



# El Colegio de la Frontera Sur

¿La experiencia afecta la búsqueda de hospedero  
de *Anastrepha obliqua* (Macquart)  
(Diptera: Tephritidae)?

TESIS

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

por

Marcela Chiu Magaña

2011

**Dedicado a mi familia quienes con su amor y comprensión  
han creído en mí y ayudado a lograr mis metas.**

## Agradecimientos

A Dios por permitirme lograr un sueño más y haber puesto en mi camino gente linda que compartió conmigo momentos agradables durante la maestría y elaboración de mi tesis.

A mis padres, hermanas y tía Elisa gracias por su comprensión, por su amor y apoyo en todo momento, porque sin ustedes no hubiera podido lograrlo, a mi prima Gely, gracias pitanguita por tu agradable compañía en mis ratos de estudio te quiero mucho.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT), por haberme otorgado una beca para poder realizar mi maestría.

Al Dr. Julio C. Rojas León por su amistad, paciencia, apoyo y por creer en mí para la realización de esta tesis.

A mi persona favorita Alfredo García González, por el apoyo en algunas actividades de mi tesis, porque con tu paciencia, amor y comprensión, siempre estuviste a mi lado apoyándome aun a distancia, gracias mi pedacito de cielo, ¡te amo!

A mis asesores el Dr. Edi A. Malo Rivera y el Dr. Jaime Gómez Ruíz por sus siempre acertadas y valiosas sugerencias durante la elaboración y redacción de este trabajo.

Al Dr. Jorge Toledo Arreola y al Dr. José Pablo Liedo Fernández por sus valiosas recomendaciones como sinodales de esta tesis.

A los Técnicos del laboratorio de Ecología Química, Armando Virgen Sánchez por su valioso apoyo en algunos de los bioensayos realizados en esta tesis y M. en C. Antonio Santiesteban Hernández, por su apoyo en la proporción de material de laboratorio.

A Sandra Luz Rodríguez Álvarez, técnico de laboratorio de moscas de la fruta por sus consejos sobre el mantenimiento de cría de moscas y por su apoyo con algunos materiales de laboratorio.

A Doña Rosalba Morales Pérez por su amistad y apoyo logístico durante mi posgrado.

Al M. E. Javier Valle Mora, por el tiempo dedicado y la paciencia en su valiosa asesoría en la parte estadística de este trabajo.

A mis niños de la maestría Ariana, Rodrigo, Raúl y Dorian por su amistad, apoyo y por los valiosos momentos que pasamos durante el posgrado, los quiero y espero siempre poder contar con su amistad, les deseo mucho éxito a donde quiera que vayan.

A las encargadas del servicio bibliotecario Ana María Galindo y especialmente a Margarita I. Hernández López por su amistad, amabilidad y apoyo siempre tan eficiente con el material bibliográfico solicitado.

A L.I. Beatriz Romero Valadez, Asistente de la Coordinación de Posgrado, por su apoyo en los trámites escolares, durante y en el proceso final de mi graduación.

A mis maestros de posgrado, a todos ellos muchas gracias por sus valiosas enseñanzas durante los cursos, especialmente aquellos que me brindaron su amistad, apoyo y comprensión en todo momento.

Al programa MOSCAMED-MOSCAFRUT por brindar el material biológico para la realización de los bioensayos en esta tesis.

Al Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR) por permitirme el uso de sus instalaciones y poder realizar mi trabajo de tesis, y por darme la oportunidad de entrar al posgrado y poder vivir tan agradable experiencia.

A todas esas personas que de alguna forma me apoyaron y que sin querer olvide mencionar, muchas gracias.

# ÍNDICE

	<i><b>Pág.</b></i>
RESUMEN.....	1
INTRODUCCIÓN.....	2
OBJETIVOS.....	5
MATERIALES Y MÉTODOS.....	6
RESULTADOS .....	13
DISCUSIÓN.....	20
CONCLUSIÓN.....	26
LITERATURA CITADA.....	27
ANEXO.....	32

## RESUMEN

La búsqueda del hospedero es un proceso clave en la vida de un insecto herbívoro, ya que de ello depende su supervivencia y la de su progenie. Sin embargo, es conocido que muchos factores pueden afectar éste proceso y que la experiencia puede ser uno de ellos. En este trabajo, se investigó si la experiencia influye en la búsqueda de hospedero por *Anastrepha obliqua* (Macquart) en dos tipos de frutos guayaba (*Psidium guajava* L.), y naranja (*Citrus sinensis* (L.) Osbeck). Las moscas de una cepa de laboratorio estuvieron expuestas durante 10 días a frutos de guayaba o naranja y después fueron evaluadas en túnel de vuelo, jaulas de campo y en jaulas de vidrio. Los resultados encontrados sugieren que bajo ciertas circunstancias una experiencia previa con un fruto parece influenciar el comportamiento de *A. obliqua*. La guayaba fue la fruta más aceptada independientemente en que especie de fruto las hembras hayan tenido su primera experiencia. Sin embargo, la predisposición para aceptar frutos de guayaba decreció cuando las hembras tuvieron su primera experiencia con naranja, y en contraste la predisposición para aceptar naranja se incrementó cuando las hembras tuvieron su primera experiencia con guayaba. El tiempo en que las hembras tardaron en ovipositar los frutos fue afectado una vez que la mosca tuvo una experiencia previa con ambos frutos, encontrándose que moscas con experiencia previa en frutos ya sea de naranja o guayaba tardaron menos en aceptar el fruto que hembras sin experiencia.

**PALABRAS CLAVE:** mosca de la fruta, comportamiento, atracción, preferencia del hospedero, oviposición.

## INTRODUCCIÓN

Las moscas de la fruta poseen una enorme capacidad de adaptación al ambiente, lo que les permite proliferar en casi cualquier bioma. Esto les brinda la facilidad para incidir como plagas que llegan a afectar prácticamente a todos los cultivos frutales en el mundo (Aluja 1993). Las moscas de la fruta del género *Anastrepha* es uno de los taxa neotropicales nativos más importantes debido a la diversidad de especies, su compleja ecología, su comportamiento, y por considerarlas plagas agrícolas de interés económico (Aluja 1993). Dentro de este género destaca *Anastrepha obliqua* (Macquart) conocida como “La mosca del ciruelo”, la cual afecta severamente al mango (*Mangífera indica* L.), jobo de pava (*Spondias mombin* L.), jocote rojo (*Spondias purpurea* L.), guayaba (*Psidium guajava* L.), níspero de Japón (*Eriobotrya japonica* Lindl.), pomarrosa (*Syzygium jambos* (L.) Alst.) y pitanga (*Eugenia uniflora* L.), entre otros, pero en raras ocasiones infesta a frutos del género *Citrus* (Aluja 1993, Stone 1942).

La búsqueda del hospedero es un proceso clave en la vida de un insecto herbívoro, ya que de éste proceso depende su supervivencia y la de su progenie. Sin embargo, es conocido que muchos factores pueden afectar éste proceso, estos pueden ser internos y externos (Bernays y Chapman 1994). La experiencia parece ser uno de los factores que puede afectar la respuesta de un insecto herbívoro a su planta hospedera.

Diversos trabajos han registrado que la experiencia previa juega un papel importante en el reconocimiento y preferencia por la planta-hospedera en insectos fitófagos (Cunningham et al. 2001, Dethier 1982, Prokopy y Papaj 1988), y que en

algunos insectos como palomillas y moscas de la fruta, los adultos son capaces de aprender y memorizar algunas características del fruto donde inicialmente ovipositaron, reconociendo de ésta manera el tamaño, la forma y el olor de la planta o fruto hospedero (Cooley et al. 1986, Papaj y Prokopy 1986, Prokopy et al. 1986, Prokopy et al. 1989a, Prokopy et al. 1989b, Zhang y Liu 2006). En el caso específico de las moscas de la fruta, Papaj et al. (1989) demostraron que hembras sexualmente maduras de *Ceratitis capitata* (Wiedemann) que tuvieron una experiencia previa con frutos de tamaño grande aceptaron más frecuentemente los frutos grandes que los pequeños, mientras que aquellos insectos con una experiencia previa en frutos pequeños prefirieron frutos de tamaño pequeño. Prokopy et al. (1990) determinaron que una vez que las hembras de *Bactrocera (Dacus) dorsalis* Hendel fueron expuestas por 3 días a frutos de manzana (*Malus pumila* Mill.) o naranja japonesa (*Fortunella japonica* (Thunb.) Swingle), permitiéndoles escoger modelos de varios tamaños y colores, éstas prefirieron más frecuentemente aquellos modelos que tenían el tamaño del fruto que habían experimentado previamente. Trabajos realizados con *Rhagoletis pomonella* (Walsh) han demostrado que el papel del estímulo visual como el tamaño, el color y la forma de los frutos, juegan un papel significativo en la capacidad de volar para encontrar frutos solitarios para la oviposición (Owens y Prokopy 1986, Prokopy 1968, Prokopy et al. 1994). Prokopy et al. (1994) demostraron que bajo condiciones de laboratorio y campo, hembras sexualmente maduras de *R. pomonella* que fueron expuestas por 3 días a modelos y frutos de tejocote (*Crataegus mollis* (Torr. y A. Gray) Scheele) y manzana, de color rojo y verde, y de tamaños grande y pequeño, fueron atraídas y trataron de ovipositar más sobre frutos que poseían el color y el tamaño del



fruto donde inicialmente habían sido expuestos. Además quedó demostrado que bajo condiciones de laboratorio, hembras de *Anastrepha ludens* (Loew) con una experiencia previa en toronja (*Citrus x paradisi* Macfad.) fueron más frecuentemente atraídas a modelos que contenían extractos de piel y pulpa de éste fruto que a modelos que contenían únicamente el disolvente (Robacker y Fraser 2005).

Estudios recientes documentan que ambos sexos de *A. obliqua* son atraídos a volátiles de sus frutos hospederos, lo que ha abierto la posibilidad de utilizar estos compuestos como atrayente para el monitoreo de esta especie (Cruz-López et al. 2006, Toledo et al. 2009). Sin embargo, durante el trampeo de *A. obliqua* con volátiles de *S. mombin*, se encontró una gran variabilidad en las capturas (Toledo et al. 2009). Durante el experimento, se observó que las moscas con frecuencia visitaban frutos de mango, lo que sugiere que ésta experiencia podría afectar la atracción hacia los volátiles de jobo, lo que explicaría en parte la variabilidad de las capturas. Teóricamente, si la respuesta a determinados volátiles es incrementada a través del aprendizaje, entonces la experiencia con un hospedero podría alterar la respuesta hacia estos compuestos (Cunningham et al. 1999). Existen algunos trabajos que han investigado si *A. obliqua* puede aprender a reconocer los componentes de su dieta alimenticia, pero los resultados no son concluyentes (Cresoni-Pereira y Zucoloto 2006, Leal y Zucoloto 2008), por lo que se desconoce hasta el momento si la experiencia puede afectar la búsqueda de frutos hospederos en esta especie de mosca. Por tal motivo, el presente estudio investigó si la experiencia afecta la búsqueda (atracción y aterrizaje) y aceptación (oviposición) del hospedero de *A. obliqua* en dos tipos de frutos.

## OBJETIVOS

### General

- Investigar si la experiencia afecta la búsqueda del fruto hospedero por *A. obliqua*.

### Específicos

- Evaluar si una experiencia previa con frutos afecta la atracción y el aterrizaje de machos y hembras de *A. obliqua* a frutos de guayaba y naranja.
- Determinar si una experiencia previa con frutos afecta la oviposición de hembras apareadas de *A. obliqua* en frutos de guayaba y naranja.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Material biológico

Los insectos fueron proporcionados en estado de pupa por la planta MOSCAFRUT (SAGARPA–IICA), localizada en Metapa de Domínguez, Chiapas. Las moscas que originaron esta colonia fueron colectadas de frutos de jobo de pava en el estado de Veracruz, México (Moreno et al. 1997). La cepa actual ha sido criada en una dieta artificial por al menos 150 generaciones, con introducciones esporádicas de material silvestre, la última introducción ocurrió hace 8 años. Las pupas fueron colocadas en jaulas de vidrio de 30 x 30 x 30 cm, aproximadamente 400 por jaula. Una vez que emergieron, éstos fueron alimentados *ad libitum* con una dieta que consistió en una mezcla de levadura hidrolizada enzimáticamente (ICN Biomedical, Costa Mesa, CA, EUA) y sacarosa en proporción 1:3; además de proporcionales agua vertida sobre algodón en una caja Petri. Esta misma dieta fue usada en todos tratamientos a los que fueron expuestas las moscas. Las condiciones del cuarto donde se mantuvieron las moscas tuvieron una temperatura de  $24 \pm 2^{\circ}\text{C}$ ,  $60 \pm 5\%$  de humedad relativa, y un fotoperiodo de 12 h luz: 12 h oscuridad. Ambos sexos se mantuvieron juntos para inducirlos a la cópula. Para los bioensayos en el túnel de vuelo y en las jaulas de campo se usaron moscas adultas de ambos sexos cuya edad fue entre 10-13 días, mientras que para los bioensayos de oviposición, las hembras tenían entre 10-16 días de edad.

Se usaron frutos de guayaba (*P. guajava*) var. media china, y naranja (*Citrus sinensis* (L.) Osbeck) en estado verde-sazón que fueron obtenidos en

supermercados locales. El hecho de usar en este trabajo frutos que no sean hospederos preferenciales por *A. obliqua* fue con el fin de evitar cualquier sesgo por parte de alguna preferencia innata de las moscas, como ha sido demostrado en trabajos con *R. pomonella* (Prokopy et al. 1982). Adicionalmente, estos fueron elegidos porque están disponibles todo el año en la región. Los frutos que se usaron para el entrenamiento de las moscas y para los bioensayos fueron lavados con abundante agua para poder eliminar cualquier compuesto químico que pudiera influir en la respuesta de las moscas.

### **Influencia de la experiencia en la atracción y aterrizaje de *A. obliqua* sobre frutos de guayaba y naranja**

La influencia de la experiencia en la atracción y aterrizaje (o captura) de *A. obliqua* a frutos hospederos fue investigada en dos experimentos, en el primero se realizaron observaciones en pruebas de no elección en un túnel de vuelo, y el segundo en jaulas de campo con pruebas de doble elección.

Para evaluar el efecto de la experiencia en el primer experimento, se tuvieron cuatro tratamientos que consistieron en dividir el lote de moscas en cuatro grupos: A) primer grupo se les ofreció seis frutos de guayaba, además de dieta y agua; B) segundo grupo se le ofreció seis frutos de naranja, además de proveerles de dieta y agua; C) tercer grupo se les ofreció seis esferas de unicel de color amarillo, además de proporcionarles dieta y agua; y D) cuarto grupo de moscas solo se les ofreció dieta y

agua, éstas últimas fueron consideradas como moscas sin experiencia. Los frutos y esferas fueron introducidos a las jaulas de vidrio desde el primer día de emergencia de los adultos y las frutas fueron reemplazadas cada tercer día. Los bioensayos se basaron en la metodología usada por Robacker y Fraser (2005), que consistieron en pruebas de no elección, donde se observaron y evaluaron moscas de ambos sexos de *A. obliqua* en un túnel de vuelo hecho de acrílico transparente (plexiglás) con dimensiones de 120 cm de largo, 30 cm de alto, y 30 cm de ancho, iluminado con cuatro lámparas fluorescentes situadas a 60 cm sobre la parte superior del túnel de vuelo, con una intensidad lumínica de 2,380 lux. A través del túnel se hizo pasar una corriente de aire (velocidad de 0.4 m/s) purificado con carbón activado. En el extremo opuesto al extractor fue colocada la fuente de atracción (guayaba, naranja o esfera), mientras que en el otro extremo del túnel se colocó un recipiente que contenía 25 moscas (hembras o machos con 18 h de ayuno) a evaluar. Una vez liberado el grupo de moscas, las observaciones duraron 10 min, considerándose como atracción aquellas moscas que pasaban los  $\frac{3}{4}$  de longitud del túnel y aquellas que aterrizaban en el fruto o esfera. En cada una de las repeticiones se limpiaron las paredes del túnel con alcohol al 70% para evitar contaminación de algún compuesto liberado por las moscas o por los frutos evaluados. Se hicieron 10 repeticiones por cada tratamiento, y una vez usados los frutos e insectos evaluados en cada repetición fueron desechados. Diariamente las moscas de los diferentes tratamientos (naranja, guayaba, esfera o sin experiencia) así como las fuentes de atracción (naranja, guayaba o esfera) fueron tomadas al azar antes de cada evaluación. Todas las pruebas fueron repetidas en diferentes días y todas las

observaciones se realizaron de 08:00 a 16:00 h, bajo condiciones de  $24 \pm 2^{\circ}\text{C}$  y  $70 \pm 5\%$  de humedad relativa.

El segundo experimento se llevó a cabo bajo condiciones seminaturales, haciendo uso de jaulas de campo de forma cilíndrica, hechas de nylon y con dimensiones de 2.8 m de diámetro x 2 m de alto. Para evaluar el efecto de la experiencia en este experimento, las moscas fueron divididas en tres grupos: A) primer grupo se les ofreció seis frutos de guayaba, dieta y agua; B) segundo grupo seis frutos de naranja, dieta y agua; y C) tercer grupo únicamente se les proporcionó dieta y agua, este último grupo fue considerado como moscas sin experiencia. Las frutas, el alimento y el agua se introdujeron a las jaulas de vidrio, desde el primer día de emergencia de los insectos y las frutas fueron cambiadas cada tercer día. Dentro de las jaulas de campo fueron colocadas dos trampas Multilure (Better World Manufacturing Inc., Fresno, CA, EUA); en la primera fue colocado un fruto de guayaba y en la segunda un fruto de naranja. A ambos frutos se les hizo un daño mecánico antes de introducirlos a las trampas, para propiciar una mayor liberación de volátiles de los frutos. El daño consistió en hacer líneas horizontales con un cúter sobre los frutos. A cada trampa se le agregó 300 ml de agua adicionada con glicerina en una relación de 2 ml de glicerina por 1L de agua, con el objeto de romper la tensión superficial del agua y evitar que las moscas atrapadas escaparan. En el interior de cada jaula se liberaron 50 machos y 50 hembras de 10 a 13 días de edad (con 12 h de ayuno) de uno de los grupos a evaluar (experiencia con guayaba, experiencia con naranja, sin experiencia), así en total se tuvieron tres jaulas, en cada una se colocaron dos trampas, una cebada con guayaba y la otra con naranja. Todas las pruebas fueron repetidas en diferentes días y cada día

fue tomado como un bloque. Las moscas permanecieron dentro de las jaulas de 08:00 a 17:00 h y el número de moscas atrapadas en cada una de las trampas fueron contadas al final de cada observación. Las trampas fueron rotadas en cada repetición para reducir un posible efecto de posición y se realizaron 10 repeticiones por cada tratamiento evaluado.

### **Efecto de la experiencia en la oviposición de hembras de *A. obliqua***

En este experimento se investigó si la experiencia afectó la oviposición de las hembras de *A. obliqua*. Se tuvieron tres tratamientos, los cuales se obtuvieron dividiendo el lote de moscas en tres grupos: A) primer grupo se les ofreció seis frutos de guayaba, mas dieta y agua; B) segundo grupo se les ofreció además de la dieta y agua, seis frutos de naranja y C) tercer grupo únicamente dieta y agua, éstas últimas consideradas como moscas sin experiencia. Las frutas, el alimento y el agua se introdujeron a las jaulas de vidrio desde el primer día de emergidos los adultos y las frutas fueron cambiadas cada tercer día. Las hembras fueron extraídas de las jaulas de vidrio de manera aleatoria y se colocaron en recipientes más pequeños para ser transportadas al cuarto de bioensayos 1 h antes de ser evaluadas con el fin de aclimatarlas a las condiciones de humedad y temperatura del cuarto. En este experimento se realizaron pruebas de no elección basándose en la metodología propuesta por Prokopy et al. (1982), que consistió en colocar un fruto de guayaba o naranja dentro de una jaula de vidrio de 30 x 30 x 30 cm, y posteriormente se liberó una hembra de *A. obliqua* con experiencia previa en guayaba o naranja, o sin experiencia.

Se registró el tiempo que tardaron las moscas en aceptar el fruto y el número de hembras que intentaron ovipositarlo, tomándose como aceptación las moscas que trataron de ovipositar en el fruto y como rechazo aquellas que solo caminaron sobre el fruto sin hacer intento por ovipositar. En total se realizaron 60 repeticiones por cada uno de los tratamientos (con experiencia en guayaba, en naranja o sin experiencia) y cada observación duró 10 min. Al igual que en los experimentos anteriores, los frutos y los insectos fueron desechados después de cada repetición. Las observaciones se realizaron de 09:00 a 15:00 h, bajo las mismas condiciones de humedad y temperatura del experimento anterior.

### **Análisis de datos**

Para conocer si la experiencia previa sobre frutos afectó la respuesta de *A. obliqua* a los cebos (frutos o esfera amarilla) ofrecidos en el túnel de vuelo, los datos fueron expresados en proporciones y transformados mediante la fórmula  $\arcsin(\sqrt{y})$ , para cumplir los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas. Con datos transformados se realizó un diseño anidado con tres factores (2 x 3 x 4), donde el factor (A) fue la experiencia previa de los insectos sobre un determinado tratamiento (guayaba, naranja, esfera, o sin experiencia); el factor (B) fue el tipo de fruto usado como cebo (guayaba, naranja o esfera), el cual fue anidado con el factor (A); y el factor (C) fue el sexo de los insectos evaluados (macho o hembra).



Los datos de la jaula de campo fueron expresados en proporciones y también fueron transformados mediante la fórmula  $\arcsin(\sqrt{y})$ , para cumplir los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas. Después fueron analizados por un diseño anidado en bloques (2 x 2 x 3). Los factores fueron la experiencia (A), tipo de cebo (B), el cual fue anidado en (A), y el sexo (C). Cuando los valores del diseño fueron significativos, una prueba de Tukey ( $P < 0.05$ ) fue aplicada para determinar diferencias entre las medias de los tratamientos.

En el experimento del efecto de la experiencia previa en la oviposición, el tiempo que tardó la mosca en aceptar el fruto fue convertido a segundos y transformados mediante  $\sqrt{y}$ , para cumplir los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas. Posteriormente los datos fueron sometidos a un diseño anidado (2 X 3) donde al igual que en los experimentos anteriores el factor cebo fue anidado en el factor experiencia. Cuando los valores del diseño fueron significativos, una prueba de Diferencia Mínima Significativa (DMS) de Fisher ( $P < 0.05$ ) fue aplicada para determinar diferencias entre las medias de los tratamientos. Estos datos, así como los de túnel de vuelo y jaulas de campo fueron analizados con el paquete estadístico Minitab® 15.1.1.0, 2007. El número de hembras que ovipositaron en guayaba o naranja fue analizado usando un modelo de regresión logístico tomando como variable dependiente la aceptación o rechazo de los frutos ofrecidos y como variable independiente el factor experiencia (naranja, guayaba o sin experiencia) y el factor cebo (guayaba o naranja). Las medias de los tratamientos fueron comparadas mediante una prueba de Wald. Este análisis fue realizado con el paquete estadístico R versión 2.11.1, 2010.

## RESULTADOS

### **Influencia de la experiencia en la atracción y aterrizaje de *A. obliqua* sobre frutos de guayaba y naranja**

En el túnel de vuelo, la experiencia no afectó significativamente la atracción (cuadro 1), pero si marginalmente el aterrizaje (cuadro 2) de ambos sexos de *A. obliqua*. El factor cebo (experiencia) afectó significativamente la atracción (cuadro 1) y el aterrizaje (cuadro 2) de las moscas.

Las moscas con una experiencia previa con naranja fueron más atraídas y aterrizaron más frecuentemente en la naranja que en la esfera amarilla. La respuesta de este mismo grupo de moscas hacia la guayaba fue intermedia (fig. 1A, B). En contraste, moscas con experiencia en guayaba no mostraron preferencia en la atracción (cuadro 1) hacia alguno de los cebos ofrecidos (fig. 1A), pero si en el aterrizaje (cuadro 2), prefiriendo aterrizar más sobre frutos de guayaba que en la esfera amarilla. Al igual que en el tratamiento con naranja, se puede observar una tendencia en aterrizar más en frutos de guayaba, pero no se encontraron diferencias estadísticas en comparación a la respuesta obtenida en frutos de naranja (fig. 1B). Las moscas sin experiencia no mostraron preferencia en la atracción por ninguno de los cebos ofrecidos (fig. 1A), pero sí en el aterrizaje (fig. 1B), teniendo mayor preferencia por aterrizar sobre frutos de naranja que en la esfera amarilla, aunque las diferencias con los valores registrados con frutos de guayaba no fueron significativas.

Por otro lado, el factor sexo afectó significativamente la atracción (cuadro 1) y el aterrizaje (cuadro 2) de las moscas. Se encontró que las hembras fueron más atraídas

y aterrizaron más frecuentemente sobre los cebos ofrecidos comparadas con los machos. Las interacciones Experiencia\*Sexo y Sexo\*Cebo (Experiencia) no fueron significativas en la atracción (cuadro 1) y aterrizaje (cuadro 2).

En las pruebas de doble elección realizadas en jaulas de campo, la experiencia previa con un determinado tratamiento (guayaba, naranja, sin experiencia) no afectó la captura de ambos sexos a trampas cebadas con frutos de naranja y guayaba (cuadro 3). Tampoco el factor cebo (experiencia) afectó la captura de las moscas. En contraste, el factor sexo si afectó la captura de las moscas, las hembras de *A. obliqua* fueron mayormente capturadas por las trampas con ambos tipos de cebos. Ninguna de las interacciones fue significativa (cuadro 3).

Cuadro 1. Modelo mixto de diseño anidado para la atracción de hembras y machos de *A. obliqua* a diferentes cebos ofrecidos dentro un túnel de vuelo.

Fuente de Variación	g.l.	S.C.	C.M.	F	P
Experiencia	3	0.1	0.03	0.89	0.45
Cebo (Experiencia)	8	0.78	0.1	2.64	<b>0.01</b>
Sexo	1	1.83	1.83	49.37	<b>0.00</b>
Experiencia*Sexo	3	0.05	0.02	0.41	0.74
Sexo*Cebo (Experiencia)	8	0.12	0.02	0.42	0.91
Error	216	8.01	0.04		
<b>Total</b>	<b>239</b>	<b>10.9</b>			

Cuadro 2. Modelo mixto de diseño anidado para el aterrizaje de hembras y machos de *A. obliqua* a diferentes cebos ofrecido dentro un túnel de vuelo.

Fuente de Variación	g.l.	S.C.	C.M.	F	P
Experiencia	3	0.3	0.1	2.5	0.06
Cebo (Experiencia)	8	2.17	0.27	6.73	<b>0.00</b>
Sexo	1	1.34	1.34	33.2	<b>0.00</b>
Experiencia*Sexo	3	0.02	0.01	0.12	0.95
Sexo*Cebo (Experiencia)	8	0.12	0.02	0.38	0.93
Error	216	8.71	0.04		
<b>Total</b>	<b>239</b>	<b>12.66</b>	<b>0.01</b>		

Cuadro 3. Modelo mixto de diseño anidado para la captura de hembras y machos de *A. obliqua* por trampas cebadas con guayaba o naranja en jaulas de campo.

Fuente de Variación	g.l.	S.C.	C.M.	F	P
Experiencia	2	0.06	0.03	1.21	0.30
Cebo (Experiencia)	3	0.06	0.02	0.74	0.53
Sexo	1	0.26	0.26	9.75	<b>0.00</b>
Bloque	9	0.37	0.04	1.55	0.14
Experiencia*Sexo	2	0.02	0.01	0.32	0.73
Sexo*Cebo (Experiencia)	3	0.02	0.01	0.29	0.83
Error	99	2.63	0.03		
<b>Total</b>	<b>119</b>	<b>3.43</b>			

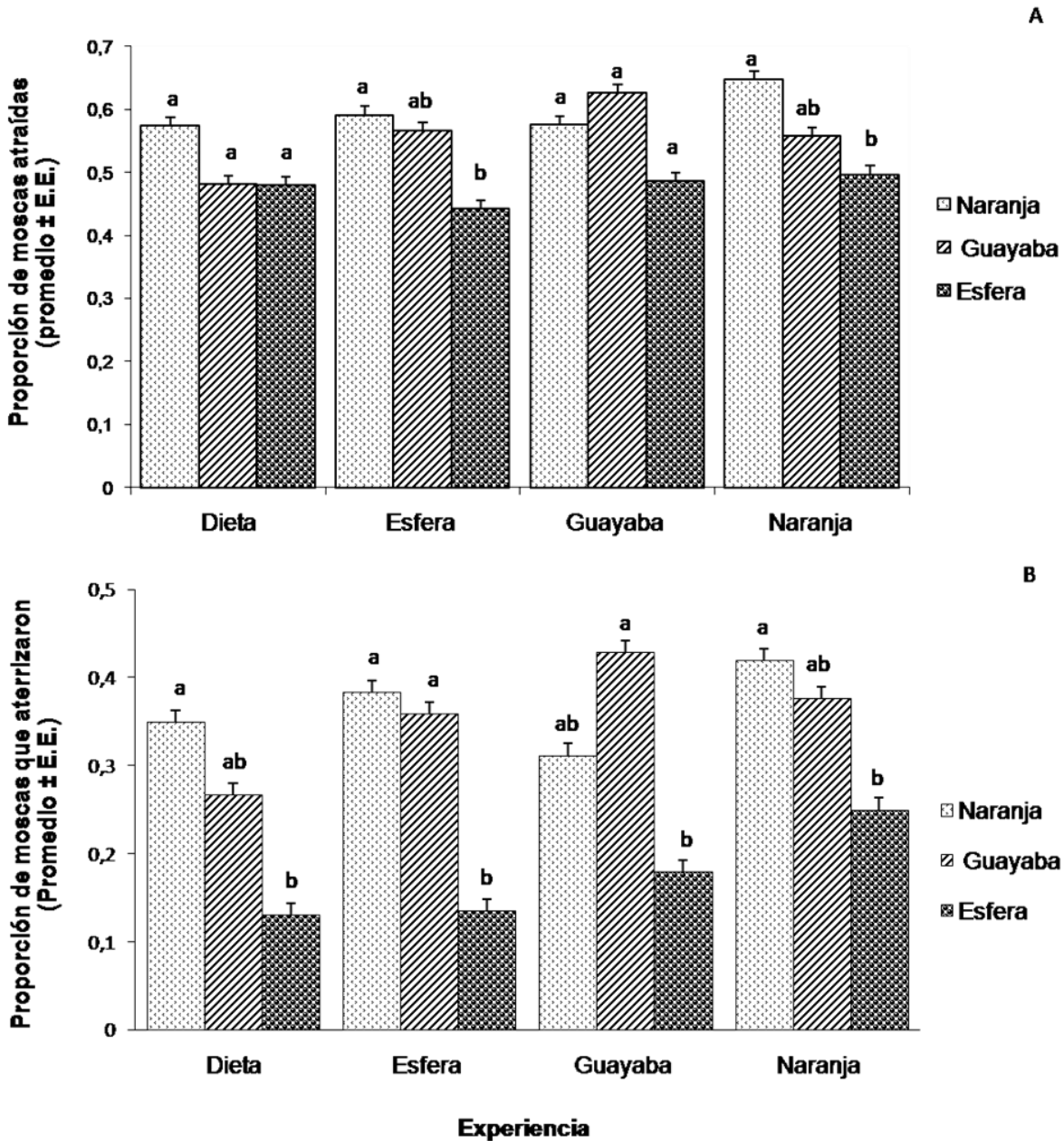


Fig. 1. Respuesta (promedio ± E. E.) de moscas de *A. obliqua* sin experiencia, con experiencia previa en frutos de guayaba y naranja, usando como cebo: guayaba, naranja y esfera de unigel de color amarillo en túnel de vuelo. A) proporción de moscas atraídas. B) proporción de moscas que aterrizaron sobre el cebo. Las columnas seguidas por la misma letra no son diferentes significativamente. (Prueba de Tukey ( $p < 0.05$ )). Los datos de machos y hembras fueron conjuntados debido a que la interacción Sexo\*Cebo (Experiencia) no fue significativa.

### Efecto de la experiencia en la oviposición de hembras de *A. obliqua*.

En conjunto una experiencia previa con determinado fruto (naranja o guayaba) no parece afectar la preferencia de hembras de *A. obliqua* hacia el fruto donde fueron expuestas ( $\chi^2 = 0.29$ ; g.l. = 2;  $P = 0.87$ ). La guayaba fue la fruta en donde las hembras tuvieron más intentos de oviposición ( $\chi^2 = 14.07$ ; g.l. = 1;  $P = 0.00$ ) (fig. 2). Las moscas con una experiencia previa en frutos de guayaba tuvieron una mayor respuesta en la aceptación a los dos tipos de frutos evaluados ( $\chi^2 = 19.43$ ; g.l. = 2;  $P = 0.00$ ) (fig. 3), mientras que hembras sin experiencia y hembras expuestas a naranja tuvieron respuestas similares hacia los frutos ofrecidos (cuadro 4). Numéricamente se puede observar que las moscas con experiencia previa en frutos de naranja mostraron menor aceptación.

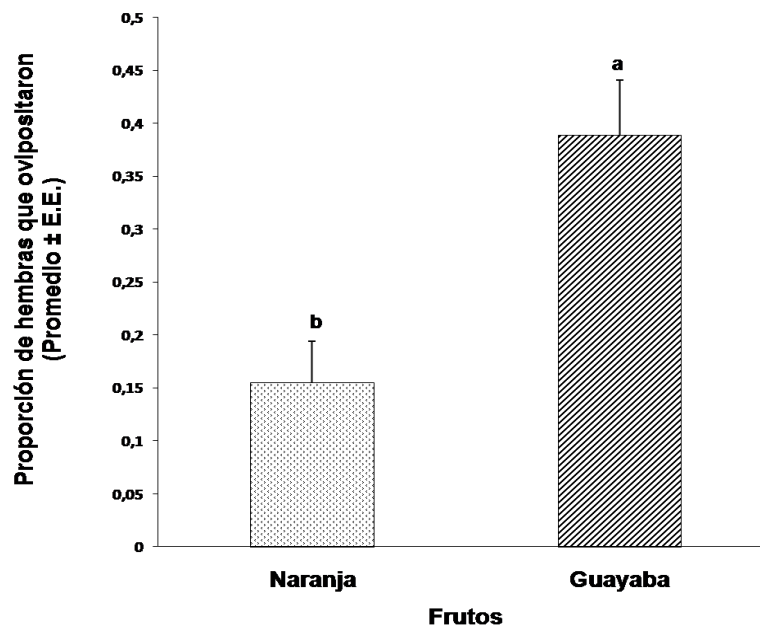


Fig. 2. Proporción total de hembras de *A. obliqua* en su predisposición a ovipositar en frutos de naranja y guayaba, prueba de Wald ( $P < 0.05$ ).

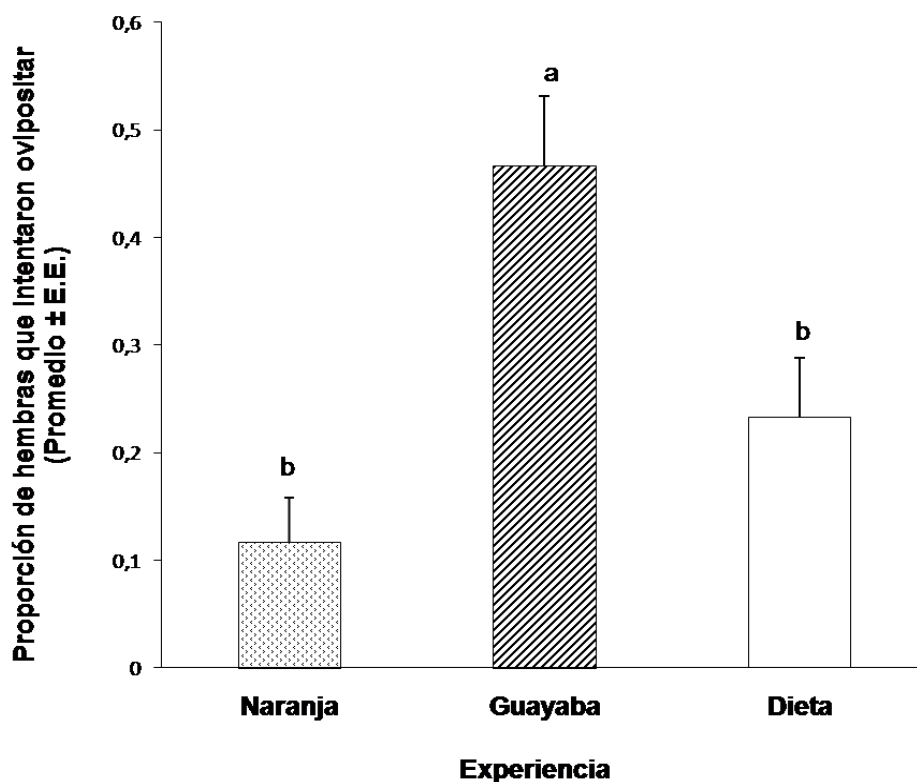


Fig. 3 Efecto de una experiencia previa de *A. obliqua* sobre frutos en su predisposición en aceptar frutos de naranja o guayaba. Las columnas seguidas por la misma letra no son diferentes significativamente, prueba de Wald ( $P < 0.05$ ).

Cuadro 4. Efecto de una experiencia previa de *A. obliqua* sobre frutos en su predisposición en aceptar frutos de naranja o guayaba. Comparación múltiple mediante la prueba de Wald ( $P < 0.05$ ).

Fuente de variación	$\chi^2$	g.l.	P
Exp. con guayaba vs. Sin exp.	7.1	1	<b>0.01</b>
Exp. con naranja vs. Sin exp.	0.05	1	0.83
Exp. con guayaba vs. Exp. con naranja	18.1	1	<b>0.00</b>

En cuanto al tiempo en que las hembras tardaron en aceptar el fruto ofrecido, se procedió eliminar un punto en el análisis debido a que la tendencia de los demás datos era marcadamente diferente a la mayoría, y un análisis posterior indicó un error en el comportamiento del insecto, encontrándose que una experiencia previa con frutos, acortó el tiempo en que las hembras de *A. obliqua* intentaron ovipositar el fruto ofrecido ( $F = 4.35$ ; g.l. = 2, 42;  $P = 0.02$ ), independientemente del tipo de fruto donde tuvieron la experiencia (fig. 4).

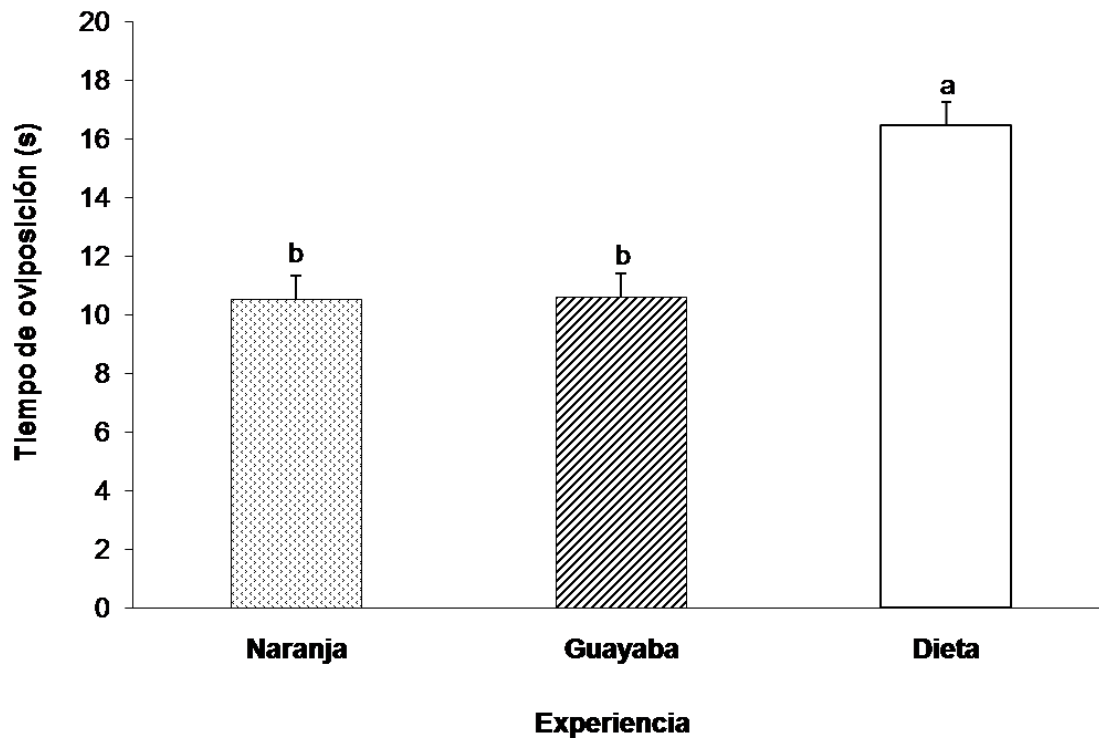


Fig. 4. Efecto de una experiencia previa de *A. obliqua* sobre frutos en el tiempo que tardaron en intentar ovipositar frutos de naranja o guayaba. Las columnas seguidas por la misma letra no son diferentes significativamente, prueba DMS ( $P < 0.05$ ).



## DISCUSIÓN

En este trabajo se encontró que bajo ciertas circunstancias la experiencia previa en un fruto afectó el comportamiento de *A. obliqua* en pruebas en túnel de vuelo. En moscas de *A. obliqua* de laboratorio con una experiencia previa en frutos de naranja, fueron mayormente atraídas y aterrizaron significativamente más en frutos de naranja que en esferas amarillas. No obstante, aun cuando numéricamente se observó una mayor atracción y aterrizaje en frutos de naranja, ésta no fue significativamente diferente cuando se le ofreció guayaba como cebo. Por otro lado, moscas con experiencia en esferas amarillas fueron mayormente atraídas y aterrizaron más sobre frutos de naranja y guayaba, por lo que es probable que una experiencia previa con características visuales del fruto no afecte la búsqueda del hospedero. Resultados similares fueron reportados por Robacker y Fraser (2002b), encontrando que un estímulo visual en moscas de *A. ludens* con una experiencia previa en toronja, no es importante comparado con los volátiles de toronja.

En contraste a los tratamientos con naranja y esfera amarilla, moscas expuestas a frutos de guayaba no mostraron preferencia en la atracción hacia los cebos ofrecidos, pero si en el aterrizaje, siendo la guayaba donde se obtuvo el mayor número de aterrizajes en comparación a las esferas. No obstante, al igual que moscas con experiencia previa en naranja, aun cuando se observó cierta preferencia a aterrizar sobre frutos de guayaba, no se encontraron diferencias significativas cuando se probó como cebo a la naranja.

Moscas sin experiencia no mostraron preferencia en la atracción por alguno de los cebos, pero si en el aterrizaje. Interesantemente el fruto de naranja, el cual es un fruto no hospedero, fue el que numéricamente registró el mayor número de aterrizajes seguido de los frutos de guayaba, sin embargo las diferencias entre los dos tipos de cebos no fueron significativas. La esfera amarilla en comparación al cebo de naranja fue el que tuvo menos número de aterrizajes.

Robacker y Fraser (2002b) encontraron que en pruebas realizadas en túnel de vuelo, moscas silvestres sin experiencia, no fueron atraídas hacia volátiles de pulpa y cáscara de toronja, mientras que moscas de laboratorio si fueron atraídas, sugiriendo que éstas últimas al provenir de una cría en laboratorio son seleccionadas para ser altamente oportunistas, por lo que son capaces de responder a aromas de frutas aún desconocidas. En base a lo encontrado en trabajos anteriores con moscas de *A. ludens*, el hecho de que las moscas de laboratorio evaluadas en este trabajo no mostraran claramente un efecto con la experiencia en frutos de guayaba y naranja puede deberse a la plasticidad de éstas a responder y no discriminar entre los volátiles de los frutos, aun cuando hayan tenido una experiencia previa con algún tipo de fruto. Es bien conocido que el comportamiento de las moscas de laboratorio cambia debido a la presión de selección a la que son sometidas durante el proceso de colonización (Robacker y Fraser 2002b). Cabe mencionar que no podría generalizarse para todas las moscas, ya que no podemos dejar a un lado que el comportamiento de moscas provenientes de una cría en laboratorio puede variar incluso entre cohortes.

De manera general, en todos los tratamientos se tuvo un mayor número de aterrizajes sobre los frutos que en las esferas amarillas. Moscas con una experiencia

previa tanto en guayaba como en naranja muestran cierta tendencia a ser atraídas hacia los frutos donde inicialmente estuvieron expuestas, lo que sugiere un posible aprendizaje. Robacker y Fraser (2005) investigaron si moscas sexualmente maduras de *A. ludens* podían aprender características del fruto donde inicialmente fueron expuestas, evaluando el color, tamaño y olor de varios tipos de fruto, encontrando solo un posible aprendizaje hacia el olor del fruto.

Trabajos realizados con moscas silvestres de *A. obliqua*, las cuales fueron alimentadas con una dieta que contenía sulfato de quinina como componente extra (no habitual en su dieta alimenticia), no mostraron preferencia por la dieta que contenía sulfato de quinina de la dieta control, pero si mostró preferencia cuando la concentración de éste componente disminuía (Cresoni-Pereira y Zucoloto 2006). En pruebas similares pero evaluando sulfato de quinina en substratos con fines de oviposición, Leal y Zucoloto (2008) encontraron que hembras silvestres de *A. obliqua* que habían tenido una experiencia previa en modelos de frutos artificiales que contenían sulfato de quinina, mostraron preferencia en ovipositar más sobre modelos control que no contenían sulfato de quinina, infiriendo que al agregar el sulfato de quinina en la dieta alimenticia del cual estaba constituida el fruto artificial, éste nuevo componente pudo haber actuado como un disuasivo al ovipositar significativamente más en substratos que no contenían sulfato de quinina.

Por otro lado, nuestros resultados en pruebas con jaulas de campo fueron similares a los encontrados con el túnel de vuelo, mostrando una tendencia en la captura de las moscas con experiencia en guayaba o naranja, las cuales numéricamente fueron más hacia trampas cebadas con el fruto donde previamente

fueron expuestas, sin embargo esta no fue significativa. Cabe mencionar que la mayoría de las moscas evaluadas mostraron una baja respuesta hacia ambos tipos de cebo, esto pudo deberse a diversos factores (genéticos, fisiológicos o ambientales), que pueden afectar el comportamiento de las moscas (Bernays y Chapman 1994, Papaj y Lewis 1993), por otro lado, las variaciones encontradas en el presente trabajo pueden deberse al hecho de que solamente algunos individuos hayan sido afectados por la experiencia previa, mientras que otros no. Aun cuando se observó esa tendencia por parte de las moscas en ir más hacia trampas cebadas con el fruto donde fueron expuestas previamente, el efecto de la experiencia aún no quedó claro, no obstante, es importante mencionar que en este trabajo solo se usaron moscas de laboratorio que se podrían comportar de manera distinta a las moscas silvestres. Por lo que la realización de otro tipo de estudios sería recomendable, donde se evalúen moscas de laboratorio tomadas de un mismo cohorte, así como moscas silvestres, y además evaluando otro tipo de frutos hospederos.

Averill et al. (1996) realizaron experimentos en jaulas de campo evaluando el efecto de la experiencia en moscas con diferentes hospederos: *Rhagoletis mendax* Curran, *R. pomonella* y *C. capitata*, las cuales tuvieron una experiencia previa a diversos tipos de estímulos basados en recursos alimenticios, que consistió en: caminar sobre las hojas del árbol hospedero, estar en contacto y ovipositar sobre su fruto hospedero justo antes de ser evaluadas. Sin embargo el estímulo donde se encontró una mayor reacción por parte de las moscas fue una vez que ovipositaron en su fruto, lo que intensificó su búsqueda de hospedero. Trabajos realizados con *R. pomonella* en campo y laboratorio, demostraron que una vez expuestas a determinados

frutos y olores, las hembras sexualmente maduras de esta especie pueden aprender a discriminar entre especies de frutos hospederos, diferenciando incluso entre diferentes cultivares de un mismo fruto hospedero, aprendiendo a aceptar frutos familiares y a rechazar estímulos físicos y químicos no familiares de diferentes frutos hospederos (Prokopy et al. 1986, Prokopy y Papaj 1988).

En este trabajo se observó que las hembras maduras con experiencia en un tipo de fruto tuvieron una aceptación más rápida hacia los frutos que hembras sin experiencia. De cierta manera, las moscas al estar en contacto con frutos incrementaron su respuesta en la aceptación de cualquier otro tipo de fruto, como se ha reportado en otros trabajos (Fletcher y Prokopy 1991, Papaj y Prokopy 1986, Prokopy et al. 1986, Robacker y Fraser 2002a), mientras que hembras sin experiencia tardaron más tiempo en aceptar el fruto ofrecido.

El fruto más aceptado como substrato de oviposición fue el de guayaba, además de que moscas que estuvieron expuestas a este fruto tuvieron una mayor respuesta en la aceptación hacia ambos tipos de frutos (naranja y guayaba), aun cuando el fruto de naranja no sea un hospedero natural de *A. obliqua*. En contraste a lo encontrado en moscas sin experiencia y moscas con experiencia en guayaba, moscas expuestas a frutos de naranja tuvieron una menor aceptación hacia ambos frutos, aunque éstas no tuvieron una mayor preferencia por frutos de guayaba en comparación a moscas sin experiencia, lo que sugiere que el fruto de naranja tuvo algún efecto de aversión en el comportamiento de las hembras que fueron expuestas a este fruto.

La búsqueda del hospedero por insectos fitófagos está influida en gran medida por volátiles de la misma planta hospedera, diferenciándolas de volátiles de plantas no

hospederas que actúan como disuasivos (Renwick y Chew 1994, Schoonhoven et al. 1998). Aun cuando se pudiese esperar que el aprendizaje de insectos fitófagos únicamente pudiera darse a nivel de plantas hospederas, existen diversos trabajos que muestran lo contrario. Trabajos realizados con la palomilla especialista *Plutella xylostela* L., demostraron que una experiencia previa con volátiles de plantas no hospederas afectaron su comportamiento de búsqueda y aceptación de su hospedero de manera significativa, encontrando que palomillas expuestas a volátiles de plantas no hospederas fueron mayormente atraídas y tuvieron una mayor aceptación hacia plantas tratadas con volátiles de plantas no hospederas, mientras que palomillas sin experiencia son afectadas de manera negativa, disminuyendo tanto la atracción como la oviposición en plantas tratadas con volátiles de plantas no hospederas (Liu et al. 2005, Wang et al. 2008, Zhang y Liu 2006, ).

En este trabajo, se encontró que la respuesta en relación al sexo de las moscas fue muy marcada en las pruebas en túnel de vuelo y en la captura de moscas en jaulas de campo, siendo las hembras las de mayor respuesta en todos los experimentos realizados. La mayor respuesta de las hembras puede ser explicada ya que ellas buscan los frutos con fines de alimentación y de oviposición, mientras que los machos posiblemente solo buscan los frutos con fines de alimentación. Adicionalmente, las hembras, una vez que se han apareado, pasan el mayor número de horas-luz del día buscando hospederos adecuados para ovipositar (Aluja et al. 2000).

## CONCLUSIÓN

Este estudio extiende nuestro conocimiento sobre el comportamiento de búsqueda de hospedero de *A. obliqua*. Aun cuando las evidencias no permiten una conclusión definitiva, los resultados sugieren que bajo ciertas circunstancias la experiencia previa sobre un fruto parece afectar el comportamiento de moscas de laboratorio, al menos dentro de los límites de los bioensayos empleados en este trabajo.

Las hembras que tuvieron una experiencia previa sobre un fruto aceptaron más rápidamente la guayaba o naranja en comparación con hembras sin experiencia, sugiriendo que la experiencia previa si afecta la oviposición de *A. obliqua*.

## LITERATURA CITADA

- Aluja M. 1993. Manejo Integrado de la Mosca de la Fruta. Editorial Trillas. Pp. 241.
- Aluja M, Piñero J, Jácome I, Díaz-Fleischer F, Sivinski J. 2000. Behavior of flies of the genus *Anastrepha*, Pp. 375-408. En: Aluja M y Norrbom AL (Eds.). Fruit flies (Tephritidae): Phylogeny and evolution of behavior. CRC press, Boca Raton, Fla.
- Averill AL, Prokopy RJ, Sylvia MM, Connor PP, Wong TTY. 1996. Effects of recent experience on foraging in tephritid fruit flies. *Journal of Insect Behavior*, 9: 571–583.
- Bernays EA, Chapman RF. 1994. Host-plant selection by phytophagous insects. Chapman & Hall, Nueva York. Pp. 312.
- Cooley SS, Prokopy RJ, McDonald PT, Wong TTY. 1986. Learning in oviposition site selection by *Ceratitidis capitata* flies. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 40: 47-51.
- Cresoni-Pereira C, Zucoloto FS. 2006. Associative learning in wild *Anastrepha obliqua* females (Diptera, Tephritidae) related to a protein source. *Iheringia. Série Zoológica*, 96: 53-56.
- Cruz-López L, Malo EA, Toledo J, Virgen A, Del Mazo A, Rojas J. 2006. A new potential attractant for *Anastrepha obliqua* from *Spondias mombin* fruits. *Journal Chemical Ecology*, 32: 351-365.
- Cunningham JP, Zalucki MP, West SA. 1999. Learning in *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae): a new look at the behaviour and control of a polyphagous pest. *Bulletin of Entomological Research*, 89: 201-207.



- Cunningham JP, West SA, Zalucki MP. 2001. Host selection in phytophagous insects: a new explanation for learning in adults. *Oikos*, 95: 537-543.
- Dethier VG. 1982. Mechanism of host-plant recognition. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 31: 49-56.
- Fletcher BS, Prokopy RJ. 1991. Host location and oviposition in tephritid fruit flies. Pp. 139-171. En: Bailey WJ y Ridsdill-Smith J (Eds.). *Reproductive behaviour of insects: Individuals and populations*. Chapman & Hall, New York.
- Leal TABS, Zucoloto FS, 2008. Oviposition behavior in wild *Anastrepha obliqua* (Macquart, 1835) (Diptera: Tephritidae): initial study of associative learning related to a protein source. *Psychology & Neuroscience*, 1: 135-139.
- Liu SS, Li YH, Liu YQ, Zalucki MP. 2005. Experience-induced preference for oviposition repellents derived from a non-host plant by a specialist herbivore. *Ecology Letters*, 8: 722-729.
- Minitab Inc 15. 2007. Versión Windows.
- Moreno D, Ortega-Zaleta DA, Mangan RL. 1997. Development of artificial larval diets for West Indian fruit fly (Diptera: Tephritidae). *Journal of Economic Entomology*, 90: 427-434.
- Owens EA, Prokopy RJ. 1986. Relationship between reflectance spectra of host plant surfaces and visual detection of host fruit by *Rhagoletis pomonella* flies. *Physiological Entomology*, 11: 297-307.
- Papaj DR, Prokopy RJ. 1986. Phytochemical basis of learning in *Rhagoletis pomonella* and other herbivorous insects. *Journal of Chemical Ecology*, 12: 1125–1143.

- Papaj DR, Prokopy RJ. 1989. Ecological and evolutionary aspects of learning in phytophagous insects. *Annual Review of Entomology*, 34: 315-350.
- Papaj DR, Lewis AC. 1993. *Insect Learning*. Chapman & Hall, Nueva York. Pp. 398.
- Prokopy RJ. 1968. Visual responses of apple maggot flies, *Rhagoletis pomonella* (Diptera: Tephritidae): orchard studies. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 11: 403–422.
- Prokopy RJ, Averill AL, Cooley SS, Roitberg CA. 1982. Associative learning in egg laying site selection by apple maggot flies. *Science*, 218: 76–77.
- Prokopy RJ, Papaj DR, Cooley SS, Kallet C. 1986. On the nature of learning in oviposition site acceptance by apple maggot flies. *Animal Behavior*, 34: 98-107.
- Prokopy RJ, Papaj DR. 1988. Learning of apple fruit biotypes by apple maggot flies. *Journal of Insect Behavior*, 1: 67–74.
- Prokopy RJ, Aluja M, Papaj DR, Roitberg BD, Wong TYY. 1989a. Influence of previous experience with host plant foliage on behavior of Mediterranean fruit fly females. *Proceedings of the Hawaiian Entomological Society*, 29: 97-101.
- Prokopy RJ, Green TA, Wong TTY. 1989b. Learning to find fruit in *Ceratitidis capitata* flies. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 53: 65-72.
- Prokopy RJ, Green TA, Vargas RI. 1990. *Dacus dorsalis* flies can learn to find and accept host fruit. *Journal of Insect Behavior*, 3: 663–672.
- Prokopy RJ, Bergweiler C, Calaraza L, Schwerin J. 1994. Prior experience affects the visual ability of *Rhagoletis pomonella* flies (Diptera: Tephritidae) to find host fruit. *Journal of Insect Behavior*, 7: 663–677.

- R development core team (2010). R: A language and environment for Statistical computing. R foundation for Statistical computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL [http:// R- proyect. Org/](http://R-project.Org/).
- Renwick JAA, Chew FS. 1994. Oviposition behavior in Lepidoptera. Annual Review Entomology, 39: 377-400.
- Robacker DC, Fraser I. 2002a. Attraction of Mexican fruit flies (Diptera: Tephritidae) to grapefruit: enhancement by mechanical wounding and experience with grapefruit. Journal of Insect Behavior, 15: 399-413.
- Robacker DC, Fraser I. 2002b. Do Mexican fruit flies (Diptera: Tephritidae) prefer grapefruit to yellow chapote, a native host? Florida Entomologist, 85: 481-487.
- Robacker DC, Fraser I. 2005. What do Mexican fruit flies learn when they experience fruit? Journal of Insect Behavior, 18: 529-542.
- Schoonhoven LM, Jermy T, Van Loon JJA. 1998. Insect-plant biology: from physiology to evolution. Chapman & Hall, London. Pp.409.
- Stone A. 1942. The fruit flies of the genus *Anastrepha*. Miscellaneous publication, 439: 68-70.
- Toledo J, Malo EA, Cruz-López L, Rojas J. 2009. Field evaluation of potential fruit-derived lures for *Anastrepha obliqua* (Diptera: Tephritidae). Journal of Economic Entomology, 102: 2072-2077.
- Wang H, Guo WF, Zhang PJ, Wu ZY, Liu SS. 2008. Experience-induced habituation and preference towards non-host plant odors in ovipositing females of a moth. Journal Chemical of Ecology, 34: 330-338.

Zhang PJ, Liu SS. 2006. Experience induces a phytophagous insect to lay eggs on a nonhost plant. *Journal of Chemical Ecology*, 32: 745-753.

ANEXO

ARTÍCULO ENVIADO AL FLORIDA ENTOMOLOGIST

For Florida Entomologist

DOES THE PRIOR ADULT EXPERIENCE INFLUENCE THE HOST-FINDING BEHAVIOR OF  
*ANASTREPHA OBLIQUA* (DIPTERA: TEPHRITIDAE)?

MARCELA CHIU-MAGAÑA<sup>1</sup>, EDI A. MALO<sup>1</sup>, JAIME GOMEZ<sup>1</sup>,  
EMILIO HERNANDEZ<sup>2</sup> AND JULIO C. ROJAS<sup>1</sup>.

<sup>1</sup> Departamento de Entomología Tropical, El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR),  
Carretera Antiguo Aeropuerto Km 2.5, Tapachula, Chiapas, Mexico.

<sup>2</sup> Programa Moscafrut-Desarrollo de Métodos (SAGARPA-IICA), Central Poniente No. 14  
Altos, Tapachula, Chiapas, Mexico.

## ABSTRACT

The West Indian fruit fly, *Anastrepha obliqua* (Macquart), is a generalist insect distributed from South America to Central America and the Caribbean Islands. In this study, we investigated whether the attraction and landing of both sexes of *A. obliqua* and the oviposition of females were influenced by prior experience with guava (host) and orange (non-host) fruits. The results of this study suggest that under certain circumstances the prior experience with a fruit influenced the attraction and landing behavior of laboratory strain, mated *A. obliqua* flies. Female flies were more attracted and landed more often on tested odor baits than males. The guava was the fruit more accepted independently of the fruit where females had their prior experience. However, the propensity to accept guava decreased when females had a previous experience with orange, and in contrast, the propensity to accept orange increased when females had a prior experience with guava. Guava or orange-experienced females spent less time to accept a fruit than naïve females. The type of fruit used did not influence the time spent by females to accept a fruit

**Key Words:** *Anastrepha obliqua*, fruit flies, host finding behavior, oviposition behavior, prior experience

## RESUMEN

La mosca de las Indias Occidentales, *Anastrepha obliqua* (Macquart), es una especie generalista en sus hábitos alimenticios distribuida desde Sudamérica a Centroamérica y las Islas del Caribe. En este estudio, nosotros investigamos si la atracción y el aterrizaje de ambos sexos de *A. obliqua*, y la oviposición de las hembras fueron afectadas por una experiencia previa con guayaba (fruto hospedero) y naranja (fruto no hospedero). Los resultados de este trabajo sugieren que bajo ciertas circunstancias una experiencia previa con un fruto parece influir la atracción y aterrizaje de una raza de moscas de laboratorio apareadas de *A. obliqua*. Las hembras fueron más atraídas y aterrizaron más frecuentemente en los frutos en comparación con los machos. La guayaba fue la fruta más aceptada independientemente del fruto en que las hembras hayan tenido su primera experiencia. Sin embargo, la predisposición para aceptar guayaba decreció cuando las hembras tuvieron su primera experiencia con naranja, y en contraste la predisposición para aceptar naranja se incrementó cuando las hembras tuvieron su primera experiencia con guayaba. Las hembras que tuvieron una experiencia previa con guayaba o naranja aceptaron más rápidamente los frutos en comparación con las hembras sin experiencia. El tipo de fruto usado no influyó el tiempo de aceptación por las hembras.

Translation provided by the authors



The West Indian fruit fly, *Anastrepha obliqua* (Macquart), is a generalist and multivoltine species attacking fruits belonging to the families Anacardiaceae, Annonaceae, Bignoniaceae, Euphorbiaceae, Fabaceae, Myrtaceae and Rosaceae, including some important fruit crops such mango (*Mangifera indica* L.), guava (*Psidium guajava* L.) and hog plums (*Spondias* spp) (White & Elson-Harris 1992). This fruit fly species is distributed from South America to Central America and the Caribbean Islands (White & Elson-Harris 1992).

Searching for a host plant for feeding or oviposition is a key process in the life of an herbivorous insect. To find a host, an insect must move, encounter cues from the host, and then respond to the cues appropriately (Jones 1991). However, during this process the behavior of an insect may be influenced by several factors, including internal and external ones (Bernays & Chapman 1994). For instance, several studies have reported that an encounter with a host plant by an insect may result in subsequent behavioral modification (Jones 1991). In the particular case of tephritid fruit flies, experiments with several species have shown that a previous experience with a particular host fruit type affects the extent to which adults accept or reject that or other fruit types for oviposition in subsequent encounters (Prokopy et al. 1982, Cooley et al. 1986, Papaj & Prokopy 1986, Prokopy & Fletcher 1987, Prokopy et al. 1990, Fletcher & Prokopy 1991, Robacker & Fraser 2002a). Papaj & Prokopy (1986) found that *Rhagoletis pomonella* (Walsh) females were able to learn to discriminate between Red Delicious apples (*Malus domestica* L. Borkh.) and hawthorn fruit (*Crataegus mollis* Scheele) on the basis of differences in fruit chemical cues. When *Dacus dorsalis* Hendel females were allowed for 3 days to contact kumquats (*Fortunella japonica* Swingle) or apples (*Malus pumila* Mill.) on trees and subsequently released individually onto trees harboring one or the other of these fruits, a greater

proportion of those exposed to kumquats than those exposed to apples or those not exposed to any fruit visited kumquats (Prokopy et al. 1990). Experience with chapote (*Sargentia greggii* S. Watson) fruits increased attraction and egg-laying behavior on these fruits by wild and laboratory strain females of *Anastrepha ludens* (Loew) in comparison with naïve females (Robacker & Fraser 2002a). Two studies have investigated whether adult wild *A. obliqua* was able to associate quinine sulphate with a protein-enriched food and in the composition of oviposition substrates, but the results were not conclusive (Cresoni-Pereira & Zucoloto 2006, Leal & Zucoloto 2008).

In this study, we investigated whether the attraction and landing of both sexes of *A. obliqua*, and oviposition of females were influenced by a prior experience with guava (host) and orange (non-host) fruits.

## MATERIALS AND METHODS

### Biological Material

Adults of *A. obliqua* used in the experiments were provided in pupa stage by the Moscafrut mass-rearing facilities (SAGARPA-IICA) located in Metapa de Dominguez, Chiapas, Mexico. After adult emergence, about 200 males and 200 females were placed in glass cages (30 x 30 x 30 cm) and fed *ad libitum* with a mixture of hydrolyzed protein (ICN Biomedicals, Irvine, CA) + sugar (ratio 1: 3), and water was provided in a Petri dish covered with cotton wicks. The cages with flies were kept at  $24 \pm 2$  °C,  $60 \pm 5$  % RH, and a photoperiod of 12: 12 (L: D) h. Flies used in the wind tunnel and field cage experiments

were mated females and males of 10-13 d old, whereas insects used in the oviposition experiment were mated females of 10-16 d old.

Mature green guava (cultivar Media China) and orange (*Citrus sinensis* (L.) Osbeck, unknown cultivar) fruits used in the experiments were obtained in the local supermarkets. These fruits were chosen because they are available all the year. Fruits were washed with abundant tap water before introducing them to the cages or using them in the bioassays.

Influence of prior adult experience on the attraction and landing of *A. obliqua* on odor baits

The influence of the previous adult experience in the attraction of both sexes of *A. obliqua* to fruit volatiles was investigated in two experiments. The observations were performed in a wind tunnel (first experiment) and field cages (second experiment). For the first experiment, flies were divided into four groups and placed in cages with: (1) six guava fruits plus diet and water, (2) six orange fruits plus diet and water, (3) six polystyrene yellow-painted spheres plus diet and water, or (4) diet and water (without experience). The fruits, spheres, diet and water were introduced into the cages since the first day of adult emergence; fruits were changed every third day. The wind tunnel used was described elsewhere (Cruz-López et al. 2006). A fan was used to pull air, filtered by activated charcoal, through the tunnel at a speed of 0.4 m/sec. Illumination was provided by four fluorescent bulbs mounted at 60 cm above the wind tunnel giving a light intensity of 2380 lx. We evaluated the flies in groups of 25 individuals (males or females) 18 h after placing them in a plastic container (6 cm high x 8 cm diameter release cylinder) with screen top. Water, but not food, was provided in the containers. Flies were allowed to acclimatize

under room conditions where the assays were performed for at least 1 h before being observed. The responses of flies of the four different groups to guava, orange or yellow sphere were evaluated in non-choice tests. Each observation was started by placing the release cylinder on a 12 cm high platform at the downwind end of the tunnel, and flies were released and observed for 10 min. Upwind flight and landing were recorded during the test. Upwind movement was noted if flies passed a point two thirds of the distance from the release cylinder toward the odor source (Robacker & Fraser 2002a). Landing was recorded for either landing or walking onto the target stimuli. Ten replicates for each sex and treatment were performed. The number total of replicates was completed on different days. Each day was treated as a block in a completely randomized block design. The insects were only used once during the bioassays and then discarded. All observations were conducted between 0800 and 1600 h at  $24 \pm 2$  °C and  $60 \pm 5\%$  RH.

The second experiment was performed in two-choice tests in seminatural conditions using cylindrical clear nylon screen field cages (2.85 m diameter x 2 m high). The cages were placed outdoors on the gardens of ECOSUR in Tapachula. In this experiment, flies were divided into three groups and placed in cages with: (1) six guavas plus diet and water, (2) six oranges plus diet and water, or (3) diet and water (without experience). The fruits, diet and water were introduced into the cages since the first day of adult emergence; fruits were changed every third day. Flies were separated by sex 12 h before being evaluated; only water was placed into the cages. One guava or one orange was placed in Multilure traps (Better World Manufacturing Inc., Fresno, CA). The peel of the fruits was cut with a penknife 10 min before installing the traps. The two traps were hung randomly, but equally spaced, from the cage roof (1.20 m between traps). To prevent flies

from escaping and to break the surface tension of the water, 230 ml of water with Tween 80 (ICI, Wilmington, DE) was added to each trap. The insects were released into the field cages at 0800 h. About 50 females and 50 males were released for each replicate. A field cage was used for evaluating the response of flies of a determined treatment (e.g. experience with guava, experience with orange or without experience). The assignment of each treatment was rotated after every replicate to eliminate directional bias. The numbers of flies caught in each treatment was recorded 9 h later, and uncaught insects were removed from the field cages and never used again. In total of 10 replicates per treatment were performed. The number total of replicates was completed on ten different days. Each day was treated as a block in a completely randomized block design.

#### Influence of prior adult experience on the oviposition of *A. obliqua*

In this experiment, we investigated whether the prior female experience influenced the oviposition of *A. obliqua*. Flies (females and males) were divided into three groups and placed in glass cages with: (1) six guavas plus diet and water, (2) six oranges plus diet and water, or (3) diet and water (without experience). The fruits, diet and water were introduced into the cages since the first day of adult emergence; fruits were changed every third day. On each test day, mated females were randomly took out from the cages and placed individually on a plastic container. Flies were allowed to acclimatize under room conditions where the assays were performed for at least 1 h before being observed. A guava or orange was introduced into a glass cage (30 x 30 x 30 cm) and then a female of a given treatment (e.g. guava-experienced flies, orange-experienced flies or without experience) was released inside the cage. Each female was allowed to spend 10 min on the

fruit offered. We recorded whether the female accepted the fruit (attempted to introduce its ovipositor into the skin) or rejected the fruit (left without attempting to introduce the ovipositor). Also, we recorded the time spent to accept a fruit, i.e. the time elapsed since the female was released into the cage until she began to oviposit. In total, 60 replicates per treatment were performed. The insects were only used once during the bioassays and then discarded. All observations were conducted between 0900 and 1500 h at  $24 \pm 2$  °C and  $60 \pm 5$  % RH.

### Statistical analysis

Most of the data were analyzed using MINITAB statistical package version 15. Data were first analyzed to ensure that they meet the assumptions of normality and homogeneity of variances, and were transformed when appropriate. Data of the experiment in the wind tunnel were analyzed with a three-way nested analysis of variance (ANOVA) with experience, odor bait nested within experience, sex, and their appropriate interactions as factors. Data of field cage experiment were analyzed using a randomized complete block nested ANOVA with experience, odor bait nested within experience, sex, and their appropriate interactions as factors. Significant ANOVAs were evaluated using a Tukey test for multiple comparisons of means. We used simple logistic regression and Wald  $\chi^2$  statistic to test for the effect of prior adult experience on the oviposition of *A. obliqua*. The analyses were performed using R statistical software version 2.11.1. The effect of prior experience in the time to accept a fruit by ovipositing females was analyzed using a two-way nested ANOVA with experience, and fruit type nested within experience as factors. Significant ANOVAs were evaluated using Fisher's LSD test for multiple comparisons of

means. For all statistical tests, we used  $P < 0.05$  to indicate significance but report biologically interesting values that are close to this.

## RESULTS

Influence of prior adult experience on the attraction and landing of *A. obliqua* on odor baits

In the first experiment, the nested ANOVA showed that there was no significant effect of experience on attraction of *A. obliqua* to tested odor baits (Table 1), but landing was marginally affected by experience (Table 2). The odor bait factor nested in experience significantly influenced the attraction and landing of *A. obliqua* (Tables 1, and 2). Naïve and guava-experienced flies did not show any preference for the test odor baits, while sphere and orange-experienced flies were more attracted to orange than to sphere (Fig. 1 A). Naïve flies and those with a previous experience with orange landed more often on orange than on the sphere (Fig. 1B). Flies with a previous experience with sphere landed more often on guava, and orange than on the sphere, whereas guava-experienced flies landed more often on guava than on the sphere (Fig. 1B). The analysis, also, showed that there was significant effect of sex on the attraction and landing of *A. obliqua* on the tested baits (Tables 1, and 2). Female flies were more attracted and landed more often on test baits than males. The interactions between experience and sex, and sex and odor bait (experience) were not significant for attraction (Table 1) and landing (Table 2).

In the second experiment, the statistical analysis revealed that there were no significant effects of experience and types of odor baits used on the caught of *A. obliqua*

flies (Table 3, Fig. 2). There was, however, a significant effect of sex, traps baited with fruits caught more females than males (Table 3). The interactions between experience and sex, and sex and odor bait (experience) were not significant (Table 3).

#### Influence of prior adult experience on the oviposition of *A. obliqua*

In total, 49 females displayed oviposition behavior on test fruits. Overall, females were no more likely to oviposit at least one test fruit of the species to which they were exposed than were naïve females or females exposed to the other species ( $\chi^2 = 0.29$ ,  $df = 2$ ,  $P > 0.05$ ). The guava was the fruit more accepted independently the fruit where females had their prior experience ( $\chi^2 = 14.07$ ,  $df = 2$ ,  $P < 0.05$ ) (Fig. 3A). However, the propensity to accept guava decreased when females had a previous experience with orange, and in contrast, the propensity to accept orange increased when females had a prior experience with guava, but this tendency was not significant. The females that had a previous experience with guava or orange accepted more rapidly the fruits than naïve females ( $F = 4.35$ ;  $df = 2, 42$ ;  $P < 0.05$ ) (Fig. 3B). The type of fruit used did not influence the time spent by females to accept a fruit.

## DISCUSSION

The results of this study suggest that under certain circumstances the prior experience with a fruit seems to affect the behavior of laboratory strain, mated *A. obliqua* flies. For example, flies that had a previous experience with orange were more attracted



and landed more often on orange than on a yellow sphere. However, naïve flies showed a similar tendency of landing, they preferred landing on orange than on a yellow sphere. On the other hand, guava-experienced females were equally attracted to guava, orange, and the sphere, although they landed more often on guava than on the sphere. In contrast, naïve flies landed more often on orange than the sphere. In the related species, *A. ludens*, it has been demonstrated that a prior experience on a particular fruit can influence the behavior of flies (Robacker & Fraser 2002a, b; 2005; Fraser & Robacker 2006). For instance, Fraser & Robacker (2006) found that naïve laboratory and wild strains, mated, female Mexican fruit flies were attracted to grapefruit but not to mango fruit, however a previous experience with a determined fruit increased the attraction of females to both fruits but more so to the experienced fruit. Wild strain males without experience were attracted to grapefruit but not to mango, and a fruit experience had a little effect in their posterior responses. Naïve laboratory strain males were attracted to both fruits and an experience with either fruit type increased their attraction to mango. Several laboratory and field studies with *R. pomonella* have determined that females not only are able to learn characters of different species of fruit but also are capable of learning fruit characters of different cultivars of the same species (Prokopy et al. 1986, Prokopy & Papaj 1988).

We found that naïve flies were not more attracted to fruits than to a yellow sphere, however these same individuals landed more often on orange than on a sphere. The landing of *A. obliqua* on guava was intermediate between and not significantly different from the landing on orange and a sphere. A previous study shown that both sexes of a laboratory strain *A. obliqua* without a previous experience were more attracted and landed more frequently on ripe fruits of *Spondias mombin* L. than on artificial fruit in a wind tunnel

(Cruz-López et al. 2006). The results of the present study along with those of Cruz-López et al. (2006) suggest that laboratory-reared flies of this species can respond innately to fruit odors. Robacker & Fraser (2001, 2002a) found that naïve laboratory strain Mexican fruit flies were attracted to grapefruit, but naïve wild flies were not. Toledo et al. (2009) found that wild females and males *A. obliqua* were captured by traps baited with *S. mombin* volatiles, but if individuals were naïve or experienced was not known. Whether wild strain *A. obliqua* is attracted innately to fruit volatiles remains to be investigated. On the other hand, our results showed that naïve males and females *A. obliqua* responded to orange volatiles, which is considered a non-host for this fruit fly species. We, also, observed that both sexes fed on orange during our experiments. Thus, it is possible that attraction to fruit odors may represent food foraging cues for both sexes. In this way, there is no reason why host should be more attractive than non-hosts with similar nutritional value (Robacker & Fraser 2002a).

We found that females with a prior experience with guava accepted more frequently the fruits offered in the ovipositional bioassays. Interesting, guava-experienced females accepted more often the orange in comparison with orange-experienced and naïve females. A similar situation was observed when *S. mombin* fruits and mango cv Ataulfo were used as oviposition substrate (Chiu-Magaña, unpublished data). *S. mombin*-experienced females accepted more often the mango compared to naïve and mango-experienced females. In contrast, orange-experienced females showed a less propensity to accept both fruit types. Cross-induction have been reported in other insects such as *Drosophila* flies and *Ceratitis capitata* (Wiedemann)(Jaenike 1983, Papaj et al. 1989). Cross-induction of host preference is defined as the tendency for experience with a host species by feeding or ovipositing

insects to alter behavioral responses to different alternative host species in different ways (Jaenike 1983). We, also, found that females previously exposed to fruits spent a lesser time to accept fruits in comparison with females without experience. In general, these results suggest that a prior experience influences the oviposition behavior of *A. obliqua*. Leal & Zucoloto (2008) investigated whether wild *A. obliqua* females were able to associate the presence of quinine sulphate in the composition of oviposition substrates with the presence of brewer's yeast. They found that in the first choice day, flies that have experienced the substrate of brewer's yeast plus the quinone sulphate oviposited less number of eggs on this type of substrate in comparison with the substrate with brewer's yeast alone. However, in the second and third choice day, females did not show any preference for both substrate types. They concluded that the lack of preference in the second and third choice day may be explained by the phenomenon of habituation to a quinine sulphate. Several studies with different fruit flies have documented that a prior experience with a fruit unequivocally influences the propensity of females to accept host fruits (Papaj & Prokopy 1986, Prokopy et al. 1986, Fletcher & Prookopy 1991, Robacker & Fraser 2002a).

The fact of our results does not show clearly the effect of prior experience on the host finding behavior of *A. obliqua* could be due to several factors. First, it is possible that the prior experience only affected some individuals while other were not influenced. In this way, Jermy et al. (1987) investigating the role of habituation in food selection of *Mamestra brassicae* L. larvae, found that some individuals did not change their behavior over time, some habituated, and other became sensitized. Second, we observed that in some trials few flies were active and consequently few individuals responded to the odor baits offered. The

reasons why most flies were inactive during these trials are unknown, but several factors may affect the behavior of fruit flies, including the genetic, physiological, and environmental factors (Prokopy et al. 1984, Messina 1989, Robacker 1991, Aluja & Birke 1993). Third, in the present study we used flies reared in the laboratory, which could behave in a different manner to the wild flies. Papaj et al. (1987) found that the effect of experience on acceptance of sweet orange and mock orange differed between laboratory and wild *C. capitata* females, but only for flies that were exposed to mock orange. Fourth, we used orange, a non-host for *A. obliqua*, which could have affected the responses of flies that have a previous experience with this fruit. However, our results showed that orange-experienced flies showed more attraction to orange as compared to naïve flies. There are examples in the literature where an insect is able to learn characteristics from non-host plants (Liu et al. 2005, Zhang & Liu 2006, Wang et al. 2008). In laboratory experiments, naïve ovipositing *Plutella xylostella* L. females were repelled by an extract of leaves of *Chrysanthemum morifolium* Ramat, a non-host of this moth. In contrast, experienced females were attracted by host plants treated with the non-host extract and laid a higher numbers of eggs on treated than on untreated host plants (Liu et al. 2005). Using the same moth species, its host plant *Brassica campestris* L. ssp. *pekinensis*, and a non-host *Pisum sativum* L., Zhang & Liu (2006) examined whether experience of the non-host plant by females can induce oviposition on the non-host plant. They found that naïve *P. xylostella* females did not accept the non-host, whereas females with prior experience of *P. sativum* laid 20% of their eggs on this plant.

In summary, this study extends our understanding of the host finding behavior of *A. obliqua*. First, although the evidence does not allow a definitive conclusion, the results

suggest that prior experience seems to affect the behavior of laboratory strain flies, at least within the limits of our bioassays. Second, it seems to be that a previous fruit experience influences the oviposition of *A. obliqua*, because guava and orange-experienced females accepted more rapidly the test fruits than naïve females. It would be interesting to investigate the behavior of wild individuals as well as use other host fruits of *A. obliqua* to corroborate our results.

#### ACKNOWLEDGMENTS

We are grateful for the technical assistance of Armando Virgen, and the statistical advice of Javier Valle-Mora (ECOSUR). MCM thanks CONACYT for a scholarship.

## REFERENCES CITED

- 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.
- BERNAYS, E. A., AND CHAPMAN, R. F. 1994. *Host-Plant Selection by Phytophagous Insects*. Chapman & Hall, New York. 312 pp.
- COOLEY, S. S., PROKOPY, R. J., MCDONALD, P. T., AND WONG, T. T. Y. 1986. Learning in oviposition site selection by *Ceratitis capitata* flies. *Entomol. Exp. & Appl.* 40: 47-51.
- CRUZ-LÓPEZ, L, MALO, E. A., TOLEDO, J., VÍRGEN, A., DEL MAZO, A., AND ROJAS, J. C. 2006. A new potential attractant for *Anastrepha obliqua* from *Spondias mombin* fruits. *J. Chem. Ecol.* 32: 351-365.
- CRESONI-PEREIRA, C., AND ZUCOLOTO, F. S. 2006. Associative learning in wild *Anastrepha obliqua* females (Diptera, Tephritidae) related to a protein source. *Iheringia* 96: 53-56.
- FLETCHER, B. S., AND PROKOPY, R. J. 1991. Host location and oviposition in tephritid fruit flies, pp. 139-171 *In* W. J. Bailey and J. Ridsdill-Smith (Eds.), *Reproductive Behaviour of Insects: Individuals and Populations*. Chapman & Hall, New York.
- FRASER, I., AND ROBACKER, D. C. 2006. Attraction of naïve and fruit-experienced Mexican fruit flies to mangoes and grapefruits in wind-tunnel bioassays. *Subtropical Plant Sci.* 68: 12-17.
- JAENIKE, J. 1983. Induction of host preference in *Drosophila melanogaster*. *Oecologia* 58: 320-325.

- JERMY, T., HORVATH, J., AND SZENTESI. 1987. The role of habituation in food selection of lepidopterous larvae: The example of *Mamestra brassicae*, pp. 231-236 In Labeyrie V., Fabres G., and D. Lachaise (Eds.), *Insects: Plants*. Junk, Dordrecht.
- JONES, R. E. 1991. Host location and oviposition on plants, pp. 108-138 In W. J. Bailey and J. Ridsdill-Smith (Eds.), *Reproductive Behaviour of Insects: Individuals and Populations*. Chapman & Hall, New York.
- LEAL, T. A. B. S., AND ZUCOLOTO, F. S. 2008. Oviposition behavior in wild *Anastrepha obliqua* (Macquart, 1835) (Diptera: Tephritidae): initial study of associative learning related to a protein source. *Psychology & Neuroscience* 1: 135-139.
- LIU, S. S., LI, Y. H., LIU, Y. Q., AND ZALUCKI, M. P. 2005. Experience-induced preference for oviposition repellents derived from a non-host plant by a specialist herbivore. *Ecol. Letters* 8: 722-729.
- MESSINA, F. J. 1989. Host preferences of cherry- and hawthorn-infesting populations of *Rhagoletis pomonella* in Utah. *Entomol. Exp. & Appl.* 53: 89-95.
- PAPAJ, D. R., AND PROKOPY, R. J. 1986. Phytochemical basis of learning in *Rhagoletis pomonella* and other herbivorous insects. *J. Chem. Ecol.* 12: 1125-1143.
- PAPAJ, D. R., PROKOPY, R. J., MACDONALD, P. T., AND WONG, T. T. Y. 1987. Differences in learning between wild and laboratory *Ceratitis capitata* flies. *Entomol. Exp. Appl.* 45: 65-72.
- PAPAJ, D. R., OPP, S. B., PROKOPY, R. J., AND WONG, T. T. Y. 1989. Cross-induction of fruit acceptance by the medfly *Ceratitis capitata*: The role of fruit size and chemistry. *J. Insect Behav.* 2: 241-254.

- PROKOPY, R. J., AVERILL, A. L., COOLEY, S. S., AND ROITBERG C. A. 1982. Associative learning in egg laying site selection by apple maggot flies. *Science* 218: 76-77.
- PROKOPY, R. J., MACDONALD P. T., AND WONG, T. T. Y. 1984. Interpopulation variation among *Ceratitidis capitata* flies in host acceptance pattern. *Entomol. Exp. Appl.* 35: 65-69.
- PROKOPY, R. J., PAPA, D. R., COOLEY, S. S., AND KALLET, C. 1986. On the nature of learning in oviposition site acceptance by apple maggot flies. *Anim. Behav.* 34: 98-107.
- PROKOPY, R. J., AND FLETCHER, B. S. 1987. The role of adult learning in the acceptance of host fruit for egg laying by the Queensland fruit fly, *Dacus tryoni*. *Entomol. Exp. & Appl.* 45: 259-263.
- PROKOPY, R. J., AND PAPA, D. R. 1988. Learning of apple fruit biotypes by apple maggot flies. *J. Insect Behav.* 1: 67-74.
- PROKOPY, R. J., GREEN, T. A., AND VARGAS, R. I. 1990. *Dacus dorsalis* flies can learn to find and accept host fruit. *J. Insect Behav.* 3: 663-672.
- ROBACKER, D. C. 1991. Specific hunger in *Anastrepha ludens* (Diptera: Tephritidae): effects on attractiveness of proteinaceous and fruit-derived lures. *Environ. Entomol.* 20: 1680-1686.
- ROBACKER, D. C., AND FRASER, I. 2001. Effects of food deprivation on attraction of Mexican fruit flies (Diptera: Tephritidae) to grapefruit in a wind tunnel. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 94: 954-958.
- ROBACKER, D. C., AND FRASER, I. 2002a. Attraction of Mexican fruit flies (Diptera: Tephritidae) to grapefruit: enhancement by mechanical wounding of and experience with grapefruit. *J. Insect Behav.* 15: 399-413.



- ROBACKER, D. C., AND FRASER, I. 2002b. Do Mexican fruit flies (Diptera: Tephritidae) prefer grapefruit to yellow chapote, a native host? *Florida Entomol.* 85: 481-487.
- ROBACKER, D. C., AND FRASER, I. 2005. What do Mexican fruit flies learn when they experience fruit? *J. Insect Behav.* 18: 529-542.
- TOLEDO, J., MALO, E. A., CRUZ-LÓPEZ, L., AND ROJAS, J. C. 2009. Field evaluation of potential fruit-derived lures for *Anastrepha obliqua* (Diptera: Tephritidae). *J. Econ. Entomol.* 102: 2072-2077.
- ZHANG, P. J., AND LIU, S. S. 2006. Experience induces a phytophagous insect to lay eggs on a nonhost plant. *J. Chem. Ecol.* 32: 745-753.
- WANG, H., GUO, W. F., ZHANG, P. J., WU Z. Y., AND LIU, S. S. 2008. Experience-induced habituation and preference towards non-host plant odors in ovipositing females of a moth. *J. Chem. Ecol.* 34: 330-338.
- WHITE, I. M., AND ELSON-HARRIS, M. M. 1992. *Fruit Flies of Economic Significance: Their Identification and Bionomics*. CAB International, Wallingford, Oxford, UK, 601 pp.

TABLE 1. RESULTS OF THREE-WAY NESTED ANOVA EXAMINING THE EFFECTS OF PRIOR EXPERIENCE, ODOR BAIT, SEX, AND THEIR INTERACTIONS IN THE ATTRACTION OF *ANASTREPHA OBLIQUA* FLIES TO GUAVA, ORANGE OR A YELLOW SPHERE IN A WIND TUNNEL.

<b>Effects</b>	<b>df</b>	<b>SS</b>	<b>MS</b>	<b>F</b>	<b>P</b>
<b>Experience</b>	3	01	0.03	0.89	0.45
<b>Odor bait (within experience)</b>	8	0.78	0.1	2.64	<b>0.01</b>
<b>Sex</b>	1	1.83	1.83	49.37	<b>0.00</b>
<b>Experience x sex</b>	3	0.05	0.02	0.41	0.74
<b>Sex x odor bait (within experience)</b>	8	0.12	0.02	0.42	0.91
<b>Error</b>	216	8.01	0.04		

TABLE 2. RESULTS OF THREE-WAY NESTED ANOVA EXAMINING THE EFFECTS OF PRIOR EXPERIENCE, ODOR BAIT, SEX, AND THEIR INTERACTIONS IN THE LANDING OF *ANASTREPHA OBLIQUA* FLIES ON GUAVA, ORANGE OR A YELLOW SPHERE IN A WIND TUNNEL.

<b>Effects</b>	<b>df</b>	<b>SS</b>	<b>MS</b>	<b>F</b>	<b>P</b>
<b>Experience</b>	3	0.3	0.1	2.5	0.06
<b>Odor bait (within experience)</b>	8	2.17	0.27	6.73	<b>0.00</b>
<b>Sex</b>	1	1.34	1.34	33.2	<b>0.00</b>
<b>Experience x sex</b>	3	0.02	0.01	0.12	0.95
<b>Sex x odor bait (experience)</b>	8	0.12	0.02	0.38	0.93
<b>Error</b>	216	8.71	0.04		

TABLE 3. RESULTS OF THREE-WAY RANDOMIZED COMPLETE BLOCK NESTED ANOVA EXAMINING THE EFFECTS OF PRIOR EXPERIENCE, ODOR BAIT, SEX, AND THEIR INTERACTIONS IN CAPTURE OF *ANASTREPHA OBLIQUA* FLIES BY TRAPS BAITED WITH GUAVA OR ORANGE IN A FIELD CAGE.

<b>Effects</b>	<b>df</b>	<b>SS</b>	<b>MS</b>	<b>F</b>	<b>P</b>
<b>Experience</b>	2	0.06	0.03	1.21	0.30
<b>Odor bait (within experience)</b>	3	0.06	0.02	0.74	0.53
<b>Sex</b>	1	0.26	0.26	9.75	<b>0.00</b>
<b>Block</b>	9	0.37	0.04	1.55	0.14
<b>Experience x sex</b>	2	0.02	0.01	0.32	0.73
<b>Sex x odor bait (within experience)</b>	3	0.02	0.01	0.29	0.83
<b>Error</b>	99	2.63	0.03		

## FIGURE LEGENDS

Fig. 1. Percentages of of *Anastrepha obliqua* flies, with or without experience, flying upwind (A) and landing (B) on orange, guava or yellow sphere in a wind tunnel. Because there was no significant interaction between sex and odor bait (within experience), data from both sexes per treatment were combined for this figure (n = 20 per treatment). The bars with the same letters are not significantly different ( $P < 0.05$ ; Tukey test).

Fig. 2. Percentages (A) of *Anastrepha obliqua* females, with and without experience, ovipositing on guava or orange and time to accept a fruit (B). The bars with the same letters are not significantly different ( $P < 0.05$ ; Fisher's LSD test).

Fig. 1

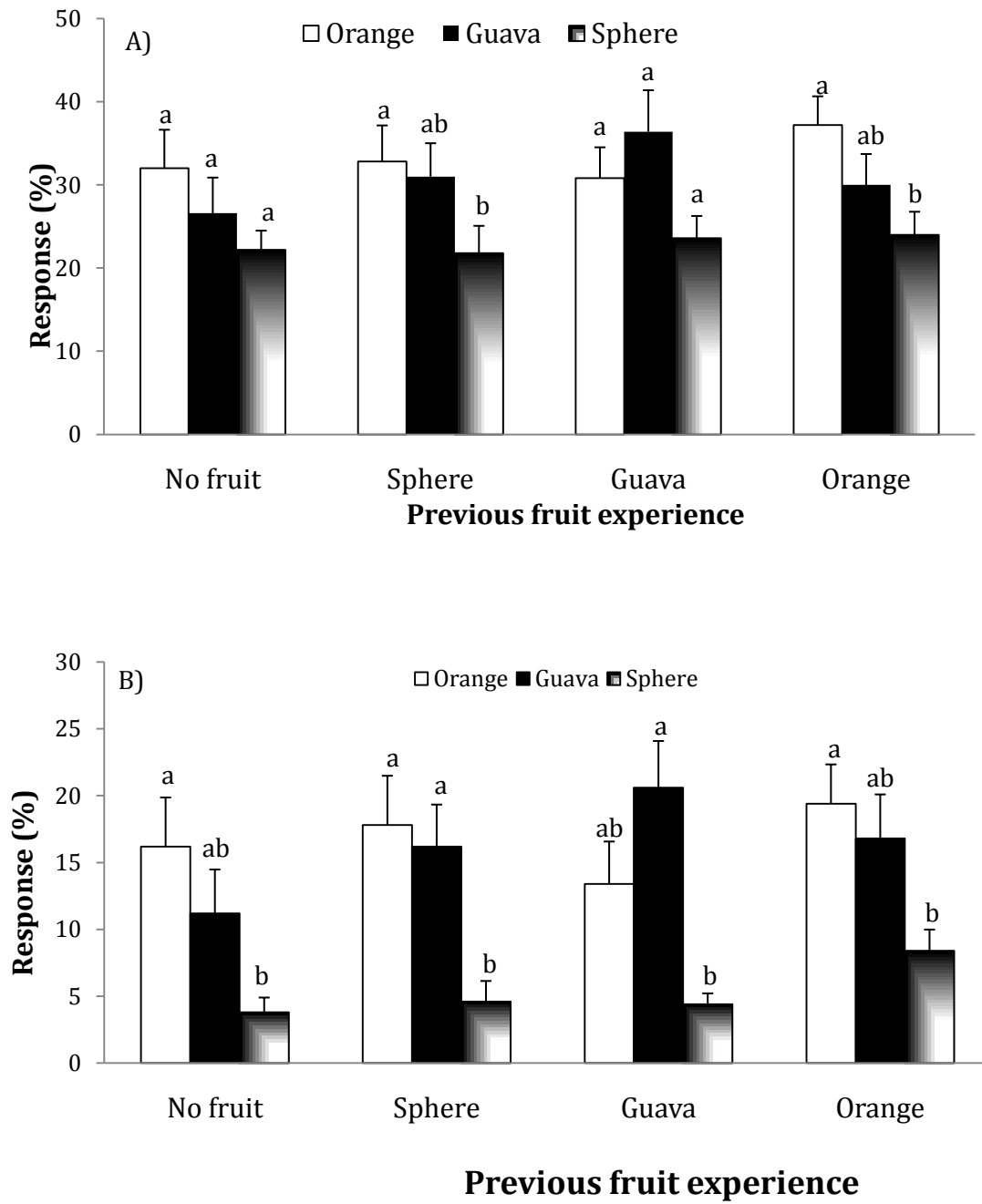


Fig. 2

