelven estrechos (figs. 39H; 50C). Esporádicamente, las cañas sufren muerte regresiva (ver anexo 4), estimulando la proliferación de ramas secundarias. De igual forma, a veces se observan pequeñas excrescencias irregulares o

agallas cerca de las nervaduras, especialmente sobre la vena media. Las plantas afectadas se vuelven paulatinamente menos vigorosas, reduciendo su rendimiento (Dinther, 1951: 93; Domes, 1957: 418 - *figs.* 5, 6; Jeppson *et al.*, 1975: 495; Gordon y Taylor, 1976: 504; Jones *et al.*, 1984: 524, lám. 1a-f; Gordon, 1991; de Lillo y Duso, 1996: 587; Vacante, 2015: 353). En Serbia, las plantas de frambuesa reportan una incidencia de más del 50 % de sus hojas con afecciones similares a las previamente descritas (Stamenković *et al.*, 2010: 1136).

Existe cierta discrepancia en cuanto a los síntomas antes descritos, ya que no se sabe con exactitud cuales de ellos son ocasionados directamente por *P. gracilis*. Anteriormente, algunos de estos se relacionaban con un agente viral desconocido. Esta suposición se basaba en el hecho de que las plantas de frambuesa en determinadas localidades, aunque no albergaran eriófidos, manifestaban los mismos síntomas que las de lugares donde *P. gracilis* estaba presente, pero sin ser tan graves como en las últimas (Dinther, 1951: 92-94). Por otro lado, también se descartaba la presencia de un virus porque supuestamente los retoños que surgían de la corona o las raíces de las plantas de frambuesa afectadas no mostraban ningún síntoma hasta la aparición de *P. gracilis* (Domes, 1957: 418, 423). En un estudio posterior, empleando savia e injertos de ‘Tayberry’ con síntomas vinculados a *P. gracilis*, se desestimó la transmisión mecánica de una infección viral al no manifestarse ningún síntoma entre las plantas indicadoras. Asimismo, las plantas parasitadas por *P. gracilis* mostraron una disminución de los síntomas al ser tratadas con vamidotión, demostrando que la severidad de los síntomas se relacionaba con la cantidad de eriófidos en la planta (Jones *et al.*, 1984: 527). Debido a estos estudios, las principales alteraciones foliares ocasionadas por *P. gracilis* se agruparon dentro de las fitotoxemias (ver apartado 4.5) (Oldfield, 1996b: 245).

En la actualidad, se ha comprobado mediante técnicas moleculares que las plantas con los mismos síntomas referidos previamente y en los distintos estudios citados, en realidad son causados por el RLBV (ver tab. A5, anexo5). Aunque los mecanismos de transmisión de este virus continúan estudiándose, es un hecho de que *P. gracilis* es portador y, como sucede con otros emaravirus, probablemente cumple un papel fundamental en el desarrollo de la enfermedad o efectivamente es su vector principal (McGavin *et al.*, 2012; Martin *et al.*, 2013: 175; Jevremović *et al.*, 2016; Dong *et al.*, 2016). Por su parte, un estudio histológico en donde también se corroboró la presencia del RLBV a través de PCR y RT-PCR, tanto en las hojas como en el cuerpo del eriófido, señala que las hojas parasitadas

por *P. gracilis* sufren cambios morfológicos en la epidermis adaxial y abaxial (incluyendo los tricomas), la apariencia de los estomas y los haces vasculares (Tartanus *et al.*, 2015: 115).

Los principales daños asociados a *P. gracilis* en los frutos reciben el nombre de “*dryberry condition* o *disease*”, aludiendo a su etapa final de endurecimiento o momificación. Regularmente, los síntomas comienzan a expresarse en la etapa de cuajado de los frutos; una vez que los pétalos se desprenden del receptáculo estos maduran prematuramente, adquiriendo su tonalidad rojiza. Conforme avanzan las estaciones se tornan café y comienzan a secarse (fig. 50D). Los frutos derivados de floraciones tempranas normalmente son los más afectados, mientras que los que se desarrollan después comúnmente no manifiestan daño alguno (Breakey, 1945b; Webster, 1948: 682; Keifer, 1952: 52; Breakey *et al.*, 1957: 16; Jeppson *et al.*, 1975: 494, 495; Gordon, 1991; de Lillo y Duso, 1996: 587; Vacante, 2015: 353). En ciertas localidades, cuando los veranos son cálidos y secos, se ha visto que los eriófidos se aglomeran en los frutos suscitando la sintomatología anterior; pero además originando frutos deformes, de mala calidad y difíciles de cosechar (quizás porque no se desprenden con facilidad). En cambio, cuando ocurre un periodo fresco y húmedo durante el desarrollo de los frutos verdes, al parecer los eriófidos no forman colonias tan grandes como para inducir malformaciones (Gordon y Taylor, 1976: 504; Jones *et al.*, 1984: 528).

Los síntomas en los frutos se expresan tanto en plantas de frambuesa como de zarzamora, pero como bien se ha mencionado, son altamente dependientes del nivel de infestación, el genotipo del hospedero y el medio ambiente. Como resultado, algunas variedades parasitadas pueden presentar frutos con síntomas semejantes a las fitotoxemias inducidas por *A. esigi* (fig. 50H); por el momento, este trastorno solo se ha observado en plantaciones de *loganberry* (*R. loganobaccus*) en Washington (USA). Al examinar los frutos verdes se detectaron individuos activos sobre la pubescencia y entre las drupillas, causando bronceado y deshidratación a los costados de las drupillas. Los frutos maduros afectados son propensos a exteriorizar marchitez en el ápice (Breakey, 1945b; Jeppson *et al.*, 1975: 495).

Una sintomatología similar ocurre en las frambuesas, es bastante parecida a una escaldadura o quemadura solar; los frutos maduran prematuramente y de forma anormal, muestran machas pálidas que con el tiempo se vuelven café y a veces se extienden al resto del fruto (fig. 50D, F).

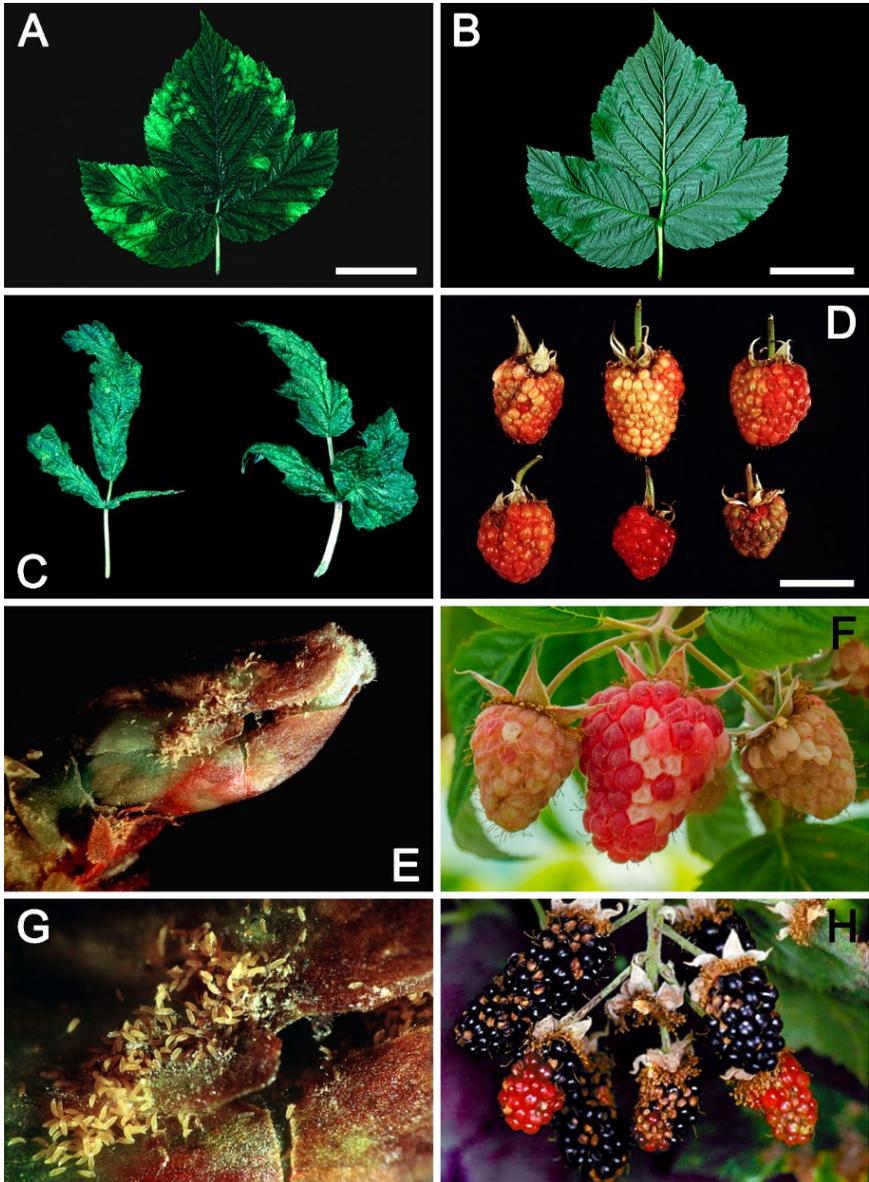


Figura 50. Daños asociados a *P. gracilis*. Hojas de *R.* subg. *Idaeobatus*: (A) manchas cloróticas en el envés; (B) crecimiento anormal de los tricomas abaxiales, porciones aparentemente glabras, más oscuras que el tomento glauco; (C) deformes, enrolladas y con foliolos estrechos. **Frutos de *Rubus*:** subg. *Idaeobatus* (D) ‘Mailing Jewel’ mostrando maduración desigual, deformidades y sectores en proceso de momificación; (E) pequeños, (F) pequeños,

manifestando maduración prematura y desigual (© C-IPM Eragnet: Control of mites in berries, soft fruits and woody ornamentals/WUR-Países Bajos, cortesía de K. Winkler); y subg. *Rubus* (H) 'Marion' exhibiendo maduración desigual, deformidades y drupillas en proceso momificación (© W.F. Mahaffee, Oregon State University-USA). **Yemas axilares de R. subg. *Idaeobatus* 'Mailing Jewel': (E, G)** colonias de eriófidios refugiándose entre las escamas (la primera capa removida para la fotografía). Escala: **A-B** 2.5 y **D** 1 cm. *Notas:* (A-E, G) © FruitGateway, TJHI-Reino Unido, cortesía de S. MacFarlane; (D, E, G) *sensu* Gordon y Taylor (1976: lám. 1C, D). Adaptado con fotografías de: (F) Audenaert *et al.* (2018); (H) www.pnwhandbooks.org.

Al examinar las drupillas, se observa que inicialmente sufren deshidratación en el ápice que luego avanza hacia la periferia y finalmente se momifican. En algunos países de Europa, las manchas pálidas que aparecen en las variedades de frambuesa con frutos rojos y amarillos se atribuyen a la supresión de la pubescencia. De igual manera, los frutos tienden a ser pequeños y deformes. En ciertas localidades donde se han reportado estos síntomas existen pérdidas del 50-70 % de la cosecha (Breakey, 1945a; Breakey *et al.*, 1957: 16; Jeppson *et al.*, 1975: 494, 495; Alford, 2014: 418; Vacante, 2015: 353).

En Serbia, *P. gracilis* es una de las plagas más importantes para el cultivo de frambuesa, además de incitar daños en las hojas, se le imputan diversas alteraciones en los frutos: desarrollo irregular; decoloración de las drupillas; crecimiento, retraso y maduración desigual; malformaciones; y, en infestaciones severas, supresión parcial de la pubescencia en la superficie de las drupillas. Los daños se acrecientan cuando no existe ningún tipo de control. La dispersión de *P. gracilis* en las regiones de cultivo más importantes del país, al parecer, fue favorecida por la obtención de material de propagación directamente de las plantaciones comerciales (Milenkovic y Stanisavljevic, 2003; Milenković y Marčić, 2012: 253).

Como se mencionó en el apartado anterior, uno de los refugios predilectos de *P. gracilis* durante el invierno son las yemas de las cañas. Generalmente, las colonias hibernan semiexpuestas cerca de las yemas o sobre ellas en la unión con el tallo, pero se ha observado que no se escabullen debajo de las escamas como *A. essigi* (Breakey *et al.*, 1957: 16, 17, fig. 13; Jeppson *et al.*, 1975: 495). Sin embargo, en ciertas regiones *P. gracilis* tiene el hábito de protegerse entre las escamas de las yemas, por lo menos debajo de las superficiales (fig. 50E, G) (Dinther, 1951: 91, 92 y 1952: 102; Milenković y Marčić, 2012: 253); en Inglaterra, por ejemplo, se han observado colonias de 60-70 individuos aglomerados entre las escamas de una sola yema de frambuesa (Masse, 1924: 61). Algo similar se reporta

en Escocia, donde se encontró que la mayoría de los eriófidos se localizaba en las cicatrices peciolares ($\bar{x} = 56$) y entre las escamas de las yemas ($\bar{x} = 48$) (fig. 50E, G), pero no eran tan frecuentes en los primordios foliares o florales y en menor grado en las grietas de la corteza de las cañas. Asimismo, los individuos tienden a agruparse en las yemas por encima de los 90 cm del suelo, especialmente entre los 120-135 cm de dicho sector. Cuando los inviernos no son tan fríos y las poblaciones son elevadas, las yemas exhiben parches necróticos como resultado de la actividad alimenticia del eriófido (Gordon y Taylor, 1976: 503). A inicios de primavera, cuando los eriófidos migran hacia las estructuras jóvenes de las floricañas y ocurren infestaciones severas, los brotes suelen marchitarse y con el tiempo se secan. Conforme las estaciones avanzan, es posible encontrar individuos en los tallos, las hojas y las flores, sin provocar mayor daño (Massee, 1924: 61).

Por otra parte, aunque los daños suscitados por *A. essigi* se vinculan directamente con los frutos de la zarzamora y sus variedades semejantes, existen registros que indican su presencia tanto en frambuesa como en híbridos entre ambas (Massee, 1932: 125; Hanson, 1933: 4; de Lillo y Duso, 1996: 587). Los eriófidos colonizan las flores y se alimentan en la base de los frutos mientras estos se desarrollan, las infestaciones severas pueden provocar el aborto total de la baya o únicamente de algunas drupillas (Essig, 1925: 4), cuando esto ocurre los frutos crecen deformes. En tanto los pétalos comienzan a caerse, algunos individuos se desplazan entre las drupillas (tanto fecundadas como no fecundadas) alrededor del núcleo o receptáculo y comienzan a alimentarse (fig. 51D), causando retraso y madurez inusual (Essig, 1925: 4; Massee, 1931: 299 y 1932: 124; Mote, 1930: 1; Breakey y Brannon, 1946: 2; Fisher, 1991: 71; Keifer *et al.*, 1982: 126; Ochoa *et al.*, 1991: 6; Gerding, 1992: 337; Szendrey, 2003: 135). Algunos científicos concuerdan que el daño es proporcional a la cantidad de individuos presentes (Jeppson *et al.*, 1975: 464; Vacante, 2015: 319; Law *et al.* 2020: 330). Pese a ello, esta característica es muy inestable en los frutos, ya que una sola baya con daños evidentes puede albergar apenas unos cuantos individuos; mientras que otra, cientos o miles de ellos aglomerados (Hanson, 1933: 4; Edwards *et al.*, 1935: 7, 9; Breakey y Brannon, 1946: 3; Borgmann, 1950: 149; Breakey y Webster, 1951: 3; Breakey *et al.*, 1957: 5). Normalmente las variedades tardías son las más perjudicadas, pues la demora en la maduración de sus frutos ofrece la oportunidad de que un gran número de eriófidos logre colonizarlos (ver apartado 5.1, *A. essigi*) (Hanson, 1933: 4; Jeppson *et al.*, 1975: 464).

Los frutos atacados usualmente exhiben una tonalidad rojiza brillante o rosa, en ocasiones verdosa, que difiere de su coloración varietal púrpura o granate, resultado de una maduración heterogénea (fig. 51A, B). Esta alteración se conoce como “*redberry condition* o *disease*” (RBD) (Hanson, 1933: 4; Keifer *et al.*, 1982: 126; Ochoa *et al.*, 1991: 6; Gerding, 1992: 337). Por lo general, este síntoma se manifiesta en un sector del fruto (Borgmann, 1950: 149; Alford, 2014: 406), muchas veces en las drupas proximales al cáliz (fig. 51C) (Keifer, 1946: 567; Baker y Wharton, 1952: 158; Gerding, 1992: 337; Szendrey *et al.*, 2003: 135). Sin embargo, se considera sumamente variable, pues su rango de coloración abarca desde una simple drupilla roja en una baya negra hasta una sola drupilla negra en una baya roja (Webster, 1948: 682; Breakey y Webster, 1951: 3; Breakey *et al.*, 1957: 5). Inclusive, algunos frutos severamente infestados, sin importar su estadio fenológico, pueden no manifestar las tonalidades atípicas mencionadas (Essig, 1925: 4; Schumacher, 1968: 10). En California (USA) e Inglaterra, los frutos parasitados de ciertas variedades a veces no sobrepasan el estadio verde. Mientras tanto, en Washington (USA) y Tasmania (Australia), los frutos de color varietal rojo son donde existen los niveles poblacionales más elevados (Hanson, 1933: 4; Davies *et al.*, 2001). En algunos lugares, las bayas maduras infestadas recién cosechadas, adoptan en unas cuantas horas matices sutilmente rojos (Hanson, 1933: 4). Las diversas tonalidades del fruto vinculadas con esta patología se confunden fácilmente con desórdenes fisiológicos, carencia de micronutrientes o daños abióticos (Ochoa *et al.*, 1991: 7; Szendrey *et al.*, 2003: 135). La naturaleza de estas alteraciones no ha sido aclarada del todo, se cree que mientras los frutos se desarrollan *A. essigi* inyecta una toxina que inhibe la maduración de algunas drupillas (Carter, 1939: 297; Jeppson *et al.*, 1975: 464; Oldfield, 1996b: 245; Alford, 2014: 406; Vacante, 2015: 318; Murrietta y Gaskell, 2016: 431).

Las bayas regularmente alcanzan su tamaño normal (Schumacher, 1968: 10), pero las drupillas dañadas tienden a ser un poco más grandes de lo habitual (fig. 51A) (Borgmann, 1950: 149; Edwards *et al.*, 1935: 9; Manson, 1984b: 12). Aun cuando se pueden hallar frutos asintomáticos parasitados, generalmente las drupillas del sector afectado con la RBD son duras (Webster, 1948: 682; Breakey y Webster, 1951: 3; Schumacher, 1968: 10; Oldfield, 1996b: 245; Szendrey *et al.*, 2003: 135; Alford, 2014: 406) y ocasionalmente ásperas (Breakey *et al.*, 1957: 5). Al examinar microscópicamente los costados de las drupillas en su estadio rojo, algunas veces se

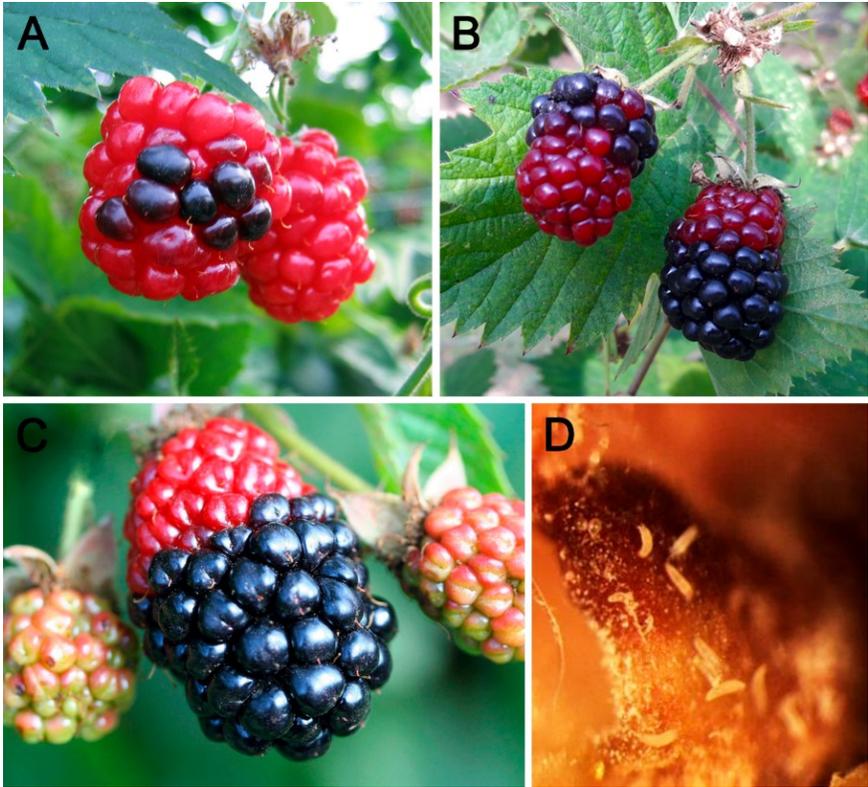


Figura 51. Daños asociados a *A. essigi* en frutos de *R. subg. R.*: (A) deformes con drupillas de color rojo brillante y más grandes de lo usual (© FruitGateway, TJHI-Reino Unido; cortesía de S. MacFarlane); (B) deformes manifestando maduración inusual (© K. Winkler, WUR-Países Bajos, cortesía); (C) con síntoma típico de la “redberry disease” (© IPM of Redberry Mite on Blackberries/TIA-Australia), (D) con colonia de eriófidos entre las drupillas (© S. Quarrell, TIA-Australia). Adaptado con fotografías de: (C, D) www.utas.edu.au/tia.

observan pequeñas protuberancias relacionadas con la actividad alimenticia del eriófido (Hanson, 1933: 4). En Costa Rica se ha visto que las drupillas muestran cicatrices en los sectores donde al parecer hubo un abultamiento de la epidermis; también se han notado deformidades o hendiduras que se extienden desde la base hasta la mitad de estas (Ochoa *et al.*, 1991: 6). A menudo, los frutos dañados carecen de dulzura y no se separan del cáliz con facilidad. Cuando acontecen infestaciones severas, la senescencia natural de las floricañas se ralentiza, quizás porque las hojas continúan

asimilando nutrientes en presencia de frutos inmaduros (Hanson, 1933: 6; Schumacher, 1968: 10). Al avanzar las estaciones, las bayas perjudicadas se mantienen inmutables hasta finales del otoño cuando comienzan a deshidratarse o descomponerse. Con la llegada del invierno, los frutos se momifican y, de no removerse, son aprovechados por *A. essigi* como sitios de hibernación (Essig, 1925: 4; Hanson, 1933: 6; Masee, 1931: 299 y 1932: 125; Borgmann, 1950: 149; Jeppson *et al.* 1975: 464; Fisher, 1991: 71; de Lillo y Duso, 1996: 587; Vacante, 2015: 318, 319). Las poblaciones en los sitios de hibernación tienden a disminuir en presencia de otros ácaros parasitando las mismas estructuras o cuando las condiciones climáticas son adversas (Breakey y Brannon, 1946: 3).

En Tasmania, se ha descubierto que *A. essigi* es un eriófido especializado en colonizar microhábitats fuertemente influenciados por la fenología de su hospedero donde regularmente encuentran alimento y refugio adecuados. Las colonias se concentran en el 20 % basal de la longitud de las primocañas y las floricañas, pero además en el 20 % apical de las últimas (Davies *et al.*, 2001a; Vacante, 2015: 318; Murrietta y Gaskell, 2016: 433). Ahora bien, en Costa Rica las poblaciones se distribuyen en la planta de forma irregular, mientras que en las plantaciones de modo generalizado (Ochoa *et al.*, 1991: 6). Aunque los daños suelen ser mínimos los primeros años a partir de la detección del ácaro en campo, los niveles poblacionales no deben ser desestimados, pues en caso de existir condiciones ideales para el desarrollo del eriófido, las colonias remanentes pueden propiciar una infestación muy severa que perjudique una gran cantidad de frutos (Essig, 1925: 4; Masee, 1931: 299; Szendrey *et al.*, 2003: 135), sobre todo cuando no se efectúa ningún control (Edwards *et al.*, 1936: 1). En los Países Bajos históricamente se registran pérdidas del 50-90 % de la producción (Borgmann, 1950: 149). Por otro lado, en algunas regiones de Costa Rica, se estiman pérdidas del 30 % de la producción (Ochoa *et al.*, 1991: 6). En Hungría, tres semanas después de haber iniciado la maduración de los frutos, se registran incidencias del 60-80 % en plantaciones libres de control (Szendrey *et al.*, 2003: 135). Por su parte, en la costa central de California se reportan pérdidas del 10-50 % de la producción, en ciertas variedades se ha visto que la incidencia oscila alrededor del 53 % (Murrietta y Gaskell, 2016). En diversas locaciones de Australia los productores de zarzamora reportan incidencias de la RBD de 0-70 %. Al mismo tiempo, se observa que dicho valor es proporcional al incremento poblacional de *A. essigi* en plantas silvestres aledañas, aumentando 13.5 ± 2 a 44.9 ± 4 % (Law *et al.*, 2020).

Aunque los frutos afectados con la RBD no representan ningún riesgo para el consumo humano, generalmente el mercado exige uniformidad en cuanto al color, tamaño, forma, peso y dulzura de las bayas; *A. essigi* impacta directamente en cada uno de estos parámetros, motivo por el cual son rechazados para su consumo en fresco o exportación, limitando su uso a la agroindustria, lo que a su vez reduce significativamente su valor comercial (Essig, 1925: 10; Masee, 1931: 299; Ochoa *et al.*, 1991: 6; Szendrey *et al.*, 2003: 135). Además de alteraciones en los frutos, se cree que *A. essigi* origina daños en las yemas, limitando el desarrollo de los brotes axilares, lo cual comúnmente es ensombrecido por la RBD (Gerding, 1992: 337; Vacante, 2015: 318).

En la descripción original de *A. orthomerus*, se menciona que no inflige ningún daño aparente a su hospedero (Keifer, 1951: 94). Sin embargo, más o menos un año después se detectó que es capaz de retrasar el crecimiento de los brotes jóvenes de *R. loganobaccus* (*boysenberry*). De igual manera, al examinar las yemas se descubrió que inducen crecimientos similares a verrugas en la cara interna de las escamas. Cuando los eriófidis logran introducirse en las capas más internas de las yemas provocan que las escamas se tornen rígidas y que los primordios foliares o florales se hinchen y retuerzan. Mientras las colonias continúan alimentándose del tejido interno, las yemas crecen hasta cierto punto, formando agallas (ver “agallas en yemas”, anexo 4) que limitan el surgimiento de nuevas ramas. Con el tiempo las yemas mueren. Además, se han detectado ampollas en la base de las drupillas, internamente en los frutos. Cabe mencionar que esta especie se ha encontrado en Maryland (USA) parasitando yemas de zarzamora (*Rubus* sp.) con síntomas de la RBD (Keifer, 1952: 31, 32; Jeppson *et al.*, 1975: 465; Keifer *et al.*, 1982: 126). En otros países como Nueva Zelanda y Brasil, en donde se registra la presencia de *A. orthomerus*, los hospederos también manifiestan síntomas similares a la RBD (Manson, 1984b: 17; Trinidad *et al.*, 2018: 1215; Trinidad *et al.*, 2019: 6). En México, *A. orthomerus* pudiera ser el vector de las esporas de un hongo desconocido que suscita necrosis en las yemas florales de la zarzamora (Flores-Martínez, 2010). En ciertas zonas, no se le atribuyen daños (Ayala-Ortega, 2017; Acuña-Soto *et al.*, 2019; Ayala-Ortega *et al.*, 2019: 3); en otras, las plantas sufren de infestaciones severas de la RBD (fig. 52A) e incluso se han evaluado tratamientos para su control (Arreguín-Zavala, 2016; Arreguín-Zavala *et al.*, 2021).

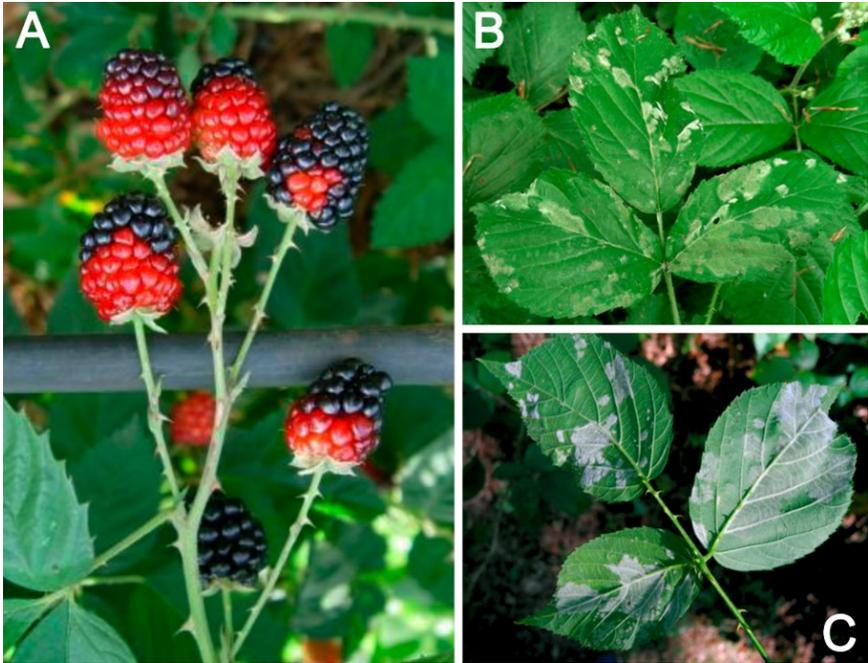


Figura 52. Daños asociados a (A) *A. orthomerus*: frutos de *R.* subg. *R.* ‘Tupy’ con alteraciones semejantes a la *redberry disease* (© J. de J. Arreguín-Zavala, UACH/Michoacán-México); **y *E. gibbosus*:** hojas de *R. plicatus* (= *R. fruticosus sens. str.*) con parches de erineos blanquecinos en la parte (A) abaxial y (B) abaxial (© A. Grosscurt, Países Bajos). Adaptado con fotografías de: (A) Arreguín-Zavala (2016: 60); (B) Ellis (2021).

Por último, *E. gibbosus* es una especie que induce erineos de color blanquecino o grisáceos sobre ambas caras de la lámina foliar, sus márgenes y peciolos (fig. 52C) (Masse, 1931: 301; Boczek, 1964: 228, 229). Asimismo, se le atribuye decoloración o clorosis intervenal en los folíolos de algunas especies de zarzamora (Shi, 2000: 65; Ripka *et al.*, 2020: 180). Como se mencionó en el apartado anterior, la información sobre sus hábitos es sumamente escasa y no tan accesible, sin embargo, se trata de un eriófito relativamente común en varios países de Europa. Se sabe que en zarzamora una densidad de 600-1000 individuos por hoja, alimentándose durante tres semanas, provoca cambios en su valor nutricional y palatabilidad (Petanović y Kielkiewicz, 2010a: 71; Vacante, 2015: 106). Las alteraciones en los ecosistemas y el comercio global pueden contribuir a que esta especie, tal como sucedió con *P. gracilis* y *A. essigi*, sea diseminada

accidentalmente a otras regiones fuera de su habidad y entonces llegue a provocar daños significativos en las plantaciones comerciales.

4.3. Manejo integrado

El manejo integrado de ácaros (MIA), conlleva la manipulación de los niveles poblacionales de un conjunto de especies consideradas plaga a fin de minimizar sus daños, pero sin tratar de eliminarlas. Sin embargo, no solo se centra en las mismas, sino también en los organismos benéficos y su aprovechamiento. Más que implementar medidas de control, previenen el aumento desmesurado de los ácaros, de tal forma que nunca lleguen a ser un problema serio. Involucra distintas estrategias de control compatibles entre sí: culturales, mecánicas, físicas, biológicas, genéticas, químicas y regulatorias (legislativas). El programa de MIA varía cada vez que un componente dentro del agroecosistema se modifica, como al introducir una nueva variedad, la aparición de otra plaga o una enfermedad, cambios en el uso de agroquímicos, etc. Idealmente, el control químico se utiliza racionalmente como último recurso cuando los daños superan los límites establecidos y las demás alternativas no logran disminuir el impacto (Hoy, 2011: 48-50; Cardona-Mejía y Mesa-Cobo, 2015: 135, 136).

Comparados con otros ácaros de importancia agrícola, los eriófidos son especialmente difíciles de manejar. No solo por su diminuto tamaño, sino porque la mayoría de las especies consideradas perjudiciales llevan un estilo de vida endoparásito. Como se ha mencionado, esta clase de eriófidos colonizan los espacios confinados de los órganos de las plantas o inducen una extensa variedad de teratogénias que actúan como refugios relativamente inaccesibles (ver apartado 4.5). Dichos atributos obstaculizan los estudios que contribuyen a determinar y reducir su impacto en los distintos cultivos: granos y oleaginosas, hortícolas, frutícolas, ornamentales y forestales (Van Leeuwen *et al.*, 2010: 206).

La decisión de emplear cualquiera de las tácticas dentro del MIA debe fundamentarse en el monitoreo; en su etapa inicial, implica la correcta identificación de la o las especie(s) que originan los daños y sus depredadores; posteriormente, en cuantificar el grado de infestación (Hoy, 2011: 74). Las técnicas de monitoreo de eriófidos son análogas a las de colecta o muestreo. Aunque todas ellas aplican métodos muy parecidos, se diferencian porque cumplen un propósito distinto, en este caso, determinar el impacto de cierta especie en el cultivo a través de su densidad poblacional. A

grandes rasgos, se clasifican en: no destructivas y destructivas (Vacante, 2015: 140). En las primeras, buena parte del trabajo se efectúa *in situ* realizando estimaciones periódicas directas o indirectas sin acarrear muchas alteraciones. Las directas implican contabilizar los individuos en un determinado número de estructuras (sin retirarlas de la planta), un sector de estas o mediante trampas colocadas estratégicamente; en cambio, las indirectas recurren a la incidencia de los daños. Por el contrario, las destructivas consisten en extraer regularmente fragmentos vegetales (yemas, brotes, hojas, botones, flores, frutos, etc.) para examinarlos en el laboratorio y registrar la cantidad de individuos existentes o llanamente su presencia/ausencia (Hoy, 2011: 74). A este respecto, algunas técnicas destructivas son más eficientes que otras, por ejemplo, aquellas que involucran el lavado de las estructuras, seguido del tamizado y/o filtrado de la solución residual y la cuantificación de los especímenes al microscopio en un área reducida son más precisas y rápidas (ver apartado 4.6) (Monfreda *et al.*, 2010: 277-279). Durante el monitoreo, el tamaño de la muestra puede basarse en unidades aleatorias procedentes de plantas individuales o de sectores del terreno; independientemente del método, se busca que cada punto de muestreo tenga la misma oportunidad de ser elegido dentro del universo de estudio (Hoy, 2011: 74; Henderson, 2021: 24-26).

La estructura de las plantas del género *Rubus* es bastante compleja, esto dificulta enormemente el monitoreo de eriófidos. Gran parte de las investigaciones que han evaluado las poblaciones de *P. gracilis* o *A. essigi* se basan en técnicas destructivas. La más laboriosa consiste en extraer regularmente una cantidad de estructuras de la planta y, mientras se examinan al microscopio estereoscópico, cuantificar los eriófidos presentes (Davies *et al.*, 2001a). Otros utilizan laminas adhesivas donde colocan uniformemente las estructuras, esperan a que se deshidraten o estimulan la salida de los eriófidos mediante la aplicación de un insecticida y posteriormente contabilizan con el estereoscopio los individuos adheridos. A fin de evitar contar dos veces un mismo espécimen, el adhesivo se coloca sobre una superficie rígida cuadrículada y/o de color contrastante (usualmente blanco o negro) (ver apartado 4.6). De igual manera, se han ocupado diferentes técnicas de extracción; las estructuras colectadas (o fragmentos) se sumergen en pequeños recipientes con agua, soluciones alcohólicas o con surfactantes; posteriormente se dejan reposar, agitan manualmente o someten (dentro de un recipiente cerrado) a un baño ultrasónico durante un tiempo para inducir la liberación de los eriófidos de sus refugios; después de retirar las estructuras, la solución remanente se deposita en una pequeña caja de

Petri o se filtra; la caja o el filtro se observan al microscopio donde se cuentan los eriófidos (Gordon y Taylor, 1976: 502; Davies *et al.*, 2001b y 2002; Linder *et al.*, 2008: 86; Murrietta y Gaskell, 2016: 432; Audenaert *et al.*, 2018: 11-13; Law *et al.*, 2020: 321, 322).

Al trabajar con eriófidos dentro de un programa de MIA, resulta complicado establecer una serie de medidas adecuadas para su control, especialmente cuando se trata de una nueva plaga o interactúan varias especies de ácaros en un mismo sitio con hospederos afines. No obstante, existen algunos aspectos generales al momento de enfrentarse a eriófidos plaga, estos se mencionan en la tabla 17. A pesar de la importancia del cultivo de plantas emparentadas a *Rubus* en el mundo, al parecer no se cuenta con un programa de MIA orientado a sus eriófidos de interés económico, solamente se recomiendan determinadas estrategias que varían de acuerdo con la región, especie o variedad cultivada y sistema de producción. En su mayoría, se han adoptado algunas tácticas: culturales, genéticas, químicas, biológicas y regulatorias, a continuación, se mencionan cada una de ellas.

El control cultural es un componente importante dentro del MIA, pues normalmente es compatible con las demás tácticas de control. Conlleva la modificación de las prácticas agronómicas habituales de un cultivo a fin de propiciar un ambiente menos favorable para el ácaro plaga; busca impactar en su capacidad de invasión, reproducción, supervivencia y dispersión llevando sus niveles poblacionales a un límite aceptable (Hoy, 2011: 55; Cardona-Mejía y Mesa-Cobo, 2015: 199). Entre las prácticas culturales para el manejo de *A. essigi* figuran las “podas tempranas”; dependiendo de la especie o la variedad de zarzamora, a finales de otoño o a principios de invierno después de concluir la cosecha, es recomendable eliminar cuanto antes las cañas senescentes. Esta actividad reduce notablemente los microhábitats de hibernación, mermando la cantidad de individuos y sus daños el próximo ciclo. Con la intención de disminuir la supervivencia del eriófido, los residuos de las podas no deben permanecer en la unidad de producción; se sugiere incorporarlos directamente al suelo, compostarlos o quemarlos. Ahora bien, en caso de que no pudieran efectuarse las podas, conviene asegurarse de que no hayan quedado frutos en las plantas tras haber realizado el último corte de la cosecha (Hanson, 1933: 19; Breakey y Brannon, 1946: 4; Borgman, 1950: 157; Szendrey *et al.*, 2003: 136; Murrietta y Gaskell, 2016: 434).

Tabla 17. Estrategias generales para el MIA enfocado a eriófidos.
Traducción de Hoy (2011: 121) con ligeras adaptaciones.

Tácticas de control	
1.	Identificar o desarrollar variedades o biotipos que sean resistentes o tolerantes.
2.	Mantener un balance hídrico adecuado a fin de reducir las tasas de crecimiento poblacional.
3.	Eliminar las malezas o plantas voluntarias donde fácilmente podrían hibernar los eriófidos.
4.	Eliminar o aislar aquellas plantas que presenten síntomas virales o sus vectores.
5.	Modificar las fechas de siembra para tratar de reducir la manifestación o transmisión de alguna de las patologías vinculadas a estos ácaros.
6.	Utilizar plaguicidas en el momento oportuno y de la manera apropiada; por lo general, antes de que se escondan en alguna estructura de la planta o induzcan algún tipo de refugio. La mayoría de los acaricidas suelen combatirlos, aun así, deben rotarse continuamente con base en su modo de acción para no generar resistencia. Los aceites y el azufre comúnmente ofrecen buenos resultados cuando se aplican eficientemente.
7.	Seleccionar los plaguicidas de manera que no perjudiquen a los enemigos naturales de los eriófidos; en caso de existir o estar disponibles, emplear selectivos. Los depredadores naturales normalmente efectúan un control adecuado de los eriófidos cuando su ciclo no es alterado con la aplicación de plaguicidas no selectivos (control biológico conservativo).
8.	El control biológico clásico suele ser una herramienta factible para el manejo de eriófidos invasores.
9.	En ciertos casos, aunque no se comercialicen o encuentren disponibles depredadores o patógenos específicos para el control del eriófido objetivo, es recomendable realizar pruebas con otros organismos controladores accesibles que pudieran mitigar sus efectos (control biológico aumentativo).
10.	Al adquirir o comercializar nuevas especies o variedades de plantas, mejorar la capacidad de detección de las especies de eriófidos potencialmente dañinos.

Al momento de establecer nuevas plantaciones, es apropiado utilizar plantas sanas, libres de ácaros perjudiciales o enfermedades; generalmente esto se logra adquiriéndolas en laboratorios o viveros certificados. Asimismo, el manejo orientado a *P. gracilis* dicta evitar sitios demasiado protegidos como: adyacentes a cercados, vegetación natural o barreras rompevientos; o depresiones en el terreno. Estos lugares actúan como reservorios de la especie, pues algunas plantas o sus secciones tienden a ser vigorosas y escapar a las medidas de control. De igual manera, como las especies silvestres de *Rubus* o aquellas consideradas malezas resultan ser hábitats idóneos para *P. gracilis* y *A. essigi*, es acertado eliminarlas o retirarlas de los alrededores (Borgman, 1950: 158; Gordon y Taylor, 1976: 505, 507; Gordon, 1991: 70; Gordon *et al.*, 1997: 842; de Lillo y Duso, 1996: 587; Szendrey *et al.*, 2003: 136; Law *et al.*, 2020: 330, 332).

La selección de la variedad acorde al ciclo de vida de las cañas es un factor preponderante dentro del manejo. Con el objetivo de prevenir infestaciones severas de *A. essigi* es conveniente adoptar variedades anuales (de primocañas frutíferas), ya que después de terminar su periodo productivo usualmente las cañas se cortan al ras de suelo, eliminando los sitios de hibernación. En contraste, aunque en las bianuales se corten las floricañas, los eriófidos prevalecen en las primocañas. Además, se ha visto que en las variedades bianuales *A. essigi* se concentra más en los frutos que en las yemas vegetativas; mientras que en las anuales sucede lo contrario (Murrietta y Gaskell, 2016: 433). Por otro lado, también es importante realizar un buen manejo de los fertilizantes, en presencia de *A. essigi* las aplicaciones no deben ser excesivas (Szendrey *et al.*, 2003: 136), quizás porque estimulan sus poblaciones, como sucede con los tetraníquidos al aplicar con cierta frecuencia fertilizantes nitrogenados (Hoy, 2011: 56).

Como cualquier otro organismo, las plantas expresan cierto grado de variación fenotípica y genética entre sus individuos que les permiten contrarrestar los daños infligidos por los parásitos que las colonizan (Van Leeuwen *et al.*, 2010: 218). La resistencia varietal a la herbivoría es una de las estrategias más importantes dentro del MIA, se le considera un mecanismo de control ideal porque regula de forma natural a la plaga (Cardona-Mejía y Mesa-Cobo, 2015: 157). Sin embargo, son pocos los estudios enfocados a detectar los componentes que confieren resistencia a las plantas atacadas por eriófidos. En las hojas de ciertas variedades de zarzamora infestadas por *E. gibbosus*, se ha identificado un incremento en la concentración de los compuestos fenólicos (inhibidores alimenticios de las plantas) que a su vez disminuye la concentración de los carbohidratos y aumenta la de las proteínas solubles (ambos estimulantes alimenticios de las plantas). Debido a esto, se piensa que un incremento en la proporción de la relación entre estos compuestos podría limitar la capacidad alimenticia del eriófido (Vacante, 2015: 106; de Lillo *et al.*, 2018: 6).

Identificar las fuentes de resistencia no es una tarea sencilla, implica un extenso conocimiento de la plaga y las plantas con las que se pretende trabajar. Al parecer, las variedades de maduración tardía son proclives a sufrir daños por *A. essigi*, pues la ventana de oportunidad para colonizar sus frutos es más amplia que en las tempranas (ver apartado 5.2) (Hanson, 1933: 4; Jeppson *et al.*, 1975: 464; Keifer *et al.*, 1982: 126). Históricamente, en Oregón (USA) las variedades de zarzamora ‘Evergreen’ e ‘Himalaya’ se consideran susceptibles (presentan daños iguales o mayores que el promedio, *sensu* Cardona-Mejía y Mesa-Cobo, 2015: 158) a manifestar

la RBD inducida por *A. essigi* (Hanson, 1933: 4; Edwards *et al.*, 1935: 9). En Tasmania, los productores identifican las variedades ‘BL454’ y ‘Chester’ como susceptibles (Law *et al.*, 2020: 330). Al igual que todos los genotipos de zarzadoras de hábito erecto y semierecto que se cultivan en el oeste de USA, las siguientes variedades son propensas a *A. essigi*: ‘DrisBlackNine’ (Finn *et al.*, 2018: 753), ‘Eclipse’ (Finn *et al.*, 2020a: 753), ‘Galaxy’ (Finn *et al.*, 2020b: 970) y ‘Twilight’ (Finn *et al.*, 2020c: 1151; Finn *et al.*, 2020d: 1171). Por lo visto, el tomento natural de las cañas favorece la supervivencia de *A. essigi* al permitirle desplazarse con seguridad a sus microhábitats, debido a esto, la selección de variedades menos pubescentes podría contribuir a reducir el nivel de infestación en los frutos y potencialmente la RBD (Davies *et al.*, 2001b: 22).

Los mecanismos de resistencia en las variedades de frambuesa y zarzadora parasitadas por *P. gracilis* son prácticamente desconocidos. Con todo, se cree que la morfología de las yemas quizás es un rasgo que define la susceptibilidad en las plantas de frambuesa, pues las infestaciones más severas normalmente se presentan en aquellas con yemas más compactas y suculentas, como las de ‘Malling Jewel’ cultivada en Escocia. Por su parte, en este mismo país, se reconoce a ‘Malling Promise’ como tolerante. En ciertas regiones de Francia donde *P. gracilis* es una plaga persistente, algunas variedades como ‘Schoenman’ y ‘September’ no manifiestan daños aparentes, de ahí que se les contemple como resistentes (Gordon y Taylor, 1976: 506, 507; Alford, 2014: 418). La variedad ‘Glen Ample’ en Polonia es señalada como altamente susceptible; se sospecha que su importación fue la causa de la llegada de *P. gracilis* y del RLBV al país (Tartanus *et al.*, 2015: 123).

Como sucede con otros eriófidos de importancia económica, el control de las especies perjudiciales para *Rubus* tradicionalmente se ha efectuado mediante la aplicación de plaguicidas químicos con unos cuantos modos de acción (tab. 18). Algunos de ellos son insecticidas o fungicidas con efectos acaricidas. Al respecto, se cree que los ácaros comparten algunas de las respuestas fisiológicas a las sustancias químicas con los insectos, pero la realidad es que han sido poco estudiados (Hoy, 2011: 61). No obstante, es de esperar que varios de los ingredientes activos permitidos en diversos países sean prohibidos a medida que se adopten o creen regulaciones internacionales (Van Leeuwen *et al.*, 2010). Debido a los intrincados hábitos de las especies inductoras y habitantes/buscadoras de refugios, el periodo de efectividad de estos productos se restringe a su fase migratoria, cuando abandonan sus microhábitats temporales para colonizar nuevos

sitios acorde a sus necesidades. Los ingredientes activos que producen mejores resultados normalmente son aquellos con actividad residual prolongada sobre la planta (Childers *et al.*, 1996: 695).

En este sentido, tanto para el control de *A. essigi* como *P. gracilis* se aconseja realizar dos o tres aplicaciones previas a la floración, la primera a inicios de primavera cuando las yemas comienzan a hincharse y la segunda tan pronto los cargadores tengan una longitud de ~ 30 cm o se hayan formado los botones florales, pero antes de que abran. Cuando los niveles poblacionales son muy elevados, es apropiado efectuar una aplicación intermedia a las antes mencionadas, mientras acontece el crecimiento vegetativo de las cañas (Mote, 1930; Masee, 1932: 125; Breakey y Brannon, 1946: 4; Webster *et al.*, 1948: 682; Breakey y Webster, 1951: 4, 16; Breakey *et al.*, 1957: 5, 17; Jeppson *et al.*, 1975: 464, 495; de Lillo y Duso, 1996: 587, 588; Vacante, 2015: 319, 353). En su lugar, Davies *et al.* (2001b: 22) mencionan que como la dispersión activa de *A. essigi* ocurre entre la etapa fenológica verde y roja de los frutos, la ventana de oportunidad para la aplicación de plaguicidas es desde la apertura de las flores hasta que la mayoría de los frutos exhiben su tonalidad rojiza. Aun así, se necesita considerar la fitotoxicidad del ingrediente activo y su periodo de carencia.

Tabla 18. Ingredientes activos utilizados para el control de eriófididos asociados a *Rubus*. Elaborada con base en la clasificación del IRAC (2022).

Modo de acción (MdA)	Pg	Ae	Ao	Referencias
Sistema nervioso y muscular				
Inhibidores de la acetilcolinesterasa (1A):				
<i>Metomilo</i> *	x	-	-	Vacante (2015: 353)
Inhibidores de la acetilcolinesterasa (1B):				
<i>Azinfós-metilico</i> *	x	-	-	Vacante (2015: 353)
<i>Demeton-S-metil</i> *	x	-	-	Domes (1957: 419); Vacante (2015: 353)
<i>Dimetoato</i> *	x	-	-	Milenković y Marčić (2012: 254)
<i>Formotión</i> **	x	-	-	Gordon y Taylor (1977)
<i>Paratión</i> *	x	-	-	Domes (1957: 419)

Pg: *P. gracilis*, Ae: *A. essigi* y Ao: *A. orthomerus*. *Altamente peligrosos autorizados en México. **Prohibidos en México y varios países del mundo (ambos *sensu* Bejarano-González, 2017 y PAN, 2021). El subgrupo de cada MdA se coloca entre paréntesis, mientras que el ingrediente activo en cursivas.

Tabla 18. Continuación.

Modo de acción (Mda)	Pg	Ae	Ao	Referencias
<i>Vamidotión*</i>	x	-	-	Gordon y Taylor (1977); Gordon (1991: 70)
Antagonista de canales de sodio (2A):				
<i>Endosulfán**</i>	x	x	-	Gordon y Taylor (1977); Alford (1979); Milenković y Marčić (2012: 254); Vacante (2015: 319)
<i>Endrina**</i>	x	-	-	Gordon y Taylor (1977);
Moduladores del canal de sodio (3B):				
<i>Clorobencilato**</i>	x	-	-	Jeppson <i>et al.</i> (1975: 495); Vacante (2015: 353)
Moduladores alostéricos del canal de cloro dependiente del glutamato (6):				
<i>Abamectina*</i>	x	-	x	Milenković y Marčić (2012: 254); Tartanus <i>et al.</i> (2015); Arreguín-Zavala <i>et al.</i> (2021)
Crecimiento y desarrollo				
Inhibidores del crecimiento de ácaros afectando CHS1 (10A):				
<i>Hexitiazox*</i>	-	-	x	Arreguín-Zavala <i>et al.</i> (2021)
Inhibidores del acetil CoA carboxilasa (23):				
<i>Spirodiclofén*</i>	x	-	-	Linder <i>et al.</i> (2008)
<i>Spirotetramat</i>	x	-	-	Tartanus <i>et al.</i> (2015)
Respiración				
Inhibidores del transp. de electrones en el complejo mitocondrial III, punto de acople II (20B):				
<i>Acequinocyl</i>	-	-	x	Arreguín-Zavala <i>et al.</i> (2021)
Inhibidores del transporte de electrones en el complejo mitocondrial I (21A):				
<i>Fenpiroximato*</i>	x	x	-	Szendrey <i>et al.</i> (2003); Milenković y Marčić (2012: 254); Tartanus <i>et al.</i> (2015)
<i>Pyridabén*</i>	-	x	-	Szendrey <i>et al.</i> (2003)
<i>Tebufenpirad</i>	x	-	-	Tartanus <i>et al.</i> (2015)
Desconocido o no específico (UM)				
<i>Azufre</i>	x	x	-	Essig (1925: 7-10); Hanson (1933); Borgman (1950); Dinther (1952); Gordon (1991: 70); Fisher (1991: 71); Szendrey <i>et al.</i> (2003); Linder <i>et al.</i> (2008); Çetlin <i>et al.</i> (2015); Tartanus <i>et al.</i> (2015)

Pg: *P. gracilis*, Ae: *A. essigi* y Ao: *A. orthomerus*. *Altamente peligrosos autorizados en México.
**Prohibidos en México y varios países del mundo (ambos *sensu* Bejarano-González, 2017 y PAN, 2021). El subgrupo de cada Mda se coloca entre paréntesis, mientras que el ingrediente activo en cursivas.

Tabla 18. Continuación.

Modo de acción (Mda)	Pg	Ae	Ao	Referencias
<i>Bromopropilato</i> **	-	x	-	Szendrey <i>et al.</i> (2003); Milenkovic y Stanisavljevic (2003: tab. 3)
<i>Dicofol</i> *	x	-	-	Gordon y Taylor (1977)
<i>Quinometionato</i> *	x	-	-	Gordon y Taylor (1977)
<i>Mancozeb</i> *	-	x	-	Quarrell (2021)
<i>Polisulfuro de Ca</i>	x	x	x	Essig (1925: 7-10); Mote (1930); Massee (1931: 299, 300 y 1932: 125); Hanson (1933); Edwards <i>et al.</i> (1935 y 1936); Breakey y Brannon (1946: 4); Webster (1948: 682); Borgman (1950); Breakey y Webster (1951: 4, 16, 17); Dinther (1951); Breakey <i>et al.</i> (1957: 5, 17); Jeppson <i>et al.</i> (1975: 464, 495); Gordon (1991: 70); Fisher (1991: 71); Szendrey <i>et al.</i> (2003); Çetlin <i>et al.</i> (2015); Arreguín-Zavala <i>et al.</i> (2021)
Extractos y aceites (crudos o refinados) vegetales de Mda desconocido o incierto (UNE)				
<i>Aceite de neem</i>	-	-	x	Arreguín-Zavala <i>et al.</i> (2021)
Hongos entomopatógenos de Mda desconocido o incierto (UNF)				
<i>Beauveria bassiana</i> (cepas)	x	-	-	Minguely <i>et al.</i> (2021)
<i>Metarhizium anisopliae</i> (cepas)	x	-	-	Minguely <i>et al.</i> (2021)
Disruptores mecánicos no específicos (UNM)				
<i>Aceite mineral</i>	x	x	-	Dinther (1952: 102); Szendrey <i>et al.</i> (2003); Tartanus <i>et al.</i> (2005)
<i>Aceite de vaselina</i>	-	x	-	Szendrey <i>et al.</i> (2003)
No incluidos en la clasificación del IRAC***				
<i>Tolilfluanida</i> **	-	x	-	Merabet <i>et al.</i> (2002); Vacante (2015: 319)
<i>Benomilo</i> *	x	-	-	Gordon y Taylor (1977); Vacante (2015: 353)

Pg: *P. gracilis*, Ae: *A. essigi* y Ao: *A. orthomerus*. *Altamente peligrosos autorizados en México. **Prohibidos en México y varios países del mundo (ambos *sensu* Bejarano-González, 2017 y PAN, 2021). ***Algunos se mencionan en el texto. El subgrupo de cada Mda se coloca entre paréntesis, mientras que el ingrediente activo en cursivas.

Cuando se experimenta un verano seco y cálido en el transcurso del ciclo productivo, es recomendable efectuar un tratamiento al finalizar la cosecha, después de remover las cañas senescentes (usualmente durante el otoño). De esta manera, se disminuye la cantidad de individuos que buscan

colonizar nuevos sitios de hibernación, lo cual se traduce en un menor número de aplicaciones primaverales. Mas aún, se pudiera elegir un ingrediente activo igual de nocivo para los tetraníquidos que muchas veces aprovechan las mismas condiciones (Gordon y Taylor, 1976: 507; Linder *et al.*, 2008: 87; Milenković y Marčić, 2012: 254).

Al llevar a cabo las aplicaciones se sugiere utilizar aspersores de alta presión con boquillas que distribuyan uniformemente el producto y liberen gotas lo suficientemente pequeñas como para depositarse en las estructuras más inaccesibles de la planta. La pulverización con aspersores manuales a menudo no ejerce un control adecuado sobre las poblaciones de *A. essigi* (Mote, 1930: 2; Edwards *et al.*, 1935: 30; Borgman, 1950: 158; Fisher, 1991: 71). Además, es conveniente incorporar a la solución un buen coadyuvante para que el ingrediente activo logre penetrar el tomento de las estructuras (Davies *et al.*, 2001b: 22). Con la intención de evitar quemaduras en las plantas, antes de cualquier aplicación, especialmente de azufre o sus equivalentes, se sugiere realizar un riego y evitar llevarlas a cabo cuando el ambiente sea demasiado caluroso y seco (Essig, 1925: 10). La selección de los plaguicidas implica considerar su efecto sobre los depredadores naturales que regulan las poblaciones de eriófidos (Davies *et al.*, 2001b: 22).

El uso irracional de plaguicidas, como las aplicaciones calendarizadas, originan individuos resistentes, tienden a eliminar los organismos benéficos; suscitan efectos nocivos para el medio ambiente, la salud de los trabajadores y los consumidores. De igual manera, varias de las sustancias empleadas son costosas, se encuentran sujetas a regulaciones restrictivas y crean dependencia en unas cuantas compañías (Hoy, 2011: 48, 49). Por tales razones, algunos productores optan por alternar los tratamientos químicos sintéticos con aceites derivados del petróleo como: alquitrán, parafinas (p. ej. mineral o vaselina); los cuales se recomiendan aplicar antes de la apertura de las yemas (Dinther, 1952: 102; Szendrey *et al.*, 2003: 137; Tartanus *et al.*, 2005: 123). Al parecer, ninguno de estos aceites tiene efecto químico sobre el ácaro, más bien actúan al contacto sofocando cualquiera de sus estadios, incluidos los huevos. Entre las ventajas de utilizarlos frente a los compuestos sintéticos es que no generan resistencia, el equipo de protección personal requerido es mínimo (overol, gafas y máscara de seguridad), su toxicidad en los vertebrados es baja, son menos perjudiciales para los depredadores naturales, no estimulan brotes de plagas secundarias y dejan de ser tóxicos al degradarse (Hoy, 2011: 66).

Análogamente, existen otros agentes naturales utilizados como alternativa de control, fundamentalmente en plantaciones con manejo orgánico. Históricamente, el azufre elemental, humectable o micronizado y el polisulfuro de calcio se consideran excelentes acaricidas para el combate de *A. essigi* y *P. gracilis* (tab. 18). Comparados con otros plaguicidas, regularmente su costo es mucho menor. Aunque a veces pueden ocasionar efectos fitotóxicos, algunas variedades de frambuesa susceptibles a *P. gracilis* toleran dosis elevadas (Linder *et al.*, 2008: 87). Su toxicidad en mamíferos es prácticamente nula (Vacante, 2015: 122). Sin embargo, los fitoseidos son bastante sensibles (Hoy, 2011: 65). Por otro lado, se cree que la azaridactina podría utilizarse para controlar a *P. gracilis* (Milenković y Marčić, 2012: 254). Asimismo, tanto el aceite de colza como el de soya y otros extractos vegetales se consideran agentes promisorios para el control de eriófidos; por ejemplo, al aplicar o alternar aceite de soya; extractos de canela, neem o chile-ajo junto con otros ingredientes activos, existe una disminución de las poblaciones de *A. orthomerus* y la incidencia de la RBD en ‘Tupy’ (Arreguín-Zavala *et al.*, 2021). Los polisacáridos naturales adicionados a fertilizantes o aceites producen buenos resultados para el control de *P. gracilis*, pues cumplen la función de inmovilizar al eriófido (Tartanus *et al.*, 2015: 123).

Al igual que otros ácaros, el control biológico de eriófidos se basa en gran medida en el uso de depredadores y rara vez en otros patógenos (Van Leeuwen *et al.*, 2010: 213). En términos generales, se compone de tres estrategias fundamentales: clásicas, conservativas y argumentativas. Las clásicas involucran la importación, evaluación (previa a la liberación) y establecimiento de los enemigos naturales de una plaga específica. En cambio, las conservativas se centran en aprovechar y mantener las especies nativas que naturalmente ejercen o pudieran ejercer un control sobre la plaga. Las argumentativas se dividen en: inoculativas e inundativas, ambas consisten en liberar enemigos importados o nativos producidos comercialmente. La diferencia estriba en la frecuencia, dosis (cantidad de individuos o inóculo) y propósito de las liberaciones. Las primeras consisten en realizar liberaciones periódicas a una dosis no muy elevada con el objetivo de regular la población de una plaga a lo largo del ciclo productivo; en tanto que las segundas, conllevan liberaciones masivas en un corto espacio de tiempo a fin de reducir drásticamente los niveles poblacionales de una plaga (Hoy, 2011: 50, 51; Vacante, 2015: 130, 131; Cardona-Mejía y Mesa-Cobo, 2015: 138).

Aunque al parecer no existen estudios sobre las estrategias de control biológico enfocadas en los eriófidos perjudiciales del cultivo de plantas emparentadas a *Rubus*, se han detectado una amplia variedad de depredadores que pudieran actuar en su contra y utilizarse en programas de manejo. Hanson (1933: 9) reiterado por Borgman (1950: 151, 152) señalan a *Meta-seiulus pomi* (Parrott, 1906) (Phytoseiidae) (*sensu* Demite *et al.*, 2022) como un depredador que contribuye en gran medida a reducir las poblaciones de *A. essigi*, pues su ciclo vital coincide con el de este eriófido y suele frecuentar los mismos microhábitats. Mientras tanto, en Hungría se han identificado varios depredadores durante la etapa de maduración de los frutos que pudieran ejercer control sobre *A. essigi*: *Typhlodromus pyri* Scheuten, 1857 (Acari: Phytoseiidae), *Euseius finlandicus* (Oudemans, 1915) (Phytoseiidae), *Amblyseius andersoni* (Chant, 1957) (Phytoseiidae), *Kampimodromus aberrans* (Oudemans, 1930) (Phytoseiidae), *Zetzellia mali* (Ewing, 1917) (Acari: Stigmaeidae), *Orius* sp. (Hemiptera: Anthocoridae), *Aeolothrips intermedius* Bagnall, 1934 (Thysanoptera: Aeolothripidae), *Haplothrips subtilissimus* (Haliday, 1852) (Thysanoptera: Phlaeothripidae), *Stethorus punctillum* (Weise, 1891) (Coleoptera: Coccinellidae) y *Holobus flavicornis* (Lacordaire, 1835) (= *Oligota flavicornis*, Coleoptera: Staphylinidae); la mayoría de estas especies son depredadores de tetraníquidos y eriófidos (Szendrey *et al.*, 2003: 135).

Dentro de los ácaros depredadores asociados al cultivo de zarzamora, se ha visto que algunos tydeidos y fitoseidos son lo suficientemente pequeños y planos como para buscar a *A. essigi* entre las drupillas de los frutos. En California, se registran cuatro especies pertenecientes a Phytoseiidae: *Galendromus annectens* (De Leon, 1958), *G. occidentalis* (Nesbitt, 1951), *Neoseiulus californicus* (McGregor, 1954) y *Metaseiulus arboreus* (Chant, 1957). Las tres primeras se agrupan en la categoría tipo II (depredadores selectivos de tetraníquidos, *sensu* McMurtry y Croft, 1997: 294); mientras que la última en la categoría tipo III (depredadores generalistas), esta especie se ha observado tanto en plantas silvestres como cultivadas lo cual pudiera indicar que tiene la capacidad de adaptarse al manejo agronómico que se realiza en las plantaciones comerciales. La mayoría de estas especies, salvo la última mencionada, generalmente se encuentran disponibles en el mercado (Murrietta y Gaskell, 2016: 434).

En algunas regiones de México se han reportado diferentes especies de ácaros depredadores (Phytoseiidae) que confluyen con *A. orthomerus* en ‘Tupy’: *N. californicus*, *Typhlodromalus peregrinus* (Muma, 1955), *Euseius quetzali* McMurtry, 1985; *Diaphoroseius josephi* (Yoshida-Shaul

& Chant, 1991) y *Proprioseiopsis aetus* (Chant, 1959) (Ayala-Ortega *et al.*, 2019b). De estos fitoseidos, al parecer, el único que se encuentra disponible comercialmente es *N. californicus*.

Por otra parte, entre los depredadores promisorios para el control de *P. gracilis* se encuentran: *T. pyri* y *Phytoseiulus macropilis* (Banks, 1904) (Phytoseiidae). Ambos se consideran habitantes recurrentes de las plantas de zarzamora, particularmente del conjunto de especies europeas (*R. fruticosus* aggr.). En algunas plantaciones de frambuesa en Escocia, se ha detectado que *T. pyri* muestra cierta tolerancia a la aplicación de acaricidas organofosforados utilizados para combatir a *P. gracilis*. Asimismo, en Yugoslavia se destaca su importancia como un controlador eficaz de esta plaga (Gordon y Taylor, 1977: 522; Gordon, 1991: 70). Lo mismo ocurre con *P. macropilis* en Serbia, en donde se reporta como un eficiente regulador natural de *P. gracilis* (Milenković y Marčić, 2012: 255). Ahora bien, los depredadores no son los únicos organismos detectados para el control de *P. gracilis*, los hongos: *Beauveria bassiana* (Bals.-Criv.) Vuill. (Hypocreales: Cordycipitaceae) y *Metarhizium anisopliae* (Metschn.) Sorokīn (Hypocreales: Clavicipitaceae) se reconocen como excelentes candidatos que podrían inocularse (1×10^7 esporas·mL⁻¹) en el cultivo de frambuesa. A este respecto, los eriófidos son artrópodos susceptibles a ser parasitados por esta clase de hongos, ya que su cuerpo es relativamente suave, sin demasiadas capas de cutícula gruesa; igualmente algunas especies se refugian en sitios húmedos y oscuros, ideales para el desarrollo de los hongos (Minguey *et al.*, 2021: 4).

En México, un estudio donde se evaluó la inoculación (1×10^{12} esporas·mL⁻¹) de *Hirsutella thompsonii* F.E. Fisher (Hypocreales: Ophiocordycipitaceae) para el control de *A. orthomerus* encontró que el uso exclusivo de este hongo no contribuye a disminuir la incidencia de la RBD en la fructificación lateral de ‘Tupy’. Sin embargo, se observó que disminuye ~ 50 % los niveles poblacionales de *A. orthomerus* con respecto a las plantas donde no se efectúa ningún control (Arreguín-Zavala *et al.*, 2021: 195, 199). Además de hongos, en Michoacán se ha estudiado el efecto de la inoculación de las bacterias: *Streptomyces griseus* (Krainsky, 1914) Waksman & Henrici, 1948 *emend.* Liu *et al.*, 2005 *emend.* Liu & *al.*, 2005 (Actinomycetales: Streptomycetaceae) y *Micromonospora endolithica* Hirsch *et al.*, 2004 (Actinomycetales: Micromonosporaceae) en combinación con extractos de neem e higuera (*Ricinus communis* L.) sobre la incidencia de la RBD suscitada por *Acalitus* sp. (muy probablemente *A. orthomerus*) en ‘Tupy’; durante el segundo corte de la cosecha se encontró

que la incidencia se redujo de ~ 40 % a 16-19 %. No obstante, con la finalidad de evaluar la viabilidad de estas alternativas se cree necesario realizar los monitoreos del eriófido con base en sus poblaciones (Lemus-Soriano *et al.*, 2016: 318).

Actualmente, algunos países han adoptado medidas regulatorias a fin de evitar el ingreso y/o establecimiento de eriófidos de importancia económica. En Nueva Zelanda, dichas acciones señalan a *A. essigi* y *A. orthomerus* como “*non-regulated organism*”, esta categoría indica que es improbable que estas especies ocasionen daños significativos, quizás porque llevan varios años presentes y se mantienen controladas (ver apartado 5.1). Sin embargo, el Ministerio de Industrias Primarias (MPI) advierte que ambos eriófidos se encuentran regulados en Sudáfrica (BNZ, 2020). En la misma medida, México considera a *A. essigi* una “plaga regulada sujeta a vigilancia pasiva”, aunque su presencia todavía es cuestionable (ver apartado 3.7), esta condición establece que se trata de un riesgo fitosanitario estacional o esporádico dentro del territorio nacional (DGSV-CNRF, 2019). De manera similar, en Perú la Resolución Directoral N° 0056-2012-AG-SENASA-DSV y su listado anexo determinan a *A. essigi* como un ácaro “cuarentenario no presente” en el país, en cuyo caso se aborda como una plaga potencialmente dañina para ciertas regiones (DSV, 2021).

Por otro lado, en Nueva Zelanda *P. gracilis* recibe el estatus de “*regulated organism*” y “*quarantine pest*” (organismo regulado y plaga cuarentenaria), con lo cual se asume como una especie sujeta a control oficial con el potencial de impactar en el país sin importar se encuentre presente (mas no ampliamente distribuida) o no. También puede recibir esta acepción cuando se determina como un vector de otro organismo igualmente regulado, pese a ello, no es el caso del RLBV. Asimismo, se especifica como “*unwanted organism*” (organismo indeseable), es decir, cuenta con la capacidad de ocasionar daños a los recursos físicos, naturales y/o a la salud humana (BNZ, 2020). En Chile la Resolución SAG N° 2396/2018 considera a *P. gracilis* como una “plaga regulada ausente”, de modo que los siguientes hospedantes se tratan como plagas reglamentadas (sujetas a medidas fitosanitarias): *Fragaria* spp., *Ribes* spp. y *Rubus* spp. (CIPF, 2019b).

Página intencionalmente en blanco

Parte III Materiales y Métodos

Página intencionalmente en blanco

5. Características Ecológicas de la Zona de Estudio

El municipio de Zamora de Hidalgo, Michoacán se ubica en la zona limítrofe sur de la Altiplanicie Mexicana en la subprovincia fisiográfica Sierras y Bajíos Michoacanos (Ihl, 2019); se extiende entre los 19° 56' y 20° 07' N y entre 102° 07' y 102° 25' W; limita al norte con los municipios de Ixtlán y Ecuandureo, al este con Ecuandureo, Tlazazalca y Tangancicuaro, al sur con Tangancicuaro y Jacona, al oeste con Jacona, Tangamandapio, Chavinda e Ixtlán (fig. 53) (INEGI, 2009).



Figura 53. Ubicación política de la zona de estudio. Tomada de INEGI (2019).

Gran parte del territorio lo conforman llanuras de origen aluvial compuestas por suelos vertisoles, rodeadas por lomeríos de diferentes altitudes (Ihl 2019; Bedolla-Ochoa *et al.* 2019). El clima predominante es templado del tipo semicálido subhúmedo con lluvias en verano, de menor humedad [(A)C(w₀)] (INEGI 2009; Bautista *et al.* 2019). La estación meteorológica activa más cercana se encuentra en Urepetiro, Tlazazalca (No. 16137; 19° 58' 30'' N, 102° 07' 37'' W; 1753 m s. n. m.) la cual registra una temperatura media normal de 18.2 °C, siendo enero el mes más frío (4.3 °C) y mayo el más cálido (31.5 °C); anualmente precipitan alrededor de 845 mm distribuidos de mayo-octubre (periodo húmedo) (tab. A8, anexo 8). Con base a la metodología propuesta por Pájaro-Huertas y Ortiz-Solorio (1992), la duración del periodo de crecimiento eliminando el riesgo

de la primera y última helada (aprox. 8 de octubre y 15 de marzo, respectivamente) es de 159 días (fig. 54).

La vegetación típica de la zona se trata de selva caducifolia la cual, debido a la deforestación con fines agrícolas, se restringe casi exclusivamente a las serranías (Ihl y Bautista 2019). El territorio se sitúa en la cuenca hidrológica Lerma-Chapala, sin embargo, los manantiales superficiales y subacuáticos fungen como principal fuente de abastecimiento de agua para la agricultura (Israde-Alcántara y Mendoza 2019).

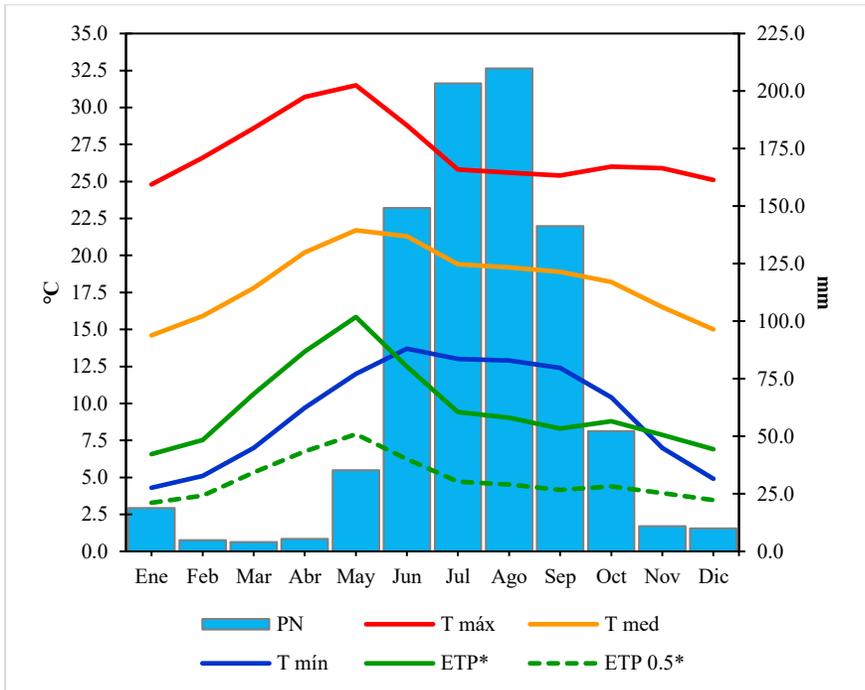


Figura 54. Climograma estación 16137 Urepetiro, Michoacán. Anotaciones: PN precipitación normal, *T máx* temperatura máxima normal, *T med* temperatura media normal, *T mín* temperatura mínima normal, ETP evapotranspiración potencial, ETP 0.5 evapotranspiración potencial al 50 %, * estimada por el método Thornthwaite. Elaborada con datos del SMN (2019).

6. Eriófidos Asociados a Zarcamoras

El material vegetal colectado provino de diferentes unidades de producción ubicadas en Zamora, Michoacán y otros municipios aledaños. Los muestreos se efectuaron del 15 de diciembre de 2018 al 6 de diciembre de 2019. La producción de zarzamora se lleva a cabo en todos los predios de forma intensiva, empleando cubiertas plásticas (macrotúneles), utilizando técnicas de cultivo forzado y de manejo orgánico o convencional (tab. 19). Cada localidad se compone de varias subparcelas de 1-2 ha sembradas con distintas variedades de zarzamora cada una (*R. subg. R.*) y delimitadas entre sí por medio de calles. Las plantas se disponen en camas y conducen a manera de setos o espalderas, orientadas de N-S.

Tabla 19. Procedencia del material vegetal colectado.

Municipio	Predio	Fecha dd·mm·aa	Coordenadas		Altitud m s. n. m.
			N	W	
Zamora:					
	Ojo de Agua*	15.XII.18	20° 02' 16.85''	102° 11' 45.63''	1584
	Paraiso*	13.IX.19	20° 01' 23.30''	102° 15' 07.10''	1582
Jacona:					
	La Bollera**	15.XII.18	19° 55' 40.97''	102° 19' 58.41''	1691
	Ocales**	08.XI.19	19° 56' 04.30''	102° 17' 04.70''	1635
Tangamandapio:					
	El Nopalito A**	15.XII.18	19° 54' 35.87''	102° 23' 23.21''	1817
	Colibri**	19.VII.19	19° 55' 51.00''	102° 24' 48.10''	1706
	El Nopalito B**	08.XI.19	19° 56' 35.50''	102° 23' 23.00''	1814

*Orgánico. **Convencional.

6.1. Muestreo y embalaje

Los muestreos se realizaron en una subparcela por localidad, seleccionando aquellas que mostraban síntoma/daños asociados a eriófidos o se encontraban en una etapa fenológica susceptible (p. ej. desarrollo del fruto). Con base a la distribución de las plantas, de los surcos medios y extremos de cada subparcela, se escogieron 10 plantas, cada planta representó un punto de muestreo en donde se seleccionó una caña al azar (muestreo sistemático) (fig. 55) (Badii *et al.* 2004: 37; Henderson, 2021: 24). Considerando su longitud total, la caña se dividió en tres estratos: superior, medio e inferior. Del estrato superior se sustrajeron los primeros 25 cm de la parte apical, mientras que, de los estratos medio e inferior, se escogió

aleatoriamente una hoja primaria y una rama secundaria de la cual se cor-taron los primeros 25 cm apicales. La mayoría de los segmentos sustraídos contaban con diferentes estructuras: yemas, hojas, botones, flores y frutos. Las estructuras se almacenaron en bolsas de polietileno con cierre hermético (26.8 x 24.1 x 6.6 cm, Ziploc®) junto con dos trozos de papel absorbente en su interior. El aire contenido se liberó presionando y cerrando el empaque. Las bolsas se rotularon con los datos de la colecta y transportaron en una hielera con gel refrigerante. En total se obtuvieron 140 muestras compuestas, de las variedades: ‘DrisBlackThirteen’ (Elvira™), ‘DrisBlackSeven’ (Vanessa™), ‘DrisBlackSeventeen’ (Rebeca™), ‘DrisBlackFive’ (Dasha™) y ‘DrisBlackNineteen’ (Paulina™) (tab. 20).



Figura 55. Patrón de distribución del muestreo.

Tabla 20. Cantidad de muestras procesadas.

Predio	Variedad				
	DB13*	DB7**	DB17***	DB5***	DB19***
Ojo de Agua	10	10	-	-	-
Paraiso	10	-	-	10	-
La Bollera	10	10	10	-	-
Ocales	10	-	-	-	10
Nopalito A	10	10	10	-	-
Nopalito B	10	-	-	-	-
Colibrí	10	-	-	-	-
Total	70	30	20	10	10

DB13: Elvira, DB7: Vanessa, DB17: Rebeca, DB5: Dasha y DB19: Paulina. *Prim. fruct. semi-erectas e inermes. **Floríc. fruct. erectas a semi-erectas con espinas. ***Floríc. fruct. semi-erectas con espinas.

6.2. Preservación y montaje

El material vegetal se examinó en el Centro Nacional de Referencia Fitosanitaria (CNRF), Servicio Nacional de Inocuidad y Calidad Agroalimentaria (SENASICA). Las muestras se mantuvieron en refrigeración a 4 ± 2 °C, reemplazando quincenalmente el papel absorbente. Las ramas se revisaron de forma directa empleando un microscopio estereoscópico Zeiss® Stemi SV 6 de 8-50 x. Los eriófidos se extrajeron manualmente de las estructuras usando una minucia entomológica de acero inoxidable (no. 15, ENTO-SPHINX®) o una pestaña humana montada en un palito de bambú. Conforme estos se extrajeron, se transfirieron a una caja de Petri (\varnothing interno = 3 cm) con una gota de glicerol donde fueron sumergidos, limpiados y clasificados. Posteriormente, los especímenes se conservaron en viales de borosilicato de 4 mL con alcohol etílico al 70 % y unas cuantas gotas de glicerol (~ 5) (de Lillo *et al.* 2010). Cada frasco se etiquetó con los datos concernientes a la colecta (etiqueta ecológica); para evitar que las etiquetas se borraran al sumergirse, estas se imprimieron en papel opalina libre de ácido (120 g, pochteca®) con tintan seca (tónor). El material preservado en húmedo se depositó en la “Colección Nacional de Ácaros” (CNAC) (clave de registro: DFE-IN-040-1097), la asignación de su número de catalogo se encuentra en proceso.

El montaje de los eriófidos en laminillas permanentes se hizo utilizando el medio “Berlese modificado” (tab. A7, anexo 6) y cubreobjetos redondos ($\varnothing = 12$ mm y espesor 0.13-0.17 mm, Pearl®), depositando un solo espécimen por preparación (Amrine y Manson 1996; de Lillo *et al.*

2010). En algunas laminillas, antes de colocar el cubreobjetos, se añadió al medio 2-3 fibras de *Espeletia* sp. (Asteraceae); dicha operación contribuyó rotar el espécimen y ubicarlo en posición dorsoventral o lateral para su descripción y registro fotográfico (de Lillo, com. pers.). Las preparaciones se aclararon dentro de una estufa de secado a 80 °C por 1-2 h, el proceso se vigiló con un microscopio óptico convencional a 60 x. Después, las preparaciones se secaron a 60 °C durante 15-20 días, verificando que el medio estuviera firme y cristalino (Montiel-Parra, comp. pers.). Las preparaciones se sellaron manualmente con “pintura para pisos en áreas húmedas” (Ultrafácil®, Comex®), aplicando dos capas con un intervalo de secado de 24 h a 60 °C entre ambas. Las etiquetas ecológicas se imprimieron con tóner a su máxima calidad en papel grado archivo (Resistall Paper, no. cat. 219-368511, University Products®), se adhirieron de lado izquierdo de las laminillas con pegamento reversible (Klucel G, EX-LIBRIS®). El mes de la fecha de colecta se indica en números romanos y el nombre científico de los hospederos (variedades de zarzamora) se menciona conforme al Código Internacional de Nomenclatura para Plantas Cultivadas (CINPC) y la Unión Internacional para la Protección de las Obtenciones Vegetales (UPOV) (Brickell *et al.*, 2016; UPOV, 2020). De ser el caso, se registraron los daños/síntomas observados en la estructura de donde se extrajo el eriódido.

6.3. Descripción y corroboración

Las especies encontradas se examinaron por lo menos con alguna de las siguientes técnicas de microscopía: óptica de contraste de fases (PCLM), óptica de contraste interdiferencial o Nomarski (DICLM) y electrónica de barrio (SEM). Las descripciones morfométricas se realizaron a partir de microfotografías capturadas en la Unidad de Microscopía del Instituto de Investigaciones Biomédicas (IIBO) de la UNAM mediante un microscopio Olympus® IX71 invertido (Olympus Corporation, Tokio, Japón) equipado con cámara digital Evolution™ VF Color Cooled (Media Cybernetics Inc., Maryland, USA). Durante el proceso se obtuvo una secuencia de imágenes tratando de abarcar el plano Z de cada espécimen, así como de algunas regiones y estructuras de interés. Las imágenes en formato “.TIFF” se analizaron mediante el software libre ImageJ 1.53k cerciorándose de su calibración. La longitud del cuerpo y de las sedas caudales (*h2*) se determinó a partir de imágenes a 40 x (LUCPlanFLN 40x/0.60 Ph2); el resto de las características a 100 x (UPlanSApo 100x/1.40 oil). Las mediciones se

efectuaron conforme a lo establecido en Amrine & Manson (1996: 383-386) y de Lillo *et al.* (2010: 301-305); utilizando especímenes montados dorsoventralmente y, en ocasiones, lateralmente. La posición de montaje distinta a la dorsoventral se especifica en los datos del espécimen. La terminología general y la clasificación taxonómica empleadas se fundamentan en Lindquist (1996a) y Amrine *et al.* (2003), salvo cuando se alude a otras referencias; mientras que la anatomía interna del genital femenino y sus parámetros morfométricos, en los trabajos de Chetverikov *et al.* (2012) y Chetverikov (2014a). La distancia entre los tubérculos escapulares se estimó según Druciarek *et al.* (2016: fig. 1C). Ciertas estructuras que no fueron lo suficientemente evidentes o nítidas como para medirlas únicamente se mencionan como “presentes” para evitar confusión. A menos que se indique lo contrario, todas las medidas se expresan en micras (μm) y corresponden a la magnitud longitud (L.). Los valores se registraron en una hoja de Microsoft Excel® donde se obtuvo la media, la desviación estándar (SD) y el rango (señalado entre paréntesis). Con excepción de la SD, todos los datos se redondearon al número entero positivo inmediato. La ausencia de variación se precisa con un asterisco (*). Los valores recabados en aquellas especies con un solo espécimen ($n = 1$) encontrado durante todo el periodo de muestreo provienen de diez repeticiones, en cuyo caso, únicamente se coloca la media. Algunos de estos especímenes no pudieron ser montados o remontados en posición dorsoventral, por esa razón solo se midieron algunas de sus características.

A fin de apreciar determinadas estructuras y complementar las descripciones, algunos especímenes se fotografiaron a 40, 60 y 100 x en el “Laboratorio de Acarología Anita Hoffmann” de la Facultad de Ciencias (UNAM), utilizando un microscopio Zeiss® Axioskop 2 FS *plus* equipado con objetivos para DICLM y una cámara Zeiss® AxioCam MRc. De igual modo, en el Laboratorio Nacional de la Biodiversidad (LaNaBio) del Instituto de Biología (IB) de la UNAM se tomaron microfotografías de SEM con un equipo Hitachi® SU1510 (Hitachi, Japón) a 10 kV, preparando los especímenes conforme a la metodología de Otero-Colina (com. pers.) con ligeras modificaciones (tab. A9, anexo 9). Los especímenes se recubrieron con una capa de oro de 20 mÅ dentro de un metalizador QUORUM (modelo Q15OR) por 2 min. La escala gráfica en las imágenes de PCLM y DICLM se colocó con el mismo software donde se efectuaron las mediciones, de nuevo, asegurándose de su calibración; en tanto que las de SEM, a través del software propio del equipo. La corrección del brillo, el contraste y la limpieza del fondo de las microfotografías; así como la elaboración de

las figuras y diagramas, se realizó en Photoshop® CC versión 2020 (Adobe Systems Inc.).

El género de los especímenes se determinó basándose en las claves de Linquist & Amrine (1996) y Amrine *et al.* (2003); mientras que, a nivel de especie, usando las descripciones de Nalepa (1891, 1898 y 1911); Has-san (1928); Keifer (1938, 1939a y b, 1941 y 1951); Domes (1957); Jeppson *et al.* (1975); Manson (1984a y b); Knihinicki y Boczek (2002); Pye y de Lillo (2010); y Trinidad *et al.* (2018) (ver apartado 5.1). Para su corroboración, algunos especímenes y fotografías se enviaron a los profesores: J.W. Amrine Jr. (West Virginia University, USA) (Sarratt *et al.*, 2022) y Enrico de Lillo (Università degli studi di Bari Aldo Moro, Italia), parte de sus comentarios se incluyen en los resultados. Las etiquetas taxonómicas se elaboraron según las especificaciones de las etiquetas ecológicas, adhiriéndolas a la derecha de las laminillas. El mes de la fecha identificación y, de existir corroboración, se coloca en números romanos. Adicionalmente, se incluyen los siguientes datos: determinador; sexo o estadio; tipo de medio, fibras y sellador utilizados; y posición de montaje. El número de catálogo del material estudiado se asignó conforme a los criterios de la colección de resguardo: CNAC y “Colección Entomológica del CNRF” (CECR) (clave de registro: DGVS-CC-304-18). En el texto, los nuevos registros se indican con una viñeta (•); a falta de información precisa sobre su ubicación, se brinda una aproximación de esta entre corchetes; cada campo se separa con punto y coma.

Los daños observados en campo se caracterizaron empleado la “Clave de síntomas y signos asociados a eriófidos” propuesta en el anexo 4; la recopilación bibliográfica del apartado 5.2.; y las descripciones en Keifer *et al.* (1982), Audenaert *et al.* (2018) y TJHI (2019a y b). Adicionalmente, se realizó un registro fotográfico de estos. El brillo y el contraste de las imágenes en formato “.NEF” o “.JPG” se corrigió en la misma versión de Photoshop arriba mencionada. La corroboración se efectuó al momento de procesar el material vegetal e identificar/confirmar las especies asociadas.

7. Distribución Intraplanta de *Phyllocoptes gracilis* (Nal.)

La evaluación se llevó a cabo en el predio “Ojo de Agua” ubicado en el municipio de Zamora, Michoacán (20° 02’ 16.85’’ N, 102° 11’ 45.63’’ W). El sitio de estudio contempla dos subparcelas sembradas con variedades comerciales de zarzamora (*R. subg. Rubus*), delimitadas por medio de calles. La de mayor superficie (1.6 ha) sembrada con ‘DrisBlackSeven’ (DB7), mientras que la otra (1.3 ha) con ‘DrisBlackThirteen’ (DB13). La producción se lleva a cabo de forma intensiva (220 x 50 cm entre camas y plantas, respectivamente), bajo cubiertas plásticas (macrotúneles de 6 m de ancho), técnicas de forzado (estimulado más de una cosecha anual) y manejo orgánico. Las plantas se disponen en camas orientadas de N-S y conducen en setos. Estos últimos se componen de una sucesión de postes paralelos de 2 m de alto ubicados a 4 m de separación, los cuales sostienen perpendicularmente cinco líneas de alambre galvanizado a 40 cm entre sí.

7.1. Muestreo, embalaje y selección

Acorde a la superficie, ambas subparcelas se dividieron en 30 cuadrantes; posteriormente únicamente se seleccionaron 13 de estos: tres la parte media y cinco de cada extremo (figs. A5 y 6, anexo 10). Con el propósito de minimizar la variabilidad, los últimos setos del extremo oeste de la subparcela sembrada con DB13 fueron descartados del área de muestreo, ya que presentaban condiciones distintas a los demás (menor longitud y sin cobertura plástica). Los muestreos se efectuaron del 2 de agosto al 6 de diciembre de 2019 con una frecuencia de 15 días, abarcando un ciclo productivo. A partir de números aleatorios, se ubicó una planta distinta por cuadrante en cada muestreo, de la cual se eligió una sola caña productiva al azar. Ahora bien, de cada una se extrajo un fragmento de 30 cm de longitud por estrato, incluyendo todas sus estructuras según su etapa fenológica, manejo agronómico y exposición a la luz. El superior abarcó los primeros 40 cm apicales de cada caña; mientras que el inferior, los 40 cm subsecuentes a los 40 cm basales de cada caña; la diferencia entre ambos se consideró como el estrato medio. La ubicación de los estratos a lo alto de los setos fue impuesta por el crecimiento ortótropo de las cañas y el manejo agronómico. Al comenzar el muestreo, las floricañas de DB7 rebasaban la última línea de alambre (2 m), pero después de practicar el despunte, se mantuvieron o excedieron ligeramente la altura de este alambre hasta finalizar el muestreo. Por su parte, las primocañas fructíferas de DB13 se encontraban,

al iniciar muestreo, en la tercera línea de alambre (1.20 m) y al terminar alcanzaron o sobrepasaron la última.

Cada segmento extraído se envolvió en toallas de papel absorbente y se empaco individualmente teniendo en cuenta los mismos criterios de embalaje mencionados el apartado 8.1. En el laboratorio, el material vegetal se sacó de su empaque y colocó en charolas individuales con papel absorbente; permaneciendo 10 min a temperatura ambiente con el propósito de que perdiera un poco de humedad. Luego, empleando un bisturí o tijeras de disección, se separaron las diferentes estructuras distribuidas en cada segmento de caña, las cuales se clasificaron de acuerdo con su variedad, estrato y tipo. Las yemas laterales fueron las únicas que no se separaron del segmento de caña o las ramas. Con el propósito de evitar la proliferación de patógenos, se removieron las anteras, los pétalos o sus reminiscencias tanto de las flores como de los frutos inmaduros. Posteriormente, de cada grupo de estructuras, se seleccionaron aleatoriamente solamente diez de ellas, conformando submuestras para la extracción-cuantificación de los eriófidios (tab. 21). El material más frágil: brotes apicales (BA, rba), brotes laterales (BL), botones (rbt) y flores (rfl), fueron almacenados individualmente en microtubos de 1.5 mL con alcohol al 70 %. El resto de las estructuras se colocaron entre toallas secantes que eran reemplazadas semanalmente. Cada submuestra se depositó en un empaque con cierre hermético que fue rotulado con los datos propios de cada muestra. El material se mantuvo en refrigeración a 4 ± 2 °C hasta su procesamiento. En total (*n*) se analizaron 100 submuestras de la variedad DB13 y 93 de la DB7. La cantidad de submuestras por muestra fue determinada por el estadio fenológico y el manejo agronómico del cultivo en cada fecha de muestreo.

Tabla 21. Submuestras procesadas.

Fecha	Superior	Medio	Inferior
'DrisBlackThirteen' (Elvira™):			
02-ago	BA, YL	-	-
16-ago	BA, YL	-	-
30-ago	BA, YL	-	-
13-sep	BL, HL	BL, HL	BL, HL
27-sep	BL, HL, rba	BL, HL	BL, HL

BA: brotes apicales, YL: yemas laterales, BL: brotes laterales, HL: hojas laterales y rba: ramas-brotes apicales

Tabla 21. Continuación.

Fecha	Superior	Medio	Inferior
'DrisBlackThirteen' (Elvira™):			
11-oct	HL, rba, ryl, rhl, rbt, rfl, rfv	HL, BL, rba, ryl, rhl	BL, HL, ryl, rhl, rba
25-oct	HL, ryl, rhl, rbt, rfl, rfv	HL, ryl, rhl	HL
08-nov	HL, ryl, rhl, rbt, rfl, rfv, rfr	HL, ryl, rhl, rbt, rfl, rfv, rfr	HL, ryl, rhl, rbt, rfl, rfv
22-nov	HL, ryl, rhl, rbt, rfl, rfv, rfr, rfn	HL, ryl, rhl, rbt, rfl, rfv, rfr, rfn	HL
06-dic	HL, ryl, rhl, rbt, rfl, rfv, rfr, rfn	HL, ryl, rhl, rbt, rfl, rfv, rfr, rfn	HL
'DrisBlackSeven' (Vanessa™):			
02-ago	BA, YL, HL	-	-
16-ago	BA, YL, HL	YL, HL	YL, HL
30-ago	YL, BL	YL, BL	YL, BL
13-sep	BL	BL	BL
27-sep	BL	BL	BL
11-oct	BL, rba, ryl, rhl, rbt	BL, rba, ryl, rhl	BL, rhl, ryl, rba
25-oct	ryl, rhl, rbt, rfl, rfv	ryl, rhl, rbt, rfl	ryl, rhl, rbt
08-nov	ryl, rhl, rbt, rfl, rfv	ryl, rhl, rbt, rfl, rfv	rhl, ryl, rbt, rfl
22-nov	ryl, rhl, rbt, rfl, rfv, rfr	ryl, rhl, rbt, rfl, rfv	rhl, ryl, rbt, rfl
06-dic	ryl, rhl, rbt, rfl, rfv, rfr, rfn	ryl, rhl, rbt, rfl, rfv	rhl, ryl, rbt, rfl, rfv

BA: brotes apicales, YL: yemas laterales, BL: brotes laterales, HL: hojas laterales, rba: ramas-brotes apicales, ryl: r.-yemas laterales, rhl: r.-hojas laterales, rbt: r.-botones, rfl: r.-flores, rfv: r.-frutos verdes, rfr: r.-frutos rojos y rfn: r.-frutos negros.

7.2. Extracción y cuantificación

Los eriófidos se extrajeron con base a la metodología de Monfreda *et al.* (2007) con algunas modificaciones. A fin de evitar la pudrición de los frutos rojos (rfr) y negros (rfn), las submuestras con estas estructuras se procesaron como prioritarias. Las estructuras se cortaron en trozos más pequeños para extraer la mayor cantidad posible de eriófidos, incluyendo los de las partes más inaccesibles. Las yemas (YL, ryl) fueron desprovistas de sus escamas y los frutos se desprendieron del cáliz y desgranaron. Los trozos se depositaron en un vaso de precipitados de mayor capacidad que el volumen de los fragmentos y se cubrieron con una solución de lavado. Las estructuras conservadas en tubos Eppendorf se vertieron directamente en el vaso de precipitados junto con el alcohol; cada estructura se tomó firmemente con las pinzas de disección y, sin salirse del vaso, se seccionó utilizando tijeras de disección. Empleando un atomizador con agua destilada, el instrumental se enjuagó dos veces dentro del vaso y luego se cubrieron los trozos con la solución de lavado.

La solución fue elaborada a partir de agua corriente, 0.2 % de Polisorbato 80 (Tween 80®) y 1 % de hipoclorito de sodio comercial (NaClO). Para preparar la solución, primero se calentó el agua a 75 °C sobre un agitador magnético. Tras haber colocado la barra magnética y programado el dispositivo a 100 rpm, se añadió paulatinamente el Polisorbato y se dejó disolver. Luego, se agregó el hipoclorito y mantuvo en agitación hasta lograr un medio homogéneo. Finalmente, se dejó enfriar antes de utilizarse.

Posteriormente, la suspensión en cada vaso de precipitados, se agitó por lo menos 15 min en un agitador orbital a 150 rpm. Después, previo al tamizado, se volvió a agitar manualmente con una varilla de vidrio por un lapso de 5 min. A continuación, fue limpiada y reducida a través de cuatro tamices de metal ordenados de mayor a menor apertura. Inicialmente, la suspensión se limpió a través de los primeros dos tamices de 8 in de diámetro: no. 20 (850 µm) y no. 80 (180 µm). Después, la suspensión restante se redujo vertiéndola en los tamices de 3 in de diámetro: no. 270 (53 µm) y no. 500 (25 µm). Los sedimentos de los últimos dos tamices fueron depositados en un vaso de precipitados de 100 mL, enjuagando las cribas dos veces con agua destilada a presión mediante un atomizador.

La suspensión restante se filtró al vacío utilizando membranas cuadrículada de nitrocelulosa color negro (ø 47 mm y 0.8 µm, Sartorius Stedim Biotech®), montada en un embudo para partículas pequeñas (PALL®) (de Lillo, comp. pers.). El vaso de precipitados se enjuagó dos veces a presión. Después de filtrar la suspensión, la membrana se colocó en una caja de Petri (ø interno = 5 cm) y etiquetó con los datos de la muestra. Los eriófidos retenidos en la membrana se cuantificaron de forma directa a través del estereoscopio Zeiss® Stemi 2000 de 6.5-50 x, usando un contador manual de cuatro dígitos. Durante el proceso, no se discriminó entre estadios inmaduros y adultos. Las membranas se mantuvieron hidratadas con agua destilada. Cuando fue necesario, las muestras procesadas se refrigeraron a 4 ± 2 °C, sellando las cajas Petri con tiras de papel Parafilm®.

7.3. Análisis estadístico

Los datos obtenidos en ambas variedades fueron sometidos a las pruebas de asimetría y curtosis descritas en Zar (2014: 93-97), normalidad (Ryan-Joiner, RJ) y homogeneidad de varianzas (Levene). Debido a la presencia de estructuras inhabitadas y valores atípicos (Grubbs), los datos no cumplieron con los supuestos de normalidad, de modo que fueron

transformados empleando el $\log(x + 1)$, resultando en una distribución logarítmica-normal [DB13: $\bar{x} = 12.96 \pm 3.63$ (media \pm SD), $n = 100$, $RJ = 0.997$, $P > 0.10$; DB7: $\bar{x} = 27.51 \pm 6.0$, $n = 93$, $RJ = 0.992$, $P > 0.10$] (Gordon y Taylor, 1976; Davies, 2001a; Zar, 2014: 303-307; Badii *et al.*, 2011: 67, 68; Henderson, 2021: 27-19).

Con el propósito de conocer la fluctuación poblacional y la distribución intraplanta del eriófido en las dos variedades estudiadas, se realizó un análisis de varianza (ANOVA) comparando de manera independiente la densidad (media de eriófidos·submuestra⁻¹) entre los factores: fechas de muestreo, estratos y tipo de estructura (= microhábitat). Aquellos que mostraron diferencias significativas se analizaron mediante las pruebas: LSD de Fisher (LSDF) y Tukey-Kramer (TK), ambas para comparaciones múltiples con tamaños de muestra desiguales (Montgomery y Runger, 2009: 586, 587; Zar, 2014: 244, 245; Glover y Mitchell, 2016: 247-253). Exceptuando los gráficos de intervalo, todos los valores se expresan en función de los datos originales mediante el antilogaritmo del dato transformado (x') menos uno ($10^{x'} - 1$) (Zar, 2014: 306).

A fin de determinar el patrón de distribución del eriófido por estrato, se estimó el índice de dispersión de Taylor (Badii *et al.* 2011; Cardona-Mejía y Mesa-Cobo, 2015: 82-85; Henderson, 2021: 34-36), el cual se representa a través de la pendiente (b) en la ecuación de la regresión lineal entre los logaritmos de la media (\bar{x}) y la varianza (s^2) del número de eriófidos·submuestra⁻¹ en cada estrato por fecha de muestreo:

$$\log s^2 = \log a + b \cdot \log \bar{x}$$

El tipo de dispersión se establece al cumplirse cualquiera de las siguientes premisas: $b < 1$ “casi uniforme”, $b = 1$ “al azar” o $b > 1$ “agregada”. Entre mayor sea el valor de b , mayor es el grado de agregación. La estimación de este índice no requirió utilizar los datos transformados a pesar de no satisfacer los supuestos de normalidad (Zar, 2014: 381-384). Finalmente, se graficó la densidad de la especie en cada estrato a través del periodo muestreo. Las diferentes pruebas estadísticas como sus gráficos se realizaron en el software Minitab® versión 17 (Minitab Inc., USA), empleando un nivel de significancia del 5 % ($\alpha = 0.05$).

Página intencionalmente en blanco

Parte IV Resultados y Discusión

Página intencionalmente en blanco

8. Eriófidos Asociados a Zarzamora

Familia: Eriophyidae Nalepa, 1898

Subfamilia: Phyllocoptinae Nalepa, 1892

Tribu: Phyllocoptini Nalepa, 1892

Género: *Phyllocoptes* Nalepa, 1889

***Phyllocoptes gracilis* (Nalepa, 1890) (figs. 56-65, tabs. 22, 23).**

Cecidophyes gracilis (Nalepa, 1890a): Nalepa, 1890b: 67; Nalepa, 1891: 385-387, lám. I: figs. 9, 10

Phyllocoptes rubi (Whitehead, 1892)

Eriophyes gracilis Nalepa, 1890: Nalepa, 1898: 28; Masee, 1924: 60, 61, fig. XIX; Domes, 1957: 411-414, figs. 1-3

Phyllocoptes parviflori Keifer, 1939a: 146, lám. XLIII

Phyllocoptes gracilis (Nal.): Jeppson *et al.*, 1975: 494-497, fig. 129f; Pye y de Lillo, 2010: 18, 19, fig. 4

HEMBRA ($n = 11$). Cuerpo fusiforme (figs. 56, 62), color vital amarillo o salmón claros, 164 (140-211), 51 (42-56) de ancho, 56 (48-62) de profundidad. **Gnatosoma.** Orientado oblicuamente hacia abajo, 19 (14-22), sedas pedipalpocoxales *ep* 3 (2-3), sedas dorsales pedipalpogenuales *d* 3 (2-3), sedas subapicales pedipalpotarsales *v* 1 (1-2); retenedores quelicerales (*cr*) acuminulados, 2 (2-3); estiletos quelicerales 15 (13-16), estiletos auxiliares 13 (12-16), estilete oral flexionado en la parte media, 6 (5-8). **Escudo prodorsal (figs. 57A, C; 58A).** Subtriangular, 35 (32-37), 38 (32-42) de ancho; lóbulo frontal corto, redondeado anteriormente, 4 (3-5), 7 (4-8) de ancho; placa supracapitular (*sensu* Chetverikov *et al.*, 2019a) ligeramente evidente por encima del margen del lóbulo frontal, transparente y triangular. Ornamentación del escudo en forma de red. Márgenes laterales definidos en la parte anterior y difuminados conforme avanzan hacia la posterior. Línea media (*m*) ligeramente ondulada, difuminada anteriormente y a veces discontinua. Admedias (*ad*) completas, ligeramente onduladas, parten del extremo distal del lóbulo frontal, al avanzar hacia la parte posterior se ensanchan dando la apariencia de un matraz aforado o sitar. Las primeras submedias (*sm1*) surgen de la parte anterior de los márgenes laterales del escudo, se bifurcan más o menos a la mitad de su trayectoria formando una celda fusiforme que se une al extremo basal anterior de cada tubérculo escapular. Las segundas submedias (*sm2*) son líneas ligeramente difuminadas y discontinuas que parten de los márgenes laterales del escudo por debajo de las *sm1*; más o menos a la mitad de su rumbo se curvean externamente y enseguida se bifurcan, las ramas internas convergen con el costado externo de las celdas fusiformes de las *sm1*, mientras que las ramas externas tocan alguno de los primeros anillos incompletos que preceden el

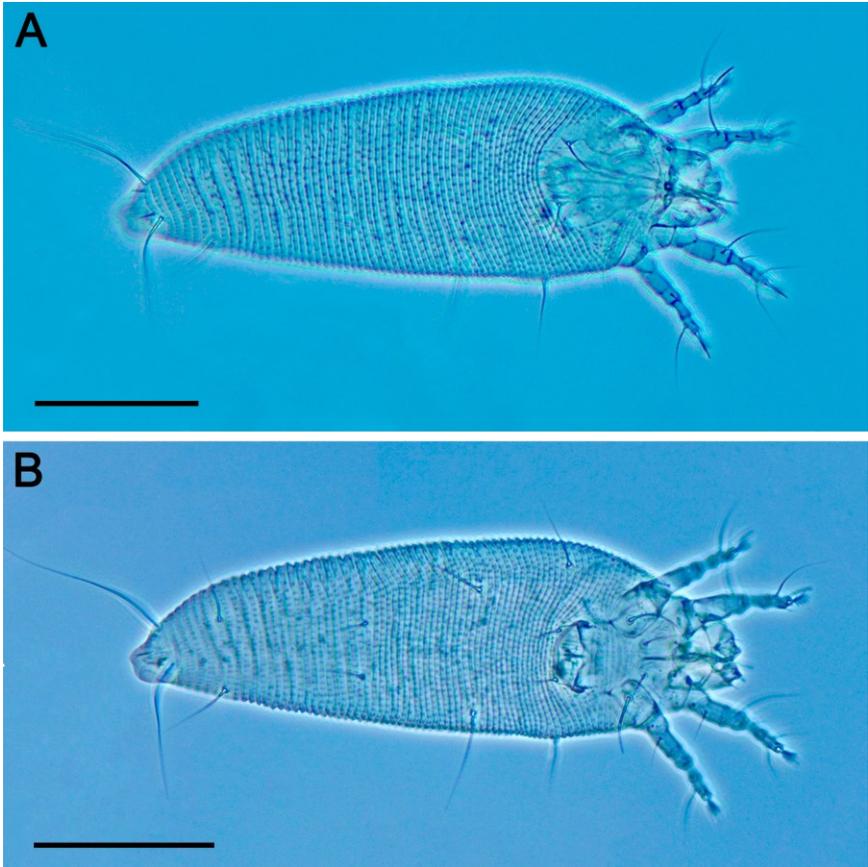


Figura 56. Microfotografías de DICLM del cuerpo de una hembra de *Phyllocoptes gracilis*. Vista (A) dorsal y (B) ventral. Escala: A y B 50 μ m.

margen posterior del escudo. Todas las líneas son crestas longitudinales con microtubérculos ovalados. Las líneas longitudinales poseen líneas oblicuas (*obl*) difuminadas que convergen con las demás líneas adyacentes, dando la apariencia de un entramado de celdas; los espacios entre estas líneas suelen contar con unas cuantas granulaciones. El área entre los márgenes laterales del escudo y las *sm2* es granulada. Sedas escapulares *sc* 13 (12-15), 16 (13-17) de separación, orientadas al centro una encima de la otra o lateralmente; tubérculos escapulares papiliformes, 17 (15-19) de separación, orientados transversalmente, 2 (1-4) sobre el margen posterior del escudo, con 4 (4-5) anillos incompletos a los costados (encima del

margen posterior del escudo). La región desde los márgenes anteriores del escudo hasta el área epicoxal (*sensu* Chetverikov y Craemer, 2015) provista de pequeñas granulaciones dispuestas en filas paralelas.

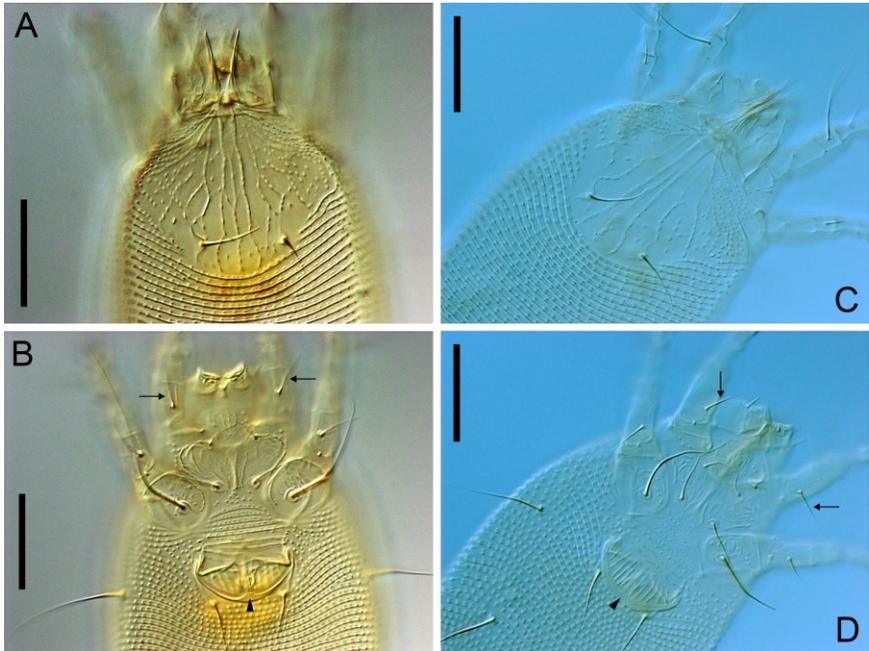


Figura 57. Microfotografías de DICLM de dos hembras de *P. gracilis*. (A, C) Escudo prodorsal y (B, D) región coxigenital. Escala: A-D 20 μ m. *Notas:* (B, D) las flechas señalan las sedas femorales basiventrales (*bv*) del primer par de patas; mientras que el triángulo, el reborde del epiginio.

Pata I (fig. 60A, B). 30 (29-32); trocánter con una espínula a la mitad del margen dorsal y ventral anterior; fémur 9 (8-10), *bv* 9 (8-10), con espínulas en el margen anterior; genua 5 (3-6), *l''* 21 (19-24); tibia 6 (5-7), *l'* 6 (5-8), con espínulas en el margen anterior; tarso 7 (6-8), *u'* 4 (3-5), *ft'* 16 (13-18), *ft''* 18 (15-21), ω 7 (6-8) capitado; empodio entero, 5 (4-5), 5* ramas claviformes (figs. 59A, C, D; 60C, D). **Pata II (fig. 60A, B).** 27 (23-29); trocánter con una espínula a la mitad del margen dorsal y ventral anterior; fémur 8 (6-9), *bv* 8 (7-9), con espínulas en el margen anterior; genua 4 (3-4), *l''* 8 (7-9); tibia 5 (4-6), *l'* ausente, con espínulas en el margen anterior; tarso 7 (6-8), *u'* 4 (3-4), *ft'* 18 (17-21), *ft''* 18 (17-19), ω 8 (7-9) capitado;

empodio entero, 5 (5-6), 5* ramas claviformes (figs. 59B, C, D; 60E). **Placa infracapitular ($n = 10$).** De forma subtriangular invertida, similar a un abanico, 8 (7-9), 11 (9-13) de ancho, ornamentada con rayas y gránulos; sutura proesternal 8 (7-10), ligeramente difuminada. Región coxigenital (ica) (figs. 57B, D; 58B). Con gránulos en la parte anterior; seguida de una serie de anillos microtuberculados: 3* incompletos y 2 (2-3) completos. **Coxas I.** Ornamentadas con numerosas líneas y gránulos concentrados en la parte anterolateral externa; sedas coxales anterolaterales *Ib* 7 (5-10), 9 (8-10) de separación; sedas coxales proximales *Ia* 15 (11-18), 8 (7-9) de separación. **Coxas II.** Con numerosas granulaciones concentradas en la parte anterior, encima del tubérculo de la seda *2a*; sedas coxales proximales *2a* 29 (26-32), 20 (19-22) de separación.

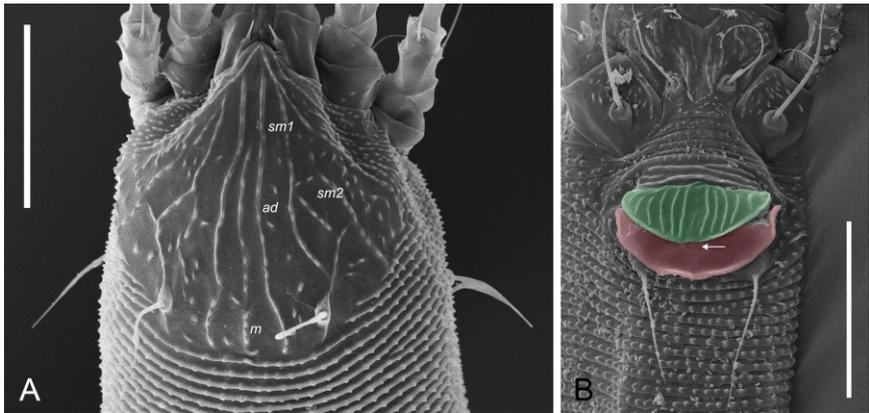


Figura 58. Microfotografías de SEM del (A) escudo prodorsal y (B) la región coxigenital de *P. gracilis*. Escala: A, B 20 μ m. Anotaciones: *m* línea media, *ad* líneas admedias, *sm1* primeras líneas submedias, *sm2* segundas líneas submedias. Notas: (B) epiginio de color verde con al parecer once líneas longitudinales; reborde del epiginio de color rojo con márgenes sutilmente elevados; y la flecha señala la abertura genital.

Genital externo (figs. 57B, D; 58B). Epiginio semicircular o subtriangular invertido, 10 (9-12), 19 (18-20) de ancho; con 11 (10-13) líneas longitudinales, 3 (2-4) crestas transversales basales con microtubérculos ovalados apenas visibles; sedas coxales proximales *3a* (= sedas genitales) 16 (14-19), 14 (13-15) de separación. En algunos especímenes se observa debajo del epiginio una placa semicircular con bordes sutilmente elevados y la

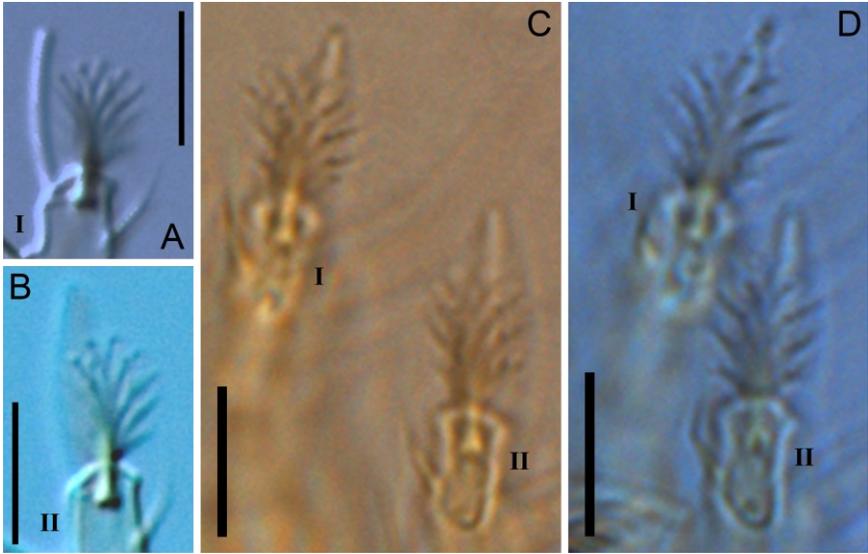


Figura 59. Microfotografías de (A, B) DICLM y (C, D) PCLM del empodio de *P. gracilis*. Escala: A-D 5 μ m. Anotaciones: I pata 1, II pata 2. Nota: (A-D) los empodios de ambos pares de patas presentan cinco ramas claviformes.

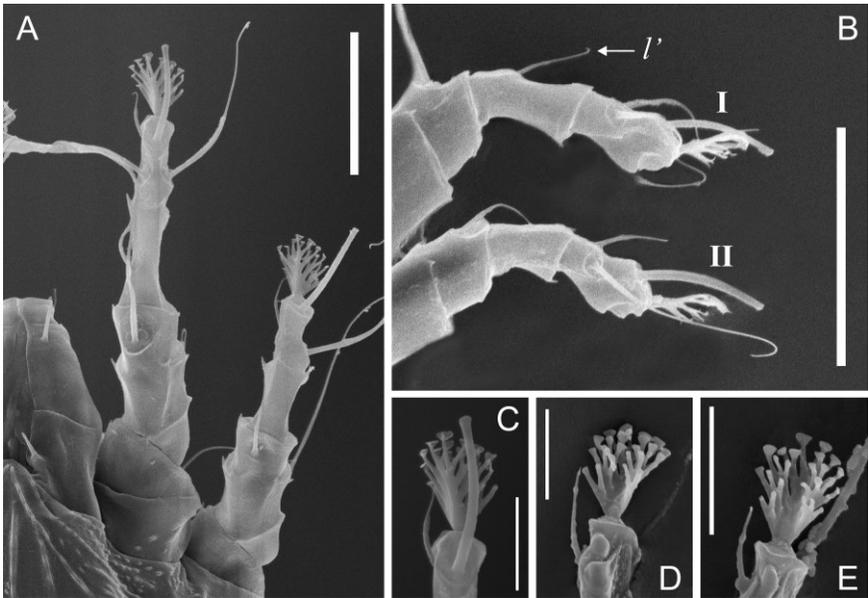


Figura 60. Continúa en la siguiente página.

Figura 60. Microfotografías de SEM de las patas de *P. gracilis*. Vista (A) dorsal, (B) lateral, (C) solenidio I, (D) empodio I y (E) empodio II. *Anotaciones:* I pata 1, II pata 2, I' seda tibial I. Escala: A 10, B 15, C-D 4, E 5 μm . *Nota:* (A, B) se aprecian las espinas en algunos de los segmentos; y (C-E) los empodios de ambos pares de patas presentan cinco ramas claviformes.

abertura genital (= gonoporo) en el centro, posiblemente se trata del reborde del epiginio (= *coverflap flange*, *sensu* Chetverikov *et al.*, 2013: 26, 27, fig. 4). **Genital interno ($n = 8$) (fig. 61; tab. 23).** Apodema genital transversal de forma trapezoidal con 4 (3-5) estrías longitudinales cortas, placa apical 9 (8-10) de ancho (*Wg2*), placa posterior 18 (17-20) de ancho (*Wg1*); apodema oblicuo y perpendicular (*sensu* Duarte *et al.*, 2016) imperceptibles. Puente longitudinal 10 (8-11), segmento anterior *La* 9 (8-10), segmento posterior *Lp* ~ 1 . Ductos espermatecales cortos, segmentados, ligeramente oblicuos al puente longitudinal; segmento distal ovalado, *Lt* 3 (2-3), 2 (1-2) de ancho (*Wt*). Espermatecas simétricas (= ovaladas) o un tanto globosas, situadas lateralmente e inclinadas levemente hacia la parte posterior, *Ls* 6 (5-6), 4 (3-4) de ancho (*Ws*); proceso esclerotizado escasamente evidente, 2 (1-2), ápice agudo, según parece asociado al punto de unión entre las espermatecas y los ductos espermatecales.

Opistosoma (fig. 62). Con 61 (56-67) anillos dorsales y 64 (55-75) anillos ventrales completamente microtuberculados; microtubérculos ligeramente ovalados y progresivamente subcónicos con ápice acuminoso (fig. 63A, B); microtubérculos ventrales de la región telosomal (*sensu* Keifer, 1966: 3 y Chetverikov *et al.*, 2017) notablemente más largos (similares a crestas), especialmente en los últimos 4 (2-5) anillos (fig. 63C). Sedas opistosomales: *c2* 27 (22-36), en anillo 4 (3-6), 47 (42-53) de separación; *d* 36 (30-49), en anillo 18 (14-23), 33 (31-38) de separación; *e* 14 (11-17), en anillo 37 (32-46), 16 (14-20) de separación; *f* 20 (19-22), en anillo 57 (49-69), 18 (16-20) de separación; *h1* diminuta, 4 (4-6), 6 (6-7) de separación; *h2* 51 (42-64), 10 (9-11) de separación; 13 (10-17) anillos de *c2-d*, 19 (16-23) anillos de *d-e*, 20 (17-23) anillos de *e-f*. Lóbulos anales bilateralmente divididos (*sensu* Chetverikov *et al.*, 2019c) con pequeñas estrías escasamente visibles.

MACHO ($n = 1$). Cuerpo fusiforme, color vital amarillo claro o blanco, 165, 55 ancho. **Gnatosoma.** Orientado oblicuamente hacia abajo, 19, *ep* 2, *d* 3, *v* 1; retenedores quelicerales acuminulados, 2; estiletes quelicerales 12, estiletes auxiliares 15, estilete oral flexionado en la parte media, 6.

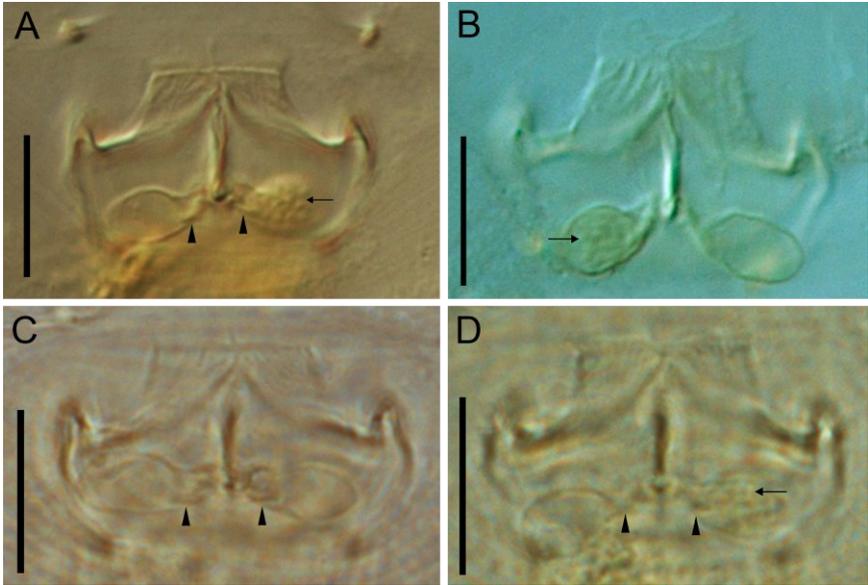


Figura 61. Microfotografías (A, B) DICLM y (C, D) PCLM del genital interno de *P. gracilis*. Escala: A-D 10 μ m. *Notas:* (A, B, D) la flecha señala las presuntas células espermáticas almacenadas en una de las espermatecas (asimétrica o unilateralmente, ver apartado 3.5) y (A, C, D) los triángulos los procesos esclerotizados asociados a las espermatecas.

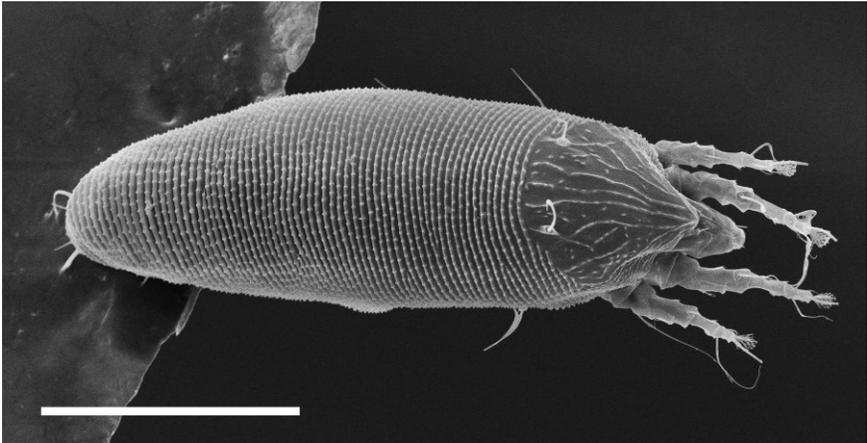


Figura 62. Microfotografía de SEM del cuerpo de *P. gracilis*. Escala: 50 μ m.

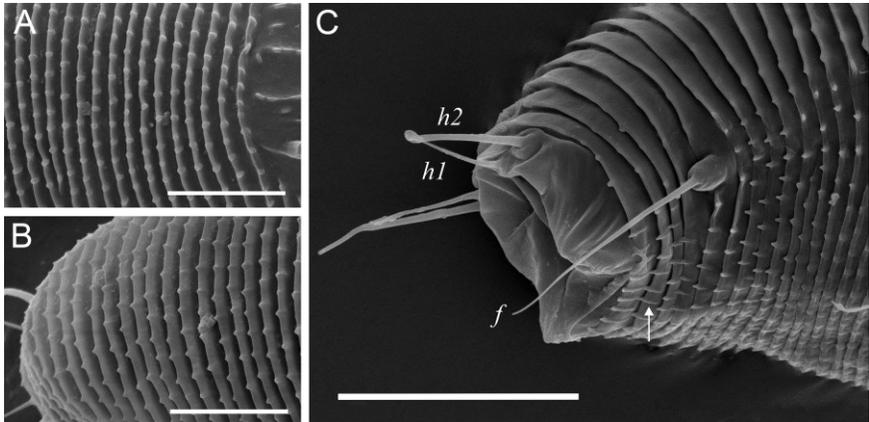


Figura 63. Microfotografías de SEM de (A, B) los anillos dorsales y (C) la región telosomal de *P. gracilis*. Escala: A-B 10, C 20 μ m. Anotaciones: *f* tercera seda ventral, *h1* sedas accesorias y *h2* sedas caudales. Notas: microtubérculos (A) ligeramente ovalados y (B) subcónicos con ápice acuminoso; (C) las sedas *h2* se encuentran incompletas y la flecha señala los microtubérculos ventrales notablemente más largos.

Escudo prodorsal (fig. 64A). Subtriangular, 32, 38 ancho; lóbulo frontal corto, redondeado anteriormente, 3, 5 ancho; placa supracapitular parecida a la de la hembra. Ornamentación del escudo similar a la hembra, líneas longitudinales ligeramente más onduladas. Área entre los márgenes laterales del escudo y las *sm2* menos granulada que la hembra. Sedas *sc* 14, 17 de separación, orientadas lateralmente al cuerpo; tubérculos escapulares en forma de papila, 18 de separación, orientados transversalmente al cuerpo, 2 por encima del margen posterior del escudo, con 4 anillos incompletos a los costados. La región desde los márgenes anteriores del escudo hasta el área epicoxal ornamentada como la hembra.

Pata I (fig. 64C). 27; trocánter con una espínula a la mitad del margen dorsal y ventral anterior; fémur 8, *bv* 9, con espínulas en el margen anterior; genua 4, *l''* 22; tibia 6, *l'* 6, aparentemente con espínulas en margen anterior; tarso 6, *u'* 3, *ft'* 14, *ft''* 18, ω 7 capitado; empodio entero, 5, 5 ramas claviformes. **Pata II (fig. 64C).** 25; trocánter con una espínula a la mitad del margen dorsal y ventral anterior; fémur 7, *bv* 7, con espínulas en el margen dorsal anterior; genua 3, *l''* 8; tibia 4, *l'* ausente, aparentemente con espínulas en el margen dorsal anterior; tarso 6, *u'* 3, *ft'* 18, *ft''* 18, ω 8 capitado; empodio entero, 4, 5 ramas claviformes.

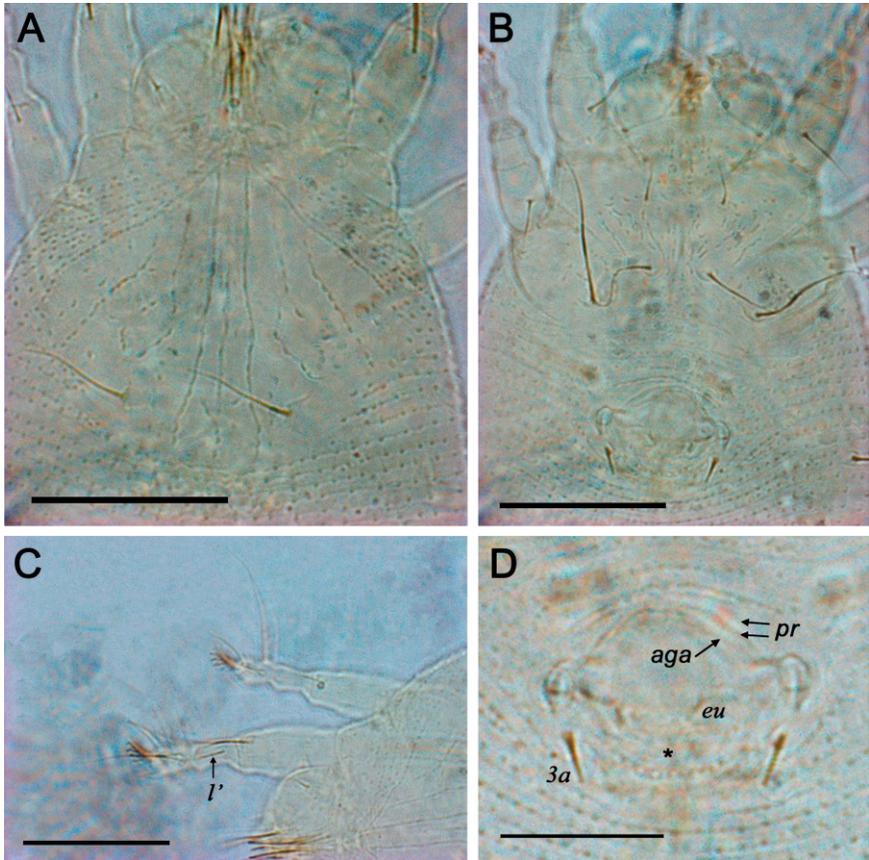


Figura 64. Microfotografías de PCLM del macho de *P. gracilis*. (A) escudo prodorsal, (B) región coxigenital, (C) patas y (D) genital externo. *Anotaciones:* *l'* seda tibial I; *pr* crestas pregenitales, *aga* apodema genital anterior, *eu* sedas eugenitales y *3a* sedas genitales. Escala: A-C 20, D 10 μ m. *Nota:* (D) el asterisco señala la región postgenital.

Placa infracapitular. Subtriangular invertida, ornamentada con rayas y gránulos; 11, 17 ancho; sutura proesternal 10, ligeramente difuminada. **Región coxigenital (fig. 64B).** Con gránulos en la parte anterior; seguida de una serie de anillos microtuberculados: 3 incompletos y 2 completos. **Coxas.** Ornamentadas como las hembras; *lb* 8, 9 de separación; *la* 12, 7 de separación; *2a* 29, 20 de separación.

Genital externo (fig. 64D). Epiandrio (*sensu* Duffner *et al.*, 1998) subovalado, 11, 17 ancho; con 2 crestas pregenitales (*sensu* Chetverikov y

Petanović, 2016: fig. 3C y D *pr*) transversales con microtubérculos apenas evidentes; apodema genital anterior (*sensu* Chetverikov, 2015b) en forma de arco, región postgenital (*sensu* Chetverikov *et al.*, 2014b: fig. 5Ee) aparentemente granulada, margen posterior en forma de arco invertido con microtubérculos un poco más grandes y redondos que los del opistosoma; *3a* 3, 13 de separación; *eu* diminutas, 1, 5 de separación; orientadas diagonalmente al centro hacia la parte posterior.

Opistosoma. Con 55 anillos dorsales y 57 anillos ventrales completamente microtuberculados; microtubérculos similares a la hembra; microtubérculos ventrales de la región telosomal notablemente más largos, especialmente los 2 últimos. Sedas opistosomales: *c2* 22, en anillo 3, 48 de separación; *d* 29, en anillo 15, 30 de separación; *e* 11, en anillo 32, 15 de separación; *f* 19, en anillo 52, 18 de separación; *h1* diminuta, 4, 6 de separación; *h2* 45, 8 de separación; 12 anillos de *c2-d*, 17 anillos de *d-e*, 20 anillos *e-f*. Lóbulos anales similares a la hembra.

NINFA (*n* = 1). Cuerpo fusiforme, color vital amarillo o salmón claros, 126, 37 ancho. **Gnatosoma.** Orientado oblicuamente hacia abajo, 14, *ep* 1, *d* 2, *v* 1; retenedores quelicerales acuminulados, 2; estiletes quelicerales 9, estiletes auxiliares 7. **Escudo prodorsal (fig. 65A).** Subtriangular, 28, 27 ancho; lóbulo frontal como en los adultos, 2, 5 ancho; placa supracapitular parecida a la de los adultos. Ornamentación del escudo reducida. Márgenes laterales difuminados en la parte anterior y ausentes hacia la posterior. Línea media y admedias como en los adultos. Líneas submedias ausentes, aparentemente algunos microtubérculos dispersos tienden a seguir su trayectoria. Todas las líneas evidentes carecen de microtubérculos y líneas oblicuas. Sedas *sc* 11, 16 de separación, orientadas lateralmente; tubérculos escapulares más o menos cilíndricos, 14 de separación, orientados transversalmente, 3 por encima del margen posterior del escudo, con 3 anillos incompletos a los costados. La región desde los márgenes anteriores del escudo hasta el área epicoxal prácticamente lisa, con escasas granulaciones apenas evidentes.

Pata I. 22; fémur 6, *bv* 1; genua 4, *l''* 7; tibia 5, *l'* 3; tarso 5, *u'* 2, *ft'* 14, *ft''* 15, *ω* 5 capitado; empodio entero, 4, 4 ramas claviformes. **Pata II.** 18; fémur 6, *bv* 1; genua 3, *l''* 4; tibia 3, *l'* ausente; tarso 5, *u'* 2, *ft'* 14, *ft''* 15, *ω* 5 capitado; empodio entero, 4, 4 ramas claviformes. Según parece, todos los segmentos de ambas patas sin espínulas. **Placa infracapitular.** Subtriangular invertida, ligeramente ornamentada con gránulos; 6, 7 ancho;

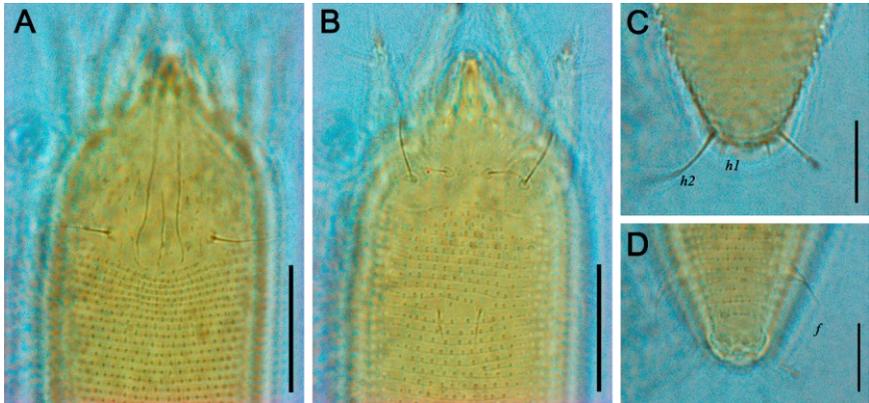


Figura 65. Microfotografías PCLM de la ninfa de *P. gracilis*. Vista (A, C) dorsal y (B, D) ventral de la parte anterior y posterior del cuerpo, respectivamente. *Anotaciones:* *f* terceras sedas ventrales; *h1* sedas accesorias y *h2* sedas caudales. Escala: A-B 20, C-D 10 μ m. *Notas:* (A) ornamentación del escudo reducida y (D) microtubérculos de los últimos anillos son notablemente más largos.

sutura proesternal 4, difuminada. **Región coxigenital (fig. 65B).** Lisa en torno a la parte anterior; seguida de 12 anillos escasamente microtuberculados hasta antes de las *3a*, los primeros más difusos que el resto. **Coxas.** Ligeramente ornamentadas como en los adultos; *1b* 3, 8 de separación, tubérculos de inserción sumamente papiliformes; *1a* 5, 7 de separación; *2a* 17, 18 de separación; *3a* 5, 6 de separación, sutilmente orientadas diagonalmente al centro hacia la parte posterior, la región entre estas sedas es lisa.

Opistosoma. Con 59 anillos dorsales y 58 anillos ventrales ligeramente microtuberculados; microtubérculos similares a la hembra; microtubérculos ventrales de la región telosomal notablemente más largos, especialmente los 3 últimos (fig. 65D). Sedas opistosomales: *c2* 14, en anillo 12, 34 de separación; *d* 20, en anillo 24, 24 de separación; *e* 7, en anillo 37, 13 de separación; *f* 14, en anillo 53, 15 de separación; *h1* diminuta, 3, 5 de separación (fig. 65C); *h2* 27, 7 de separación; 12 anillos de *c2-d*, 13 anillos de *d-e*, 16 anillos *e-f*. Con excepción de las sedas caudales, los tubérculos de las sedas opistosomales son papiliformes. Lóbulos anales bilateralmente divididos y aparentemente sin estrías.

Material examinado

MÉXICO – **Michoacán** • Jacona, Rancho “Guamúchil”; [20° 03' 03.43" N, 102° 11' 55.88" W]; [1597 m s. n. m.]; 28.XI.2018; Francisco Landeros-Pedro col.; hospedero: *Rubus* L. subgénero *Rubus* Watson ‘DrisBlackSeven’ (Vanessa™); brote apical ex.; hábito: buscador de refugio; síntoma: clorosis en hojas jóvenes; 1 ♀, CECR: 1. • Zamora, El Zapote de García, Rancho “Ojo de Agua”; 20° 02' 16.85" N, 102° 11' 45.63" W; 1584 m s. n. m.; 15.XII.2018; Óscar G. Ábrego, Francisco Landeros-Pedro, Mauro G. Vázquez-Vázquez; Ricardo A. Toledo-Hernández cols.; hospedero: *R.* subg. *R.* ‘DrisBlackThirteen’ (Elvira™); fruto maduro (negro), entre drupillas ex.; hábito: buscador de refugio; síntoma: *redberry disease*; 5 ♀ en posición lateral, CECR: 2, 3, 5-7; 3 ♀, CECR: 4, 11, 23. • mismos datos; brote apical ex.; síntoma: clorosis en hojas jóvenes; 2 ♀ en posición lateral, CECR: 8, 9; 1 ♂, CECR: 10. • mismos datos; 20° 02' 16.30" N, 102° 11' 38.70" W; 1560 m s. n. m.; 16.VIII.2019; Óscar G. Ábrego, Francisco Landeros-Pedro cols.; hospedero: *R.* subg. *R.* ‘DrisBlackSeven’; brote apical (estrato superior: 161-240 cm) ex.; hábito: buscador de refugio; ningún daño aparente; 1 ♀, CECR: 34. • mismos datos; 20° 02' 16.50" N, 102° 11' 48.10" W; 1577 m s. n. m.; 11.X.2019; Óscar G. Ábrego col.; hospedero: *R.* subg. *R.* ‘DrisBlackThirteen’; flor-rama lateral, entre estambres (estrato superior: 161-240 cm) ex.; hábito: buscador de refugio; ningún daño aparente; 1 ♀ en posición lateral, CECR: 28. • mismos datos; 20° 2' 16.10" N, 102° 11' 39.30" W; 1581 m s. n. m.; 11.X.2019. Óscar G. Ábrego col.; hospedero: *R.* subg. *R.* ‘DrisBlackSeven’; hoja-rama lateral (estrato medio: 81-160 cm) ex.; hábito: itinerante; ningún daño aparente; 1 ninfa, CECR: 39. • mismos datos; 20° 02' 16.50" N, 102° 11' 47.50" W; 1576 m s. n. m.; 22.XI.2019; Óscar G. Ábrego, Roxana Borda-Mamani cols.; hospedero: *R.* subg. *R.* ‘DrisBlackThirteen’; fruto maduro (negro)-rama lateral (estrato superior: 161-240 cm) ex.; hábito: buscador de refugio; ningún daño aparente; 2 ♀, CECR: 42, 56. • mismos datos; 20° 02' 16.80" N, 102° 11' 48.10" W; 1577 m s. n. m.; 06.XII.2019; Óscar G. Ábrego col.; hospedero: *R.* subg. *R.* ‘DrisBlackThirteen’; hoja-rama lateral (estrato superior: 161-240 cm) ex.; hábito: itinerante; ningún daño aparente; 2 ♀, CECR: 31, 32. • Zamora, Romero de Torres, Rancho “Paraíso”; 20° 01' 23.30" N, 102° 15' 07.10" W; 1582 m s. n. m.; 13.IX.2019. Óscar G. Ábrego, Andrea Guzmán-Báez, Alejandra Martínez-Lúa cols.; hospedero: *R.* subg. *R.* ‘DrisBlackFive’ (Dasha™); brote apical ex.; hábito: buscador de refugio; ningún daño aparente; 1 ♀ en posición lateral, CECR:

25. • Tangamandapio, Rancho “Colibrí”, 19° 55' 51.00" N, 102° 24' 48.10" W; 1706 m s. n. m.; 19.VII.2019; Óscar G. Ábrego, Ricardo A. Toledo-Hernández, Mauro G. Vázquez-Vázquez cols.; hospedero: *R. subg. R. 'DrisBlackThirteen'*; botón floral ex.; hábito: buscador de refugio; síntoma: clorosis; 1 ♀ en posición lateral, CECR: 14; 2 ♀, CECR: 15, 16.

Material enviado para su corroboración

MEXICO – Michoacán • Zamora, El Zapote de García, Rancho “Ojo de Agua”; 20° 02' 16.7" N, 102° 11' 47.6" W; 1571 m s. n. m.; 30.VIII.2019; Óscar G. Ábrego leg.; host: *Rubus* L. subgenus. *Rubus* Watson 'DrisBlackThirteen' (Elvira™); apical sprout-main cane (upper stratum: 161-240 cm) ex.; habit: refuge-seeking; symptom: chlorosis; 30 females/males, WVU-USA II292020: vial #1. • same data; 20° 02' 16.5" N, 102° 11' 48.1" W; 1577 m s. n. m.; 11.X.2019; Óscar G. Ábrego leg.; host: *R. subg. R. 'DrisBlackThirteen'*; immature fruit (green)-secondary branches (upper stratum: 161-240cm), between drupelets ex.; habit: refuge-seeking; no apparent damage; 10 females/males, WVU-USA II292020: vial #2. • same data; 20° 02' 16.2" N, 102° 11' 38.2" W; 1579 m s. n. m.; 11.X.2019; Óscar G. Ábrego leg.; host: *R. subg. R. 'DrisBlackSeven'* (Vanessa™); flower buds-secondary branches (upper stratum: 161-240 cm) ex.; habit: refuge-seeking; no apparent damage; females/males, UNIBA-Italy X212020: yellow label. • same data; 20° 02' 16.7" N, 102° 11' 34.8" W; 1586 m s. n. m.; 25.X.2019; Óscar G. Ábrego leg.; host: *R. subg. R. 'DrisBlackSeven'*; immature fruit (green)-secondary branches (upper stratum: 161-240 cm), between drupelets ex.; habit: refuge-seeking; no apparent damage; females/males, UNIBA-Italy X212020: blue label. • same data; 20° 02' 16.5" N, 102° 11' 44.4" W; 1580 m s. n. m.; 08.XI.2019; Óscar G. Ábrego leg.; host: *R. subg. R. 'DrisBlackThirteen'*; flower buds-secondary branches (upper stratum: 161-240 cm) ex.; habit: refuge-seeking; no apparent damage; females/males, UNIBA-Italy X212020: white label. • same data; 20° 02' 16.6" N, 102° 11' 38.0" W; 1574 m s. n. m.; 08.XI.2019; Óscar G. Ábrego leg.; host: *R. subg. R. 'DrisBlackSeven'*; immature fruit (green)-secondary branches (upper stratum: 161-240 cm), between drupelets ex.; habit: refuge-seeking; no apparent damage; females/males, UNIBA-Italy X212020: red label. • same data; 20° 02' 16.4" N, 102° 11' 49.8" W; 1586 m s. n. m.; 06.XII.2019; Óscar G. Ábrego, Ricardo A. Toledo-

Hernández leg.; host: *R. subg. R.* ‘DrisBlackThirteen’; ripe fruit (black)-secondary branches (upper stratum: 161-240 cm), between drupelets ex.; habit: refuge-seeking; symptom: redberry disease; females/males, UNIBA-Italy X212020: green label.

Comentarios

La ornamentación del escudo prodorsal en *P. gracilis* es una característica conflictiva. En las descripciones de Nalepa (1891, 1898 y 1911) se menciona la presencia de tres líneas longitudinales acompañadas de líneas bifurcadas a cada lado y paneles laterales granulados, un detalle que evidentemente se aprecia en sus dibujos. Algo similar ocurre con Domes (1957), el autor coincide con las descripciones originales y, aunque no lo menciona en el texto, en su diagrama se observa que la línea media se encuentra desvanecida por la parte anterior, las admedias son onduladas, las submedias presentan ramificaciones y lateralmente existen filas de granulaciones.

Keifer (1939a) inicialmente describe a *P. gracilis* como *P. parviflori* indicando que en la parte central del escudo existen dos líneas principales discontinuas que corren longitudinalmente (admedias) y el resto se encuentra cubierto de pequeñas líneas y tubérculos. En su diagrama algunas de estas ornamentaciones tienden a seguir la trayectoria de las líneas submedias, sin embargo, en ningún momento se menciona o dibuja la línea media. Jeppson *et al.* (1975) concuerdan con las observaciones de Nalepa, pero añaden que algunos especímenes, especialmente los provenientes de poblaciones distintas, pueden mostrar variación en el tamaño y diseño del escudo, como sucede con “*P. parviflori*” (mencionado como *P. parviflorae*). En los esquemas presentados, solamente se aprecian las líneas admedias y cierta tendencia a trazar las submedias, pero tampoco se define la línea media. Los especímenes estudiados en este trabajo exhiben en el escudo un patrón de líneas claramente definido, incluso entre especímenes de poblaciones distintas, aunque relativamente cercanas; estos hallazgos se apegan a las primeras descripciones. No obstante, no se descarta la posibilidad de que entre especímenes pudiera existir variación, por tal motivo, quizás la ausencia de la línea media no sea un rasgo determinante al momento de separar esta especie de otras, como se emplea en la clave de Xue *et al.* (2019).

La mayoría de los rasgos morfológicos de los especímenes estudiados concuerdan con las descripciones originales (ver apartado 5.1), salvo

el número de anillos dorsales que es menor. Entre las descripciones más completas sobresalen las de Keifer (1939a) y Domes (1957), varias de las características de los especímenes adultos estudiados compaginan con ambas o son ligeramente mayores o menores. Con base en la primera de estas descripciones, la seda *c2* es la única estructura que se aleja del valor promedio y los rangos establecidos; mientras que, en la segunda, sucede lo mismo con las sedas *2a, fy h2*. Las dimensiones del cuerpo del macho son mayores a las reportadas (Nalepa 1891, 1898, 1911; Masee, 1924: 60). La longitud de la ninfa, sus sedas y el número de anillos dorsales difieren de la descripción hecha por Domes (1957: 416, tab. 3), excepto la longitud de las sedas *3a* y *h1*. Este último autor, señala la presencia y la longitud de las sedas *3a* como un rasgo diferenciador entre la ninfa y la larva. Los especímenes enviados para su confirmación (hembras y machos) corresponden a *P. gracilis* (Amrine y de Lillo, comp pers.).

La llegada de *P. gracilis* a México posiblemente ocurrió a través de la importación de material vegetal proveniente de USA o Europa, ya que la mayoría de las variedades cultivadas actualmente han sido desarrolladas en dichas regiones. Los especímenes examinados en este trabajo proceden de variedades generadas en California, donde históricamente se reporta la presencia de esta especie (Keifer, 1952: 52). Por su parte, el “Módulo de Requisitos Fitosanitarios para la importación” (MRFI) de la SADER (DOF, 2012), permite la entrada al país de “plantas de zarzamora para sembrar/plantar” procedentes de Washington y Oregón donde también existe el eriófido (Breakey, 1945a y b; Jeppson *et al.*, 1975: 494). De igual manera, el MRFI admite el ingreso de “estacas, plantas o plántulas de fresa para sembrar/plantar” originarias de USA y Francia; en ambos países este eriófido es una plaga vinculada a dicho cultivo (de Lillo y Amrine, base de datos sin publicar). Cabe señalar que el MRFI no indica alguna disposición o restricción referente a especies de ácaros plaga que pudieran ingresar al país a través de estas mercancías.

Diagnóstico diferencial

Dentro de los eriófidos asociados a *Rubus*, *P. gracilis* es la especie descrita más antigua y una de las más conocidas por los daños que provoca; coloniza un buen número de hospederos afines y presenta una distribución relativamente amplia, principalmente en Europa. Se le considera semejante a *A. essigi* y *A. orthomerus* (Keifer, 1952: 52; Jeppson *et al.*, 1975: 463; Vacante, 2015: 318). No obstante, aunque puede tener hábitos similares,

morfológicamente cuenta con varias características que la separan de estas últimas: ornamentación del escudo en forma de red; sedas *sc* más cortas, orientadas central o lateralmente; tubérculos escapulares orientados transversalmente por encima del margen posterior del escudo; sedas *bv* y *l'* del primer par de patas presentes [la usencia de estas sedas es una característica determinante del género *Acalitus* (Jeppson *et al.*, 1975: 463; Lindquist y Amrine, 1996: 56)]; sutura proesternal evidente, aunque levemente difuminada; coxas ornamentadas con líneas y gránulos, sedas *1a* más largas; sedas *h1* pequeñas, claramente evidentes. Además de lo anterior, las siguientes características lo desvinculan de *A. essigi*: empodio entero con 5 ramas claviformes; epiginio con líneas longitudinales; sedas *h2* notablemente más largas.

Por otro lado, de las cinco especies de eriófididos asociadas a *Rubus* y pertenecientes al género *Phyllocoptes*, *P. calirubi* es sumamente parecida a *P. gracilis*, pese a ello, difiere en lo siguiente: sedas *sc* (11/6-7) más cortas, orientadas hacia arriba y con mayor separación (20); ω del primer par de patas no capitado o sutilmente capitado; menor número de anillos dorsales (45-50/51-53); sedas *3a* (9/11-18), *c2* (~5) y *d* (23) más cortas (Keifer, 1938: 306, lám. XXVII; Lee, 2006: 148-150, fig. 42). Sin embargo, esta otra especie ha sido escasamente colectada y estudiada. Asimismo, *P. gracilis* se asemeja a *Phyllocoptes sanctus* Chetverikov, 2019, la cual es una especie itinerante que coloniza las hojas de *Potentilla recta* subsp. *obscura* (Willd.) (Rosaceae) en Rusia. Las características morfológicas que permiten separarla de *P. gracilis* son: las dimensiones de su cuerpo (215-229, 57-62 de ancho); escudo subromboide y más grande (40-46, 50-54 de ancho), sedas *sc* ligeramente más largas (8-11); sedas *l''* (28-35), *ft'* (20-26), *ft''* (20-28) del primer par de patas más largas; empodio del primero y segundo par de patas más grande (7-8); sedas *ft'* (4-7) y *ft''* (20-26) del segundo par de patas más cortas y largas, respectivamente; sedas *1b* (10-13) y *2a* (38-49) más largas; espermatecas más grandes (5-6); sedas *c2* (16-19) y *h1* (1-2) más cortas, *e* (19-25) y *f* (26-34) más largas; el empodio del macho presenta 4 ramas (Chetverikov *et al.*, 2019a).

Observaciones sobre los daños

La expresión de los síntomas atribuidos a *P. gracilis* depende del grado de infestación, el genotipo parasitado y/o el medio ambiente (de Lillo y Duso, 1996: 586; Jeppson *et al.*, 1975: 494; Vacante, 2015: 351, 353). Algunos de estos síntomas en frutos de zarzamora supuestamente pueden ser similares a la RBD suscitada por *A. essigi* (Breakey, 1945b; Jeppson *et al.*,

1975: 495). Sin embargo, al parecer no existe ninguna investigación donde se le impute directamente esta alteración. En este trabajo, la única especie de eriófido encontrado en todos los frutos examinados fue *P. gracilis*, incluso en aquellos con la aparente RBD.

Las polidrupas afectadas exhiben una maduración heterogénea caracterizada por la persistencia de la tonalidad rojiza en algunos de sus sectores que contrastan con la coloración varietal púrpura o granate del resto del fruto y comúnmente se manifiesta en las primeras filas de drupillas cercanas al cáliz. Estas últimas son firmes al tacto y no maduran, aunque el fruto sea cosechado. Dicho trastorno solamente se observó durante la etapa de maduración de los frutos en las variedades ‘DrisBlackThirteen’ (fig. 66B-D) y ‘DrisBlackSeven’. La tonalidad rojiza persistente en la segunda de las variedades mencionadas suele ser más oscura (fig. 67B-E). Esporádicamente, los frutos parasitados cuentan con algunas drupillas con el ápice necrosado o en proceso de momificación (fig. 66b).

Los eriófidos con frecuencia se refugian cerca del receptáculo en la base y/o el ápice del fruto (fig. 66A). Es posible encontrarlos entre las drupillas, las drupillas abortivas y los tricomas aledaños; a veces causando un ligero bronceado o pequeñas manchas necróticas en el tejido donde se alimentan. Cuando se presentan infestaciones severas en la etapa de formación de los frutos, ciertas drupillas no se desarrollan normalmente; en cambio, las restantes experimentan prolepsis. Generalmente estos frutos tienden a ser pequeños y deformes (fig. 67D, E), sumamente parecidos a aquellos con problemas de polinización; cuando no se retiran de las cañas, se momifican, albergando eriófidos entre las drupillas deshidratadas. Los sépalos de estos frutos ocasionalmente exhiben un crecimiento excesivo con cierta tendencia a convertirse en hojas (filodia del cáliz, fig. 67C-E), los eriófidos suelen refugiarse en el envés.

Aparte de los frutos, *P. gracilis* se encontró en diversas estructuras de las cañas: yemas apicales y axilares, brotes, hojas jóvenes, botones, entre los estambres y debajo de las brácteas paracladales. Contrario a Breakey *et al.* (1957: 16, 17, fig. 13) y Jeppson *et al.* (1975: 495), esta especie no solo se refugia en colonias semiexpuestas entre la caña y las yemas axilares, sino también debajo de la primera capa de escamas, pero nunca en las más internas. De forma parecida, *P. gracilis* suele colonizar los primordios cubiertos por las brácteas paracladales. Las colonias aglomeradas en estos sitios raras veces ocasionan marchitez y necrosis del tejido.

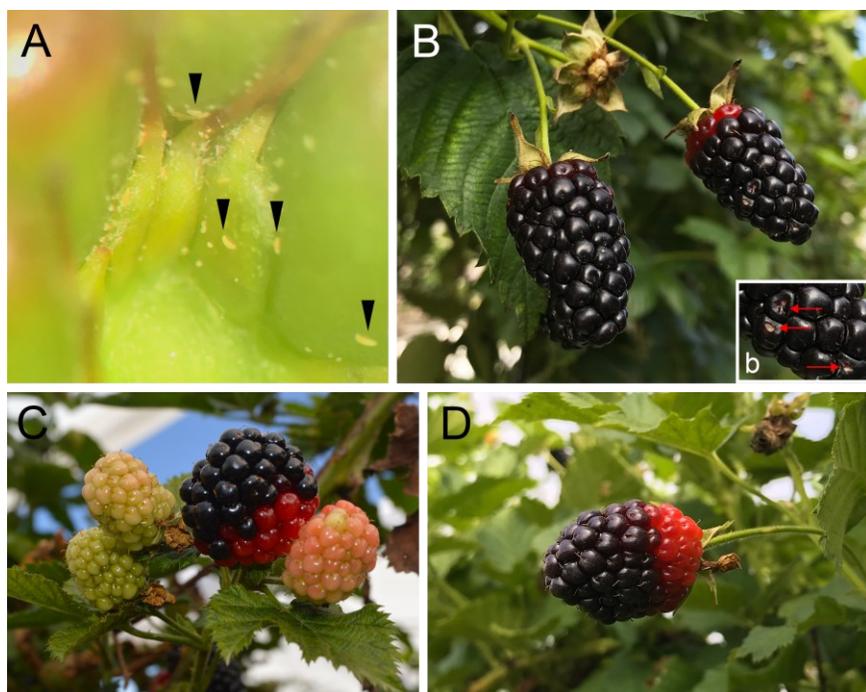


Figura 66. Síntomas/daños asociados a *P. gracilis* en frutos de ‘DrisBlackThirteen’. (A) Colonia de eriófidos entre las drupillas del ápice de un fruto inmaduro, (B) comparativa entre un fruto maduro sin daño aparente y otro con síntomas de la RBD en la primera fila de drupillas, (b) acercamiento de un sector del fruto con drupillas afectadas y (C-D) síntoma típico de la RBD. *Notas:* (A) los triángulos señalan algunos individuos desplazándose entre las drupillas y (b) las flechas señalan el ápice necrosado de las drupillas en proceso de momificación.

Cuando ocurren infestaciones severas, los brotes y las hojas jóvenes se distorsionan y manifiestan una ligera clorosis. Además, estas últimas llegan a presentar pequeños abultamientos entre las nervaduras (fig. 67A). Los eriófidos en las hojas jóvenes normalmente se resguardan cerca de la base del canal peciolar y en el envés.

Estos hallazgos armonizan con algunos síntomas/daños atribuidos a *P. gracilis* en otras partes del mundo (Breakey, 1945b; Webster, 1948: 682; Keifer, 1952: 52; Breakey *et al.*, 1957: 16; Jeppson *et al.*, 1975: 494, 495; Gordon, 1991; Dobrivojević y Petanović, 1985: 254; de Lillo y Duso, 1996: 587; Vacante, 2015: 353). Sin embargo, en ninguna de las unidades

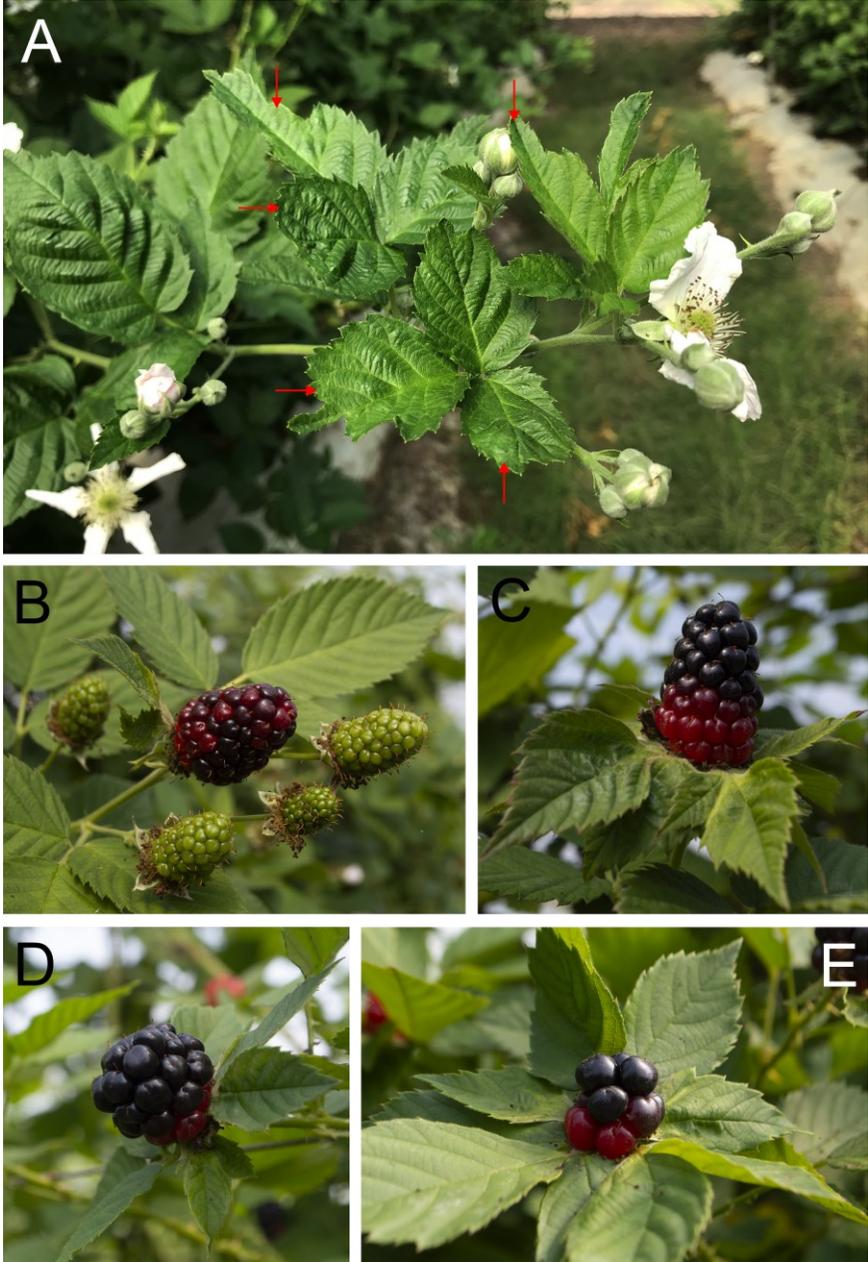


Figura 67. Continúa en la siguiente página.

Figura 67. Síntomas/daños asociados a *P. gracilis* en ‘DrisBlackSeven’. (A) Hojas jóvenes deformes, cloróticas y con ligeros abultamientos entre las nervaduras, (B) fitotoxemia atípica, (C) síntoma típico de la RBD y (D, E) prolepsis en frutos. *Notas:* (A) las flechas señalan las alteraciones en los foliolos de las hojas jóvenes y (C-E) frutos afectados con filodia del cáliz.

de producción se detectaron síntomas del RLBV, aun así, no se descarta su posible existencia. A pesar de que *A. orthomerus* se vincula con la RBD en determinadas regiones de Michoacán, tampoco se localizó en los diferentes sitios de estudio. Ahora bien, en muchos de estos lugares se cultiva o existen plantaciones contiguas o aledañas de frambuesa sometidas a un manejo muy similar; pese a ello, en esta investigación no se encontró ninguna especie de eriófido asociada a este cultivo, ni siquiera a *P. gracilis* y mucho menos síntomas relacionados con su presencia.

Subfamilia: Eriophyinae Nalepa, 1898

Tribu: Aceriini Amrine & Stasny, 1994

Género: *Acalitus* Keifer, 1965

***Acalitus* cf. *essigi* (Hassan, 1928) (figs. 68, 69; tab. 22)**

Eriophyes essigi (Hassan, 1928: 380, fig. L.); Masee, 1931: 300; Hanson, 1933: 5, fig. 2; Keifer, 1941: 205, lám. 159; Breakey y Brannon, 1946: 3, fig. 3

Aceria essigi (Hassan): Keifer, 1951: 94, 95 (comentario); Keifer, 1952: 28, lám. 9-10; Breakey *et al.*, 1957: 5 fig. 2.

Aceria essigi Hassan: Breakey y Webster, 1951: 3, fig. 1

Acalitus essigi (Hassan): Jeppson *et al.*, 1975: 463, 464, fig. 122a y b; Keifer *et al.*, 1982: 126, lám. 56; Manson, 1984b: 12, 13, figs. 40-47; Ochoa *et al.*, 1991: 5, 6, fig. 2; Gerding, 1992: 336, fig. 1; Knihinicki y Boczek, 2002: 246; Pye y de Lillo, 2010: 16, 17, fig. 1

HEMBRA ($n = 1$). Cuerpo fusiforme, color blanquecino, 138, 36 de profundidad. **Gnatosoma (fig. 69B).** Orientado oblicuamente hacia abajo, 19, *ep 2*, *d* ausente, *v 1*; estiletes queliceriales 16, estiletes auxiliares 15. **Escudo prodorsal (fig. 68B).** Subtriangular, 25; lóbulo frontal corto, redondeado anteriormente, 2. Ornamentación lateral del escudo con varias líneas longitudinales pequeñas y unas cuantas granulaciones cerca del margen posterior. Sedas *sc 20*, orientadas hacia la parte posterior del cuerpo; tubérculos escapulares en forma de papila, orientados longitudinalmente al cuerpo, ubicados escasamente por encima del margen posterior del escudo, con al parecer 3 anillos microtuberculados a los costados. Área epicoxal fuertemente ornamentada con varias filas paralelas de pequeñas granulaciones,

en la parte basal a un costado de los márgenes laterales del escudo se observa una formación circular difusa semejante a una mancha ocelar.

Pata I (figs. 68C; 69A). 29; trocánter con una espínula en la mitad del margen ventral anterior; fémur 9, *bv* ausente, ornamentado ventralmente con una línea quebrada en forma de uve y dos más a los costados, espínulas en el margen anterior; genua 4, *l''* 20, con espínulas en el margen anterior; tibia 5, *l'* ausente; tarso 8, *u' 2, ft' 22, ft'' 23, ω 7* capitado; empodio entero, 6, 4 ramas claviformes. **Pata II (figs. 68C; 69A).** 26, trocánter con una espínula en la mitad del margen ventral anterior; fémur 8, *bv* 5, ornamentado igual que el primer par de patas; genua 4, *l''* 12, con espínulas en el margen anterior; tibia 5, *l'* ausente; tarso 7, *u' 1, ft' 14, ft'' 14, ω 11* capitado; empodio entero, 5, 4 ramas claviformes. **Placa infracapitular.** Semicircular, ornamentada con rayas; sutura proesternal desvanecida. **Región coxigenital (fig. 68C).** Con gránulos desde la parte anterior hasta el epiginio. **Coxas.** Con numerosas líneas y granulaciones; *lb* 5, *la* 14.

Genital externo (fig. 68C). Epiginio semicircular, 8, 12 de ancho; con gránulos basales que se alargan conforme cubren la parte posterior y un semianillo concéntrico al margen posterior que se encuentra escasamente partido a la mitad, el espacio entre este semianillo y el margen posterior es completamente liso; *3a* 8, 10 de separación.

Opistosoma (fig. 68A). Con 76 anillos dorsales y 70 anillos ventrales completamente microtuberculados; microtubérculos ovalados; microtubérculos ventrales de la región telosomal notablemente más largos, especialmente los 3 últimos. Sedas opistosomales: *c2* 15, en anillo 8; *d* 39, en anillo 22; *e* 32, en anillo 41; *f* 13, en anillo 66; *h1* aparentemente ausente; *h2* 48; 14 anillos de *c2-d*, 19 anillos de *d-e*, 25 anillos de *e-f*.

Material examinado

MÉXICO – Michoacán • Zamora, El Zapote de García, Rancho “Ojo de Agua”; 20° 02' 16.60'' N, 102° 11' 47.70'' W; 1578 m s. n. m.; 13.IX.2019; Óscar G. Ábrego, Francisco Landeros-Pedro, Andrea Guzmán-Báez, Alejandra Martínez-Lúa cols.; hospedero: *R. subg. R. 'DrisBlackThirteen'*; hoja lateral, estrato medio ex.; hábito: itinerante; ningún daño aparente; 1 ♀ en posición lateral, CECR: 54.

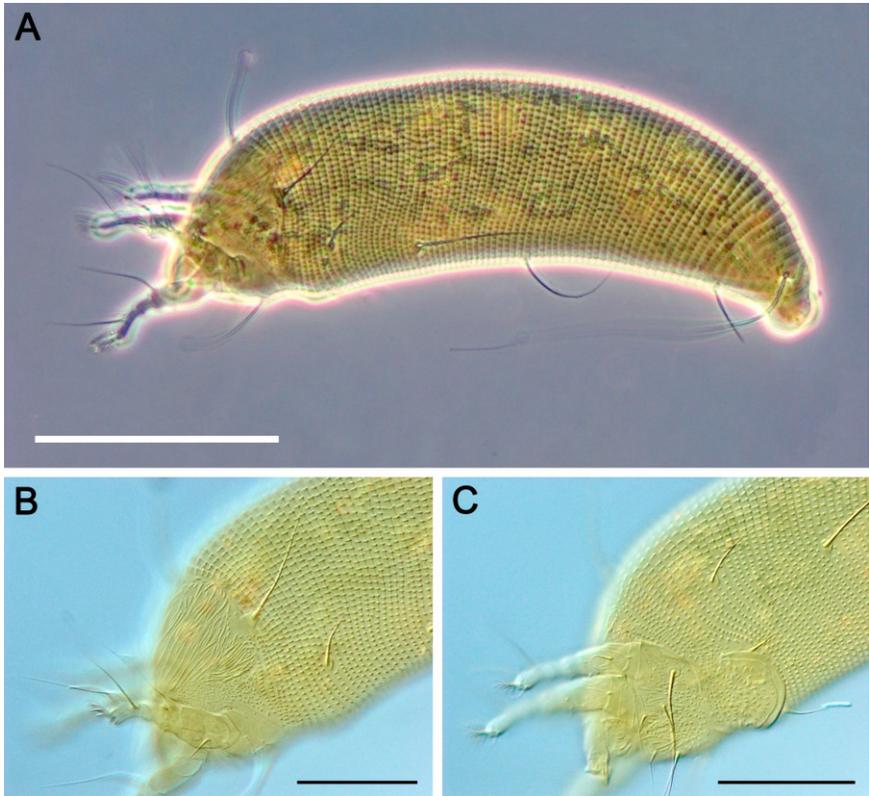


Figura 68. Microfotografía de DICLM de *Acalitus* cf. *essigi*. Vista (A) lateral del cuerpo y (B, C) semilateral del prosoma. Escala: A 50, B-C 20 μ m.

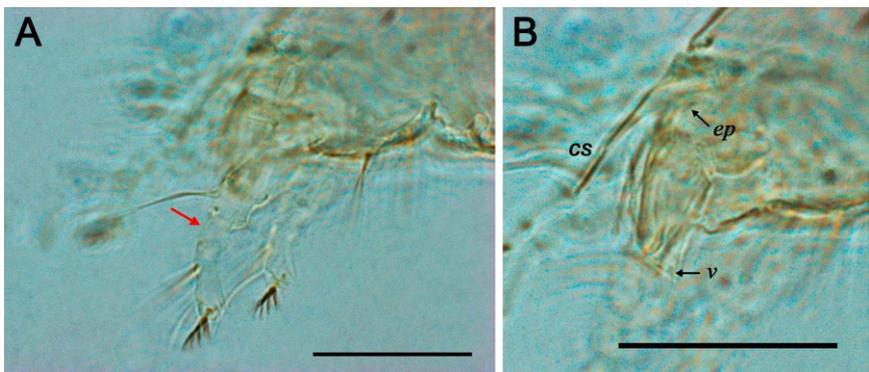


Figura 69. Continúa en la siguiente página.

Figura 69. Microfotografías de PCLM de *A. cf. essigi*. Vista lateral del (A) propodosoma y (B) gnatosoma. *Anotaciones:* *cs* estiletes quelicerales, *ep* seda palpcoxal y *v* seda pedipalpotarsal. Escala: **A-B** 20 μ m. *Nota:* (A) la flecha roja señala la ausencia de la seda tibial (*l'*) en el primer par de patas.

Comentarios

Los síntomas de la RBD en frutos de zarzamora inicialmente se detectaron en México durante 2010-2011 en los municipios de Tacámbaro y Zitácuaro, Michoacán; posteriormente en plantaciones de los estados de Jalisco, Colima y Baja California (Arreguín-Zavala *et al.*, 2021: 193). Uno de los primeros estudios realizados en Los Reyes y Ziracuaretiro, Michoacán encontró a *A. orthomerus* (mencionado como *A. orthomera*) parasitando las yemas florales de una especie o variedad de zarzamora (*Rubus* sp.), sugiriéndolo como un posible agente causal de la RBD (Flores-Martínez, 2010: 66, 67). Otro trabajo efectuado en Tacámbaro con la variedad ‘Tupy’ sencillamente atribuyó este síntoma a un eriófido perteneciente a *Acalitus* (Lemus-Soriano *et al.*, 2016).

La primera mención de *A. essigi* ocurre en Tacámbaro y Los Reyes en frutos de ‘Tupy’ afectados con la RBD, donde también se confirma la presencia de *A. orthomerus* (mencionado como *A. orthomera*) tanto en brotes como en yemas (Arreguín-Zavala, 2016: 63-66, fig. 19). Sin embargo, este último estudio no brinda una descripción detallada que respalde la identificación, únicamente menciona que los especímenes examinados cuentan con: “estrías en forma de medialuna en la placa genital”. La evidencia fotográfica presentada no es lo suficientemente clara como para apreciar las estructuras y tampoco se indica si las preparaciones se depositaron en alguna colección para su consulta. Por otro lado, Ayala-Ortega (2017: 58) aporta una descripción un poco más detallada sobre una especie de *Acalitus*, según parece cercana a *essigi*, colectada en brotes vegetativos y florales de ‘Tupy’ en Ziracuaretiro, mas no vinculada con la RBD. Aludiendo a varios de estos trabajos, la DGSV-CNRF (2018) elaboran una “ficha técnica” sobre *A. essigi* donde, con base en la NIMF 8 (CIPF, 1997), le confieren un estatus fitosanitario de “presente solo en algunas áreas”. Al año siguiente, se integra a un listado como “plaga regulada sujeta a vigilancia pasiva”, contemplándola como un riesgo fitosanitario estacional o esporádico dentro del territorio nacional (DGSV-CNRF, 2019). Desde entonces, distintas compañías dedicadas a la venta de insumos agrícolas o agentes de control biológico y gremios de productores de frutillas en el país proponen diversas estrategias para el control de este eriófido.

Hasta donde se sabe, no existe un reporte oficial sobre el estatus de *A. essigi* en México, ni se incluye en la lista de plagas reglamentadas (ver CIPF, 2019a) y tampoco se establecen medidas sobre su ingreso en el MRFI. Asimismo, no se tiene conocimiento de ningún espécimen en buen estado depositado en alguna colección científica registrada. Los diferentes reportes que refieren su presencia se sustentan meramente en la incidencia de la RBD. No obstante, no es la única especie capaz de suscitar dicha alteración en los frutos de zarzamora (Keifer *et al.*, 1982: 126; Manson, 1984b: 17; Trinidad *et al.*, 2018: 1215; Trinidad *et al.*, 2019: 6), sino que en determinadas localidades donde se sospechaba su existencia, se ha identificado a *A. orthomerus* como el principal agente causal (Arreguín-Zavala *et al.*, 2021: 199). La mayoría de los estudios, sino es que todos, se han llevado a cabo en Michoacán; existe muy poca información de otros estados. En el Valle de San Quintín, Baja California el “ácaro de las frutillas” (presuntamente *A. essigi*) impide la formación de las yemas y propicia decoloración en los frutos de zarzamora. Al examinar las estructuras, se ha observado que el ácaro se desplaza en los botones florales; en la base y el centro del fruto. Los daños han impactado seriamente la comercialización del fruto (Romero-Salcedo, comp. pers.).

A pesar de que algunos de los valores recabados en el único espécimen encontrado no concuerdan con la media o los rangos establecidos en las descripciones originales, buena parte de las características morfológicas se ajustan o son bastante cercanas a ellas, especialmente a la de Manson (1984b). Con todo, una desventaja en todas las descripciones es que no indican o emplean muy pocos especímenes, aumentando la posibilidad de que ciertos valores no coincidan con los estipulados (de Lillo *et al.*, 2010: 306). La longitud de las patas, sus segmentos y los ω son las principales diferencias entre el ejemplar descubierto y las descripciones más detalladas, a saber: Keifer (1941) y Manson (1984b). Otras características importantes como el patrón de líneas del escudo prodorsal y la región coxigenital solo se describen brevemente debido a la posición en la que fue montado el ejemplar; algunos detalles novedosos como la ornamentación de los segmentos de las patas, las regiones previamente mencionadas y la aparente ausencia de las *h1*, únicamente pudieron ser apreciadas mediante DICLM. Según se confirma, el espécimen estudiado es similar a *A. essigi* o una variación normal de la especie, pero tampoco se descarta la posibilidad de que pudiera tratarse de una nueva especie (Amrine, comp. pers.). Durante este trabajo no se encontró otro individuo semejante en las hojas y mucho menos en los frutos.

Familia: Diptilomiopidae Keifer, 1944
Subfamilia: Diptilomiopinae Keifer, 1944
Género: *Diptacus* Keifer, 1951

***Diptacus* cf. *rubusolum* Trinidad, Duarte & Navia, 2018**
(fig. 70, tab. 22)

ADULTO ($n = 1$). Cuerpo fusiforme, color grisáceo. **Gnatosoma.** Dirigido hacia abajo (= hipognato, *sensu* Nuzzaci y Alberti, 1996: 126), 53, *ep* 3, *d* 13; estiletes queliceriales 62 (fig. 70A). **Escudo prodorsal (fig. 70B).** Subromboide, 35, 65 de ancho; lóbulo frontal corto, redondeado anterior y basalmente ancho, 4, 31 de ancho. Ornamentación del escudo en forma de red. Línea media incompleta, ligeramente ondulada y difuminada; admedias completas, onduladas, con extremos difuminados y bifurcados posteriormente; submedias onduladas. Existen varias líneas transversales ligeramente arqueadas que se unen a las líneas longitudinales formando celdas (algunas más visibles que otras). Sedas *sc* diminutas, 3, 23 de separación; tubérculos escapulares encima del margen posterior del escudo.

Pata I. 45; trocánter con una espínula en la mitad del margen ventral anterior; fémur 12, *bv* ausente, ornamentado ventralmente con dos líneas paralelas, espínulas en el margen anterior; genua 6, *l''* presente; tibia 14, *l'* 10; tarso 9, *u'* 6, *ft'* 25, *ft''* presente, ω 8 capitado; empodio dividido, 7, 4 ramas capitadas (fig. 70C). **Pata II.** 44, trocánter con una espínula en la mitad del margen ventral anterior; fémur 12, *bv* ausente, ornamentado igual que el primer par de patas; genua 6, *l''* 12; tibia 11, *l'* ausente; tarso 9, *u'* 6, *ft'* 9, *ft''* 28, ω 7 capitado; empodio dividido, 7, 4 ramas capitadas. **Coxas.** Ornamentadas con líneas en la parte anterolateral; *lb* 15, 16 de separación; *la* 24, 14 de separación; *2a* 43, 38 de separación.

Opistosoma. Completamente microtuberculado; microtubérculos diminutos, aparentemente con ápice puntiagudo; microtubérculos ventrales de la región telosomal notablemente más largos, especialmente los últimos 10. Sedas opistosomales: *c2* 43, *d* 79, *e* 63; *f39*, 27 de separación; *hl* diminuta, 2, 8 de separación; *h2* 74, 13 de separación. Lóbulos anales parcialmente divididos.

Material examinado

MÉXICO – Michoacán • Zamora, El Zapote de García, Rancho “Ojo de Agua”; 20° 02' 16.85'' N, 102° 11' 45.63'' W; 1584 m s. n. m.; 15.XII.2018; Óscar G. Ábrego, Francisco Landeros-Pedro, Mauro G.

Vázquez-Vázquez; Ricardo A. Toledo-Hernández cols.; hospedero: *R. subg. R.* ‘DrisBlackThirteen’; hoja lateral, estrato superior ex.; hábito: itinerante; ningún daño aparente; 1 ♀ dañada, CECR: 55.

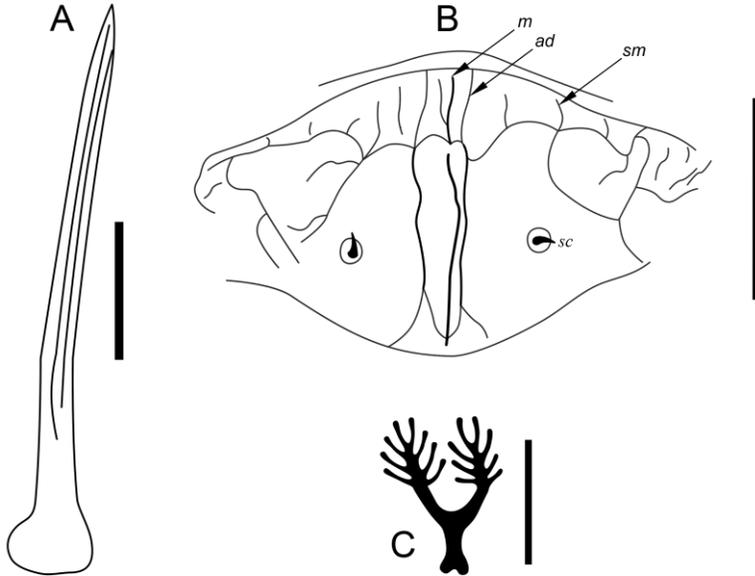


Figura 70. Diagrama de algunas de las características de *Diptacus cf. rubusolum*. (A) Estiletes quelicerales, (B) ornamentación del escudo prodorsal y (C) empodio del primer par de patas. *Anotaciones:* *m* línea media, *ad* líneas admedias, *sm* líneas submedias y *sc* sedas escapulares diminutas. Escala: **A** 15, **B** 25, **C** 5 μm . *Notas:* (C) empodio dividido con cuatro ramas capitadas.

Comentarios

D. rubusolum es una especie relativamente nueva que fue descrita en Rio Grande do Sul, Brasil deambulando sobre la superficie abaxial de las hojas de zarzamora ‘Tupy’ sin ocasionar algún daño aparente (Trinidad *et al.*, 2018). Aunque la presencia de este eriófido en México es desconocida, tanto ‘Tupy’ como su predecesora ‘Brazos’ se cultivan ampliamente en el país desde hace más de dos décadas. Además, ambas se evaluaron en la

misma localidad donde fue descubierta la especie (Clark, 2006: 12; Clark y Finn, 2014: 47; Finn y Clark. 2017: 77, 73); aumentando la posibilidad de su llegada al país a través de la importación del material genético brasileño y quizás desde entonces pasar desapercibida hasta el reciente interés por las especies de ácaros asociadas al cultivo de zarzamora.

Gran parte de las características morfológicas recabadas se adecuan a los parámetros establecidos por Trinidad *et al.* (2018). Sin embargo, el único espécimen encontrado no basta para asegurar su identificación y mucho menos su presencia en el país. Los únicos rasgos que exhiben mayor variación son la longitud: del gnatosoma (40-47), los estiletes auxiliares (44-57), las sedas 2a (55-70) y las sedas c2 (49-60).

Cerca de la zona de estudio, González-Domínguez (2021) reporta una nueva especie perteneciente al género *Diptacus* que comparte varias características con el espécimen encontrado en este trabajo. Sin embargo, casi todas estas coinciden o son bastante cercanas a las de *D. rubuscolum*, incluso aquellas mencionadas como diferenciales. La única excepción es el número de ramas del empodio en ambos pares de patas tanto de los adultos como de los estadios inmaduros (15 ramas). Con respecto a esto último, tal vez al momento de contabilizar el número de ramas se olvidó considerar lo estipulado en Amrine & Manson (1996: 385) y de Lillo *et al.* (2010: 299, 300), pues en comparación con otras especies dentro del género, el número de ramas es bastante elevado. Esta cuestión se acrecienta al no existir un dibujo diagramático con el cual cotejar las observaciones (Amrine *et al.*, 2003: 3). Además, en ninguna de las fotografías suministradas se aprecia a detalle el empodio.

Tabla 22. Rasgos morfométricos de las especies de eriófidós estudiadas.

Características	<i>Phyllocoptes gracilis</i> (Nalepa, 1890)			<i>Acalitus cf. essigi</i> (Hassan, 1928)		<i>Diptacus cf. rubuscolum</i> Trinidad, Duarte & Navia, 2018
	Hembras (n = 11, a: n = 10)		Macho (n = 1)	Ninfa (n = 1)	Hembras (n = 1)	Hembras (n = 1)
	Media ± SD	Mín-Máx	Media	Media	Media	Media
L. cuerpo	164 ± 21.2	140-211	165	126	138	-
A. cuerpo	51 ± 4.6	42-56	55	37	-	-
P. cuerpo ¹	56 ± 4.2	48-62	-	-	36	-
L. gnatosoma	19 ± 2.5	14-22	19	14	19	53
L. cr	2 ± 0.4	2-3	2	2	-	-
L. ep (s.basal)	3 ± 0.4	2-3	2	1	2	3
L. d (s.antap.)	3 ± 0.3	2-3	3	2	ausente	13
L. v (s.apic.)	1 ± 0.3	1-2	1	1	1	-
L. quelíceros	15 ± 1.0	13-16	12	9	16	62
L. estiletes auxiliares	13 ± 1.2	12-16	11	7	15	-
L. lab.	6 ± 0.8	5-8	6	-	-	-
L. escudo	35 ± 1.7	32-37	32	28	25	35
A. escudo	38 ± 3-7	32-42	38	27	-	65
L. lóbulo frontal	4 ± 0.8	3-5	3	2	2	4
A. lóbulo frontal	7 ± 1.2	4-8	5	5	-	31
L. sc (s.d.2)	13 ± 1.1	12-15	14	11	20	3
D. entre sc	16 ± 1.2	13-17	17	16	-	23
D. entre st	17 ± 1.2	15-19	18	14	-	-
D. st-margen post.	2 ± 0.7	1-4	2	3	-	-
No. anillos inc. lat. al st	4 ± 0.5	4-5	4	3	-	-

¹Recabada a partir de especímenes montados lateralmente (ver apartado 6.3). L.: Longitud, A.: Ancho, P.: Profundidad y D.: Distancia.

Tabla 22. Continuación.

Características	<i>Phyllocoptes gracilis</i> (Nalepa, 1890)			<i>Acalitus cf. essigi</i> (Hassan, 1928)		<i>Diptacus cf. rubusolum</i> Trinidad, Duarte & Navia, 2018
	Hembras (<i>n</i> = 11, a: <i>n</i> = 10)		Macho (<i>n</i> = 1)	Ninfa (<i>n</i> = 1)	Hembras (<i>n</i> = 1)	Hembras (<i>n</i> = 1)
	Media ± SD	Mín-Máx	Media	Media	Media	Media
L. pata I	30 ± 1.0	29-32	27	22	29	45
L. pata II	27 ± 1.9	23-29	25	18	26	44
L. fémur I	9 ± 0.8	8-10	8	6	9	12
L. fémur II	8 ± 1.0	6-9	7	6	8	12
L. genua I	5 ± 0.7	3-6	4	4	4	6
L. genua II	4 ± 0.3	3-4	3	3	4	6
L. tibia I	6 ± 0.6	5-7	6	5	5	14
L. tibia II	5 ± 0.5	4-6	4	3	5	11
L. tarso I	7 ± 0.6	6-8	6	5	8	9
L. tarso II	7 ± 0.5	6-8	6	5	7	9
L. ω I	7 ± 0.4	6-8	7	5	7	8
L. ω II	8 ± 0.6	7-9	8	5	11	7
L. em I	5 ± 0.4	4-5	5	4	6	7
L. em II	5 ± 0.3	5-6	4	4	5	7
No. ramas em I	5 ± 0.0*	5-5*	5	4	4	4
No. ramas em II	5 ± 0.0*	5-5*	5	4	4	4
L. bv I (s.fe.I)	9 ± 0.7	8-10	9	1	ausente	ausente
L. bv II (s.fe.II)	8 ± 0.7	7-9	7	1	5	ausente
L. l' I (s.ti.I)	6 ± 1-0	5-8	6	3	ausente	10
L. l' II (s.ti.II)	ausente	ausente	ausente	ausente	ausente	ausente

L.: Longitud.

Tabla 22. Continuación.

Características	<i>Phyllocoptes gracilis</i> (Nalepa, 1890)			<i>Acalitus cf. essigi</i> (Hassan, 1928)		<i>Diptacus cf. rubusolum</i> Trinidad, Duarte & Navia, 2018
	Hembras (n = 11, a: n = 10)		Macho (n = 1)	Ninfa (n = 1)	Hembras (n = 1)	Hembras (n = 1)
	Media ± SD	Mín-Máx	Media	Media	Media	Media
L. l'' I (s.patelar)	21 ± 1.7	19-24	22	7	20	presente
L. l'' II (s.patelar)	8 ± 0.9	7-9	8	4	12	12
L. ft' I (s.ta.d.)	16 ± 1.7	13-18	14	14	22	25
L. ft' II (s.ta.d.)	18 ± 1.1	17-21	18	14	14	9
L. ft'' I (s.ta.lat.)	18 ± 2.1	15-21	18	15	23	presente
L. ft'' II (s.ta.lat.)	18 ± 0.6	17-19	18	15	14	28
L. u' I (s.mesal)	4 ± 0.9	3-5	3	2	2	6
L. u' II (s.mesal)	4 ± 0.7	3-4	3	2	1	6
L. placa infracap.	8 ± 0.7 ^a	7-9 ^a	9	6	-	-
A. placa infracap.	11 ± 1.6 ^a	9-13 ^a	13	7	-	-
L. sutura proesternal	8 ± 1.0	7-10	10	4	-	-
No. anillos inc. ica.	3 ± 0.0 ^{a*}	3-3 ^{a*}	3	2	-	-
No. anillos comp. ica.	2 ± 0.4 ^a	2-3 ^a	2	11	-	-
L. lb (s.cox.1)	7 ± 1.6	5-10	8	3	5	15
L. la (s.cox.2)	15 ± 2.3	11-18	12	5	14	24
L. 2a (s.cox.3)	29 ± 1.9	26-32	29	17	-	43
D. entre lb	9 ± 0.5	8-10	9	8	-	16
D. entre la	8 ± 0.5	7-9	7	7	-	14
D. entre 2a	20 ± 1.1	19-22	20	18	-	38
L. epiginio/ epiandrio	10 ± 1.0	9-12	11	-	8	-

L.: Longitud, A.: Ancho y D.: Distancia.

Tabla 22. Continuación.

Características	<i>Phyllocoptes gracilis</i> (Nalepa, 1890)			<i>Acalitus cf. essigi</i> (Hassan, 1928)		<i>Diptacus cf. rubusolum</i> Trinidad, Duarte & Navia, 2018
	Hembras (<i>n</i> = 11, a: <i>n</i> = 10)		Macho (<i>n</i> = 1)	Ninfa (<i>n</i> = 1)	Hembras (<i>n</i> = 1)	Hembras (<i>n</i> = 1)
	Media ± SD	Mín-Máx	Media	Media	Media	Media
A. epiginio/epiandrio	19 ± 0.6	18-20	17	-	12	-
No. líneas epg.	11 ± 0.9	10-13	-	-	-	-
No. crestas trasv. bas. epg.	3 ± 0.7 ^a	2-4 ^a	-	-	-	-
L. 3a (s.gen.)	16 ± 1.7	14-19	3	5	8	-
L. eu	-	-	1	-	-	-
D. entre 3a	14 ± 0.7	13-15	13	6	10	-
D. entre eu	-	-	5	-	-	-
L. c2 (s.l.)	27 ± 4.7	22-36	22	14	15	43
L. d (s.v.1)	36 ± 5.5	30-49	29	20	39	79
L. e (s.v.2)	14 ± 1.9	11-17	11	7	32	63
L. f (s.v.3)	20 ± 1.1	19-22	19	14	13	39
L. h1 (s.acc.)	4 ± 0.6	4-6	4	3	ausente	2
L. h2 (s.caud.)	51 ± 6.9	42-64	45	27	48	74
D. entre c2	47 ± 3.7	42-53	48	34	-	-
D. entre d	33 ± 2.3	31-38	30	24	-	-
D. entre e	16 ± 1.7	14-20	15	13	-	-
D. entre f	18 ± 1.1	16-20	18	15	-	27
D. entre h1	6 ± 0.5	6-7	6	5	-	8
D. entre h2	10 ± 0.7	9-11	8	7	-	13
c2 en anillo	4 ± 0.9	3-6	3	12	8	-

L.: Longitud, A.: Ancho y D.: Distancia.

Tabla 22. Continuación.

Características	<i>Phyllocoptes gracilis</i> (Nalepa, 1890)			<i>Acalitus cf. essigi</i> (Hassan, 1928)		<i>Diptacus cf. rubusolum</i> Trinidad, Duarte & Navia, 2018
	Hembras (<i>n</i> = 11, a: <i>n</i> = 10)		Macho (<i>n</i> = 1)	Ninfa (<i>n</i> = 1)	Hembras (<i>n</i> = 1)	Hembras (<i>n</i> = 1)
	Media ± SD	Mín-Máx	Media	Media	Media	Media
<i>d</i> en anillo	18 ± 2.7	14-23	15	24	22	-
<i>e</i> en anillo	37 ± 5.0	32-46	32	37	41	-
<i>f</i> en anillo	57 ± 6.8	49-69	52	53	66	-
No. anillos <i>c2-d</i>	13 ± 2.2	10-17	12	12	14	-
No. anillos <i>d-e</i>	19 ± 2.6	16-23	17	13	19	-
No. anillos <i>e-f</i>	20 ± 1.8	17-23	20	16	25	-
No. anillos dorsales	61 ± 3.7	56-67	55	59	76	-
No. anillos ventrales	64 ± 6.5	55-75	57	58	70	-
No. anillos tel. vent. crestados	4 ± 1.0	2-5	2	3	3	-

L.: Longitud, A.: Ancho y D.: Distancia.

Tabla 23. Morfometría del genital interno de *P. gracilis*.

Parámetros (n = 8)	Media±SD	Mín-Máx
<i>Apodema genital transverso:</i>		
L. proyección-X ventral (<i>Lx</i>)	7.4 ± 0.69	6.36-8.03
A. placa basal (<i>Wg1</i>)	18.5 ± 1.27	17.07-20.34
A. placa apical (<i>Wg2</i>)	8.8 ± 0.55	7.90-9.57
L. mitad long. media (<i>Lh</i>)	8.8 ± 0.96	7.29-9.81
Triangularidad (<i>T</i>)	0.5 ± 0.04	0.42-0.54
Relación alto/ancho (<i>R</i>)	0.4 ± 0.03	0.37-0.44
No. estriás longitudinales	3.9 ± 0.83	3.00-5.00
<i>Puente longitudinal:</i>		
L. seg. anterior (<i>La</i>)	8.7 ± 0.76	7.76-10.14
L. seg. posterior (<i>Lp</i>)	0.9 ± 0.16	0.64-1.09
L. completo	9.7 ± 0.89	8.45-11.13
<i>Ducto espermatecal:</i>		
L. seg. distal (<i>Lt</i>)	2.7 ± 0.21	2.28-2.92
A. seg. distal (<i>Wt</i>)	1.7 ± 0.27	1.26-2.04
Elongación seg. dist. (<i>Et</i>)	0.6 ± 0.09	0.49-0.76
<i>Espermateca:</i>		
Largo (<i>Ls</i>)	5.6 ± 0.35	5.08-6.04
Ancho (<i>Ws</i>)	3.8 ± 0.37	3.05-4.15
L. OB	2.8 ± 0.17	2.54-3.02
Asimetría (<i>A</i>)	0.5 ± 0.00	0.50-0.50
Elongación (<i>Es</i>)	0.7 ± 0.06	0.60-0.79
L. proceso esclerotizado	1.8 ± 0.45	1.22-2.35

L.: Longitud y A.: Ancho.

9. Distribución Intraplanta de *P. gracilis*

El ANOVA reveló que existe diferencia estadística significativa en los factores estudiados en DB13: fecha de muestreo ($F = 2.67$, $P = 0.008$), estratos ($F = 7.52$, $P = 0.001$) y tipo de estructura ($F = 5.59$, $P < 0.05$). Por otro lado, en DB7 se encontró que la fecha de muestreo ($F = 4.44$, $P < 0.05$) y el tipo de estructura ($F = 14.35$, $P < 0.05$) también presentan diferencias, sin embargo, no se observan en el tipo de estrato ($F = 3.03$, $P = 0.053$).

Con respecto a la densidad de eriófidos a lo largo del muestreo (tab. 24), la prueba LSDF en DB13 muestra que el nivel más alto se presentó el 30-ago, el cual se considera estadísticamente igual al del 02-ago, 16-ago, 25-oct, 22-nov y 06-dic; el más bajo ocurrió el 27-sep, siendo comparable al del 16-ago, 13-sep, 11-oct y 08-nov (fig. 71A). La prueba TK para esta variedad no halló diferencias entre las fechas de muestreo (fig. 72A). Por otro lado, en DB7 la mayor densidad se registró el 25-oct, resultando semejante a la del 02-ago, 16-ago, 27-sep y 11-oct; mientras que la menor aconteció el 13-sep, siendo similar a la del 30-ago (fig. 71B). La prueba TK para dicha variedad concuerda con los resultados de la prueba anterior, pero además de las fechas mencionadas previamente como iguales, considera estadísticamente equivalentes las siguientes fechas para la mayor densidad: 08-nov, 22-nov y 06-dic; en tanto que para la de menor densidad: 02-ago, 27-sep, 22-nov y 06-dic (fig. 72B).

Por lo general, *P. gracilis* alcanza sus niveles poblacionales más elevados en las floricañas durante el verano y en las primocañas a inicios de otoño, cuando las temperaturas diurnas rondan los 25 °C (Dinther, 1951: 92, 94 y 1952: 102; Gordon y Taylor, 1976: 502-504; Dobrivojević y Petanović, 1985: 254; de Lillo y Duso, 1996: 586; Vacante, 2015: 352). En el sitio de estudio sucede algo parecido, la densidad poblacional en las dos variedades muestreadas exhibe sus niveles más altos a mediados del verano y el otoño. No obstante, el pico poblacional difiere entre ambas, en DB13 ocurre en el verano, mientras que en DB7 en el otoño. Con todo, su densidad en esos momentos presenta valores similares.

Los eriófidos son organismos altamente dependientes de la temperatura y la humedad, algunos estudios señalan que las tasas máximas de crecimiento poblacional se producen entre los 20-30 °C cuando la humedad ambiental es elevada (Sabelis y Bruin, 1996: 338, 339). Además, condiciones semejantes a estas favorecen el desarrollo de *P. gracilis* (Dinther, 1951: 93; Domes, 1957: 414-417, 422, 423; Jeppson *et al.*, 1975: 495; Dobrivojević y Petanović, 1985: 254). Durante el apogeo poblacional, cerca

del sitio de estudio, históricamente se registran temperaturas entre los 12-27 °C que coinciden con el periodo húmedo (mayo-octubre, ver apartado 5). Debido a esto, posiblemente los principales factores climáticos (temperatura y humedad relativa) incidieron en gran manera en el aumento de la densidad de *P. gracilis*.

En México las variedades de floricañas fructíferas son estimuladas a entrar en dormancia mediante la aplicación de una combinación de fertilizantes nitrogenados (urea o sulfato de amonio), sulfato de cobre y aceites (minerales o vegetales), junto con la reducción o suspensión del riego; propiciando la defoliación de las primocañas (Strik *et al.*, 2007: 210; Strik y Stanton, 2017: 252). Al parecer, estas prácticas favorecen la disminución de la densidad de *P. gracilis* en DB7, pues su ejecución coincide con las fechas en las cuales se detectaron los niveles poblacionales más bajos. Además de reducir drásticamente los microhábitats potenciales, el sulfato de cobre y los aceites son empleados para el control de esta especie y otros eriófidios asociados a *Rubus* (ver apartado 4.3). Como DB13 es una variedad de primocañas fructíferas y no recibe el manejo previamente descrito, usualmente se aplica azufre humectable, polisulfuro de calcio o sulfato de cobre con la finalidad de reducir las poblaciones de ácaros en los periodos calurosos y húmedos. La implementación de dichas estrategias en DB13, también coinciden con las fechas en las que se registraron los niveles poblacionales más bajos. Es probable que los productos utilizados, sin importar su objetivo, coadyuben a reducir la densidad poblacional de *P. gracilis* en las plantas dentro del sitio de estudio.

Tabla 24. Densidad poblacional de *P. gracilis*.

Factor	DB13		DB7	
	<i>n</i>	Media±SE	<i>n</i>	Media ± SE
Fecha:				
02-ago	2	51.1 ± 5.52	3	43.9 ± 6.78
16-ago	2	16.9 ± 1.56	7	57.5 ± 1.84
30-ago	2	141.9 ± 1.38	6	0.8 ± 0.22
13-sep	6	8.4 ± 0.32	3	0.3 ± 0.26
27-sep	7	4.3 ± 5.55	3	19.7 ± 2.22
11-oct	17	5.0 ± 0.57	13	41.2 ± 0.73
25-oct	10	24.6 ± 0.69	12	142.5 ± 0.53
08-nov	20	9.2 ± 0.27	14	28.5 ± 0.36
22-nov	17	17.1 ± 0.39	15	24.1 ± 0.39
06-dic	17	26.8 ± 0.29	17	23.4 ± 0.50

Tabla 24. Continuación.

Factor	DB13		DB7	
	<i>n</i>	Media±SE	<i>n</i>	Media ± SE
Estrato:				
Superior	47	23.7 ± 0.28	38	49.6 ± 0.44
Medio	35	8.9 ± 0.24	29	20.4 ± 0.36
Inferior	18	5.2 ± 0.29	26	15.9 ± 0.37
Estructura:				
BA	3	173.6 ± 0.95	2	4987.8 ± 0.98
BL	8	5.6 ± 0.47	12	3.5 ± 0.58
HL	21	4.4 ± 0.27	4	58.7 ± 0.82
rba	4	106.0 ± 0.22	3	591.9 ± 0.73
rbt	9	68.8 ± 0.69	13	156.8 ± 0.48
rfl	9	25.9 ± 0.47	11	65.7 ± 0.49
rfln	4	13.7 ± 1.79	1	7.0 ± 0.00
rfr	6	20.6 ± 0.72	2	1.8±0.42
rfv	9	11.1 ± 0.67	8	58.6 ± 0.53
rhl	12	10.5 ± 0.50	15	19.5 ± 0.30
ryl	12	5.3 ± 0.23	15	12.1 ± 0.27
YL	3	14.0 ± 1.00	7	2.3 ± 0.41

La prueba LSDF en DB13 muestra que en el estrato superior se presenta la mayor densidad poblacional durante el muestreo, la cual difiere estadísticamente de los estratos medio e inferior que resultaron ser iguales (fig.71C). La prueba de TK en dicha variedad señala las mismas diferencias que la prueba anterior (fig.72C). Aunque en DB7 no se detectaron diferencias significativas, la densidad en el estrato superior es claramente mayor con respecto a los estratos medio e inferior donde resulta ser similar (tab. 24, fig. 71D y 72D).

Los eriódidos prefieren colonizar los tejidos más jóvenes y las regiones meristemáticas de las plantas, pues les garantizan un abastecimiento continuo de alimento asequible y nutritivo para sus múltiples generaciones (Royalty y Perring, 1996: 493; Petanović y Kielkiewicz, 2010a; Chetverikov, 2015a: 153, 154). La zarzamora cuenta con varios puntos de crecimiento distribuidos a lo largo de las cañas, por tal motivo, es posible encontrar a *P. gracilis* en prácticamente cualquier sector de estas. Sin embargo, como el desarrollo de las ramas fructíferas depende, entre otros factores, de la exposición a la luz, en el estrato superior suele haber una mayor

proliferación de ramas con el potencial de desarrollar una gran cantidad de microhábitats para los eriófidos; tal vez esta sea una de las razones por la cuales se observó una mayor densidad de *P. gracilis* en dicho estrato con respecto a los demás.

Colonizar la parte más externa o los estratos superiores de las plantas, presuntamente se considera un comportamiento asociado con la proporción de estructuras jóvenes, la cual tiende a ser mayor en estos sectores y a ofrecer alimento de mayor calidad (Muraleedharan *et al.*, 1988; Landeros *et al.*, 2003: 135, 136). Otras especies, como *A. essigi*, al parecer encuentran en el estrato superior alimento adecuado, refugio y/o protección contra las adversidades climáticas y los depredadores (Davies *et al.*, 2001a: 637). Quizás alguna de estas cuestiones haya influido para que, en ambas variedades, aunque notoriamente en DB13, exista una mayor densidad de *P. gracilis* en el estrato superior.

En Escocia, un estudio realizado en plantaciones de frambuesa encontró que las poblaciones más elevadas de *P. gracilis* se encuentran en las yemas de las cañas ubicadas encima de los 90 cm del nivel del suelo, pero especialmente entre los 120-135 cm (Gordon y Taylor, 1976: 503, 504). Otro trabajo desarrollado en ese país descubrió que *P. gracilis* es más abundante en las yemas entre los 60-140 cm arriba del nivel del suelo, pero que la mayoría se sitúan a los 120 cm (Macintyre y Foster, 1977; citado en Vacante, 2015: 352). Aunque tales investigaciones no especifican el límite entre un estrato y otro, sus observaciones indican que la mayoría de los eriófidos se encontraron en la parte superior de las cañas, por lo tanto, deducimos que los rangos presentados abarcan cuando menos una porción del estrato superior. En el sitio de estudio las mayores densidades de *P. gracilis* en las dos variedades muestreadas se ubicaron entre los 160-200 cm por encima del nivel del suelo. Las cañas de zarzamora tienden a ser más vigorosas (con desarrollo acelerado y de mayor longitud) que las de frambuesa, tal vez por esto las densidades más altas se localizaron a mayor altura en las cañas, pero al igual que en los estudios citados, dentro del estrato superior.

La densidad en los microhábitats evaluados mediante la prueba LSDF en DB13 es mayor en BA (tab. 24), siendo estadísticamente igual en rba y rbt; la menor densidad se registra en HL, siendo parecida en: ryl, BL, rhl, rfv, rfn y YL (fig. 71E). La prueba de TK coincide con los resultados de la prueba anterior, pero agregando a las estructuras mencionadas como semejantes, las siguientes para la de mayor densidad: rfl, rfv, rfr, rfn y YL.

En cambio, dicha prueba indica que la menor densidad se encuentra en HL, ryl y BL; resultando igual en: rhl, rfv, rfn, YL, rfr y rfl (fig. 72E). Por su parte, la prueba LSDF en DB7 detecta que la densidad es mayor en BA, siendo semejante en rba; los valores más bajos se hallaron en BL y YL, logrando ser iguales en rfn y rfr (fig. 71F). La prueba TK armoniza con la prueba anterior en cuanto a la estructura con mayor densidad, pero solo la considera semejante en rba. Esta misma prueba detectó que la menor densidad se manifiesta en YL y BL, pero es igual en: rfr, rfn, ryl y rhl (fig. 72F).

Los tricomas protegen a los eriófidos de los depredadores, disminuyen la competencia con otros artrópodos fitófagos, reducen la desecación filtrando los rayos UV-B y repelen las gotas de lluvia que podrían ahogarlos o lavarlos (Michalska *et al.*, 2019). Davies *et al.* (2001a: 637 y b: 22) sugieren que el tomento en algunas estructuras de las cañas de zarzamora actúa precisamente como una cubierta natural que protege a *A. essigi* de los depredadores y la desecación, pero limita su movimiento hacia otros microhábitats. Como la densidad a lo largo del muestreo fue mucho mayor en aquellas estructuras con un tomento más espeso, es de suponerse que *P. gracilis* tenga cierta preferencia por colonizarlas. Asimismo, creemos que sus hábitos reproductivos derivan de su predilección por estos espacios en ambas variedades, pues con excepción de las flores (rfl), la mayor cantidad de huevecillos e incluso la presencia de hembras grávidas, se observaron principalmente en las estructuras con las densidades más elevadas durante el muestreo. Esto mismo denota su estatus como un eriófido especializado en la búsqueda de refugios, más que itinerante. Al ser DB7 una variedad de cañas pubescentes, evidentemente es más proclive a ser colonizada. En algunas estructuras de esta variedad se encontraron cientos a miles de individuos aglomerados.

Dado que *P. gracilis* no es un eriófido estrictamente endoparásito, es capaz de moverse y establecerse en otras estructuras (ver apartado 4.1). Las altas densidades poblacionales en los brotes apicales (BA, rba) y los botones florales (rft), quizás incitaron a que algunos individuos buscaran otros sitios con menor competencia intraespecífica; aún sin ser sus hábitats predilectos. Otra explicación a esta cuestión pudiera estar relacionada con los mecanismos de reproducción y dispersión propios de cada especie. Por ejemplo, *P. gracilis* suele ovipositar entre los tricomas del envés de las hojas (Massee, 1924: 61; Gordon y Taylor, 1976: 502, 503). Algunos opinan que la dispersión de este eriófido ocurre pasivamente a través del viento o forosis entomológica (Gratwick, 1992: 352); en cambio, otros

sugieren que es meramente ambulatoria (activa): intra o interplanta (Michalska *et al.*, 2010: 32-37; Vacante, 2015: 44). Cualquiera de estas estrategias implica la necesidad de abandonar los microhábitats con mayor protección y circular por otros más expuestos.

Las hojas son de los principales microhábitats asociados a *P. gracilis* (Dinther, 1951: 92; Gordon y Taylor, 1976: 502; de Lillo y Duso, 1996: 586). No obstante, a lo largo del muestreo, las densidades en las hojas laterales (HL, rhl) de las variedades estudiadas resultaron ser mínimas. Es probable que la aparente competencia interespecífica con otros ácaros fitófagos interviniera en su disminución, pues desde mediados del otoño, en DB13 se observaron infestaciones severas de tetraníquidos suscitando bronceado, amarillamiento y abscisión prematura de las hojas; y revistiendo de seda las ramas fructíferas de las cañas (fig. 73A). Igualmente, en la fase de extracción se recuperaron grandes cantidades de tetraníquidos de las hojas. La competencia interespecífica entre eriófidos y otros ácaros fitófagos es una cuestión que necesita aclararse todavía. Por otro lado, se confirma la presencia de huevecillos de aspecto esférico y hialinos depositados por *P. gracilis* entre los tricomas abaxiales de las hojas. Adicionalmente, se observó que algunas hembras suelen permanecer quiescentes sobre los tricomas foliares, adheridas paralelamente a ellos (ver apartado 3.5). Estos comportamientos se consideran estrategias contra la depredación (Chetverikov, 2015a: 154).

Algo similar sucede en los frutos (rfv, rfr, rfn) de ambas variedades, las densidades poblacionales en el transcurso del muestreo son relativamente bajas en comparación con los brotes apicales o los botones. Tal vez esto se deba a que, dentro del sitio de estudio, a lo largo del periodo de fructificación se llevaron a cabo liberaciones masivas de *Amblyseius swirskii* Athias-Henriot, 1962 (Acari: Phytoseiidae) encaminadas al control de insectos y otros ácaros fitófagos (fig. 73B), entre ellos supuestamente *A. essigi*. Durante esta etapa, se observaron una gran cantidad de individuos de *A. swirskii* tratando de escabullirse entre las drupillas, algunos de los especímenes más pequeños apenas logran ingresar a las del ápice, pero sin alcanzar el núcleo donde normalmente se guarece *P. gracilis* (fig. 66A). Se sabe que cuando las poblaciones de *P. gracilis* son elevadas en las hojas, comúnmente se presentan daños en los frutos (Gordon y Taylor, 1976: 503; de Lillo y Duso, 1996: 586). A pesar de no registrarse densidades elevadas tanto en las hojas como en los frutos de ambas variedades, en esta investigación se detectaron frutos con los daños descritos en el apartado anterior.

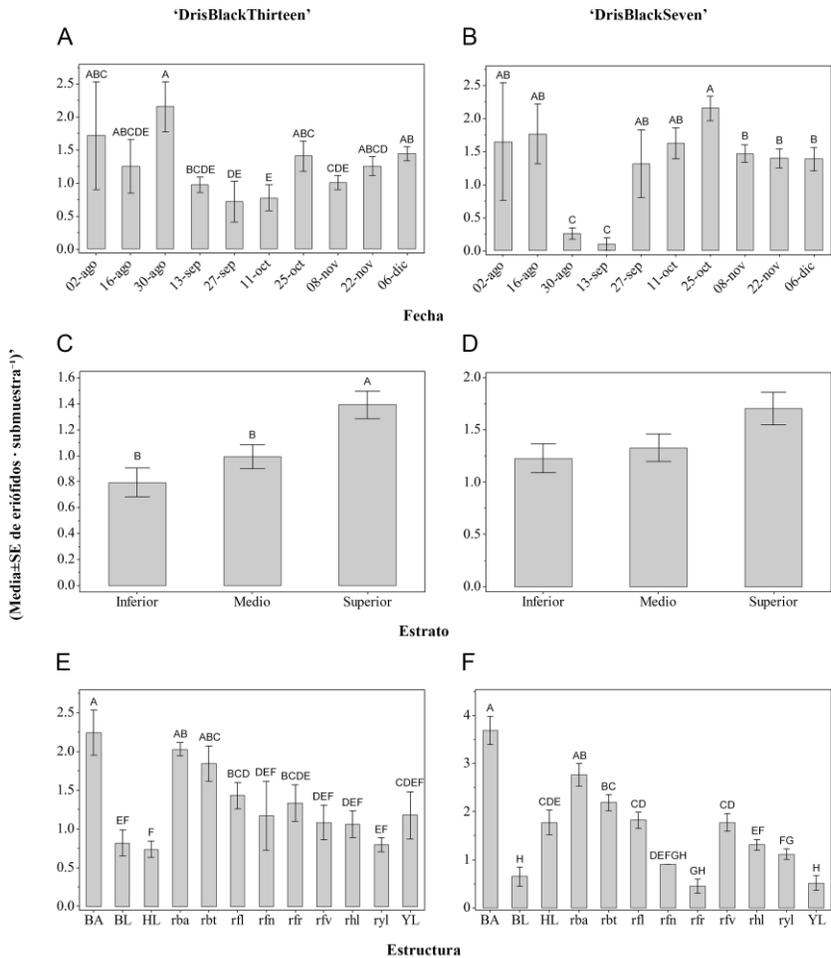


Figura 71. Prueba LSD de Fisher para la densidad de *P. gracilis* en los factores evaluados. Anotaciones: BA brotes apicales, YL yemas laterales, BL brotes laterales, HL hojas laterales, rba ramas-brotes apicales, ryl r.-yemas laterales, rhl r.-hojas laterales, rbt r.-botones, rfl r.-flores, rfv r.-frutos verdes, rfr r.-frutos rojos y rfh r.-frutos negros. Nota: (A-F) los gráficos se elaboraron a partir de los datos transformados (x').

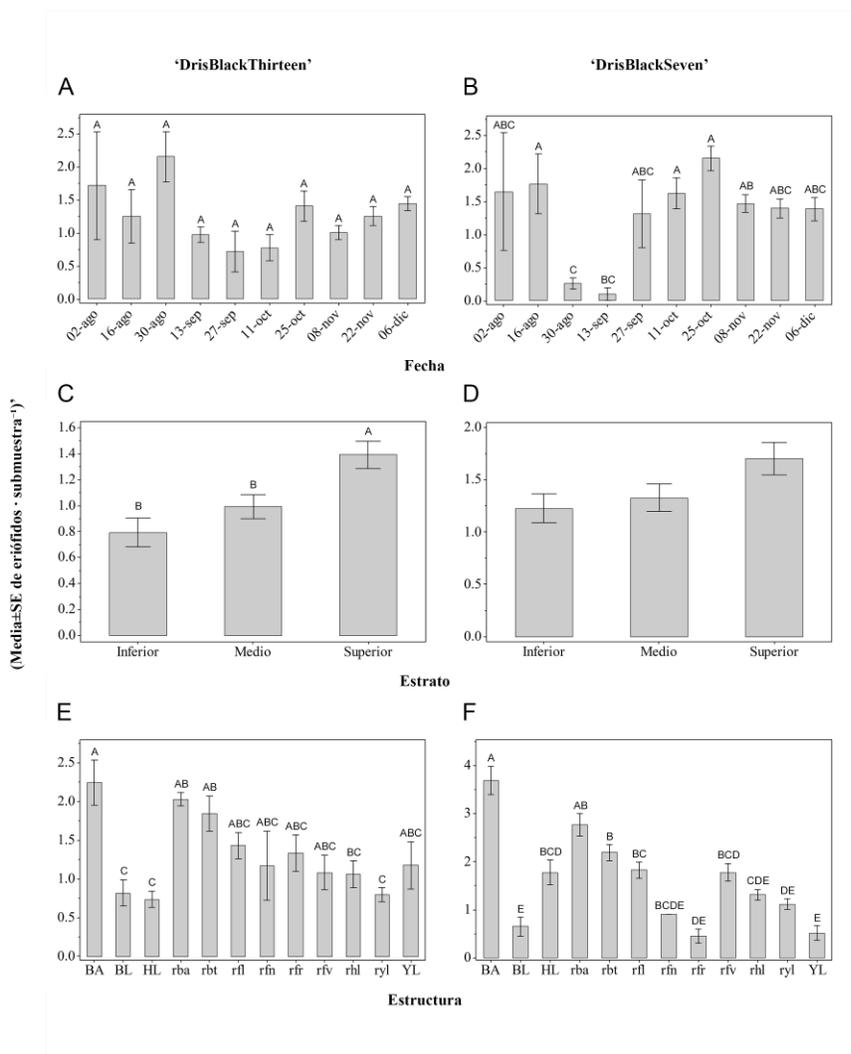


Figura 72. Prueba Tukey-Kramer para la densidad de *P. gracilis* en los factores evaluados. Anotaciones: BA brotes apicales, YL yemas laterales, BL brotes laterales, HL hojas laterales, rba ramas-brotes apicales, ryl r.-yemas laterales, rhl r.-hojas laterales, rbt r.-botones, rfl r.-flores, rfv r.-frutos verdes, rfr r.-frutos rojos y rfn r.-frutos negros. Nota: (A-F) los gráficos se elaboraron a partir de los datos transformados (x').



Figura 73. Posible competencia interespecífica dentro del sitio de estudio. (A) Colonia de *Tetranychus* sp. y **(B)** liberación a partir de colonias comerciales de *A. swirskii*.

Durante el invierno, las ninfas y las hembras adultas de *P. gracilis* hibernan en las yemas, las cicatrices peciolares o en las grietas de la corteza de las cañas sin entrar en diapausa; esta fase es interrumpida cuando las temperaturas sobrepasan los 11 °C (Massee, 1924: 61; Dinther, 1951: 92, 93; Domes, 1957: 414, 422, 423; Jeppson *et al.*, 1975: 495; Gordon y Taylor, 1976: 502, 503; Dobrivojević y Petanović, 1985: 254; de Lillo y Duso, 1996: 586; Vacante, 2015: 352). Las condiciones ecológicas de la región y el sistema de cultivo implementado favorecen el desarrollo de las plantas de zarzamora compensando sus necesidades de horas frío, de modo que no requieren un periodo de reposo invernal para florecer. Debido a esto, el ciclo de cultivo es tan corto que no coincide con el invierno cuando las temperaturas históricas sobrepasan el umbral de desarrollo más bajo conocido para *P. gracilis*. Presuntamente por esto, la densidad poblacional en las yemas laterales (YL, ryl) de ambas variedades es relativamente menor que en otras estructuras. A lo largo del muestreo no se encontraron individuos en las cicatrices peciolares de ambas variedades y tampoco en las

grietas de la corteza de las cañas en DB7. Por su parte, las cañas de DB13 son glabrescentes, inermes y rara vez lignifican, por lo que cuentan con menos sitios potenciales de hibernación.

Al examinar las muestras en refrigeración (4 ± 2 °C) se confirma la capacidad de *P. gracilis* de hibernar quiescente en sus microhábitats y reanudar su movilidad conforme la temperatura se eleva. Cerca del sitio de estudio, las temperaturas mínimas normales registradas en el invierno son similares a las que estuvieron sometidas las muestras en refrigeración, lo cual aumenta la posibilidad de hallar individuos en campo hibernando entre las estructuras de las nuevas primocañas de DB7 o incluso en los residuos de las podas de ambas variedades. Esta estrategia de supervivencia representa un riesgo para la producción cuando no se remueven y eliminan los restos derivados de las podas u otras prácticas similares; o se establecen plantaciones a partir de material vegetal infestado, tal como ha ocurrido en Serbia (Milenkovic y Stanisavljevic, 2003; Milenković y Marčić, 2012: 253).

El índice de dispersión de Taylor (*b*) en la variedad DB13 revela que el patrón de distribución de la especie a través de los distintos estratos es del tipo agregado; resultando mayor en el estrato inferior, seguido del estrato superior. Por su parte, este mismo índice en la variedad DB7 señala un patrón de distribución agregado a lo largo de las cañas, siendo mayor en el estrato medio, seguido del estrato inferior (tab. 25).

Estos resultados armonizan con otras investigaciones donde los eriófidos estudiados manifiestan un patrón de distribución agregado (Davies *et al.*, 2001a; Landeros *et al.*, 2003; Song *et al.*, 2012). No obstante, el motivo por el cual la distribución de *P. gracilis* es fuertemente agregada en los estratos más bajos que en los superiores, a pesar de presentar densidades poblacionales más bajas, tal vez se relacione con la disponibilidad de microhábitats en las cañas; de esto se hablará más adelante. Davies *et al.* (2001a: 637) mencionan que *A. essigi* muestra un patrón de distribución agregado en el 20 % inferior de la longitud total de las primocañas, ya que las yemas en este sector son lo suficientemente grandes como para permitirle el acceso a un refugio adecuado. Gordon y Taylor (1976: 507) sospechaban que la morfología de las yemas en las cañas de frambuesa era un elemento que influía en la selección de *P. gracilis* por sus sitios de hibernación. Si bien en este trabajo las yemas de ambas variedades no registraron densidades poblacionales elevadas, coincidimos en que tal vez el grado

de desarrollo en alguna otra estructura intervino en la predisposición de *P. gracilis* por agregarse fuertemente en los estratos inferiores de las cañas.

Tabla 25. Índices de dispersion (*b* de Taylor) por estrato para las poblaciones de *P. gracilis*.

Estrato	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>R</i> ²	<i>P</i>
DB13:				
Superior	2.36	0.51	0.93	< 0.05
Medio	1.90	0.04	0.89	0.001
Inferior	3.97	1.83	0.99	0.006
DB7:				
Superior	1.97	0.44	0.96	< 0.05
Medio	2.74	1.21	0.84	0.011
Inferior	2.57	0.92	0.96	0.001

Durante el muestreo, la variedad DB13 claramente presenta una mayor densidad en el estrato superior que en los demás estratos. Los niveles más altos se registraron el 02-ago, 30-ago y 25-oct, es decir, existen tres picos poblacionales a lo largo del muestreo; mientras que los más bajos el 16-ago y 13-sep. En los estratos medios e inferior los niveles se mantuvieron constantes a lo largo del muestreo, exhibiendo un ligero aumento el 11-oct, 25-oct y 06-dic (fig. 74A). Por otro lado, la densidad en la variedad DB7 se comportó de manera similar la mayor parte del muestreo; no obstante, en el estrato superior se observa un aumento abrupto el 16-ago, seguido de una fuerte disminución el 30-ago y 27-sep, con un ligero aumento el 25-oct. En el estrato medio e inferior los niveles más altos se registran el 11-oct y el 25-oct, respectivamente (fig. 74B).

Es muy probable que las altas densidades poblacionales de *P. gracilis* en el estrato superior de ambas variedades a lo largo del muestreo se encuentren ligadas a los factores previamente elucidados. Adicionalmente, gran parte de los síntomas descritos con anterioridad, tanto en estructuras vegetativas como en frutos, se detectaron principalmente en el estrato superior al momento de registrar sus picos poblacionales.

Las bajas densidades poblacionales en los estratos medio e inferior durante el otoño en DB13 puede que estén relacionadas con los aclareos de

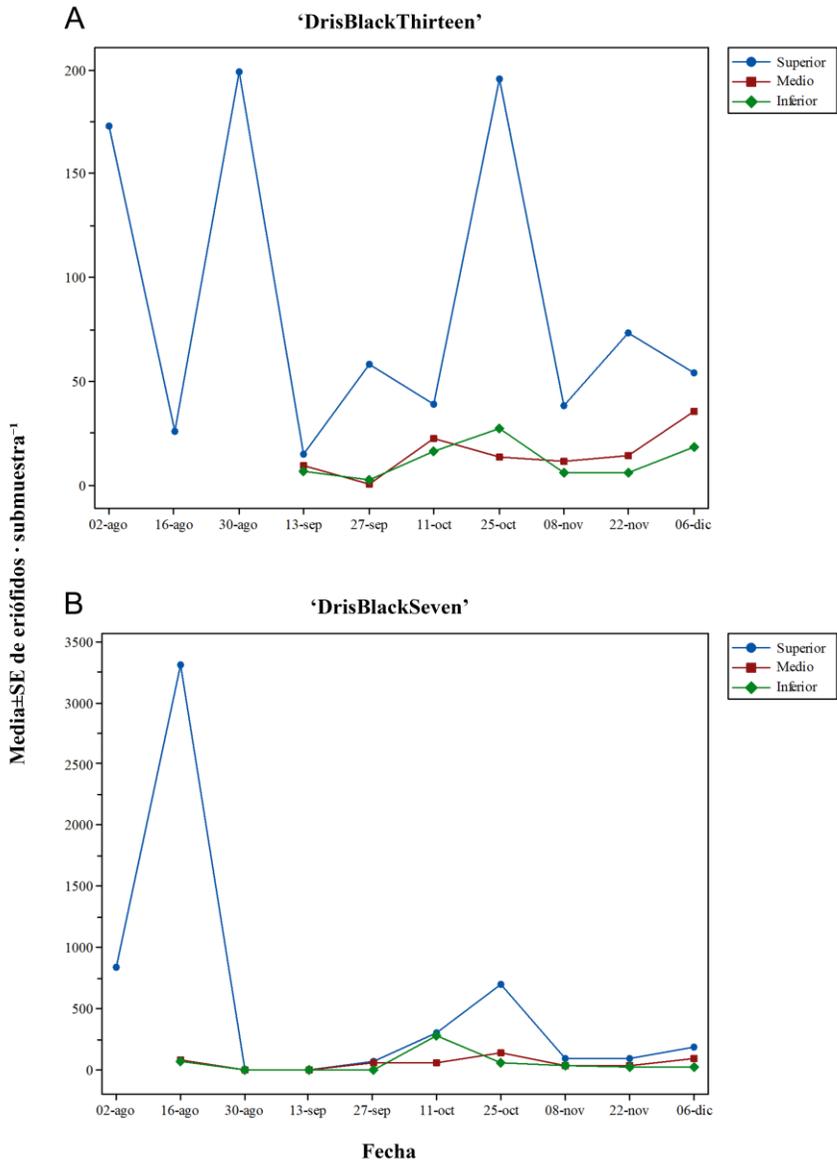


Figura 74. Densidad de *P. gracilis* por estrato a través del periodo de muestreo.

de las cañas. Esta práctica consiste en remover manualmente las hojas senescentes, dañadas o enfermas para mejorar la ventilación, disminuyendo la proliferación de plagas o enfermedades; suele ser más severa en los estratos más bajos. Dicha labor no solo reduce los microhábitats disponibles, sino que favorece la migración hacia otras estructuras con mayor protección; a costa de ser capturado por algún depredador y exponerse a la desecación (Sabelis y Bruin, 1996: 331, 342) o a algún ingrediente activo recién aplicado. Al mismo tiempo, esta pudiera ser otra explicación de porque las poblaciones de *P. gracilis* son fuertemente agregadas en los estratos inferiores que, en el superior, a pesar de presentar densidades más bajas.

El despunte es otra actividad que consiste en romper la dominancia apical de las primocañas para inducir cargadores (ramas laterales fructíferas) y que evidentemente se restringe al estrato superior. Comúnmente se lleva a cabo a mediados del verano, una vez que las primocañas alcanzan su altura deseada. Dicha operación coincide con el periodo donde se registra la menor densidad en el estrato superior de las dos variedades evaluadas, inmediatamente después del primer pico poblacional. La supresión de los BA es uno de los principales elementos que pudo haber atenuado abruptamente las poblaciones de *P. gracilis* durante el muestreo, pues como se mencionó arriba, los BA fueron donde se hallaron las mayores densidades, a pesar de haber permanecido un corto espacio de tiempo en la planta. El efecto es más notorio en DB7 que en DB13, seguramente porque se realiza justo después de la defoliación, cuando las colonias todavía continúan perturbadas.

Parte V Conclusiones

Página intencionalmente en blanco

10. Conclusión General

De las 50 especies de eriófidos asociadas al género *Rubus* en el mundo, oficialmente solo dos de ellas se encontraban en México: *R. abronius* y *A. orthomerus*. En este trabajo se registra por primera vez la presencia de *P. gracilis* en el país; concretamente en Zamora, Jacona y Tangamandapio, Michoacán. No obstante, es probable que su rango de distribución abarque otras localidades e inclusive otros estados. Contrario a lo que se pensaba, *A. essigi* y *A. orthomerus* no son las únicas especies presuntamente capaces de suscitar la RBD en zarzamora, pues en esta investigación se detectaron síntomas muy parecidos en los frutos parasitados por *P. gracilis*. En la saliva de estas especies tal vez existe un compuesto en común que interfiere de alguna manera en la acumulación natural de antocianinas en determinados sectores del fruto, pese a ello, su etiología sigue siendo un enigma. Además de esta alteración, *P. gracilis* ocasiona otros trastornos en las hojas y en los frutos. Durante el muestreo, no se observaron síntomas del RLVB en ninguna las plantaciones muestreadas.

No se descarta la posibilidad de hallar otras o quizás nuevas especies de eriófidos ligadas al cultivo de zarzamora, frambuesa o a cualquiera de las 41 especies de *Rubus* introducidas, invasoras o endémicas. Dentro del sitio de estudio, se constata la existencia de una especie bastante cercana a *A. essigi* y otra a *D. rubuscolum*; estos hallazgos destacan la necesidad de realizar colectas adicionales con el propósito de suministrar una descripción más detallada sobre las mismas, incluyendo sus posibles daños. Aunque varios trabajos sugieren la presencia de *A. essigi* en México, todavía no existe suficiente evidencia para confirmarlo. Debido a que *A. orthomerus* no se encontró en ninguna de las variedades examinadas, es posible que tenga cierta preferencia por ‘Tupy’.

Los ácaros eriófidos son plagas cada vez más recurrentes que necesitan ser estudiadas con la finalidad de proponer estrategias de manejo integrado; la primera de ellas consiste en identificar apropiadamente la especie que está ocasionando los daños. La presencia de *P. gracilis* en México, recalca la importancia de contar con personal capacitado en la detección de este tipo de plagas en los puntos de ingreso, pues generalmente pasan desapercibidas y representan una amenaza para los cultivos de alto valor comercial como las frutillas. De confirmarse la transmisión del RLVB u otro virus por medio de *P. gracilis*, probablemente se convertiría en el eriófido de mayor importancia económica para el cultivo de frambuesa y zarzamora. Debido a esto, sería conveniente evaluar mediante un análisis de

riesgo la eventual introducción del RLBV al país, y si lo amerita, establecer medidas regulatorias como las que han instituido otros países.

Dentro del sitio de estudio, las poblaciones de *P. gracilis* parecen comportarse como las de otras especies de eriófidos con hábitos similares; sin embargo, como el ciclo de cultivo se restringe prácticamente a dos estaciones (verano-otoño) en las que naturalmente se presentan las condiciones idóneas para su desarrollo, su crecimiento es notoriamente más acelerado. Mientras transcurre este periodo, algunas de las limitantes más importantes son impuestas por las prácticas agronómicas implementadas, las cuales no necesariamente se llevan a cabo para controlar estos organismos. En futuras investigaciones, resultaría conveniente monitorear la temperatura y la humedad relativa dentro de la unidad de producción, pues seguramente existe una relación entre dichos factores y la fluctuación poblacional a lo largo del ciclo productivo. Asimismo, es importante conocer el comportamiento de esta especie durante el invierno, lo cual permitiría identificar sus mecanismos de dispersión y sus sitios de hibernación; esto último quizás sea difícil en las variedades anuales como DB13, más no en las bi-anales como DB7, en las que la evaluación podría efectuarse en menor tiempo adoptando las prácticas de cultivo forzado.

La arquitectura y la fenología de la zarzamora son de las principales limitantes para el estudio de las poblaciones de *P. gracilis*, pero que al mismo tiempo influyen sustancialmente en su desarrollo y hábitos. Por consiguiente, sería apropiado centrar los estudios subsecuentes en: (1) el estrato superior donde a lo largo del ciclo productivo se manifiestan las densidades más elevadas, el desarrollo de las estructuras es más uniforme y se concentra la producción; (2) las ramas productivas de cada estrato, en las cuales se distribuyen todos los tipos de estructuras de las cañas y ciertamente su desarrollo es uno de los principales objetivos del productor; o (3) aquellas estructuras que potencialmente albergan las densidades más altas y los frutos que son los órganos de interés económico.

Como sucede con *A. essigi*, las poblaciones de *P. gracilis* son altamente dependientes de la presencia de microhábitats específicos fuertemente influenciados por las etapas fenológicas de su hospedero y, solo en este caso, por las prácticas agronómicas establecidas en el sitio de estudio. Entre los microhábitats predilectos para esta especie, destacan los brotes apicales de las cañas y de las ramas fructíferas; confirmando las sospechas de algunos productores de la región. Las aplicaciones dirigidas hacia estos sitios, en el transcurso de la etapa vegetativa, es probable que ayuden a

reducir en gran manera las poblaciones y la expresión de los síntomas. Igualmente, como estas estructuras cuentan con una gran cantidad de tomento, es pertinente incorporar al ingrediente activo algún tipo de coadyuvante que mejore su penetración y adherencia. Al parecer, DB7 es más susceptible a ser parasitada que DB13. Si bien los mecanismos de resistencia de las plantas frente al ataque de eriófidos todavía se desconocen, la selección de variedades menos pubescentes quizás represente un punto de partida para los programas de mejoramiento.

P. gracilis no solo manifiesta un patrón de distribución agregado en el estrato superior, sino a lo largo de las cañas; aun así, esto no refleja su preferencia hacia determinadas estructuras. En otros estudios una buena opción sería estimar el índice b de Taylor o cualquier otro por cada una de las estructuras de las cañas, lo cual requeriría un número constante de muestras a lo largo del ciclo productivo; contribuyendo a esclarecer determinados aspectos sobre el ciclo biológico de esta especie y serían de gran utilidad para su monitoreo poblacional estableciendo un tamaño de muestra ideal.

Página intencionalmente en blanco

Parte VI Referencias

Página intencionalmente en blanco

- Acuña-Soto J.A. y Estrada-Venegas E.G. 2009. Actualización al conocimiento de la Superfamilia Eriophyoidea (Acari: Prostigmata) en México. *Entomología Mexicana*, **8**: 119-124.
- Acuña-Soto J.A., Estrada-Venegas E.G. y Equihua-Martínez A. 2014. Ácaros eriófidos (ACARI: PROSTIGMATA), en plantas no nativas de México. *Entomología Mexicana*, **1**: 90-95
- Acuña-Soto J.A., Estrada-Venegas E.G., Equihua-Martínez A. y Valdez-Carrasco J. 2012. Ciclo biológico y observaciones del comportamiento de *Aceria tulipae* (Acari: Eriophyidae) bajo condiciones de laboratorio. *Revista Ibérica de Aracnología*, **20**: 129-141.
- Acuña-Soto J.A., Vargas-Madriz H., Talavera-Villarreal A., Lázaro-Dzul M.O., Grifaldo-Alcántara P.F. y Azuara-Domínguez A. 2019. New distribution records of phytophagous mites (Acari: Eriophyidae: Tetranychidae) associated with cultivated blackberries at Zapotitlan de Vadillo, Jalisco, Mexico. *Southwestern Entomologist*, **44(3)**: 779-783. <https://doi.org/10.3958/059.044.0324>
- Agrios G.N. 2005. Plant Pathology. 5a Ed. Elsevier Academic Press. USA. 952 pp. <https://doi.org/10.1016/C2009-0-02037-6>
- Albrigo L.G. y McCoy C.W. 1974. Characteristic injury by citrus rust mite to orange leaves and fruit. *Proceedings of the Florida State Horticultural Society*, **87**: 48-55.
- Alford D.V. 1979. Chemical control of blackberry mite, *Acalitus essigi* (Hassan). *Plant Pathology*, **28**: 91-94. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3059.1979.tb02930.x>
- Alford D.V. 2014. Mites. En: *Pests of Fruit Crops*. 2a ed. CRC Press, Boca Ratón. pp. 405-428. <https://doi.org/10.1201/b17030>
- Amrine J.W. Jr y Stasny T.A. 1994. *Catalog of the Eriophyoidea (Acarina: Prostigmata) of the World*. Indira Publishing House. Michigan, USA. 313 pp.
- Amrine J.W. Jr. y Manson D.C.M. 1996. Preparation, Mounting and Descriptive Study of Eriophyoid Mites. En: Lindquist E.E., Sabelis M.W. y Bruin J. (eds.). *Eriophyoid Mites: their biology, natural enemies and control*. Elsevier Science, Amsterdam. World Crop Pests 6: 383-396. [https://doi.org/10.1016/S1572-4379\(96\)80023-6](https://doi.org/10.1016/S1572-4379(96)80023-6)
- Amrine J.W. Jr., Stasny T.A. y Fletchmann C.H.W. 2003. *Revised Keys to World Genera of Eriophyoidea (Acari: Prostigmata)*. Indira Publishing House. Michigan, USA. 244 pp.
- Arreguín-Zavala J. de J. 2016. Identificación del ácaro asociado con el berry rojo y evaluación de estrategias de manejo en el cultivo de zarzamora (*Rubus* s.p.) en Michoacán. Tesis de Licenciatura. UACH. Bermejillo, Durango. 98 pp.
- Arreguín-Zavala J. de J., Otero-Colina G., Pineda S., López-Bautista E., Flores-Martínez B.A. y Rebollar-Alviter Á. 2021. Evaluation of different control strategies for the management of redberry disease associated with *Acalitus orthomera* (Eriophyoidea: Eriophyidae) in commercial blackberry crops. *Journal of Plant Diseases and Protection*, **128(1)**: 191-202. <https://doi.org/10.1007/s41348-020-00361-7>
- Audenaert J., Verhoeven R., Leus L., Van Huylenbroeck J., Witters J., Jaques J., Flors V., Baroffio C., Minguely C., Winkler K. y van Holstein-Saj R. 2018. *Monitoring, identification and control of mites: the IPM approach*. PCS Ornamental Plant Research. Destelbergen, Bélgica. 58 pp.
- Ayala-Ortega J. de J. 2017. Ácaros asociados al cultivo de la zarzamora *Rubus fruticosus* L. var. *tupy* en Ziracuaretiro y Tacámbaro Michoacán. Tesis de Maestría. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo (UMSNH). Morelia, Michoacán. 81 pp. http://bibliotecavirtual.dgb.umich.mx:8083/xmlui/handle/DGB_UMICH/6597
- Ayala-Ortega J. de J., Acuña-Soto J.A., Martínez-Castillo A.M., Lara-Chávez M.B.N. y Vargas-Sandoval M. 2019a. Primer registro de *Acalitus orthomera* (Keifer) (Acari: Eriophyidae)

- asociado al cultivo de la zarzamora (*Rubus fruticosus* var. tupy) en Ziracuaretiro, Michoacán, México. *Acta Zoológica Mexicana*, **35**:1-4. <https://doi.org/10.21829/azm.2019.3501223>
- Ayala-Ortega J. de J., Martínez-Castillo A.M., Pineda-Guillermo S., Figueroa-de la Rosa J.I., Acuña-Soto J.A., Ramos-Lima M. y Vargas-Sandoval M. 2019b. Ácaros asociados a la zarzamora (*Rubus* sp. cv. Tupy) en dos localidades del estado de Michoacán, México. *Revista Colombiana de Entomología*, **45**(2): e8489. <https://doi.org/10.25100/socolen.v45i2.8480>
- Azcárraga-Rosette M. del R. 2010. Parénquima. En: Azcárraga-Rosette M. del R., Jáquez-Ríos M.P., Bonfil-Campos A. y Sandoval-Zapotitla E. (eds.). *Atlas de anatomía vegetal*. Facultad de Estudios Superiores Cuautitlán (FESC), Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). Cuautitlán Izcalli, Estado de México. pp. 73-83.
- Badii M.H., Guillen A., Cerna E. y Landeros J. 2011. Dispersión Espacial: El Prerrequisito Esencial para el Muestreo. *International Journal of Good Conscience*, **6**(1): 40-71.
- Badii M.H., López-Pérez F., Quiróz H. y Pazhakh A.R. 2004. Muestreo como un requisito fundamental en las ciencias experimentales. *InnOvaciOnes de NegOciOs*, **1**(1): 33-53. <https://doi.org/10.29105/rinn1.1-4>
- Baker E.W. y Wharton G.W. 1952. *An Introduction to Acarology*. the Macmillan Co. Nueva York, USA. 465 pp. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.6810>
- Bánki O., Roskov Y., Döring M., Ower G., Vandepitte L., Hobern D., Remsen D., Schalk P., DeWalt R.E., Keping M., Miller J., Orrell T., Aalbu R., Abbott J., Adlard R., Adriaenssens E.M., Aedo C., Aeschl E., Akkari N., et al. 2023. Catalogue of Life Checklist (Version 2023-02-07). Catalogue of Life. <https://doi.org/10.48580/dfrc>
- Bates J.W. 1997. The Slide-Sealing Compound "Glyceel". *Journal of Nematology*, **29**(4): 565-566.
- Bautista F., Ihl T.J., Dubrovina I. y Antaramián E. 2019. Diversidad climática y tendencias de cambio. En: Nájera-Cordero K.C., Cruz-Medina J., Melgarejo E.D. y López-Higareda D. (eds.). *La Biodiversidad en Michoacán*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), México. Estudio de Estado 2(1): 41-46.
- BCMF (British Columbia Ministry of Forest). 1996. Techniques and procedures for collecting, preserving, processing, and storing botanical specimens. Working Paper 18. Research Branch, BCMF. Victoria, Canadá. 39 pp.
- Bedolla-Ochoa C., Bautista F., Ihl T.J. y Dubrovina I. 2019. Diversidad de suelos y distribución espacial. En: Nájera-Cordero K.C., Cruz-Medina J., Melgarejo E.D. y López-Higareda D. (eds.). *La Biodiversidad en Michoacán*. CONABIO, México. Estudio de Estado 2(1): 51-59.
- Bejarano-González F. (ed.). 2017. *Los Plaguicidas Altamente Peligrosos en México*. Red de Acción sobre Plaguicidas y Alternativas en México (RAPAM). Estado de México, México. 351 pp.
- Belden A. 2020. *Aceria caulis*. Recuperado el 12 de junio de 2021, de la base de datos: iNaturalist. <https://www.inaturalist.org/photos/78370569>
- Bernard M.B., Horne P.A. y Hoffmann A.A. 2005. Eriophyoid mite damage in *Vitis vinifera* (grapevine) in Australia: *Calepitrimerus vitis* and *Colomerus vitis* (Acari: Eriophyidae) as the common cause of the widespread 'Restricted Spring Growth' syndrome. *Experimental and Applied Acarology*, **35**: 83-109. <https://doi.org/10.1007/s10493-004-1986-4>
- BNZ (Biosecurity New Zealand). 2020. *Pest Register for New Zealand importers*. Ministry of Primary Industries (MPI), New Zealand Government. Wellington, Nueva Zelanda. Recuperado el 15 de febrero de 2022, de la base de datos: Official New Zealand Pest Register. <https://pierpestregister.mpi.govt.nz/>

- Boczek J. 1964. Studies on Eriophyid Mites of Poland. III. *Annales Zoologici* (Polska Akademia Nauk), **22(11)**: 221-236.
- Bolton S.J., Chetverikov P.E. y Klompen H. 2017. Morphological support for a clade comprising two vermiform mite lineages: Eriophyoidea (Acariformes) and Nematolycidae (Acariformes). *Systematic & Applied Acarology*, **22(8)**: 1096-1131. <https://doi.org/10.11158/saa.22.8.2>
- Bonfil-Campos A. 2010. Tallo. En: Azcárraga-Rosette M. del R., Jáquez-Ríos M.P., Bonfil-Campos A. y Sandoval-Zapotitla E. (eds.). *Atlas de anatomía vegetal*. FESC, UNAM. Cuautitlán Izcalli, Estado de México. pp. 149-176.
- Borgman H.H. 1950. De "Rode vrucht ziekte" bij bramen, veroorzaakt door de galmijt *Eriophyes essigi* Hassan. *Tijdschrift Over Plantenziekten* (European Journal of Plant Pathology), **56(2)**: 149-160. <https://doi.org/10.1007/BF01998541>
- Breakey E.P. 1945a. *Phyllocoptes gracilis*, a Pest of Red Raspberry in the Puyallup Valley. *Journal of Economic Entomology*, **38(1)**: 121-122. <https://doi.org/10.1093/jee/38.1.121a>
- Breakey E.P. 1945b. *Phyllocoptes gracilis* and the Dry Berry Disease of the Loganberry. *Journal of Economic Entomology*, **38(6)**: 722. <https://doi.org/10.1093/jee/38.6.722>
- Breakey E.P. y Brannon D.H. 1946. The Control of the Blackberry Mite. *Extension Bulletin of the Institute of Agricultural Science* (State College of Washington), **346**: 1-4.
- Breakey E.P. y Webster R.L. 1951. Insect Pests of Small Fruits. *Extension Bulletin of the Institute of Agricultural Science* (State College of Washington), **450**: 1-36.
- Breakey E.P., Brannon D.H. y Eide P.M. 1957. Controlling Insect Pests of Small Fruits. *Extension Bulletin of the Institute of Agricultural Science* (State College of Washington), **450**: 1-36.
- Brickell C.D., Alexander C., Cubey J.J., David J.C., Hoffman M.H.A., Leslie A.C., Malécot V. y Jin X. 2016. *International Code of Nomenclature for Cultivated Plants*. Scripta Horticulturae no. 18. International Society for Horticultural Science (ISHS). Lovaina, Bélgica. 190 pp.
- Britto E.P.J., Gondim M.G.C. Jr., Navia D. y Flechtmann C.H.W. 2008. A new deutergynous eriophyid mite (Acari: Eriophyidae) with dimorphic males from *Caesalpinia echinata* (Caesalpinaceae) from Brazil: description and biological observations. *International Journal of Acarology*, **34(3)**: 307-316. <https://doi.org/10.1080/01647950808684547>
- CABI (CAB International). 2019a. *Phyllocoptes gracilis* (dryberry mite). Recuperado el 22 de octubre de 2019, de la base de datos: Crop Protection Compendium. <https://doi.org/10.1079/cabicompendium.39208>
- CABI. 2019b. *Acalitus essigi* (redberry mite). Recuperado el 22 de octubre de 2019, de la base de datos: Crop Protection Compendium. <https://doi.org/10.1079/cabicompendium.2591>
- CABI. 2019c. *Rubus fruticosus* (blackberry). Recuperado el 18 de abril de 2019, de la base de datos: Crop Protection Compendium. <https://doi.org/10.1079/cabicompendium.47995>
- CABI. 2019d. *Rubus rosifolius* (roseleaf raspberry). Recuperado el 18 de abril de 2019, de la base de datos: Invasive Species Compendium. <https://doi.org/10.1079/cabicompendium.118972>
- Cabrera R.I., Cao J., Navia D., González C., Cueto J.R. y Torres M. 2007. Ocorrência de *Amrineus cocaefolius* Flechtmann (Prostigmata: Eriophyidae) em Frutos de Coqueiro (*Cocos nucifera* L.) em Cuba. *Neotropical Entomology*, **36(3)**: 473-475. (En portugués). <https://doi.org/10.1590/S1519-566X2007000300018>.
- Calderón A. E. 1993. *Fruticultura general: el esfuerzo del hombre*. 3ª Ed. Limusa. Distrito Federal, México. 763 pp.

- Calderón-Zavala G. 2006. Producción Forzada de Zarzamora en México. En: Corrêa-Antunes L.E y Bassols-Raseira M. del C. (eds.). *III Simpósio nacional do morango. II Encontro sobre pequenas frutas e Frutas nativas do Mercosul*. Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (Embrapa), Pelotas. Documentos 171: 67-78.
- Capinera J.L. 2008a. Aestivation. En: *Encyclopedia of Entomology*. Springer, Dordrecht. pp. 53. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-6359-6_89
- Capinera J.L. 2008b. Multivoltine. En: *Encyclopedia of Entomology*. Springer, Dordrecht. pp. 2513. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-6359-6_4724
- Cardona-Mejía C. y Mesa-Cobo N.C. 2015. *Entomología económica y manejo de plagas*. Colección Pacífico, Serie Ciencia Agropecuarias. Universidad Nacional de Colombia. Palmira, Valle del Cauca, Colombia. 308 pp.
- Carter K.A., Liston A., Bassil N.V., Alice L.A., Bushakra J.M., Sutherland B.L., Mockler T.C., Bryant D.W. y Hummer K.E. 2019. Target capture sequencing unravels *Rubus* evolution. *Frontiers in Plant Science*, **10**: 1615. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01615>
- Carter W. 1939. Injuries to plants caused by insect toxins. *The Botanical Review*, **5(5)**: 273-326. <https://doi.org/10.1007/BF02878504>
- ÇetİN G., Denİzhan E. y ErenoĐlu B. 2010. Türkiye faunası için yeni bir kayıt: *Acalitus essigi* (Hassan, 1928) (BöĐürtlen akar) (Acari: Prostigmata: Eriophyoidea). *Bitki Koruma Bülteni*, **50(2)**: 45-49. (En turco).
- ÇetİN G., Hantaş C., Dura O. y ErenoĐlu B. 2015. BöĐürtlende zararlı akar, *Acalitus essigi* (Hassan) (Acari: Eriophyoidea)'nin mücadelesine yönelik bazı pestisitlerin etkinliklerinin belirlenmesi. *Bahçe*, **44(1)**: 15-22. (En turco).
- Chakrabarti S. 2021. *Amrinella*, a new genus of eriophyoid mites (Acari: Eriophyoidea) from India. *International Journal of Acarology*, **47(2)**: 123-125. <https://doi.org/10.1080/01647954.2021.1879258>
- Chen Y., Dessau M., Rotenberg D., Rasmussen D.A. y Whitfield A.E. 2019. Entry of bunyaviruses into plants and vectors. En: Kielian M., Mettenleiter T.C. y Roossinck M.J. (eds.). *Virus Entry*. Academic Press. Advances in Virus Research 104: 65-96. <https://doi.org/10.1016/bs.aivir.2019.07.001>
- Chetverikov P.E. 2012. Confocal laser scanning microscopy technique for the study of internal genitalia and external morphology of eriophyoid mites (Acari: Eriophyoidea). *Zootaxa*, **3453**: 56-68. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3453.1.4>
- Chetverikov P.E. 2014a. Comparative confocal microscopy of internal genitalia of phytoptine mites (Eriophyoidea, Phytoptidae): new generic diagnoses reflecting host-plant associations. *Experimental and Applied Acarology*, **62(2)**: 129-160. <https://doi.org/10.1007/s10493-013-9734-2>
- Chetverikov P.E. 2014b. Distal oviduct and genital chamber of eriophyoids (Acariformes, Eriophyoidea): refined terminology and remarks on CLSM technique for studying musculature of mites. *Experimental and Applied Acarology*, **64(4)**: 407-428. <https://doi.org/10.1007/s10493-014-9840-9>
- Chetverikov P.E. 2015a. Evolutionary plasticity of highly specialized organisms: evolution of eriophyoid mites (Acariformes: Eriophyoidea) on plants. *Acta entomologica serbica*, **20**: 151-161. <https://doi.org/10.5281/zenodo.44649>
- Chetverikov P.E. 2015b. Confocal microscopy reveals uniform male reproductive anatomy in eriophyoid mites (Acariformes, Eriophyoidea) including spermatophore pump and paired vasa

- deferentia. *Experimental and Applied Acarology*, **66(2)**: 555-574. <https://doi.org/10.1007/s10493-015-9924-1>
- Chetverikov P.E. 2015c. Hidden diversity of endoparasitic eriophyoid mites: two new *Novophytoptus* Roivainen, 1947 (Acari: Eriophyoidea: Phytoptidae) species from the parenchymatous tissues of rushes (Juncaceae). *Zootaxa*, **4006(3)**: 481-505. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4006.3.4>
- Chetverikov P.E. 2016a. New species and records of phytoptid mites (Acari: Eriophyoidea: Phytoptidae) on sedges (Cyperaceae) from the Russian Far East. *Zootaxa*, **4061(4)**: 367-380. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4061.4.3>
- Chetverikov P.E. 2016b. Generic delimitation between *Fragariocoptes* and *Sierraphytoptus* (Acari: Eriophyoidea: Phytoptidae) and a supplementary description of *Fragariocoptes gansuensis* with remarks on searching for mummified eriophyoid mites in herbaria under UV light. *Zootaxa*, **4066(3)**: 271-290. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4066.3.4>
- Chetverikov P.E. 2016c. Video projector: a digital replacement for camera Lucida for drawing mites and other microscopic objects. *Systematic & Applied Acarology*, **21(9)**: 1278-1280. <https://doi.org/10.11158/saa.21.9.10>
- Chetverikov P.E. y Bolton S. 2016. Suboral fork: a newly discerned gnathosomal structure from the proboscis of eriophyoid mites (Acari, Eriophyoidea). *Experimental and Applied Acarology*, **70**:137-153. <https://doi.org/10.1007/s10493-016-0077-7>
- Chetverikov P.E. y Craemer C. 2015. Gnathosomal interlocking apparatus and remarks on functional morphology of frontal lobes of eriophyoid mites (Acariformes, Eriophyoidea). *Experimental and Applied Acarology*, **66(2)**:187-202. <https://doi.org/10.1007/s10493-015-9906-3>
- Chetverikov P.E. y Desnitskiy A.G. 2016. A study of embryonic development in eriophyoid mites (Acariformes, Eriophyoidea) with the use of the fluorochrome DAPI and confocal microscopy. *Experimental and Applied Acarology*, **68**: 97-111. <https://doi.org/10.1007/s10493-015-9982-4>
- Chetverikov P.E. y Petanović R.U. 2016. Description of a new early-derivative mite, *Pentasetacus plicatus* n. sp. (Acariformes, Eriophyoidea), and remarks on the systematic position of pentasetacines. *Zootaxa*, **4144 (2)**: 211-226. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4144.2.4>
- Chetverikov P.E., Beaulieu F., Belyavskaya A., Rautian M.S. y Sukhareva S.I. 2014a. Redescription of an early-derivative mite, *Pentasetacus araucariae* (Eriophyoidea, Phytoptidae), and new hypotheses on the eriophyoid reproductive anatomy. *Experimental and Applied Acarology*, **63(2)**:123-155. <https://doi.org/10.1007/s10493-014-9774-2>
- Chetverikov P.E., Beaulieu F., Cvrković T., Vidović B. y Petanović R.U. 2012. *Oziella sibirica* (Acari: Eriophyoidea: Phytoptidae), a new eriophyoid mite species described using confocal microscopy, COI barcoding and 3D surface reconstruction. *Zootaxa*, **3560**: 41-60. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3560.1.3>
- Chetverikov P.E., Bolton S.J., Gubin A.I., Letukhova V.Y., Vishnyakov A.E. y Zukoff S. 2019a. The anal secretory apparatus of Eriophyoidea and description of *Phyllocoptes bilobospinosus* n. sp. (Acariformes: Eriophyidae) from *Tamarix* (Tamaricaceae) from Ukraine, Crimea and USA. *Systematic and Applied Acarology*, **24(1)**: 139-157. <https://doi.org/10.11158/saa.24.1.11>
- Chetverikov P.E., Craemer C. y Bolton S. 2017. Exoskeletal transformations in Eriophyoidea: new pseudotagmic taxon *Pseudotagmus africanus* n. g. & n. sp. from South Africa and remarks on pseudotagmosis in eriophyoid mites. *Systematic and Applied Acarology*, **22(12)**: 2093-2118. <https://doi.org/10.11158/saa.22.12.6>

- Chetverikov P.E., Craemer C., Cvrković T., Efimov P.G., Klimov P.B., Petanović R.U. y Sukhareva S.I. 2019c. First pentasetacid mite from Australasian Araucariaceae: morphological description and molecular phylogenetic position of *Pentasetacus novozelandicus* n. sp. (Eriophyoidea, Pentasetacidae) and remarks on anal lobes in eriophyoid mites. *Systematic and Applied Acarology*, **24(7)**: 1284-1309. <https://doi.org/10.11158/saa.24.7.12>
- Chetverikov P.E., Craemer C., Cvrković T., Klimov P.B., Petanović R.U., Romanovich A.E., Sukhareva S.I., Zukoff S.N., Bolton S. y Amrine J.W. Jr. 2021. Molecular phylogeny of the phytoparasitic mite family Phytoptidae (Acariformes: Eriophyoidea) identified the female genitalic anatomy as a major macroevolutionary factor and revealed multiple origins of gall induction. *Experimental and Applied Acarology*, **83**: 31-68. <https://doi.org/10.1007/s10493-020-00571-6>
- Chetverikov P.E., Craemer C., Vishnyakov A.E. y Sukhareva S.I. 2014b. CLSM anatomy of internal genitalia of *Mackiella reclinata* n. sp. and systematic remarks on eriophyoid mites from the tribe Mackiellini Keifer, 1946 (Eriophyoidea: Phytoptidae). *Zootaxa*, **3860(3)**: 261-279. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3860.3.5>
- Chetverikov P.E., Cvrković T., Efimov P.G., Klimov P.B., Petanović R.U., Romanovich A.E., Schubert M.A., Sukhareva S.I., Zukoff S.N. y Amrine J.W. 2020. Molecular phylogenetic analyses reveal a deep dichotomy in the conifer-inhabiting genus *Trisetacus* (Eriophyoidea: Nalepellidae), with the two lineages differing in their female genital morphology and host associations. *Experimental and Applied Acarology*, **81**: 287-316. <https://doi.org/10.1007/s10493-020-00503-4>
- Chetverikov P.E., Cvrković T., Makunin A., Sukhareva S., Vidović B. y Petanović R. 2015a. Basal divergence of Eriophyoidea (Acariformes, Eupodina) inferred from combined partial COI and 28S gene sequences and CLSM genital anatomy. *Experimental and Applied Acarology*, **67**: 219-245. <https://doi.org/10.1007/s10493-015-9945-9>
- Chetverikov P.E., Cvrković T., Vidović B. y Petanović R.U. 2013. Description of a new relict eriophyoid mite, *Loboquintus subsquamatus* n. gen. & n. sp. (Eriophyoidea, Phytoptidae, Pentasetacini) based on confocal microscopy, SEM, COI barcoding and novel CLSM anatomy of internal genitalia. *Experimental and Applied Acarology*, **61**: 1-30. <https://doi.org/10.1007/s10493-013-9685-7>
- Chetverikov P.E., Cvrković T., Vidović B., Klimov P.B., Bolton S., Amrine J. y Petanović R. 2018. Molecular phylogeny of Phytoptidae s.str. inferred from the partial sequences of three genes. En: Sullivan G.T. y S.K. Ozman-Sullivan (eds.). *Abstract book, XV International Congress of Acarology*. Antalya, Turquía. p. 30.
- Chetverikov P.E., Desnitskaya E.A., Efimov P.G., Bolton S.J., Cvrković T., Petanović R.U., Zukoff S., Amrine J.W. Jr. y Klimov P. 2019b. The description and molecular phylogenetic position of a new conifer-associated mite, *Setoptus tsugivagus* n. sp. (Eriophyoidea, Phytoptidae, Nalepellinae). *Systematic and Applied Acarology*, **24(4)**: 683-700. <https://doi.org/10.11158/saa.24.4.13>
- Chetverikov P.E., Vishnyakov A.E., Dodueva I.T., Osipova M.A., Sukhareva S.I. y Shavarda A.L. 2015b. Gallogenesis Induced by Eriophyoid Mites (Acariformes: Eriophyoidea). *Entomological Review*, **95(8)**: 1137-1143. <https://doi.org/10.1134/S0013873815080217>
- Childers C.C., Easterbrook M.A. y Solomon M.G. 1996. Chemical Control of Eriophyoid Mites. En: Lindquist E.E., Sabelis M.W. y Bruin J. (eds.). *Eriophyoid Mites: their biology, natural enemies and control*. Elsevier Science, Amsterdam. World Crop Pests 6: 695-726. [https://doi.org/10.1016/S1572-4379\(96\)80048-0](https://doi.org/10.1016/S1572-4379(96)80048-0)
- CIPF (Convención Internacional de Protección Fitosanitaria). 1997. *NIMF 8: Determinación de la situación de una plaga en un área*. FAO. Roma, Italia. 13 pp.

- CIPF. 2019a. *Lista de plagas reglamentadas de México*. FAO. Recuperado el 11 de junio de 2020, de: <https://www.ippc.int/es/countries/mexico/reportingobligation/3>
- CIPF. 2019b. *Lista de plagas reguladas para Chile*. FAO. Recuperado el 15 de febrero de 2022, de: <https://www.ippc.int/es/countries/chile/reportingobligation/3#>
- CIPF. 2019c. *Norma Internacional para Medidas Fitosanitarias (NIMF) 5: Glosario de términos fitosanitarios*. FAO. Roma, Italia. 35 pp.
- CISEH (Center for Invasive Species and Ecosystem Health). 2019. Eriophyidae. University of Georgia. Georgia, USA. Recuperado el 26 de julio de 2021, de la base de datos: Invasive and Exotic Species of North America, Bugwood Image Database. <https://images.bugwood.org/>
- Clark J.R. 2006. Blackberry: World production and perspectives. En: Corrêa-Antunes L.E y Bassols-Raseira M. del C. (eds.). *III Simpósio nacional do morango. II Encontro sobre pequenas frutas e Frutas nativas do Mercosul*. Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (Embrapa), Pelotas. Documentos 171: 11-16.
- Clark J.R. y Finn C.E. 2011. Blackberry Breeding and Genetics. *Fruit, Vegetable and Cereal Science and Biotechnology*, **5 (1)**: 27-43.
- Clark J.R. y Finn C.E. 2014. Blackberry cultivation in the world. *Revista Brasileira de Fruticultura*, **36(1)**: 46-57. <https://doi.org/10.1590/0100-2945-445/13>
- Corró-Molas B.M., Martínez J.J., Porta A.O. y Agudelo I.J. 2020. Exomorfología y anatomía de la agalla foliar desarrollada en *Geoffroea decorticans* (Fabaceae) inducida por ácaros eriófididos. *SEMIÁRIDA*, **30(1)**: 19-28. [https://doi.org/10.19137/semiarida.2020\(01\).19-28](https://doi.org/10.19137/semiarida.2020(01).19-28)
- Craemer C. 2010. A systematic appraisal of the Eriophyoidea (Acari: Prostigmata). Tesis de Doctorado. Faculty of Natural and Agricultural Sciences, University of Pretoria. Pretoria, Sudáfrica. 692 pp. <http://hdl.handle.net/2263/28832>
- Cranshaw W. 2008. Phytotoxemia. En: Capinera J.L. (ed.). *Encyclopedia of Entomology*. Springer, Dordrecht. pp. 2885. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-6359-6_2952
- Dąbrowska E., Lewandowski M., Koczkodaj S. y Paduch-Cichal E. 2020. Transmission of *Garlic virus B*, *Garlic virus C*, *Garlic virus D* and *Garlic virus X* by *Aceria tulipae* (Keifer) in leek. *European Journal of Plant Pathology*, **157**: 215-222. <https://doi.org/10.1007/s10658-020-01959-1>
- D'Arcy C.J., Eastburn D.M. y Schumann G.L. 2001. *Illustrated Glossary of Plant Pathology*. The Plant Health Instructor. The American Phytopathological Society (APS). Minnesota, USA. <https://doi.org/10.1094/PHI-I-2001-0219-01>
- Davies J.T., Allen G.R. y Williams M.A. 2001a. Intraplant distribution of *Acalitus essigi* (Acari: Eriophyoidea) on blackberries (*Rubus fruticosus* agg.). *Experimental and Applied Acarology*, **25**: 625-639. <https://doi.org/10.1023/A:1016179817089>
- Davies J.T., Allen G.R. y Williams M.A. 2001b. Dispersal of *Acalitus essigi* to blackberry (*Rubus fruticosus* agg.) fruit. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **101**: 19-23. <https://doi.org/10.1046/j.1570-7458.2001.00886.x>
- Davies J.T., Williams M.A. y Allen G.R. 2002. A new method for sampling eriophyoid mites from architecturally complex plant structures. *Journal of Applied Entomology*, **126**: 303-305. <https://doi.org/10.1046/j.1439-0418.2002.00656.x>
- Davis R., Fletchmann C.H.W., Boczek J.H. y Barké H.E. 1982. *Catalogue of Eriophyid Mites (Acari: Eriophyoidea)*. Warsaw Agricultural University Press. Varsovia, Polonia. 254 pp.

- de Lillo E. y Duso C. 1996. Currant and berries. En: Lindquist E.E., Sabelis M.W. y Bruin J. (eds.). *Eriophyoid Mites: their biology, natural enemies and control*. Elsevier Science, Amsterdam. World Crop Pests 6: 583-591. [https://doi.org/10.1016/S1572-4379\(96\)80037-6](https://doi.org/10.1016/S1572-4379(96)80037-6)
- de Lillo E. y Monfreda R. 2004. 'Salivary secretions' of eriophyoids (Acari: Eriophyoidea): first results of an experimental model. *Experimental and Applied Acarology*, **34**: 291-306. <https://doi.org/10.1007/s10493-004-0267-6>
- de Lillo E. y Skoracka A. 2010. What's "cool" on eriophyoid mites? En: Ueckermann E.A. (ed.). *Eriophyoid mites: progress and prognoses*. Springer Netherlands, Dordrecht. pp. 3-30. <https://doi.org/10.1007/s10493-009-9297-4>
- de Lillo E., Craemer C., Amrine J.W. Jr. y Nuzzaci G. 2010. Recommended procedures and techniques for morphological studies of Eriophyoidea (Acari: Prostigmata). En: Ueckermann E.A. (ed.). *Eriophyoid mites: progress and prognoses*. Springer Netherlands, Dordrecht. pp. 283-307. <https://doi.org/10.1007/s10493-009-9311-x>
- de Lillo E., Pozzebon A., Valenzano D. y Duso C. 2018. An Intimate Relationship Between Eriophyoid Mites and Their Host Plants: a review. *Frontiers in Plant Science*, **9**: 1786. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01786>
- Demite P.R., Moraes de G.J., McMurtry J.A., Denmark H.A. y Castillo R.C. 2022. *Phytoseiidae Database*. Recuperado el 15 de febrero de 2022, de: www.lea.esalq.usp.br/phytoseiidae
- Denizhan E., Monfreda R., de Lillo E. y Çobanoğlu S. 2015. Eriophyoid mite fauna (Acari: Trombidiformes: Eriophyoidea) of Turkey: new species, new distribution reports and an updated catalogue. *Zootaxa*, **3991(1)**: 1-63. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3991.1.1>
- DGSV-CNRF (Dirección General de Sanidad Vegetal-Centro Nacional de Referencia Fitosanitaria). 2018. El ácaro de la zarzamora roja (*Acalitus essigi*). Ficha Técnica. Servicio Nacional de Sanidad, Inocuidad y Calidad Agroalimentaria (SENASICA), SAGARPA. Tecámac, Estado de México. 13 pp.
- DGSV-CNRF. 2019. Manual Técnico Operativo 2019. SENASICA, Secretaría de Agricultura y Desarrollo Rural (SADER). Tecámac, Estado de México. 91 pp.
- Dhooira M.S. 2008. *Ane's Encyclopedic Dictionary of General & Applied Entomology*. Springer Netherlands. Dordrecht, Países Bajos. 320 pp. <https://doi.org/10.1007/978-1-4020-8644-1>
- Dhooira M.S. 2016. *Fundamentals of Applied Acarology*. Springer, Singapur. Singapur, 470 pp. <https://doi.org/10.1007/978-981-10-1594-6>
- Dicker G.H.L. 1939. Insects Associated with Cultivated Forms of *Rubus*. *Transactions of the Society for British Entomology*, **6(5)**: 115-136.
- Dinther J.B.M. van. 1951. *Eriophyes gracilis* Nal., als verwekker van gele bladvlekken op framboos. *Tijdschrift Over Plantenziekten* (European Journal of Plant Pathology), **57(3)**: 81-94. (En neerlandés). <https://doi.org/10.1007/BF01991867>
- Dinther J.B.M. van. 1952. Bestrijdingsproeven tegen *Eriophyes avellanae* Nal. en *Eriophyes gracilis* Nal. *Tijdschrift Over Plantenziekten* (European Journal of Plant Pathology), **58(4)**: 96-103. (En neerlandés). <https://doi.org/10.1007/BF01998536>
- DOF (Diario Oficial de la Federación). 2012, 7 de febrero. Acuerdo por el que se establece el Módulo de Requisitos Fitosanitarios para la importación de mercancías reguladas por la Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación (SAGARPA), en materia de sanidad vegetal. Recuperado el 5 de mayo de mayo de 2022, de: <https://www.gob.mx/senasica/documentos/fundamento-legal-modulo-de-requisitos-fitosanitarios>

- DOF. 2020. Dólar (2010-2019). Recuperado el 26 de julio de 2020, de la base de datos: Indicadores, Tipo de cambio y tasas. <https://dof.gob.mx/indicadores.php#gsc.tab=0>
- DSV (Dirección de Sanidad Vegetal). 2021. *Lista de Plagas Cuarentenarias no presentes en el Perú*. Servicio Nacional de Sanidad Agraria (SENASA), Ministerio de Agricultura y Riego. Lima, Perú. Recuperado el 16 de febrero de 2022, de: <https://www.gob.pe/institucion/senasa/informes-publicaciones/1944496-lista-de-plagas-cuarentenarias-lpc>.
- Dobrivojević K. y Petanović R. 1985. Eriophyid raspberry leaf mite, *Phyllocoptes gracilis* (Nal.) (Eriophyoidea, Acarina), an insufficiently known pest in Yugoslavia. *Zaštita bilja* (Plant Protection, Belgrade). **36(3), br. 173**: 247-254. (En serbio).
- Domes R. 1957. Zur Biologie der Gallmilbe *Eriophyes gracilis* Nalepa. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie* (Journal of Applied Entomology), **41(4)**: 411-424. (En alemán). <https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.1957.tb01305.x>
- Dong L., Lemmetty A., Latvala S., Samuilova O. y Valkonen J.P.T. 2016. Occurrence and genetic diversity of *Raspberry leaf blotch virus* (RLBV) infecting cultivated and wild *Rubus* species in Finland. *Annals of Applied Biology*, **168**: 22-132. <https://doi.org/10.1111/aab.12247>
- Douaih B., Chetverikov P.E., Machon N. y Dagher-Kharrat M.B. 2013. Eriophyoid Mite of the Genus *Trisetacus* Reported on *Juniperus excelsa* in Lebanon. *American Journal of Plant Sciences*, **4**: 395-399. <http://doi.org/10.4236/ajps.2013.42A051>
- Druciarek T., Kozak M., Maroufpoor M. y Lewandowski M. 2016. Morphological variability of *Phyllocoptes adaluis* female forms (Acari: Eriophyoidea), with a supplementary description of the species. *Systematic & Applied Acarology*, **21(2)**: 181-194. <https://doi.org/10.11158/saa.21.2.3>
- Duarte M.E., Chetverikov P.E., Silva E.S. y Navia D. 2016. Three new species of eriophyoid mites (Acariformes, Eriophyoidea) from *Lippia alba* (Verbenaceae) from Brazil, and remarks on the thorn-like espermathecal process. *Systematic and Applied Acarology*, **21(9)**: 1225-1249. <https://doi.org/10.11158/saa.21.9.7>
- Duarte M.E., Silva E.S. y Navia D. 2017. Eriophyidae mites from *Cupania* trees (Sapindaceae) from the Atlantic Forest in Brazil: three new genera and five new species. *Systematic & Applied Acarology*, **22(3)**: 341-372. <https://doi.org/10.11158/saa.22.3.3>
- Duffner K., Schruft G., Düggelein M., Mathys D., Wirtz S. y Guggenheim R. 1998. Low-temperature SEM studies on genital structures and spermatophores of the grape rust mite *Calepitrimerus vitis* Nalepa, 1905 (Acari, Eriophyoidea). *Entomologische Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum Hamburg*, **12(157)**: 277-288.
- Duso C., Castagnoli M., Simoni S. y Angeli G. 2010. The impact of eriophyoids on crops: recent issues on *Aculus schlechtendali*, *Calepitrimerus vitis* and *Aculops lycopersici*. En: Ueckermann E.A. (ed.). *Eriophyoid mites: progress and prognoses*. Springer Netherlands, Dordrecht. pp. 151-158. <https://doi.org/10.1007/s10493-009-9300-0>
- Edwards W.D., Gray K.W. y Mote D.C. 1936. The blackberry mite. *Circular of Information of the Agricultural Experiment Station* (Oregon State College), **149**: 1-2. <http://hdl.handle.net/1957/21215>
- Edwards W.D., Gray K.W., Wilcox J. y Mote D.C. 1935. The Blackberry mite in Oregon (*Eriophyes essigi* Hassan). *Bulletin of the Oregon Agricultural Experiment Station*, **337**: 1-33Rip
- Elbeaino T., Digiario M., Mielke-Ehret N., Muehlbach H.-P., Martelli G.P. & ICTV Report Consortium. 2018. ICTV Virus Taxonomy Profile: *Fimoviridae*. *Journal of General Virology*, **99(11)**: 1478-1479. <https://doi.org/10.1099/jgv.0.001143>

- Ellis W.N. 2021. Eriophyoidea. EIS Knowledge Center for Insects and Other Invertebrates & Naturalis Biodiversity Center. Amsterdam, Países Bajos. Recuperado el 25 de agosto de 2021, de la base de datos: Plant Parasites of Europe - leafminers, galls and fungi. <https://bladmineerders.nl/>
- Environmentalista. 2021. Recuperado el 16 de junio de 2021, de la base de datos: iNaturalist. <https://www.inaturalist.org/photos/136845593>
- EPPO (European and Mediterranean Plant Protection Organization). 2002. *Ribes* and *Rubus* crops. Good plant protection practice. EPPO Standards PP2/26(1). *Bulletin*, **32**: 367-369.
- EPPO. 2019a. *Rubus fruticosus*. Recuperado el 18 de abril de 2019, de la base de datos: EPPO Global Database. <https://gd.eppo.int/>
- EPPO. 2019b. *Phyllocoptes gracilis*. Recuperado el 18 de abril de 2019, de la base de datos: EPPO Global Database. <https://gd.eppo.int/>
- EPPO. 2019c. *Acalitus essigi*. Recuperado el 18 de abril de 2019, de la base de datos: EPPO Global Database. <https://gd.eppo.int/>
- Essig E.O. 1925. The Blackberry Mite, the Cause of Redberry Disease of the Himalaya Blackberry, and its Control. *Bulletin of the California Agricultural Experiment Station* (College of Agriculture, University of California), **399**: 1-10.
- FAO (Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura). 2020a. Cultivos. Recuperado el 26 de julio de 2020, de la base de datos: FAOSTAT. <https://www.fao.org/faostat/en/#home>
- FAO. 2020b. Valor de la Producción Agrícola. Recuperado el 06 de agosto de 2020, de la base de datos: FAOSTAT. <https://www.fao.org/faostat/en/#home>
- Faraji F. y Bakker F. 2008. A modified method for clearing, staining and mounting plant-inhabiting mites. *European Journal of Entomology*, **105**: 793-795. <https://doi.org/10.14411/eje.2008.105>
- Fashing N. 1994. A new species of *Leipothrix* (Prostigmata: Eriophyidae) from the Cobra Lily, *Darlingtonia californica* (Sarraceniaceae). *International Journal of Acarology*, **20(2)**: 99-101. <https://doi.org/10.1080/01647959408684007>
- Fenner M. 1998. The phenology of growth and reproduction in plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **1(1)**: 78-91. <https://doi.org/10.1078/1433-8319-00053>
- Finn C.E y Clark J.R. 2017. Cultivar Development and Selection. En: Hall H.K. y Funt R.C. (eds.). *Blackberries and Their Hybrids*. CABI, Wallingford. Crop Production Science in Horticulture 26: 63-92. <https://doi.org/10.1079/9781780646688.0063>
- Finn C.E. 2008. Blackberries. En: Hancock J.F. (ed.). *Temperate Fruit and Crop Breeding: germ plasm to genomics*. Springer, Dordrecht. pp. 83-114. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-6907-9_3
- Finn C.E. y Clark J.R. 2012. Blackberry. En: Badenes M.L. y Byrne D.H. (eds.). *Fruit Breeding*. Springer-Verlag, Nueva York. Handbook of Plant Breeding 8: 151-190. https://doi.org/10.1007/978-1-4419-0763-9_5
- Finn C.E., Clark J.R. y Johns C.A. 2020d. Blackberry. En: Gasic K., Preece J.E. y Karp D. (eds.). Register of New Fruit and Nut Cultivars List 50. *HortScience horts*, **55(7)**: 1164-1201. <https://doi.org/10.21273/HORTSCI50register-20>
- Finn C.E., Sebesta B.M. y Clark J.R. 2018. Blackberry. En: Gasic K., Preece J.E. y Karp D. (eds.). Register of New Fruit and Nut Cultivars List 49. *HortScience horts*, **53(6)**: 748-776. <https://doi.org/10.21273/HORTSCI536register-18>

- Finn C.E., Strik B.C., Yorgey B.M., Peterson M.E., Jones P.A., Lee J., Bassil N.V. y Martin R.R. 2020c. 'Twilight' Thornless Semi-erect Blackberry. *HortScience horts*, **55(7)**: 1148-1152. <https://doi.org/10.21273/HORTSCI14992-20>
- Finn C.E., Strik B.C., Yorgey B.M., Peterson M.E., Jones P.A., Buller G., Serçe S., Lee J., Bassil N.V. y Martin R.R. 2020a. 'Eclipse' Thornless Semi-erect Blackberry. *HortScience horts*, **55(5)**: 749-754. <https://doi.org/10.21273/HORTSCI14891-20>
- Finn C.E., Strik B.C., Yorgey B.M., Peterson M.E., Jones P.A., Buller G., Lee J., Bassil N.V. y Martin R.R. 2020b. 'Galaxy' Thornless Semierect Blackberry. *HortScience horts*, **55(6)**: 967-971. <https://doi.org/10.21273/HORTSCI14985-20>
- Fisher G.C. 1991. Redberry Mite. En: Ellis M.A., Converse R.H., Williams R.N. y Williamson B. (eds.). *Compendium of Raspberry and Blackberry Diseases and Insects*. APS Press, Minnesota. pp. 71.
- Flechtmann C.H.W. 2004. Eriophyid mites (Acari: Eriophyidae) from Brazilian sedges (Cyperaceae). *International Journal of Acarology*, **30(2)**: 157-164. <https://doi.org/10.1080/01647950408684385>
- Flores-Canales R., Acuña-Soto J.A., Hernández-Rincón R., Isiordia-Aquino N., Robles-Bermúdez A., Santillán-Ortega C. y Hernández-Zaragoza R. 2018. Primer registro para Nayarit de *Aceria annonae* (Keifer, 1973) (Trombidiformes: Eriophyidae). *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)*, **34**: 1-4. <https://doi.org/10.21829/azm.2018.3412148>
- Flores-Martínez B.A. 2010. Organismos asociados a la necrosis de yemas florales de zarzamora (*Rubus* sp.) y su distribución en las zonas productoras de Michoacán. Tesis de Maestría. Universidad Autónoma Chapingo (UACH). Estado de México, México. 89 pp.
- Fox R.T.V. 1993. *Principles of diagnostic techniques in plant pathology*. CABI. Cambridge, Reino Unido. 213 pp.
- Funt R.C. 2013. Pest and disease management. En: Funt R.C. y Hall H.K. (eds.). *Raspberries*. CABI. Wallingford, Reino Unido. Crop Production Science in Horticulture 23: 133-155. <https://doi.org/10.1079/9781845937911.0133>
- Gamliel-Atinsky E., Freeman S., Maymon M., Belausov E., Ochoa R., Bauchan G., Skoracka A., Peña J. y Palevsky E. 2010. The role of eriophyoids in fungal pathogen epidemiology, mere association or true interaction? En: Ueckermann E.A. (ed.). *Eriophyoid mites: progress and prognoses*. Springer Netherlands, Dordrecht. pp. 191-204. https://doi.org/10.1007/978-90-481-9562-6_10
- García-Valencia A.S. y A. Hoffmann. 1997. Especie nueva de ácaro eriófido en México (Prostigmata: Eriophyidae). *Anales del Instituto de Biología, Serie Zoología (Universidad Nacional Autónoma de México)*, **68(2)**: 253-260. <https://revistas.unam.mx/index.php/zoo/article/view/7189>
- Garon-Labrecque M.-È. 2017. The phytophagous and predatory mites (Acari) on *Prunus* (Rosaceae) in southeastern Canada. Tesis de Maestría. Faculty of Graduate and Postdoctoral Affairs, Carleton University. Ottawa, Canadá. 135 pp. <https://doi.org/10.22215/etd/2017-11918>
- Garrido M.J. 2018. *Generalidades sobre virus de plantas*. Facultad de Agronomía, Universidad Central de Venezuela. Caracas, Venezuela. 22 pp.
- Gaudinová A., Malbeck J., Dobrev P., Kubelková D., Špak J. y Vanková R. 2009. Cytokinin, auxin, and abscisic acid dynamics during flower development in white and red currants infected with *Blackcurrant reversion virus*. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, **73**: 119-125. <https://doi.org/10.1016/j.pmp.2009.03.004>

- Gerding M.P. 1992. *Acalitus essigi* (Hassan) (Acarine: Eriophyidae) presente en moras cultivadas y silvestres (*Rubus* spp), en Chile. *Agricultura técnica* (Chile), **52(3)**: 336-337. <https://hdl.handle.net/20.500.14001/26952>
- Gerson U., Smiley R.L. y Ochoa R. 2003. *Mites (Acari) for Pest Control*. Blackwell Science Ltd. 539 pp.
- Glover T. y Mitchell K. 2016. *An Introduction to Biostatistics*. 3rd Ed. Waveland Press. Illinois, USA. 539 pp.
- Gómez-Moya C.A., Amrine J.W. Jr., Flechtmann C.H.W., Campos D., Navia D. y Suárez P. 2021. First record of *Phyllocoptera musae* (Acari: Prostigmata: Eriophyidae) in the Neotropics, in Hispaniola. *Novitates Caribaea*, **18**: 209-213. <https://doi.org/10.33800/nc.vi18.271>
- González-Domínguez S.G. 2021. Determinación de la acarofauna asociada a zarzamora (*Rubus ulmifolius*), caracterización y biología de *Diptacus* sp. (Eriophyioidea: Diptilomiopidae). Tesis de Doctorado. Colegio de Postgraduados (COLPOS). Estado de México, México. 56 pp. <http://hdl.handle.net/10521/4422>
- Gordon S.C. 1991. Dryberry Mite (Raspberry Leaf and Bud Mite). En: Ellis M.A., Converse R.H., Williams R.N. y Williamson B. (eds.). *Compendium of Raspberry and Blackberry Diseases and Insects*. APS Press, Minnesota. pp. 70, 71.
- Gordon S.C. y Taylor C.E. 1976. Some Aspects of the Biology of the Raspberry Leaf and Bud Mite (*Phyllocoptes* (*Eriophyes*) *gracilis* Nal.) Eriophyidae in Scotland. *Journal of Horticultural Science*, **51(4)**: 501-508. <https://doi.org/10.1080/00221589.1976.11514719>
- Gordon S.C. y Taylor C.E. 1977. Chemical Control of the Raspberry Leaf and Bud Mite, *Phyllocoptes gracilis* (Nal.) (Eriophyidae). *Journal of Horticultural Science*, **52(4)**: 517-523.
- Gordon S.C., Woodford J.A.T. y Birch A.N.E. 1997. Arthropod pests of *Rubus* in Europe: pest status, current and future control strategies. *Journal of Horticultural Science*, **72(6)**: 831-862. <https://doi.org/10.1080/00221589.1977.11514782>
- Graham J. y Woodhead M. 2011. *Rubus*. En: Kole C. (ed.). *Genomic and Breeding Resources: Temperate fruits*. Springer-Verlag, Heidelberg. Wild Crop Relatives: 179-196. https://doi.org/10.1007/978-3-642-16057-8_9
- Grajales-Muñoz O. 2004. *Fisiología Vegetal*. FESC, UNAM. Cuautitlán Izcalli, Estado de México. 86 pp.
- Gratwick M. 1992. Raspberry leaf and bud mite. En: *Crop pests in the UK*. Springer, Dordrecht. pp. 350-353. https://doi.org/10.1007/978-94-011-1490-5_70
- Guzzo E.C., Santo Negrisoni A. Jr., Cerón Martí F.A., Lemus M.A., Benítez D. y Navia D. 2014. First report of the eriophyoid mite *Abacarus doctus* (Prostigmata: Eriophyidae) infesting sugarcane in El Salvador. *Florida Entomologist*, **97(4)**: 1835-1837. <https://doi.org/10.1653/024.097.0461>
- Hall H.K. 2017. World Blackberry Production. En: Hall H.K. y Funt R.C. (eds.). *Blackberries and Their Hybrids*. CABI, Wallingford. Crop Production Science in Horticulture 26: 308-314. <https://doi.org/10.1079/9781780646688.0308>
- Hanson A.J. 1933. The Blackberry Mite and its control (*Eriophyes essigi* Hassan). *Bulletin of the Western Washington Agricultural Experiment Station*, **279**: 1-20. <https://doi.org/10.7273/000003320>
- Hassan A.S. 1928. The biology of the Eriophyidae with special reference to *Eriophyes tristriatus* (Nalepa). *University of California Publications in Entomology*, **4**: 341-394.

- Hassan M., Di Bello P.L., Keller K.E., Martin R.R., Sabanadzovic S. y Tzanetakis I.E. 2017. A new, widespread emaravirus discovered in blackberry. *Virus Research*, **235**: 1-5. <https://doi.org/10.1016/j.virusres.2017.04.006>
- Helle W. y Wysoki M. 1996. Arrhenotokous Parthenogenesis. En: Lindquist E.E., Sabelis M.W. y Bruin J. (eds.). *Eriophyoid Mites: their biology, natural enemies and control*. Elsevier Science, Amsterdam. World Crop Pests 6: 169-172. [https://doi.org/10.1016/S1572-4379\(96\)80008-X](https://doi.org/10.1016/S1572-4379(96)80008-X)
- Henderson P.A. 2021. *Southwood's Ecological Methods*. 5th Ed. Oxford University Press. Croydon, Reino Unido. 528 pp. <https://doi.org/10.1093/oso/9780198862277.001.0001>
- Henderson R.C. 2001. Technique for positional slide-mounting of Acari. *Systematic & Applied Acarology Special Publications*, **7**: 1-4. <https://doi.org/10.11158/saasp.7.1.1>
- Hoffman A. y López-Campos G. 2000. *Biodiversidad de los ácaros en México*. UNAM y CONABIO. Distrito Federal, México. 230 pp.
- Honarmand A., Sadeghi-Namaghi H. y de Lillo E. 2019. Three new vagrant eriophyoid species (Acari: Trombidiformes: Eriophyoidea) associated to *Rosaceae* species from South Khorasan province, East Iran. *Systematic & Applied Acarology*, **24(10)**: 1841-1850. <https://doi.org/10.11158/saa.24.10.4>
- Hoy M.A. 2011. *Agricultural Acarology: introduction to integrated mite management*. CRC Press. Florida, USA. 392 pp. <https://doi.org/10.1201/b10909>
- Hummer K.E. 2017. Blackberries: an introduction. En: Hall H.K. y Funt R.C. (eds.). *Blackberries and Their Hybrids*. CABI, Wallingford. Crop Production Science in Horticulture 26: 17-34. <https://doi.org/10.1079/9781780646688.0001>
- Hummer K.E. y Janick J. 2007. *Rubus* iconography: antiquity to the renaissance. *Acta Horticulturae*, **759**: 89-105. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2007.759.6>
- Hussain I., Roberto S.R., Batista Fonseca I.C., Marinho de Assis A., Koyama R. y Correa Antunes L.E. 2016. Phenology of 'Tupy' and 'Xavante' blackberries grown in a subtropical area. *Scientia Horticulturae*, **201**: 78-83. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2016.01.036>
- ICTV (International Committee on Taxonomy of Viruses). 2020. Virus Taxonomy. En: Walker P.J., Siddell S.G., Lefkowitz E.J., Mushegian A.R., Adriaenssens E.M., Dempsey D.M., Dutilh B.E., Harrach B., Harrison R.L., Hendrickson R.C., Junglen S., Knowles N.J., Kropinski A.M., Krupovic M., Kuhn J.H., Nibert M., Orton R.J., Rubino L., Sabanadzovic S., Simmonds P., Smith D.B., Varsani A., Zerbini F.M. y Davison A.J. Changes to virus taxonomy and the Statutes ratified by the ICTV (2020). *Archives of Virology*, **165(11)**: 2737-2748. <https://doi.org/10.1007/s00705-020-04752-x>
- Ihl T.J. 2019. Localización geográfica y regionalización. En: Nájera-Cordero K.C., Cruz-Medina J., Melgarejo E.D. y López-Higareda D. (eds.). *La Biodiversidad en Michoacán*. CONABIO, México. Estudio de Estado 2(1): 21-29.
- Ihl T.J. y F. Bautista. 2019. Estado actual de la cobertura vegetal y uso de suelo. En: Nájera-Cordero K.C., Cruz-Medina J., Melgarejo E.D. y López-Higareda D. (eds.). *La Biodiversidad en Michoacán*. CONABIO, México. Estudio de Estado 2(1): 61-65.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística y Geografía). 2009. Zamora, Michoacán de Ocampo. Clave geoestadística 16108. Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos. México. 9 pp.
- IRAC (Insecticide Resistance Action Committee). 2022. *Mode of action classification online*. Recuperado el 18 de febrero de 2022, de: <https://irac-online.org/modes-of-action/>

- Ishikawa K., Maejima K., Nagashima S., Sawamura N., Takinami Y., Komatsu K., Hashimoto M., Yamaji Y., Yamamoto J. y Namba S. 2012. First report of fig mosaic virus infecting common fig (*Ficus carica*) in Japan. *Journal of General Plant Pathology*, **78**: 136-139. <https://doi.org/10.1007/s10327-012-0359-9>
- Israde-Alcántara I. y Mendoza M.E. 2019. Los cuerpos de agua. En: Nájera-Cordero K.C., Cruz-Medina J., Melgarejo E.D. y López-Higareda D. (eds.). *La Biodiversidad en Michoacán*. CONABIO, México. Estudio de Estado 2(1): 67-78.
- ITC (Centro de Comercio Internacional). 2020. Valores de importación y exportación. Estadísticas del comercio para el desarrollo internacional de las empresas. Recuperado el 26 de julio de 2020, de la base de datos: TRADE MAP. <https://www.trademap.org/>
- Jáquez-Ríos M.P. 2010. Xilema y Floema. En: Azcárraga-Rosette M. del R., Jáquez-Ríos M.P., Bonfil-Campos A. y Sandoval-Zapotitla E. (eds.). *Atlas de anatomía vegetal*. FESC, UNAM. Cuautitlán Izcalli, Estado de México. pp. 111-132.
- Jáquez-Ríos M.P. y Sandoval-Zapotitla E. 2010. Meristemos. En: Azcárraga-Rosette M. del R., Jáquez-Ríos M.P., Bonfil-Campos A. y Sandoval-Zapotitla E. (eds.). *Atlas de anatomía vegetal*. FESC, UNAM. Cuautitlán Izcalli, Estado de México. pp. 31-41.
- James D., Cieślińska M., Pallás V., Flores R., Candresse T. y Jelkmann W. 2017. Viruses, Viroids, Phytoplasmas and Genetic Disorders of Cherry. En: Quero-García J., Iezzoni A., Puławska J. y Lang G. (eds.). *Cherries: Botany, Production and Uses*. CABI, Croydon. pp. 386-419. <https://doi.org/10.1079/9781780648378.0386>
- Jeppson L.R., Keifer H.H. y Baker E.W. 1975. *Mites Injurious to Economic Plants*. University of California Press. California, USA. 614 pp. <https://doi.org/10.1525/9780520335431>
- Jevremović D., Leposavić A. y Paunović S.A. 2016. *Raspberry leaf blotch virus* - a common raspberry pathogen in Serbia. *Journal of Mountain Agriculture on the Balkans*, **19(3)**: 147-156.
- Jevremović D., Leposavić A. y Paunović S.A. 2019. Genetic diversity of *Raspberry leaf blotch emaravirus* in red raspberries from Serbia. *Spanish Journal of Agricultural Research*, **17(1)**: e1004. <https://doi.org/10.5424/sjar/2019171-13861>
- Jones A.T., Gordon S.C. y Jennings D.L. 1984. A leaf-blotch disorder of tayberry associated with the leaf and bud mite (*Phyllocoptes gracilis*) and some effects of three aphid-borne viruses. *Journal of Horticultural Science*, **59(4)**: 523-528. <https://doi.org/10.1080/00221589.1984.11515227>
- Juškytė A.D., Mažeikienė I. y Stanys V. 2017. Juodojo serbento reversijos virusas, vektoriai ir sukeliamos *Ribes* genties augalų ligos (Apžvalga). *Sodininkyste ir Daržininkyste*, **36(3-4)**: 3-15. (En lituano). <https://www.masader.om/eds/detail?db=asn&an=127207380>
- Kang S.G., Koo B.J., Lee E.T. y Chang M.U. 2007. *Allxivirus* Transmitted by Eriophyid Mites in Garlic Plants. *Journal of Microbiology and Biotechnology*, **17(11)**: 1833-1840.
- Karpicka-Ignatowska K., Laska A., Kuczyński L., Rector B.G., Lewandowski M., Puchalska E. y Skoracka A. 2019. A novel experimental approach for studying life-history traits of phytophagous arthropods utilizing an artificial culture medium. *Scientific Reports*, **9**: 20327. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-56801-4>
- Katis N.I., Maliogka V.I. y Dovas C.I. 2012. Viruses of the Genus *Allium* in the Mediterranean Region. En: Loebenstein G. y H. Lecoq (eds.). *Viruses and Virus Diseases of Vegetables in the Mediterranean Basin*. Academic Press. Advances in Virus Research 84: 163-208. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-394314-9.00005-1>
- Keifer H.H. 1938. Eriophyid Studies II. *The Bulletin (Department of Agriculture, State of California)*, **27(3)**: 301-323.

- Keifer H.H. 1939a. Eriophyid Studies III. *The Bulletin (Department of Agriculture, State of California)*, **28(2)**: 144-162.
- Keifer H.H. 1939b. Eriophyid Studies VII. *The Bulletin (Department of Agriculture, State of California)*, **28(7, 8, 9)**: 484-505.
- Keifer H.H. 1941. Eriophyid Studies XI. *The Bulletin (Department of Agriculture, State of California)*, **30(2)**: 196-216.
- Keifer H.H. 1946. A Review of North American Economic Eriophyid Mites. *Journal of Economic Entomology*, **39(5)**: 563-570.
- Keifer H.H. 1951. Eriophyid studies XVII. *The Bulletin (Department of Agriculture, State of California)*, **40(3)**: 93-104.
- Keifer H.H. 1952. The eriophyid mites of California (Acarina: Eriophyidae). *Bulletin of the California Insect Survey*, **2(1)**: 1-128.
- Keifer H.H. 1965. *Eriophyid Studies B-16*. Bureau of Entomology, California Department of Agriculture. California, USA. 20 pp.
- Keifer H.H. 1966. *Eriophyid Studies B-17*. Bureau of Entomology, California Department of Agriculture. California, USA. 20 pp.
- Keifer H.H., E.W. Baker, T. Kono, M. Delfinado y W.E. Styer. 1982. *An Illustrated Guide to Plant Abnormalities Caused by Eriophyid Mites in North America*. Agriculture Handbook No. 573. USDA. Washington D.C., USA. 178 pp.
- Klimov P.B., O'Connor B.M., Chetverikov P.E., Bolton S.J., Pepato A.R., Mortazavi A.L., Tolstikov A.V., Bauchan G.R. y Ochoa R. 2018. Comprehensive phylogeny of acariform mites (Acariformes) provides insights on the origin of the four-legged mites (Eriophyoidea), a long branch. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **119**: 105-117. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2017.10.017>
- Knihinicki D.K. y Boczek J. 2002. New eriophyoid mites (Acari: Eriophyoidea) from Australia. *International Journal of Acarology*, **28(3)**: 241-249. <https://doi.org/10.1080/01647950208684298>
- Koch K.G., Jones T.-K.L. y Badillo-Vargas I.E. 2020. Arthropod vectors of plant viruses. En: Awasthi L.P. (ed.). *Applied Plant Virology: Advances, Detection, and Antiviral Strategies*. Academic Press. pp. 349-379. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-818654-1.00026-8>
- Krantz G.W. 1970. *A Manual of Acarology*. OSU Book Stores Inc. Oregon, USA. 335 pp.
- Krantz G.W. 1973. Observations on the Morphology and Behavior of the Filbert Rust Mite, *Aculus comatus* (Prostigmata: Eriophyoidea) in Oregon. *Annals of the Entomological Society of America*, **66(4)**: 709-717. <https://doi.org/10.1093/aesa/66.4.709>
- Krantz G.W. 1978. *A Manual of Acarology*. 2ª Ed. OSU Book Stores Inc. Oregon, USA. 509 pp.
- Kreuze J.F., Vaira A.M., Menzel W., Candresse T., Zavriev S.K., Hammond J., Ryu K.H. & ICTV Report Consortium. 2020. ICTV Virus Taxonomy Profile: *Alphaflexiviridae*. *Journal of General Virology*, **101(7)**: 699-700. <https://doi.org/10.1099/jgv.0.001436>
- Kubota K., Chiaki Y., Yanagisawa H., Takeyama S., Suzuki R., Kohyama M., Horikawa T., Toda S. y Kadono F. 2021. First Report of Pear Chlorotic Leaf Spot-Associated Virus on Japanese and European Pears in Japan and Its Detection from an Eriophyid Mite. *Plant Disease*, **105(4)**: 1234. <https://doi.org/10.1094/PDIS-09-20-2035-PDN>
- Kubota K., Usugi T., Tomitaka Y., Shimomoto Y., Takeuchi S., Kadono F., Yanagisawa H., Chiaki Y. y Tsuda S. 2020. Perilla Mosaic Virus Is a Highly Divergent Emaravirus Transmitted by

- Shevtchenkella* sp. (Acari: Eriophyidae). *Phytopathology*, **110**: 1352-1361. <https://doi.org/10.1094/PHYTO-01-20-0013-R>
- Kuczynski L., Radwańska A., Karpicka-Ignatowska K., Laska A., Lewandowski M., Rector B.G., Majer A., Raubic J. y Skoracka A. 2020. A comprehensive and cost-effective approach for investigating passive dispersal in minute invertebrates with case studies of phytophagous eriophyid mites. *Experimental and Applied Acarology*, **82**: 17-31. <https://doi.org/10.1007/s10493-020-00532-z>
- Kumar S., Subbarao B.L. y Hallan V. 2017. Molecular characterization of emaraviruses associated with Pigeonpea sterility mosaic disease. *Scientific Reports*, **7**: 11831. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-11958-8>
- Lamsdell J.C. 2013. Revised systematics of Palaeozoic 'horseshoe crabs' and the myth of monophyletic Xiphosura. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **167**: 1-27. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2012.00874.x>
- Landeros J., Balderas J., Badii M.H., Sánchez V.M., Guerrero E. y Flores A.E.. 2003. Distribución espacial y fluctuación poblacional de *Phyllocoptruta oleivora* (Ashmead) (Acari: Eriophyidae) en cítricos de Güemez, Tamaulipas. *Acta Zoológica Mexicana*, **89**: 129-138. <https://doi.org/10.21829/azm.2003.89891779>
- Law H.M., Allen G.R., Davies J.T., Corkrey R., Buntain M. y Quarrell S.R. 2020. Sampling, extraction and incidence of redberry mites (*Acalitus essigi*) on blackberries in Australia. *Experimental and Applied Acarology*, **81**: 317-334. <https://doi.org/10.1007/s10493-020-00509-y>
- Leather S.R. 2008. Overwintering in Insects. En: Capinera J.L. (ed.). *Encyclopedia of Entomology*. Springer, Dordrecht. pp. 2704-2710. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-6359-6_1910
- Lee J.-H. 2006. Systematic Study on the Family Eriophyidae (Prostigmata: Eriophyoidea) in Korea. Tesis de Doctorado. Seoul National University. Seúl, Korea. 202 pp.
- Lemus-Soriano B.A., Pérez-Aguilar D.A. y Garza-Blanco J. 2016. Insecticidas biorracionales para el control de *Acalitus* sp. (Prostigmata: Eriophyidae) en zarzamora. *Entomología mexicana*, **3**: 316-319.
- Lenné J.M. 2002. Glossary of Plant Pathological Terms. En: Waller J.M., Lenné J.M. y Waller S.J. *Plant Pathologist's Pocketbook*. 3ª Ed. CAB. Wallingford, Reino Unido. 528 pp. <https://doi.org/10.1079/9780851994581.0470>
- Levi H.W. 1966. The Care of Alcoholic Collections of Small Invertebrates. *Systematic Zoology*, **15**(3): 183-188. <https://doi.org/10.2307/2411389>
- Li H.-S., Xue X.-F. y Hong X.-Y. 2014. Homoplastic evolution and host association of Eriophyoidea (Acari, Prostigmata) conflict with the morphological-based taxonomic system. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **78**: 185-198. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2014.05.014>
- Linder C., Baroffio C. y Mittaz C. 2008. Post harvest control of the eriophyid mite *Phyllocoptes gracilis* on raspberries. *IOBC/wprs Bulletin*, **39**: 85-87.
- Lindquist E.E. 1996a. External Anatomy and Systematics. 1.1.1. External Anatomy and Notation of Structures. En: Lindquist E.E., Sabelis M.W. y Bruin J. (eds.). *Eriophyoid Mites: their biology, natural enemies and control*. Elsevier Science, Amsterdam. World Crop Pests 6: 3-31. [https://doi.org/10.1016/S1572-4379\(96\)80003-0](https://doi.org/10.1016/S1572-4379(96)80003-0)
- Lindquist E.E. 1996b. Phylogenetic relationships. En: Lindquist E.E., Sabelis M.W. y Bruin J. (eds.). *Eriophyoid Mites: their biology, natural enemies and control*. Elsevier Science, Amsterdam. World Crop Pests 6: 301-327. [https://doi.org/10.1016/S1572-4379\(96\)80019-4](https://doi.org/10.1016/S1572-4379(96)80019-4)

- Lindquist E.E. y Amrine J.W. Jr. 1996. Systematics, Diagnoses for Major Taxa, and Keys to Families and Genera with Species on Plants of Economic Importance. En: Lindquist E.E., Sabelis M.W. y Bruin J. (eds.). *Eriophyoid Mites: their biology, natural enemies and control*. Elsevier Science, Amsterdam. World Crop Pests 6: 33-87. [https://doi.org/10.1016/S1572-4379\(96\)80004-2](https://doi.org/10.1016/S1572-4379(96)80004-2)
- Lindquist E.E. y Oldfield G.N. 1996. Evolution of Eriophyoid Mites in Relation to their Host Plants. En: Lindquist E.E., M.W. Sabelis y J. Bruin (eds.). *Eriophyoid Mites: their biology, natural enemies and control*. Elsevier Science, Amsterdam. World Crop Pests 6: 277-300. [https://doi.org/10.1016/S1572-4379\(96\)80018-2](https://doi.org/10.1016/S1572-4379(96)80018-2)
- Lindquist E.E., Krantz G.W. y Walter D.E. 2009. Classification. En: Krantz G.W. y Walter D.E. (eds.). *A Manual of Acarology*. 3rd Ed. Texas Tech University Press, Lubbock. pp. 97-103.
- Liu S., Li J., Guo K., Qiao H., Xu R., Chen J., Xu C. y Chen J. 2016. Seasonal phoresy as an overwintering strategy of a phytophagous mite. *Scientific Reports*, **6**: 25483. <https://doi.org/10.1038/srep25483>
- Loch D.S., Seeman O.D., Knihinicki D.K. y McMaugh P.E. 2017. Distribution, Field Recognition and Implications of Phytophagous Mite Species on *Cynodon* spp. (Bermudagrass) and *Pennisetum clandestinum* (Kikuyugrass) in Australia. *International Turfgrass Society Research Journal*, **13**: 502-511. <https://doi.org/10.2134/itsrj2016.12.1017>
- Lommen S.T.E., Conijn C.G.M., Lemmers M.E.C., Pham K.T.K. y de Kock M.J.D. 2011. Mites as vector of *Tulip Virus X* in stored tulip bulbs. *IOBC/wprs Bulletin*, **81**: 57-67.
- Long L.E., Lang G.A. y Kaiser C. 2021. Managing Orchard Pathogens and Disorders En: *Sweet Cherries*. CABI, Gloucester. Crop Production Science in Horticulture 35: 343-376.
- López-Medina. 2006. Variedades de especies de frutos pequeños apropiadas para climas subtropicales: la experiencia de México. En: Corrêa-Antunes L.E y Bassols-Raseira M. del C. (eds.). III Simpósio nacional do morango. II Encontro sobre pequenas frutas e Frutas nativas do Mercosul. Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (Embrapa), Pelotas. Documentos 171: 87-90.
- Maggenti M.A. y Maggenti A.R. 2005. *Online Dictionary of Invertebrate Zoology: Complete Work*. University of Nebraska Lincoln. Nebraska, USA. 976 pp. [Gardner S.L. (ed.)]
- Malagnini V, de Lillo E., Saldarelli P., Beber R., Duso C., Raiola A., Zanotelli L., Valenzano D., Giampetruzzi A., Morelli M., Ratti C., Causin R. y Gualandri V. 2016. Transmission of grapevine Pinot gris virus by *Colomerus vitis* (Acari: Eriophyidae) to grapevine. *Archives of Virology*, **161**: 2595-2599. <https://doi.org/10.1007/s00705-016-2935-3>
- Manson D.C.M. 1984a. *Eriophyoidea except Eriophyinae (Arachnida: Acari)*. *Fauna of New Zealand No. 4*. Science Information Publishing Centre, DSIR. Wellington, Nueva Zelanda. 144 pp.
- Manson D.C.M. 1984b. *Eriophyoidea except Eriophyinae (Arachnida: Acari)*. *Fauna of New Zealand No. 5*. Science Information Publishing Centre, DSIR. Wellington, Nueva Zelanda. 123 pp.
- Manson D.C.M. y Gerson U. 1996. Web Spinning, Wax Secretion and Liquid Secretion by Eriophyoid Mites. En: Lindquist E.E., M.W. Sabelis y J. Bruin (eds.). *Eriophyoid Mites: their biology, natural enemies and control*. Elsevier Science, Amsterdam. World Crop Pests 6: 251-258. [https://doi.org/10.1016/S1572-4379\(96\)80016-9](https://doi.org/10.1016/S1572-4379(96)80016-9)
- Manson D.C.M. y Oldfield G.N. 1996. Biology and Ecology: Life Forms, Deuterogyny, Diapause and Seasonal Development. En: Lindquist E.E., Sabelis M.W. y Bruin J. (eds.). *Eriophyoid Mites: their biology, natural enemies and control*. Elsevier Science, Amsterdam. World Crop Pests 6: 173-183. [https://doi.org/10.1016/S1572-4379\(96\)80009-1](https://doi.org/10.1016/S1572-4379(96)80009-1)

- Marini F., Weyl P., Vidović B., Petanović R., Littlefield J., Simoni S., de Lillo E., Cristofaro M. y Smith L. 2021. Eriophyid Mites in Classical Biological Control of Weeds: Progress and Challenges. *Insects*, **12**: 513. <https://doi.org/10.3390/insects12060513>
- Martin R.R., MacFarlane S., Sabanadzovic S., Quinto D., Poudel B. y Tzanetakis I.E. 2013. Viruses and Virus Diseases of *Rubus*. *Plant Disease*, **97(2)**: 168-182. <https://doi.org/10.1094/PDIS-04-12-0362-FE>
- Massee A.M. 1924. The Leaf and Bud Mite of Raspberry. *Journal of Pomology and Horticultural Science*, **4(1)**: 59-61. <https://doi.org/10.1080/03683621.1924.11513269>
- Massee A.M. 1931. The Blackberry Mites. *Journal of Pomology and Horticultural Science*, **9(4)**: 298-302. <https://doi.org/10.1080/03683621.1931.11513384>
- Massee A.M. 1932. Some Injurious and Beneficial Mites on Top and Soft Fruits. *Journal of Pomology and Horticultural Science*, **10(2)**: 106-129. <https://doi.org/10.1080/03683621.1932.11513395>
- McGavin W.J., Mitchell C., Cock P.J.A., Wright K.M. y MacFarlane S.A. 2012. Raspberry leaf blotch virus, a putative new member of the genus *Emaravirus*, encodes a novel genomic RNA. *Journal of General Virology*, **93**: 430-437. <https://doi.org/10.1099/vir.0.037937-0>
- McMurtry J.A. y Croft B.A. 1997. Life-styles of phytoseiid mites and their roles in biological control. *Annual Review of Entomology*, **42**: 291-321. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.42.1.291>
- Mechant E., Luypaert G., Van Delsen B., Pauwels E., Witters J., Van Huylenbroeck J. y Gobin B. 2015. Development and validation of a three-step detection protocol for broad mites (*Polyphagotarsonemus latus*) in pot azalea (*Rhododendron simsii* hybrids). *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **156**: 99-104. <https://doi.org/10.1111/eea.12315>
- Meier U. (ed.). 2018. *Etapas de desarrollo de las plantas monocotiledóneas y dicotiledóneas*. BBCH Monografía. Instituto Julius Kühn (JKL), Quedlinburg, 204 pp.
- Merabet H., S. Dutzmann, I. Haeuser-Hahn, D. Bylemans, P. Creemers, U. Kniehase, P. Ohs, D. Steubler y N. Stumpf. 2002. Euparen®Multi (Tolylfluanid), a Broad Spectrum Fungicide for *Rubus* and *Ribes* Fruit Crops. *Acta Horticulturae*, **585**: 381-386. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2002.585.64>
- MEXU (Herbario Nacional de México). 2020. *Rubus*. Recuperado el 17 de abril de 2020, de la base de datos: Portal de Datos Abiertos UNAM, Colecciones Universitaria. <https://datosabiertos.unam.mx/>
- Michalska K. 2003. Climbing of Leaf Trichomes by Eriophyid Mites Impedes Their Location by Predators. *Journal of Insect Behavior*, **16(6)**: 833-844. <https://doi.org/10.1023/B:JOIR.0000018323.55232.31>
- Michalska K. 2011. Daily production of spermatophores, sperm number and spermatophore size in two eriophyid mite species. *Experimental and Applied Acarology*, **55**: 349-359. <https://doi.org/10.1007/s10493-011-9479-8>
- Michalska K., Skoracka A., Navia D. y Amrine J.W. Jr. 2010. Behavioural studies on eriophyid mites: an overview. En: Ueckermann E.A. (ed.). *Eriophyid mites: progress and prognoses*. Springer Netherlands, Dordrecht. pp. 31-59. <https://doi.org/10.1007/s10493-009-9319-2>
- Michalska K., Tomczyk A., Lotocka B., Orzechowski S. y Studnicki M. 2019. Oviposition by the vagrant eriophyid mite *Aculops allotrichus* on leaves of black locust tree, *Robinia pseudoacacia*. *Experimental and Applied Acarology*, **79**: 1-19. <https://doi.org/10.1007/s10493-019-00412-1>
- Mielke-Ehret N. y Mühlbach H.-P. 2012. Emaravirus: A Novel Genus of Multipartite, Negative Strand RNA Plant Viruses. *Viruses*, **4**: 1515-1536. <https://doi.org/10.3390/v4091515>

- Milenkovic S. y Stanisavljevic M. 2003. Raspberry pests in Serbia. *IOBC/wprs Bulletin*, **26(2)**: 23-27.
- Milenković S.N. y Marčić D. 2012. Raspberry Leaf and Bud Mite (*Phyllocoptes gracilis*) in Serbia: the Pest Status and Control Options. *Acta Horticulturae*, **946**: 253-256. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2012.946.40>
- Minguely C., Norgrove L., Burren A. y Christ B. 2021. Biological Control of the Raspberry Eriophyoid Mite *Phyllocoptes gracilis* Using Entomopathogenic Fungi. *Horticulturae*, **7(3)**: 54. <https://doi.org/10.3390/horticulturae7030054>
- Monfreda R., Lekveishvili M., Petanovic R. y Amrine J.W. Jr. 2010. Collection and detection of eriophyoid mites. En: Ueckermann E.A. (ed.). *Eriophyoid mites: progress and prognoses*. Springer Netherlands, Dordrecht. pp. 273-282. <https://doi.org/10.1007/s10493-009-9315-6>
- Monfreda R., Nuzzaci G. y de Lillo E. 2007. Detection, extraction, and collection of eriophyoid mites. *Zootaxa*, **1662**: 35-43. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.1662.1.4>
- Montgomery D.C. y Runger G.C. 2009. *Probabilidad y estadística aplicadas a la ingeniería*. 2ª Ed. Limusa Wiley. Distrito Federal, México. 948 pp.
- Morrone J.J. 2013. *Sistemática-Fundamentos, Métodos y Aplicaciones*. Facultad de Ciencias, UNAM. Distrito Federal, México. 508 pp.
- Mote D.C. 1930. Redberry disease of blackberries in Oregon. *Circular of Information of the Agricultural Experiment Station* (Oregon State College), **40**: 1-2.
- Muraleedharan N., Radhakrishnan B. y Devadas V. 1988. Vertical Distribution of Three Species of Eriophyid Mites on Tea in South India. *Experimental and Applied Acarology*, **4**: 359-364. <https://doi.org/10.1007/BF01275167>
- Murrietta M.E. y Gaskell M. 2016. Redberry mite population differences in two *Rubus* spp. on California's Central Coast. *Acta Horticulturae*, **1133**: 431-435. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2016.1133.66>
- Nachman G. 1985. Sampling techniques. En: Helle W. y Sabelis M.W. (eds.). *Spider Mites: their biology, natural enemies and control*. Vol. 1B. Elsevier Science Publishers B.V., Amsterdam. World Crop Pests: 175-182.
- Nalepa A. 1889. Beiträge zur Systematik der Phytopten. *Sitzungsberichte der kaiserlichen Akademie der Wissenschaften. Mathematische-naturwissenschaftliche Klasse, Wien*, **8(1)**: 112-156 + 9 pls. (En alemán).
- Nalepa A. 1890a. Über neue Gallmilben. *Anz. kais. Akad. Wiss., Math.-Nat. Kl., Wien*, **27(1)**: 2. (En alemán).
- Nalepa A. 1895. Beiträge zur Kenntniss der Gattungen Phytoptus Duj. und Monaulax Nal. *Denkschriften der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften. Mathematische-naturwissenschaftliche Klasse, Wien*, **62**: 627-640 + 4 pls. (En alemán).
- Nalepa A. 1911. Eriophyiden. Gallenmilben. En: H. Rübsaamen & H. Hedicke (eds.). Die Zooecidien: durch Tiere erzeugte Pflanzengallen Deutschlands und ihre Bewohner. vol. I. *Zoologica* (Stuttgart), **24(61)**, **Lief. 1**: 166-293 + 6 pls. (En alemán).
- Nalepa A. 1890b. Zur Systematik der Gallmilben. *Sitzungsberichte der kaiserlichen Akademie der Wissenschaften. Mathematische-naturwissenschaftliche Klasse, Wien*, **99(2)**: 40-69 + 7 pls. (En alemán).
- Nalepa A. 1891. Neue Gallmilben. *Nova Acta Leop. Akad.*, **55(6)**: 362-395 + 4 pls. (En alemán).

- Nalepa A. 1898. Eriophyidae (Phytoptidae). Das Tierreich. Eine Zusammenstellung und Kennzeichnung der rezenten Tierformen. 4 Lieferung. *Acarina* (Berlín), **ix** + 74 pp. (En alemán).
- Navajas M. y Ochoa R. 2013. Integrating ecology and genetics to address Acari invasions. *Experimental and Applied Acarology*, **59**: 1-10. <https://doi.org/10.1007/s10493-012-9636-8>
- Navia D. y Flechtmann C.H.W. 2005. A new genus and five new species of Eriophyoidea (Prostigmata) associated with palm trees from Brazilian Amazon. *Zootaxa*, **1078**: 41-58. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.1078.1.4>
- Navia D., Flechtmann C.H.W. y Amrine J.W. Jr. 2005. Supposed ovoviviparity and viviparity in the coconut mite, *Aceria guerreronis* Keifer (Prostigmata: Eriophyidae), as a result of female senility. *International Journal of Acarology*, **31(1)**: 63-65. <https://doi.org/10.1080/01647950508684418>
- Navia D., Flechtmann C.H.W., Lindquist E.E. y Aguilar H. 2011. A new species of *Abacarus* (Acari: Prostigmata: Eriophyidae) damaging sugarcane, *Sacharrum officinarum* L., from Costa Rica—the first eriophyoid mite described with a tibial seta on leg II. *Zootaxa*, **3025**: 51-58. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3025.1.3>
- Navia D., Gondim M.G.C. Jr. y De Moraes G.J. 2007. Eriophyoid mites (Acari: Eriophyoidea) associated with palm trees. *Zootaxa*, **1389**: 1-30. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.1389.1.1>
- Navia D., Ochoa R., Welbourn C. y Ferragut F. 2010. Adventive eriophyoid mites: a global review of their impact, pathways, prevention and challenges. En: Ueckermann E.A. (ed.). *Eriophyoid mites: progress and prognoses*. Springer Netherlands, Dordrecht. pp. 225-255. <https://doi.org/10.1007/s10493-009-9327-2>
- Nelson S.C. 2007. *An Illustrated Glossary of Tropical Plant Pest and Diseases*. College of Tropical Agriculture and Human Resources (CTAHR), University of Hawaii at Manoa (UHM). Hawái, USA. Disponible en: <https://www.ctahr.hawaii.edu/nelsons/glossary/index.htm>
- Neuhaus B., Schmid T. y Riedel J. 2017. Collection management and study of microscope slides: Storage, profiling, deterioration, restoration procedures, and general recommendations. *Zootaxa*, **4322(1)**: 1-173. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4322.1.1>
- Niemelä P., Roininen H., Vanhanen H. y Veteli T.O. 2006. Species Richness of Eriophyid Mites on Finnish Trees and Shrubs. En: Ozaki K., Yukawa J., Ohgushi T. y Price P.W. (eds.). *Galling Arthropods and Their Associates: ecology and evolution*. Springer-Verlag, Tokyo. pp. 21-32. https://doi.org/10.1007/4-431-32185-3_2
- Nonnecke G., Duffy M. y Funt R.C. 2017. Marketing of blackberries. En: Hall H.K. y Funt R.C. (eds.). *Blackberries and Their Hybrids*. CABI, Wallingford. Crop Production Science in Horticulture 26: 283-293. <https://doi.org/10.1079/9781780646688.0283>
- Nuzzaci G. y Alberti G. 1996. Internal Anatomy and Physiology. En: Lindquist E.E., Sabelis M.W. y Bruin J. (eds.). Eriophyoid Mites: their biology, natural enemies and control. Elsevier Science, Amsterdam. World Crop Pests 6: 101-150. [https://doi.org/10.1016/S1572-4379\(96\)80006-6](https://doi.org/10.1016/S1572-4379(96)80006-6)
- Ochoa R., Aguilar H. y Vargas C. 1991. *Ácaros fitófagos de América Central: guía ilustrada*. Manual Técnico no. 6, Serie Técnica. Centro Agronómico de Investigación y Enseñanza (CATIE). Turrialba, Costa Rica. 251 pp.
- Oldfield G.N. y Michalska K. 1996. Spermatophore Deposition, Mating Behavior and Population Mating Structure. En: Lindquist E.E., Sabelis M.W. y Bruin J. (eds.). *Eriophyoid Mites: their biology, natural enemies and control*. Elsevier Science, Amsterdam. World Crop Pests 6: 185-198. [https://doi.org/10.1016/S1572-4379\(96\)80010-8](https://doi.org/10.1016/S1572-4379(96)80010-8)

- Oldfield G.N. y Proeseler G. 1996. Eriophyoid Mites as Vectors of Plant Pathogens. En: Lindquist E.E., Sabelis M.W. y Bruin J. (eds.). *Eriophyoid Mites: their biology, natural enemies and control*. Elsevier Science, Amsterdam. World Crop Pests 6: 259-275. [https://doi.org/10.1016/S1572-4379\(96\)80017-0](https://doi.org/10.1016/S1572-4379(96)80017-0)
- Oldfield G.N., Hunt A.E. y Gispert C. 1998. *Schizoempodium mesophyllincola* (Acari: Eriophyidae), a new genus and species from poplar. *International Journal of Acarology*, **24(4)**: 307-310. <https://doi.org/10.1080/01647959808683597>
- Oldfield G.N. 1996a. Diversity and Host Plant Specificity. En: Lindquist E.E., Sabelis M.W. y Bruin J. (eds.). *Eriophyoid Mites: their biology, natural enemies and control*. Elsevier Science, Amsterdam. World Crop Pests 6: 199-216. [https://doi.org/10.1016/S1572-4379\(96\)80011-X](https://doi.org/10.1016/S1572-4379(96)80011-X)
- Oldfield G.N. 1996b. Toxemias and Other Non-Distortive Feeding Effects. En: Lindquist E.E., Sabelis M.W. y Bruin J. (eds.). *Eriophyoid Mites: their biology, natural enemies and control*. Elsevier Science, Amsterdam. World Crop Pests 6: 243-250. [https://doi.org/10.1016/S1572-4379\(96\)80015-7](https://doi.org/10.1016/S1572-4379(96)80015-7)
- Oldfield G.N. y Perring T.M. 1996. Rearing Techniques. En: Lindquist E.E., Sabelis M.W. y Bruin J. (eds.). *Eriophyoid Mites: their biology, natural enemies and control*. Elsevier Science, Amsterdam. World Crop Pests 6: 377-382. [https://doi.org/10.1016/S1572-4379\(96\)80022-4](https://doi.org/10.1016/S1572-4379(96)80022-4)
- Osuna-Fernández A.M. y Osuna-Fernández H.R. 2019. Conservación de semillas. En: Guevara-Ferer P. (ed.). *Un viaje alrededor de la semilla*. UNAM, Ciudad Universitaria. pp. 209-2020.
- Pájaro-Huertas D. y Ortiz-Solorio C.A. 1992. Estimación del periodo de crecimiento por disponibilidad de agua y libre de heladas para la República Mexicana. *Revista de Geografía Agrícola*, **17**: 119-125.
- PAN (Pesticide Action Network). 2021. PAN International List of Highly Hazardous Pesticides. PAN International. Hamburgo, Alemania. 46 pp.
- Patankar R. 2010. A 'mitey' influence? Life history, impacts and distribution of a gall inducing arthropod in a temperate forest canopy. Tesis de Doctorado. Department of Ecology and Evolutionary Biology, University of Toronto. Toronto, Canadá. 125 pp. <https://hdl.handle.net/1807/26314>
- Pérez T.M., Guzmán-Cornejo C., Montiel-Parra G., Paredes-León R. y Rivas G. 2014. Biodiversidad de ácaros en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, **Supl. 85**: S399-S407. <https://doi.org/10.7550/rmb.36160>
- Perring T.M. y McMurtry J.A. 1996. Other Predatory Arthropods. En: Lindquist E.E., Sabelis M.W. y Bruin J. (eds.). *Eriophyoid Mites: their biology, natural enemies and control*. Elsevier Science B.V., Amsterdam. World Crop Pests 6: 471-479. [https://doi.org/10.1016/S1572-4379\(96\)80029-7](https://doi.org/10.1016/S1572-4379(96)80029-7)
- Perring T.M., Farrar C.A. y Oldfield G.N. 1996. Techniques. 1.6.1 Sampling techniques. En: Lindquist E.E., Sabelis M.W. y Bruin J. (eds.). *Eriophyoid Mites: their biology, natural enemies and control*. Elsevier Science B.V., Amsterdam. World Crop Pests 6: 367-376. [https://doi.org/10.1016/S1572-4379\(96\)80021-2](https://doi.org/10.1016/S1572-4379(96)80021-2)
- Petanović R. y Kielkiewicz M. 2010a. Plant eriophyoid mite interactions: cellular biochemistry and metabolic responses induced in mite-injured plants. Part I. En: Ueckermann E.A. (ed.). *Eriophyoid mites: progress and prognoses*. Springer Netherlands, Dordrecht. pp. 61-80. <https://doi.org/10.1007/s10493-010-9351-2>
- Petanović R. y M. Kielkiewicz. 2010b. Plant eriophyoid mite interactions: specific and unspecific morphological alterations. Part II. En: Ueckermann E.A. (ed.). *Eriophyoid mites: progress and prognoses*. Springer Netherlands, Dordrecht. pp. 81-91. https://doi.org/10.1007/978-90-481-9562-6_5

- Petanović R.U. 2016. Towards an integrative approach to taxonomy of Eriophyoidea (Acari, Prostigmata): an overview. *Ecologica Montenegrina*, **7**: 580-599. <https://doi.org/10.37828/em.2016.7.27>
- Philogène B.J.R. 2008. Diapause. En: Capinera J.L. (ed.). *Encyclopedia of Entomology*. Springer, Dordrecht. pp. 1206-1210. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-6359-6_904
- Pritts M.P. 1991. The Genus *Rubus*. En: Ellis M.A., Converse R.H., Williams R.N. y Williamson B. (eds.). *Compendium of Raspberry and Blackberry Diseases and Insects*. APS Press, Minnesota. pp. 1.
- Pye D.R.L. y de Lillo E. 2010. A review of the eriophyoid mites (Acari: Eriophyoidea) on *Rubus* spp. in Britain, with a new species (Diptilomiopidae) and two new records. *Zootaxa*, **2677**: 15-26. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.2677.1.2>
- Quarrell S. 2021. *Integrated Pest Management of redberry mite, Acalitus essigi, on blackberries*. Final report. Horticulture Innovation. Sidey, Australia. 33 pp.
- Rajput S., Li H.-S., Xue X.-F. y Hong X.-Y. Descriptions of five new eriophyoid mite species of the Diptilomiopidae (Acari: Trombidiformes: Eriophyoidea) from Zhejiang Province, China. *Zootaxa*, **4020(2)**: 335-356. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4020.2.6>
- Reis A.C., Gondim M.G.C. Jr., Návía D. y Flechtmann C.H.W. 2010. Eriophyoid mites (Acari: Prostigmata: Eriophyoidea) from fruit trees in Northeastern Brazil: a new genus, three new species and a redescription. *Zootaxa*, **2694**: 43-56. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.2694.1.3>
- Reis A.C., Gondim M.G.C. Jr., Navia D. y Flechtmann C.H.W. 2012. Eriophyoid mites (Acari: Prostigmata: Eriophyoidea) on palms (Arecaceae) from the Brazilian Amazon: a new genus and four new species. *Zootaxa*, **3446**: 49-59. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3446.1.3>
- Ripka G., Király G. y Szabó Á. 2020. Eriophyoid (Acariformes: Eriophyoidea) and Phytoseiid (Parasitiformes: Phytoseiidae) Mite Fauna of Selected *Rubus* taxa (Rosaceae) with Redescription of *Anthocoptes rubicolens* Roivainen and *Epitrimerus rubi* (Domes). *Acta Phytopathologica et Entomologica Hungarica*, **55(2)**: 167-192. <https://doi.org/10.1556/038.55.2020.009>
- Rodríguez-Bautista G., Segura S.D., Cruz-Izquierdo S., López-Medina J., Gutiérrez-Espinosa A., Cruz-Huerta N., Carrillo-Salazar J. y Valenzuela L.M. 2019. Distribución y variabilidad morfológica de especies de zarzamoras en México (*Rubus* spp L.). *Ciencias Biológicas y de la Salud*, **21(3)**:97-105. <https://doi.org/10.18633/biotecnia.v21i2.935>
- Rodríguez-Bautista G., Segura-Ledezma S.D., Cruz-Izquierdo S., Corona-Torres T., López-Medina J., Gutiérrez-Espinosa M.A., Cruz-Huerta N. y Valenzuela-Núñez L.M. 2018. Poliploidía en zarzamoras silvestres (*Rubus* spp L.). *Nova scientia*, **10(21)**: 1-16. <https://doi.org/10.21640/ns.v10i21.1385>
- Rodríguez-Navarro S., Torres-Martínez G. y Olivares-Orozco J. 2004. Biological control of field bindweed (*Convolvulus arvensis* L.) using *Aceria malherbae* (Acari: Eriophyidae) in Mexico. *International Journal of Acarology*, **30(2)**: 153-155. <https://doi.org/10.1080/01647950408684384>
- Romero G.Q. y Benson W.W. 2004. Leaf domatia mediate mutualism between mites and a tropical tree. *Oecologia*, **140**: 609-616. <https://www.jstor.org/stable/40005706>
- Romero G.Q. y Benson W.W. 2005. Biotic interactions of mites, plants and leaf domatia. *Current Opinion in Plant Biology*, **8**: 436-440. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2005.05.006>
- Royalty R.N. y Perring T.M. 1996. Nature of Damage and its Assessment. En: Lindquist E.E., Sabelis M.W. y Bruin J. (eds.). *Eriophyoid Mites: their biology, natural enemies and control*. Elsevier

- Science, Amsterdam. World Crop Pests 6: 493-512. [https://doi.org/10.1016/S1572-4379\(96\)80031-5](https://doi.org/10.1016/S1572-4379(96)80031-5)
- Rzedowski J. y Calderón de Rzedowski G. 2005. *Rosaceae. Flora del Bajío y de regiones adyacentes*, **135**: 1-163. <https://doi.org/10.21829/fb.113.2005.135>
- Sabelis M.W. 1985. Sampling techniques. En: Helle W. y Sabelis M.W. (eds.). *Spider Mites: their biology, natural enemies and control*. Vol. 1A. Elsevier Science Publishers B.V., Amsterdam. World Crop Pests, 337-350.
- Sabelis M.W. y Bruin J. 1996. Evolutionary ecology: life history patterns, food plant choice and dispersal. En: Lindquist E.E., Sabelis M.W. y Bruin J. (eds.). *Eriophyoid Mites: their biology, natural enemies and control*. Elsevier Science B.V., Amsterdam. World Crop Pests 6: 329-366. [https://doi.org/10.1016/S1572-4379\(96\)80020-0](https://doi.org/10.1016/S1572-4379(96)80020-0)
- Sarratt J.V., Zhao S. y Ochoa R. 2022. Professor Emeritus James W. Amrine Jr.: advancing the study of *Varroa destructor* and eriophyoid mites for over 30 years. *Systematic & Applied Acarology*, **27(6)**: 1207-1218. <https://doi.org/10.11158/saa.27.6.17>
- Sarwar M. 2020. Mite (Acari: Acarina) vectors involved in transmission of plant viruses. En: Awasthi L.P. (ed.). *Applied Plant Virology: Advances, Detection, and Antiviral Strategies*. Academic Press. pp. 257-273. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-818654-1.00020-7>
- Schatz H., Behan-Pelletier V.M., OConnor B.M. y Norton R.A. 2011. Suborder Oribatida van der Hammen, 1968. En: Zhang Z.-Q. (ed.). Animal biodiversity: an outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness. *Zootaxa*, **3148**: 141-148. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3148.1.26>
- Schilder A.C., Hall H.K., Tzanetakis I.E. y Funt R.C. 2017. Diseases, viruses, insects, and weeds of blackberries and their hybrids. En: Hall H.K. y Funt R.C. (eds.). *Blackberries and Their Hybrids*. CABI. Crop Production Science in Horticulture 26: 202-244. <https://doi.org/10.1079/9781780646688.0202>
- Schmid K., Höhn H., Graf B. y Höpli H. 2001. Phänologische Entwicklungsstadiender Himbeere (*Rubus idaeus* L.). *AGRARForschung*, **8(5)**: 215-222. (En alemán).
- Schumacher A. 1968. Über die Brombeermilbe, *Eriophyes essigi* Hassan, eine in Deutschland übersehene Gallmilbe, an westdeutschen Wildbrombeeren. *Decheniana*, **119**: 125-129. (En alemán).
- Scott J.K., Yeoh P.B. y Knihinicki D.K. 2008. Redberry mite, *Acalitus essigi* (Hassan) (Acari: Eriophyidae), an additional biological control agent for *Rubus* species (blackberry) (Rosaceae) in Australia. *Australian Journal of Entomology*, **47**: 261-264. <https://doi.org/10.1111/j.1440-6055.2008.00654.x>
- Segura S., Rebollar-Alviter A., Boyzo-Marín J., Hernández-Bello M. y López-Medina J. 2012. Genetic Resources of Blackberry Wild Species in Michoacan, Mexico. *Acta Horticulturae*, **946**: 107-111. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2012.946.14>
- Serna-Arnaiz M. y Castany-Prado B. (eds.). 2014. *Fray Toribio de Benavente (Motolinía), Historia de los Indios de la Nueva España*. Anejos de la Biblioteca Clásica. Real Academia Española (RAE), Madrid. pp. 439
- Shi A. 2000. Eriophyoid mites of blackberries and raspberries (*Rubus* spp.). *IOBC/wprs Bulletin*, **23(11)**: 63-65.
- SIAP (Servicio de Información Agroalimentaria y Pesquera). 2020. Cierre de la producción agrícola (1980-2019). Recuperado el 26 de julio de 2020, de la base de datos: Anuario Estadístico de la Producción Agrícola. <https://nube.siap.gob.mx/cierreagricola/>

- Singer G. 1967. A comparison between different mounting techniques commonly employed in acarology. *Acarologia*, **9(3)**: 475-484.
- Siriwardena P.H.A.P, Fernando L.C.P. y Peiris T.S.G. 2005. A new method to estimate the population size of a coconut mite, *Aceria guerreronis*, on a coconut. *Experimental and Applied Acarology*, **37**: 123-129. <https://doi.org/10.1007/s10493-005-7125-z>
- Skoracka A, Smith L., Oldfield G., Cristofaro M. y Amrine J.W. 2010. Host-plant specificity and specialization in eriophyoid mites and their importance for the use of eriophyoid mites as biocontrol agents of weeds. En: Ueckermann E.A. (ed.). *Eriophyoid mites: progress and prognoses*. Springer Netherlands, Dordrecht. pp. 93-113. <https://doi.org/10.1007/s10493-009-9323-6>
- Skoracka A. y Dabert M. 2010. The cereal rust mite *Abacarus hystrix* (Acari: Eriophyoidea) is a complex of species: evidence from mitochondrial and nuclear DNA sequences. *Bulletin of Entomological Research*, **100**: 263-272. <https://doi.org/10.1017/S0007485309990216>
- Skoracka A. y Kuczyński L. 2003. Population dynamics of eriophyoid mites (Acari: Eriophyoidea) living on grasses in Poland. *Biology Letters*, **40(2)**: 101-110.
- Skoracka A., Kuczyński L., Santos de Mendonça R., Dabert M., Szydło W., Knihinicki D., Truol G. y Navia D. 2012. Cryptic species within the wheat curl mite *Aceria tosichella* (Keifer) (Acari: Eriophyoidea), revealed by mitochondrial, nuclear and morphometric data. *Invertebrate Systematics*, **26(4)**: 417-433. <https://doi.org/10.1071/IS11037>
- Smith F.W. y Goldstein B. 2017. Segmentation in Tardigrada and diversification of segmental patterns in Panarthropoda. *Arthropod Structure & Development*, **46(3)**: 328-340. <https://doi.org/10.1016/j.asd.2016.10.005>
- Smith L., de Lillo E. y Amrine J.W. 2010. Effectiveness of eriophyid mites for biological control of weedy plants and challenges for future research. En: Ueckermann E.A. (ed.). *Eriophyoid mites: progress and prognoses*. Springer Netherlands, Dordrecht. pp. 115-149. <https://doi.org/10.1007/s10493-009-9299-2>
- SMN (Servicio Meteorológico Nacional). 2019. Normales Climatológicas 1981-2010. Estación 16137 Urepetiro, Michoacán de Ocampo. CONAGUA. Recuperado el 28 de septiembre de 2019, de: <https://smn.conagua.gob.mx/es/climatologia/informacion-climatologica/normales-climatologicas-por-estado>
- Sobczyk M.K. 2018. Phylogenetics of *Fragaria*, *Rubus* and Related Taxa. En: Hytönen T., Graham J. y Harrison R. (eds.). *The Genomes of Rosaceous Berries and Their Wild Relatives*. Compendium of Plant Genomes. Springer International Publishing AG, Suiza. pp. 11-23. https://doi.org/10.1007/978-3-319-76020-9_2
- Song J.H., Hong S.Y. y Lee S.C. 2012. Spatial Distribution and Sampling Plan for Pink Citrus Rust Mite, *Aculops pelekassi* (Acari: Eriophyidae) in Citrus Orchard. *Korean Journal of Applied Entomology*, **51(2)**: 91-97. (En coreano). <https://doi.org/10.5656/KSAE.2012.02.0.04>
- Stamenković S., Gudžić S., Deletić N. y Sladić S. 2010. Pest entomofauna of raspberry in the production area of Ivanjica. En: Proceedings of the 45th Croatian and 5th International Symposium on Agriculture. Opatija, Croatia. pp. 1134-1137.
- Stenger D.C, Hein G.L., Tatineni S. y French R. 2016. Eriophyid Mite Vectors of Plant Viruses. En: Brown J.K. (ed.). *Vector-Mediated Transmission of Plant Pathogens*. The American Phytopathological Society (APS), St. Paul. pp. 263-274. <https://doi.org/10.1094/9780890545355.018>

- Strik B.C. 2017. Growth and development. En: Hall H.K. y Funt R.C. (eds.). *Blackberries and Their Hybrids*. CABI, Wallingford. Crop Production Science in Horticulture 26: 17-34. <https://doi.org/10.1079/9781780646688.0017>
- Strik B.C. y Stanton M. 2017. Crop Production. En: Hall H.K. y Funt R.C. (eds.). *Blackberries and Their Hybrids*. CABI, Wallingford. Crop Production Science in Horticulture 26: 245-265. <https://doi.org/10.1079/9781780646688.0245>
- Strik B.C. y Thompson E. 2009. Primocane-fruited Blackberries: Potential for Extending Harvest Season and Production Regions. *Horticultural Science*, **44(1)**: 23–24. <https://doi.org/10.21273/HORTSCI.44.1.23>
- Strik B.C., Clark J.R., Finn C.E. y Bañados M.P. 2007. Worldwide Blackberry Production. *HoriTechnology*, **17(2)**: 205-2013. <https://doi.org/10.21273/HORTTECH.17.2.205>
- Strik B.C., Clark J.R., Finn C.E. y Buller G. 2012. Management of Primocane-fruited Blackberry: Impacts on Yield, Fruiting Season, and Cane Architecture. *Horticultural Science*, **47(5)**: 593–598. <https://doi.org/10.21273/HORTSCI.47.5.593>
- Strik B.C., Takeda F. y Gao G. 2017. Pruning and Training. En: Hall H.K. y Funt R.C. (eds.). *Blackberries and Their Hybrids*. CABI, Wallingford. Crop Production Science in Horticulture 26: 169-201. <https://doi.org/10.1079/9781780646688.0169>
- Sudo M. y Osakabe M. 2011. Do plant mites commonly prefer the underside of leaves? *Experimental and Applied Acarology*, **55**: 25-38. <https://doi.org/10.1007/s10493-011-9454-4>
- Sukhareva S.I., Pautov A.A., Dodueva I.E. y Chetverikov P.E. 2017. Eriophyoid Mites (Acariformes, Eriophyoidea) from Rosaceae: Taxonomic Diversity Host-Parasite Relationships, and Ability to Cause Galls. *Entomological Review*, **97(9)**: 1378-1390. <https://doi.org/10.1134/S0013873817090160>
- Szendrey G., Ilovai Z. y Lucza Z. 2003. Damage caused by blackberry mite (*Acalitus essigi* Hassan) and the role of natural biological control agents in integrated blackberry production system in Hungary. *IOBC/wprs Bulletin*, **26(2)**: 133-138.
- Tan M.-C., Yang J., Lai X.-S. y Wang G.-Q. 2015. Four new species of the family Diptilomiopidae (Acari, Trombidiformes, Eriophyoidea) from Hainan Island, South China. *Systematic & Applied Acarology*, **20(7)**: 769-781. <https://doi.org/10.11158/saa.20.7.5>
- Tartanus M., Labanowska B.H., Sas D., Murgrabia A. y Dyki B. 2015. Przebarwiacz malinowy *Phyllocoptes gracilis* (Nal.) występowanie, szkodliwość oraz możliwości zwalczania. *Zeszyty Naukowe Instytutu Ogródnictwa*, **23**: 111-125. (En polaco).
- Taylor P. (ed.). 2018. *PestSmart Diagnostic Field Guide: a tool to diagnose crop problems and make recommendations for their management*. Version 1.2. CABI, Oxfordshire, Reino Unido. 101 pp.
- Timmerman A.D., Kalisch J.A., Korus K.A. y Vantassel S.M. 2014. *Common Signs and Symptoms of Unhealthy Plants*. Extension Circular 1270. Institute of Agriculture and Natural Resources, University of Nebraska-Lincoln. Nebraska, USA. 24 pp.
- TJHI (The James Hutton Institute). 2019a. *Phyllocoptes gracilis*. Recuperado el 22 de octubre de 2019, de la base de datos: Fruitdisease. <https://fruitgateway.hutton.ac.uk/>
- TJHI. 2019b. *Acalitus essigi*. Recuperado el 22 de octubre de 2019, de la base de datos: Fruitdisease. <https://fruitgateway.hutton.ac.uk/>
- Travis B.V. 1968. Glyptal: A Useful Slide Ringing Compound. *Journal of Medical Entomology*, **5(1)**: 24. <https://doi.org/10.1093/jmedent/5.1.24>

- Trinidad C.T.O., Duarte M.E., Silva-Da Cunha U. y Navia D. 2018. Eriophyoid mites associated with the blackberry in Brazil: a new species in the genus *Diptacus* Keifer 1951 (Diptilomiopidae) and first report and supplementary description of *Acalitus orthomerus* (Keifer, 1951) (Eriophyidae). *Systematic & Applied Acarology*, **23(6)**: 1199-1216. <https://doi.org/10.11158/saa.23.6.15>
- Trinidad C.T.O., Fagundes J.P., Zorzo B., Nava D.E. y da Cunha U.S. 2019. Diversity of mites in blackberry genotypes in Pelotas, Rio Grande do Sul, Brazil. *Ciência Rural* (Santa Maria), **49(2)**: e20170734. <https://doi.org/10.1590/0103-8478cr20170734>
- Troiani H.O., Prina A.O., Muiño W.A., Tamame M.A. y Beinticinco L. 2017. *Botánica, morfología, taxonomía y fitogeografía*. Universidad Nacional de La Pampa (UNLPam). La Pampa, Argentina. 326 pp. <https://repo.unlpam.edu.ar/handle/unlpam/110>
- UNSD (División de Estadísticas de la ONU). 2020. Datos detallados del comercio mundial. Recuperado el 26 de julio de 2020, de la base de datos: UN Comtrade. <https://comtradeplus.un.org/>
- UPOV (Unión Internacional para la Protección de las Obtenciones Vegetales). 2020. Rubus México. Recuperado el 21 de julio de 2020, de la base de datos sobre variedades vegetales: PLUTO. <https://pluto.upov.int/login1>
- Vacante V. 2010. *Citrus mites: identification, bionomy and control*. CABI. Wallingford. Reino Unido. 378 pp. <http://doi.org/10.1079/9781845934989.0000>
- Vacante V. 2015. *The Handbook of Mites of Economic Plants: identification, bio-ecology and control*. CABI. Croydon, Reino Unido. 890 pp. <http://doi.org/10.1079/9781845939946.0001>
- Valencia-Ávalos S., Martínez-Gordillo M., Cruz-Durán R., Jiménez-Ramírez J., Rodríguez-Pérez E.T. 2012. *Glosario ilustrado de embriofitas*. Facultad de Ciencias, UNAM. Distrito Federal, México. 119 pp.
- Valenzano D., Bari G., Valeria M. y de Lillo E. 2019. Off-host survival of Eriophyoidea and remarks on their dispersal modes. *Experimental and Applied Acarology*, **79**: 21-33. <https://doi.org/10.1007/s10493-019-00417-w>
- Van Leeuwen T., Tirry L., Yamamoto A., Nauen R. y Dermauw W. 2015. The economic importance of acaricides in the control of phytophagous mites and an update on recent acaricide mode of action research. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, **121**: 12-21. <https://doi.org/10.1016/j.pestbp.2014.12.009>
- Van Leeuwen T., Witters J., Nauen R., Duso C. y Tirry L. 2010. The control of eriophyoid mites: state of the art and future challenges. En: Ueckermann E.A. (ed.). *Eriophyoid mites: progress and prognoses*. Springer Netherlands, Dordrecht. pp. 205-224. <https://doi.org/10.1007/s10493-009-9312-9>
- Vásquez-Navarrete V.M. y Vera-Castillo D. (eds.). 2019. *Catálogo de Innovaciones Vegetales*. Servicio Nacional de Inspección y Certificación de Semillas (SNICS). Ciudad de México, México. 02 Frutales: 41-81.
- Vervaeet L., De Vis R., De Clercq P. y Van Leeuwen T. 2021. Is the emerging mite pest *Aculops lycopersici* controllable? Global and genome-based insights in its biology and management. *Pest Management Science*, **77**: 2635-2644. <https://doi.org/10.1002/ps.6265>
- Villaseñor J.L. y Espinosa-García F.J. 2004. The alien flowering plants of Mexico. *Diversity and Distributions*, **10**: 113-123. <https://doi.org/10.1111/j.1366-9516.2004.00059.x>
- Wadaa S., Kennedy J.A. y Reed B.M. 2011. Seed-coat anatomy and proanthocyanidins contribute to the dormancy of *Rubus* seed. *Scientia Horticulturae*, **130**: 762-768. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2011.08.034>

- Walter D.E. 2006. Glossary of Acarine Terms. En: *Invasive Mite Identification: Tools for Quarantine and Plant Protection*. Lucid v. 3.6. Colorado State University, Fort Collins y USDA/APHIS/PPQ Center for Plant Health Science and Technology. Raleigh, USA.
- Walter D.E. y Krantz G.W. 2009. Collecting, Rearing, and Preparing Specimens. En: Krantz G.W. y Walter D.E. (eds.). *A Manual of Acarology*. 3ª Ed. Texas Tech University Press, Lubbock. pp. 83-96.
- Walter D.E. y Proctor H.E. 2013. *Mites: Ecology, Evolution & Behaviour: life at a microscale*. 2ª Ed. Springer Netherlands. Dordrecht, Países Bajos. 494 pp. <https://doi.org/10.1007/978-94-007-7164-2>
- Walter D.E., Bolton S., Uusitalo M. y Zhang Z.-Q. 2011. Suborder Endeostigmata Reuter, 1909. En: Zhang, Z.-Q. (ed.). *Animal biodiversity: an outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness*. *Zootaxa*, **3148**: 139, 140. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3148.1.25>
- Walter D.E., Lindquist E.E., Smith I.M., Cook D.R. y Krantz G.W. 2009. Order Trombidiformes. En: Krantz G.W. y Walter D.E. (eds.). *A Manual of Acarology*. 3ª Ed. Texas Tech University Press, Lubbock. pp. 233-420.
- Webster R.L. 1948. Mites of Economic Importance in the Pacific Northwest. *Journal of Economic Entomology*, **41(5)**: 677-683. <https://doi.org/10.1093/jee/41.5.677>
- Wei S.-G., Wang G.-Q. y Li D.-W. 2009. A new genus and five new species of Diptilomiopidae (Acari: Eriophyoidea) from south China. *Zootaxa*, **2109**: 59-68. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.2109.1.3>
- Westphal B., Bronner R. y Dreger F. 1996. Host Plant Resistance. En: Lindquist E.E., M.W. Sabelis y J. Bruin (eds.). *Eriophyoid Mites: their biology, natural enemies and control*. Elsevier Science, Amsterdam. *World Crop Pests* 6: 681-688. [https://doi.org/10.1016/S1572-4379\(96\)80046-7](https://doi.org/10.1016/S1572-4379(96)80046-7)
- Westphal E. y Manson D.C.M. 1996. Feeding Effects on Host Plants: Gall Formation and Other Distortions. En: Lindquist E.E., M.W. Sabelis y J. Bruin (eds.). *Eriophyoid Mites: their biology, natural enemies and control*. Elsevier Science, Amsterdam. *World Crop Pests* 6: 231-242. [https://doi.org/10.1016/S1572-4379\(96\)80014-5](https://doi.org/10.1016/S1572-4379(96)80014-5)
- WFOC (World Flora Online Consortium). 2020. *Rubus corylifolius* Sm. y *Rubus racemosus* Roxb. Recuperado el 15 de septiembre de 2020, de la base de datos: World Flora Online. <http://www.worldfloraonline.org/>
- Wu K.W. 1986. Review of the polyethylene bottle applicator technique for sealing microslide preparations of mites. *International Journal of Acarology*, **12(2)**: 87-89. <https://doi.org/10.1080/01647958608683447>
- Wylie S.J., Adams M., Chalam C., Kreuzer J., López-Moya J.J., Ohshima K., Praveen S., Rabenstein F., Stenger D., Wang A., Zerbini F.M. & ICTV Report Consortium. 2017. ICTV Virus Taxonomy Profile: *Potyviridae*. *Journal of General Virology*, **98(3)**: 352-354. <https://doi.org/10.1099/jgv.0.000740>
- Xue X.-F., Dong Y., Deng W., Hong X.-Y. y Shao R. 2017. The phylogenetic position of eriophyoid mites (superfamily Eriophyoidea) in Acariformes inferred from the sequences of mitochondrial genomes and nuclear small subunit (18S) rRNA gene. *Molecular phylogenetics and evolution*, **109**: 271-282. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2017.01.009>
- Xue X.-F., Guo J.-F., Dong Y., Hong X.-Y. y Shao R. 2016. Mitochondrial genome evolution and tRNA truncation in Acariformes mites: new evidence from eriophyoid mites. *Scientific Reports*, **6**: 18920. <https://doi.org/10.1038/srep18920>

- Yamashita K., Sakai J. y Hanada K. 1996. Characterization of a New Virus from Garlic (*Allium sativum* L.), Garlic Mite-borne Mosaic Virus. *Annals of the Phytopathological Society of Japan*, **62**: 483-489. <https://doi.org/10.3186/jjphytopath.62.483>
- Zacharda M., Pultar O. y Muska J. 1988. Washing technique for monitoring mites in apple orchards. *Experimental and Applied Acarology*, **5**: 181-183. <https://doi.org/10.1007/BF02053827>
- Zar J.H. 2014. *Biostatistical Analysis*. 5ª Ed. Pearson Education Limited. USA. 756 pp.
- Zhang Z.-Q. 2003. *Mites of Greenhouses: identification, biology and control*. CABI. Oxfordshire, Reino Unido. 244 pp. <https://doi.org/10.1079/9780851995908.0000>
- Zhang Z.-Q. 2017. Eriophyoidea and allies: where do they belong? *Systematic & Applied Acarology*, **22(8)**: 1091-1095. <https://doi.org/10.11158/saa.22.8.1>
- Zhang Z.-Q., Fan Q.-H., Pesic V., Smit H., Bochkov A.V., Khaustov A.A., Baker A., Wohltmann A., Wen T., Amrine J.W., Beron P., Lin J., Gabrys G. y Husband R. 2011. Order Trombidiformes Reuter, 1909. En: Zhang, Z.-Q. (ed.). Animal biodiversity: an outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness. *Zootaxa*, **3148**: 129-138. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3148.1.24>

Parte VII Anexos

Página intencionalmente en blanco

Anexo 1

Tabla A1. Especies y distribución del género *Rubus* en México. Elaborada con datos de Rzedowski & Calderón (2005), MEXU (2020) y Bánki (2023).

Especie	Sinónimo	Distribución
<i>R. aboriginum</i> Rydb.	<i>R. almus</i> (Bailey) Bailey	N.L., S.L.P. y Tamps.
<i>R. adenotrichos</i> Schtdl.	<i>R. praecipuus</i> L.H.Bailey	Chis., Col., Cd. Méx., Gro., Hgo., Jal., Méx., <u>Mich.</u> , Mor., Oax., Pue., Qro., S.L.P., Tamps. y Ver.
<i>R. allegheniensis</i> Porter	<i>R. alleghaniensis</i> Porter	<u>Mich.</u>
<i>R. arizonensis</i> Focke	-	Chih. y Son.
<i>R. caesius</i> L.	<i>R. caeruleus</i> Gilib.	Oax.
<i>R. caudatisepalus</i> Calderon*	-	Cd. Méx., Jal., Méx., <u>Mich.</u> , Mor., N.L. y Tlax.
<i>R. coriifolius</i> Liebm.	<i>R. floribundus</i> var. <i>seleri</i> Loes.	Chis., Col., Dgo., Gro., Hgo., Jal., Méx., <u>Mich.</u> , Mor., Oax., Pue., Sin., Tamps. y Ver.
<i>R. costaricanus</i> Liebm.	<i>R. irasuensis</i> Liebm.	Chis., Méx., <u>Mich.</u> , Mor., Oax., Ver.
<i>R. cymosus</i> Rydb.*	-	Cd. Méx., Gro., Jal., Méx. y <u>Mich.</u>
<i>R. deliciosus</i> Torr.	<i>R. roezli</i> Regel	Chih.
<i>R. eriocarpus</i> Liebm.	-	Chis., Col., Hgo., Jal., Mor., Oax., Pue., S.L.P. y Ver.
<i>R. fagifolius</i> Cham. & Schtdl.	-	Chis., Hgo., Oax. y Ver.
<i>R. flagellaris</i> Willd.	<i>R. alacer</i> Bailey	Coah., N.L. y Tamps.
<i>R. glaucus</i> Benth.	-	Chis., Col., Jal., Mor. y Oax.
<i>R. hadrocarpus</i> Standl. & Steyerm.	-	Chis.
<i>R. humistratus</i> Steudel*	<i>R. humifusus</i> Schtdl.	Chis., Chih., Coah., Col., Gro., Gto., Hgo., Jal., <u>Mich.</u> , N.L., Oax., Pue., Qro., S.L.P. y Ver.
<i>R. idaeus</i> subsp. <i>strigosus</i> (Michx.) Focke	<i>R. arizonicus</i> Rydb. y <i>R. strigosus</i> Michx.	Coah., Méx., <u>Mich.</u> , N.L., Tamps., Chih., Son. y Ver.
<i>R. leucodermis</i> Douglas ex Hook.	<i>R. douglasii</i> Steud.	Chih.
<i>R. liebmannii</i> Focke	-	Col., Cd. Méx., Gro., Hgo., Jal., Méx., <u>Mich.</u> , Mor., Oax., Qro., S.L.P., Tlax. y Ver.

*Endémica.

Tabla A1. Continuación.

Especie	Sinónimo	Distribución
<i>R. macvaughianus</i> Rzed. & Calderón*	-	Gto., N.L. y Qro.
<i>R. miser</i> Liebm.	<i>R. brevigliandifer</i> L.H.Bailey	Chis., Hgo., Oax. y Ver.
<i>R. nelsonii</i> Rydb.*	-	Chis., Gro. y Oax.
<i>R. occidentalis</i> L.	<i>R. occidentalis</i> f. <i>pallidus</i> (Bailey) B.L.Rob.	Pue.
<i>R. oligospermus</i> Thornber ex Rydb.*	-	B.C.S., Cd. Méx., Dgo., Jal., Méx., S.L.P. y Son.
<i>R. palmeri</i> Rydb.*	-	Chih., Col., Dgo., Jal., Nay., Sin., Son. y Ver.
<i>R. parviflorus</i> Nutt.	<i>R. lacer</i> Kuntze	Chih. y Son.
<i>R. philyrophyllus</i> Rydb.*	<i>R. tiliaceus</i> Liebm.	Hgo., Oax., Pue., Qro. y Ver.
<i>R. pringlei</i> Rydb.	<i>R. occidentalis</i> var. <i>grandiflorus</i> Focke	Chis., Col., C. Méx., Dgo., Gro., Gto., Hgo., Jal., Méx., <u>Mich.</u> , Mor., Nay., Oax., Pue., Qro., S.L.P., Tamps., Tlax. y Ver.
<i>R. pseudofagifolius</i> Huan C. Wang*	<i>R. scandens</i> Liebm.	Ver. y Oax.
<i>R. pumilus</i> Focke*	-	Chih., Col., C. Méx., Dgo., Hgo., Jal., Méx., <u>Mich.</u> , Mor., Sin. y Tlax.
<i>R. rosifolius</i> Sm.**	<i>R. rosaefolius</i> S.Vidal	Ver.
<i>R. sachalinensis</i> H. Lévl.	<i>R. idaeus</i> var. <i>sachalinensis</i> (H. Lévl.) Focke	Coah. y N.L.
<i>R. sapidus</i> Schldtl.	<i>R. amplior</i> Rydb. y <i>R. sapidus</i> var. <i>grandifolius</i> Focke	Chis., Hgo., <u>Mich.</u> , Oax., Pue., Qro., Tamps. y Ver.
<i>R. sapindus</i> Schldtl.*	-	Sin. y Pue.
<i>R. schiedeanus</i> Steud.	<i>R. dumetorum</i> Schldtl.	Gro., Hgo., Jal., Méx., <u>Mich.</u> , Oax., Pue., Tlax. y Ver.
<i>R. scolocaulon</i> T.S. Brandege*	-	B.C.S.
<i>R. trilobus</i> Ser.	<i>R. trilobus</i> var. <i>guatemalensis</i> Focke	Chis., Oax., Pue. y Ver.
<i>R. trivialis</i> Michx.	<i>R. continentalis</i> (Focke) L.H.Bailey	Coah., N.L., S.L.P., Tamps. y Ver.
<i>R. ursinus</i> Cham. & Schldtl.	-	B.C.

*Endémica, **Especie exótica invasora.

Tabla A1. Continuación.

Especie	Sinónimo	Distribución
<i>R. urticifolius</i> Poir.	<i>R. trichomallus</i> Schltdl. y <i>R. urticaefolius</i> Poir.	Chis., Gro., Mor., Oax., Pue. y Ver.
<i>R. verae-crucis</i> Rydb.*	-	Hgo., Oax., Pue. y Ver.

*Endémica.

Anexo 2

Tabla A2. Clasificación taxonómica de Eriophyoidea II, *sensu* Klimov *et al.* (2018). Con base en Lindquist *et al.* (2009).

Phylum Arthropoda
Subphylum Chelicerata
Clase Arachnida
Subclase Acari
Superorden Acariformes (= Actinochaeta)
Orden Trombidiformes
Suborden Prostigmata (= Actinedida)
Supercohorta Eupodides
Superfamilia Eupodoidea
Familia Penthaleidae*
Superfamilia Tydeoidea
Familia Ereyneidae + Tydeidae*
Supercohorta Eleutherengonides
Cohorte Raphignathina (= Raphignathae)
Superfamilia Raphignathoidea*
Tetranychoidae*
Familia Tenuipalpidae*
Superfamilia Cheyletoidea
Familia Demodicidae*
Cohorte Heterostigmatina
Superfamilia Tarsonemoidea*
Orden Sarcoptiformes
Suborden Endeostigmata
Cohorte Alycina
Superfamilia Alycoidea
Familia Alycidae*
Cohorte Nematalycina
Superfamilia Nematalycoidea
Familia Nematalycidae*
Supercohorta Desmonomatides (= Desmonomata)
Cohorte Astigmatina (= Astigmata)*

*Posibles grupos hermanos.

Anexo 3

Tabla A3. Principales géneros dentro de Eriophyidae.
Elaborada con datos de De Lillo y Amrine (base de datos sin publicar).

Eriophyidae					
1	<i>Abacarus</i>	36	<i>Asetiabacarus</i>	71	<i>Circaces</i>
2	<i>Aberoptus</i>	37	<i>Asetidicrothrix</i>	72	<i>Cisaberoptus</i>
3	<i>Acadicrus</i>	38	<i>Asetilobus</i>	73	<i>Colomerus</i>
4	<i>Acalitus</i>	39	<i>Asetipodus</i>	74	<i>Colopodacus</i>
5	<i>Acalox</i>	40	<i>Ashieldophyes</i>	75	<i>Combretus</i>
6	<i>Acamina</i>	41	<i>Athrix</i>	76	<i>Coptophylla</i>
7	<i>Acaphylla</i>	42	<i>Auriculatus</i>	77	<i>Cosella</i>
8	<i>Acaphyllisa</i>	43	<i>Baileyna</i>	78	<i>Cosetacus</i>
9	<i>Acaralox</i>	44	<i>Bangkophyes</i>	79	<i>Costarectus</i>
10	<i>Acarelliptus</i>	45	<i>Bangphracarus</i>	80	<i>Costolobus</i>
11	<i>Acaricalus</i>	46	<i>Bariella</i>	81	<i>Cothrix</i>
12	<i>Acaridilophus</i>	47	<i>Bischofius</i>	82	<i>Criocarpus</i>
13	<i>Aceria</i>	48	<i>Boczekiana</i>	83	<i>Criotacus</i>
14	<i>Acerimina</i>	49	<i>Brachendus</i>	84	<i>Cupacarus</i>
15	<i>Achaetocoptes</i>	50	<i>Brionesa</i>	85	<i>Cymeda</i>
16	<i>Aciota</i>	51	<i>Calacarus</i>	86	<i>Cymoptus</i>
17	<i>Acritonotus</i>	52	<i>Calepitrimerus</i>	87	<i>Dechela</i>
18	<i>Aculochetus</i>	53	<i>Calesalquia</i>	88	<i>Dengella</i>
19	<i>Aculodes</i>	54	<i>Caliphytoptus</i>	89	<i>Dichopelmus</i>
20	<i>Aculops</i>	55	<i>Calliparus</i>	90	<i>Dicolopodacus</i>
21	<i>Aculus</i>	56	<i>Callyntrotus</i>	91	<i>Dicrothrix</i>
22	<i>Acunda</i>	57	<i>Calpentaconvexus</i>	92	<i>Dicruvasates</i>
23	<i>Adenocolus</i>	58	<i>Calvittacus</i>	93	<i>Dipentamerus</i>
24	<i>Adenoptus</i>	59	<i>Caroloptes</i>	94	<i>Diphytoptus</i>
25	<i>Aequsomatus</i>	60	<i>Casearius</i>	95	<i>Disella</i>
26	<i>Afemurseta</i>	61	<i>Catachela</i>	96	<i>Distaceria</i>
27	<i>Afromerus</i>	62	<i>Cecidodectes</i>	97	<i>Ditrymacus</i>
28	<i>Amrinella</i>	63	<i>Cecidophyes</i>	98	<i>Dorsisulcatus</i>
29	<i>Amrineus</i>	64	<i>Cecidophyopsis</i>	99	<i>Echinacrus</i>
30	<i>Anothopoda</i>	65	<i>Cenaca</i>	100	<i>Ectomerus</i>
31	<i>Anthocoptes</i>	66	<i>Cenalox</i>	101	<i>Ekaphyes</i>
32	<i>Apontella</i>	67	<i>Cercodes</i>	102	<i>Epicecidophyes</i>
33	<i>Araucarioptes</i>	68	<i>Cereusacarus</i>	103	<i>Epiphytimerus</i>
34	<i>Arectus</i>	69	<i>Chiacaphyllisa</i>	104	<i>Epitrimerus</i>
35	<i>Aricolopodos</i>	70	<i>Chrecidus</i>	105	<i>Eriomacrotergum</i>

Tabla A3. Continuación.

Eriophyidae					
106	<i>Eriophyes</i>	146	<i>Liroella</i>	186	<i>Neophantacrus</i>
107	<i>Esalquia</i>	147	<i>Litaculus</i>	187	<i>Neoshevtchenkella</i>
108	<i>Eukeiferella</i>	148	<i>Longanella</i>	188	<i>Neotegonotus</i>
109	<i>Euryslobos</i>	149	<i>Longisolenidionus</i>	189	<i>Neotetra</i>
110	<i>Floracarus</i>	150	<i>Longitibisetacus</i>	190	<i>Neovittacus</i>
111	<i>Fujianacarus</i>	151	<i>Makruta</i>	191	<i>Neserella</i>
112	<i>Gammaphytoptus</i>	152	<i>Mangalaus</i>	192	<i>Nonthaburinus</i>
113	<i>Garcinyes</i>	153	<i>Mangophyes</i>	193	<i>Notacaphylla</i>
114	<i>Gilarovella</i>	154	<i>Mesalox</i>	194	<i>Notaceria</i>
115	<i>Glabrisceles</i>	155	<i>Metaculus</i>	195	<i>Notallus</i>
116	<i>Glossilus</i>	156	<i>Metaplatyphytoptus</i>	196	<i>Nothacus</i>
117	<i>Glyptacus</i>	157	<i>Mimenacarus</i>	197	<i>Nothopoda</i>
118	<i>Gongella</i>	158	<i>Mitratus</i>	198	<i>Notibisetacus</i>
119	<i>Gymnaceria</i>	159	<i>Monochetus</i>	199	<i>Notostrix</i>
120	<i>Hainanarus</i>	160	<i>Monotrymacus</i>	200	<i>Obesophyes</i>
121	<i>Hemiscolocemus</i>	161	<i>Moraesia</i>	201	<i>Oxyceus</i>
122	<i>Heterotergum</i>	162	<i>Nacerimina</i>	202	<i>Pangacarus</i>
123	<i>Hornophyes</i>	163	<i>Namengia</i>	203	<i>Paniculatus</i>
124	<i>Indiaphyes</i>	164	<i>Nameriophyes</i>	204	<i>Paracalacarus</i>
125	<i>Indonotalox</i>	165	<i>Nasuchus</i>	205	<i>Paracaliphytoptus</i>
126	<i>Indosetacus</i>	166	<i>Navia</i>	206	<i>Paracaphylla</i>
127	<i>Isoannulus</i>	167	<i>Neoacaphyllisa</i>	207	<i>Paracaphyllisa</i>
128	<i>Jaranasia</i>	168	<i>Neocalacarus</i>	208	<i>Paracaridilophus</i>
129	<i>Jiangsuacarus</i>	169	<i>Neocalepitrimerus</i>	209	<i>Paraciota</i>
130	<i>Johnella</i>	170	<i>Neocecidophyes</i>	210	<i>Paracolomerus</i>
131	<i>Jutarus</i>	171	<i>Neocolopodacus</i>	211	<i>Paracolopodacus</i>
132	<i>Juxtacolopodacus</i>	172	<i>Neocosella</i>	212	<i>Paraepitrimerus</i>
133	<i>Keiferana</i>	173	<i>Neocupacarus</i>	213	<i>Paraisoannulus</i>
134	<i>Keiferophyes</i>	174	<i>Neocymoptus</i>	214	<i>Paraphetehaburus</i>
135	<i>Khantongella</i>	175	<i>Neodactylus</i>	215	<i>Paraphyllocoptes</i>
136	<i>Knorella</i>	176	<i>Neodichopelmus</i>	216	<i>Paraphytoptella</i>
137	<i>Kolacarus</i>	177	<i>Neodicrothrix</i>	217	<i>Paraphytoptus</i>
138	<i>Kosacarus</i>	178	<i>Neodisella</i>	218	<i>Parategonotus</i>
139	<i>Kradukarus</i>	179	<i>Neoeipitrimerus</i>	219	<i>Paratetra</i>
140	<i>Kuangella</i>	180	<i>Neoleipothrix</i>	220	<i>Pareria</i>
141	<i>Lamyacarus</i>	181	<i>Neolitaculus</i>	221	<i>Parinarus</i>
142	<i>Latinotus</i>	182	<i>Neomesalox</i>	222	<i>Pentaconvexus</i>
143	<i>Latitudo</i>	183	<i>Neometaculus</i>	223	<i>Petanovicia</i>
144	<i>Leipothrix</i>	184	<i>Neooxyceus</i>	224	<i>Phaicus</i>
145	<i>Lipacarus</i>	185	<i>Neopentamerus</i>	225	<i>Phaulacus</i>

Tabla A3. Continuación.

Eriophyidae					
226	<i>Phyllocoptacus</i>	251	<i>Rectalox</i>	276	<i>Tecarus</i>
227	<i>Phyllocoptes</i>	252	<i>Reginesus</i>	277	<i>Tegnacus</i>
228	<i>Phyllocopruta</i>	253	<i>Rhombacus</i>	278	<i>Tegolophus</i>
229	<i>Phytoptochetus</i>	254	<i>Schizacea</i>	279	<i>Tegonotus</i>
230	<i>Platyphytoptus</i>	255	<i>Schizoempodium</i>	280	<i>Tegophyes</i>
231	<i>Porcupinotus</i>	256	<i>Scoletoptus</i>	281	<i>Tegoprionus</i>
232	<i>Porosus</i>	257	<i>Scolocenus</i>	282	<i>Tergamplum</i>
233	<i>Proartacris</i>	258	<i>Scolotus</i>	283	<i>Tergilatus</i>
234	<i>Procalacarus</i>	259	<i>Setibia</i>	284	<i>Tetra</i>
235	<i>Proiectus</i>	260	<i>Setosecundus</i>	285	<i>Tetrameracarus</i>
236	<i>Prominens</i>	261	<i>Shevtchenkella</i>	286	<i>Tetraspinus</i>
237	<i>Proneotegonotus</i>	262	<i>Shrekin</i>	287	<i>Thacra</i>
238	<i>Prophylocoptes</i>	263	<i>Siamina</i>	288	<i>Thamnacus</i>
239	<i>Protumescoptes</i>	264	<i>Sinacus</i>	289	<i>Tricecidophyes</i>
240	<i>Pseudocalepitrimerus</i>	265	<i>Siracharus</i>	290	<i>Trimeracarus</i>
241	<i>Pseudocolopodacus</i>	266	<i>Soleula</i>	291	<i>Trusmadius</i>
242	<i>Pseudotagmus</i>	267	<i>Spinacarus</i>	292	<i>Tumescoptes</i>
243	<i>Pyelotus</i>	268	<i>Spinacus</i>	293	<i>Tumoris</i>
244	<i>Quadratum</i>	269	<i>Spinaetergum</i>	294	<i>Vareeboona</i>
245	<i>Quintalitus</i>	270	<i>Stenacis</i>	295	<i>Vasates</i>
246	<i>Ramaculus</i>	271	<i>Subaequalitas</i>	296	<i>Visinus</i>
247	<i>Randius</i>	272	<i>Subductophyes</i>	297	<i>Vittacus</i>
248	<i>Ranongus</i>	273	<i>Surapoda</i>	298	<i>Wanleelagus</i>
249	<i>Rapinarus</i>	274	<i>Taicolopodacus</i>	299	<i>Xinglongarus</i>
250	<i>Reckella</i>	275	<i>Tajjutarus</i>	300	<i>Yangnarus</i>

Tabla A4. Principales géneros dentro de Diptilomiopidae y Phytoptidae.
Elaborada con datos de De Lillo y Amrine (base de datos sin publicar).

Diptilomiopidae		Phytoptidae			
1	<i>Acarhis</i>	36	<i>Mediugum</i>	1	<i>Acathrix</i>
2	<i>Acarhynchus</i>	37	<i>Neocarhis</i>	2	<i>Austracus</i>
3	<i>Africus</i>	38	<i>Neocatarhinus</i>	3	<i>Boczekella</i>
4	<i>Afrodialox</i>	39	<i>Neodialox</i>	4	<i>Borassia</i>
5	<i>Apodiptacus</i>	40	<i>Neodiptilomiopus</i>	5	<i>Fragariocoptes</i>
6	<i>Areekulus</i>	41	<i>Neohoderus</i>	6	<i>Loboquintus*</i>
7	<i>Asetacus</i>	42	<i>Neolambella</i>	7	<i>Mackiella</i>
8	<i>Asetadiptacus</i>	43	<i>Neorhynchus</i>	8	<i>Nalepella</i>
9	<i>Babus</i>	44	<i>Neovilaia</i>	9	<i>Neopropilus</i>
10	<i>Bangkokarus</i>	45	<i>Pararhynchus</i>	10	<i>Novophytoptus**</i>
11	<i>Banpaecus</i>	46	<i>Peralox</i>	11	<i>Oziella</i>
12	<i>Brevulacus</i>	47	<i>Phutsona</i>	12	<i>Palmiphytoptus**</i>
13	<i>Bucculacus</i>	48	<i>Prodiptilomiopus</i>	13	<i>Pentaporca</i>
14	<i>Catarhinus</i>	49	<i>Quadracus</i>	14	<i>Pentasetacus*</i>
15	<i>Chakrabartiella</i>	50	<i>Quadriporca</i>	15	<i>Phantacus</i>
16	<i>Cheiracus</i>	51	<i>Rhinophytoptus</i>	16	<i>Phytoptus</i>
17	<i>Chiangmaiola</i>	52	<i>Rhinotergum</i>	17	<i>Propilus</i>
18	<i>Cuihuacarus</i>	53	<i>Rhynchus</i>	18	<i>Prothrix</i>
19	<i>Dacundiopus</i>	54	<i>Rhyncadicrus</i>	19	<i>Retracrus</i>
20	<i>Davisella</i>	55	<i>Rhyncaphytoptus</i>	20	<i>Setoptus</i>
21	<i>Dialox</i>	56	<i>Sakthirhynchus</i>	21	<i>Sierraphytoptus</i>
22	<i>Diptacus</i>	57	<i>Salaya</i>	22	<i>Solenocristus</i>
23	<i>Diptilomiopus</i>	58	<i>Scoliquadracus</i>	23	<i>Solenoplatilobus</i>
24	<i>Diptiloplatus</i>	59	<i>Shaanxicarus</i>	24	<i>Trisetacus</i>
25	<i>Diptilorhynchus</i>	60	<i>Solivagus</i>		
26	<i>Diptilostatus</i>	61	<i>Stenarhynchus</i>		
27	<i>Hoderus</i>	62	<i>Steopa</i>		
28	<i>Hyborhinus</i>	63	<i>Taiwanocesa</i>		
29	<i>Kaella</i>	64	<i>Thailandus</i>		
30	<i>Khamroka</i>	65	<i>Trimeroptes</i>		
31	<i>Konola</i>	66	<i>Vimola</i>		
32	<i>Lambella</i>	67	<i>Wangthonga</i>		
33	<i>Levonga</i>				
34	<i>Linacutus</i>				
35	<i>Lithocarus</i>				

*Pentasetacidae *sensu* Chetverikov *et al.* (2015a) y Chetverikov & Petanović (2016: 225).

**Eriophyidae *sensu* Craemer (2010: 299) y Chetverikov *et al.* (2021).

Anexo 4

Clave de síntomas y signos asociados a eriófidos

Elaborada con información de Keifer *et al.* (1982), Fox (1993), Westphal y Manson (1996), Oldfield (1996b), D'Arcy *et al.* (2001), Lenné (2002); Agrios (2005); Nelson (2007), Timmerman *et al.* (2014), Vacante (2015: 97-103) y Taylor (2018).

A. SÍNTOMAS

Manifestación patológica de una planta susceptible.

1. NECROSIS (*necrosis*)

Degeneración del tejido vegetal por la muerte celular.

1.1. Plesionecrosis (*plesionecrosis*)

Degradación protoplásmica incipiente que se manifiesta antes de que ocurra a la muerte celular.

1.1.1. Amarillamiento (*yellowing*) (fig. 36A)

El tejido se torna amarillo debido a la destrucción de la clorofila y distorsión de los cloroplastos, por ende, solo se manifiesta en estructuras u órganos fotosintéticos.

1.1.2. Enrojecimiento (*reddening*)

El tejido adopta tonalidades rojizas debido a la destrucción de la clorofila y distorsión de los cloroplastos en estructuras u órganos que previamente sufrieron alguna clase de daño o estrés.

1.1.3. Marchitez (*wilting* o *withering*) (fig. 35N)

Debilidad y flacidez de los tejidos debido a un exceso de transpiración o pérdida de turgencia celular por falta de agua o taponamiento del tejido vascular a causa de un parásito.

1.2. Holonecrosis (*holonecrosis*)

Manifestación de la muerte protoplásmica y desintegración del tejido.

1.2.1. Endurecimiento o momificación (*hardening* o *mummification*) (fig. 36D)

Necrosis en la que el agua es eliminada rápidamente de los tejidos, por lo que la estructura, órgano (comúnmente frutos) o un fragmento de estos se seca y endurece. A veces, la epidermis (epicarpio o exocarpio en frutos) puede agrietarse.

1.2.2. Chamuzcado (*scorched* o *burn*)

Necrosis que se expresa principalmente en el margen o el ápice de la lámina foliar, semejante a una quemadura por calor.

1.2.3. Manchado (*spot* o *blotch*) (fig. 37C, D)

Necrosis de forma irregular, claramente delimitada, que varía en tamaño y coloración (a menudo parda u oscura). En ocasiones, se encuentra rodeada por un borde púrpura u otro color.

1.2.4. Tiro de munición (*shot-hole*) (fig. 38B)

Manchas necróticas pequeñas que con el tiempo se rasgan y caen dejando orificios.

1.2.5. Abigarrado o jaspeado (*flecking*, *speckling* o *stippling*) (fig. 37A, B, D, E)

Serie de puntos o salpicaduras muy pequeñas y carentes de clorofila que se extienden en todo el órgano afectado, es muy parecido a un mosaico viral; cada punto se asocia a una microperforación realizada por un parásito, por lo que únicamente se produce cuando la infestación es severa.

1.2.6. Rayado (*streak*) (fig. 38G)

Serie de manchas o líneas longitudinales carentes de clorofila que se producen en las venas de las hojas y/o en los tallos debido a un agente viral transmitido.

1.2.7. Bandeado (*banded*) (figs. 38E, G; 39G)

Serie de manchas o líneas longitudinales de coloración variable que se manifiestan en las regiones intervenales de las hojas y/o en los tallos debido a un agente viral transmitido.

1.2.8. Agostamiento o quemadura (*drying* o *blight*)

Necrosis repentina y severa de alguna estructura, órgano o la planta completa a causa de la decoloración, marchitez y desecación del tejido.

1.2.9. Abscisión prematura (*drop* o *blasting*)

Necrosis progresiva que provoca la caída anticipada o el aborto de yemas, hojas, flores y/o frutos.

1.2.10. Muerte regresiva (*dieback*)

Necrosis progresiva que se origina en el ápice del tallo extendiéndose hacia la base, dañando las estructuras recién formadas.

2. HIPOPLASIA (*hypoplasia*)

Disminución de la actividad formativa de los tejidos.

2.1. Enanismo (*stunting o dwarfing*)

Debilidad de la planta en general para alcanzar su altura normal debido a la reducción progresiva de la longitud y/o cantidad de entrenudos. Plantas miniatura.

2.1.1. Arrosetado (*rosette*) (fig. 34J)

Crecimiento escaso de los entrenudos, ocasionando que las hojas estén muy juntas.

2.1.2. Hojas pequeñas (*little leaf*) (fig. 38B, H)

Severa reducción de la lámina foliar, en ocasiones debido a un agente viral transmitido por un parásito.

2.2. Hipocromía (*hypochromia*)

Disminución de la pigmentación del tejido.

2.2.1. Clorosis (*chlorosis*) (figs. 38F; 39C)

Déficit de clorofila en los tejidos, la cual suscita palidez o amarillamiento (parcial o total) de las estructuras, órganos y/o de la planta en general.

2.2.2. Anillos cloróticos o manchas anulares (*chlorotic rings*) (figs. 38D; 39E)

Clorosis en forma circular que puede manifestarse en diversos órganos.

2.2.3. Mosaico (*mosaic*) (figs. 38B; 39D)

Decoloración irregular de los órganos afectados que se exterioriza en forma de manchas de colores contrastantes con bordes claramente definidos o nítidos; típicamente verde claro, oscuro o amarillo e incluso blanco. Es provocado por un agente viral transmitido.

2.2.4. Flameado (*breaking*) (fig. 38C)

Mosaico o variegación anormal de bordes definidos que se manifiesta exclusivamente en los pétalos de las flores y por lo general es ocasionado por un agente viral transmitido.

2.2.5. Moteado (*mottling*) (figs. 38A; 39D, H)

Mosaico de tamaño variable y bordes difusos causado por un agente viral transmitido.

2.3. Supresión (*suppression*)

Debilidad de la planta en general para desarrollar alguna estructura u órgano.

2.4. Aborto (*abortion*)

Interrupción del desarrollo de alguna estructura u órgano a causa de la diferenciación parcial del tejido.

3. HETEROPLASIA

Formación de tejido anormal en un órgano determinado.

3.1. Hiperplasia (*hyperplasia*)

Aumento excesivo del número de células de un tejido u órgano.

3.1.1. Gigantismo (*gigantism*)

Crecimiento desmesurado de las estructuras, órganos o la planta en general.

3.1.1.1. Enrollamiento o enchinamiento (*rolling, curling o puckering*) (fig. 36B, C)

Distorsión de los brotes y/u hojas a causa de la proliferación excesiva de células en una zona del tejido caulinar tierno o en los márgenes de las hojas, respectivamente. Puede confundirse con verrucosis o ampollas y en ocasiones es provocado por un agente viral transmitido.

3.1.1.2. Costra, sarna o roña (*crust, scab, o russet*) (fig. 36E-H)

Incremento excesivo de las células epidérmicas de alguna estructura u órgano, provocando pequeñas lesiones marrones o rojizas, ásperas y elevadas que con el tiempo lignifican y se extienden sobre la epidermis; por lo general se presentan en tallos, hojas o frutos.

3.1.1.3. Tumefacción (*swelling*)

Hinchazón o excrescencia localizada formada a partir una masa de células anormales que a veces son capaces de envolver o provocar la fusión de ciertos órganos.

3.1.1.3.1. Erinosis (*erinosis*) (fig. 32A-D)

Agallas foliares expuestas conformadas por aglomeraciones de tricomas anormales.

3.1.1.3.2. Verrucosis (*warty galls*) (fig. 32E)

Serie de abultamientos foliares cóncavos o convexos, según la posición de la hoja, que distorsionan la lámina foliar; son provocados por la acumulación excesiva de savia y comúnmente van acompañados de erineos.

3.1.1.3.3. Ampollas (*blister o pocket galls*) (fig. 32G, H)

Protuberancias foliares irregulares y vacías que al fusionarse forman masas amorfas de tejido, se atribuyen al crecimiento anormal del mesófilo de la hoja.

3.1.1.3.4. Salpullido (*pocken galls*) (fig. 32F)

Erupción foliar formada por numerosos granos circulares, consistentes y pequeños que se extienden sobre la lámina.

3.1.1.3.5. Agallas marginales enrollantes (*roll galls*) (fig. 32I, J)

Excrescencias foliares marginales que propician o acentúan el engrosamiento y enrollamiento (revoluto o involuto) del borde de la hoja.

3.1.1.3.5.1. Agallas en pínulas (*pinule galls*)

Agallas marginales que se manifiestan en las pínulas de las frondas de helechos.

3.1.1.3.6. Agallas vasculares (*vein galls*) (fig. 32K)

Excrescencias foliares que usualmente se forman en las nervaduras abaxiales, se expresan a manera de pliegues sinuosos o abultamientos verticalmente descendente que siguen la trayectoria de la venación.

3.1.1.3.6.1. Agallas peciolares (*petiole galls*) (fig. 32L, M)

Abultamientos foliares prominentes que pueden estar cubiertos de erineos coloridos que al unirse forman masas constreñidas, similares a orugas y circulan sobre las nervaduras y/o peciolo (peciolo, raquis, peciólulo y/o raquillas); en ocasiones, envuelven parcialmente las estructuras antes mencionadas, distorsionando la hoja.

3.1.1.3.7. Agallas sacciformes (*pouch, purse o bag galls*) (figs. 32N; 33G-K)

Abultamientos foliares de aspecto, posición, textura y color variable; se desarrollan tanto en el haz como en el envés de las hojas y pueden ser pedunculadas o sésiles.

3.1.1.3.7.1. Agallas dactiladas (*finger galls*) (figs. 32O; 33A-C)

Agallas sacciformes en forma de dedos, usualmente sésiles.

3.1.1.3.7.2. Agallas fusiformes (*spindle galls*) (fig. 33D)

Agallas sacciformes en forma de huso para hilar, usualmente pedunculadas.

3.1.1.3.7.3. Agallas unguiformes (*nail galls*) (fig. 33E, F)

Agallas sacciformes en forma de medialuna o cóncavas.

3.1.1.3.7.4. Agallas reniformes (*reniform galls*)

Agallas sacciformes con forma de riñón.

3.1.1.3.7.5. Agallas vesiculares (*bladder galls*) (fig. 33L-O)

Agallas sacciformes en forma de vesículas o vejigas, ligeramente pedunculadas.

3.1.1.3.8. Agallas caulinares (*stem o bark galls*) (fig. 34A-C)

Masas huecas de tejido nutritivo que presentan crecimiento anormal y se originan en la epidermis de los tallos jóvenes; al fusionarse crean aglomeraciones evidentes que con el tiempo son capaces de lignificar, convirtiéndolas en estructuras perennes.

3.1.1.3.9. Agallas en yemas (*bud galls*) (fig. 34D)

Hinchazón de las yemas caulinares debido al desarrollo anormal de los primordios vegetativos y/o florales (según la etapa fenológica) limitados por engrosamiento y fusión de las escamas.

3.1.1.3.9.1. Agallas gigantes en yemas (*big bud galls*) (fig. 34E, F)

Agallas en yemas con crecimiento desmesurado, pueden confundirse con frutos.

3.1.1.3.10. Agallas florales (*inflorescence galls*) (fig. 34K, L)

Concrescencia de los pedúnculos y/o pedicelos, pueden confundirse con frutos.

3.1.1.3.10.1. Agallas corimbiformes (*cauliflower-like galls*) (fig. 34M, N)

Agallas florales similares a una coliflor, pella o corimbo capaces de lignificar.

3.1.1.3.10.2. Agallas péndulas (*pendulous galls*) (fig. 34O)

Concrescencia de los pedicelos o las flores sésiles de una inflorescencia.

3.1.1.3.10.2.1. Agallas en amentos (*catkin galls*) (fig. 34P)

Agallas péndulas que se manifiestan exclusivamente en amentos.

3.1.1.3.11. Agallas frutales (*fruit o berry galls*) (fig. 35A, B)

Hinchazón de las gálbulas de enebro debido al desarrollo anormal del tejido interno, el cual impide que las brácteas carnosas suelden, originando un hueco distal persistente. Las semillas presentan crecimiento anormal, propiciando que su extremo angular se prolongue atravesando o reventado las brácteas; la testa se reseca y manifiesta surcos longitudinales; el tejido seminal se desintegra, tornando vanas a las semillas (Douaihy *et al.*, 2013).

3.1.1.4. Fasciculación, blastomanía o escoba de bruja

(*fasciculation, blastomania, brooming o witches' broom*) (figs. 35C-F; 39A, B)

Desarrollo masivo de yemas o brotes adventicios débiles a partir de un punto central. Este síntoma puede aparecer tanto en plantas leñosas como en herbáceas y ser ocasionado por un agente viral transmitido.

3.1.1.5. Fasciación o crestación (*fasciation o cristation*)

Dilatación o ensanchamiento anormal del meristemo apical, provocando que los tallos, inflorescencias u otros órganos (comúnmente cilíndricos) adquieran una forma aplanada y extendida; implica cambios en la disposición de las estructuras. Este síntoma puede aparecer tanto en plantas leñosas como herbáceas, su expresión no siempre se debe al ataque de un parásito.

3.1.1.6. Proliferación (*proliferation*) (fig. 34G-I)

Desarrollo continuo o extensivo de alguna estructura u órgano de la planta después de una etapa fenológica en la que cesa el crecimiento normal.

3.1.1.7. Prolepsis (*prolepsis*)

Desarrollo prematuro de las estructuras u órganos.

3.1.1.8. Amorfia o amorfismo (*amorphism*) (fig. 35G-J)

Deformidades orgánicas variadas que ocurren en brotes, hojas y/o frutos debido a una severa infestación parasitaria de la yemas vegetativas o florales.

3.1.2. Hiper Cromía (*hyperchromia*)

Pigmentación excesiva de un tejido u órgano.

3.1.2.1. Plateado (*silvering*) (fig. 36I)

Brillo grisáceo que comúnmente aparece en la superficie de las hojas, tallos y/o frutos debido al desarrollo de tejido esponjoso anormal debajo de la epidermis (Petanović y Kielkiewicz, 2010a: 64).

3.1.2.2. Bronceado, pardeado o tostado

(*bronzing, browning, rust, russet, russetting o rusting*) (fig. 36J-L)

Coloración cobriza o marrón que comúnmente aparece en la epidermis de los tallos, hojas y/o frutos posiblemente debido a la acumulación excesiva de pigmentos en los tejidos.

3.1.2.3. Antocianescencia (*anthocyanescence*) (fig. 37F)

Coloración púrpura o rojiza ocasionada por la producción y acumulación de antocianinas en tejidos que normalmente no las producen.

3.1.2.4. Fitotoxemia (*phytotoxemia*) (fig. 37G-I)

Cambio evidente en coloración de un órgano (comúnmente frutos) debido a la acumulación de toxinas presentes en la saliva de ciertos parásitos, que son transmitidas al momento de horadar el tejido; es un síntoma difícil de detectar, requiere varios periodos de observación.

3.1.3. Metaplasia (*metaplasia*)

Desarrollo de células propias de otro tejido.

3.1.3.1. Heterotopia (*heterotopy*)

Desarrollo de estructura u órganos en posiciones anormales.

3.1.3.2. Filodia (*phyllody*) (fig. 35K-M)

Transformación de los pétalos u otros órganos florales en estructuras foliares.

B. SIGNOS

Indicios de la presencia un parásito al exterior o interior de los tejidos del hospedero.

4. SEDA O REVESTIMIENTO (*webbing o coating*) (fig. 41C, D)

Parches de seda blanquecina o grisácea sobre la parte adaxial o abaxial de la lámina foliar, que en ocasiones se concentran en el ápice, márgenes y/o cerca de la nervadura central; debajo de estos se encuentran varias colonias de eriófidos. Es un signo poco común, pues solo algunas especies de eriófidos son capaces de producir seda.

5. CERA (*wax*) (fig. 41A, B)

Parches, rayas o bandas de cera blanquecina sobre la lámina foliar (Navia *et al.*, 2007) o en cualquier otra estructura. Es un signo poco común, pues a pesar de que varias especies de eriófidos producen cera en la parte dorsal del opistosoma, rara vez la depositan en alguna superficie; generalmente solo se trata de residuos.

6. EXUVIAS O EXOESQUELETOS (*exuviae o exoskeletons*) (figs. 46C; 47)

Restos de cutícula derivados de las fases de ecdisis (mudas) o cadáveres situados sobre las estructuras. Comúnmente pasan inadvertidos, pero es posible encontrarlos adyacentes a las colonias, adheridos a los tricomas foliares y rara vez cubriendo la abertura de los domacios.

Anexo 5

Tabla A5. Virus transmitidos por eriófididos. Elaborada con base en la clasificación taxonómica del ICTV (2020).

Familia	Género	Especie	Acrónimo	Vector	Hospederos	Referencias
Filamentoso flexuoso 1 ARNes (+)						
<i>Alphaflexiviridae</i>	<i>Allexivirus</i>	<i>Garlic mite-borne filamentous virus</i>	GarMbFV	<i>Aceria tulipae</i> (Keifer, 1938)*	<i>Allium</i> spp.	Yamashita <i>et al.</i> (1996); Kreuze <i>et al.</i> (2020)
		<i>Garlic virus B</i>	GarV-B	<i>A. tulipae</i>	<i>Allium</i> spp.	Kang <i>et al.</i> (2007); de Lillo y Skoracka (2010: 12); Vacante (2015: 113); Dąbrowska <i>et al.</i> (2020); Kreuze <i>et al.</i> (2020)
		<i>Garlic virus C</i>	GarV-C	<i>A. tulipae</i>	<i>Allium</i> spp.	Dąbrowska <i>et al.</i> (2020); Kreuze <i>et al.</i> (2020)
		<i>Garlic virus D</i>	GarV-D	<i>A. tulipae</i>	<i>Allium</i> spp.	Dąbrowska <i>et al.</i> (2020); Kreuze <i>et al.</i> (2020)
		<i>Garlic virus X</i>	GarV-X	<i>A. tulipae</i>	<i>Allium</i> spp.	Dąbrowska <i>et al.</i> (2020); Kreuze <i>et al.</i> (2020)
		<i>Shallot virus X</i>	ShVX	<i>A. tulipae</i>	<i>Allium</i> spp.	Oldfield y Proeseler (1996: 264); Agrios (2005: 749); Vacante (2015: 113); Koch <i>et al.</i> (2020: 366); Kreuze <i>et al.</i> (2020)
	<i>Potexvirus</i>	<i>Tulip virus X</i>	TVX	<i>A. tulipae</i>	<i>Tulipa</i> spp.	Lommen <i>et al.</i> (2012); Sarwar (2020: 264); Kreuze <i>et al.</i> (2020)

*Únicamente especie portadora, aún no se comprueba la transmisión del agente viral.

Tabla A5. Continuación.

Familia	Género	Especie	Acrónimo	Vector	Hospederos	Referencias
Filamentoso flexuoso						
1 ARNcs (+)						
		<i>Cherry mottle leaf virus</i>	CMLV	<i>Eriophyes inaequalis</i> Wilson & Oldfield, 1966	<i>Prunus</i> spp.	Jeppson <i>et al.</i> (1975: 99-101); Oldfield y Proeseler (1996: 268); Vacante (2015: 114); James <i>et al.</i> (2017: 390, 391); Koch <i>et al.</i> (2020: 366); Long <i>et al.</i> (2021: 372)
<i>Betaflexiviridae</i>	<i>Trichovirus</i>	<i>Grapevine berry inner necrosis virus</i>	GINV	<i>Colomerus vitis</i> (Pagenstecher, 1857)*	<i>Vitis</i> spp.	Koch <i>et al.</i> (2020: 366)
		<i>Grapevine pinot gris virus</i>	GPGV	<i>C. vitis</i> *	<i>Vitis</i> spp.	Malagnini <i>et al.</i> (2016); Koch <i>et al.</i> (2020: 366)
		<i>Peach mosaic virus</i>	PcMV	<i>Eriophyes insidiosus</i> Keifer & Wilson, 1955	<i>Prunus</i> spp.	Jeppson <i>et al.</i> (1975: 98); Oldfield y Proeseler (1996: 266, 267); de Lillo y Skoracka (2010: 12); Vacante (2015: 114)
<i>Potyviridae</i>	<i>Poacevirus</i>	<i>Triticum mosaic virus</i>	TriMV	<i>Aceria tosichella</i> Keifer, 1969	Poaceae	de Lillo y Skoracka (2010: 12); Vacante (2015: 113); Wylie <i>et al.</i> (2017); de Lillo <i>et al.</i> (2018: 2, 4); Koch <i>et al.</i> (2020: 365)

*Únicamente especie portadora, aún no se comprueba la transmisión del agente viral.

Tabla A5. Continuación.

Familia	Género	Especie	Acrónimo	Vector	Hospederos	Referencias
Filamentoso flexuoso 1 ARNcs (+)		<i>Agropyron mosaic virus</i>	AgMV	<i>Abacarus hystrix</i> (Nalepa, 1896)	Poaceae	Jeppson <i>et al.</i> (1975: 100); Oldfield y Proeseler (1996: 263, 264); Vacante (2015: 113); Wylie <i>et al.</i> (2017)
		<i>Rymovirus</i>				Jeppson <i>et al.</i> (1975: 97, 98); Oldfield y Proeseler (1996: 262, 263); Agrios (2005: 749); de Lillo y Skoracka (2010: 12); Vacante (2015: 113); Wylie <i>et al.</i> (2017); de Lillo <i>et al.</i> (2018: 4)
		<i>Ryegrass mosaic virus</i>	RGMV	<i>A. hystrix</i>	Poaceae	de Lillo y Skoracka (2010: 12); Vacante (2015: 113); Wylie <i>et al.</i> (2017)
	<i>Potyviridae</i>		<i>Brome streak mosaic virus</i>	BrSMV	<i>A. tosichella</i>	Poaceae
	<i>Tritimovirus</i>	<i>Wheat streak mosaic virus</i>	WSMV	<i>A. tosichella</i>	Poaceae	Jeppson <i>et al.</i> (1975: 94, 95); Oldfield y Proeseler (1996: 260-262); Agrios (2005: 749); de Lillo y Skoracka (2010: 11); Vacante (2015: 113); Wylie <i>et al.</i> (2017); de Lillo <i>et al.</i> (2018: 2, 4); Sarwar (2020: 265)

Tabla A5. Continuación.

Familia	Género	Especie	Acrónimo	Vector	Hospederos	Referencias
Isométrico						
2 ARNcs (+)						
<i>Secoviridae</i>	<i>Nepovirus</i> subg. C	<i>Blackcurrant reversion virus</i>	BRV	<i>Cecidophyopsis ribis</i> (Westwood, 1869)	<i>Ribes</i> spp.	Jeppson <i>et al.</i> (1975: 95, 96); Oldfield y Proeseler (1996: 264, 265); de Lillo y Skoracka (2010: 12); Vacante (2015: 113); Koch <i>et al.</i> (2020: 366)
Semiesférico						
4 ARNcs (-)						
<i>Fimoviridae</i> **	<i>Emaravirus</i>	<i>Rose rosette emaravirus</i>	RRV	<i>Phyllocoptes fructiphilus</i> Keifer, 1940	<i>Rosa</i> spp.	Jeppson <i>et al.</i> (1975: 100); Oldfield y Proeseler (1996: 268, 269); de Lillo y Skoracka (2010: 12); Mielke-Ehret y Mühlbach (2012); Vacante (2015: 114); Chen <i>et al.</i> 2019: 85, 86); Sarwar (2020: 264)
Semiesférico						
5 ARNcs (-)						
<i>Fimoviridae</i> **	<i>Emaravirus</i>	<i>Pear chlorotic leaf spot-associated emaravirus</i>	PCLSaV	<i>Eriophyes chibaensis</i> Kadono, 1981*	<i>Pyrus</i> spp.	Kubota <i>et al.</i> (2021)

*Únicamente especie portadora, aún no se comprueba la transmisión del agente viral. **ver Elbeaino *et al.* (2018).

Tabla A5. Continuación.

Familia	Género	Especie	Acrónimo	Vector	Hospederos	Referencias
Semiesférico						
5 ARNcs (-)						
<i>Fimoviridae</i> **	<i>Emaravirus</i>	<i>Pigeonpea sterility mosaic emaravirus 1</i>	PPSMV-1	<i>Aceria cajani</i> ChannaBasavanna, 1966	<i>Cajanus</i> spp.	Jeppson <i>et al.</i> (1975: 100); Oldfield y Proeseler (1996: 269, 270); de Lillo y Skoracka (2010: 12); Mielke-Ehret y Mühlbach (2012); Vacante (2015: 114); de Lillo <i>et al.</i> (2018: 4); Chen <i>et al.</i> (2019: 85, 86)
6 ARNcs (-)						
<i>Fimoviridae</i> **	<i>Emaravirus</i>	<i>Fig mosaic emaravirus</i>	FMV	<i>Aceria ficus</i> (Cotte, 1920)	<i>Ficus carica</i>	Jeppson <i>et al.</i> (1975: 96, 97); Oldfield y Proeseler (1996: 266); de Lillo y Skoracka (2010: 12); Mielke-Ehret y Mühlbach (2012); Vacante (2015: 114); Chen <i>et al.</i> (2019: 85, 86)
<i>Fimoviridae</i> **	<i>Emaravirus</i>	<i>Pigeonpea sterility mosaic emaravirus 2</i>	PPSMV-2	<i>A. cajani</i>	<i>Cajanus</i> spp.	Jeppson <i>et al.</i> (1975: 100); Oldfield y Proeseler (1996: 269, 270); de Lillo y Skoracka (2010: 12); Mielke-Ehret y Mühlbach (2012); Vacante (2015: 114); de Lillo <i>et al.</i> (2018: 4); Chen <i>et al.</i> (2019: 85)

**ver Elbeaino *et al.* (2018).

Tabla A5. Continuación.

Familia	Género	Especie	Acrónimo	Vector	Hospederos	Referencias
8 ARNcs (-)						
		<i>High Plains wheat mosaic emaravirus</i>	HPWMoV	<i>A. tosicella</i>	Poaceae	de Lillo y Skoracka (2010: 12); Mielke-Ehret y Mühlbach (2012); de Lillo <i>et al.</i> (2018: 4); Chen <i>et al.</i> (2019: 85, 86)
<i>Fimoviridae</i> **	<i>Emaravirus</i>	<i>Raspberry leaf blotch emaravirus</i>	RLBV	<i>Phylloctes gracilis</i> (Nalepa, 1890)*	<i>Rubus</i> spp.	Mielke-Ehret y Mühlbach (2012); McGavin <i>et al.</i> (2012); Tartanus <i>et al.</i> (2015); Jevremović <i>et al.</i> (2016 y 2019); Chen <i>et al.</i> (2019: 85, 86)

*Únicamente especie portadora, aún no se comprueba la transmisión del agente viral. **ver Elbeaino *et al.* (2018).

Anexo 6

Tabla A6. Medio para el montaje de eriófidos I.
Traducción de Jeppson *et al.* (1975: 391).

Medio Keifer	
Booster mixture	
(B. mixture)¹:	
Sorbitol	1 g
Clorhidrato*	2.5 g
Cristales de yodo (I ₂) ²	Pequeña cantidad ³
Agua destilada	5 mL o más
HCl (concentrado)	7-8 gotas
Solución fenólica ⁴	1-3 gotas
Formaldehyde medium	
(F. medium)⁵:	
Sorbitol	3 g
Goma arábica en polvo	1 g
Cristales de yodo	0.02 g
Formaldehído al 4 % (F4 %)	5 mL
Disolver agitando por 24 h o más y después añadir:	
Clorhidrato	14 g
Glicerol	1 mL
Yoduro de potasio (KI)	0.1 o 0.2 g
Cristales de yodo	0.1 o 0.2 g
De ser necesario, agregar un poco más de F4 %	

*En México el clorhidrato (C₂H₃Cl₃O₂) es una sustancia regulada. ¹ = medio Keifer I (*sensu* de Lillo, comp. pers.), para el aclaramiento. ² = yodo metálico. ³ ~ 0.3 g (Amrine y Manson, 1996: 387).

⁴Consta de fenol disuelto en una pequeña cantidad de agua, más no se especifica su proporción (págs. 388, 390); de Lillo *et al.* (2010: 292) sugieren el uso de “fenol saturado de agua”, reactivo comúnmente utilizado en técnicas de biología molecular. ⁵ = medio Keifer II (*sensu* de Lillo, comp. pers.), para el montaje.

Tabla A7. Medio para el montaje de eriófidos II.
Traducción de Amrine y Manson (1996: 387).

Medio Berlese modificado	
Sorbitol	5 g
Glicerol	4 mL
Agua destilada	1 mL
Glicerina	10 mL
Hervir suavemente hasta disolver y después agregar:	
BDTA*	3 g
Nuevamente, hervir suavemente hasta disolver (la solución se torna amarillo claro) y después agregar:	
Agua destilada	7 mL
Glicerol	4 mL
Ácido acético glacial	3 mL
Clorhidrato**	70 g

Mantener la solución en la parrilla a 90 °C y retirarla hasta que esté completamente disuelta (~ 30 min o 48 h a temperatura ambiente) (de Lillo *et al.*, 2010: 292). Verter 4 mL de la solución en pequeños frascos o viales y colocarlos en la parrilla (a baja temperatura) hasta que la solución se vuelva ligeramente más viscosa que la miel. Agregar 6-8 gotas de ácido acético glacial por cada 4 mL de medio. La mayoría de los eriófidos pueden ser montados directamente en este medio y aclararse colocando las laminillas sobre una plancha caliente a 90 °C por 20-30 min. Se puede añadir algún tipo de colorante al medio, rutinariamente se agrega un pedacito de yodo metálico (I₂) y ~ 30 mg de yoduro de potasio (KI) a cada frascuito con 4 mL de medio. La sal se adiciona para propiciar que el yoduro metálico se disocie. A su vez, el yoduro contribuye a que las sedas se extiendan y a que los microtubérculos y las estructuras de la cutícula se expandan.

*3,3,4,4-Benzophenona-tetracarboxyl dianhidrido, 96 %; **En México el clorhidrato (C₂H₃Cl₃O₂) es una sustancia regulada.

Anexo 7

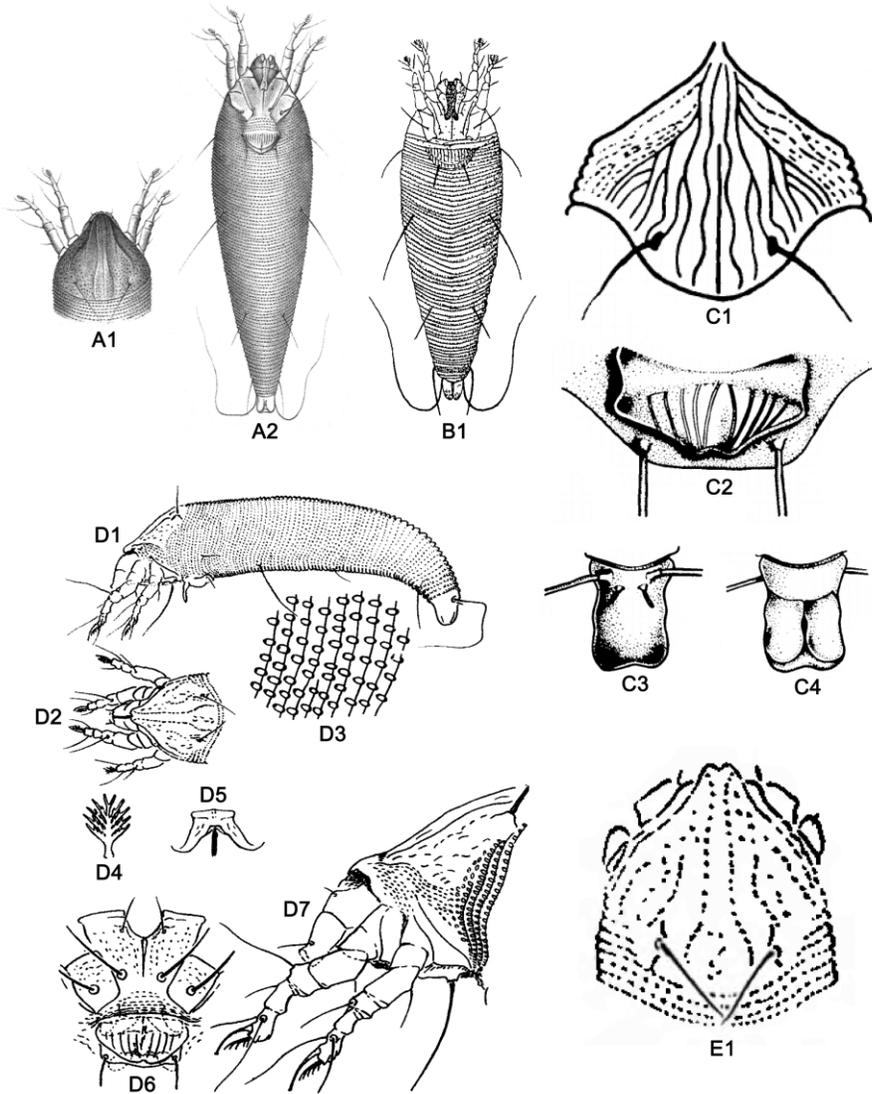


Figura A1. Diagrama morfológico de *Phyllocoptes gracilis* (♀). Continúa en la página 313.

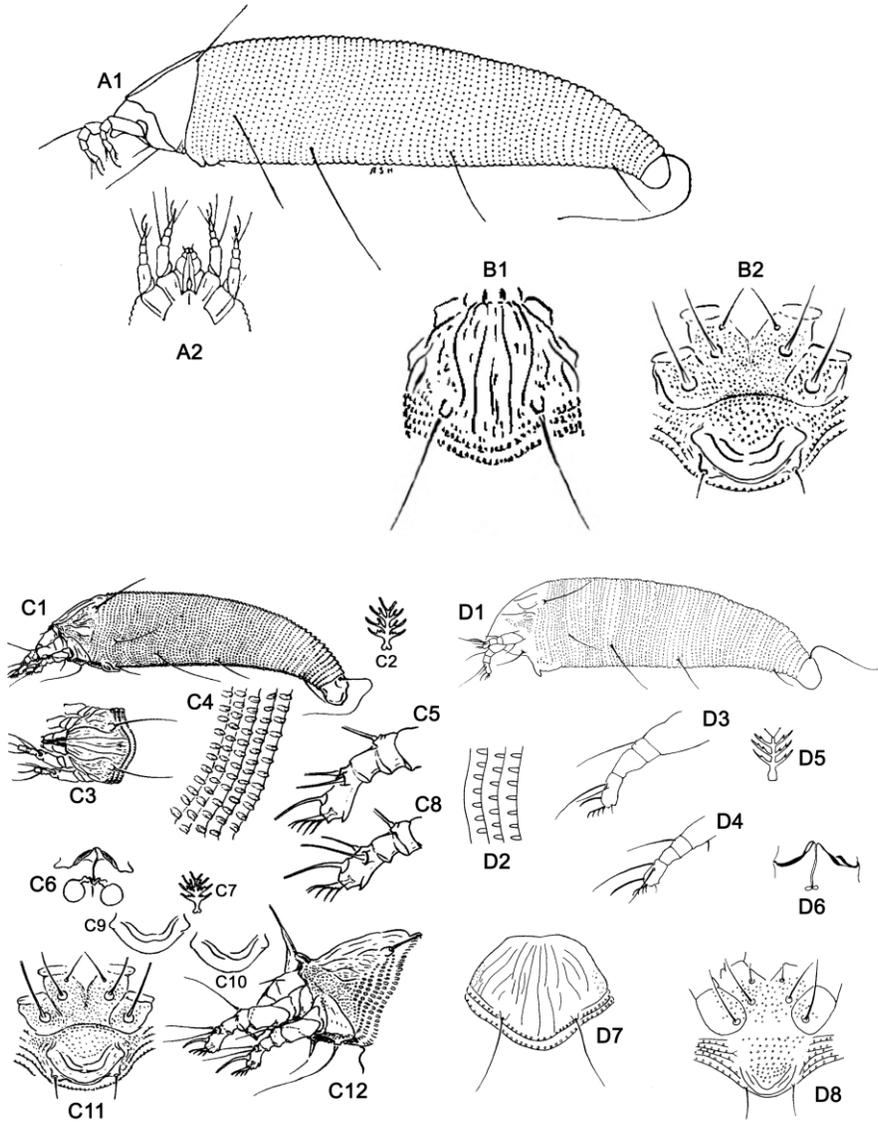


Figura A2. Diagrama morfológico de *Acalitus essigi* (♀). Continúa en la página 313.

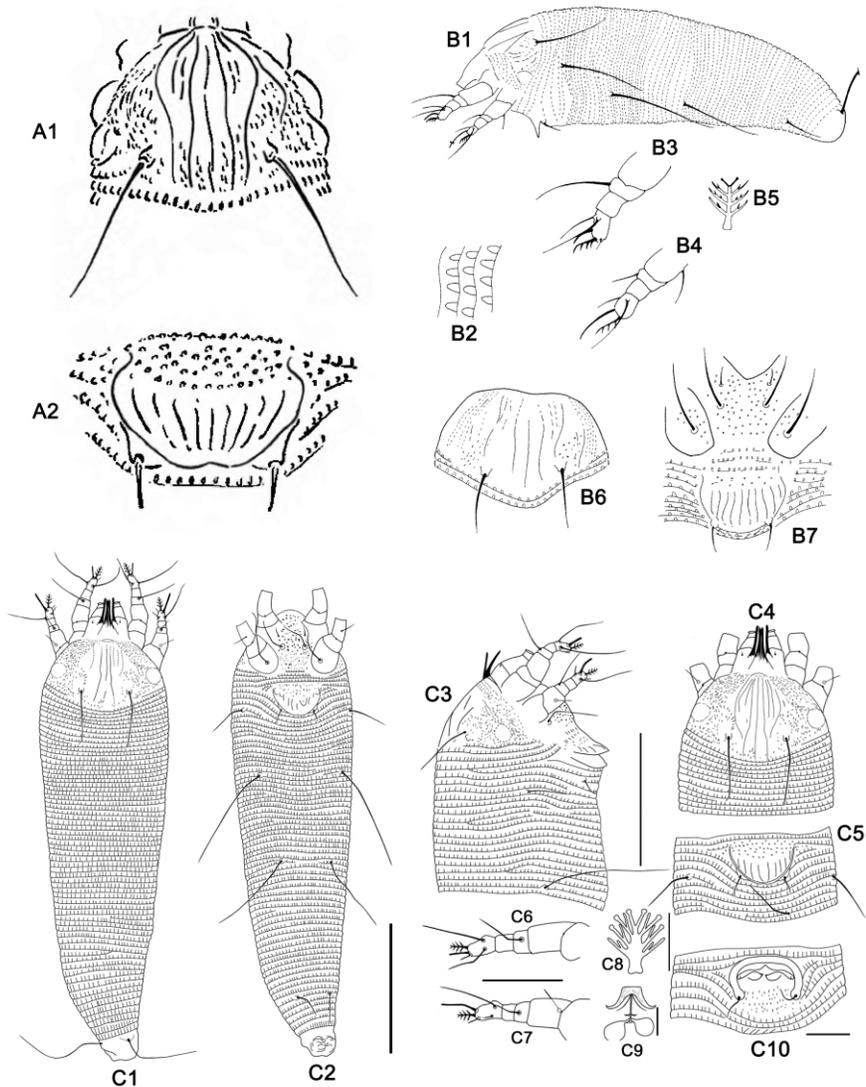


Figura A3. Diagrama morfológico de *Acalitus orthomerus* (♀). Continúa en la página 313.

Fig. A1. Con base en: (A1-2) Nalepa (1891: lám. 1 –figs. 9, 10); (B1) Massee (1924: fig. XIX); (C1-4) Domes (1957: figs. 1-3); (D1-7) Keifer (1939a: lám. XLIII); y (E1) Jeppson *et al.* (1975: fig. 129f). *Anotaciones:* A1, D2 prosoma (ver apartado 4.1); A2, B1 vista ventral del cuerpo; C1, E1 ornamentación del escudo prodorsal; C2 región genital externa; C3, C4 vista dorsal y ventral del lóbulo anal, respetivamente; D1 vista lateral del cuerpo; D3 microtubérculos laterales; D4 empodio; D5 genital interno (apodema y puente longitudinal); D6 región coxigenital; D7 vista lateral del prosoma. Adaptado de los trabajos citados.

Fig. A2. Con base en: (A1-2) Hassan (1928: figs. 1, 2); (B1-2) Jeppson *et al.* (1975: fig. 122a, b); (C1-12) Keifer (1941: lám. 159); y (D1-8) Manson (1984b: figs. 40-47). *Anotaciones:* A1, C1, D1 vista lateral del cuerpo; A2 propodosoma y región coxal (ver apartado 4.1); B1, D7 ornamentación del escudo prodorsal; B2, C11, D8 región coxigenital; C2, D5 empodio del primer par de patas; C3 prosoma (ver apartado 4.1); C4, D2 microtubérculos laterales; C5, D3 vista lateral del primer par de patas; C6, D6 genital interno; C7 empodio del segundo par de patas; C8, D4 vista lateral del segundo par de patas; C9, C10 ornamentación de la solapa genital; C12 vista lateral del prosoma. Adaptado de los trabajos citados. Aumento: A1-2 600 x.

Fig. A3. Con base en: (A1-2) Jeppson *et al.* (1975: fig. 122c, d); (B1-7) Manson (1984b: figs. 94-100); (C1-10) Trinidad *et al.* (2018: figs.5, 6). *Anotaciones:* A1, B6, C4 ornamentación del escudo prodorsal; A2, C5 región genital externa; B1, C3 vista lateral del cuerpo; B2 microtubérculos laterales; B3, C6 primer par de patas; B4, C7 segundo par de patas; B5, C8 empodio; B7 región coxigenital; C1, C2 vista dorsal y ventral del cuerpo, respetivamente; C9 genital interno; C10 región genital externa (♂). Escala: C1-5 50, C6-7 20, C8 5 y C9-10 10 µm. Adaptado de los trabajos citados.

Anexo 8

Tabla A8. Normal climatológica estación 16137 Urepetiro, Michoacán.
Elaborada con datos del SMN (2019).

Mes	T máx °C	T med °C	T mín °C	PN mm	ETPo* mm	ETPo 0.5* mm
Ene	24.8	14.6	4.3	18.9	41.2	20.6
Feb	26.6	15.9	5.1	4.9	52.6	26.3
Mar	28.6	17.8	7.0	4.0	65.3	32.6
Abr	30.7	20.2	9.7	5.5	76.6	38.3
May	31.5	21.7	12.0	35.3	79.1	39.6
Jun	28.8	21.3	13.7	149.2	58.6	29.3
Jul	25.8	19.4	13.0	203.3	44.7	22.3
Ago	25.6	19.2	12.9	209.9	42.1	21.1
Sep	25.4	18.9	12.4	141.3	38.7	19.4
Oct	26.0	18.2	10.4	52.3	41.3	20.6
Nov	25.9	16.5	7.0	11.0	42.8	21.4
Dic	25.1	15.0	4.9	10.0	40.2	20.1
\bar{x}	27.1	18.2	9.4	Σ 845.6	623.2	311.6

T máx: temperatura máxima normal, T med: temperatura media normal, T mín: temperatura mínima normal, PN: precipitación normal, ETPo: evapotranspiración potencial, ETPo 0.5: evapotranspiración potencial al 50 %. *Estimada por el método de Thornthwaite.

Anexo 9

Tabla A9. Preparación de eriófidos para su observación al SEM*.

Etapa	Descripción
1. Acondicionamiento	Limpiar con una microfibra las superficies de trabajo, incluida la platina del microscopio estereoscópico. De preferencia, sonicar pinzas, minucias, pestañas, recipientes de trasvase, cámaras de limpieza, portamuestras, etc. Secar el instrumental con aire comprimido y, si no se va a utilizar enseguida, envolverlo con aluminio. Al preparar las soluciones, utilizar agua bidestilada o filtrada ¹ y alcohol recién filtrado.
2. Extracción	Empleando una minucia entomológica (no. 10 o 15, Sphinks®) o una pestaña montada en un palito de madera, extraer los eriófidos de la planta o del alcohol colocándolos en una gota de glicerol libre de burbujas.
3. Limpieza	Utilizando una pestaña, quitar las impurezas adheridas al cuerpo de los eriófidos haciéndolas a un lado o moviéndolas a otra gota de glicerol. Después, transferir los eriófidos a un microtubo Eppendorf (0.1 o 0.2 mL ²) o una caja de Petri (ϕ interno \leq 3 mm) con un poco de solución de limpieza ³ (~ 3/4 partes de su capacidad). Con ayuda de unas pinzas de disección, sonicar los eriófidos en agua destilada a temperatura ambiente sumergiendo el tubo o la cajita 3-5 veces en intervalos de 30 s.
4. Deshidratación	Lo más pronto posible, transferir los eriófidos limpios a la cámara de deshidratación ⁴ manteniéndola embebida todo el tiempo en alcohol al 70 %. A continuación, cerrar la cámara y pasarla por una serie de alcoholes al 70, 80, 90 y 100 %, la última dos veces. La cámara debe permanecer mínimo 1 h en cada concentración, se sugiere colocar un contrapeso limpio que ayude a mantenerlas sumergidas (Otero-Colina, comp. pers.).
5. Secado	Ingresar las cámaras al desecador y secar a punto crítico mediante CO ₂ .
6. Montaje	Colocar un pequeño trozo o triángulo de cinta conductora doble cara ⁵ en la parte central del portamuestras. Con mucho cuidado, a la luz de microscopio estereoscópico, destapar la cámara y tomar los eriófidos con la pestaña ⁶ . Sin ejercer presión, adherirlos a la cinta en la posición deseada. Trasportar las muestras en un recipiente hermético limpio.
7. Metalización	Colocar los portamuestras en el metalizador y recubrirlas con una fina capa de oro.

*Microscopio electrónico de barrido. ¹Se puede filtrar al vacío utilizando membranas de nitrocelulosa (ϕ 47 mm y tamaño de poro 0.8 μ m, Sartorius Stedim Biotech®), ² = 100 o 200 μ L, respectivamente. ³Disolver 1 gota de Polisorbato 80 (p. ej. Tween 80®) y 1 mL de NaClO comercial en 100 mL de H₂O destilada a 75 °C, antes de usar la solución dejarla enfriar. ⁴La cámara se elabora conforme a la fig. A4. ⁵Preferentemente de cobre (no. cat. 77810, Electron Microscopy Sciences®) debido a que ofrece una superficie más lisa y puede moldearse (Mendoza-Garfías, comp. pers.). ⁶Para evitar la estática, antes de utilizarse se puede enjuagar con un poco de acondicionador comercial y dejarla secar al ambiente.

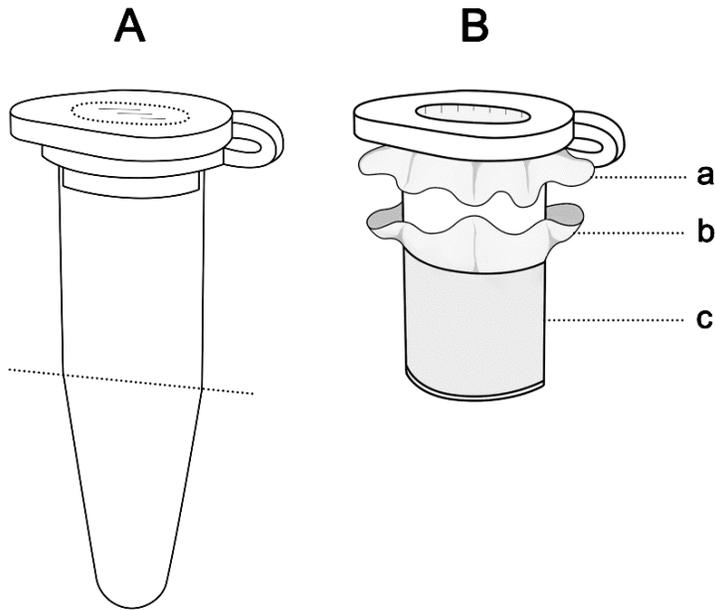


Figura A4. Cámara de deshidratación para el montaje de eriófidos y posterior observación al SEM. (A) Microtubo Eppendorf de 0.2 mL y (B) cámara de deshidratación armada. *Anotaciones:* a, b trozo de malla para serigrafía (polyester, 120 hilos·in⁻²) de ~ 1.5 cm²; y c anillo de sujeción hecho a partir de un pedazo de popote u otro material cilíndrico resistente. *Notas:* (A) las líneas punteadas indican la sección del microtubo que necesita perforarse (tapa) y cortarse (base cónica); y (B) ambos orificios del tubo se encuentran cubiertos por una malla sujeta a presión. Elaborado con base a Otero-Colina y Martínez-Huasanche (comp. pers.).

Anexo 10

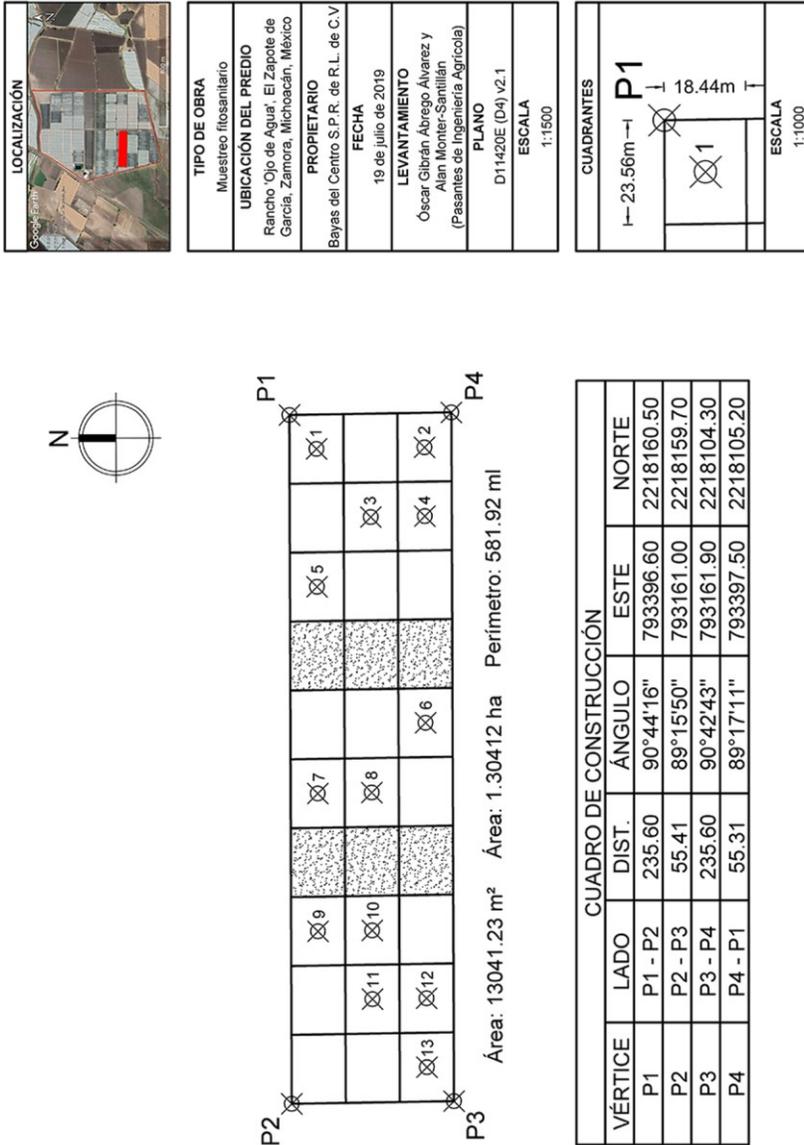


Figura A5. Subparcela sembrada con 'DrisBlackThirteen'.

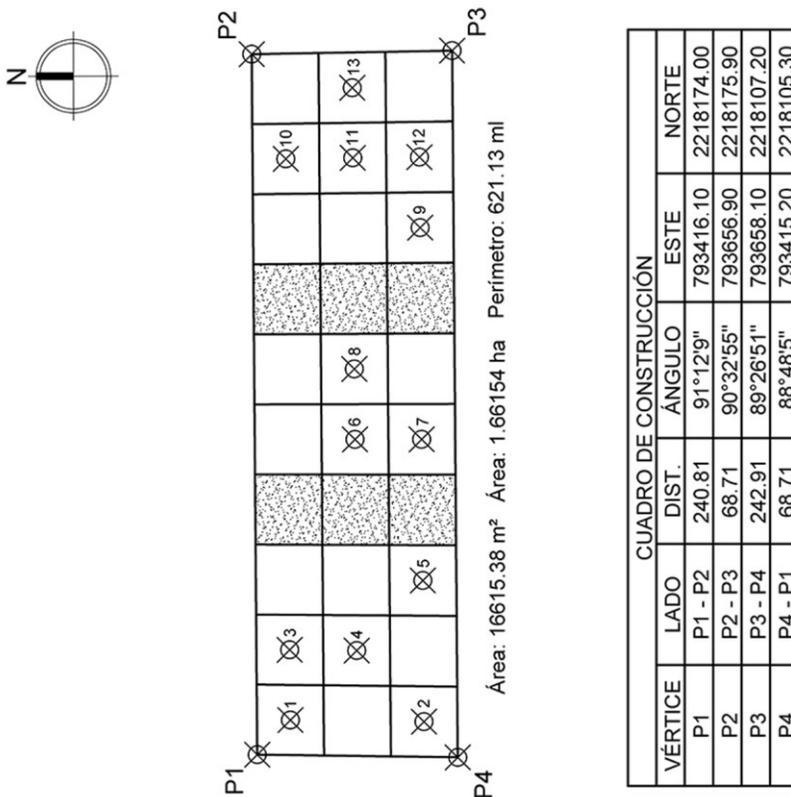
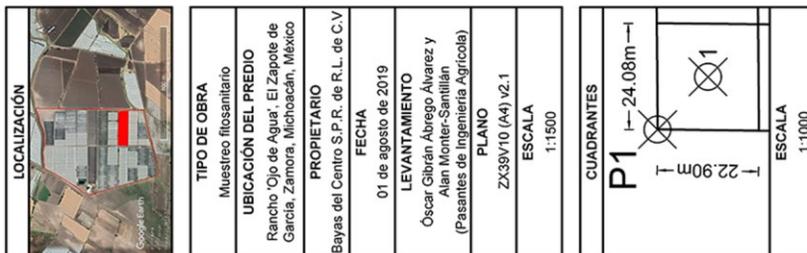


Figura A6. Subparcela sembrada con 'DrisBlackSeven'.

Página intencionalmente en blanco