

## Efectos de la edad de la generación parental en la biología reproductiva de *Ceratitis capitata* Wied. (Diptera: Trypetidae)

M.<sup>a</sup> P. ANDRÉS y M. MUÑIZ

Se ha realizado un estudio con parejas aisladas de *Ceratitis capitata* Wied. para determinar la influencia de la edad de los padres, tanto en la calidad de las pupas, fecundidad, fertilidad y longevidad de los adultos de la primera generación filial, como en el desarrollo larvario, actividad reproductora y eficacia biológica de los descendientes originados por adultos de edad avanzada en cuatro generaciones sucesivas. De los resultados obtenidos se deduce que la edad de los progenitores no ha sido un factor determinante para modificar la respuesta biológica del insecto y que los machos viven significativamente más que las hembras. En poblaciones procedentes de padres de 18 días de edad, la razón de sexos, el desarrollo larvario (tiempo medio de pupación y producción y peso de pupas) y la actividad reproductora (fecundidad, fertilidad, producción de adultos, segregación sexual y longevidad) fueron estadísticamente iguales que en las originadas por padres más jóvenes (edad próxima a 5 días). Aunque la investigación de las causas que originan estos hechos no ha sido objeto de este trabajo, se considera importante la realización de estudios genéticos, ecológicos y fisiológicos para definir las estrategias defensivas de este insecto, los movimientos migratorios de las poblaciones viejas y el índice de infestación de sus descendientes en zonas frutícolas de interés agrícola.

M.<sup>a</sup> P. ANDRÉS y M. MUÑIZ. Centro de Ciencias Medioambientales (CSIC). C/ Serrano 115 Dpdo. 28006 Madrid.

**Palabras clave:** *Ceratitis capitata*, edad parental, biología reproductiva, fecundidad, fertilidad, longevidad, calidad pupal.

### INTRODUCCION

Los estudios sobre fisiología de insectos demuestran que a partir de una determinada edad tienen lugar una serie de alteraciones degenerativas, tanto estructurales como funcionales, que provocan un descenso progresivo de su capacidad reproductiva. Sin embargo, en la bibliografía sobre esta materia en especies de importancia económica, se han encontrado resultados contradictorios sobre la existencia de una correlación negativa entre la edad de los adultos y la eficacia biológica de sus descendientes.

*Ceratitis capitata* Wied. infesta mundialmente a más de 350 especies de plantas

huéspedes pertenecientes a 67 familias (LÍQUIDO *et al.*, 1991) y a más de 250 tipos de frutas en el área mediterránea en la que se halla distribuida con un número elevado de generaciones por año; es decir, presenta estrategia r de reproducción según la terminología de SOUTHWOOD (1981), lo que hace que sea considerada como la plaga más importante de esta región en la que también se desarrollan *Bactrocera (Dacus) oleae* Gmel. y *Rhagoletis cerasi* L. (FIMIANI, 1989). Por ello es necesario conseguir un mayor conocimiento de la especie y desarrollar métodos de cría eficaces y económicamente aceptables que puedan transferirse a la aplicación posterior de métodos de control o erradica-

ción del insecto. Las investigaciones realizadas sobre estos aspectos de la biología del insecto no son suficientes y además, en algunos estudios, se pone de manifiesto que a medida que aumenta la edad de la generación parental, se produce una tendencia a que se incremente el potencial reproductor de los hijos (MUÑIZ, 1986; MUÑIZ y GIL, 1984; MUÑIZ y NAVAS, 1986), por lo que estos resultados necesitan ser confirmados y determinar lo más exactamente posible el papel que desempeñan las poblaciones viejas en la evolución de las características reproductivas de *Ceratitis*.

Un criterio habitual en las técnicas de cría masiva en el laboratorio de insectos que constituyen plagas para su uso posterior con métodos autocidas es la utilización de poblaciones de corta edad con objeto de garantizar niveles elevados de puesta y eclosión de huevos; sin embargo, es preciso estudiar las posibilidades de que esos procedimientos sean, además de eficaces, económicamente aceptables. Consideramos por tanto de interés determinar los valores que definen las tasas de reproducción del insecto en generaciones sucesivas con poblaciones procedentes de padres cuya fecundidad y fertilidad es baja (a partir de la tercera semana de vida) y poder establecer el límite de edad de la generación parental en la cría continua del insecto para obtener el rendimiento adecuado en términos de la eficacia biológica de sus descendientes.

## MATERIAL Y METODOS

### Experimento 1

A partir de una población de *Ceratitis capitata* Wied. de cinco días de edad adaptada al laboratorio se recogieron huevos puestos por hembras de 5, 10, 15, 21 y 27 días; al iniciarse la eclosión se trasladaron al medio de cría larvario que contiene *Hansenula anomala* como aporte proteico (ANDRÉS y MUÑIZ, 1984). Cuando se obtuvieron las primeras pupas (generalmente el día 7.º

desde la fecha de siembra) se pesaron diariamente los lotes de máxima pupación hasta que se producía la emergencia de los adultos. Teniendo en cuenta que la forma de las pupas es aproximadamente la de un elipsoide de revolución, se determinaron las longitudes de los semiejes mayor (a) y menor (b) con un microscopio con cámara clara para calcular su volumen ( $V = 4/3 \pi ab^2$ ) y densidad (MUÑIZ y GIL, 1984).

Con el fin de estudiar la actividad reproductora se extrajeron de forma aleatoria de las jaulas de cría 23 parejas para cada una de las edades de los padres indicadas anteriormente, introduciéndose cada pareja en una caja diseñada especialmente para estas investigaciones (MUÑIZ, 1991); diariamente se observaron los huevos puestos, los eclosionados y los datos de mortalidad de adultos.

### Experimento 2

Para estudiar el potencial reproductor (fecundidad y fertilidad) y la longevidad de adultos con edad avanzada en generaciones sucesivas, se extrajeron aleatoriamente de la jaula de cría masiva 20 parejas con 18 días de edad (generación parental, P) y se introdujeron en las cajas de seguimiento de la actividad reproductora a razón de una pareja por caja. A partir de esta generación se obtuvieron las tres siguientes ( $F_1$ ,  $F_2$  y  $F_3$ ) sembrando diariamente 80 larvas neonatas en 5 g de dieta que contiene *Hansenula anomala* como aporte proteico (ANDRÉS y MUÑIZ, 1984); el desarrollo larvario, emergencia de adultos y segregación sexual se han determinado en las generaciones primera, segunda, tercera y cuarta ( $F_4$ ). Para la obtención de la producción diaria de pupas y adultos se han aplicado los porcentajes diarios de pupación y de emergencia al número observado de larvas/hembra.día, teniendo en cuenta el escalonamiento de estos procesos en el tiempo a lo largo de todo el período de fertilidad de las hembras.

Las condiciones de trabajo en ambos experimentos fueron las siguientes: Temperatura

25° C ± 1° C; humedad relativa 65 % ± 5 %; fotoperíodo 12 h de luz con intensidad de 2.500 lux. Los valores observados de fecundidad y fertilidad se ajustaron a tres tipos de funciones: Polinómica, lineal de tres tramos y potencial-exponencial, obteniéndose el resultado óptimo con la última, ya que fue la que mejor explicó su variación en términos de una hembra media (MUÑIZ y GIL, 1984).

El análisis estadístico de los datos se hizo comprobando en primer lugar si las diferentes muestras pertenecían o no a una única población de varianzas común, mediante el test de BARTLETT. En todos los casos se obtuvieron resultados afirmativos, por lo que se realizaron a continuación pruebas de significación de varianzas por pares mediante el test de la *F* de FISHER modificada por SNEDECOR, que condujeron a la aplicación de la prueba de la *t* de BROWNEE o de STUDENT, según que se obtuviera o no significación es-

taadística en el test anterior. Los valores de porcentajes se transformaron en  $\arcsen p^{1/2}$ , siendo *p* el tanto por uno; a continuación se retransformaron y se calcularon los límites de confianza con un coeficiente de seguridad del 95 % (SOKAL y ROHLF, 1969).

## RESULTADOS Y DISCUSION

### Experimento 1

#### Peso, volumen y densidad de las pupas

La disminución del peso de las pupas con su edad es muy acusada en los primeros días (10 %) como consecuencia de una pérdida importante de agua, compensada por la que se origina en la combustión de reservas energéticas (LANGLEY *et al.*, 1972). Como puede observarse en el Cuadro 1, para los

Cuadro 1.—Evolución diaria del peso de pupas de *Ceratitis capitata* Wied. para diferentes edades de los padres. Valores medios ± errores estándar

Edad de las pupas (días)	Edad de los padres (días)				
	5	10	15	21	27
1	11,15 ± 0,11 ab (n = 10)	11,22 ± 0,34 ab (n = 10)	11,11 ± 0,16 a (n = 9)	11,33 ± 0,14 b (n = 10)	11,71 ± 0,36 c (n = 9)
2	10,01 ± 0,11 a (n = 10)	9,85 ± 0,22 a (n = 10)	10,12 ± 0,15 b (n = 9)	9,99 ± 0,18 ab (n = 10)	10,66 ± 0,25 c (n = 9)
3	9,67 ± 0,12 a (n = 10)	9,64 ± 0,20 a (n = 10)	9,97 ± 0,15 bc (n = 9)	9,79 ± 0,19 a (n = 10)	10,00 ± 0,18 c (n = 9)
4	9,58 ± 0,13 a (n = 10)	9,54 ± 0,20 a (n = 10)	9,87 ± 0,16 b (n = 9)	9,69 ± 0,22 ab (n = 10)	9,75 ± 0,24 ab (n = 9)
5	9,51 ± 0,14 a (n = 10)	9,46 ± 0,21 a (n = 10)	9,83 ± 0,16 b (n = 9)	9,63 ± 0,22 a (n = 10)	9,68 ± 0,25 ab (n = 9)
6	9,44 ± 0,15 a (n = 10)	9,35 ± 0,21 a (n = 10)	9,75 ± 0,16 b (n = 9)	9,51 ± 0,23 a (n = 10)	9,58 ± 0,28 ab (n = 9)
7	9,35 ± 0,14 a (n = 10)	9,31 ± 0,21 a (n = 10)	9,68 ± 0,16 b (n = 9)	9,46 ± 0,24 a (n = 10)	9,51 ± 0,28 ab (n = 9)
8	9,28 ± 0,15 ab (n = 10)	9,24 ± 0,22 a (n = 10)	9,58 ± 0,16 b (n = 9)	9,34 ± 0,23 a (n = 10)	9,47 ± 0,28 ab (n = 9)
9	9,14 ± 0,14 a (n = 10)	9,11 ± 0,21 a (n = 10)	9,44 ± 0,16 b (n = 9)	9,21 ± 0,24 a (n = 10)	9,29 ± 0,29 ab (n = 9)

Los valores de medias seguidos por la misma letra, para cada fila, no difieren significativamente al nivel de probabilidad del 95 %, según el test de la *t* de Student.

tres primeros días de edad de las pupas, el peso de las que proceden de adultos de 27 días es significativamente más elevado que en los demás casos, de acuerdo con los resultados obtenidos por ANDRÉS y MUÑIZ (1984), MUÑIZ (1984) y MUÑIZ y GIL (1984). Estos últimos autores observaron que en el rango de temperaturas comprendido entre 19° C y 28° C, las pupas de mayor peso, independientemente de su edad, eran las procedentes de hembras más viejas. La variación de los pesos de las pupas con su edad se ajusta bien a la función exponencial  $y = a \cdot e^{bx}$  en los cinco casos estudiados (Cuadro 2; Fig. 1), con valores altamente significativos de los coeficientes de correlación para todas las edades de los padres ( $p < 0,001$ ).

Para determinar la densidad de las pupas y estudiar su variación con la edad de sus

progenitores se ha calculado el peso y volumen en el día 7.º de pupación. En el Cuadro 3 se observa que también se obtiene el valor máximo cuando los padres tienen 27 días, existiendo una tendencia a que la densidad aumente con la edad de la generación parental, manteniéndose los pesos equivalentes en todos los casos.

### Fecundidad

El inicio de la puesta tuvo lugar el día 4.º de la vida de los adultos y los máximos períodos de fecundidad se han obtenido con hembras procedentes de padres de 10 y 27 días, con diferencias significativas respecto a los valores hallados para la población cuyos progenitores tienen la edad más

**Cuadro 2.—Ajuste de los valores observados de pesos de pupas y de fecundidad y fertilidad a la función exponencial y potencial-exponencial, respectivamente, en poblaciones de *Ceratitis capitata* Wied. procedentes de padres de diferentes edades**

Edad de los padres (días)	Función exponencial $y = a \cdot e^{bx}$					
	b	a	r	t	g.l.	
5	-0,0184	10,5971	0,8242	13,6504***	88	
10	-0,0186	10,5540	0,7650	11,1420***	88	
15	-0,0148	10,6783	0,8111	12,3250***	79	
21	-0,0187	10,7096	0,7832	11,8152***	88	
27	-0,0233	11,1591	0,8161	12,5497***	79	
Función potencial-exponencial $y = a \cdot e^{bx} \cdot x^c$						
Fecundidad						
	a	b	c	g.l.	$x^2$	r
5	12,8489	-0,1430	1,4574	38	18,08	0,9899***
10	10,3256	-0,1461	1,5978	40	52,10	0,9783***
15	17,1745	-0,1486	1,3758	40	6,70	0,9930***
21	14,3371	-0,1264	1,3491	37	22,47	0,9829***
27	14,2149	-0,1353	1,4050	37	27,26	0,99864***
Fertilidad						
5	0,4562	-0,2821	3,4006	38	9,48	0,9940***
10	1,7555	-0,2141	2,5900	40	28,20	0,9905***
15	3,1660	-0,2168	2,3189	40	12,50	0,9864***
21	0,4228	-0,2422	3,2329	36	10,43	0,9879***
27	2,8336	-0,1866	2,2752	37	28,34	0,9869***

\*\*\* Significativamente diferente al nivel de probabilidad del 99,9 % ( $p < 0,001$ ).

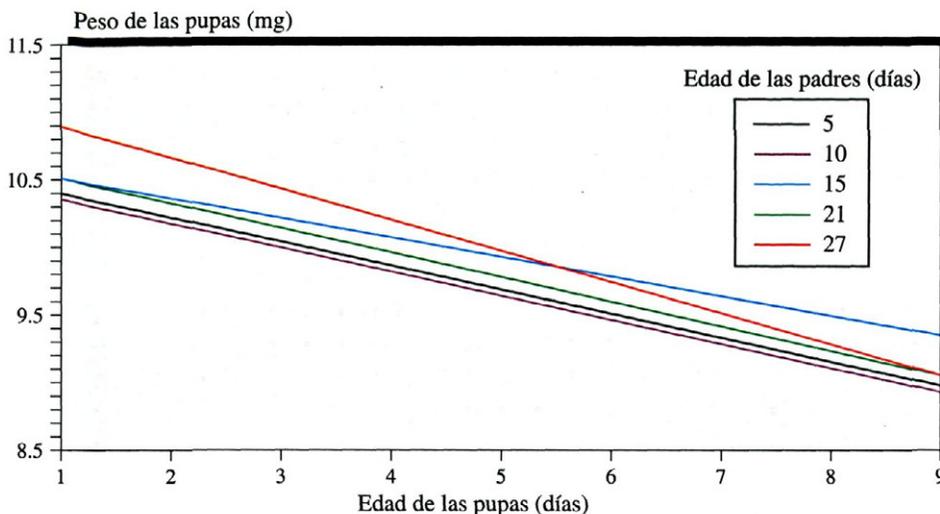


Fig. 1.—Evolución diaria del peso de pupas de *Ceratitis capitata* Wied. en poblaciones procedentes de padres de diferentes edades.

baja. En cuanto al número de huevos totales por hembra, los valores medios para las cinco poblaciones no difieren significativamente, excepto al comparar el de hembras procedentes de padres de 10 días (muy próximo a 2.000) con los de aquellas cuyos progenitores tienen 5 y 15 días (Cuadro 3).

La evolución diaria del número observado de huevos puestos por las hembras y del estimado con la función potencial-exponencial muestra que se obtiene un buen grado de ajuste en todos los casos (Cuadro 2), produciéndose un rápido incremento de este parámetro en los primeros 14 días, con valores máximos cercanos a los 100 huevos/hembra (padres de 15 días de edad), seguido de una disminución muy acusada en los siguientes (Fig. 2); esta tendencia coincide con la señalada por ALBAJES y SANTIAGO-ALVAREZ (1980) para las poblaciones control, aunque la máxima puesta obtenida en la primera semana de vida por estos autores fue notablemente inferior a la determinada en este trabajo.

## Fertilidad

En el Cuadro 4 se observa que el período en que se obtienen larvas supera en general los 25 días, con valores más altos para las poblaciones procedentes de padres con 10 y 27 días de edad. El máximo número diario y total de larvas por hembra corresponde a los descendientes de padres de 27 días, aunque no existe correlación entre la edad de éstos y la fertilidad de los hijos.

Análogamente a lo obtenido con la fecundidad, los valores observados del número diario de larvas se ajustan bien a la función potencial-exponencial (Cuadro 2), existiendo un rápido crecimiento en los primeros días con una producción de unas 90 larvas/hembra en la población originada por padres de 27 días, seguido de un descenso progresivo conforme avanza la edad de los adultos (Fig. 3).

Si los datos de fertilidad se expresan como porcentajes de eclosión de huevos (Cuadro 4), los resultados son prácticamente iguales a los comentados anteriormente, es decir, las hembras que descienden de padres de 27 días son, en general, significativamente más fértiles.

Cuadro 3.—Parámetros del desarrollo larvario y de la fecundidad en poblaciones de *Ceratitis capitata* Wied. procedentes de padres de diferentes edades. Valores medios  $\pm$  errores estándar

Edad (días)	Peso de pupas de 7 días (mg)	Volumen (mm <sup>3</sup> )	Densidad (g/cc)
5	9,35 $\pm$ 0,05 a (n = 10)	12,41 $\pm$ 0,28 a (n = 10)	0,76 $\pm$ 0,02 a (n = 10)
10	9,31 $\pm$ 0,07 a (n = 10)	12,04 $\pm$ 0,40 a (n = 10)	0,78 $\pm$ 0,03 a (n = 10)
15	9,68 $\pm$ 0,06 b (n = 9)	10,17 $\pm$ 0,42 b (n = 9)	0,96 $\pm$ 0,04 b (n = 9)
21	9,46 $\pm$ 0,08 a (n = 10)	12,34 $\pm$ 0,36 a (n = 10)	0,77 $\pm$ 0,02 a (n = 10)
27	9,51 $\pm$ 0,10 ab (n = 9)	9,75 $\pm$ 0,34 b (n = 9)	0,98 $\pm$ 0,04 b (n = 9)
	Período de fecundidad (días)	Número diario de huevos/hembra	Número total de huevos/hembra
5	27,17 $\pm$ 1,52 a (n = 23)	46,42 $\pm$ 4,81 a (n = 39)	1.700 $\pm$ 109 a (n = 23)
10	34,13 $\pm$ 0,88 bc (n = 23)	48,95 $\pm$ 5,29 a (n = 41)	1.961 $\pm$ 48 b (n = 23)
15	28,05 $\pm$ 1,36 ac (n = 22)	44,21 $\pm$ 5,03 a (n = 41)	1.714 $\pm$ 76 a (n = 22)
21	27,70 $\pm$ 1,86 ac (n = 23)	52,67 $\pm$ 4,72 a (n = 38)	1.763 $\pm$ 117 ab (n = 23)
27	31,85 $\pm$ 1,74 c (n = 20)	52,00 $\pm$ 5,03 a (n = 38)	1.865 $\pm$ 105 ab (n = 20)

Los valores de medias seguidos por la misma letra, para cada columna, no difieren significativamente al nivel de probabilidad del 95 %, según el test de la *t* de Student.

Las condiciones experimentales y las especies utilizadas en los trabajos de investigación consultados son en muchos casos diferentes, por lo que las conclusiones obtenidas por otros autores no siempre coinciden. Así, CALLAHAN (1962) con *Musca domestica* L., LUDWIG y FIORE (1960) con *Tenebrio molitor* L., KIRITANI y KIMURA (1967) con *Nazara viridula* L., TSIROPOULOS (1985) con *B. oleae* Gmel. y O'BRIEN (1961) con *Drosophila melanogaster* M. determinaron una relación inversa entre la edad de la generación parental y la viabilidad de los huevos puestos por la hembras de edad avanzada, mientras que MUÑIZ (1986) y MUÑIZ *et al.*, (1986) con *C. capitata* obtuvieron resultados muy similares a los de este trabajo.

### Longevidad

La vida media de los machos superó los 60 días en todos los casos, con valores próximos a los 90 para los que descendían de padres de 10 y 27 días, mientras que la de las hembras fue aproximadamente la mitad (Cuadro 4). Esta diferencia por razón del sexo también la obtuvo TSIROPOULOS (1985) con *B. oleae*, mientras que ALBAJES y SANTIAGO-ALVAREZ (1980) determinaron un período de vida mayor para las hembras de *C. Capitata*, probablemente debido a que las condiciones experimentales y la metodología experimental fueron distintas.

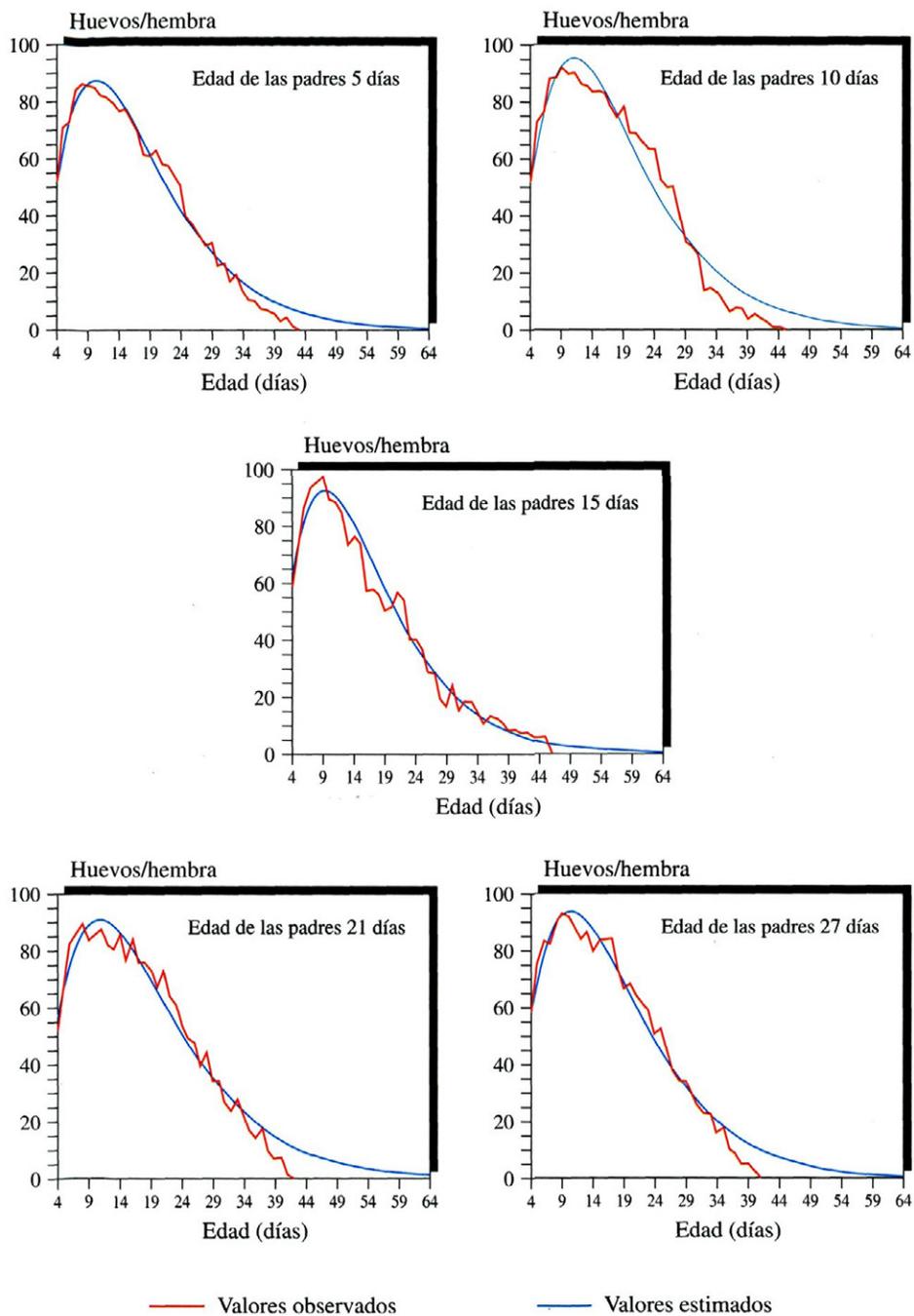


Fig. 2.-Evolución diaria de la fecundidad de *Ceratitis capitata* Wied. en poblaciones procedentes de padres de diferentes edades.

Cuadro 4.—Fertilidad y longevidad de poblaciones de *Ceratitis capitata* Wied. procedentes de padres de diferentes edades. Valores medios  $\pm$  errores estándar; Li: Límite inferior y Ls: Límite superior de confianza al 95 %

Edad (días)	Período de fertilidad (días)		Número diario de larvas/hembra		Número total de larvas/hembra			
5	24,78 $\pm$ 1,53 a (n = 23)		30,01 $\pm$ 4,19 a (n = 39)		1.121 $\pm$ 96 a (n = 23)			
10	32,22 $\pm$ 0,78 b (n = 23)		38,03 $\pm$ 5,08 ab (n = 41)		1.550 $\pm$ 73 b (n = 23)			
15	25,41 $\pm$ 1,48 a (n = 22)		30,97 $\pm$ 4,39 a (n = 41)		1.256 $\pm$ 74 a (n = 22)			
21	25,35 $\pm$ 1,81 a (n = 23)		35,64 $\pm$ 4,19 ab (n = 37)		1.194 $\pm$ 98 b (n = 23)			
27	27,85 $\pm$ 1,53 a (n = 20)		44,81 $\pm$ 5,20 b (n = 38)		1.614 $\pm$ 97 b (n = 20)			
	Eclósión diaria			Eclósión total			Longevidad	
	%	Li	Ls	%	Li	Ls	Machos	Hembras
5	54,17 a	46,74 (n = 39)	61,51	67,80 ac	58,12 (n = 23)	76,76	60,57 $\pm$ 7,77 a (n = 23)	34,87 $\pm$ 2,11 ab (n = 23)
10	63,03 a	53,24 (n = 41)	72,31	81,13 bc	73,98 (n = 23)	87,37	89,96 $\pm$ 6,61 bc (n = 23)	38,09 $\pm$ 1,56 ab (n = 23)
15	57,19 a	49,67 (n = 41)	64,54	75,43 c	67,34 (n = 23)	82,70	71,50 $\pm$ 7,25 abc (n = 22)	35,41 $\pm$ 1,66 ab (n = 22)
21	57,81 a	50,58 (n = 37)	64,88	68,75 ac	61,49 (n = 23)	75,47	60,13 $\pm$ 4,92 a (n = 23)	33,00 $\pm$ 2,55 a (n = 23)
27	76,35 b	67,82 (n = 38)	83,92	85,47 b	79,32 (n = 20)	90,69	90,40 $\pm$ 6,74 c (n = 20)	40,65 $\pm$ 11,93 b (n = 20)

Los valores de medias seguidos por la misma letra, para cada columna, no difieren significativamente al nivel de probabilidad del 95 %, según el test de la *t* de Student.

## Experimento 2

### Tiempo medio de pupación, peso y producción de pupas

El tiempo que transcurre desde la eclosión de los huevos hasta la transformación de larvas en pupas decrece conforme se suceden las generaciones, obteniéndose el valor más bajo para la cuarta, aunque son próximos a siete días en todos los casos (Cuadro 5). Las primeras pupas se han obtenido, en general, en el día sexto desde la siembra de larvas y las últimas en el undécimo. Estos resultados son análogos a los obtenidos con igual metodología y condi-

ciones experimentales por BURGOS y MUÑIZ (1981, 1986), CROVETTI y CONTI (1987), MUÑIZ y ANDRÉS (1983), MUÑIZ y GIL (1984) y MUÑIZ y REY (1977). Sin embargo difieren de los de otros autores como CHAN Jr. y TAM (1985), FERON *et al.*, (1958), HOOPER (1978), HUSSEIN (1976) y SHOUKRY y HAFEZ (1979), quienes trabajaron con dietas larvarias que diferían notablemente en el contenido proteico.

Para estudiar las diferencias en el peso medio de las pupas se ha tomado también como referencia el de las que tenían siete días de edad, obteniéndose valores muy similares en todas las generaciones, próximos

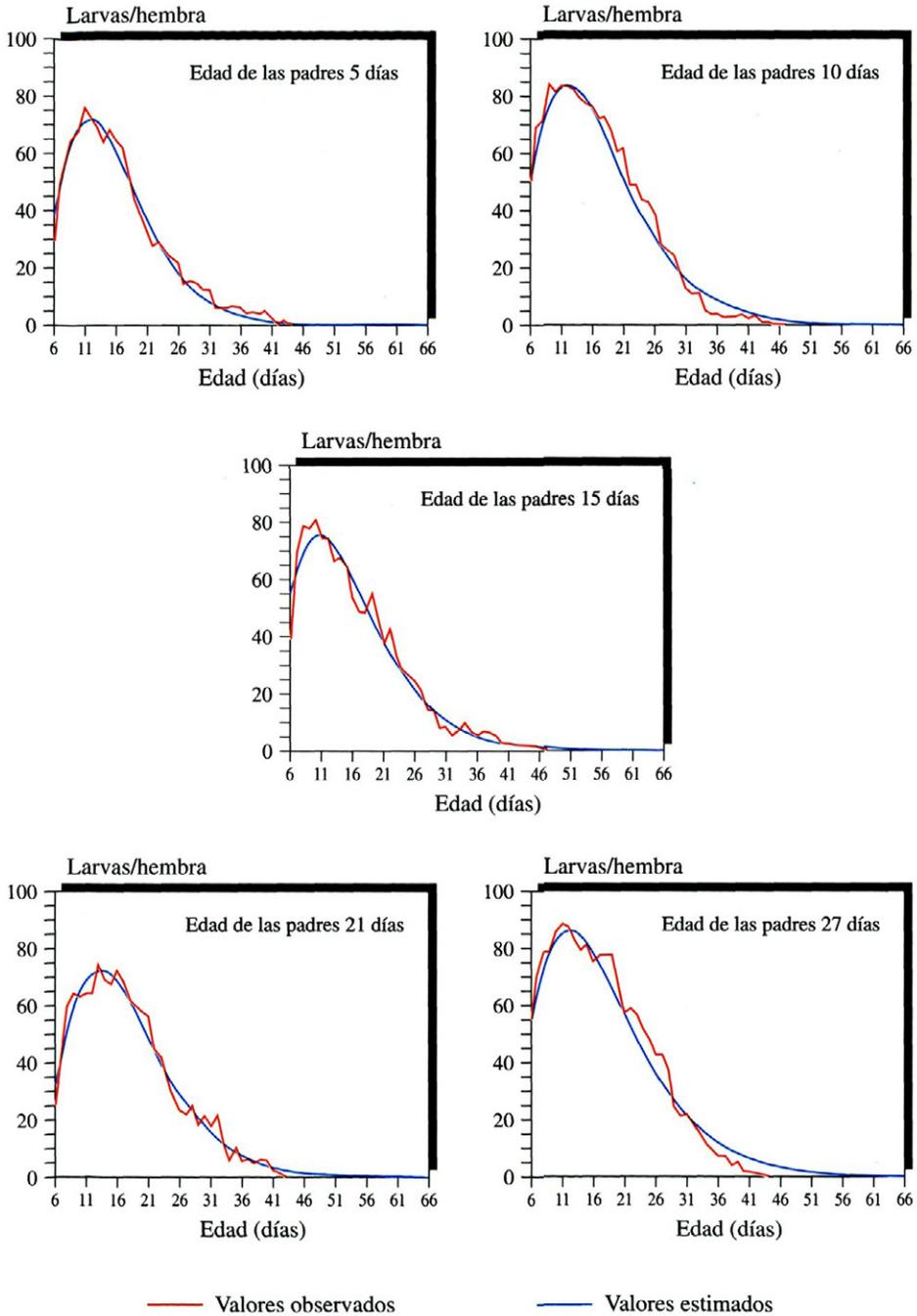


Fig. 3.-Evolución diaria de la fertilidad de *Ceratitits capitata* Wied. en poblaciones procedentes de padres de diferentes edades.

Cuadro 5.—Desarrollo larvario de *Ceratitis capitata* Wied. en generaciones sucesivas procedentes de padres de 18 días de edad. Valores medios  $\pm$  errores estándar; Li = Límite inferior y Ls = Límite superior de confianza al 95 %.

Generación	Tiempo medio de pupación (días)	Peso de pupas (mg)	Pupación		Número de pupas/hembra.día
			%	Límites	
F <sub>1</sub>	7,99 $\pm$ 0,20 a (n = 16)	9,72 $\pm$ 0,05 ab (n = 105)	50,75 a (n = 16)	Li = 29,13 Ls = 72,21	28,23 $\pm$ 5,82 a (n = 20)
F <sub>2</sub>	7,69 $\pm$ 0,06 ab (n = 16)	9,82 $\pm$ 0,05 ab (n = 116)	62,53 a (n = 16)	Li = 48,84 Ls = 75,27	26,99 $\pm$ 5,98 a (n = 19)
F <sub>3</sub>	7,48 $\pm$ 0,11 ab (n = 22)	9,52 $\pm$ 0,37 a (n = 107)	55,40 a (n = 22)	Li = 37,26 Ls = 72,83	29,40 $\pm$ 5,98 a (n = 25)
F <sub>4</sub>	7,35 $\pm$ 0,14 b (n = 20)	9,33 $\pm$ 0,05 b (n = 57)	58,92 a (n = 20)	Li = 38,11 Ls = 78,18	33,23 $\pm$ 5,23 a (n = 23)

Los valores de medias seguidos por la misma letra, para cada columna, no difieren significativamente al nivel de probabilidad del 95 %, según el test de la *t* de Student.

a 10 mg en las tres primeras y a 9 mg en la última, prácticamente igual que el determinado en todas nuestras investigaciones con parejas aisladas (Cuadro 5).

En cuanto al porcentaje medio de pupación respecto al número de larvas sembradas, se han obtenido valores superiores al 50 % en todos los casos, no existiendo diferencias estadísticamente significativas entre los de las cuatro generaciones. Si se considera la media del número diario de pupas por hembra, la respuesta del insecto es prácticamente la misma en todas las poblaciones con los valores más altos para la cuarta generación (Cuadro 5). Al observar su variación con la edad de las hembras se aprecia que el mayor número se obtiene cuando los adultos tienen una edad comprendida entre 16 y 18 días, produciéndose un descenso progresivo a medida que envejecen los individuos. El final de este proceso se alcanza en los días 31, 30, 36 y 34 de la vida de las hembras para las cuatro poblaciones (Fig. 4). De estos resultados se deduce que el inicio y porcentaje de pupación y el peso de las pupas no se alteran estadísticamente por el hecho de que hayan sido originadas en fases avanzadas de la vida de los padres.

### Producción de adultos, segregación sexual y longevidad

La emergencia de los adultos se inicia cuando transcurren diez días desde que comienza la pupación, independientemente de la edad de la generación parental, de acuerdo con los resultados obtenidos en estudios anteriores y con los de otros autores en condiciones experimentales análogas a las de este trabajo (ANDRÉS y MUÑIZ, 1984; BURGOS y MUÑIZ, 1981; CROVETTI y CONTI, 1987; MUÑIZ y GIL, 1984; HOOPEr, 1978; LANGLEY, 1970; VARGAS y CAREY, 1989).

En cuanto a los adultos totales contabilizados a lo largo de toda la vida de los padres, se han obtenido en todos los casos porcentajes próximos al 50 % y superiores al 90 % si se refieren a larvas sembradas o a pupas, respectivamente, no existiendo diferencias significativas entre los valores hallados para las cuatro generaciones. La relación de sexos es siempre muy próxima a 1:1, lo que indica que tampoco en estos casos la edad avanzada de la generación parental ha sido un factor que incide negativamente en la eficacia biológica de este insecto, en términos de la producción de adultos (Cuadro 6).

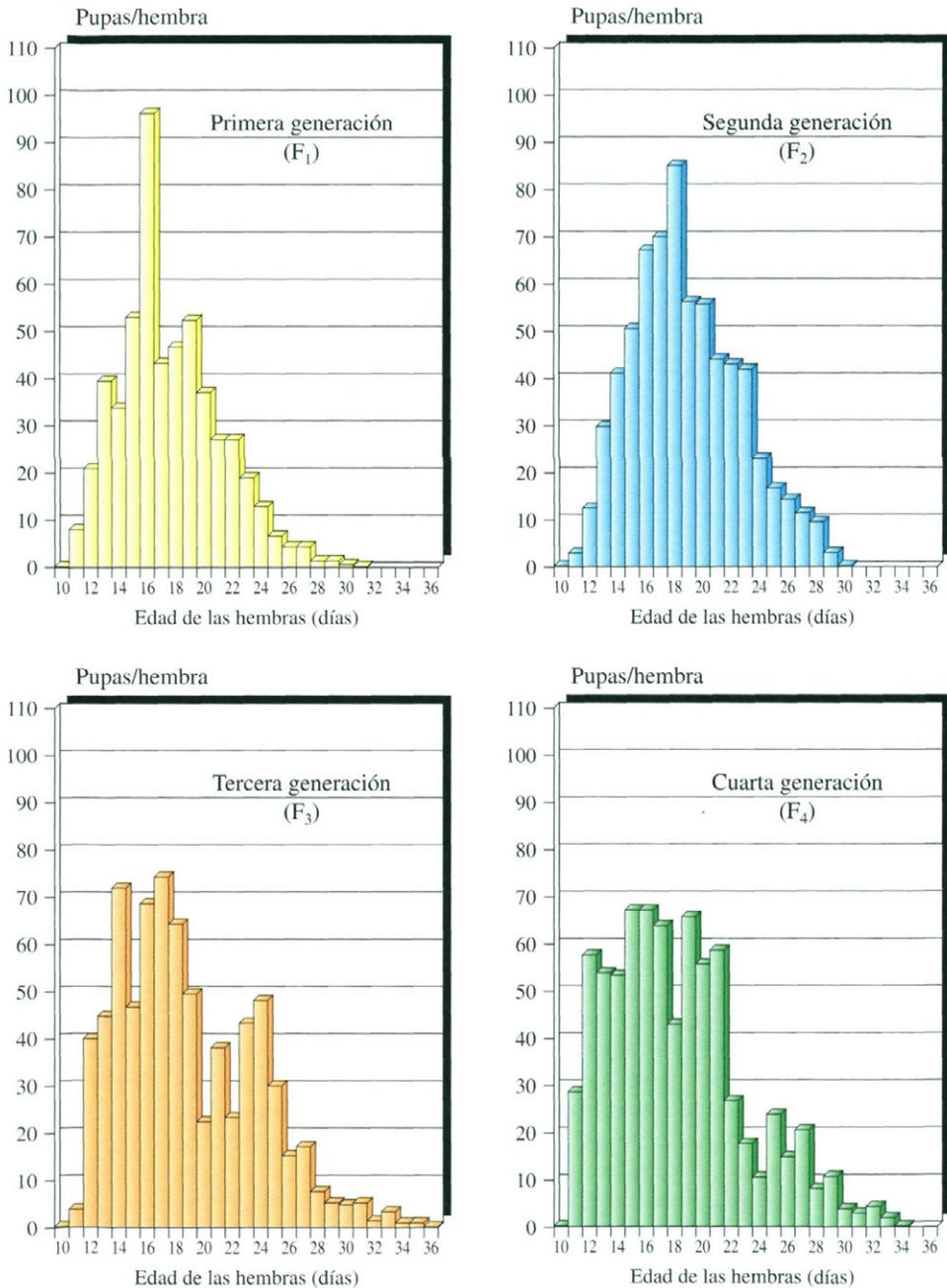


Fig. 4.-Evolución diaria de la producción de pupas de *Ceratitis capitata* Wied. en generaciones sucesivas procedentes de padres de 18 días de edad.

Cuadro 6.—Emergencia de adultos/hembra y segregación sexual en generaciones sucesivas de *Ceratitís capitata* Wied. procedentes de padres de 18 días de edad. Lí = Límite inferior y Ls = Límite superior de confianza al 95 %

Generación	Valores referidos a larvas sembradas								
	Adultos totales			Machos			Hembras		
	%	Li	Ls	%	Li	Ls	%	Li	Ls
F <sub>1</sub>	47,50 a	26,63 (n = 16)	68,84	23,01 a	13,23 (n = 16)	34,54	19,98 a	10,33 (n = 16)	31,83
F <sub>2</sub>	58,62 a	44,62 (n = 16)	71,95	28,53	21,31 (n = 16)	36,38	27,69 a	20,97 (n = 16)	34,96
F <sub>3</sub>	50,53 a	32,71 (n = 22)	68,28	22,57 a	14,26 (n = 22)	32,15	21,92 a	13,74 (n = 22)	31,38
F <sub>4</sub>	54,29 a	33,70 (n = 20)	74,15	23,82 a	14,65 (n = 20)	34,42	23,65 a	14,97 (n = 20)	33,60
	Valores referidos a pupas								
F <sub>1</sub>	94,62 a	90,20 (n = 16)	97,78	54,19 a	42,88 (n = 16)	65,28	38,54 a	28,42 (n = 16)	49,18
F <sub>2</sub>	94,02 a	90,34 (n = 16)	96,87	46,92 a	43,29 (n = 16)	50,56	45,84 a	43,00 (n = 16)	48,70
F <sub>3</sub>	92,18 a	85,14 (n = 22)	97,09	44,46 a	36,94 (n = 22)	52,10	41,36 a	30,38 (n = 22)	52,78
F <sub>4</sub>	92,19 a	86,33 (n = 20)	96,52	44,15 a	40,08 (n = 20)	48,26	44,91 a	40,98 (n = 20)	48,88

Los valores de medias seguidos por la misma letra, para cada columna, no difieren significativamente al nivel de probabilidad del 95 %, según el test de la *t* de Student.

A partir de los porcentajes de emergencia referidos a larvas sembradas se han obtenido los valores de producción diaria de adultos por hembra, teniendo en cuenta el escalonamiento de este proceso en el tiempo. En la figura 5 se observa que los primeros individuos se obtienen cuando las hembras tienen 21 días, con un incremento notable según envejecen los padres; los valores máximos se alcanzan cuando la edad de éstos es de 26, 28, 27 y 26 días para las generaciones F<sub>1</sub>, F<sub>2</sub>, F<sub>3</sub> y F<sub>4</sub>, respectivamente, descendiendo posteriormente de forma progresiva.

La máxima producción diaria se consigue para las generaciones F<sub>2</sub> y F<sub>4</sub>, aunque no se hallaron diferencias significativas en ningún caso. La proporción de machos a hembras es prácticamente constante (1:1), aunque se observó un cierto desequilibrio a favor de

los machos en la primera generación (Cuadro 7). La variación del número de machos y de hembras a lo largo del período de observación indica que sólo en las dos primeras generaciones el día de máxima producción coincidió con el que proporcionó el mayor número de adultos totales (Fig. 5).

Respecto a los valores de longevidad (Cuadro 7), se ha podido comprobar que los machos viven más conforme se suceden las generaciones, desde 56 días para la F<sub>1</sub> hasta 78 días para la F<sub>3</sub>, contrariamente a lo que sucede con las hembras, pero con una diferencia menor entre la vida media de éstas en la primera generación (42 días) y en la tercera (33 días). No obstante, tanto en machos como en hembras, el test de medias no arrojó significación estadística en las cuatro generaciones.

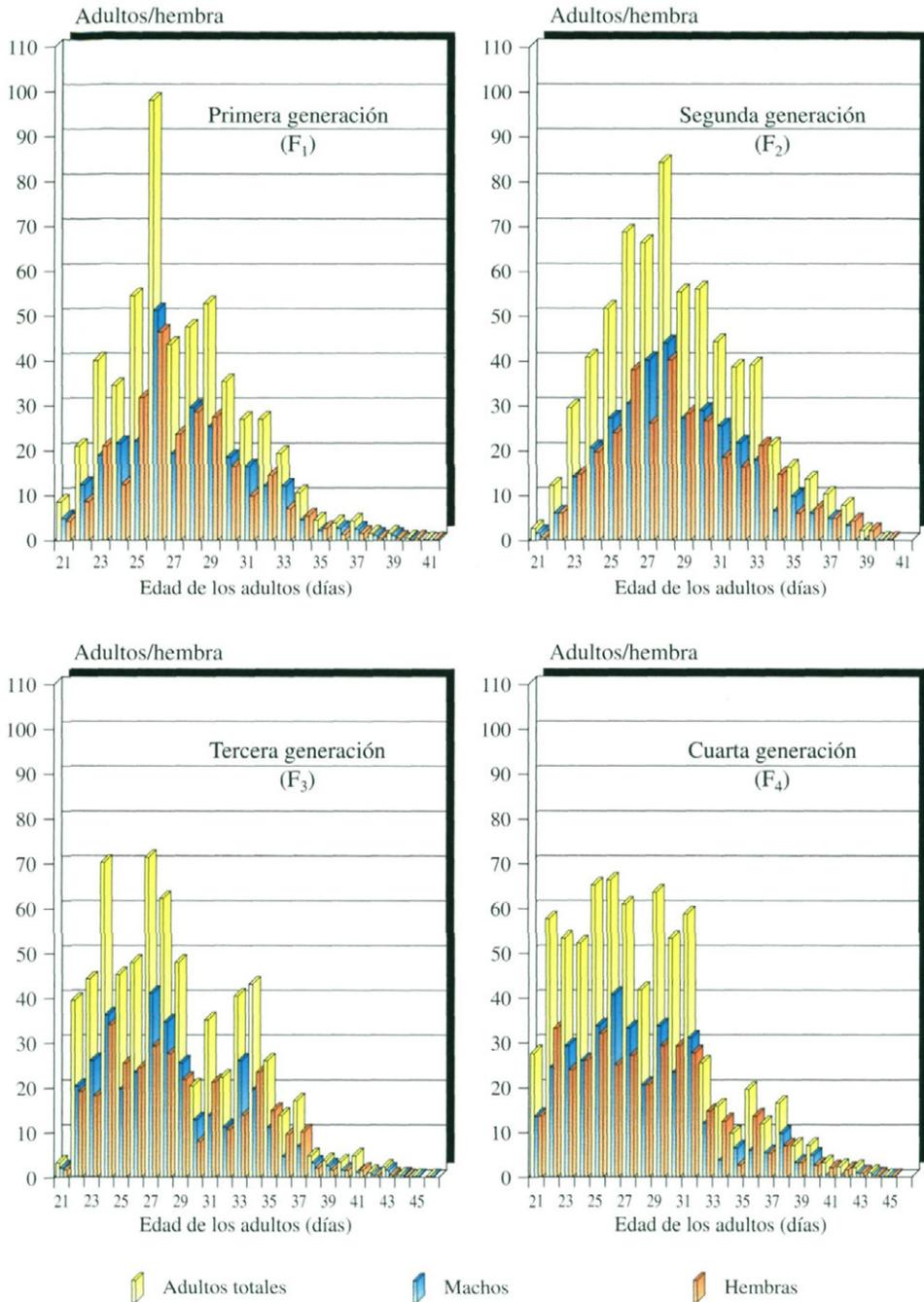


Fig. 5.-Evolución diaria de la producción de adultos de *Ceratitis capitata* Wied. en generaciones sucesivas procedentes de padres de 18 días de edad.

Cuadro 7.—Producción diaria de adultos/hembra, longevidad y fecundidad de *Ceratitis capitata* Wied. en generaciones sucesivas procedentes de padres de 18 días de edad.  
Valores medios  $\pm$  errores estándar

Generación	Adultos totales; hembra	Machos	Hembras	Longevidad	
				Machos	Hembras
P	—	—	—	55,75 $\pm$ 5,97 a (n = 20)	42,00 $\pm$ 5,00 a (n = 20)
F <sub>1</sub>	26,95 $\pm$ 5,70 a (n = 20)	14,06 $\pm$ 2,94 a (n = 20)	12,89 $\pm$ 2,87 a (n = 20)	71,65 $\pm$ 7,36 a (n = 20)	33,00 $\pm$ 2,45 a (n = 20)
F <sub>2</sub>	35,02 $\pm$ 5,81 a (n = 19)	17,96 $\pm$ 2,78 a (n = 19)	17,06 $\pm$ 3,15 a (n = 19)	63,35 $\pm$ 9,28 a (n = 19)	33,70 $\pm$ 1,76 a (n = 19)
F <sub>3</sub>	27,05 $\pm$ 4,74 a (n = 25)	13,88 $\pm$ 2,23 a (n = 25)	13,17 $\pm$ 2,60 a (n = 25)	77,95 $\pm$ 6,92 a (n = 25)	32,52 $\pm$ 2,35 a (n = 25)
F <sub>4</sub>	31,67 $\pm$ 5,27 a (n = 23)	16,00 $\pm$ 2,51 a (n = 23)	15,67 $\pm$ 2,87 a (n = 23)	—	—

	Período de fecundidad (días)	Número diario de huevos/hembra	Número total de huevos/hembra
P	30,89 $\pm$ 2,21 ab (n = 19)	35,39 $\pm$ 4,26 a (n = 51)	1.636 $\pm$ 117 ab (n = 19)
F <sub>1</sub>	25,05 $\pm$ 1,99 a (n = 20)	40,71 $\pm$ 4,96 a (n = 45)	1.599 $\pm$ 107 ab (n = 19)
F <sub>2</sub>	25,47 $\pm$ 2,13 ab (n = 19)	43,91 $\pm$ 5,26 a (n = 37)	1.357 $\pm$ 118 a (n = 19)
F <sub>3</sub>	31,00 $\pm$ 1,93 b (n = 20)	45,72 $\pm$ 4,98 a (n = 43)	1.740 $\pm$ 101 b (n = 20)

Los valores de medias seguidos por la misma letra, para cada columna, no difieren significativamente al nivel de probabilidad del 95 %, según el test de la *t* de Student.

En todos los casos los machos vivieron significativamente más que las hembras, de acuerdo con todos los estudios realizados en nuestro laboratorio y con los de VARGAS y CAREY (1989). Sin embargo otros autores han obtenido resultados distintos; ALBAJES y SANTIAGO-ALVAREZ (1980), también con *Ceratitis*, determinaron que la longevidad media de los machos era menor que la de las hembras (28 días frente a 36) aunque muy inferior a la obtenida en nuestras investigaciones; MARTÍNEZ-BERINGOLA (1966) y CAVALLORO y DELRIO (1974) concluyeron asimismo que las hembras de *Ceratitis* y de *B. oleae* vivían más que los machos, probablemente debido a que la metodología utilizada fue diferente a la de este trabajo.

### Fecundidad

El período de puesta varía entre 25 y 31 días, con valores más altos para la generación parental y tercera. La puesta media diaria aumenta a medida que se suceden las generaciones, desde 35 huevos/hembra en la P hasta 46 en la F<sub>3</sub>, pero no existen diferencias significativas entre las medias, con un comportamiento homocedástico de las varianzas (Cuadro 7).

La variación de la fecundidad diaria con la edad de las hembras se ha representado en las gráficas de la figura 6. Para la generación parental y F<sub>1</sub> se observa un incremento notable hasta el día 9.º en el que se obtuvo la máxima puesta (94 y 98 hue-

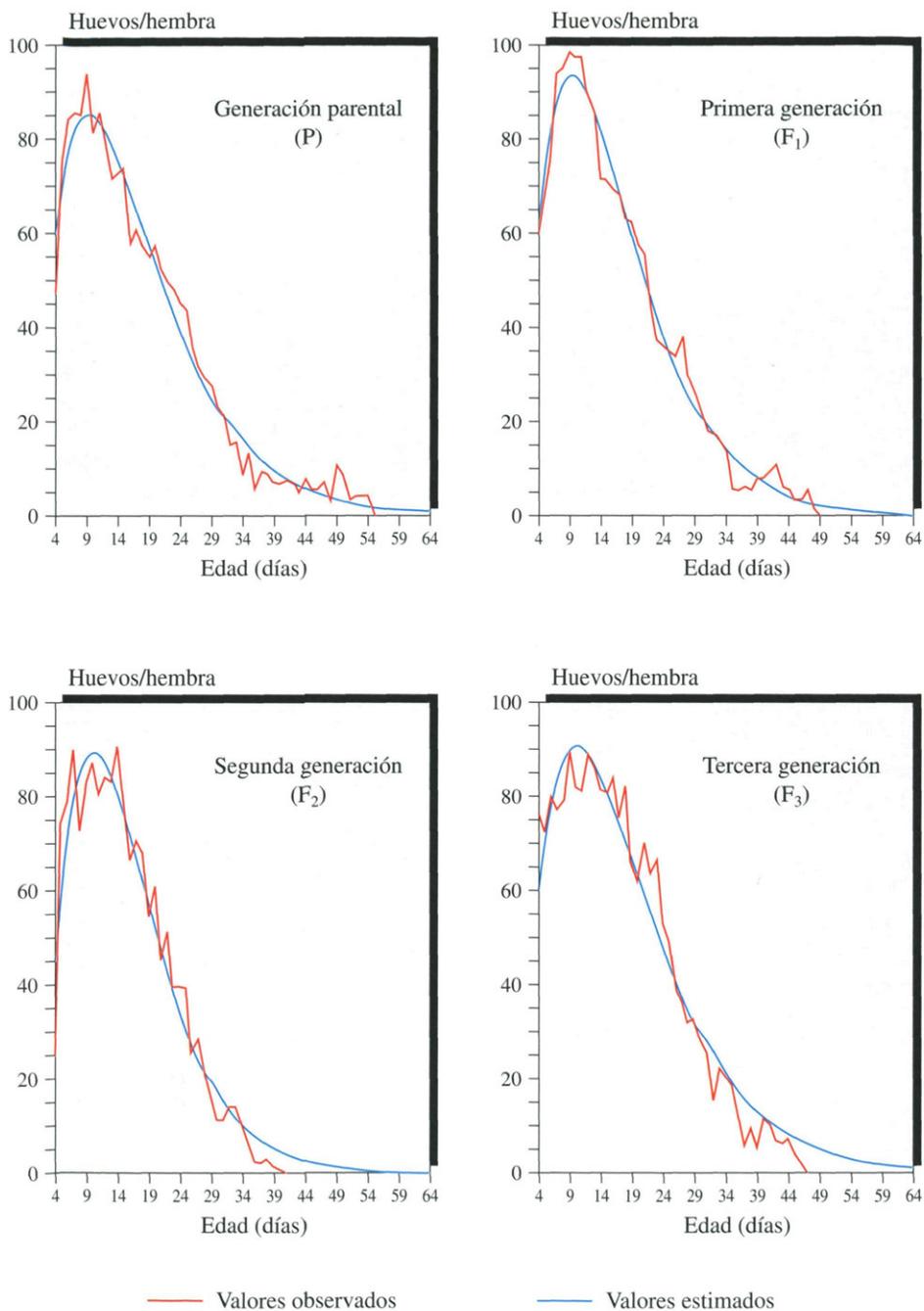


Fig. 6.—Evolución diaria de la fecundidad de *Ceratitis capitata* Wied. en generaciones sucesivas procedentes de padres de 18 días de edad.

vos/hembra respectivamente), seguido de una disminución progresiva con fluctuaciones relativamente pequeñas, finalizando el período de fecundidad el día 54 y 48 de la vida de las hembras. Las variaciones mayores tienen lugar en la generación  $F_2$  con máximos de unos 90 huevos/hembra en los días 7.º y 14.º. Por último, en la  $F_3$  se obtuvo el valor más elevado de fecundidad en el día primero de puesta (76 huevos/hembra), con una evolución posterior semejante a la seguida en las generaciones P y  $F_1$ , aunque el período total fue inferior (46 días).

En la misma figura se han representado los valores estimados de la fecundidad diaria con la función potencial-exponencial, observándose que, en las cuatro generaciones, el hábito de las curvas muestra un rápido crecimiento al inicio de la puesta, se-

guido de un descenso acusado a partir del día 14.º y de otro mucho más suave en los últimos días, especialmente en las generaciones P y  $F_3$ , con un buen grado de ajuste a los valores observados (Cuadro 9). La fecundidad total fue máxima en la generación  $F_3$  con un valor medio superior a 1.700 huevos/hembra que no difirió significativamente de los hallados en P y  $F_1$  (próximos a 1.600); el más bajo se obtiene en la  $F_2$  (1.357) aunque tampoco se encontraron diferencias estadísticas entre éste y los determinados para las dos primeras generaciones.

Estos resultados demuestran que la edad avanzada de la generación parental no afecta de forma negativa a la capacidad de oogénesis de sus descendientes, de acuerdo con las conclusiones obtenidas por TSITSIPIS (1982) con *B. oleae*, existiendo por el con-

Cuadro 8.—Fertilidad de poblaciones de *Ceratitis capitata* Wied. en generaciones sucesivas procedentes de padres de 18 días de edad. Valores medios  $\pm$  errores estándar; Li = Límite inferior y Ls = Límite superior de confianza al 95 %

Generación	Período de fertilidad (días)	Número diario de larvas/hembra			Número total de larvas/hembra		
P	29,26 $\pm$ 2,14 ab (n = 19)	27,53 $\pm$ 3,78 a (n = 51)			1.296 $\pm$ 112 ab (n = 19)		
$F_1$	23,44 $\pm$ 1,61 c (n = 18)	30,61 $\pm$ 4,85 a (n = 45)			1.281 $\pm$ 92 ab (n = 18)		
$F_2$	23,95 $\pm$ 1,99 ac (n = 19)	33,80 $\pm$ 4,59 a (n = 37)			1.067 $\pm$ 103 a (n = 19)		
$F_3$	29,55 $\pm$ 1,88 b (n = 20)	35,59 $\pm$ 4,48 a (n = 43)			1.390 $\pm$ 105 b (n = 20)		
		Eclosión diaria			Eclosión total		
		%	Li	Ls	%	Li	Ls
P		66,53 a	58,38 (n = 51)	74,20	79,00 a	73,00 (n = 19)	84,42
$F_1$		38,31 b	24,90 (n = 45)	52,69	83,68 a	77,30 (n = 18)	89,17
$F_2$		63,31 a	53,48 (n = 43)	72,61	81,05 a	73,19 (n = 20)	87,81
$F_3$		69,07 a	62,18 (n = 43)	75,56	81,82 a	73,50 (n = 20)	88,87

Los valores de medias seguidos por la misma letra, para cada columna y parámetro, no difieren significativamente al nivel de probabilidad del 95 %, según el test de la *t* de Student.

trario una tendencia a que se produzca el efecto inverso.

**Fertilidad**

La producción larvaria tiene lugar durante períodos comprendidos entre 23 días (generaciones F<sub>1</sub> y F<sub>2</sub>) y 29 días (generaciones P y F<sub>3</sub>), con valores medios de fertilidad diaria que varían a medida que se suceden las generaciones desde 28 larvas/hembra para la P hasta 36 para la F<sub>3</sub>. Aunque no existen diferencias significativas entre estos valores, el sentido creciente de esa variación y la homocedasticidad de las varianzas, inducen a concluir que la viabilidad de los huevos puestos por hembras descendientes de padres «viejos» aumenta de generación en generación hasta al menos la tercera (Cuadro 8).

Las curvas de la figura 7 indican la variación diaria del número de larvas/hembra; se observa que, tanto el día de mayor fertilidad como la evolución de ésta con el tiempo, coinciden aproximadamente en las cuatro poblaciones; los elevados coeficientes de correlación (p < 0,001) en todos los casos

demuestran, como ocurría con la fecundidad, el buen grado de ajuste de los valores observados a la función potencial-exponencial (Cuadro 9).

Para completar este estudio se ha calculado también el número total de larvas/hembra (Cuadro 8); los valores obtenidos son análogos y superiores a 1.000 en las cuatro generaciones (sólo existen diferencias significativas entre los determinados para F<sub>2</sub> y F<sub>3</sub>, con el más alto en esta última), por lo cual se puede deducir que, en las condiciones experimentales de este trabajo, las poblaciones que hemos considerado «viejas» originan hijos con índices de fertilidad semejantes durante al menos cuatro generaciones sucesivas.

En cuanto a los porcentajes de eclosión diaria y total, aunque en la primera generación se produce un descenso en los niveles de viabilidad de huevos respecto a las demás, en la F<sub>2</sub> y F<sub>3</sub> se recuperan éstos, con valores muy próximos a los obtenidos en la parental; la eclosión total es próxima al 80 % y estadísticamente igual en las 4 generaciones (Cuadro 8).

**Cuadro 9.—Ajuste de los valores de fecundidad y fertilidad a la función exponencial  $y = a \cdot e^{bx} \cdot x^c$  en poblaciones de *Ceratitis capitata* Wied. procedentes de padres de 18 días de edad**

Generación	Fecundidad					
	a	b	c	g.l.	x <sup>2</sup>	r
P	18,4068	-0,1335	1,2457	50	22,91	0,9884***
F <sub>1</sub>	14,1423	-0,1577	1,5055	44	14,96	0,9925***
F <sub>2</sub>	5,9196	-0,1915	2,0091	36	30,72	0,9758***
F <sub>3</sub>	16,2605	-0,1265	1,2966	42	26,13	0,9803***
Generación	Fertilidad					
	a	b	c	g.l.	x <sup>2</sup>	r
P	24,0870	-0,1222	0,9886	47	41,47	0,9539***
F <sub>1</sub>	0,4188	-0,2890	3,5433	32	14,77	0,9935***
F <sub>2</sub>	0,6296	-0,2575	3,1663	34	17,89	0,9783***
F <sub>3</sub>	2,9590	-0,1787	2,1848	42	17,58	0,9879***

\*\*\* Significativamente diferente al nivel de probabilidad del 99,9 % (p < 0,001).

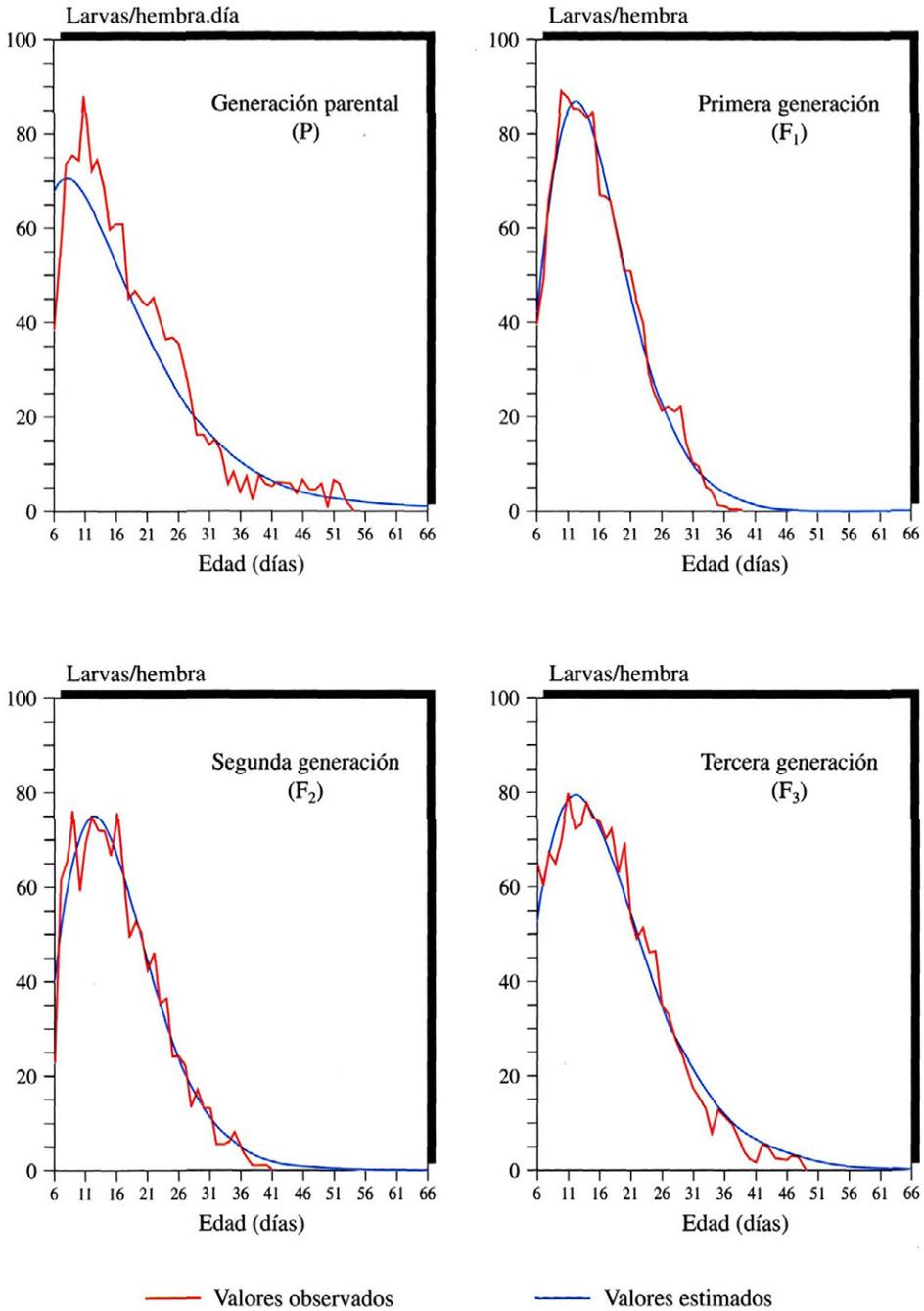


Fig. 7.—Evolución diaria de la fertilidad de *Ceratitidis capitata* Wied. en generaciones sucesivas procedentes de padres de 18 días de edad.

## CONCLUSIONES

De los resultados obtenidos se deduce:

1. En general, el incremento de la edad de la generación parental no afecta de forma negativa a la actividad reproductora de *Ceratitis capitata* Wied., existiendo por el contrario una tendencia a que ese factor incida positivamente en algunos parámetros de la calidad de las pupas y en la fertilidad de las hembras.

2. Para las cinco edades de la generación parental, los machos vivieron significativamente más que las hembras.

3. Las poblaciones procedentes de padres con 18 días de edad no modifican su desarrollo larvario, razón de sexos, actividad reproductora y eficacia biológica respecto a la generación parental y a los descendientes de padres más jóvenes (edad próxima a 5 días) durante al menos tres generaciones sucesivas, pudiéndose utilizar adultos de, al menos, 18 días en los procedimientos de cría de este insecto para investigaciones con parejas aisladas.

## ABSTRACT

ANDRÉS, M.<sup>a</sup> P.; MUÑIZ, M. (1993): Efectos de la edad de la generación parental en la biología reproductiva de *Ceratitis capitata* Wied. (Diptera: Trypetidae). *Bol. San. Veg. Plagas*, **19**(3): 455-474.

Investigations with single pair matings of *Ceratitis capitata* Wied. have been carried out in order to study the influence of five parental ages (5, 10, 15, 21 and 27 days) on pupal quality, fecundity, fertility and longevity of the first filial generation, as well as the influence of high parental age (18 days old parents) on the progeny's reproduction in four successive generations. The results indicate that parental age did not affect the biological response of this species and males lived significantly more than females. Values of parameters defining larval development, sex ratio and reproductive activity of adults coming from 18 days old parents were statistically equals to those obtained from younger ones (about 5 days old parents). We consider important to carry out genetic, ecological and physiological studies in order to define defensive strategies of this insect, as well as migratory movements of old populations.

**Key words:** *Ceratitis capitata*; parental age, reproductive biology, fecundity, fertility, longevity, pupal quality.

## REFERENCIAS

- ALBAJES, R.; SANTIAGO-ALVAREZ, C., 1980: Influencia de la temperatura en el desarrollo de *Ceratitis capitata* (Diptera: Trypetidae). *Ann. INIA/Ser. Agríc.*, **13**: 183-190.
- ANDRÉS, M.<sup>a</sup> P.; MUÑIZ, M., 1984: Desarrollo de una nueva dieta larvaria para *Ceratitis capitata* Wied. *Bol. Serv. Plagas*, **10**: 85-116.
- BURGOS, R.; MUÑIZ, M., 1981: Efectos del 5-fluoruracilo sobre el desarrollo larvario de *Ceratitis capitata* Wied. *Graellsia*, **37**: 97-121.
- 1986: Inhibition of larval growth of *Ceratitis capitata* Wied. by addition of antimetabolites to the larval diet. *Frust. Entomol.*, **9**(22): 129-133.
- CALLAHAN, R. F., 1962: Effects of parental age on the life cycle of the House fly, *Musca domestica* (Diptera: Muscidae). *N. Y. Ent. Soc.*, **70**: 150-158.
- CAVALLORO, F.; DELRIO, G., 1974: Mating behavior and competitiveness of gamma irradiated olive fruit flies. *J. Econ. Entomol.*, **67**(2): 253-255.
- CROVETTI, A.; CONTI, B., 1987: Effect of abiotic factors on *Ceratitis capitata* (Wied.) (Diptera: Trypetidae). III. Larval and total development under constant temperatures. En: *Proceedings of the CEC/IOBC «ad hoc meeting» Fruit Flies of Economic Importance* (Ed. R. CAVALLORO). Abril, 1987. Roma.
- CHAN, Jr. H. T.; TAM, S. Y. T., 1985: Toxicity of alfa-tomatine to larvae of the Mediterranean fruit fly (Diptera: Trypetidae). *J. Econ. Entomol.*, **78**: 305-307.
- FERON, M.; DELANOUÉ, P.; SORIA, F., 1958: L'élevage massif artificiel de *Ceratitis capitata* Wied. *Entomofaga*, **3**(1): 45-53.
- FIMIANI, F., 1989: Pest status: Mediterranean region. En: *Fruit flies. Their biology, natural enemies and control*. Vol. 3A (Eds. A. S. ROBINSON y G. HOOPER). Elsevier. Amsterdam. 39-50.
- HOOPER, G. H. S., 1978: Effects of larval rearing temperature on the development of the Mediterranean

- fruit fly *Ceratitis capitata*. *Entomol. Exp. Appl.*, **64**(5): 1.068-1.071.
- HUSSEIN, E. M. K., 1976: Biological observations on the Mediterranean fruit fly *Ceratitis capitata* (Wied.), given hempa to larvae. *Z. Ang. Entomol.*, **81**(3): 310-314.
- KIRITANI, K.; KIMURA, K., 1967: Effects of parental age on the life cycle of the southern green stink bug, *Nezara viridula*, L. (Heteroptera: Pentatomidae). *Appl. Ent. Zool.*, **2**: 69-78.
- LANGLEY, P. A., 1970: Physiology of the Mediterranean fruit fly in relation to the sterile male technique. En: *Sterile-male technique for control fruit flies*: 25-32. IAEA (Viena).
- LANGLEY, P. A.; MALY, H.; RHUM, F., 1972: Application of the sterility principle for control of the Mediterranean fruit fly (*Ceratitis capitata*): Pupal metabolism in relation to mass-rearing techniques. *Ent. Exp. Appl.*, **15**: 23-34.
- LIQUIDO, N. J.; SHINODA, L. A.; CUNNINGHAM, R. T., 1991: Hosts plants of the Mediterranean fruit fly, *Ceratitis capitata* Wied. (Diptera: Tephritidae): An annotated world review. *Miscellaneous publication 77*. Entomological Society of America, Lanham, M. D.
- LUDWIG, D.; FIORE, C., 1960: Further studies on the relationship between parental age and the life cycle of the mealworm, *Tenebrio molitor*. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, **53**: 595 - 600.
- MARTÍNEZ-BERINGOLA, M. L., 1966: Influencia de la densidad de población larvaria en la duración del desarrollo de *Ceratitis capitata* (Wied.). *I. Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat. (Biol.)*, **63**: 381-390.
- MUÑIZ, M., 1984: Studies on a rapid adaptation of the Mediterranean fruit fly. En: *Proceedings of the CEC/IOBC «ad hoc meeting» Fruit Flies of Economic Importance*. (ED. R. CAVALLORO): 121-124. Agosto, 1984. Hamburgo.
- 1986: Effects of parental age on the fecundity, fertility and longevity of the Mediterranean fruit fly, *Ceratitis capitata* Wied. *Frust. Entomol.*, **9**: 135-140.
- 1991: Sistema para la adaptación de poblaciones de *Ceratitis capitata* Wied. al laboratorio. Patente de invención. N.º de publicación 2018970. CSIC. Madrid.
- MUÑIZ, M.; ANDRÉS, M.ª P., 1983: Investigaciones básicas para la inclusión de *Hansenula anomala* como aporte proteico en la dieta larvaria de *Ceratitis capitata* Wied. (Diptera: Trypetidae). *Graellsia*, **39**: 165-174.
- MUÑIZ, M.; ANDRÉS, M.ª P.; BURGOS, R., 1986: Estudio del comportamiento reproductor de *Ceratitis capitata* Wied. ante el tratamiento con 5-fluoruracilo y radiación gamma. *Graellsia*, **38**: 155-165.
- MUÑIZ, M.; GIL, A., 1984: Desarrollo y reproducción de *Ceratitis capitata* Wied. en condiciones artificiales. *Bol. Serv. Plagas*, Fuera de serie, **2**: 140 pp.
- MUÑIZ, M.; NAVAS, A., 1986: Importance of old males in the reproductive activity of the Mediterranean fruit fly. En: *Proceedings of the Expert's meeting Integrated Pest Control in Citrus-Groves*: 157-163. Marzo, 1985. Acireale.
- MUÑIZ, M.; REY, J. M.ª, 1977: Comportamiento de *Ceratitis capitata* Wied. ante el tratamiento con formaldehído en la dieta larvaria. *Graellsia*, **33**: 279-308.
- O'BRIEN, M. D., 1961: Effects of parental age on the life cycle of *Drosophila melanogaster*. *Ann. Ent. Soc. Amer.* **54**: 412-416.
- SHOUKRY, A.; HAFEZ, M., 1979: Studies on the biology of the Mediterranean fruit fly, *Ceratitis capitata*. *Ent. Exp. Appl.*, **26**: 33-39.
- SOKAL, R. R.; ROHLF, F. J., 1969: *Biometría*. Ed. H. BLUME. Madrid: 832 pp.
- SOUTHWOOD, T. R. E., 1981: Bionomic strategies and population parameters. En: *Theoretical ecology. Principles and applications*. 2.ª Edition. Blackwell Scientific Publications. Oxford: 30-52.
- TSIROPOULOS, G. J., 1985: Effect of parental age and diet of *Dacus oleae* Gmel. (Diptera: Trypetidae) on the biological performance of the filial generation. *Z. Ang. Ent.*, **100**: 339-343.
- TSITSIPIS, J.A., 1980: Effect of constant temperatures on larval and pupal development of the olive fruit flies reared on artificial diet. *Environmental Entomology*, **9**: 764-768.
- VARGAS, R. I.; CAREY, J. R., 1989: Comparison of demographic parameters for wild and laboratory-adapted Mediterranean fruit-fly (Diptera: Trypetidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, **82**(1): 55-59.

(Aceptado para su publicación: 10 febrero 1993)