

173
2ej



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

CAPACIDAD REPRODUCTIVA DE LOS
MACHOS DE LA MOSCA DEL MEDITERRANEO
Ceratitis Capitata (Wiedemann) (DIPTERA:
TEPHRITIDAE). UN ANALISIS DEMOGRAFICO

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:

B I O L O G O

P R E S E N T A

MARIA DE LA LUZ SOSA ITURBE

1993

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN



UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis está protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

CONTENIDO

	Pág.
RESUMEN	
INTRODUCCION	1
ANTECEDENTES EN MEXICO	4
GENERALIDADES SOBRE LA MOSCA DEL MEDITERRANEO	6
Origen y distribución de la mosca del Mediterráneo	7
Ciclo biológico de la mosca del Mediterráneo	8
Aparato reproductor de los machos	13
Proceso espermatogénico	13
Aparato reproductor de las hembras	15
Proceso de ovogénesis	15
Comportamiento sexual	18
La Técnica del Insecto Estéril	21
Demografía	23
Paternidad o reproducción en machos	26
OBJETIVOS	27
MATERIALES Y METODOS	28
Etapa 1. Determinación y fecundidad de las hembras en relación a su edad	28
Etapa 2. Determinación de la capacidad de inseminación de los machos durante toda su vida ..	29
Etapa 3. Determinación del número máximo de hembras que un macho puede inseminar, en la edad óptima de mayor actividad reproductiva	32

RESULTADOS Y DISCUSION	34
Sobrevivencia y fecundidad de las hembras	34
Sobrevivencia de los machos	37
Capacidad de inseminación	40
Heterogeneidad	43
Calidad de inseminación	46
Capacidad máxima de inseminación	49
DISCUSION GENERAL	53
CONCLUSIONES	55
BIBLIOGRAFIA	57
APENDICE	63

INDICE DE FIGURAS

Figura	Pág.
1. Ciclo biológico de la mosca del Mediterráneo <u>Ceratitis capitata</u> (Wied.)	12
2. Aparato reproductor masculino de la mosca del Mediterráneo <u>Ceratitis capitata</u> (Wied.)	17
3. Aparato reproductor femenino de la mosca del Mediterráneo <u>Ceratitis capitata</u> (Wied.)	17
4. Esquema de calibrador del tamaño y peso de pupa.	30
5. Supervivencia y Fecundidad (bruta y neta) en hembras de <u>Ceratitis capitata</u> (Wied.)	35
6. Supervivencia en machos de diferentes tamaños de <u>Ceratitis capitata</u> (Wied.)	39
7. Número de hembras inseminadas por día por macho	41
8. Promedio de hembras inseminadas por macho (Inseminación neta).	42
9. Frecuencia de hembras inseminadas respecto a la edad del macho.	44
10. Concentración de reproducción en machos de diferentes tamaños de <u>Ceratitis capitata</u>	45
11. Porcentaje de eclosión en relación al número de hembras inseminadas y la edad.	47
12. Media y variación del porcentaje de eclosión en función del número de hembras inseminadas	48

13. Regresión lineal de la edad de machos contra hembras inseminadas.	52
---	----

INDICE DE CUADROS

Cuadro	Pág.
1. Parámetros demográficos en machos de diferentes tamaños de <u>Ceratitís capitata</u> (Wied.).....	38
2. Capacidad máxima de inseminación cuando se expusieron 10 hembras a los 5 días de edad del macho.....	50

RESUMEN

La fruticultura es una actividad de importancia económica en muchos países. Esta actividad se ha visto limitada en su desarrollo por problemas fitosanitarios, destacando entre estos la "Mosca del Mediterráneo" Ceratitis capitata (Wiedemann), por las pérdidas que ocasiona. Este insecto se encuentra ampliamente distribuido a nivel mundial. En México, para evitar su introducción se han utilizado diversos métodos de control, destacando entre estos el combate autocida o la Técnica del Insecto Estéril, que consiste en la liberación masiva de insectos estériles.

El presente estudio, tuvo como objetivo principal, evaluar la capacidad reproductiva de los machos a lo largo de toda su vida con un enfoque demográfico, analizando en especial su relación con el tamaño de los individuos.

Para ello se colocaron de manera individual machos de diferentes tamaños, separados en tres categorías: grandes, medianos y pequeños. A cada uno se le proporcionó diariamente cinco hembras vírgenes, las cuales transcurridas 24 horas se colocaron en jaulas individuales provistas de un dispositivo de agar para oviposición. Los huevecillos ovipositados por cada una de las hembras se colectaron determinándose posteriormente la eclosión de los mismos. Con los datos obtenidos, se elaboraron tablas de vida en las que se contemplaron parámetros de supervivencia y reproducción de los machos. Se observó que el tamaño de los machos no llega a ser un factor determinante en la supervivencia o longevidad, pero sí en la capacidad reproductiva. También se observó que estos son capaces de aparearse o inseminar a las hembras desde el primer día después de la emergencia y que pueden inseminar hasta nueve hembras en un día cuando la edad del macho está entre los cuatro y siete días. Las tasas netas de inseminación obtenidas fueron de 39, 68 y 71 hembras por macho para los tamaños pequeño, mediano y grande

respectivamente. Además, se encontró que conforme la edad del macho avanza la "calidad" de la inseminación, expresada en el porcentaje de viabilidad de los huevecillos, disminuye, mientras que el número de hembras inseminadas por día no tuvo efecto en dicha calidad.

Finalmente, no se observó un "costo de la reproducción", expresado en una mayor longevidad de los individuos con mayor actividad sexual, ya que el análisis de correlación realizado mostró una regresión positiva (significativa) entre número de hembras inseminadas por macho en toda su vida y el total de días vividos.

INTRODUCCION

La fruticultura, es una actividad de gran importancia en la alimentación de muchos países del mundo, tanto en el aspecto económico como en el aporte nutricional. Por esta razón, es de gran interés el conocimiento de la biología de los insectos que afectan la producción frutícola como son las moscas de la fruta, que pertenecen al Orden Diptera y a la familia Tephritidae. Las moscas de la fruta reciben este nombre en virtud de que sus larvas se alimentan de los tejidos de una gran diversidad de frutas cultivadas ó silvestres (Hernández, 1990). De acuerdo con Christenson & Foote (1960), la familia Tephritidae reúne cerca de 5000 especies de estos insectos encontrándose en México más de 100. Destacan por su importancia económica y cuarentenaria los géneros Anastrepha, Rhagoletis, Dacus, Toxotrypana y Ceratitis. Su extraordinaria capacidad de adaptación al medio ambiente les permite proliferar prácticamente en cualquier bioma: clima frío y templado, semitropical, tropical y desértico (Aluja, 1984). Entre estas especies se cataloga como la de mayor importancia a nivel mundial, la mosca del Mediterráneo Ceratitis capitata (Wiedemann). Esta especie es originaria del occidente de Africa y se detectó por primera vez en el continente Americano, en Brasil, a principios de este siglo (Hernández, 1990).

Posteriormente, extendió su distribución por toda Sudamérica y Centroamérica, reportándose en Costa Rica en 1954, en Nicaragua en 1960, en el Salvador y Honduras en 1975 y en Guatemala en 1976.

En México, se detectó por primera vez en la región del Soconusco, Chiapas, en 1977, por lo que la Secretaría de Agricultura de México, a través de la Dirección General de Sanidad Vegetal, implementó el Programa Moscamed el cuál inició una campaña de control en conjunto con el Departamento de Agricultura de los Estados Unidos, logrando

su erradicación en 1982 (Hendrichs et al., 1983; Schwarz et al., 1989).

Este insecto posee una admirable capacidad de adaptación a diferentes climas, siendo esta característica, aunada al amplio rango de hospederos que son más de 300, los factores ecológicos que más han favorecido su distribución (Gutiérrez, 1976; Liquidó et al., 1990).

La dispersión que ha alcanzado la mosca del Mediterráneo ha tratado de controlarse por diversos métodos, uno de ellos es el sugerido por Knippling (1955), conocido como la Técnica del Insecto Estéril (TIE), que consiste en la liberación masiva de insectos estériles capaces de competir sexualmente con la población silvestre, provocando un decremento de las tasas de crecimiento de las poblaciones existentes.

La TIE se basa en la capacidad reproductiva de los machos estériles, para ello, es de suma importancia conocer aspectos de comportamiento, supervivencia y reproducción de los mismos. De acuerdo a los modelos teóricos, el macho desempeña una función de la cual depende el éxito total de la técnica. Es por esta razón que en un principio se le conoció como la Técnica del Macho Estéril. Mucho se ha discutido sobre el papel que desempeñan las hembras estériles, como competir con las hembras silvestres por alimento y sitios de oviposición o ser receptoras de esperma de machos silvestres, sin embargo, existen evidencias recientes que la sola liberación de machos incrementa la efectividad de la TIE, ya que hay mayor probabilidad de cópulas entre machos estériles y hembras silvestres obteniéndose como resultado un descenso en la población silvestre (Kerremans & Bush-Petersen, 1990; McInnis et al., 1993).

Considerando el papel de los machos en la TIE, resulta evidente la necesidad de conocer el potencial o la capacidad reproductiva que tienen éstos.

El presente trabajo intenta contribuir al conocimiento

sobre la capacidad reproductiva de los machos de la mosca del Mediterráneo con un enfoque demográfico. Existen pocos trabajos relacionados a la actividad reproductiva de los machos en las diferentes especies de insectos, generalmente la mayoría de los estudios sobre reproducción se han efectuado exclusivamente con hembras e incluso la mayoría de los parámetros poblacionales solo son aplicables para hembras, ignorándose el papel de los machos dentro de la reproducción sexual, sin embargo, se reconoce que existen límites en la capacidad reproductiva de los machos, por lo que resulta necesario conocer éstos así como su impacto sobre las poblaciones (Krainacker & Carey, 1989).

ANTECEDENTES EN MEXICO

La mosca del Mediterráneo Ceratitis capitata (Wied.) es conocida mundialmente como una de las plagas más devastadoras de la horto-fruticultura.

Debido a su fácil adaptabilidad y gran índice reproductivo, es capaz de atacar a más de 300 productos agrícolas. En México de llegar a establecerse, significaría una considerable pérdida económica directa al agricultor al ser infestados sus productos e indirectamente al país por no captar divisas por concepto de exportaciones, ya que países libres de esta plaga no aceptarían productos agrícolas infestados por esta plaga.

Una vez que la mosca invadió Guatemala en 1975, la Secretaría de Agricultura de México, a través de la Dirección General de Sanidad Vegetal, implementó el Programa Moscamed el cual inició una campaña permanente de prevención conjuntamente con el Departamento de Agricultura de los Estados Unidos y con el Ministerio de Agricultura de Guatemala..

En Enero de 1977, cuando se reportó por primera vez un espécimen de esta plaga en territorio nacional, el Programa Moscamed inició la etapa ofensiva, mediante una serie de actividades a fin de controlar y frenar su avance.

En 1979, se construyó el Laboratorio de Cría y Esterilización de la Mosca del Mediterráneo, con el fin de complementar el combate de la plaga mediante el uso de la Técnica del Insecto Estéril, la cual consiste en dispersar moscas estériles en zonas infestadas, rompiendo el ciclo biológico de la plaga.

De 1977 a 1982 se llevó a cabo la fase de erradicación haciendo retroceder la plaga que ya había llegado a los límites con el estado de Oaxaca.

Desde su erradicación en 1982, el Programa Moscamed mantiene una "barrera biológica" a base de moscas estériles en la región fronteriza con Guatemala con el fin de evitar una reintroducción y desplazamiento de la plaga hacia el interior del país.

Este programa esta integrado por los departamentos técnicos de Operación, Producción y Desarrollo de Métodos y por los de apoyo como Mantenimiento, Administrativo y Divulgación.

El laboratorio de Cría y Esterilización de la Mosca del Mediterráneo, es el más grande del mundo en su tipo, con una producción semanal de 500 a 700 millones de moscas estériles, localizado en Metapa de Domínguez, Chiapas, México, a escasos metros de la frontera con Guatemala.

Además de las actividades operativas, se continúan realizando estudios con la finalidad de enriquecer los conocimientos básicos que se tienen sobre este insecto, establecer medidas preventivas fundamentadas en estos, reducir los costos de operación del Programa y aumentar su efectividad. Además, se llevan a cabo asesorías a nivel internacional con el fin de difundir y aprovechar dichos conocimientos (Programa Moscamed, 1982).

GENERALIDADES SOBRE LA MOSCA DEL MEDITERRANEO

La mosca del Mediterráneo presenta la siguiente clasificación taxonómica:

Reino:	Animal
Phyllum:	Arthropoda
Clase:	Insecta
Subclase:	Pterigota
Orden:	Diptera
Suborden:	Cyclorrapha
Superfamilia:	Tephritoidea
Familia:	Tephritidae
Subfamilia:	Tephritinae
Género:	<u>Ceratitis</u>
Especie	<u>C. capitata</u> (Wiedemann)

Según Bateman (1972), esta familia Tephritidae se divide en dos grupos de acuerdo a sus características biológicas y ecológicas:

a) Especies Univoltinas, las que tienen una sola generación por año usualmente tienen una diapausa en invierno y habitan las regiones más templadas (v. gr. Ragoletis spp).

b) Especies multivoltinas, las que presentan varias generaciones al año, no poseen una diapausa reconocida y habitan regiones más cálidas. La mosca del Mediterráneo, Ceratitis capitata, se ubica en este grupo. El rango de climas donde actualmente se encuentra esta especie es muy amplio (White & Elson-Harris, 1992).

Origen y distribución de la mosca del Mediterráneo

La distribución de la familia Tephritidae se considera de carácter mundial.

El primer registro de este insecto fue realizado por Latreille en 1817, para la isla de Mauricio, en el Océano Indico. En 1829, Wiedemann la describió como Trypeta capitata y se reportó como lugar de origen las Indias Orientales. Años después y como resultado de extensas investigaciones realizadas por el profesor Filippo Silvestri, se llegó a la conclusión de que el origen más posible de C. capitata, es el Africa Occidental, con base en haber encontrado poco más de 20 especies diferentes del género Ceratitis, ampliamente distribuidas y entre éstas la especie C. capitata. Posteriormente se le asignó el nombre común de mosca del Mediterráneo porque fue en la cuenca del mar Mediterráneo donde se le reportó inicialmente como una plaga de importancia económica (Gutiérrez, 1976).

Esta especie presenta la siguiente distribución: el Este y Sur de Africa, incluyendo Madagascar e islas cercanas; región del Mediterráneo; sur y centro de Europa. En el Oriente medio: Siria y Jordania. En el centro y sur del continente Americano también en las Bermudas e islas de Hawaii (White & Elson-Harris, 1992).

Como se puede apreciar, prácticamente se le encuentra distribuida en los cinco continentes. Las regiones del mundo donde no existe esta plaga son: oriente y sur de Asia (China, Corea, Rusia, India, Tailandia, Japón, Malasia, Filipinas, Indonesia, Vietnam, etc.); oriente de Australia; y en América, en las Antillas, Chile, México, Estados Unidos y Canadá (White & Elson-Harris, 1992).

Aunque no se le considera establecida en los Estados Unidos, las recurrentes infestaciones en los últimos diez años en el Estado de California hacen suponer que se encuentra establecida en esta región (Carey, 1991).

Ciclo biológico de la mosca del Mediterráneo

Existen varios factores que son determinantes en la biología de este insecto, como son: la humedad, temperatura, luminosidad y la disposición de alimento. La influencia de la temperatura, en el desarrollo de la mosca, es uno de los factores reguladores más importante de su ciclo biológico. Este insecto es holometábolo o de metamorfosis completa, ya que pasa por cuatro fases de desarrollo: huevo, larva, pupa y adulto (Figura 1) (Bateman, 1972).

A continuación se describen las características de cada una de estas fases o estados de desarrollo:

Huevo..- Por lo general son de color blanco cremoso, su superficie es lisa, tienen forma alargada y ahusada en los extremos, su tamaño es de 0.93 mm de longitud y tiene un diámetro de 0.08 mm (Hardy, 1949) (Figura 1).

El período de incubación es de 2 a 7 días bajo condiciones de temperatura de verano, aunque puede prolongarse hasta 20 a 30 días en climas de invierno. La mortalidad embrionaria varía de acuerdo al fruto en que oviposita la hembra, siendo mayor en aquellos con pericarpio duro y grueso y en cítricos con exceso de aceite esencial, como el limón o con resinas como el plátano verde ó látex en la papaya verde. (Christenson & Foote, 1960; Gutiérrez, 1976; Bateman, 1972).

Larva.- Una vez concluido su período alimenticio su tamaño es aproximadamente de 7 a 9 mm. Son de color blanco cremoso a blanco amarillento, a menudo presentan la coloración del fruto infestado; su forma es muscidiforme, es decir, ensanchada en la región caudal adelgazándose gradualmente hacia la cabeza. Su cuerpo está compuesto por 11 segmentos; 3 corresponden a la región torácica y 8 al abdomen, además de la cabeza. La cabeza no se encuentra esclerosada, es

pequeña y retráctil en forma de cono; en su parte anterior lleva las antenas y papilas sensoriales. Las mandíbulas son dos ganchos esclerosados paralelos casi cubiertos totalmente por los labios, los cuales forman una serie de membranas carnosas con la apariencia de abanico, llamadas carinas bucales que en número son de 9 a 10. En el primer segmento del tórax, se encuentran 9 a 11 estigmas con prolongaciones tubulares perforados en el ápice, conocidos como dígitos. Sobre la región dorsal de los 3 primeros segmentos torácicos, están presentes espinulas (Berg, 1979) (Figura 1).

Una vez que emerge la larva, esta excava hacia el interior de la fruta, haciendo galerías en todas direcciones. Su desarrollo se completa de 6 a 11 días (14 a 26°C). El fruto hospedero influye en la velocidad de crecimiento de la larva, acelerándolo o retardándolo. Las larvas pasan por 3 estadios. Una vez que termina su período de alimentación, lo cual puede coincidir con la caída del fruto, las larvas abandonan el fruto saltando buscando un sustrato adecuado para enterrarse. Al enterrarse lo hace superficialmente, más o menos de 1 a 25 cm de profundidad (Back & Pemberton, 1918; Gutiérrez, 1976; Carey, 1984).

Pupa.- Concluida la última muda larval, la exuvia se convierte en una cubierta protectora en forma de grano de arroz, de color castaño. En su interior se desarrolla una fase de profundas transformaciones en el cuerpo del insecto, que culminarán con la consecución de la fase de adulto. Cuando éste emerge, el pupario se abre transversalmente, por uno de los extremos. La pupa es una cápsula de forma cilíndrica; con 11 segmentos, su longitud es de 4 mm y su diámetro de 1.25 mm. En las pupas los estigmas anteriores y posteriores se observan como en las larvas, sólo que más oscuros (González, 1966) (Figura 1).

El período pupal requiere de 9 a 11 días (18-26 °C), o

hasta varios meses a temperaturas muy bajas, a 28 °C se acorta a 6 días. La mosca emerge por sus propios medios abriendo uno de los extremos de la pupa con ayuda de una estructura temporal frontal que se conoce como "ptillinum". La humedad del suelo y su textura tienen poco efecto sobre la duración pupal, pero lo tienen muy marcado sobre su supervivencia (Back & Pemberton, 1918; Bateman, 1972; Gutiérrez, 1976).

Adulto.- El color del cuerpo es marrón, casi negro y con marcas marfil-amarillo con negro brillante en la parte dorsal del tórax. Escutellum negro con una banda ondulada cerca de la base, de color marfil.

La cabeza consta de cápsula y probóscide. La cápsula cefálica lleva a los ojos compuestos, formados por cerca de 2,800 facetas, antenas aristadas y 3 ocelos dispuestos en triángulo.

Tiene dos áreas transitoriamente móviles: área facial y el ptillinum.

El tórax se caracteriza por el gran desarrollo del mesotórax a expensas de los otros segmentos, la fusión de la mayoría de sus partes para formar una caja única especializada en el vuelo con un solo par de alas, las áreas tergaes: prototorácica y metatorácica, están sumamente reducidas y el segundo par de alas está transformado en balancines. Las alas anchas y cortas, transparentes; con manchas en la parte basal y las bandas costal, S y V invertida no claramente definidas.

Cada par de patas tiene coxas típicamente diferentes y el resto de sus artejos son sumamente parecidos.

El abdómen está constituido por dos regiones anatómicas y funcionalmente diferentes: el preabdómen, formado por los segmentos I a VI en la hembra y V en el macho, el postabdómen formado por los segmentos 7 a 9 en las hembras y 6 a 10 en los machos. En la hembra hay 7 estigmas

abdominales y en el macho solo 5. El postabdómen de la hembra forma un ovipositor que termina en un estilote esclerosado alojado en los segmentos anteriores. El postabdómen del macho está formado por estructuras que sirven para la cópula y transferencia de espermatozoides agrupados en protandrio o segmentos abdominales pregenitales (VI a VIII), andrío o segmento genital (IX) y el proctigero está rotado 360° (Valdez, 1985) (Figura 1).

De acuerdo con las condiciones ecológicas, los adultos pueden vivir desde dos meses en climas cálidos y hasta 10 meses en áreas templadas y frías. En un estudio reciente (Carey et al., 1992) se encontró que bajo condiciones de laboratorio, la esperanza media de vida o esperanza al nacer es de 20 a 30 días; sin embargo, existió una gran heterogeneidad entre individuos, llegando algunos de ellos a vivir hasta 170 días.

Las hembras normalmente alcanzan su madurez sexual entre los cuatro y cinco días de edad. Los machos maduran sexualmente entre el primero y cuarto día de emergidos, la actividad reproductiva se inicia con el cortejo por parte del macho en que destacan el movimiento de sus alas y el arqueo de su último segmento abdominal, prolongando sus glándulas hacia arriba secretando así su feromona de atracción a la hembra. Realizándose posteriormente la cópula en el envés de las hojas (Prokopy & Hendricks, 1979; Burk, 1983).

En general se acepta que las hembras requieren de una sola cópula en su vida para la inseminación de sus huevecillos. Las hembras ponen generalmente de 4 a 10 huevecillos por ovipostura alcanzando hasta 22 huevecillos al día. Durante toda su vida, el promedio es de 300, pero bajo condiciones óptimas puede poner hasta más de 1000 huevecillos (Carey, 1984). La mosca del Mediterráneo, puede tener hasta 10 generaciones o más al año, las que se suceden sin interrupción en lugares donde abunda el alimento, ya se trate de hospederos silvestres o cultivados, especialmente

en condiciones de clima tropical. Cuando los frutos hospederos faltan y las condiciones climatológicas le son adversas, suele pasar mucho tiempo sin ovipositar, haciéndolo cuando las condiciones le son nuevamente favorables (Gutiérrez, 1976).

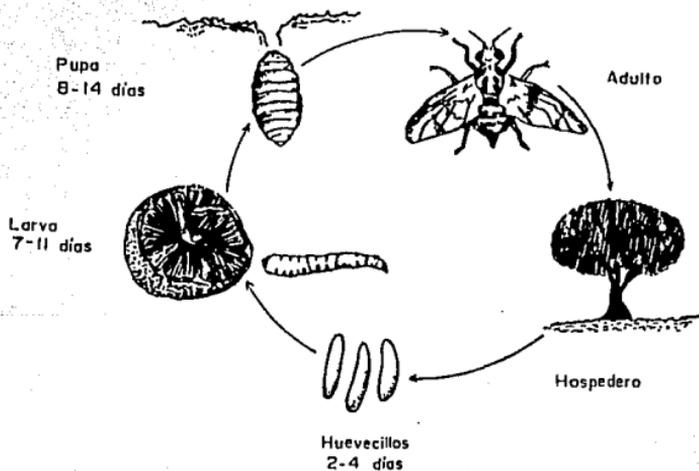


Figura 1: Ciclo biológico de la mosca del

Mediterráneo *Ceratitis capitata* (Wied.)

Aparato reproductor del macho

La función del sistema reproductor del macho de *Ceratitis capitata*, es producir y suministrar a la hembra suficientes espermatozoides para fertilizar los ovocitos producidos por ésta. Para que se lleve a cabo esta función su aparato reproductor está formado por un par de testículos, vesícula seminal, un par de vasos deferentes, cuatro pares de glándulas accesorias, un ducto eyaculatorio, un apodema eyaculatorio y un órgano denominado edeago.

Los testículos son de origen mesodérmico. La pared vesicular es una capa epitelial, usualmente cubierta por tejido conectivo formando una cápsula que encierra todas las células implicadas en la espermatogénesis.

Conectados a la parte basal de los testículos están los vasos deferentes, éstos se prolongan hasta desembocar al conducto eyaculador, el cual comunica con el apodema eyaculatorio, estructura en forma de saco que se cree origina una presión mediante contracciones musculares que empuja el fluido seminal (conteniendo espermatozoides maduros) a la parte terminal del conducto eyaculador.

La parte final del aparato reproductor del macho está representado por el edeago. Este órgano está unido en su parte proximal al conducto eyaculatorio.

Asociados con la parte interna del conducto eyaculatorio, están las glándulas accesorias, su secreción es vertida en el conducto eyaculatorio para cooperar con la formación del fluido seminal y mantenimiento del esperma (Guillén, 1984) (Figura 2).

Proceso espermatogénico

La espermatogénesis en la mosca del Mediterráneo, sigue el patrón general descrito para otros dípteros. Las células espermatogoniales primarias que ocupan la región apical de los testículos, se transforman en secundarias, las cuales después de divisiones mitóticas sucesivas, producen un grupo

de espermatoцитos primarios encerrados en una cubierta epitelial formando un saco (Anwar et al., 1971) Los espermatoцитos primarios se dividen meióticamente para producir espermatoцитos secundarios, cada uno de los cuales forma dos espermátidas.

Los espermatoцитos primarios y secundarios integran la llamada zona de crecimiento de las células del testículo. Adyacente a la zona de crecimiento, están las células espermátidas en sacos o vejigas membranosas. En cada saco, estas células se encuentran en diferentes estados en el proceso de transformación sincronizada para ser esperma. Los envoltorios de esperma ocupan el resto de la cavidad testicular. Cada envoltorio espermático en un saco se origina de una simple célula espermatoгónida secundaria. Posteriormente, la pared de este saco se rompe, liberando el esperma dentro de la cavidad testicular. Los espermatozoides migran hacia la vesícula seminal, situada en la base del testículo, donde se almacenan para constituir una reserva de esperma madura antes de la eyaculación (Guillén, 1984).

Aparato reproductor de la hembra

La función del aparato reproductor de la hembra de la mosca del Mediterráneo es la recepción y almacenamiento de los espermatozoides producidos por el aparato reproductor masculino, producir los ovocitos, asegurar el encuentro de éstos con los espermatozoides y depositarlos. Para que estas funciones se lleven a cabo, el aparato reproductor de la mosca consta de las siguientes partes: un par de ovarios de origen mesodérmico; cada ovario está formado por gran cantidad de ovariolas que son la unidad funcional del ovario y consiste de: el filamento terminal, germario, zona de formación de las células germinales (vitelarario) y el pedicelo. El germario, vitelarario y pedicelo, forman un tubo con una simple capa epitelial. En el germario la actividad mitótica origina los oocitos primarios, que entran al

vitelario junto con sus células foliculares asociadas.

De cada ovario parten los oviductos laterales, que al unirse constituyen un oviducto común y que al ensancharse se forma la vagina. En este órgano desembocan los conductos espermatecales que a su vez, están unidos a las espermatecas. Estos pequeños sacos de aspecto piriforme están encargados de la recepción y almacenamiento del esperma cuando la mosca es fecundada.

Continuando con el ducto genital, se encuentra en la parte inferior de la vagina el conducto vaginal, que se prolonga hasta el noveno segmento abdominal modificado, que es el segmento apical del ovipositor.

Formando también parte del aparato reproductor de la hembra de *C. capitata*, se encuentran las glándulas accesorias. El conducto de estas glándulas desemboca en la parte dorsal de la vagina. Su función es secretar diversas sustancias que sirven para lubricar a los huevos que descienden de los ovarios (Guillén, 1984) (Figura 3).

Proceso de ovogénesis

La ontogenia de las células reproductoras del aparato reproductor femenino de *C. capitata*, sigue los lineamientos generales del proceso clásico ya observado en otros dípteros del Suborden Cyclorrhapa.

En hembras normales, criadas bajo condiciones de laboratorio, generalmente el primer ovocito se desarrolla después del segundo día de edad como insecto adulto. Ovocitos adicionales se desarrollan muy rápidamente pasado este tiempo, alcanzando su completa madurez sexual cuando tienen entre cuatro y cinco días de edad.

Los ovocitos se desarrollan en las ovariolas del ovario. El ápice de la ovariola o germario, contiene células germinales que se dividen para formar huevos en desarrollo u ovocitos. Estos aparecen en estados sucesivos de crecimiento a lo largo de la ovariola. El ovario de esta mosca es del

tipo politrófico meroístico, con cuatro divisiones sucesivas de los preovocitos. Por debajo del ovocito, hay un tapón de células epiteliales que tapan el conducto que va de la ovariola al conducto.

Cuando el ovocito está completamente desarrollado, este tapón se destruye y el huevecillo se desprende hacia el inferior del oviducto, un nuevo tapón es formado debajo del siguiente ovocito. Cuando éste madura y su cámara se dilata, adopta la posición del huevo que fue descargado antes. Los huevos a la vez que son descargados en el oviducto son rodeados por una cáscara o corión, la cual tiene un diminuto poro micrópilo, que es la estructura por donde los espermatozoides pueden penetrar en el interior del ovocito maduro (Guillén 1984).

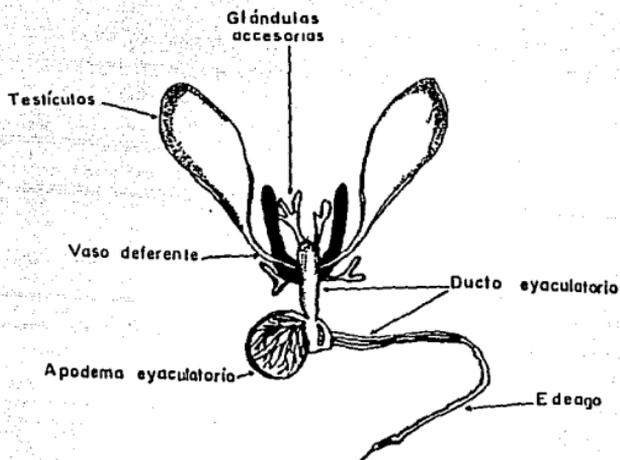


Figura 2: Sistema reproductor masculino de
Ceratitis capitata (Wied.)

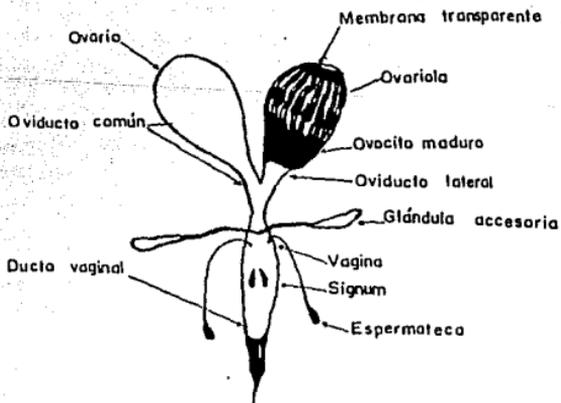


Figura 3: Sistema reproductor femenino de
Ceratitis capitata (Wied.)

Comportamiento sexual

Según Prokopy (1980), de acuerdo a su comportamiento sexual, los tefritidos pueden clasificarse en dos grandes grupos: especies monófagas, frecuentemente con distribución en zonas templadas y que copulan en el sitio de oviposición de las hembras y especies polífagas, generalmente tropicales o subtropicales, que copulan en agregaciones de machos (leks) fuera del sitio de oviposición.

El comportamiento de un tefritido adulto se puede diferenciar en lo que corresponde a la alimentación; comportamiento sexual, que comprende las siguientes fases: cortejo (formación de lek), cópula y oviposición; y comportamiento general: reposo, dispersión, defensa contra depredadores, etc. (Ferón 1962 citado por Webb et al., 1983). El comportamiento sexual en los tefritidos incluye estímulos auditivos, visuales, gustativos, olfatorios ó táctiles (Burk 1981).

En el caso de Ceratitis capitata como en otras especies del género Anastrepha son especies que forman lek (Prokopy, 1980; Burk, 1981, 1983; Aluja et al. 1982; Dodson, 1982).

Nation (1972); Prokopy (1980) y Aluja (1982), mencionan que gran parte del día, sobre todo en el caso de los machos de C. capitata y Anastrepha obliqua, se destina a la actividad sexual, el cortejo inicia con el agrupamiento de 2 a 12 machos sexualmente activos en el envés de las hojas de la planta huésped. En estas agregaciones (leks), los machos ocupan y defienden su territorio produciendo y liberando feromona y sonidos para el llamado de la hembra a su territorio (Burk, 1981).

Dentro de la selección sexual, se conocen dos tipos de competencia, la denominada epigámica o selección intersexual, que depende de la elección de un individuo por otro del sexo opuesto, por ejemplo, la elección de un macho por una hembra entre un grupo de machos; y la denominada competencia intrasexual, que se basa en las interacciones entre machos o menos comunmente entre hembras (Alcock, 1979;

Liedo, 1989).

En la naturaleza, diferentes aspectos son determinantes en el comportamiento y en la competitividad de los insectos, siendo algunos de estos la variación del tamaño y edad que hubiese entre los individuos de una misma especie. Boller & Calkins (1984), mencionan que la edad del individuo va a tener un efecto negativo en la competitividad sexual de los machos, ya que entre más edad tienen estos, presentan mayor deterioro fisiológico.

Burk & Webb (1983), citan que los machos de mayor tamaño presentan mayor capacidad que los machos pequeños en establecerse y defender su territorio. Los machos de mayor tamaño seguramente reflejan un genotipo superior. Esta característica sería transmitida a la descendencia a través del esperma, por esta razón, la hembra ejerce cierta discriminación, prefiriendo a machos de mayor tamaño.

Burk & Webb (1983); y Webb et al., (1983); Sivinski et al., (1984), demostraron que las hembras de Anastrepha suspensa prefieren machos de mayor tamaño, atribuyéndose a que estos poseen una superficie alar mayor lo que facilita el desplazamiento de su feromona y la producción de sonidos atractivos para una hembra.

En la mosca del Mediterráneo, el tamaño de los machos aparece como un factor importante en determinar su éxito reproductivo. Churchill et al., (1986), encontraron que machos con un peso pupal de 9 mg lograron un mayor número de apareamientos que aquellos de menor peso.

Burk & Webb (1983), demostraron que las hembras de Anastrepha suspensa pueden detectar diferencias de tamaño de los machos por medio de señales acústicas, por lo que es posible que los machos usen esta información en combinación con los despliegues para evaluar el tamaño del oponente.

Según Sivinski (1987), la base de la preferencia de cópula de las hembras pueden ser genética o material. En la primera, la hembra escoge "el mejor gen" disponible para incorporarlo a su progenie y en el segundo, la hembra

incrementará su fecundidad y supervivencia (o de su prole) al copular con machos que ofrecen una fuente, un recurso, o provee un servicio. Este recurso puede tomar un número de formas, por ejemplo, insectos muertos, semillas, protección de predadores o acceso a sitios de oviposición. Blackwith (1973) citado por Sivinski (1987), menciona que la substancia de una eyaculación representa una aportación "nutritiva" del macho para la hembra. En el caso de Drosophila mojavensis Pateerson y Crow, las hembras copulan diariamente y parte del eyaculado que el macho pasa a la hembra contribuye a la formación de un tejido somático y al desarrollo de oocitos (Markow & Ankney, 1984).

Riemann et al., (1967), reportan que en la mosca doméstica, Musca domestica L., la receptividad sexual de las hembras está controlada por la cantidad de fluido seminal recibido por parte del macho durante la cópula.

Mazomenos et al. (1977), mencionan que la selección sexual llega a ser frecuente en Anastrepha suspensa. En esta especie se ha observado que no existe un cuidado paternal o maternal posterior a la oviposición, las hembras normalmente copulan una vez mientras que los machos son capaces de aparearse en varias ocasiones. Nakagawa et al., (1971), obtuvieron resultados que indican que los machos de la mosca del Mediterráneo copulan repetidamente, y aparentemente su vigor sexual no declina con la edad.

Arita y Kaneshiro (1983), reportan ciertas "aberraciones" observadas en el comportamiento de esta mosca, ya que bajo ciertas condiciones, las hembras realizan las actividades de cortejo desempeñadas por el macho. Cuando las hembras permanecen vírgenes más allá de su óptimo período de maduración sexual, pasan a ser "pseudomachos" desplazando algunas veces al macho.

Una cópula segura es el objetivo final del comportamiento del macho. Sin embargo, la cópula no garantiza que un macho fertilizará los huevecillos de su pareja. De acuerdo a Parker (1970) citada por Liedo (1989),

en la mayoría de especies de insectos el último macho en copular con una hembra, antes de que ella ponga sus huevecillos, usualmente es el que gana la competencia de esperma. Sin embargo, Drosophila spp. y C. capitata parecen ser excepciones, ya que el esperma de dos copulaciones muestran cierto grado de mezcla (Sivinsky, 1980). En Drosophila melanogaster el largo tiempo de inhibición de apareamiento en hembras ha sido determinado "efecto de esperma" porque esta asociado con la cantidad de esperma depositado en el receptáculo ventral. Nakagawa et al., (1971), señalan que las hembras de C. capitata no muestran atracción a la feromona sexual de los machos después del apareamiento, ellas generalmente se aparean una vez en su vida, lo que sugiere que la cantidad de esperma que un macho puede eyacular cuando insemina a la hembra, es importante en la competencia de esperma.

La Técnica del Insecto Estéril

Los controles utilizados en el Programa Mosca del Mediterráneo en México, consisten en la utilización de diferentes técnicas de combate empleadas en otros países, tales métodos de control incluyen el uso de cebos tóxicos, destrucción de frutos o control cultural, medidas cuarentenarias y liberación de moscas estériles. A la combinación de estos métodos se les da el nombre de control o manejo integrado. Dicho manejo integrado se realiza con el fin de establecer una barrera biológica y evitar el ingreso de esta mosca al interior de nuestro país (Schwarz et al., 1989).

La Técnica del Insecto Estéril (TIE), es una de las ideas revolucionarias dentro de la entomología moderna. La TIE, ha sido aplicada con éxito para el control y erradicación de algunas plagas, destacando entre ellas, el gusano barrenador del ganado Cochliomya hominivorax Coquerel y las moscas de la fruta (Steiner, et al. 1962).

De acuerdo con Knipling (1955, 1979), los factores clave a considerar en la aplicación de la TIE son: 1) inducir la esterilidad con el mínimo efecto adverso sobre el vigor sexual de los machos; 2) reproducir masivamente al insecto a un costo que permita que la supresión de las poblaciones silvestres sea económicamente factible; 3) conocer la densidad, dinámica e incremento poblacional de los insectos silvestres; 4) los insectos liberados deberán ser distribuidos conforme a la distribución de las poblaciones silvestres para que puedan competir por cópulas; 5) desarrollar métodos para separar sexos cuando las hembras sean destructivas; 6) las liberaciones deben llevarse a cabo cuando las poblaciones silvestres sean extremadamente bajas para alcanzar una proporción estéril:fértil adecuada; 7) la "calidad" de los insectos en comportamiento y competitividad debe ser de lo más normal posible; 8) un análisis crítico de la especie candidato, incluyendo costos efectividad y efectos ecológicos de métodos de control alternativos, es esencial para apreciar el valor del combate autocida como sustituto o complemento de otros métodos de control y 9) el área sometida al tratamiento debe ser aislada para prevenir la inmigración de insectos silvestres de otras áreas, especialmente cuando el objetivo es erradicar.

Todos estos requisitos han limitado la aplicación generalizada de la TIE. Sin embargo, en el caso de las moscas de la fruta, ésta se ha logrado aplicar exitosamente, primero en proyectos piloto y posteriormente en gran escala (Gilmore, 1989). Destacando en estos últimos, el programa de erradicación de la mosca del melón (Bractocera cucurbitae) en Okinawa, Japón (Shiga, 1989) y el programa contra la mosca del Mediterráneo en el sur de México y Guatemala (Schwarz et al., 1989).

A grandes rasgos, la estrategia de erradicación que se ha aplicado en estos casos, ha comprendido las siguientes fases o componentes (Programa Moscamed, 1982):

1. monitoreos precisos de la población y distribución de la plaga (trampeo y muestreo).
2. mecanismos legales de regulación (cuarentenas y programas de control) que eviten que la plaga incremente su área de distribución y reinvasa áreas erradicadas.
3. aplicación de insecticida-cebo en el área infestada para reducir la población de la plaga a niveles adecuados para la utilización de la TIE.
4. liberación masiva de insectos estériles de buena calidad que evitarán que la población cumpla su ciclo biológico.

Cabe mencionar que la TIE permanentemente está siendo perfeccionada y en un futuro posiblemente se contarán con grandes avances que faciliten su aplicación a otras especies de insectos plaga. Aspectos como control de calidad del insecto, cría masiva, liberación, etc. son constantemente mejoradas. Incluso, en el caso de la mosca del Mediterráneo se avanza rápidamente en el campo de sexado genético que permitirá producir y liberar solamente machos estériles (Gilmore, 1989).

Demografía

La serie de métodos que un investigador utiliza para estudiar la dinámica de una población, se conoce como demografía. Esta tuvo su origen a partir de la necesidad, percibida desde la antigüedad, de conocer el número de habitantes de un pueblo o nación en función de la conveniencia de proveer demanda de servicios que ésta requeriría (Hutchinson, 1978, citado por Franco, 1990).

Una población, es un grupo de organismos de la misma especie que efectúan un intercambio genético en un espacio delimitado en un mismo tiempo (Wilson, 1977, citado por Carey, 1986). Cabe mencionar que hay otras maneras de definir una población, sin embargo, la condición de mantener

un intercambio genético entre sus miembros es el requisito de mayor uso.

Las características intrínsecas de la población biológica hacen que ésta sea la fuente de datos con media y varianza, que al ser tratados con diferentes procedimientos demográficos, permitan obtener los parámetros poblacionales que sirven para poder interpretar diferentes aspectos de la población (Pianka, 1982).

Carey (1986), menciona que de acuerdo a Shryock et. al. (1975), la demografía formal considera cuatro aspectos básicos de la población como son: 1) tamaño: número de unidades (organismos) en la población; 2) distribución: arreglo de la población en el espacio ; 3) estructura: distribución de la población de acuerdo a su sexo y grupo de edades; y 4) cambio: el crecimiento o decremento de la población total o de algunas de sus unidades. El mismo autor menciona que Hauser y Duncan (1953) consideran que el campo de demografía consiste de:

a). Demografía formal, un campo limitado de acción confinado a estudiar los componentes de variación y cambio (nacimientos, muertes y migración).

b). Estudios poblacionales, un campo amplio como variables poblacionales así como otras variables (genética, comportamiento y otros aspectos de un organismo biológico).

La fuente básica donde se obtienen los datos para la interpretación de la población es lo aportado por las tablas de vida y reproducción de la especie en estudio. Rabinovich (1980), considera que las tablas de vida son formas de expresar, cuantitativamente, las principales características de mortalidad y natalidad de una población. Cuando se parte de una cohorte (grupo de individuos) de la misma edad, la tabla indica, para cada intervalo de edad, el número de muertos, sobrevivientes, la tasa de mortalidad y la esperanza de vida.

Los parámetros demográficos que constituyen una tabla de vida y reproducción son los siguientes (Carey, 1986):

x	edad, clase. Edad exacta a la cual el intervalo comienza relacionado con la cohorte inicial.
l_x	Fracción de individuos sobrevivientes desde el tamaño inicial de la cohorte l_0 .
p_x	Proporción de sobrevivientes a la edad x y que viven en el intervalo x a x+1.
q_x	Proporción de sobrevivientes a la edad x y que mueren en el intervalo x a x+1.
d_x	Número de individuos que mueren entre las edades x a x+1.
L_x	Media de la probabilidad de la sobrevivencia entre dos edades sucesivas $l_x + l_{x+1}/2$
T_x	Número total de días vividos mas allá de la edad x.
e_x	Esperanza de vida, promedio de tiempo de vida restante para un individuo que sobrevive al comienzo del intervalo de edad indicado.
m_x	Producción de progenie hembras por hembra a la edad x.
$m_x (m)$	Producción de progenie machos por hembra a la edad x.

Estos parámetros son producto de un tratamiento estadístico de los datos brutos de sobrevivencia y reproducción de la población para su transformación. La manera de presentar estos parámetros es por medio de una tabla de vida de una cohorte.

Paternalidad o Reproducción en Machos

Krainacker & Carey (1989), señalan que la reproducción sexual es un proceso que requiere tanto de un macho y una hembra. En Biología tradicionalmente se ha estudiado sólo la contribución de las hembras, haciendo que parámetros como la tasa de crecimiento, tiempo generacional y teoría de la edad estable, son enteramente dependientes de la producción de hijas y mortalidad de las hembras. Como resultado, el estudio de la biología de la reproducción en los machos ha sido ignorado. Muchos estudios se han concentrado en aspectos no cuantificables, como el número de cópulas y el comportamiento de apareamiento, siendo escaso el número de estudios demográficos para el estudio de la reproducción en machos. La realización de éstos es necesaria por dos razones: 1) los machos presentan un límite en su rendimiento reproductivo en algunas especies; 2) es posible determinar cuáles machos tienen alta capacidad reproductiva. En el caso de los tefritidos, el conocimiento de los parámetros demográficos de los machos incrementaría, además, la efectividad de la Técnica del Insecto Estéril, (TIE) la cual depende de la liberación de machos de laboratorio de alta calidad para suprimir la población silvestre (Krainacker & Carey, 1989).

OBJETIVOS

Objetivo General:

Determinar la capacidad reproductiva de los machos de Ceratitis capitata con un enfoque demográfico y analizar su relación con el tamaño de los individuos.

Objetivos Particulares

- 1.- Determinar el efecto de la edad y el tamaño sobre la supervivencia y la capacidad reproductiva de los machos.
- 2.- Determinar el efecto de la edad y el tamaño sobre la fertilidad de los machos, expresada esta última en el número de hembras inseminadas.
- 3.- Evaluar la "calidad" de la inseminación, expresada por el porcentaje de huevecillos eclosionados y como ésta es afectada por el tamaño, la edad y/o el número de inseminaciones por día.
- 4.- Determinar si existe un efecto en la capacidad reproductiva y la calidad de esta en machos con apareamientos constantes (machos "exhaustos"), comparados con machos vírgenes.
- 5.- Determinar si existe un "costo de la reproducción" en los machos, expresado en longevidad o número de días vividos.

MATERIALES Y METODOS

El presente trabajo se realizó en la Planta de Cría y Esterilización de la mosca del Mediterráneo (Dirección General de Sanidad Vegetal, Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos), localizada en Metapa de Domínguez, Chiapas, México. Las condiciones del laboratorio fueron de 25-26 °C de temperatura y una humedad relativa de 60-70%.

El material biológico obtenido y evaluado, correspondió a la generación 120 del proceso normal de cría, el cual fue descrito por Schwarz et al., (1985).

El trabajo se desarrolló en tres etapas:

Primera etapa. Determinación de la fecundidad de las hembras en relación a su edad; con el fin de confirmar las curvas de fecundidad y determinar la edad de máxima oviposición.

Segunda etapa. Determinación de la capacidad de inseminación de los machos a lo largo de toda su vida.

Tercera etapa. Determinación del número máximo de hembras que un macho puede inseminar, en la edad óptima de mayor actividad reproductiva.

El objetivo de la primer etapa fue confirmar el patrón de comportamiento reproductivo de las hembras de la cepa criada en el laboratorio, con la finalidad de determinar la edad en que éstas pudieran ser expuestas a los machos, asegurando la oviposición de éstas.

Para ello se colocaron una hembra y un macho recién emergidos en jaulas de vidrio de 10 dm³ con agua, alimento (azúcar + proteína hidrolizada, en una proporción 3:1) y un hospedero artificial elaborado a base de agar (1 litro de agua + 26.6 gr de agar-agar + 1.66 ml de colorante vegetal verde) que sirvió como sustrato para oviposición

(Boller, 1968). Se registraron datos de 17 parejas.

Los huevecillos ovipositados por cada hembra fueron colectados y cuantificados diariamente del hospedero artificial. También se registro el número de individuos muertos.

La segunda etapa de este trabajo consistió en determinar el número de inseminaciones que puede realizar un macho durante toda su vida, considerando para ello diferentes tamaños. Estos machos permanecieron con luz durante las 24:00 horas.

Para la evaluación de los machos se procedió a separar la pupa de acuerdo a su tamaño y su peso. Para ello, se utilizó un calibrador o selector de pupas. Este aparato consiste de dos cilindros inclinados con un espacio interior entre éstos de 1.4 mm a 2.4 mm. La pupa al ir avanzando entre los cilindros cae en colectores de 10 diferentes grupos de tamaño (Figura 4). El tamaño y peso de la pupa considerados fueron los siguientes:

- a) Pupa pequeña: colector no. 4-5, con un diámetro de 1.7-1.8 mm y un peso pupal promedio de 3.5 mg.
- b) Pupa mediana: de colectores no. 6-7-8, con un diámetro de 1.9-2.1 mm y un peso pupal promedio de 6.5 mg.
- c) Pupa grande: de los colectores no. 9-10, un diámetro de 2.2-2.4 mm y un peso pupal promedio de 10 mg.

Las hembras proporcionadas a cada uno de los machos fueron de un tamaño medio (colector no. 6 con un peso pupal promedio de 6.5-7.0 mg).

La pupa destinada para la obtención de las hembras se colocó en el interior de una jaula de acrílico de 30x40x40 cm, separando a éstas inmediatamente después de su

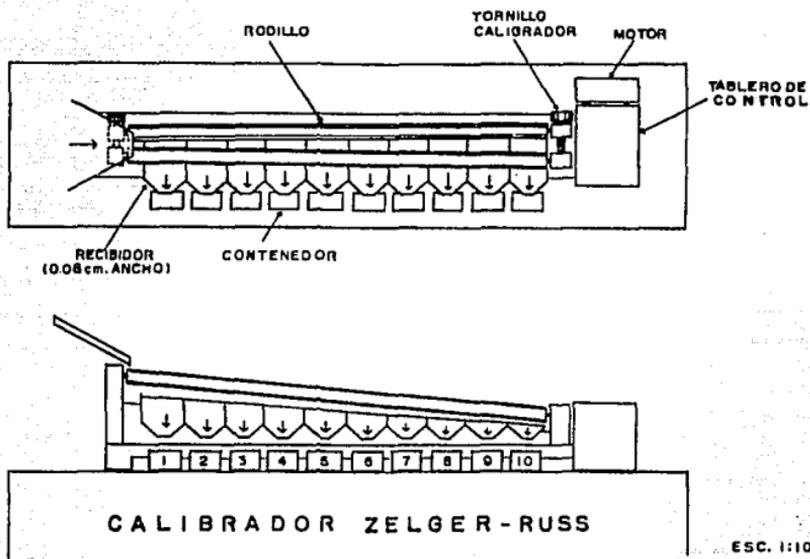


Figura 4. Calibrador de pupas

emergencia y colocándolas en el interior de jaulas cilíndricas con un diámetro de 17 cm por 19.5 cm de largo, con una abertura al frente de la jaula cubierta con malla. Se les proporcionó alimento (azúcar + proteína hidrolizada en relación de 3:1) y agua contenida en un frasco entomológico con una mecha de algodón. Se mantuvieron en estas jaulas hasta que alcanzaran la edad óptima de su oviposición con base en los resultados obtenidos en la primera etapa (6 a 9 días de edad).

Para la evaluación de los machos la pupa seleccionada, se puso en jaulas cilíndricas de acrílico con las características descritas anteriormente, donde se esperó la emergencia de los adultos.

Recién emergidos y seleccionados, los machos permanecieron toda su vida en jaulas individuales cilíndricas con las características anteriormente mencionadas, provistas de agua y alimento. Cada una de las jaulas fueron numeradas de manera consecutiva (del 1 al 10) seguidos de una inicial: P (pequeño), M (mediano) ó G (grande) según fuese el caso.

Desde el primer día de edad del macho en cada jaula se colocaron 5 hembras vírgenes dejándolas por un período de 24 horas, siendo substituidas por otras hembras vírgenes. Este procedimiento se repitió diariamente hasta la muerte de cada uno de los machos.

Las hembras que se sacaron de cada una de las jaulas que contenían un macho, se introdujeron en forma individual en jaulas de vidrio de 10 dm³ provistas de agua, alimento y un hospedero de agar, dejándose en estas condiciones por un período de 72 horas. Después de este período de oviposición, las hembras fueron desechadas, procediéndose a coleccionar los huevecillos contenidos en cada uno de los hospederos de agar. Se tomó una muestra de 20 huevecillos de cada uno de los hospederos artificiales y se colocaron sobre un papel

filtro y una esponja previamente humedecidos estos contenidos en una caja de Petri. Las cajas de Petri, se etiquetaron debidamente, anotando tratamiento, número de huevecillos y la fecha en que fueron colectados; permaneciendo 5 días, a una temperatura constante de 25-26 °C, al cabo de los cuales se registro el número de huevecillos viables.

El experimento se llevó a cabo durante toda la vida de los machos, llevando un registro de la supervivencia y mortalidad de los mismos.

La tercera etapa del trabajo surgió de los resultados obtenidos de la segunda etapa anteriormente descrita, durante la cual se observó que en el quinto día de edad de los machos grandes, los machos llegaron a inseminar las 5 hembras, razón por la cual se decidió incrementar en un lote nuevo de machos la cantidad de hembras a 10. Llevándose a cabo únicamente a los 5 días de edad, que es cuando se presentó la mayor actividad.

Para ello se colectó pupa del separador número 9 y 10 con un peso promedio de 9.5-10.0 mg. Esta se colocó en el interior de unos contenedores de plástico con capacidad de un litro cubiertos con mallas, con el fin de ir separando a los machos recién emergidos y ponerlos de manera individual en jaulas cilíndricas de acrílico ya descritas provistas de agua y alimento.

En esta etapa se determinó la inseminación máxima de machos en abstinencia (vírgenes) y machos activos (exhaustos). La abstinencia de los 10 machos consistió en colocar hembras hasta que éstos alcanzaron los 5 días de edad y el grupo de 10 machos activos se les proporcionó 5 hembras vírgenes desde el primer día de edad, aumentando a 10 hembras cuando éstos alcanzaron los 5 días de edad. Estas hembras se fueron renovando por períodos de 24 horas.

Transcurridas 24 horas se eliminó al macho colocando a cada una de las hembras en jaulas individuales de vidrio de 10 dm³ con agua, alimento y un hospedero de agar. Siguiendo el mismo procedimiento que en la segunda etapa.

Posteriormente, se evaluó el porcentaje de viabilidad de los huevecillos obtenidos. Determinando así, el número máximo de hembras inseminadas por cada macho y la "calidad" de dichas inseminaciones.

Los datos obtenidos se analizaron mediante métodos demográficos, (Carey, 1987) adaptándose en este caso, los parámetros de fecundidad en hembras para machos (capacidad de inseminación).

En algunos casos particulares se hicieron análisis estadísticos de significancia y de correlación, utilizando el programa "Statgraphics".

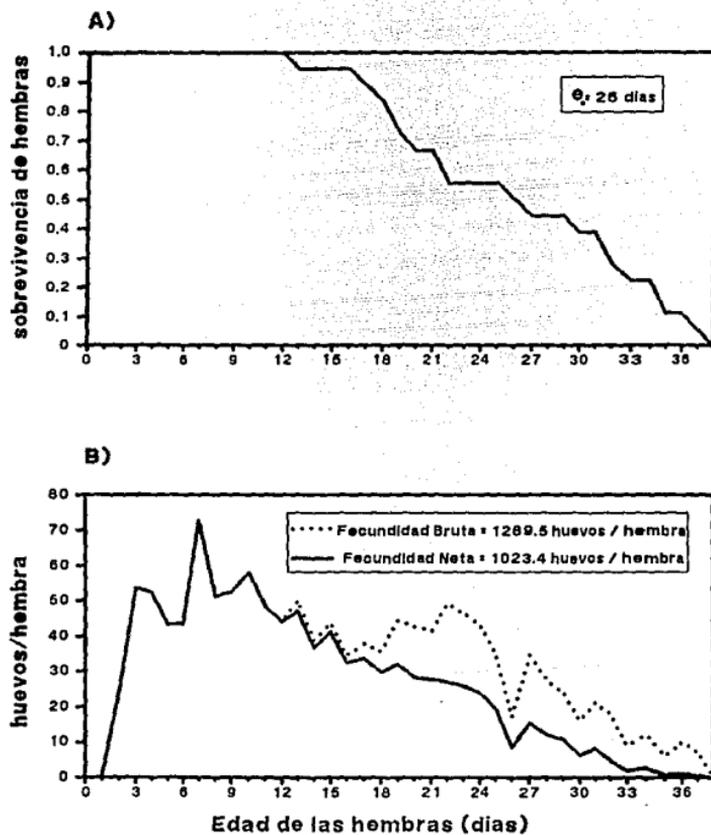
RESULTADOS Y DISCUSION

Sobrevivencia y Fecundidad de las hembras

Los datos obtenidos en lo que corresponde a la determinación de la fertilidad de las hembras fueron tratados con los parámetros demográficos y se elaboró una tabla de vida. La Figura 5a muestra la curva de sobrevivencia de las hembras, como se puede observar, el patrón de esta curva se asemeja a una curva de sobrevivencia del tipo II, las cuales se caracterizan por presentar una baja mortalidad en las primeras edades (1-12 días) y después se observa que entre los 12 y 18 días de edad hay un marcado descenso, del 90 al 60% de sobrevivencia, siendo gradual posteriormente. La esperanza de vida al nacer de este cohorte fue de 26 días. Según Partridge (1991), se ha reportado que la longevidad es un factor determinante en el éxito reproductivo en *Drosophila*, además de que hay una fuerte correlación entre longevidad y el tiempo de vida de la progenie.

Otro aspecto que merece atención en esta curva es que de los 0 a los 12 días no hubo mortalidad, lo cual coincide con el tiempo en que se mantienen los adultos en el proceso normal de cría de la Planta de Metapa, ya que estos son desechados a los 12 días de edad.

En lo que respecta a la fecundidad, los resultados obtenidos muestran que las hembras empezaron a ser fecundas desde el tercer día de edad, la oviposición aumentó hasta alcanzar su pico máximo entre el sexto y noveno día, para después presentarse un descenso gradual y constante. Las curvas de fecundidad bruta y neta se muestran en la Figura 5b. Las hembras alcanzaron una producción bruta de 1289 huevecillos por hembra y una producción neta de 1023 huevecillos por hembra. Con estos datos se estima que una hembra ovipocita un promedio de 26.18 huevecillo/día.



Lo anterior sirvió para determinar la edad propicia para la utilización de hembras en la segunda etapa de este trabajo, la cual se consideró entre el 6o. al 9o. día de edad, que fue cuando hubo mayor producción de huevecillos y no hubo mortalidad, lo cual nos permitiría reducir la probabilidad de pérdida de datos por fallecimiento o esterilidad de las hembras.

La fecundidad obtenida en este caso, tiene cierta similitud a la reportada por Carey (1984), quien estudió ésta con diferentes hospederos naturales, encontrándose que la producción de huevecillos en las hembras generalmente se inició a partir del cuarto día de edad, el pico de producción de huevecillos se alcanzó a los catorce días, disminuyendo gradualmente hasta llegar a cero en los próximos 21 días. La fecundidad neta para estas hembras fue de 1000 huevecillos/hembra, cantidad muy aproximada a lo obtenido en este estudio, los cuales, además son más altos que los reportados por Back y Pemberton (1918), quienes encontraron que las hembras de la mosca del Mediterráneo ovipositan un promedio de 800 huevecillos en toda su vida; Christenson & Foote (1960), reportaron 911 huevecillos / hembra y Rossler (1975), encontró de 301 a 699 huevecillos por hembra. Las diferencias entre los estudios pueden atribuirse tanto a la metodología usada, el área de estudio o a variaciones reproductivas dentro de la misma especie entre otras. En nuestro caso, los niveles y patrones de sobrevivencia y fecundidad son típicos de una cepa que se ha criado en laboratorio por más de 100 generaciones (Foote & Carey, 1987; Vargas & Carey, 1989).

Sobrevivencia de los Machos.

Considerando la viabilidad de los huevecillos como indicador de inseminación y por lo tanto, la falta de viabilidad del huevecillo como ausencia de inseminación, se elaboró una tabla de vida para cada uno de los tres cohortes de machos. Los resultados del análisis demográfico se muestran en el Cuadro 1. La curva de sobrevivencia de cada uno de los diferentes grupos (Figura 6), al igual que en el caso de las hembras, se asemeja a una curva de sobrevivencia del tipo II, donde la mortalidad es mínima o nula entre los 0 y 15 días de edad y posteriormente ésta se incrementa gradualmente, acentuándose entre los 16 y 25 días de edad.

No se encontró una diferencia notable entre la expectativa de vida de las hembras y los machos (24-26 días), aunque de acuerdo a Carey (1982), la mortandad en los machos es más temprana que en las hembras. En cuanto al tamaño, Krainacker et al., (1989) encontraron que no hay una correlación significativa entre el tamaño y la sobrevivencia en individuos adultos de C. capitata y Bractrocera (Dacus) dorsalis, lo cual coincide con nuestros resultados.

CUADRO 1. Parámetros demográficos en machos de diferentes tamaños de Ceratitis capitata

PARAMETRO	T A M A Ñ O		
	GRANDE	MEDIANO	PEQUEÑO
Espectativa de vida (e_0)	25.6	26.6	24.2
Inseminación bruta ($\bar{q}/\bar{\sigma}$) ($\sum I_x$)	97.4	80.7	45.7
Inseminación neta ($\bar{q}/\bar{\sigma}$) ($\sum l_x I_x$)	71.3	68.5	38.7
Inseminadas por día ($\sum l_x I_x / e_0$)	2.8	2.6	1.6
Promedio de eclosión (%)	78.0	78.6	80.0
Edad media de insemin. (días) ($\sum x l_x I_x / \sum l_x I_x$)	11.3	11.3	8.9

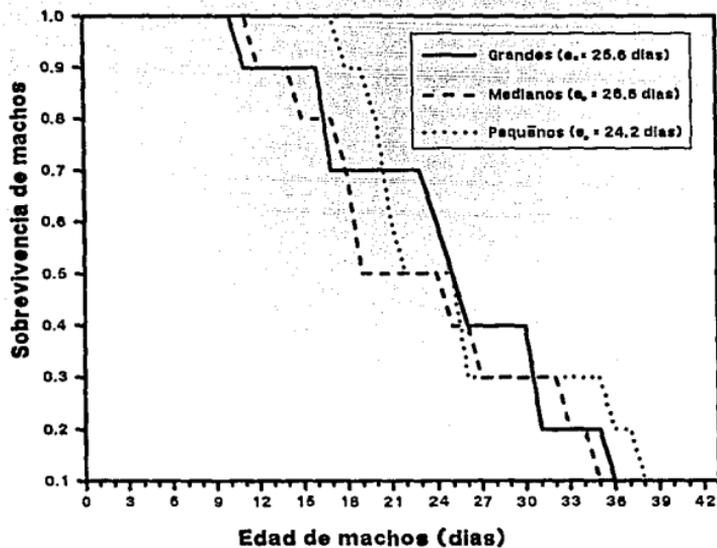


Figura 8. Supervivencia en machos de diferentes tamaños de *Ceratitis capitata*

Capacidad de Inseminación

En cuanto a la actividad reproductiva, en los tres tratamientos, los machos resultaron ser polígamos, es decir, inseminaron a más de una hembra. A partir del primer día de edad realizaron sus primeras inseminaciones las cuales se fueron incrementando, obteniéndose el mayor número de inseminaciones entre los 2 y 5 días de edad, descendiendo posteriormente el número de hembras inseminadas conforme aumentó la edad (Figura 7). Según Partridge (1990), el incremento de la edad va a tener un efecto negativo sobre los parámetros de sobrevivencia y fertilidad, ya que ambos declinan; por lo que estos insectos tienden a reproducirse rápida y tempranamente.

En la Figura 8, se pueden observar los valores para la inseminación neta, que representa el efecto de la probabilidad de sobrevivir sobre la inseminación bruta. Se denota que hay poca variación en los casos de los machos grandes y medianos que tuvieron un comportamiento similar durante toda su vida, contrastando de manera considerable con los machos pequeños, los cuales nuevamente presentaron baja inseminación neta (Cuadro 1).

Los valores de capacidad neta de reproducción o inseminación neta fueron:

machos grandes	71.0 hembras
machos medianos	68.0 hembras
machos pequeños	39.0 hembras

Estos valores presentan una relación directa con la capacidad de inseminación y el tamaño de los machos, siendo ésta mayor a mayor tamaño y viceversa.

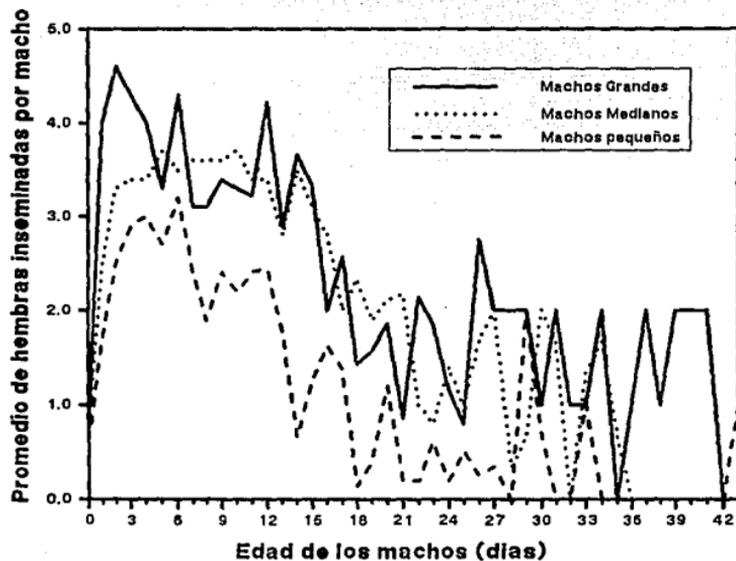


Figura 7. Número de hembras inseminadas por día por macho (Inseminación bruta)

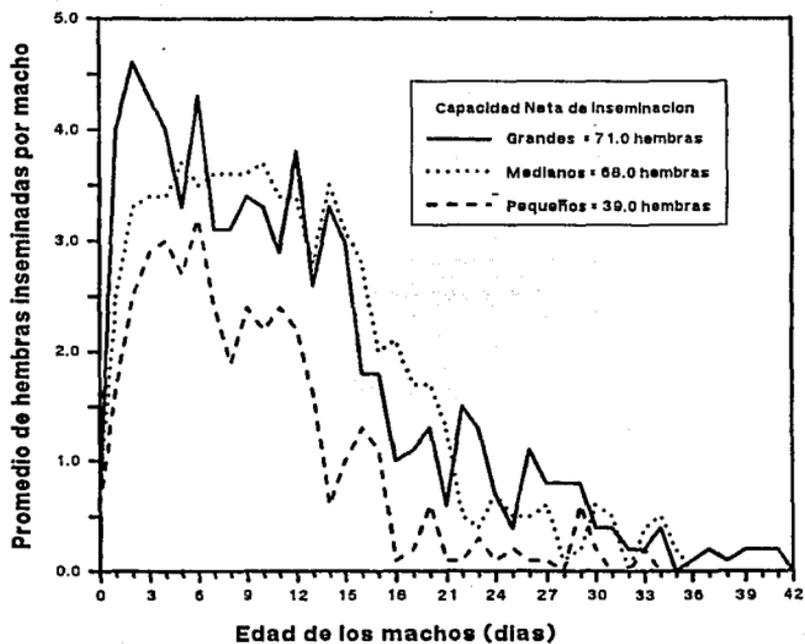


Figura 8. Promedio de hembras inseminadas por macho (Inseminación neta)

Heterogeneidad

Para estudiar la variación entre individuos en cuanto a su capacidad reproductiva, se hizo un análisis de frecuencia estableciendo 3 clases: 0 hembras inseminadas por macho por día, 1-3 hembras y más de 3 hembras (Figura 9).

Observando a los machos grandes, durante los primeros días de edad se registró mayor actividad sexual llegando la mayoría de los machos a inseminar 3 o más hembras por día y disminuyendo esta cifra conforme la edad fue avanzando. Las veces en que inseminaron de 1 a 3 hembras es un poco más reducida pero constante, mientras que las veces en que hubo 0 hembras inseminadas, se presentó esporádicamente durante los primeros 15 días de edad, incrementándose la frecuencia de estos casos a partir de esta edad.

La frecuencia de machos medianos que inseminaron un número mayor de 3 hembras/día, fue relativamente alta durante los primeros 20 días de edad, a partir de esta edad la frecuencia en la clase de 1 a 3 hembras por día fue mayor. El comportamiento fue similar a los machos grandes en cuanto a las veces en que hubo 0 hembras inseminadas.

En los machos pequeños, fue menor la frecuencia de los machos que inseminaron un número mayor de 3 hembras, presentándose de manera similar los casos en que hubo de 1 a 3 hembras inseminadas por día. El número de casos en la clase cero siempre fue mayor para los machos pequeños.

Nakagawa et al., (1971) reportaron que los machos de la mosca del Mediterráneo copulan repetidamente y su agresividad sexual aparentemente no declina con la edad, lo cual contrasta con nuestros resultados, ya que en todos los casos se observó una disminución en la capacidad de inseminación conforme se avanzó en la edad.

La Figura 10, muestra que existe una variación importante entre los individuos, ya que el 38-41% de los machos realizó el 50% de las inseminaciones.

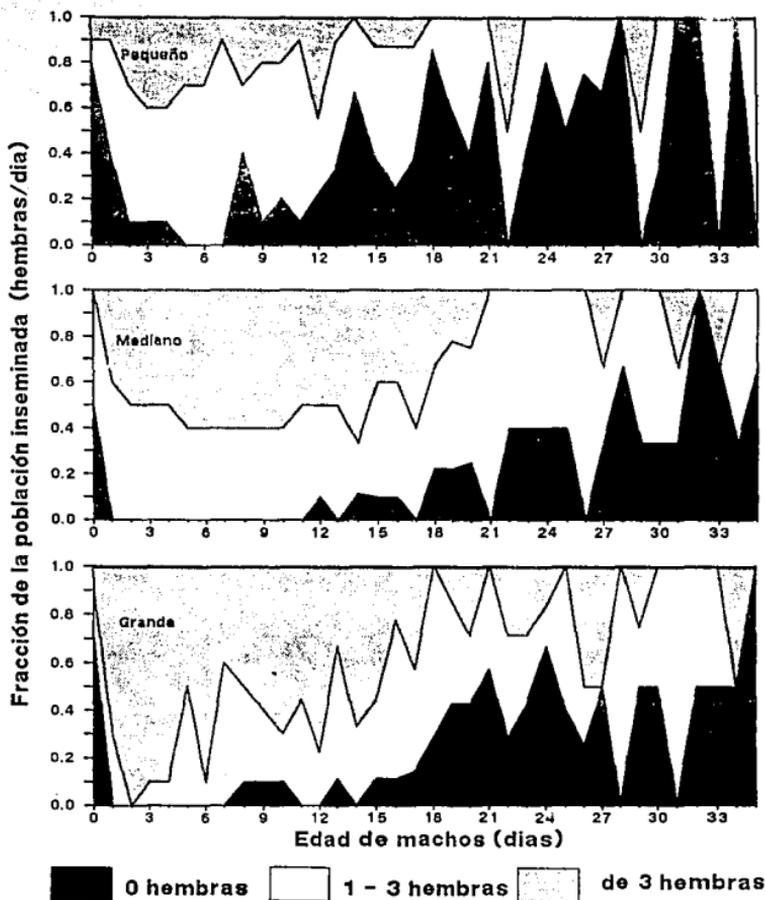


Figura 9. Frecuencia de hembras inseminadas respecto a la edad del macho

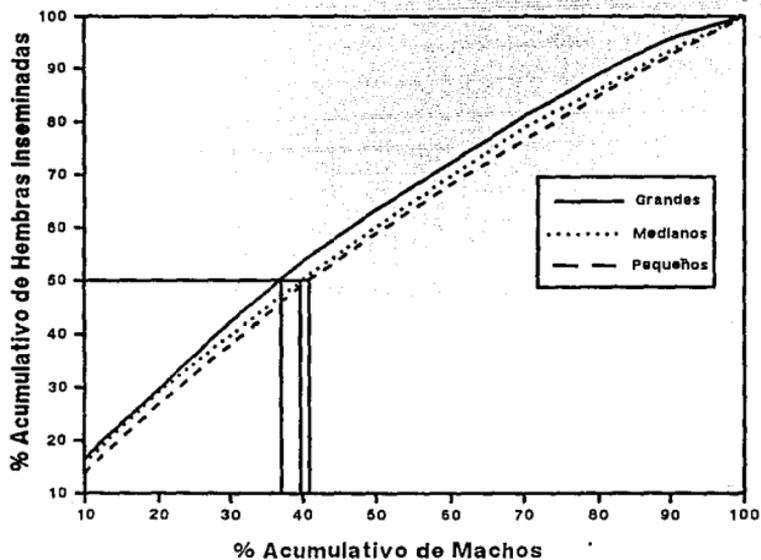


Figura 10. Concentración de reproducción en machos de diferentes tamaños de *Ceratitis capitata*

Calidad de Inseminación

La calidad de la inseminación se expresó con base en el porcentaje de viabilidad del huevecillo (Figura 11), en los tres casos se aprecia como la edad juega un papel muy importante en la calidad de las inseminaciones, ya que conforme los machos envejecieron gradualmente, se vió reflejada en la baja viabilidad de los huevecillos, independientemente de la cantidad de hembras inseminadas por macho (Figura 12). También se observa en las mismas figuras el bajo porcentaje de eclosión en los casos en que el macho inseminó únicamente una hembra. De manera general, estos resultados indican que el tamaño del macho influye en obtener una mayor fecundidad o capacidad de inseminación pero no en la calidad de los huevecillos ovipositados por las hembras.

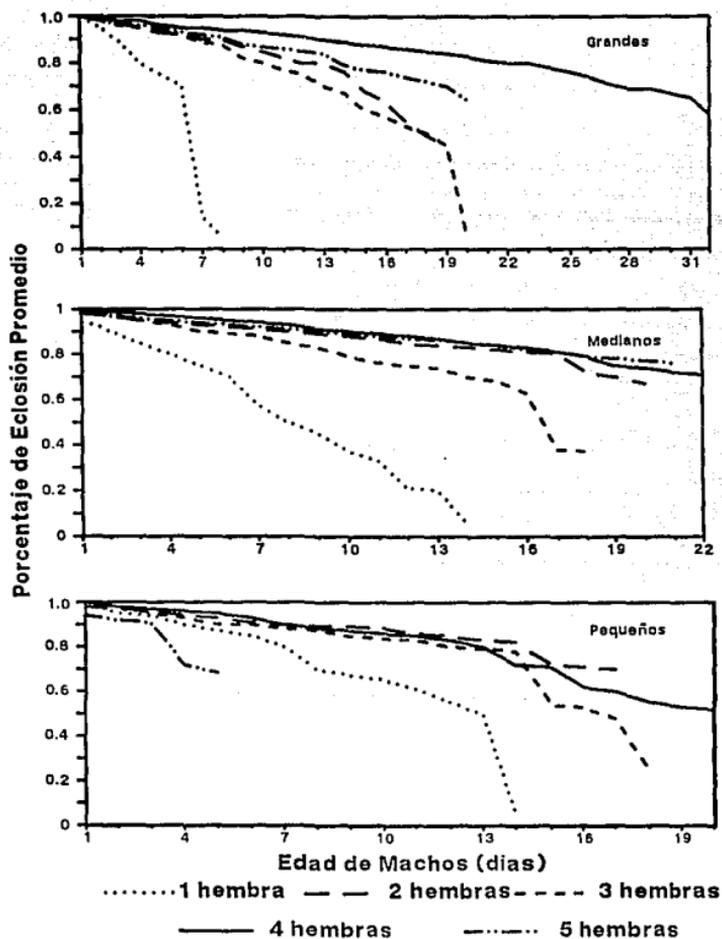


Figura 11. Porcentaje de eclosión en relación al número de hembras inseminadas y la edad

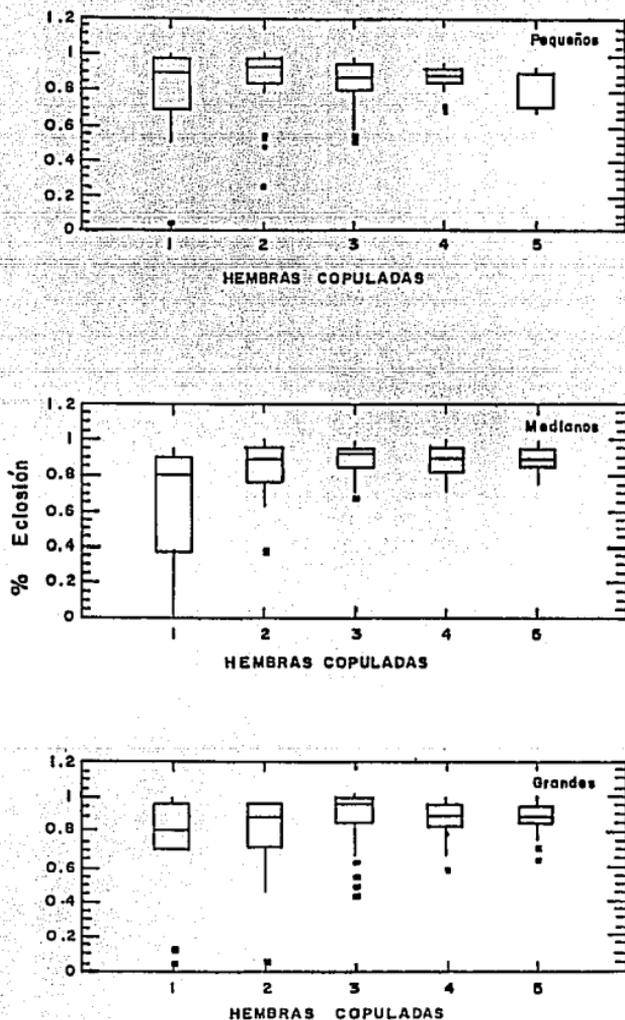


Figura 12. Media y variaci3n del porcentaje de eclosi3n en funci3n del n3mero de hembras inseminadas

Capacidad Máxima de Inseminación

En la última etapa de este trabajo se determinó el número máximo de hembras que pueden ser inseminadas por un macho. Los resultados de esta etapa se muestran en el cuadro 2, donde no se encontró diferencia significativa entre machos vírgenes y exhaustos (6.7 y 7.3 hembras por macho, respectivamente). El número máximo de hembras inseminadas por día fue de 9.

Estos resultados contrastan con lo reportado por Whittier & Kaneshiro (1992), quienes encontraron que las hembras que se aparearon con machos vírgenes, lograron una mayor prole que aquellas que lo hicieron con machos "exhaustos", atribuyendo esto a una reducción de esperma u otros componentes del eyaculado del macho.

Los resultados obtenidos indican que no existe tal reducción al menos en cuanto al aumento de hembras inseminadas y en la "calidad" de la inseminación, expresada como el porcentaje de eclosión.

Ito & Yamagishi (1989), investigando la competencia de esperma en la mosca del melón (Bractocera (Dacus) cucurbitae), encontraron que los machos "exhaustos" tienen menores probabilidades de ganar la competencia de esperma en comparación con machos vírgenes. Estos resultados contrastan con los obtenidos en este estudio ya que en nuestro caso no se detectó un debilitamiento en la capacidad y calidad de inseminación de los machos "exhaustos" (Cuadro 2).

Con la intención de conocer si existe un "costo de la reproducción" en los machos, expresado en longevidad o número de días vividos, se realizó un análisis de correlación entre el número total de hembras inseminadas por macho y el número de días vividos por éstos.

CUADRO 2. Capacidad máxima de inseminación cuando se expusieron 10 hembras a los 5 días de edad del macho.

Tratamiento	Hembras Inseminadas			Eclosión %
	Media	Rango		
	(Hembras)	Máximo	Mínimo	
Machos vírgenes	6.7	8.0	3.0	66.0
Machos exhaustos	7.3	9.0	5.0	58.3

Los resultados de esta correlación se muestran en la Figura 13, donde se observa una correlación positiva significativa, lo cual demuestra que en los términos de este análisis, no existe un costo de la reproducción y por el contrario, la correlación positiva indica que a mayor número de hembras inseminadas, mayor longevidad de los machos, lo cual, también puede interpretarse en que los machos que más vivieron tuvieron oportunidad de inseminar a un mayor número de hembras, o simplemente fueron individuos más aptos..

Sin embargo, este análisis puede estar sesgado, ya que mientras más días vive un macho, se aumenta la posibilidad de hembras inseminadas, otro factor puede ser que los machos pequeños fueron inferiores tanto en el número de hembras inseminadas como en su longevidad..

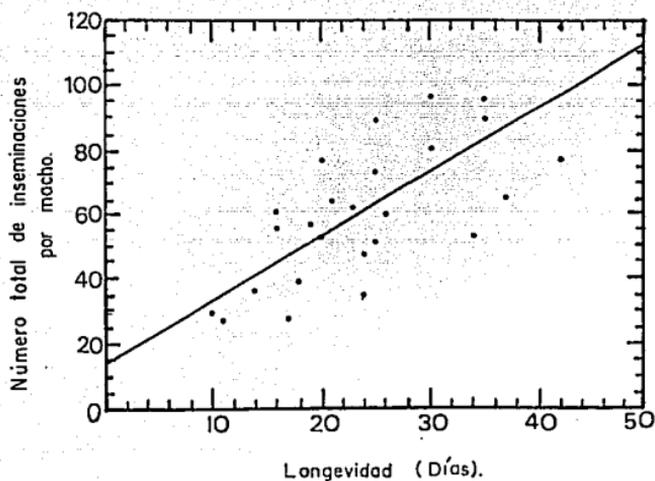


Figura 13: Regresión lineal de la edad de los machos contra el número total de hembras inseminadas.

DISCUSION GENERAL

Los resultados de la presente investigación, determinan, por primera vez, los límites de la capacidad reproductiva de los machos, en donde el factor más importante resultó ser la edad de los machos, tanto en la cantidad como en la calidad de las inseminaciones.

Dentro de estos límites, no se encontró un efecto adverso de la intensidad de la actividad reproductiva sobre la calidad de las inseminaciones, es decir, no se observó una disminución en el porcentaje de viabilidad de los huevecillos en machos que inseminaron 4 o 5 hembras en un día, comparado con aquellos que solo inseminaron 2 o 3 hembras y por el contrario, la menor calidad de las inseminaciones se observó en los casos en que los machos inseminaron únicamente una hembra, lo que puede obedecer a una calidad inferior de estos machos expresada tanto en el número de hembras inseminadas como en la calidad de la inseminación.

En cuanto al efecto del tamaño de los individuos los resultados apoyan la noción de que "grande es mejor", ya que tanto individuos grandes o medianos presentaron tasas de inseminación superiores a las de los individuos pequeños.

Estos datos se oponen a la noción de que las hembras obtienen mayores beneficios (genéticos o materiales) al aparearse con machos vírgenes (Whitter & Kaneshiro, 1992) ya que no se observó una diferencia significativa en el número de hembras inseminadas ni en el porcentaje de viabilidad de los huevecillos, cuando se compararon machos vírgenes con machos exhaustos. Por el otro lado, estos datos permiten explicar la preferencia de las hembras por los machos dominantes, en una situación de lek-poliginio (Hendrichs, 1986) aún cuando éstos se hayan apareado ya con una o más

hembras, ya que de esta forma la hembra obtendría los beneficios "genéticos" de un macho dominante y no se vería adversamente afectada por una inseminación de menor calidad. En otras palabras, resulta más ventajoso aparearse con un macho dominante exhausto que con un macho subordinado virgen.

Debe considerarse que estos resultados se obtuvieron con machos criados en laboratorio, sin irradiarse, estos datos no pueden extrapolarse al caso de machos silvestres ó estériles, sin conocer previamente, si éstos presentan el mismo comportamiento. Otro aspecto que debe considerarse al comparar machos dominantes con machos subordinados y/o exhaustos con vírgenes, es el factor edad, ya que es claro que la capacidad reproductiva, así como la calidad disminuyeron conforme al aumento en edad.

CONCLUSIONES

1. El tamaño no fue una característica determinante en la supervivencia de los machos pero sí fue una característica determinante en la capacidad de inseminación de los machos.
2. La capacidad de inseminación de los machos se vió afectada por su edad.
3. La "calidad" de la inseminación, expresada por la viabilidad del huevecillo, no se vió afectada por el tamaño de los machos, ni por el número de hembras inseminadas por estos, pero sí por la edad.
4. No se encontró diferencia en el número de hembras inseminadas, ni en la calidad de la inseminación, de los machos "exhaustos" comparados con los machos vírgenes.
5. No se observó que la actividad sexual de los machos repercutiera en una menor longevidad, y por el contrario, se encontró una correlación positiva entre número total de hembras inseminadas y días vividos.
6. Los resultados de este trabajo apoyan las teorías sobre la selección epigámica o selección por las hembras de machos dominantes en situaciones de lek-poliginia.

7. Finalmente los resultados de esta investigación sugieren nuevas líneas que nos permitan profundizar en el conocimiento de la reproducción en la mosca del Mediterráneo y la aplicación de este conocimiento en programas de control donde se utilice la TIE. Estas líneas serían:

- Capacidad reproductiva de machos silvestres
- Efecto de la irradiación en la capacidad reproductiva.
- Relación entre apareamientos e inseminaciones así como duración de cópula
- Capacidad reproductiva en competencia.

LITERATURA CITADA

- Aluja, M.: J. Hendrichs & M. Cabrera. 1983. Behavior and interactions between Anastrepha ludens (L.) and A. obliqua (M.) in a field caged mango tree. I lekking behavior and male territoriality. En: Cavalloro, R. (Ed.) Fruit Flies of Economic Importance. A.A. Balkema, Rotterdam. p:122-131.
- Anwar, M.; D. L. Chambers; K. Ohinata & R. Kobayashi. 1971. Radiation-Sterilization of the Mediterranean Fruit Fly (Diptera: Tephritidae): Comparison of spermatogenesis in flies treated as pupae or adults. Annals of the Entomological Society of America 64: 627-633.
- Arita, L.H. & K. Y. Kaneshiro. 1983. Pseudomale courtship behavior of the female Mediterranean fruit fly., Ceratitidis capitata (Wied.). Proceedings Hawaiian Entomological Society 24: 205-210.
- Back, E. A. & C.E. Pemberton. 1918. The Mediterranean fruit fly in Hawaii. Washington, D. C. USDA, Bulletin No. 536, p: 1-118.
- Bateman, M. A. 1972. The ecology of fruit flies. Annual Review of Entomology 17: 493-515.
- Berg, H. G. 1979. Clave ilustrada de larvas de moscas de la fruta de la familia Tephritidae. O.I.R.S.A. México - Centro América - Panamá, 36 p.
- Boller, E. F. 1968. An artificial oviposition device for the European Cherry fruit fly, Rhagoletis cerasi. Journal of Economic Entomology 61: 850-852.
- Boller, E. F. & C. O. Calkins. 1984. Measuring, monitoring and improving the quality of mass-reared Mediterranean fruit flies, Ceratitidis capitata (Wied.). Improvement of quality by selection. Entomologia Experimentalis et Applicata 98:1-15
- Burk, T. 1981. Signalling and sex in acalyptate flies. Florida Entomologist 64: 30-43.
- Burk, T. 1983. Behavioral ecology of mating in the Caribbean fruit fly Anastrepha suspensa L. (Diptera: Tephritidae) Florida Entomology 67: 542-547.
- Burk, T. & J. C. Webb. 1983. Effect of male size on calling propensity, song parameters, and mating success in Caribbean fruit flies (Anastrepha suspensa (Loew)). Annals Entomological Society of America 76: 678-82.

- Carey, J. R. 1982. Demography and population dynamics of the Mediterranean fruit fly. Ecological Modelling 16: 125-150.
- Carey, J. R. 1984. Host-specific demographic studies of the Mediterranean fruit fly Ceratitidis capitata. Ecological Entomology 9: 261-270.
- Carey, J. R. 1987. Principles of demography. Lecture notes. Department of Entomology. University of California. 236 p. (Sin publicar).
- Carey, J. R. 1991. Establishment of the Mediterranean fruit fly in California. Science 253: 1369-1373.
- Carey, J. R.; P. Liedo; D. Orozco & J. W. Vaupel. 1992. Slowing of mortality rates at older ages in large medfly cohorts. Science 258: 457-461.
- Christenson, L. D. & R. H. Foote. 1960. Biology of fruit flies. Annual Review of Entomology 5: 171-192.
- Churchill, Ch. S.; Stanland, R.; T. T. Y. Wong; N. Tanaka; D. O. McInnis & R. V. Dowell. 1986. Size as factor in the mating propensity of Mediterranean fruit flies, Ceratitidis capitata (Diptera: Tephritidae), in the laboratory. Journal of Economic Entomology. 79: 614-619.
- Davey, K. G. 1965. Reproduction in the insects. University Reviews in Biology. W. H. Freeman and Company. San Francisco. pp: 12-24.
- Dodson, G. 1982. Mating and territoriality in wild Anastrepha suspensa (Diptera: Tephritidae) in field cages. Journal of the Georgia Entomological Society. 17: 189-200.
- Franco, M. 1990. Ecología de poblaciones. Ciencias. Número especial 4: 4-9.
- Gilmore, J. E. 1989. Sterile insect technique (SIT) Overview. En A. S. Robinson & G. Hooper (Eds.). Fruit Flies: Their Biology, Natural Enemies and Control. World Crop Pests Vol. 3B. Elsevier, Amsterdam. pp: 353-361.
- González, R. R. H. 1966. El control de las moscas de la fruta de Chile. Boletín Agrícola Shell. Año XXV (5): 3-12.
- Greene, Ch. T. 1929. Characters of the larvae and pupae of certain fruit flies. Agricultural Research 38: 489-504.
- Guillén, J. 1984. Manual para la diferenciación de moscas del Mediterráneo estériles (irradiadas) de fértiles (silvestres). Programa Moscamed. DGSV-SARH. Talleres Gráficos de la Nación, México. 102 p.

- Gutiérrez, S. J. 1976. La mosca del Mediterráneo Ceratitis capitata (Wied.) y los factores ecológicos que favorecerían su establecimiento y propagación en México. SAG, Dir. Gral. Sanidad Vegetal. Talleres Gráficos de la Nación, México. 233 p.
- Hardy, D. E. 1949. Studies in Hawaiian fruit flies. Proceedings Entomological Society of Washington 51: 127-180.
- Hendrichs, J.; G. Ortiz; P. Liedo & A. Schwarz. 1982. Six years of successful Medfly Program in Mexico and Guatemala. En Cavalloro R. (Ed.) Fruit Flies of Economic Importance. A. A. Balkema. Rotterdam. p: 352-365.
- Hendrichs, J. P. 1986. Sexual selection in wild and sterile Caribbean fruit flies, Anastrepha suspensa (Loew) (Diptera: Tephritidae). M. Sc. Thesis. University of Florida. 243 p.
- Hernández O., V. 1990. Ahí viene la plaga. (las moscas de la fruta y su investigación en México). Información Científica y Tecnológica 12: 33-37.
- Ito, Y. & M. Yamagishi. 1989. Sperm competition in the melon fly, Dacus cucurbitae (Diptera: Tephritidae): Effects of sequential matings with normal and virgin or non-virgin sterile males. Applied Entomology and Zoology 24: 466-477.
- Kerremans, P. E. Bush-Petersen. 1990. Polytene chromosome analysis in relation to genetic sex separation in the Mediterranean fruit fly, Ceratitis capitata (Wied.): genetic sexing of the Mediterranean fruit fly. International Atomic Energy Agency. Vienna. p. 61-67.
- Krainacker, D. A.; J. R. Carey & R. I. Vargas. 1989. Size-specific survival and fecundity for laboratory strains of two tephritid (Diptera: Tephritidae) species implications for mass rearing 82: 104-108.
- Krainacker, D. A. & J. R. Carey. 1989. Reproductive limits and heterogeneity of male twospotted spider mites. Entomologia Experimentalis & Applicata 50:209-214.
- Liedo, P. 1989. Comportamiento sexual de las moscas de la fruta y sus implicaciones para la cría masiva de laboratorio. III Curso Internacional de Capacitación de Moscas de la Fruta. Mod. II. Programa Moscamed (DGSV-SARH, APHIS-USDA). p: 57-72.
- Markow, T. A. & P. F. Ankney. 1984. Drosophila males contribute to oogenesis in a multiple mating species. Science 224: 302-303.

- Mazomenos, B. J.; L. Nation; W. J. Coleman; K. C. Dennis & R. Esponda. 1977. Reproduction in Caribbean fruit flies: comparisons between a laboratory strain and a wild strain. Florida Entomologist 60: 139-144.
- McInnis, D. O.; S. Tam; C. Grace & D. Miyashita. 1993. Population suppression and sterility rates induced by variable sex-ratio, sterile-insect releases of Ceratitis capitata (Wied.) in Hawaii. (Sin publicar).
- McInnis, D. O. 1987. Mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae) directional selection for large and small pupal size. Annals of the Entomological Society of America 80: 333-337.
- Nakagawa, S.; G. J. Farias; D. Suda; R. T. Cunningham & D. L. Chambers. 1971. Reproduction of the Mediterranean fruit fly: frequency of mating in the laboratory. Journal of Economic Entomology 64: 949-950.
- Nation, J. 1972. Courtship behavior and evidence for a sex attractant in the male Caribbean fruit fly, Anastrepha suspensa. Annals of Entomology Society of America. 65: 164-167.
- Partridge, L. 1991. Variation in mating behavior and reproductive success of male Drosophila. En: International Symposium on the Biology and Control of Fruit Flies. September 1991. Okinawa, Japan. (Eds.) K. Kawasaki, O. Iwahashi, K. Y. Kaneshiro. pp: 204-213.
- Pérez, A.; A. Villaseñor & J. Reyes. 1988. Cultivos trampa de la mosca del Mediterráneo Ceratitis capitata (Wied) (Diptera: Tephritidae) en México. Resúmenes XXIII C.N.E., Morelia, Mich., México. p: 271.
- Pianka, R. E. 1982. Ecología Evolutiva. Omega. España. 361 p
- Prokopy, R. J. 1980. Mating behavior of frugivorous Tephritidae in nature. En: Proceeding International Symposium on Fruit Fly Problems. XVI Int. Congr. Ent. Kyoto. 37-46 pp.
- Prokopy, R. J. & J. Hendrichs. 1979. Mating behavior of Ceratitis capitata (Wied.) on a field-caged host tree. Annals of the Entomological Society of America 72: 642-648.
- Programa Moscamed. 1982. Manual sobre la detección y control de la mosca del Mediterráneo. DGSV-SARH. Talleres Gráficos de la Nación, México, 39 p.
- Programa Moscamed. 1982. Folletodel Laboratorio de Cría y Esterilización de Mosca del Mediterráneo. DGSV-SARH. Talleres Gráficos de la Nación, México, 39 p.

- Rabinovich, J. E. 1980. Introduction a la Ecologia de Poblaciones Animales. CECSA. México. 313 p.
- Riemann, J. G.; D. J. Moen & B. J. Thorson. 1967. Female monogamy and its control in house flies. Journal of Insect Physiology 13: 407-18.
- Rösler, Y. 1975. Reproductive differences between laboratory-reared and field-collected populations of the Mediterranean fruit fly, Ceratitis capitata. Annals of the Entomological Society of America 68:987-991.
- Schwarz, A. J.; A. Zambada; D. H. S. Orozco; J. L. Zavala & C. O. Calkins. 1985. Mass production of the Mediterranean fruit fly at Metapa, Mexico. Florida Entomologist 68: 467-477.
- Schwarz, A. J.; P. Liedo & J.P. Hendrichs. 1989. Current Programme in Mexico. En A. S. Robinson & G. Hooper (Eds.). Fruit Flies: Their Biology, Natural Enemies and Control. World Crop Pests Vol. 3B. Elsevier, Amsterdam. pp: 375-385.
- Shiga, M. 1989. Current Programme in Japan. En A. S. Robinson & G. Hooper (Eds.). Fruit Flies: Their Biology, Natural Enemies and Control. World Crop Pests Vol. 3B. Elsevier, Amsterdam. pp: 365-374.
- Sivinski, J. 1980. Sexual selection and insect sperm. Florida Entomologist 63: 99-111.
- Sivinski, J. 1987. Male transfer of materials to mates in the Caribbean fruit fly, Anastrepha suspensa (Diptera: Tephritidae). Florida Entomologist 70:234-238.
- Steiner, L. F.; W. C. Mitchell & A. H. Baumhover. 1962. Progress of fruit fly control by irradiation sterilization in Hawaii and the Marianas Islands. International Journal of Applied Radiation and Isotopes. 13: 427-434.
- Valdez, C. J. M. 1985. Exoesqueleto y musculatura de la mosca del Mediterráneo Ceratitis capitata (Wiedeman) (Diptera: Tephritidae). Tesis de Maestria. Colegio de Postgraduados, Chapingo, México. 320 pp.
- Webb, J. C.; C. O. Calkins; D. L. Chambers; W. Schwenbacher & K. Russ. 1983. Acoustical aspects of the behavior of the Mediterranean fruit fly, Ceratitis capitata (Wied.) Analisis and identification of courtship sounds. Entomologia Experimentalis & Applicata 33: 1-8.

Whittier T. S. & K. Y. Kaneshiro. 1992. Male mating success and female fitness in the Mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae). Annals of the Entomological Society of America. 84: 608-611.

White, I. M. & M. M. Elson-Harris. 1992. Fruit flies of economic significance: their identification and bionomics. Ed. CABI. 601 p.

APENDICE

Tabla de Vida de Machos de *C. capitata* de Tamaño Grande

x	n_x	l_x	dx	qx	px	L_x	T_x	ex
0	10	1.00	0.00	0.00	1.00	1.00	25.50	25.50
1	10	1.00	0.00	0.00	1.00	1.00	24.50	24.50
2	10	1.00	0.00	0.00	1.00	1.00	23.50	23.50
3	10	1.00	0.00	0.00	1.00	1.00	22.50	22.50
4	10	1.00	0.00	0.00	1.00	1.00	21.50	21.50
5	10	1.00	0.00	0.00	1.00	1.00	20.50	20.50
6	10	1.00	0.00	0.00	1.00	1.00	19.50	19.50
7	10	1.00	0.00	0.00	1.00	1.00	18.50	18.50
8	10	1.00	0.00	0.00	1.00	1.00	17.50	17.50
9	10	1.00	0.00	0.00	1.00	1.00	16.50	16.50
10	10	1.00	0.10	0.10	0.90	0.95	15.50	16.32
11	9	0.90	0.00	0.00	1.00	0.90	14.55	16.17
12	9	0.90	0.00	0.00	1.00	0.90	13.65	15.17
13	9	0.90	0.00	0.00	1.00	0.90	12.75	14.17
14	9	0.90	0.00	0.00	1.00	0.90	11.15	13.17
15	9	0.90	0.00	0.00	1.00	0.90	10.95	12.17
16	9	0.90	0.20	0.22	0.78	0.80	10.05	12.56
17	7	0.70	0.00	0.00	1.00	0.70	9.25	13.21
18	7	0.70	0.00	0.00	1.00	0.70	8.55	12.21
19	7	0.70	0.00	0.00	1.00	0.70	7.85	11.21
20	7	0.70	0.00	0.00	1.00	0.70	7.15	10.21
21	7	0.70	0.00	0.00	1.00	0.70	6.45	9.21
22	7	0.70	0.00	0.00	1.00	0.70	5.75	8.21
23	7	0.70	0.10	0.14	0.86	0.65	5.05	7.77
24	6	0.60	0.10	0.17	0.83	0.55	4.40	8.00
25	5	0.50	0.10	0.20	0.80	0.45	3.85	8.56
26	4	0.40	0.00	0.00	1.00	0.40	3.40	8.50
27	4	0.40	0.00	0.00	1.00	0.40	3.00	7.50
28	4	0.40	0.00	0.00	1.00	0.40	2.60	6.50
29	4	0.40	0.00	0.00	1.00	0.40	2.20	5.50
30	4	0.40	0.20	0.50	0.50	0.30	1.80	6.00
31	2	0.20	0.00	0.00	1.00	0.20	1.50	7.50
32	2	0.20	0.00	0.00	1.00	0.20	1.30	6.50
33	2	0.20	0.00	0.00	1.00	0.20	0.10	5.50
34	2	0.20	0.00	0.00	1.00	0.20	0.90	4.50
35	2	0.20	0.10	0.50	0.50	0.15	0.70	4.67
36	1	0.10	0.00	0.00	1.00	0.10	0.55	5.50
37	1	0.10	0.00	0.00	1.00	0.10	0.45	4.50
38	1	0.10	0.00	0.00	1.00	0.10	0.35	3.50
39	1	0.10	0.00	0.00	1.00	0.10	0.25	2.50
40	1	0.10	0.00	0.00	1.00	0.10	0.15	1.50
41	1	0.10	0.10	1.00	0.00	0.05	0.05	1.00
42	0	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00

Tabla de Reproducción en Machos de C. capitata de Tamaño Grande

x	lx	lx/lx	hx
0	0.70	0.70	0.15
1	4.00	4.00	0.74
2	4.60	4.60	0.78
3	4.30	4.30	0.72
4	4.00	4.00	0.70
5	3.30	3.30	0.54
6	4.30	4.30	0.76
7	3.10	3.10	0.56
8	3.10	3.10	0.57
9	3.40	3.40	0.59
10	3.30	3.30	0.58
11	3.22	2.90	0.57
12	4.22	3.80	0.67
13	2.89	2.60	0.57
14	3.67	3.30	0.65
15	3.33	3.00	0.47
16	2.00	1.80	0.36
17	2.57	1.80	0.26
18	1.43	1.00	0.25
19	1.57	1.10	0.29
20	1.86	1.30	0.24
21	0.86	0.60	0.26
22	2.14	1.50	0.23
23	1.86	1.30	0.20
24	1.17	0.70	0.22
25	0.80	0.40	0.09
26	2.75	1.10	0.54
27	2.00	0.80	0.45
28	2.00	0.80	0.25
29	2.00	0.80	0.35
30	1.00	0.40	0.12
31	2.00	0.40	0.28
32	1.00	0.20	0.15
33	1.00	0.20	0.49
34	2.00	0.40	0.30
35	0.00	0.00	0.00
36	1.00	0.10	0.03
37	2.00	0.20	0.23
38	1.00	0.10	0.16
40	2.00	0.20	0.37
41	2.00	0.20	0.36
42	2.00	0.20	0.00
43	0.00	0.00	0.00

Tabla de Vida de Machos de C. capitata de Tamaño Medio

x	nx	lx	dx	qx	px	Lx	Tx	ex
0	10	1.00	0.00	0.00	1.00	1.00	26.60	26.60
1	10	1.00	0.00	0.00	1.00	1.00	25.60	25.60
2	10	1.00	0.00	0.00	1.00	1.00	24.60	24.60
3	10	1.00	0.00	0.00	1.00	1.00	23.60	23.60
4	10	1.00	0.00	0.00	1.00	1.00	22.60	22.60
5	10	1.00	0.00	0.00	1.00	1.00	21.60	21.60
6	10	1.00	0.00	0.00	1.00	1.00	20.60	20.60
7	10	1.00	0.00	0.00	1.00	1.00	19.60	19.60
8	10	1.00	0.00	0.00	1.00	1.00	18.60	18.60
9	10	1.00	0.00	0.00	1.00	1.00	17.60	17.60
10	10	1.00	0.00	0.00	1.00	1.00	16.60	16.60
11	10	1.00	0.00	0.00	1.00	1.00	15.60	15.60
12	10	1.00	0.00	0.00	1.00	1.00	14.60	14.60
13	10	1.00	0.00	0.00	1.00	1.00	13.60	13.60
14	10	1.00	0.00	0.00	1.00	1.00	12.60	12.60
15	10	1.00	0.00	0.00	1.00	1.00	11.60	11.60
16	10	1.00	0.00	0.00	1.00	1.00	10.60	10.60
17	10	1.00	0.10	0.10	0.90	0.95	9.60	9.10
18	9	0.90	0.00	0.00	1.00	0.90	8.65	9.61
19	9	0.90	0.10	0.11	0.89	0.85	7.75	8.61
20	8	0.80	0.20	0.35	0.75	0.70	6.90	8.62
21	6	0.60	0.10	0.17	0.83	0.55	6.20	10.33
22	5	0.50	0.00	0.00	1.00	0.50	5.65	11.20
23	5	0.50	0.00	0.00	1.00	0.50	5.15	10.30
24	5	0.50	0.00	0.00	1.00	0.50	4.65	9.30
25	5	0.50	0.20	0.40	0.60	0.40	4.15	8.30
26	3	0.30	0.00	0.00	1.00	0.30	3.75	12.50
27	3	0.30	0.00	0.00	1.00	0.30	3.45	11.50
28	3	0.30	0.00	0.00	1.00	0.30	3.15	10.50
29	3	0.30	0.00	0.00	1.00	0.30	2.85	9.50
30	3	0.30	0.00	0.00	1.00	0.30	2.55	8.50
31	3	0.30	0.00	0.00	1.00	0.30	2.25	7.50
32	3	0.30	0.00	0.00	1.00	0.30	1.95	6.50
33	3	0.30	0.00	0.00	1.00	0.30	1.65	5.50
34	3	0.30	0.00	0.00	1.00	0.30	1.35	4.50
35	3	0.30	0.10	0.33	0.67	0.25	1.05	3.50
36	2	0.20	0.00	0.00	1.00	0.20	0.80	4.00
37	2	0.20	0.10	0.50	0.50	0.15	0.60	3.00
38	1	0.10	0.00	0.00	1.00	0.10	0.45	4.50
39	1	0.10	0.00	0.00	1.00	0.10	0.35	3.50
40	1	0.10	0.00	0.00	1.00	0.10	0.25	2.50
41	1	0.10	0.00	0.00	1.00	0.10	0.15	1.50
42	1	0.10	0.10	1.00	0.00	0.05	0.05	1.00

Tabla de Reproducción en Machos de C. capitata de Tamaño Medio

x	lx	lx/lx	hx
0	0.70	0.70	0.06
1	2.50	2.50	0.39
2	3.30	3.30	0.59
3	3.40	3.40	0.60
4	3.40	3.40	0.58
5	3.70	3.70	0.66
6	3.50	3.50	0.62
7	3.60	3.60	0.64
8	3.60	3.60	0.67
9	3.60	3.60	0.63
10	3.70	3.70	0.63
11	3.40	3.40	0.54
12	3.40	3.40	0.58
13	2.80	2.80	0.51
14	3.50	3.50	0.63
15	3.10	3.10	0.52
16	2.80	2.80	0.49
17	2.00	2.00	0.36
18	2.33	2.10	0.42
19	1.89	1.70	0.27
20	2.13	1.70	0.38
21	2.17	1.30	0.39
22	1.00	0.50	0.11
23	0.80	0.40	0.33
24	1.40	0.70	0.16
25	1.00	0.50	0.18
26	1.67	0.50	0.33
27	2.00	0.60	0.06
28	0.33	0.10	0.13
29	0.67	0.20	0.35
30	2.00	0.60	0.23
31	1.67	0.50	0.00
32	0.00	0.17	0.00
33	1.33	0.40	0.20
34	1.67	0.50	0.12
35	0.67	0.20	0.00
36	0.00	0.00	0.00
37	0.00	0.00	0.00
38	0.00	0.00	0.00
40	0.00	0.00	0.00
41	0.00	0.00	0.00
42	0.00	0.00	0.00

Tabla de Vida de Machos de C. capitata de Tamaño Pequeño

x	n_x	l_x	dx	qx	px	L_x	T_x	e_x
0	10	1.00	0.00	0.00	1.00	1.00	24.20	24.20
1	10	1.00	0.00	0.00	1.00	1.00	23.20	23.20
2	10	1.00	0.00	0.00	1.00	1.00	22.20	22.20
3	10	1.00	0.00	0.00	1.00	1.00	21.20	21.20
4	10	1.00	0.00	0.00	1.00	1.00	20.20	20.20
5	10	1.00	0.00	0.00	1.00	1.00	19.20	19.20
6	10	1.00	0.00	0.00	1.00	1.00	18.20	18.20
7	10	1.00	0.00	0.00	1.00	1.00	17.20	17.20
8	10	1.00	0.00	0.00	1.00	1.00	16.20	16.20
9	10	1.00	0.00	0.00	1.00	1.00	15.20	15.20
10	10	1.00	0.00	0.00	1.00	1.00	14.20	14.20
11	10	1.00	0.10	0.10	0.90	0.95	13.20	13.89
12	9	0.90	0.00	0.00	1.00	0.90	12.25	13.61
13	9	0.90	0.00	0.00	1.00	0.90	11.35	12.61
14	9	0.90	0.10	0.11	0.89	0.85	10.45	12.29
15	8	0.80	0.00	0.00	1.00	0.80	9.60	12.00
16	8	0.80	0.00	0.00	1.00	0.80	8.80	11.00
17	8	0.80	0.10	0.13	0.88	0.75	8.00	10.67
18	7	0.70	0.20	0.29	0.71	0.60	7.25	12.08
19	5	0.50	0.00	0.00	1.00	0.50	6.65	13.30
20	5	0.50	0.00	0.00	1.00	0.50	6.15	12.30
21	5	0.50	0.00	0.00	1.00	0.50	5.65	11.30
22	5	0.50	0.00	0.00	1.00	0.50	5.15	10.30
23	5	0.50	0.00	0.00	1.00	0.50	4.65	9.30
24	5	0.50	0.10	0.20	0.80	0.45	4.15	9.22
25	4	0.40	0.00	0.00	1.00	0.40	3.70	9.25
26	4	0.40	0.10	0.25	0.75	0.35	3.30	9.43
27	3	0.30	0.00	0.00	1.00	0.30	2.95	9.83
28	3	0.30	0.00	0.00	1.00	0.30	2.65	8.83
29	3	0.30	0.00	0.00	1.00	0.30	2.35	7.83
30	3	0.30	0.00	0.00	1.00	0.30	2.05	6.83
31	3	0.30	0.00	0.00	1.00	0.30	1.75	5.83
32	3	0.30	0.10	0.33	0.67	0.25	1.45	5.80
33	2	0.20	0.00	0.00	1.00	0.20	1.20	6.00
34	2	0.20	0.10	0.50	0.50	0.15	1.00	6.67
35	1	0.10	0.00	0.00	1.00	0.10	0.85	8.50
36	1	0.10	0.00	0.00	1.00	0.10	0.75	7.50
37	1	0.10	0.00	0.00	1.00	0.10	0.65	6.50
38	1	0.10	0.00	0.00	1.00	0.10	0.55	5.50
39	1	0.10	0.00	0.00	1.00	0.10	0.45	4.50
40	1	0.10	0.00	0.00	1.00	0.10	0.35	3.50
41	1	0.10	0.00	0.00	1.00	0.10	0.25	2.50
42	1	0.10	0.00	0.00	1.00	0.10	0.15	1.50
43	1	0.10	0.10	1.00	0.00	0.05	0.05	1.00

ESTA TESIS NO DEBE
SALIR DE LA BIBLIOTECA

69

Tabla de Reproducción en Machos de C. capitata de Tamaño Pequeño

x	lx	lx/lx	hx
0	0.60	0.60	0.11
1	1.70	1.70	0.26
2	2.50	2.50	0.46
3	2.90	2.90	0.52
4	3.00	3.00	0.53
5	2.70	2.70	0.47
6	3.20	3.20	0.54
7	2.40	2.40	0.42
8	1.90	1.90	0.33
9	2.40	2.40	0.46
10	2.20	2.20	0.37
11	2.40	2.40	0.43
12	2.44	2.20	0.45
13	1.78	1.60	0.30
14	0.67	0.60	0.11
15	1.25	1.00	0.18
16	1.63	1.30	0.25
17	1.38	1.10	0.22
18	1.14	0.10	0.03
19	0.40	0.20	0.08
20	1.20	0.60	0.23
21	0.20	0.10	0.03
22	0.20	0.10	0.04
23	0.60	0.30	0.07
24	0.20	0.10	0.04
25	0.50	0.20	0.08
26	0.25	0.10	0.05
27	0.33	0.10	0.07
28	0.00	0.00	0.00
29	2.00	0.60	0.29
30	0.67	0.20	0.07
31	0.00	0.00	0.00
32	0.00	0.00	0.00
33	1.00	0.20	0.19
34	0.00	0.00	0.00
35	0.00	0.00	0.00
36	0.00	0.00	0.00
37	0.00	0.00	0.00
38	0.00	0.00	0.00
40	0.00	0.00	0.00
41	0.00	0.00	0.00
42	0.00	0.00	0.00
43	0.00	0.00	0.00

Tabla de Vida de Hembras de Ceratitidis capitata

x	nx	lx	dx	qx	px	Lx	Tx	ex	mx
0	18	1.00	1.00	0.00	1.00	1.00	26.11	26.11	0.00
1	18	1.00	1.00	0.00	1.00	1.00	25.11	25.11	0.00
2	18	1.00	1.00	0.00	1.00	1.00	24.11	24.11	24.89
3	18	1.00	1.00	0.00	1.00	1.00	23.11	23.11	53.72
4	18	1.00	1.00	0.00	1.00	1.00	22.11	22.11	52.28
5	18	1.00	1.00	0.00	1.00	1.00	21.11	21.11	43.28
6	18	1.00	1.00	0.00	1.00	1.00	20.11	20.11	43.44
7	18	1.00	1.00	0.00	1.00	1.00	19.11	19.11	72.72
8	18	1.00	1.00	0.00	1.00	1.00	18.11	18.11	51.33
9	18	1.00	1.00	0.00	1.00	1.00	17.11	17.11	52.44
10	18	1.00	1.00	0.00	1.00	1.00	16.11	16.11	58.06
11	18	1.00	1.00	0.00	1.00	1.00	15.11	15.11	48.44
12	18	1.00	1.06	0.00	1.00	0.97	14.11	14.52	44.22
13	17	0.94	1.00	0.00	1.00	0.94	13.14	13.91	49.94
14	17	0.94	1.00	0.00	1.00	0.94	12.20	12.91	39.00
15	17	0.94	1.00	0.00	1.00	0.94	11.25	11.91	43.65
16	17	0.94	1.06	0.22	0.78	0.92	10.31	11.24	34.41
17	16	0.89	1.07	0.00	1.00	0.86	9.39	10.91	37.81
18	15	0.83	1.15	0.00	1.00	0.78	8.53	10.91	35.73
19	13	0.72	1.08	0.00	1.00	0.69	7.75	11.16	44.31
20	12	0.67	1.00	0.00	1.00	0.67	7.06	10.59	42.67
21	12	0.67	1.20	0.00	1.00	0.61	6.39	10.46	41.50
22	10	0.56	1.00	0.00	1.00	0.56	5.78	10.40	49.00
23	10	0.56	1.00	0.14	0.86	0.56	5.22	9.40	46.50
24	10	0.56	1.00	0.17	0.83	0.56	4.67	8.40	43.00
25	10	0.56	1.11	0.20	0.80	0.53	4.11	7.79	35.00
26	9	0.50	1.13	0.00	1.00	0.47	3.59	7.59	17.33
27	8	0.44	1.00	0.00	1.00	0.44	3.11	7.01	34.38
28	8	0.44	1.00	0.00	1.00	0.44	2.67	6.01	27.13
29	8	0.44	1.14	0.00	1.00	0.42	2.22	5.34	24.00
30	7	0.39	1.00	0.50	0.50	0.39	1.81	4.65	16.29
31	7	0.39	1.40	0.00	0.00	0.33	1.42	4.26	26.00
32	5	0.28	1.25	0.00	1.00	0.25	1.09	4.34	17.80
33	4	0.22	1.00	0.00	1.00	0.22	0.84	3.76	9.00
34	4	0.22	2.00	0.00	1.00	0.17	0.61	3.68	12.25
35	2	0.11	1.00	0.50	0.50	0.11	0.45	4.02	6.00
36	2	0.11	2.00	0.00	1.00	0.08	0.34	4.03	10.00
37	1	0.06	1.00	1.00	1.00	0.06	0.25	4.54	7.00
38	1	0.06	1.00	0.00	1.00	0.06	0.20	3.54	3.54
39	1	0.06	1.00	0.00	1.00	0.06	0.14	2.54	0.00
40	1	0.06	1.00	0.00	1.00	0.06	0.09	1.54	0.00
41	1	0.06	1.00	0.00	1.00	0.03	0.03	1.08	0.00