

BIOLOGICAL CONTROL

Importância da Ingestão de Proteína na Fase Adulta para o Sucesso de Acasalamento dos Machos de *Ceratitis capitata* Wiedemann (Diptera: Tephritidae)

ALBERTO M DA SILVA NETO, VANESSA S DIAS, IARA S JOACHIM-BRAVO

Depto Biologia Geral, Instituto de Biologia, Univ Federal da Bahia, Rua Barão de Geremoabo, s/n. Campus Universitário de Ondina, 40.170-290 Salvador, BA, Brasil
 bio.alberto@gmail.com; vanessasidias@hotmail.com; ibravo@ufba.br

Edited by Dori Nava – EMBRAPA

Neotropical Entomology 39(2):235-240 (2010)

Importance of Adult Protein Ingestion on the Mating Success of *Ceratitis capitata* Wiedemann Males (Diptera: Tephritidae)

ABSTRACT - The importance of the protein ingestion during the adult stage on the mating success of males of *Ceratitis capitata* Wiedemann was evaluated in experiments of laboratory and field cage. In laboratory, the effects of protein ingestion during the first four or 12 days of the male adult life was assessed by the following parameters: mating success (capacity of being chosen by the female) and the number of males that give out pheromonal signals. Some experiments of mating success had been carried through with males in different ratios. In these tests, the number of males which had ingested protein (an unique male) was remained constant and the number of males fed without protein was gradually increased from 1:1 to 1:5. In the field cages, the mating success experiments were done using a 1:1 ratio. The results showed that the protein ingestion in the first four days of life did not influence any of the analyzed parameters. When the period of ingestion of protein was extended to 12 days, protein-fed males produced more pheromonal signals and had a higher mating success when at a 1:1 ratio in laboratory and field cage assays. In laboratory, females randomly chose males in any other tested ratio (1:2, 1:3, 1:4 and 1:5), indicating that the female may lose the perception to identify the male who ingested protein in the first 12 days.

KEY WORDS: Fruit fly, sexual selection, medfly

A mosca-das-frutas *Ceratitis capitata* Wiedemann é reconhecida como uma das mais sérias pragas da fruticultura mundial devido à sua diversidade de hospedeiros, natureza do dano causado e adaptabilidade (Metcalf 1995). Na natureza, as fontes básicas de alimento de adultos de *C. capitata* incluem sumo de frutas, néctar, pólen, líquidos açucarados de outros insetos e fezes de pássaros (Christenson & Foote 1960, Tsiropoulos 1977, Hendrichs *et al* 1991). Esses alimentos devem conter os nutrientes necessários para suprir as necessidades fisiológicas do inseto na fase adulta para a reprodução, dispersão e manutenção das atividades metabólicas básicas (Slansky & Scriber 1985, Zucoloto 1988, Browne 1995).

Para atingirem a maturidade sexual e realizarem o chamamento das fêmeas com a emissão do feromônio sexual, machos de *C. capitata* requerem alimentos que contenham proteínas e carboidratos (Christenson & Foote 1960, Webster & Stoffolano 1978, Tsitsipis 1989). Além disso, o sucesso de acasalamento dos machos parece estar ligado à sua capacidade de forrageamento por proteína (Hendrichs & Hendrichs 1990, Hendrichs *et al* 1991, Warburg & Yuval

1997, Yuval & Hendrichs 2000).

Trabalhos com *C. capitata*, utilizando linhagens selvagens e de laboratório, tanto em estudos de campo como em condições de laboratório, demonstram uma vantagem para os machos que ingeriram proteína nos dias seguintes após sua emergência, no que diz respeito à participação nos "leks", realização de cópula e inseminação das fêmeas (Blay & Yuval 1997, Taylor & Yuval 1999, Kaspi *et al* 2000, Maor *et al* 2004). Outros trabalhos, porém, não encontraram essa relação (Shelly *et al* 2002, Shelly & McInnis 2003).

A influência dos aspectos nutricionais no comportamento sexual de *C. capitata* tem importância do ponto de vista aplicado no que se refere à sua utilização para a melhoria da técnica do inseto estéril (TIE). Nessa técnica, machos estéreis são liberados no campo e devem competir com machos selvagens pela aceitação da fêmea para acasalamento (Knipling *et al* 1989, Hendrichs *et al* 1995). Conhecer bem quais as características que podem melhorar o desempenho de machos estéreis em campo, tais como a ingestão ou não de proteína na fase adulta, é de fundamental importância para o sucesso da técnica. No presente trabalho, avaliou-se

a influência da ingestão de proteína pelos machos de *C. capitata* por quatro ou 12 dias após a emergência no sucesso de cópula dos mesmos.

Material e Métodos

As moscas de *C. capitata* utilizadas neste trabalho foram provenientes de uma população mantida em laboratório, sem a introdução de indivíduos selvagens, desde 1980, e sua manutenção seguiu método descrito em Zucoloto (1987). Os machos e as fêmeas utilizados nos experimentos foram criados na fase imatura com dieta à base de farelo de soja e levedo de cerveja (Carvalho *et al* 1998).

Para a realização dos experimentos, machos recém-emergidos foram separados em dois grupos e mantidos em gaiolas plásticas (16 x 11 x 10 cm) por quatro ou 12 dias. Um dos grupos recebeu dieta contendo proteína, com a seguinte composição: 6,5 g de levedo de cerveja – fonte protéica (Mãe-Terra, Mãe-Terra Produtos Naturais Ltda.), 11,0 g de açúcar (União, União de Refinadores do Brasil), 2,0 g de agar-agar (Isotar, Isotar Indústria e Comércio de Produtos Químicos Ltda.), 1,0 g ácido cítrico (Vetec, Vetec Química Fina Ltda.), 1,0 g de nipagin (Isotar) e 100 ml de água destilada (Zucoloto *et al* 1979). Os machos desse grupo foram denominados “machos com proteína”. O outro grupo recebeu dieta sem proteína. A composição dessa dieta era idêntica à descrita acima, porém sem o levedo de cerveja. Esses machos foram designados “machos sem proteína”. Água à vontade foi oferecida a ambos os grupos. As fêmeas receberam tratamento idêntico aos “machos com proteína”.

Cada grupo de machos foi marcado com tinta atóxica de distintas cores 24h antes de cada experimento, para futura identificação. As cores foram alternadas em cada repetição.

Como o fator de interesse neste trabalho foi a influência da ingestão de levedo por quatro ou 12 dias na fase adulta, todos os outros fatores como idade e tamanho dos machos foram padronizados. Desse modo, ao final de cada experimento todas as asas esquerdas dos machos foram medidas da nervura R4+5 até a nervura m-cu, para se estimar o tamanho do corpo (Zucoloto 1987). Na ocorrência de diferença de tamanho entre os machos dos dois grupos, o experimento era descartado.

A influência da alimentação na fase adulta foi avaliada em dois parâmetros: o sucesso de cópula dos machos, estimado pela sua capacidade em serem escolhidos pelas fêmeas (experimentos de seleção sexual) e a realização do primeiro passo do comportamento de corte, a emissão de feromônio sexual (experimentos de emissão de feromônio). Os experimentos de seleção sexual foram realizados em laboratório – em caixas plásticas (10 x 5 cm) - e em gaiolas de campo (230 x 150 x 230 cm). Os experimentos de emissão de feromônio foram realizados em gaiola de laboratório (68 x 68 x 90 cm).

Em laboratório as moscas foram mantidas em condições controladas (25°C ± 2 e 70% ± 5 UR). Os experimentos em gaiola de campo ocorreram entre janeiro de 2006 e janeiro de 2007, com temperaturas entre 25°C e 38°C, umidade relativa entre 67% e 85% e em dias ensolarados.

Seleção sexual. Experimentos em laboratório. Para avaliar a influência da ingestão de proteína por machos durante os primeiros quatro dias da fase adulta no seu sucesso de cópula, foi realizado o seguinte protocolo: uma fêmea de cinco dias de idade, nutrida nesse período com a mesma dieta padrão oferecida aos adultos, foi colocada em uma caixa plástica (10 x 5 cm), juntamente com dois machos adultos com cinco dias de idade (um alimentado com proteína por quatro dias antes do experimento e outro alimentado sem proteína pelo mesmo período). Esses experimentos foram denominados “seleção sexual na proporção 1:1”. A ocorrência de cópulas foi monitorada a cada 5 min, das 8:00h às 15:00h, durante 2 dias consecutivos. A finalização dos experimentos ocorreu às 15:00h, já que, em observações prévias, ocorreu pouca ou nenhuma cópula em laboratório a partir desse horário. Cada casal em cópula era retirado e fixado em 70% etanol, para posterior registro do macho e medição do tamanho da asa. Foram feitas 100 repetições com gerações alternadas. Os experimentos que analisaram a influência da ingestão ou não de proteína nos primeiros 12 dias de vida de machos adultos, seguiram o mesmo protocolo, sendo que, neste caso, os machos analisados tinham 13 dias de idade e o período de privação ou não de proteína foi prolongado para 12 dias.

Testes com diferentes proporções de machos foram realizados quando as fêmeas dos experimentos de seleção sexual na proporção 1:1 exibiram preferência sexual por machos de algum dos grupos testados. A montagem destes testes seguiu o mesmo método descrito anteriormente, com a única diferença de que, em cada caixa experimental, era colocado um único macho do grupo que havia sido preferido - no experimento de seleção sexual na proporção 1:1 - e adicionava-se uma proporção crescente de machos do grupo não-preferido. Esses experimentos foram realizados para determinar a capacidade da fêmea escolher o macho do grupo preferido dentro de um conjunto crescente de machos do grupo não-preferido. As proporções de machos provenientes do grupo preferido e do grupo não-preferido foram: 1:2, 1:3, 1:4 e 1:5. Para cada proporção foram realizadas 30 repetições com gerações alternadas.

Seleção sexual. Experimentos em gaiola de campo. Foram utilizadas gaiolas (230 x 150 x 230 cm) contendo uma muda de pitanga (*Eugenia uniflora*) com aproximadamente 107 cm de altura e raio de copa em torno de 40 cm. A planta era colocada sobre um banco de madeira com 60 cm de altura e nas extremidades de seus galhos eram dispostos pedaços de maçã (*Malus domestica*) para simular uma fonte de recursos naturais. Nos experimentos de influência da ingestão de proteína nos quatro primeiros dias de vida adulta, foram introduzidos nessas gaiolas 100 machos com cinco dias de idade (50 do grupo alimentado com proteína por quatro dias e 50 do grupo alimentado sem proteína), previamente marcados por tinta atóxica com cores distintas, juntamente com 50 fêmeas de cinco dias de idade alimentadas nos quatro primeiros dias de vida adulta com dieta padrão. A ocorrência de cópulas foi monitorada a cada 5 min, das 8:00h às 13:00h. Cada casal em cópula foi retirado e fixado em 70% etanol, para posterior registro do macho e medição do tamanho da asa. Sempre que um casal era retirado, observava-se a origem do macho em cópula e retirava-se um macho do grupo oposto, para se manter

a proporção de 1:1. Foram feitas cinco repetições com gerações alternadas. O mesmo experimento foi repetido para adultos alimentados por período de 12 dias, assim como mencionado anteriormente.

Emissão de feromônio sexual. Avaliou-se, em laboratório, o número de machos, alimentados ou não com proteína, que emitiam feromônio. Os adultos foram acondicionados em gaiola de PVC (68 x 68 x 90 cm) revestida com tela, contendo uma muda de pitanga (*E. uniflora*) envasada, com 60 cm de altura e 40 cm de raio de copa, e pedaços de maçã (*M. domestica*) dispostos nas extremidades dos galhos. Nos experimentos de influência da ingestão de proteína nos quatro primeiros dias de vida adulta, 40 machos marcados (alimentados ou não por quatro dias com proteína; 20/grupo), foram liberados no interior da gaiola. Eles foram monitorados quanto à emissão de feromônio por 1h, das 8:00h às 9:00h, por ser o período de pico de ocorrência de cópulas, em experimentos preliminares. Cada macho que liberava a gota de feromônio foi retirado e fixado em 70% etanol para medição do tamanho da asa. Após o experimento, os machos que não emitiram feromônio também foram fixados e medidos. Foram feitas cinco repetições com gerações alternadas. Os experimentos que analisaram a influência da ingestão ou não de proteína nos primeiros 12 dias de vida do adulto, seguiram o mesmo procedimento.

Análise estatística. Todos os dados dos experimentos de seleção sexual em laboratório foram analisados usando o teste do Qui-quadrado, com auxílio do programa STATISTICA (data analysis software system), version 6 (StatSoft, Inc. 2001). A frequência de cópulas esperada para cada tipo de macho utilizada em todos os teste de Qui-quadrado foi calculada pela seguinte fórmula: Esperado = $Nr/TM \times Mi$, na qual “Nr” é número total de repetições, “TM” o número total de machos dentro de cada caixa experimental e “MI” número de machos do tipo em interesse dentro de cada caixa do experimento. Para a análise dos dados de emissão de feromônio e de seleção sexual em gaiola de campo, foi utilizado o teste t não-pareado, com o auxílio do programa GraphPad InStat version 3.00 for Windows 95 (GraphPad Software, San Diego California, USA). O teste t não-pareado também foi utilizado para a comparação entre o tamanho das asas dos diferentes grupos de idades. Assumiu-se o alfa de 5% para todos os testes estatísticos.

Resultados

Seleção sexual em laboratório. Nos experimentos de influência da ingestão ou não de proteína nos primeiros quatro dias de vida adulta dos machos, as fêmeas não exibiram preferência de cópula entre os dois grupos de machos testados (Machos/proteína n = 48, machos/sem proteína n = 52; teste qui-quadrado: $X^2 = 0,160000$; df = 1, P < 0,689157), contrário ao observado em machos alimentados com proteína nos primeiros 12 dias de vida, os quais foram os preferidos pelas fêmeas (machos/proteína n = 32, machos/sem proteína n = 68; teste qui-quadrado: $\chi^2 = 12,96000$; df = 1, P < 0,000318).

Os testes de seleção sexual com proporções diferentes

de machos (macho preferido *versus* proporções crescentes de machos não-preferidos) foram feitos apenas com os grupos de machos alimentados com ou sem proteína por 12 dias, uma vez que, somente nessa situação houve preferência de cópula das fêmeas. Os resultados desses testes indicaram que a fêmea não apresentava capacidade de discernir o macho alimentado com proteína dos demais à medida que o número de machos alimentados sem proteína aumentava, demonstrando que a escolha da fêmea nessa proporção ocorreu ao acaso (teste qui-quadrado: proporção 1:2, machos/proteína observado:esperado (11/10), machos/sem proteína observado:esperado (19/20), $\chi^2 = 0,1500$, df = 1, P < 0,6985; proporção 1:3, machos/proteína observado:esperado (10/7,5), machos/sem proteína observado:esperado (20/22,5), $\chi^2 = 1,1111$, df = 1, P < 0,2918; proporção 1:4, machos/proteína observado:esperado (9/6), machos/sem proteína observado:esperado (21/24), $\chi^2 = 1,8750$, df = 1, P < 0,1709; proporção 1:5, machos/proteína observado:esperado (8/5), machos/sem proteína observado:esperado (22/25), $\chi^2 = 2,1600$, df = 1, P < 0,0915).

Em todos os experimentos de seleção sexual, os machos dos diferentes tratamentos apresentaram tamanho similar (estimado pela medida da asa) (teste t não-pareado - 1:1 cinco dias, P = 0,9174; 1:1 13 dias, P = 0,1430; 1:2, P = 0,7623; 1:3, P = 0,2534; 1:4, P = 0,8895 e 1:5, P > 0,9999).

Seleção sexual em gaiola de campo. Os resultados desses experimentos foram similares aos encontrados nos experimentos de seleção sexual em laboratório na proporção 1:1. As fêmeas não exibiram preferência de cópula entre os machos alimentados com ou sem proteína, pelo período de quatro dias (machos/proteína (21 ± 5,05), machos/sem proteína (17,8 ± 4,65); teste t não-pareado: P = 0,3281). Quando o período de ingestão de proteína pelos machos passou a ser de 12 dias, as fêmeas preferiram copular com machos alimentados com proteína em relação aos machos privados de proteína (machos/proteína (23,2 ± 2,17), machos/sem proteína (16,2 ± 3,42); teste t não-pareado: P = 0,0048). Em todos os experimentos de seleção sexual realizados, os machos alimentados ou não com proteína apresentaram tamanho similar.

Emissão de feromônio em gaiola de laboratório. O número de machos que emitiram feromônio foi similar entre os dois grupos comparados (machos alimentados com ou sem proteína pelo período de quatro dias) (machos/proteína (17,8 ± 2,38), machos/sem proteína (17,8 ± 3,19); teste t não-pareado: P > 0,9999). Quando o período de ingestão de proteína passou a ser de 12 dias, o número de machos alimentados com proteína que emitiram feromônio foi maior do que o dos privados de proteína (machos/proteína (19,2 ± 1,31), machos/sem proteína (13,4 ± 1,82); teste t não-pareado: P = 0,0004). Todos os machos testados nos experimentos de emissão de feromônio apresentaram tamanho similar.

Discussão

Os experimentos de seleção sexual em laboratório ou campo evidenciaram sucesso de cópula similar entre machos alimentados com ou sem proteína por quatro dias. Isso leva

a crer que a ingestão ou não de fonte protéica nos quatro primeiros dias de vida do macho adulto não influencia seu sucesso de cópula. A inexistência de diferenças na fase inicial da vida adulta pode ter resultado da utilização de reservas nutricionais acumuladas durante o desenvolvimento imaturo do inseto, assim como observado para vários insetos (Boggs 1981), incluindo moscas-das-frutas (Zucoloto 1987). As diferenças observadas após 12 dias podem ser explicadas pelo consumo das reservas acumuladas após esse período de vida, tornando necessária a aquisição de fonte de proteínas para a manutenção das atividades metabólicas ligadas à reprodução. Kaspi *et al* (2000) encontraram aumento significativo ao longo dos dias nos níveis de proteína presentes tanto em machos alimentados nos primeiros 13 dias de vida com proteína, como nos machos privados de proteína pelo mesmo período. No entanto, eles atribuíram esse aumento no nível protéico de machos a uma possível ingestão de excrementos e cadáveres de moscas presentes nas gaiolas de manutenção. Nos experimentos aqui realizados esse fato não ocorreu, uma vez que as gaiolas de manutenção eram limpas diariamente. Desse modo, o método com a qual as moscas foram criadas no presente trabalho poderia simular, mesmo que em um ambiente artificial, as consequências que um ambiente pobre em recursos protéicos poderia acarretar aos machos, quanto ao seu sucesso de cópula.

Como a nutrição de machos de *C. capitata* tem efeito significativo sobre a energia necessária para cortejar a fêmea e para o seu sucesso de cópula (Warburg & Yuval 1996, Blay & Yuval 1997), a capacidade de machos estéreis em forragear por fontes protéicas de alimento em campo parece ser de grande importância para o sucesso da técnica do macho estéril. A capacidade de busca por alimento protéico parece ser influenciada pela disponibilidade desse tipo de alimento no local e que o acesso a ele nos primeiros quatro dias de vida influencia o sucesso pela busca futura por esse mesmo alimento (Maor *et al* 2004). Assim, uma indicação resultante dos dados obtidos neste trabalho é que em ambientes naturais com fontes protéicas escassas, a alimentação com proteína em laboratório por um período superior a quatro dias na fase adulta (antes da liberação em campo) poderia favorecer o sucesso reprodutivo de machos no campo.

Os resultados dos testes de emissão de feromônio foram coerentes com os de seleção sexual. Esses dados reforçam a hipótese de que deve realmente haver um declínio das reservas protéicas ao longo da vida do macho, o que pode afetar decisivamente o sucesso de cópula do mesmo, caso este não tenha capacidade para forragear proteína no campo. Como a maioria das cópulas observadas neste trabalho ocorreu na primeira hora de luz do dia, talvez a preferência das fêmeas por machos alimentados com proteína por 12 dias tenha ocorrido devido ao maior investimento destes em atraí-las, via emissão de feromônio, nesse período do dia.

Os dados do presente trabalho corroboram dados obtidos em outros estudos (Papadopoulos *et al* 1998, Kaspi *et al* 2000), em que a ingestão de fonte de alimento protéico influencia o desempenho reprodutivo de machos. Com base nesses dados da literatura é interessante notar que, aparentemente, quando existe uma alimentação rica em proteína na fase larval, como em uma criação com dieta artificial em laboratório, o efeito da alimentação nos primeiros dias da fase adulta pode não ser

tão relevante. Já quando são utilizadas linhagens selvagens, que normalmente se alimentam de frutos pobres em proteína (Hendrichs *et al* 1993, Murphy *et al* 1994) na fase larval, os efeitos da privação de proteína aparecem mais cedo. Isso pode estar relacionado com a capacidade dos insetos em utilizar na vida adulta reservas provenientes da fase larval, como já foi discutido anteriormente. Desse modo, a qualidade da alimentação na fase larval teria papel relevante.

Em condições de campo, não se sabe se os resultados observados aqui nos testes de proporções seriam os mesmos, uma vez que alguns autores evidenciaram que machos participantes de “leks” coletados no campo apresentavam maior porcentagem de proteína e açúcar em seu corpo do que machos ausentes dos “leks” (Yuval *et al* 1998). Aparentemente, um “lek” na natureza, formado em sua maioria por machos com baixos níveis de proteína, tais como os machos privados de proteína por 12 dias, seria difícil de ocorrer. Obviamente, experimentos utilizando diferentes proporções de machos, como os deste trabalho, devem ser repetidos em condições de gaiola de campo, onde a formação de “leks” pode se assemelhar mais às condições naturais.

Uma característica da fêmea de *C. capitata*, que pode afetar a técnica do inseto estéril, é a sua capacidade de realizar mais de uma cópula. Alguns estudos revelaram que fêmeas que copularam primeiro com machos estéreis tiveram uma maior frequência de novas cópulas, do que aquelas fêmeas que copularam primeiramente com machos selvagens (Mossinson & Yuval 2003, Vera *et al* 2003). No entanto, Blay & Yuval (1997) evidenciaram que fêmeas que copulavam primeiro com machos alimentados com proteína durante os primeiros quatro dias de vida recopularam menos que as fêmeas que tinham copulado, primeiramente, com machos alimentados sem proteína. Isso demonstra uma vantagem para a adição de proteína na dieta de machos estéreis antes da sua liberação em campo, mesmo quando a sua ingestão na fase inicial da vida adulta não influencia no sucesso de cópula ou na emissão de feromônio, tal como observado no presente trabalho.

Trabalhos de marcação e recaptura demonstraram que machos estéreis podem sobreviver em campo durante vários dias após a sua liberação (Wong *et al* 1982, Plant & Cunningham 1991). Sendo assim, pode ser importante a presença de proteína na dieta de adultos nos primeiros quatro dias antes da liberação, pois, caso esses machos não consigam buscar por fontes protéicas de alimento no campo, os mesmos teriam maior reserva protéica adquirida na alimentação pré-liberação em campo. Tal procedimento poderia adiar os efeitos negativos da carência de proteína, como os encontrados neste trabalho quando os machos foram privados desse nutriente por 12 dias.

Agradecimentos

Agradecemos à FAPESB – Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado da Bahia pelo apoio financeiro para realização deste trabalho (número do contrato APR0001/2006) e pela bolsa concedida ao primeiro autor (número de contrato BOL0266/2005).

Referências

- Blay S, Yuval B (1997) Nutritional correlates to reproductive success of male Mediterranean fruit flies. *Anim Behav* 54: 59-66.
- Boggs C L (1981) Nutritional and life-history determinants of resource allocation in holometabolous insect. *Am Natur* 117: 692-709.
- Browne L B (1995) Ontogenetic changes in feeding behavior, p.307-342. In Chapman R F, Boer G (eds) *Regulatory mechanisms in insect feeding*. Chapman & Hall, New York, 398p.
- Carvalho R S, Nascimento A S, Matrangolo W J (1998) Metodologia de criação do parasitóide exótico *Diachasmimorpha longicaudata* (Hymenoptera: Braconidae), visando estudos em laboratório e em campo. *Circ Técnica EMBRAPA n° 30*, Cruz das Almas, 16p.
- Christenson L D, Foote R H (1960) Biology of fruit flies. *Ann Rev Entomol* 5: 171-192.
- Hendrichs J, Franz G, Rendon P (1995) Increased effectiveness and applicability of the sterile insect technique through male-only releases for control of Mediterranean fruit flies during fruiting seasons. *J Appl Entomol* 119: 371-377.
- Hendrichs J, Hendrichs M A (1990) Mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae) in nature: location and diel pattern of feeding and other activities on fruiting and nonfruiting host and nonhost trees. *Ann Entomol Soc Am* 83: 632-641.
- Hendrichs J, Katsoyannos B I, Papaj D R, Prokopy R J (1991) Sexual differences in movement between natural feeding and mating sites and trace-offs between food consumption, mating success and predator evasion in Mediterranean fruit flies (Diptera Tephritidae). *Oecologia* 86: 223-231.
- Hendrichs J, Wornoayporn V, Katsoyannos B I, Caggl K (1993) First field assessment of the dispersal and survival of mass reared sterile Mediterranean fruit fly males of an embryonic, temperature sensitive genetic sexing strain, p.453-462. *Proceedings, Management of Insect Pests: Nuclear and related molecular and genetic techniques*. IAEA and FAO Joint International Symposium, Vienna, 187p.
- Kaspi R, Yuval B (2000) Post-teneral protein feeding improves sexual competitiveness but reduces longevity of mass reared sterile male Mediterranean fruit flies. *Ann Entomol Soc Am* 93: 949-955.
- Kaspi R, Taylor P W, Yuval B (2000) Diet and size influence sexual advertisement and copulatory success of males in Mediterranean fruit fly leks. *Ecol Entomol* 25:1-6.
- Knipling E F, Calkins C O, Ashley T R (1989) The impact of poor quality of mass-reared Mediterranean fruit flies on the sterile insect technique used for eradication. *J Appl Entomol* 108: 401-408
- Maor M, Kamensky B, Shloush S, Yuval B (2004) Effects of post-teneral diet on foraging success of sterile male Mediterranean fruit flies (Diptera: Tephritidae). *Ent Exp Appl* 110: 225-230.
- Metcalfe R E (1995) Biography of the medfly, p.43-48. In Morse J G, Metcalfe R L, Carrey J R, Dowell R V (eds) *The Mediterranean fruit fly in California: defining critical research*. Coll. Nat. Agric. Sci., Univ. CA, Riverside, 318p.
- Mossinson S, Yuval B (2003) Regulation of sexual receptivity of female Mediterranean fruit flies: old hypotheses revisited and a new synthesis proposed. *J Insect Physiol* 49: 561-567.
- Murphy T A, Loerch S C, McClure K E (1994) Effects of grain or pasture finishing systems on carcass composition and tissue accretion rates of lambs. *J Anim Sci* 72: 3138-3144.
- Plant R E, Cunningham R T (1991) Analyze of the dispersal of sterile Mediterranean fruit flies (Diptera: Tephritidae) released from a point source. *Environ Entomol* 20: 1493-1503.
- Papadopoulos N T, Katsoyannos B I, Kouloussis N A, Economopoulos A P, Carey J R (1998) Effect of adult age, food, and time of day on sexual calling incidence of wild and mass reared *Ceratitis capitata* males. *Entomol Exp Appl* 89: 175-182.
- Slansky F, Scriber J M (1985) Food consumption and utilization, p.89-163. In Kerkut, G A, Gilbert L I (eds) *Comprehensive insect physiology, biochemistry and pharmacology Vol 4*, Pergamon Press, Oxford, 594p.
- Shelly T E, Kennelly S S, McInnis D O (2002) Effect of adult diet on signaling activity, mate attraction, and mating success in male Mediterranean fruit flies (Diptera: Tephritidae). *Fla Entomol* 85: 150-155.
- Shelly T E, McInnis D O (2003) Influence of adult diet on the mating success and survival of male Mediterranean fruit flies (Diptera: Tephritidae) from 2 mass-rearing strains on field-caged host trees. *Fla Entomol* 86: 340-344.
- Taylor P W, Yuval B (1999) Postcopulatory sexual selection in Mediterranean fruit flies: advantages for large and protein-fed males. *Anim Behav* 58: 247-254.
- Tsiropoulos G P (1977) Reproduction and survival of the adult *Dacus oleae* feeding on pollens and honeydews. *Environ Entomol* 6: 390-392.
- Tsitsipis J A (1989) Nutrition requirements p.101-109. In Robins A S, Hooper G (eds) *Their biology, natural enemies and control, fruit flies*. Elsevier, Amsterdam, 447p.
- Vera M T, Cladera J L, Calcagno G, Vilardi J C, McInnis D O, Stolar E, Segura D, Marty N P, Krsticevic F, Cendra P G, Rodriguez M, Barborini K, Heer T, Allinghi A, Bonpland G, Hansen L, Segade G (2003) Remating of wild *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephritidae) females in field cages. *Ann Entomol Soc Am* 96: 563-570.
- Warburg M S, Yuval B (1996) Effects of diet and activity on lipid levels of adult Mediterranean fruit flies. *Physiol Entomol* 21: 151-158.
- Warburg M S, Yuval B (1997) Effects of energetic reserves on behavior patterns of Mediterranean fruit flies (Diptera: Tephritidae). *Oecologia* 112: 314-319.
- Webster R P, Stoffolano J G (1978) The influence of diet on the maturation of reproductive system of the apple maggot *Rhagoletis pomonella*. *Ann Ent Soc Am* 71: 844-849.
- Wong T T Y, Whitehand L C, Kobayashi R M, Ohinata K, Tanaka N, Harris E J (1982) Mediterranean fruit fly: dispersal of wild and irradiated and untreated laboratory-reared males. *Environ Entomol* 11: 339-343.

- Yuval B, Hendrichs J (2000) Behavior of flies in the genus *Ceratitis* (Dacinae: Ceratitidini), p.429-457. In Aluja M, Norrbom A (eds) Fruit flies (Tephritidae): phylogeny and evolution of behavior. CRC Press, Boca Raton, 944p.
- Yuval B, Kaspi R, Field S A, Blay S, Taylor P (2002) Effects of post-teneral nutrition on reproductive success of male Mediterranean fruit flies (Diptera: Tephritidae). Fla Entomol 85: 165-170.
- Yuval B, Kaspi R, Shloush S, Warburg M S (1998) Nutritional reserves regulate male participation in Mediterranean fruit fly leks. Ecol Entomol 23: 211-215.
- Zucoloto F S (1987) Feeding habits of *Ceratitis capitata*: can larvae recognize a nutritional effective diet? J Insect Physiol 33: 349-353.
- Zucoloto F S (1988) Qualitative and quantitative competition for food in *Ceratitis capitata*. Rev Bras Biol 48: 523-526.
- Zucoloto F S, Pushel S, Message C M (1979) Valor nutritivo de algumas dietas para *Anastrepha obliqua*. Bol Zool Univ São Paulo 4: 75-80.

Received 11/IV/08. Accepted 18/II/10.
