

## Dinámica poblacional de *Bactrocera oleae* Gmelin en Extremadura: fluctuación estacional en el estado reproductivo y en el tamaño imaginal

L. M. TORRES-VILA, Á. SÁNCHEZ GONZÁLEZ, F. PONCE ESCUDERO, E. DELGADO VALIENTE, M. C. AZA BARRERO, F. BARRENA GALÁN, J. J. FERRERO GARCÍA, E. CRUCES CALDERA, F. RODRÍGUEZ CORBACHO

La mosca del olivo, *Bactrocera oleae* Gmelin (Diptera: Tephritidae), es sin duda la plaga más perniciosas para el cultivo del olivo, ya que los daños larvarios disminuyen considerablemente el valor de la producción en cantidad y calidad. Su ciclo biológico es bien conocido, pero la presencia de adultos en invierno-primavera, cuando el olivo no tiene fruto (*periodo blanco*), plantea un *puzzle darwiniano*. La estrategia adaptativa de los adultos invernales es de compleja interpretación, incluso aunque tenga lugar diapausa reproductiva facultativa en dicho periodo, mecanismo fisiológico que, incrementando la longevidad imaginal, daría tiempo a que el olivo produzca frutos receptivos para la oviposición.

Durante el periodo de abril-2003 a mayo-2005 se siguió ininterrumpidamente la dinámica poblacional de los adultos de *B. oleae* en dos emplazamientos en la provincia de Badajoz. Se emplearon trampas McPhail (cebadas con fosfato diamónico) y cromotrópicas amarillas (cebadas con feromona sexual), con tres repeticiones por tipo de trampa y emplazamiento. El recuento de las capturas fue semanal, examinándose en laboratorio bajo lupa binocular una muestra de 20-25 hembras por semana para estimar el estado reproductivo (presencia y número de huevos maduros) y el tamaño corporal (anchura cefálica) a lo largo del año.

Los resultados evidenciaron la presencia de adultos durante todo el año, con un patrón cíclico de variación estacional en la frecuencia de hembras pre-reproductivas (sin huevos maduros) y en el tamaño del adulto, que fue consistente entre años y emplazamientos. La frecuencia de hembras pre-reproductivas fue significativamente mayor en invierno y primavera que en verano, con valores intermedios en otoño, siendo consistente la pauta seguida con el número medio de huevos maduros por hembra. Los adultos (hembras) fueron significativamente más grandes en invierno que en primavera y verano, presentando tamaños intermedios en otoño.

La variación estacional en el estado reproductivo y en el tamaño de los adultos de *B. oleae* se discuten finalmente desde un punto de vista tanto adaptativo como aplicado al control de la plaga.

L. M. TORRES-VILA, Á. SÁNCHEZ GONZÁLEZ, F. PONCE ESCUDERO, E. DELGADO VALIENTE, M. C. AZA BARRERO, F. BARRENA GALÁN, J. J. FERRERO GARCÍA, E. CRUCES CALDERA, F. RODRÍGUEZ CORBACHO. Servicio de Sanidad Vegetal, Consejería de Agricultura y Medio Ambiente, Avda. de Portugal s/n, 06800 Mérida (Badajoz), España. E-mail: luis.torres@aym.juntaex.es

**Palabras clave:** *Bactrocera oleae*, mosca del olivo, estado pre-reproductivo, hibernación, diapausa reproductiva, tamaño corporal.

### INTRODUCCIÓN

La mosca del olivo, *Bactrocera oleae* Gmelin (Diptera: Tephritidae), ocasiona

importantes pérdidas en el cultivo del olivo, tanto en aceituna de mesa como de almazara. Las larvas se desarrollan exclusivamente sobre la pulpa del fruto y sus daños disminu-

yen considerablemente el valor de la producción, tanto en cantidad como en calidad (BALACHOWSKY y MESNIL, 1935-1936; RUIZ CASTRO, 1948; NEUENSCHWANDER *et al.*, 1986; ANDRÉS CANTERO, 1997; TORRES-VILA *et al.*, 2003). En los últimos años se vienen desarrollando materias activas más respetuosas con el medio ambiente para el control de *B. oleae*, pero el tratamiento químico con insecticidas de síntesis, y especialmente con dimetoato, tanto en aplicaciones terrestres como aéreas, sigue siendo imprescindible (CABI, 2000, TORRES-VILA y PÉREZ DE SANDE, 2002).

El ciclo biológico de *B. oleae* es bien conocido en líneas generales, si bien determinados aspectos ecológicos y reproductivos requieren todavía un esfuerzo adicional, especialmente para optimizar las fechas de intervención insecticida. La hibernación tiene lugar en estado de pupa en el suelo, cavidades del árbol o en las trojes de las almazaras, pero también en estado adulto e incluso en estado larvario en aceitunas no recolectadas (DELRIO y PROTA, 1975). Las trampas alimenticias y cromotrópico-sexuales indican que una fracción de la población, a veces importante, pulula en estado adulto

en invierno-primavera cuando el olivo no tiene fruto, y por ello las hembras no pueden ovipositar (DOMÍNGUEZ GARCÍA-TEJERO, 1961; ANDRÉS CANTERO, 1997). Esta circunstancia plantea un *puzzle darwiniano* porque la estrategia adaptativa de los adultos invernales es de compleja interpretación; si el olivo no tiene fruto, dichos adultos no podrían perpetuarse. Los datos disponibles de la red DACUS y de ATRIAS en Extremadura sobre la disección de hembras capturadas en trampas (junio-noviembre), sugieren la existencia de diapausa reproductiva facultativa en dicho periodo desfavorable, un mecanismo fisiológico ya descrito en otros países mediterráneos (STAVRAKIS y FYTIZAS, 1980; TZANAKAKIS y KOVEOS, 1986; KOVEOS y TZANAKAKIS, 1990).

En este trabajo se incide sobre este importante aspecto de la biología de *B. oleae*, estudiando la dinámica poblacional y el estado reproductivo de los adultos a lo largo del año en Extremadura, intentando contribuir a elucidar la estrategia adaptativa de los individuos que se presentan en estado adulto en el *periodo blanco* (*sensu* NEUENSCHWANDER *et al.*, 1986) en el que el olivo no tiene fruto. Como ya señalaba RUIZ CASTRO (1948) "El ciclo biológico del *Dacus* [*Bactrocera*] *oleae* y las posibilidades de hibernación deben ser examinadas en cada lugar según sus características ecológicas".

## MATERIAL Y MÉTODOS

Durante las dos campañas comprendidas entre abril de 2003 y mayo de 2005 se estudió ininterrumpidamente la dinámica poblacional de los adultos de *B. oleae* en dos emplazamientos cercanos a Mérida (Badajoz), colindantes con el Parque Natural de Cornalvo: El Moro y El Remacho. Ambos emplazamientos se encuentran dentro de la zona de olivar tradicional de Mirandilla y difieren en la termicidad (mayor en El Remacho) por su diferente altura y exposición. La edad de los olivos en El Remacho es de unos 60-80 años mientras que en El Moro son centenarios, injertados sobre acbuche, y



Figura 1: Vista frontal de la cabeza de *B. oleae* Gmelin (Fotografía. Á. Sánchez González).

ya siendo mencionados en el siglo XVIII por el abate PONZ (1784).

Para el seguimiento de las poblaciones de mosca se emplearon trampas McPhail (cebadas con fosfato diamónico) y cromotrópicas amarillas (dotadas de un difusor de feromona sexual). Aunque el empleo de las trampas cromotrópico-sexuales (especialmente si se usan difusores de larga duración) es más cómodo por su mantenimiento que el de los mosqueros (que requieren rellenados periódicos), ambos tipos de trampas constituyen en la actualidad herramientas básicas del control integrado para el seguimiento de las poblaciones de *B. oleae*. Se emplearon tres repeticiones por tipo de trampa y emplazamiento. El recuento de las capturas (por sexos) fue semanal, examinándose además en laboratorio bajo lupa binocular una muestra de 20-25 hembras (o en su defecto todas las disponibles) por semana procedentes de trampas McPhail, para estimar el estado reproductivo (presencia y número de huevos maduros) y el tamaño corporal (anchura cefálica, Figura 1) a lo largo del tiempo.

Los datos se analizaron mediante Análisis de Varianza (ANOVA) según un Modelo I (SOKAL y ROHLF, 1995) a tres vías, considerando los tres factores estudiados como hijos: 1) la campaña con 2 niveles (campañas 2003-2004 y 2004-2005), 2) la estación con 4 niveles (primavera, verano, otoño e invierno, agrupando los datos según las fechas de los equinoccios y solsticios), y 3) el emplazamiento con 2 niveles (El Moro y El Remacho). Las variables estudiadas fueron el porcentaje medio de hembras pre-reproductivas (transformación arco seno) y el tamaño de las hembras (anchura cefálica en mm). En el cálculo de los ANOVAs, para ajustar las 4 estaciones a las dos campañas estudiadas (2003-2004 y 2004-2005), no se consideraron las capturas posteriores al 21 de marzo de 2005, fecha de inicio de la primavera de la siguiente campaña (2005-2006). Todos los análisis estadísticos se computaron con el programa informático SYSTAT (2000).

## RESULTADOS

### Dinámica poblacional

Los resultados mostraron la presencia de adultos durante todo el año, si bien este hecho se detectó mejor con las trampas cromotrópico-sexuales, en las que las capturas fueron mucho más numerosas que en las trampas McPhail (Figura 2). Las capturas en El Moro fueron, en general, menores que en El Remacho. La razón sexual (proporción de hembras) calculada semanalmente fue muy variable en ambas campañas y emplazamientos (0-100%). Como era de esperar, las trampas cromotrópico-sexuales capturaron una menor proporción de hembras que las McPhail (11% y 43% respectivamente) sin diferencias aparentes entre campañas o emplazamientos. La correlación entre el número de capturas en trampas McPhail y en cromotrópico-sexuales fue altamente significativa en el Remacho, independientemente de la campaña o sexo (machos 2003-2004:  $r^2=0,52$ ,  $P<0,001$ ; hembras 2003-2004:  $r^2=0,33$ ,  $P<0,001$ ; machos 2004-2005:  $r^2=0,35$ ,  $P<0,001$ ; hembras 2004-2005:  $r^2=0,66$ ,  $P<0,001$ ), pero en El Moro la correlación sólo fue significativa en un caso (machos 2003-2004:  $r^2=0,01$ ,  $P=0,55$  ns; hembras 2003-2004:  $r^2=0,02$ ,  $P=0,29$  ns; machos 2004-2005:  $r^2=0,01$ ,  $P=0,63$  ns; hembras 2004-2005:  $r^2=0,18$ ,  $P<0,001$ ). Aún así, incluso en El Remacho, las curvas de vuelo difirieron ostensiblemente según el tipo de trampa. En determinados muestreos, mientras que con las trampas cromotrópico-sexuales se tenían capturas importantes, las McPhail no capturaban nada, constatándose la situación inversa en otros muestreos.

### Estado reproductivo

Se evidenció una pauta cíclica de variación estacional en la frecuencia de hembras pre-reproductivas (sin huevos maduros), similar en ambas campañas y emplazamientos, que fue consistente con la curva de huevos maduros por hembra (Figura 3). La frecuencia de hembras pre-reproductivas alcanzó valores máximos en invierno (enero-febre-

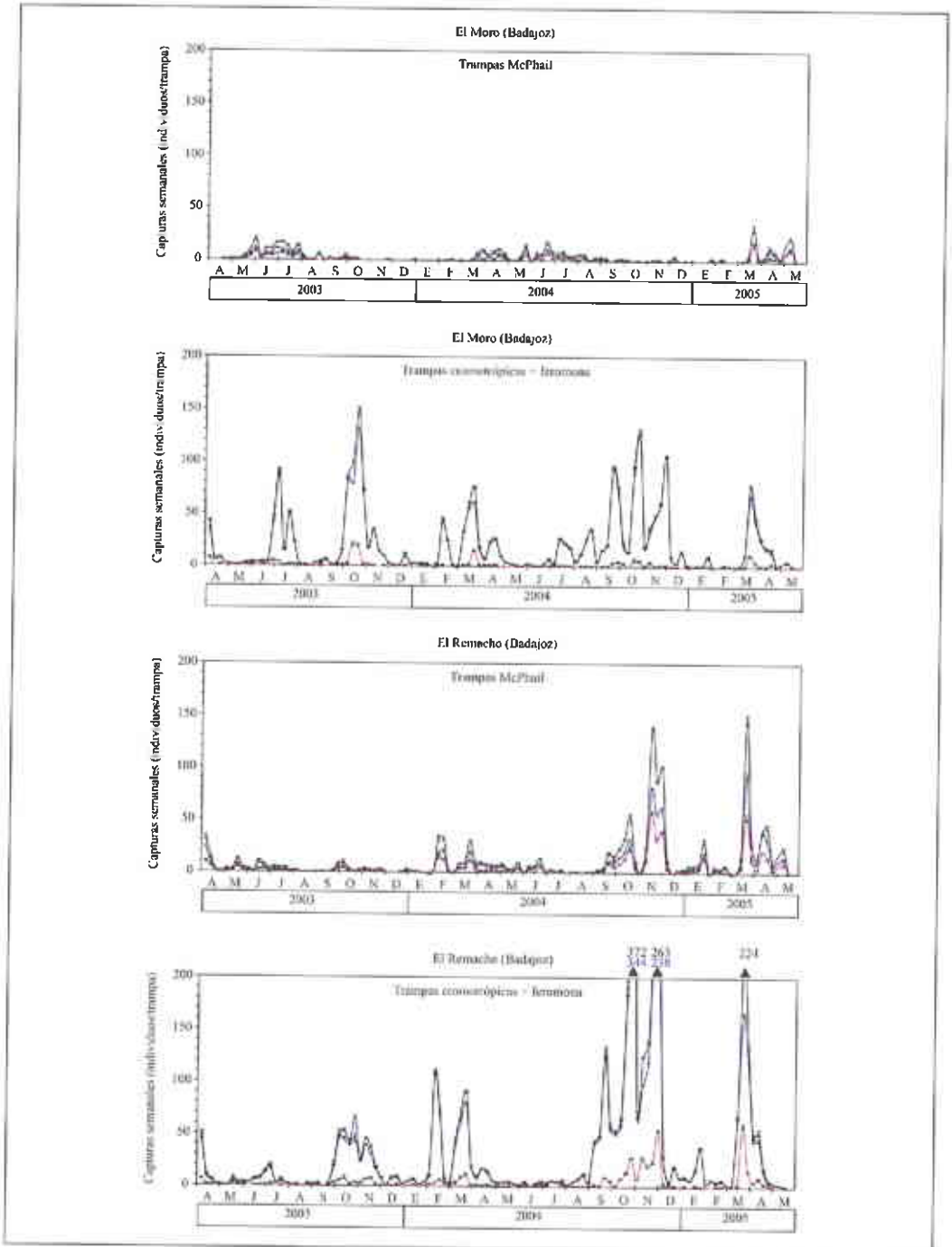


Figura 2: Capturas semanales de adultos por trampa (media  $\pm$  error estándar) de *B. oleae* (machos: trazo azul, hembras: trazo rosa, total: trazo negro) en trampas McPhail y cromotrópico-sexuales en dos emplazamientos en Badajoz (El Moro y El Remacho) durante las campañas 2003-2004 y 2004-2005.

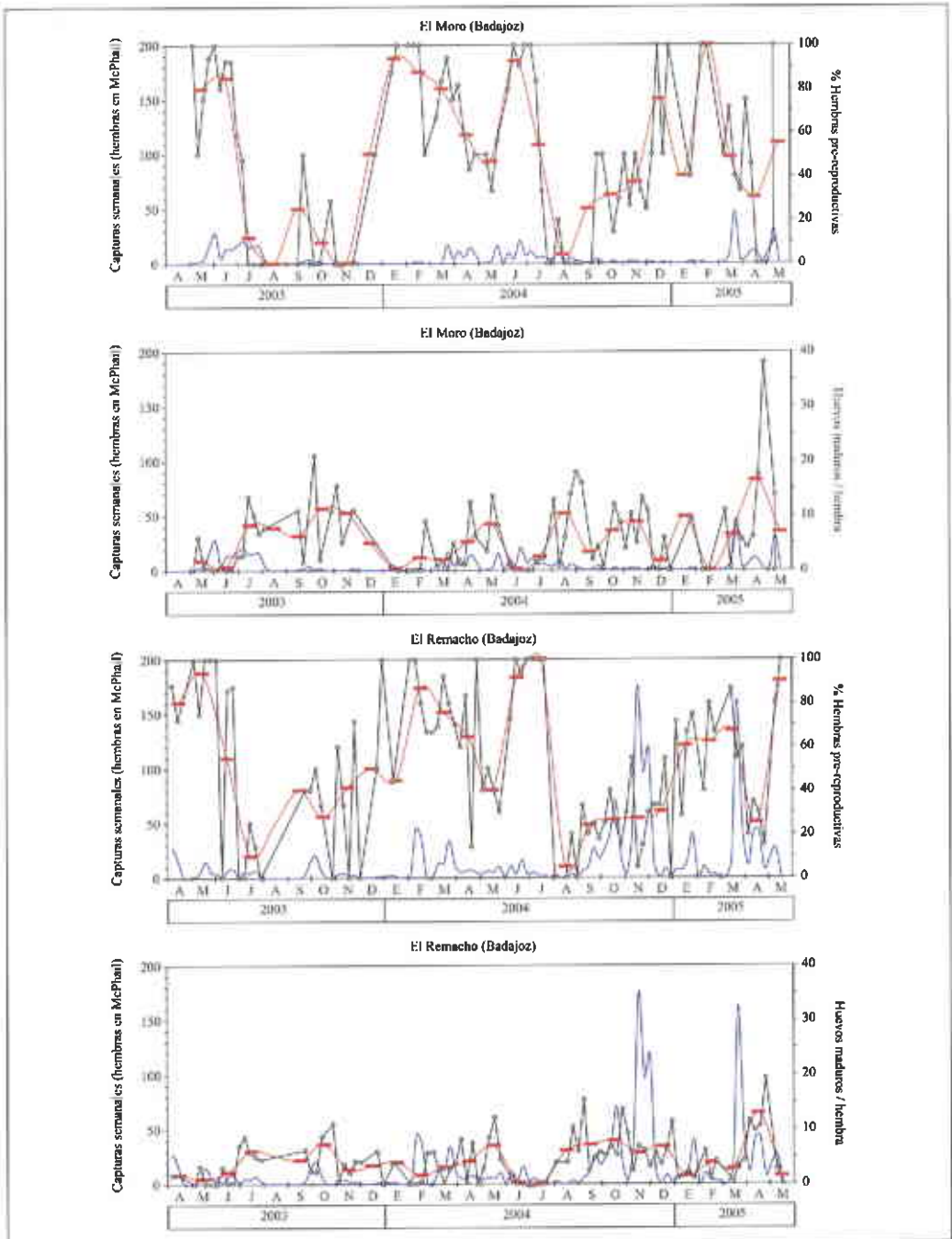


Figura 3: Porcentajes de hembras pre-reproductivas de *B. oleae* y número de huevos maduros por hembra. Valores medios semanales (trazo negro) y mensuales (trazo rojo) a lo largo de las campañas 2003-2004 y 2004-2005 en dos emplazamientos en Badajoz (El Moro y El Remacho). En trazo azul se señala el número total semanal de hembras capturadas en trampas McPhail.

Cuadro 1.- ANOVA modelo I de los efectos de la campaña, la estación, el emplazamiento y sus interacciones sobre el porcentaje medio de hembras pre-reproductivas de *B. oleae*. También se dan los ANOVAs parciales para cada campaña

<i>Total</i>				
Fuente de variación	gl	CM	F	P
Campaña	1	0,044796	0,25	0,62 ns
Estación	3	4,852544	26,57	<0,001
Emplazamiento	1	0,042795	0,23	0,63 ns
Campaña x Estación	3	1,111099	6,08	<0,001
Campaña x Emplazamiento	1	0,038573	0,21	0,65 ns
Estación x Emplazamiento	3	0,202226	1,11	0,35 ns
Campaña x Estación x Emplazamiento	3	0,255210	1,40	0,25 ns
Error	140	0,182647		

*Campaña 2003-2004*

Fuente de variación	gl	CM	F	P
Estación	3	4,628742	36,40	<0,001
Emplazamiento	1	0,000049	0,0004	0,98 ns
Estación x Emplazamiento	3	0,126049	0,99	0,40 ns
Error	60	0,127180		

*Campaña 2004-2005*

Fuente de variación	gl	CM	F	P
Estación	3	0,848375	3,78	0,014
Emplazamiento	1	0,093162	0,42	0,52 ns
Estación x Emplazamiento	3	0,371309	1,66	0,18 ns
Error	80	0,224247		

gl: grados de libertad, CM: Cuadrados medios

Transformación  $\arcseno(x)$  en los porcentajes de hembras pre-reproductivas.

Factores estudiados: Campaña: 2 niveles (campañas 2003-2004 y 2004-2005). Estación: 4 niveles (primavera, verano, otoño e invierno, agrupando los datos según las fechas de los equinoccios y solsticios). Emplazamiento: 2 niveles (El Moro y El Remacho)

ro) y primavera (junio) con valores en torno al 90%, siendo los valores mínimos en verano (julio-agosto) próximos al 0%. Los valores en otoño fueron intermedios y más variables. El efecto de la estación en la frecuencia de hembras pre-reproductivas fue además significativo, al contrario que la campaña o el emplazamiento (Cuadro 1). Al existir una interacción significativa campaña x estación, el cálculo de un ANOVA para cada campaña por separado corroboró el efecto significativo de la estación (Cuadro 1). En las dos campañas y en ambos emplazamientos se constató además un mínimo relativo a mediados de

primavera (abril o mayo) con porcentajes de hembras pre-reproductivas del 30-50%. El número de capturas de hembras en trampas McPhail no estuvo correlacionado con la frecuencia de hembras pre-reproductivas, ni en El Moro ( $r^2=0,01$ ,  $P=0,34$  ns,  $F_{1,77}=0,91$  ns) ni en El Remacho ( $r^2=0,01$ ,  $P=0,32$  ns,  $F_{1,85}=0,99$  ns).

#### Tamaño imaginal

El tamaño de las hembras también experimentó una pauta de variación estacional cíclica. Los adultos fueron significativamente más grandes en invierno que en primavera

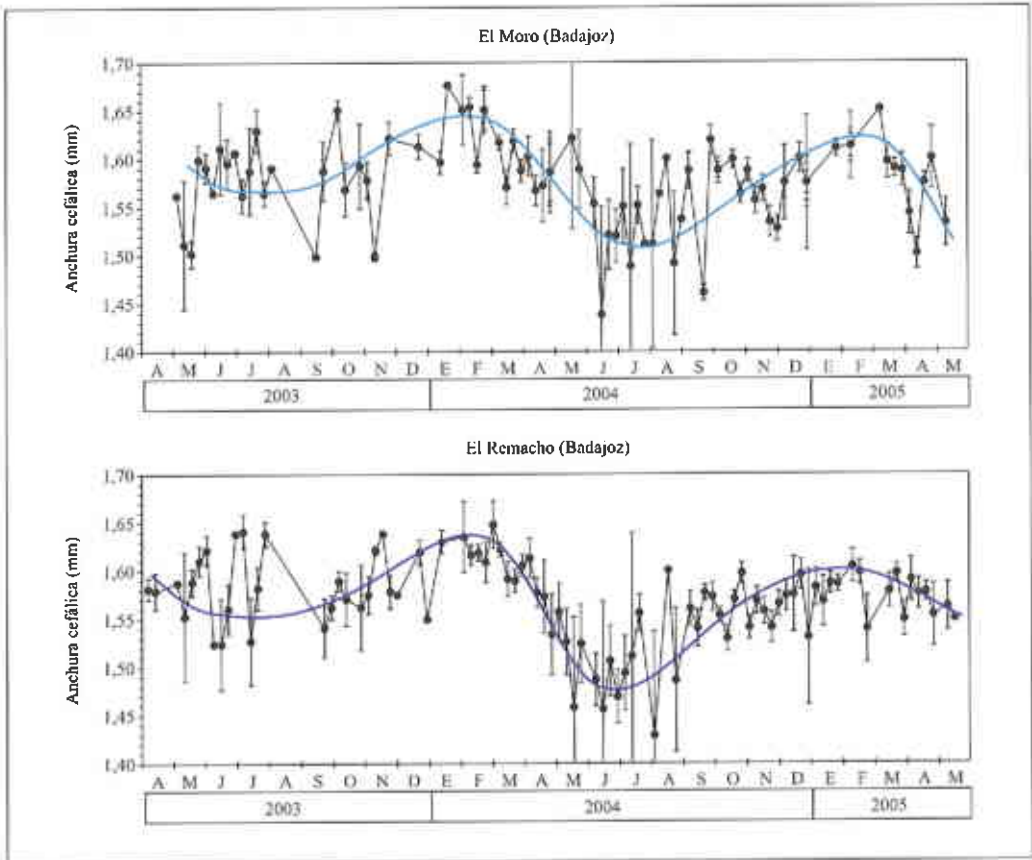


Figura 4: Variación estacional del tamaño imaginal (anchura de la cápsula cefálica en mm) de las hembras de *B. oleae*. Valores medios semanales ( $\pm$  error estándar) a lo largo de las campañas 2003-2004 y 2004-2005 en dos emplazamientos en Badajoz (El Moro y El Remacho).

y verano, presentando tamaños intermedios en otoño (Figura 4, Cuadro 2). La variación fue muy gradual a lo largo del año y aunque existieron diferencias significativas entre campañas (Cuadro 2), la pauta de fluctuación en el tamaño corporal fue similar ambas campañas en los dos emplazamientos

## DISCUSIÓN

### Dinámica poblacional

El empleo de las trampas alimenticias y cromotrópico-sexuales es en la actualidad una herramienta básica para el seguimiento de las poblaciones de *B. oleae* y la optimización del

momento de tratamiento. El uso de trampas alimenticias (mosqueros de vidrio o de tipo McPhail) y los cebos (hidrolizado proteico, fosfato diamónico) se han venido utilizando y optimizando desde hace más de medio siglo (MCPHAIL, 1939; RUIZ CASTRO, 1948; BALACHOWSKY, 1951), especialmente por entomólogos españoles (Benlloch, Del Cañizo, Bohórquez, Moreno Márquez, Gómez Clemente, Bellod y otros). Con el descubrimiento de la feromona sexual producida por la hembra (SCHULTZ y BOUSH, 1971; ECONOMOPOULOS *et al.*, 1971) y su síntesis (BAKER *et al.*, 1980) se aumentó considerablemente el poder atractivo de las trampas cromotrópicas

Cuadro 2.- ANOVA modelo I de los efectos de la campaña, la estación, el emplazamiento y sus interacciones sobre el tamaño imaginal (anchura cefálica) de las hembras de *B. oleae*.

Fuente de variación	gl	CM	F	P
Campaña	1	0,227158	44,07	<0,001
Estación	3	0,074473	14,45	<0,001
Emplazamiento	1	0,016007	3,11	0,08 ns
Campaña x Estación	3	0,009452	1,83	0,14 ns
Campaña x Emplazamiento	1	0,001381	0,27	0,61 ns
Estación x Emplazamiento	3	0,005510	1,07	0,36 ns
Campaña x Estación x Emplazamiento	3	0,001277	0,25	0,86 ns
Error	1228	0,005154		

gl: grados de libertad. CM: Cuadrados medios

Factores estudiados: Campaña: 2 niveles (campañas 2003-2004 y 2004-2005). Estación: 4 niveles (primavera, verano, otoño e invierno, agrupando los datos según las fechas de los equinoccios y solsticios). Emplazamiento: 2 niveles (El Moro y El Remacho)

amarillas al incorporar un difusor de feromona. El empleo de las trampas descritas es crucial, ya que no sólo permite estimar la dinámica de vuelo, sino que al capturar un gran número de hembras, se puede conocer su estado reproductivo a lo largo del año con gran fiabilidad. El elevado rendimiento general de las trampas (y en particular el gran número de hembras capturadas con los mosqueros) ha sugerido en múltiples ocasiones a lo largo del pasado siglo su posible empleo en trapeo masivo, si bien esta técnica ha mostrado reiteradamente, allí donde se ha ensayado, su insuficiente efectividad.

Los resultados obtenidos confirman la presencia de adultos durante todo el año en Extremadura, como en otras regiones templadas (DELRIO y PROTA, 1975; DELRIO y CAVALLORO, 1977). Las diferencias en las curvas de vuelo según el tipo de trampas se atribuyeron al diferente estímulo ejercido por cada una, alimenticio o visual-sexual. Se ha descrito que la atracción de los McPhail puede variar a lo largo del año como consecuencia de las condiciones de temperatura y humedad (NEUENSCHWANDER y MICHELAKIS, 1979). También se ha sugerido que la razón sexual en trampas amarillas puede variar a lo largo del año, capturándose más machos en el periodo de emergencia y más hembras en el de oviposición (DELRIO y PROTA, 1975). Existe también evidencia de que las señales

químicas emitidas por los individuos capturados, que pueden permanecer vivos algún tiempo en las trampas cromotrópico-sexuales, pero mueren rápidamente en las McPhail, pudiese explicar las diferencias de captura entre ambos tipos de trampa.

### Estado reproductivo

La diapausa reproductiva de los adultos de *B. oleae* es un fenómeno extendido y facultativo, pero complejo y todavía no bien conocido, en el que varios factores y sus interacciones aparecen implicados (FLETCHER *et al.*, 1978; NEUENSCHWANDER *et al.*, 1986). Las bajas temperaturas y el fotoperiodo corto durante el desarrollo larvario (otoño), y la ausencia de aceitunas tras la emergencia, promueven diapausa reproductiva en los adultos. Al contrario, la disponibilidad de aceitunas y una buena alimentación favorecen la salida de diapausa y el inicio del acoplamiento y la puesta (FLETCHER *et al.*, 1978; FLETCHER y KAPATOS, 1983; TZANAKAKIS y KOVEOS, 1986; KOVEOS y TZANAKAKIS, 1990). Los frutos promueven la maduración sexual de la hembra y la ovogénesis mediante varios estímulos todavía poco cuantificados, entre los que cabe citar el alimenticio (jugos del fruto al insertar el oviscapto), químico (contacto tarsal), táctil, visual o combinación de ellos. La diapausa reproductiva puede también ser suprimida





Figura 5: Cápsulas cefálicas de *B. oleae* mostrando la evaginación del ptilinum (Fotografía. Á. Sánchez González)

por amputación de las alas (KOVEOS *et al.*, 1997), si bien el mecanismo responsable es desconocido.

Los resultados indican una clara variación estacional en el estado reproductivo de los adultos en Extremadura. La existencia de adultos pre-reproductivos en invierno y primavera durante el periodo blanco sugiere la existencia de diapausa reproductiva imaginal. Un máximo de hembras pre-reproductivas en torno a junio se ha señalado reiteradamente (STAVRAKIS, 1973; FLETCHER *et al.*, 1978; STAVRAKIS y FYTIZAS, 1980; NEUENSCHWANDER *et al.*, 1986; KOVEOS y TZANAKAKIS, 1990). Sin embargo, el máximo detectado en invierno en este estudio no debe ser tan patente porque no se había documentado. En este sentido, se ha descrito que las trampas McPhail pueden infraestimar el número de hembras pre-reproductivas (NEUENSCHWANDER y MICHELAKIS, 1979), si bien nuestros resultados no mostraron tal efecto al no estar correlacionado el número total de hembras capturadas con la frecuencia de hembras pre-reproductivas.

Las hembras capturadas tanto al final de la primavera como en invierno (periodos en

los que la frecuencia de hembras pre-reproductivas alcanzó sendos máximos), e independientemente del estado de hibernación (pupa o adulto), se desarrollaron como larvas a finales de otoño-invierno, en condiciones de frío y fotoperiodo corto que promueven diapausa reproductiva. Sin embargo, el mínimo relativo de hembras pre-reproductivas detectado entre abril y mayo (variable según el año y el emplazamiento) es cuanto menos llamativo, al ocurrir la maduración de un gran número de hembras a pesar de que no existen frutos. Unas mejores condiciones de alimentación para los adultos al inicio de la primavera -melazas de cochinillas y pulgones, néctar y otros jugos vegetales- (NEUENSCHWANDER *et al.*, 1986) y su presunto empeoramiento con la llegada del verano, así como el oscuro papel jugado por las bacterias endosimbiontes (KOVEOS y TZANAKAKIS, 1993) son factores a tener en cuenta.

La curva de huevos maduros por hembra fue consistente con la curva de hembras pre-reproductivas, coincidiendo como era de esperar los mínimos de la primera con los máximos de la segunda. Otros autores (STAVRAKIS, 1973; DELRIO y CAVALLORO, 1977)

también refieren la fluctuación anual en el número de huevos por hembra, con mínimos en junio y máximos en septiembre-octubre, que atribuyen a picos de emergencia y de reproducción, respectivamente. Nuestros datos indican también un máximo importante en abril-mayo y otro menos regular en julio-agosto. DELRIO y PROTA (1975) identifican cada pico anual en el número de huevos por hembra con una generación de *B. oleae*, según lo cual nuestros datos sugieren 3 (quizás 4) generaciones al año, coincidiendo con RUIZ CASTRO (1948).

Se observó una mayor frecuencia de hembras con el ptilinum evaginado (Figura 5) en trampas McPhail (evidencia de falta de esclerotización del exoesqueleto y por ende reciente emergencia), coincidiendo en general con los máximos de emergencia de adultos. Sin embargo, la evaginación del ptilinum no pudo utilizarse con fines prácticos más concretos, ya que las hembras con el ptilinum evaginado no presentaron mayores frecuencias pre-reproductivas que las hembras que no presentaron esta característica.

### Tamaño imaginal

La variación estacional en el tamaño imaginal de *B. oleae* es una observación novedosa. En otros insectos, y en particular en la polilla del racimo *Lobesia botrana* Den. y Schiff. también se ha documentado, si bien determinada fundamentalmente por diferencias en la alimentación larvaria (TORRES-VILA *et al.*, 2005). En *B. oleae* el escenario es más complejo, en particular porque presenta generaciones que se solapan. La gradual fluctuación en el tamaño observada en los adultos puede obedecer, entre otras causas, no sólo al estado de madurez de las aceitunas en las que aquellos se desarrollaron como larva, sino también a la temperatura de desarrollo larvario (TORRES-VILA, 1996), y a la deshidratación en estado pupal, más o menos prolongado según la inducción de diapausa (TORRES-VILA *et al.*, 1996), sin excluir el efecto de la interacción entre dichos factores. En cualquier caso, la variabilidad en el tamaño imaginal de *B. oleae* no es trivial porque

podría determinar aspectos esenciales como el comportamiento reproductor o la fecundidad (TORRES-VILA *et al.*, 1999, 2005) de implicaciones adaptativas evidentes.

### Implicaciones adaptativas de la hibernación en estado adulto

Desde una perspectiva evolutiva, el aspecto importante reside, más que en determinar los mecanismos próximos que regulan la diapausa imaginal, en conocer las ventajas adaptativas que determinan que una parte de la población inverne como pupa y otra lo haga como adulto. En el siglo XIX y principios del XX, generalmente sólo se consideraba la posibilidad de hibernación como pupa (BALACHOWSKY y MESNIL, 1935-1936) y se pensaba que los adultos en invierno simplemente morían ("un error de la naturaleza") siendo incapaces de perpetuarse al no existir frutos para ovipositar (BERLESE, 1924; pero ver ASCÁRATE y FERNÁNDEZ, 1893). Hoy existe evidencia suficiente para afirmar que la hibernación como adulto de *B. oleae* constituye una estrategia adaptativa, en la que la diapausa reproductiva imaginal es un mecanismo fisiológico subyacente que incrementa la longevidad del adulto, dando tiempo a que el olivo fructifique y la mosca cierre el ciclo. La información disponible indica que la longevidad de los adultos en invierno, incluso de hasta 8 ó 9 meses (BERLESE, 1924; RUIZ CASTRO, 1948; ARAMBURG y PRALAVORIO, 1970; NEUENSCHWANDER *et al.*, 1986), es suficiente para cubrir todo el periodo blanco. En una longevidad tan elevada, está implicado directamente el estado pre-reproductivo y la desviación de recursos energéticos al mantenimiento somático, ya que las hembras maduras no son capaces de vivir tanto tiempo.

Aunque los adultos presentan mecanismos específicos de resistencia al frío (KOVOS, 2001) la mortalidad imaginal en invierno es en general elevada (RUIZ CASTRO, 1948). Sin embargo, la mortalidad pupal es muy variable y también puede llegar a ser extrema (CAVALLORO y DELRIO, 1975; DELRIO y PROTA, 1975; NEUENSCHWANDER *et al.*,

1986), influenciada por la textura del suelo, episodios de inmersión y frío o la acción de los depredadores. En tales situaciones, los individuos que siguen la estrategia de invernar como adulto pueden tener una ventaja adaptativa sobre los que lo hacen como pupa. Ambas estrategias coexisten en las poblaciones de *B. oleae* y el punto de equilibrio depende teóricamente de las características propias del hábitat. En hábitats no excesivamente fríos, los individuos que *escogen* la estrategia de invernar como adultos pueden tener ventaja si usualmente existen frutos durante el invierno (aceitunas no recogidas en olivares marginales o frutos de acebuche) al tener una generación primaveral adicional. Siguiendo esta estrategia, también los adul-

tos podrían explotar mejor los primeros frutos del año. Así, se piensa que los individuos que invernan como adulto están más implicados en los primeros ataques primaverales (a menudo graves) que los individuos que invernan como pupa (ARAMBOURG y PRALAVORIO, 1970; NEUENSCHWANDER *et al.*, 1986). La comprobación de que en determinadas condiciones los individuos que siguen la estrategia de invernar en estado adulto presentan una ganancia neta de *fitness* requiere estudios adicionales.

### AGRADECIMIENTOS

A los propietarios de las fincas muestreadas por las facilidades prestadas.

### ABSTRACT

TORRES-VILA L. M., Á. SÁNCHEZ GONZÁLEZ, F. PONCE ESCUDERO, E. DELGADO VALIENTE, M. C. AZA BARRERO, F. BARRERA GALÁN, J. J. FERRERO GARCÍA, E. CRUCES CALDERA, F. RODRÍGUEZ CORBACHO. 2006. Population dynamics of *Bactrocera oleae* Gmelin in Extremadura (Spain): seasonal fluctuation in reproductive status and adult size. *Bol. San. Veg. Plagas*, 32: 57-69.

The olive fruit fly, *Bactrocera oleae* Gmelin (Diptera: Tephritidae), is considered to be the most damaging pest in olive groves as larval damage greatly reduces production value both in quantity and quality. Life history is well known but the presence of adult flies in winter-spring, when the olive trees have no fruits (the so-called *white period*) poses a *darwinian puzzle*. Adaptive strategy by overwintering adults is difficult to explain, even if adults exhibit reproductive diapause in that period, a physiological mechanism that enhancing longevity increases oviposition expectations.

Population dynamics of *B. oleae* adults was monitored in two locations at Badajoz (Spain) between April 2003 and May 2005. McPhail traps (baited with diammonium phosphate) and yellow sticky traps (baited with sex pheromone) were used, with three replicates per location and trap type. Adults were collected weekly and a sample of 20-25 females were dissected under a stereomicroscope in order to estimate reproductive status (presence or absence of mature eggs) and body size (head width) throughout the year.

Results showed that fly adults occurred throughout the year exhibiting a cyclic seasonal pattern in the frequency of pre-reproductive females (no mature eggs) and adult size, which was consistent between years and locations. Frequency of pre-reproductive females was significantly higher in winter-spring than in summer, with intermediate values in autumn, being this pattern consistent with mean number of mature eggs per female. Adults (females) were significantly larger in winter than in spring-summer, with intermediate values in autumn.

Seasonal variation in reproductive status and body size of *B. oleae* adults is discussed from both adaptive and pest control viewpoints.

**Key Words:** *Bactrocera oleae*, olive fly, pre-reproductive period, overwintering, reproductive diapause, body size.

## REFERENCIAS

- ANDRÉS CANTERO F. DE. 1997. *Enfermedades y plagas del olivo*. 3ª ed. Riquelme y Vargas, Jaén.
- ARAMBOURG Y., PRALAVORIO R., 1970. Survie hivernale de *Dacus oleae* Gmel. *Annales de Zoologie, Ecologie Animale*, 2: 659-622.
- ASCÁRATE Y FERNÁNDEZ C., 1893. *Insectos y criptógamas que invaden los cultivos en España*. L. Péani e Hijos, Madrid.
- BAKER R., HERBERT R., HOWSE P.E., JONES O.T., 1980. Identification and synthesis of the major sex pheromone of the olive fly (*Dacus oleae*). *Journal of the Chemical Society, Chemical Communications*, [1980]: 52-53.
- BALACHOWSKY A.S., 1951. *La lutte contre les insectes, principes, méthodes, applications*. Payot, Paris.
- BALACHOWSKY A.S., MESNIL L., 1935-1936. *Les insectes nuisibles aux plantes cultivées* (2 vol.). Busson-L. Méry, Paris.
- BERLESE A., 1924. [R. Stazione di Entomologia Agraria in Firenze] *Entomologia agraria. Manuale sugli insetti nocivi alle piante coltivate, campestri, orticole ed ai loro prodotti e modo di combatterli*. 2ª ed. M. Ricci, Firenze.
- CABI. 2000. *Bactrocera oleae* Gmelin, 1790. En: *Crop Protection Compendium*. 2nd ed. (CD-ROM). (CAB-International, ed.). Commonwealth Agricultural Bureau-International, Wallingford-Oxon, UK.
- CAVALLORO R., DELRIO G., 1975. Osservazioni sulla distribuzione e sopravvivenza delle pupe di *Dacus oleae* Gmelin nel terreno. *Redia*, 56: 167-175.
- DELRIO G., CAVALLORO R., 1977. Reperti sul ciclo biologico e sulla dinamica di popolazione del *Dacus oleae* Gmelin in Liguria. *Redia*, 60: 221-253.
- DELRIO G., PROTA R., 1975. Osservazioni eco-etologiche sul *Dacus oleae* Gmelin nella Sardegna nord-occidentale. *Bollettino di Zoologia Agraria e di Bachicoltura*, 13: 49-118.
- DOMÍNGUEZ GARCÍA-TEJERO F., 1961. *Plagas y enfermedades de las plagas cultivadas*. 2ª ed. Dossat, Madrid.
- ECONOMOPOULOS A.P., GIANNAKAKIS A., TZANAKAKIS M.E., VOYADIOGLOU A.V., 1971. Reproductive behavior and physiology of the olive fruit fly. I. Anatomy of the adult rectum and odors emitted by adults. *Annals of the Entomological Society of America*, 64: 1112-1116.
- FLETCHER B.S., KAPATOS E., 1983. The influence of temperature, diet and olive fruits on the maturation rates of female olive flies at different times of the year. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 33: 244-252.
- FLEITCHER B.S., PAPPAS S., KAPATOS E., 1978. Changes in the ovaries of olive flies (*Dacus oleae* (Gmelin)) during the summer, and their relationship to temperature, humidity and fruit availability. *Ecological Entomology*, 3: 99-107.
- KOVEOS D.S., 2001. Rapid cold hardening in the olive fruit fly *Bactrocera oleae* under laboratory and field conditions. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 101: 257-263.
- KOVEOS D.S., BROUFAS G.D., KILIARAKI E.K., TZANAKAKIS M.E., 1997. Effect of prevention of flight on ovarian maturation and reproductive diapause in the olive fruit fly (Diptera: Tephritidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 90: 337-340.
- KOVEOS D.S., TZANAKAKIS M.E., 1990. Effect of the presence of olive fruit on ovarian maturation in the olive fruit fly, *Dacus oleae*, under laboratory conditions. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 55: 161-168.
- KOVEOS D.S., TZANAKAKIS M.E., 1993. Diapause aversion in the adult olive fruit fly through effects of the host fruit, bacteria, and adult diet. *Annals of the Entomological Society of America*, 86: 668-673.
- MC PHAIL M., 1939. Protein lure for fruit flies. *Journal of Economic Entomology*, 32: 758-761.
- NEUENSCHWANDER P., MICHELAKIS S., 1979. McPhail trap captures of *Dacus oleae* (Gmel.) (Diptera, Tephritidae) in comparison to the fly density and population composition as assessed by sondage technique in Crete, Greece. *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft*, 52: 343-357.
- NEUENSCHWANDER P., MICHELAKIS S., KAPATOS E., 1986. *Dacus oleae* (Gmel.). En: *Traité d'entomologie oleicole*, pp. 115-159 (Arambourg Y., ed.). COI, Madrid.
- PONZ A., 1784. *Viaje de España, en que se da noticia de las cosas más apreciables, y dignas de saberse, que hay en ella*. Tomo Octavo. 2ª ed. J. Ibarra, Madrid.
- RUIZ CASTRO A., 1948. *Fauna entomológica del olivo en España*. Instituto Español de Entomología, CSIC, Madrid.
- SCHULTZ G.A., BOUSH G.M., 1971. Suspected sex pheromone glands in three economically important species of *Dacus*. *Journal of Economic Entomology*, 64: 347-349.
- SOKAL R.R., ROHLF F.J., 1995. *Biometry*. 3rd ed. Freeman, New York.
- STAVRAKIS G.N., 1973. Observations sur l'état des organes reproducteurs de femelles de *Dacus oleae* (Diptera, Trypetidae), capturées en gobes-mouches pendant une année. *Annales de Zoologie, Ecologie Animale*, 5: 111-117.
- STAVRAKIS G.N., FYTIZAS E., 1980. Observations sur l'état des organes reproducteurs de femelles de *Dacus oleae* (Diptera, Trypetidae), capturées en gobes-mouches pendant les années 1970-1980. *Mededelingen van de Faculteit Landbouwwetenschappen Rijksuniversiteit Gent*, 45: 587-592.
- SYSTAT. 2000. *SYSTAT 10.0 The system for statistics*. Systat Software Inc., Richmond, California.
- TORRES-VILA L.M., 1996. Efecto de la temperatura de desarrollo preimaginal sobre el potencial biótico de la polilla del racimo de la vid, *Lobesia botrana* (Denis y Schiffermüller, [1775]) (Lepidoptera: Tortricidae). *SHILAP Revista de Lepidopterología*, 24: 197-206.
- TORRES-VILA L.M., PÉREZ DE SANDE J., 2002. Prospección de la resistencia insecticida al dimetoato en la mosca del olivo *Bactrocera oleae* Gmelin (Diptera: Tephritidae) en Extremadura. *Boletín de Sanidad Vegetal Plagas*, 28: 281-286.
- TORRES-VILA L.M., RODRÍGUEZ-MOLINA M.C., MARTÍNEZ J.A., 2003. Efectos del daño de la mosca del

olivo y del atroje sobre la microflora en pasta y la acidez del aceite vírgen de oliva. *Grasas y Aceites*, **54**: 285-294.

- TORRES-VILA L.M., RODRÍGUEZ-MOLINA M.C., McMINN M., RODRÍGUEZ-MOLINA A., 2005. Larval food source promotes cyclic seasonal variation in polyandry in the moth *Lobesia botrana*. *Behavioral Ecology*, **16**: 114-122.
- TORRES-VILA L.M., RODRÍGUEZ-MOLINA M.C., ROHRICH R., STOCKEL J., 1999. Vine phenological stage during larval feeding affects male and female reproductive output of *Lobesia botrana* (Lepidoptera: Tortricidae). *Bulletin of Entomological Research*, **89**: 549-556.

- TORRES-VILA L.M., STOCKEL J., BIELZA P., LACASA A., 1996. Efecto de la diapausa y del capullo sobre el potencial biótico de la polilla del racimo *Lobesia botrana* Den. y Schiff. (Lepidoptera: Tortricidae). *Boletín de Sanidad Vegetal Plagas*, **22**: 27-36.
- TZANAKAKIS M.E., KOVEOS D.S., 1986. Inhibition of ovarian maturation in the olive fruit fly, *Dacus oleae* (Diptera: Tephritidae), under long photophase and an increase of temperature. *Annals of the Entomological Society of America*, **79**: 15-18.

(Recepción: 15 noviembre 2005)

(Aceptación: 26 diciembre 2005)

