

127



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

“COMPORTAMIENTO SEXUAL Y DEMOGRAFIA PARCIAL DE *Anastrepha acris*, *A. distincta* y *A. hamata* (DIPTERA: TEPHRITIDAE) BAJO CONDICIONES SEMINATURALES Y DE LABORATORIO”.

290815

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:

B I O L O G A

P R E S E N T A :

CLEMENTINA MIGUEL MEJIA

DIRECTOR DE TESIS: DR. MARTIN ALUJA SCHUNEMAN



FACULTAD DE CIENCIAS UNAM

2001



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



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.



ERIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MEXICO

MAT. MARGARITA ELVIRA CHÁVEZ CANO
Jefa de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo de Tesis: "Comportamiento sexual y demografía parcial de Anastrepha acris, A. distincta y A. hamata (Diptera: Tephritidae) bajo condiciones seminaturales y de laboratorio".

realizado por Clementina Miguel Mejía

con número de cuenta 8525412-5 , pasante de la carrera de Biología.

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis

Propietario Dr. Martín Aluja Schuneman.

Propietario Dr. Rogelio Macías Ordóñez.

Propietario Biol. Rita Virginia Arenas Rosas.

Suplente M.en C. Rosa Gabriela Castaño Meneses.

Suplente Dra. Patricia Ramos Morales.

FACULTAD DE CIENCIAS
U.N.A.M.

DIVISION DE ESTUDIOS PROFESIONALES
Consejo Departamental de Biología



Edna María Suárez Díaz

Edna María Suárez Díaz.



FACULTAD DE CIENCIAS
SECCION ESCOLAR

DEPARTAMENTO
DE BIOLOGIA

El presente estudio se llevó a cabo en el Instituto de Ecología, A.C., en el Departamento de Ecología y Comportamiento Animal (Proyecto "Moscas de la Fruta: Diptera: Tephritidae).

Para su realización contó con el apoyo financiero del Sistema de Investigación del Golfo de México (SIGOLFO) bajo el proyecto titulado "Enemigos naturales nativos de moscas de la fruta (Diptera: Tephritidae) en el estado de Veracruz: Estudios para evaluar su potencial uso como agentes de control biológico". Asimismo, se contó con apoyo económico de la Campaña Nacional contra Moscas de la Fruta (acuerdo SAGAR-IICA).

El contenido de esta tesis está en proceso de ser publicado.

DEDICATORIA

A mis padres **Sotero Miguel Hernández** y **Gloria Mejía Domínguez** por el inmenso cariño, comprensión y confianza que me han brindado pero sobretodo por su apoyo incondicional en todas mis decisiones. Gracias a ellos he alcanzado muchas metas.

A mis abuelitas Juana Domínguez y Dolores Hernández por todo el amor que me brindaron.

A mis sobrinos: Emilio, Juan Carlos ,Sebastián, MaryFer y Miguel Ángel por el inmenso cariño que siento por ellos.

A mis hermanos: Isabel, Guadalupe, Martha, Gloria y Jesús por todos los momentos que hemos compartido juntos.

A Emilio Cruz, Raúl Sandoval, Enrique González y Mayra Zafra por su apoyo incondicional en los momentos más difíciles de mi vida.

A mi gran amiga Xenia Navarrete por ese ejemplo de lucha y superación.

A mis amigas Biol. Celia Reyes. Biol. Mayté Cervantes y M. en C. Ángelica Flores por su apoyo incondicional, pero sobretodo por su amistad.

A Pablo Noble porque siempre será una persona importante en mi vida.

A mis amigos Jaime, Isabel, Gloria y Diana por esa amistad que nos une.

AGRADECIMIENTOS

*Al Dr. Martín Aluja Schuneman Investigador Titular del Instituto de Ecología, A.C., por la dirección del presente estudio, y por el apoyo otorgado desde el primer día que entre a formar parte de su grupo de trabajo.

*Al Dr. Rogelio Macías Ordoñez, Investigador Asociado del proyecto "Moscas de la Fruta" por su asesoría estadística durante el desarrollo del presente estudio, por sus comentarios y sugerencias en la revisión del manuscrito.

*Al Ing. Noé Corzo (CESAVESIN), por el envío de material biológico utilizado durante el presente estudio.

*A la Sra. Leticia Rivera Lagunes (Apazapan, Ver.) por facilitarme su huerto para las observaciones de la fase de campo.

*A la Sra. Iris Quinto por su hospitalidad durante los períodos de observación en Apazapan, Ver.

*Al Sr. Faustino Cabrera Cid y Sra. Trinidad Reyes Calte (Tejería), por permitirme utilizar su huerto durante las observaciones de la fase de campo.

*Al Ing. Jaime César Piñero Ramírez por su apoyo y asesoría estadística durante el desarrollo del presente estudio.

*A la Biól. Isabel Jácome Álvarez por su asesoría en el estudio demográfico y apoyo incondicional durante el desarrollo del presente estudio.

*A la Ing. Gloria Lagunes Hernández por valiosa colaboración en la fase de laboratorio.

*Al Ing. Maurilio López Ortega por su apoyo incondicional y por su colaboración en la colecta de frutos.

*A Emilio Cruz Miguel, Héctor Medina Lagunes y Armando Torres Anaya por su colaboración en la captura de datos.

*Al Biol. Francisco Díaz-Fleischer por sus comentarios y sugerencias en la revisión del manuscrito.

*A la M. en E. Diana Pérez Staples por su revisión y comentarios al manuscrito.

*A mis amigos Xenia Navarrete, Celia Reyes, Mayté Cervantes, Ángelica Flores, Gloria Lagunes, Isabel Jácome, Jaime Piñero, Diana Pérez y Herman Beutelspacher por su amistad y consejos.

*Mi más sincero agradecimiento a todos mis compañeros y amigos del grupo Moscas de la Fruta por el apoyo brindado durante mi estancia en el Instituto de Ecología, A.C.: Ing. Larissa Guillen Conde, M.en C Mario Miranda, Cecilia Martínez Arcos, Alberto Mata, Ing. Omar Castro Crespo, Pas de Biología Sandy. Méndez Trejo, Ruperto Vera Martínez e Ing. Guadalupe Gallegos Chan.

*Al Instituto de Ecología A.C. por permitirme utilizar sus instalaciones durante el desarrollo de mi trabajo de tesis, asimismo, agradezco al personal académico y administrativo que labora en él por el apoyo brindado en los trámites necesarios.

*Al Dr. Rogelio Macías, Dra. Patricia Ramos, M.en C. Gabriela Meneses y Biol. Rita Arenas integrantes de mi comisión revisora por sus valiosas aportaciones y sugerencias a esta tesis.

*A todos aquellos que de alguna manera estuvieron involucrados en esta tesis. Gracias

INDICE

	Pág.
RESUMEN.	
I. INTRODUCCIÓN.	1
II. ANTECEDENTES.	3
2.1 GENERALIDADES SOBRE LAS MOSCAS DE LA FRUTA (DIPTERA: TEPHRITIDAE).	3
2.2 SISTEMÁTICA DEL GÉNERO <i>Anastrepha</i> .	4
2.3 HISTORIA NATURAL DE LAS MOSCAS DE LA FRUTA DIAGNOSIS, CICLO DE VIDA Y PATRONES DE COMPORTAMIENTO.	6
2.4 DEMOGRAFÍA DE LAS MOSCAS DE LA FRUTA	13
III. OBJETIVOS.	16
IV. MATERIALES Y MÉTODOS.	17
4.1 OBTENCIÓN DEL MATERIAL BIOLÓGICO.	17
4.2 MANEJO DEL MATERIAL BIOLÓGICO	18
4.3 OBSERVACIONES EN JAULA DE CAMPO (CONDICIONES SEMINATURALES).	20
4.3.1 DESCRIPCIÓN DE LOS SITIOS DE ESTUDIO.	20
4.3.2 DESCRIPCIÓN DE LA JAULA DE CAMPO.	20
4.3.3 PROTOCOLO EXPERIMENTAL.	23
4.4 ESTUDIO DEMOGRÁFICO (CONDICIONES DE LABORATORIO).	25
4.4.1 DISEÑO EXPERIMENTAL.	27
4.5 ANÁLISIS DE DATOS.	30
4.5.1 FASE JAULA DE CAMPO.	30

4.5.2 FASE DE LABORATORIO.	30
V. RESULTADOS.	32
5.1 COMPORTAMIENTO SEXUAL.	32
5.1.1 CORTEJO.	32
5.1.2 FACTORES AMBIENTALES Y EL COMPORTAMIENTO DE LLAMADO.	37
5.1.3 LEKS.	39
5.1.4 INTERACCIONES ENTRE MACHOS.	39
5.1.5 CÓPULAS	41
5.1.5.1 DURACIÓN DE LAS CÓPULAS.	43
5.2 COMPORTAMIENTO DE OVIPOSICIÓN.	43
5.3 COMPORTAMIENTO DE ALIMENTACIÓN.	48
5.4 COMPORTAMIENTO DE REPOSO.	51
5.5 DEMOGRAFÍA.	51
5.5.1 SUPERVIVENCIA.	51
5.5.2 LONGEVIDAD MÁXIMA Y MÁXIMA PROMEDIO.	54
5.5.3 FECUNDIDAD.	57
5.5.3.1 FECUNDIDAD BRUTA (mx) Y FECUNDIDAD NETA (l _x m _x).	57
5.5.4 FERTILIDAD.	57
VI. DISCUSIÓN.	61
6.1 COMPORTAMIENTO SEXUAL.	61
6.2 OVIPOSICIÓN.	65
6.3 ALIMENTACIÓN.	67

6.4 REPOSO.	68
6.5 DEMOGRAFÍA.	68
6.5.1 EXPECTATIVA DE VIDA.	68
6.6 CONSIDERACIONES FINALES DEL ESTUDIO.	69
VII. CONCLUSIONES.	73
VIII. LITERATURA CITADA.	74
ANEXO	79

INDICE DE TABLAS

	Pág.
Tabla 1. Patrones de comportamiento exhibidos por especies del género <i>Anastrepha</i> definiciones operacionales (basado en Aluja <i>et. al</i> , 2000a).	10
Tabla 2. Número de réplicas utilizadas en el estudio demográfico de <i>Anastrepha acris</i> , <i>A. distincta</i> y <i>A. hamata</i> de acuerdo al material existente.	28
Tabla 3. Comparación del Comportamiento sexual exhibido por <i>Anastrepha acris</i> , <i>A. distincta</i> y <i>A. hamata</i> bajo condiciones seminaturales.	33
Tabla 4. Resumen de los patrones de comportamiento exhibidos por <i>Anastrepha acris</i> , <i>A. distincta</i> y <i>A. hamata</i> .	34
Tabla 5 Valores del análisis de regresión múltiple de los factores ambientales que influyeron en el comportamiento de llamado de <i>A. acris</i> , <i>A. distincta</i> y <i>A. hamata</i> . Se consideró temperatura e intensidad de luz en el análisis.	40
Tabla 6. Expectativa de vida y longevidad máxima de <i>Anastrepha acris</i> , <i>A. distincta</i> y <i>A. hamata</i> de acuerdo a la dieta ingerida como adultos (sacarosa y proteína [S + P] y sacarosa [Sac]).	53
Tabla 7. Tasa de fecundidad bruta, tasa de fecundidad neta y porcentaje de días con oviposición en hembras de <i>Anastrepha acris</i> y <i>A. distincta</i> alimentadas con sacarosa y proteína y sacarosa sola	58

INDICE DE FIGURAS

	Pág.
Fig. 1 Distribución en México de <i>Anastrepha acris</i> , <i>A. distincta</i> y <i>A. hamata</i> (Hernández-Ortiz, 1992).	5
Fig. 2 Árbol filogenético del género <i>Anastrepha</i> propuesto por McPheron <i>et al.</i> (2000) basándose en caracteres moleculares.	7
Fig. 3 Ciclo biológico de una mosca de la fruta (Diptera: Tephritidae).	9
Fig. 4 Jaulas de plexiglass de 30 x 30 x 30 cm utilizadas en este estudio.	19
Fig. 5 Jaula de campo utilizada durante las observaciones de comportamiento de <i>Anastrepha acris</i> , <i>A. distincta</i> y <i>A. hamata</i> bajo condiciones seminaturales.	22
Fig. 6 a) Disección de los hospederos artificiales b) cámara de eclosión para huevecillos.	29
Fig. 7 Número (promedio \pm ES) de machos de <i>Anastrepha acris</i> , <i>A. distincta</i> y <i>A. hamata</i> llamando de acuerdo a la hora del día.	36
Fig. 8 Comportamiento de llamado que exhiben los machos de <i>A. hamata</i> .	38
Fig. 9 Número (promedio \pm ES) de cópulas registradas en <i>Anastrepha acris</i> , <i>A. distincta</i> y <i>A. hamata</i> de acuerdo a la hora del día.	42
Fig. 10 Duración (promedio \pm ES) de las cópulas de <i>Anastrepha acris</i> , <i>A. distincta</i> y <i>A. hamata</i> .	44
Fig. 11 Comportamiento de oviposición y marcaje de frutos que muestran las hembras de <i>Anastrepha acris</i> .	45

Fig. 12 Duración del comportamiento de oviposición, limpieza, arrastre e interrupciones entre arrastre que presentan las hembras de <i>A. acris</i> de acuerdo al tamaño del hospedero artificial.	47
Fig. 13 Número (promedio \pm ES) de adultos de <i>Anastrepha acris</i> , <i>A. distincta</i> y <i>A. hamata</i> alimentándose de acuerdo a la hora del día.	49
Fig. 14 Comportamiento de alimentación: a) “succión”, b) “burbujeo” y c) “regurgitación”.	50
Fig. 15 Número (promedio \pm ES) de adultos de <i>Anastrepha acris</i> , <i>A. distincta</i> y <i>A. hamata</i> reposando de acuerdo a la hora del día.	52
Fig. 16A Curva de supervivencia para adultos (hembras y machos) de <i>Anastrepha acris</i> , <i>A. distincta</i> y <i>A. hamata</i> alimentados con una dieta de sacarosa y proteína.	55
Fig. 16B Curva de supervivencia para adultos (hembras y machos) de <i>Anastrepha acris</i> y <i>A. hamata</i> alimentados con una dieta de sacarosa.	56
Fig. 17 Fecundidad bruta (mx) de hembras de <i>Anastrepha acris</i> y <i>A. distincta</i> expuestas a dos dietas: sacarosa y proteína y sacarosa sola.	59
Fig. 18 Porcentaje de eclosión en relación a la edad, de hembras de <i>Anastrepha acris</i> y <i>A. distincta</i> alimentadas con sacarosa y proteína.	60

RESUMEN

En el presente estudio se describen patrones de comportamiento de *Anastrepha acris* (Stone), *A. distincta* (Greene) y *A. hamata* (Loew) (Diptera: Tephritidae), y se reportan algunos parámetros demográficos de estas especies de moscas de la fruta.

Las observaciones del comportamiento se realizaron dentro de una jaula de campo bajo condiciones seminaturales. Los patrones demográficos fueron estudiados bajo condiciones controladas de laboratorio.

Al estudiar la actividad sexual, se encontró que los machos de *A. acris* y *A. distincta* realizan un elaborado cortejo que incluye un aleteo vigoroso, la presencia de una gota de feromona sexual en la punta del proctíger y el hinchamiento de las glándulas pleurales. En *A. hamata* no se observa el aleteo durante el cortejo pero los machos defienden y delimitan un territorio mediante el arrastre del proctíger. La formación de leks sólo se observó en *A. acris* y *A. hamata*. La duración de cópula en éstas especies fue de 33.56 ± 2.01 min en *A. acris*, 58.60 ± 2.79 min en *A. distincta* y 327.5 ± 3.32 min en *A. hamata*.

Durante las observaciones del comportamiento de oviposición, se encontró que las hembras de *A. acris* exhiben un comportamiento similar al de otras especies del género *Anastrepha*, en donde el tiempo de marcaje está relacionado con el tamaño del hospedero. En *A. distincta* se observó un comportamiento similar al que se ha reportado en las hembras de *A. ludens* (Loew). En el caso de *A. hamata* no fue posible determinar si las hembras marcan después de ovipositar debido a que no aceptaron los hospederos artificiales.

Se encontraron diferencias significativas en los patrones diarios de actividad

de cada especie dependiendo de la hora y el sexo. Por ejemplo los machos de *A. distincta* llaman con mayor intensidad entre las 6:00 y 7:00 hrs, mientras que *A. hamata* y *A. acris* lo hacen entre las 9:00 y 10:00 hrs y 16:00 y 17:00 hrs, respectivamente.

En lo que se refiere al estudio demográfico, las hembras de *A. hamata* expuestas a una dieta de sacarosa y proteína tuvieron una expectativa de vida de 101.55 días y los machos de 81.80 días. En *A. acris*, utilizando la misma dieta se registró una expectativa de vida de 64.53 días en hembras y 70.43 días en machos. Finalmente, los resultados obtenidos en *A. distincta* fueron de 61.63 días en hembras y 51.97 días en machos.

A pesar de no haberse obtenido diferencias significativas en la expectativa de vida de las hembras de *A. acris* en función del tipo de dieta utilizado, éstas se encontraron en la reproducción; la mayor fecundidad se encontró en las hembras que fueron alimentadas con proteína y sacarosa. Este parámetro no se registró en *A. hamata* debido a que las hembras no ovipositaron en los hospederos artificiales.

La información generada en el presente estudio amplía el escaso conocimiento que se tiene acerca de estas especies poco comunes de *Anastrepha*. Asimismo, permite comparar los patrones de comportamiento observados con los de otras especies del mismo género reportados hasta la fecha. Considerando que la mayor parte de la información sobre el comportamiento de las moscas de la fruta del género *Anastrepha* se restringe (con algunas excepciones) a especies de importancia económica, el incorporar información a esta base de datos sobre especies sin importancia económica nos ayudará a comprender aún más el complejo comportamiento de estos insectos.

I. INTRODUCCIÓN

Para lograr la conservación de la fauna silvestre es necesario orientar ciertas investigaciones al estudio del comportamiento animal. Esto permitiría conocer las necesidades *in situ* de cada especie (Curlo, 1996). La evaluación del comportamiento será particularmente importante cuando se trate de especies raras o en peligro de extinción.

Los estudios acerca del comportamiento de especies poco comunes siguen siendo escasos. Tal es el caso de muchas especies de moscas de la fruta (Diptera: Tephritidae), en las cuales las investigaciones se han enfocado principalmente a las especies de mayor importancia económica (Díaz–Fleisher y Aluja, 2000). Se han publicado numerosos artículos relacionados con la fluctuación poblacional y el desarrollo de trampas efectivas para su control, subestimando la complejidad de su biología y ecología (Aluja, 1999).

En la familia Tephritidae, sólo un pequeño porcentaje (menos del 1%) de las 4,200 especies descritas son consideradas plagas (Aluja, 1999). En el caso de *Anastrepha* (Schiner) sólo siete (Aluja, 1994) de las 197 especies descritas (Norrbon *et al.*, 2000) son realmente de importancia económica. Estas especies representan un serio problema para la fruticultura ya que los daños directos o indirectos ocasionan pérdidas millonarias e incluso pueden provocar la desaparición de toda una zona frutícola (Aluja, 1993). Para poder controlar estas plagas es necesario abordar el problema desde múltiples perspectivas y considerar seriamente a las especies “no plaga” ya que esto permitirá ampliar nuestros conocimientos acerca del complejo y sofisticado comportamiento de estos insectos (Aluja, 1999).

Para comprender el comportamiento de las especies silvestres, es necesario profundizar en su ecología tomando en cuenta las características del medio en el cual se desarrollan ya que hay especies que presentan densidades bajas en toda su área de distribución y, por lo mismo, no han sido estudiadas o lo han sido de manera superficial. Asimismo, el conocimiento de sus principales aspectos demográficos permitirá profundizar en la comparación de estrategias de los ciclos de vida de las diversas especies.

Con la intención de contribuir a la conservación de especies de insectos poco comunes, el objetivo principal del presente trabajo es aportar información básica del comportamiento de tres especies de moscas de la fruta (Diptera: Tephritidae) del género *Anastrepha* (*A. acris* (Stone), *A. distincta* (Greene) y *A. hamata* (Loew)), además de determinar algunos parámetros demográficos de las mismas.

II. ANTECEDENTES

2.1 GENERALIDADES SOBRE LAS MOSCAS DE LA FRUTA (DIPTERA: TEPHRITIDAE)

Las moscas de la fruta pertenecen al orden Diptera y a la familia Tephritidae. Existen en el mundo alrededor de 4,200 especies y cerca de 100 se encuentran en nuestro país (Norrbom *et al.*, 2000).

En México, destacan por su importancia económica y cuarentenaria los géneros *Anastrepha*, *Rhagoletis* (Loew), *Toxotrypana* (Gerstäcker), *Bactrocera* (antes *Dacus*) (Hendel) y *Ceratitis* (Wiedemann) (Aluja, 1993).

El género *Anastrepha* representa uno de los taxa neotropicales nativos más importantes por su diversidad de especies, su ecología y su comportamiento (Aluja, 1993). Es endémico del Nuevo Mundo y está restringido a ambientes tropicales y subtropicales (Aluja, 1994). Su distribución cubre parte de los Estados Unidos (estados de Florida y Texas), todo México y Centro y Sur América (excepto Chile) y la mayoría de las Islas del Caribe (Hernández-Ortiz y Aluja, 1993).

Del género *Anastrepha* se conocen alrededor de 197 especies (Norrbom *et al.* 2000), de las cuales cerca de 32 han sido estudiadas en México (Hernández-Ortiz y Aluja, 1993). A nivel nacional, prácticamente todas las investigaciones se han enfocado en las cuatro especies consideradas de importancia económica (*A. ludens* (Loew), *A. obliqua* (Macquart), *A. serpentina* (Wiedemann) y *A. striata* (Schiner) [Aluja, 1993]).

En los últimos años se han descrito especies nativas como *A. acris*, *A. distincta* y *A. hamata* de las cuales se desconocen aspectos básicos de su

ecología y comportamiento, además de que todavía no se precisa su distribución (Fig. 1).

Anastrepha acris también ha sido encontrada en otros países de América Central y existen registros hasta Venezuela (Hernández-Ortiz, 1992). Está asociada a bosques tropicales con largas estaciones de sequía. Asimismo se ha encontrado asociada a *Hypomane mancinella* ([L.] Euphorbiaceae) (Hernández-Ortiz, 1992).

Anastrepha distincta se encuentra desde Texas hasta Argentina, se encuentra asociada en forma natural a diversas especies del género *Inga* (Leguminosae Fabaceae) (Hernández-Ortiz, 1992).

Anastrepha hamata se encuentra desde el Sur de Texas hasta Brasil. Se ha encontrado asociada a *Pouteria campechiana* (Kunth Baehni) (Sapotaceae) (Aluja *et al.*, 2000b).

2.2 SISTEMÁTICA DEL GÉNERO *Anastrepha*

Norrbom *et al.* (2000), han agrupado al género *Anastrepha* en 18 grupos, basados principalmente en caracteres morfológicos. Estos estudios han permitido incluir a *A. distincta* en el grupo *fraterculus* (en el cual se incluyen otras especies de importancia económica como *A. ludens* y *A. obliqua*), *A. hamata* ha sido incluida dentro del grupo *dentata*, mientras que en el caso de *A. acris*, sus relaciones filogenéticas no han sido completamente determinadas y se encuentra en el grupo denominado *incertae sedis*. (Norrbom *et al.*, 2000).

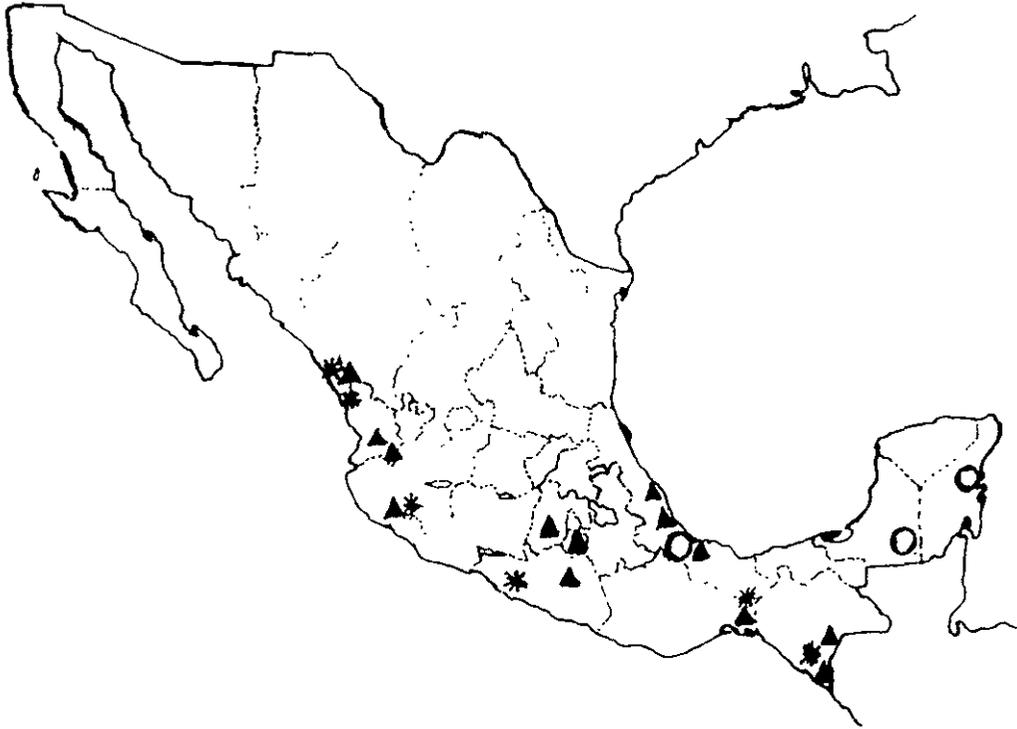


Fig. 1 Distribución en México de *Anastrepha acris* (*), *A. distincta* (▲) y *A. hamata* (O), (Hernández-Ortiz, 1992).

Por otra parte basados en caracteres moleculares McPherson *et al.* (2000) presentan un árbol filogenético en el cual se incluye a *A. acris* y *A. distincta* dentro del grupo *fraterculus* y *A. hamata* dentro del grupo *dentata* (Fig. 2).

2.3 HISTORIA NATURAL DE LAS MOSCAS DE LA FRUTA

DIAGNOSIS, CICLO DE VIDA Y PATRONES DE COMPORTAMIENTO

Las moscas de la fruta son insectos frugívoros, que presentan una metamorfosis completa u holometábola, la cual se divide en cuatro etapas: huevo, larva, pupa y adulto (Aluja, 1993).

El tamaño de los adultos varía dependiendo de las especies, llegan a medir entre 1.5 y 9 mm de longitud. El cuerpo puede presentar coloraciones amarillas, cafés o negras (y combinaciones de éstas) y se encuentra cubierto de pelos o cerdas. Las alas son grandes, con bandas y manchas de color negro, café, naranja o amarillo, formando diversos patrones de coloración (Aluja, 1993).

Las especies utilizadas en el presente estudio son de color amarillo con diferentes patrones de coloración en las alas, *A. hamata* presenta una longitud corporal de 8 a 9 mm, mientras que *A. acris* y *A. distincta* miden aproximadamente 7 y 5 mm respectivamente. La funda del ovipositor de las hembras de *A. hamata* alcanza una longitud aproximada de 5 mm, y en *A. acris* y *A. distincta* oscila entre los 2 y 3 mm.

El ciclo de vida de estos insectos inicia cuando una hembra fecundada inserta su aculeus en el interior de un fruto o semilla, y deposita una serie de huevecillos, que permanecen incubados por un período aproximado de 6 días, posteriormente eclosionan las larvas e inician su proceso de alimentación durante

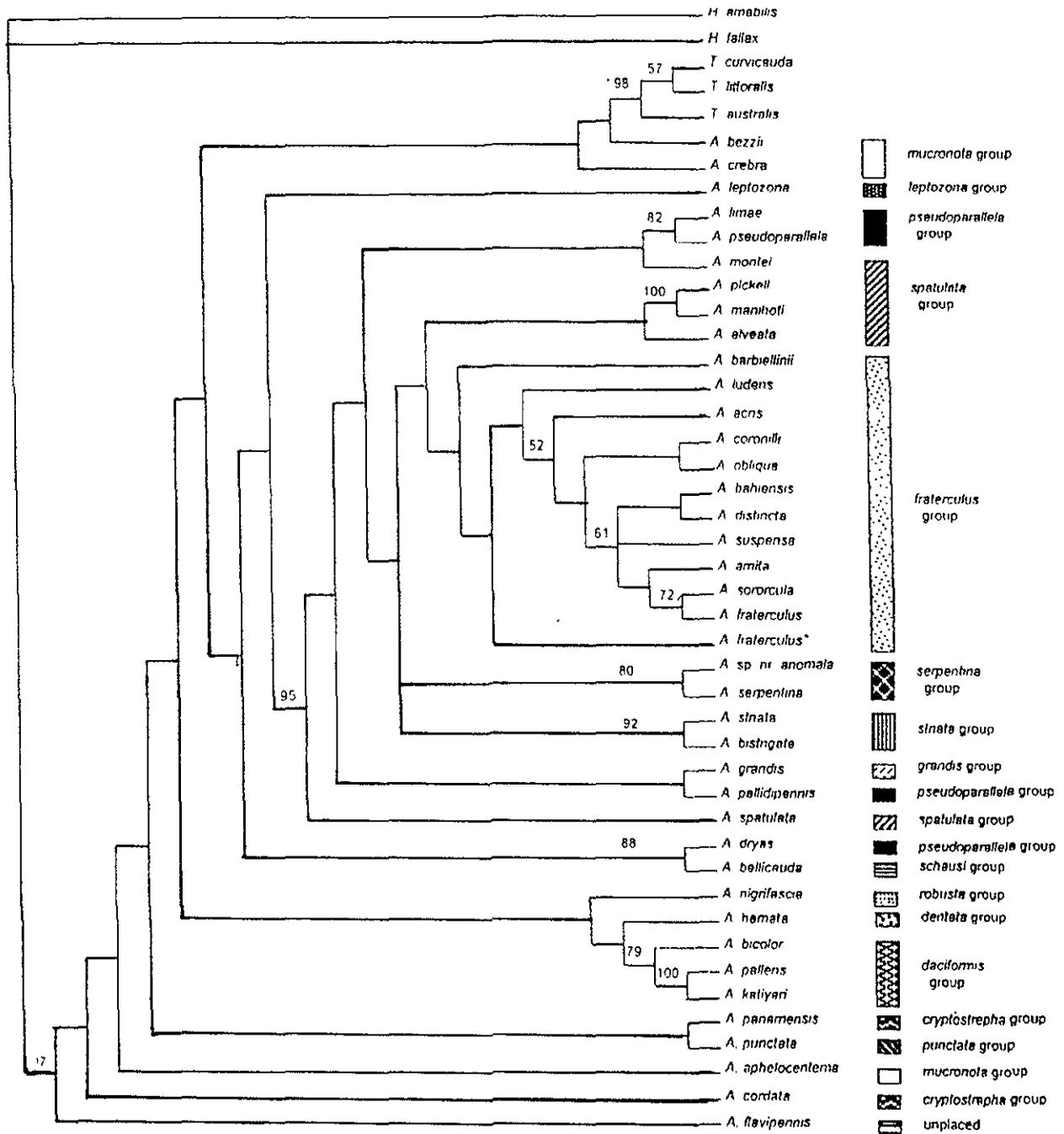


Fig.2 Árbol filogenético del género *Anastrepha* propuesto por McPherson *et al.* (2000), basándose en caracteres moleculares. (Tomado de *Fruit Flies (Tephritidae): Phylogeny and Evolution of Behavior*. [M. Aluja and A.L. Norrbom, eds.], pp. 349. CRC Press. Boca Raton, FL, U.S.A.). con permiso de la editorial.

el cual transcurren 3 estadios (de 8 a 12 días). Las larvas maduras usualmente salen del sitio donde se alimentaron (i.e., fruta) para pupar en el suelo por un período de 10 a 25 días dependiendo de las condiciones ambientales. Sin embargo, en ciertas especies la pupación ocurre dentro del hospedero por un período de 16 a 25 días. Finalmente, un adulto emerge e inicia un nuevo ciclo en el momento que alcanza la maduración sexual, la cual ocurre generalmente entre los 5 y 20 días desde la eclosión como adulto (Aluja, 1993, Aluja *et al.*, 2000a) (Fig. 3).

Los adultos de moscas de la fruta viven entre 30 y 45 días dependiendo de la especie, aunque se sabe que hay especies en las que los adultos pueden mantenerse vivos por más de 8 meses (e.g. *A. alveata* [Stone]) bajo condiciones de laboratorio (Aluja, 1993, Aluja *et al.*, 2000a).

Las especies del género *Anastrepha* que se han estudiado a la fecha, han revelado poseer una considerable plasticidad y un variado (i.e., complejo) repertorio en su comportamiento (Aluja *et al.*, 2000a). Los adultos exhiben comportamientos de alimentación, reposo, oviposición y sexual (Tabla 1). Machos de muchas especies secretan feromonas (Bailey, 1991) para atraer a las hembras, y en algunas especies se ha observado la formación de leks (i.e. una agregación de machos en donde llegan las hembras con la finalidad exclusiva de aparearse [Höglund y Atalo 1995]). En el caso de las especies del género *Anastrepha*, un lek es una agregación de tres o más machos en un espacio de 30 cm³ (condiciones seminaturales) (Aluja y Birke, 1993). Dentro de estos leks, los machos están sujetos a un severo proceso de selección por parte de las hembras. En otras especies del género (e.g., *A. bistrigata*), no se forman leks, los machos defienden

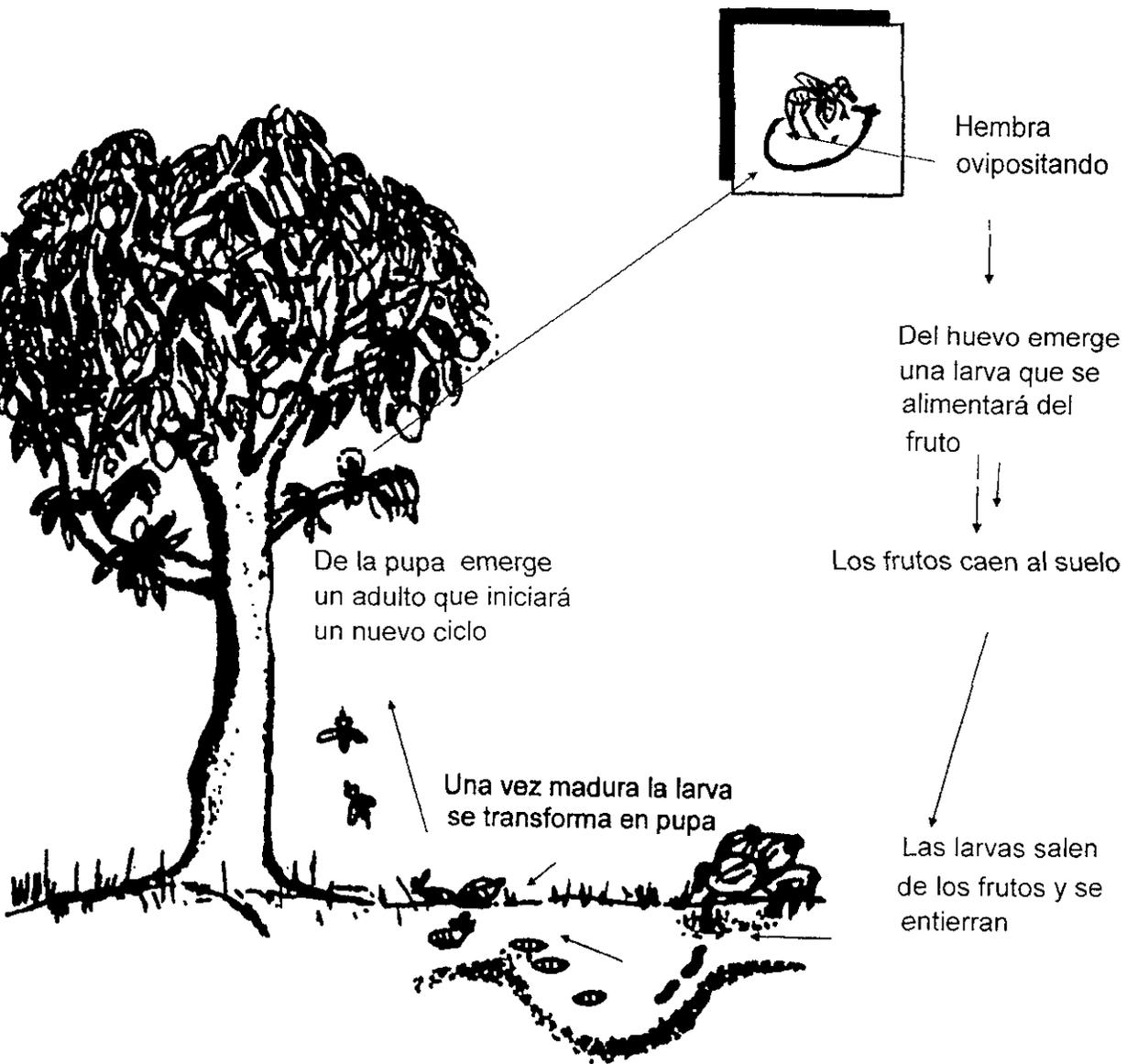


Fig. 3 Ciclo biológico de una mosca de la fruta (Diptera: Tephritidae).

Tabla 1. Patrones de comportamiento exhibidos por especies del género *Anastrepha*. definiciones operacionales (basado en Aluja *et al.*, 2000a).

Comportamiento	Descripción del comportamiento
Cortejo	Movimiento vigoroso de las alas, se observan las glándulas pleurales hinchadas y una gota de feromona en la punta del proctíger. Este comportamiento se puede observar en individuos solitarios o en aquellos que forman parte de un grupo de machos llamando simultáneamente (lek). También se ha observado que en <i>A. cordata</i> la ausencia del aleteo es una característica del comportamiento de cortejo de esta especie.
Interacciones	Se observa contacto entre machos residentes y machos invasores; en ocasiones éstos últimos son ahuyentados del territorio a través de peleas corporales. En lugares donde se forman leks se pueden observar interacciones agresivas por ocupar un sitio dentro del mismo.
Cópula	El macho monta a la hembra para iniciar la cópula. En este género se observa una variación en la duración de cópula que va de 24.3 ± 1.5 min en <i>A. bistrigata</i> a 350 ± 60 min en <i>A. hamata</i> .
Oviposición	<u>Exploración.</u> Una vez que la hembra se posa en un fruto recorre la superficie del mismo tocándolo a través de receptores táctiles en antenas, partes bucales y ovipositor. Si el fruto es aceptado, la hembra inserta el aculeus, al finalizar este comportamiento " <u>limpia</u> ", es decir, toca de forma repetida el aculeus con sus extremidades posteriores y enseguida recorre nuevamente el fruto arrastrando el aculeus sobre la superficie del fruto y depositando una feromona (<u>marcaje</u>). Este recorrido es <u>interrumpido</u> en varias ocasiones cuando la hembra se detiene para limpiar nuevamente el aculeus y finaliza cuando la hembra abandona el fruto.
Reposo	Durante el comportamiento de reposo se observa que los individuos permanecen el mayor tiempo inmóviles, ubicados preferentemente en el envés de las hojas y eventualmente se observan movimientos de las extremidades anteriores y posteriores para llevar a cabo actividades de limpieza.
Alimentación	El comportamiento de alimentación en el género <i>Anastrepha</i> es muy similar al que se ha observado en otras especies de tefritidos. Se observa a los individuos tocando suavemente la superficie del fruto con la proboscis, mediante la cual absorben líquidos " <u>succión</u> ". Asimismo se observa el comportamiento de " <u>burbujeo</u> " el cual se distingue por la formación de una gota de líquido que es retenida en la punta de la proboscis por un tiempo determinado. También se ha observado el comportamiento de " <u>regurgitación</u> " en el cual un adulto deposita una serie de gotas en la superficie de una hoja y posteriormente las reabsorbe. Las larvas de la mayoría de las especies de este género se alimentan de la pulpa de los frutos. Sin embargo, hay especies que también lo hacen de las semillas.

El comportamiento de alimentación, especialmente en condiciones naturales, ha sido poco estudiado. Existen especies con una gran habilidad para adaptarse a una variedad de hábitats (Aluja *et al.*, 2000a). Tal es el caso de *A. serpentina*, especie de amplia distribución continental, que va desde el sur de los EUA hasta el norte de Argentina (Hernández-Ortiz y Aluja, 1993). En México, se le registra en al menos 16 estados del país (Hernández-Ortiz, 1992). Sus larvas se desarrollan en diversas plantas de la familia Sapotaceae (Norrbom y Kim, 1988). Estudios de laboratorio han demostrado que para que las moscas de la fruta puedan sobrevivir, desarrollarse y reproducirse, necesitan ingerir aminoácidos, minerales, carbohidratos y agua (Hagen, 1952). Los adultos pueden alimentarse de exudados de plantas, néctar, fluidos de frutos dañados o demasiado maduros, de las secreciones de áfidos y de las heces de pájaros, entre otros (Aluja y Birke, 1993). Las larvas lo hacen principalmente de la pulpa de la fruta, aunque hay algunas especies (e.g. *A. hamata*) que lo hacen de las semillas.

Basados en el grado de especialización de hospederos que presentan las moscas de la fruta de la familia Tefritidae, pueden ser clasificadas en: monófagas, estenófagas, oligófagas y polífagas (Fletcher, 1987). La mayoría de las especies de los cuatro géneros de importancia económica son monófagas y estenófagas, aunque muchas de las especies consideradas plagas (e.g. *A. ludens*, *Ceratitis capitata* (Wiedemann), *Bactrocera dorsalis* (Hendel), etc.) son polífagas (Aluja, 1993).

Las moscas adultas permanecen la mayor parte del tiempo en el envés de las hojas, preferentemente en la parte media de los árboles. Las horas de actividad de estos insectos varían de acuerdo a cada especie. A veces reposan

sobre las ramas o troncos, pero generalmente prefieren las hojas. No sólo utilizan árboles hospederos como sitios de reposo y actividad, sino también otros árboles o plantas cercanos a los primeros. Se ha observado que las moscas buscan hojas anchas que las protejan de la lluvia, el sol y los depredadores (Malavasi *et al.*, 1983).

Aluja (1993) considera que las moscas de la fruta son organismos con gran adaptabilidad, que han encontrado en los huertos frutícolas condiciones óptimas para su desarrollo y multiplicación masiva. De acuerdo a la variación del ambiente, se desplazan entre una planta hospedera y otra.

2.4 DEMOGRAFÍA DE LAS MOSCAS DE LA FRUTA

La ecología de poblaciones se encarga del estudio de las causas que determinan la abundancia de una o varias poblaciones en una localidad. Esto implica determinar cómo y por qué el tamaño de una población cambia con el tiempo, ya que existen muchos factores (internos y externos) que intervienen en una población dada (Franco, 1990).

McPhail y Bliss (1933), Baker *et al.* (1944) y Shaw *et al.* (1970) fueron los primeros investigadores en realizar estudios demográficos en especies del género *Anastrepha*. Estos estudios han permitido la elaboración de modelos demográficos utilizados en aspectos de cría masiva (Carey y Vargas, 1985; Carey *et al.*, 1988).

Estudios recientes han demostrado que la talla de los adultos afecta tanto la expectativa de vida como a la fecundidad, encontrándose que los individuos grandes presentan mayor expectativa de vida y altos niveles de fecundidad (Liedo *et al.*, 1992). Asimismo se ha demostrado que tanto la disponibilidad como la

calidad del alimento juegan un papel importante en el ciclo de vida de estos insectos (Aluja, 1994). La longevidad de los adultos es variable, éstos viven entre 30 y 45 días bajo condiciones naturales, sin embargo en condiciones de laboratorio se han mantenido vivos a los adultos por más de 8 meses dependiendo en gran medida de la ingestión de ciertos nutrientes, y de la cantidad y calidad del alimento que ingieren las larvas (Aluja *et al.*, 2000a).

La supervivencia de las moscas de la fruta depende en gran medida de las condiciones ambientales en que éstas se desarrollen (Liedo *et al.*, 1992) y de la alimentación a la que hayan tenido acceso desde el momento de su emergencia como adulto (Aluja, 1993).

En el caso de *A. obliqua*, *A. serpentina* y *A. ludens* se han realizado estudios bajo condiciones de laboratorio y se encontró que existe una variación importante en la supervivencia y reproducción de estas especies (Liedo, 1998). *A. ludens* es la especie con mayor expectativa de vida (110 días) mientras que en *A. obliqua* y *A. serpentina* la expectativa de vida es de 79 y 75 días respectivamente. De igual manera, existe una variación en las estrategias del ciclo de vida de estas especies. *A. obliqua* presenta un período de reproducción corto pero el número de huevecillos ovipositados por unidad de tiempo es mayor; *A. obliqua* oviposita 14.9 huevecillos por día, mientras que *A. ludens*, 10.7 y *A. serpentina*, 6.5. La alta fecundidad de *A. ludens* y *A. serpentina* se debe en parte al largo período de reproducción más que al número de huevecillos producidos por día (Carey *et al.*, 1988).

Se han observado diferencias en la fecundidad de hembras de la misma especie pero de diferente peso. Esta diferencia se debe en parte al número de

huevecillos ovipositados por día, por ejemplo, las hembras grandes de *A. obliqua* ovipositan normalmente entre 30 y 40 huevecillos, mientras que las pequeñas, de 20 a 30 (Liedo, 1998).

III. OBJETIVOS

OBJETIVO GENERAL:

Describir algunos patrones del comportamiento de tres especies de moscas de la fruta del género *Anastrepha* (*A. acris*, *A. distincta* y *A. hamata*) y determinar sus principales parámetros demográficos.

OBJETIVOS ESPECIFICOS:

- 1) Describir el comportamiento sexual de los adultos de *A. acris*, *A. distincta* y *A. hamata* bajo condiciones seminaturales.
- 2) Describir el comportamiento de alimentación y reposo de *A. acris*, *A. distincta* y *A. hamata* bajo condiciones seminaturales.
- 3) Evaluar la expectativa de vida, longevidad máxima, fecundidad y fertilidad de *A. acris*, *A. distincta* y *A. hamata* bajo condiciones de laboratorio.

IV. MATERIALES Y MÉTODOS

El presente estudio se realizó en dos fases:

- 1) Observaciones en jaula de campo (condiciones seminaturales).
- 2) Estudio demográfico (condiciones de laboratorio).

4.1 OBTENCIÓN DEL MATERIAL BIOLÓGICO

Para la obtención de los adultos de *A. acris* fue necesario solicitar el material biológico (pupas) al Programa de Sanidad Vegetal en Culiacán, Sinaloa. La colecta de frutos de *H. mancinella* infestados por *A. acris* se realizó en la localidad de La Cruz de Elota en el estado de Sinaloa. Los adultos de *A. distincta* y *A. hamata* se obtuvieron a partir de colectas de chalahuite (*Inga vera* Willd) (Leguminoceae) y zapote niño (*P. campechiana*) (Sapotaceae), respectivamente. Estas colectas se llevaron a cabo en las localidades de Tejería y Monte Blanco en el estado de Veracruz. La fruta infestada se trasladó al Instituto de Ecología, A. C. para ser pesada y colocada en cestas de plástico, las cuales a su vez se colocaron en palanganas conteniendo vermiculita como medio de pupación.

Cada tercer día se efectuaron revisiones para la obtención de pupas. Una vez obtenidas, éstas fueron pesadas de manera individual en una balanza electrónica (AND Mod. ET-300B, Japón, mínima escala 0.001g). Posteriormente, cada pupa se colocó en un recipiente de plástico (200 ml) que contenía vermiculita y se cubrió con una malla de organdí permitiendo de esta manera una aireación adecuada. Los recipientes fueron colocados en anaqueles dentro del laboratorio

de moscas de la fruta en el Instituto de Ecología, A. C. (Xalapa, Veracruz) y se revisaron periódicamente. Durante las revisiones, se humedeció la vermiculita para evitar la deshidratación de las pupas.

El total de adultos emergidos en cada especie se dividió a fin de que pudiera ser utilizado durante las 2 fases del estudio. Para *A. acris* se utilizaron 30 hembras y 30 machos para las observaciones en la jaula de campo, mientras que 180 adultos (la mitad de cada sexo) fueron utilizados en el estudio demográfico. En *A. distincta* la mitad de 60 machos y 60 hembras se utilizaron en cada fase. En *A. hamata* 30 hembras y 30 machos se utilizaron en el estudio de comportamiento y 90 adultos (45 de cada sexo) se utilizaron en el estudio demográfico.

4.2 MANEJO DEL MATERIAL BIOLÓGICO

Posterior a su emergencia, los adultos se separaron por sexo y fueron colocados en jaulas de plexiglass de 30 X 30 X 30 cm (30 individuos por jaula [Fig.4]), las cuales se mantuvieron bajo condiciones controladas de laboratorio ($25 \pm 3^{\circ}\text{C}$ Temperatura, $75 \pm 5\%$, HR y 12:12 horas luz / oscuridad de iluminación). Desde ese momento fueron alimentados *ad libitum* con una dieta elaborada a base de sacarosa y proteína (proporción de 3 : 1) y agua.

A los 10 días de edad, los adultos fueron marcados individualmente en el tórax colocando una gota de pintura vinílica (Vinci, México) de diferente color a fin de identificarlos durante las observaciones en la jaula de campo.

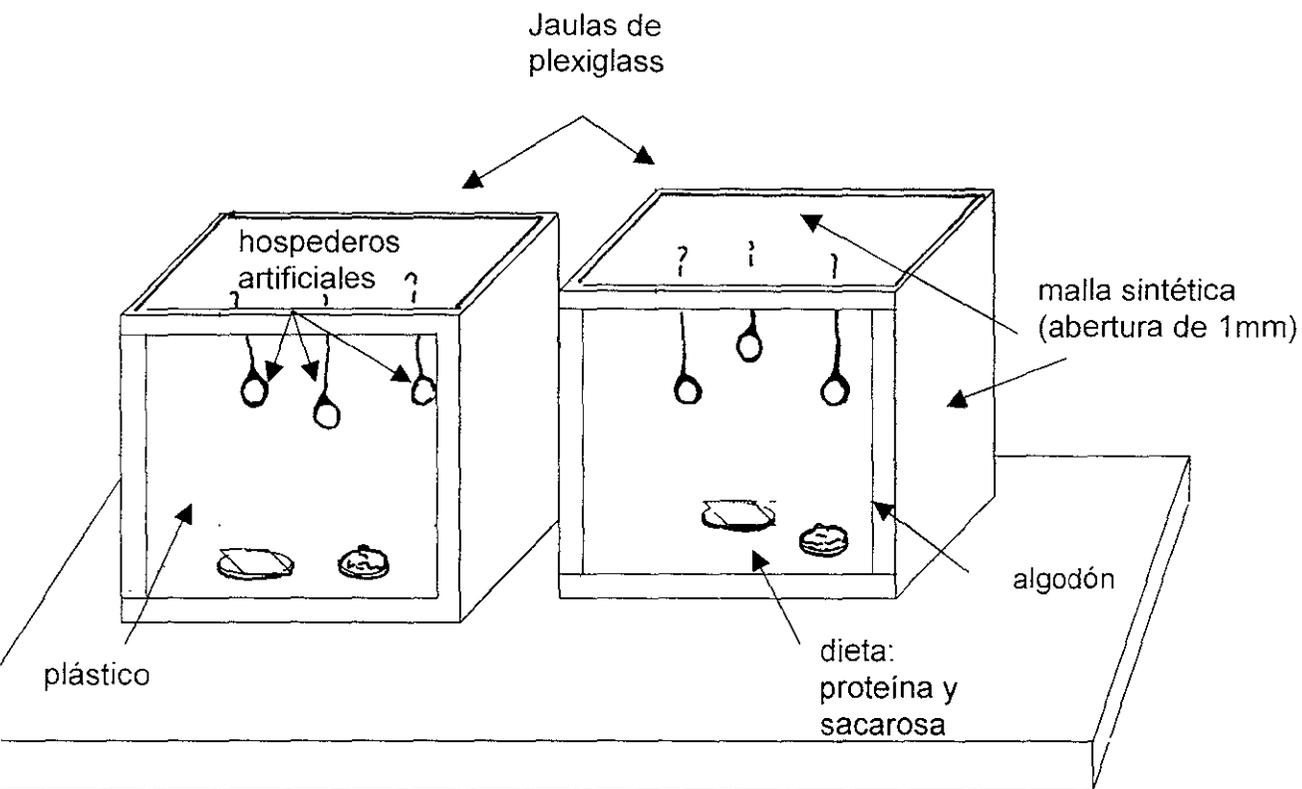


Fig. 4 Jaulas de plexiglass de 30 x 30 x 30 cm utilizadas en este estudio.

4.3 OBSERVACIONES EN JAULA DE CAMPO (CONDICIONES SEMINATURALES)

4.3.1 DESCRIPCIÓN DE LOS SITIOS DE ESTUDIO

La fase de campo se llevó a cabo en dos localidades del estado de Veracruz. *A. acris* y *A. distincta* se observaron en la localidad de Apazapan, Veracruz. Este municipio se localiza a los 19°19' de latitud Norte y a los 96°42' de longitud Oeste en el centro del estado de Veracruz con una altitud promedio de 347 m.s.n.m. (García, 1973). El clima de esta región se describe como Aw1" (w)(i)'g cálido-subhúmedo intermedio, con una temperatura media anual de 25.5°C, lluvias abundantes en verano y precipitación pluvial anual promedio de 1,250 mm (Soto, 1986).

Las observaciones de *A. hamata* se realizaron en la localidad de Tejería, perteneciente al municipio de Teocelo en el estado de Veracruz. La localidad de Tejería se localiza a los 19°22' de latitud Norte y 96°56' de longitud Oeste, a una altitud promedio de 1,000 m.s.n.m.

El clima de esta región se describe como (A) c (m) (w) big; semicálido húmedo, con temperatura media anual sobre 18°C, con lluvias todo el año, verano corto y cálido, precipitación pluvial anual promedio de 1,600 mm (García, 1973; Soto, 1986).

4.3.2 DESCRIPCIÓN DE LA JAULA DE CAMPO

Se utilizó una jaula de campo elaborada de malla sintética (1 mm de abertura), de forma cilíndrica de 3 m de diámetro X 3 m de altura (Fig. 5). Dentro de esta jaula fueron colocados 29 árboles frutales (cítricos (*Citrus sinensis* (L.)

Osbek), mangos (*Mangifera indica* L.), zapotes (*Manilkara zapota* (L.) P. Royen), y un níspero (*Eriobotrya japonica* (Thunb.) Lindl.) sembrados en macetas. Los árboles se numeraron y colocaron dentro de la jaula en dirección a las manecillas del reloj, tomando como base de partida la entrada de la jaula (árbol 1). Los últimos árboles (26, 27, 28 y 29) se colocaron en la parte central de la jaula. Lo anterior con la finalidad de simular un ambiente natural para las moscas. Dentro de la jaula se colocaron además un termómetro (Taylor, modelo 5458, Fletcher, NC., U.S.A. mínima escala -40°F) y un higrotermógrafo (Ota Keiki Seisakusho tipo, MN-5, Tokio, Japón) a fin de registrar las condiciones de temperatura y humedad ambiental. Se colocaron a su vez un banco de madera y una escalera de aluminio, para facilitar el proceso de observación de las moscas que se encontraban en partes elevadas o de difícil acceso dentro de la jaula. Para medir la intensidad de luz dentro de la jaula se utilizó un luxímetro (EXTECH Instruments, Taiwán mínima escala 0.1 lux).

Diez tiras de proteína y sacarosa fueron distribuidas en los árboles para proporcionar alimento a los adultos. Asimismo, se colocaron 15 hospederos artificiales (esferas de agar) como sustratos de oviposición, ambos fueron cambiados cada tercer día.

Las esferas de agar (Agar Bacteriológico Baker, Benton Dickinson de México, Cuautitlán Izcalli, México) fueron elaboradas siguiendo la técnica descrita por Boller (1968).

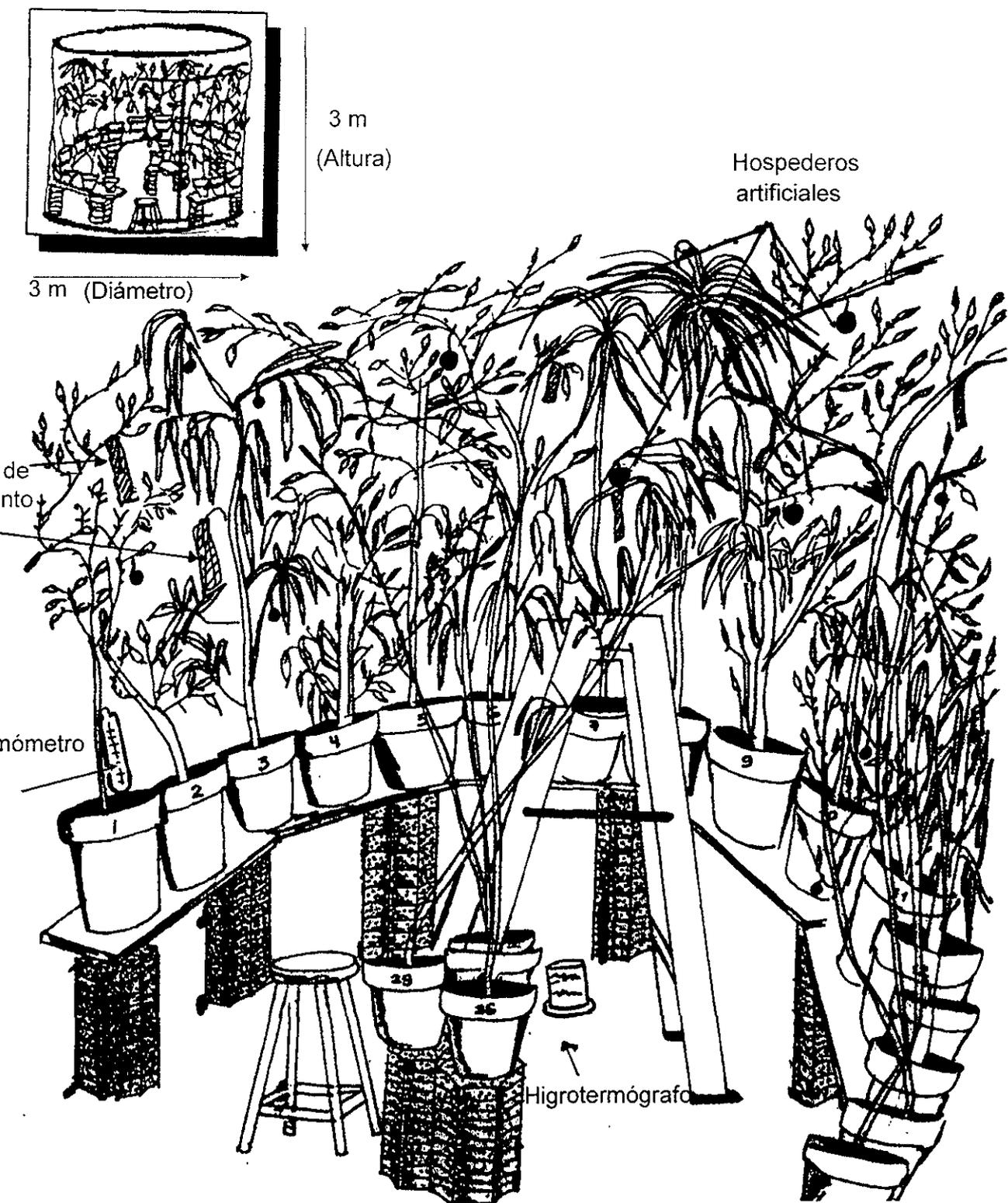


Fig. 5 Jaula de campo utilizada durante las observaciones de comportamiento de *Anastrepha acris*, *A. distincta* y *A. hamata* bajo condiciones seminaturales.

4.3.3 PROTOCOLO EXPERIMENTAL

Cuando los adultos (hembras y machos) alcanzaron 10 días de edad fueron trasladados a la jaula de campo con la finalidad de observar su comportamiento.

El número inicial de individuos utilizados durante el período de observación fue de 30 hembras y 30 machos para cada especie. Los adultos fueron liberados 24 hrs antes de iniciar las observaciones para que se aclimataran a las condiciones ambientales de la localidad en donde se encontraba instalada la jaula de campo. Las observaciones de *A. acris* y *A. distincta* se llevaron a cabo durante los períodos del 6 al 17 de octubre y del 23 de octubre al 3 de noviembre de 1998, respectivamente, mientras que el período de observación de *A. hamata* comprendió del 17 de febrero al 7 de marzo de 1999.

El inicio de observación para cada especie se determinó de acuerdo a observaciones previas efectuadas en el laboratorio. Los machos que habían sido colocados en jaulas de plexiglass de 30 X 30 X 30 cm fueron observados durante el transcurso del día para determinar la hora de llamado. En *A. acris* las observaciones iniciaban a las 7:00 hrs y finalizaban a las 18:00 hrs, en *A. distincta* iniciaban a las 6:00 hrs y finalizaban a las 17:00 hrs mientras que en *A. hamata* las observaciones iniciaban a las 9:00 hrs y concluían a las 18:00 hrs.

Al inicio de cada hora se realizó un recorrido sistemático para localizar y registrar las actividades que se encontraban realizando cada uno de los individuos. El comportamiento observado abarcaba actividad sexual, oviposición, alimentación, reposo y limpieza (Ver Tabla 1).

Para la actividad sexual se registró:

- Número de machos llamando (individuos aleteando, liberando feromona o arrastrando el proctíger).
- Número de leks formados y ubicación dentro de la jaula. Para facilitar la ubicación de leks en la jaula, se asignó un número de zona a los lugares donde se formaban estos leks (e.g., zona 1, zona 2, etc.).
- Número de machos en cada lek.
- Número total de machos llamando solos o en lek.
- Número de eventos (“bouts”) de aleteo que presentaron los machos llamando (parámetro cuantificado con el auxilio de un cronómetro).
- Número de cópulas en cada especie.
- Duración de cópula.

Debido a la escasa información que se obtuvo en el comportamiento de oviposición se decidió realizar observaciones de este comportamiento en el laboratorio. En una jaula de plexiglass de 30 X 30 X 30 cm se colocó de manera individual una hembra de cada especie y se le ofrecieron 2 hospederos artificiales de diferente tamaño. Una vez que la hembra “acepto” el hospedero se procedió a cuantificar el tiempo de este comportamiento utilizando un cronómetro. En *A. acris* y *A. distincta* se utilizaron hospederos artificiales de 2 y 3 cm de diámetro. Las esferas de 2 cm se utilizaron tratando de igualar el tamaño de los hospederos (frutos) de *A. acris*. En el caso de *A. hamata* se ofrecieron esferas de 1 cm de diámetro y de consistencia más dura, debido a que esta especie oviposita en frutos de las primeras etapas de desarrollo. En las tres especies se ofrecieron además esferas de 3 cm de diámetro debido a que durante las observaciones en

la jaula de campo *A. acris* y *A. distincta* ya habían exhibido el comportamiento de oviposición en este tamaño de hospederos.

4.4 ESTUDIO DEMOGRÁFICO (CONDICIONES DE LABORATORIO)

Esta fase se llevó a cabo en el laboratorio de moscas de la fruta del Instituto de Ecología A. C. en la ciudad de Xalapa, Veracruz, bajo condiciones controladas de temperatura (25-28° C), humedad relativa (75-80%), e iluminación (12:12 horas luz / oscuridad).

Una vez emergidos, los adultos fueron colocados en grupos de 15 hembras y 15 machos en jaulas de plexiglass de 30 x 30 x 30 cm (Fig. 4) y alimentados con una de las dos dietas utilizadas durante esta fase de estudio. Las dos dietas utilizadas fueron sacarosa y proteína y sacarosa sola, las cuales fueron reemplazadas cada tercer día. En ambos casos también se proporcionó un algodón impregnado de agua purificada, el cual fue cambiado con la misma frecuencia.

La preparación de las fuentes de alimento se señala a continuación:

Dieta 1: Sacarosa y Proteína. Esta dieta consiste en una mezcla de sacarosa (J. C. Baker S.A. de C.V. Xalostoc, Edo. de México) más proteína hidrolizada en polvo (Yeast Hydrolysate Enzymatic, ICN Biomedicals, U.S.A.) en una proporción de 3:1 impregnada en tiras de papel absorbente (20 cm de largo x 6.5 cm de ancho).

Dieta 2: Sacarosa. Esta dieta consistió en proporcionar sacarosa (Baker) en forma de cristales en cajas de petri.

Estas dietas se seleccionaron debido a que son las dietas estándar en este tipo de estudios (Hendrichs *et al.*, 1993a, Hendrichs *et al.*, 1993b). Además, el usar sacarosa se justifica debido a que se ha demostrado que *Toxotripa curvicauda* (Gerstaecker), una especie perteneciente al grupo que se considera hermano de *Anastrepha* (Aluja *et al.*, 2000a), no requiere de proteína para alcanzar su madurez sexual y si los adultos de esta especie se alimentan con este material, se ocasiona su muerte prematura. Tomando en cuenta que *A. hamata* es considerada una especie primitiva dentro del género *Anastrepha* (y en consecuencia cercana a *Toxotripa*) era necesario tener un tratamiento con sacarosa para cubrir la posibilidad de que *A. hamata*, al igual que *T. curvicauda*, alcanzara su madurez sexual alimentándose solo de sacarosa.

En cada una de las jaulas se colocaron tres hospederos artificiales de agar, mismos que fueron cambiados y disecados diariamente a fin de contar los huevecillos ovipositados por las hembras (Fig. 6) (Jácome *et al.*, 1999). Para el estudio demográfico de *A. acris* y *A. distincta* se utilizaron esferas de agar de 3 cm de diámetro, mientras que en el caso de *A. hamata* se usaron esferas de 1 cm y se hicieron de una consistencia más dura. Lo anterior, debido a que esta especie oviposita en las semillas de frutos inmaduros (Aluja *et al.*, 2000a).

Los huevecillos que se obtuvieron fueron colocados en cámaras húmedas (cajas de petri conteniendo una esponja húmeda y círculos de tela sintética de color negro) (Fig. 6).

4.4.1 DISEÑO EXPERIMENTAL

Es importante señalar que debido a la rareza de estas especies no se pudo contar con el número ideal de especímenes que hubieran sido necesarios para realizar un mayor número de réplicas. Por tal motivo, el número de éstas se determinó de acuerdo al material disponible en cada especie. (Tabla 2). El haber colectado un mayor número de frutos infestados habría podido provocar una extinción local; (*A. hamata* puede ser considerada una especie en peligro de extinción, M. Aluja comunicación personal). Por esta razón, opté por tener un diseño no balanceado, pero adecuado para obtener información sobre estas especies.

Para evaluar los parámetros demográficos fue necesario inspeccionar cada jaula diariamente para registrar el número de individuos sobrevivientes y remover los muertos. Asimismo fueron removidos los hospederos y reemplazados por nuevos con la finalidad de conocer el número de huevecillos ovipositados por día. Cada esfera de agar fue cuidadosamente disecada con una navaja, y con la ayuda de una aguja de disección fueron extraídos todos los huevecillos. Posteriormente éstos fueron colocados en cámaras húmedas (Fig. 6).

El número total de huevecillos colocados en las cámaras húmedas fue revisado con ayuda de un microscopio seis días después de haber sido ovipositados con la finalidad de determinar el porcentaje de eclosión (expresado como el N_o . de huevecillos eclosionados / N_o . de huevecillos ovipuestos).

Tabla 2. Número de réplicas utilizadas en el estudio demográfico de *A. acris*, *A. distincta* y *A. hamata* de acuerdo al material existente.

Especie	Sacarosa y proteína	Sacarosa
<i>A. acris</i>	5	1
<i>A. distincta</i>	1	0
<i>A. hamata</i>	2	1

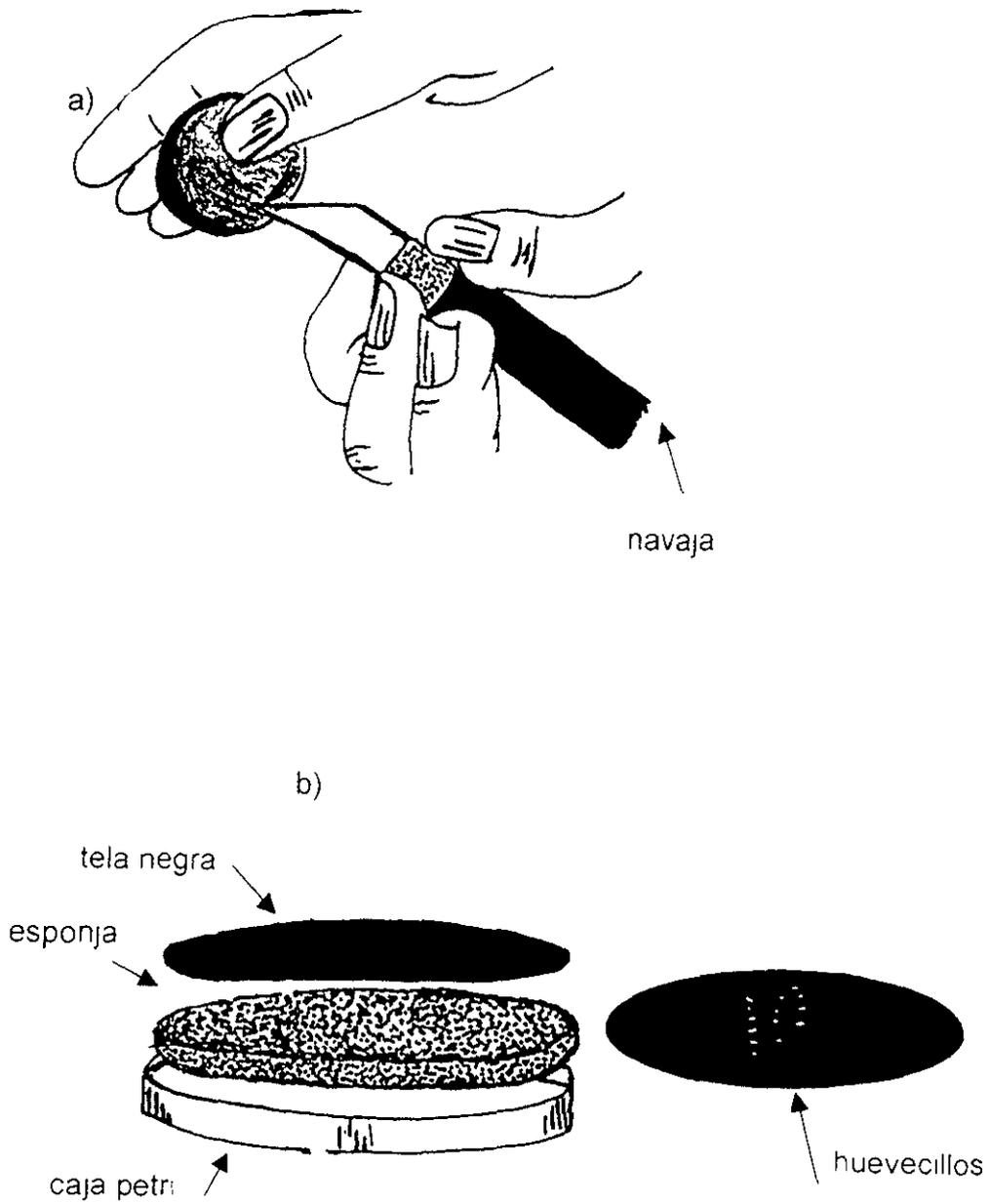


Fig. 6 a) Disección de los hospederos artificiales.

b) Cámara de eclosión para huevecillos.

4.5 ANÁLISIS DE DATOS

4.5.1 FASE JAULA DE CAMPO

Se analizaron el número de machos llamando, el número de cópulas, el número de adultos alimentándose, y el número de adultos reposando de acuerdo a la hora del día mediante un análisis de varianza paramétrico (ANOVA de una vía). Con una prueba de t se determinaron diferencias significativas entre el número de aleteos de *A. acris* y *A. distincta*.

Mediante el método de comparaciones pareadas se determinaron diferencias en la duración de la cópula de las tres especies, ésta comparación se hizo utilizando la prueba de Scheffe y la prueba de LSD. Asimismo se analizó el tiempo de oviposición, el tiempo de limpieza, el tiempo de arrastre y el número de interrupciones entre arrastre de *A. acris* de acuerdo al tamaño del hospedero mediante un análisis de varianza paramétrico (ANOVA de una vía). Finalmente, se realizó un análisis de regresión múltiple para explorar la influencia de los factores ambientales en el comportamiento de las tres especies de *Anastrepha*. Los valores citados en el texto representan promedios \pm error estándar.

4.5.2 FASE DE LABORATORIO

Para el análisis demográfico se elaboraron tablas de vida siguiendo la metodología descrita por Carey (1993). Cada tabla de vida contenía la siguiente información:

- x** edad en días
- lx** probabilidad de supervivencia a la edad x
- dx** fracción de individuos muertos

px probabilidad de sobrevivir a la edad x

qx probabilidad de morir a la edad x

Lx promedio de individuos vivos en un determinado día

Tx número de individuos vivos

mx número de huevos por hembra a la edad x

Estos parámetros sirvieron para calcular:

e_x Expectativa de vida a la edad x; $e_x = T_x / l_x$ donde $T_x = \sum L_x$ y $L_x = l_{x-1/2} d_x$

TBF Tasa Bruta de Fecundidad $TBF = \sum m_x$

R₀ Fecundidad Neta $R_0 = \sum l_x m_x$

V. RESULTADOS

5.1 COMPORTAMIENTO SEXUAL

En las Tablas 3 y 4 se resumen los principales parámetros que describen el comportamiento sexual de las tres especies estudiadas. Nótese algunas diferencias importantes como, por ejemplo, la presencia ó ausencia del aleteo y la duración de la cópula. Las señales usadas para atraer a las hembras varían de acuerdo a la especie. Se observaron interacciones entre machos residentes y machos invasores.

5.1.1 CORTEJO

Del total de machos liberados en la jaula de campo, encontramos que la mayoría participó en la actividad de cortejo ya sea de forma individual o formando parte de un lek. Asimismo, se encontró un efecto significativo en el llamado de los machos de las tres especies de acuerdo a la hora del día (ANOVA, *A. acris* g.l.= 11, $F= 41.73101$, $p < 0.01$, *A. distincta* g.l. =11, $F= 17.55371$, $p < 0.000001$ y *A. hamata* g.l.=9, $F= 17.97802$, $p < 0.000001$) (Fig. 7).

Los machos de *A. acris* realizan esta actividad durante el atardecer con un intervalo de tiempo que va de las 16:00 a las 18:00 hrs, mientras que en *A. distincta* y *A. hamata* esta actividad se lleva a cabo durante las primeras horas del día con intervalos de tiempo de 3 y 2 horas (de 6:00 a 9:00 hrs y de 9:00 a 11:00 hrs) respectivamente.

El llamado en las tres especies se distingue porque los machos hinchan las glándulas pleurales y presentan una gota de feromona sexual en la punta del

Tabla 3. Comparación del comportamiento sexual exhibido por *Anastrepha acris*, *A. distincta* y *A. hamata* bajo condiciones seminaturales

Especie	Presencia de glándulas	Secreción de feromona sexual	Aleteo durante la actividad de llamado	Núm. de eventos de aleteo por min. (promedio ± ES)	Formación de leks	Núm. de machos en lek (promedio ± ES)	Núm. de cópulas registradas	Duración de cópula (min) (promedio ± ES)
<i>A. acris</i>	Presentes	Presente	Presente	88.0 ± 5.67	Si forman	3.00 ± 1.84	43	33.56 ± 2.01
<i>A. distincta</i>	Presentes	Presente	Presente	64.1 ± 2.66	*No se observaron	*No se observaron	25	58.60 ± 2.79
<i>A. hamata</i>	Presentes	Presente	Ausente	*No Presenta aleteo	Si forman	3.00 ± 0.35	4	327.5 ± 3.32

Tabla 4. Resumen de los patrones de comportamiento exhibidos por *A. acris*, *A. distincta* y *A. hamata*.

Comportamiento	Especie		
	<i>A. acris</i>	<i>A. distincta</i>	<i>A. hamata</i>
Cortejo	Durante este comportamiento los machos atraen a las hembras mediante un movimiento vigoroso de las alas, asimismo se observan las glándulas pleurales hinchadas y una gota de feromona en la punta del proctíger. Este comportamiento se puede observar en individuos solitarios o en aquellos que forman parte de un grupo de machos llamando simultáneamente (lek).	En esta especie el cortejo incluye un movimiento vigoroso de las alas, la presencia de una gota de feromona en la punta del proctíger y las glándulas pleurales hinchadas.	La ausencia del aleteo es una característica distintiva de esta especie. Los machos recorren pequeñas distancias a lo largo de las ramas, del pedúnculo y del borde de las hojas. Durante este recorrido van arrastrando el proctíger y probablemente depositando una feromona para marcar su territorio. También se observa la presencia de una gota de feromona en la punta del proctíger y las glándulas pleurales hinchadas. Movimientos vibratorios del cuerpo se pueden observar al estar cerca de las hembras. De igual manera que en <i>A. acris</i> , en esta especie se observa la formación de leks.
Interacciones	Se observan interacciones entre machos residentes y machos invasores, en ocasiones éstos últimos son ahuyentados del territorio a través de peleas corporales. En lugares donde se forman leks se puede observar competencia por ocupar un mejor sitio dentro del mismo y así tener una mayor oportunidad en la selección de las hembras.	Las interacciones observadas en esta especie son similares a las descritas en <i>A. acris</i> . No así en las zonas de lek, debido a que en esta especie no se observo este comportamiento.	En esta especie se observa que los machos interactúan mediante peleas corporales. Asimismo durante los enfrentamientos se pueden observar movimientos vigorosos de las alas provocando la caída de uno o de ambos adversarios.
Cópula	Cuando la hembra es atraída por el macho al sitio de cortejo, éste la monta para iniciar la cópula, la cual tiene una duración promedio de 33.56±2.01 minutos	El comportamiento de cópula en esta especie es similar al de <i>A. acris</i> con una duración promedio de 58.60±2.7 minutos.	Una vez que el macho atrae a la hembra se acerca lentamente a ella con movimientos vibratorios del cuerpo. En esta especie la duración promedio de cópula es de 327.5±3.32 minutos.

Continuación.....Tabla 4.

Comportamiento	<i>A. acris</i>	<i>A. distincta</i>	<i>A. hamata</i>
Oviposición	<p>Exploración. Una vez que la hembra se posa en un fruto recorre la superficie del mismo tocándolo a través de receptores táctiles en antenas, partes bucales y ovipositor. Si el fruto es aceptado la hembra inserta el aculeus y deposita sus huevecillos, al finalizar este comportamiento limpia el aculeus tocando varias veces con sus extremidades posteriores, enseguida recorre nuevamente el fruto arrastrando el aculeus sobre la superficie del fruto y depositando una feromona (marcaje). Este recorrido es interrumpido en varias ocasiones cuando la hembra se detiene para limpiar nuevamente el aculeus y finaliza cuando la hembra abandona el fruto.</p>	<p>El comportamiento de oviposición en esta especie es muy similar al que exhiben las hembras de <i>A. acris</i>, sin embargo el marcaje de los frutos es más continuo, es decir el número de interrupciones es menor comparado con <i>A. acris</i>.</p>	<p>A diferencia de otras especies del género <i>Anastrepha</i>, se ha encontrado que las hembras de <i>A. hamata</i> nunca marcan el fruto</p>
Reposo	<p>Durante el comportamiento de reposo se observa que los individuos permanecen el mayor tiempo inmóviles, ubicados preferentemente en el envés de las hojas y eventualmente se observan movimientos de las extremidades anteriores y posteriores para llevar a cabo actividades de limpieza.</p>	<p>- similar al comportamiento que exhibe <i>A. acris</i> -</p>	<p>- similar al comportamiento que exhibe <i>A. acris</i> -</p>
Alimentación	<p>El comportamiento de alimentación en el género <i>Anastrepha</i> es muy similar al que se ha observado en otras especies de tefritidos. Se observa a los individuos tocando suavemente la superficie del fruto con la proboscis, mediante la cual absorben líquidos "succión". Asimismo se observa el comportamiento de "burbujeo" el cual se distingue por la formación de una gota de líquido que es retenida en la punta de la proboscis por un tiempo determinado. También se ha observado el comportamiento de "regurgitación" en el cual un adulto deposita una serie de gotas en la superficie de una hoja y posteriormente las reabsorbe. En esta especie las larvas se alimentan de la pulpa de los frutos maduros.</p>	<p>- similar al comportamiento que exhibe <i>A. acris</i> -</p>	<p>- similar al comportamiento que exhibe <i>A. acris</i> -</p> <p>* A diferencia de <i>A. acris</i> y <i>A. distincta</i> las larvas de <i>A. hamata</i> se alimentan de las semillas de los frutos.</p>

NÚMERO (PROMEDIO ± ES) DE MACHOS LLAMANDO

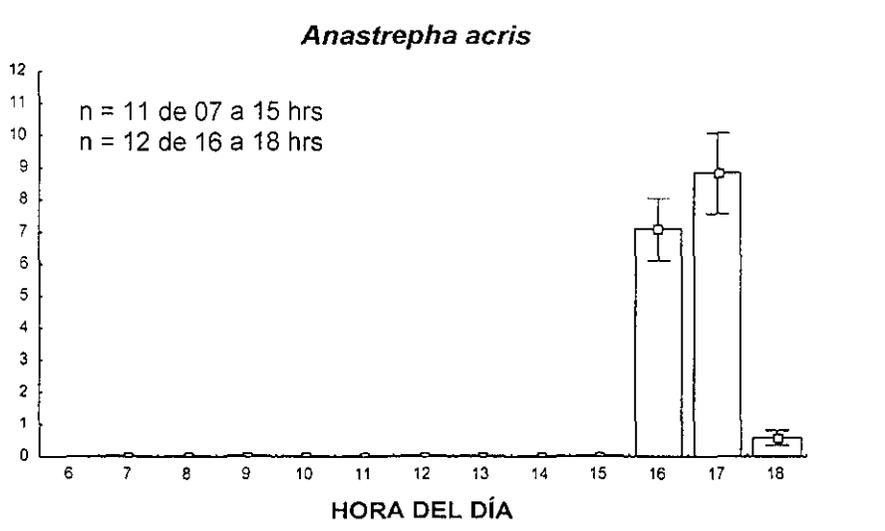
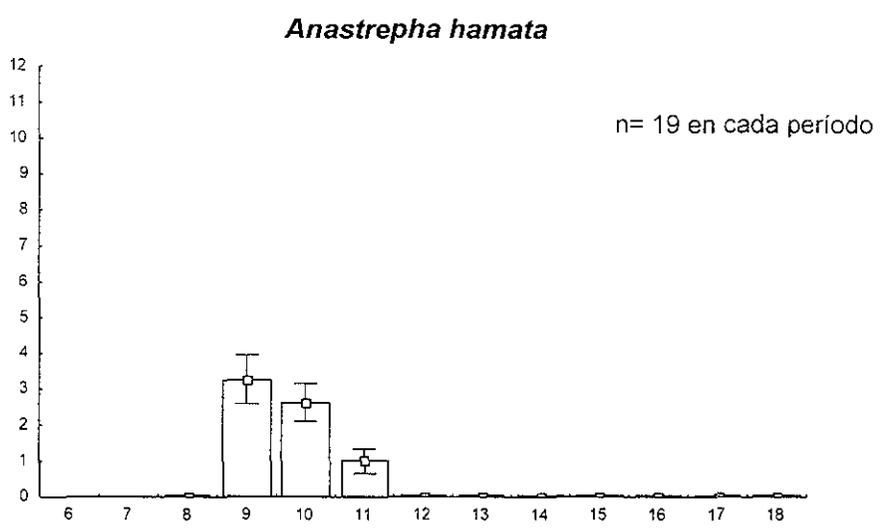
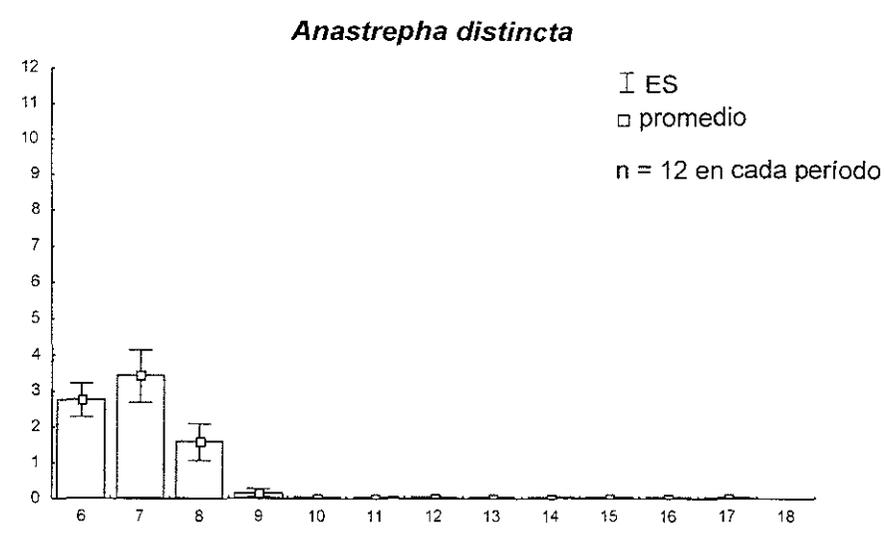


Fig. 7 Número (promedio ± ES) de machos de *Anastrepha acris*, *A. distincta* y *A. hamata* llamando de acuerdo a la hora del día.

proctíger. En *A. acris* y *A. distincta* se observa además un aleteo vigoroso y movimientos del proctíger tocando repetidamente el envés de la hoja. Dentro de este género hay especies que presentan un aleteo tan vigoroso que resulta difícil cuantificarlo (e. g., *A. ludens*), sin embargo en estas dos especies se pudo contar el número de aleteos en intervalos de tiempo de 1 minuto (88 ± 5.67 y 64.1 ± 2.66 aleteos / min, respectivamente). Esta diferencia es estadísticamente significativa (Prueba de t, $t = 3.18$, $p = 0.001$).

Con respecto a *A. hamata*, la ausencia del aleteo es una característica de esta especie. Los machos recorren pequeñas distancias a lo largo de las ramas, del pedicelo y del borde de las hojas y durante este recorrido van arrastrando con el proctíger, probablemente depositando una feromona que les permite marcar su territorio (Fig. 8). Una vez que las hembras son atraídas por los machos, éstos se acercan lentamente con movimientos vibratorios del cuerpo semejantes a un péndulo de reloj.

5.1.2 FACTORES AMBIENTALES Y EL COMPORTAMIENTO DE LLAMADO

El comportamiento de llamado de los machos de *A. acris* y *A. distincta* se vio relacionado con la intensidad de luz, mientras que en *A. hamata*, la temperatura fue el factor ambiental que tuvo relación en la finalización de la actividad de llamado, a medida que la temperatura se incrementa el número de machos que llaman disminuye.

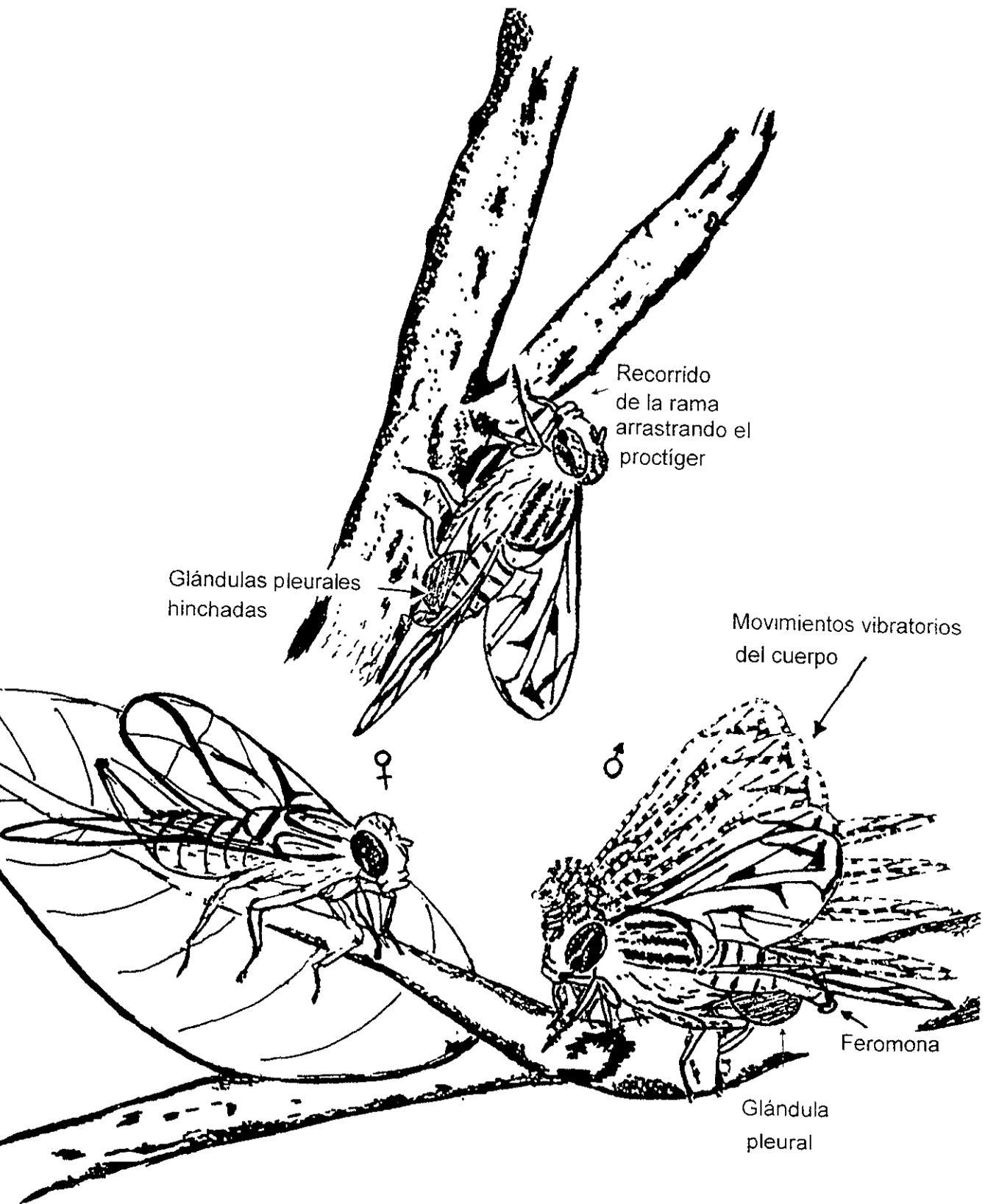


Fig. 8 Comportamiento de llamado que exhiben los machos de *A. hamata*.

El análisis de regresión múltiple indicó que sólo una variable en cada caso se correlaciona significativamente con este comportamiento, por tal motivo se presentan los resultados del análisis tomando en cuenta la variable que tiene un efecto significativo en el comportamiento de llamado de estas especies (Tabla 5).

5.1.3 LEKS

En el caso de *A. acris* se observaron cinco zonas de lek, la zona 1 se ubicó en el follaje del árbol 3 en la parte SO de la jaula, mientras que las zonas 2, 3, 4 y 5 se ubicaron en el follaje de los árboles 28, 22, 15 y 20 respectivamente en la parte NE de la jaula. En las zonas 1 y 3 se registró el mayor número de leks (9 y 6 respectivamente de un total de 20 leks formados en esta especie), el resto se distribuyó en las zonas 2, 4 y 5. El número máximo de machos observados participando en cada lek fue de cinco, siendo el mínimo de tres.

En *A. hamata* se observó la formación de 7 leks dentro del follaje del árbol 13, en la parte NE de la jaula, 6 de éstos se ubicaron en la parte alta del árbol, mientras que sólo 1 se ubicó en la parte baja. El número máximo de machos que participaron en leks para esta especie fue de cinco, siendo el mínimo de tres. En *A. distincta* no se registró este comportamiento ya que solo se registraron machos llamando de manera individual.

5.1.4 INTERACCIONES ENTRE MACHOS

Las interacciones entre machos se observaron durante la actividad de llamado, principalmente en las zonas de lek. En *A. acris* se registro un total de 23 eventos, de éstos, 14 fueron dominados por el macho "residente" (i.e., los machos

Tabla 5. Valores del análisis de regresión múltiple de los factores ambientales que influyeron en el comportamiento de llamado de *A. acris*, *A. distincta* y *A. hamata*. Se consideró temperatura e intensidad de luz en el análisis.

Espece	Valor de R	Valor de P	Ecuación Y = a + b (x)	Intervalo de valores utilizados en el análisis
<i>A. acris</i>	R = 0.61	P < 0.000001	# ♂ llamando = 7.43 - 0.23 (Luz)	0.7 - 51.5 (lux)
<i>A. distincta</i>	R = 0.34	P = 0.025935	# ♂ llamando = 1.56 + 0.34 (Luz)	1.1 - 55.3 (lux)
<i>A. hamata</i>	R = -0.33	P < 0.001	# ♂ llamando = 1.85 - 0.22 (Temp °C)	13 - 28.8 (Temp °C)

que se encontraban al iniciar la interacción permanecieron en el mismo lugar después de interactuar con un macho “invasor”).

En *A. distincta* se registraron 6 eventos, de los cuales, 4 fueron dominados por el macho residente, durante la interacción se observó contacto con la cabeza y extremidades anteriores. En *A. hamata* se registraron 16 eventos por la defensa de un territorio. Al contacto del cuerpo y de las extremidades de ambos adversarios se observó la caída en 6 ocasiones del macho invasor, mientras que en 4 ocasiones se observó la caída de ambos adversarios. Asimismo, se observó un desplazamiento acelerado a lo largo del territorio defendido. Cabe señalar que esta especie no presenta movimiento de las alas durante el llamado de los machos, sin embargo se puede apreciar un movimiento vigoroso de las mismas durante la interacción entre ellos por la defensa de un territorio (e.g. hoja, pedúnculo ó rama).

5.1.5 CÓPULAS

Se observaron un total de 73 cópulas de las cuales 43 fueron observadas en *A. acris*, 25 en *A. distincta* y únicamente cuatro en *A. hamata*. En la Figura 9 se muestra la frecuencia de cópulas en cada especie.

En *A. acris* se observó que del total de hembras que copularon, 9 de ellas tuvieron apareamientos múltiples, los cuales fluctuaron de dos a cuatro. En *A. distincta* sólo 5 de las hembras que copularon tuvo una segunda cópula y no hubo hembras que tuvieran más de dos cópulas. Finalmente, en *A. hamata* no se observaron recópulas.

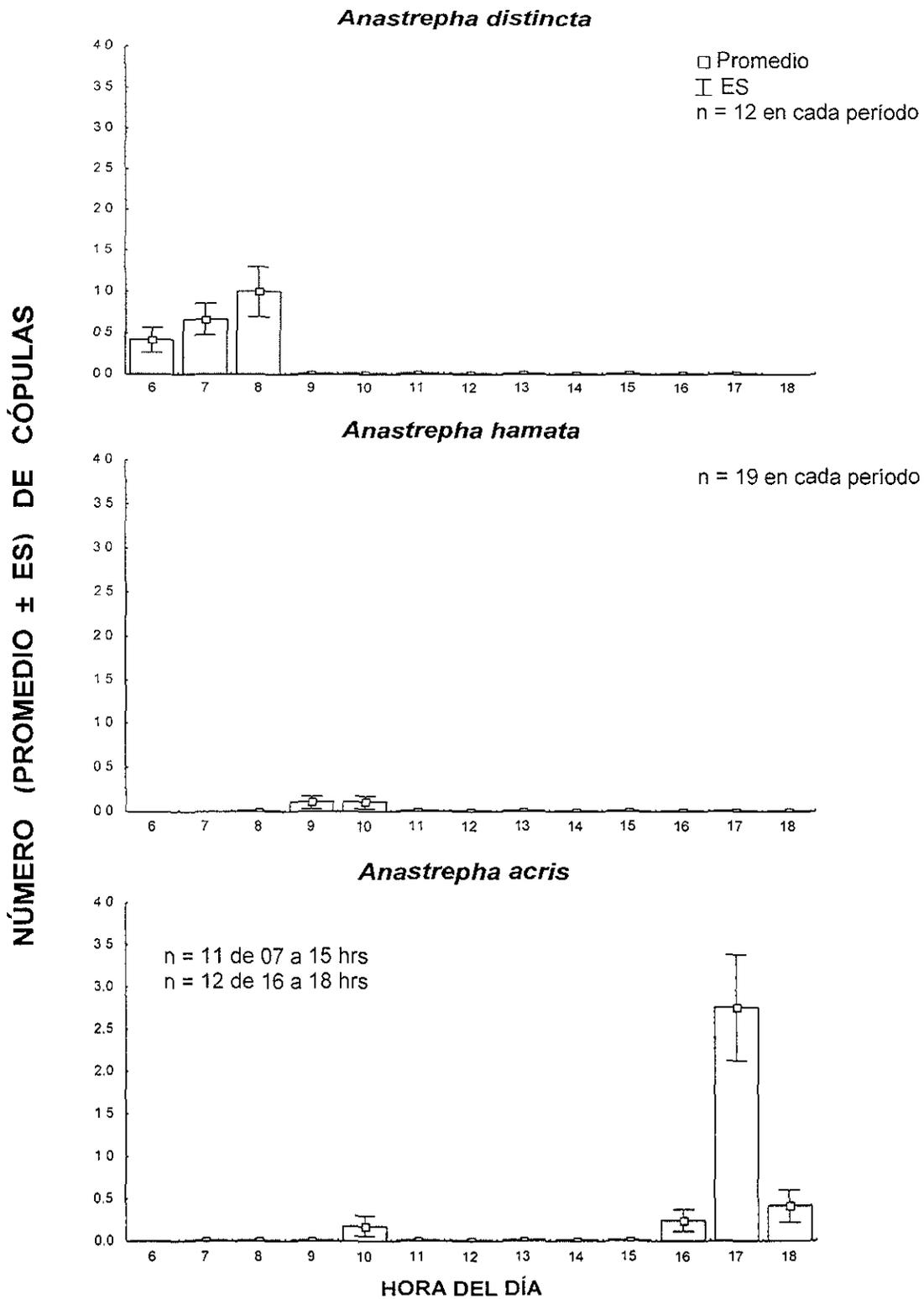


Fig. 9 Número (promedio \pm ES) de cópulas registradas en *Anastrepha acris*, *A. distincta* y *A. hamata* de acuerdo a la hora del día.

5.1.5.1 DURACIÓN DE LAS CÓPULAS

Se encontraron diferencias significativas en la duración de cópula en función de la especie (ANOVA, g.l.= 2, $F= 885.4674$, $p < 0.01$), con el método de comparaciones pareadas (prueba de Scheffe y prueba de LSD) se comprobó que en *A. hamata* los apareamientos duraron significativamente más que en *A. distincta* y *A. acris*. A su vez, las cópulas de *A. distincta* también duraron más que las de *A. acris* (Fig. 10).

5.2 COMPORTAMIENTO DE OVIPOSICIÓN

En condiciones seminaturales (i.e., jaula de campo) se registraron siete eventos del comportamiento de oviposición, de los cuales sólo uno corresponde a *A. acris* y el resto a *A. distincta*. En *A. acris* se observó que la hembra arrastró el aculeus por 3 segundos al concluir la oviposición y posteriormente abandono el hospedero. Debido a la escasa información obtenida en la jaula de campo, se decidió ampliar las observaciones en el laboratorio, en donde se registraron 33 eventos de este comportamiento. Las hembras de esta especie depositan una sustancia, probablemente una feromona de marcaje, al finalizar la oviposición (Fig.11). Asimismo, se observó que tanto el arrastre del aculeus como el número de intentos de oviposición y el número de interrupciones durante este comportamiento están relacionados con el tamaño del hospedero.

El análisis estadístico mostró diferencias significativas (ANOVA, $n=33$, g.l.=1, $F= 8.568624$, $p= 0.006$) en el número de intentos de oviposición con respecto al tamaño del hospedero. En las esferas de 2 cm de diámetro ($n= 18$) se observó que las hembras iniciaban la oviposición al momento de arribar en ellas, mientras

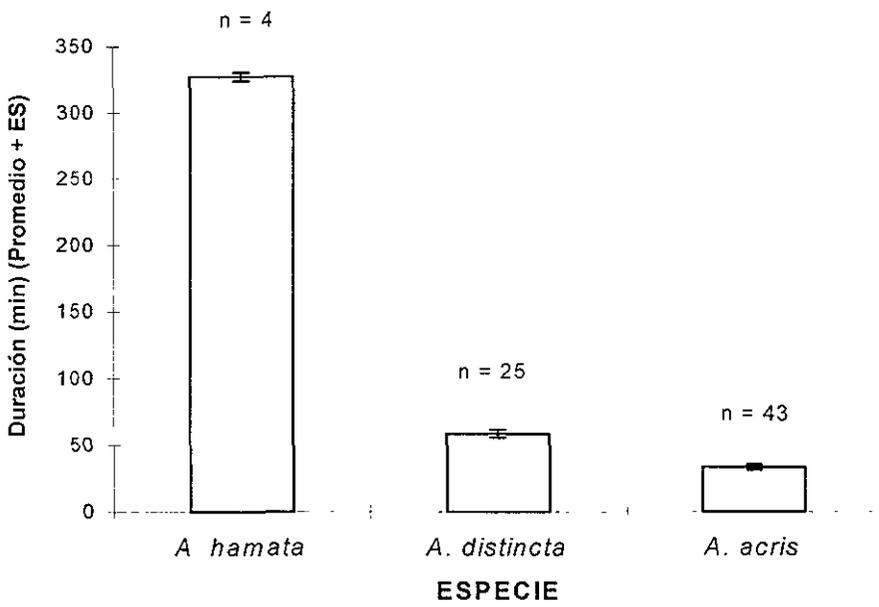


Fig. 10 Duración (promedio \pm ES) de las cópulas de *Anastrepha acris*, *A. distincta* y *A. hamata*.

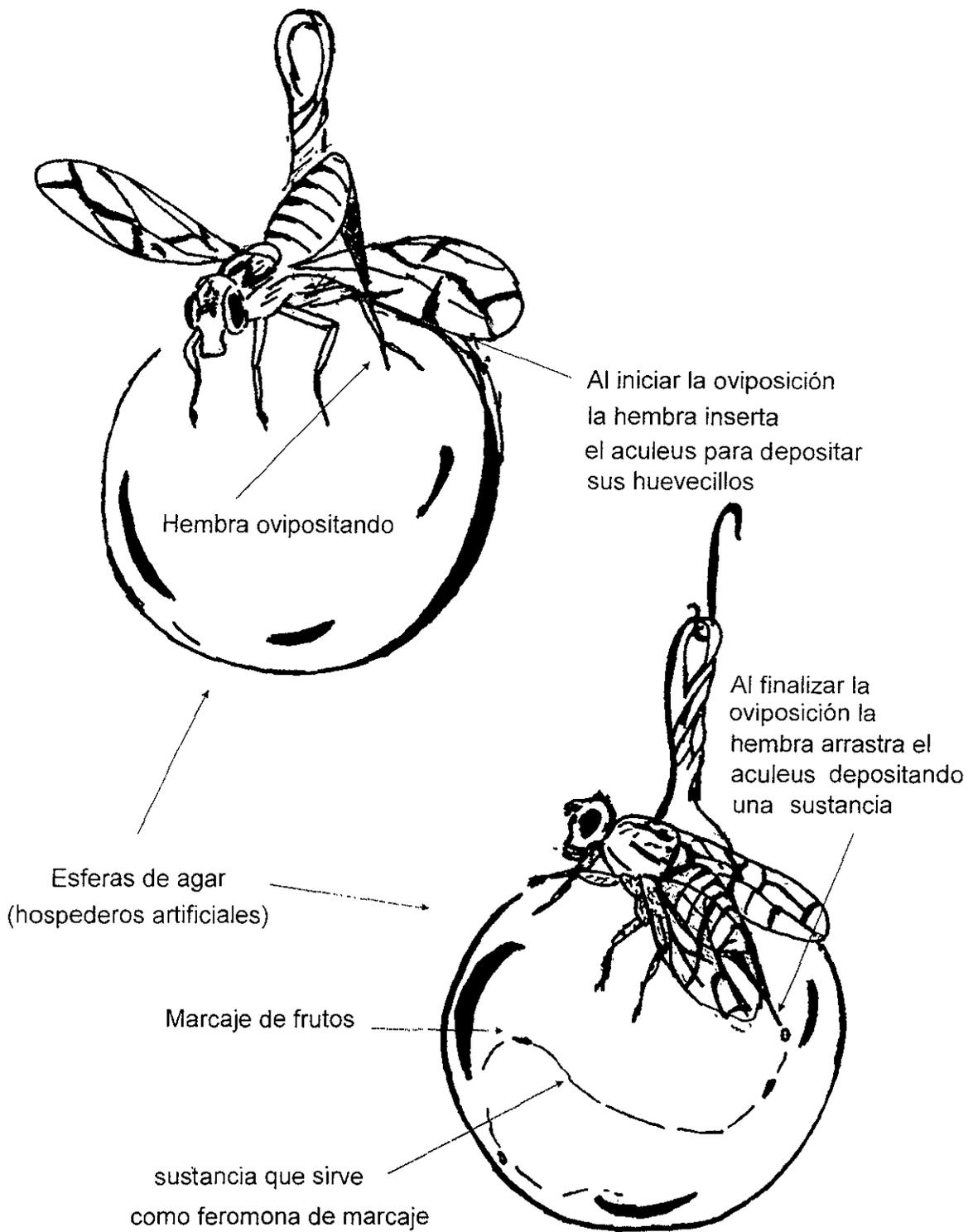


Fig. 11 Comportamiento de oviposición y marcaje de frutos, que muestran las hembras de *Anastrepha acris*.

que en las esferas de mayor tamaño (n=15) se observó un comportamiento de exploración del fruto, siendo el número de intentos de oviposición de 1.73 ± 0.65 .

En lo que se refiere al tiempo de oviposición no se observaron diferencias con respecto al tamaño de los hospederos (n=33) (ANOVA, g.l.=1, F= 0.894434, p= 0.351592) ya que en los hospederos de 3 cm de diámetro (n=15) se registró un tiempo promedio de 59.13 ± 4.76 s y en los de 2 cm de diámetro (n=18) se registró un tiempo de 79.39 ± 19.09 s.

Al analizar el tiempo que emplean las hembras para la limpieza después de la oviposición no se encontraron diferencias de acuerdo al tamaño del hospedero (ANOVA, g.l.=1, F= 0.001079, p= 0.974005) ya que el tiempo de limpieza en las esferas grandes (n=15) y chicas (n=18) fue de 14.66 ± 2.88 s y 14.55 ± 1.94 s respectivamente.

El análisis estadístico mostró diferencias significativas en el tiempo de arrastre del aculeus con respecto al tamaño del hospedero (n=33) (ANOVA, g.l.=1, F= 24.76283, p = 0.000023). En hospederos de 2 cm de diámetro (n=18) se registró un tiempo promedio de 47.44 ± 3.98 s mientras que en los hospederos de 3 cm de diámetro (n=15) el tiempo promedio fue de 22.8 ± 2.55 s. Cabe mencionar que en ambos tamaños de hospedero se observó que el arrastre del ovipositor no fue continuo ya que se presentaron interrupciones de reposo y de limpieza. Asimismo, el número de interrupciones presentó diferencias de acuerdo al tamaño del hospedero (ANOVA, g.l.= 1, F= 16.50213, p = 0.000307). En las esferas de 2 cm de diámetro (n=18) el promedio de interrupción fue de 0.72 ± 0.17 s, mientras que en las esferas de 3 cm (n=15) fue de 1.93 ± 0.25 s (Fig. 12).

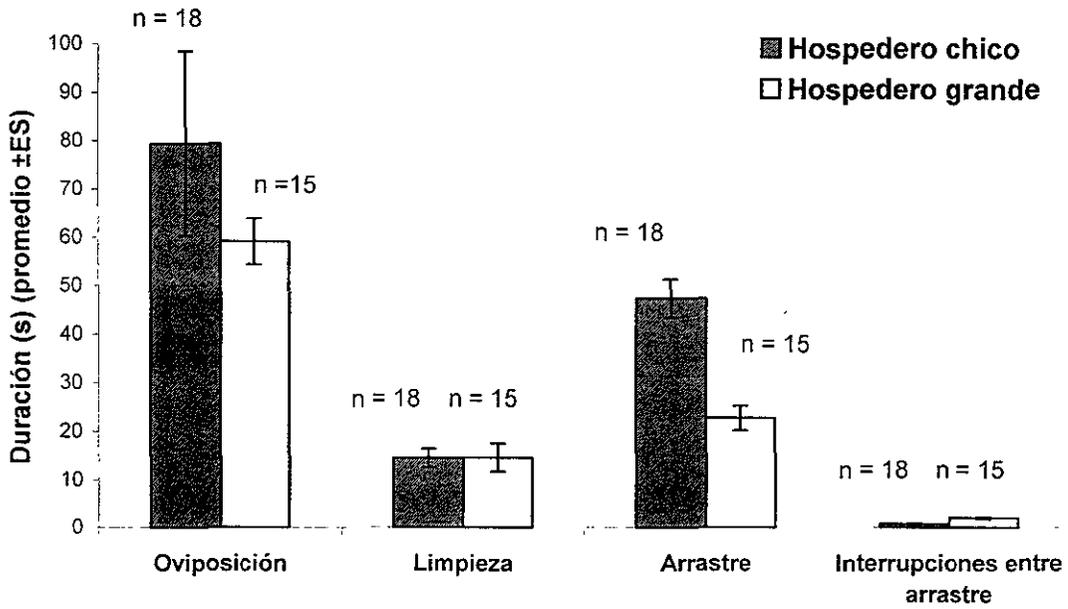


Fig. 12 Duración del comportamiento de oviposición, limpieza, arrastre e interrupciones entre arrastre que presentan las hembras de *A. acris* de acuerdo al tamaño del hospedero artificial.

En el caso de *A. distincta*, el comportamiento de oviposición es muy semejante al que exhiben las hembras de *A. ludens* (según lo reportado por Aluja *et al.*, 2000a). En esta especie también se observa un comportamiento de exploración. Una vez que la hembra “acepta” el hospedero, inicia la oviposición con una duración promedio de 107.11 ± 4.18 s. Al finalizar esta conducta, continúa con el marcaje del hospedero registrando un tiempo promedio de marcaje de 602.47 ± 64.9 s. De manera similar a *A. acris*, se observó que el arrastre del ovipositor no fue continuo. A diferencia de las especies antes mencionadas, en *A. hamata* no se observó ninguna oviposición .

5.3 COMPORTAMIENTO DE ALIMENTACIÓN

En las observaciones del comportamiento de alimentación se determinaron diferencias significativas entre los machos de *A. acris* y *A. hamata*, con respecto a la hora del día (ANOVA, g.l.=11, F= 2.454221, p= 0.008302 y g.l.= 9, F= 2.960352, p= 0.002635 respectivamente) (Fig. 13). Se observó que una vez que los adultos se posaban sobre el alimento, iniciaban la “succión” del mismo a través de la proboscis. Asimismo se tuvo la oportunidad de observar el comportamiento de “burbujeo” en cinco individuos (un macho y una hembra de *A. acris*, un macho de *A. distincta* y dos hembras de *A. hamata*). El comportamiento de “regurgitación” sólo se observó en un macho de *A. acris*, en este caso, el macho depositó 21 gotas en la superficie de una hoja durante un lapso de 1 min 52 s y posteriormente procedió a succionarlas (Fig. 14).

NÚMERO (PROMEDIO ± ES) DE ADULTOS ALIMENTÁNDOSE

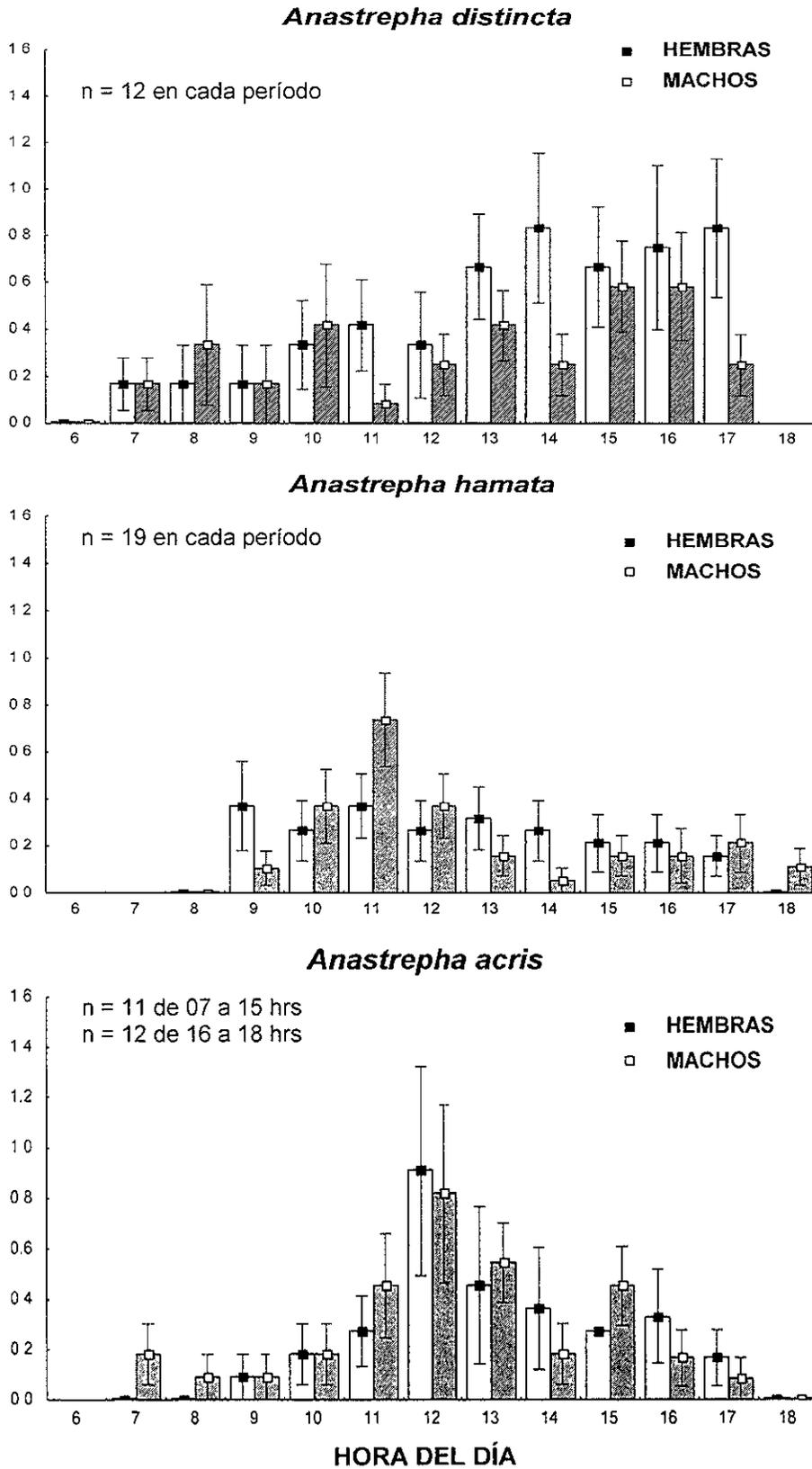


Fig. 13 Número (promedio ± ES) de adultos de *Anastrepha acris*, *A. distincta* y *A. hamata* alimentándose de acuerdo a la hora del día.

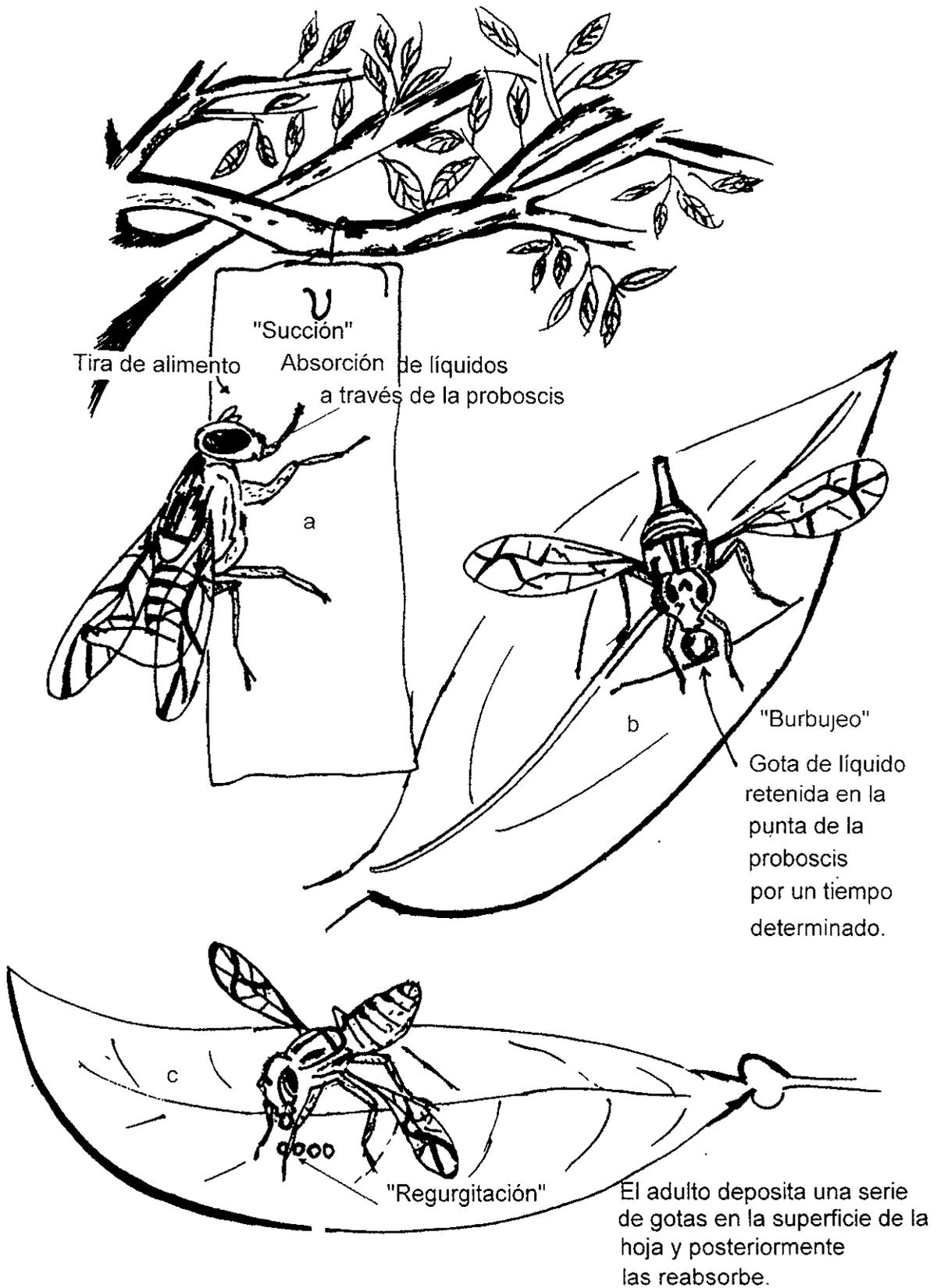


Fig. 14 Comportamiento de alimentación: a) "succión", b) "burbujeo" y c) "regurgitación".

5.4 COMPORTAMIENTO DE REPOSO

En los recorridos de cada hora se pudo observar a los adultos de ambos sexos posarse principalmente en el envés de las hojas. Dentro del período de observación de *A. acris* se registraron 25 eventos / hr de este comportamiento (3378 eventos en 135 hrs de registro, de los cuales el 50.58% correspondieron a las hembras y el 49.11% a los machos); en lo que respecta a *A. distincta* se registraron 16 eventos / hr (2317 eventos en 144 hrs de registro, 57.7% corresponden a las hembras y 42.25% a los machos). Finalmente, se registraron 23 eventos / hr para *A. hamata* (4421 eventos en 190 hrs de registro de los cuales el 56.32% representan a las hembras y el 43.67 % a los machos).

En la Figura 15 se presenta el número promedio de adultos reposando durante el período de observación. Existen diferencias significativas en los adultos de ambos sexos de *A. acris* y en los machos de *A. hamata* de acuerdo a la hora del día (ANOVA ♂, g.l.= 11, F= 16.60649, p= 0.000001, ♀ g.l.=11, F= 5.600863, p= .00001 y g.l.= 9, F= 4.678931, p= .000014 respectivamente).

5.5 DEMOGRAFÍA

5.5.1 SUPERVIVENCIA

Los datos sobre la supervivencia (expresada como expectativa de vida) de los adultos de *A. acris*, *A. distincta* y *A. hamata* bajo condiciones de laboratorio se presentan en la Tabla 6.

De los individuos alimentados con sacarosa y proteína se encontró que *A. hamata* es la especie con la mayor expectativa de vida (♀101.55 ± 18.45 días y ♂ 81.80 ± 26.16 días) mientras que *A. acris* y *A. distincta* presentan una expectativa

NÚMERO (PROMEDIO ± ES) DE ADULTOS REPOSANDO

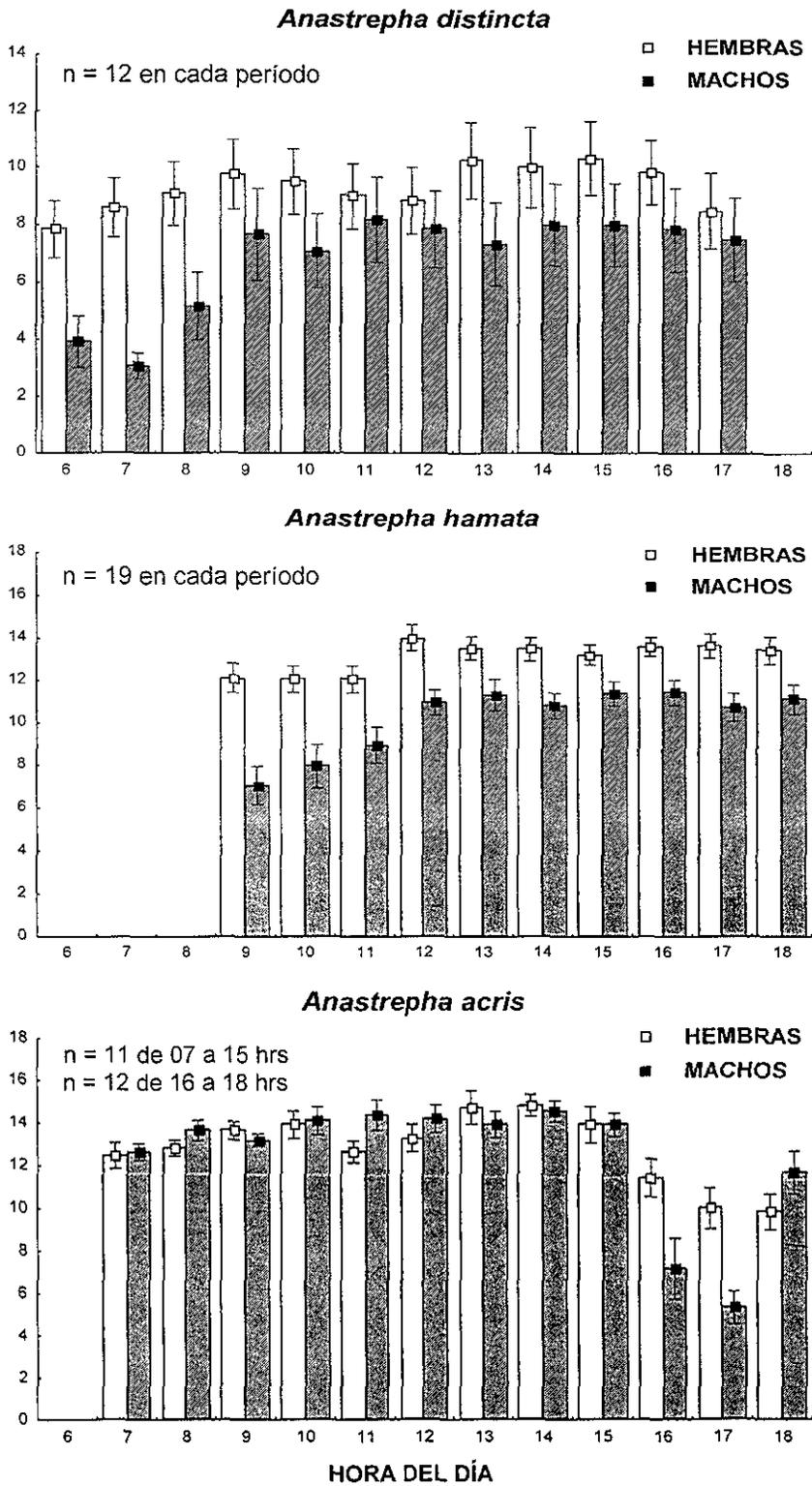


Fig. 15 Número (promedio ± ES) de adultos de *Anastrepha acris*, *A. distincta* y *A. hamata* reposando de acuerdo a la hora del día.

Tabla 6. Expectativa de vida y longevidad máxima de *Anastrepha acris*, *A. distincta* y *A. hamata* de acuerdo a la dieta ingerida como adultos (sacarosa y proteína [S+P] y sacarosa [Sac]).

Especie (de acuerdo a la dieta)	Expectativa de vida		Longevidad máxima de todas las jaulas (días)		Longevidad máxima Promedio ± ES (días)	
	♀	♂	♀	♂	♀	♂
Dieta: S + P						
<i>A. acris</i>	64.53 ± 6.40	70.43 ± 8.96	189	181	147.0 ± 15.2	144.6 ± 14.1
<i>A. distincta</i>	61.6333 *	51.97*	120	87	120*	87*
<i>A. hamata</i>	101.55 ± 18.45	81.80 ± 26.16	223	208	221.5 ± 15	171.5 ± 36.5
Dieta: Sac						
<i>A. acris</i>	66.5*	43.97*	138	100	138*	100*
<i>A. hamata</i>	99.9*	66.77*	189	165	189*	165*

(*) No hubo réplicas debido a las poblaciones tan bajas en la naturaleza (ver página 27)

de vida menor a la de *A. hamata*. Por lo que respecta a los adultos alimentados con sacarosa se encontró que la expectativa de vida es similar a la reportada en los adultos alimentados con sacarosa y proteína.

La curva de supervivencia en relación a la edad se presenta en las Figuras 16A y 16B. En ella se puede observar que las hembras de las tres especies sobreviven más en comparación a los machos.

5.5.2 LONGEVIDAD MÁXIMA Y MÁXIMA PROMEDIO

La longevidad máxima de hembras de *A. acris* y *A. distincta* alimentadas con una dieta de sacarosa y proteína fue de 189 y 120 días respectivamente, mientras que en las hembras de *A. hamata* se registró una longevidad máxima de 223 días. En lo que se refiere a los machos alimentados con la misma dieta se encontró una longevidad máxima de 181 días en *A. acris*, 87 días en *A. distincta* y 208 días en *A. hamata*.

En el caso de las hembras alimentadas únicamente con sacarosa se encontró una longevidad máxima de todas las jaulas de 138 días en *A. acris* y 189 días en *A. hamata*. Los resultados obtenidos para los machos de *A. acris* y *A. hamata* alimentados con sacarosa fue de 100 y 165 días, respectivamente.

La longevidad máxima promedio de las hembras de *A. acris* alimentadas a base de sacarosa y proteína fue de 147.0 ± 15.2 días, mientras que los machos presentaron una longevidad máxima promedio de 144.6 ± 14.1 días. Con respecto a los adultos de *A. hamata* alimentados con la misma dieta se obtuvieron los siguientes resultados en la longevidad máxima promedio: hembras 221.5 ± 1.5 días y machos 171.5 ± 36.5 días.

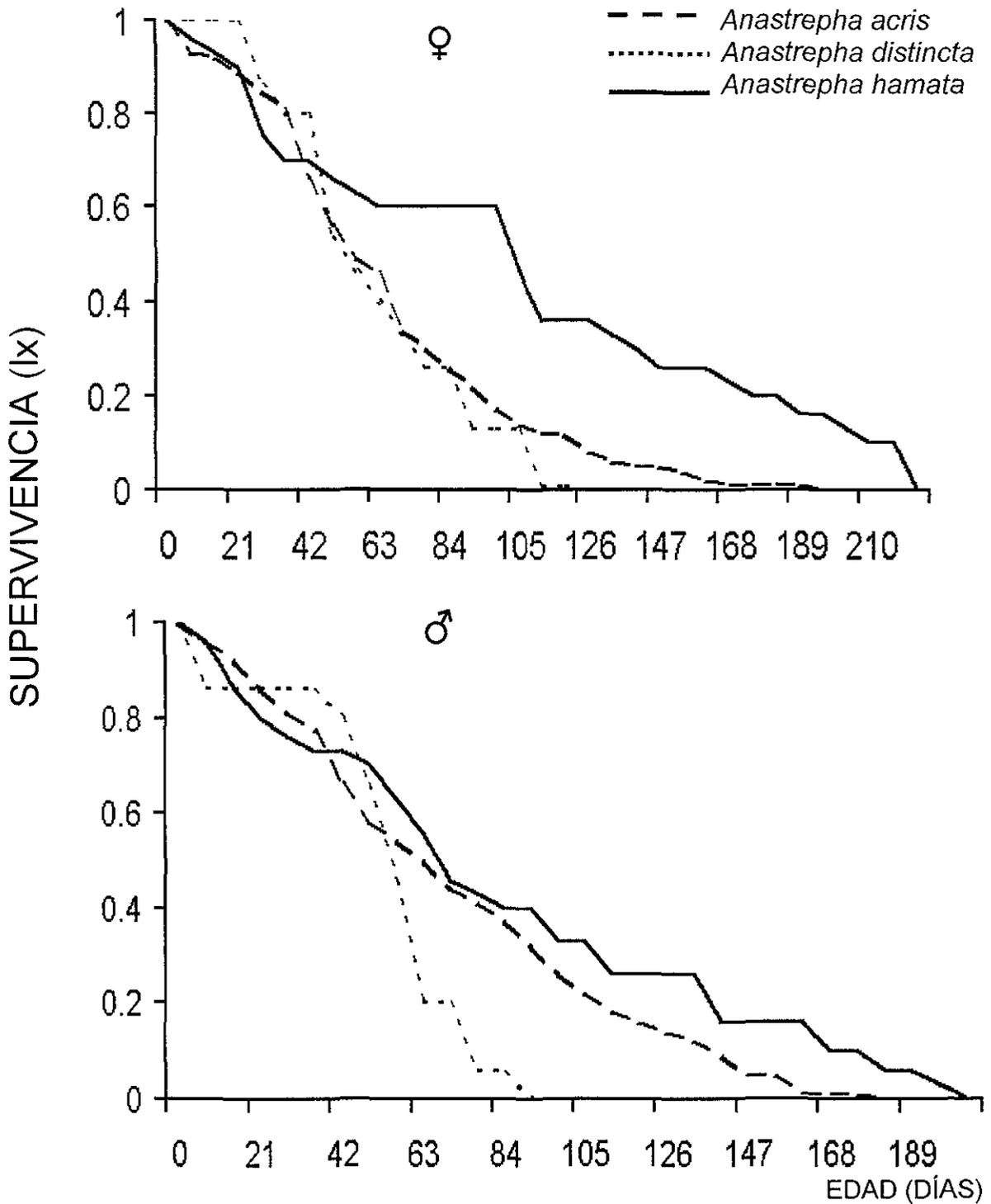


Fig. 16A Curva de supervivencia para adultos (hembras y machos) de *Anastrepha acris*, *A. distincta* y *A. hamata* alimentados con una dieta de sacarosa y proteína.

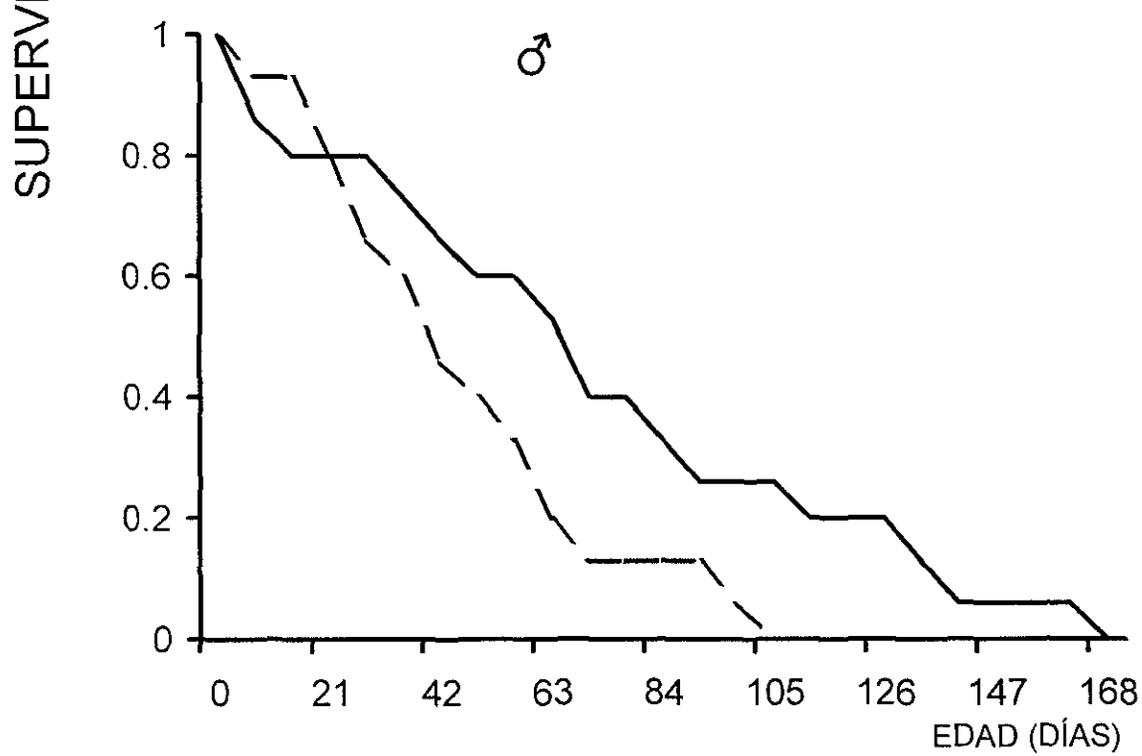
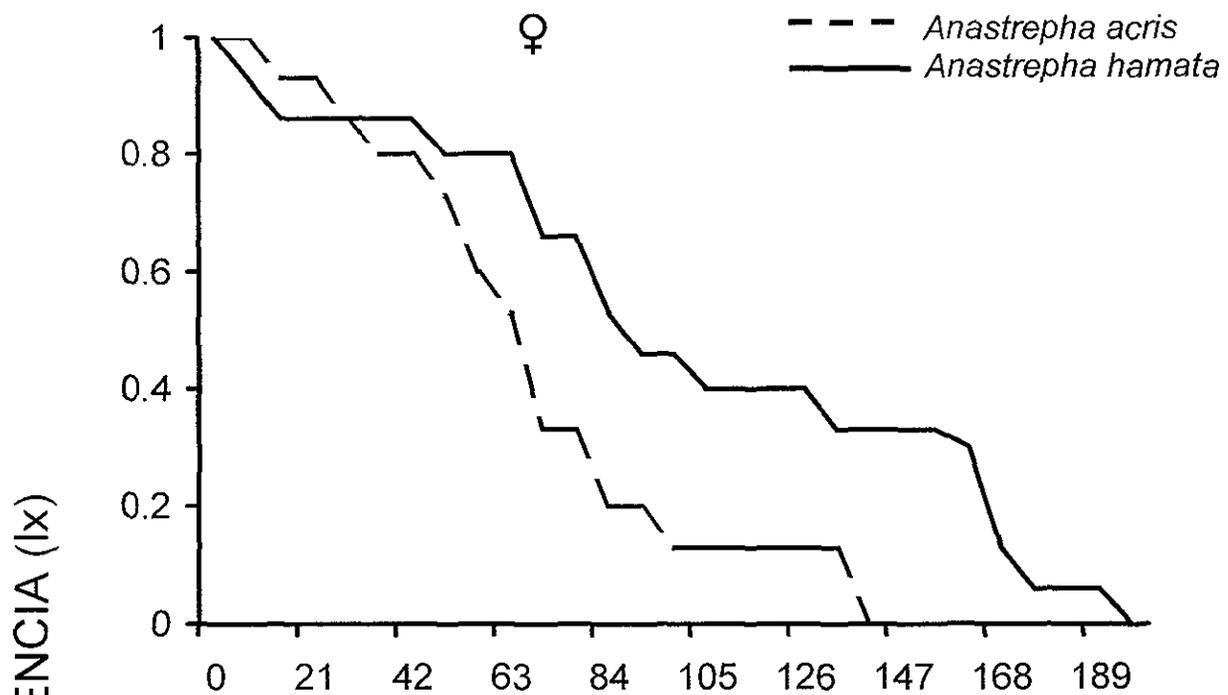


Fig. 16B Curva de supervivencia para adultos (hembras y machos) de *Anastrepha acris* y *A. hamata* alimentados con una dieta de sacarosa.

5.5.3 FECUNDIDAD

Los patrones de fecundidad fueron calculados únicamente en las especies de *A. acris* y *A. distincta*, ya que en los hospederos de *A. hamata* no se encontraron huevecillos durante el estudio demográfico (Tabla 7).

5.5.3.1 FECUNDIDAD BRUTA (mx) Y FECUNDIDAD NETA (l_xm_x)

En el caso de *A. acris* el valor más alto de la fecundidad bruta, así como la fecundidad neta se observó en las hembras que fueron alimentadas a base de una dieta de proteína y sacarosa. Las hembras de *A. distincta* alimentadas con proteína y sacarosa presentan valores de 247.8 para la fecundidad bruta y 136.87 para la fecundidad neta. En la Figura 17 se observa como varió la fecundidad en función a la edad.

5.5.4 FERTILIDAD

La fertilidad con respecto al tiempo se resume en la Figura 18. Es importante señalar que estos resultados únicamente se observaron en las especies de *A. acris* y *A. distincta* alimentadas a base de una dieta de sacarosa y proteína.

Tabla 7. Tasa de fecundidad bruta, tasa de fecundidad neta y porcentaje de días con oviposición en hembras de *Anastrepha acris* y *A. distincta* alimentadas con sacarosa y proteína, y sacarosa sola.

Parámetro	<i>A. acris</i>	<i>A. acris</i>	<i>A. distincta</i>
Dieta	Proteína y Sacarosa	Sacarosa	Proteína y Sacarosa
Fecundidad bruta	595.45 ± 66.69	*21.87	*247.80
Fecundidad neta	276.29 ± 38.60	*13.73	*136.87
Días / oviposición (%)	74.76	*24.63	*50.83

(*) No hubo réplicas

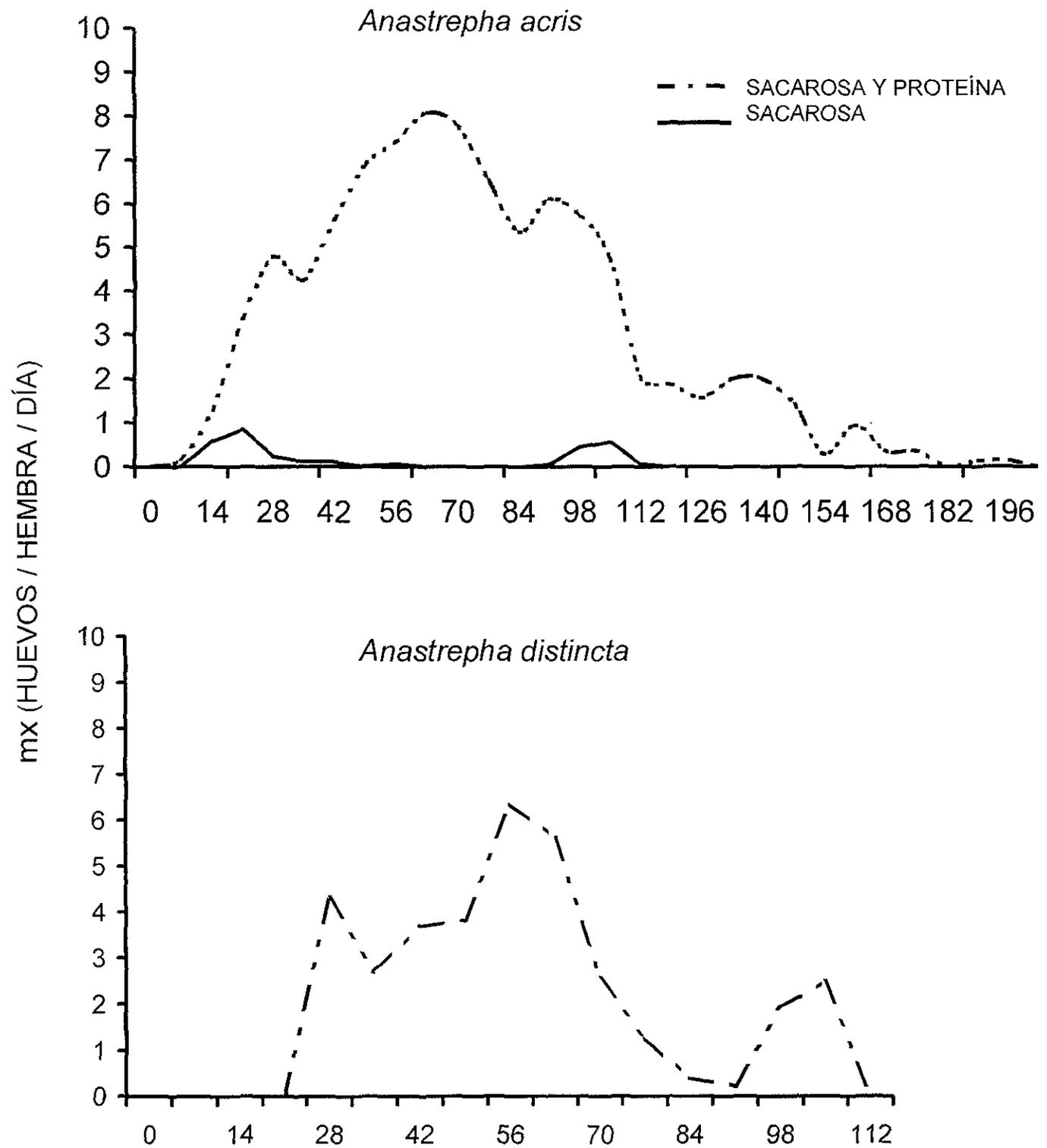


Fig. 17 Fecundidad bruta (mx) de hembras de *Anastrepha acris* y *A. distincta* expuestas a dos dietas: sacarosa y proteína y sacarosa sola.

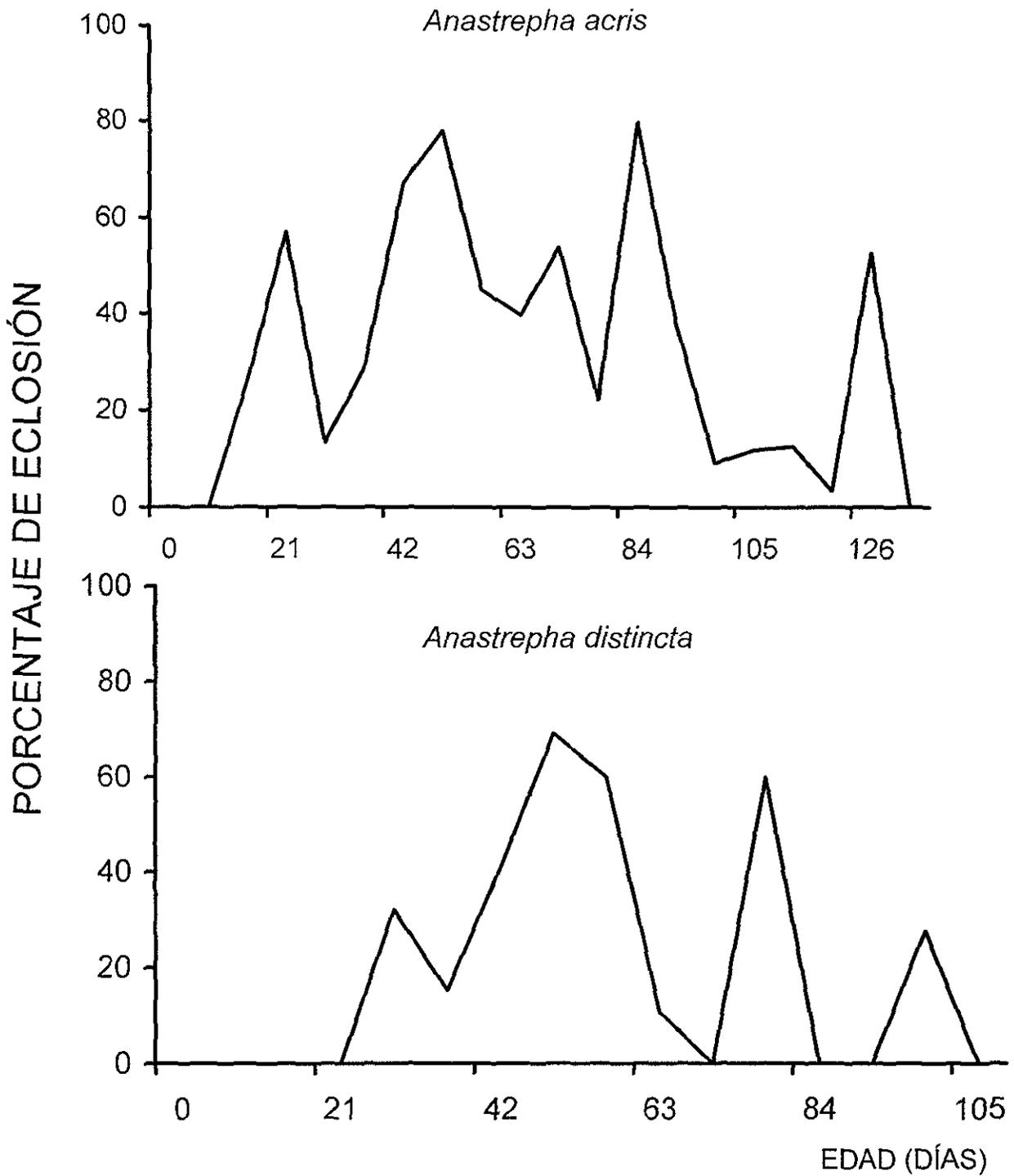


Fig. 18 Porcentaje de eclosión en relación a la edad, de hembras de *Anastrepha acris* y *A. distincta* alimentadas con sacarosa y proteína.

VI. DISCUSIÓN

Con el presente estudio se describe por primera vez el comportamiento sexual de tres especies (sin importancia económica) del género *Anastrepha*: *A. acris*, *A. distincta* y *A. hamata*. Asimismo, se describen otros aspectos básicos del comportamiento tales como reposo, alimentación y oviposición. Finalmente se presentan datos de algunos parámetros demográficos como fecundidad, fertilidad y supervivencia, de los cuales destacan las comparaciones en cuanto a la supervivencia y reproducción de dichas especies.

A continuación se discuten los resultados obtenidos en cada una de las fases de éste estudio.

6.1 COMPORTAMIENTO SEXUAL

Se encontró que el llamado de los machos de *A. acris* y *A. distincta* esta relacionado con la intensidad de luz mientras que en *A. hamata* la temperatura es el factor que predice este comportamiento. En este sentido, coincidimos con lo reportado por Malavasi *et al.* (1983), Aluja y Birke (1993), Aluja *et al.* (1997) y Aluja *et al.* (2000a) quienes señalan que las actividades diarias de los adultos de algunas de las especies del género *Anastrepha* y *Toxotrypana* se encuentran relacionadas a las condiciones ambientales. Probablemente la relación del comportamiento de llamado y la intensidad de luz en *A. acris* y *A. distincta* se deba a que los machos de estas especies requieren de la luz para ser vistos por las hembras durante la actividad de cortejo, ya que como se pudo observar los

machos de ambas especies realizan despliegues con las alas mediante movimientos vigorosos.

Con respecto a *A. hamata* se podría pensar que a medida que la temperatura aumenta el desgaste energético es mayor, tal puede ser el motivo de que los machos de esta especie inicien la actividad de cortejo en las primeras horas del día cuando la temperatura es menor.

Aluja *et al.* (2000a) reportan que en el género *Anastrepha* la hora de llamado de los machos varía notablemente de acuerdo a la especie. Dentro de esta variabilidad, encontramos especies diurnas, vespertinas, seminocturnas e incluso especies que llaman durante la mayor parte del día. Los machos de *A. distincta* y *A. hamata* llaman únicamente en las primeras horas del día y estos resultados son similares a los encontrados en otras especies de este género. Por ejemplo, Aluja *et al.* (2000a) reportan que *A. cordata* (Aldrich), *A. robusta* (Greene), *A. bezzii* (Stone) y *A. aphelocentema* (Stone) también llaman por la mañana, lo cual las ubica dentro de las especies diurnas. En el caso de *A. acris*, encontramos que los machos de esta especie llaman en un horario vespertino, similar a los machos de *A. ludens*, *A. leptozona* (Hendel), *A. alveata* (Stone), *A. pseudoparallela* (Loew), *A. grandis* (Macquart), *A. spatulata* (Stone) y *A. sororcula* (Zucchi) (Aluja *et al.*, 2000a). En contraste con la anterior dicotomía (matutina / vespertina) se sabe que especies como *A. obliqua* y *A. bistrigata* llaman durante la mayor parte del día (Aluja *et al.*, 2000a).

Sivinski y Burk (1989), encontraron que los machos de *A. suspensa* se agrupan frecuentemente por las mañanas en los frutos e intentan copular con las hembras que se encuentran ovipositando, mientras que por las tardes se agregan

en el follaje del hospedero para exhibir un complejo repertorio sexual. Este comportamiento no se observa en ninguna de las tres especies estudiadas aquí, pero ello pudo deberse a que no se les ofrecieron sus hospederos naturales.

En lo que se refiere a la actividad de llamado se encontró que los machos de *A. acris* se ubican dentro del follaje de los árboles, ya sea formando parte de un lek o de manera individual y comienzan a llamar mediante un aleteo vigoroso. Además se observa que los machos hinchan las glándulas pleurales y secretan una feromona sexual para atraer a las hembras. En *A. distincta*, este comportamiento es muy similar, pero a diferencia de *A. acris* no se observó la formación de leks. Probablemente los machos de esta especie se distribuyen en un área mayor a la que se ha tomado como base para describir un lek en moscas de la fruta. Estos patrones de llamado pueden ser descritos como típicos para el género según lo reportado por Aluja *et al.* (2000a).

Con respecto a *A. hamata* la ausencia del aleteo es una característica distintiva de esta especie. Asimismo, se observa que los machos delimitan un área mediante el arrastre del proctíger y la defienden durante un lapso de tiempo, por lo que se puede definir como una conducta de territorialidad. Aluja *et al.* (2000a) señalan que los machos de muchas especies de *Anastrepha* tocan la superficie de las hojas con el proctíger para marcar su territorio. Este comportamiento ha sido examinado con detenimiento en *A. suspensa* (Sivinski *et al.*, 1994). Por lo que respecta a la defensa de territorios se observó que los machos de las tres especies utilizadas en este estudio presentan este comportamiento.

El comportamiento territorial se ha estudiado en diferentes animales y se ha encontrado que su función varía de acuerdo a las especies. De esta manera se

sabe que existen territorios de alimentación, de apareamiento, etc., cuando los recursos en el ambiente se encuentran en forma limitada o en parches. Tales recursos pueden ser alimento, parejas, sitios de descanso, sitios de apareamiento, o sitios de oviposición (Maher y Lott, 1995).

Durante el presente estudio se observó que *A. acris* y *A. hamata* forman leks como un sistema de apareamiento, mientras que en el caso específico de *A. distincta* no se tuvo ningún registro. Probablemente esta especie no utilice este sistema de apareamiento, o quizás el área de congregación de los machos sea mayor a la que se ha descrito para la formación de leks en las moscas de la fruta. No se descarta la posibilidad de que algunos factores ambientales hayan influido en la ausencia de esta conducta en *A. distincta*. Probablemente las condiciones dentro de la jaula de campo no eran las adecuadas para la formación de leks o tal vez se deba a que esta especie mantiene una relación muy estrecha con su planta hospedera.

Con respecto al tiempo promedio de cópula, se encontró que hay gran variabilidad entre estas especies (*A. acris* 33.57 ± 2.02 min, *A. distincta* 58.6 ± 2.79 min y *A. hamata* 327.5 ± 3.32 min). Esta variabilidad puede deberse a varias causas, entre las que podemos mencionar están el tiempo requerido por los machos de esas especies para la transferencia del esperma, el tiempo que necesiten para transferir materiales que induzcan el período refractario de las hembras y / o el tiempo requerido para influir en la decisión de las hembras para retener ó utilizar el esperma de ese macho. Al respecto Sivinski *et al.* (2000) señalan que el género *Anastrepha* es uno de los grupos mejor estudiados con respecto a la duración de cópula. Asimismo, Aluja *et al.* (2000a) describe que el

tiempo promedio de cópula en este género varía desde 24.3 ± 1.5 min en *A. bistrigata* (Bezzi) a 350 ± 60 min en *A. hamata*.

6.2 OVIPOSICIÓN

La información que se obtuvo sobre este comportamiento bajo condiciones seminaturales (jaula de campo) fue escasa. Por tal motivo fue necesario llevar a cabo observaciones en el laboratorio. Los resultados obtenidos revelan aspectos interesantes en el comportamiento de estas especies de moscas de la fruta.

Este comportamiento no fue observado en *A. hamata* ya que las hembras de esta especie no aceptaron las esferas de agar como sustratos de oviposición aún cuando estas presentaban características similares de tamaño a las de su fruto hospedero. Al respecto coincidimos con Fletcher y Prokopy (1991) quienes señalan que cuando una hembra se posa en un fruto, antes de ovipositar camina alrededor de la superficie para explorarlo. En adición a esto, receptores visuales, olfatorios y receptores táctiles en antenas, partes bucales y ovipositor son utilizados en la determinación de las características físicas y químicas del fruto. Los estímulos que influyen en la aceptación o rechazo de un hospedero son relativamente complejos, éstos estímulos incluyen forma, tamaño, color, textura y composición química. Asimismo, Fletcher y Prokopy (1991) indican que las hembras de la mayoría de las especies estudiadas exhiben una gran preferencia para ovipositar en modelos que presenten características muy similares a sus frutos hospederos. Sin embargo, es probable que *A. hamata* por ser una especie muy especializada que oviposita en semillas, se guíe de estímulos diferentes a los de forma y tamaño que se le ofrecieron durante este estudio.

En *A. acris*, se encontraron diferencias significativas con respecto al tamaño del hospedero, el cual demostró ser una variable importante que influye en el tiempo de marcaje. Los resultados obtenidos muestran que las hembras de *A. acris* emplean mayor tiempo marcando hospederos pequeños (i. e., similares al tamaño de frutos hospederos) a diferencia del tiempo que utilizan para marcar hospederos de un tamaño mayor. Este comportamiento se puede interpretar como una estrategia utilizada por las hembras de *A. acris* para minimizar la competencia incurrida por su progenie cuando el recurso es limitado.

Al respecto, coincidimos con los resultados obtenidos por Prokopy y colaboradores (1982) quienes expusieron frutos de dos tamaños a hembras de *A. fraterculus* (Wiedemann). Ellos observaron que en frutos de tamaño pequeño el tiempo de marcaje es mayor con respecto a frutos de mayor tamaño. Por otra parte, Averill y Prokopy (1987) señalan que el tiempo de arrastre y el tamaño del hospedero están muy relacionados. Estos autores encontraron que las hembras de *R. pomonella* (Walsh) marcaban durante mayor tiempo y distancia los frutos más grandes. El tiempo de arrastre es muy variable entre las hembras de las diferentes especies, encontrándose por ejemplo promedios de 30 s y rango de 2-213 s para *R. pomonella* (Averill y Prokopy, 1988).

Diversas observaciones en el comportamiento de marcaje de *A. suspensa* (Prokopy et al. 1977), *A. fraterculus* (Prokopy et al. 1982), *R. cerasi* (Katsoyannos, 1975), *C. capitata* (Prokopy et al. 1978) y *A. ludens* (Papaj y Aluja 1993) han demostrado que el arrastre del aculeus no fue continuo, siendo interrumpido por algunos intervalos de limpieza o reposo. Esto es exactamente lo que encontramos en este estudio.

6.3 ALIMENTACIÓN

En lo que se refiere al comportamiento de alimentación, se encontró que los machos de *A. acris* y *A. distincta* presentan diferencias significativas con respecto a la hora del día. En *A. acris*, la disminución en el número de machos alimentándose a las 16:00 y 17:00 hrs puede deberse al hecho de que los machos de esa especie llaman a esas horas y en consecuencia dedican este tiempo a las actividades sexuales. Con respecto a los machos de *A. hamata* se observa que a las 11:00 hrs. hay un aumento en el número de individuos alimentándose. Podemos pensar que cuando los machos de esta especie han finalizado la actividad de cortejo requieren de nutrientes que les ayuden a compensar dicho gasto energético.

Es importante señalar que en el género *Anastrepha*, las larvas de la mayoría de las especies se alimentan de la pulpa de la fruta, sin embargo *A. hamata* muestra un hábito alimenticio diferente ya que las larvas de esta especie se alimentan de las semillas de los frutos. Al respecto podríamos pensar que debido al tamaño de las larvas de *A. hamata* (11 mm), éstas requieren una mayor cantidad de lípidos y carbohidratos para completar su desarrollo. Estudios realizados por Jácome (1995) muestran que tanto la disponibilidad como la calidad del alimento juegan un papel importante en el ciclo de vida de estos insectos. La contribución de los diferentes nutrientes ha sido bien documentada, por ejemplo, los carbohidratos son utilizados como combustible para el vuelo y el comportamiento de forrajeo en ambos sexos. Las reservas de lípidos pueden ser metabolizadas para soportar esas mismas necesidades. Las proteínas y minerales

son esenciales para la oogenesis y son utilizadas también como elementos del comportamiento reproductivo de los machos (Drew y Yuval, 2000).

6.4 REPOSO

Con respecto al comportamiento de reposo se observó que *A. acris* es una especie que muestra diferencias significativas a lo largo del día. Lo anterior, coincide con lo reportado por Aluja *et al.* (1993) quienes, en estudios realizados con *A. striata*, encontraron resultados similares. Durante este comportamiento es común observar a los adultos realizando actividades de limpieza o simplemente permaneciendo en un estado inmóvil. Probablemente estas diferencias están relacionadas con las actividades que realizan los adultos de cada sexo, los machos por ejemplo, tienen un gasto energético durante la actividad de llamado de tal manera que necesitan emplear un tiempo de reposo para su recuperación, por su parte las hembras tienen un gasto energético durante la cópula o la oviposición. Otra posible explicación de las variaciones en reposo a lo largo del día podría ser la variación de las condiciones climáticas que imperan en el ambiente donde viven estas especies, es decir, a determinadas horas del día la temperatura aumenta y los adultos necesitan refugiarse.

6.5 DEMOGRAFÍA

6.5.1 EXPECTATIVA DE VIDA

La mayor expectativa de vida la alcanzaron los adultos de *A. hamata* expuestos a una dieta de sacarosa y proteína con 101.55 ± 18.45 días para hembras y 81.80 ± 26.16 días para machos. En *A. acris*, utilizando la misma dieta

se alcanzó una expectativa de vida de 64.53 ± 6.40 días en hembras y 70.43 ± 8.96 días en machos. Estos resultados son muy similares a los obtenidos en ambas especies cuando estuvieron sometidas a una dieta de sacarosa. A pesar de no haberse obtenido diferencias estadísticamente significativas en la expectativa de vida de las hembras de *A. acris* de acuerdo al tipo de dieta utilizada, éstas se ven reflejadas en la reproducción.

Es importante señalar que cada una de las especies de moscas de la fruta presentan estrategias diferentes durante su ciclo de vida. Por ejemplo, *A. obliqua* ha sido caracterizada como una especie con alta capacidad para colonizar, pues presenta un ciclo de vida corto y un período de reproducción intenso. Otra especie que presenta características similares es *C. capitata* (Liedo, 1998). *Anastrepha acris* y *A. hamata* presentan un período de vida largo con respecto a los adultos de *A. distincta*, probablemente esto se deba a que estas especies están adaptadas a la fructificación de su planta hospedera. *Anastrepha acris*, por ejemplo, está asociada a *H. mancinella*, mientras que *A. hamata* sólo se ha reportado en *P. campechiana*. Con respecto a *A. distincta*, se le ha visto asociada a diversas especies de *Inga* lo cual nos hace suponer que se trata de una especie con una expectativa de vida corta. Es probable, que al igual que *A. obliqua*, esta especie pase el mayor tiempo de su vida ovipositando.

6.6 CONSIDERACIONES FINALES DEL ESTUDIO

Los aspectos interesantes en el comportamiento sexual de *A. acris*, *A. distincta* y *A. hamata*, descubiertos durante el presente estudio permiten compararlas con otras del mismo género. El hecho de que los machos de *A. acris*

y *A. hamata* empleen un sistema de apareamiento a través de la formación de leks puede significar que en ambas especies el éxito reproductivo de los machos depende de la estrategia que estos empleen para defender un territorio. Esa defensa generalmente incluye agresividad entre ellos. Con respecto a *A. distincta* no se debe descartar la posibilidad de que en condiciones naturales forme leks como estrategia reproductiva, ya que de cualquier manera los machos de esta especie defienden un territorio durante el cortejo de las hembras.

Con algunas interesantes excepciones, la mayoría de las especies que exhiben un sistema de apareamiento por lek son principalmente especies polífagas (Sivinski *et al.*, 2000). Tal es el caso de *A. suspensa*, en donde los machos se agregan dentro de su planta hospedera y defienden territorios individuales desde los cuales exhiben diversas señales para atraer a las hembras (Dodson, 1986). En *A. hamata*, especie considerada aparentemente monófaga (Sivinski *et al.*, 2000) los machos llaman desde las hojas y tallos de la planta hospedera. En este caso, la densidad de frutos en el hospedero de esta especie representa un papel importante ya que de esta manera las hembras no se verán influenciadas por el recurso en la selección de los machos.

Dodson (1986) señala que los sistemas de apareamiento por lek pueden presentarse tanto en especies monófagas como en especies polífagas, cuando los recursos no estén distribuidos bajo un modelo defendible económicamente y cuando la localización de las hembras sea impredecible.

Con respecto a la actividad de llamado se pudieron observar señales elaboradas (e.g., químicas y visuales) que exhiben los machos de estas especies. Resulta interesante el hecho de que haya especies en donde los machos no

presentan movimiento de las alas durante el cortejo (e.g., *A. hamata*), y éstos se puedan distinguir hinchando las glándulas pleurales y liberando una feromona para atraer a las hembras. Probablemente el hecho de que algunas especies presenten un cortejo mediante el aleteo vigoroso se deba a que de esta manera expanden la feromona sexual para que sea captada por las hembras, mientras que otras como *A. hamata* recorren repetidas veces una determinada área tocando con el proctíger y liberando una feromona sexual para atraer a las hembras.

Otro aspecto interesante en el comportamiento de estas especies es el que exhiben las hembras de *A. acris* durante el marcaje de frutos. Mis resultados coinciden con lo reportado por Prokopy *et al.* (1982) quienes observaron que las hembras de *A. fraterculus* marcaron durante períodos más prolongados los frutos de menor talla que los frutos más grandes.

El estudio de los parámetros demográficos nos permite interpretar las estrategias que utilizan estas especies durante su ciclo de vida. *Anastrepha acris* y *A. hamata* son especies monófagas y ambas presentan una expectativa de vida mayor con respecto a *A. distincta* (especie estenófaga). Esto probablemente se deba a que los adultos de dichas especies deberán sobrevivir por largos períodos, adaptándose a condiciones ambientales que les permitan alcanzar el próximo período de fructificación de su planta hospedera. A diferencia de estas especies, *A. distincta* tiene una mayor probabilidad de encontrar hospederos que le permitan asegurar la próxima generación (existen muchas especies de *Inga* y estas fructifican a lo largo del año).

Finalmente coincido con Aluja (1999) quién señala que para entender la complejidad en la biología de las moscas de la fruta es necesario realizar estudios de comportamiento tanto de las especies de importancia económica, como de las que no son consideradas plaga. Este estudio ha proporcionado información que permitirá ampliar la escasa base de datos que se tiene sobre el género *Anastrepha*. Por ejemplo, la confirmación de que los machos de *A. hamata* no aletean durante el proceso de liberación de feromona sexual y que sólo lo hacen durante las peleas con otros machos (defensa de territorio) es relevante para entender la evolución del comportamiento de aleteo. Otra especie primitiva, *A. cordata*, exhibe un patrón idéntico y se podría especular que el no aletear durante el llamado es un comportamiento primitivo y el aletear uno derivado.

VII. CONCLUSIONES

- * Se encontraron diferencias significativas en los patrones de comportamiento de *A. acris*, *A. distincta* y *A. hamata*. por ejemplo, la ausencia del aleteo es una característica que sólo se había reportado antes en el caso de *A. cordata* (especie primitiva del género *Anastrepha*).
- * La duración de cópula en *A. hamata* es mayor que en *A. acris* y *A. distincta*, a su vez, el tiempo de cópula de *Anastrepha distincta* es mayor que en *A. acris*.
- * Con respecto al comportamiento de oviposición se observó que *A. acris* presenta un comportamiento de marcaje, el cual es inversamente proporcional al tamaño del hospedero. En esta especie el tiempo de arrastre es mayor en frutos pequeños.
- * En lo que respecta a la longevidad máxima de estas especies se encontró que *A. hamata* es probablemente la especie que vive mayor tiempo. Asimismo se observó para las tres especies que, aún cuando las hembras estaban alimentadas a base de una dieta de sacarosa, viven mayor tiempo que los machos.
- * Se encontraron diferencias significativas en cuanto a la expectativa de vida de las hembras de *A. acris*. Asimismo se encontró que la dieta es un factor importante que influye en la fecundidad de esta especie.

VIII. LITERATURA CITADA

- Aluja, M. 1993. Manejo Integrado de la Mosca de la Fruta. Editorial Trillas. México. 251 p.
- Aluja, M. 1994. Bionomics and management of *Anastrepha*. Annu. Rev. Entomol. 39: 155-178.
- Aluja, M. 1999. Fruit fly (Diptera: Tephritidae) research in Latin America: myths, realities and dreams. An. Soc. Entomol. Brasil. 28: 565-594.
- Aluja, M. and Birke, A. 1993. Habitat use by *Anastrepha obliqua* flies (Diptera: Tephritidae) in a mixed mango and tropical plum orchard. Ann. Entomol. Soc. Am. 86: 799-812.
- Aluja, M., Jácome, I., Birke, A., Lozada, N., and Quintero G. 1993. Basic patterns of behavior in wild *Anastrepha striata* (Diptera: Tephritidae) flies under field-cage conditions. Ann. Entomol. Soc. Am. 86: 776-793.
- Aluja, M., Jiménez, A., Piñero, J., Camino, M., Aldana, L., Valdés, M.E., Castrejón, V., Jácome, I., Dávila, A.B., and Figueroa, R. 1997. Daily activity patterns and within-field distribution of papaya fruit flies (Diptera: Tephritidae) in Morelos and Veracruz, México. Ann Entomol. Soc. Am. 90: 505-520.
- Aluja, M., Piñero, J., Jácome, I., Díaz-Fleischer, F., and Sivinski, J. 2000a. Behavior of flies in the Genus *Anastrepha* (Trypetinae: Toxotrypanini). In: *Fruit Flies (Tephritidae): Phylogeny and Evolution of Behavior* (M. Aluja and A.L. Norrbom, eds.), pp. 375-406. CRC Press. Boca Raton, FL, USA.
- Aluja, M., Piñero, J., López, M., Ruíz, C., Zúñiga, A., Piedra, E., Díaz-Fleischer, F., and Sivinski, J. 2000b. New host plant and distribution records in México for *Anastrepha* spp., *Toxotrypana curvicauda*, *Rhagoletis zoqui*, *R. sp.* and *Hexachaeta* sp. (Diptera: Tephritidae). Proc. Entomol. Soc. Wash. 102: 802-815.
- Averill, A.L. and Prokopy, R. 1987. Residual activity of oviposition deterring pheromone in *Rhagoletis pomonella* and female response to infested fruit. J. Chem. Ecol. 13: 167-177.
- Averill, A.L. and Prokopy, R. 1988. Factors influencing release of host marking pheromone by *Rhagoletis pomonella* flies. J. Chem. Ecol. 14: 95-111.
- Bailey, W.J. 1991. Acoustic Behaviour of Insects an evolutionary perspective. Editorial Chapman and Hall. Graet Britain. 225 p.

- Baker, A.C., Stone, W.E., Plummer, C.C. and McPhail, M. 1944. A review of studies on the Mexican fruit fly and related Mexican species. U.S. Dep. Agric. Misc. Publ. 531, 155 p.
- Boller, E.F. 1968. An artificial eggging device for the European cherry fruit fly *Rhagoletis cerasi*. J. Econ. Entomol. 61: 850-852.
- Carey, J.R. 1993. Applied demography for biologists with special emphasis on Insects. Oxford University Press, New York. 206 p.
- Carey, J.R. and Vargas, R.I. 1985. Demographic analysis of insect mass rearing: A case study of three tephritids. J. Econ. Entomol. 78: 523-527.
- Carey, J.R., Yang, P., and Foote, D. 1988. Demographic analysis of insect reproductive levels, patterns and heterogeneity: case study of laboratory strains of three Hawaiian Tephritids. Entomol. Exp. Appl. 46: 85-91.
- Curlo, E. 1996. Conservation needs ethology. TREE. 11: 260-263.
- Díaz-Fleischer, F. and Aluja, M. 2000. Behavior of Tephritid flies: a historical perspective. In: *Fruit Flies (Tephritidae): Phylogeny and Evolution of Behavior* (M. Aluja and A.L. Norrbom, eds.), pp. 39-69. CRC Press. Boca Raton, FL, USA.
- Díaz-Fleischer, F., Papaj, D.R., Prokopy, R.J., Norrbom, A.L., and Aluja, M. 2000. Evolution of fruit fly oviposition behavior. In: *Fruit Flies (Tephritidae): Phylogeny and Evolution of Behavior* (M. Aluja and A.L. Norrbom, eds.), pp. 811-841. CRC Press. Boca Raton, FL, USA.
- Dodson, G. 1986. Lek mating system and large male aggressive advantage in a gall-forming tephritid fly (Diptera: Tephritidae). Ethology 72: 99-108.
- Drew, R. A.I and Yuval, B. 2000. The Evolution of Fruit Fly Feeding Behavior. In: *Fruit Flies (Tephritidae): Phylogeny and Evolution of Behavior* (M. Aluja and A.L. Norrbom, eds.), pp. 731-749. CRC Press. Boca Raton, FL, USA.
- Fletcher, B.S. 1987. The biology of dacine fruit flies. Annu. Rev. Entomol. 32: 115-144.
- Fletcher, B. S. and Prokopy, R.J. 1991. Host location and oviposition in tephritid fruit flies. In: *Reproductive Behavior of Insects* (W.J. Bailey and J. Ridsdill-Smith, eds.), pp 138-171. Chapman and Hall. New York.
- Franco, M. 1990. Ecología de poblaciones. Ciencias, Especial. 4 pp. 4-9.
- García, E. 1973. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. Instituto de Geografía, México D. F. 246 p.

- Hagen, K. S. 1952. Influence of adult nutrition upon fecundity, fertility and longevity of three tephritid species. PhD Dissertation, University of California, Berkeley, USA.
- Hendrichs, J., Lauzon, C. R., Cooley, S. S. and Prokopy, R. J. 1993a. Contribution of natural food sources to adult longevity and fecundity in *Rhagoletis pomonella*. Ann. Entomol. Soc. Am. 86: 250-264.
- Hendrichs, J., Fletcher, B.S. and Prokopy, R.J. 1993b. Feeding behavior of *Rhagoletis pomonella* flies: effect of initial food quantity and quality on Food foraging, handling costs and bubbling. J. Insect Behav. 6: 43-64.
- Hernández-Ortíz, V. 1992. El género *Anastrepha* Schiner en México (Diptera: Tephritidae). Instituto de Ecología, A.C. 162 p.
- Hernández-Ortíz, V. and Aluja, M. 1993. Listado de especies del género neotropical *Anastrepha* (Diptera: Tephritidae) con notas sobre su distribución y plantas hospederas. Folia Entomol. Mex. 88: 89-105
- Höglund, J.H. and Alatalo, R.V. 1995. Leks. Princeton University Press, New Jersey, USA. 224 p.
- Jácome, I. 1995. Comportamiento de alimentación de la mosca del zapote *Anastrepha serpentina* (Wiedemann) (Diptera: Tephritidae). Tesis, Universidad Veracruzana, Xalapa, Veracruz, México.
- Jácome, I., Aluja, M., and Liedo, P. 1999. Impact of adult diet on demographic and population parameters of the tropical fruit fly *Anastrepha serpentina* (Diptera: Tephritidae). Bull. Entomol. Res. 89: 165-175.
- Katsoyannos, B.I. 1975. Oviposition-detering, male-arresting, fruit-marking pheromone in *Rhagoletis cerasi*. Environ. Entomol. 4: 801-807.
- Liedo, P., Carey, J.R., Celedonio, H., and Guillén, J. 1992. Size specific demography of three species of *Anastrepha* Fruit Flies. Entomol. Exp. Appl. 63: 135-142.
- Liedo, P. 1998. Estudios demográficos en moscas de la fruta del género *Anastrepha*. In: Memorias XII Curso Internacional Sobre Moscas de la Fruta. Metapa de Domínguez, Chiapas, Septiembre, 1998. 81-100.
- Maher, C. R. and Lott, D.F. 1995. Definitions of territoriality used in the study of variation in vertebrate spacing systems. Anim. Behav. 49: 1581-1597.

- Malavasi, A., Morgante, J. and Prokopy, R.J. 1983. Distribution and activities of *Anastrepha fraterculus* flies in host and non host-tress in nature. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 76: 286-292.
- McPhail, M. and Bliss, C.I. 1933. Observations on the mexican fruit fly and some related species in Cuernavaca, México, in 1928 and 1929. *USDA Circ.* 255. 24 p.
- McPheron, B.A., Han, H., Silva, J.G. and Norrbom, A.L. 2000. Phylogeny of the Genera *Anastrepha* and *Toxotrypana* (Trypetinae: Toxotrypanini) based upon 16S rRNA mitochondrial DNA sequences. In: *Fruit Flies (Tephritidae): Phylogeny and Evolution of Behavior* (M. Aluja and A.L. Norrbom, eds.), pp. 343-373. CRC Press. Boca Raton, FI, USA.
- Norrbom, A.L. and Kim, K.C. 1988. A list of the reported host plants of species of *Anastrepha* (Diptera. Tephritidae). *US. Depart. Agr. APHIS-BBOO.* 81-52, 114 pp.
- Norrbom, A.L., Zucchi, A.R. and Hernández-Ortiz, V. 2000. Phylogeny of the genera *Anastrepha* and *Toxotrypana* (Trypetinae:Toxotrypanini) based on morphology. In: *Fruit Flies (Tephritidae): Phylogeny and Evolution of Behavior* (M. Aluja and A.L. Norrbom, eds.), pp. 299-342. CRC Press. Boca Raton, FI, USA.
- Papaj, D.R. and Aluja, M. 1993. Temporal dynamics of host-marking in the tropical tephritid fly, *Anastrepha ludens*. *Physiological Entomology*, 18: 279-284.
- Prokopy, R.J., Greany, P.D. and Chambers, D.L. 1977. Oviposition-detering pheromone in *Anastrepha suspensa*. *Environ. Entomol.* 6: 463-465.
- Prokopy, R.J., Ziegler, J.R., and Wong, T.T.Y. 1978. Deterrence of repeated oviposition by fruit marking pheromone in *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephritidae). *J. Chem. Ecol.* 4: 55-63.
- Prokopy, R.J., Malavasi, A. and Morgante, J.S. 1982. Oviposition-detering pheromone in *Anastrepha fraterculus* flies. *J. Chem. Ecol.* 8: 763-771.
- Shaw, J. G., Lopez-D, F. and Chambers, D. L. 1970. A review of research done with the mexican fruit fly and the citrus blackfly in Mexico by the entomology research division. *Entomol. Research. Division. Entomol. Soc. Am. Bull.* 16: 186-193.

- Sivinski, J. and Burk, T. 1989. Reproductive and mating behavior. In *Fruit Flies: Their Biology, Natural Enemies and Control* (A.S. Robinson and G. Hooper, eds.), pp. 343-351. In *World Crop Pests* (W. Helle, ed.), Vol. 3A. Elsevier Science Publishers, Amsterdam.
- Sivinski, J., Epsky, N. and Heath, R. 1994. Pheromone deposition on leaf territories by male Caribbean fruit flies, *Anastrepha suspensa* (Loew) (Diptera: Tephritidae). *J. Insect Behav.* 7: 43-51.
- Sivinski, J., Aluja, M., Dodson, G., Freidberg, A., Headrick D., Kaneshiro K., and Landolt P. 2000. Topics in the evolution of sexual behavior in the Tephritidae. In: *Fruit Flies (Tephritidae): Phylogeny and Evolution of Behavior* (M. Aluja and A.L. Norrbom, eds.), pp. 751-792. CRC Press. Boca Raton, FL, USA.
- Soto, E. M 1986. Localidades y climas del estado de Veracruz. INIREB. Xalapa, Ver. 137 p.



Mensaje 43 de 55

De: Martin Aluja <alujam@ecologia.edu.mx>
A: miguelc@ecologia.edu.mx
Fecha: Mon, 29 Jan 2001 14:59:21 -0600
Asunto: FW: authorization

>X-POP3-Rcpt: alujam@dns
>Return-Path: <JSulzycki@crcpress.com>
>From: "Sulzycki, John" <JSulzycki@crcpress.com>
>To: "alujam@ecologia.edu.mx" <alujam@ecologia.edu.mx>
>Subject: FW: authorization
>Date: Fri, 19 Jan 2001 18:31:11 -0500
>Return-Receipt-To: "Sulzycki, John" <JSulzycki@crcpress.com>
>X-MIME-Autoconverted: from quoted-printable to 8bit by dns.ecologia.edu.mx
id f0K0bT119210

>Martin,

>If this request is fine with you, then it's okay with me and you can forward
>this permission to the student for one time use of the figure in the thesis.

>John

>-----Original Message-----

>From: miguelc@ecologia.edu.mx [mailto:miguelc@ecologia.edu.mx]
>Sent: Tuesday, January 16, 2001 8:08 PM
>To: JSulzycki@crcpress.com
>Subject: authorization

>Xalapa Veracruz, to 16 of January of 2001.

>Mr. John Sulzycki:

>P R E S E N T

> I am student of biology at the Universidad Nacional Autónoma de México

>and

>at the moment I am writing my bachelor's thesis at The Instituto de Ecología

>under the direction of Dr. Martín Aluja Schuneman. The reason by which I

>distract your attention is for asking for your authorization to reproduce

>the

>figure 13.1 of the book Fruit Flies (Tephritidae) Phylogeny and Evolution of

>Behavior (M. Aluja and A. L. Norrbom, eds.) page 349 CRC Press. Boca Raton,

>FL, USA. This figure would enrich the information of my thesis. I will give

>the

>respective credit.

> I would appreciate receiving the permission via fax and by air mail.

> I appreciate the attention lent to this request and take advantage of

>the

>opportunity to send you a warm greeting.

>Clementina Miguel

>Instituto de Ecología A.C.