



El Colegio de la Frontera Sur

Efecto de la Temperatura en el Desarrollo de la Pupa y Madurez Sexual del Adulto de *Anastrepha obliqua* (Diptera: Tephritidae)

TESIS

Presentada como requisito parcial para optar al grado de
Maestría en Ciencias en Recursos Naturales y Desarrollo Rural

Por

Rocío Guadalupe Telles Romero

2009

AGRADECIMIENTOS

Al Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR) Unidad Tapachula, por haberme permitido realizar estudios de posgrado y ser parte de la generación 2007-2008.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por haberme permitido formar parte del grupo de becarios.

A mi consejo tutelar:

Dr. Leopoldo Cruz López, por aceptarme como su estudiante y darme la oportunidad de realizar mi Maestría en esta institución, por su dirección y apoyo.

Dr. Jorge Toledo Arreola, por su amistad e invaluable apoyo en la corrección del manuscrito.

M.C. Emilio Hernández Ortiz, por facilitarme el material necesario para los experimentos y por el gran apoyo e interés en el mejoramiento del proyecto.

Al programa MOSCAMED-MOSCAFRUT, por el material biológico proporcionado para realizar los experimentos. Al Sr. Gustavo Rodas Bello por transportar el material biológico.

A todo el grupo de Ecología Química por su valioso apoyo, enseñanzas y amistad: Dr. Leopoldo Cruz López, Dr. Edi Malo, Químico Antonio Santiesteban, Sr. Armando Virgen, Dr. Guillermo López, I.B.T. Ariana K. Román Ruíz y Carmen Becerra.

A la Sra. Rosalba M. Morales Pérez por su gran apoyo logístico y administrativo en el posgrado.

A mi amiga: Ana Patricia Rodríguez Castillejos, por compartir penas y risas del posgrado.

A Nuestro Padre Celestial y al Señor Jesús, que siempre están conmigo.

A mis adorados hijos: Luisito y Marianita, a mis queridos padres y muy especialmente a mi amado esposo: Luis, por todo el amor y el gran apoyo que siempre me entrega.

INDICE

	Página
Resumen.....	1
Introducción.....	2
Antecedentes.....	4
Objetivos.....	6
Material y Métodos.....	7
Resultados.....	13
Discusión.....	21
Conclusión.....	24
Bibliografía.....	25
Anexo 1. Artículo enviado al Bulletin of Entomological Research.....	32

RESÚMEN

El efecto de la temperatura en el desarrollo de la pupa y madurez sexual del adulto de la mosca de la fruta de las Indias Occidentales, *Anastrepha obliqua* fue evaluado en condiciones de laboratorio y campo con el propósito de mejorar las condiciones de cría. Se evaluaron cuatro temperaturas constantes sobre el desarrollo de la pupa: 18, 20, 25 y 30°C. Los resultados indicaron que la duración de la etapa pupal disminuyó con el aumento de la temperatura (29, 25, 13 y 12 días, respectivamente) y que mantener la pupa a 18 y 20°C se obtuvieron bajos porcentajes de pupación y de moscas voladoras, así como mayor pérdida de peso en la pupa. Sin embargo, se favoreció significativamente el comportamiento sexual (alto porcentaje de llamado sexual y apareamientos). Mientras que un mejor desarrollo se obtuvo en pupas mantenidas a 30°C, los adultos presentaron baja eficiencia sexual (bajo porcentaje de llamado sexual y apareamientos). En la temperatura y edad hubo interacción significativa en la cantidad de llamados sexuales y la producción de volátiles. Los resultados de los volátiles de machos de ocho días de edad fueron los siguientes: la cantidad producida del (Z,E)- α -farneseno no varió entre los machos de todas las temperaturas. Menores cantidades del (E,E)- α -farnesene fueron observados en los machos de la temperaturas de 30°C. Los machos provenientes de pupas expuestas a 30°C presentaron la mayor producción del compuesto no identificado y del (Z)-3-nonenol. La fecundidad de las hembras fue mayor a bajas temperaturas. Mientras que en la fertilidad no se encontraron diferencias significativas entre las temperaturas. Los resultados del estudio indican que la temperatura de 25°C es la mas recomendable para el proceso de cría de *A. obliqua* donde se aplica la técnica del insecto estéril.

Palabras clave: *Anastrepha obliqua*, cría masiva, pupa, temperatura.

INTRODUCCIÓN

Las moscas del género *Anastrepha* Schiner (Díptera: Tephritidae) están consideradas entre las plagas agrícolas nativas de mayor importancia en la mayor parte de las áreas tropicales, subtropicales y templadas del continente Americano. Las moscas de éste género se encuentran infestando frutos de cítricos, mango, guayaba y zapote, lo que representa una limitante para la exportación de estas frutas (Liedo *et al.*, 1992; Aluja, 1994). En México existen cuatro especies del género *Anastrepha* de mayor importancia económica: la mosca Mexicana de la fruta, *Anastrepha ludens* (Loew, 1873), la mosca de los zapotes, *Anastrepha serpentina* (Wiedemann, 1830), la mosca de la guayaba *Anastrepha striata* (Schiner, 1868) y la mosca de las Indias Occidentales, *Anastrepha obliqua* (Macquart, 1835) (Aluja *et al.*, 1989; Aluja, 1994). *A. obliqua*, es considerada como la segunda especie de importancia agrícola en México, cuyo hospedero principal son los frutos del género *Spondias* (Aluja y Birke, 1993). Sin embargo, los daños económicos más importantes los provoca en mango (*Mangifera indica* L.), causando grandes pérdidas económicas por el daño directo y por las restricciones severas de cuarentena que algunos países importadores imponen a las exportaciones a la fruta Mexicana (Bustos *et al.*, 1993). Debido a esto, el gobierno mexicano y los fruticultores han emprendido una campaña de manejo integrado contra dicha plaga, utilizando como elemento clave, la Técnica del Insecto Estéril (T.I.E) (Aluja *et al.*, 1996; Vera *et al.*, 2007). Esta técnica consiste en la cría, esterilización y liberación de un gran número de insectos (Cáceres *et al.*, 2007). El éxito de ésta técnica depende de la calidad de los machos estériles liberados, la que se refleja en la capacidad para aparearse con hembras silvestres (Karmit *et al.*, 2005). Para llevar a cabo de manera exitosa esta técnica, cada semana se producen 40 millones de insectos estériles de *A. obliqua* en la planta Moscafrut (SAGARPA-IICA) en Metapa de Domínguez, Chiapas (Artiaga-López *et al.*, 2004). En éste lugar se tienen establecidas las condiciones para el proceso de producción en la que se obtienen las etapas inmaduras del insecto como huevo, larva y pupa. La pupación se realiza en condiciones forzadas a 20°C durante las primeras 24 horas, después el proceso de maduración de la pupa se realiza a 25°C durante 13 días y finalmente enviada al centro de empaque y liberación, donde es colocada en estado de pupa en cajas PARC (Plastic adult release container) o en torres para su emergencia y maduración sexual durante cinco días a 26°C, para finalmente liberarlas como adulto frío

(Villaseñor, 1985). Sin embargo, se desconoce si las condiciones de temperatura proporcionadas durante su desarrollo en los sistemas de cría son las óptimas. Además, tampoco se conoce si se alteran los tiempos de desarrollo y si éstos afectan o no la calidad del adulto emergido; ya que a nivel de cría masiva existen factores abióticos que están relacionados estrechamente con el desarrollo de las fases biológicas de los insectos, tal como la humedad relativa, la intensidad lumínica y la temperatura (Bressan-Nascimento, 2001). La temperatura es considerada como el factor que más influye sobre el desarrollo de los inmaduros y en la maduración de los insectos (Davidson, 1944; Fletcher, 1989; Pedigo, 1996; Marco, 2001). Por éste motivo este estudio evaluó a nivel de laboratorio y de campo, el efecto de la temperatura sobre el desarrollo de la pupa, producción de volátiles y desempeño sexual de machos, la fecundidad y fertilidad en las hembras.

ANTECEDENTES

Se ha reportado que existen diversas respuestas de los insectos dependiendo del tratamiento térmico al que hayan sido expuestos, tal como las respuestas adaptativas que se relacionan a tratamientos leves, cambios morfogénicos que se observan en tratamientos moderados y tratamientos más severos que ocasionan la muerte (Milkman y Hille, 1996). Por ejemplo, en *Drosophila melanogaster* (L.) se demostró que las altas temperaturas al inicio del desarrollo de la pupa provocan cambios en el estado funcional de las proteínas y afectan la formación de las alas (Milkman, 1963). Existe una gran cantidad de investigaciones en donde han evaluado el efecto de la temperatura sobre el desarrollo de los estados inmaduros de los insectos. Por ejemplo, los trabajos con la abeja polinizadora de orquídeas, *Osmia lignaria*, en la cuál la temperatura influyó en la mortalidad de estados inmaduros y en el tiempo de emergencia (Kemp y Bosch, 2005). En *Ceratitis capitata* (Wiedemann) y *Phyllocnistis citrella* Stainton (Lepidoptera: *Gracillariidae*) (Kalaitzaki *et al.*, 2007), se demostró que la temperatura afectó la tasa de desarrollo de huevos (Delrio *et al.*, 1986) y la de pupación, así como la mortalidad en ambos estados inmaduros (Crovetti *et al.*, 1986). Respuestas similares fueron reportadas en *Bactrocera invadens* (Diptera: Tephritidae) (Rwomushana *et al.*, 2008), y *Stethorus gilvifrons* Mulsant (Coleoptera: Coccinellidae). En éstas especies la temperatura de incubación afectó la supervivencia, la longevidad y el periodo de pre y post-oviposición (Aksit *et al.*, 2007). Otras especies de coleópteros estudiados fueron *Zygogramma bicolorata* Pallister (Omkar *et al.*, 2008) y *Axinoscymnus cardilobus* (Coleoptera: Coccinellidae) en los que los resultados indicaron que la duración de las fases de desarrollo fueron influenciados de manera significativa por la temperatura. Pandey y Tripathi (2008) estudiaron el efecto de la temperatura en el desarrollo, fecundidad y proporción sexual de *Campoletis chlorideae* Uchida (Hymenoptera: Ichneumonidae). Sin embargo, estos estudios únicamente se enfocaron a evaluar el efecto de la temperatura en el desarrollo de los estados inmaduros. En contraste, se han realizado pocas investigaciones durante el proceso de cría para conocer si la temperatura tiene algún efecto en los adultos (Woodrow *et al.*, 2000). Estos investigadores estudiaron en ninfas de *Cryptotermes brevis* (Isóptera: Kalotermitidae), el efecto de la temperatura de incubación, en las cuales midieron la alteración de los hidrocarburos cuticulares. Los investigadores observaron alteraciones de los porcentajes de hidrocarburos

al aumentar la temperatura. Tautz *et al.* (2003), también demostraron que la temperatura de incubación de las pupas de *Apis mellifera carnica*, afecta el comportamiento de los adultos pues las abejas incubadas a 32°C realizaron una danza incompleta. También se observó un efecto en los niveles de la hormona juvenil (HJ) en larvas de tercer instar de *Coptotermes formosanus* (Isóptera: Rhinotermitidae), ésta se incrementa con el aumento de la temperatura (Liu *et al.*, 2005). En otros casos, como *Trichogramma evanescens* la capacidad de parasitismo disminuye cuando las pupas se desarrollan a temperaturas de 33° y 36°C (Ayvaz *et al.*, 2008). En la palomilla de la papa *Phthorimaea operculella*, la temperatura influyó en la proporción de dos componentes de la feromona, ya que el dieno: acetato de (E,Z)-4,7-tridecadienilo aumentó con altas temperaturas, y el trieno: acetato de (E,Z,Z)-4,7,10-tridecatrienilo aumentó con bajas temperaturas. Los investigadores concluyeron que el periodo crítico sensitivo de la temperatura fue durante la etapa pupal (Ono, 1993; Ono, 1994).

En moscas de la fruta se ha demostrado que durante la etapa de pupa, la temperatura afecta la emergencia y el peso de la misma (Vargas *et al.*, 2000). Así también se menciona que a mayor peso de pupa aumenta el desempeño sexual del adulto (Meza *et al.*, 2005). Tanto el peso como el tamaño son atributos muy importantes para los machos de acuerdo con Burk y Webb (1983); Sivinski *et al.*, (1984), quienes demostraron que las hembras de *Anastrepha suspensa* prefieren copular con machos de mayor tamaño, y se le atribuye a que reflejan un fenotipo superior por poseer una mayor superficie alar, lo que podría contribuir a la mayor emisión de feromona y en la producción de sonidos atractivos para la hembra (Partridge *et al.*, 1987; Meza, 2002). A pesar de que existe información acerca del comportamiento sexual de los machos de varias especies de moscas de la fruta y de la liberación de volátiles durante el periodo de llamado sexual (Heath *et al.*, 2000), hay pocas investigaciones acerca del efecto que puede tener la temperatura en la producción de volátiles y en la madurez sexual de los adultos.

OBJETIVOS

Objetivo general

Evaluar el efecto de la temperatura en el desarrollo de la pupa y su impacto en la madurez sexual de *Anastrepha obliqua*.

Objetivos particulares

1. Evaluar el efecto de diferentes temperaturas en el peso, tiempo de desarrollo y viabilidad de la pupa, determinada por el porcentaje de emergencia y habilidad de vuelo de *A. obliqua*.
2. Caracterizar la calidad de los machos de *A. obliqua* provenientes de pupas desarrolladas a diferentes temperaturas, por medio del llamado sexual y la producción de volátiles.
3. Realizar pruebas de fecundidad y fertilidad con adultos de *A. obliqua* desarrollados a diferentes temperaturas.
4. Realizar pruebas de competencia sexual en jaulas de campo con machos desarrollados a diferentes temperaturas y silvestres de *A. obliqua*.

MATERIALES Y METODOS

Material biológico.

La cepa de laboratorio fue proporcionado por la planta Moscafrut de Metapa de Domínguez, Chiapas, México, en estado de larva con 8 días de edad (próximas a pupar). Esta cepa ha sido criada en condiciones artificiales durante ocho años de acuerdo con las metodologías descritas por Artiaga-López *et al.* (2004). La cepa silvestre fue colectada en estado de larvas a partir de frutos infestados de jobo de pava (*Spondias mombin* L.), en la región del Soconusco, Chiapas, México. Parte de los experimentos se desarrollaron en los Laboratorios de Ecología Química de Insectos de ECOSUR y las pruebas de campo se realizaron en un huerto de mango localizado en el municipio de Tapachula (14°10'-15°20'N, 92°10'-93°10'W y 180 msnm), Chiapas, México.

Cuando las larvas de cría alcanzaron su desarrollo total fueron separadas de la dieta por medio de un tamiz (Malla 14). Las larvas recuperadas fueron distribuidas en cinco lotes con 10 repeticiones para la aplicación de cinco tratamientos diferentes. Los tratamientos consistieron de las siguientes temperaturas: 15, 20, 25, 30 y 35° C. En las pruebas preliminares, se determinó que a 15 y 35°C no existía emergencia de adultos, observándose la formación de puparios vacíos y/o podridos. Posteriormente se evaluaron otras temperaturas, utilizando 17 y 33°C, con los mismos resultados indicados previamente. Finalmente se evaluó las temperaturas de 18 y 32°C, descartando esta última por presentar bajo porcentaje de emergencia (<10%). En resumen las temperaturas evaluadas fueron: 18, 20, 25 y 30°C.

Los adultos emergidos fueron separados por sexos en jaulas de vidrio de 30 x 30 x 30 cm cubierta con malla tull (2 mm) y se alimentaron con una mezcla de proteína hidrolizada (ICN Biomedical, Aurora, OH) y sacarosa (1:3). Los insectos fueron mantenidos bajo un fotoperíodo de 12 horas luz (de 7:00 a 19:00 horas e intensidad lumínica de 550 ± 50 lux): 12 horas oscuridad, temperatura de $25 \pm 1^\circ\text{C}$ y humedad relativa de $65 \pm 5\%$. El agua fue suministrada por medio de contenedores con algodón.

Efecto de la temperatura en el peso de pupa

Para medir el efecto de la temperatura sobre el peso de la pupa, se usaron cinco recipientes de plástico de 22 x 12 x 3.5 cm que contenían 100 g de vermiculita humedecida con agua y benzoato de sodio (evita el desarrollo de hongos) para promover el proceso de pupación. En cada recipiente se colocaron 1,000 larvas, las cuales fueron pesadas en una balanza analítica, cada recipiente con las larvas fueron expuestos a la temperatura que le correspondió (18, 20, 25 y 30°C). La humedad relativa fluctuó entre 65-85% durante todo el desarrollo pupal. A las 24 h se calculó el porcentaje de pupación y por cada tratamiento se realizaron 11 repeticiones de nueve lotes diferentes. Dos días antes de la emergencia de adultos se registró el peso de la pupa, seleccionando una muestra de 1000 pupas por tratamiento. Se determinó la pérdida de peso calculando la diferencia entre el peso inicial (larva) y final (pupa). El criterio para evaluar dichos parámetros, fue en base con la metodología descrita en el Manual de Control de Calidad, establecido por la Agencia Internacional de Energía Atómica (IAEA, 2003). Por cada tratamiento se realizaron 27 repeticiones de nueve lotes diferentes.

Efecto de la temperatura en la viabilidad de la pupa

La madurez de la pupa, estuvo representada por el número de días que tardó el proceso pupal en cada temperatura. La viabilidad de la pupa fue determinada en base a los porcentajes de emergencia y habilidad de vuelo del adulto emergido. Para evaluar este parámetro se tomó una muestra de 100 pupas por tratamiento, las cuales se colocaron en tubos negros de PVC (6cm diámetro x 4.5cm largo) cuya la pared interior fue impregnada con talco inodoro para evitar que las moscas emergidas se escaparan caminando. Los tubos fueron etiquetados con la fecha y tratamiento, y se colocaron en el interior de una jaula de campo, en donde permanecieron durante seis días. Las moscas que emergieron y fueron aptas para el vuelo, salieron de los tubos en respuesta al estímulo de la luz de acuerdo a los parámetros de FAO/IAEA/USDA (2003). Después de seis días, se cuantificó el número de pupas no emergidas, emergidas parcialmente, moscas deformes y moscas voladoras de acuerdo al Manual de Control de Calidad establecido por la Agencia Internacional de Energía Atómica (IAEA, 2003), para obtener los porcentajes de emergencia y moscas voladoras, según las siguientes formulas:

% Emergencia = 100 - (pupas no emergidas + pupas emergidas parcialmente).

% Voladoras = % emergencia - (moscas deformes + moscas no voladoras). Por cada tratamiento se realizaron 27 repeticiones con nueve diferentes lotes.

Efecto de la temperatura en la madurez sexual de los machos

A los machos emergidos de cada tratamiento (18, 20, 25 y 30°C), se les determinó la madurez sexual por medio de los llamados sexuales a 4, 6, 8, 10 y 12 días de edad. Los parámetros a considerar durante el proceso de llamado del macho fueron, aleteo vigoroso, prostigter evertido y glándulas pleurales infladas (Nation, 1989). La prueba consistió en colocar 30 machos en una jaula de vidrio de 30 x 30 x 30 cm, cubierta por uno de sus extremos con malla tull (2 mm), en donde se registró cada media hora el número de machos llamando. La observación fue de 7:00 a 11:00, considerado horario de mayor actividad sexual (Aluja y Birke, 1993). Esta prueba fue realizada simultáneamente con la prueba de extracción de volátiles. Para cada edad se realizaron diez repeticiones por tratamiento con nueve diferentes lotes.

Efecto de la temperatura en los volátiles de los machos

Para cuantificar la producción de volátiles se manejaron grupos de 10 machos adultos de 4, 6, 8, 10 y 12 días de edad, provenientes de pupas desarrolladas a diferentes temperaturas. La cantidad de volátiles liberados fue medida durante la hora de mayor emisión de volátiles (8:00 - 10:00 h) (Heat *et al.*, 2000). Los volátiles emitidos por machos de *A. obliqua* fueron colectados de acuerdo al procedimiento descrito en la técnica de aereación dinámica (Heath y Manukian, 1992). El sistema de aereación dinámica consiste en recipientes de vidrio de 36 cm de largo x 7.5 cm de diámetro, en uno de los extremos tiene una base colectora con entradas múltiples, mientras que en el otro extremo un filtro de carbón activado y una salida donde se inserta el filtro que contiene el adsorbente sólido Súper Q (Alltech Associattes Inc. Deerfield, IL[®]). Con una bomba de vacío fueron arrastrados los volátiles por medio de un flujómetro cuya velocidad del flujo del aire fue a 1litro/min. (Heath y Epsky, 1993). Una vez concluida la captura, de volátiles fueron eluidos con 200 µl de cloruro de metileno (Baker, grado HPLC). Cada muestra fue depositada en un vial, cerrado herméticamente, y almacenada a -20°C hasta su eventual

utilización en el análisis químico. La colecta de los volátiles en el laboratorio fue realizada a una temperatura de $25 \pm 2^\circ\text{C}$, humedad relativa de 50-60%, e iluminación de 70 lux proporcionada por lámparas fluorescentes colocadas a 3 m de los tubos de colecta. En total se realizaron 17 repeticiones de cada edad por tratamiento.

Análisis químico

La cuantificación y análisis de los volátiles se llevó a cabo utilizando un cromatógrafo de gases Varian Star CP-3800 acoplado a un espectrómetro de masas Varian Saturn 2200 (CG-EM Varian, Palo Alto, CA). Se utilizó una columna FACTORFOUR capillary column VF-5MS 30MX0.25MM Marca Varian. Usando helio como gas acarreador, con una temperatura inicial de 50°C y mantenida durante dos minutos. Posteriormente se incrementó a $15^\circ\text{C}/\text{min.}$, hasta alcanzar una temperatura final de 280°C . Antes de inyectar la muestra de volátiles, a cada muestra se le agregaron $20\ \mu\text{l}$ de tridecano como estándar interno a una concentración de $100\ \text{ng}/\mu\text{l}$. El volumen de muestra que se inyectó al cromatógrafo fue de $2\ \mu\text{l}$. Los volátiles emitidos durante el llamado sexual, que se seleccionaron para su cuantificación fueron: (Z)-3-nonenol, (Z,E)- α -farneseno, (E,E)- α -farneseno y un compuesto desconocido, parcialmente identificado (KI _ 1580 en columna SPB-1) (López-Guillén, 2008). Los compuestos fueron identificados tomando como base el tiempo de retención, los índices de Kovat y el espectro de masas de los estándares. El farneseno (mezcla de isómeros que incluye el (E,E)- α -farneseno y (Z,E)- α -farneseno) y el (Z)-3-nonenol fueron obtenidos comercialmente de Sigma-Aldrich (Toluca, México). La cuantificación de los volátiles liberados por los machos se reporta en nanogramos/macho/hora y fue calculada a partir del área de los picos del cromatograma, del tridecano que se inyectó como estándar interno.

Efecto de la temperatura en la competencia sexual de machos

Las pruebas de competitividad sexual son usadas para evaluar el desempeño de las moscas de laboratorio frente a la población silvestre (FAO/IAEA/USDA, 2003). En esta prueba se utilizaron jaulas de campo (3 m de diámetro x 2.2 m de alto) acondicionadas en su interior con árboles de mango (*Mangifera indica* L.) de 1.60 m de alto, para simular de manera parcial las condiciones naturales. Se liberaron en una jaula 20 machos sexualmente maduros (8 días de edad) (Calkins y Webb, 1983), procedentes de las pupas desarrolladas en cada tratamiento con diferentes temperaturas, además se liberaron 20 machos silvestres y 50 hembras silvestres (150 insectos en total en la jaula). Los machos de cada tratamiento, se les adhirió en el dorso un trozo pequeño de papel con un número impreso con pegamento blanco para poderlos indentificar (Meza *et al.*, 2005). El experimento se realizó de 7:00 a 11:00 am, período que se ha reportado de mayor actividad sexual (Aluja y Birke, 1993). Se cuantificó el número de cópulas de los machos de cada tratamiento. En total se evaluaron seis jaulas.

Efecto de la temperatura en la fecundidad y fertilidad

Para estimar la fecundidad y fertilidad de los adultos procedentes de pupas desarrolladas en cada tratamiento (18, 20, 25 y 30°C), se colocaron 10 parejas (relación 1:1) sexualmente maduras (8 días de edad) en jaulas de plexiglass (20 x 20 x 20 cm). Las condiciones del ensayo fueron a una temperatura de 25°C, humedad relativa $65 \pm 5\%$ e intensidad lumínica de 550 ± 50 lux. Para que las hembras ovipositaran en la parte superior de cada jaula, se colocó un panel de oviposición de forma cilíndrica de plástico de 4 cm de altura x 5.5 cm de diámetro, cubierta en un extremo con tela “tergal” de color blanco como sustrato de oviposición y revestida con silicón en la parte interna, además se agregó agua destilada teñida con colorante verde (Mc Cormick de México S.A. de C.V.) como sustrato de humectación y preferencia de color. Los huevos fueron colectados diariamente por un periodo de 10 días, se colocaron en cámaras húmedas consistentes de cajas de Petri de plástico 100 x 15 mm, provistas con una esponja impregnada con agua. Estas se incubaron a 25°C por un periodo de cinco días descrito en el Manual de Control de Calidad, establecido por la Agencia Internacional de Energía Atómica (IAEA, 2003). La cantidad de huevecillos ovipositados fue factor de medida de la fecundidad y el porcentaje de eclosión

se utilizó como indicador de la fertilidad. El experimento tuvo 10 repeticiones por cada tratamiento.

Análisis de datos

Para determinar diferencias de los individuos sometidos en su etapa pupal a diferentes temperaturas, los datos fueron sometidos a un análisis de varianza (ANDEVA) (Ott y Longnecker, 2001). Previo al análisis los datos de pupación, viabilidad de la pupa y fertilidad fueron normalizados por medio de la transformación a grados del arco-seno en radianes de la raíz cuadrada de la proporción $\chi = \text{Sen}^{-1} \sqrt{\chi}$, donde χ correspondió al valor original como proporción (porcentaje/100) (Zar, 1999). En los volátiles y llamados sexuales se realizó un trifactorial (4 x 4 x 4) aplicando una transformación de rangos. Las medias fueron analizadas por medio de la prueba Tukey con un 5% de significancia. Los datos fueron analizados con el Software StatView para Windows (SAS Institute Inc. Copyright© 1992-1998), versión 5).

RESULTADOS

Efecto de la temperatura en el desarrollo y peso de la pupa

El análisis de los resultados del efecto de la temperatura sobre el peso de la pupa mostraron una diferencia significativa ($F = 12.09$; g.l. = 3, 40; $P < 0.05$). Las pupas que registraron el menor porcentaje de pupación fueron las que se desarrollaron a 18°C y fueron estadísticamente diferentes que las pupas desarrolladas a 20, 25 y 30°C (Fig. 1A).

La pérdida de peso fue significativamente diferente en las distintas temperaturas ($F = 58.12$; g.l. = 3, 98; $P < 0.05$). Las pupas que perdieron menor peso fueron las pupas desarrolladas a 25 y 30°C, seguidas por las pupas que desarrollaron a 20°C, las cuales fueron estadísticamente diferentes entre sí, mientras que las pupas desarrolladas a 18°C fueron las que perdieron más peso (Fig. 1B).

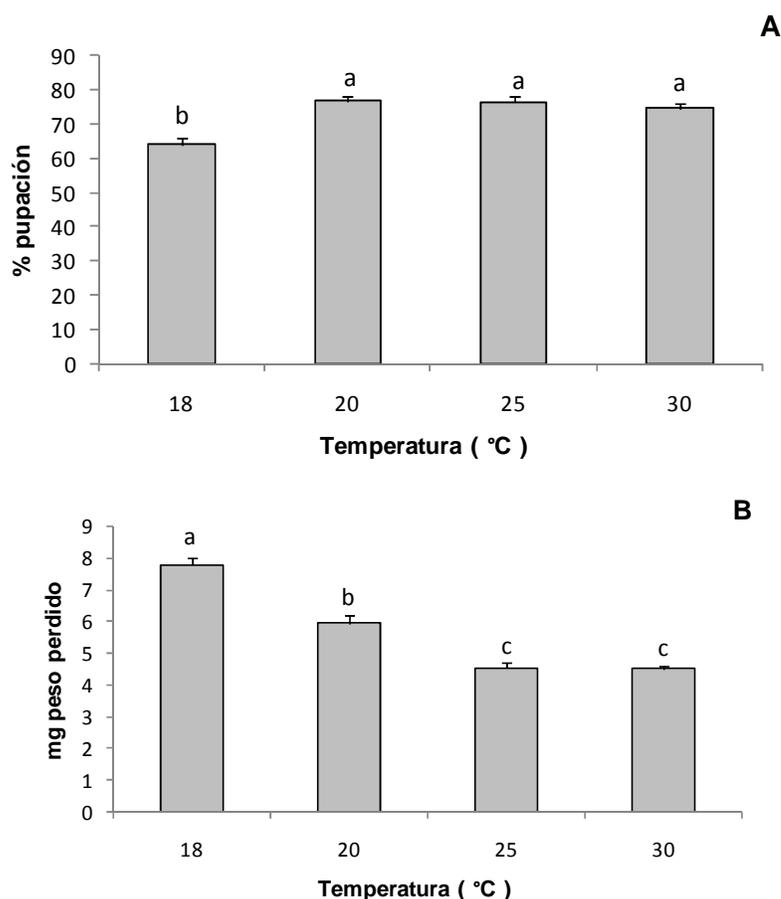


Fig.1. Porcentaje de pupación (A) y peso perdido (B) (\pm e.e.) en las pupas de *A. obliqua*, expuestas a diferentes temperaturas. Las barras con letras diferentes indican diferencias significativas ($P < 0.05$).

Efecto de la temperatura en la viabilidad de la pupa

La temperatura influyó en la duración del desarrollo de la pupa, ya que la emergencia de adultos a 18°C fue a los 29 días, a 20°C fue a 25 días, los de 25°C a 13 días y los de 30°C a 12 días. Los porcentajes de emergencia fueron significativamente diferente en las distintas temperaturas ($F = 218.56$; g.l. = 3, 97; $P < 0.05$). Los porcentajes de emergencia mas altos, se registraron en las pupas que se desarrollaron a 25 y 30°C, mientras que los mas bajos fueron a 20 y 18°C (Fig. 2A). Los porcentajes de moscas voladoras fueron significativamente diferentes en las distintas temperaturas ($F = 196.93$; g.l. = 3, 97; $P < 0.05$). El mayor porcentaje de moscas voladoras se observó en los adultos procedentes de las pupas que permanecieron a una temperatura de 25°C, seguidas por las moscas voladoras desarrolladas a 30°C. Los menores porcentajes de moscas voladoras se registraron en los adultos procedentes de las temperaturas de 18 y 20°C (Fig. 2B).

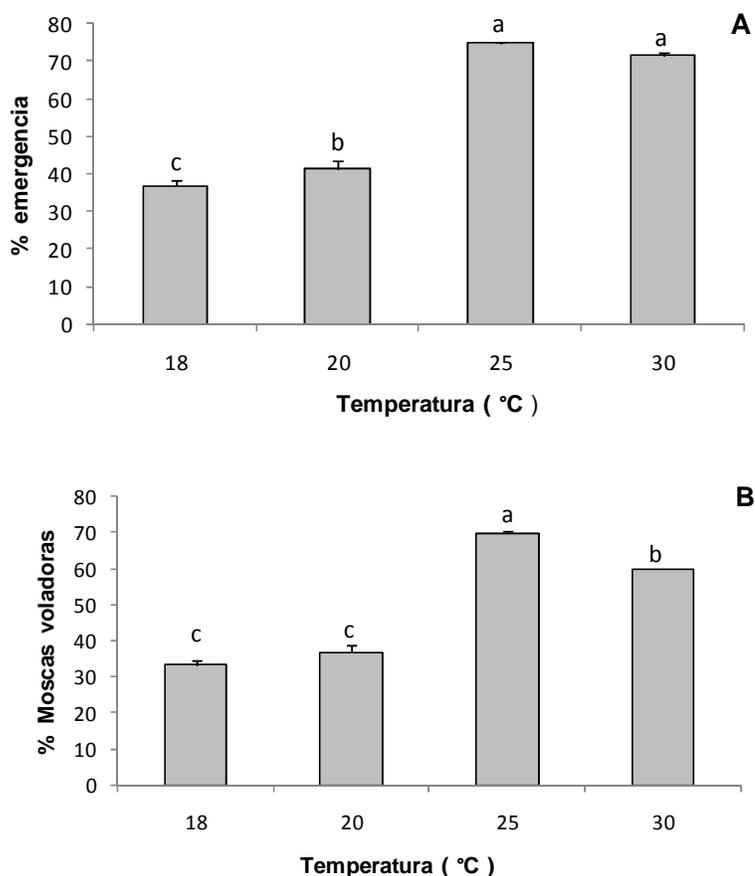


Fig. 2. Porcentaje de emergencia (A) y porcentaje de moscas voladoras (B) (\pm e.e.) de pupas de *A. obliqua* expuestas a diferentes temperaturas. Las barras con letras diferentes indican diferencia significativa ($P < 0.05$).

Efecto de la temperatura en la madurez sexual

La madurez sexual de los machos caracterizada por el comportamiento de llamado sexual no fue observada a cuatro días de edad, presentándose hasta la edad de seis días en los machos procedentes de los diferentes tratamientos. Los llamados sexuales variaron significativamente con las temperaturas ($F = 5.33$; g.l. = 3, 144; $P < 0.05$) y con las edades ($F = 48.51$; g.l. = 3, 144; $P < 0.05$). La interacción temperatura-edad fue significativa ($F = 3.68$; g.l. = 9, 144; $P < 0.05$) (Fig. 4). A la edad de seis días los machos que presentaron un mayor número de llamados fueron los provenientes de 18 y 20°C, que difirieron estadísticamente de los machos desarrollados a 25 y 30°C. A la edad de ocho días los machos procedentes de la temperaturas entre 18, 20 y 25°C fueron lo que registraron mayor actividad de llamado, por su parte los machos procedentes de 30°C fueron los que registraron la menor actividad de llamado. A la edad de diez días los machos con mayor número de llamados fueron los procedentes de las pupas que se desarrollaron a 20 y 30°C, ésta última fue estadísticamente igual a los machos desarrollados a 25°C y éste último a los de 18°C. Siendo estadísticamente diferentes los de 20 y 18°C. A la edad de doce días los machos con mayor número de llamados fueron los procedentes de las pupas que se desarrollaron a 20°C que fueron estadísticamente diferentes a los machos que se desarrollaron a 18, 25 y 30°C. Se observó un aumento en la actividad sexual en todos los tratamientos de temperatura a partir del octavo día (Fig. 3).

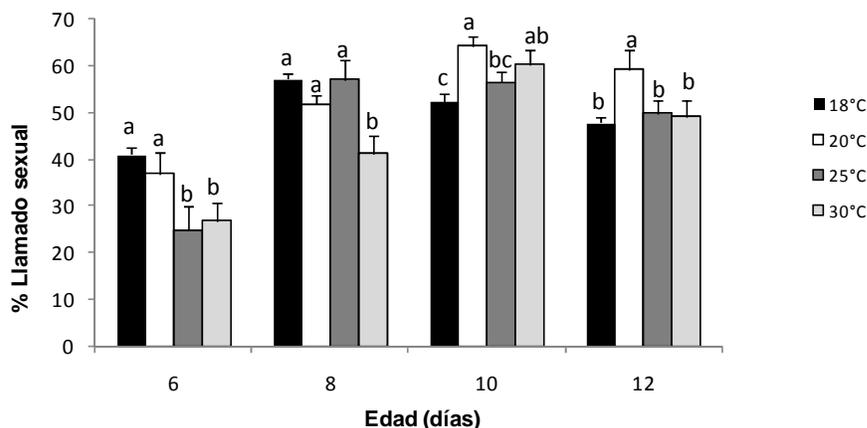


Fig. 3. Porcentaje de llamado sexual (\pm e.e.) de machos de *A. obliqua* procedentes de pupas desarrolladas a diferentes temperaturas. Las barras con letras diferentes en cada edad indican diferencia significativa ($P < 0.05$).

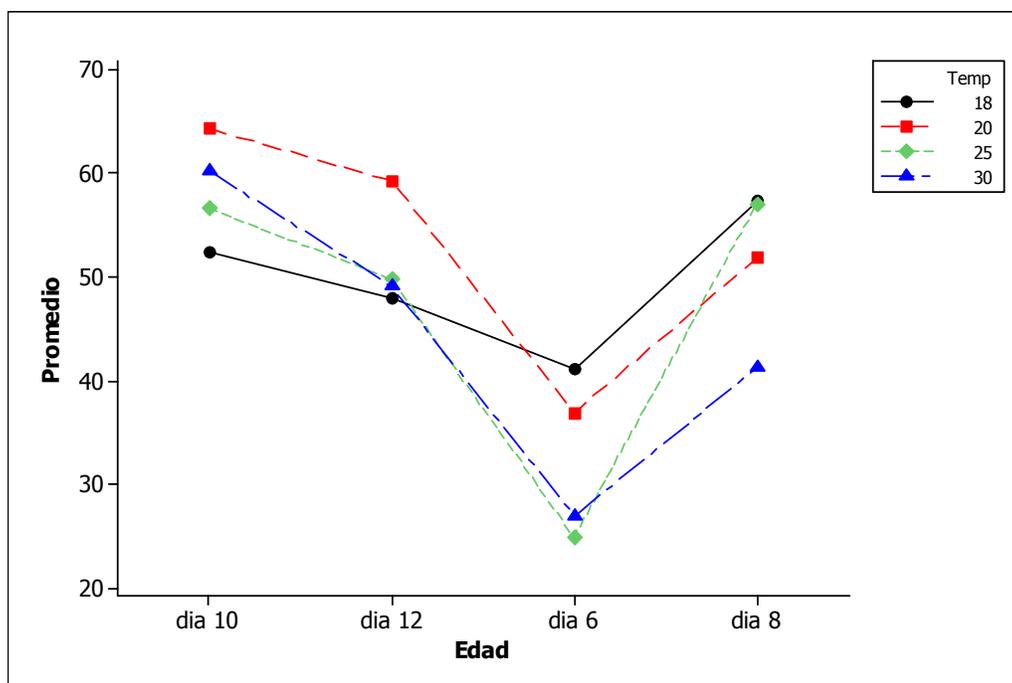


Fig. 4. Gráfica de interacción de los llamados sexuales de machos de *A. obliqua* procedentes de pupas desarrolladas a diferentes temperaturas.

Efecto de la temperatura en la producción de volátiles

La cantidad de los compuestos varió significativamente con las temperaturas ($F = 76.91$; $g.l.=3$, 908 ; $P < 0.05$) y con las edades ($F = 24.74$; $g.l.=3$, 908 ; $P < 0.05$). La interacción de las temperaturas x edades x compuestos fue significativa ($F = 4.61$; $g.l.=27$, 908 ; $P < 0.05$) (Fig. 5). A la edad de seis días la menor cantidad producida de (Z)-3-nononol fue en los machos desarrollados a 18 y 30°C. La mayor cantidad del compuesto (Z,E)- α farneseno fue producida por los machos desarrollados a 20, 25 y 30°C y los que menor cantidad liberaron fueron los machos desarrollados a 18°C. Los machos que menor cantidad liberaron del compuesto (E,E)- α -farneseno fueron los machos de las pupas que estuvieron a 18°C. Los machos que mayor cantidad liberaron del compuesto no identificado fueron los procedentes de pupas que permanecieron a 25°C, y los machos que menor cantidad fueron los provenientes de pupas desarrolladas a 18°C (Fig. 6). A la edad de ocho días, la mayor cantidad producida del compuesto (Z)-3-nononol fue emitida por machos desarrollados a 30°C en comparación a las demás temperaturas. En el (Z,E)- α -farneseno los machos de todas las temperaturas produjeron la misma cantidad. Los machos que menor

cantidad del compuesto (E,E)- α -farneseno fueron los procedentes de pupas que permanecieron a 30°C. Los machos que mayor cantidad liberaron del compuesto no identificado fueron los desarrollados a 30°C, y los que menor cantidad liberaron fueron las pupas que estuvieron a 18°C (Fig. 6). A la edad de diez días, la cantidad producida del compuesto (Z)-3-nonenol fue estadísticamente igual en todas las temperaturas. Los machos que menor cantidad liberaron del compuesto (Z,E)- α -farneseno fueron los procedentes de pupas que permanecieron a 30°C. La menor cantidad producida del compuesto (E,E)- α -farneseno fueron los machos procedentes de pupas que permanecieron a 30°C. Los machos que menor cantidad liberaron del compuesto desconocido fueron los procedentes de pupas que permanecieron a 18°C (Fig. 6). A la edad de doce días los machos que mayor cantidad del compuesto (Z)-3-nonenol liberaron fueron los procedentes de pupas que permanecieron a 25°C. En el (Z,E)- α -farneseno los machos de todas las temperaturas produjeron la misma cantidad. Los machos que menor cantidad liberaron del compuesto (E,E)- α -farneseno fueron los procedentes de pupas que permanecieron a 18°C. Los machos que menor cantidad liberaron del compuesto no identificado fueron los procedentes de pupas que permanecieron a 18°C (Fig. 6).

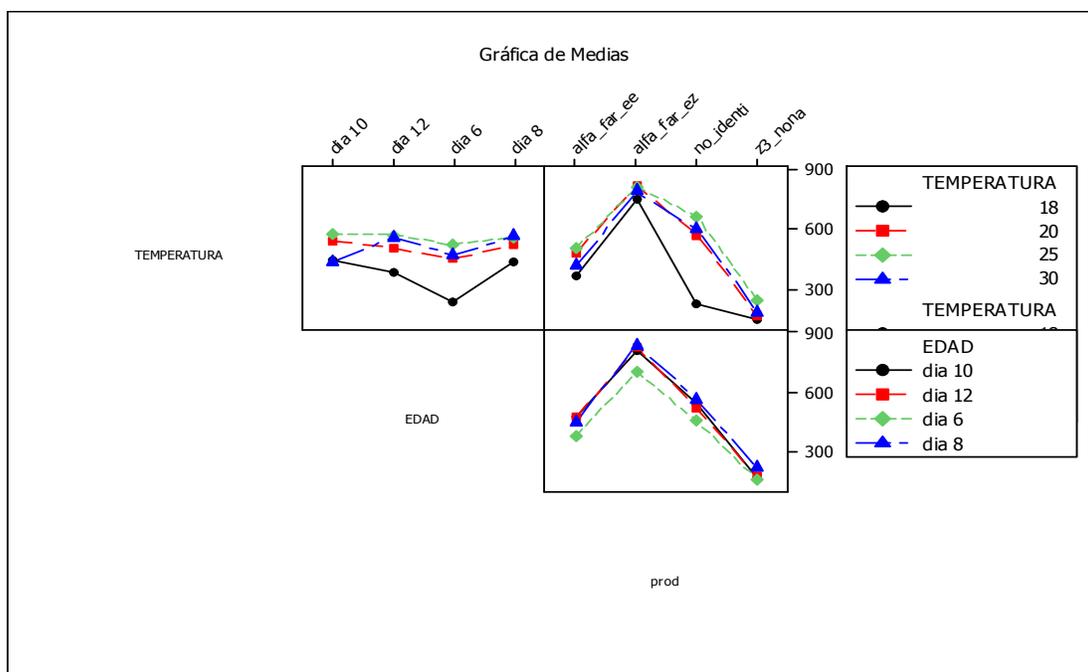


Fig.5. Gráfica de interacción de volátiles producidos por los machos de *A. obliqua* procedentes de pupas desarrolladas a diferentes temperaturas.

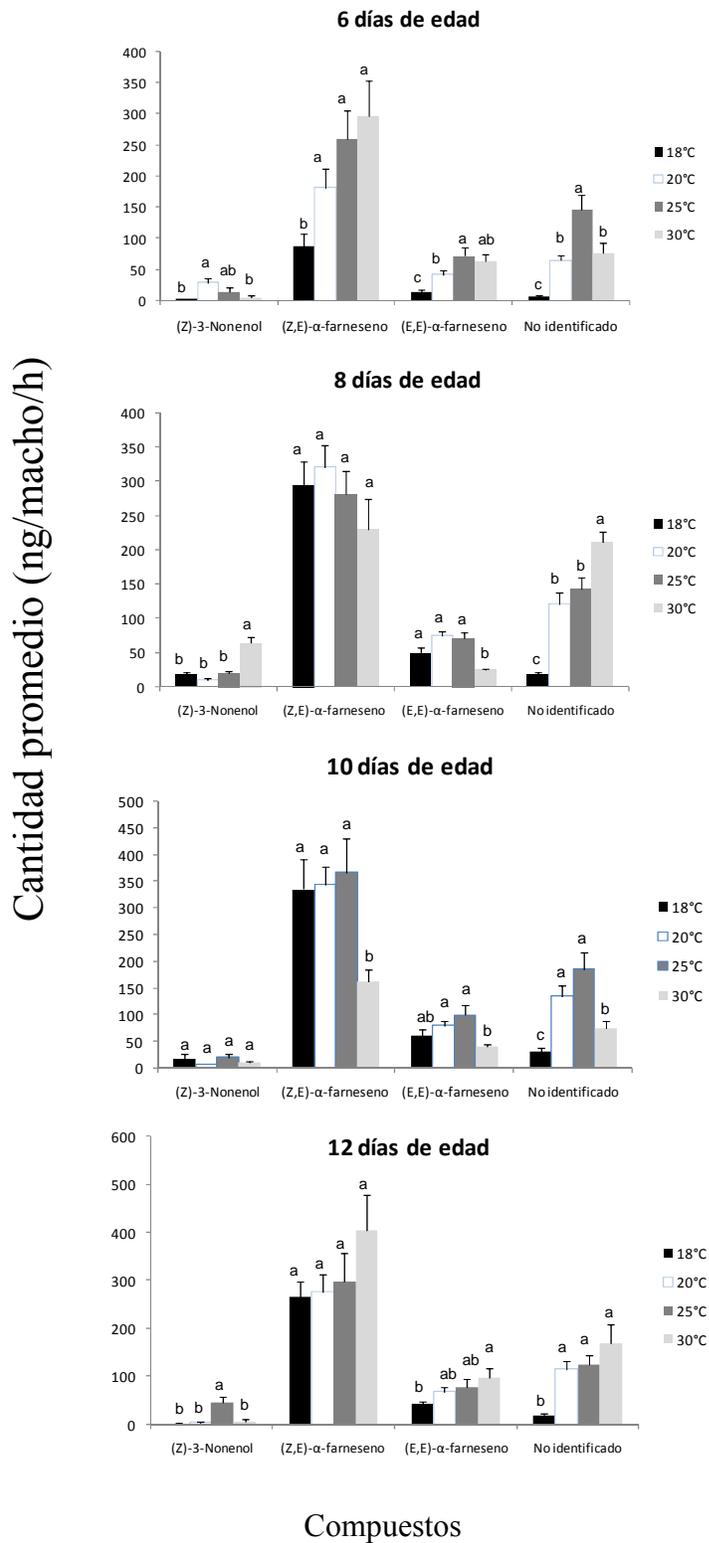


Fig. 6. Cantidad promedio (ng/macho/h) (\pm e.e.) de los cuatro compuestos liberados en machos de *A. obliqua* procedentes de pupas desarrolladas a diferentes temperaturas. Letras diferentes en cada compuesto indican diferencia significativa ($P < 0.05$).

Efecto de la temperatura en la competencia sexual

Al evaluar la competencia sexual de los machos de los distintos tratamientos, se observó que el promedio de apareamientos por jaula fue significativamente diferente tanto en machos silvestres como de cría masiva ($F = 13.695$; g.l. = 4, 25; $P < 0.05$). Los machos silvestres fueron los que tuvieron el mayor número de apareamientos seguidos por los machos de cría desarrollados a 18 y 20°C. Después de éstos fueron los machos de cría desarrollados a 25°C mientras que los machos desarrollados a 30°C presentaron el menor número de apareamientos con respecto a los todos tratamientos (Fig. 7).

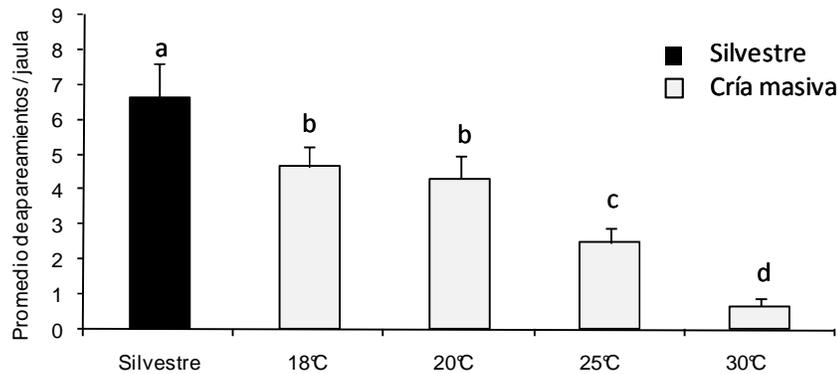


Fig. 7. Cantidad de cópulas (\pm e.e.) de machos de *A. obliqua* silvestres y de cría masiva expuestos en su etapa pupal a diferentes temperaturas. Las barras con letras diferentes indican diferencias significativas ($P < 0.05$).

Efecto de la temperatura en la fecundidad y fertilidad

En la fecundidad se presentaron diferencias significativas entre las temperaturas de 18 y 30°C ($F = 1.58$; g.l. = 3, 36; $P < 0.05$). La mayor cantidad de huevos fue producida por hembras procedentes de pupas desarrolladas a 18°C, siendo ésta igual a la de 20 y 25°C y la menor se registró en hembras cuyo desarrollo fue a 30°C, siendo ésta igual a la de 20 y 25°C. En la fertilidad no se presentaron diferencias significativas entre temperaturas ($F = 0.78$; g.l. = 3, 36; $P > 0.05$) (Fig. 8).

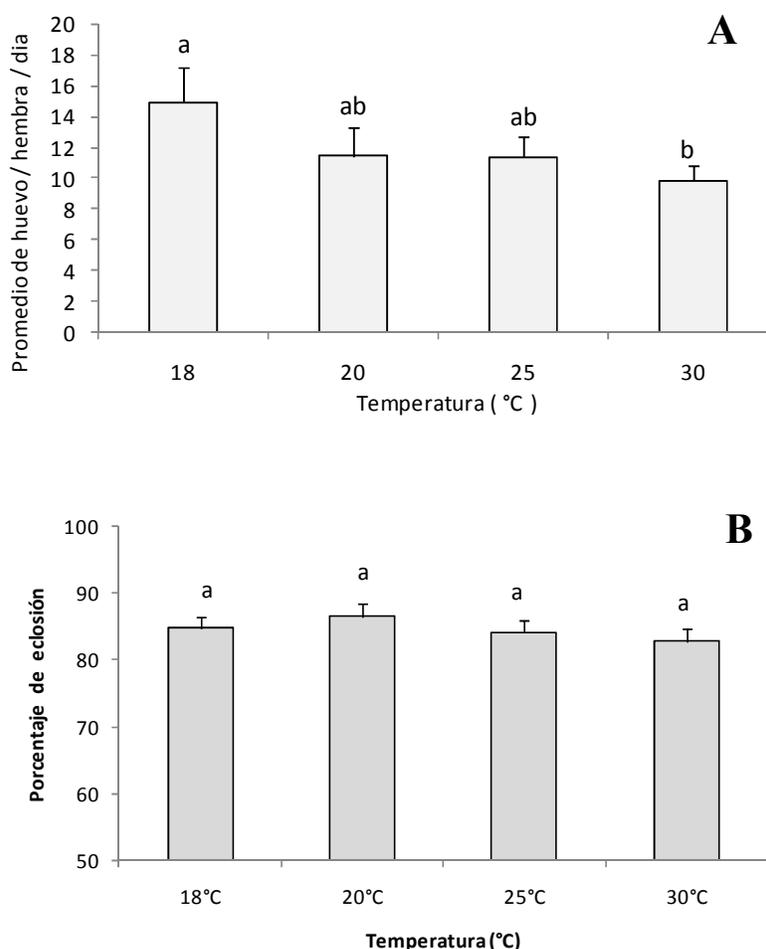


Fig. 8. Fecundidad (A) (huevo/hembra/día \pm e.e.) y fertilidad (B) de *A. obliqua* expuestos en su etapa pupal a diferentes temperaturas. Las barras con letras diferentes indican diferencias significativas ($P < 0.05$).

DISCUSIÓN

El desarrollo de los insectos es dependiente de la temperatura, tal como el caso de las moscas de la fruta, en las cuales se ha demostrado que los factores bióticos y abióticos afectan su comportamiento (Moreno *et al.*, 1991; Nation, 1989, Epsky y Heath, 1993). Por lo tanto, su desarrollo puede acelerarse o retrasarse de acuerdo con la temperatura del ambiente en que se encuentren (Andrewartha y Birch 1954; Omkar *et al.*, 2008). Así, la temperatura influye de manera significativa sobre la emergencia de adultos (Kemp y Bosch, 2005). En los resultados de esta investigación el desarrollo de la pupa fue influido por la temperatura, ya que la duración de la etapa pupal disminuyó con el aumento de la temperatura (Yoneda, 1981). Estos resultados son similares a los reportados en *Ceratitis capitata*. En esta especie se comprobó que la temperatura está directamente relacionada con el desarrollo de la pupa (Crovetti *et al.*, 1986). Recientemente, se ha sugerido que monitorear la temperatura durante el desarrollo de la pupa de moscas de la fruta, en conjunto con la técnica de determinación del color de los ojos proporcionaría una aproximación de la edad fisiológica, (Donoso *et al.*, 2003; Resilva *et al.*, 2007). Sin embargo, se debe de considerar que en los sistemas de cría con frecuencia existen oscilaciones en la temperatura y otros factores ambientales como humedad, fotoperiodo, etc que influyen en el desarrollo de las moscas afectando su calidad.

Los resultados de éste trabajo indican que las pupas que se desarrollaron a 18 y 20°C, registraron una mayor pérdida de peso y bajos porcentajes de pupación, posiblemente como respuesta a una mayor deshidratación por el mayor tiempo de desarrollo. Bressan-Nascimento (2001), menciona que las pupas de *A. obliqua* se deshidratan con periodos largos de desarrollo pupal, y es considerado como un factor de mortalidad en dicha fase. Sin embargo, los adultos que emergieron de éstas pupas (18 y 20°C) tuvieron una mayor actividad sexual (mayor número de llamados y de apareamientos). Estos resultados contrastan con los reportados por Meza *et al.*, (2005), quienes encontraron que se presenta un alto desempeño sexual en los adultos que provienen de pupas que han perdido poco peso.

En el caso de las moscas voladoras se ha reportado que la irradiación de pupas induce a reducir el número de éstas (Toledo *et al.*, 2004), así como la temperatura de empacado para maduración sexual (Resilva *et al.*, 2007). Los resultados de este estudio en

moscas voladoras de *A. obliqua* siguieron la misma tendencia que la emergencia de los adultos, presentando los menores porcentajes en adultos procedentes de pupas que se desarrollaron a 18 y 20°C.

La actividad sexual en *A. obliqua* ha sido evaluada con relación a varios parámetros como la edad, hora del día, efecto de la irradiación, presencia de hospedero, entre otros (Aluja y Birke, 1993; López-Guillén *et al.*, 2008) y en otras especies se ha estudiado también los factores de altura y posición en las hojas del árbol, secciones diferentes del árbol y tiempo de duración de la cópula (Segura *et al.*, 2007). Sin embargo, no existe información de cómo la temperatura aplicada durante el desarrollo de la pupa afecta el comportamiento de llamado sexual de los adultos. En los resultados de este experimento, los llamados sexuales y la producción de volátiles fueron influenciados por la edad así como por la temperatura usada en el desarrollo de la pupa. No encontramos diferencias en el inicio del llamado sexual, ya que todos los machos iniciaron su actividad al sexto día de edad. Este comportamiento fue similar al reportado por Meza-Hernández *et al.* (2002) y López-Guillén *et al.* (2008) en adultos criados a 25°C. En este estudio se encontró que cuando el desarrollo de la pupa fue a bajas temperaturas (18 y 20°C), los machos presentaron una mayor actividad de llamado sexual, lo cual sugiere está relacionado con el desarrollo relajado de sus órganos sexuales, ya que se ha demostrado que la temperatura influye en la maduración gonádica (Fletcher, 1989; Taufer *et al.*, 2000).

En la prueba de competitividad sexual, se usaron machos de ocho días de edad, debido a que éstos presentan el mayor pico de actividad sexual (Meza-Hernández *et al.*, 2002), y se observó que produjeron la misma cantidad del compuesto (Z,E)- α -farnaseno en todas las temperaturas. La cantidad producida del compuesto (E,E)- α -farnaseno fue mayor a las temperaturas de 20 y 25°C que a 18 y 30°C. Mientras que los machos provenientes de pupas expuestas a 30°C presentaron mayor producción del compuesto no identificado y del (Z)-3-nonenol, en comparación con las demás temperaturas. Recientemente se demostró que el compuesto sintético del (Z)-3-nonenol resultó comportamentalmente atractivo y antenalmente activo para las hembras de *A. obliqua*, este resultado sugiere que dicho compuesto tiene la función de una feromona (López-Guillén, 2008). También se encontró que este alcohol resultó atractivo a hembras de *A. suspensa* (Loew) y en *A. ludens* éste mismo compuesto provocó una respuesta antenal (Nation, 1983; Nation, 1989). Una

posible explicación sobre la alta cantidad de éste compuesto producido por los machos procedentes de pupas que se desarrollaron a 30°C, hayan afectado la respuesta de las hembras silvestres, ya que puede presentarse respuestas comportamentales diferentes con la variación de la concentración de los compuestos volátiles (McNeil, 1991). En machos procedentes de pupas cuyo desarrollo fue a 25°C, la cantidad de volátiles emitida decreció después de 10 días de edad, recuperándose una menor cantidad en aquellos machos con 14 días de edad (López-Guillen, 2008). Este hecho hace suponer que el desarrollo acelerado que tienen los insectos a 30°C, influye en su madurez sexual, provocando variaciones en la producción de dicho volátil, y probablemente la capacidad de los órganos sexuales se vio limitada por el estrés térmico, dado que la temperatura influye en la maduración gonádica (Fletcher, 1989; Taufer *et al.*, 2000).

En el estudio de la fecundidad, se observó que las hembras procedentes de pupas sometidas a 18°C, registraron una mayor producción de huevos, mientras que ésta disminuyó en las hembras procedentes de pupas de la temperatura de 30°C. En cuanto a la fertilidad de los huevos, no se encontraron diferencias significativas entre los diferentes tratamientos. Las variaciones en los resultados de los distintos parámetros evaluados en los insectos procedentes de pupas que fueron desarrolladas entre 18 y 30°C, posiblemente están relacionadas con el tiempo que permanecieron en desarrollo. De esta forma se observaron 17 días de diferencia en el desarrollo entre dichas temperaturas. En resumen ambas temperaturas no son adecuadas para el desarrollo de la pupa durante la cría de *A. obliqua*. En estudios con *A. ludens*, se han demostrado que mantener una línea de insectos a condiciones ambientales de 25°C influye de manera positiva sobre el peso de la pupa (Orozco-Dávila, 2006) y la competitividad sexual del adulto (Meza *et al.*, 2005).

En nuestras evaluaciones la temperatura de 25°C, fue la que presentó mayor estabilidad en los parámetros evaluados, el tiempo de desarrollo de pupa fue de 13 días, registrando la menor pérdida de peso de la pupa, mayor pupación, mayor emergencia de adultos, de moscas voladoras y fecundidad. Lo cuál es deseable para los procesos de cría donde la calidad en todas sus fases fisiológicas de los insectos es fundamental.

CONCLUSIONES

La duración de la etapa pupal decreció con el aumento de la temperatura (18°C=29, 20°C=25, 25°C=13 y a 30°C=12 días). La pérdida de peso en la pupa aumentó con la disminución de la temperatura, es decir, a las temperaturas mas bajas (18 y 20°C) hubo mayor pérdida de peso y en las temperaturas mas altas (25 y 30°C) hubo menor pérdida de peso. Cuando la pupa se desarrolló a 18 y 20°C, su desarrollo es afectado (bajo % pupación, emergencia y moscas voladoras), sin embargo, se benefició significativamente su comportamiento sexual (altos % llamados, volátiles y competencia sexual). Cuando la pupa se desarrolló a 30°C, se obtuvo mejor desarrollo de pupa (alto % pupación, emergencia y moscas voladoras) y baja eficiencia sexual de los adultos (bajos % llamados, volátiles y competencia sexual). En la fecundidad: a menor temperatura mayor es la producción de huevos de las hembras, es decir, a 18°C se presentó mayor producción de huevos y a 30°C la producción de huevos disminuyó. En la fertilidad no se encontraron diferencias significativas entre los tratamientos de temperatura. En los volátiles a la edad de 8 días los machos desarrollados a 30°C produjeron la mayor cantidad del Z-3 nonenol. En la prueba de competencia sexual, los mas altos promedios de apareamientos después de los machos silvestres, se presentaron en los machos desarrollados a las bajas temperaturas (18 y 20°C), mientras que los machos de 30°C fueron el menor número de cópulas.

T (°C)	Pupación	Pérdida peso	Emergencia	Moscas voladoras	Llamado sexual	Volátiles	Competencia	Fecundidad	Fertilidad
18	(-)	(-)	(-)	(-)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)
20	(+)	(-)	(-)	(-)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)
25	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)
30	(+)	(+)	(+)	(+)	(-)	(-)	(-)	(-)	(+)

Los resultados del estudio indican que la temperatura de 25°C es la mas recomendable para el proceso de cría de *A. obliqua* en los programas que aplican la TIE como elemento clave del manejo integrado contra moscas de la fruta.

BIBLIOGRAFIA

- Aksit, T., I. Cakmak and G. Ozer. 2007. Effect of temperature and photoperiod on development and fecundity of an acarophagous ladybird beetle, *Stethorus gilvifrons*. *Phytoparasitica*. 35: 357-366.
- Aluja, M., M. Cabrera, J. Guillén, H. Celedonio and F. Ayora. 1989. Behavior of *Anastrepha ludens*, *Anastrepha obliqua* and *Anastrepha serpentina* (Diptera: Tephritidae) on a wild mango tree (*Mangifera indicans*) harbouring tree Mc Phail traps. *Insect Sci. Applic.* 10: 309-318.
- Aluja, M. 1994. Bionomics and management of *Anastrepha*. *Annu. Rev. Entomol.* 39: 155-78.
- Aluja, M., and A. Birke. 1993. Habitat use by adults of *Anastrepha obliqua* (Diptera: Tephritidae) in a mixed mango and tropical, plum orchard. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 86: 799-812.
- Aluja, M., H. Celedonio-Hurtado, P. Liedo, M. Cabrera, F. Castillo, J. Guillén, and E. Rios. 1996. Seasonal population fluctuations and ecological implications for management of *Anastrepha* fruit flies (Diptera: Tephritidae) in commercial mango orchards in Southern Mexico. *J. Econ. Entomol.* 89: 654-667.
- Andrewartha, H. G., and I. C. Birch. 1954. *The distribution and abundance of animals*. University of Chicago Press, Chicago, IL, USA.
- Artiaga-López, T., E. Hernández, J. Domínguez-Gordillo, D. S. Moreno, and D. Orozco-Dávila. 2004. Mass-production of *Anastrepha obliqua* at the Moscafrut Fruit Fly Facility, Mexico, pp. 389-392. In: B. N. Barnes [ed.]. *Proceedings of the 6th International Symposium on Fruit Flies of Economic Importance*, Isteg Scientific Publications, Irene, Sudáfrica.
- Ayvaz, A., E. Karasu, S. Karabörklü, and A. S. Tunçbilek. 2008. Effects of cold storage, rearing temperature, parasitoid age and irradiation on the performance of *Trichogramma evanescens* Westwood (Hymenoptera: Trichogrammatidae). *J. Stored Products Res.* 44: 232-240.

- Burk, T., and J. C. Web. 1983. Effect of male size on calling propensity, song parameters, and mating success in Caribbean fruit flies *Anastrepha suspensa* (Loew). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 76: 678-682.
- Bustos, M. E., J. Toledo, W. Enkerlin, H. Carrasco, and J. Reyes. 1993. Irradiation as a quarantine treatment for Mexican mangoes, pp. 341-344. In: M. Aluja, and P. Liedo (Eds.), *Fruit flies: Biology and management*. Springer-Verlag, Boca Raton, Fla., USA.
- Bressan-Nascimento, S. 2001. Emergence and pupal mortality factors of *Anastrepha obliqua* (Macquart) (Diptera: Tephritidae) along the fruiting season of the host *Spondias dulcis* L. *Neotrop. Entomol.* 30: 207-215.
- Cáceres, C., E. Ramírez, V. Wornoayporn, S. M. Islam, and S. Ahmad. 2007. A protocol for storage and long-distance shipment of Mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae) eggs. I. Effect of temperature, embryo age and storage time on survival and quality. *Fla. Entomol.* 90: 103–109.
- Calkins, C. O., and J. C. Webb. 1983. A cage and support framework for behavioral tests of fruit flies in the field. *Fla. Entomol.* 66:512-514.
- Crovetti, T., Conti, B., and G. Delrio. 1986. Effect of abiotic factors on *Ceratitis capitata* (Wied.) (Diptera:Tephritidae) - II. Pupal development under constant temperatures, pp. 141-147. In: R. Cavalloro (Ed.), *Fruit Flies of Economic Importance*. Vol. 3A. Balkema, Rotterdam.
- Davidson, J., 1944. On the relationship between temperature and rate of development of insects at constant temperatures. *J. Anim. Ecol.* 13: 26-38.
- Delrio, G., B.Conti, and A. Crovetti. 1986. Effect of abiotic factors on *Ceratitis capitata* (Wied.) (Díptera: Tephritidae) – I. Egg development under constant temperatures. In *Fruit Flies of Economic importance*, pp. 133-139. In: R.Cavalloro (Ed.), *Fruit Flies of Economic Importance*. Vol. 3A. Balkema, Rotterdam.
- Donoso, H., M. Jiménez, L. Ponce, and C. Sarabia. 2003. Determination of the physiological maturity of Medfly pupae by accumulation of temperature during pre-irradiation period for use in SIT programmes. In: Third RCM on “Quality assurance in mass-reared and released fruit flies for use in SIT programmes”, Perth, Australia, 19-23. May 2003. IAEA, Vienna.

- Epsky, N. D., and R. R. Heath. 1993. Pheromone production by male *Anastrepha suspensa* (Diptera: Tephritidae) under natural light cycles in greenhouse studies. *Environ. Entomol.* 22: 464-469.
- FAO/IAEA/USDA. 2003. Manual for Product Quality Control and Shipping Procedures for Sterile Mass-Reared Tephritid Fruit Flies, Version 5.0. International Atomic Energy Agency, Vienna, Austria. 85 p.
- Fletcher, B.S., 1989. Temperature-development rate relationship of the immature stage and adults of Tephritids fruit flies, pp. 273-289. In: A.S. Robinson and G. Hooper (Eds.), *Fruit flies, their biology, natural enemies and control*. World crop pests, 3B. Elsevier, Amsterdam.
- Heath, R. R., and A. Manukian. 1992. Development and evaluation of systems to collect volatile semiochemicals from insects and plants using a charcoal-infused medium for air purification. *J. Chem. Ecol.* 18: 1209-1226.
- Heath, R. R., and N. D. Epsky. 1993. Recent progress in the development of attractants for monitoring the Mediterranean fruit fly and several *Anastrepha* species, pp. 463-471. In: *Management of insect pest: nuclear and related molecular and genetic techniques*. International Symposium on Management of Insect Pests, IAEA, Vienna, Austria.
- Heath, R. R., P. J. Landolt, D. C. Robacker, B. D. Dueben, and N. D. Epsky. 2000. Sexual pheromones of tephritid flies: clues to unravel phylogeny and behavior, pp. 793-809. In: M. Aluja, and A. L. Norrbom (Eds.), *Fruit flies (Tephritidae): Phylogeny and evolution of behavior*. CRC, Boca Raton, FL. USA.
- IAEA. 2003. *Trapping Guidelines for Area-Wide Fruit Fly Programmes*. FAO/IAEA, Vienna, Austria, pp. 47.
- Ibáñez-López, A., y L. Cruz-López. 2001. Glándulas salivales de *Anastrepha obliqua* (Macquart) (Diptera: Tephritidae): análisis químico y morfológico, y actividad biológica de los componentes volátiles. *Folia Entomol. Mex.* 40: 221-231.
- Kalaitzaki, A. P., D. P. Lykouressis, D. Ch. Perdakis, and V. Z. Alexandrakis. 2007. Effect of temperature on development and survival of the parasitoid *Pnigalio pectinicornis* (Hymenoptera: Eulophidae) reared on *Phyllocnistis citrella* (Lepidoptera: Gracillariidae). *Environ. Entomol.* 36: 497-505.

- Karmit, L., T. E. Shelly, and B. Yuval. 2005. Effects of the olfactory environment and nutrition on the ability of male Mediterranean fruit flies to endure starvation. *J. Econ. Entomol.* 98: 61-65.
- Kemp, W. P., and J. Bosch. 2005. Effect of temperature on *Osmia lignaria* (Hymenoptera: Megachilidae) prepupa-adult development, survival, and emergence. *J. Econ. Entomol.* 98: 1917-1923.
- Liedo, P., J. R. Carey, H. Celedonio-Hurtado, and J. Guillén. 1992. Size specific demography of three species of *Anastrepha* fruit flies. *Entomol. Exp. Appl.* 63: 135-142.
- Liu, Y., G. Henderson, L. Mao, and R. A. Laine. 2005. Effects of temperature and nutrition on juvenile hormone titers of *Coptotermes formosanus* (Isoptera: Rhinotermitidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 98: 732-737.
- López-Guillén, G. 2008. Estímulos químicos y visuales como potenciales atrayentes de *Anastrepha obliqua* (Macquart) (Diptera: Tephritidae). Tesis de doctorado. Colegio de Postgraduados, Montecillo, Estado de México, México. 118 p.
- Marco, V. 2001. Modelización de la tasa de desarrollo de insectos en función de la temperatura. Aplicación al manejo integrado de plagas mediante el método de grados-día. *Bol. S.E.A.* 28: 147-50.
- Meza, J. S. 2002. Cambios en la feromona y el comportamiento sexual de *Anastrepha obliqua* Macquart (Diptera: Tephritidae) durante su recolonización. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias Químicas. Universidad Autónoma de Chiapas. Tapachula, Chiapas, México. 43 p.
- Meza-Hernández, J. S., E. Hernández, M. Salvador-Figueroa y L. Cruz-López. 2002. Sexual compatibility, mating performance and sex pheromone release of mass-reared and wild *Anastrepha obliqua* (Diptera: Tephritidae) under field-cage conditions. Proceedings of 6th International Fruit Fly Symposium, 6-10 May 2002, Stellenbosch, South Africa.
- Meza, J. S., F. Díaz, and D. Orozco. 2005. Pupariation time as a source de variability in mating performance in mass-reared *Anastrepha ludens* (Diptera: Tephritidae). *J. Econ. Entomol.* 98: 1930-1936.

- Milkman, R. 1963. On the mechanism of some temperature effects on *Drosophila*. J. Gen. Physiol. 46: 1151-1170.
- Milkman, R., and B. Hille. 1996. A quantitative description of some temperature effects on *Drosophila*. Biol. Bull. 131: 346-361.
- Moreno, D. S., M. Sanchez, D. C. Robacker, and J. Worley. 1991. Mating competitiveness of irradiated Mexican fruit fly (Diptera: Tephritidae). J. Econ. Entomol. 84: 1227-1234.
- Nation, J.L. 1983. Sex pheromone of the Caribbean fruit fly: chemistry and field ecology, pp. 109-110. In: J. Miyamoto and P. C. Kearney, (Eds). IUPAC Pesticide Chemistry, Human Welfare and the Environment. Pergamon Press, New York, USA.
- Nation, J. L. 1989. The role of pheromone in the mating system of *Anastrepha* fruit flies, pp. 189-205. In: A.S. Robinson and G. H. S. Hooper (Eds.), World crop pests: fruit flies, their biology, natural enemies and control. Elsevier, Amsterdam, The Netherlands.
- Omkar, T., S. Rastogi, and P. Pandey. 2008. Effect of temperature on development and immature survival of *Zygogramma bicolorata* (Coleóptera: Chrysomelidae) under laboratory conditions. Int. J. Trop. Insect. Sci. 28: 130.
- Ono, T. 1993. Effect of rearing temperature on pheromone component ratio in potato tuberworm moth, *Phthorimaea operculella* (Lepidoptera: Gelechiidae). J. Chem. Ecol. 19: 71-81.
- Ono, T. 1994. Effect of temperature on biosynthesis of sex pheromone components in potato tuberworm moth, *Phthorimaea operculella*, (Lepidoptera: Gelechiidae). J. Chem. Ecol. 20: 2733-2741.
- Orozco-Dávila, D., R. Hernández, E. Solís, J.L. Quintero, and J. Domínguez. 2006. Establishment of a colony of *Anastrepha ludens* (Díptera: Tephritidae) under relaxed mass-rearing conditions in Mexico, pp. 335-339. In: R.L. Sugayama, R.A. Zucci, S.M. Ovruski and J. Sivinski (Eds.), Fruit flies of economic importance: from basic to applied knowledge, Proceedings of the 7th international symposium on fruit flies of economic importance. Salvador, Brazil.

- Ott, R. L., and M. Longneaker. 2001. An Introduction of Statistics Methods and Data Analyses. 5th ed. Duxbury Publishers, 1152 pp. Pacific Grove, California, USA.
- Pandey, A.K and C.P.M. Tripathi. 2008. Effect of temperature on the development, fecundity, progeny sex ratio and life-table of *Campoletis chlorideae*, an endolarval parasitoid of the pod borer, *Helicoverpa armigera*. *Biocontrol*. 53: 461-471.
- Partridge, L., A. Ewing, and A. Chandler. 1987. Male size and mating success in *Drosophila melanogaster*: the roles of male and female behavior. *Anim. Behav.* 35: 555-562.
- Pedigo, L. 1996. Entomology and pest management. 2nd Edit. Edit. Prentice-Hall Inc. New Jersey. 679 p.
- Resilva, S., G. Obara, N. Zamora y E. Gaitan. 2007. Development of quality control procedures for mass produced and released *Bactrocera philippinensis* (Diptera: Tephritidae) for sterile insect technique programs. *Florida Entomol.* 90: 58-63.
- Rwomushana, I., S. Ekesi, C. K. Ogot, and I. Gordon. 2008. Effect of temperature on development and survival of immature stages of *Bactrocera invadens* (Diptera: Tephritidae). *J. Appl. Entomol.* 132: 832-839.
- Sivinski, J., T. Buró, and J. C. Webb. 1984. Acoustic courtship signals in the Caribfly *Anastrepha suspensa*. *Anim. Behav.* 32: 1011-16.
- Taufer, M., J.C. Nascimento, I.B.M. Cruz, and A. K. Oliveira. 2000. Efeito da temperatura na maturação ovariana e longevidade de *Anastrepha fraterculus* (Wied.) (Diptera: Tephritidae). *An. Soc. Entomol. Brasil.* 29: 639-648.
- Tautz, J., S. Maier, and C. Groh. 2003. Behavioral performance in adult honey bees is influenced by the temperature experienced during their pupal development. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America.* 100: 7343-7347.
- Vargas, R. I., W. A. Walsh, D. Kanehisa, J. D. Stark, and T. Nishida. 2000. Comparative demography of three Hawaiian fruit flies (Diptera: Tephritidae) at alternating temperature. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 93: 75:81.

- Vera, Teresa, S. Abraham, A. Oviedo, and E. Willink. 2007. Demographic and quality control parameters of *Anastrepha fraterculus* (Diptera:Tephritidae) maintained under artificial rearing. Florida Entomol. 90: 53-57.
- Villaseñor, C. A. 1985. Comparación de tres sistemas de liberación aérea para mosca del Mediterráneo estéril, *Ceratitis capitata* (Wied.). Tesis. Universidad Autónoma de Chiapas, Área de Ciencias Agrícolas. Huehuetán, Chiapas. 95 p.
- Woodrow, R.J., J.K. Grace, L.J. Nelson, and M.I. Haverty. 2000. Modification of cuticular hydrocarbons of *Cryptotermes brevis* (Isoptera: Kalotermitidae) in response to temperature and relative humidity. Environ. Entomol. 29: 1100-1107.
- Yoneda, Y. 1981. The effect of temperature on development and predation of marsh fly *Sepedon aenescens* Wiedemann (Diptera: Sciomyzidae). Jap. J. San. Zool. 32: 117-123.
- Zar, J. H. 1999. Biostatistical Analysis, 4th ed. Prentice Hall, 620 pp. Englewood Cliffs, NJ.