

**COMPORTAMIENTO DE OVIPOSICIÓN DE TRES ESPECIES DE
ANASTREPHA (DIPTERA: TEPHRITIDAE) EN PRESENCIA DE
DIACHASMIMORPHA LONGICAUDATA (ASHMEAD) (HYMENOPTERA:
BRACONIDAE)**

**CÉSAR RUÍZ-MONTIEL^{1,3}, JORGE LUIS LEYVA-VÁZQUEZ¹, LAURA MARTÍNEZ-
MARTÍNEZ², CELINA LLANDERAL-CÁZARES¹**

¹ Centro de Entomología y Acarología, Colegio de Postgraduados. Km. 35.5, carretera México-
Texcoco, Montecillo, Edo. de México. C.P. 56230. México.

² CIIDIR Oaxaca – Instituto Politécnico Nacional, COFAA. Hornos 1003, Sta. Cruz Xoxocotlán,
Oaxaca, C.P. 71230. México.

³ Dirección actual: Universidad Veracruzana, Parque Ecológico “El Haya”. Carretera antigua a
Coatepec, Xalapa, Veracruz. C.P. 91070. México.

RESUMEN En este estudio se examinó el efecto que ejerce la presencia del parasitoide *Diachasmimorpha longicaudata* (Hymenoptera: Braconidae) durante la oviposición de tres especies de *Anastrepha* (Diptera: Tephritidae). En la primera parte se identificó la secuencia de cada uno de los actos implícitos en el comportamiento de oviposición de *Anastrepha ludens*, *A. striata* y *A. obliqua*, acompañado de su descripción y la construcción de etogramas. Posteriormente se evaluaron las frecuencias registradas para cada acto de comportamiento para establecer diferencias de acuerdo a la presencia o ausencia del parasitoide. Adicionalmente se evaluó el tiempo que invertían las hembras de las moscas por acto. Las hembras de las tres especies de *Anastrepha* modificaron el comportamiento de oviposición en presencia del parasitoide. Invariablemente los actos de comportamiento fueron cualitativamente similares. Cuando las tres especies de moscas estuvieron con el parasitoide siempre mostraron una actitud de defensa. Los resultados muestran que la presencia del parasitoide influye en la frecuencia de cada uno de los actos de comportamiento de las moscas. Por ejemplo, en *A. ludens* las hembras marcaron el fruto con mayor frecuencia; en *A. striata* salieron fuera del fruto; en tanto que las de *A. obliqua* forrajearon, se limpiaron y ovipositaron. Se observó que las moscas difieren en la inversión de su tiempo en cada acto de comportamiento dependiendo de la presencia o ausencia del parasitoide. Finalmente, se considera que lo anterior se debe a la competencia y explotación del recurso y a la interacción interespecífica como ha sido reportado en otros insectos.

DESCRIPTORES Moscas de la fruta, interacciones, enemigos naturales, competencia, comportamiento de defensa.

ABSTRACT In this study we examined the effect caused by the presence of the parasitoid *Diachasmimorpha longicaudata* (Hymenoptera: Braconidae) during oviposition. In the first part we identified each one of the implicit acts in the ovipositional behavior of *Anastrepha ludens*, *A. striata* and *A. obliqua* accompanied by their description and the construction of ethograms. Later, an evaluation was made of the total of the registered frequencies for every one of the behavioral acts to establish differences according to the presence or absence of the parasitoid. Additionally, an evaluation was made of the time invested by female flies in each act. Females of three species of *Anastrepha* modify their oviposition behavior during the presence of parasitoid. Invariably, these behavioral acts were qualitatively similar.

When the three fly species were in the presence of the parasitoid they always assumed a defensive attitude. The results show that the presence of the parasitoid influences the frequency of each of the behaviors of the flies. For example, the female *A. ludens* marked the fruit with greater frequency; female *A. striata* left the fruit completely; while female *A. obliqua* foraged, cleaned and oviposited. Also, it was observed that the females of each of the fly species differed in the time invested in each behavior depending on the presence or absence of the parasitoid. Finally, we consider that all the foregoing depends on the competition and exploitation of the resources and the interspecific interactions as has been reported in other insects.

KEYWORDS Fruit flies, interactions, natural enemies, competition, defense behavior.

INTRODUCCIÓN

Los insectos fitófagos comparten con sus parasitoides o depredadores un mismo hábitat, por lo que es importante obtener información de esta interacción y eventualmente desarrollar un modelo de manejo más eficiente de los mismos. De tal modo que se requiere conocer y evaluar el impacto que ejercen las especies entomófagas sobre su presa o huésped. Diversos estudios han revelado que la presencia de entomófagos modifican los patrones de actividad de insectos relacionados cuando interactúan en el mismo hábitat. Dichos estudios documentan no sólo cambios de comportamiento, sino de las consecuencias que tienen como disminución de la supervivencia, reducción del peso de los organismos o de los huevecillos, alteraciones de sus ciclos de vida, cambio en el tiempo de forrajeo, movimientos defensivos, ocultamiento en refugios y otros (Boyle & Barrows 1978, Dill 1987, Wilbur & Fauth 1990, Fenner & Brown 1992, 1993, Juliano & Reminger 1992, Peckarsky et al. 1993, Godfray 1994, Ball & Baker 1996, Grill & Juliano 1996).

El encuentro entre fitófagos puede ser usado como indicador de calidad y cantidad de recursos disponibles en un medio (Beuchamp et al. 1997), y como resultado de estos encuentros los fitófagos emiten señales que son utilizados por los parasitoides (Godfray 1994). Los encuentros interespecíficos son comunes en la naturaleza, los cuales pueden

tener un efecto inhibitorio, facilitar o neutralizar las actividades (Prockopy y Roitberg 2001). Por ejemplo, existe fitófagos que reducen las señales que ellos emiten para evitar que el parasitoides los localice (Godfray 1994). Es el caso de fitófagos que se mueven de un sitio a otro para comer.

En el caso de las moscas de la fruta (Diptera: Tephritidae) se han llevado a cabo diversos estudios sobre el comportamiento de oviposición en *Anastrepha ludens* (Loew) (Nielsen 1989, Aluja et al. 1993, Díaz & Aluja 2003), en *A. striata* (Macquart) y *A. obliqua* (Schiner) (Aluja & Díaz 2006), de cópula y forrajeo (Prokopy et al. 1984, Morgante & Malavasi 1989, Robacker et al. 1991) entre otros. Sin embargo, la mayoría de estos trabajos estudian la relación intraespecífica. Por ejemplo Díaz & Aluja (2003) reportan cambios en el comportamiento de oviposición o apareamiento de *A. ludens* en presencia del conoespecífico. También es capaz de cambiar su comportamiento como resultado de la experiencia, y a su vez, rechaza o acepta al fruto hospedero en futuros encuentros debido a la presencia de feromonas de marcaje y huevecillos de otras moscas de la misma especie en el fruto (Prokopy & Roitberg 1984, Prokopy & Reynolds 1998).

En este estudio expusimos a tres moscas de la fruta del género *Anastrepha* en presencia o ausencia de *Diachasmimorpha longicaudata* (Ashmead) (Hymenoptera: Braconidae) bajo condiciones controladas —que de manera natural interaccionan—, a fin de registrar y

describir los cambios en el comportamiento de oviposición en las moscas. Muy pocos trabajos han abordado este tópico, sin embargo se sabe que *Rhagoletis pomonella* (Walls) (Diptera: Tephritidae) gira rápidamente la cabeza o vuela tan pronto detecta un depredador potencial (Aluja & Prokopy 1992). El objetivo del presente trabajo fue saber cómo la presencia de un parasitoide específico de los tefritidos afecta el comportamiento de oviposición de éstos últimos.

MATERIALES Y MÉTODOS

El estudio se llevó a cabo en el Centro de Desarrollo de Productos Bióticos del Instituto Politécnico Nacional, en Yautepec, Morelos, México. Los adultos de *A. ludens* y el parasitoide *D. longicaudata* se obtuvieron de colonias de laboratorio, establecidas en Metapa de Domínguez, Chiapas, México, a través del Programa de Moscas de la Fruta (SAGARPA). En tanto que los adultos de *A. striata* y *A. obliqua* se obtuvieron de colectas en campo. La edad promedio de las moscas bajo estudio fue de 30 días y de 15 para los parasitoides. Los insectos se colocaron en jaulas de 30 x 30 x 20 cm, cubiertas de tela de organdí y mantenidos a 24 ± 2 °C y humedad relativa de $68 \pm 4\%$. Las moscas se alimentaron con una mezcla de azúcar y proteína hidrolizada (3:1) (ICN Biomedicals, Costa Mesa, CA) y además, se les proporcionó agua. Los parasitoides se alimentaron con una mezcla de miel de abeja diluida en agua.

Para la descripción y cuantificación del comportamiento de oviposición, la pruebas se realizaron entre las 11:00 y 14:00 h del día, que es cuando se presenta el pico de oviposición en estas especies (Birke 1995). Se confinó a una hembra grávida de una de las tres especies en estudio dentro de un recipiente de plástico transparente de aproximadamente 30 x 25 cm y se les ofreció un fruto que se reemplazó en cada repetición. Para el caso de *A.*

ludens se utilizó un fruto artificial y para *A. striata* y *A. obliqua* una guayaba (*Psidium guajava* L.) y una ciruela (*Spondias purpurea* L.), respectivamente.

Para las pruebas con presencia del parasitoide, se incluyó una hembra de *D. longicaudata*. Cuando alguno de los insectos volaba hacia el fruto se iniciaba una videograbación, la cual tuvo una duración de 30 min (Birke 1995). Para la videograbación se empleó una cámara Panasonic M3000 VHS HQ, la cual se colocó sobre un tripie enfocado únicamente el fruto. La grabación fue observada en un monitor Sharp de 18". Para registrar los eventos ocurridos durante la grabación se utilizó el programa OBSERVER 2.0 para Windows (Noldus Information Technology), lo que permitió registrar las frecuencias y realizar el análisis estadístico de los datos. Las secuencias de comportamiento fueron analizadas viendo las videograbaciones, para registrar el comportamiento en tiempo real. Posteriormente, se hicieron 12 observaciones de moscas hembra en ausencia del parasitoide (SP) y 12 observaciones en presencia del parasitoide (CP).

La secuencia de actividades del proceso de oviposición de una mosca adulta que se consideraron durante las observaciones fueron las siguientes: i) vuela al fruto (Vf); ii) camina (Ca); iii) forrajea (Fo); iv) oviposición (Ov); v) limpia (Li); vi) marcación (Ma); vii) advierte o detecta (Ad) al parasitoide; viii) aletea (Al); ix) reposa (Re) sobre el fruto, x) sale (Ff), vuela abandonando el fruto. Cada uno de estos actos es descrito en la sección de resultados.

Las frecuencias de los actos de las moscas y el parasitoide se registraron en una tabla de contingencia de primer orden. Adicionalmente, se construyeron las matrices de transición de un acto de comportamiento y los etogramas. Las tablas de contingencia dan la frecuencia de transición de un acto de comportamiento a todos los posibles actos siguientes. Se calcularon los valores de J_i cuadrada de todas las celdas con probabilidades >0 , y las

transiciones con las frecuencias más altas que los valores esperados se utilizaron para construir los etogramas. Las diferencias de comportamiento exhibidas en la oviposición se analizaron usando las pruebas de *t* y Ji-cuadrada (SAS Institute 1999) con un nivel de significancia de 0.05. La frecuencia de cada uno de los comportamientos fue directamente sucedida una de otra, y se calcula a partir del número total de pruebas observadas, por lo que se obtuvo valores de 6.7, 6.6, 5.1 R^2 para *A. ludens*, *A. striata*, *A. obliqua* respectivamente, actos adecuados para un análisis estadístico y para la formulación correcta de una secuencia comportamental (Fagen & Young 1978).

RESULTADOS

El comportamiento de oviposición de *A. ludens*, *A. striata* y *A. obliqua* observado sobre el fruto artificial y natural en ausencia y presencia del parasitoide se describe mediante los etogramas de las Fig. 1- 3 y los Cuadros 1-3. El comportamiento de las moscas en ambos tipos de frutos fue cualitativamente similar. Las frecuencias de un acto de comportamiento a otro están expresadas dentro de los etogramas. La lectura de los etogramas consiste en seguir la dirección de las flechas de un acto a otro realizado por las hembras, iniciando de izquierda a derecha o viceversa. La descripción de cada uno de los actos de comportamiento que representan las actividades realizadas por parte de las tres especies de moscas fue la siguiente:

Vh: Las hembras volaron al fruto iniciando así la secuencia en el comportamiento de oviposición en ausencia y presencia del parasitoide.

Ca: Las hembras caminaron sobre el fruto para inspeccionarlo de un lado a otro del mismo. Cuando el parasitoide estuvo presente, las hembras realizaron esta actividad con mayor rapidez, mostrando una actitud de estrés.

Fo: Las hembras sin dejar de caminar golpearon el fruto con su labelo localizando los sitios de oviposición, recorriendo el fruto con rutas sin dirección aparente.

Ov: Consistió en la inserción del *aculeus* con o sin deposición de huevecillos. Las hembras se detuvieron después de forrajear, levantaron el abdomen, colocaron las alas perpendiculares y el oviscapto a 90° o más de su posición original sobre el fruto, acompañado de movimientos constantes de abdomen.

Li: Terminada la oviposición, las hembras se limpiaron el oviscapto y *aculeus* con sus patas traseras, sin alejarse del sitio de oviposición.

Ma: Las hembras marcaron el fruto arrastrando el oviscapto con o sin exposición del *aculeus* sobre la superficie del fruto muy cerca del sitio de oviposición con rutas sin dirección aparente.

Ff: Las hembras salieron volando del fruto después de cualquier acto de comportamiento.

Ad: Las hembras entraron en contacto visual con el parasitoide, por lo que colocó las alas perpendiculares al cuerpo con movimientos hacia el frente y de izquierda a derecha, levantando el oviscapto cuando el parasitoide estuvo posado en el fruto o giraba cuando volaba cerca de éste, abandonando su actividad.

Al: El aleteo solo fue registrado en *A. obliqua* y *A. striata* y consistió en un bateo vigoroso de las alas en contra del parasitoide, y como resultado de este encuentro, uno de los dos salió volando del fruto.

Re: Este acto fue registrado para *A. obliqua* y ocurrió cuando estaba ausente el parasitoide. Consistió en un aparente descanso de la hembra sobre el fruto después de limpiarse.

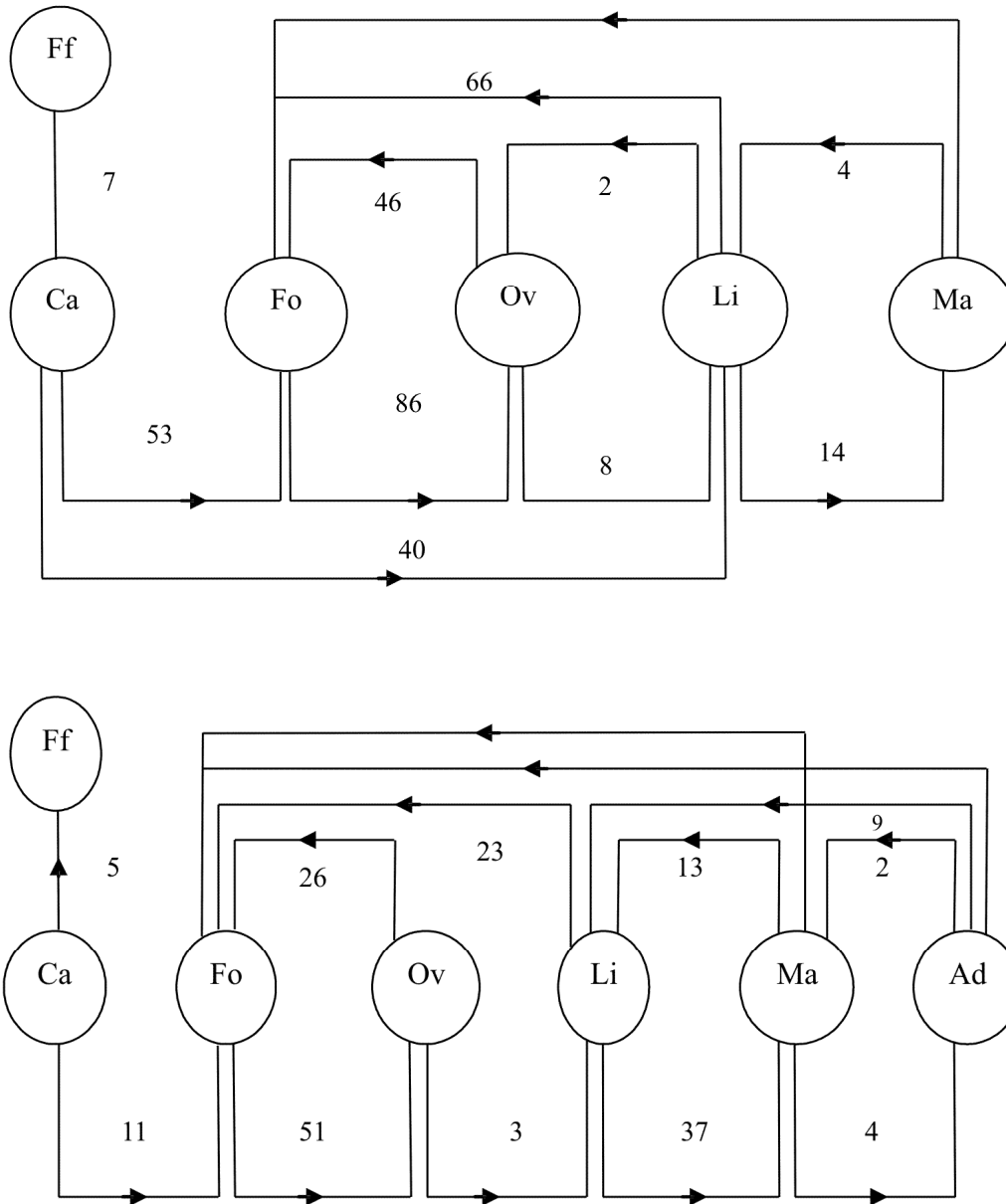


Fig. 1. Comportamiento de oviposición de *Anastrepha ludens* en ausencia (arriba) y presencia (abajo) del parasitoide *Diachasmimorpha longicaudata* en laboratorio. Ca – camina sobre el fruto, Fo – forrajea, Ov – oviposición, Li – limpia el *aculeus* o el oviscapto, Ma – marca con el *aculeus* el área de oviposición, Ad – advierte al parasitoide, Ff – vuela abandonando el fruto. Los números indican las transiciones de las frecuencias entre los diferentes actos.

Por otro lado, del total de frecuencias registradas para cada acto evaluado, se encontró que las hembras de *A. ludens* marcaron más veces el fruto en presencia del parasitoide (25 vs. 3; $X^2 = 4.24$, $P = 0.009$) y lo

advirtió en 19 ocasiones. Mientras que en *A. striata* se encontró que las hembras salieron del fruto con mayor frecuencia en ausencia del parasitoide (20 vs. 2; $X^2 = 3.87$, $P = 0.04$) lo advirtió en 16 ocasiones y aleteó en seis.

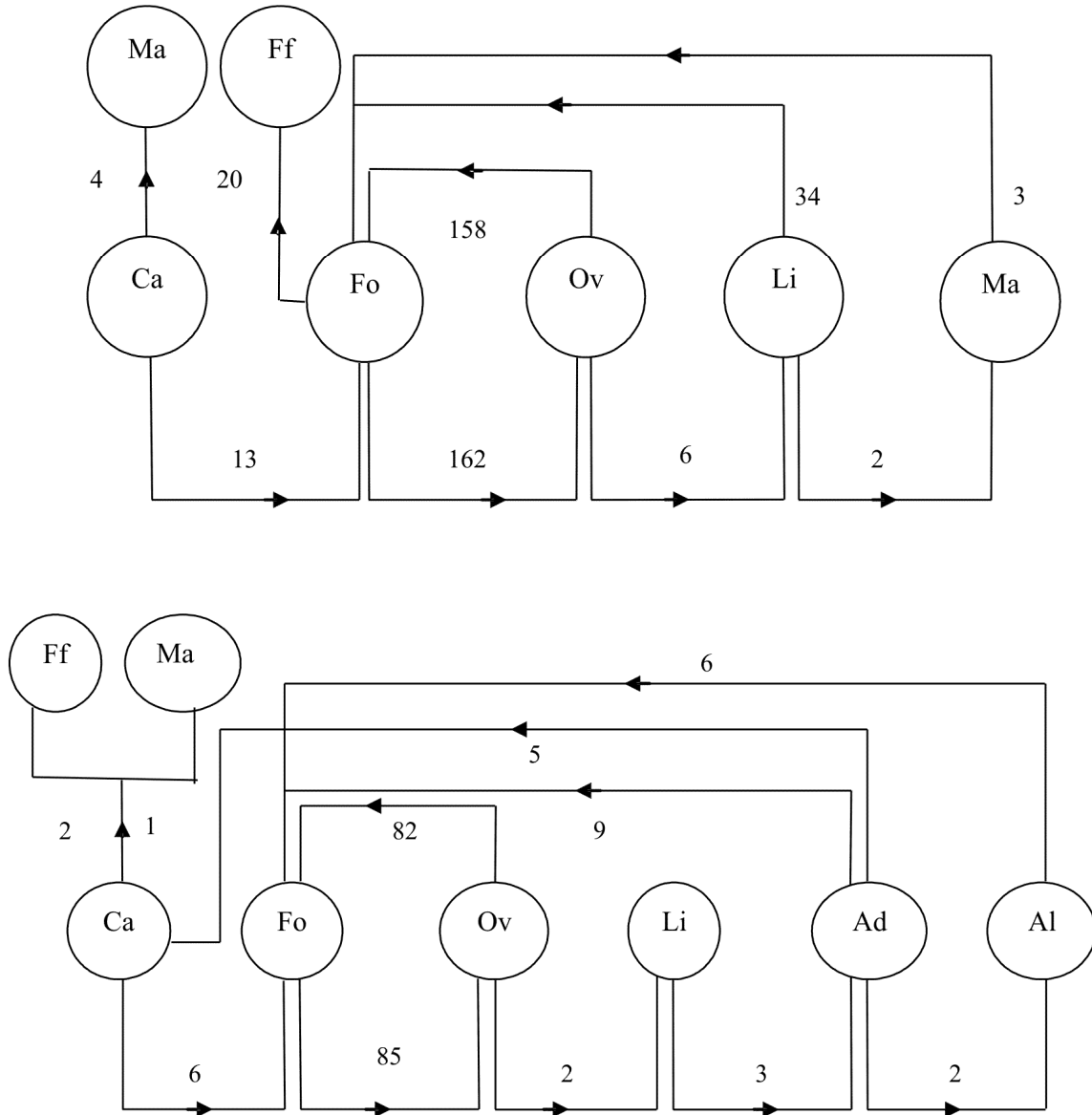


Fig. 2. Comportamiento de oviposición de *Anastrepha striata* en ausencia (arriba) y presencia (abajo) del parasitoide *Diachasmimorpha longicaudata* en laboratorio. Ca – camina sobre el fruto, Fo – forrajea, Ov – oviposición, Li – limpia el *aculeus* o el oviscapto, Ma - marca con el *aculeus* el área de oviposición, Ad – advierte al parasitoide, Al – aleteo, Ff – vuela abandonando el fruto. Los números indican las transiciones de las frecuencias entre los diferentes actos.

Anastrepha obliqua disminuyó la frecuencia de forrajeo (50 vs. 10; $X^2 = 6.65$, $P = 0.009$), limpieza (50 vs. 0; $X^2 = 3.15$, $P = 0.05$), oviposición (54 vs. 0; $X^2 = 5.22$, $P = 0.02$) en presencia del parasitoide, advirtiéndolo en 12 ocasiones y aleteó en una.

Finalmente, las hembras de *A. ludens* forrajearon más tiempo el fruto en presencia de su enemigo natural ($F = 4.14$, $P = 0.03$) y utilizó un promedio de 40.98 seg en advertirlo (Cuadro 1).

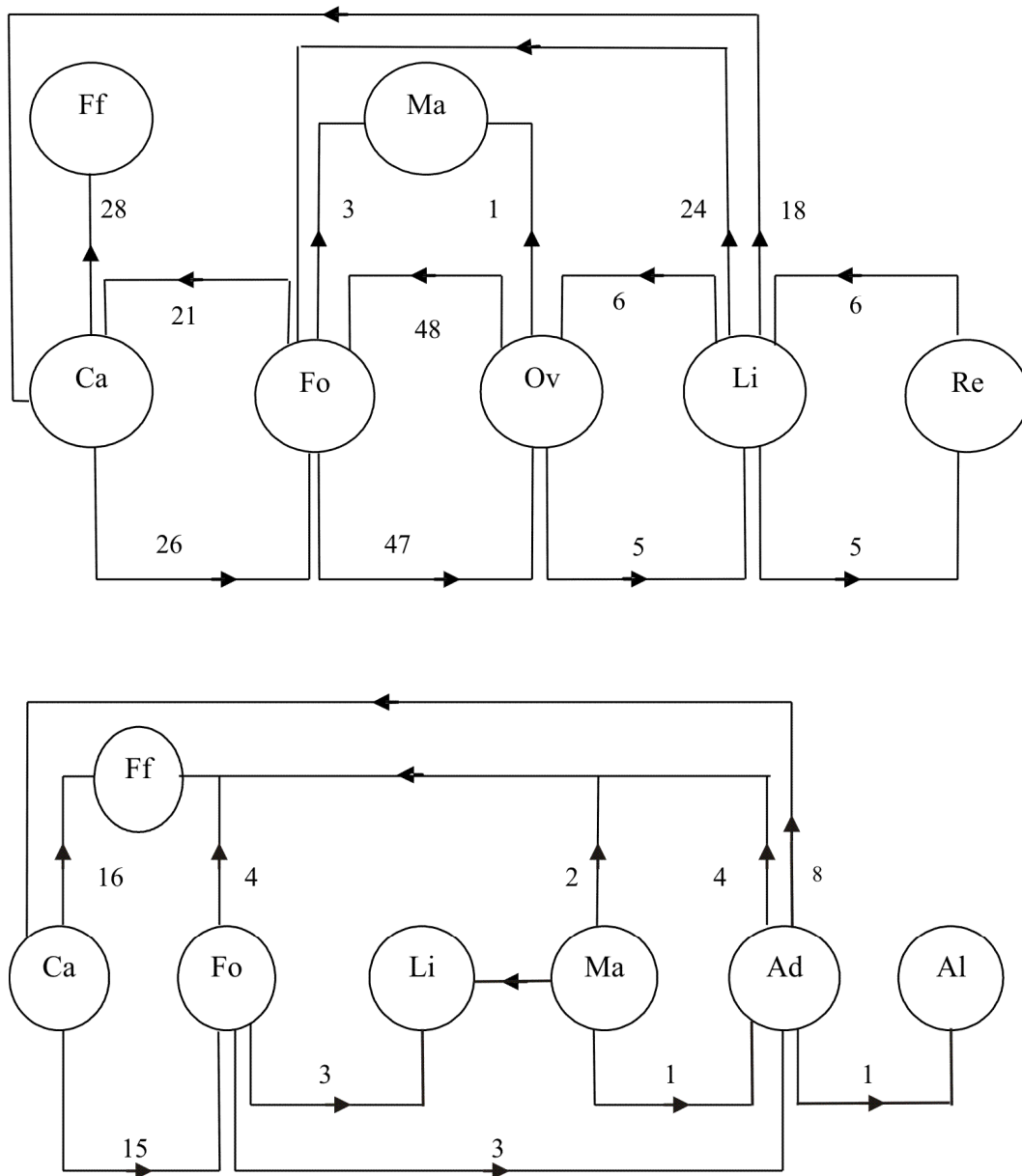


Fig. 3. Comportamiento de oviposición de *Anastrepha obliqua* en ausencia (arriba) y presencia (abajo) del parasitoide *Diachasmimorpha longicaudata* en laboratorio. Ca – camina sobre el fruto, Fo – forrajea, Li – limpia el aculeus o el oviscapto, Ma – marca con el aculeus el área de oviposición, Ad – advierte al parasitoide, Al – aleteo, Re – reposa, Ff – vuela abandonando el fruto. Los números indican las transiciones de las frecuencias entre los diferentes actos.

En cambio, las hembras de *A. striata* permanecieron la mayor parte de tiempo fuera del fruto ($F = 7.1$, $P = 0.01$) y disminuyeron el tiempo promedio en marcar ($F = 4.76$, $P = 0.04$), además de invertir 13.2 y 4.48 seg en promedio en advertir y aletear respectivamente (Cuadro 2). En el caso de *A. obliqua*, las hembras disminuyeron el tiempo de limpieza ($F = 11.54$, $P = 0.001$), oviposición ($F = 20.63$, $P = 0.0001$), forrajeo ($F = 2.79$, $P = 0.006$),

Cuadro 1. Tiempo invertido en los diferentes actos de oviposición de la mosca *Anastrepha ludens* en ausencia y presencia del parasitoide *Diachasmimorpha longicaudata*, en condiciones de laboratorio.

Parámetro	Sin parasitoide (seg)	Con parasitoide(seg)
Marcaje (Ma)	38.84 ± 6.31a	35.67 ± 3.39a
Oviposición (Ov)	41.89 ± 5.38a	52.35 ± 7.51a
Forrajeo (Fo)	9.26 ± 0.72a	12.83 ± 1.56b
Fuera del fruto (Ff)	71.38 ± 40.4a	47.96 ± 25.3a

Los valores promedios en cada fila (media±error estándar) seguidos por una misma letra no son diferentes estadísticamente ($P \leq 0.05$).

Cuadro 2. Tiempo invertido en los diferentes actos de oviposición de la mosca *Anastrepha striata* en ausencia y presencia del parasitoide *Diachasmimorpha longicaudata*, en condiciones de laboratorio.

Parámetro	Sin parasitoide (seg)	Con parasitoide (seg)
Marcaje (Ma)	4.10 ± 1.7a	0.175 ± 0.1b
Fuera del fruto(Ff)	58.00 ± 8.78a	767.10 ± 298.9b
Forrajeo (Fo)	12.40 ± 0.95a	11.68 ± 0.91a

Los valores promedios en cada fila (media± error estándar) seguidos por una misma letra no son diferentes estadísticamente ($P \leq 0.05$).

Cuadro 3. Tiempo invertido en los diferentes actos de oviposición de la mosca *Anastrepha obliqua* en ausencia y presencia del parasitoide *Diachasmimorpha longicaudata*, en condiciones de laboratorio.

Parámetro	Sin parasitoide (seg)	Con parasitoide (seg)
Camina (Ca)	6.01 ± 0.73a	4.20 ± 0.49b
Oviposición (Ov)	24.50 ± 2.63a	0b
Limpieza (Li)	13.24 ± 1.71a	0.44 ± 0.25b
Forrajeo (Fo)	13.26 ± 1.57a	19.55 ± 2.9b
Fuera del fruto (Ff)	101.06 ± 21.2a	308.89 ± 109.59b

Los valores promedios en cada fila (medias±error estándar) seguidos por una misma letra no son diferentes estadísticamente ($P \leq 0.05$).

caminar ($F = 2.87$, $P = 0.04$) y permaneció más tiempo fuera del fruto ($F = 4.81$, $P = 0.03$) cuando el parasitoide estuvo presente (Cuadro 3). Cabe mencionar esta misma especie empleó un promedio de 8.76, 1.6 y 91 seg en advertir, aletear y reposar.

DISCUSIÓN

De manera general este trabajo de investigación logró establecer los patrones de comportamiento de oviposición de *A. ludens*, *A. striata* y *A. obliqua* en presencia y ausencia de su enemigo natural. Este comportamiento fue cualitativamente similar en las tres especies de *Anastrepha* cuando se compararon los tratamientos; sin embargo en *A. striata* y *A. obliqua* se reporta el aleteo y reposo (se discute más abajo en esta sección). Así, se tiene que el comportamiento de oviposición de cada una de las especies en estudio se vio modificado por la presencia de *D. longicaudata*. Situaciones similares han sido documentadas por Juliano & Reminger (1992), quienes observaron que la presencia del depredador *Toxorhynchites rutilus* (Coquillett) afecta el comportamiento de sus presas *Aedes triseriatus* (Say) y *Aedes aegypti* L. Además, Díaz & Aluja (2003) encontraron que la presencia de su conespecífico afecta de igual forma el comportamiento de oviposición en *A. ludens*, *A. obliqua* y *A. serpentina*, sugiriendo que estos cambios pueden llevar a un uso más eficiente de los recursos disponibles (Grier & Buró 1992).

A pesar de que *D. longicaudata* no es un conespecífico de las moscas de los cítricos y de la ciruela, éstas últimas aumentaron las visitas al fruto en su presencia, lo que contrasta con lo reportado por Díaz & Aluja (2003), quienes indican que *A. ludens* visita más el fruto cuando no está ocupado. Sin embargo, algo similar sucede con las hembras de *A. striata* las cuales disminuyeron la visita al fruto cuando está ocupado por el parasitoide. Además, se observó que las hembras de las

tres especies de moscas generalmente disminuyeron las actividades de forrajeo, caminar y limpiarse en presencia del parasitoide; este tipo de comportamiento ha sido reportado por Wooster & Shi (1995), quienes mencionan que el decremento de la actividad de la presa es debido a la presencia de su depredador. En este mismo contexto se encontró que *A. obliqua* disminuye drásticamente la oviposición ante la presencia de su enemigo natural. Este comportamiento es semejante a lo reportado en algunos fitófagos que evitan ovipositar en sitios donde previamente ha sido localizado el depredador (Godfray 1994, Crisóstomo et al. 1996), lo que es considerado como un mecanismo de defensa o un efecto inhibitorio (Prokopy & Roitberg 2001). Esta información revela la importancia que tienen las liberaciones de parasitoides en la campaña contra moscas de la fruta, sin embargo hace falta estudiar sus implicaciones.

En el caso particular de *A. ludens* se encontró que marcó la fruta con mayor frecuencia que las otras dos especies, lo que concuerda con trabajos anteriores, donde se reporta que esta estrategia es utilizada por las moscas de la fruta para asegurar su progenie contra la competencia de sus conespecíficos, en las que induce un rechazo al fruto (Prokopy & Reynolds 1998), dejando una feromona de marcaje que actúa como kairomona para el parasitoide (Prokopy & Webster 1978). Además, evitan que otras hembras de la misma especie ocupen el hospedero para depositar sus huevecillos. A pesar de ser diferente la frecuencia con la que marcaron las tres especies de mosca, este comportamiento ha sido reportado en especies de los géneros *Anastrepha*, *Ceratitis* y *Rhagoletis*, los cuales arrastran la punta del *aculeus* sobre la superficie del fruto, similar a lo que sucedió en este estudio (Roitberg & Prokopy 1987, Aluja et al. 1993, Aluja et al. 2000).

Las tres especies de moscas adquirieron una actitud de defensa en presencia de *D.*

longicaudata. El comportamiento de las moscas fue semejante al que presentan las hembras de *A. ludens* durante el cortejo (Robacker & Hart 1985) al defender su territorio. Esta actitud de defensa ha sido reportada por otras especies (Boyle & Barrows 1978, Fenner 1987). La video grabación permitió observar que en *A. striata* y *A. obliqua*, además de adquirir la misma actitud de defensa que *A. ludens*, realizan un aleteo vigoroso ante el parasitoide, y como resultado de estos encuentros, ambos organismos salen volando del fruto. Lo anterior concuerda a lo reportado por Papaj & Messing (1998), quienes mencionan que el estatus de residencia confiere una ventaja competitiva a las hembras mientras defienden su fuente de oviposición. Las peleas son comunes entre conespecíficos en machos de *A. ludens*, sobre todo cuando hay actividad sexual (Robacker et al. 2003) y entre hembras peleando en los frutos que no han sido ocupados por sus conespecíficos (Díaz & Aluja 2003), indicando que las actitudes de comportamiento dentro de un "contexto social" pueden diferir o semejarse tanto inter como intraespecíficamente. Las observaciones anteriores fueron semejantes a las realizadas en campo de manera natural en huertos de cítricos, guayaba y ciruela al encontrarse las hembras de las moscas de la fruta y los parasitoides al mismo tiempo (Ruiz-Montiel, datos sin publicar).

El batir de alas por parte de las hembras en *A. striata* y *A. obliqua* ante el parasitoide no había sido reportado, pero es similar al comportamiento que tienen los machos de *A. striata* durante el cortejo y liberación de feromona (Aluja et al. 1993). Otro fenómeno que no había sido reportado fue el observado en las hembras de *A. obliqua*, las cuales durante el comportamiento de oviposición tomaron una actitud de reposo sobre el fruto sólo en ausencia del parasitoide. Esta observación concuerdan con lo reportado por Prokopy et al. (1989) en hembras de *C. capitata*, las cuales descansan sobre el fruto

cuando no están infestados por su conespecíficos. Esta actitud ha sido reportada en otras especies (Lauzière et al. 2000).

Las diferencias entre actos de comportamiento con respecto al tiempo invertido por las tres especies de moscas durante la oviposición en presencia de su enemigo natural, están ilustrados en los Cuadros 1-3. De manera general, información sobre este aspecto ha sido escasamente reportada, aunque Prokopy et al. (1989) menciona que *C. capitata* disminuye o aumenta el tiempo de reposo en frutos, las oviposiciones exitosas y el total de frutos visitados en presencia de su conespecífico. Comportamientos similares ocurren en las tres especies de *Anastrepha*. La presencia del parasitoide aumenta el tiempo de forrajeo en *A. ludens* y *A. obliqua*, en tanto que para *A. striata* no hubo una alteración, tal como fue reportado por Fenner & Brown (1992).

Estos hechos indican que los adultos de las moscas de la fruta pueden regular la inversión de su potencial energético cuando el parasitoide está presente o pueden mostrar síntomas de estrés (Ball & Baker 1996). En la mosca de la guayaba y de la ciruela se encontró que permanecieron la mayor parte del tiempo fuera del fruto, por lo que es posible que sea una forma de evitar el encuentro con su parasitoide, ya que se ha reportado que *R. pomonella* vuela tan pronto percibe la presencia de un depredador potencial (Aluja & Prokopy 1992). Además, *A. striata* en presencia del parasitoide disminuye el tiempo de marcaje sobre el fruto hospedero. Lo que indica que las hembras deben de realizar sus actividades con mayor eficiencia. En un panorama social, se sabe que existe un efecto inhibitorio o positivo entre conespecíficos y que generalmente es asociado a la competición por la explotación de un recurso (Prokopy & Roitberg 2001), ya que compartir una fuente de información sobre un recurso es menos costoso que buscarlo de manera individual (Ryer & Olla 1991, 1992).

De manera general se puede concluir que el comportamiento de preoviposición no se altera por la presencia del parasitoide en las tres especies de mosca de la fruta. En cambio, durante el comportamiento de post-oviposición los resultados son diferentes: en el caso de *A. ludens*, la hembra sigue un comportamiento innato después de ovipositar. Sin embargo, en *A. striata* y *A. obliqua*, el patrón de comportamiento de oviposición es diferente por lo que indica que cada especie posee una estrategia de defensa particular para proteger a su progenie, además de plasticidad en su comportamiento.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos al Colegio de Postgraduados en Ciencias Agrícolas y al Centro de Desarrollo de Productos Bióticos del Instituto Politécnico Nacional (CEPROBI) por el apoyo logístico. Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por la beca otorgada a C.R.M. Al personal del CEPROBI, por permitir el desarrollo de esta investigación, en especial a Patricia Villa, Federico Castrejón, Rene Arzufi, Mirna Gutiérrez y Elizabeth Moctezuma.

LITERATURA REVISADA

- Aluja, M. & R. J. Prokopy. 1992.** Host search behavior by *Rhagoletis pomonella* flies: inter-tree movement patterns in response to wind-borne fruit volatiles under field conditions. *Physiol. Entomol.* 17: 1-8.
- Aluja, M., I. Jacome, A. Birke, N. Lozada & G. Quintero. 1993.** Basic patterns of behavior in wild *Anastrepha striata* (Diptera: Tephritidae) flies under field-cage conditions. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 86: 776-793.
- Aluja, M., J. Piñero, I. Jácome, F. Díaz-Fleischer & J. Sivinski. 2000.** Behavior of flies in the genus *Anastrepha* (Trypetinae: Toxotrypanini), p. 375-450. *In: M. Aluja & A. L. Norrbom (eds.), Fruit flies (Tephritidae) phylogeny and evolution of behavior.* CRC Press.
- Aluja, M. & F. Díaz-Fleischer. 2006.** Foraging behavior of *Anastrepha ludens*, *A. obliqua*, *A. serpentina* in response to feces extract containing host marking pheromone. *J. Chem. Ecol.* 32: 367-389.
- Ball, L. S. & R. L. Baker. 1996.** Predator-induced life history changes: antipredator behavior costs or facultative life history shifts? *Ecology* 74: 1116-1124.
- Beuchamp, G., M. Belisle & L.A. Giraldeau. 1997.** Influence of conspecific attraction on the spatial distribution of learning foragers in patchy habitat. *J. Animal. Ecol.* 66: 671-682.
- Birke, A. 1995.** Comportamiento de oviposición de la mosca de la fruta *Anastrepha ludens* (Loew) y uso de ácido giberélico para disminuir la susceptibilidad de toronja *Citrus paradisi* al ataque de esta plaga. Tesis de licenciatura. Universidad Veracruzana, Xalapa, Veracruz, México. 84 p.
- Boyle, D. J. & E. M. Barrows. 1978.** Oviposition and host feeding behavior of *Aphelinus asychis* (Hymenoptera: Chalcidoidea: Aphelinidae) on *Schizaphis graminum* (Homoptera: Aphididae) and some reactions of aphids to this parasite. *Proc. Entomol. Soc. Wash.* 80: 441-55.
- Crisostomo, L. J., D. A. Nordlund & B. C. Legaspi Jr. 1996.** Tri-trophic interactions and predation rates in *Chrysoperla* spp. attacking the silverleaf whitefly. *Southwest. Entomol.* 21: 33-42.
- Díaz-Fleischer, F. & M. Aluja. 2003.** Influence of conspecific presence, experience, and host quality on oviposition behavior and clutch size determination in *Anastrepha ludens* (Diptera: Tephritidae). *J. Insect Behav.* 16: 537-554.
- Dill, L. M. 1987.** Animal decision making and its ecological consequences: the future

- aquatic ecology and behavior. *Can. J. Zool.* 65: 803-811.
- Fagen, R.M. & D. Y. Young. 1978.** Temporal patterns of behaviors: durations, intervals, Latencies and Sequences, p. 79-114. *In:* P. C. Colgan (ed.), *Quantitative ethology*. A Wiley-Interscience Publication, N.Y.
- Fenner, D.H. 1987.** Size-selective oviposition in *Pseudacteon crawfordi* (Diptera: Phoridae), a parasite of fire ants. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 80: 148-151.
- Fenner, D. H., Jr. & B. V. Brown. 1992.** Reduced foraging of *Solenopsis geminata* (Hymenoptera: Formicidae) in the presence of parasitic *Pseudacteon* spp. (Diptera: Phoridae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 85: 80-84.
- Fenner, D. H., Jr. & B. V. Brown. 1993.** Oviposition behavior of an ant-parasitizing fly, *Neodohrniphora curviervis* (Diptera: Phoridae), and defense behavior by its leaf-cutting ant host *Atta cephalotes* (Hymenoptera: Formicidae). *J. Insect Behav.* 6: 675-688.
- Godfray, H. C. J. 1994.** *Parasitoids Behavioral and Evolutionary Ecology*. N.J. 473 p.
- Grieg, J. W. & T. Burk. 1992.** *Biology and animal behavior*. 2nd ed. Mosby Year Book, St. Louis. 890 p.
- Grill, P. C. & S. A. Juliano. 1996.** Predicting species interactions based on behavior: predation and competition in container-dwelling mosquitoes. *J. Anim. Ecol.* 65: 63-76.
- Juliano, A. S. & L. Reminger. 1992.** The relationship between vulnerability to predation and behavior of larval treehole mosquitoes: geographic and ontogenetic differences. *Oikos* 63: 465-476.
- Lauzière, I., G. P. Lachaud & J. Brodeur. 2000.** Behavioreal and activity pattern of *Cephalonomia stephanoderis* (Hymenoptera: Bethyilidae) attacking the coffee berry borer, *Hypothenemus hampei* (Coleoptera: Scolytidae). *J. Insect Behav.* 13: 375-395.
- Morgante, S. J. & A. Malavasi. 1983.** Mating behavior of wild *Anastrepha fraterculus* (Diptera: Tephritidae) on a cage host tree. *Florida Entomol.* 66: 234-241.
- Nielsen, R. M. 1989.** Notas preliminares sobre comportamiento de los adultos de la mosca de las frutas, *Anastrepha striata* Schiner, en condiciones de laboratorio. *Brenesia* 32: 27-31.
- Papaj, D. R. & M. Aluja. 1993.** Temporal dynamics of host-marking in the tropical tephritidae fly, *Anastrepha ludens*. *Physiol. Entomol.* 18: 279-284.
- Papaj, D. R. & R. H. Messing. 1998.** Asymmetries in physiological state as a possible cause of resident advantage in contest. *Behaviour* 135: 1013-1030.
- Peckarsky, L. B., C. A. Cowan, M. A. Penton & C. Anderson. 1993.** Sublethal consequences of stream-dwelling predatory stoneflies on mayfly growth and fecundity. *Ecology* 74: 1836-1846.
- Prokopy, R. J. & R. P. Webster. 1978.** Oviposition deterring pheromone of *Rhagoletis pomonella*: a kairomone for its parasitoid *Opius lectus*. *J. Chem. Ecol.* 4: 481-494.
- Prokopy, R. J. & B. D. Roitberg. 1984.** Foraging behavior of the fruit flies. *American Scientist* 72: 41-49.
- Prokopy, R. J., D. R. Papaj, S. B. Opp & T. Y. Wong. 1987.** Intra-tree foraging behavior of *Ceratitidis capitata* flies in relation to host fruit density and quality. *Entomol. Exp. Appl.* 45: 251-258.
- Prokopy, R. J. & A. H. Reynolds. 1998.** Ovipositional enhancement through socially facilitated behavior in *Rhagoletis pomonella* flies. *Entomol. Exp. Appl.* 86: 281-286.
- Prokopy, R. J. & B. D. Roitberg. 2001.** Joining and avoidance behavior in nonsocial insects. *Annu. Rev. Entomol.* 46: 631-665.

- Robacker, C. D. & W. G. Hart. 1985.** Courtship and territoriality of laboratory-reared Mexican fruit flies, *Anastrepha ludens* (Diptera: Tephritidae), in cages containing host and nonhost trees. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 78: 485-494.
- Robacker, C.D., R.L. Mangan, D.S. Moreno & A.M.T. Moreno. 1991.** Matting behavior and male mating success in wild *Anastrepha ludens* (Diptera: Tephritidae) on a field-cage host tree. *J. Insect Behav.* 4: 471-487.
- Robacker, C.D., R.L. Mangan, D.S. Moreno & A.M.T. Moreno. 2003.** Behavior and interactions wild *Anastrepha ludens* (Diptera: Tephritidae) males on a grapefruit tree. *Folia Entomol. Mex.* 42: 221- 237.
- Roitberg, B. D. & R. J. Prokopy. 1987.** Insects that mark host plants. *Bioscience* 37: 400-406.
- Ryer, C. H. & B. L. Olla. 1991.** Information transfer and the facilitation and inhibition feeding in a schooling fish. *Environ. Biol. Fishes.* 38: 323-323.
- Ryer, C. H. & B. L. Olla. 1992.** Social mechanisms facilitating exploitation of spatially variable ephemeral food patches in a pelagic marine fish. *Animl. Behav.* 44: 69-74.
- Ryoo, I. M. & Y. S. Chun. 1993.** Oviposition behavior of *Callosobruchus chinensis* (Coleoptera: Bruchidae) and weevil population growth: effects of larval parasitism and competition. *Environ. Entomol.* 22: 1007-1015.
- SAS Institute. 1999.** SAS Companion for Microsoft Windows, release 6.12. SAS Institute, Cary, NC.
- Vinson, S. B. 1984.** How parasitoids locate their host: a case of insect espionage, p. 325-348. *In:* T. Lewis (ed.), *Insect Communication*, Academic Press, London.
- Wilbur, H. M. & J. E. Fauth. 1990.** Experimental aquatic food webs. Interactions between two predators and two prey. *American Naturalist* 135: 176-204.
- Wooster, D & A. Shi. 1995.** A review of the drift and activity responses of stream prey to predator presence. *Oikos* 73: 3-8.

Recibido: 21 de noviembre del 2006

Aceptado: 15 de marzo del 2007