

## Efecto de la temperatura y el fotoperiodo en la diapausa de *Doryctobracon areolatus* bajo condiciones de laboratorio

Esteban Velázquez Espinosa<sup>1,2</sup>, Alfredo Vázquez-Ovando<sup>2</sup>, Didiana Galvez-López<sup>2</sup>, Pablo Montoya<sup>2\*</sup>

<sup>1</sup>Programa Moscafrut SENASICA-IICA, Metapa de Domínguez, Chiapas, México.

<sup>2</sup>Instituto de Biociencias, Universidad Autónoma de Chiapas, Tapachula, Chiapas, México.

### Resumen

El objetivo de esta investigación fue determinar el efecto de la temperatura y el fotoperiodo sobre la progenie de *Doryctobracon areolatus*. Se registró la aparición, proporción de sexos y proporción de individuos que entraron o rompieron la diapausa, para comprender cómo estos factores influyen en la aparición de la diapausa y así desarrollar estrategias efectivas para fortalecer su crianza en laboratorio. En condiciones de laboratorio se evaluaron dos temperaturas (21 y 26 °C) y tres condiciones de fotoperiodo (16: 08, 12: 12 y 08: 16, horas de luz: oscuridad). Ambos factores mostraron influencia significativa en el porcentaje de aparición de adultos, la proporción de sexos y el número de adultos que atravesaron la diapausa. La proporción de crías que entraron en diapausa fue menor de lo esperado, lo que se asocia con el elevado número de generaciones de esta cepa con una fuerte selección de individuos no diapáusicos a lo largo del tiempo. A 26 °C se registró la mayor emergencia de adultos a partir de pupas en diapausa, los cuales comenzaron a emerger dos meses después del inicio de la diapausa y continuaron hasta el octavo mes. A 21 °C, la emergencia desde pupas en diapausa comenzó en el quinto mes y continuó durante dos meses más, lo que sugiere que la baja temperatura actuó como un factor limitante para la continuación de la misma. El efecto del fotoperiodo fue menos claro, pero se observó que la mayor ruptura de la diapausa se produjo en la relación L: O de las 12: 12 h en ambas temperaturas, y que la mejor proporción de hembras emergió en la relación de las 08: 16 h. L: O. Nuestros resultados sugieren que los factores evaluados ejercen un efecto en la ruptura de la diapausa en *D. areolatus*, y que esto podría estar relacionado con la fenología de sus hospedantes. Estos resultados también proporcionan un mejor apoyo para la óptima gestión de las condiciones ambientales en el proceso de su cría artificial.

### Palabras clave:

Control biológico  
Cría artificial  
Enemigo natural  
Mosca de la fruta  
Parasitoides

### Keywords:

Biological control  
Artificial rearing  
Natural enemy  
Fruit flies  
Parasitoids

## Effect of temperature and photoperiod on the diapause of *Doryctobracon areolatus* under laboratory conditions

### Abstract

Determine the effect of the temperature and photoperiod on the progeny of *Doryctobracon areolatus* was the main objective. The emergence, sex ratio and proportion of individuals that entered or broke diapause were recorded to understand how these factors influence the occurrence of diapause, and thus develop effective strategies to strengthen their lab rearing. Two temperatures (21 and 26 °C) and three photoperiod conditions (16: 08, 12: 12 and 08: 16, light: darkness hours) were evaluated under laboratory conditions. Both factors showed significant influence on the percent of adult emergence, the sex ratio, and the number of adults broking diapause. The proportion of the offspring entering diapause was lower than expected, which is associated to the high number of generations with strong selection of non-diapausal individuals in this strain over time. At the temperature of 26 °C, a greater adult emergence from diapausing pupa was recorded, which began to emerge two months after the start of diapause and continued until the eighth month. At 21 °C the emergence from diapausing pupa began at month five and continued for two more months, suggesting that lower temperature acted as a limiting factor for the continuation of the diapause. The effect of the photoperiod was less clear but was observed that the greatest rupture of diapause occurred in the 12: 12 h L: D ratio in both types of temperatures, and that the best proportion of females emerged in the ratio of 08: 16 h L: D. Our results suggest that the evaluated factors exert an effect on diapause breaking in *D. areolatus*, and that this could be related to its hosts phenology. This also provides a better support for an optimal management of environmental conditions in the process of their artificial rearing.

### \* Autor para correspondencia:

Instituto de Biociencias,  
Universidad Autónoma de  
Chiapas. Boulevard Príncipe  
Akishino sin número.  
Colonia Solidaridad 2000,  
Tapachula, Chiapas, México.  
C.P. 30798.  
Teléfono: + 52 9626427972.  
Correo-electrónico:  
pablo.montoya@unach.mx

## 1. Introducción

En el manejo integrado de moscas de la fruta se emplean diversas técnicas para la supresión de poblaciones plaga, dentro de las cuales se encuentra el control biológico por la acción de enemigos naturales. En México, el control biológico contra este tipo de plagas se ha desarrollado por la liberación aumentativa de la especie exótica *Diachasmimorpha longicaudata* (Ashmead) (Hymenoptera: Braconidae) (Montoya et al., 2000; Montoya et al., 2007) con la cual se han obtenido resultados favorables. Sin embargo, existe un gremio amplio de especies nativas de parasitoides con un gran potencial para llevar a cabo este tipo de control, donde destaca *Doryctobracon areolatus* (Szpegletti) (Hymenoptera: Braconidae) como la especie con el mayor porcentaje de parasitismo natural en el campo (Montoya et al., 2016; Montoya et al., 2017), y que además ataca estadios tempranos (huevos y larvas de primer y segundo *instar*) de este tipo de plagas (Murillo et al., 2015).

*Doryctobracon areolatus* se distribuye desde el sur de Texas, E.U.A. hasta el norte de Argentina asociado con moscas del género *Anastrepha* Schiner (Diptera: Tephritidae), principalmente *A. obliqua* (McQuart), *A. ludens* (Loew), y *A. fraterculus* (Wiedemann) (Aluja et al., 2000; Aluja et al., 2003; Montoya et al. 2017; Ovruski et al., 2000; Serra et al., 2011). Esta especie presenta una notable diapausa con duración variable (Cruz-Bustos et al., 2020, 70-278 días; Carvalho, 2005, 414 días; Ovruski et al., 2016, 131-426 días). La diapausa está comprendida entre los mecanismos de defensa fisiológica que ayudan a los insectos a sobrevivir bajo condiciones ambientales extremas (Cuellar et al., 2005). Este periodo puede variar dependiendo de las condiciones ambientales y de las adaptaciones genéticas de las especies con su entorno ecológico (Hahn y Denlinger, 2011; Kostal, 2006). La diapausa es un fenómeno complejo influenciado por factores como el fotoperiodo, la temperatura y la humedad (Corley, 2001; Denlinger, 2002; Fen et al., 2006; Hahn y Denlinger, 2011), los cuales pueden actuar de manera independiente o interactuando en la inducción y/o rompimiento de la diapausa (Gullan y Cranston, 2010; Salazar et al., 2000). La mayoría de los estudios realizados incluyen insectos de climas fríos y templados donde los cambios de los factores ambientales están bien definidos y se correlacionan también con la fenología de sus hospederos (Dambroski y Feder 2007; Logarzo y Gandolfo 2005; Mozghan et al., 2017).

La diapausa en insectos de climas tropicales también se presenta como una estrategia de desarrollo para sortear la adversidad y sincronizar con los ciclos estacionales de sus hospederos; puede ser tan larga como las que se observan en latitudes templadas, pero en el trópico los patrones de temperatura, lluvia y fotoperiodo aportan sólo una parte de la estacionalidad pues la presión selectiva también proviene de factores bióticos (Denlinger, 1986).

Algunos insectos tropicales entran en diapausa en respuesta a la presencia de días cortos, pero el efecto crítico de la longitud del día no ha sido bien definido (Denlinger, 1986),

mientras que en algunos casos juega un papel secundario (Fangsen et al., 2002). Se ha reportado que la duración del día puede ser un indicador estacional importante en las latitudes altas de los trópicos donde la duración corta del día puede ser un consistente inductor de diapausa; por ejemplo, en el gusano del algodón *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Zhudong et al., 2006), barrenador del maíz *Diatraea grandiosella* (Kikukawa y Chippendale, 1983), y en la mosca del vinagre *Drosophila montana* (Salminen y Hoikkala, 2013). Sin embargo, en latitudes cercanas al ecuador (entre 5° N y 5° S), el efecto del cambio estacional en la duración del día parece estar ausente por lo que no se le relaciona como un regulador importante de la diapausa (Denlinger, 1986). Los cambios en la temperatura también pueden ejercer influencia sobre la diapausa en insectos tropicales. En larvas de *Leptopiliana bouardi*, un parasitoide de *Drosophila melanogaster* (Carton y Claret, 1982), la diapausa se evita a 25 °C, pero se expresa a partir de 22.5 °C. Una exposición de 10 días a 25 °C termina con la diapausa, la cual se correlaciona más con la baja de temperatura que con cambios en el fotoperiodo o la humedad. En otros casos el inicio de la diapausa de verano está asociada con las altas temperaturas. Chenga et al. (2017) reportan para la chinche de la flor del trigo *Sitodiplosis mosellana* (Géhin) (Diptera: Cecidomyiidae) las larvas de campo entraron en diapausa en junio y que ésta terminó en septiembre cuando la temperatura media diaria descendió de los 20 °C. En el caso del barrenador de la vaina de la soya *Leguminivora glycinivorella* se encontró que la diapausa de verano se mantuvo durante los días largos pero que terminó con la transición fotoperiódica a días cortos (Yoshimura et al., 2021); sin embargo, estos autores reconocen que en áreas de latitud relativamente baja la diapausa de verano se presenta de una manera débil o podría no presentarse.

El impacto de las condiciones ambientales previamente descritas sobre la biología y la presencia o rompimiento de la diapausa en *D. areolatus* es completamente desconocido, por lo que el objetivo del presente trabajo fue determinar el efecto de la temperatura y el fotoperiodo sobre la progenie de esta especie, registrando la emergencia, proporción sexual y proporción de individuos que entran o rompen diapausa. Lo anterior ayudará a entender mejor el comportamiento biológico de *D. areolatus* y al desarrollo de estrategias efectivas para su colonización y cría masiva, con el objeto de utilizar esta especie en el control biológico por aumento de moscas de la fruta del género *Anastrepha*.

## 2. Materiales y métodos

### 2.1. Condiciones del laboratorio

Las evaluaciones se realizaron en el laboratorio de control biológico de la Subdirección de Desarrollo Tecnológico del Programa Moscas de la Fruta SADER-SENASICA ubicado en Metapa de Domínguez, Chiapas, México. Las condiciones ambientales específicas estuvieron determinadas por los tratamientos en cada etapa experimental como se describe más adelante.

## 2.2. Material biológico

Los ejemplares de *D. areolatus* fueron proporcionados por la cría experimental que se tiene en el laboratorio de Control Biológico. Se obtuvieron adultos emergidos y pupas que presentaban un mes en diapausa, los cuales se sometieron a diferentes condiciones de temperatura y fotoperiodo según correspondió a cada tratamiento. Se emplearon como hospederas larvas de *A. ludens* de segundo instar sin irradiar proporcionadas por la Planta Moscafrut ubicada en Metapa de Domínguez, Chiapas, México.

## 2.3. Efecto de la temperatura y el fotoperiodo sobre la emergencia, proporción sexual e individuos diapáusicos en la progenie

Esta prueba se realizó utilizando simultáneamente dos temperaturas diferentes (21 y 26 °C) y tres condiciones de fotoperiodo (16: 08, 12: 12 y 08: 16, horas luz: oscuridad). Para lograr lo anterior se adecuaron dos estantes de 1.60 x 1.20 m L/A con tres compartimentos de 1 x 50 m L/A, donde se brindaron las condiciones de fotoperiodo y temperaturas correspondientes. En cada compartimento se colocó una lámpara de luz de 100 W que proporcionó una intensidad lumínica entre 400 y 500 luxes; cada lámpara estuvo regulada por un equipo Timer (marca: Senelec, modelo: 4335/2567) para obtener el fotoperiodo correspondiente. Los compartimientos en cada estante se forraron con material de cartoncillo color negro para aislar a los individuos bajo experimentación de la luz exterior, siguiendo procedimientos descritos previamente (Arredondo et al., 2018; Arredondo y Díaz-Fleischer, 2011a; Arredondo y Díaz-Fleischer, 2011b). En contenedores de plástico de 1.5 L de capacidad con abertura de 10.5 cm de diámetro se colocaron 10 parejas de parasitoides adultos de 5 días de edad, maduros sexualmente, donde se les proporcionó agua en bebederos de 60 mL con mecha de papel filtro, y alimento a base de miel mezclada con papel seda (Montoya et al., 2012). La abertura de los contenedores se cubrió con tela tipo gasa para permitir la aireación. Los contenedores se colocaron en los compartimientos previamente descritos para proporcionar las condiciones de temperatura y fotoperiodo en cada tratamiento. Durante 10 días consecutivos, en cada contenedor se introdujo una unidad de parasitación consistente en una guayaba a la que se removió el mesocarpio para introducir 100 larvas de *A. ludens* de segundo estadio con dieta como hospedero para *D. areolatus* (López-Arriaga et al., 2022), obteniendo una proporción de 10 larvas por cada hembra. La guayaba se sujetó con un alambre a un adherible en la parte superior del contenedor y se mantuvo durante 24 h. Después del tiempo de exposición, la guayaba se retiró y las larvas se colocaron en dieta para que continuaran su desarrollo.

Cuando las larvas alcanzaron el tercer estadio, la dieta se removió con agua y las larvas se mezclaron con vermiculita fina como sustrato de pupación. Con la emergencia de adultos se determinaron los porcentajes de emergencia, la

proporción sexual, y la proporción de individuos que entraron en diapausa. Los individuos diapausantes se identificaron usando un microscopio estereoscópico (Carl ZEISS, Mod. 37081, Alemania) donde se colocaron las pupas sobre la lámpara (1000 luxes) logrando observar a los inmaduros dentro de los puparios. Las temperaturas en cada tratamiento (21 y 26 ±1 °C) se proporcionaron en cuartos diferentes con equipos mini Split marca TRANE y se monitorearon diariamente con un termómetro de mercurio. Se realizaron 24 repeticiones de cada tratamiento.

## 2.4. Efecto de la temperatura y la humedad en el rompimiento de diapausa

Del material producido de la cría experimental de *D. areolatus*, se obtuvieron pupas que presentaban diapausa de un mes posterior a la emergencia de adultos no diapáusicos. Para cada uno de los tratamientos ya descritos (combinación temperatura/fotoperiodo), se colocaron 20 pupas que previamente fueron verificadas de contener inmaduros en su interior en una caja Petri por cada repetición, las cuales se revisaron diariamente durante 12 meses para determinar la proporción de individuos que rompieron diapausa, el tiempo promedio de la diapausa y la proporción sexual de los adultos emergidos. Se realizaron 12 repeticiones para cada tratamiento.

## 2.5. Análisis de datos

La temperatura y el fotoperiodo se consideraron como factores en todos los análisis. Las variables expresadas como proporciones (porcentajes de emergencia, proporción sexual, proporción de individuos con diapausa, y proporción de individuos que rompieron diapausa) se analizaron mediante un modelo lineal generalizado usando una distribución binomial y la función *logit link*; para la comparación entre tratamientos se emplearon contrastes ortogonales. Las curvas de emergencia de individuos diapáusicos en los diferentes tratamientos se compararon con la prueba de Log-rank. Todos los análisis se realizaron con el software JMP®, empleado un nivel de significancia de 5%.

## 3. Resultados

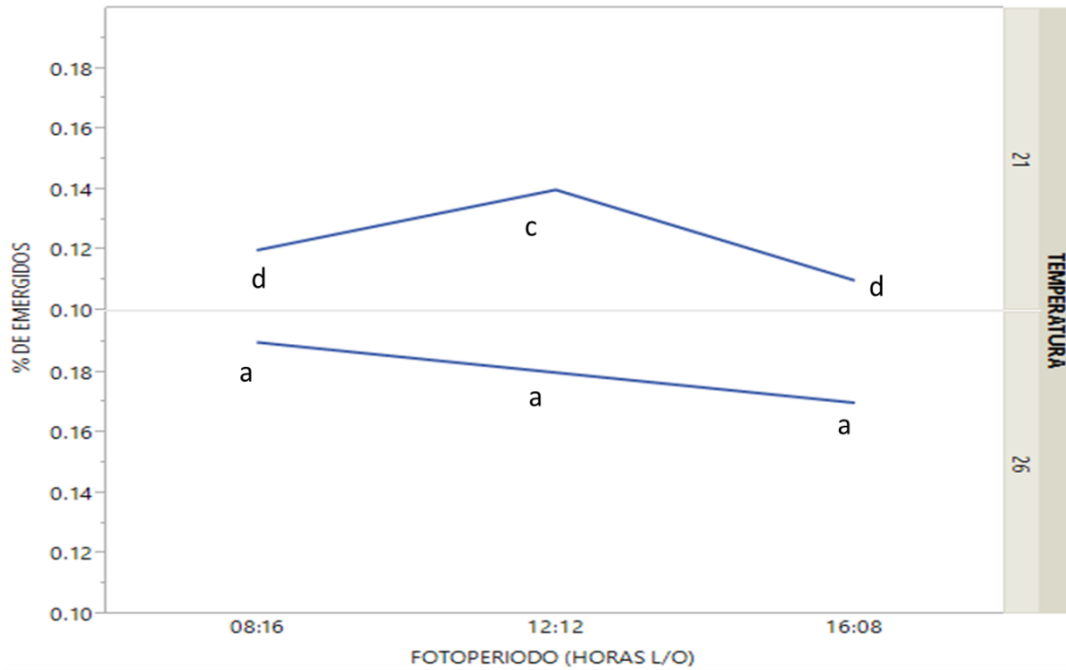
### 3.1 Efectos en la progenie y proporción de individuos diapáusicos

La temperatura y el fotoperiodo ejercieron efecto significativo sobre la emergencia de la progenie de *D. areolatus*, ( $\chi^2 = 272.142$ ,  $gl=1$ ,  $P<0.0001$ ) y ( $\chi^2=28.36$ ,  $gl=2$ ,  $P<0.0001$ ) respectivamente, presentándose una interacción significativa entre ambos factores ( $\chi^2=8.32$ ,  $gl=2$ ,  $P=0.0153$ ). La emergencia fue mayor en la temperatura de 26 °C y con fotoperiodo de 08: 16 L: O. A 21 °C la emergencia más alta se observó con el fotoperiodo 12: 12 (Figura 1).

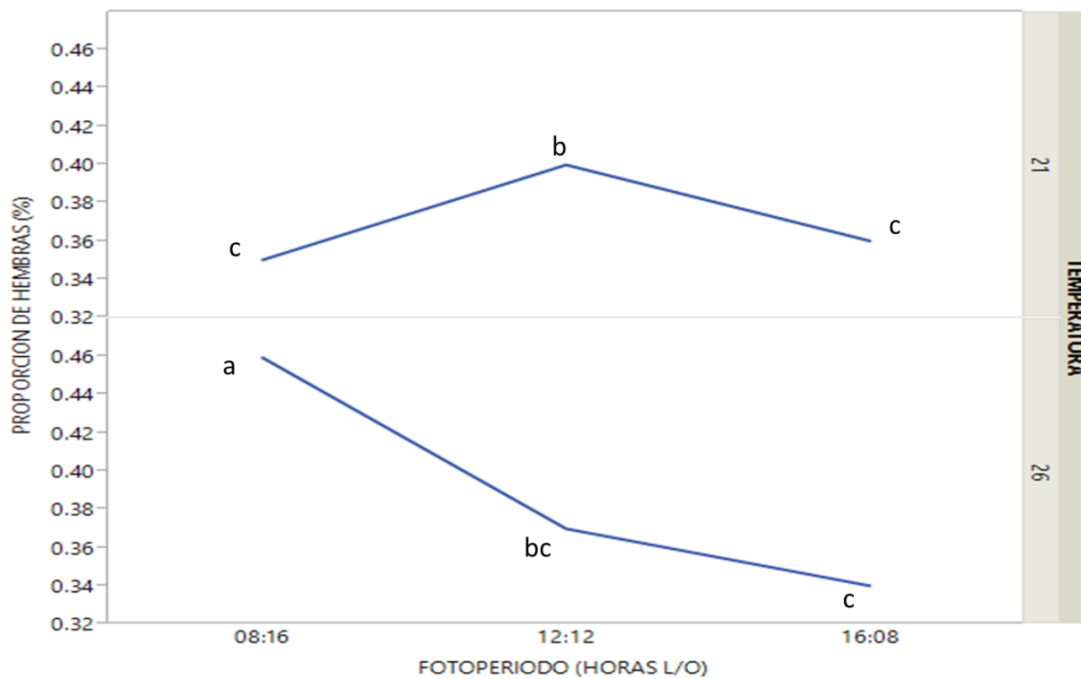
La proporción de la descendencia en diapausa no presentó diferencia significativa entre 21 y 26 °C ( $\chi^2=0.09$ ,  $gl=1$ ,  $P=0.7563$ ). El fotoperiodo tampoco tuvo efecto en la incidencia de diapausa de la progenie ( $\chi^2=1.151$ ,  $gl=2$ ,

P=0.5623), ni se presentó interacción significativa entre factores ( $\chi^2=4.47$ ,  $gl=2$ ,  $P=0.106$ ). Se observó proporción sexual sesgada a machos, la cual no fue afectada de manera significativa por la temperatura ( $\chi^2=2.79$ ,  $gl=1$ ,  $P=0.09$ ), pero sí por el fotoperiodo ( $\chi^2=16.64$ ,

$gl=2$ ,  $P=0.0002$ ). La interacción entre ambos factores también fue significativa ( $\chi^2=31.54$ ,  $gl=2$ ,  $P<0.0001$ ). A 26 °C y fotoperiodo de 08: 16 horas L: O se observó la mayor proporción de hembras ( $P<0.05$ ), mientras que, a 21 °C, ésta se obtuvo con 12: 12 horas luz: oscuridad (Figura 2).



**Figura 1.** Proporción de emergencia de *D. areolatus* bajo condiciones de 21 y 26 ±1 °C de temperaturas y tres fotoperiodos. (Letras diferentes indican diferencia significativa,  $P<0.05$ ).

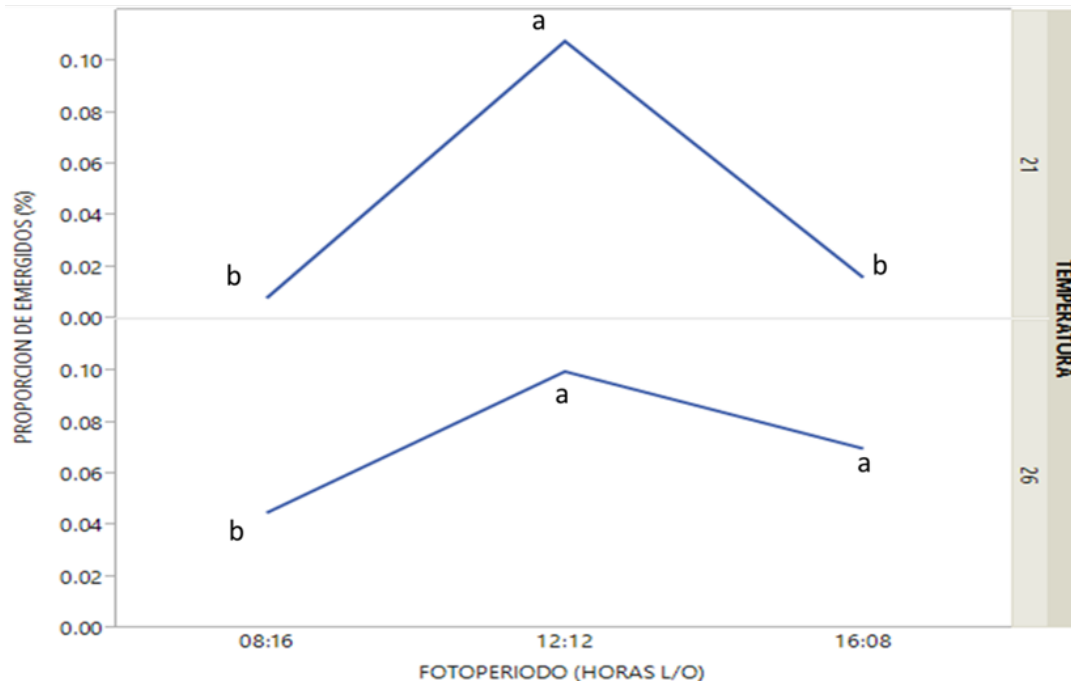


**Figura 2.** Proporción sexual obtenida de la descendencia de *D. areolatus* bajo condiciones ambientales de 21 y 26 ±1 °C de temperatura y tres fotoperiodos. (Letras diferentes indican diferencia significativa,  $P<0.05$ ).

### 3.2 Rompimiento de diapausa

La temperatura y el fotoperiodo tuvieron un efecto significativo sobre la emergencia de adultos de pupas en diapausa ( $\chi^2=12.64$ ,  $gl=1$ ,  $P=0.0004$ ) y ( $\chi^2=34.03$ ,  $gl=2$ ,  $P<0.0001$ ), respectivamente. La interacción entre ambos factores también fue significativa ( $\chi^2=10.94$ ,  $gl=2$ ,  $P=0.0042$ ). La mayor emergencia se presentó en la temperatura de 26 °C con un fotoperiodo de 12:12 horas luz: oscuridad. La

emergencia fue menor a 21 °C, pero nuevamente en el fotoperiodo 12:12 se observó un porcentaje de emergencia significativamente mayor ( $P=0.02$ ) que en los fotoperiodos de 08:16 y 16:08 (Figura 3). No se presentaron diferencias significativas en la proporción de hembras emergidas entre ambas temperaturas ( $\chi^2=0.63$ ,  $gl=1$ ,  $P=0.042$ ) y los tres fotoperiodos ( $\chi^2=1.86$ ,  $gl=2$ ,  $P=0.39$ ).



**Figura 3.** Proporción de hembras obtenida de la emergencia de pupas en diapausa mantenidas a 21 y 26 ±1°C de temperatura y tres fotoperiodos diferentes. (Letras diferentes indican diferencia significativa,  $P<0.05$ ).

En la Figura 4 se puede apreciar emergencia de adultos acumulada de las pupas diapáusicas a través del tiempo. Se observó diferencia significativa entre ambos tipos de curvas (log-rank test  $\chi^2=4.84$ ,  $gl=1$ ,  $P=0.02$ ). A 26 °C, los adultos de *D. areolatus* emergieron más rápidamente y en mayor número que de las pupas mantenidas a 21 °C. A 26 °C, la emergencia inició a los dos meses y se prolongó durante ocho meses, mientras que a 21 °C la emergencia inició a los cinco meses y se prolongó solamente durante dos meses más. El resto de las pupas sin emerger se mantuvieron durante un año y posteriormente fueron dadas de baja al verificar que se encontraban muertas.

### 4. Discusión

En diferentes latitudes los insectos han desarrollado estrategias estacionales para hacer frente a cambios recurrentes en las condiciones de entorno ambiental (Gotthard y Wheat, 2019; Tauber et al., 1986). El fotoperiodo, la temperatura, la humedad y la fenología del hospedante se identifican como las principales señales para la inducción de la diapausa (Kostal, 2011) en cada latitud, donde el fotoperiodo y la temperatura se manifiestan

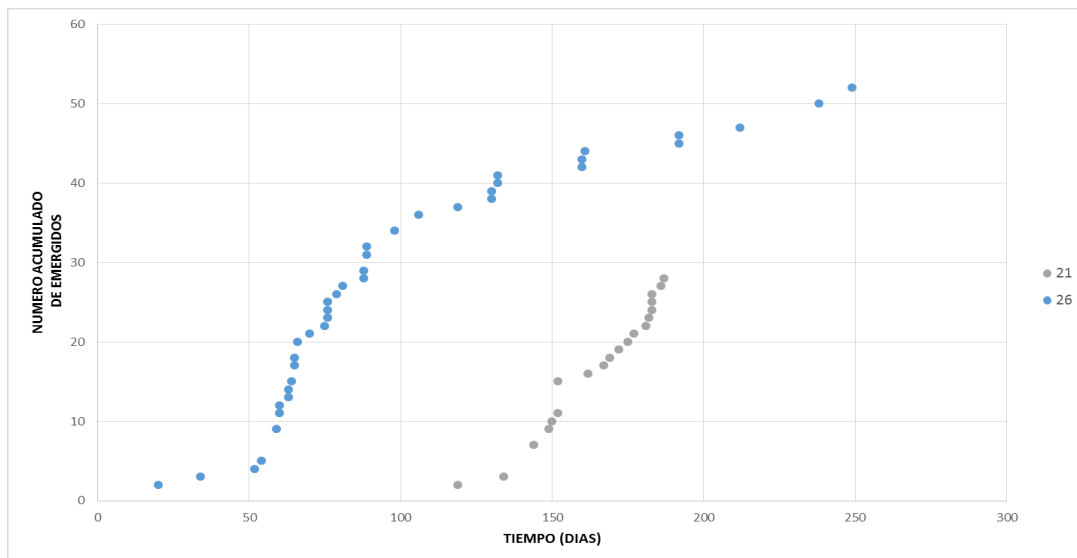
predominantes para la mayoría de los insectos (Anduaga et al., 2018; Terao et al., 2012). Nuestros resultados con *D. areolatus* muestran que bajo condiciones de una latitud tropical la temperatura y el fotoperiodo ejercieron influencia significativa en los porcentajes de emergencia de adultos, la proporción sexual y en el número de individuos que rompieron diapausa.

Los insectos tropicales a menudo ingresan en diapausa como respuesta a cambios en la temperatura y el fotoperiodo, así como en la presencia o ausencia de sus hospederos (Denlinger, 1986). En el caso del barrenador del maíz *D. grandiosella*, se encontró que la duración del día y la temperatura sirvieron como señales para el inicio de la diapausa larvaria (Kikukawa y Chippendale, 1983). En el parasitoide *C. bouldardi* se observó que 22.5 °C fue la temperatura umbral para inducir la diapausa y que 10 días a 25 °C fueron suficientes para romperla (Claret y Carton, 1980). De acuerdo con Butler et al. (1985), las altas temperaturas funcionan como el principal estímulo para el inicio de la diapausa de verano en varias especies de insectos tropicales como el gusano del tabaco *Heliothis virescens*, y el gusano del algodón *H. armigera*. Sin embargo, en

nuestro caso la descendencia de *D. areolatus* que entró en diapausa no estuvo relacionada con las variaciones en la temperatura ni la presencia de los diferentes fotoperiodos.

La proporción de la descendencia que entró en diapausa en este trabajo contrasta con lo reportado por Cruz-Bustos et al. (2020), quienes trabajando con la misma cepa de *D. areolatus* observaron en la progenie altos porcentajes de diapáusicos (49-27%). La principal causa de estas diferencias puede ser atribuida a que nuestro estudio se llevó a cabo con una cepa sujeta a varias generaciones de selección exclusiva de individuos no diapáusicos, ocasionando que la proporción de éstos fuera disminuyendo progresivamente. Fangsen et al. (2002) reportaron que la sensibilidad al fotoperiodo se perdió rápidamente después de seleccionar durante algunas generaciones de individuos no diapáusicos del escarabajo de la col *Colaphellus bowringi* (Coleoptera: Chrysomelidae), situación que no ha sido observada para *D. areolatus*. Por otro lado, las condiciones de temperatura y fotoperiodo evaluadas en este trabajo presentaron efectos distintivos en el rompimiento de la diapausa de la progenie de *D. areolatus*; pues fue notorio que a 26 °C se presentaron las mayores emergencias de adultos provenientes de pupas en diapausa, pues en esta temperatura los adultos empezaron a emerger a los dos meses de diapausa y continuaron hasta el octavo mes acumulando un mayor número de individuos emergidos

(Figura 4), lo cual es de esperarse en un parasitoide de latitudes tropicales. El tiempo que tardaron los adultos en emerger fue diferente en la temperatura de 21 °C, pues la emergencia empezó a los cinco meses de iniciada la diapausa y continuó solamente por dos meses más, lo cual sugiere que la temperatura baja actuó como un factor limitante en el rompimiento y continuación de la diapausa. Lo anterior podría explicarse por el estrés fisiológico (*i.e.*, un mayor consumo de reservas energéticas) al que los individuos fueron sometidos durante el extenso periodo de diapausa (Hahn y Denlinger, 2011). De acuerdo con Xue et al. (2001), la temperatura juega un papel importante en el desarrollo y terminación de la diapausa, lo cual también afecta el tiempo de emergencia de los individuos tanto en condiciones de verano como de invierno, reportando que la influencia de los días cortos sobre la diapausa sólo se expresó en temperaturas superiores a 20 °C. En estudios con *C. boulandi* se observó que la temperatura influye en la entrada de diapausa y que esto es independiente del fotoperiodo (Claret y Carton, 1980). En los casos del grillo de campo *Allonemobius fasciatus* (Tanaka, 1984); del gusano del tabaco *H. virescens* (Butler et al., 1985) y la mosca minadora de las hojas *Pegomyia bicolor* (Xue et al., 2001), también se demostró que la temperatura fue el factor más influyente para la presencia de la diapausa.



**Figura 4.** Tiempo de emergencia obtenido en *D. areolatus* a temperatura de 21 y 26 ± 1 °C y tres fotoperiodos diferentes.

Nuestros resultados muestran que el efecto del fotoperiodo fue menos claro en relación con la diapausa, pero fue posible observar que el mayor rompimiento de ésta se presentó en la relación 12: 12 h L: O en ambos tipos de temperaturas, y que la mejor proporción de hembras emergió en la relación de 08:16 h L:O, lo cual también sugiere una posible correlación fenológica con los hospederos, ya que este régimen de fotoperiodo se presenta al inicio de primavera cuando la disponibilidad de frutos y de herbívoros hospederos empiezan a aumentar (Tauber et al., 1986). Estos resultados

conducen a lo señalado por Denlinger (1986), quien señaló que en los trópicos una parte importante de la presión selectiva para la diapausa proviene de fuentes bióticas. El fotoperiodo ha sido relacionado de manera importante en la inducción y/o terminación de la diapausa en diferentes estados de desarrollo de los insectos (Nakamura, 2003). El inicio de la diapausa puede incluir temperaturas bajas o fotoperiodos de días cortos (Danks, 1987; Denlinger, 2002). En los sistemas hospedadores/ parasitoides de insectos, el inicio de la diapausa del parasitoide a menudo se

desencadena por el inicio de diapausa del hospedero o por señales ambientales similares a las que inducen diapausa en el hospedero (Danks, 1987; Godfray et al., 1994).

## 5. Conclusión

Los resultados del presente trabajo demuestran que la temperatura es el factor que tiene mayor influencia tanto en el rompimiento como en la duración de la diapausa de *D. areolatus*. El efecto del fotoperiodo se observó principalmente en una mayor proporción de hembras emergidas en la progenie de los adultos expuestos a temperaturas más elevadas, lo cual podría relacionarse con la fenología de sus hospederos. Lo anterior también brinda sustento para un manejo más adecuado de las condiciones ambientales a nivel de laboratorio durante el proceso de su cría artificial, pues permiten sugerir que bajo las condiciones que aquí se describen, la temperatura conveniente para el desarrollo de la cría masiva de esta especie debe ser 26 °C y que la duración del fotoperiodo podría manejarse de manera selectiva para inducir una mayor proporción de hembras.

## Agradecimientos

Los autores agradecen al Dr. Jorge Cancino Díaz, Dra. Amanda Ayala Ayala, y Biol. Flor de María Moreno Coutiño (Programa Moscafrut SENASICA-IICA), las facilidades otorgadas para la realización de este proyecto. Al Dr. Salvador Flores Breceda se agradece la orientación en el análisis estadístico de los datos. El Programa Moscafrut SENASICA- IICA proporcionó el apoyo logístico necesarios para la realización de este proyecto.

## Conflicto de intereses

Los autores declaran no tener ningún conflicto de intereses

## Referencias

- Aluja M, Rull J, Sivinski J, Norrbom L, Wharton RA, Macias OR, Díaz F, López M. 2003. Fruit flies of the genus *Anastrepha* (Diptera: Tephritidae) and associated native parasitoids (Hymenoptera) in the tropical rainforest biosphere reserve of Montes Azules, Chiapas, Mexico. *Environmental Entomology* 32: 1377-1385.
- Aluja M, Piñero J, López J, Ruiz C, Zuniga A, Piedra E, Díaz F, Sivinski J. 2000. New host plant and distribution records in Mexico for *Anastrepha* spp. *Toxotrypana curvicauda* Gerstaecker, *Rhagoletis zoqui* Bush, *Rhagoletis* sp., and *Hexachaeta* spp. (Diptera: Tephritidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 102: 802-815.
- Anduaga AM, Nagy D, Costa R, Kyriacou CP. 2018. Diapause in *Drosophila melanogaster* – Photoperiodicity, cold tolerance and metabolites. *Journal of Insect Physiology* 105: 46-53.
- Arredondo J, Díaz-Fleischer F. 2011a. Effects of post-eclosion light–dark regimes on mating performance of mass-reared tephritid fly *Anastrepha ludens*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 141: 52-58.
- Arredondo J, Díaz-Fleischer F. 2011b. Light conditions affect sexual performance in a leking tephritid fruit fly. *The Journal of Experimental Biology* 214: 2595-2602.
- Arredondo J, Ruiz L, López G, Díaz-Fleischer F. 2018. Light conditions after emergence affect food consumption and survival of *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephritidae) sterile males. *Journal of Economic Entomology* 111: 2741-2745.
- Butler JGD, Wilson, LT, Henneberry, TJ. 1985. *Heliothis virescens* (Lepidoptera: Noctuidae): initiation of summer diapause. *Journal of Economic Entomology* 78: 320-324.
- Carton Y, Claret J. 1982. Adaptive significance of a temperature induced diapause in a cosmopolitan parasitoid of *Drosophila*. *Ecological Entomology* 7: 239-247.
- Carvalho RS. 2005. Diapause in fruit fly parasitoids in the Recôncavo Baiano, Brazil. *Neotropical Entomology* 34(4): 613-618.
- Chenga W, Longa Z, Zhanga y, Lianga t, Zhu-Salzman K. 2017. Effects of temperature, soil moisture and photoperiod on diapause termination and post-diapause development of the wheat blossom midge, *Sitodiplosis mosellana* (Géhin) (Diptera: Cecidomyiidae). *Journal of Insect Physiology* 103: 78-85.
- Claret J, Carton Y. 1980. Diapause in a tropical species, *Cothonaspis bouardi* (Parasitic Hymenoptera). *Oecologia* 45(1): 32-34.
- Corley JC. 2001. La diapausa prolongada y su papel en la dinámica poblacional de sistemas huésped-parasitoide. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Tesis de doctorado, Universidad de Buenos Aires. pp 208.
- Cruz-Bustos J, Montoya P, Pérez-Lachaud G, Valle-Mora J, Liedo P. 2020. Biological attributes of diapausing and non-diapausing *Doryctobracon areolatus* (Hymenoptera: Braconidae), a parasitoid of *Anastrepha* spp. (Diptera: Tephritidae) fruit flies. *Journal of Hymenoptera Research* 78: 41-56.
- Cuellar J, Juan L, Mora AJ, Ramírez GL, Vera GM, Pinto J, López CV, Ramirez GJ, Aceves NL. 2005. Caracterización cuantitativa de la diapausa de palomilla de la manzana *Cydia pomonella* L. en Cuauhtémoc, Chihuahua, México. *Agrociencia* 39(2): 221-229.
- Dambroski HR, Feder JL. 2007. Host plant and latitude-related diapause variation in *Rhagoletis pomonella*: a test for multifaceted life history adaptation on different stages of diapause development. *Journal of Evolutionary Biology* 20(6): 2101-2112.
- Danks HV. 1987. Insect dormancy: an ecological perspective. *Biological Survey of Canada* n° 1, Ottawa, Ontario, Canada.
- Denlinger DL. 2002. Regulation of diapause. *Annual Review of Entomology* 47: 93-122.
- Denlinger DL. 1986. Dormancy in tropical insects. *Annual Review of Entomology* 31: 239-254.
- Fangsen X, Spieth HR, Aiqing L, Ai H. 2002. The role of photoperiod and temperature in determination of summer and winter diapause in the cabbage beetle, *Colaphellus bowringi* (Coleoptera: Chrysomelidae). *Journal of Insect Physiology* 48(3): 279-286.
- Fen Z, Fangsen X, Chaoliang L. 2006. The effect of environmental conditions on diapause in the blister beetle, *Mylabris*

- phalerata* (Coleoptera: Meloidae). *European Journal of Entomology* 103: 531–535
- Godfray HCJ, Hassell MP, Holt RD. 1994. The population dynamic consequences of phenological asynchrony between parasitoids and their hosts. *Journal of Animal Ecology* 63(1): 1-10.
- Gotthard K, Wheat CW. 2019. Diapause: Circadian clock genes are at it again. *Current Biology* 29(23): R1245-R1246.
- Gullan P, Cranston P. 2010. *The Insects. An outline of entomology*. 4th ed. Blackwell Science. 590 p.
- Hahn DA, Denlinger DL. 2011. Energetics of insect diapause. *Annual Review of Entomology* 56: 103-121.
- Kikukawa S, Chippendale, GM. 1983. Seasonal adaptations of populations of the southwestern corn borer, *Diatraea grandiosella*, from tropical and temperate regions. *Journal of Insect Physiology* 29: 561-567.
- Kostal V. 2011. Insect photoperiodic calendar and circadian clock: Independence, cooperation, or unity? *Journal of Insect Physiology* 57(5): 538-556.
- Kostal V. 2006. Eco-physiological phases of insect diapause. *Journal of Insect Physiology* 52: 113-127.
- Logarzo G, Gandolfo DE. 2005. Análisis del voltinismo y la diapausa en poblaciones de *Apagomerella versicolor* (Coleoptera: Cerambycidae) en el gradiente latitudinal de su distribución en la Argentina. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* 64(3): 68-71.
- López-Arriaga F, Pérez-Cruz C, López P, Flores S, Cancino J, Salvador-Figueroa M, Montoya P. 2022. Host selection for the rearing of *Doryctobracon areolatus* (Hymenoptera: Braconidae), a fruit fly parasitoid. *Phytoparasitica* 50: 117-125.
- Montoya P, Ayala A, Lopez L, Cruz J, Lopez F, Cadena C, Cancino J, Liedo P. 2017. Effect of *Diachasmimorpha longicaudata* releases on the native parasitoid guild attacking *Anastrepha* spp. larvae in disturbed zones of Chiapas, Mexico. *BioControl* 62: 581-593.
- Montoya P, Ayala A, Lopez P, Cancino J, Cabrera H, Cruz J, Martínez MA, Figueroa I, Liedo P. 2016. Natural parasitism in fruit fly (Diptera: Tephritidae) populations in disturbed areas adjacent to commercial mango orchards in Chiapas and Veracruz, Mexico. *Environmental Entomology* 42: 328-337.
- Montoya P, Cancino J, Ruiz L. 2012. Packing of fruit fly parasitoids for augmentative releases. *Insects* 3: 889-899.
- Montoya P, Cancino J, Zenil M, Santiago G, Gutierrez JM. 2007. The augmentative biological control component in the Mexican national campaign against *Anastrepha* spp. fruit flies. En: Vreysen MJB, Robinson AS, Hendrichs J. (eds.), *Area-wide control of insect pests: From research to field implementation*. Springer. Dordrecht, The Netherlands. Pp. 661-670.
- Montoya P, Liedo P, Benrey B, Cancino J, Barrera JF, Sivinski J, Aluja M. 2000. Biological control of *Anastrepha* spp. (Diptera: Tephritidae) in mango orchards through augmentative releases of *Diachasmimorpha longicaudata* (Ashmead) (Hymenoptera: Braconidae). *Biological Control* 18: 216-224.
- Mozhgan M, Ehsan B, Hamzeh I. 2017. Physiological and biochemical differences in diapausing and non-diapausing larvae of *Eurytoma plotnikovi* (Hymenoptera: Eurytomidae). *Environmental Entomology* 46: 1424-1431.
- Murillo FD, Cabrera MH, Barrera JF, Liedo P, Montoya P. 2015. *Doryctobracon areolatus* (Hymenoptera, Braconidae) a parasitoid of early developmental stages of *Anastrepha obliqua* (Diptera, Tephritidae). *Journal of Hymenoptera Research* 46: 91-105.
- Nakamura K. 2003. Effect of photoperiod on development and growth in a pentatomid bug, *Dolycoris baccarum*. *Entomological Science* 6: 11-16.
- Ovruski S, Aluja M, Sivinski J, Wharton R. 2000. Hymenopteran parasitoids of fruit-infesting Tephritidae (Diptera) in Latin America and the southern United States: Diversity, distribution, taxonomic status and their use in fruit fly biological control. *Integrated Pest Management Review* 5: 81-107.
- Ovruski SM, Schliserman P, Aluja M. 2016. Occurrence of diapause in neotropical parasitoids attacking *Anastrepha fraterculus* (Diptera: Tephritidae) in a subtropical rainforest from Argentina. *Austral Entomology* 55: 274-283.
- Salazar FS, Rebolledo RR, Carrillo RL, Aguilera AP. 2000. Factores ambientales y de la planta relacionados con la diapausa de hembras de *Tetranychus urticae* Koch (Acari: Tetranychidae) en Temuco, Chile. *Revista Chilena Entomológica* 27: 53-56.
- Salminen TS, Hoikkala A. 2013. Effect of temperature on the duration of sensitive period and on the number of photoperiodic cycles required for the induction of reproductive diapause in *Drosophila montana*. *Journal of Insect Physiology* 59: 450-457.
- Serra A, Ferreira M, García S, Santana L, Castillo M, Nolasco C, Morales P, Holler T, Roda A, Aluja M, Sivinski J. 2011. Establishment of the West Indian fruit fly (Diptera: Tephritidae) parasitoid *Doryctobracon areolatus* (Hymenoptera: Braconidae) in the Dominican Republic. *Florida Entomologist* 94: 809-816.
- Terao M, Hirose Y, Shintani Y. 2012. Effects of temperature and photoperiod on termination of pseudopupal diapause in the bean blister beetle, *Epicauta gorhami*. *Journal of Insect Physiology* 58(5): 737-742.
- Tauber MJ, Tauber CA, Masaki S. 1986. *Seasonal adaptations of insects*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Tanaka S. 1984. Seasonal variation in embryonic diapause of the striped ground cricket *Allonemobius fasciatus*. *Physiological Entomology* 9: 97-105.
- Xue FS, Zhu XF, Shao ZY (2001) Control of summer and winter diapause in the leaf-mining fly *Pegomyia bicolor* Wiedemann (Dipt. Anthomyiidae). *Journal of Applied Entomology* 125: 181-187.
- Yoshimura H, Tabuchi K, Uesugia R, Takahashi A. 2021. Effect of photoperiod on winter and summer diapause of the soybean pod borer *Leguminivora glycinivorella* (Lepidoptera: Tortricidae). *Journal of Asia-Pacific Entomology* 24: 246-253.
- Zhudong L, Gong P, Wu K, Sun J, Li D. 2006. A true summer diapause induced by high temperatures in the cotton bollworm, *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae). *Journal of Insect Physiology* 52: 1012-1020.