

MADURACION OVARICA EN LA "MOSCA DE LA GUAYABA" *ANASTREPHA STRIATA* SCHINER (DIPTERA: TEPHRITIDAE)

Arturo RAMÍREZ CRUZ¹, Vicente HERNÁNDEZ-ORTIZ² e Imelda MARTÍNEZ M.³

¹ Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, I.P.N.
Prolongación de Carpio y Plan de Ayala s/n.
Apartado Postal 42-186, CP 11340 México, D.F. MEXICO
Instituto de Ecología A.C.

² Depto. Biosistemática de Insectos y

³ Depto. de Ecología y Comportamiento Animal
Apartado Postal 63, CP 91000 Xalapa, Veracruz, MEXICO

RESUMEN

Se describen los cambios morfológicos que ocurren durante la maduración ovarica de *Anastrepha striata* Schiner, en hembras mantenidas en laboratorio y obtenidas a partir de larvas criadas en frutos de *Psidium guajava* L. Con base en los resultados obtenidos se determinaron siete estadios de maduración ovárica, desde la emergencia hasta que las hembras alcanzaron la madurez gonádica entre los 14 a 15 días de edad. Se presentan los porcentajes observados para cada uno de los estadios de desarrollo, así como las medidas promedio de los ovarios para cada edad.

Palabras Clave: *Anastrepha striata*, ovario, estadios de maduración.

ABSTRACT

Morphological changes occurring throughout ovaric development of *Anastrepha striata* Schiner in females maintained under laboratory conditions and reared from larvae infesting fruits of *Psidium guajava* L. are described. Seven stages of ovaric maturation were determined, from adult emergence until 14-15 days-old, age when most females reach their full ovarian development. Development rates and mean measurements for each stage are presented.

Key Words: *Anastrepha striata*, ovary, maturation stages.

INTRODUCCION

A pesar de la importancia económica de los Tephritidae la información de su biología básica es extremadamente limitada, ya que esta se concentra principalmente en ciertas especies ubicadas en los géneros *Anastrepha* Schiner, *Rhagoletis* Loew, *Ceratitis* McLeay y *Bactrocera* Hendel (antes *Dacus*) (Christenson y Foote, 1960).

En particular, el género *Anastrepha* está representado por algunas especies de importancia económica en la región Neotropical las cuales se alimentan de diversos

frutales cultivados. El conocimiento de su biología básica está restringido particularmente a las especies *A. fraterculus* (Wiedemann), *A. grandis* (Macquart), *A. ludens* (Loew), *A. obliqua* (Macquart), *A. serpentina* (Wiedemann), *A. striata* Schiner y *A. suspensa* (Loew) (Aluja, 1994).

En Tephritidae, ciertos factores como la temperatura y la calidad nutricional influyen en forma directa sobre su desarrollo, mortalidad, fecundidad y particularmente determinan el proceso de maduración sexual, puesto que las hembras requieren usualmente de un periodo de maduración ovárica o también llamado período de pre-oviposición (Bateman, 1972).

Información puntual sobre los tiempos de maduración ovárica y la ovogénesis está referida a especies como *Rhagoletis pomonella* (Dean, 1935; Webster y Stoffolano, 1978); *Toxotrypana curvicauda* (Landolt, 1984); y *Ceratitis capitata* (Guillén, 1983); mientras que en *Anastrepha*, este conocimiento se concentra en especies como *A. ludens* (Dickens et al., 1982; Servín-Villegas y Jiménez-Jiménez, 1995), *A. suspensa* (Nation, 1972; Mazomenos et al., 1977), *A. serpentina* (Martínez, et al., 1995), y en *A. obliqua* (Bressan y Costa Teles, 1991).

En *A. striata*, los estudios sobre su biología se han enfocado a aspectos tales como la distribución vertical de adultos en huertos de guayaba (Hedström y Gonzalez, 1987), la época de oviposición en relación con la fenología de fructificación del hospedero (Díaz y Vásquez, 1993), su comportamiento de oviposición (Saravia y Freidberg, 1989), y sus patrones básicos de comportamiento (Aluja et al., 1993).

Esta especie posee una amplia distribución a lo largo del Continente Americano, registrada desde el sur de los Estados Unidos de América (Texas) hasta Brasil (Hernández-Ortiz y Aluja, 1993), y entre sus principales hospederos se encuentran plantas del género *Psidium* spp. (Norrbon y Kim, 1988). En México, ésta se distribuye principalmente en las regiones tropicales de ambas planicies costeras, en la depresión del Balsas y en ciertas zonas bien delimitadas del Altiplano como Aguascalientes y sur de Zacatecas (Hernández-Ortiz, 1992).

Dada la importancia económica y amplia distribución de *A. striata*, así como la carencia de estudios sobre diversos aspectos de su biología reproductiva, el presente estudio se llevó a cabo con el propósito de caracterizar los cambios morfológicos asociados a la fisiología del ovario que ocurren en individuos silvestres de esta especie. El estudio se limita al periodo de maduración ovárica o de pre-oviposición, comprendido desde la emergencia de las hembras del pupario hasta la maduración de los huevos, preparatorio a la oviposición (Williamson, 1989).

MATERIAL Y METODOS

Para la realización del presente estudio se obtuvieron especímenes de *A. striata* criados en frutos de guayaba (*Psidium guajava* L. - Myrtaceae), recolectados durante el mes de septiembre de 1991 en la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Veracruz, UNAM. Las larvas del tercer estadio fueron separadas de los frutos y se colocaron en cajas de plástico para pupación con vermiculita húmeda y se mantuvieron en laboratorio a una temperatura de 21.2-24.6°C y una humedad relativa entre 80 y 85 %.

Diariamente se observó la emergencia de los adultos para conocer su edad exacta. Los adultos se separaron por sexo y edad, colocando un máximo de 30 individuos en cada jaula de acrílico de 20x20x20 cm. Todos los individuos se mantuvieron bajo las mismas condiciones ambientales descritas y con alimento a base de una mezcla de azúcar y proteína hidrolizada enzimática (ICN Biomedical Inc.) en una proporción de 3:1 y disuelta en agua, en bandas de papel filtro de 5x10 cm. colgadas en las jaulas, siendo remplazadas cada tercer día.

Se disecaron un total de 160 hembras repartidas en 16 edades, desde la emergencia de los adultos hasta los 15 días, examinando entre 9 y 12 hembras para cada edad.

El aparato reproductor de cada hembra se obtuvo por microdissección después de la fijación de los abdómenes en AFATD (Alcohol de 96°, Formol, Acido acético, Dimetil sulfóxido y Acido Tricloroacético). Todos los aparatos reproductores fueron dibujados a escala ya fijados y se tiñeron *in toto* con la técnica de Feulgen-Verde Luz (Gabe, 1968).

Para caracterizar los estadios de maduración del ovario, se tomó en consideración la media y el error standard del largo y el ancho de los ovarios, el largo de los folículos y ovocitos basales, así como su estado fisiológico en relación con las diferentes etapas del proceso de vitelogenénesis.

RESULTADOS

La morfología del aparato reproductor femenino de *A. striata*, es similar a aquellos descritos para otras especies del género. Está formado por un par de ovarios, cada uno de los cuales se continúa con un corto oviducto lateral; los dos oviductos laterales desembocan en un oviducto común que a su vez desemboca en la vagina que se continúa con el conducto vaginal que penetra finalmente en el ovipositor. Se presentan dos glándulas accesorias y tres espermatecas con sus respectivos conductos que desembocan en la región dorsal de la vagina. En esta especie cada ovario contiene entre 20 y 25 ovariolas de tipo politrófico.

Maduración del ovario

Los resultados muestran que el ovario de las hembras de *A. striata* en el momento de la emergencia, tienen el mínimo tamaño observado y está completamente inmaduro ya que no hay diferenciación del vitelarío. La maduración y el crecimiento del ovario son muy lentos hasta el tercero y cuarto día de edad (Fig. 1), no obstante, a partir del segundo día se inicia la formación de los primeros folículos basales en la base del germario, y al tercer día aparece el primer folículo basal en el vitelarío (Figs. 2 y 3).

Entre el segundo y sexto día, en el folículo basal se observa un crecimiento lento, sin embargo el ovocito tiene la misma talla que las células nutricias y aun no almacena vitelo. En estas edades el ovocito se encuentra en pre-vitelogénesis (Figs. 2 y 3).

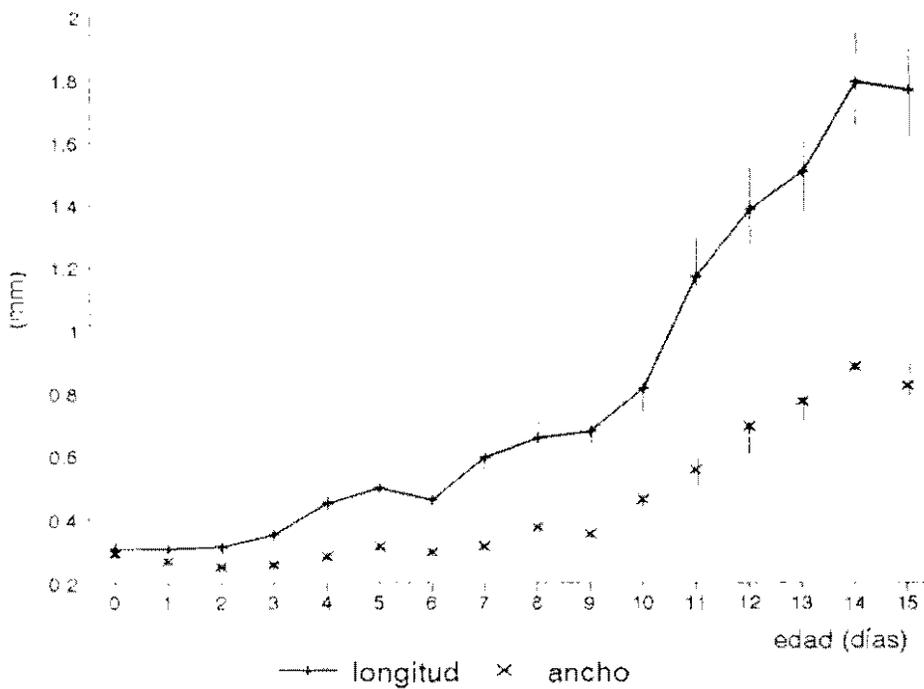


Figura 1
Longitud y ancho promedio del ovario de *A. striata*, desde la emergencia (edad 0) hasta los 15 días de edad. Las barras verticales representan el error standard. En cada edad n= 9-12.

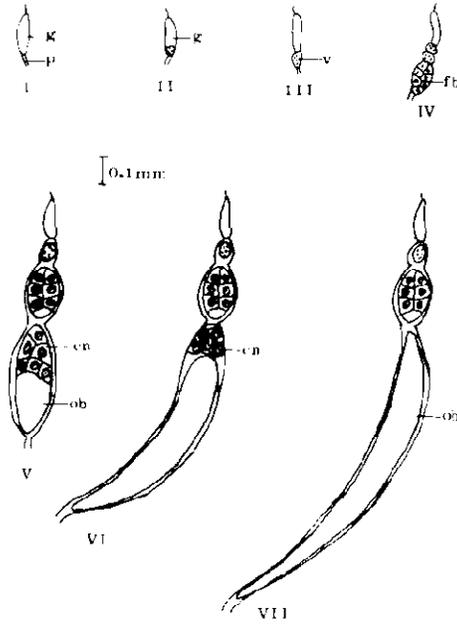


Figura 2

Esquemas de las ovarias de *A. striata* mostrando los estadios de maduración ovárica y la edad en que se presentan: I (0-2 días); II (2-4, 8 días); III (3-7 días); IV (5-15 días); V (10-15 días); VI (12-15 días); VII (12-15 días). cn: células nutricias; fb: folículo basal; g: germano; ob: ovocito basal; p: pedicelo; v: vitelario (con el primer folículo basal). Escala = 0.1 mm.

Entre los 6 y 9 días después de la emergencia el crecimiento del ovario es moderado; el folículo basal es similar que en la etapa anterior, pero el ovocito comienza a acumular lentamente vitelo, encontrándose en vitelogénesis inicial (Figs. 2 y 3). Del día 9 hasta el 11, el crecimiento ovárico es más importante (Fig. 1), el folículo basal aumenta su longitud en forma considerable, debido a que el ovocito se encuentra en vitelogénesis intermedia, y es mucho mayor que las células nutricias por la acumulación de vitelo.

Entre los 11 y 14 días de edad, tanto el crecimiento del ovario como del ovocito es muy acelerado, puesto que ambos duplican su tamaño (Fig. 1), apreciándose que mientras el ovocito acumula una gran cantidad de vitelo, las células nutricias inician su degeneración para desaparecer hacia los 14 días (Figs. 2 y 3). En esta etapa, el ovocito se encuentra en vitelogénesis final hasta alcanzar una talla máxima promedio de 1.280 mm de longitud.

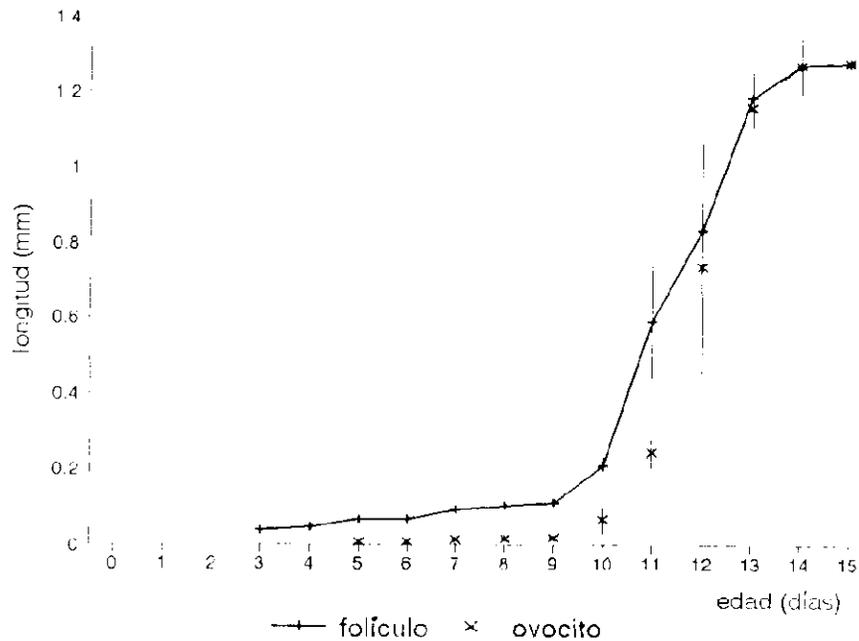


Figura 3
Longitud promedio del folículo basal y del ovocito basal en ovarios de *A. striata*, desde los tres hasta los 15 días de edad. En cada edad n = 5-9.

Por otro lado, no todas las hembras de una misma edad maduran sus ovarios en forma simultánea. A partir del segundo día de la emergencia, una baja proporción de hembras en cada edad, presentan ovarios en estadios más inmaduros. En hembras de 14 y 15 días de edad, es frecuente observar ovocitos entrando al oviducto lateral totalmente maduros, sin embargo, no se observaron oviposiciones debido a que no se colocaron sustratos para tal fin.

Con base en los cambios morfológicos que se presentan en el ovario durante su proceso de maduración, se definieron siete estadios de desarrollo para individuos silvestres.

Estadio I. Los ovarios son muy pequeños, miden aproximadamente 0.31 mm de longitud y 0.25 mm de ancho. Las ovarios presentan únicamente el germario. El vitelario aún no se ha diferenciado, y no hay ningún folículo aparente (Tabla 1, Fig. 2). Este estadio se encontró en el 100% de las hembras recién emergidas y de un día de edad (Fig. 4).

Tabla 1

Tallas del ovario, folículo basal y del ovocito durante los estadios de madurez ovárica en *A. striata* por edades. La edad (0) corresponde a la emergencia. Cada grupo de mediciones indica la $X \pm es$. Para el ovario $n = 9-12$, para el folículo basal y ovocito $n = 5-9$.

Estadios de Maduración	Edad (días)	Ovario long. (mm)	Folículo basal long. (μm)	Ovocito long. (μm)
I	0	0.31 ± 0.01		
	1	0.31 ± 0.01		
II	2	0.31 ± 0.02		
III	3	0.35 ± 0.01	35 ± 1.0	8.3 ± 0.3
	4	0.45 ± 0.02	47 ± 1.0	8.9 ± 0.2
IV	5	0.45 ± 0.01	68 ± 3.0	9.4 ± 0.5
	6	0.46 ± 0.02	68 ± 7.0	9.0 ± 0.8
	7	0.59 ± 0.04	92 ± 12.0	15.0 ± 0.2
	8	0.66 ± 0.04	104 ± 10.0	17.0 ± 1.0
	9	0.68 ± 0.06	111 ± 13.0	18.0 ± 3.0
V	10	0.81 ± 0.08	210 ± 52.0	68.0 ± 35.0
	11	1.17 ± 0.12	594 ± 154.0	247.0 ± 47.0
VI	12	1.38 ± 0.15	835 ± 110.0	738.0 ± 28.0
	13	1.51 ± 0.13	1188 ± 110.0	1162.0 ± 136.0
VII	14	1.79 ± 0.16	1275 ± 74.0	1275.0 ± 74.0
	15	1.77 ± 0.15	1280 ± 58.0	1280.0 ± 62.0

Estadio II. Los ovarios son similares en tamaño con respecto al estadio anterior. Sin embargo, en la base del germario de las ovariolas se observan los primeros folículos basales en formación, pero el vitelario aún no se ha diferenciado (Tabla 1, Fig. 2). Este estadio se presentó en el 44% de las hembras que alcanzan los 2 días de edad, mientras que el 56% restante presentaron el estadio I (Fig. 4).

Estadio III. La longitud y ancho de los ovarios aumenta ligeramente; en las ovariolas, el germario se mantiene con las mismas características que en estadio anterior y así permanece en los estadios subsecuentes. En esta etapa se inicia la diferenciación del vitelario, y contiene sólo el primer folículo basal que mide alrededor de $40 \mu\text{m}$ de longitud. En este folículo, el ovocito y las células nutricias son del mismo tamaño, aproximadamente de $8.6 \mu\text{m}$ (Tabla 1, Fig. 2). Este estadio lo encontramos en el 50% de las hembras con 3 días de edad, incrementándose al 64% a los 4 días de edad. En estas edades, los porcentajes restantes presentaron ovarios en el estadio II (Fig. 4).

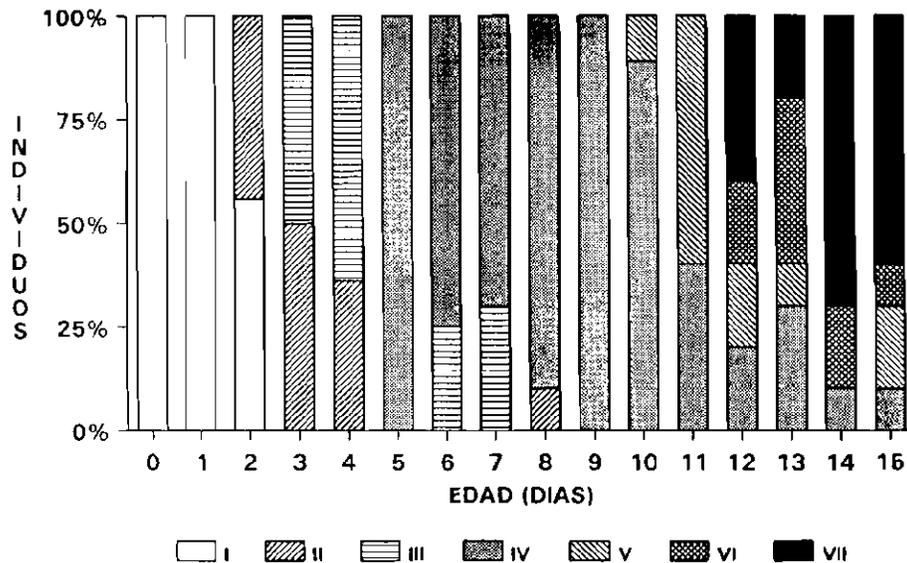


Figura 4

Proporción de hembras de *A. striata* en los diferentes estadios de madurez ovárica durante las edades estudiadas. La edad 0 corresponde a la emergencia y los estadios de maduración se indican con números romanos (I-VII).

Estadio IV. Los ovarios tienen una longitud dos veces mayor que al momento de la emergencia. El vitelario está bien diferenciado y presenta entre 3 y 4 folículos en maduración. El folículo basal mide entre 65 y 125 μm de longitud, diferenciándose claramente el ovocito de las células nutricias. El ovocito al inicio de este período mide 9.4 μm y al final puede medir hasta 18 μm , ocupando aproximadamente la sexta parte de la cavidad del folículo (Tabla 1, Fig. 2). Este estadio se observó en el 100% de las hembras que cumplen los 5 días de edad, así como en hembras con edades de 6 a 9 días en proporciones de 75%, 70%, 90% y 100% respectivamente (Fig. 4).

Estadio V. El tamaño de los ovarios se ha triplicado en relación al tamaño observado a la emergencia. En las ovariolas, el vitelario presenta de 3 a 4 folículos en desarrollo; el folículo basal comienza a alargarse y mide entre 200 y 600 μm de longitud. El ovocito mide al inicio del período 68 μm , llegando a medir al final hasta 247 μm , ocupando la mitad de la cavidad del folículo (Tabla 1, Fig.2). Este estadio lo encontramos en el 11% de las hembras de 10 días de edad, y el 60% a los 11 días, mientras que las proporciones restantes presentaron el estadio anterior (Fig. 4).

Estadio VI. Los ovarios han aumentado aproximadamente cinco veces la longitud que tenían a la emergencia. En el vitelario, los folículos basales son muy alargados y miden de 800 a 1200 μm de longitud. El ovocito en este período mide de 738 a 1162 μm , ocupando alrededor de las tres cuartas partes del folículo. Las células nutricias se encuentran totalmente desplazadas a la región apical del folículo, y principia su ovogeneración (Tabla 1, Fig. 2). Este estadio lo encontramos en el 20% de las hembras de 12 días, así como en las edades subsecuentes: 13 días (40%), 14 días (20%), y a los 15 días (10%) (Fig. 4).

Estadio VII. Los ovarios presentan un tamaño similar al anterior, aproximadamente seis veces mayor de su talla a la emergencia. En el vitelario, los folículos basales adquieren su talla máxima de 1200-1300 μm . Los ovocitos basales ocupan por completo los folículos, ya que las células nutricias han degenerado por completo, presentando una talla de puesta de aproximadamente 1.3 mm. (Tabla 1, Fig. 2). Este estadio lo observamos en el 40% de hembras de 12 días, 20% a los 13 días, 70% a los 14 días y el 60% a los 15 días (Fig. 4).

DISCUSION

La morfología del aparato reproductor en hembras de *A. striata*, no presenta diferencias importantes respecto a otras especies de Tephritidae previamente estudiadas (Williamson, 1989), confirmando la presencia de tres espermatecas como en otras especies de *Anastrepha* (Dampf, 1933; Dodson, 1978).

El período de maduración ovárica en moscas silvestres de *A. striata* bajo las condiciones descritas ocurre en 14 días, edad en la cual la mayor proporción de hembras (70%) alcanzan su madurez sexual.

Nuestros resultados sugieren que los tiempos de maduración ovárica para *A. striata* son similares a los observados en otras especies de *Anastrepha*. En *A. serpentina* este período dura 14 días (Martínez *et al.*, 1995), en *A. ludens* es de 15 días (Servín-Villegas y Jiménez, 1995), y en el caso de *A. suspensa* se ha encontrado que la mayor proporción de hembras maduras ocurre alrededor de los 14 días, aunque pueden observarse individuos maduros desde los 11 días (Mazomenos *et al.*, 1977).

Sin embargo, en varias de estas especies se conocen los tiempos de maduración ovárica estudiados a partir de individuos criados en colonias de laboratorio, el cual ocurre en un período significativamente menor (Williamson, 1989), como ejemplos tenemos el caso de *A. ludens*, cuya cepa de laboratorio madura en solo 9 días (Dickens *et al.*, 1982), mientras que en *A. suspensa* las hembras maduran sexualmente desde los 6 días alcanzando la mayor proporción entre los 10-11 días (Nation, 1972; Mazomenos *et al.*, 1977).

Esta reducción del período de pre-oviposición en colonias establecidas en laboratorio, se podría interpretar en función de que los métodos de cría masiva seleccionan razas menos heterogéneas así como individuos reproductivamente precoces (Liedo et al., 1992).

La maduración ovárica en Tephritidae, está relacionada con diversos factores, pero especialmente con la calidad de los nutrientes ingeridos tanto en estado larvario como por los adultos. Al respecto, Fletcher (1989) señala que la disponibilidad de alimentos proteínicos para los adultos o los hospederos larvarios, tienen un efecto más determinante que la misma temperatura sobre la maduración sexual de las hembras.

Si bien es conocido, que la calidad del alimento ingerido por los adultos es determinante para la maduración sexual de las hembras (Prokopy y Roitberg, 1984), otros factores como la calidad de los nutrientes larvarios contenidos en sus hospederos, también ejercen una influencia significativa en la maduración de individuos silvestres. Las hembras de *Toxotrypana curvicauda* Gerstaecker maduran sus ovarios en un período de 5-6 días, cuyas larvas se alimentan de las semillas de *C. papaya* L. en donde adquieren los nutrientes necesarios para la maduración de sus ovarios, por lo que en estado adulto no le son indispensables (Landolt, 1984). Esto podría ocurrir en ciertas especies de *Anastrepha* (e.g. *A. sagittata*, *A. pallens*, *A. crebra*, *A. cordata*, etc.), cuyas larvas también se alimentan de las semillas de sus plantas hospederas en las cuales se desconocen sus períodos de madurez ovárica. Esta comparación resulta conveniente, en virtud de que *Toxotrypana* y *Anastrepha* son grupos estrechamente relacionados desde un punto de vista filogenético (*sensu* Norrbom, 1985; Foote et al., 1993).

La vitelogénesis en *A. striata* se lleva a cabo en forma sincrónica en todos los ovocitos basales, del mismo modo que en *A. serpentina* (Martínez et al., 1995) y en otros dípteros caliptrados como *Cochliomyia hominivorax* (Lachance y Leverich, 1968). Sin embargo, en otras especies como *Rhagoletis pomonella* (Walsh) y *Bactrocera oleae* (Gmelin), se ha observado una vitelogénesis asincrónica en los ovocitos basales (Webster y Stoffolano, 1978; Fletcher et al., 1978). Aun cuando este proceso es conocido en diversos insectos (Bonhag, 1968), se requieren estudios adicionales en Tephritidae para entender las implicaciones adaptativas de este fenómeno.

AGRADECIMIENTOS

Manifestamos nuestro reconocimiento a las autoridades de la "Estación de Biología Tropical Los Tuxtles", de la UNAM, por las facilidades otorgadas para la obtención del material sujeto de estudio, así como a Magdalena Cruz por su ayuda en la elaboración del material gráfico. Asimismo agradecemos las críticas y sugerencias hechas por cuatro revisores anónimos, que nos permitieron mejorar el contenido y presentación del manuscrito.

Esta investigación se realizó bajo el proyecto "Estudio sobre la maduración ovárica en dos especies de la mosca de la fruta *Anastrepha* spp. Schiner (Diptera: Tephritidae)" (Ref:DEPI-91728) de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas del I.P.N., así como con el apoyo de los Departamentos Biosistemática de Insectos, y de Ecología y Comportamiento Animal del Instituto de Ecología A.C. (Ref: 902-38).

LITERATURA CITADA

- Aluja, M. 1994. Bionomics and management of *Anastrepha*. *Ann. Rev. Entomol.* 39: 155-178.
- Aluja, M., I. Jácome, 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(6): 776-793.
- Bateman, M.A. 1972. The ecology of fruit flies. *Ann. Rev. Entomol.* 17: 493-518.
- Bonhag, P.F. 1958. Ovarian structure and vitellogenesis in insects. *Ann. Rev. Entomol.* 3: 137-160.
- Bressan, S. & M. da Costa Teles. 1991. Ovogênese em *Anastrepha obliqua* (Macquart, 1835) (Diptera, Tephritidae). *Revta. bras. Ent.* 35(4): 691-696.
- Christenson, L.D. & R.H. Foote, 1960. Biology of fruit flies. *Ann. Rev. Entomol.* 5: 171-192.
- Dampf, A. 1933. Estudio sobre el oviscapto de las moscas de la fruta (*Anastrepha* spp.) de México. *Irrigación en Mex.* 6(3): 253-265.
- Dean, R.W. 1935. Anatomy and postpupal development of the female reproductive system in the apple maggot fly, *Rhagoletis pomonella* Walsh. *N.Y. St. Agr. Exp. Sta. Tech. Bull.* 229: 3-31.
- Díaz, F.A. & B. Vásquez R. 1993. Época de oviposición de la mosca de las frutas (*Anastrepha* spp.), relacionada con la fenología de la guayaba nativa. *Revista ICA* 28(4): 323-333.
- Dickens, J.C., E. Solís & W.G. Hart, 1982. Sexual development and mating behavior of the Mexican fruit fly, *Anastrepha ludens* (Loew). *Southwest. Entomol.* 7(1): 9-15.
- Dodson, G. 1978. Morphology of the reproductive system in *Anastrepha suspensa* (Loew) and notes on related species. *Florida Entomol.* 61(4): 231-239.
- Fletcher, B.S. 1989. Temperature - Development rate relationships of the immature stages and adults of tephritid fruit flies. In: *Fruit Flies. Their biology, natural enemies and control Vol 3A* (A.S. Robinson & G. Hooper, Eds.), Elsevier, Science Publ., pp. 273-289.
- Fletcher, B.S., S. Pappas & B. Kapatos, 1978. Changes in the ovaries of olive flies (*Dacus oleae* (Gmelin)) during the summer, and their relationship to temperature, humidity and fruit availability. *Environ. Entomol.* 3: 99-107.
- Foote, R.H., F.L. Blanc & A.L. Norrbom, 1993. *Handbook of the fruit flies (Diptera: Tephritidae) of America North of Mexico*. Comstock Publ. Assoc., Cornell University, U.S.A., 571 pp.
- Gabe, M. 1968. *Techniques histologiques*. Masson et Cie., Ed. 1113 pp.
- Guillén, J.C. 1983. Manual para la diferenciación de moscas del mediterráneo *Ceratitis capitata* (Wied.) silvestres (fértiles) de moscas irradiadas (estériles). *Programa Mosca del Mediterráneo, D.G.S.V., México*, 102 pp.

- Hedström, I. & I. González, 1987. Vertical distribution of guava fruit flies, *Anastrepha striata* Schiner (Diptera, Tephritidae), in Costa Rica lowland guava orchards: implications for monitoring attempts. *Tropical Pest Management* 33(4): 287-289.
- Hernández-Ortiz, V. 1992. El género *Anastrepha* Schiner en México (Diptera: Tephritidae). Taxonomía, distribución y sus plantas huéspedes. *Publ. 33 Instituto de Ecología, México*, 162 pp.
- Hernández-Ortiz, V. & M. Aluja, 1993. Listado de especies del género neotropical *Anastrepha* (Diptera: Tephritidae) con notas sobre su distribución y plantas hospederas. *Folia Entomol. Mex.* 88: 89-105.
- Lachance, L.E. & A.P. Leverich, 1968. Cytology of oögenesis in chemosterilized screw-worm flies, *Cochliomyia hominivorax*, as related to endomitosis in nurse cells. *Ann. Entomol. Soc. Amer.* 61(5): 1188-1197.
- Landolt, P.J. 1984. Reproductive maturation and pre mating period of the papaya fruit fly, *Toxotrypana curvicauda* (Diptera: Tephritidae). *Florida Entomol.* 67(2): 240-244.
- Liedo, P., J. Carey, H. Celedonio & J. Guillén, 1992. Size specific demography of three species of *Anastrepha* fruit flies. *Entomol. exp. appl.* 63: 135-142.
- Martínez, M.I., V. Hernández-Ortiz & R. Luna L. 1995. Desarrollo y maduración sexual en *Anastrepha serpentina* (Wiedemann) (Diptera: Tephritidae). *Acta Zool. Mex. (n.s.)* 65: 75-88.
- Mazomenos, B., J.L. Nation, W.J. Coleman, K.C. Dennis & R. Sponda, 1977. Reproduction in Caribbean fruit flies: comparisons between a laboratory strain and a wild strain. *Florida Entomol.* 60: 139-144.
- Nation, J.L. 1972. Courtship behavior and evidence for a sex attractant in the male Caribbean fruit fly, *Anastrepha suspensa*. *Ann. Entomol. Soc. Amer.* 65(6): 1364-1367.
- Norrbom, A.L. 1985. Phylogenetic analysis and taxonomy of the *cryptostrepha*, *daciformis*, *robusta* and *schausi* groups of *Anastrepha* Schiner (Diptera: Tephritidae). (Unpubl.) Ph. diss. Pennsylvania State Univ., 354 pp.
- Norrbom, A.L. & K.C. Kim, 1988. A list of the reported host plants of the species of *Anastrepha* (Diptera: Tephritidae). *U.S. Dept. Agric. APHIS-PPQ, Aphis* 81-52, 114 pp.
- Prokopy, R.J. & B.D. Roitberg, 1984. Foraging behavior of true fruit flies. *Amer. Scientist* 72: 41-49.
- Saravia, G. & A. Freidberg, 1989. Comportamiento de oviposición de *Anastrepha striata* (Diptera: Tephritidae) en Pakitza (Manu-Perú). *Rev. Per. Ent.* 31: 91-93.
- Servín-Villegas, R. & M.L. Jiménez-Jiménez, 1995. El aparato reproductor y ciclo gonádico de la mosca de la fruta, *Anastrepha ludens*. *Southwest. Entomol.* 20(2): 223-227.
- Webster, R.P. & J.G. Stoffolano, 1978. The influence of diet on the maturation of the reproductive system of the Apple Maggot, *Rhagoletis pomonella*. *Ann. Entomol. Soc. Amer.* 71(6): 844-849.
- Williamson, D.L. 1989. Oogenesis and spermatogenesis, *In: Fruit flies. Their biology, natural enemies and control Vol. 3A* (Robinson A.S. and Hooper G., Eds.), Elsevier Science Publ., pp. 141-151.

Recibido: 9 de febrero 1996

Aceptado: 15 de octubre 1996