



Manejo evolutivo de plagas: las MOSCAS de la FRUTA

José Pablo Liedo Fernández, Jorge Toledo Arreola y Lorena Ruiz-Montoya

El éxito de programas para controlar enfermedades o plagas, como por ejemplo la estrategia de combatir a las moscas de la fruta mediante la producción de machos estériles, depende crucialmente de que entendamos las fuerzas evolutivas que han moldeado la biología de esas especies.

La aparición de resistencia de los insectos a los insecticidas es uno de los mejores ejemplos de cómo la evolución ocurre por selección natural en una escala de tiempo relativamente corta. A su vez, el concepto darwiniano de evolución mediante selección natural ha sido fundamental para desarrollar estrategias que permitan manejar la resistencia a los insecticidas. Los métodos de control, aun los de origen orgánico o ecológicamente amigables, constituyen factores selectivos fuertes para los insectos, por lo que es indispensable introducir un enfoque genético evolutivo en el diseño de las estrategias de control.

En este artículo presentamos otro caso de la aplicación del enfoque evolutivo en el manejo de plagas. Se trata de las moscas de la fruta y la *Técnica del Insecto Estéril* (TIE). Primero hacemos una breve descripción del problema que representan las moscas de la fruta, en qué consiste la TIE y cómo se ha aplicado para su control. Posteriormente, revisamos los conceptos de selección sexual y sistemas de apareamiento y cómo éstos tienen implicaciones en la aplicación de la TIE. Finalmente,

revisamos los avances en la investigación mostrando cómo el enfoque evolutivo ha permitido diagnosticar los principales problemas y proponer alternativas relativamente sencillas para su solución.





La aparición de resistencia a los insecticidas es uno de los mejores ejemplos de cómo la evolución ocurre por selección natural en una escala de tiempo relativamente corta

Las moscas de la fruta y la TIE

Las moscas de la fruta son insectos del Orden Díptera, Familia Tephritidae, cuyas larvas se alimentan y desarrollan en el interior de la pulpa de los frutos. Son reconocidas como las plagas de frutos de mayor riesgo en la mayoría de las regiones tropicales, subtropicales y templadas del mundo. Además del daño directo que ocasionan al agusanar la fruta, representan una limitación para la exportación y comercialización de frutas. Debido a su importancia económica, se han desarrollado diversos métodos de control, buscando evitar o minimizar el daño y reducir los efectos no deseados sobre otros organismos, el ambiente y la salud.

Uno de estos métodos de control es la Técnica del Insecto Estéril (TIE), que fue concebida por Knipling y Bushland en los años 50s y desarrollada y mejorada en los pasados 60 años (Dyck y colaboradores, 2005). A diferencia de la gran mayoría de los métodos de control de plagas, en los que se busca aumentar la mortalidad de la población plaga, la TIE es un método de control cuyo objetivo es reducir la natalidad. Para ello, se producen masivamente individuos de la especie en cuestión, se esterilizan mediante la exposición a rayos x o $gamma$, y se liberan en el campo, buscando



Figura 1. Vista aérea del Complejo Bioindustrial MOSCAMED-MOSCAFRUT ubicado en Metapa, Chiapas, donde semanalmente se producen más de 500 millones de machos estériles de mosca del Mediterráneo, más de 200 millones de mosca mexicana de la fruta estériles y más de 50 millones de parasitoides.

que compitan por apareamientos con individuos de la población silvestre. Los apareamientos que ocurren entre las hembras de la población silvestre y los machos estériles resultan en la no producción de progenie, y como consecuencia, hay una disminución en la tasa de crecimiento poblacional de la plaga.

Por su naturaleza, la TIE es un método de control de plagas muy específico, lo que minimiza significativamente el impacto sobre otros organismos y los efectos secundarios no deseados. Por la misma razón, es un método de control que requiere un profundo conocimiento de la biología del insecto plaga, especialmente de los factores que influyen en su comportamiento, su reproducción y en su dinámica poblacional.

Desde su desarrollo inicial en los años 50, y dado su éxito en la erradicación del gusano barrenador del ganado (*Cochiomyia homnivorax* Coquerel), la aplicación de la TIE se ha ampliado gradualmente a otras plagas (Dyck y colaboradores, 2005).

La primera aplicación de la TIE a gran escala contra moscas de la fruta fue hecha en la frontera sur de México para evitar la introducción de la mosca del Mediterráneo (*Ceratitis capitata* Wied) a nuestro país. Hacia finales de los años 70 se construyó la Planta de Cría y Esterilización de Mosca del Mediterráneo (MOSCAMED) en Metapa, Chiapas, que a la fecha sigue operando (Figura 1), y México sigue siendo un país libre de dicha plaga. Actualmente existen más de 30 plantas de producción y esterilización de diversas especies de moscas de la fruta en el mundo, localizadas en Argentina, Brasil, España, Estados Unidos, Chile, Guatemala, Israel, Jordán, Japón, Perú, Portugal, Tailandia y México.

A pesar del éxito alcanzado, la TIE, como cualquier técnica, no está exenta de fallas y siempre hay espacio para la innovación y el mejoramiento. Debido a las inversiones requeridas para su aplicación, es muy importante asegurar la mayor efectividad posible. Así, nuestras investigaciones han buscado contribuir a lograr esa mayor efectividad, a través de generar más y mejor conocimiento sobre la biología, el comportamiento y la ecología de estos insectos.

Asumiendo que los métodos de control involucran condiciones ambientales que ejercen una fuerza selectiva sobre el fenotipo de los insectos, y que dependiendo de la cantidad de variación fenotípica adaptativa (reproducción y sobrevivencia diferencial entre los fenotipos) y de su heredabilidad, será la respuesta de los insectos, hemos pretendido abordar nuestras investigaciones con un enfoque evolutivo, de manera que podamos reconocer y entender los patrones evolutivos de atributos o caracteres de las moscas que son ecológicamente importantes y que afectan nuestras medidas de control.

Selección sexual

La teoría de la selección sexual, inicialmente propuesta por Darwin (1871) para explicar los caracteres sexuales dimórficos que no se ajustaban a su concepto de selección natural, ha sido fundamental para conocer y comprender el comportamiento sexual de las moscas de la fruta. En el caso de la TIE, este conocimiento también ha resultado de utilidad práctica.

La selección sexual se produce por la competencia entre individuos de un sexo (generalmente machos) para elegir a, o ser elegido por, un individuo del sexo opuesto para efectuar la reproducción. La selección sexual se puede separar en dos componentes: selección epigámica o intersexual y la selección intrasexual. La primera consiste en la elección de la pareja; por ejemplo la selección que hace una hembra de una pareja entre un grupo de machos. La segunda consiste en las interacciones entre machos, o menos común, entre hembras, por ocupar un territorio o una jerarquía entre el grupo de machos (Andersson, 1994).

Trivers (1972) propuso que la selección sexual ocurre por la desigualdad en la inversión o gasto reproductivo que hacen los progenitores. Cualquier sexo que haga la mayor inversión reproductiva, considerando desde la producción del gameto hasta el cuidado de las crías, será un recurso limitado y valioso para el otro. Aunque generalmente son las hembras las que hacen esta mayor inversión, también existen especies en que son los machos.

Según Emlen y Oring (1977), esta disparidad en la inversión reproductiva, aunada a la relación de machos a hembras en disposición de aparearse (llamada *proporción operativa de sexos*) y otros factores ecológicos como el riesgo de depredación, la distribución del alimento, la disponibilidad de territorios o sitios de anidación, la duración de la temporada reproductiva y los requerimientos de la progenie, son los elementos que determinan el sistema de apareamiento de una determinada especie. Existe una amplia variedad de sistemas de apareamiento. De manera general se dividen en sistemas monógamos, polígamos y poliandros.

Sistema de apareamiento *lek*-polígamo

Algunas especies de moscas de la fruta presentan un sistema de apareamiento conocido como *lek*-polígamo (Aluja y Norrbom, 2000). En este sistema, los machos no participan o colaboran en el cuidado de las crías, no defienden recursos ni parejas. En lugar de esto, los machos se agregan y establecen



La selección sexual se produce por la competencia entre individuos de un sexo (generalmente machos) para elegir a, o ser elegido por, un individuo del sexo opuesto para efectuar la reproducción

territorios donde se muestran y hacen sus despliegues para las hembras. Estas agregaciones de machos en actividad de cortejo son llamadas *lek* (derivado de la palabra sueca que significa “jugar”). Este sistema se caracteriza por:

- una falta de sincronía en la receptividad sexual de las hembras,
- una proporción operativa de sexos fuertemente sesgada hacia machos (en cada momento son muchos más los machos en búsqueda de apareamiento que las hembras),
- una temporada larga de reproducción, y
- abundancia de recursos, o éstos son imprevisibles en tiempo y espacio, o muy difíciles de defender (monopolizar).

En un *lek*, usualmente una proporción pequeña de los machos representa una alta proporción de los apareamientos. El sistema *lek*-polígamo se ha reportado en aves, peces, ranas, murciélagos, antílopes e insectos.

Implicaciones de la selección sexual en la TIE

Para la exitosa aplicación de la TIE es necesario producir una gran cantidad de insectos, esterilizarlos (con irradiaciones de Cobalto 60, Cesio 137 o rayos X) y liberarlos en el campo, procurando que estos insectos estériles tengan una buena calidad; esto es, que

los machos estériles sean capaces de localizar los sitios de agregación, establecer y defender su territorio dentro de un *lek* (usualmente el envés de una hoja), atraer a las hembras que visitan el *lek*, y finalmente lograr la aceptación de la hembra para aparearse y transferir su esperma estéril.

Durante el proceso de colonización o adaptación a las condiciones de cría masiva, las altas densidades que se manejan, y en general las condiciones artificiales que se requiere utilizar, difieren de las condiciones naturales en las que habitan estas moscas. En la Tabla 1 se hace una comparación de las condiciones que caracterizan un sistema de *lek* polígamo en la naturaleza y las condiciones en una cría masiva.

Entendiendo los factores que determinan el sistema de apareamiento en la naturaleza, se puede anticipar que ese proceso de colonización resultará en una selección rápida e intensa sobre el comportamiento (Harris y colaboradores, 1986; Aluja y Norrbom, 2000). Estos cambios de comportamiento pueden implicar una menor capacidad de los machos estériles de competir, bajo condiciones naturales, con los machos silvestres, lo que finalmente se reflejaría en una pérdida de la efectividad y pondría en riesgo el éxito de la TIE.

En 1996, McInnis y colaboradores reportaron el primer caso de resistencia a la TIE en moscas de la fruta. Esto sucedió en Kauai, una de las islas de Hawaii, en donde por varios años se hicieron liberaciones continuas de moscas estériles procedentes de una cepa que llevaba más de 50 años bajo condiciones de cría masiva. Se observó que durante el cortejo, las hembras silvestres de esta isla rechazaban como pareja a los machos estériles, lo que no sucedía con hembras de otras islas (McInnis *et al.*, 1996). Este caso es una clara evidencia de los cambios de comportamiento ocasionados por la selección sexual que resulta por las condiciones en las que se producen los insectos estériles.

Tabla 1. Características de un sistema de apareamiento *lek*-polígamo y condiciones prevalecientes en una cría masiva de moscas de la fruta

Condición	Sistema <i>lek</i> -polígamo	Cría masiva
Densidad de población	Baja	Muy alta
Disponibilidad de recursos	No monopolizables	No monopolizables
Proporción operativa de sexos	Sesgada a machos	Cercana 1:1
Riesgo depredación	Alto	Nulo
Territorios sin recursos	Sí hay y se defienden	No hay
Periodo reproductivo	Largo	Corto
Implicación de la elección del sitio de oviposición en la sobrevivencia de la progenie	Alta importancia	Nula importancia

Los avances de la investigación

Desde los inicios del desarrollo de la TIE se reconocieron los posibles efectos adversos de la irradiación ionizante usada en la esterilización de los insectos. Desde entonces, se han realizado una gran variedad de experimentos para entender y evaluar tales efectos, entre los que destacan la comparación del desempeño de las moscas estériles con el de sus contrapartes silvestres. De estas investigaciones es posible establecer tres conclusiones generales:

1. La competitividad sexual de los machos estériles sí se reduce por las radiaciones ionizantes utilizadas para esterilizarlos;
2. sin embargo, los efectos adversos de la cría masiva sobre la competitividad sexual suelen ser más importantes que los de la radiación. Estos efectos probablemente son el resultado de una selección inconsciente e involuntaria durante el proceso de cría; y
3. no es posible detectar la pérdida de competitividad sexual en pruebas de laboratorio. La manera más efectiva para evaluar este atributo es mediante pruebas de competitividad sexual entre moscas estériles y silvestres en jaulas de campo.

A partir de este conocimiento, y con el objetivo de hacer más eficiente la técnica, la investigación más reciente se ha encaminado a responder las siguientes preguntas: ¿cuáles son los atributos o características que determinan el éxito en el apareamiento de los machos silvestres? ¿Qué podemos hacer para mejorar el desempeño de los machos estériles y por lo tanto mejorar la efectividad de la TIE? Para responder a estas preguntas, la observación del comportamiento sexual de estos insectos en condiciones naturales y artificiales, y la teoría sobre selección sexual como marco teórico, han sido de importancia fundamental.

Los estudios sobre el comportamiento sexual de la mosca del melón realizados en Japón y de la mosca del Mediterráneo, realizados en Hawai, Israel y Costa Rica, principalmente, así como nuestras propias observaciones, nos indicaron que los machos estériles, a pesar de haber estado bajo condiciones de cría masiva por periodos de 10 y hasta 50 años, eran capaces de localizar los sitios de agregación, incorporarse a estos *leks* y defender su territorio. Sin embargo, en muy pocas ocasiones sus cortejos resultaban en la aceptación de los machos por parte de las hembras silvestres, y rara vez terminaban en cópula.

Desde los inicios del desarrollo de la TIE se reconocieron los posibles efectos adversos de la irradiación ionizante usada en la esterilización de los insectos



Utilizando técnicas de video grabación y análisis en cámara lenta, fue posible describir de manera detallada el cortejo (Figura 2) que normalmente realiza un macho para atraer y lograr la aceptación de una hembra (Figura 3). Al comparar los cortejos de machos silvestres y estériles, fue posible encontrar que aunque los diferentes componentes del cortejo son los mismos (exposición de feromona; Figura 2, movimiento y vibración de las alas, movimiento giratorio de la cabeza, salto), los machos silvestres se caracterizaron por dedicar mayor tiempo en cada uno de estos componentes del cortejo. Es decir, el cortejo de los machos silvestres es mucho más elaborado (Lux y colaboradores, 2002).

La elección de pareja es uno de los tópicos más controversiales en la literatura sobre selección sexual (Andersson, 1994). En varios sistemas de apareamiento, las hembras seleccionan a sus parejas en función de los beneficios materiales. Sin embargo, se supone que las hembras de las especies que forman *leks*, lo único que obtienen de la pareja seleccionada

son “genes”. Aceptando esta hipótesis de los “genes buenos” como válida, sería de esperarse que estas hembras, dado que normalmente se aparean de una a tres veces en su vida, debieran ser muy selectivas.

Las observaciones sobre el comportamiento reproductivo de la mosca del Mediterráneo en jaulas de campo nos sugirieron que la selectividad de las hembras estériles se perdía gradualmente. Esto pudiera atribuirse a las altas densidades que se manejan en las jaulas de reproducción de la planta de cría masiva, aunado a la proporción operativa de sexos de 1:1 —o muy cercana— lo que hace que las hembras muy selectivas tengan pocas posibilidades de reproducirse. La progenie resultante probablemente sea descendiente de las hembras menos selectivas, que se aparearon más rápido. Bajo estas condiciones y a través del tiempo, es de esperarse que la mayoría de las hembras producidas en masa sean poco selectivas y, por lo tanto, los machos con los que se aparean no requieren de elaborados cortejos para lograr su aceptación y reproducción. En otras palabras, las condiciones de cría masiva seleccionan hembras poco selectivas, machos que realizan cortejos poco elaborados y apareamientos rápidos.

¿Cómo evitar esta selección por hembras poco selectivas y machos con cortejos poco elaborados? Una alternativa lógica es tratar de simular las condiciones naturales. Sin embargo,



Figura 2. Mosca mexicana de la fruta *Anastrepha ludens* (Loew). Macho en posición de llamado liberando feromona. La marca azul en el tórax permite la identificación en el experimento (fotografía de A. Jessup).



Figura 3. Hembra de *Anastrepha ludens* en posición de reposo.

esto se contrapone con la necesidad de producir las enormes cantidades de insectos estériles que se requieren para lograr el control de una plaga. Por ejemplo, la planta MOSCAMED produce 500 millones de machos estériles por semana.

Basándonos en las observaciones y sugerencias hechas por Briceño y Eberhard en Costa Rica (Aluja y Norrbom, 2000), se nos ocurrió que la introducción de paneles horizontales en las jaulas de reproducción, aumentarían la superficie de pose de las moscas, con lo que las hembras tendrían mayor oportunidad de observar y elegir a los machos, sin necesidad de reducir la densidad total de insectos por jaula. Estos paneles horizontales, además, permitirían reducir la frecuencia de interrupción de los cortejos. Otra idea fue la de provocar, de manera deliberada, una asincronía en la edad de las moscas, buscando tener una mayor proporción de machos que hembras maduras sexualmente. Es decir, modificar la proporción operativa de sexos y forzar la competencia entre machos por aparearse (selección intrasexual o competencia por concurso).

Diseñamos entonces un experimento en el que poblaciones experimentales derivadas de una colecta de moscas silvestres se colonizaron o adaptaron a condiciones de cría masiva bajo tres sistemas distintos (insertos, proporción de sexos, y el testigo –sistema tradicionalmente utilizado en MOSCAMED). Los

insectos se criaron por un año (10 a 12 generaciones) en cada una de estas condiciones; y el proceso completo, partiendo desde la colecta de la población silvestre, se repitió en tres ocasiones (Liedo y colaboradores, 2007).

Al cabo de tres años de experimentación, fue posible determinar que, efectivamente, la introducción de paneles horizontales en las jaulas de reproducción permitió producir insectos estériles más competitivos. El proceso de selección hacia una simplificación del cortejo no se evitó, pero este “deterioro” del comportamiento de cortejo fue más lento, lo cual contribuye a una mayor efectividad de la TIE.

Otro ejemplo del enfoque evolutivo en la investigación aplicada al control de las moscas de la fruta, lo constituye la investigación en genética de poblaciones para determinar el grado de aislamiento reproductivo entre poblaciones y por lo tanto la viabilidad de utilizar una misma cepa de moscas estériles para el control de diferentes poblaciones. También hemos aplicado este enfoque para analizar las interacciones con las plantas hospederas. ¿Cambia la preferencia de plantas hospederas de acuerdo a su disponibilidad? ¿En función del tiempo?

Corolario

La domesticación de plantas y animales y el consecuente desarrollo de la agricultura han permitido la sobrevivencia de la especie humana y de las especies que hacen uso y se han adaptado a estos nuevos ecosistemas. Las plagas son poblaciones de organismos vivos que se han adaptado a este ambiente creado por la especie humana. El desarrollo de métodos de control y estrategias para su manejo, requiere forzosamente entender cómo estos organismos responden a los cambios en su ambiente, naturales o derivados del manejo de los cultivos y los insectos mismos. La teoría darwiniana de evolución por selección natural nos ofrece el marco conceptual fundamental

para poder comprender la respuesta de los insectos, y así contar con los elementos que nos permitan desarrollar estrategias de control que sean más efectivas, duraderas y ambientalmente amigables.



José Pablo Liedo Fernández y Jorge Toledo Arreola

son investigadores del Departamento de Entomología Tropical, Área de Sistemas de Producción Alternativos, Unidad Tapachula.

pliedo@ecosur.mx

jtoledo@ecosur.mx

Lorena Ruiz-Montoya es investigadora del Departamento de Ecología y Sistemática Terrestre, Área de Conservación de la Biodiversidad, Unidad San Cristóbal de las Casas.

lruiz@ecosur.mx

Bibliografía

- Aluja, M., Norrbom, A. (Eds.) (2000), *Fruit flies (Tephritidae): Phylogeny and Evolution of Behavior*, CRC Press, 944 p.
- Andersson, M. (1994), *Sexual Selection*, Princeton University Press, Princeton, 599 p.
- Darwin, C. (1871), *The Descent of Man and Selection in Relation to Sex*, Princeton University Press, Princeton, 1981, 475 p.
- Dyck, V. A., Hendrichs, J., Robinson, A. S. (Eds.) (2005), *Sterile Insect Technique. Principles and Practice in Area-Wide Integrated Pest Management*, Springer, The Netherlands, 787 p.
- Emlen, S. T., Oring, L. W. (1977), "Ecology, Sexual Selection and the Evolution of Mating Systems", *Science* 197, 215-223.
- Harris, D. J., Wood, R. J., Bailey, S. E. R. (1986), "Selection for Fast and Slow Mating Lines in the Medfly and Analysis of Elements of Courtship Behaviour", en Mangel, M., J. R. Carey y R. E. Plant (Eds.), *Pest Control: Operations and Systems Analysis in Fruit Fly Management*, Springer-Verlag, pp. 163-178.
- Liedo, P., Salgado, S., Oropeza, A., Toledo, J. (2007), "Improving Mating Performance of Mass-reared Sterile Mediterranean Fruit Flies (Diptera: Tephritidae) through Changes in Adult Holding Conditions: Demography and Mating Competitiveness", *The Florida Entomologist* 90, 33-40.
- Lux, S., Munyiri, F. N., Vilardi, J. C., Liedo, P., Economopoulos, A., Hasson, O., Quilici, S., Gaggl, K., Cayol, J. P., Rendon, P. (2002), "Consistency in Courtship Patterns among Populations of Medfly (Diptera: Tephritidae): Comparisons among Wild Strains and Strains Mass Reared for SIT Operations", *The Florida Entomologist* 85, 113-125.
- McInnis, D. O., Lance, D. R., Jackson, C. G. (1996), "Behavioral Resistance to the Sterile Insect Technique by Mediterranean Fruit Fly (Diptera: Tephritidae) in Hawaii", *Annals of the Entomological Society of America* 89, 739-744.
- Trivers, R. L. (1972), "Parental Investment and Sexual Selection", en Campbell, B. G. (Ed.), *Sexual Selection and the Descent of Man*, Aldine, Chicago, 378 p.



