

DESARROLLO Y MADURACION SEXUAL EN *ANASTREPHA SERPENTINA* (WIEDEMANN) (DIPTERA: TEPHRITIDAE)

Imelda MARTÍNEZ M. *, Vicente HERNÁNDEZ-ORTIZ** y Rodrigo LUNA L. *

Instituto de Ecología A.C.

*Departamento de Ecología y Comportamiento Animal

**Departamento de Biosistemática de Insectos

Apartado Postal 63, Xalapa, Veracruz 91000, MEXICO

RESUMEN

Se estudiaron los ovarios y testículos de *A. serpentina* para describir las modificaciones que ocurren durante la maduración gonádica, determinando la edad en la que alcanzan su madurez sexual. Las hembras requieren de un período de 14 días para la maduración de los ovarios, mientras que los machos presentan una madurez testicular plena a los seis días después de la emergencia. Se presentan datos morfológicos y esquemas del ovario, testículo y el folículo basal.

Palabras Clave: Maduración sexual, *A. serpentina*, ovarios, testículos.

ABSTRACT

Ovaries and testes of *Anastrepha serpentina* were examined to describe the modifications occurring through its gonadal development, and to determine the age of sexual maturation. Females required 14 days for ovarian maturation, whereas males required six days for testes development. Morphological measurements and illustrations of the ovaries, testes and the basal follicles are presented.

Key Words: Sexual maturation, *A. serpentina*, ovaries, testes.

ANTECEDENTES

La familia Tephritidae agrupa a las comunmente conocidas "moscas de la fruta", en la cual uno de los taxa más diversos es el género *Anastrepha* Schiner constituido por 185 especies ampliamente distribuidas en las regiones tropicales y subtropicales del Continente Americano (Hernández-Ortiz y Aluja, 1993).

A todo lo largo de su distribución, este grupo contiene algunas especies de importancia agrícola, puesto que se alimentan de ciertos frutales cultivados, entre estas destacan: *A. ludens* (Loew), *A. obliqua* (Macquart), *A. striata* Schiner, *A. fraterculus* (Wiedemann), *A. suspensa* (Loew) y *A. serpentina* (Wiedemann) (Norrbon y Kim, 1988).

Aún cuando gran parte de la producción frutícola en diversos países americanos se encuentra amenazada por varias de estas especies, el estudio de su biología reproductora ha sido muy limitado. Al respecto, han sido publicados algunos

trabajos (Dampf, 1933; Dodson, 1978) en donde se describe de manera general el aparato reproductor de las hembras de *A. ludens* y *A. suspensa* respectivamente; la maduración del ovario, ha sido estudiada solamente en *A. ludens* (Dickens et al., 1982) y en *A. suspensa* (Nation, 1972); mientras que la ovogénesis ha sido descrita en *A. obliqua* (Bressan y Costa Teles, 1991) y en *Bactrocera* (como *Dacus*) *tryoni* (Froggatt) (Anderson y Lyford, 1965).

El aparato reproductor en los machos ha sido menos estudiado, solamente se conocen estudios sobre su anatomía en *A. suspensa* (Dodson 1978) y sobre la maduración testicular en *A. ludens* (Dickens et al. 1982).

Anastrepha serpentina es una especie de amplia distribución continental desde el sur de los EUA hasta Argentina. En México, se le registra al menos en 16 estados del país (Hernández-Ortiz 1992), cuyas larvas se desarrollan particularmente asociadas con diversas plantas de la familia Sapotaceae, en géneros tales como *Pouteria* Aublet, *Chrysophyllum* L., y *Manilkara* Adanson (Norrbon y Kim, 1988; Hernández-Ortiz, 1992).

A pesar de su importancia, no ha sido estudiado ningún aspecto morfofisiológico de la biología de su reproducción. En el presente trabajo se describen las modificaciones que sufren las gónadas en ambos sexos de *A. serpentina* durante su período de maduración, y se determina la edad en que alcanzan la madurez sexual. Debido al impacto económico de esta especie, y a que sus adultos ovipositan en diversos frutales, el conocimiento de esta información resulta fundamental para la implementación de medidas de control poblacional de estas moscas.

MATERIAL Y METODOS

Los especímenes de *A. serpentina* utilizados para este estudio se obtuvieron a partir de larvas infestando frutos de "zapote mamey" [*Pouteria sapota* (Jacq.) H. Moore & Stearn)], procedentes de la región del Soconusco, Chiapas, así como de frutos de "chicozapote" [*Pouteria campechiana* (Kunth) Baehni], recolectados en la región de Apazapan, Veracruz.

Las larvas maduras y pupas, se mantuvieron en cajas de pupación con vermiculita húmeda, bajo condiciones ambientales promedio de 24°C y 70 % de humedad relativa; la emergencia de los individuos se observó diariamente para conocer su edad exacta.

A partir de la emergencia de los adultos, se separaron por edades colocándolos en jaulas de 30 x 30 x 30 cm con tela mosquitero, las cuales se mantuvieron bajo las mismas condiciones ambientales y con alimento en forma permanente. El alimento se reemplazó cada tercer día, y estuvo elaborado a base de una mezcla

en proporción de 3:1 de azúcar y proteína hidrolizada diluida en agua, impregnada en bandas de papel absorbente de 5 x 10 cm.

Se estudiaron 150 individuos de cada sexo repartidos en quince edades, separadas entre sí 24 horas. De cada edad se hizo la disección 10 hembras y 10 machos, excepto de las edades de 13 a 15 días en las que se observaron entre 4 y 8 individuos.

El aparato reproductor de ambos sexos, se obtuvo individualmente por microdisección en una solución de Ringer para insectos. Todos los aparatos reproductores fueron dibujados *in vivo*, a escala, con la ayuda de la cámara clara. Posteriormente se fijaron en Carnoy sobre porta objetos y fueron teñidos *in toto* con Feulgen-verde luz. Algunos de ellos fueron fijados con Bouin e incluidos en celoidina-parafina. Los cortes histológicos de 6 μm se tiñeron con la técnica de PAS-Hematoxilina o con la de AZAN (Gabe, 1968).

Para cada una de las edades se hizo el análisis morfométrico de los ovarios y de los testículos. Se tomó en consideración la media y el error standard del largo y el ancho de cada uno de estos órganos. También se consideró el estado de madurez de los ovarios y los testículos observando los órganos *in toto* y los cortes histológicos en cada una de las edades consideradas.

RESULTADOS

El aparato reproductor de las hembras de *A. serpentina* está formado por dos ovarios, cada uno de ellos con 20 a 24 ovariolas politróficas, dos oviductos laterales, un oviducto común, dos glándulas accesorias con sus respectivos conductos y tres espermatecas también con sus conductos respectivos, la vagina, y el conducto vaginal que desemboca en el ovipositor (Fig. 1A).

El aparato reproductor de los machos consta de dos testículos, dos conductos deferentes, un conducto eyaculador, las glándulas accesorias, el apodema eyaculador y el edeago (Fig. 1B).

Maduración ovárica

El período estudiado de maduración del ovario comprende desde la emergencia de las hembras hasta la maduración de los ovocitos. Por cada edad se estudiaron 10 hembras, excepto de los 13 a los 15 días, edades en las cuales solo se consideraron entre 4 y 8 hembras.

En las hembras recién emergidas, los ovarios son inmaduros y tienen una talla muy pequeña (largo = 0.53 ± 0.04 mm; ancho = 0.38 ± 0.02 mm) (Fig. 2). Cada ovariola presenta solamente el germario largo y delgado de 0.25 mm de longitud aproximadamente, y el vitelario aún no está desarrollado (Fig. 3A).

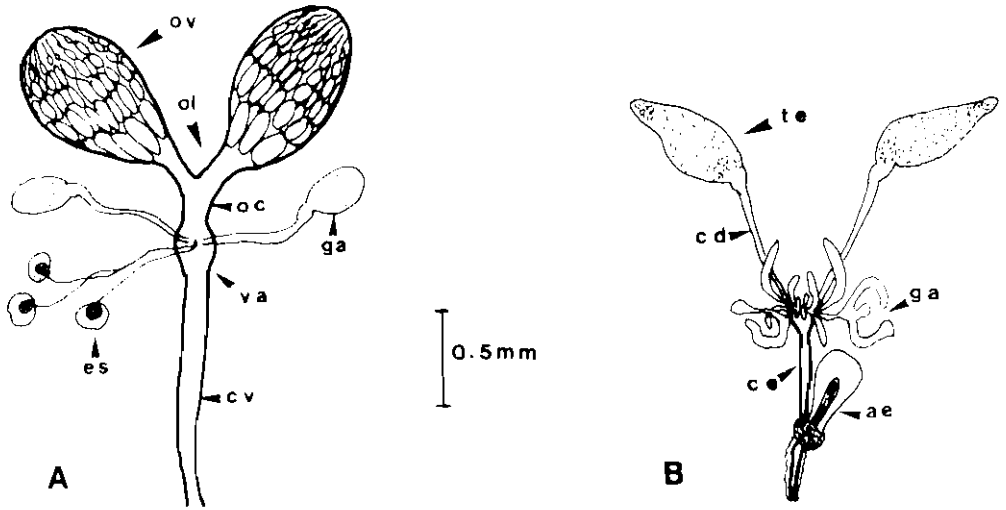


Figura 1

Esquema del aparato reproductor en *A. serpentina*; A. Hembras: **cv**, conducto vaginal; **es**, espermateca; **ga**, glándula anexa; **oc**, oviducto común; **ol**, oviducto lateral; **ov**, ovario; **va**, vagina. B. Machos: **ae**, apodema eyaculador; **cd**, conducto deferente; **ce**, conducto eyaculador; **ga**, glándulas anexas; **te**, testículos.

A los cinco días de edad, los ovarios han incrementado ligeramente su talla (largo = 0.75 ± 0.08 mm; ancho = 0.59 ± 0.04 mm) (Fig. 2). En cada ovariola, el germario mide alrededor de 0.12 mm de largo; el vitelario se ha desarrollado y tiene una longitud aproximada de 0.55 mm, presentando cuatro folículos en desarrollo (Fig. 3B).

En esta especie, cada folículo ovárico contiene un ovocito en posición basal y quince células nutricias desplazadas a la porción apical. A los cinco días de edad, el folículo basal tiene una longitud de 0.15 mm, mientras que las células nutricias y el ovocito que son del mismo tamaño, miden aproximadamente $50 \mu\text{m}$ (Figs. 4A y 5). En el citoplasma del ovocito se observan escasos gránulos de vitelo muy pequeños, lo cual indica que la vitelogénesis ha comenzado.

A los ocho días de edad, el primer folículo basal de cada ovariola ha alcanzado una longitud de 0.35 mm, las células nutricias miden $70 \mu\text{m}$ de diámetro y el

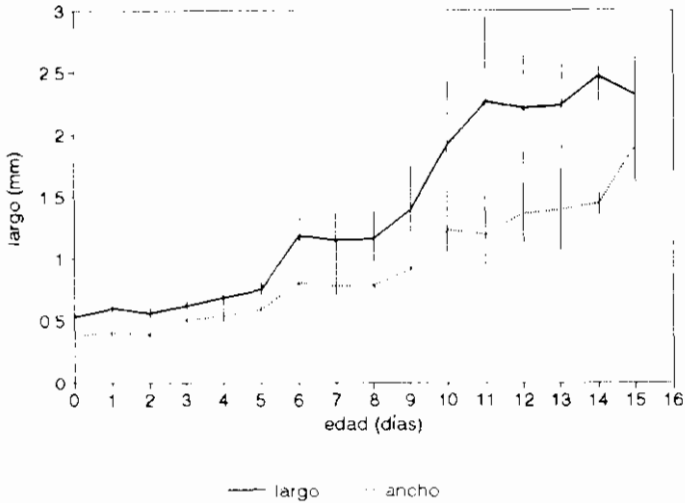


Figura 2

Modificaciones en la media de la longitud y el ancho de los ovarios *in vivo* de *A. serpentina* durante el período de maduración gonádica. Las barras verticales representan el error standard. Para cada edad $n=10$, excepto en las edades de 13 días ($n=5$), 14 días ($n=4$) y 15 días ($n=8$). La edad cero corresponde a las recién emergidas.

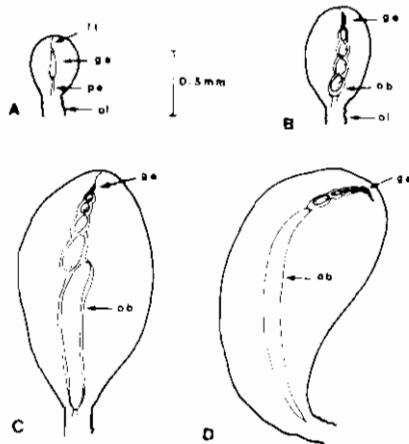


Figura 3

Esquemas del ovario *in toto* de *A. serpentina*, representando las etapas principales del proceso de maduración de una sola ovariola. A. A la emergencia; B. a los cinco días; C. a los diez días; D. a los catorce días. ft, filamento terminal; ge, germario; ob, ovocito basal; ol, oviducto lateral; pe, pedicelo.

ovocito ya ha acumulado vitelo incrementando su longitud a aproximadamente $127 \mu\text{m}$ (Figs. 4B y 5).

A la edad de diez días, los ovarios han incrementado 4 veces el tamaño que tenían a los 5 días (largo = $1.92 \pm 0.51 \text{ mm}$; ancho = $1.23 \pm 0.26 \text{ mm}$) (Fig. 2). El germario de cada ovariola mantiene el mismo largo que a los 5 días; el vitelario ha aumentado su longitud hasta 1.80 mm y contiene 5 folículos (Fig. 3C). El folículo basal de cada ovariola mide 1.25 mm de largo, mientras que las células nutricias miden $70 \mu\text{m}$, y el ovocito ha alcanzado una longitud de 1.27 mm (Fig. 4C y 5).

A los doce días después de la emergencia, el ovario ha alcanzado una talla mayor (largo = 2.21 mm ; ancho = 0.48 mm) (Fig. 2). El germario mantiene el mismo tamaño que en las edades anteriores; el vitelario presenta 5 folículos y es muy largo. El folículo basal de la mayoría de las hembras tiene una talla de 1.60 mm de largo (Fig. 5); las células nutricias son más pequeñas que a los diez días, ya que aparentemente a esta edad comienzan su degeneración. El ovocito en la mayoría de las hembras ha crecido hasta 1.50 mm , y en algunas es mayor.

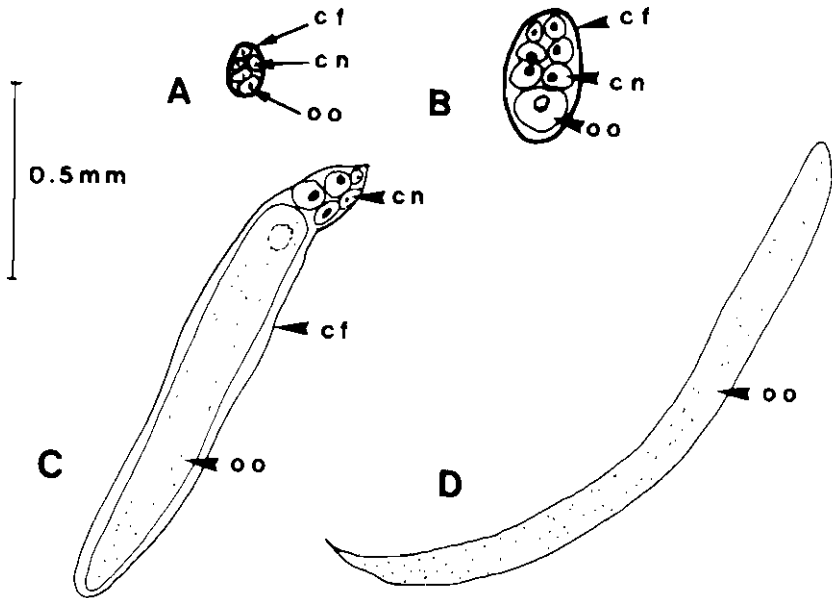


Figura 4

Esquemas de cortes histológicos de los folículos basales de *A. serpentina* durante su maduración. Técnica de PAS Hematoxilina. A. a los 5 días; B. a los ocho días; C. a los diez días; D. a los catorce días. cf, células foliculares; cn, células nutricias; oo, ovocito.

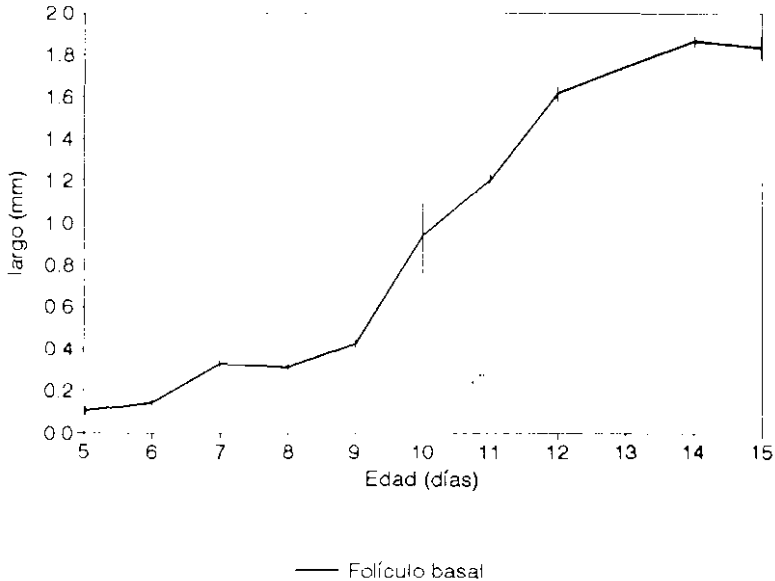


Figura 5

Modificaciones en la media de la longitud del folículo basal *in toto* de *A. serpentina* durante su maduración. Las barras verticales representan el error standard. En cada edad $n = 10$.

A los catorce días todas las hembras presentan los ovarios maduros, son muy voluminosos y pueden llegar a alcanzar un tamaño de 2.47 ± 0.18 mm de largo por 1.44 ± 0.09 mm de ancho (Fig. 2). En cada ovariola el germario mide lo mismo que en las edades anteriores; el vitelario casi tiene el mismo largo que la ovariola (2.28 mm) y presenta cinco folículos (Fig. 3D). Los folículos basales miden 2 mm *in vivo* y están ocupados totalmente por el ovocito, las células nutricias han degenerado completamente. Los ovocitos basales de todas las ovariolas están maduros y presentan la talla de puesta de aproximadamente 2 mm, son largos y ligeramente curvos (Fig. 3D y 4D).

Los ovarios de las hembras de quince días de edad, son ligeramente más cortos que los de las hembras de catorce días (Fig. 2), lo cual es debido a que en esta edad los ovocitos penetran parcialmente en el oviducto lateral.

Durante el proceso de maduración, se observa que el crecimiento del folículo basal es lento hasta el noveno día, y muy acelerado de esta edad hasta el catorceavo día (Fig. 5). Observando el crecimiento del folículo basal y en particular del ovocito, aparentemente la previtelogénesis se lleva a cabo desde la emergencia hasta los 3 o 4 días de edad. La vitelogénesis se inicia lentamente a partir de los

5 días, y se intensifica entre 9-14 días ya que durante este período hay gran acumulación de vitelo (Figs. 3, 4 y 5). Mientras esto sucede en los ovocitos basales, en los ovocitos subsecuentes la vitelogénesis está detenida (Fig. 3).

En *A. serpentina*, la maduración de los ovarios se lleva a cabo en un período de 14 días después de la emergencia. A los 14 días la mayoría de las hembras presentan el ovocito basal con la talla de puesta en todas las ovariolas. Comparando el tamaño del ovario entre edades de 10 y 14 días no existen diferencias notables (Fig. 2), sin embargo, si comparamos el folículo basal, a los 10 días es más pequeño presentando el ovocito y las células nutricias, mientras que a los 14 días, la cavidad folicular está ocupada solamente por el ovocito basal de gran tamaño y las células nutricias se han reabsorbido por completo (Figs. 4 y 5).

Estos datos sugieren que la hembras de *A. serpentina* realizan las primeras oviposiciones alrededor de esta edad, como lo confirman los datos de Jácome (1995), en donde individuos expuestos a una dieta de carbohidratos y proteínas tienen un período de preoviposición de 15 días.

Maduración testicular

En los machos recién emergidos, la espermatogénesis ya ha comenzado, aunque los testículos presentan el menor tamaño observado (largo = 0.85 ± 0.06 mm; ancho = 0.42 ± 0.02 mm) (Fig. 6), en la región apical se encuentra el germario que tiene un longitud de $100 \mu\text{m}$, con espermatogonias de $12 \mu\text{m}$ de diámetro. Junto a este se encuentra la zona de cistos de espermatocitos primarios que mide alrededor de $100 \mu\text{m}$ de longitud, con espermatocitos primarios que miden $10 \mu\text{m}$ de diámetro; le sigue la zona de cistos de espermatocitos secundarios que mide aproximadamente $150 \mu\text{m}$ de longitud y cuyos espermatocitos secundarios miden $6 \mu\text{m}$ de diámetro; a continuación se encuentra la zona de cistos de espermátidas, que mide alrededor de $200 \mu\text{m}$. La zona basal del testículo mide aproximadamente $300 \mu\text{m}$ de longitud; en ella ya se observan espermátides, que no son muy numerosos (Fig. 7A). Además, a partir de esta edad se pueden observar los espermatozoides también en los conductos deferentes, lo que indica que los machos están maduros y pueden comenzar a copular.

Durante la maduración testicular, la zona de espermatozoides libres tiene la mayor variación en longitud; a la edad de tres días mide alrededor de $90 \mu\text{m}$ de longitud y no contiene espermatozoides, mientras que a los seis días a aumentado al doble o más y contiene abundantes espermatozoides.

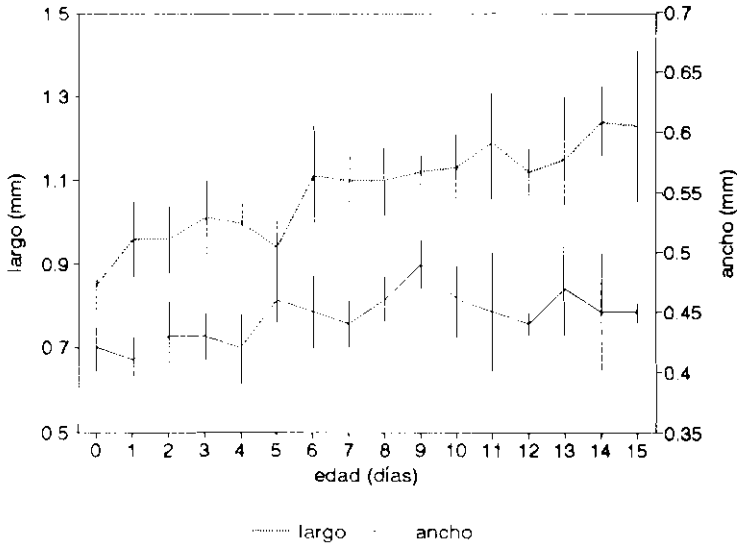


Figura 6

Modificaciones en la media de la longitud y el ancho *in vivo* de los testículos de los machos de *A. serpentina*. Las barras verticales representan el error standard. Desde la emergencia hasta los 10 días de edad $n=10$, a los 11 días $n=7$, a los 12 $n=3$ y de 13 a 15 días $n=4$. La edad cero corresponde a la emergencia.

Al tercer día después de la emergencia, los testículos han aumentado ligeramente su talla (largo = 1.02 ± 0.10 mm; ancho = 0.43 ± 0.02) (Fig. 6). La actividad de espermatogénesis es más obvia; el germario y la zona de cistos de espermatoцитos primarios miden lo mismo que a la emergencia. La zona de cistos de espermatoцитos secundarios aumenta ligeramente su longitud a $200 \mu\text{m}$; mientras que la zona de cistos de espermátidas y la zona de espermatoцesmos tienen la misma longitud que en la edad anterior. Sin embargo, en todas las diferentes regiones se observan mayor cantidad de cistos que a la emergencia (Fig. 7B).

Al sexto día después de la emergencia los testículos han aumentado su tamaño (largo = 1.11 ± 0.12 mm; ancho = 0.45 ± 0.03 mm) (Fig. 6). Se observa claramente el germario y las cinco zonas de cistos en los diferentes estadios de espermatogénesis como desde los 3 días de edad, pero en cada una de las regiones la cantidad de células es mucho mayor. Aparece una nueva zona en la base del testículo, la zona de espermatoцidos libres que es la más grande, en donde se encuentran gran cantidad de espermatoцidos y puede llegar a medir $200 \mu\text{m}$ (Fig. 7C-D).

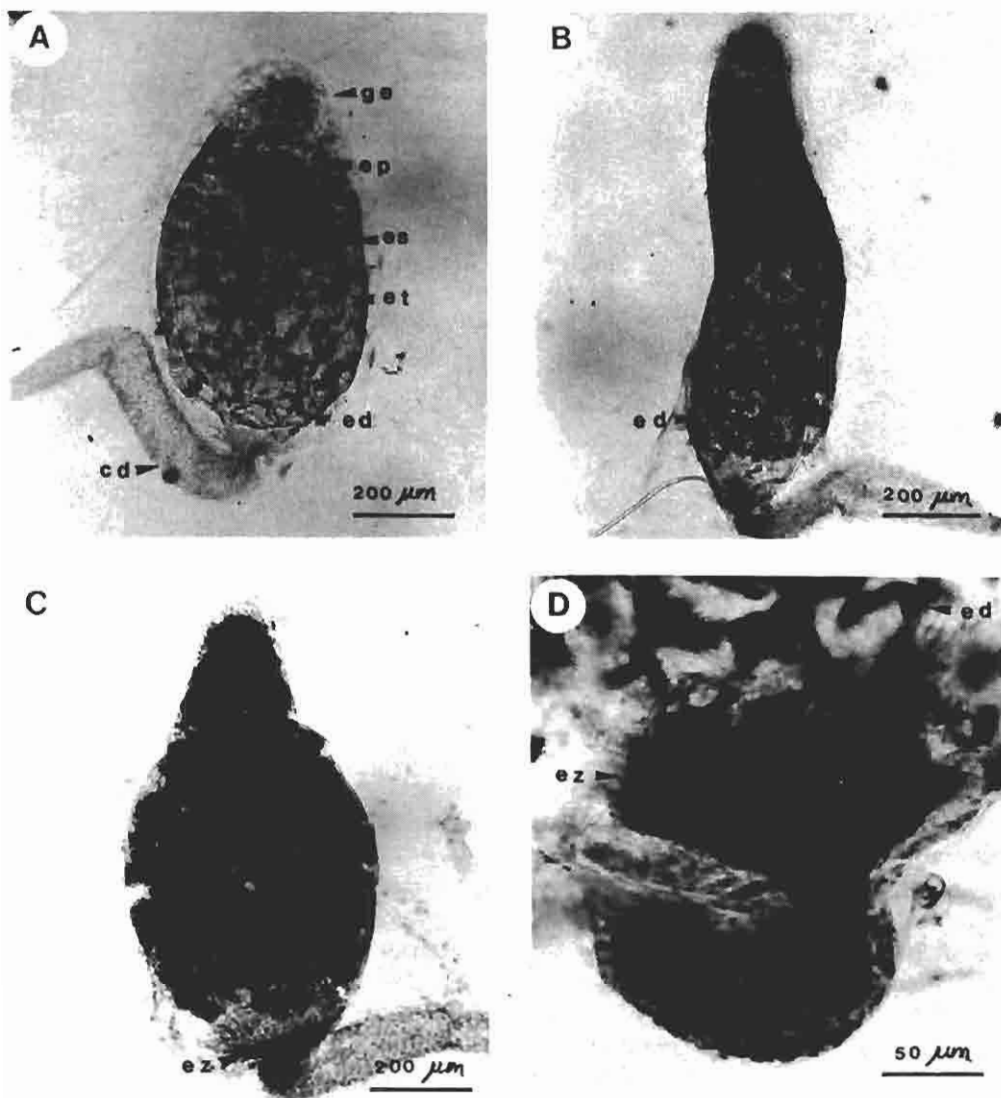


Figura 7

Micrografías de los testículos de *A. serpentina*, (*in toto*, técnica de Feulgen-verde luz); A. a la emergencia; B. a los tres días; C. a los seis días de edad; D. acercamiento a la zona de espermatozoides a los seis días de edad. cd, conducto deferente; ez, espermatozoides; ep, zona de cistos de espermatoцитos primarios; es, zona de cistos de espermatoцитos secundarios; ed, zona de los espermato-desmos; et, zona de cistos de espermátidas; ge, germario.

Entre las edades de 6 a 15 días después de la emergencia, el tamaño del testículo presenta variaciones llegando a presentarse tallas de hasta 1.24 ± 0.08 mm de largo por 0.45 ± 0.05 de ancho (Fig. 6); en los testículos de esta talla, la zona basal y los conductos deferentes contienen abundantes espermatozoides.

DISCUSION

La morfología del aparato reproductor en hembras y machos de *A. serpentina* es semejante al descrito para otras especies de Tephritidae (Williamson, 1989), excepto por la presencia de tres espermatecas en las hembras, característica aparentemente generalizada en especies de *Anastrepha*, a diferencia de diversas especies de Dacinae y Tephritinae que solamente presentan dos espermatecas (Dodson, 1978).

En relación con la maduración gonádica, se ha citado que entre los factores más importantes se encuentra la temperatura promedio en la cual se desarrollan los adultos, así como la calidad de su alimentación (Fletcher, 1989). Los adultos de géneros como *Rhagoletis*, *Ceratitis*, *Anastrepha* y *Dacus*, son incapaces de sostener una alta fecundidad sin la ingestión de agua y ciertos nutrientes como carbohidratos, aminoácidos, vitamina B y sales, ya que estas substancias son esenciales para el desarrollo ovárico (Bateman, 1972; Prokopy y Roitberg, 1984)). Sin embargo, Landolt (1984) demostró que las hembras de *Toxotrypana curvicauda* Gerstaecker no requieren de tales nutrientes para su maduración sexual, ya que posiblemente los adquieren del hospedero durante la alimentación larvaria.

Los tiempos de maduración sexual también se pueden modificar de manera intraespecífica debido a la procedencia del material, ya que usualmente las cepas de laboratorio presentan períodos de madurez más cortos en relación con cepas silvestres de la misma especie, debido a que las hembras presentan folículos previtelogénicos desde la emergencia como es el caso de *Ceratitis capitata* (Wiedemann) (Williamson, 1989).

Bajo condiciones similares de alimentación, se ha establecido que particularmente las hembras de diversos Tephritidae presentan diferencias en los tiempos de maduración; en *Bactrocera tryoni* (Froggatt) (= *Strumeta tryoni*) se sabe que las hembras maduran sexualmente entre los 12-14 días de edad (Fletcher, 1969); *Rhagoletis pomonella* (Walsh) tiene un período de preoviposición de 9-10 días (Dean, 1935; Webster y Stoffolano, 1978); en cepas de laboratorio, *C. capitata* tiene un corto período de 3-4 días (Hanna, 1938); y *T. curvicauda* alcanza su madurez ovárica entre los 5-6 días de edad (Landolt, 1984). El período de maduración ovárica en las especies de *Anastrepha*, también es variable; en *A. ludens*, esta maduración se alcanza alrededor de los 9 días después de la

emergencia (Dickens *et al.* 1982); y en *A. suspensa*, las hembras alcanzan su madurez gonádica a los 11 días (Nation 1972), pero su cepa de laboratorio alcanza su madurez 5 días antes (Mazomenos *et al.* 1977).

En condiciones de laboratorio, los datos de Liedo *et al.* (1992) señalan que las hembras de *A. serpentina* tienen una fecundidad neta entre 488 y 506 huevos/hembra, y esta se encuentra por debajo de las proporciones observadas para *A. obliqua* y *A. ludens*. Esto podría estar relacionado con el período de maduración ovárica relativamente más largo (14 días postemergencia). De acuerdo con los resultados de este trabajo, *A. serpentina* posee en cada ovario de 20-24 ovariolas, estimándose que cada hembra puede producir alrededor de 40-48 huevos durante la primera puesta.

De acuerdo con los datos de Drew (1969), Nation (1972), Webster y Stoffolano (1978), y Dickens *et al.* (1982), los machos maduran sexualmente en un período más corto que las hembras (usualmente entre los 5 y 7 días de edad). En los machos de *A. serpentina*, la maduración sexual también es mucho más rápida, dado que la espermatogénesis se inicia previamente a la emergencia, observándose espermatodesmos en la base del testículo en machos recién emergidos. La maduración concluye en un período de seis días, cuando los espermatozoides se encuentran en abundancia en la base del testículo y en los conductos deferentes.

La diferencia en el tiempo de maduración gonádica entre ambos sexos, podría estar relacionada fundamentalmente con los requerimientos dietéticos de cada sexo. Según Webster y Stoffolano (1978), en los machos de *R. pomonella*, la espermatogénesis es independiente de la dieta y los requerimientos proteicos para el desarrollo de las glándulas accesorias son mínimos; mientras que en las hembras, estos requerimientos son más importantes, ya que tienen una influencia determinante en la maduración ovárica (particularmente durante la vitelogénesis), así como en las glándulas accesorias.

AGRADECIMIENTOS

Este estudio se llevó a cabo con fondos del Departamento de Ecología y Comportamiento Animal y del Departamento de Biosistemática de Insectos del Instituto de Ecología (cuenta 902-38). Agradecemos al personal del Programa Moscamed (SARH-DGSV) de Tapachula, Chiapas, así como a nuestros colegas de nuestra Institución, Martín Aluja y Gema Quintero por su colaboración al facilitarnos el material biológico utilizado. Nuestro reconocimiento a Magdalena Cruz R. por su ayuda en la elaboración del material gráfico, así como a dos revisores anónimos por sus valiosas sugerencias al manuscrito original.

LITERATURA CITADA

- Anderson, D.T. & G.C. Lyford**, 1965. Oogenesis in *Dacus tryoni* (Frogg.) (Diptera: Tryptetidae). *Australian Jour. Zool.* 13: 423-435.
- Bateman, M.A.** 1972. The ecology of fruit flies. *Ann. Rev. Entomol.* 17: 493-518.
- Bressan, S. & M. da Costa Teles**, 1991. Ovocênese em *Anastrepha obliqua* (Macquart, 1835) (Diptera, Tephritidae). *Revta. bras. Ent.* 35(4): 691-693.
- Dampf, A.**, 1933. Estudio sobre el oviscapto de las moscas de la fruta (*Anastrepha* spp.) de México. *Irrigación en Méx.* 6(3): 253-265.
- Dean, R.W.**, 1935. Anatomy and postpupal development of the female reproductive system in the apple maggot fly, *Rhagoletis pomonella* Walsh. *New York State Agric. Exper. Sta. Tech. Bull.* 229, 31 pp.
- Dickens, J.C., E. Solís & W.G. Hart**, 1982. Sexual development and mating behavior of the Mexican fruit fly, *Anastrepha ludens* (Loew). *Southwest. Entomol.* 7(1): 9-15.
- Dodson, G.**, 1978. Morphology of the reproductive system in *Anastrepha suspensa* (Loew) and notes on related species. *Florida Entomol.* 61(4): 231-239.
- Drew, R.A.** 1969. Morphology of the reproductive system of *Strumeta tryoni* (Froggatt) (Diptera: Tryptetidae) with a method of distinguishing sexually mature adult males. *J. Aust. ent. Soc.* 8: 21-32.
- Fletcher, B.S.** 1969. The structure and function of the sex pheromone glands of the male Queensland fruit fly, *Dacus tryoni*. *J. Insect Physiol.* 15: 1309-1322.
- Fletcher, B.S.** 1989. Temperature-development rate relationships of the immature stages and adults of tephritid fruit flies. In: *Fruit flies. Their biology, natural enemies and control Vol. 3A* (Robinson A.S. and Hooper G. Eds.), pp: 273-289.
- Gabe, M.** 1968. *Techniques histologiques*. Masson et Cie., Ed. 1113 pp.
- Hanna, A.D.** 1938. Studies on the Mediterranean fruit fly: *Ceratitis capitata* Wied. I. The structure and operation of the reproductive organs. *Bulletin de la Société Française D'Entomologie* 22: 39-52.
- Hernández-Ortiz, V.** 1992. El género *Anastrepha* Schiner en México (Diptera: Tephritidae). Taxonomía, distribución y sus plantas huéspedes. *Publ. 33 Instituto de Ecología, México*, 162 pp.
- Hernández-Ortiz, V. y M. Aluja**, 1993. Listado de especies del género Neotropical *Anastrepha* (Diptera: Tephritidae) con notas sobre su distribución y plantas hospederas. *Folia Entomol. Mex.* 88: 89-105.
- Jácome, A.M.I.** 1995. Comportamiento de alimentación de la mosca del zapote *Anastrepha serpentina* (Wiedemann) (Diptera: Tephritidae). *Tesis Profesional, Univ. Veracruzana, México*, 87 pp + anexos (Sin publ.).
- Landolt, P.J.** 1984. Reproductive maturation and premating period of the papaya fruit fly, *Toxotrypana curvicauda* (Diptera: Tephritidae). *Florida Entomol.* 67: 240-244.
- Liedo, P., J.R. Carey, H. Celedonio & J. Guillén**, 1992. Size specific demography of three species of *Anastrepha* fruit flies. *Entomol. exp. appl.* 63: 135-142.
- Mazomenos, B., J.L. Nation, W.J. Coleman, K.C. Dennis & R. Sponda**, 1977. Reproduction in Caribbean fruit flies: Comparisons between a laboratory strain and a wild strain. *Florida Entomol.* 60: 139-144.

- Nation, J.L.** 1972. Courtship behavior and evidence for a sex attractant in the male Caribbean fruit fly, *Anastrepha suspensa*. *Ann. Entomol. Soc. Amer.* 65(6): 1364-1367.
- Norrbom, A.L. & K.C. Kim,** 1988. A list of the reported host plants of the species of *Anastrepha* (Diptera: Tephritidae). *U.S. Dept. Agric. APHIS-PPQ, Aphis* 81-52, 114 pp.
- Prokopy, R.J. & B.D. Roitberg,** 1984. Foraging behavior of the true fruit flies. *Amer. Sci.* 72: 41-49.
- Webster, R.P. & J.G. Stoffolano,** 1978. The influence of diet on the maturation of the reproductive system of the Apple Maggot, *Rhagoletis pomonella*. *Ann. Entomol. Soc. Amer.* 71(6): 844-849.
- Williamson, D.L.** 1989. Oogenesis and spermatogenesis, *In: Fruit flies. Their biology, natural enemies and control Vol. 3A* (Robinson A.S. and Hooper G. Eds.) pp. 141-151.

Recibido: 13 marzo 1995

Aceptado: 30 junio 1995