

---

## Relación entre tiempo de desarrollo larvario y fecundidad de la hembra en *Ceratitis capitata* (Diptera:Tephritidae)

---

MANSO, Fanny C., Juliana PIZARRO y Jorge L. CLADERA

Instituto de Genética «Ewald A. Favret», INTA Castelar. CC 25. 1712 Castelar, Argentina; e-mail: jcladera@cnia.inta.gov.ar

### Relationship between time of larval development and fecundity in the female of *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephritidae)

■ **ABSTRACT.** We studied the relationship between the development time in the larva stage and the resulting female fecundity, in *Ceratitis capitata* Wiedemann wild-type individuals compared to mutant individuals showing slow development (sw). We observed the morphology of the ovaries in the progenies of the crossing between mutant and wild-type strains, comparing females segregating by «development time». This study showed that sw(-) females developing later have got less ovarioles, and a more heterogeneous distribution of ovules, than females developing earlier. It was also found that the wild type females developing late also produce lower numbers both of ovarioles and fully developed ova, than those developing earlier. In sw females as well as in wild-type females, delays in development reduce the fecundity of the females, which is expressed as lower number of ovarioles and slower maturation of the ovary. When the rearing conditions are appropriate, the sw females are as fertile as wild-type ones.

**KEY WORDS.** Mediterranean fruit fly. Sterile insect technique. Genetic sexing strains. Mutation *slow*.

■ **RESUMEN.** Se estudió la relación entre tiempo de desarrollo larvario y fecundidad en la hembra de *Ceratitis capitata* Wiedemann, comparando individuos de una cepa salvaje, con individuos de una cepa portadora de la mutación *sw*, la cual provoca atrasos en el desarrollo larvario. Se observaron caracteres de la morfología del ovario y su herencia entre los segregantes, para «tiempo de desarrollo» en la progenie del cruzamiento entre mutante y silvestre. El estudio mostró que las hembras *sw*(-) que quedan muy retrasadas en su desarrollo, tienen menos ovariolas y una distribución de tamaños de óvulos menos homogénea que las que se desarrollan antes. Se encontró asimismo que entre las larvas de tipo salvaje, las más retrasadas también producen hembras con menor número de ovariolas y menos huevos totalmente desarrollados, que las que se desarrollan antes. Tanto en las hembras *sw*(-) como en las *sw*(+), los atrasos del desarrollo obran en desmedro de la postura de huevos de las hembras que se desarrollan más tarde, efecto que se manifiesta en el número menor de ovariolas y en las diferencias del ritmo de maduración del ovario. Bajo condiciones apropiadas de cría, las hembras mutantes para *sw* son capaces de alcanzar la misma fecundidad que las normales.

**PALABRAS CLAVE.** Mosca del Mediterráneo. Técnica del insecto estéril. Líneas de sexado genético. Mutación *slow*.

## INTRODUCCIÓN

La plaga «mosca del Mediterráneo» (*Ceratitis capitata* Wiedemann, Diptera: Tephritidae) es controlada por medio de la técnica del insecto estéril (Cosenzo, 2003). Para ello, las fábricas de insectos estériles necesitan producir diariamente millones de insectos, lo cual requiere de una abundante postura de huevos por parte de las hembras en las colonias de cría (Hendrichs & Robinson, 2002); especialmente cuando, para la separación de machos y hembras durante la cría masiva, se utiliza una línea de sexado genético basada en una translocación cromosómica, en la cual sólo la mitad de los huevos sembrados produce descendencia (Robinson, 2003).

Nos interesa aquí la mutación *sw* de *Ceratitis capitata* (Manso & Lifschitz, 1992; Cladera, 1995), porque es utilizada para sexado genético en INTA Castelar (Manso & Lifschitz, 1992; Cladera, 1995; Pizarro *et al.*, 1997). Los mutantes *sw*(-), de ojos color morado, presentan un desarrollo embrionario y post embrionario más lento que el silvestre, *sw*(+). Esta condición, se utiliza para producir líneas que permitan separar los machos de las hembras de una manera sencilla (Cladera, 1995). En estas líneas, los machos tienen color de ojos y desarrollo normal, y las hembras tienen ojos morados y desarrollo más lento, lo que permite separar los sexos (Manso & Lifschitz, 1992). Para utilizar esta línea en planes de control, debe lograrse que expresen su máxima productividad que depende de la fecundidad de sus hembras.

A pesar de que el conocimiento de los procesos fisiológico-genéticos ligados a la reproducción, podrían mejorar la eficiencia de la cría masiva de *C. capitata*, son escasos los trabajos como el publicado por Terán (1977), quién estudió la postura de huevo y su asociación con la alimentación del adulto en esta especie. En algunos casos, la postura de huevos está determinada por factores génicos múltiples, modificados por el ambiente. Por ejemplo, en *Drosophila melanogaster* (Kambysellis & Heed, 1971), el número de ovariolas, que está asociado con

la fecundidad de la hembra, se encuentra bajo una fuerte presión de selección, lo que apunta a la existencia de un componente genético. La fecundidad de las hembras de los dípteros sufre la influencia ambiental en dos momentos de su desarrollo: el primero, al final del estadio larvario, cuando una escasa alimentación u otro factor de estrés puede limitar el número de ovariolas (Kambysellis & Heed, 1971); y el segundo, durante la vida del adulto (Terán, 1977; Papaj, 2000).

En este trabajo se analiza si el retraso en el desarrollo, causado por el gen *sw*, tiene efecto sobre la fecundidad de la hembra que lo porta. Para ello se estudió el cruzamiento entre una cepa *sw*(-), por consiguiente, de ojo morado y desarrollo lento; y una cepa tipo salvaje de laboratorio. Suponiendo, que la producción de huevos es un carácter en parte heredable y en parte influenciado por el ambiente, se intentó separar el componente genético del fisiológico-ambiental, con la esperanza de que el primero tuviera una herencia simple. Para ello se registró el tiempo de desarrollo larvario y el número de huevos puestos, y se estudió el desarrollo anatómico y funcional de los ovarios en los progenitores y en sus progenies, en la generación segregante (F2).

## MATERIAL Y MÉTODOS

Se utilizó como cepa salvaje una línea de laboratorio derivada de la cepa «ARG17» (ARG17-y), con germoplasma originado en recolecciones locales y con más de 100 generaciones de cría en el laboratorio del Instituto de Genética, INTA Castelar.

Se partió de una muestra de la cepa mutante (Nro. de laboratorio 33424), portadora de un alelo *sw*(-), denominado *sw*<sup>x</sup>, según la unificación de nomenclatura propuesta en Cladera (1997); alelo que fuera aislado dentro de una población proveniente de la cría masiva del Insectario de Mendoza e introducida en el Instituto de Genética, INTA Castelar, en 1994 (Nro. de laboratorio IM94). Este material presentaba comportamiento de postura errático.

Partiendo de 50 parejas de individuos  $sw(-)$  de la línea 33424, con igual edad y sexualmente maduros, se conservaron aquellas parejas que produjeron huevos durante 16 días ( $n=40$ ), bajo condiciones homogéneas de manejo. Se registró el número de huevos que ellas pusieron a lo largo de ese período, y luego las hembras se fijaron individualmente en alcohol 70% y se disecaron para observar su desarrollo ovárico.

Se hicieron recuentos de ovariolas (OVA) y de óvulos en tres estadios de desarrollo distintos: óvulos totalmente desarrollados (OV1), de la mitad del tamaño de los primeros (OV1/2); y de desarrollo menor (OV1/4). Se registraron las variables OVA, OV1, OV1/2 y OV1/4 y se calculó la «fecundidad potencial» (Kambysells & Heed, 1971), en este caso el número de óvulos totalmente desarrollados por ovariola (OV1), multiplicado por el número total de ovariolas (OVA) de cada individuo; y la «fecundidad realizada», que es el número de huevos puestos efectivamente por el individuo en una unidad de tiempo, estimada en nuestro caso a través de la media de postura diaria.

Se presentan dos índices: A, número de OV1 de cada individuo dividido por la media de postura diaria del mismo; y B, porcentaje de óvulos totales de cada hembra dividido por su postura diaria.

Sobre la base de los valores de postura total se separaron dos subpoblaciones: Mx (población de postura máxima), formada por los hijos de las parejas que pusieron más de 350 huevos; y Mn (población de postura mínima) formado por los hijos de las parejas que pusieron entre 50 y 100 huevos (las de postura menor no produjeron suficiente descendencia). Una hembra excepcional puso 534 huevos en 15 días, es decir 35,6 huevos diarios.

Se multiplicaron las líneas Mx y Mn, todas de fenotipo mutante  $sw(-)$ , y se cruzaron con moscas de tipo salvaje (ARG17-y). Para ello, se colocaron en un frasco cinco machos con cinco hembras de los dos cruzamientos recíprocos, y se recolectaron huevos durante tres días con el fin de agilizar el trabajo. Se

analizaron sus descendientes en F2 y se compararon con las líneas puras.

Los individuos de la generación F2 fueron separados según el momento en que culminó el desarrollo larvario, cuando las larvas saltan a la cama de arena para comenzar a mudar a pupa. Luego se permitió llegar a adulto a todas las larvas y se registró así su color de ojos. Las larvas  $sw+$  que saltaron primero se rotularon  $sw(+)$  d1, y las más retrasadas  $sw(+)$  d3. Las  $sw-$  se repartieron entre morados rápidos  $sw(-)$  d3 y morados retrasados  $sw(-)$  d7. En la cepa ARG17-y se separaron rápidas  $sw(+)$  d1 y retrasadas  $sw(+)$  d3. En las poblaciones Mx y Mn se separaron morados rápidos,  $sw(-)$  d3 y morados retrasados  $sw(-)$  d7.

Para comparar la postura entre los grupos separados por el fenotipo del ojo y por el momento de salto, así como el número de ovariolas y el desarrollo ovárico, se formaron parejas en los siguientes números: I) En el caso de ARG17-y, y en las segregantes F2 de fenotipo salvaje: cinco parejas (un macho por una hembra) del fenotipo salvaje rápido  $sw(+)$  d1; y cinco parejas del grupo salvaje retrasado  $sw(+)$  d3. II) En el caso de las segregantes F2 de fenotipo mutante: 10 parejas (un macho por una hembra) de fenotipo morado rápida  $sw(-)$  d3, y 10 parejas del grupo morado retrasado  $sw(-)$  d7.

Se registró la postura de cada hembra desde el primer día en que puso huevos, hasta el décimo día. Al cabo de este tiempo las hembras se fijaron y se observaron sus ovarios como en los casos anteriores.

## RESULTADOS

### Relación entre Precocidad y Postura

La distribución de la postura para la línea 33424,  $sw(-)$ , fue la de Fig. 1. Para analizar la relación entre precocidad y postura, los datos de media de huevos diarios de la postura de cada pareja en los 10 días iniciales y la postura a lo largo del período completo, se ordenaron por rango (rango 1 para el más

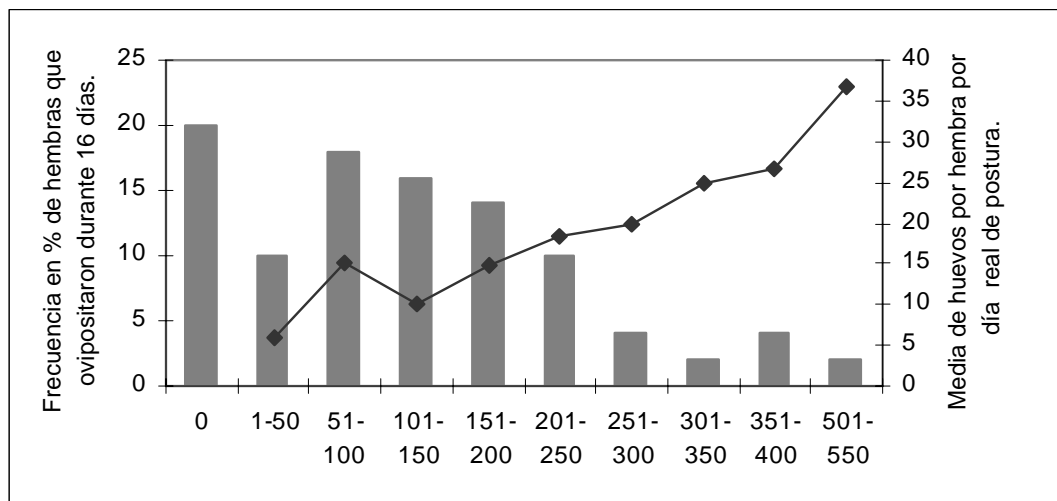


Fig. 1. Distribución de la postura.

Barras: Porcentaje de hembras que pusieron diferentes cantidades de huevos a lo largo de 16 días.  
Línea: Media de huevos por hembra y por día real de postura.

alto). Sólo se usó el dato de las hembras que habían puesto huevos durante los dos períodos ( $n = 28$ ). Se asignó signo negativo a la diferencia entre rangos en que el valor de rango de los 10 días iniciales, es menor al del período total, y positivo si es mayor. El resultado obtenido fue: 8 negativos que corresponden a los primeros 8 del ordenamiento por rango de los 10 días, es decir, los más precoces; del 9no al 18vo son iguales y luego 10 positivos que correspondieron a los rangos 19 al 28 del

ordenamiento. Se concluye que, en esta muestra, cuanto más precoces son las hembras, peores resultan en postura total. Esto deberá recordarse al momento de evaluar la fecundidad potencial de producción de esta y otras líneas de moscas.

### Desarrollo Ovárico

En los cuatro parámetros medidos para evaluar el desarrollo ovárico se observó un rango muy amplio de dispersión (Tabla I),

Tabla I. Parámetros de los ovarios de la población original y de los individuos seleccionados por postura

		OVA	OV1	OV1/2	OV1/4	Postura
Poblacion original (n=22)	media	21,0	16,2	2,04	3,73	
	desvío	0,1	0,1	0,03	0,05	
	rango	3-36	1-37	0-10	0-17	
Selección Mx	(media)	27,33	26,3	5,83	7,66	419,0
familia	651	25,5	24,5	0,00	1,00	362,0
familia	630	33,0	33,0	11,50	13,00	534,0
familia	659	23,5	21,5	6,00	9,00	361,0
Selección Mn	(media)	18,1	11,3	1,58	5,60	75,3
familia	654	9,5	9,0	0,00	0,00	85,0
familia	653	21,0	7,0	6,00	3,00	91,0
familia	645	11,0	2,0	0,00	0,00	70,0
familia	643	?	22,5	0,00	1,00	80,0
familia	631	24,5	2,5	2,50	15,00	75,0
familia	621	24,5	25,0	1,00	9,00	51,0

tanto en la población completa como en los dos grupos seleccionados. No se encontró correlación entre el número de ovariolas y la postura total ( $r_s=0,327$ ,  $n=22$ ; Método de Sperman); de hecho, se registraron hembras con un número elevado de ovariolas y cuya postura no fue buena. Por ejemplo, mientras la pareja 630 con OVA =33 presentó alta postura (534 huevos en 16 días), la pareja 621 con OVA = 24,5 sólo puso 51 huevos en 16 días. Más aún, la pareja 619 con OVA =36, no puso huevos (y por ello no figuró entre las seleccionadas). La falta de asociación entre la postura y el número de ovariolas, indica que la productividad ovárica se ve modificada con posterioridad al desarrollo del ovario. Si bien esto podría ser resultado de comportamientos genéticamente diferentes, lo más parsimonioso es suponer que algunos individuos, aquellos que presentan valores de postura muy bajos, han pasado situaciones estresantes y lo que están manifestando es variación de origen ambiental. En este sentido, la observación de los ovarios de los individuos seleccionados para formar las poblaciones Mx y Mn (Tabla I) mostró, que en promedio los Mx tenían sólo 60% más de

ovariolas que los Mn, a pesar de que ellos pusieron, en promedio, 500% más huevos. Esto indica que, si bien un número mayor de ovariolas posibilita mejor postura, también existen otros factores relacionados con la maduración del ovario, que modifican las posibilidades de poner huevos.

### Estudio de la Segregación

En la Tabla II se presentan los valores de desarrollo ovárico y postura de las líneas paternas, y de los individuos F2 que fueron separados por su momento de salto (y por el fenotipo de su color de ojos, registrado luego de la emergencia). El número de ovariolas fluctuó, tanto entre los salvajes como entre los morados; pero presentó una tendencia a ser menor en los morados más retrasados, respecto a los menos retrasados (y éstos, a su vez, menores con respecto a los salvajes). Este fenómeno se repite si se observan los datos de las líneas paternas separados según dos tiempos de salto.

Cuando se comparan las segregaciones entre los dos cruzamientos recíprocos con

Tabla II. Desarrollo ovárico y postura en las hembras de la generación segregante (#)

Hembras (*)	Fenotipo	OVA e	OV1	OV1/2	OV1/4	N	Postura e			
F2 H Max	sw(+) d1	28,1±0,03	a1	12,6	5,2	11,6	5	197±12,48	a1	
	sw(-) d3	28,6±0,28	a1	9,7	4,7	8,7	10	108,2±4,03	b1	
	sw(-) d7	28±0,29	a1	9,3	2,1	13,8	8	78,5±9,5	c1	
F2 H Min	sw(+) d1	26±0,36	a2	5,3	3,0	9,1	5	119±12,48	b1	a2
	sw(-) d3	29±0,14	b2	10,2	6,0	9,1	11	78,3±9,5	c1	b2
	sw(-) d7	22,2±0,16	c2	4,9	1,1	8,9	10	51,1±,3,		c2
F2 M Max	sw(+) d1	30,5±0,49	a3	8,0	3,7	11,2	4	178,5±19,9	a1	a3
	sw(-) d3	29,5±0,16	b3	13,1	5,3	9,9	10	162,6±6,04		a3
F2 M Min	sw(+) d1	33,6±0,34	a4	9,7	3,2	12,7	5	168,6±9,97		a3
	sw(-) d3	31,8±0,32	b4	10,9	6,1	10,6	9	167±6,34		a3
	sw(-) d7	24,6±0,19	c4	8,5	8,5	11,9	10	83,3±6,14	c1	b2
Mx x Mn	sw(-) d3	31,9±0,19	a6	8,9	4,9	10,7	9	130,55±4,92		a6
	sw(-) d7	22,7±0,17	b6	7,9	0,9	9,2	9	34,66±3,64		b6
Mn x Mx	sw(-) d3	30,25±0,15	a5	12,6	5,4	9,2	10	139,5±6,10		a6
	sw(-) d7	26,8±0,02	c7	7,4	1,9	11,2	10	65,7±4,73		b5
17 x 17	sw(+) d1	30,7±0,44	a5	5,3	2,1	12,1	5	85,8±13,34	b2	
	sw(+) d3	25,5±0,18	b5	7,8	0,9	13,1	9	61,22±3,87	b5	

# : Estadística de individuos F2 muestreados durante 10 días

\*: F2, M, H, es por macho, hembra; Max, Min, según texto

OVA, OV1, OV1/2, OV1/4: Valores promedio de los dos ovarios

e: error típico

Las letras indican diferencias significativas, y los números comparaciones dentro del mismo muestreo original.

ARG17 se observa que en todas las segregaciones, el número de ovariolas es mayor en descendientes de hembras ARG17 (F2 M Max; F2 M min), con respecto a las provenientes de machos ARG17 (F2 H Max; F2 H min). Se concluye que en las líneas paternas, donde no existe más que un fenotipo, el número de ovariolas varía entre individuos con tiempos de desarrollo diferentes (del mismo modo que en los

fenotipos segregantes). Este efecto es más notable si se observa el número de huevos puestos por hembra, para todos los casos en que las hembras saltan tardíamente y aún para las líneas paternas (Tabla II). De hecho, se observó que cuando los cruzamientos iniciales fueron realizados con hembras de la línea ARG17, la postura fue igual en las salvajes que en las moradas rápidas.

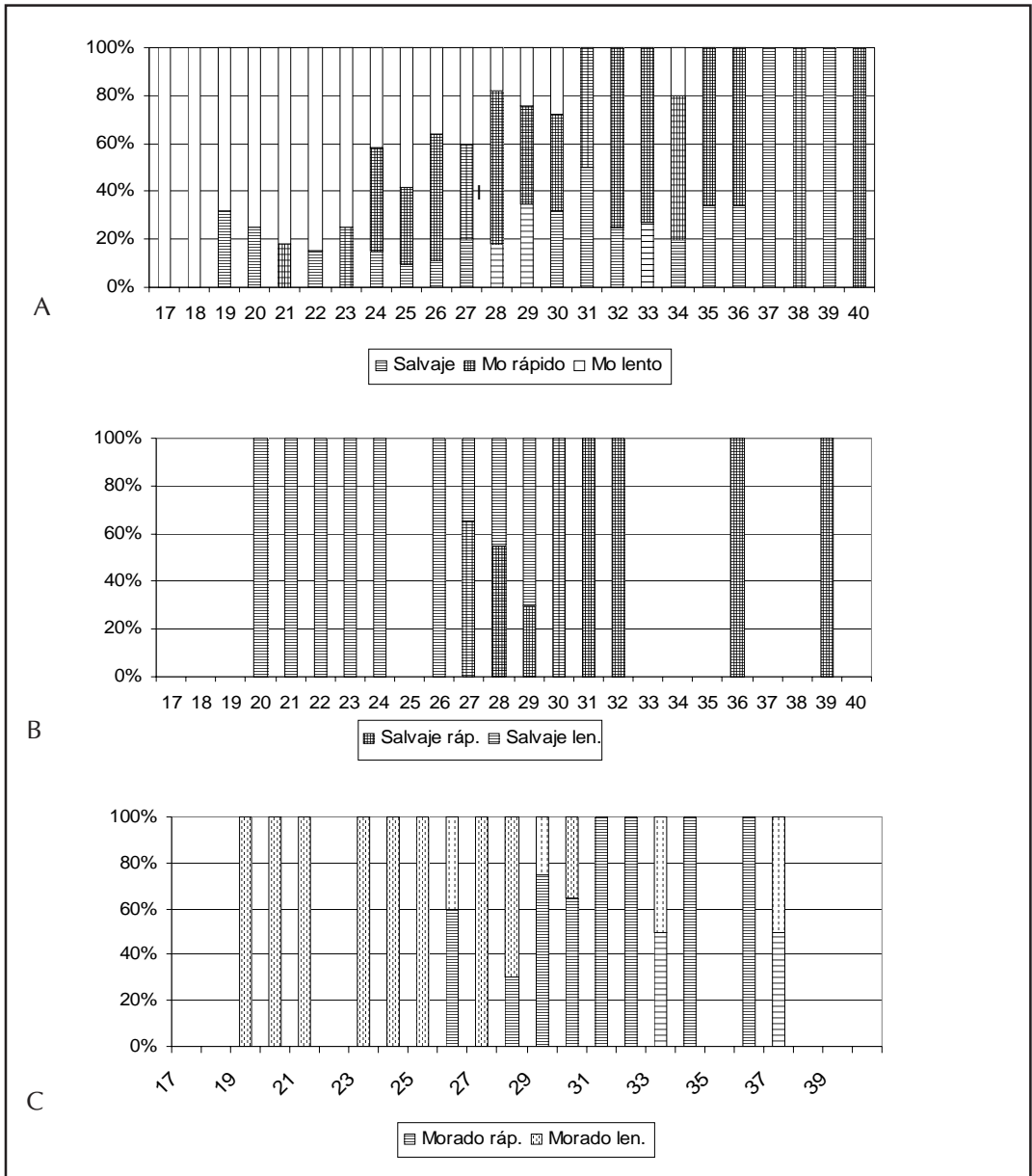


Fig. 2. Duración del desarrollo y número de ovariolas. Frecuencia porcentual de individuos con cada número de ovariolas. A) Entre los segregantes F2, B) Entre individuos ARG17-y y C) Entre individuos 33424 sw.

### **Análisis de la cantidad de Ovariolas asociado a la duración del desarrollo larvario en F2**

Este efecto se analizó tomando en conjunto los individuos F2 sin importar de cuál de las F1 proviniera (Fig. 2A). En la Fig. 2B y 2C se presentan los datos para las líneas paternas tomados como testigos. En la Fig. 2A se observa que entre los individuos más rápidos, hay mayor proporción de individuos con un número más alto de ovariolas por ovario, ya sean de fenotipo salvaje o morados rápidos, si se los compara con los morados retrasados. En la Fig. 2B, que representa los provenientes de la línea ARG17 separados por el momento de salto, se observa la misma tendencia, es decir, los rápidos tienen mayor número de ovariolas. En la Fig. 2C, se observa también que los morados rápidos tienen proporcionalmente mayor número de ovariolas que los retrasados, aunque presentan una distribución más amplia.

### **Estudio comparativo del tipo de Ovariola y el momento de salto para los individuos F2 y las líneas paternas**

Los datos de los individuos segregantes F2 (tomando en conjunto los dos orígenes de morado) fueron separados en tres grupos de acuerdo a su fenotipo: hembras de fenotipo salvaje (Fig. 3A), de fenotipo morado rápido (Fig. 3B), o de fenotipo morado retrasado (Fig. 3C). Teniendo en cuenta si el cruzamiento de origen fue por macho o por hembra ARG17, encontramos que las que provienen de macho ARG17 y de hembra de la línea 33424 tienen menos ovariolas que las provenientes del cruzamiento recíproco, o sea, de hembra ARG17 y macho 33424; lo que indicaría que existe un componente ligado al origen materno en este carácter. En los tres casos esta tendencia fue significativa (método de «ciclos», Sokal & Rohlf, 1969); en todos los casos existe mayor cantidad de ovariolas cuando provienen de la madre Arg17.

### **Análisis de la Maduración Ovárica**

Comparando el porcentaje de óvulos de

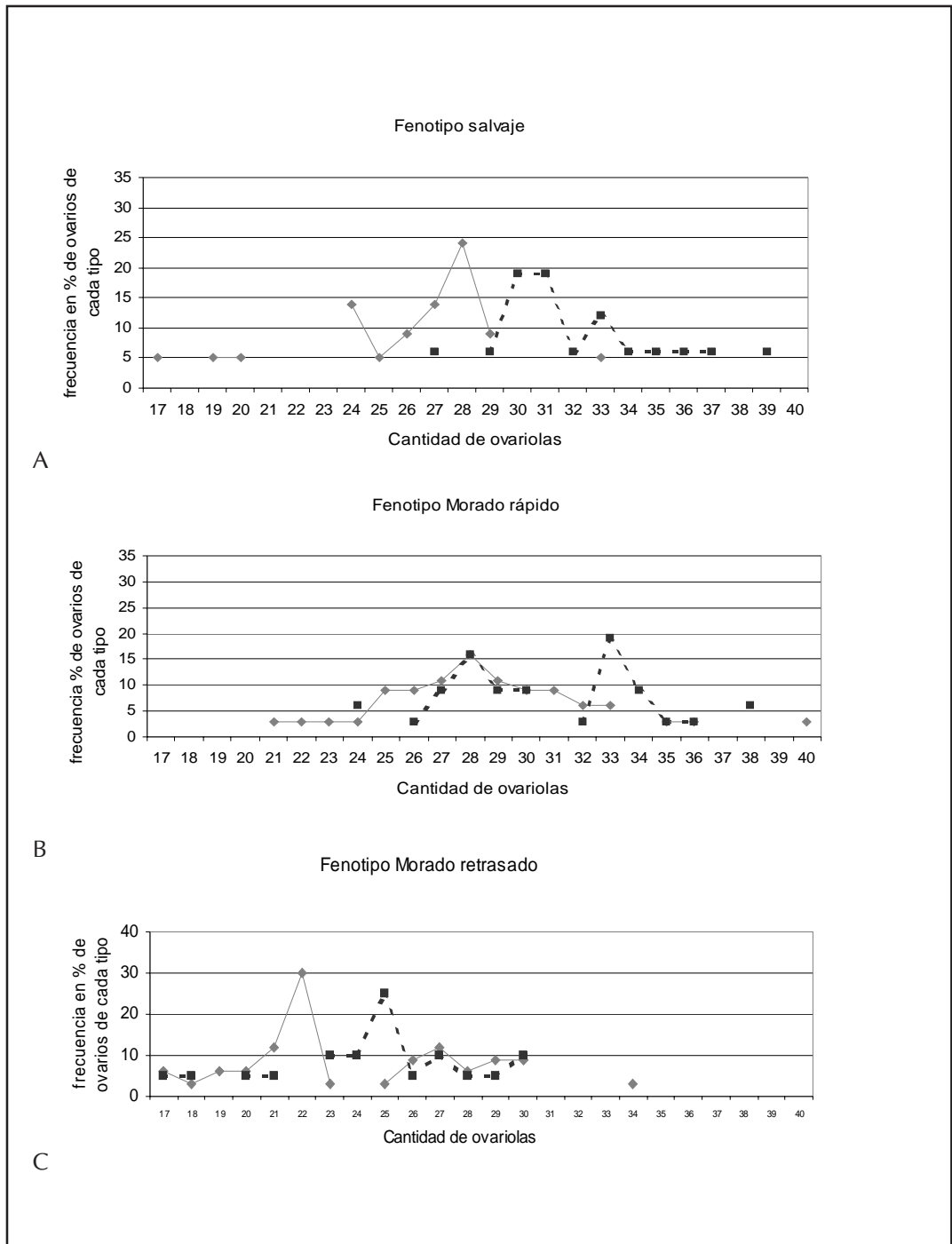
cada tipo para cada fenotipo (Figs. 4A, B, C), observamos que las hembras de fenotipo salvaje (Fig. 4A) presentan muy pocos  $OV\frac{1}{2}$  y una mayoría de óvulos  $OV\frac{1}{4}$ . El comportamiento es similar en los morados lentos, pero con mayor dispersión de datos. En cambio, los morados rápidos tienen una mayoría de OV1 con valores menos disperso que las retrasadas.

### **Relación entre Maduración y Postura**

En la Tabla III se presenta un análisis comparativo de la relación maduración-postura entre las segregantes F2, de acuerdo al origen de la madre F1 y de las líneas paternas. Se presentan dos índices: A) es un índice calculado como el número de OV1 de cada individuo, dividido por la media de postura diaria del mismo; y B) es el porcentaje de óvulos totales de cada hembra, dividido por su postura diaria. Se concluye que las hembras de desarrollo normal utilizan casi todos los OV1 ( $A \approx 1$ ) en la postura diaria, en tanto que las lentas utilizan una proporción menor a los totalmente desarrollados ( $A > 1$ ).

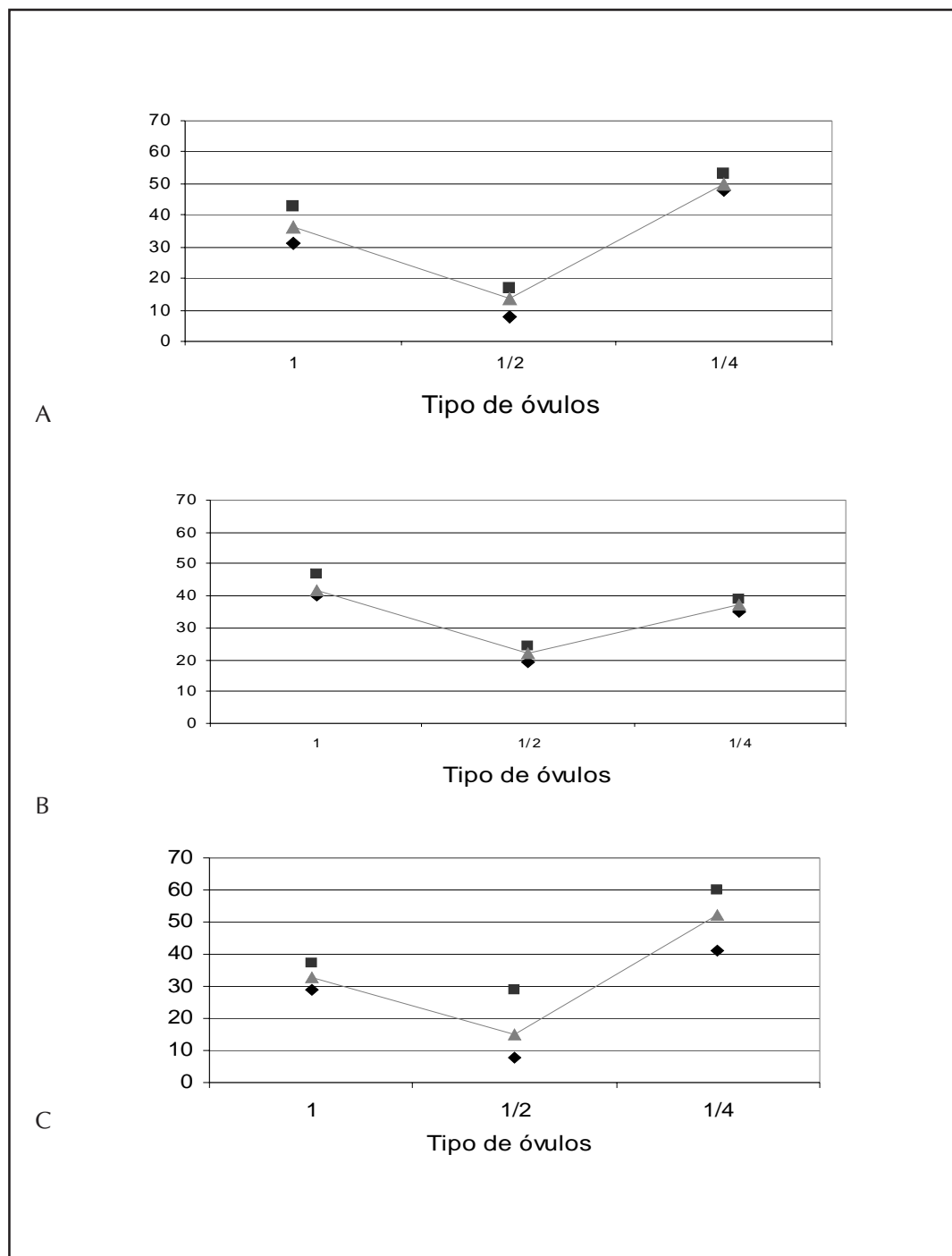
Si se hace la misma comparación con el índice B, se observa que las de desarrollo normal utilizan un 32% de los óvulos totales presentes en sus ovarios, mientras que la utilización disminuye en los morados rápidos, y aún más en los lentos, que sólo utilizan el 18% de los mismos. Cuando se analiza ARG17 se ve que los primeros en saltar tienen un comportamiento similar a los segregantes salvajes, y los más lentos tienen un comportamiento similar al de los morados lentos segregantes.

Volviendo al índice A, el caso más interesante es el que proviene de machos morados y hembras 17, en el que se observa (Tabla II) que la postura es igual para las hembras salvajes que aquellas de fenotipo morado y desarrollo rápido. Si se observa el comportamiento de los hijos de ARG17 con desarrollo normal y con desarrollo retrasado, se evidencia también el efecto de factores modificadores de la postura, que actúan sobre los que se retrasaron.



**Fig. 3.** Distribución de ovariolas entre los ovarios. Porcentaje de ovarios con cada cantidad de ovariolas para la generación F2, comparando individuos según el sexo y el genotipo de los padres originales. A) de individuos con fenotipo sw(+) d1 (n=66). B) de individuos con fenotipo sw(-) d3 (n=123). C) de individuos con fenotipo sw(-) d7 (n=101). Rombos, línea llena: provenientes del cruzamiento original por macho ARG17. Cuadrados, línea punteada: provenientes del cruzamiento original por hembra ARG17.





**Fig. 4.** Análisis de la maduración ovárica. Porcentaje de óvulos de cada tipo para cada fenotipo F2. A) de individuos con fenotipo sw(+) d1(n=20 ). B) de individuos con fenotipo sw(-) d3 (n=34 ). C) de individuos con fenotipo sw(-) d7 (n= 26). Triángulos y línea: valores medios. Cuadrados: máximos. Rombos: mínimos.

**Tabla III.** Índices A (óvulos 1/postura diaria) y B (% óvulos totales/ postura diaria) de los individuos F2 según el origen materno de la F1 y el momento de salto

Cruza- miento F1	Momento del salto					
	d1		d3		d7	
	A	B	A	B	A	B
17 x Mx	1,28	33	1,78	23	1,88	20
17 x Mn	0,89	34	1,35	15	1,52	21
Mx x 17	0,89	39	1,60	29	?	?
Mn x 17	1,15	32	1,31	46	1,62	18
17 x 17	0,80	22	2,03	17		
Mx x Mn			1,37	26	3,66	12
Mn x Mx			1,80	44	1,80	20
Promedios	1,00	32,00	1,61	28,57	2,10	18,20

## DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos con las progenies estudiadas en este trabajo, indican que los valores de postura iniciales de la línea mutante no muestran su potencial genético probablemente debido a factores ambientales. La falta de asociación entre la precocidad y la postura total observada en esas condiciones, hace recomendable invertir más días en la recolección de huevos si se desea aprovechar completamente la productividad de las hembras de esta línea mutante. Los análisis del desarrollo ovárico sobre estos individuos parecen confirmar esta hipótesis.

Los resultados observados en F2 nos llevan a postular que existe competencia entre larvas con diferentes tiempos de desarrollo, aún cuando presenten el mismo fenotipo. El efecto es un menor número de ovariolas por ovario y (más notable) una baja postura o número de huevos puestos para todos los casos en que las hembras se desarrollaron tardíamente, sin importar su fenotipo. Cuando se suman los tres tipos de óvulos observados, o el cociente entre el número de óvulos por unidad (ovariola), no se observan grandes oscilaciones. Los resultados sugieren que las condiciones de cría de la larva no solo afectan el número de ovariolas, sino que de alguna forma limitan la postura en la fase adulta. En general, las hembras con retraso en su desarrollo tienen un comportamiento diferente. Ellas presentan mas óvulos

acumulados que los que utilizan en la postura diaria, como si el estrés sufrido durante el desarrollo larvario les imposibilitara utilizar todos sus óvulos maduros (por ejemplo, usan sólo 20% al día). Las segregantes salvajes en F2, así como las Arg17 rápidas, utilizan casi el total de los óvulos totalmente desarrollados diariamente, mientras que las de desarrollo retrasado de la cepa salvaje, utilizan aproximadamente la mitad de los óvulos maduros. El índice «A», calculado sobre la base de la postura diaria indica que tanto los mutantes rápidos, como los lentos, utilizan menos óvulos maduros que los salvajes rápidos. Estos resultados también son evidentes si se observa que el porcentaje de óvulos totales utilizados es mayor para los salvajes, intermedio para los rápidos y menor para los lentos. Esto sugiere que el estrés sufrido en el estado larval, aunque no impide la maduración ovárica, de alguna forma interfiere en la utilización de los óvulos para la postura. Las hembras ARG17 aportan a su descendencia más número de ovariolas, pero además, presentan un comportamiento o desarrollo ovárico diferencial, que también sufre modificaciones fisiológicas asociadas al retardo en el crecimiento.

De todos los resultados obtenidos se puede inferir que la población original utilizada en el presente trabajo (línea de laboratorio 33424), estaba formada por un conjunto de individuos provenientes de larvas que habían sufrido estrés o modificaciones fisiológicas, que enmascararon el verdadero potencial genético de las hembras *sw(-)*.

Dentro de ese muestreo fue posible hallar individuos de alta productividad, comportamiento que mantuvieron sus descendientes.

Siguiendo a Kambysellis & Heed (1971), se puede afirmar que la fecundidad de las hembras de los dípteros está muy influenciada por factores ambientales y por consiguiente, su componente genético es muy difícil de estimar. Estos autores la separan en dos fenómenos: el potencial y el realizado, que es el que uno puede medir más fácilmente. Aunque la fecundidad potencial, estimada por el número de ovariolas y de óvulos desarrollados por tamaño, es la característica que verosímilmente se encuentra bajo control genético, pero que puede ser modificada por factores ambientales propios de la cría de larvas como la calidad del alimento, la temperatura y el daño propio del manejo, entre otros. La fecundidad realizada se manifiesta en la longitud de los ciclos de postura y la cantidad total de huevos, además de la fertilidad de los mismos que no fue observada en este trabajo. En este parámetro se observan las consecuencias de la etapa anterior, pero existen otros controles ambientales propios de la vida del adulto como la calidad de la alimentación, la temperatura, la humedad, etc., de los que también depende la fecundidad.

En definitiva y volviendo al objetivo central de este trabajo, se ha mostrado aquí que la mutante *sw<sup>x</sup>*, bajo condiciones de cría adecuadas, puede alcanzar la misma fecundidad que los materiales salvajes de nuestro laboratorio. Por lo tanto, la productividad de huevos no es limitante para que esta cepa pueda ser utilizada en el control de la dinámica de las poblaciones naturales de esta plaga.

#### AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a F. Milla y N. Campagno, por su invaluable auxilio en el laboratorio, y al Ing. Agr. D. Díaz por su paciente lectura crítica del manuscrito. Subsidios FONCYT (PID 615; PICTO 12909), e IAEA (RC 8308;

RBF 11615).

#### BIBLIOGRAFIA CITADA

1. CLADERA, J. L. 1995. Self-Sexing strain of *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephritidae) based on a gene that affects the rate of development. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 88(3): 353-356.
2. CLADERA, J. L. 1997. Genetic markers, translocations and sexing genes on chromosome 2 of *Ceratitis capitata*. En: Evaluation of Genetically Altered Medflies for Use in Sterile Insect Technique Programmes. IAEA, Vienna.
3. COSENZO, E. 2003. Programa nacional de control y erradicación de mosca de los frutos (PROCEM). En: Resúmenes del Taller de Mosca de los Frutos, SENASA, Buenos Aires, 24- 26 marzo 2003.
4. HENDRICH, J. & A.S. ROBINSON. 2002. *Sterile insect technique*. Encyclopedia of Entomology, Elsevier.
5. KAMBYSELLIS, M. P. & W. B. HEED. 1971. Studies of oogenesis in natural populations of Drosophilidae. I. Relation of ovarian development and ecological habitats of the Hawaiian species. *Am. Nat.* 105:31-49.
6. MANSO, F. C. & E. LIFSCHITZ. 1992. Nueva metodología genética para el manejo de la eficiencia de la «Técnica del macho estéril» en el control de la mosca del Mediterráneo, *Ceratitis capitata*. *Ciencia e Investigación* 44 (4): 225-228.
7. PAPA, D. R. 2000. Ovarian dynamics and host use. *Annu. Rev. Entomol.* 45: 423-448.
8. PIZARRO, J. M., F. C. MANSO & J. L. CLADERA. 1997. New allele at a locus affecting developmental time in Mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae) and its potential use in genetic sexing at the egg stage. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 90 (2): 220-222.

9. ROBINSON, A.S. 2002. Genetic sexing strains in medfly, *Ceratitis capitata*, sterile insect technique field programmes. *Genetica* 116: 5-13.
10. SOKAL, R. R. & F. J. ROHLF. 1969. Biometry. *The principles and practice of statistics in biological research*. W. H. Freeman and Company. San Francisco.
11. TERÁN, H. R. 1977. Comportamiento alimentario y su correlación a la reproducción en hembras de *Ceratitis capitata* (Wied). *Rev. Agronom. N. O. Argent.* 14: 17-34.

**Recibido:** 19-X-2004  
**Aceptado:** 10-III-2006