

ECOLOGIA, COMPORTAMENTO E BIONOMIA**Efeito da Temperatura na Maturação Ovariana e Longevidade de *Anastrepha fraterculus* (Wied.) (Diptera: Tephritidae)**

MARISTELA TAUFER¹, JUREMA C. DO NASCIMENTO², IVANA B. M. DA CRUZ^{1,2}
E ALICE K. DE OLIVEIRA³

¹Instituto de Geriatria e Gerontologia, PUCRS, Av. Ipiranga 6690,
90610-000, Porto Alegre, RS.

²Instituto de Biociências, PUCRS, Av. Ipiranga 6681, Caixa postal 1429,
90619-000, Porto Alegre, RS.

³Instituto de Biociências, UFRGS, Departamento de Genética, Av. Bento
Gonçalves 9500, Caixa postal 15053, 91501-970, Porto Alegre, RS.

An. Soc. Entomol. Brasil 29(4): 639-648 (2000)

Effect of Temperature on Ovarian Maturation and Longevity of
Anastrepha fraterculus (Wied.) (Diptera: Tephritidae)

ABSTRACT - *Anastrepha fraterculus* (Wied.) shows a populational fluctuation related to the year season in Southern Brazil. Adults cannot be collected by means of conventional methods of capture in the winter. Even with the use of special traps, a very low number of adults is caught. Two hypothesis are pointed out to explain the increase of the population at spring: a) adults migrate from neighbouring areas with temperature more favourable during winter, and b) some individuals that can survive the critical period develop a differential metabolic regulation. In this paper the second hypothesis was tested by studying the effect of four temperatures (9, 13, 20 and 25°C) on ovarian maturation and longevity of the females. Only at 25 and 20°C ovarian maturation has occurred. The life expectancy was larger in the intermediate temperatures (20 and 13°C) than in the extreme temperatures (25 and 9°C). The relation between ovarian maturation and longevity was observed at 25 and 20°C, although at 25°C the ovarian maturation was faster, but the life expectancy was lower. Therefore, the hypothesis of developmental regulation cannot be discarded as a populational mechanism in *A. fraterculus* for its populational increase in the months subsequent to the winter.

KEY WORDS: Insecta, fruit fly, ovary, expectation of life.

RESUMO - Na Região Sul do Brasil, a incidência de *Anastrepha fraterculus* (Wied.) flutua durante o ano, sendo que no inverno não são detectados adultos quando se utilizam métodos convencionais de coleta. Com o uso de armadilhas especiais capturaram-se adultos, ainda que, em número muito reduzido. Duas hipóteses são sugeridas para o seu aumento populacional após o inverno, nas regiões produtoras de frutíferas: a) repovoamento da região na primavera por populações circunvizinhas; e b) regulação metabólica diferencial no

desenvolvimento de alguns indivíduos que conseguem sobreviver ao período crítico. A segunda hipótese foi testada no presente trabalho, analisando-se a influência de quatro temperaturas (9, 13, 20 e 25°C) constantes sobre a maturação ovariana e sobre a longevidade das fêmeas dessa espécie. Apenas a 25 e 20°C ocorreu amadurecimento ovariano. A expectativa de vida foi maior nas temperaturas intermediárias (20 e 13°C) que nas temperaturas extremas (25 e 9°C). A relação entre maturação ovariana e longevidade foi observada a 25 e 20°C, sendo que a 25°C o amadurecimento ovariano foi mais rápido, mas a expectativa de vida menor. Não se pode, portanto, descartar a hipótese de regulação do desenvolvimento como mecanismo populacional em *A. fraterculus* para repovoamento da região nos meses subsequentes ao inverno.

PALAVRAS-CHAVE: Insecta, mosca-das-frutas, ovário, expectativa de vida.

A mosca-das-frutas sul-americana, *Anastrepha fraterculus* (Wied.), é uma praga primária de fruteiras no Brasil. Na Região Sul do País, é a espécie de mosca-das-frutas dominante com mais de 98% das capturas em pomares comerciais de maçã. É cosmopolita (limitada pela disponibilidade de hospedeiros e condições climáticas extremas), multivoltina (sem diapausa) e polífaga, utilizando vários hospedeiros vegetais como substrato para o desenvolvimento larval (Fitt 1986, Silva 1991).

Atualmente, cerca de 2% da produção de maçãs no Brasil é perdida devido ao ataque de *A. fraterculus*, sendo o seu controle populacional feito principalmente por inseticidas. Cabe salientar no entanto que, mundialmente, sérias restrições vêm sendo feitas contra produtos agrícolas que tenham sido tratados com defensivos químicos e formas mais racionais de controle estão sendo investigadas. Deste modo, o maior conhecimento da biologia básica da espécie, bem como da resposta da mesma às condições ambientais onde ela se desenvolve, são fundamentais para a implementação do manejo de sua população.

A temperatura, segundo Fletcher (1989), é o fator ambiental mais significativo na determinação do desenvolvimento dos estágios imaturos e da maturação de adultos dos insetos. Esta variável incide sobre a

flutuação populacional de mosca-das-frutas, uma vez que trabalhos sobre a ocorrência de *A. fraterculus*, na região de São Joaquim, RS, apontam para a inexistência de adultos durante o inverno, quando se utilizam métodos convencionais de coleta (vidro caça-moscas modelo MacPhil e suco de uva na concentração de 5%) (Humeres, comunicação pessoal). Da Cruz *et al.* (dados não publicados), analisando a ocorrência de adultos *A. fraterculus*, através de procedimentos especiais em condições naturais (frutas coletadas da natureza já infestadas e mantidas nas condições ambientais de campo) e semi-naturais (frutas infestadas no laboratório e expostas, posteriormente, às condições ambientais de campo) durante o inverno em São Joaquim, SC, constataram a existência de adultos somente nas condições naturais, sugerindo que estas diferenças talvez sejam devidas às diferentes populações analisadas e às condições experimentais utilizadas. Para os estágios pré-imaginais, estes autores observaram um aumento significativo do tempo de desenvolvimento com o decréscimo da temperatura. Como no inverno são registradas temperaturas bastante baixas nesta região (até -11°C em São Joaquim, SC e -8°C em Vacaria, RS), duas hipóteses principais, não mutuamente exclusivas, são levantadas para explicar a ausência da espécie no inverno

e posterior aumento populacional na primavera:

i) os adultos de *A. fraterculus* não conseguem sobreviver ao inverno da região, e a reinfestação dos pomares, detectada a partir do mês de setembro, ocorre devido a eventos migratórios massivos de moscas provenientes de regiões circunvizinhas, onde temperaturas mais amenas possibilitam a sobrevivência da espécie durante todo o ano;

ii) alguns adultos de *A. fraterculus* conseguem sobreviver ao inverno, provavelmente devido a mudanças regulatórias adaptativas no seu desenvolvimento ontogenético (pré-imaginal e imaginal) que permitem sua permanência durante todo o ano na região.

Alguns trabalhos, com observações a campo, têm sido publicados sobre tais hipóteses enfocando, principalmente, aspectos do desenvolvimento pré-imaginal (Salles 1995, Kovaleski 1997). Entretanto, estudos sobre a biologia do adulto relacionada à variação ambiental ainda necessitam ser mais explorados. Por outro lado, o aumento potencial de uma população é extremamente influenciado pela idade em que as fêmeas atingem o máximo da fecundidade (Birch 1948). Fêmeas de tefritídeos necessitam de vários dias, depois da emergência, para o amadurecimento de seus ovos, mesmo sob condições ótimas de criação. Assim, é importante investigar os efeitos de fatores ambientais na taxa de maturação sexual. Estimativas baseadas na maturação de ovários, relacionadas com a temperatura, somente foram feitas com detalhe em alguns tefritídeos como *Bactrocera tryoni* e *B. oleae*. Pritchard (1970), por exemplo, investigou a relação entre temperatura e maturação ovariana em fêmeas de *B. tryoni*, mantidas numa série de temperaturas constantes entre 15 e 30°C, encontrando uma relação sigmóide típica acima de 25°C e um decréscimo na taxa de maturação em temperaturas mais altas. Estudos com diversas espécies de mosca-das-frutas também mostram que a temperatura é um determinante ambiental poderoso sobre a longevidade do adulto (Vargas *et al.* 1997).

Contudo, a associação dessas duas variáveis biológicas, sob a influência de temperaturas constantes, ainda é pouco estudada, e pode corroborar ou não a hipótese de sobrevivência da *A. fraterculus* no inverno.

Dentro deste contexto, o presente trabalho investigou a relação entre o amadurecimento ovariano e a longevidade da fêmea adulta em amostras de *A. fraterculus* mantidas em temperaturas médias sazonais da região de São Joaquim, RS.

Material e Métodos

Utilizou-se uma população de *A. fraterculus* proveniente de Vacaria, RS, cujos aspectos climáticos e geográficos apresentam similaridades com São Joaquim, SC. Para a obtenção da população estudada, foram coletadas, em dezembro de 1996, guabirobas (*Campomanesia xanthocarpa* Berg) infestadas por esta espécie na Estação Experimental da EMBRAPA em Vacaria, RS. Dessas frutas nativas obtiveram-se pupas, as quais foram transferidas para gaiolas de criação contendo terra de jardim para a posterior emergência dos adultos. Estes foram mantidos à temperatura de 25±1°C, fotoperíodo de 14h, umidade relativa de 60-70%, com dieta de açúcar mascavo, levedo de cerveja, germe de trigo (3:1:1) e água. Ao atingirem 30 dias de idade [pico reprodutivo a 25°C segundo Salles (1993)] foram oferecidos papaias (*Carica papaya* L.) para ovoposição, desenvolvimento larval e posterior obtenção da F₁.

Passados 10 dias da ovoposição, as pupas foram periodicamente coletadas e distribuídas nas gaiolas de criação para a emergência dos adultos. Estes, assim que emergiam dos pupários, eram aleatoriamente distribuídos em gaiolas colocadas em quatro diferentes temperaturas constantes. Com base nos dados coletados na região de São Joaquim, SC, foram escolhidas as temperaturas de 9, 13 e 20°C, que correspondem, aproximadamente, às temperaturas médias sazonais (inverno, outono e primavera, e verão, respectivamente) da região produtora de maçãs. A temperatura

de 25°C foi utilizada como controle por ser a mais favorável para o desenvolvimento e reprodução desta espécie (Salles 1993). Para as quatro temperaturas utilizaram-se câmaras distintas com umidade e fotoperíodo nas condições de criação descritas acima. Os adultos foram mantidos com a dieta previamente descrita.

Para a análise do amadurecimento ovariano, foram colocados 100 casais em gaiolas de 0,3x0,3x0,3 m, no total de cinco repetições por temperatura. Cinco fêmeas foram coletadas em intervalos de dez dias a partir da emergência do adulto. As fêmeas foram, então, decapitadas e tiveram o seu ovário dissecado em formol 4%. Os ovários extraídos foram dispostos em Euparal sobre uma lâmina histológica e cobertos por lamínula, alicerçada por fragmentos de vidros com a finalidade de evitar o esmagamento do órgão, o que dificultaria a análise. O material foi analisado por meio de microscopia óptica e fotografado com filtros de contraste. Tomando-se como referência o trabalho de Pritchard (1970), os ovários foram, então, classificados em três níveis característicos, segundo o seu grau de desenvolvimento ontogenético, como segue: a) ovário imaturo (OI) - presença de oogônias e ausência de oócitos de primeira ordem e de oócitos corionados; b) ovário em desenvolvimento (OE) - presença de oogônias, oócitos de primeira ordem em formação e ausência de oócitos corionados; c) ovário maduro (OM) - presença de oogônias, oócitos de primeira ordem e oócitos corionados. A frequência destes três diferentes níveis de maturação ovariana em relação à idade foi comparada nas quatro temperaturas estudadas. Adicionalmente, foi feita a análise estatística de regressão linear múltipla relacionando-se a presença de ovários maduros nas fêmeas à idade das fêmeas e à temperatura.

Para a análise da influência da temperatura na longevidade das fêmeas de *A. fraterculus*, foram colocados 20 casais por gaiola (0,20x0,13x0,13m), num total de cinco repetições. A avaliação da longevidade foi feita em intervalos de sete dias de idade até a

morte da última fêmea. Com estes dados foi calculada a expectativa de vida (e_x), cujo e_0 é equivalente à longevidade média da população, obtida a partir da construção de uma tabela de vida calculada segundo Carey (1993).

Resultados

A longevidade e o amadurecimento ovariano da fêmea adulta foram estritamente dependentes da temperatura (Figs. 1 e 2). Foi observada menor expectativa de vida nas temperaturas mais extremas do experimento (25 e 9°C), cujas fêmeas tiveram longevidade média (e_0) de 51,0 e 68,3 dias, respectivamente. As fêmeas mais longevas foram aquelas mantidas na temperatura de 13°C ($e_0=153,9$ dias), seguida pelas amostras mantidas a 20°C ($e_0=81,6$ dias). Observou-se, também, a ocorrência de picos de aumento da expectativa de vida em diferentes idades dependendo da temperatura. Neste caso, a 9°C ocorreram dois maiores picos: o primeiro na quarta semana (21 dias) e o segundo na 18ª semana (119 dias). Já, nas temperaturas intermediárias, estes ocorreram na 15ª semana (98 dias) a 20°C e na 41ª semana (280 dias) a 13°C.

Para a maturação ovariana observou-se que 80% da amostra mantida a 25°C apresentou ovários maduros aos 30 dias de idade, ocorrendo um deslocamento temporal deste índice de amadurecimento em amostras mantidas a 20°C, que só apresentaram frequência similar de 80% aos 60 dias de idade (Fig. 2).

Nas demais temperaturas (9 e 13°C) e para todas as idades testadas, não se detectou amadurecimento ovariano (dados não mostrados). Salientamos também que, como na temperatura de 20°C o tempo necessário para o amadurecimento ovariano duplicou em relação à temperatura de 25°C e a expectativa de vida nas temperaturas mais baixas revelou-se maior quando comparada àquela a 25°C, o período de observação para as temperaturas de 9 e 13°C foi de até 90 dias. Entretanto, a porcentagem de ovários imaturos foi também

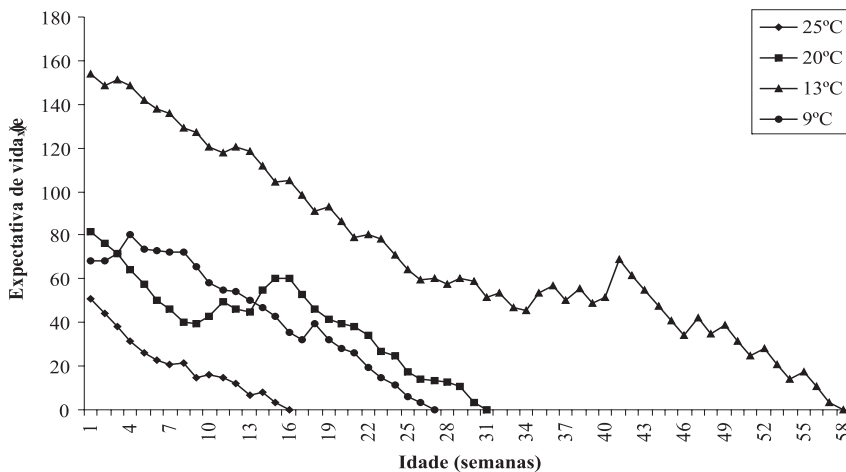


Figura 1. Expectativa de vida em amostras de *A. fraterculus* criadas em quatro diferentes temperaturas. A expectativa e_0 corresponde à longevidade média da mosca em cada temperatura.

de 100%.

A análise de regressão linear múltipla aplicada mostrou que o amadurecimento ovariano é significativamente dependente da idade e da temperatura ($R^2=0,59$; $F=505,047$; $P<0,001$; $Y= -0,45 + 0,016 \text{ dias} + 0,091^\circ\text{C}$), ou seja, quanto maior a idade e a temperatura, maior o número de óócitos amadurecidos observados nos ovários.

A correlação entre o amadurecimento ovariano e a longevidade da mosca foi significativa tanto a 25°C ($R^2=0,94$; $F=45,40$; $P<0,001$) quanto a 20°C ($R^2=0,90$; $F=45,41$; $P<0,001$). A 25°C o amadurecimento ovariano ocorre mais precocemente e a longevidade média é menor, enquanto que a 20°C o retardo do amadurecimento ovariano também é acompanhado pelo aumento da longevidade média da mosca (Fig. 3).

Discussão

Os resultados obtidos sugerem a

ocorrência de mecanismos regulatórios na biologia de *A. fraterculus* que podem auxiliar na sobrevivência de alguns indivíduos a climas desfavoráveis e/ou instáveis, regulando o tempo de amadurecimento reprodutivo e a longevidade. Entretanto, “o escape no tempo” representado pelo retardo do amadurecimento ovariano junto com o alongamento da expectativa de vida, parece ter um limite térmico. Esse fato é sugerido pelos dados observados em amostras mantidas a 9°C onde, além da não ocorrência de maturação ovariana, observa-se uma diminuição na expectativa de vida da mosca.

Provavelmente, esse fenômeno ocorre devido ao estresse corporal causado por temperaturas muito baixas. Tal estresse amplia o gasto energético da mosca, uma vez que a mesma tem a dupla necessidade de: i) regular a homeostasia corporal através da manutenção do metabolismo corporal mínimo; ii) ativar e/ou utilizar um sistema biológico que funcione como “protetor sistêmico” isolando

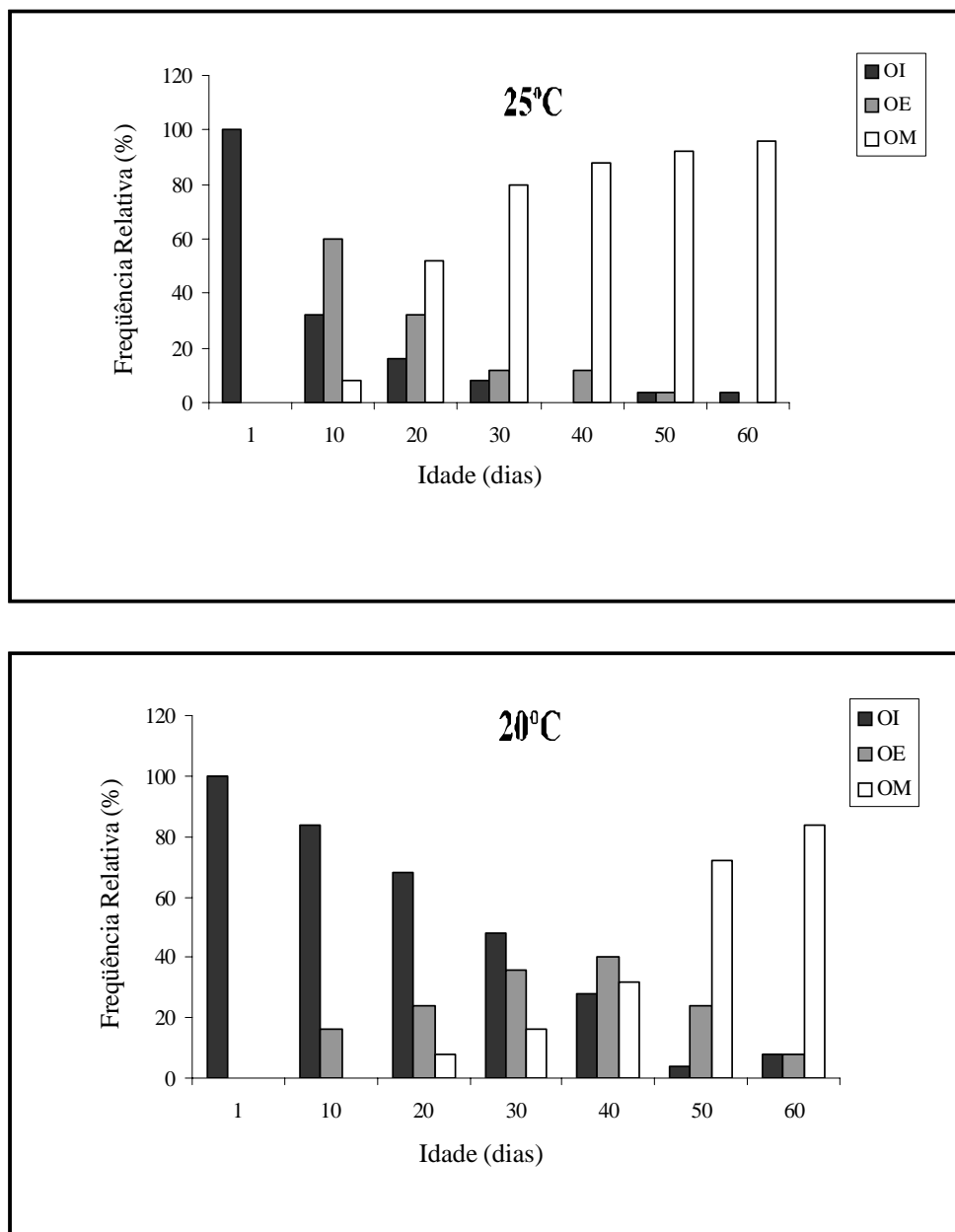


Figura 2. Frequência relativa dos três níveis de maturação ovariana (OI=ovário imaturo, OE=ovário em desenvolvimento, OM=ovário maduro) de fêmeas de *A. fraterculus* em relação à idade nas temperaturas de 20° e 25°C.

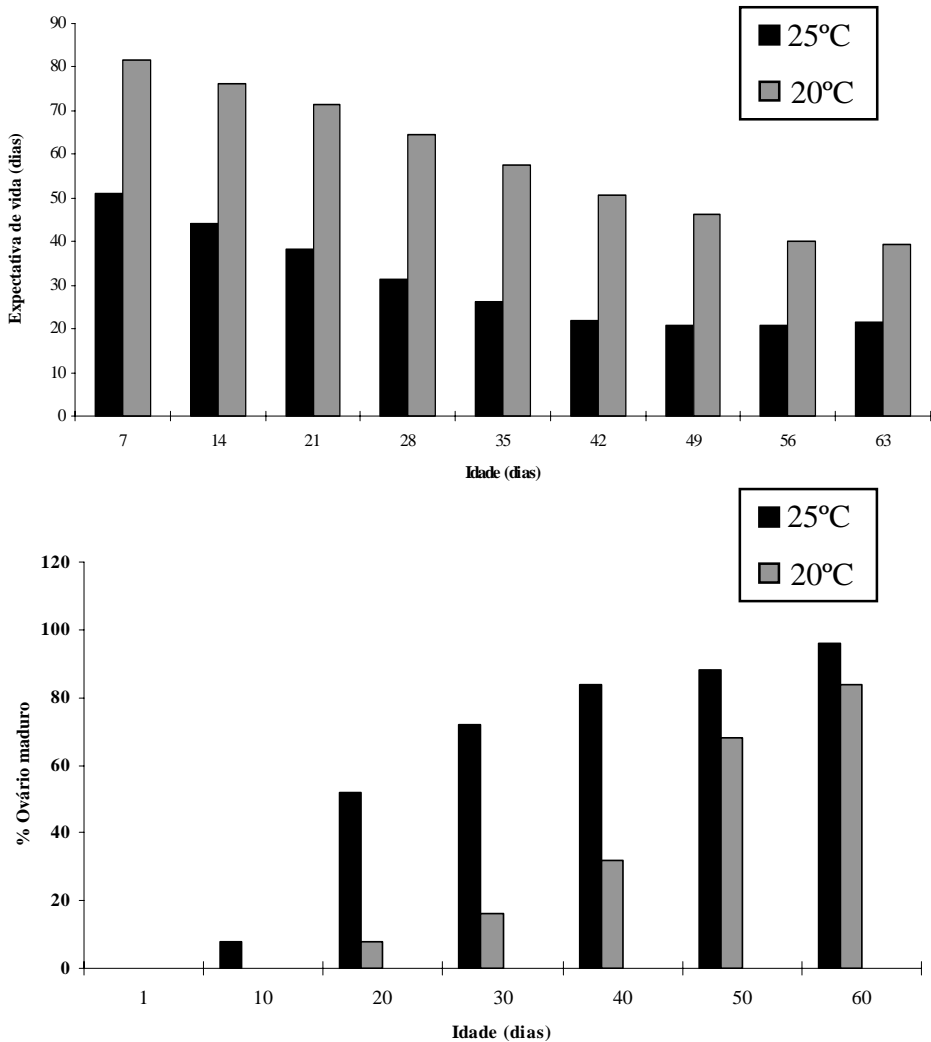


Figura 3. Relação entre expectativa de vida (e_x) e porcentagem (%) de ovários maduros de *A. fraterculus* nas temperaturas de 25 e 20°C.

e protegendo os tecidos dos efeitos causados pelo frio constante.

Uma das mais notáveis características dos insetos em atravessar o inverno é a sua capacidade em acumular altas concentrações

de açúcares e polióis (álcoois polihidratados a partir do glicogênio) incluindo o glicerol, referidos na literatura como *antifreezers* ou crioprotetores (Lee & Denlinger 1991). A síntese e o acúmulo desses carboidratos são

requeridos tipicamente quando há um avanço da exposição a temperaturas próximas ou abaixo de zero (Storey & Storey 1988, Lee 1991), atuando, provavelmente, no rebaixamento do ponto de congelamento citohistológico (Somme 1965a, b, Asahina 1965) o que evitaria danos orgânicos irreversíveis, pelo menos por um dado período de tempo.

Dados coletados a campo, corroboram a hipótese de alterações biológicas causadas por temperaturas extremas. Rosillo & Portillo (1971) verificaram que, nos meses frios do ano na Argentina, *A. fraterculus* apresenta fecundidade e atividade de ovoposição reduzidas. Kovaleski (1997), estudando o comportamento do inseto nos meses de inverno na região de Vacaria, RS, observou que as fêmeas apresentavam alta frequência de oócitos imaturos ou atrofiados.

Fenômenos similares também foram descritos para outras espécies de tefritídeos como é o caso da *B. cucurbitae* que, no Hawaii, apresenta o período de ovoposição relacionado com limites inferiores de temperatura. Neste caso, os ovos costumam ser depositados entre temperaturas que variam de 12,8 a 37,8°C (Keck 1951). Em *B. tryoni*, na Região Sudeste da Austrália, a forma adulta é o único estágio de vida desta mosca que consegue atravessar o inverno com sucesso. Durante os meses frios, este organismo torna-se sexualmente inativo e as fêmeas reabsorvem seus folículos ovarianos de modo seqüencial (Fletcher 1986). Bressan (1996), estudando o desenvolvimento e potencial reprodutivo de *A. obliqua*, em condições naturais, também observou o fenômeno de reabsorção de oócitos a partir do sétimo dia da idade adulta. Em *B. zonata* e *B. cucurbitae* o efeito da temperatura no período pré-ovoposicional e na fecundidade mostrou uma relação inversa entre esta variável ambiental e o tempo de amadurecimento ovariano (Qureshi et al. 1993, Yang et al. 1994).

Outra questão a ser levantada é a ocorrência de picos diferenciais na expectativa de vida de *A. fraterculus* mantidas em diferentes temperaturas. Tal fenômeno parece ser comum em espécies de tefritídeos,

sendo o mesmo relatado em fêmeas de *Ceratitis capitata* (Carey et al. 1992). Nesta espécie, a expectativa de vida inicial (e_0) a 25°C, em condições laboratoriais similares a de *A. fraterculus*, foi de 19,58 dias. Entretanto, ocorrem picos diferenciais ao longo da idade, onde, por exemplo, aos 94 e 98 dias de idade a expectativa de vida é de 26 dias (Carey et al. 1992, Carey 1993). Na tentativa de explicar este fenômeno Carey & Liedo (1995) abordam o conceito de “sobrevivência seletiva”, considerado central para a gerontologia. Este implica que, somente uns poucos indivíduos “selecionados” dentro de uma coorte, conseguem chegar a idades mais avançadas devido a diferenças genéticas. Tais diferenças seriam mais ou menos favoráveis segundo o meio ambiente, não sendo, assim, possível classificar como mais adaptadas evolutivamente um ou outro grupo. Portanto, os picos da expectativa de vida observados nas amostras de *A. fraterculus*, provavelmente não devem ter ocorrido em indivíduos do mesmo conjunto gênico. Entretanto, as diferenças observadas na expectativa de vida, neste trabalho, podem explicar a sobrevivência da espécie em diferentes temperaturas.

Com base nessas considerações, sugere-se que o repovoamento das regiões de matas e pomares da região de Vacaria, RS e São Joaquim, SC pode ser influenciado pela ocorrência de adultos remanescentes que, dependendo da temperatura, apresentam alguns parâmetros biológicos alterados como o desenvolvimento ovariano e a longevidade. Entretanto, fenômenos migratórios como os descritos na literatura também devem ter um importante papel no repovoamento (Kovaleski 1997).

De acordo com Pritchard (1970), sob condições naturais, moscas adultas de *B. tryoni* podem sobreviver com sucesso ao inverno e amadurecer quando temperaturas mais quentes da primavera ocorrem. Dentro deste contexto, a não ocorrência de amadurecimento ovariano nas temperaturas de 9 e 13°C pode estar relacionada com uma possível diapausa ovariana, semelhante ao que

ocorre em *Drosophila melanogaster* L. (Williams & Sokolowski 1993) e em outros insetos como *Culex peus* L. (Skultab & Eldrige 1985) e *Musca autumnalis* L. (Rosales *et al.* 1994). Entretanto, estudos complementares avaliando o efeito da alternância de temperaturas durante o tempo de vida de *A. fraterculus* em laboratório, ou o efeito da temperatura no tempo de vida e amadurecimento ovariano em condições de campo, poderiam auxiliar no entendimento desta regulação, através da determinação da sua amplitude e plasticidade a campo e em laboratório.

Literatura Citada

- Asahina, E. 1965.** Freezing process and injury in isolated animal cells. Fedn. Proc. Amer. Soc. Exp. Biol. Suppl. 24: 183-187.
- Birch, L.C. 1948.** The intrinsic rate of natural increase of an insect population. J. Anim. Ecol. 173: 15-16.
- Bressan, S. 1996.** Desenvolvimento e potencial reprodutivo das fêmeas de *Anastrepha obliqua* (Macquart, 1835) (Diptera: Tephritidae) em condições naturais. Rev. Bras. Entomol. 40: 11-16.
- Carey, J.R. 1993.** Applied demography for biologists, with special emphasis on insects. Oxford University Press, New York, 206p.
- Carey, J.R. & P. Liedo. 1995.** Sex mortality differentials and selective survival in large medfly cohorts: implications for human sex mortality differentials. The Gerontologist 35: 588-596.
- Carey, J.R., P. Liedo, D. Orozco & J.W. Vaupel. 1992.** Slowing of mortality rates at older ages in large medfly cohorts. Science 258: 457-461.
- Fitt, G.P. 1986.** The roles of adult and larval specializations in limiting the occurrence of five species of *Dacus* (Diptera: Tephritidae) in cultivated fruits. Oecologia 69: 101-109.
- Fletcher, B.S. 1986.** The overwintering strategy of the Queensland fruit fly, *Dacus tryoni*. In Fruit Flies Proc. 2nd Int. Symp., Greece, p.375-382.
- Fletcher, B.S. 1989.** Temperature - development rate relationships of the immature stages and adults of Tephritid fruit flies. In A.S. Robson & G. Hooper (eds.), Fruit flies: their biology natural enemies and control. Elsevier Science Publ., New York, 446p.
- Keck, C.B. 1951.** Effect of temperature on development and activity of the melon fly. J. Econ. Entomol. 44: 1001-1003.
- Kovaleski, A. 1997.** Processos adaptativos na colonização da maçã (*Malus domestica* L.) por *Anastrepha fraterculus* (Wied.) (Diptera: Tephritidae) na região de Vacaria, RS. Tese de Doutorado em Ciências. Universidade de São Paulo - SP, 122p.
- Lee, R.E. 1991.** Principles of insect low temperature tolerance. In: R.E. Lee & D.L. Denlinger (eds.), Insects at low temperature. Chapman and Hall, New York and London, 513p.
- Lee, R.E. & D.L. Denlinger. 1991.** Insects at low temperature. Chapman and Hall, New York and London, 513p.
- Pritchard, G. 1970.** The ecology of a natural population of the Queensland fruit fly, *Dacus tryoni*. III. The maturation of female flies in relation to temperature. Austr. J. Zool. 18: 77-89.
- Qureshi, Z., T. Hussain, J.R. Carey & R.V. Dowell. 1993.** Effects of temperature on development of *Bactrocera zonata*

- (Saunders) (Diptera: Tephritidae). Pan-Pacific Entomol. 69: 71-76.
- Rosales, A.L., E.S. Krafur & Y. Kim. 1994.** Cryobiology of the face fly and house fly (Diptera: Muscidae). J. Med. Entomol. 31: 671-680.
- Rosillo, M.A. & M.M. Portillo. 1971.** Factores que ditienen el incremento de la densidade de poblacion de las especies *Anastrepha fraterculus* (Wiedmann) y *Ceratitits capitata* (Wiedmann) (Dipt. Acalypt.). Rev. Per. Entomol. 14: 323-333.
- Salles, L.A.B. 1993.** Efeito da temperatura constante na ovoposição e no ciclo de vida de *Anastrepha fraterculus* (Wied., 1830) (Diptera:Tephritidae). An. Soc. Entomol. Brasil 22: 57-62.
- Salles, L.A.B. 1995.** Bioecologia e controle da mosca-das-frutas Sul-Americana. EMBRAPA/CPACT, Pelotas - RS, 58p.
- Silva, J.G. 1991.** Biologia e comportamento de *Anastrepha grandis* (Macquart, 1846) (Diptera. Tephritidae). Dissertação de Mestrado, IBUSP, São Paulo - SP, 135p.
- Skultab, S. & B.F. Eldridge. 1985.** Ovarian diapause in *Culex peus* (Diptera: Culicidae) J. Med. Entomol. 22: 454-458.
- Somme, L. 1965a.** Further observations on glycerol and cold-hardiness in insects. Can. J. Zool. 43: 765-770.
- Somme, L. 1965b.** Changes in sorbitol content and supercooling points in overwintering eggs of the European red mite *Panonychus ulmi* (Koch). Can. J. Zool. 43: 881-884.
- Storey, K.B. & J.M. Storey. 1988.** Freeze tolerance in animals. Physiol. Rev. 68: 27-84.
- Vargas, R.I., W.A. Walsh, D. Kanehisa, E.B. Jang & J.W. Armstrong. 1997.** Demography of four hawaiian fruit flies (Diptera: Tephritidae) reared of five constant temperatures. An. Entomol. Soc. Amer. 90: 162-168.
- Williams, K.D. & M.B. Sokolowski. 1993.** Diapause in *Drosophila melanogaster* females: a genetic analysis. Heredity 71: 312-317.
- Yang, P., J.R. Carey & R.V. Dowell. 1994.** Comparative demography of two cucurbit-attacking fruit flies, *Bactrocera tau* and *B. cucurbitae* (Diptera: Tephritidae). An. Entomol. Soc. Amer. 87: 538-545.

Aceito em 10/09/2000.
