

# ARTÍCULOS TÉCNICOS

## LAS MOSCAS DE LAS FRUTAS (DIPTERA: TEPHRITIDAE)

Ligia Nuñez B, Bióloga, M S, Ph D\*

### RESUMEN

Las verdaderas moscas de las frutas (Diptera Tephritidae) son aproximadamente 4 000 especies descritas, las que han sido estudiadas tienen hábitos fitófagos. Los adultos depositan sus huevos dentro de tejidos sanos del fruto y las larvas pueden desarrollarse en frutas, óvulos, semillas, partes de la estructura vegetativa, flores, hojas o tallos de la planta. Las especies de los géneros *Rhagoletis*, *Bactrocera*, (= *Dacus* en parte), *Dacus*, *Ceratitis*, *Anastrepha* y *Toxotrypana* se desarrollan en frutas cultivadas y, por tanto, su daño tiene importancia económica considerable. Esta revisión bibliográfica se refiere principalmente al origen, distribución, biología, ecología y comportamiento de especies de estos géneros, y contiene datos interesantes y útiles para orientar la investigación y el desarrollo de planes de manejo integrado.

**Palabras Claves Adicionales:** Origen, distribución, biología, ecología, movimientos

### ABSTRACT

#### The True Fruit Flies (Diptera: Tephritidae)

The true fruit flies (*Diptera Tephritidae*) are about 4 000 described species, all of the known up to now are phytophagous. The adults lay the eggs inside healthy tissues, and the larvae feeds in fruits seeds, ovaries, vegetative structures, flowers, leaves or stems. The species of the genera *Rhagoletis*, *Bactrocera*, (= *Dacus* in part), *Dacus*, *Ceratitis*, *Anastrepha* and *Toxotrypana* develop in fleshy fruits and its damage is economically important. This work contains general information on the origin, distribution, biology, ecology and behavior of the last genera, which is of interest and utility to orient basic research and development of integrated pest management plans.

**Additional Index Words:** Origin, distribution, biology, ecology, movements

---

La familia Tephritidae comprende aproximadamente 4.000 especies descritas, cuyas larvas tienen hábitos fitófagos primarios diversos. La denominación común de mosca de las frutas, aplicada a las especies que atacan frutas, puede utilizarse también con referencia a las familias Drosophilidae, Loncheidae, Otitidae, Neriidae y otras, que en su mayoría son fitófagas secundarias. Los datos que se presentan en este artículo se refieren exclusivamente a

la familia Drosophilidae por agrupar géneros de importancia económica y cuarentenaria. Es difícil ofrecer una revisión completa del tema, en parte por la dificultad de acceso a toda la literatura existente y en parte porque pretender estar actualizado es una utopía, pues debido a la importancia científica y económica de esta familia a nivel mundial ha sido y es objeto de una investigación dinámica en los campos básicos y aplicados, y de una continua

---

\* Inspección y Cuarentena Vegetal. Laboratorio de Tratamientos Cuarentenarios. ICA, AA 685 Ibagué, Colombia

producción de nuevas publicaciones sobre la materia

### PRINCIPALES GÉNEROS, ORIGEN Y DISTRIBUCIÓN

Las verdaderas moscas de las frutas (*Diptera Tephritidae*) presentan hábitos diversos asociados con el sitio de oviposición y los tejidos que sirven de sustrato para la alimentación de las larvas. En relación con estos aspectos Zwolfer, citado por Dodson (1987), define tres categorías de moscas: la primera está conformada por especies que ovipositan en estructuras vegetativas e inflorescencias, y que al desarrollarse actúan como formadores de agallas, minadores de hojas y tallos, comedores de semillas o de partes de las flores, las otras dos categorías las conforman especies que se desarrollan en frutas y actúan como polífitas u oligofitas y monofitas. Por razones económicas, las especies más estudiadas corresponden a las dos últimas categorías. En cambio, se ha prestado poca atención al primer grupo, a pesar de la importancia que algunas de estas especies tienen como agentes de control natural de malezas, tal como lo señalan publicaciones disponibles como la de Turner (1994), quien estudió especies de los géneros *Chaetorellia*, *Terelia* y *Urophora* introducidas de Europa y Asia, para el control de malezas del género *Centaurea* spp (*Asteraceae = Compositae*), de amplia distribución en las praderas de Norte América. Las larvas de estas especies atacan el capítulo floral e inducen lignificación y formación de agallas que finalmente reducen la formación de semillas y previenen el incremento del número de plantas.

La especie *U. solstitialis* L., introducida de Europa a Australia para el control de la maleza *Cardus nutans* L., alcanzó una reducción del 45% en la producción de semillas (Woodburn, 1994). La *Trupanea imperfecta* (Coquillett) es un agente potencial para el control del cactus *Bebbia juncea* (Benth.) Greene perteneciente a la familia *Asteraceae* que se encuentra distribui-

da en el desierto del sur de California (Goeden, 1988). Las especies *Aciurina trixa* Curran y *Valentibulla dodsoni* Foote, estudiadas por Dodson (1987), forman agallas en los tallos de *Chrysothamnus* spp, un cardo de amplia distribución en el oeste de los Estados Unidos. La especie *Eileia, fratria* (Loew) es uno de los minadores de hojas reconocido en malezas de la familia Norte América, y la *E. heraclei* (L.) corresponde al minador de apio (*Apium graveolens* L.) que se halla distribuido en Europa (Tauber y Toschi, 1965).

Las especies que utilizan frutas como sustrato para el desarrollo de sus larvas, son objeto de investigación continua, dada su gran importancia económica para la fruticultura mundial. Sin embargo, las especies más importantes pertenecen a los géneros *Bactrocera* Fabricius (*Dacus* en parte), *Dacus* Fabricius, *Ceratitis* Macley, *Rhagoletis* Loew, *Anastrepha* Schiner y *Toxotrypana* Gerstaecker, las cuales, además del daño directo que causan, constituyen la principal barrera sanitaria para el comercio internacional de frutas y hortalizas. Este trabajo se orienta en forma especial a estos seis géneros de moscas.

Debido a su diversidad de hábitos, amplia distribución geográfica y continua especialización, la familia *Tephritidae* es objeto de permanentes revisiones, y en forma constante se presentan cambios en la denominación de las especies y reubicaciones en los niveles jerárquicos de género y subfamilias, fundamentalmente.

### Género *Bactrocera* (= *Dacus*) y *Dacus* Fabricius 1805

Los géneros *Bactrocera* (*Dacus*) y *Dacus* F se ubican junto con 50 géneros más en la subfamilia *Dacinae*. Aun cuando no hay claridad aparente en la separación de estos dos géneros, las especies de origen Indoaustraliano se denominan *Bactrocera* (*Dacus*). Dicha subfamilia comprende aproximadamente 700 especies descritas, pero con la constante descripción de nue-

vos especímenes, es posible que su número se incremente en forma progresiva. Estas especies son originarias y endémicas de los bosques húmedos de la zona tropical y subtropical de África, Asia y sur del Pacífico, excepto la mosca del olivo, *D oleae* Rossi, especie establecida en la región del Mediterráneo Europeo. En Australia se han identificado 85 géneros de plantas hospedantes de especies de *Bactrocera*, de las cuales el 80% practican hábitos monófagos, como polífagos únicamente se califican las especies *B. tryoni* Froggart y *B. neohumeralis* Hendel. Las especies frugívoras que han llegado a constituir plagas de real importancia económica en otras áreas del mundo tienen hábitos polífagos y producen varias generaciones al año; ejemplos de ellas son las especies *B. dorsalis* Haldel, *B. cucurbitae* Coquillette, *B. tryoni* Frogger y *B. zonatus* Hendel. La excepción a este concepto se aplica a la mosca del olivo o aceituno, *D oleae* (Fletcher, 1987).

Las especies *B. cucurbitae* o mosca del melón y *B. dorsalis*, la mosca oriental de las plantas, fueron introducidas en Hawái desde finales del siglo XIX (Fletcher, 1987) y en 1983 se le confirmó como plaga potencial de las solanáceas (Vargas y Nishida, 1985). Estas tres especies y la mosca del Mediterráneo, introducida en 1910, constituyen las principales plagas de la fruticultura de estas islas. En varias oportunidades se han llevado a California las especies *B. dorsalis* y *B. cucurbitae*, pero han sido erradicadas con éxito (Foote, 1980).

Posiblemente hacia 1975 se introdujo en Suriname una especie conocida como mosca de la carambola, la cual es endémica en Indonesia, Malasia y Tailandia. Inicialmente esta plaga fue identificada como un complejo de *B. dorsalis*, pero en la actualidad se ha aclarado que en su lugar de origen, actualmente establecido en Suriname, dicho complejo está representado por dos géneros temporalmente llamados taxa A y taxa B. El complejo introducido en Suriname es el A, que en Malasia se desarrolla en

ocho especies de plantas cultivadas y 21 silvestres, una de las principales es la carambola (*Averrhoa carambola* L.), de donde se deriva el nombre común arriba señalado.

Hasta 1992, en Suriname se habían confirmado 13 especies de plantas hospedantes, entre las cuales pueden considerarse como importantes la guayaba (*Psidium guayaba* L.), el mango (*Mangifera indica* L.), el marañón (*Anacardium occidentale* L.), la toronja (*Citrus paradisi* Macferrlane), la mandarina (*C. reticulata* L.), la naranja (*C. sinensis* Blanco) y el carambolo (*A. carambolae*). Un hospedero potencial de gran importancia es el banano (*Musa* sp.), al cual la plaga puede adaptarse lentamente si la planta está disponible (FAO, 1991).

### Género *Ceratitis* Macleay 1829

Este género es originario de África y la mayoría de las 30 especies descritas tienen una distribución restringida a ese continente. La de mayor diseminación universal es la mosca del Mediterráneo, *Ceratitis capitata*, Wiedemann, que actualmente se halla establecida en 95 países del mundo. Esta especie es altamente polífaga y se ha desarrollado a nivel de campo y laboratorio en más de 200 hospedantes, incluyendo un gran número de especies de valor comercial. Esta condición y otras características biológicas como: capacidad de dispersión, adaptación a diversas condiciones climáticas, ciclo de vida corto y alto potencial de reproducción, la hacen objeto de estrictas restricciones cuarentenarias, especialmente por países importadores de frutas como Estados Unidos de América, Chile, México, Australia y Nueva Zelanda, que aún se encuentran total o parcialmente libres de la plaga (Christenson y Foote, 1960, Baker *et al.*, 1990).

### Género *Rhagoletis* Loew 1862

Las especies de este género tienen una amplia distribución geográfica, sobre todo en las regiones Neártica (México, Estados Unidos y Canadá) y Paleártica

(Europa y Asia). Foote (1980) señala a la *R pomonella* (Walsh) y la *R cerasi* (L.) como las especies de mayor importancia en estas zonas, de menor interés son la *R juglandis* Crees y la *R cingulata* Loew. El mismo Foote (1981) identificó 21 especies del género *Rhagoletis* distribuidas en la región Neotropical (Centro y Sur América), pero éstas han sido poco estudiadas. Frias (1990) ha realizado en Chile novedosos estudios sobre las especies típicas de Sur América, y señala la existencia en ese país de *R. conversa* (Brethes), *R. nova* (Schiner) y *R. penelan* sp., de la *R. lycopercella* (Smith) en Perú, la *R. willinki* (Aczel), en Argentina y la *R. tomatis* n. sp., de importancia económica en Perú y norte de Chile. Estas especies suramericanas se desarrollan sobre todo en plantas solanáceas que crecen en áreas de condiciones climáticas moderadas.

### Género *Anastrepha* Schiner 1868

El género *Anastrepha* es el más numeroso y económicamente importante en las regiones tropicales y subtropicales de América, de donde es originario. Se reconocen alrededor de 180 especies válidas y se han identificado 270 especies de plantas hospedantes, pertenecientes a 41 familias, a pesar de lo cual se desconocen las hospedantes de más de la mitad de las especies reconocidas. La especificidad por plantas hospedantes parece ser factor común en *Anastrepha*; algunas especies atacan con preferencia a plantas de la misma familia. Ejemplos de ellas son: *A. grandis* (Macquart) que se desarrolla en Cucurbitaceae, *A. obliqua* (Macquart), en Anacardiaceae, *A. serpentina* (Walker), en Sapotaceae, *A. striata* (Schiner), en Mirtaceae, y *A. pallidipennis* (Greene), en Passifloraceae. Sin embargo, estas especies atacan adicionalmente a plantas de diferentes familias, pero afines, por lo general. Las especies generalistas *A. suspensa* (Loew) mosca del Caribe, *A. fraterculus* (Wiede-

man) mosca suramericana y *A. ludens* (Loew) mosca mexicana, atacan a más de 60 especies de plantas diversas. El análisis de las relaciones de *Anastrepha* con sus hospedantes es una labor difícil, en parte porque los reconocimientos se han limitado en gran proporción a hospederos cultivados y también porque las plantas cultivadas, o las no cultivadas (silvestres) que se han encontrado, no han sido identificadas aún por botánicos especialistas en la materia. Además, el uso de nombres comunes para las plantas hospedantes es frecuente, lo cual ha imposibilitado efectuar una verificación precisa (Norrbom y Kim, 1988; Swanson y Baranowski, 1972; Aluja et al., 1987; Jirón et al., 1988, Núñez B, 1981, Malavasi et al., 1980 y Hernández, 1990).

### Género *Toxotrypana* Gerstaecker 1860

El género *Toxotrypana* es originario de Sur América y comprende siete especies descritas de las cuales la de más vasta distribución es la mosca de la papaya, *T. curvicauda*. Aunque se conoce muy poco de otras especies, se cree que están asociadas con plantas de las familias Asclepiaceae y Caricaceae (Knab y Yothers, 1914). En Colombia, la *T. curvicauda* afecta severamente a la papaya en todas las áreas de cultivo. Entre el material capturado en trampas McPhail con proteínas hidrolizadas, colocadas en la zona cafetera de La Mesa (Cundinamarca, Colombia), se recolectó la especie *T. littoralis* Blanchard, pero se desconoce su planta hospedante.

### Estudios Taxonómicos

La familia Tephritidae ha sido objeto de amplios estudios taxonómicos y revisiones constantes, lo cual hace que se presenten cambios continuos en la denominación de las especies e incluso de los géneros. Este hecho dificulta la ubicación taxonómica y la identificación certera de las especies. De

\* Determinador A Norrbom Entomólogo Investigador S E L P S J USDA 1987

ahí nuestro pensamiento de que estos campos temáticos se deben dejar al dominio de los especialistas con el fin de evitar identificaciones erróneas, las cuales pueden ser motivo suficiente para el establecimiento de medidas cuarentenarias que impiden o retardan la comercialización internacional de frutas frescas.

## BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA

Las hembras de las moscas de las frutas depositan sus huevos dentro de los tejidos sanos del fruto, en donde se cumplen los períodos de incubación y desarrollo de la larva, la cual pasa por tres instares evolutivos y una vez que llega al estado de prepupa, abandona el fruto y se entierra para empupar a poca profundidad. De esta fase salen los adultos. La duración de cada uno de los estados de desarrollo es más o menos constante para cada una de las especies, y está condicionada por factores genéticos intrínsecos, por factores extrínsecos tales como los relativos a características de las plantas hospedantes, y por variables ambientales. Estas últimas que son, además, determinantes de la abundancia y de ciertos aspectos de comportamiento, serán tratadas a continuación en forma muy somera.

### Humedad Relativa y Precipitación

Los tefritidos son en general considerados como insectos que no se desarrollan en áreas de extrema sequedad, pero su no adaptación a estas zonas puede deberse más bien a la ausencia de plantas hospedantes y no a la capacidad de adaptación fisiológica. Otras especies en períodos críticos de baja humedad disminuyen su actividad fisiológica para sobrevivir, tal es el caso de la *R. lycopersicella*, estudiada por Smith, citado por Bateman (1972), quien determinó el comportamiento de esta especie en las planicies desérticas del oeste del Perú y concluyó que la pupa entra en estado de estivación durante la época seca y cálida y los adultos sólo emergen después de las primeras lluvias.

Algunas especies han desarrollado mecanismos evolutivos que las hacen resistentes a la baja humedad propia de las áreas en donde crecen sus plantas hospedantes. Ejemplo de una especie con esta propiedad es la *D. oleae*, ya que el adulto puede sobrevivir después de largos períodos de sequía, o las pupas se forman dentro de las frutas, como mecanismo para reducir su mortalidad en épocas extremadamente calidas y secas (Fletcher, 1972).

La baja humedad ambiental disminuye la fecundidad y determina la migración de adultos en búsqueda de alimento y agua. La baja humedad del suelo causa la muerte de pupas y adultos en el momento de la emergencia, o de la formación de adultos defectuosos y de poca viabilidad. Los estados más vulnerables a las deficiencias de agua y humedad ambiental son las larvas de tercer instar que migran a empupar y los adultos recién emergidos, según lo confirman Christenson y Foote (1960) y Bateman (1968 y 1972). Aun cuando algunos investigadores señalan que la humedad relativa no afecta notablemente a los adultos ni a los estados inmaduros, para algunas especies como la *R. cerasi*, humedades superiores al 90% causan disminución de la oviposición. La baja humedad en el suelo, como sustrato para la pupación, es un factor crítico para la mortalidad de las pupas.

Respecto a la precipitación, es ella el principal estímulo para la emergencia de adultos y para su incremento numérico con las primeras lluvias, después de cruzar períodos prolongados de sequía, pero a la vez afecta su comportamiento. Es así como el número de adultos de la mosca del Mediterráneo capturados en trampas instaladas en áreas ecológicas diversas en Hawái, mostraron bajas capturas en áreas con condiciones de alta pluviosidad. Estudios similares realizados en Guatemala concuerdan con los resultados anteriores, ya que las capturas fueron altas en la estación seca y bajas durante la estación lluviosa (Vargas *et al.*, 1983). La autora de este

trabajo ha comprobado estos dos efectos de la lluvia en estudios sobre fluctuación de poblaciones de *Anastrepha obliqua* y *A. fraterculus* realizados en áreas productoras de mango y en zonas cafeteras de Colombia (material inédito). No obstante, estas observaciones no se pueden generalizar.

Por lo demás, los estudios de McBride (1935) con *C. capitata* señalan que aun cuando la lluvia no influye en el desarrollo de huevos y larvas, los suelos altamente saturados retardan el desarrollo de las pupas y causan su mortalidad. Efectos similares se observan en suelos muy secos y pesados.

## Temperatura

La temperatura ejerce una influencia directa sobre la velocidad de desarrollo y afecta la supervivencia y la fecundidad del insecto. En general, los tefritidos se desarrollan entre 6 y 30 °C. El límite máximo para la supervivencia es de 45 °C de calor aplicado por pocas horas, y el inferior es muy variable de acuerdo con el estado de desarrollo y la especie. Bajo condiciones de laboratorio la oviposición es normal entre 25 y 30 °C, pero las altas y bajas temperaturas la inhiben. Bajo condiciones de campo, la oviposición disminuye en horas de mayor calor (Bateman, 1972, Christenson y Foote, 1960).

Así mismo, la temperatura es el principal factor extrínseco determinante de la duración del ciclo vital y por consiguiente, del número de generaciones por año. Sin embargo, para especies multivoltinas tropicales, además de la temperatura, son importantes otros factores como el contenido de humedad y la madurez de las frutas, la especie de fruta atacada, el número de larvas por fruta, etc. La maduración de las ovario-las está en relación directa con la temperatura ambiente, pero es también influenciada por la disponibilidad de proteínas y la presencia de machos (Bateman, 1972, Fletcher *et al*, 1978).

La temperatura actúa también como factor de mortalidad, la cual se incrementa proporcionalmente con el período de exposición a temperaturas superiores o inferiores al rango óptimo, sin embargo, los adultos pueden resistir temperaturas superiores o inferiores a dicho rango. Fletcher (1987) considera en detalle la influencia de las temperaturas en la biología de las especies de la subfamilia Dacinae y conceptúa que fenómenos similares pueden presentarse en otras especies tropicales, pero al respecto no hay muchos estudios disponibles.

Los primeros estudios hechos por McBride en 1935, relacionados con la influencia de factores externos sobre el ciclo de vida de la mosca del Mediterráneo, señalan que se presenta un desarrollo normal en todos los estados entre 21.1 y 32.2 °C; a los 15.5 °C sobreviene un retardo notable y a 10 °C se inhibe el desarrollo. Los adultos pueden sobrevivir a altas y bajas temperaturas durante poco tiempo; por debajo de 7.2 °C, o por encima de 37(°C) se tornan inactivos, y continúan su actividad normal cuando retornan a las condiciones propicias para su desarrollo.

Los adultos en general son (térmicamente) los más resistentes y pueden sobrevivir durante períodos prolongados en altas y bajas temperaturas. Algunas especies de la familia Dacinae de áreas tropicales y subtropicales subsisten en este estado durante el invierno y el verano, pero hay excepciones, por ejemplo: la *D. oleae* y *B. zonatus* pasan el invierno en estado de pupa y de larva, respectivamente (Fletcher, 1987). La mayoría de las especies de las áreas templadas (con estaciones) entran en verdadera diapausa en estado de pupa a finales del verano o en otoño, y permanecen en dicho estado hasta por dos años seguidos (Christenson y Foote, 1960).

## Luz y Fotoperíodo

En general, las moscas de las frutas son insectos diurnos que durante la noche

permanecen en reposo en el envés de las hojas de plantas hospedantes y no hospedantes. Sus huevos y larvas se desarrollan dentro de la fruta y las pupas, en el suelo; por consiguiente, la luz no surte efecto notable en el metabolismo y desarrollo de estos estados.

La luz desempeña un papel muy importante en el comportamiento de los adultos y los afecta de dos formas diferentes. La primera consiste en influenciar las actividades de alimentación y oviposición y la segunda, en determinar la sincronización del apareamiento y cópula.

Las hembras de algunas especies, como la *B. cucurbitae*, bajo condiciones de laboratorio y expuestas a una luz directa, alcanzan su madurez sexual, copulan y ovipositan más tempranamente que hembras mantenidas en ausencia de luz directa. La especie *D. oleae*, bajo la acción de la luz directa, deposita seis veces más huevos que especímenes mantenidos en la luz difusa; efectos similares se observan en la *R. cerasi*, cuando se mantiene a 4.000 lux (Bateman, 1972)

Para muchas especies, entre ellas varias del género *Bactrocera*, el crepúsculo actúa como estímulo para la iniciación de la actividad sexual (Bateman, 1972, Fletcher, 1987). Igual fenómeno se observa en *A. suspensa*, la mosca del Caribe, especie que puede copular a cualquier hora del día, pero lo hace preferiblemente en las horas de la tarde (Nation, 1972). La mosca del Mediterráneo inicia la cópula estimulada por una intensidad luminosa menor de 2 000 lux, y, por consiguiente, su actividad sexual se presenta entre las 11 am y las 3 pm aproximadamente, en áreas tropicales (Levinson *et al*, 1987). El conocimiento y análisis de la influencia de la luz en las actividades de las moscas adultas es bien importante y puede resultar en el mejor uso de trampas para la detección y disminución de la aplicación de cebos tóxicos para su control. Para optimizar estas dos actividades, se deben seleccionar mediante observación continua los si-

tios más frecuentados dentro del árbol para realizar estas funciones

El fotoperíodo es un componente determinante de las actividades y de la fisiología de algunas especies y tiene una importancia particular para el mantenimiento de crías bajo condiciones de laboratorio. Para especies tropicales el fotoperíodo normal es de 14 h. luz y 10 h de oscuridad, e influye en la sincronización de sus actividades y del reposo. La longitud del día y la intensidad luminosa recibida en los estados de huevo y larva a adulto puede determinar la diapausa en especies univoltinas (Christenson y Foote, 1960)

## ESTRUCTURA DE LAS POBLACIONES

Con base en las diferencias estructurales de las poblaciones y en sus características ecológicas y fisiológicas, Bateman (1976) esclarece que las moscas de las frutas pueden dividirse en dos grupos con estrategias adaptativas diferentes: las especies univoltinas, que son propias de las regiones templadas y que presentan diapausa en el estado de pupa, y las especies multivoltinas, que se adaptan a las regiones tropicales y no entran en verdadera diapausa. Los dos grupos tienen una distribución espacial agrupada en el campo, en relación con la disponibilidad de recursos, pero existen diferencias en cuanto a la explotación de los mismos a través del tiempo, así:

Las especies de zonas templadas conforman poblaciones estables y predecibles en años sucesivos. Tienen una sola generación al año, que se inicia con la aparición de los primeros frutos en el verano. Son malas voladoras y no se dispersan mucho más allá de 1 km. Una vez agotado el alimento y las condiciones ambientales les son favorables, entran en diapausa. Ejemplo: la *Rhagoletis* spp.

Las especies tropicales tienden a formar poblaciones transitorias, que se multiplican con rapidez y abundancia, a medida que las plantas hospedantes inician su fructificación y maduración, pero tan pronto

va disminuyendo la producción de frutas, los individuos se dispersan hacia zonas cercanas en donde aún haya sustrato para oviposición y alimentos disponibles. Estas especies pueden dispersarse a distancias entre 25 y 150 km. Su capacidad de incrementarse es muy alta, debido a que tienen un ciclo vital corto y una fecundidad alta. Son multivoltinas, o sea que engendran varias generaciones al año. Como ejemplo mencionemos la *Bactrocera* spp., la *Anastrepha* spp. y la *Ceratitis* spp

Según MacArthur y Wilson, citados por Bateman (1972), las especies adaptadas a las condiciones del trópico y subtropico son predominantemente de estrategia adaptativa "r", mientras que las especies de zonas con estaciones (temperadas) se adaptan a la estrategia "K". Con todo, las características biológicas y ecológicas de cada especie deben ser dilucidadas para adoptar las medidas de control y manejo más compatibles con sus hábitos y características biológicas.

### COMPORTAMIENTO DEL INSECTO ADULTO

Las moscas adultas realizan sus actividades durante el día, durante la noche permanecen en reposo, generalmente localizas en la parte alta de árboles hospedantes y no hospedantes. Sus actividades diurnas están relacionadas con alimentación, cópula, oviposición, dispersión y reposo. La duración y periodicidad de estas funciones están gobernadas por factores intrínsecos, especialmente la edad y el sexo, y por fenómenos extrínsecos como la intensidad de la luz, el fotoperíodo y la temperatura.

### Alimentación

Si bien se dispone de bastante información sobre requerimientos nutricionales de los adultos bajo condiciones de laboratorio, aún es poco lo que se conoce sobre las fuentes y hábitos de alimentación en el campo. Un hecho comprobado es que los adultos de los verdaderos tefritidos deben

ingerir continuamente agua y carbohidratos para sobrevivir; por su parte, las hembras también deben ingerir en forma continua proteínas, minerales, vitaminas y esteroides para lograr la maduración de las ovarios y mantener una oviposición constante. Las fuentes naturales de alimento observadas son: secreciones de insectos homópteros, secreciones de jugos de frutas con heridas naturales (sobremaduras) o inducidas (heridas) y néctar de las flores, las cuales son fuentes ricas en carbohidratos, vitaminas y agua, pero deficientes en aminoácidos esenciales y proteínas (Baker *et al.*, 1944, Christenson y Foote, 1960, Franklin *et al.*, 1977, Smith y Prokopy, 1981, Hendrich *et al.*, 1991, Malavasi *et al.*, 1983).

La alimentación de las moscas de las frutas sobre excrementos de aves y sobre posibles organismos no visibles en la superficie de las hojas de las plantas hospederas ha sido también mencionada en artículos referentes a la biología y comportamiento de especies tropicales y no tropicales, pero sólo estudios recientes han llevado a esclarecer la importancia de estos sustratos como fuente de proteínas y aminoácidos. En efecto Hendrich y Hendrich (1990) estudiaron el comportamiento de la mosca del Mediterráneo en Egipto y conceptuaron que la fuente principal de alimento para adultos la constituyen las heces de aves, y su valor nutritivo reside en las bacterias que colonizan los excrementos. Estudios posteriores, efectuados bajo condiciones de laboratorio, demostraron que las heces incrementan notablemente la fecundidad, aun cuando queda por probar si éstas representan una fuente de nitrógeno o si proveen otros suplementos alimenticios requeridos por las hembras (Hendrich *et al.*, 1991).

De igual manera se ha observado la alimentación del insecto adulto sobre las hojas de las plantas en las cuales aparentemente no se ven signos obvios de alimento, y se han adelantado investigaciones para establecer su ver-

dadera importancia. Drew *et al.*, (1983) aislaron y cultivaron bacterias Gramnegativas del tracto intestinal de varias especies de *Bactrocera* y *Dacus*, las cuales, al ser suministradas con agua y azúcar a los adultos, suplieron el alimento de laboratorio a base de levadura hidrolizada, agua y azúcar, y dieron por consiguiente, igual fecundidad y longevidad. Estos estudios han continuado desarrollándose en el campo, orientados a demostrar la importancia de estas fuentes de alimento como elemento determinante de la población natural (Courtice y Dew, 1984).

La actividad de la alimentación de los adultos en las especies tropicales observadas se realiza durante casi todo el día, las hembras consumen más alimento que los machos. Al atardecer y en las primeras horas de la mañana, los adultos posiblemente se alimentan en las hojas de la parte alta de los árboles, en donde se refugian desde el atardecer, pero este hábito no ha sido observado directamente (Hendrich *et al.*, 1991)

Para localizar el alimento los adultos se guían por señales visuales y olfativas. Y para establecer el efecto de las primeras se han adelantado numerosos estudios usando objetos de diferentes tamaños y colores con pegantes que simulan frutas. En general, son más atractivos las formas esféricas y de mayor tamaño que las elongadas y pequeñas. Los colores más atractivos son los localizados en el espectro de la luz que emite ondas entre 500 y 580 nanómetros, y que están comprendidos entre el rojo y el amarillo; de igual modo, es influyente el contraste de árbol y fruta con el espacio circundante (Agge *et al.*, 1982, Greany *et al.*, 1977; Robaker, 1992, Levinson *et al.*, 1982; Greany *et al.*, Robaker, 1992, Levinson *et al.*, 1990).

Para dilucidar las fuentes y la naturaleza de las señales olorosas, se han evaluado miles de sustancias como mieles, harinas, jugos de frutas, fermentos, sales de amonio, aminoácidos, proteínas, carbohi-

dratos, etc. Los resultados obtenidos señalan que el amonio desprendido puede ser el principal atrayente, pero aun faltan muchos estudios para llegar a resultados concluyentes. No obstante la importancia de los estímulos olfativos, hay carencia de estudios sobre las sustancias volátiles que rodean las fuentes del alimento "natural" que utiliza el insecto en el campo (Prokopy y Roitberg, 1984)

Por supuesto, la investigación científica sobre estos campos temáticos es fundamental tanto para el desarrollo eficaz de trampas y atractivos, como para la utilización de cebos que contribuyan a la supresión de poblaciones de insectos adultos

## Cópula

Las hembras de las moscas de las frutas requieren realizar la copula para producir huevos fértiles. En el género *Rhagoletis* y en especies ecológica y taxonómicamente afines, es aparentemente necesario que se efectúen varias cópulas. En las especies tropicales, una sola cópula, en la mayoría de los casos, es suficiente para producir huevos fértiles durante toda la vida, y las hembras rechazan nuevas cópulas durante periodos largos después del primer contacto. Los machos en todos los casos alcanzan pronto la madurez sexual y realizan gran número de copulas

El encuentro entre insectos machos y hembras para el apareamiento no es casual ni al azar, sino que se realiza en lugares y plantas hospedantes que constituyen un medio favorable para cumplir actividades relacionadas con alimentación, oviposición o protección de las hembras. En la relación "plantas hospedantes-cópula" se distinguen dos categorías que, referidas a las verdaderas moscas de las frutas, estarían representadas así:

La primera categoría, por especies que realizan la copula sobre plantas hospedantes cerca a las frutas o sustratos para la oviposición, esta función se observa en especies univoltinas, aun cuando hay excep-

ciones (Smith y Prokopy, 1981) y ha sido estudiada en el genero *Rhagoletis*

La segunda categoria está representada por especies de origen tropical y subtropical en las cuales la copula se realiza en el follaje o en las ramas del arbol hospedante, e incluso en plantas no hospedantes cercanas, pero siempre lejos del sustrato para la oviposición. Este comportamiento se ha observado en *C capitata*, en especies de los generos *Bactrocera* y *Dacus*, y en algunas especies de *Anastrepha* (Prokopy *et al.*, 1971, 1973 y 1982, Hendrich y Hendrich, 1990, Burk, 1983)

Las estrategias reproductivas estan relacionadas con la disponibilidad de hospedantes, mecanismos de dominancia especifica, aislamiento etologico, etc. Para el caso de especies univoltinas que se reproducen en hospedantes que fructifican una sola vez al año, caso en el cual las poblaciones tanto del hospedante como de la plaga son predecibles es tambien predecible el sitio de copula. En especies tropicales y subtropicales el sitio de apareamiento es menos predecible, ya que la distribucion espacial y temporal de los sustratos para oviposición son variables. La cópula en la planta hospedante es de especial importancia para los machos, ya que la poligamia natural en ellos implica un costo reproductivo mas alto representado en mayor producción de gametos e inversión de energia para lograr que la progenie sea portadora de sus genes, esto no sucede si la copula se realiza en arboles no aceptados para la oviposición (Smith y Prokopy, 1981, Prokopy y Roitberg, 1984)

En la busqueda de la pareja para la copula, machos y hembras son guiados por señales físicas y químicas procedentes del arbol y de los insectos mismos. En tefritidos las hembras y los machos se alimentan por separado o en grupo, en diferentes partes de la planta, y luego los machos migran hacia sitios de apareo para formar grupos o "leks" e inician movimientos diversos que acompañados de la liberación de

una feromona posiblemente de agrupación, contribuyen a atraer a las hembras al sitio de la copula.

El comportamiento para la formación de leks ha sido descrito en varias especies tropicales y subtropicales para las cuales, por ser multivoltinas y polífagas, la estrategia trae ventajas, ya que la presencia de las hembras en un sitio determinado es muy variable y poco predecible. El comportamiento observado en algunas especies de *Anastrepha* spp, en *C. capitata* y posiblemente en *Bactrocera* spp. y *Dacus* spp. la dominancia de los machos conduce a encuentros físicos y al establecimiento de un orden jerarquico que permite a la hembra escoger y copular con el macho de mayor rango jerarquico dentro del lek. El conocimiento es importante para el control, en especial para la utilización de insectos estériles, caso en el cual machos producidos en laboratorio y esterilizados, al dejarlos libres, deben ser capaces de localizar los sitios de copula, tener habilidad para formar "leks", competir con los nativos por el territorio y lograr ser escogidos por las hembras para la copula

Un analisis completo del comportamiento de precopula y cópula y de naturaleza química de las feromonas sexuales para las especies de *Anastrepha*, estudiadas hasta la fecha, es el presentado por Nation (1989). La información más amplia que se tiene es sobre *A. suspensa*. Resultados similares pero parciales para la mosca mexicana de la fruta *A. ludens* son los obtenidos en trabajos adelantados por Robaker (inéditos). Es posible que el comportamiento y la composición de las feromonas sean similares en muchas especies del genero, pero no hay estudios disponibles para soportar esta teoria

La producción de feromonas sexuales para atraer a los machos se ha comprobado además en *C. capitata* (Levinson *et al.*, 1990), en varias especies de *Bactrocera* (*Dacus*) (Kobayashi *et al.*, 1978; Iwashashi y Majima, 1986), en la mosca de la papaya

*T. curvicauda* (Landolt y Heath, 1983), en *R. pomonella* y *R. ceraci* (Nation, 1977), entre otros especímenes. No obstante, la característica y síntesis de los compuestos se han logrado solamente para *A. suspensa* (Nation, 1990).

El sitio de producción de las feromonas posiblemente se localiza en las glándulas pleurales del abdomen y en las glándulas salivares dimórficas de los machos, ya que tales glándulas alcanzan su máximo desarrollo al lograr éstos su madurez sexual y la liberación de feromonas. Estas glándulas se han estudiado en *A. suspensa*, *A. fraterculus* y *C. capitata*, pero se deben estudiar en otras especies (Nation, 1989).

El estudio de la naturaleza, producción y función de estas feromonas es básico para el desarrollo de atrayentes específicos, de gran utilidad en la detección de poblaciones y posiblemente en el control de las mismas.

## Oviposición

La búsqueda de sitios aceptables para la oviposición se inicia una vez que las hembras han alcanzado la madurez sexual. La calidad de las frutas aceptables para recibir los huevos tiene un impacto muy grande en el desarrollo y supervivencia del individuo y de la especie. A pesar de que no se han realizado muchos estudios sobre los factores que determinan la escogencia de un fruto como sitio para la oviposición, mediante observación y experimentación se ha logrado establecer que varios estímulos como forma, tamaños y colores, características físicas y químicas de la superficie y de la pulpa de la fruta actúan conjuntamente. Las formas convexas son las más aceptables, y desde el punto de vista químico el contenido de azúcares y ácidos constituye un estímulo, así como la presencia de fenoles, glucósidos y alcaloides inhiben la oviposición. Es también determinante de la oviposición la presencia de competidores dentro o fuera del fruto. El número de huevos depositados por fruto

está relacionado con el tamaño y propiedades químicas de éste, y depende además de las condiciones fisiológicas del insecto. En un buen número de especies se ha comprobado la utilización de secreciones para evitar futuras oviposiciones de la misma o de otras especies en el mismo fruto (Prokopy y Roitbert, 1984).

En la actualidad se ha demostrado que las hembras producen una feromona con la cual marcan el fruto; esta feromona la depositan externamente, tan pronto terminan la oviposición. La feromona de "marcado" o "disuasiva de la oviposición" es de gran importancia ecológica y biológica porque contribuye a distribuir de manera uniforme los huevos dentro de los frutos disponibles y asegura la sobrevivencia de las larvas.

Quien por primera vez demostró la naturaleza y función de esta feromona en *R. pomonella* fue Prokopy en 1972. Actualmente ha sido descubierta en otras especies, incluyendo nueve de *Rhagoletis* (Nation, 1977); también en *A. suspensa* (Prokopy et al., 1982) y en *A. fraterculus* (Prokopy et al., 1982) y en *C. capitata* (Prokopy et al., 1978).

El uso potencial de estas feromonas ha sido discutido en varias publicaciones. Se sabe que son promisorias, ya que por su baja volatilidad son persistentes y pueden ser utilizadas a gran escala, en la misma forma que sustancias repelentes, con ventajas comparativas respecto al impacto ecológico. Sin embargo, su uso está supeditado a la identificación y síntesis de los compuestos.

## Migración

Cuando los adultos son privados de agua o de alimento bajo condiciones de laboratorio o de campo, inician vuelo hacia sitios en donde estos elementos se hallan disponibles. Este fenómeno es más frecuente en especies tropicales y subtropicales, debido a las condiciones de las áreas en las cuales se desarrollan. El manejo de estos factores ha sido con-

siderado de gran importancia en la suspensión de poblaciones

Los distintos aspectos, conceptos y demás hallazgos científicos presentados en este trabajo documental sobre las moscas de las frutas, así como lo enunciado sobre la importancia económica de las mismas, han estimulado la investigación orientada a establecer otros aspectos esenciales de las relaciones de biología, ecología y comportamiento, y su aplicabilidad tanto para la detección oportuna de poblaciones infestantes, como para suprimir poblaciones dañinas por métodos ecológicamente compatibles. Los ejemplos aquí citados señalan claramente que en Colombia no se han efectuado estudios básicos sobre el tema y que este tipo de investigación debería desarrollarse en forma prioritaria

#### REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

1. Agge, H R , Boller, E., Remund, V , Davis, J.C , Chambers, D L. 1982 Spectral sensitivities and visual attractants studies on the Mediterranean fruit fly *Ceratitis capitata* (Wied) olive fly *Dacus oleae* (Gmelin) and the European cherry fruit fly *Rhagoletis ceraci* (L ) Zeitschrift Angewandte Entomol (Berlin) 93 403-412
2. Aluja, M , Cabrera, M , Rios, E , Guillen, J , Celedonio, H , Hendrich, J , Liedo, P. 1987 A survey of the economically important fruit flies (Diptera Tephritidae) present in Chiapas and few other fruit growing regions in Mexico The Florida Entomol (Estados Unidos) 70 (3) 320-329
3. Baker, A.C.; Stone, W E.; Plumer, C C ; McPhail, M, 1994 A review of studies on the Mexican fruit fly and related Mexican species US DA Misc Publ 531 p 155
4. Baker, R T , Conley, J M , Harth, D S , Frampton, E R. Development of a maximum pest limit for fruit flies (Diptera Tephritidae) in products imported into New Zealand J of Econ Entomol (Estados Unidos) 83 13-17
5. Bateman, M A. 1968 Determinants of abundance in a population of the Queensland fruit fly Symposium Royal Entomol Soc London (England) 4 1119-1131
6. Bateman, M A. 1972 The ecology of fruit flies Ann Rev Entomol (Estados Unidos) 17 493-518
7. Bateman, M A. 1976 Fruit flies In V L Deluchi (ed) Studies in biological control Cambridge Univ Press (England) cap 3 pp 11-49
8. Burk, T. 1983 Behavioral ecology of mating in the Caribbean fruit fly *Anastrepha suspensa* (Loew) (Diptera Tephritidae) The Florida Entomol (Estados Unidos) 3 330-343
9. Courtice, A.C.; Drew, R.A.I. 1984 Bacterial regulation of abundance in tropical fruit flies (Diptera Tephritidae) Austr Zool (Australia) 21 (3) 251-268
10. Christenson, L.D , Foote, R.H. 1960. Biology of fruit flies Ann Rev Entomol (Estados Unidos), 5 171-192
11. Dodson, G. 1987 Biological observations on *Aciurina trixa* and *Valentibulla dodsoni* (Diptera Tephritidae) in New Mexico Ann Entomol Soc of Amer (Estados Unidos), 80 (4) 494-500
12. Drew, R.A.I ; Courtice, A.C.; Teakle, D.S. 1983 Bacteria as a natural source of food for adult fruit flies (Diptera Tephritidae) Oecologia (Berlin), 60 279-284
13. FAO-IICA 1991 Office for Latin America and Caribbean Interconnect and International Banana Association Expert meeting on carambola fruit fly San José (Costa Rica), 91p
14. Foote, R.T. 1980 Fruit flies genera south of the United States (Diptera Tephritidae) USDA Tech Bull (Estados Unidos), 1600 79p
15. Foote, R T. 1981 The genus *Rhagoletis* Loew, South of the United States (Diptera Tephritidae) USDA Tech Bull (Estados Unidos), 1607 75p
16. Fletcher, B. S. 1987 Biology of Dacinae fruit flies Ann Rev of Entomol (Estados Unidos) 32 115-44
17. Fletcher, B.S., Papas, S.; Kapatos, E. 1978 Changes in the ovaries of olive flies (*Dacus oleae* (Gmelin)) during the summer and their relationship to temperature, humidity and fruit availability Ecol Entomol 3 99-107
18. Franklin, Ch ; Winters, R N.; Vargas, R.I.; Montgomery, S L. Tanaka, J. M. 1977 An analysis of crop sugar in the oriental fruit fly *Dacus dorsalis* Hendel (Diptera Tephritidae), in Hawaii, and correlation with possible food source Proc Hawaiian Entomol Soc (Estados Unidos), 22 (3) 461/468
19. Frias, D. 1990 Evolutionary biology of Chilean species of genus *Rhagoletis* Abst of the Internat Symp on fruit flies of econ importance (Guatemala) p 24
20. Greany, P.D ; Agee, H R.; Burditt, A.K.; Chambers, D L. 1977 Field studies on color preferences of the Caribbean fruit fly *Anastrepha suspensa* (Diptera Tephritidae) Entomol Exp et Applicata (Holanda) 21 63-70
21. Goeden, R.D. 1988 Life history of *Trupanea imperfecta* (Coquillett) on *Bebbia juncea* (Benlhan) Greene in the Colorado desert of southern Cali-

- fornia (Diptera Tephritidae) Pan/pacific Entomol (Estados Unidos) 64 (4) 345-351
22. Hendrich, J.; Hendrich, M.A. 1990 Mediterranean fruit fly (Diptera Tephritidae) in nature location and diel pattern of feeding and other activities on fruiting and non fruiting host and nonhost Ann Entomol Soc of Amer (Estados Unidos) 83 (3) 632-641
  23. Hendrich, J.; Katsoyannos, B.J.; Papaj, D.R.; Prokopy, R.J. 1991 Sex differences in movement between natural feeding and mating sites and tradeoffs between food consumption mating success and predator evasion in Mediterranean fruit fly (Diptera Tephritidae) Oecologia (Berlin) 86 223-231
  24. Hernandez-Ortiz, V El genero *Anastrepha* Schiner en Mexico (Diptera Tephritidae) Taxonomia, distribucion y sus plantas huéspedes Publicacion No 33 Inst de Ecol Soc Mex de Entomol Xalapa Veracruz (Mex) 1a de 161p
  25. Iwashashi, O ; Majima, T 1986 Lek formation and male/male competition in the melon fly *Dacus cucurbitae* Coquillett (Diptera Tephritidae) Appl Entomol Zool (England) 21 (1) 70-75
  26. Jirón, L.F ; Soto-Manitú, J ; Norrbom, A.L 1988 A preliminary list of the fruit flies of the genus *Anastrepha* (Diptera Tephritidae) in Costa Rica The Florida Entomol (Estados Unidos) 71 (2) 130-137
  27. Kobayashi, R M , Ohinata, K , Chambers, D.L., Fujimoto, M S 1978 Sex pheromone of the oriental fruit fly and the melon fly mating behavior, bioassay methods and attraction of females by live males and by suspected pheromone glands of males Environm Entomol (Estados Unidos) 7 (1) 107-112
  28. Knab, F.; Yothers, W.W 1914 Papaya fruit fly *Trypana curvicauda* in Florida J of Agric Res USDA Washington D C 2 (6) 447-453
  29. Landolt, P.J , Heath, R R 1988 Effect of age mating, and time of day on behavioral responses of female papaya fruit fly *Toxotrypana curvicauda* Gerstaecker (Diptera Tephritidae) to synthetic pheromone Environm Entomol (England) 17 No (1) 47-51
  30. Landolt, P.J 1984 Behavior of the papaya fruit fly *Toxotrypana curvicauda* Gerstaecker (Diptera Tephritidae) in relation to its host plant *Carica papaya* L Folia Entomol Mex (Mex) 61 215-224
  31. Levinson, H.Z. Levinson, A R , Muller, K 1990 Influence of some olfactory and optical properties of fruits on host location by the Mediterranean fruit fly J of Appl Entomol (England) 109 44-54
  32. Levinson, H Z , Levinson, A R ; Schafer, K 1987 Pheromone biology of the Mediterranean fruit fly (*Ceratitis capitata* Wied) with emphasis on the functional anatomy of the pheromone glands and antenna as well as mating behavior J of Appl Entomol (England) 104 448-261
  33. Malavasi, A.; Morgante, J.S.; Prokopy, R.J 1983 Distribution and activities of *Anastrepha fraterculus* (Diptera Tephritidae) Flies on host and nonhost trees Ann entomol Soc of Amer (Estados Unidos) 76 (2) 286-292
  34. Malavasi, A.; Morgante, J.S.; Zucchi, R.A. 1980 Biologia de mosca das-frutas (Diptera Tephritidae) 1 lista de hospedeiros e distribuicao geografica Rev Bras de Biol (Brazil) 40 9/16
  35. McBride, O C. Response of the Mediterranean fruit fly to its environmental factors Proc Haw Entomol Soc 9 (1) 99/108 1935
  36. Nation, J.L 1972 Courtship behavior and evidence for a sex attractant in the male caribbean fruit fly *Anastrepha suspensa* Ann of the Entomol Soc of Amer (Estados Unidos) 15 (6) 1364/1367
  37. Nation, J.L 1977 Pheromone research in Tephritidae fruit flies (Diptera Tephritidae) Proc Entomol of Citric (Estados Unidos) 2 481/485
  38. Nation, J.L 1989 The role of pheromones in the mating system of *Anastrepha* fruit flies In: A S Robinson and G Hooper (Eds) Fruit flies, their biology, natural enemies and control, v 3A pp 189-205
  39. Nation, J.L 1990 Biology of pheromone release by male caribbean fruit flies *Anastrepha suspensa* (Diptera Tephritidae) J of Chem Ecol (Estados Unidos) 16 (2) 553-572
  40. Norrbom, A L ; Kim, K Ch. 1988 A list of the reported host plants of the species of *Anastrepha* (Diptera Tephritidae) USDA APHIS-PPQ-APHIS 81-52 114p
  41. Nuñez B., L 1981 Contribución al reconocimiento de la mosca de las frutas (Diptera Tephritidae) en Colombia Rev ICA (Bogota) 16 177-181
  42. Prokopy, R J , Bennet, E W , Bush, G L 1971 Mating behavior in *Rhagoletis pomonella* (Diptera tephritidae) 1 Site of assembly Canadian Entomol (Canada) 103 1405-1409
  43. Prokopy, R J 1972 Evidence for a marking pheromone deterring repeated oviposition in apple maggot flies Environm Entomol 1 (3) 362-332
  44. Prokopy, R J , Bush, G L 1973 Mating behavior in *Rhagoletis pomonella* (Diptera Tephritidae) IV courtship Canad Entomol (Canadá) 105 873-891
  45. Prokopy, R J , Greany, P D , Chambers, D L 1977 Oviposition deterring pheromone in *Anastrepha suspensa* Environm Entomol (Estados Unidos) 6 (3) 463-465

46. Prokopy, R.J.; Sieglev, J.R.; Wong, T.T.Y. 1978 Deterrence of reported oviposition by fruit-marking pheromone in *Ceratitis capitata* J of Chem. Ecol (Estados Unidos). 4 (1): 55-63
47. Prokopy, R.J.; Malavasi, A.; Morgante, J.S. 1982 Oviposition deterring pheromone in *A. faterculus*. J. of Chem Ecol. 8: 763-771
48. Prokopy, R.J. 1982 Getting to know a fruit fly J Georgia Entomol Soc Second Suppl 17 (14) 30-38.
49. Prokopy, R.J.; Roitberg, B.D. 1984 Foraging behavior of the true fruit flies Amer Sci 72 41-49.
50. Quayle, H.J. 1929 The Mediterranean and other fruit flies Univ of California Coll of Agric A E S Cir 315
51. Robaker, D.C. 1992 Effects of shape and size of colored traps on attractiveness to irradiated, laboratory strain Mexican fruit flies (Diptera Tephritidae) The Florida Entomol (Estados Unidos) 75 (2) 230-241
52. Smith, D.C., Prokopy, R.J. 1981 Seasonal and diurnal activity of *Rhagoletis mendax* flies in nature Ann Entomol Soc of Amer 74 (5) 462-466
53. Stone, A. 1942 The fruit flies of the genus *Anastrepha* USDA Misc Publ 439 112p
54. Swanson, R.; Baranowski, R.W. 1972. Host range and infestation by the caribbean fruit fly *Anastrepha suspensa* (Diptera: Tephritidae) in south Florida. Florida State Hort. Soc. (Miami) 85: 271-274.
55. Tauber, J.J.; Toschi, C.A. 1965. Bionomics of *Euleia fatria* (Loew) (Diptera: Tephritidae). I. Life history and mating behavior. Canad. J. of Zool. (Canadá) 43: 369-379.
56. Turner, C.E. 1994. Fruit flies as biocontrol agents for knapweeds. Abst. Fourth Internat. Symp. on Fruit Flies of Econ. Importance. San Key, Florida. Secc. V 5
57. Vargas, R.J.; Harris, E.J.; Nishida, T. 1983 Distribution and seasonal occurrence of *Ceratitis capitata* (Wied) (Diptera Tephritidae) on the Island of (Kuwai) in the Hawaiian Island. Environm Entomol 12 (2): 303-310
58. Vargas, R.J.; Nishida, T. 1985. Life history and demographic parameters of *Dacus latifrons* (Diptera Tephritidae) J of Econ Entomol (Estados Unidos) 78 1242-1244
59. Woodburn, T.L. 1994. Reduction of seed set in nodding thistle (*Carduus nutans*) by the seed fly *Urophora solstitialis* Symp. on Fruit Flies of Econ Importance San Key, Florida. Secc. V. 6.