

Reproducción en condiciones controladas de *Ceratitis capitata* Wied. (Diptera: Trypetidae) en función de su actividad sexual

M. MUÑIZ y M.^a P. ANDRÉS

Se ha investigado la influencia de la actividad sexual de machos y hembras sobre los parámetros que definen la reproducción de *Ceratitis capitata* Wied., utilizando parejas aisladas bajo condiciones controladas ($T = 25^{\circ} C \pm 1$; HR = 65 % \pm 5 %; fotoperíodo 12:12 L:O con intensidad luminosa de 2.500 lux). En un experimento se sustituyeron las hembras cuando finalizaron las cópulas y en otro cuando murieron. Los resultados obtenidos han demostrado que a lo largo de la vida de los machos, éstos se aparean 23 veces con la misma hembra en el primer caso y 3 en el segundo, siendo la duración media de la cópula de 120 minutos en ambos con un alto grado de viabilidad del esperma. Asimismo, se ha puesto de manifiesto la existencia de una correlación positiva entre las tasas medias diarias de fecundidad y fertilidad y la frecuencia de cópula; sin embargo, cuando aumenta ésta la longevidad de ambos sexos disminuye.

M. MUÑIZ y M.^a P. ANDRÉS. Centro de Ciencias Medioambientales (CSIC). C/ Serrano, 115. Dpto. 28006 Madrid.

Palabras clave: *Ceratitis capitata* Wied., reproducción, actividad sexual, frecuencia de cópula, duración de la cópula, viabilidad del esperma, longevidad.

INTRODUCCION

La aplicación de métodos selectivos para el control integrado de insectos-plaga requiere el conocimiento preciso de su biología, incluyendo aspectos fisiológicos, ecológicos y etológicos. Para garantizar la eficacia de la técnica de machos estériles se exige, entre otros requisitos, información detallada de la tasa de crecimiento de las poblaciones y del grado de infiltración de adultos, procedentes de zonas adyacentes, en los cultivos donde se vaya a aplicar esta técnica (GILMORE, 1989; KNIPLING, 1979).

En estudios anteriores con *Ceratitis* se realizaron investigaciones sobre la influencia de la edad de la generación parental en la biología reproductiva de los hijos durante varias generaciones y se obtuvo como conclusión general que la edad avanzada de los padres no modificaba la respuesta biológica

de sus descendientes. Nuestro propósito en este trabajo es valorar la actividad reproductiva de este insecto, atendiendo especialmente a la determinación de las tasas de fecundidad y fertilidad y a la longevidad de ambos sexos, considerando como factor fundamental la frecuencia de las cópulas y el grado de viabilidad del esperma a lo largo de la vida de los adultos.

MATERIAL Y METODOS

Se ha utilizado una población de *Ceratitis capitata* Wied. que se cría continuamente en el laboratorio del Centro de Ciencias Medioambientales en jaulas cúbicas de plástico transparente de 36 cm de arista, una de cuyas caras lleva acoplada una malla de 0,1 mm de luz para facilitar a las hembras la puesta de huevos, y otra una manga de tela

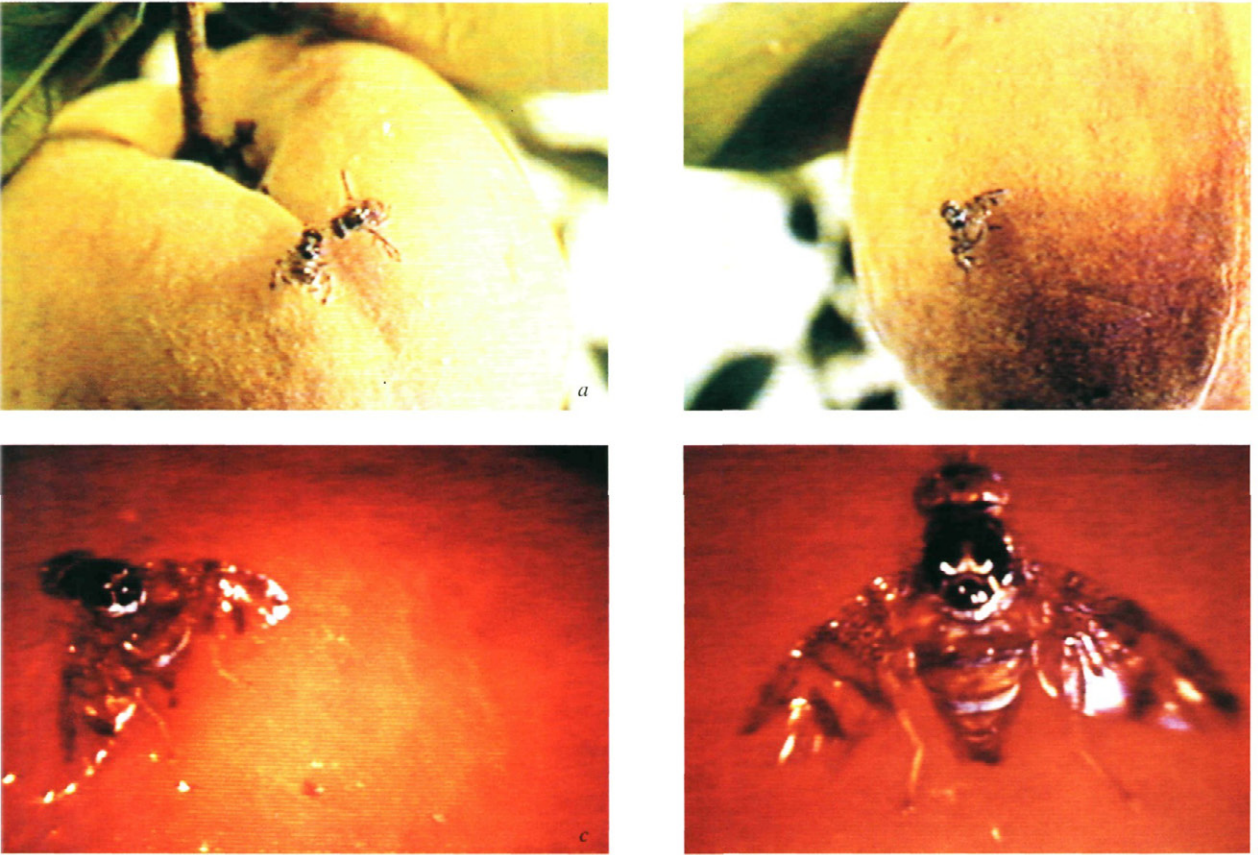


Fig. 1.—Actividad reproductiva de *Ceratitis capitata* Wied. a y b): Oviposición en una naranja. c y d): Pareja de adultos y oviposición en un melocotón.

para acceder al interior y poder suministrar la bebida (mediante un vaso con agua invertido que descansa sobre una placa de Petri con un disco de celulosa) y el alimento, constituido por una mezcla de hidrolizado de levadura y azúcar en la proporción 1:3. De esta jaula se extrajeron 20 parejas que se introdujeron en cajas para evaluación de la puesta a razón de una pareja por caja (MUÑIZ, 1991), manteniéndose en cámaras climáticas (temperatura $25^{\circ}\text{C} \pm 1$, humedad relativa $65\% \pm 5\%$ y fotoperíodo de 12 h con intensidad luminosa de 2.500 lux). Se realizaron dos experimentos diferenciados, sustituyendo las hembras (cuando finalizaron las cópulas en el primero o cuando mu-

rieron las hembras en el segundo) por otras vírgenes de menos de 10 días de edad, cuyos padres tenían 5 días. Cada hembra sustituida se aisló para determinar su longevidad, frecuencia y duración de las cópulas y las tasas de fecundidad y fertilidad determinadas por el período de puesta y de obtención de larvas, número diario y total de huevos/hembra y de larvas/hembra y porcentaje diario y total de eclosión de huevos (Figs. 1 y 2).

La metodología estadístico-matemática ha sido la misma que la utilizada en el trabajo de ANDRÉS y MUÑIZ (1993) con esta especie. Los términos apareamiento y cópula se han empleado como sinónimos.

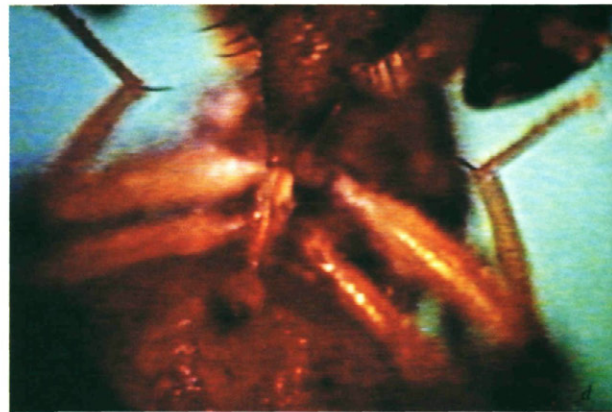


Fig. 2.—Actividad sexual de *Ceratitís capitata* Wied. a): Cópula en el interior de una caja para estudios con parejas aisladas. b): Cópula en el interior de una jaula de cría continuada. La flecha señala a una pareja con el comportamiento típico de cópula: la evaginación del oviscapto de la hembra y el movimiento secuencial de las alas del macho. c y d): Cópula sobre hoja de paraguayó y detalle de la misma.

RESULTADOS Y DISCUSION

Sustitución de las hembras cuando finalizaron las cópulas

Fecundidad

El período medio de puesta de las hembras que copularon una sola vez fue próximo a 40 días (Cuadro 1), durante el cual se observó una relación directa entre la fecundidad diaria y la edad de los adultos; cuando ésta fue de 22 días se obtuvo un valor máximo de 70 huevos por hembra, que disminu-

yó progresivamente con fluctuaciones variables hasta el día 112.º del período de observación, en que cesó de poner huevos la última hembra sustituida (Fig. 1). Análogamente, CAVALLORO y DELRIO (1970-1971) con *Ceratitís capitata* Wied., LEFEVRE y JONSSON (1962) con *Drosophila melanogaster* M. y ECONOMOPOULOS *et al.*, con *Bactrocera oleae* Gmel. observaron que las tasas de fecundidad más elevadas se obtuvieron con hembras que copularon con machos jóvenes, disminuyendo regularmente a medida que los apareamientos se producían cuando la edad de los machos era más avanzada.

En el Cuadro 1 se observa que el valor medio del número de huevos diarios durante la vida de los adultos fue 32, inferior al que obtuvieron MUÑIZ y GIL (1984) en experimentos con parejas aisladas manteniendo juntos los mismos machos y hembras durante todo el período experimental, en el que se produjo más de una cópula en una pareja determinada, por lo que cabe suponer que un mayor número de apareamientos estimula la formación y la puesta de huevos, de acuerdo con los resultados obtenidos por CAVALLORO y DELRIO (1970), por ZERVAS (1982) con *B. oleae*, y por OPP y PROKOPY (1986) con *Rhagoletis pommonella* (Walsh.).

La fecundidad total fue muy próxima a 1.500 huevos por hembra, superior a la obtenida por CAVALLORO y DELRIO (1970) con grupos constituidos por 20 hembras cada uno (1.017 huevos/hembra), lo que confirma la influencia negativa sobre este parámetro

de una mayor densidad de población en las cajas experimentales puesta de manifiesto por TSITSIPIS (1986) con *B. oleae*.

Los valores observados de la fecundidad diaria se ajustaron bien a la función potencial-exponencial: $y = a \cdot e^{-bx} \cdot x^c$ ($r^2 = 0,904$; $p < 0,001$; 107 g.l), que explica adecuadamente la evolución de este fenómeno biológico en términos de una hembra media (Fig. 1).

Fertilidad y longevidad

El período medio de fertilidad, teniendo en cuenta las 257 hembras que se sustituyeron, fue de 37 días, durante el cual se obtuvo una media diaria de 22 larvas/hembra (Cuadro 1); sin embargo, la producción de larvas se prolongó hasta el día 95.º de la vida de los machos; es decir, el tiempo durante el cual es viable el esperma casi se tri-

Cuadro 1.—Fecundidad, fertilidad y longevidad de *Ceratitis capitata* Wied. (Valores medios totales \pm errores estándar; Li: Límite inferior y Ls: Límite superior de confianza al 95 %)

Hembras sustituidas cuando finalizaron las cópulas								
Período de fecundidad (días)	N.º diario de huevos/hembra		N.º total de huevos/hembra		Período de fertilidad (días)	N.º diario de larvas/hembra		N.º total de larvas/hembra
39,69 \pm 0,68 (n = 257)	32,19 \pm 0,17 (n = 108)		1.498 \pm 26 (n = 257)		36,75 \pm 0,69 (n = 257)	22,02 \pm 1,75 (n = 108)		1.134 \pm 23 (n = 257)
Eclósión diaria			Eclósión total			Longevidad (días)		
%	Li	Ls	%	Li	Ls	Machos	Hembras	
53,64	46,25	60,95	77,69	75,21	80,09	37,73 \pm 5,34 (n = 11)	40,86 \pm 0,74 (n = 257)	
	(n = 108)			(n = 257)				
Hembras sustituidas cuando murieron								
Período de fecundidad (días)	N.º diario de huevos/hembra		N.º total de huevos/hembra		Período de fertilidad (días)	N.º diario de larvas/hembra		N.º total de larvas/hembra
27,56 \pm 1,17 (n = 59)	48,39 \pm 1,69 (n = 113)		1.331 \pm 84 (n = 59)		24,12 \pm 0,95 (n = 59)	34,72 \pm 2,00 (n = 113)		1.034 \pm 77 (n = 59)
Eclósión diaria			Eclósión total			Longevidad (días)		
%	Li	Ls	%	Li	Ls	Machos	Hembras	
68,01	63,28	72,56	74,32	53,55	90,53	74,33 \pm 5,27 (n = 18)	33,00 \pm 1,24 (n = 59)	
	(n = 113)			(n = 59)				

plica, lo que pone de manifiesto el gran poder de inseminación de los machos de esta especie y la importancia de prevenir la inmigración de hembras en los cultivos de frutales donde evolucionan las poblaciones que se desea controlar con la técnica de machos estériles (KNIPLING, 1979). La fertilidad media diaria observada presentó máximos de unas 60 larvas/hembra en los días 14.º y 24.º, con numerosas oscilaciones, debidas a que el número de hembras consideradas no fue constante a lo largo del experimento, variando en función del número de apareamientos por macho; existieron períodos cortos en que éstos no copularon, lo que ocasionó un descenso en la producción larvaria que aumentó al producirse una nueva cópula; este comportamiento se apreció con claridad en las tres primeras semanas; a partir del día 25.º de la edad de los machos las fluctuaciones fueron más suaves, al distanciarse más el tiempo entre cópulas. Estos datos observados se ajustaron a la función potencial-exponencial, obteniéndose también un valor altamente significativo del coeficiente de determinación ($r^2 = 0.929$;

$p < 0.001$; 89 g.l; Fig. 2). La fertilidad total fue de 1.134 larvas/hembra y los porcentajes medios de eclosión de huevos diarios y totales fueron próximos al 54 % y 78 %, respectivamente, valores elevados si se tiene en cuenta que se refieren a hembras que copularon una sola vez.

La longevidad media de los machos fue inferior a la de las hembras (38 y 41 días, respectivamente) de acuerdo con su mayor actividad sexual (Cuadro 1), lo que coincide con las conclusiones obtenidas por otros autores con esta especie (CAVALLORO y DELRIO, 1970-71; FERON, 1966; KATTIYAR y VALERIO, 1964; KEISSER y SCHNEIDER, 1969; MUÑIZ y NAVAS, 1986) y por KERN (1984) con *Bombyx mori* (L.).

Frecuencia y duración de las cópulas

Los valores medios diarios del número y duración de cópulas/macho obtenidos en este experimento se indican en la Figura 3; los primeros apareamientos tuvieron lugar en el tercer día de la vida de los machos,

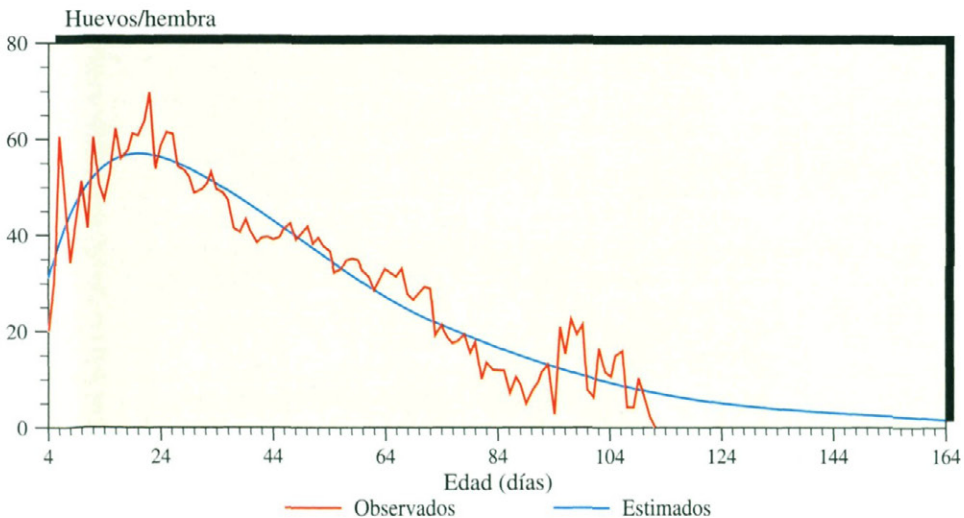


Fig. 3.—Variación de la fecundidad media diaria de *Ceratitis capitata* Wied. cuando se sustituyen las hembras al finalizar las cópulas

aunque en las jaulas para la cría continuada se observaron en el segundo, de acuerdo con FERON (1962), WONG y NAKAHARA (1978), OHINATA *et al.*, (1971), ARITA (1982) y ALBRECHT y SHERMAN (1987). La mayor frecuencia se obtuvo cuando los machos tenían 9 días (1,65 cópulas/macho) manteniéndose una intensa actividad sexual hasta el 13.^o, que descendió posteriormente para anularse sólo cuando la edad de aquéllos fue de 57 días, aunque en el día 55.^o se obtuvieron 1,5 cópulas/macho. Este comportamiento coincide con el que observaron LEE *et al.*, (1982) con *B. dorsalis* Hendel, SCHOREDER *et al.*, (1973) con *B. cucurbitae* Coquillett y MAZOMENOS *et al.*, (1977) con *Anastrepha suspensa* (Loew); se observó también que en el período de máxima actividad sexual, un solo macho se apareó con tres hembras vírgenes en un día. El ritmo diario de cópula presentó un máximo al inicio del fotoperíodo (a las 9,30 h) manteniéndose durante varias horas, disminuyó por la tarde y cesó en la oscuridad, de acuerdo con CAUSE y FERON (1967), CAVALLORO y DELRIO (1970-71), FARIAS *et al.*, (1972), FERON (1962), MUÑIZ y REY (1977) y WONG y NAKAHARA (1978).

El número medio diario de cópulas por macho fue 0,66, pudiendo aparearse cada uno con 23 hembras a lo largo de su vida, con una duración media de 120 minutos/cópula; estos resultados son análogos a los obtenidos por SEO *et al.*, (1990) y NAKAGAWA *et al.*, (1971); la máxima y mínima duración se obtuvo con machos de 33 y 55 días de edad (180 y 50 minutos, respectivamente). Algunos autores (CHURCHILL-STANLAND *et al.*, 1986) establecieron una relación directa entre los pesos de las pupas y el tiempo de cópula, pero no existe acuerdo general sobre este hecho (WONG *et al.*, 1984).

Sustitución de las hembras cuando murieron

Fecundidad

El número medio diario de huevos, considerando las cinco hembras sustituidas a lo

largo de la vida de los machos, fue 48, superior al obtenido en el experimento anterior, lo que pone de manifiesto la existencia de una relación directa entre la frecuencia de cópula y la actividad diaria de puesta, por lo que el descenso en los niveles de fecundidad cuando no se sustituyen las hembras se debe a una pérdida de funcionalidad de los ovarios (MUNGUIRA *et al.*, 1983). Al ser inferior el período de fecundidad (28 días frente a 37) la oviposición total fue más baja (1.331 huevos por hembra, frente a 1.498).

La evolución diaria de la puesta se ha representado gráficamente en la Figura 4; Cuando los machos y hembras tenían la misma edad se produjo un rápido incremento de este fenómeno biológico, alcanzándose valores medios próximos a 78 huevos/hembra en el período comprendido entre los días 9.^o y 16.^o de la vida de los adultos; a partir de éste se inicia un descenso progresivo hasta que transcurrieron 5 días desde que se sustituyó la siguiente hembra (día 28.^o), en que crece de nuevo la fecundidad para llegar a 79 huevos/hembra cuando los machos tenían 45 días. La variación posterior con las tres hembras siguientes fue análoga, aunque los valores obtenidos fueron notablemente más bajos para las dos últimas.

En el Cuadro 2 se resumen los valores de los parámetros de fecundidad para cada una de las hembras que se sustituyeron durante la vida de los machos, disminuyendo significativamente a medida que aumenta ésta: El período de puesta desde 34 hasta 28 días; el número diario de huevos por hembra desde 50 hasta 32 y el total desde 1.750 hasta 925, de acuerdo con los resultados obtenidos por ECONOMOPOULOS *et al.*, (1976) con *B. oleae*.

Fertilidad y longevidad

Considerando las 59 hembras sustituidas en este experimento (Cuadro 1), el período medio de fertilidad obtenido (24 días) fue inferior al del experimento anterior; tanto el número diario de larvas por hembra como el

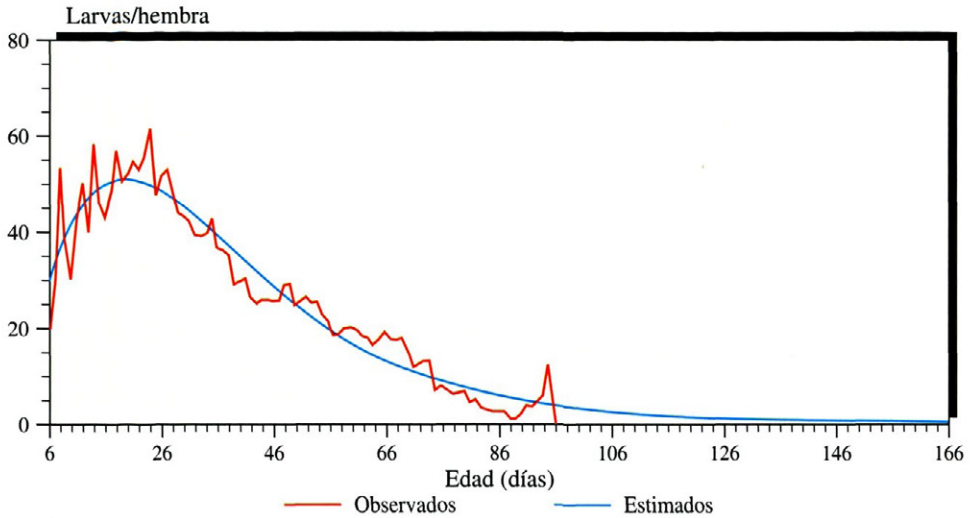


Fig. 4.—Variación de la fertilidad media diaria de *Ceratitis capitata* Wied. cuando se sustituyen las hembras al finalizar las cópulas.

porcentaje diario de eclosión fueron significativamente superiores ($p < 0,001$) y el número total de larvas/hembra y el porcentaje total de eclosión no difirieron, lo que nos lleva a concluir de nuevo que un incremento en la frecuencia de cópula induce un aumento de la fertilidad diaria, con una evolución paralela a la seguida por la fecundidad (Fig. 4).

Análogamente a lo comentado en el apartado anterior, los valores de los parámetros que definen la fertilidad para cada una de las hembras sustituidas disminuyen con la edad de los machos: El período durante el que se obtuvieron larvas decrece desde 31 días hasta 7, y el número diario y total de larvas por hembra desde 39 a 12 y desde 1.438 a 354, respectivamente. Si los valores de fertilidad se expresan como porcentajes de eclosión de huevos, los resultados obtenidos fueron iguales, con un rango de variación comprendido entre el 73 % y el 8 % para los valores medios diarios y entre el 84 % y el 13 % para los totales (Cuadro 2).

Dado que en este experimento los machos copularon menos veces que en el anterior y las hembras más, los resultados de longevi-

dad se invirtieron. (74 días para los machos y 33 para las hembras; Cuadro 1), lo que confirma que según se incrementa la actividad sexual en ambos sexos (frecuencia de cópula) se produce un acortamiento de su esperanza de vida.

Frecuencia y duración de las cópulas

Se observó que los machos pueden copular con 3 hembras durante su vida con una duración media de 120 minutos en cada cópula; una vez efectuado el primer apareamiento éstas no fueron receptivas a otros hasta que transcurrieron varios días, rechazando a los machos mediante la fuga o con movimientos del abdomen; el período de tiempo entre dos cópulas fue variable, dependiendo posiblemente del contenido de esperma en la espermateca, como señalaron KATIYAR y VALERIO (1965) y MUÑIZ y REY (1977); estos últimos autores determinaron una media del 45 % de apareamientos múltiples de una hembra con el mismo macho.

Cuadro 2.-Fecundidad y fertilidad de *Ceratitis capitata* Wied. Hembras sustituidas cuando murieron. (Valores medios para cada hembra \pm errores estándar; Li: Límite inferior y Ls: Límite superior de confianza al 95%)

Fecundidad						
Hembra	Período fecundidad (días)		N.º diario de huevos/hembra		N.º total de huevos/hembra	
(1)	34,12 \pm 1,12a (n = 18)		49,52 \pm 3,91a (n = 39)		1.749 \pm 78a (n = 18)	
(2)	32,78 \pm 0,97a (n = 17)		46,14 \pm 3,89a (n = 48)		1.530 \pm 129ac (n = 17)	
(3)	18,02 \pm 1,99ac (n = 14)		42,08 \pm 2,19ac (n = 59)		757 \pm 110b (n = 14)	
(4)	27,21 \pm 1,13b (n = 8)		34,50 \pm 2,15b (n = 55)		960 \pm 275b (n = 8)	
(5)	28,06 \pm 2,67bc (n = 3)		32,33 \pm 4,64bc (n = 45)		925 \pm 459bc (n = 3)	
Fertilidad						
Hembra	Período fertilidad (días)		N.º diario de larvas/hembra		N.º total de larvas/hembra	
(1)	31,11 \pm 0,96a (n = 18)		39,46 \pm 4,20a (n = 39)		1.438 \pm 62a (n = 18)	
(2)	21,24 \pm 2,36b (n = 17)		36,11 \pm 3,78a (n = 48)		1.259 \pm 140a (n = 17)	
(3)	12,57 \pm 2,10c (n = 14)		33,75 \pm 2,24a (n = 59)		582 \pm 116b (n = 14)	
(4)	16,88 \pm 4,30bc (n = 8)		19,64 \pm 1,83b (n = 55)		556 \pm 518b (n = 8)	
(5)	7,00 \pm 8,57ac (n = 3)		11,80 \pm 2,47c (n = 45)		354 \pm 613b (n = 3)	
Eclosión diaria						
	%	Li	Ls	%	Li	Ls
(1)	72,87ab	63,13 (n = 39)	81,62	83,91ab	78,81 (n = 18)	88,42
(2)	68,83a	59,70 (n = 48)	76,19	79,83a	36,65 (n = 17)	99,99
(3)	81,35b	74,99 (n = 59)	86,96	78,06a	51,18 (n = 14)	95,00
(4)	52,44c	44,04 (n = 55)	60,77	55,37ab	13,87 (n = 8)	92,68
(5)	8,02d	3,06 (n = 45)	15,06	12,89b	55,49 (n = 3)	99,99

Los valores de medias seguidos por la misma letra, para cada columna y parámetro, no difieren significativamente al nivel de probabilidad del 95 % (*t* de Brownlee).

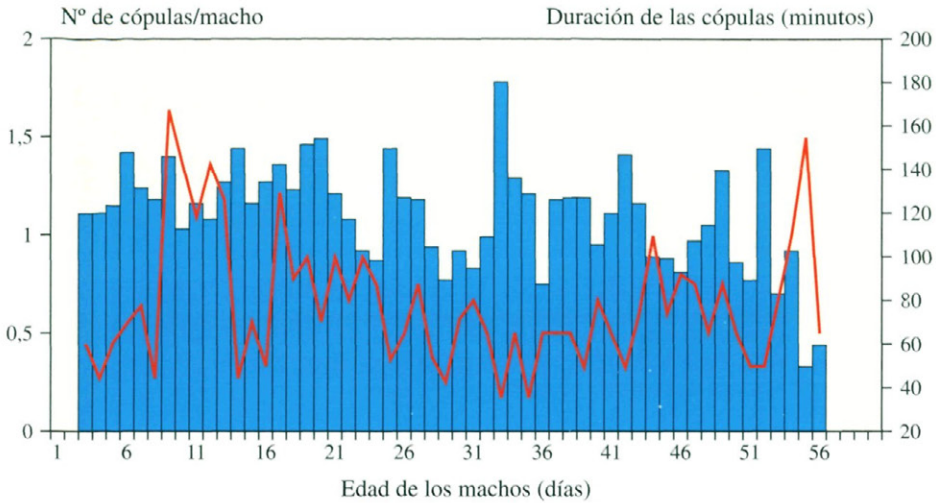


Fig. 5.-Frecuencia y duración de las cópulas en *Ceratitis capitata* Wied.

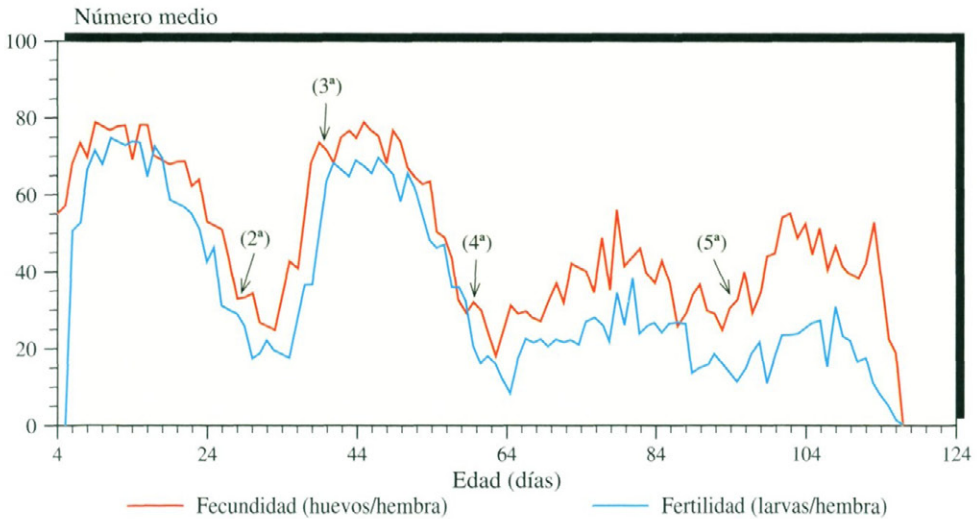


Fig. 6.-Variación de la fecundidad y fertilidad media diaria de *Ceratitis capitata* Wied. cuando se sustituyen las hembras al morir éstas. Las flechas señalan los días en que se efectuaron las sustituciones; los números entre paréntesis son las hembras sustituidas.

CONCLUSIONES

De los resultados obtenidos en este trabajo se deduce que existe una relación directa entre los valores medios diarios de los parámetros que definen la actividad reproductora (fecundidad y fertilidad) y la frecuencia de cópula y una relación inversa entre ésta y

la longevidad de ambos sexos. A lo largo de su vida, los machos pueden aparearse, por término medio, 3 ó 23 veces con diferentes hembras vírgenes (con una duración media de las cópulas de 120 minutos), dependiendo de que la sustitución de aquéllas se efectúe cuando mueren o al finalizar los apareamientos.

ABSTRACT

MUÑIZ, M. y ANDRÉS, M.^a P. (1993): Reproducción en condiciones controladas de *Ceratitis capitata* Wied. (Diptera: Trypetidae) en función de su actividad sexual. *Bol. San. Veg. Plagas*, **19**(4): 597-607.

Investigations with isolated pair matings were conducted to determine the influence of males and females sexual activity on the reproductive parameters of *Ceratitis capitata* Wied. under laboratory conditions (T = 25° C ± 1; R.H = 65 % ± 5 %; 12:12 L:D). The results have demonstrated that an increase of sexual activity of both males and females produced a decrease of their longevities. Along the male life span 3 matings per male (120 min/mating) were obtained when mated females were replaced by virgin females at the end of their life. However, 23 matings per male (120 min /mating) were determined when mated females were replaced by virgin females at the end of mating; in both cases, high levels of sperm viability were obtained. Daily fecundity and fertility rates were positively correlated with mating frequency.

These results indicate the importance of preventing the immigration of young females towards fruit crops in which SIT programs are applied.

Key words: *Ceratitis capitata* Wied., reproduction, sexual activity, mating frequency, mating duration, sperm viability, longevity.

REFERENCIAS

- ALBRETCH, C. P.; SHERMAN, M., 1987: Lethal and sublethal effects of Avermectin B on three fruit fly species (Diptera: Tephritidae). *J. Econ. Entomol.*, **80**: 344-347.
- ANDRÉS, M.^a P.; MUÑIZ, M., 1993: Biología reproductiva de *Ceratitis capitata* Wied. (Diptera: Trypetidae) en función de la edad de la generación parental. I: Poblaciones procedentes de padres con diferentes edades. *Bol. San. Veg. Plagas*.
- ARITA, L. H., 1982: Reproductive and sexual maturity of the Mediterranean fruit fly, *Ceratitis capitata* (Wied.). *Proc. Hawaii Entomol. Soc.*, **24**(1): 25-29.
- CAUSE, R.; FERON, M., 1967: Influence du rythme photoperiodique sur l'activité sexuelle de la Mouche Méditerranéenne des fruits: *Ceratitis capitata* Wiedemann (Diptera: Trypetidae). *Ann. Epiph.*, **18**: 175-192.
- CAVALLORO, R.; DELRIO, G., 1970: Rilievi sul comportamento sessuale di *Dacus oleae* Gmelin. (Diptera: Trypetidae) in laboratorio. *Redia*, **52**: 201-230.
- 1970-1971: Studi sulla radiosterilizzazione di *Ceratitis capitata* Wiedemann e sul comportamento dell'insetto normale e sterile. *Redia*, **52**: 511-547.
- CHURCHILL-STANLAND, CH.; STANLAND, R.; WONG, T. T. Y.; TANAKA, N.; MCINNIS, D. O.; DOWELL, R. V., 1986: Size as a factor in mating propensity of Mediterranean fruit flies, *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephritidae) in the laboratory. *J. Econ. Entomol.*, **79**: 614-619.
- ECONOMOPOULOS, A. P.; VOYADJOGLOU, A. V.; GALACHTHIOU, C. G., 1976: Reproductive behavior and physiology of *Dacus oleae*: Sperm depletion in the female. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, **69**(4): 730-732.
- FARIAS, G. J.; CUNNINGHAM, R. T.; NAKAGAWA, S., 1972: Reproduction in the Mediterranean fruit fly: Abundance of stored sperm affected by duration of copulation and affecting egg hatch. *J. Econ. Entomol.*, **65**(3): 914-915.
- FERON, M., 1962: L'instinct de reproduction chez la Mouche Méditerranéenne des fruits *Ceratitis capitata* Wied. (Dipt. Trypetidae). Comportement sexual. Comportement de ponte. *Rev. Pathol. Veg. Entomol. Agr. Fr.*, **41**: 1-129.
- 1966: Sterilisation de la Mouche Méditerranéenne des fruits *Ceratitis capitata* Wied. par irradiation des pupes aux rayons gamma. *Ann. Epiph.*, **17**(2): 229-239.
- GILMORE, J. E., 1989: Sterile insect technique. Overview. **En: Fruit flies. Their biology. Natural enemies and control.** Vol. 3B (Eds. A. S. Robinson y G. Hooper). Elsevier. Amsterdam: 353-363.
- KATIYAR, K. P.; VALERIO, S. J., 1965: The effect of single and multimating in the viability of the eggs of the Mediterranean fruit fly (*Ceratitis capitata* Wied.). *Turrialba*, **15**(3): 248-249.
- 1964: Further studies on the possible use of sterile-male release technique in controlling or eradicating the Mediterranean fruit fly, *Ceratitis capitata* Wied. from Central America. *Fifth Interamerican Symposium on the Peaceful Application of Nuclear Energy*, Washington: 197-202.
- KEISSER, I.; SCHNEIDER, E. L., 1970: Longevity, resistance to deprivation of food and water, and susceptibility to malathion and DDT of Oriental fruit flies, Melon flies and Mediterranean fruit flies sexually sterilized with tepa or radiation. *J. Econ. Entomol.*, **62**(3): 663-666.
- KERN, M., 1984: The influence of sexual behavior on the age-related metabolic rate, hormonal level, brain metabolism and life span in the silkworm *Bombyx mori*. **En: Abstract of the XVII International Congress of Entomology.** Hamburg.
- KNIPLING, F. E., 1979: *The basic principles of insect population, suppression and management.* Agriculture handbook n.º 512. USDA. Washington: 659 pp.
- LEE, L. W. Y.; CHANG, T. H.; TSANG, C. K., 1982: Sexual selection and mating behavior of normal and irradiated Oriental fruit flies. **En: CEC/IOBC Symposium.** Athens. 439-444.

- LEFEVRE, G.; JONSSON, U. B., 1962: Sperm transfer, storage, displacement and utilization in *Drosophila melanogaster*. *Genetics*, **47**: 1.719-1.736.
- MAZOMENOS, B.; NATION, J. L.; COLEMAN, W. J.; DENNIS, K. C.; ESPONDA, R., 1977: Reproduction in Caribbean fruit flies: Comparisons between a laboratory strain and a wild strain. *The Florida Entomologist*, **60**(2): 139-144.
- MUNGUIRA, M. L.; SALOM, F.; MUÑIZ, M., 1983: Estudio morfológico del aparato reproductor femenino de *Ceratitidis capitata* Wied. (Dipt.: Trypetidae). *Bol. Serv. Plagas*, **9**: 31-44.
- MUÑIZ, M., 1991: *Sistema para la adaptación de poblaciones de Ceratitidis capitata al laboratorio*. Patente de invención N° 2018970. CSIC. Madrid.
- MUÑIZ, M.; ANDRÉS, M.ª P., Biología reproductiva de *Ceratitidis capitata* Wied. (Diptera: Trypetidae) en función de la edad de la generación parental. II: Generaciones sucesivas procedentes de padres de edad avanzada. *Bol. San. Veg. Plagas*.
- MUÑIZ, M.; NAVAS, A., 1986: Importance of old males in the reproductive activity of the Mediterranean fruit fly. **En: Integrated Pest Control in Citrus-Groves**. (Ed. R. Cavalloro y E. Di Martino). A. A. Balkema: 157-163.
- MUÑIZ, M.; REY, J. M.ª, 1977: Comportamiento de *Ceratitidis capitata* Wied. ante el tratamiento con formaldehído en la dieta larvaria. *Graellsia*, **33**: 279-308.
- NAKAGAWA, S. G.; FARIAS, J.; SUDA, D.; CUNNINGHAM, R. T.; CHAMBERS, D. L., 1971: Reproduction of the Mediterranean fruit fly: Frequency of mating in the laboratory. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, **64**: 949-950.
- OHINATA, K.; CHAMBERS, D. L.; FUJIMOTO, M. S.; KASHIWAI, S.; MIYABARA, R., 1971: Sterilization of the Mediterranean fruit fly by irradiation: Comparative mating effectiveness of treated pupae and adults. *J. Econ. Entomol.*, **64**: 781-784.
- OPP, S. P.; PROKOPY, R. J., 1986: Variation in laboratory oviposition by *Rhagoletis pomonella* (Walsh). *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, **79**: 705-710.
- SCHROEDER, W. J.; CHAMBERS, D. L.; MIYABARA, R. Y., 1973: Reproduction of the Melon fly: Mating activity and mating compatibility of flies treated to function in sterile-release programs. *J. Econ. Entomol.*, **66**(3): 661-663.
- SEO, S. T.; VARGAS, R. I.; GILMORE, J. E.; KURASHIMA, R. S.; FUJIMOTO, M. S., 1990: Sperm transfer in normal and gamma-irradiated, laboratory-reared Mediterranean fruit flies (Diptera: Trypetidae). *J. Econ. Entomol.*, **83**(5): 1949-1953.
- TSITSIPIS, J. A., 1986: Further improvements in the mass-rearing of the Olive fruit fly, *Dacus oleae* (Diptera, Tephritidae). **En: II Intern. Symp. Fruit-flies**. Crete: 261-267.
- WONG, T. T. Y.; KOBAYASHI, R. M.; WHITEHAND, L. C.; HENRY, D. G.; ZADIG, D. A.; DENNY, C. L., 1984: Mediterranean fruit fly: Mating choice of irradiated laboratory-reared and untreated wild flies of California in laboratory cages. *J. Econ. Entomol.*, **77**:58-62.
- WONG, T. T. Y.; NAKAHARA, L. M., 1978: Sexual development and mating response of laboratory-reared and native Mediterranean fruit flies. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, **71**(4): 592-596.
- ZERVAS, G. A., 1982: Sexual and reproductive maturation in wild and lab-cultured Olive fruit flies *Dacus oleae* Gmel. (Diptera: Trypetidae). **En: CEC/IOBC Symposium**. Athens. 429-438.

(Aceptado para su publicación: 2 abril 1993)