

UNIVERSIDAD DE PANAMÁ

VICERRECTORÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

PROGRAMA CENTROAMERICANO DE MAESTRÍA EN ENTOMOLOGÍA

LA FRECUENCIA DE ALETEO, UNA LLAMADA DE APAREAMIENTO EN EL
GUSANO BARRENADOR DEL GANADO *Cochliomyia hominivorax* (COQUEREL).

YOSIAT AMETH VEGA ROVIRA

TESIS PRESENTADA COMO UNO DE LOS REQUISITOS PARA OPTAR AL

GRADO DE MAESTRO EN ENTOMOLOGÍA

PANAMÁ, REPÚBLICA DE PANAMÁ

2025

LA FRECUENCIA DE ALETEO UNA LLAMADA DE APAREAMIENTO EN EL
GUSANO BARRENADOR DEL GANADO *COCHLIOMYIA HOMINIVORAX*
(COQUEREL)

TESIS

Sometida para Optar al Título de Magíster en Ciencias con Énfasis en Entomología

VICERRECTORIA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

El permiso de la publicación y reproducción parcial o total de este documento debe ser
obtenido en la Vicerrectoría de Investigación y Postgrado

APROBADO

_____ Asesor

 _____ Jurado

_____ Jurado

Dedicatoria

Dedico con todo mi amor y aprecio esta tesis a mi madre, a mi abuela Silvia, familiares y al doctor Juan A. Bernal Vega; ya que han sido tanto un apoyo como referencia de superación y resiliencia con sus consejos y experiencias que han servido para encaminarme en esta forma de vida. Por esta razón, les ofrezco este trabajo en homenaje a todos sus esfuerzos, dedicación y por contribuir en la formación de la persona soy.

Agradecimiento

Expreso mi más sincero agradecimiento a mis tutores de tesis: Alex Arp, Agustín Sagel y José R. Loaiza cuya experiencia, paciencia y apoyo constantes fueron fundamentales para la realización de este trabajo. Su confianza en mí me impulsó a seguir y superar los retos y desafíos de esta investigación. También agradezco a mi familia por el apoyo incondicional, especialmente a mi madre por ayuda; también al personal del Mosquito Team de INDICASAT y de la misma manera a las instituciones involucradas en la realización de este proyecto: PCMENT, VIP-UP, COPEG, USDA-ARS, ya que sin su intervención y logística esta investigación no se podría haber llevado la realización de este proyecto.

Índice General

Contenido

Resumen	11
Abstract	12
Introducción	13
Revisión Bibliográfica	20
La mosca del gusano barrenador del ganado del nuevo mundo	20
Técnica de Insecto Estéril	21
Comunicación acústica en el orden Diptera	26
Comportamiento reproductivo en <i>Cochliomyia hominivorax</i>	28
Frecuencia de aleteo en moscas superiores	31
¿Factores que influyen en la frecuencia de aleteo?	33
Efecto de la producción de insectos en masa sobre la frecuencia de aleteo	35
Hipótesis de trabajo	37
Objetivos	38
Objetivo General	38
Objetivos específicos	38
Materiales y Métodos	39

Protocolo de grabación de frecuencias fundamentales de aleteo (WBF) de <i>C. hominivorax</i>	39
Recopilación de sonido de la frecuencia de aleteo	39
Análisis de datos	43
Resultados	44
Comparación de las variables de respuesta y covariables entre los machos Yaviza, J06 no irradiados, y J06 irradiados (Estado de pre-cópula)	44
Comparación de las variables de respuesta y covariables entre los machos Yaviza, J06 no irradiados, y J06 irradiados (Estado de post-cópula)	49
Comparación de las variables de respuesta y covariables entre las hembras Yaviza, J06 no irradiados, y J06 irradiados (Estado de Pre-cópula)	54
Comparación de las variables de respuesta y covariables entre las hembras Yaviza, J06 no irradiados, y J06 irradiados (Estado de Post-cópula)	59
Discusión	64
Conclusiones	71
Recomendaciones	72
Bibliografía	73
Anexos	80
Glosario	80

Índice de Tablas

Tabla 1. Literatura sobre el comportamiento reproductivo de <i>C. hominivorax</i>	28
Tabla 2. Literatura sobre el estudio de la frecuencia de aleteo en moscas superiores.	31
Tabla 3. Grupos de estudio, <i>Cochliomyia hominivorax</i>	42
Tabla 4. Variables de respuestas y covariables asociadas al sonido de machos de las cepas Y23, J06 y J06 Irradiados en estado de pre-cópula.	44
Tabla 5. Modelo lineal generalizado de frecuencias fundamentales de aleteo de machos en estado de pre-cópula.	48
Tabla 6. Variables de respuestas y covariables asociadas al sonido de machos de las cepas Y23, J06 y J06 Irradiados en estado de post-cópula.	49
Tabla 7. Modelo lineal generalizado de frecuencias fundamentales de aleteo de machos en estado de post-cópula.	53
Tabla 8. Variables de respuestas y covariables asociadas al sonido de hembras de las cepas Y23, J06 y J06 Irradiados en estado de pre-cópula.	54
Tabla 9. Modelo lineal generalizado de frecuencias fundamentales de aleteo de hembras en estado de pre-cópula.	58
Tabla 10. Variables de respuestas y covariables asociadas al sonido de hembras de las cepas Y23, J06 y J06 Irradiados en estado de post-cópula.	59
Tabla 11. Modelo lineal generalizado de frecuencias fundamentales de aleteo de hembras en estado de post-cópula.	63

Índice de Figuras

Fig. 1. Distribución de reporte de casos de gusano barrenador del ganado <i>Cochliomyia hominivorax</i> en Costa Rica, Nicaragua y Panamá para agosto de 2024.	24
Fig. 2. Cámara transparente y equipo de grabación de frecuencias de aleteo de <i>C. hominivorax</i>	40
Fig. 3. Puntos de referencia de la morfología del ala. P. Hickner 2024.	43
Fig. 4. Análisis de espectrogramas del sonido efectuado por machos en estado de pre-cópula.	46
Fig. 5. Frecuencia fundamental de alteo de machos en estado de pre-cópula.	47
Fig. 6. Matriz de correlación entre Frecuencia fundamental de aleteo (WBF) de machos en estado de pre-cópula y covariables, peso seco y largo-ancho de alas.	48
Fig. 7. Análisis de sonido efectuado con el software Audacity 3.6.1; Machos post-cópula.	51
Fig. 8. Frecuencia fundamental de alteo de machos en estado de post-cópula.	52
Fig. 9. Matriz de correlación entre Frecuencia fundamental de aleteo (WBF) de machos en estado de post-cópula y covariables, peso seco, y largo-ancho de alas.	53
Fig. 10. Análisis de sonido efectuado con el software Audacity 3.6.1. Hembras pre-cópula.	56
Fig. 11. Frecuencia fundamental de alteo de hembras en estado de pre-cópula.	57
Fig. 12. Matriz de correlación entre frecuencia fundamental de aleteo (WBF) de hembras en estado de pre-cópula y covariables, peso seco, y largo-ancho de alas.	58

Fig. 13. Análisis de sonido efectuado con el software Audacity 3.6.1; Hembras post-cópula.
.....61

Fig. 14. Frecuencia fundamental de alteo de hembras en estado de pre-cópula.....62

Fig. 15. Matriz de correlación entre frecuencia fundamental de aleteo (WBF) de hembras
en estado de post-cópula y covariables peso seco y largo-ancho de alas.63

Abreviaturas

GBG: Gusano barrenador del ganado

NWS: New world screwworm

SIT: Sterile insect technique

WBF: Wingbeat frequency

Y23: Yaviza 2023

J06: Jamaica 2006

J06Irr: Jamaica 2006 Irradiada

COPEG: Comisión Panamá-Estados Unidos para la erradicación del gusano barrenador

-dB: Decibelios

Hz: Hertz

Resumen

La comunicación con sonido en insectos destaca dentro de los comportamientos que generan señales específicas de reconocimiento entre los individuos de cada especie. En el Orden Diptera, estos sonidos son provocados durante el vuelo por la frecuencias de aleteo fundamental (WBF). Se estima que aproximadamente 120,000 especies de dípteros superiores presentan alta sensibilidad a los sonidos generados por el WBF. Esto incluye al Gusano Barrenador del Ganado, *Cochliomyia hominivorax*, una plaga en el sector pecuario que se encuentra en etapa re-infestación de su rango de distribución original en Centro América. Actualmente, existe escasa información sobre el WBF en la Familia Calliphoridae, y en el caso específico de *C. hominivorax*, esta información no ha sido documentada. El propósito de este estudio fue comparar el WBF generado por individuos de las cepas Jamaica 2006 – No irradiada (J06), Jamaica 2006 Irradiada (J06Irr) y Yaviza 2023 o cepa de re-infestación (Y23). Igualmente, investigamos la influencia de factores como sexo, tratamiento de irradiación, peso corporal, tamaño de ala, y nivel apareamiento (pre-cópula y post-cópula) sobre el WBF entre estos grupos de *C. hominivorax*. Encontramos que existen diferencias estadísticamente significativas entre los WBFs emitidos por los machos de Y23, J06 y J06Irr, tanto en estado de pre-cópula como también en estado de post-cópula. También encontramos diferencias estadísticamente significativas entre los WBFs emitidos por las hembras de Y23, J06 y J06Irr, pero solo en estado de post-cópula. Futuros estudios tendrán que determinar si las diferencias en el fenotipo acústico encontradas entre Y23 y la cepa de dispersión J06 irradiada, tienen influencia sobre el éxito reproductivo y la competitividad de los insectos irradiados liberados.

Abstract

Acoustic communication in insects stands out among behaviors that generate species-specific recognition signals between individuals. In the order Diptera, these sounds are produced during flight by the fundamental wing beat frequency (WBF). It is estimated that approximately 120,000 species of higher dipterans exhibit high sensitivity to sounds generated by WBF. This includes the New World Screwworm, *Cochliomyia hominivorax*, a livestock pest currently undergoing re-infestation within its original distribution range in Central America.

At present, there is limited information regarding WBF within the family Calliphoridae, and specifically for *C. hominivorax*, such data remain undocumented. The aim of this study was to compare the WBF generated by individuals from three strains: Jamaica 2006 – Non-irradiated (J06), Jamaica 2006 – Irradiated (J06Irr), and Yaviza 2023, representing the re-infestation strain (Y23). Additionally, we investigated the influence of factors such as sex, irradiation treatment, body weight, wing size, and mating status (pre-copula and post-copula) on WBF across these *C. hominivorax* groups.

We found statistically significant differences in WBFs emitted by males of Y23, J06, and J06Irr, both in pre-copula and post-copula states. Statistically significant differences were also observed among females of Y23, J06, and J06Irr, but only in the post-copula state. Future studies must determine whether the acoustic phenotype differences identified between Y23 and the irradiated dispersal strain J06 affect the reproductive success and competitiveness of the released irradiated insects.

Introducción

Actualmente conocemos que uno de los factores que puede presentarse en sujetos con reproducción sexual es poder comunicarse entre sí y estos intercambios de señales pueden ocurrir mediante diferentes formas como la vista, el olfato, el sonido o el tacto y, en cuantiosas ocasiones, se presentan en combinaciones complejas (Candolin, 2003). Por otra parte, en el caso de algunas especies la producción de sonidos puede ser un factor de aislamiento, ya que estos cumplen un rol en la atracción de pareja; dado que los insectos poseen receptores específicos para estas llamadas; lo cual le permite evaluar a sus posibles parejas y su competitividad.

Asimismo, en los insectos la comunicación acústica forma parte de sus comportamientos como el cortejo, agresión, reclutamiento social y defensa, ya que la función principal de las señales acústicas es la comunicación intraespecífica (Sanborn, 2008). De la misma manera, Bennet-Clark, (1998) expresa que las señales sonoras brindan información sobre la especie, sexo, condición física y posición del emisor; ya que la comunicación acústica en insectos podría considerarse como una conexión entre morfología, fisiología y el entorno. Dado que, los insectos que utilizan señales acústicas están bajo presión selectiva para mantener la especificidad en sus señales; dado que estas emisiones sonoras cumplen el rol de atrayentes en la búsqueda de pareja.

De acuerdo con la premisa anterior Greenfield, (2016), afirma que, la comunicación acústica en insectos es funcional dentro del contexto reproductivo, porque las emisiones acústicas son parte de comportamientos como el anuncio sexual, cortejo, competencia

intersexual, exhibición o defensa del territorio; destaca que los sonidos emitidos por dípteros en su mayoría se encuentran en frecuencias inferiores a los 1,200 Hertz (Hz), donde este grupo de insectos presenta una audición del tipo no timpánica.

Huettel, (1976), menciona que, tanto la producción de sonido como la respuesta a estos por parte de los insectos esta correlacionada con la competitividad en su apareamiento; ya que ciertos sonidos están arraigados con algunos comportamientos específicos, como los sonidos emitidos por el aleteo, donde estos pueden variar en su contenido armónico y son inherentes al vuelo, la agresión y el comportamiento precopulatorio en la mosca de la fruta del Caribe *Anastrepha suspensa* (Loew). Entonces, estas emisiones sonoras pueden ser utilizadas para medir la calidad de los insectos. De la misma manera Webb *et al.*, (1981), en su estudio de monitoreo de la calidad de los insectos destacan que, los sonidos emitidos por los insectos presentan asociaciones en comportamientos específicos como el vuelo, apareamiento, agresión, reconocimiento y estrés; aquí los sonidos producidos por el aleteo en algunos casos forman parte del comportamiento de apareamiento y estos sonidos son continuos en forma de ondas complejas y periódicas.

Ewing, (1978), menciona que, los estudios enfocados en la comprensión del comportamiento y la comunicación dentro del orden Díptera son escasos por dos razones contundentes: este grupo no presenta comportamiento social y la comunicación está vinculada casi exclusivamente a conductas sexuales inherentes al cortejo. Por otra parte, especies dentro de Calliphoridae exhiben conductas relativamente simples en su cortejo; los machos responden a estímulos visuales generalizados, como el movimiento de objetos oscuros de similar tamaño de sus posibles parejas y/o contrapartes intentando atraparlos;

también se conoce que incluso los estímulos visuales no son fundamentales para que se produzca el apareamiento, ya que este puede ocurrir en la oscuridad.

A su vez, las hembras pueden decidir aceptar o rechazar la cópula en un lapso reducido de tiempo a un par de segundos, lo que restringe un intercambio de señales complejas con sus contrapartes masculinas (Ewing, 1978). Los sonidos ocasionados por el vuelo, principalmente en moscas superiores (Brachycera) son creados por su aleteo, al caminar o estar en reposo, al vibrar sus alas de forma controlada. Sueur *et al.*, (2005) sobre la radiación de sonido, utilizando a *Lucilia sericata* y determinaron que el sonido del vuelo es producido por la frecuencia de aleteo (wingbeat).

Hall *et al.*, (2015), en su investigación sobre la diversidad cinemática en halterios de 26 familias de moscas, entre ellas Calliphoridae, reportan que la frecuencia de aleteo de esta familia se encuentra entre los 185 a 200 Hz aproximadamente. De la misma forma, Pinto *et al.*, (2022), en su estudio wingbeat y su rol como señal de comunicación en moscas Calyptrate, reportan para *Sarcophaga crassipalpis* (169 Hz), *Calliphora dubia* (186 Hz), *Lucilia sericata* (213 Hz) y *Musca vetustissima* (224 Hz); sugirieron que el wingbeat sirven como una señal, especialmente en la comunicación sexual dado por su dimorfismo sexual, donde las emisiones sonoras por wingbeat presentan una variabilidad mayor en los machos y las señales emitidas por las hembras pueden ser reconocidas por machos.

Tercel *et al.*, (2018), reportaron en su estudio de agrupación filogenética sobre el aleteo asociado a variables morfológicas en diferentes órdenes de insectos, que el orden Díptera presenta un rango en su frecuencia de aleteo entre 59-557 Hz. Así mismo, Robert &

Göpfert, (2002), recalcan que aproximadamente 120,000 especies de dípteros superiores poseen en sus antenas órganos mecano sensoriales (Órgano de Johnston), que les proveen de la capacidad para detectar vibraciones mecánicas como las ondas sonoras; lo que les permite a las moscas superiores como *Cochliomyia hominivorax*, el reconocimiento acústico intraespecífico, control del vuelo y posiblemente, la ecolocalización a corto alcance. Por otra parte, *Cochliomyia hominivorax* (Coquerel 1858), o gusano barrenador del nuevo mundo (NWSF), gusano barrenador del ganado (GBG); es una mosca perteneciente a la familia Calliphoridae; la cual presenta un vuelo poderoso, con un desplazamiento rápido que le ayuda en la búsqueda de hospederos con heridas o mucosas expuestas donde coloca sus huevos; sus estadios larvarios son parásitos obligados, que causan una miasis traumática (Kaufman *et al.*, 2020; Mastrangelo & Welch, 2012).

Además, el comportamiento sexual de *C. hominivorax* presenta algunas singularidades que son descritas en los trabajos de (Broce, 1980; Crystal, 1977; Crystal & Guillot, 1978; Guillot *et al.*, 1978; Krafur, 1978; Thomas, 1991); aquí los machos pueden encontrarse agrupados, pero no en forma de enjambres (swarm) o encontrarse solos; ya que estos machos son territoriales y defienden un espacio aproximado de tres metros a la redonda donde se posan a la espera de potenciales parejas e incluso llegan a atacar a los otros insectos u otros machos invasores que compiten por el sitio donde se encuentran posados.

Krafur, (1978), reportó que, el comportamiento de cortejo en los machos de *C. hominivorax*, se distancia de una respuesta agresiva a la presencia de su contraparte femenina; asignándole el nombre de “Golpe de Apareamiento”, el cual está formado por tres acciones: el golpe, el toque, y el intento de cópula. Mientras que, Broce, (1980), detalla

que el comportamiento de cortejo realizado por las hembras las hembras vírgenes, estas realizan una serie de toques cuando están cerca de los machos; esto sucede luego de dar pequeños saltos o un vuelo corto ondulante sobre los machos, al que llamó “Vuelo de Solicitud”.

También, Broce, (1980), expone que las señales sonoras pueden ser una variable dentro del comportamiento sexual de *C. hominivorax*; ya que los machos en sus intentos de cópula emiten sonidos agudos característicos; de la misma manera, cuando el macho golpea a las hembras y estas rechazan la cópula, ellos emiten sonidos de una corta amplitud, los cuales pueden atraer a otros machos que intentarán copular con la hembra.

La presente investigación se enfocó en llenar el vacío de conocimiento sobre la acústica del vuelo de *C. hominivorax* y los perfiles de sonido producidos por las cepas utilizadas en el sistema de insecto estéril (SIT) y una cepa silvestre; además, de su posible rol en comportamientos de apareamiento. Así, aprovecharon los avances de la última década con los equipos de audio y grabación de sonido, al mejorar su calidad, precisión y fidelidad.

También, la mejora de los programas de edición y captura de audio permitieron el monitoreo, recolección e identificación con un mayor grado de exactitud en los sonidos producidos por las frecuencias de aleteos (wingbeat); de esta forma, las señales acústicas pueden constituirse en una variable relevante dentro del comportamiento sexual.

En la actualidad, ninguna investigación se ha enfocado en la obtención y comparación de perfiles acústicos de *Cochliomyia hominivorax*, por medio de la implementación de análisis bioacústicos en sus diferentes estados fisiológicos (pre-cópula y post-cópula). Cabe

destacar que, la frecuencia fundamental de aleteo (WBF) de estas moscas puede ser participe en su comunicación sexual; pudiendo está correlaciona con co-variables que pueden determinar o afectar la competitividad; especialmente en machos y su éxito en la supresión de las poblaciones silvestres.

No obstante, varios investigadores como Alley & Hightower, (1966); Arthur *et al.*, (2015); Bakri *et al.*, (2005); Bakri *et al.*, (2021); Bush & Neck, (1976); Crystal, (1979); Hosain *et al.*, (2023); Pitti *et al.*, (2011); Rodrigues Garcia, (1987); Yan *et al.*, (2019), proponen que existen diversas co-variables como; edad, edad de irradiación, tamaño, dieta, dosis de irradiación, peso, tiempo y temperatura de enfriamiento de las pupas al ser irradiadas, tiempo de colonización y genética de los insectos, entre otras, las cuales pueden influir sobre la emisión de WBF. Considerando, que en la actualidad *C. hominivorax* se encuentra en franca expansión desde Panamá hacia Norteamérica, desde mediados del año 2023 la Comisión Panamá – Estados Unidos para la Erradicación y Prevención del Gusano Barrenador del Ganado (COPEG) declaró la alerta zoonosanitaria por la reintroducción de esta especie fuera del territorio del área de la barrera biológica que 20 millas náuticas que se mantenía sobre Panamá en el tapón del Darién (COPEG, 2025). Además, actualmente COPEG se reporta casos de miasis por *C. hominivorax* desde Panamá hasta México; en Panamá se han reportado 49,578 hasta agosto del 2025. Por esta razón, y escasa información sobre la frecuencia fundamental de aleteo (WBF), buscamos determinar y comparar la WBF emitidas por el vuelo de las moscas del gusano barrenador en sus estados fisiológicos pre-cópula y post-cópula en la cepas Yaviza y Jamaica 2006.

Las observaciones realizadas en este estudio se convierten en los primeros pasos para conocer la inferencia del sonido en el comportamiento sexual de *C. hominivorax*. Donde la información generada podría ser utilizada como un parámetro en la producción masiva de insectos, y un posible complemento en el monitoreo de *C. hominivorax* en campo durante su etapa de re-infestación. Por lo tanto, nuestra investigación se orienta a la identificación de la WBF, asociada al vuelo de machos y hembras en tres cepas, Yaviza 2023 cepa de reinfestación, Jamaica 2006 cepa de producción y Jamaica 2006 Irradiadas, los cuales son sometidos a un tratamiento con una dosis de 55 Gray (Gy) de irradiación con una fuente de Cobalto 60 en sus estados de pupa, para luego ser liberados en campo competir con las poblaciones silvestres. Este trabajo podría servir de base para el desarrollo de una nueva línea de investigación científica con el objetivo de generar información específica para ajustar los protocolos de control de calidad durante la producción masiva de insectos con la técnica de insecto estéril y/o en la actualización de técnicas de monitoreo acústico específico para *C. hominivorax*.

Revisión Bibliográfica

La mosca del gusano barrenador del ganado del nuevo mundo

Cochliomyia hominivorax (Coquerel, 1858) es una especie de la familia Calliphoridae, mejor conocida como mosca del gusano barrenador del ganado del nuevo mundo (NWS). Esta mosca es un ectoparásito endémico obligatorio causante de miasis en América. *C. hominivorax* presenta dimorfismo sexual, donde sus machos poseen ojos unidos (holópticos) y en las hembras presentan separación entre sus ojos (dicópticos). En ambos sexos el cuerpo del insecto es de color metalizado azul-verdoso, sus ojos son de coloración rojizo-anaranjada y la base del ala es negra. También, esta especie presentó una distribución desde el sur de Estados Unidos hasta la parte Norte de Argentina; a finales de la década de 1950, Estados Unidos implementó el método de insecto estéril (SIT), sobre *C. hominivorax*, obteniendo insectos estériles que compiten con las poblaciones silvestres; con esta técnica se logró declarar libre de NWS hasta la zona del Tapón del Darién, en el 2001 (Concha *et al.*, 2020).

De igual manera, las moscas de NWS presentan un vuelo poderoso que les permite desplazarse aproximadamente entre 5 a 20 kilómetros por día, en búsqueda de animales de sangre caliente que presenten heridas o mucosas expuestas donde las hembras pueden colocar posturas de entre 200-400 huevecillos que eclosionaran en un periodo aproximado de 24 horas. Además, sus estadios larvarios provocan miasis traumática sobre sus hospederos; ya que estas larvas se alimentan de tejido sano de cualquier animal de sangre

caliente, incluyendo al ser humano, lo cual podría producir hasta su deceso (Kaufman *et al.*, 2020; Mastrangelo & Welch, 2012).

Por otro lado, la miasis causada por los estadios larvarios de NWS, provocan pérdidas cuantiosas especialmente en la industria ganadera, se estimó que anualmente se presentaban pérdidas por más de 100 millones de dólares en el siglo XX, por la presencia del NWS USDA, (2018). Donde una posible reinfestación solo en Estados Unidos y Centroamérica causaría pérdidas de alrededor de los 2,000 millones anuales; ya que solo en Suramérica y el caribe presentan perdidas anuales que se aproximan a los 3,600 millones de dólares (USDA, 2025).

Técnica de Insecto Estéril

Cochliomyia hominivorax presentaba una distribución desde el sur de Estados Unidos hasta la parte Norte de Argentina. Por esta razón, a partir de la década de 1950 el gobierno de Estados Unidos de América implementó el método de insecto estéril (SIT), tanto para el control y la erradicación de esta plaga. Dicha técnica consiste en criar masivamente bajo parámetros controlados a *C. hominivorax*; llevando las larvas hasta el estado de pupa donde son expuestas a un periodo de irradiación mediante un irradiador de Cobalto 60, dando producto a moscas estériles, las cuales serán liberadas por dispersión aérea (COPEG, 2025).

En este método, especialmente los machos irradiados compiten con sus contrapartes silvestres por copular a las hembras vírgenes, son monógamas; al copular los machos

irradiados estas hembras silvestres, estas no producirán descendencia; resultando en la disminución y luego, la potencial erradicación de la población silvestre. Bajo la utilización de esta novedosa técnica se logró declarar libre de NWS desde Estados Unidos hasta la zona del Tapón del Darién en el 2001 (Concha *et al.*, 2020).

Bakri *et al.*, (2021), menciona que, el éxito depende del programa SIT, no proviene de solo producir insectos estériles, sino que estos mantengan capacidades similares a los insectos silvestres; especialmente por los machos irradiados, los cuales deben sobrevivir y competir eficazmente. Dado que, el proceso de irradiación podría provocar daño celular a las células germinales, lo que podría afectar también a las células somáticas involucradas en la función del vuelo, reconocimiento sensorial y el comportamiento reproductivo.

Destacan que, en *C. hominivorax* se puede lograr esterilidad total con dosis de 50 Gy; pero a su vez, esto puede influir en la calidad, longevidad, competitividad sexual y capacidad de vuelo. Ya que, las fibras musculares torácicas son sensibles al daño por irradiación, afectando su estructura y coordinación neuromuscular de las fibras. Asimismo, esto en machos provoca disminución significativa tanto en la capacidad de vuelo, capacidad localización, cortejo y éxito de copula; a su vez, podría afectar la producción de hormonas, percepción sensorial y la coordinación motora comprometiendo y/o reduciendo la eficacia del SIT.

Para Phillips *et al.*, (2004), un plan efectivo de monitoreo de tanto las poblaciones silvestres como irradiadas de *C. hominivorax*; es uno de los principales aspectos para la mantener la eficacia del programa SIT; ya que conocer la dinámica poblacional de la especie, se

implementaría planes de liberación agresivos en las zonas donde las poblaciones silvestres son mayores. Además, en las investigaciones sobre *C. hominivorax* se ha implementado una variedad de métodos de captura en su monitoreo, incluyendo trampas cebadas con hígado podrido, trampas orientadas al viento con atrayentes químicos y también animales centinelas. Un Meta - análisis sobre ocho trabajos de recaptura en *C. hominivorax* realizado por Matlock Jr. & Skoda, (2009), muestra que la proporción de hembras recapturadas es cercana al 60 %, mientras que la proporción de machos recapturados se aproxima al 10 % por estas trampas, apoyando los resultados expuestos por (Krafsur, 1978).

Re-infestación del GBG

En el año 2002 se declara libre de gusano barredor del ganado desde Norteamérica hasta Panamá, gracias a la implementación de la técnica del insecto estéril; donde se mantiene un liberación constante de insectos estériles sobre 20 millas náuticas sobre la provincia de Darién, que sirvió como barrera biológica contra las reintroducción de moscas silvestres provenientes de Colombia. Por otro lado, esta barrera se mantuvo por casi 20 años hasta que, a mediados del 2022, donde COPEG reportó 1,085 casos de miasis por *C. hominivorax* en Panamá de los cuales 1,026 se encontraron en la zona de amortiguamiento de Panamá-Darién. En julio de 2023 COPEG declaró la alerta zoonosanitaria en Panamá, para agosto de 2024 se presentaron un total de 13,989 casos positivos, mientras que en nivel regional hubo presencia de GBG en Costa Rica con un total de 5,029 casos desde la declaración del brote y en Nicaragua se sumaron 1,717 casos hasta 2024 (**Fig. 1**).

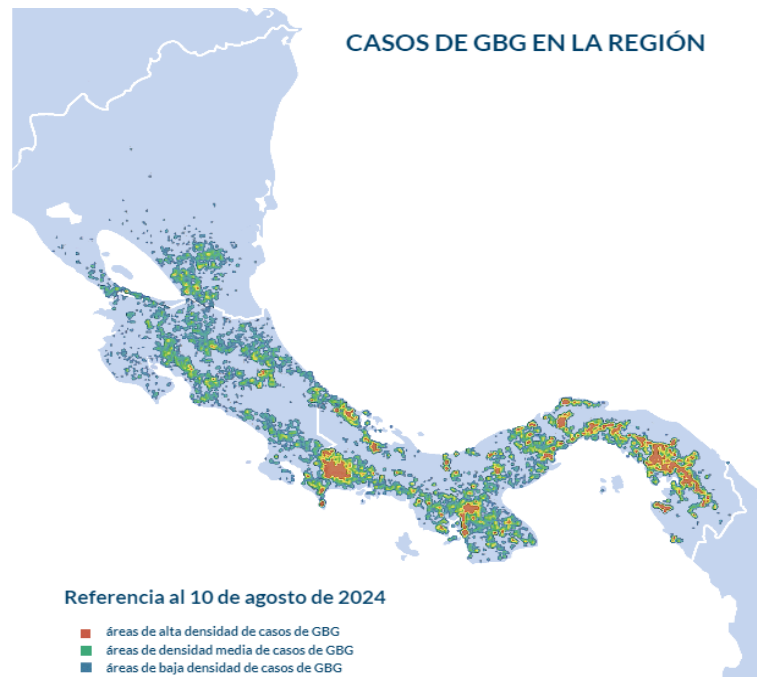


Fig. 1. Distribución del reporte de casos de gusano barrenador del ganado *Cochliomyia hominivorax* en Costa Rica, Nicaragua y Panamá para agosto de 2024. Datos obtenidos de <https://www.copeg.org/>.

En la actualidad, *Cochliomyia hominivorax* se encuentra en franca expansión desde Panamá hacia Norteamérica, donde se mantiene reportes de miasis desde Panamá hasta México (Fig. 2). En Panamá se han reportado hasta agosto 2025; una cifra de 49,578 casos de miasis provocados por *C. hominivorax* (COPEG, 2025).

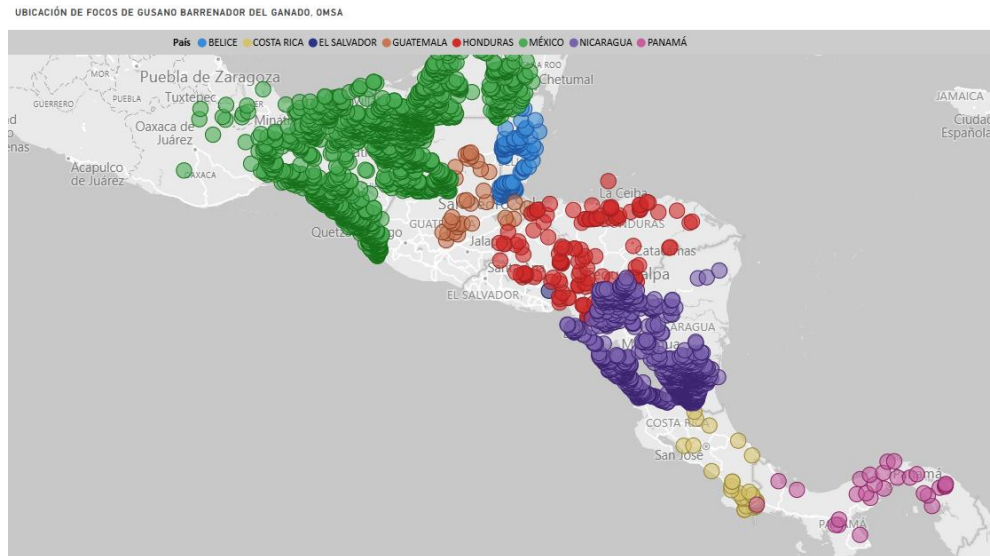


Fig. 2. OMSA, reporte de casos de miasis, agosto 2025.

Del mismo modo, algunas de las posibles causas de la reintroducción de *C. hominivorax* a Panamá y de allí hasta México, son expuestas por Valdez-Espinoza *et al.*, (2025), como son: factores ambientales, cambio climático, que afecta directamente a la estacionalidad de los regímenes de lluvia y sequía; dando como resultado un clima con humedad y temperatura más estables, suelos cálidos y húmedos beneficiando el establecimiento y desarrollo de las pupas de *C. hominivorax*. De la misma manera, una capacidad excepcional de vuelo por partes de los adultos del NWS, los cuales, puede desplazarse entre 4 a 20 km en climas tropicales, donde existe una alta densidad de huéspedes por el aumento de la producción bovina en países centroamericanos. Por otro parte, debemos considerar otros factores como son los movimientos de animales infectados, la evasión de controles, las poblaciones de animales susceptibles como es la fauna silvestre que sirve como reservorio, la su notificación o falta de vigilancia.

Comunicación acústica en el orden Diptera

Römer, (2020), expone que, Diptera a diferencia de otros grupos que utilizan estructuras especializadas como timbales o estridulación. Diptera dependen principalmente de los tonos emitidos por su frecuencia de vuelo; que provoca vibraciones que se propagan como ondas sonoras, donde estas señales cumplen funciones tanto en el reconocimiento sexual, señales de advertencia hacia congéneres o depredadores. Asimismo, Römer destaca que, los dípteros que habitan ambientes abiertos o semi abiertos, presentan señales acústicas con una baja amplitud y alta frecuencia; propensas a la atenuación y dispersión. Por esta razón, presentan estrategias que compensan estos obstáculos; como cercanía del emisor y receptor en el cortejo, algunas especies pueden modular la amplitud y frecuencias en sus llamados, y ajustar el momento de producir señales acústicas, para evitar solapamiento con otras especies o competidores.

Por otro lado, la recepción de la señales acústicas en Diptera, intervienen órganos sensoriales como las antenas y el órgano de Johnston, los cuales poseen mecanorreceptores sensibles a las vibraciones del aire. También, los dípteros poseen neuronas especializadas para el reconocimiento de la información correspondiente a las señales acústicas, permitiéndoles discriminar entre señales relevantes y ruido ambiental; esto está ligado directamente en la toma de decisiones en el reconocimiento de potenciales parejas.

Sueur, (2005), declara que, la producción de sonido en dípteros en su mayoría viene de la frecuencia de aleteo; y que esta se encuentra bajo la influencia de caracteres morfológicos como: edad, tamaño, masa alar, musculatura torácica, estado fisiológico, presencia de

congéneres, depredadores o la disponibilidad de alimento, y en la selección de hábitats por parte de los insectos; mostrando variaciones entre especies y poblaciones.

Bennet & Clark, (1998), en su estudio sobre la comunicación sonora en insectos, expresa que, existe una relación entre el éxito reproductivo y la emisión de cantos; ya que, los cantos de los insectos se encuentran bajo una fuerza selectiva que los lleva a optimizar el alcance y mantener la especificidad de estas señales. Además, los insectos con menor tamaño presentan menor fuerza muscular, y por esto, presentan frecuencias más altas, las cuales se irradian con mayor eficiencia que las más bajas. Así mismo, Bennet & Clark, (1998), exponen que, el sistema auditivo en insectos presenta características de una comunicación efectiva: sensibilidad, detección y reconocimiento de elementos específicos de la señal. También, mencionan que, el rango de canto es extremadamente corto, donde tanto los emisores como receptores deben implementar otros medios para acercarse; atrayente de largo alcance como el olor a comida, contacto visual a mediana distancia, permitiéndole al emisor acercarse al rango acústico óptimo, para usar la señalización acústica específica de la especie. Concluyen con, que la transmisión de sonido en insectos se puede entender como una cadena, que inicia con un patrón neural, movimientos musculares, generación, y propagación del sonido por el medio; luego la recepción, transducción, análisis del estímulo y, por último, la respuesta.

Pinto *et al.*, (2022), al evaluar la frecuencia de aleteo que es un subproducto biomecánico del vuelo en *Sarcophaga crassipalpis*, *Calliphora dubia*, *Lucilia sericata* y *Musca vetustissima*, expone que las señales producidas por la frecuencia de aleteo fundamental

(WBF) presentan patrones sexualmente dismórficos, las cuales se encuentran bajo presión de selección sexual sirviéndoles para reconocer pareja por medio del WBF.

Además, los machos de estas especies presentan mayor variabilidad en sus señales, lo que puede estar arraigado a la competencia, exhibición y cortejo por potenciales parejas, mientras que las hembras presentan WBF más estables. También, Pinto y colaboradores mencionan que la WBF pueden ser utilizada para la identificación, monitoreo pasivo de moscas calyptrate de interés forense y sanitario, mejora de modelos de atracción, y la creación de herramientas de clasificación en tiempo real, y la integración con programas de control.

Comportamiento reproductivo en *Cochliomyia hominivorax*

Los estudios relacionados con los comportamientos reproductivos de *C. hominivorax* son escasos, en una búsqueda de 427 artículos destacan seis que presentan información relevante sobre el cortejo (**Tabla 1**).

Tabla 1. Literatura sobre el comportamiento reproductivo de *C. hominivorax*.

Título	Citación
Tethered Flight of Screwworm Flies, <i>Cochliomyia hominivorax</i>: Effect of Age and Sex	(Crystal, 1977)
Sexual Behavior of Screwworm Flies Stimulated by Swormlure-2	(Broce, 1980)
Behavior of Sexually Active Male Screwworm Flies	(Guillot <i>et al.</i> , 1978)
Flight of Tethered Screwworm Flies in Relation to Ovarian Development	(Crystal & Guillot, 1978)
Aggregations of Male Screwworm Flies, <i>Cochliomyia hominivorax</i> (COQUEREL) in South Texas (Diptera: Calliphoridae)	(Krafsur, 1978)
Time-Activity Budget of Adult Screwworm Behavior (Diptera: Calliphoridae)	(Thomas, 1991)

Las especies pertenecientes a Calliphoridae, en su mayoría, presentan un comportamiento sexual relativamente simple, sin exhibiciones complejas; Butterworth *et al.*, (2019), buscaron comprender el cortejo de *Chryzomia flaviformis* mediante la descripción y cuantificación de comportamientos realizados en el cortejo; compararon el cortejo en condiciones salvajes y en cautiverio.

Donde, al grabar el comportamiento de la moscas reportaron, que dentro del cortejo realizado por los machos este presentaba cinco acciones: el golpeteo, extensión de alas, orientación, enfrentamiento y el meneo. Observaron que, tanto cautivos como silvestres, presentaban comportamientos idénticos; pero exhibían diferencias en el lapso de realización de dichos comportamientos; donde los machos silvestres necesitaron un menor tiempo de orientación en la búsqueda de pareja; mientras que los machos criados, ocuparon más del doble del tiempo utilizado por los silvestres. Por otra parte, Thomas, (1991) observó el comportamiento de *C. hominivorax*, para cuantificar el porcentaje de tiempo utilizado por las moscas en cada una de las actividades de su comportamiento (descanso, aseo, caminar, volar, alimentarse, escapar, burbujeo, cortejo, cópula y ovoposición); donde encontraron que las moscas permanecieron un 45.1 % del tiempo, donde los machos se mantuvieron volando un 28 % más que las hembras; mientras que, el tiempo de apareamiento y cortejo solo representó un 1%.

Broce, (1980), en su investigación sobre *C. hominivorax* con moscas irradiadas y su respuesta al atrayente Swormlure-2, expone que el comportamiento sexual de *C. hominivorax* puede ser dividido en tres partes: el toque, el golpe y el intento de cópula; donde al cuantificar la variación del comportamiento sexual de hembras y machos

midiendo la cantidad de toques, golpes e intentos de cópula. Donde las hembras de un día de edad presentaron un aumento en la actividad, pero siendo las hembras mayores donde se observó un mayor número de toques; especialmente, en las hembras de dos días o más y en machos con exposición a SL-2, generando un incremento en la actividad sexual.

A su vez, Broce (1980), trae a colación que estímulos acústicos podrían desempeñar un rol dentro del apareamiento de *C. hominivorax*; ya que los machos al intentar copular con las hembras u otros machos que al golpearlos emiten sonidos agudos fácilmente reconocibles o cuando la hembra rechaza el intento de copula, esta produce un sonido de corta amplitud; los sonidos provocados, tanto por el rechazo o por la cópula, pueden atraer a otros machos a intentar golpear (intento de cópula).

Crystal, (1977) en su trabajo sobre *C. hominivorax*, midió la distancia recorrida en vuelo por las moscas. Encontró que presentaron una media de tiempo de vuelo entre 2 y 160 minutos, bajo parámetros de laboratorio. Asimismo, hubo un incremento del tiempo de vuelo de las hembras hasta que estas tuvieron cinco días de edad y nueve días; en los machos se presentó una disminución en el tiempo de vuelo y pérdida del área alar al aumentar su edad. Por otro lado, Crystal, enfatizó que analizar el comportamiento de vuelo puede ayudar a discernir diferencias entre colonias, proporcionando datos relevantes para mantener la calidad en la producción de insectos. Dado que, el éxito del SIT depende de la capacidad de los machos estériles de competir por las hembras silvestres. No obstante, una reducción en la capacidad de vuelo sería un serio obstáculo en el éxito reproductivo de los machos irradiados liberados.

Posteriormente, Crystal & Guillot, (1978), al medir el estado de desarrollo ovárico en las hembras de *C. hominivorax* y su vuelo, utilizando individuos criados; encontraron que en etapas previtelogénicas o vitelogénicas tempranas, las hembras volaron de una peor manera que las hembras con desarrollo ovárico más avanzado. Asimismo, reportaron que individuos silvestres presentaron medias de vuelo, tiempo y distancia superiores a las criadas en laboratorio con un factor aproximado de 1,5-2.

Frecuencia de aleteo en moscas superiores

En esta revisión exhaustiva sobre la de frecuencia de aleteo se encontraron 240 artículos, de los cuales solo 55 se encuentran relacionados con insectos; de estos 55 artículos solo cinco contienen información sobre la frecuencia de aleteo en moscas superiores (**Tabla 2**).

Tabla 2. Literatura sobre el estudio de la frecuencia de aleteo en moscas superiores.

Título	Citación
Wing-Beat Frequency Mutants and Courtship Behavior in <i>Drosophila melanogaster</i> Males	(Barnes <i>et al.</i> , 1998)
How flies are flirting on the fly	(Eichorn <i>et al.</i> , 2017)
Kinematic diversity suggests expanded roles for fly halteres	(Hall <i>et al.</i> , 2015b)
The Influence of Wingbeat Synchronous Feedback on the Motor Output Systems in Flies	(Heide, 1974)
Chasing Flies: The Use of Wingbeat Frequency as a Communication Cue in Calyptrate Flies (Diptera: Calyptratae)	(Pinto <i>et al.</i> , 2022)

Tercel *et al.*, (2018) investigó, la frecuencia de aleteo y la influencia de la biomecánica y la fisiología del vuelo, en diez diferentes grupos de insectos, enfatizando en la variación de parámetros como la masa corporal, área alar y la especie; ejemplo de frecuencias muy bajas emitidas por *Megaloprepus caerulatus* (Coenagrionidae) desde 5 Hz hasta más de 1000 Hz

en *Forcipomyia* sp (Ceratopogonidae). Además, Tercel y colaboradores, encontraron que la WBF para Díptera oscila entre 59 hasta 557 Hz y una media de 208 Hz; destacando que co-variables como la longitud y área alar, pueden ser predictores precisos, ya que variaciones en estas pueden explicar, entre 42 % y 59 %, los cambios dentro de la WBF en insectos.

Sueur *et al.*, (2005), al examinar el sonido emitido por *Lucilia sericata* durante su vuelo en condiciones anecoicas (sin reverberaciones) y de oscuridad. Mostrando, que el sonido producido por el aleteo que consistía en dos armónicos, el primero a los 200 Hz y el segundo a los 400 Hz. Además, reportaron variaciones en los armónicos según el sexo, estado fisiológico, y peso de los individuos analizados.

Hall *et al.*, (2015) observaron los movimientos de los halterios durante el vuelo y caminata en varias familias Calyptratae, (Muscidae, Anthomyiidae, Calliphoridae, Sarcophagidae y Tachinidae); determinaron que los movimiento de los halterios en caminata eran similares a los realizados en vuelo; así determinaron la WBF de estas familias donde Calliphoridae presentó una frecuencia entre 199 hasta 200 Hz. Por otro lado, Eichorn *et al.*, (2017), en su trabajo sobre la respuesta de *Lucilia sericata* a diferentes frecuencias de pulso de luz y respuesta, reportan frecuencias entre 110 y hasta 290 Hz; siendo la frecuencia a 250 Hz la emitida por hembras jóvenes y adultas, con la que los machos respondieron con mayor sensibilidad.

Pinto *et al.*, (2022), en su estudio de WBF de *Sarcophaga crassipalpis*, *Calliphora dubia*, *Lucilia. sericata*, y *Musca vetustissima* como señal de comunicación; exponen que la WBF sirven de señal de identificación y respuesta a sus congéneres por su dimorfismo sexual. Donde la WBF se ve influenciada no solo por covariables como edad, tamaño, lo cual hace que este ligada como un rasgo sexual secundario plausible y con una función secundaria como la dispersión de feromonas. Por otro lado, Pinto y colaboradores (2022), reporta diferencias significativas entre las WBF de *Sarcophaga crassipalpis*, *Calliphora dubia*, *Lucilia. Sericata* y *Musca vetustissima* las cuales presentaron WBF de 169 hasta 224 Hz; sirviéndoles como señal característica. Estas señales son captadas de manera multimodal (intencionada) o una señal (no intencional), en la comunicación de rango medio a largo en el cortejo de Calyptratae, y durante interacciones agonísticas (que implica agresión, lucha o sumisión) como la agresión entre machos. Además, existe variabilidad de WBF producidas por los machos que por las hembras donde estas son reconocidas por los machos.

¿Factores que influyen en la frecuencia de aleteo?

Huettel, (1976), señala que los programas SIT requieren que después de la producción masiva por muchas generaciones, la calidad se define por que los insectos liberados presenten rasgos concisos; y especialmente los machos que deben mantener su competitividad en campo para competir con sus contrapartes silvestres. Además, afirma que se puede presentar un éxito subóptimo, que podría indicar una disminución en la calidad de los insectos liberados, pero sin ser perceptibles las causas en la aptitud física.

Chambers, (1975), manifiesta que la utilización de insectos silvestres como estándar para la calidad del rasgo, mientras que los insectos producidos sirven de estándar interno y para comparar tanto con los irradiados y silvestres. Destaca que, los insectos criados se aparean en condiciones que pueden cambiar la importancia de los estímulos, influyendo sobre comportamientos pre-copulatorios, llevando a cambios en su desempeño en campo. Aunque, los insectos esterilizados deben ser capaces de cortejar y aparearse con éxito en el campo.

Sanderson & Charnley, (1983), al observar el efecto del consumo proteico en machos de *Calliphora vicina*; encontraron con la ayuda de análisis acústico, que la frecuencia de aleteo iba de 179.26 a 179.35 Hz, y tanto esta y la velocidad de vuelo no se vieron afectadas. Sin embargo, los machos que consumieron proteínas ingirieron más azúcar, presentando mayor actividad y tiempo de vuelo. Además, sugieren que el consumo de proteínas por parte de los machos (larvas), no conlleva a cambios biomecánicos en el vuelo, pero si puede estimular el comportamiento locomotor, lo que podría intervenir indirectamente su éxito reproductivo.

Deora *et al.*, (2017) en su investigación de alas y halterios en *Hermetia illucens*, exponen que las propiedades resonantes dependen de la integridad mecánica del sistema ala-tórax. Donde el daño del ala altera, la frecuencia de aleteo; donde este suele ser asimétrico y puede afectar la maniobrabilidad del individuo. Asimismo, utilizando moscas criadas en laboratorio y otras en compost; donde los criados en compost presentaron un tamaño mayor, comparados con los de laboratorio, pero sin mostraron diferencias significativas en su comportamiento. Deora y colaboradores destacan que estas moscas poseen un sistema

sensorial especializado que les permite monitorear su frecuencia aleteo; ya que estas se pueden ver afectadas por cambios estructurales; especialmente, en la longitud de sus alas o cambios fisiológicos arraigados a la especie, lo que afectaría a las cargas inerciales y aerodinámicas variando así las frecuencias de su aleteo.

Efecto de la producción de insectos en masa sobre la frecuencia de aleteo

Sivinski *et al.*, (1989)., en búsqueda del mejoramiento del SIT de *Ceratitis capitata* con la producción de machos competitivos; propusieron la cuantificación de señales acústicas, dado que son indicadoras de la aptitud sexual, participan en el cortejo y defensa territorial. Encontrando diferencias significativas entre, la frecuencia fundamental, el primer ancho de banda armónico y porcentaje de distorsión, emitidos por machos silvestres, machos criados e irradiados. También, Sivinski y colaboradores exponen que, los machos silvestres emitieron cantos de aproximación en frecuencias mayores con respecto a los machos criados e irradiados que presentaron un tamaño mayor. además, y resaltan que, un indicador de la calidad y competitividad en machos pueden ser las señales acústicas emitidas por estos. Mientras tanto, Pitti *et al.*, (2011), al evaluar el efecto del tamaño de las pupas de *C. hominivorax*, con respecto a la competitividad de los machos criados masivamente; destaca la existencia de diferencias significativas entre la talla de los machos y su capacidad reproductiva; pues los machos que presentaron una mayor envergadura y los machos con tallas intermedias mostraron una mayor efectividad en las cópulas que los machos de menor tamaño.

Yan *et al.*, (2019), en su investigación del efecto de crianza a largo plazo sobre *Lucilia cuprina*, donde tanto la dieta y la crianza, encontraron que a medida que las generaciones de insectos aumentaron, esto provoca variabilidad en parámetros morfométricos como la longitud torácica y longitud alar; y a su vez, sobre la agilidad de vuelo, siendo mayor en moscas silvestres recién colonizadas, respecto con las criadas en el laboratorio.

Arp *et al.*, (2022), determinaron la diversidad del microbioma asociado a larvas de *C. hominivorax*, encontrando diferencias entre la microbiota presente en los insectos silvestres y producidos. La producción masiva y domesticación de NWS bajo la utilización de formaldehído en su dieta, criopreservación y bioseguridad; podría tender a reducir la diversidad microbiana; esto tendría posibles repercusiones en comportamientos de apareamiento, producción de hidrocarburos cuticulares y con esto la competitividad de los insectos liberados

Hipótesis de trabajo

- No existen diferencias significativas entre la frecuencia fundamental de aleteo (WBF) de las cepas Jamaica 2006 (J06), Jamaica 2006 Irradiada (J06Irr) y Yaviza 2023 (Y23).
- No existen diferencias en la frecuencia fundamental de aleteo (WBF) entre individuos copulados y no copulados.

Objetivos

Objetivo General

- Identificar los patrones acústicos provocados por la frecuencia fundamental de aleteo de *C. hominivorax*.

Objetivos específicos

- Comparar las frecuencias de aleteo (WBF) entre las cepas Jamaica 2006 (J06), Jamaica 2006 Irradiada (J06Irr) y Yaviza 2023 (Y23).
- Identificar la influencia de covariables como el peso corporal, tamaño de ala, sexo, tratamiento de irradiación y el estado fisiológico sobre la frecuencia fundamental de aleteo.

Materiales y Métodos

Protocolo de grabación de frecuencias fundamentales de aleteo (WBF) de *C. hominivorax*.

Las muestras de *C. hominivorax* no irradiadas se mantienen bajo un estricto protocolo de bioseguridad y, por lo tanto, los ensayos de sonido fueron realizados en el insectario ACL3 de COPEG. Para este trabajo de investigación se utilizaron las cepas Jamaica 2006 (J06) no irradiadas e irradiadas, y también la cepa Yaviza (Y23). Esta última cepa forma parte de la re-infestación del GBG en el territorio centroamericano. Los individuos de estudio fueron criados bajo una temperatura de 24.5 °C, un porcentaje de humedad de entre 60-70% y un fotoperiodo de 12:12 horas, de acuerdo con los protocolos utilizados para la producción masiva en el laboratorio de investigación de ARS.

Recopilación de sonido de la frecuencia de aleteo

Las mediciones y grabaciones de audio fueron realizadas en la planta de producción moscas estériles de COPEG, en el laboratorio del Servicio de Investigación Agrícola (ARS). Cabe destacar que las grabaciones de audio se efectuaron individualmente; los sujetos fueron separados por sexo previamente y colocados en jaulas de malla metálica con una manga de tela. Al momento de realizar las mediciones se procedió a separar los insectos con la ayuda de un recipiente transparente; estos se manipularon con guantes estériles para poder colocarles alrededor del cuello un nudo corredizo formado por un hilo quirúrgico y un capilar de 20 µl. Este nudo se ajustaba dejando en posición horizontal al individuo para

luego, colocar el capilar en una base que sostenía una porción de material poroso (esponja), donde se fijaba el individuo a una distancia aproximada de dos centímetros del micrófono para evitar las reverberaciones excesivas o que las alas de los insectos hicieran contacto con el micrófono. Asimismo, las grabaciones se realizaron dentro de una cámara de plexiglás con 45 centímetros de ancho por 45 de alto y un metro de profundidad. Esta contaba con una manga de tela para introducir y sacar los especímenes; además, tenía un recubrimiento en sus paredes internas con almohadillas reductoras de sonido, las cuales sirvieron para minimizar la reverberación del sonido por el aleteo (wingbeat) de las moscas y atenuar la contaminación de ruidos externos al momento de grabar el audio; también se dejó una sección descubierta que permitió la observación de los individuos mientras se efectuaron las grabaciones (**Fig. 3**).

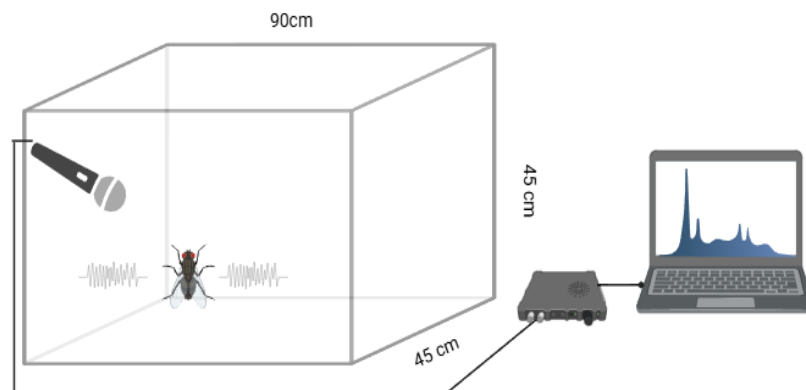


Fig. 3. Cámara transparente y equipo de grabación de frecuencias de aleteo de *C. hominivorax*, micrófono AKG (P170), Focusrite Scarlett 414, Audífonos de monitoreo Sony (MDR7506), computadora con software Audacity 3.6.1.

De igual manera, cada individuo tuvo un periodo de aclimatación de aproximadamente un minuto para luego, iniciar el periodo de grabación de tres minutos y medio (210 segundos). Utilizamos este tiempo para recopilar un espectro más amplio y así medir posibles variaciones de sonido por el vuelo de *C. hominivorax*. El software Audacity versión 3.6.1 fue utilizado para el análisis de frecuencia de las grabaciones obtenidas. Por otro lado, los sonidos del aleteo de los individuos se captaron por medio de un micrófono AKG P170 (microphone recording 3101H00410). El audio generado fue grabado en una frecuencia de muestreo de 44.1 KHz, con una transferencia de 16-bits, (Pinto *et al.*, 2022). El micrófono se encontraba enlazado a una interfaz de audio Focusrite Scarlett 414 (3rd Gen), la cual tenía la función de transferencia de las pistas de audio.

Los individuos monitoreados fueron colocados a una distancia aproximada de dos centímetros del micrófono aprovechando el máximo del radio de grabación para conservar una mayor fidelidad de la frecuencia de aleteo (wingbeat). Es importante destacar que para recabar los sonidos del aleteo se establecieron grupos de 60 machos y 60 hembras por cepas y estado, con esta cantidad de individuos fue triplicado el esfuerzo de muestreo versus el realizado en otras investigaciones. Los insectos se encontraban en su estado de pre-cópula y post-cópula, para cada una de las cepas mencionadas (J06, J06Irr y Y23). Cada grupo se subdividió en tres subgrupos de veinte individuos para ser medidos en tres días; esto se hizo para aprovechar las horas de mayor actividad de los insectos. Todos los subgrupos utilizados contaban con cuatro días de edad; ya que este es el tiempo en el cual los insectos presentan una madurez óptima. También para obtener los subgrupos no copulados se colocaron las pupas en recipientes de plástico de una onza hasta su emergencia y

posteriormente, se realizó el sexado de los especímenes con la finalidad de identificar a machos y hembras para colocarlos en jaulas separadas (**Tabla 3**).

Tabla 3. Grupos de estudio, *Cochliomyia hominivorax*.

Estado	Sexo	J06	J06 Irradiada	Yaviza	Total
No copulados	♂	60	60	60	180
	♀	60	60	60	180
Copulados	♂	60	60	60	180
	♀	60	60	60	180
Total		240	240	240	n=720

Después de terminar el periodo de grabación, los datos asociados se ingresaron en una base de datos que contenía la fecha de grabación, sexo y estado (pre o post-cópula), cepa (J06, J06Irr o Y23). Y luego procedimos a sacrificar las moscas con baja temperatura, a -10°C por diez minutos. Para así, pesar los insectos con una balanza analítica para obtener su peso húmedo, y luego fueron devueltos a sus envases para pasar 72 horas en una cámara de desecación se obtuvo los peso secos de los insectos. Para finalizar, se colocaron en la base de datos las WBF, frecuencia de primer armónico, su intensidad (-dB), tiempo de vuelo y medidas morfométricas del ala, obtenidas después de retirarles las alas y preparar placas fijas para medir su ancho y largo (mm), tomando como referencia los puntos 3-8 (ancho) y 6-12 (largo) [Fig. 4], con la ayuda del estereoscopio computarizado Leica 240 y el software de medición de Leica.

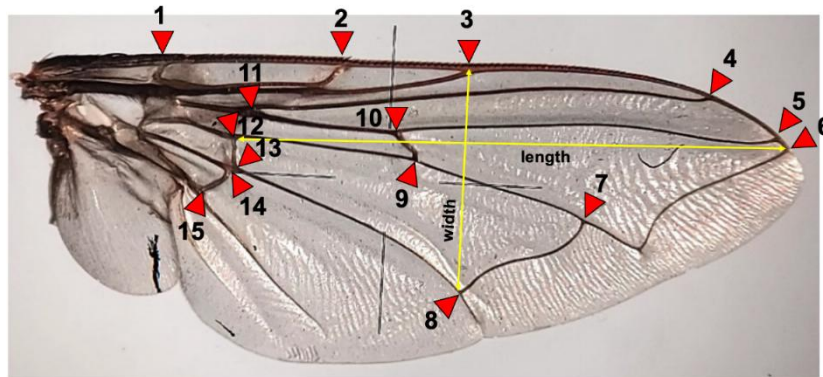


Fig. 4. Puntos de referencia de la morfología del ala. P. Hickner 2024.

Análisis de datos

Los datos acústicos recabados a partir de las grabaciones efectuadas fueron analizados por medio del software estadístico R 4.4.3 y R Studio. Para investigar si existían o no diferencias estadísticas significativas entre las WBF de las cepas Y23, J06 y J06Irr utilizamos un análisis de varianza de una vía (ANOVA). Estos análisis fueron realizados tanto en estado de pre-cópula como en estado de post-cópula. Además, se realizó una prueba post-ANOVA de Tukey para observar cuales grupos eran diferentes. Además, para estimar la relación entre la WBF, de las cepas Y23, J06 y J06Irr con las co-variables tamaño de las alas (ancho y alto del ala), peso húmedo y peso seco, empleando lineales generalizados (GLM). Estos análisis de asociación fueron realizados con individuos irradiados Jamaica 2006, no irradiados Jamaica 2006 y la cepa de reintroducción Yaviza 2023 tanto en estado de pre-cópula como en estado de post-cópula.

Resultados

Comparación de las variables de respuesta y covariables entre los machos Yaviza, J06 no irradiados, y J06 irradiados (Estado de pre-cópula).

Encontramos que los machos en su estado de pre-cópula de la cepa Y23 produjeron, WBF entre los 177 hasta 251 Hz, con una media de 227.41 ± 15.68 ; donde su primer armónico presentó un rango entre los 363 hasta 515 Hz; con una intensidad entre -45.30 hasta -64.50 dB. Asimismo, los machos J06 no irradiados presentaron un rango de WBF entre 179 hasta 265 Hz, con una media de 220.88 ± 15.80 Hz, con una intensidad entre -43.20 hasta -60.10 dB. En cuanto al grupo de machos J06Irr, estos presentaron WBF entre 199 hasta 269 Hz, con un promedio de 238.65 ± 15.97 Hz y una intensidad entre los -40.90 hasta -60.10 dB. Los machos Y23 presentaron WBF menores en comparación de sus contrapartes J06 y J06Irr, pero su intensidad fue mayor (**Tabla. 4**).

Tabla 4. Variables de respuestas y covariables asociadas al sonido de machos de las cepas Y23, J06 y J06 Irradiados en estado de pre-cópula.

Yaviza		Min	Max	Mediana	\bar{X}	Sd
Variables de Respuesta	WBF (Hz)	177	251	230.5	227.41	15.68
	Armónico (Hz)	363	515	463	461.78	34.39
	Intensidad (-dB)	-45.30	-64.50	-52.10	-52.90	-4.11
	Tiempo de vuelo (s)	6.02	207.25	94.07	97.29	58.57
Covariables	Peso Húmedo (g)	0.0231	0.0423	0.0322	0.0322	0.0043
	Peso seco (g)	0.0081	0.0201	0.0131	0.0130	0.0026
	Ancho ala izquierda (mm)	1.7930	2.2160	1.9915	1.9911	0.0912
	Largo ala izquierda (mm)	4.6360	5.6350	5.1150	5.1137	0.1883
	Ancho ala derecha (mm)	1.7790	2.2030	1.9980	1.9911	0.0823
	Largo ala derecha (mm)	4.6430	5.5840	5.1510	5.1393	0.1909
J06 no irradiada		Min	Max	Mediana	\bar{X}	Sd
Variables de Respuesta	WBF (Hz)	179	265	220.5	220.88	15.80
	Armónico (Hz)	360	525	447.0	449.31	31.90
	Intensidad (-dB)	-43.20	-60.10	-49.20	-50.02	-3.61
	Tiempo de vuelo (s)	21.50	210.66	106.93	108.85	50.20
Covariables	Peso Húmedo (g)	0.0257	0.0540	0.0370	0.0371	0.0058
	Peso seco (g)	0.0073	0.0183	0.0106	0.0110	0.0021
	Ancho ala izquierda (mm)	1.8130	2.3050	2.0470	2.0466	0.1178

	Largo ala izquierda (mm)	4.7760	5.7670	5.2880	5.2789	0.2344
	Ancho ala derecha (mm)	1.8050	2.2990	2.0450	2.0430	0.1098
	Largo ala derecha (mm)	4.8340	5.7750	5.3292	5.3306	0.2268
J06 Irradiados		Min	Max	Mediana	\bar{X}	Sd
Variables de Respuesta	WBF (Hz)	199	269	220.75	238.65	15.97
	Armónico (Hz)	404	555	449.62	484.88	32.20
	Intensidad (-dB)	-40.90	-60.10	-50.15	-50.54	-4.27
	Tiempo de vuelo (s)	1.66	196.12	62.45	65.29	53.80
Covariables	Peso Húmedo (g)	0.0249	0.0560	0.0370	0.0365	0.0059
	Peso seco (g)	0.0088	0.0236	0.0106	0.0130	0.0032
	Ancho ala izquierda (mm)	1.8500	2.2310	2.0470	2.0254	0.0841
	Largo ala izquierda (mm)	4.9280	5.7450	5.2880	5.3368	0.1627
	Ancho ala derecha (mm)	1.8470	2.2290	2.0450	2.0341	0.0837
	Largo ala derecha (mm)	4.9870	5.890	5.3340	5.4026	0.1904

Luego del procesamiento de las grabaciones logramos visualizar las diferencias entre las frecuencias de aleteo por medio de los espectrogramas del sonido causado por el aleteo. Los machos de la cepa Y23 presentaron un espectro con un patrón homogéneo marcado y sin distorsiones, donde tanto la WBF y sus armónicos se diferenciaron y apreciaron claramente (**Fig. 5A**). A su vez, los machos J06 no irradiados presentaron un patrón definido con leves distorsiones; mientras que en el análisis de frecuencia estas se reflejaron claramente, pero no se apreció de forma clara la separación de los armónicos (**Fig. 5B**). Por otro lado, los machos J06Irr irradiados mostraron un patrón con distorsiones marcadas en la WBF. En su análisis de frecuencia se visualizaron claramente, la frecuencia fundamental y el primer armónico, pero los siguientes armónicos no se apreciaron con claridad (**Fig. 5C**). Es preciso tener presente que estos patrones permitieron apreciar las diferencias puntuales entre los sonidos recabados y las frecuencias de aleteo entre los machos de las cepas Y23, J06 y J06Irr.

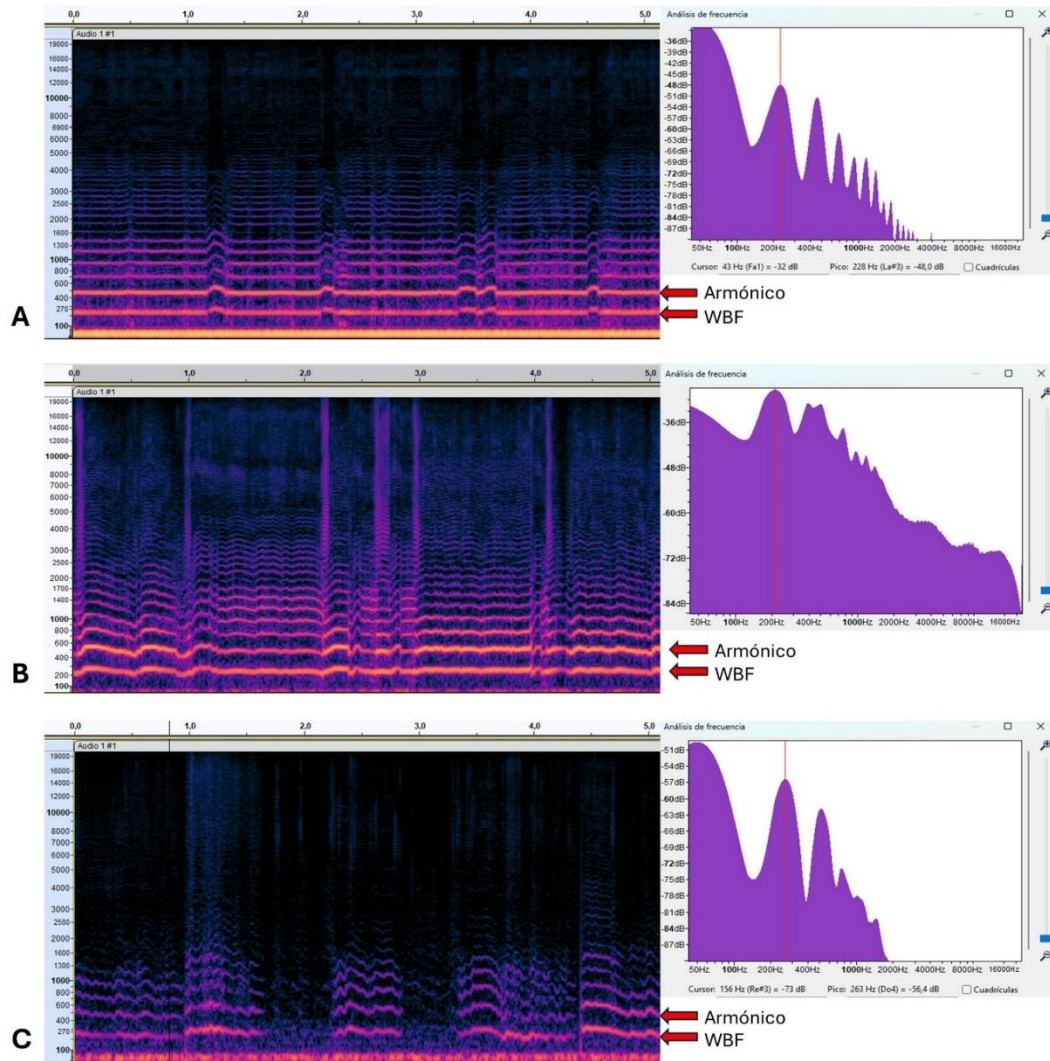


Fig. 5. Análisis de espectrogramas del sonido efectuado por machos en estado de pre-cópula **A)** Espectro acústico de frecuencia fundamental de aleteo Y23, **B)** Espectro acústico de frecuencia fundamental de aleteo J06 (no irradiados), **C)** Espectro acústico de frecuencia fundamental de aleteo J06 irradiados. Se muestran las diferencias visuales en los espectrogramas producidos por el sonido realizado por la frecuencia fundamental de aleteo en machos en estado de pre-cópula.

Al realizar una prueba de ANOVA, de las WBF de machos no copulados de las cepas Y23, J06, y J06Irr se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre las WBF emitidas por el vuelo de estos machos $F=19.36$, $p=2.5e^{-08}$. Luego con una prueba Tukey arrojaron diferencias significativas $p<0.05$ entre J06 y J06Irr y también entre Y23 y J06Irr. Sin embargo, no hubo diferencias significativas entre Y23 y J06 no irradiados (**Fig. 6**).

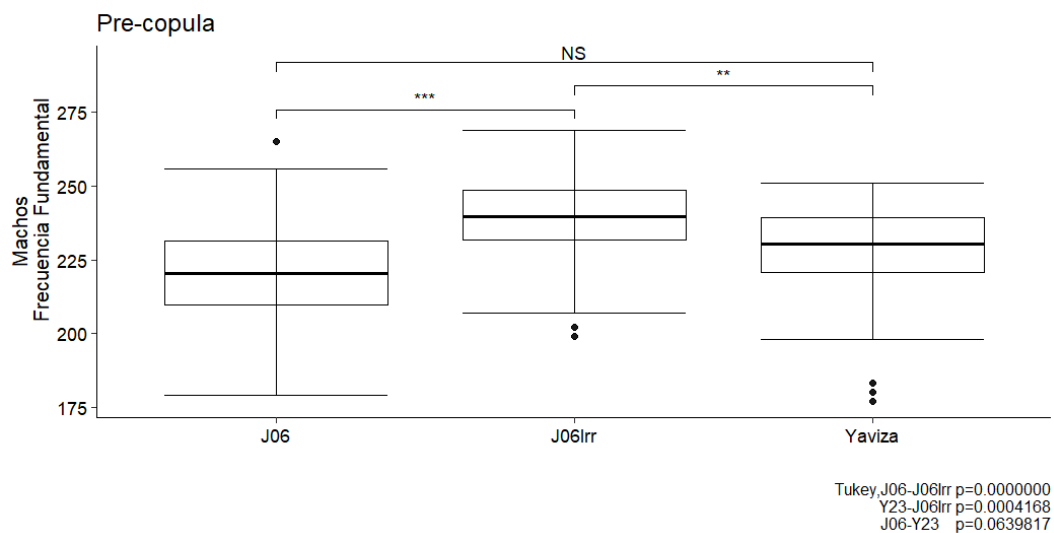


Fig. 6. Frecuencia fundamental de alteo de machos en estado de pre-cópula.

Después de realizar las pruebas de Tukey y ANOVA se construyó una matriz de correlación (**Fig.7**), donde se pudo observar cómo las covariables se correlacionan con la WBF, también se apreció la existencia de una correlación positiva entre la WBF y el peso seco. Posteriormente, se efectuó un modelo lineal generalizado (**Tabla 5**) $F= 3.466$, $df:155$, $p=0.005$; mostrando que el peso seco es una co-variable altamente significativa, pero con una correlación positiva baja, lo cual explica el cambio en una unidad de la frecuencia de alteo fundamental en un 8.15%.

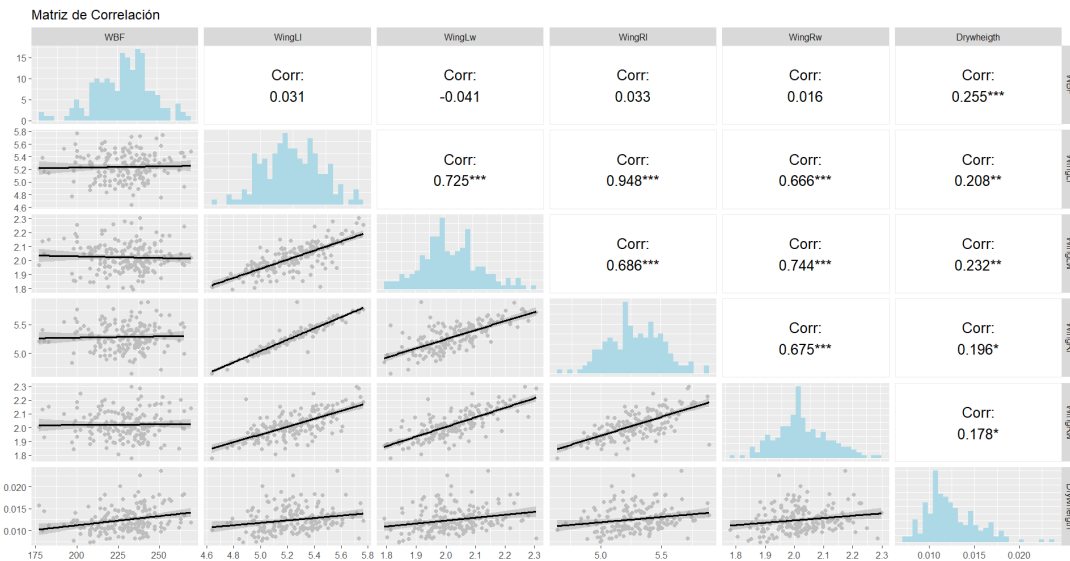


Fig. 7. Matriz de correlación entre Frecuencia fundamental de aleteo (WBF) de machos en estado de pre-cópula y covariables, peso seco y largo-ancho de alas.

Tabla 5. Modelo lineal generalizado de frecuencias fundamentales de aleteo de machos en estado de pre-cópula.

Glm (formula= WBF~ Dryweight + WingLl + WingLw + WingRw + WingRl, family = "gaussian" data=Datos)

Coefficients:

	Estimate	Error	t value	Pr(> t)	
(Intercept)	239.699	33.580	7.146	3.28e-11	***
Dryweight	1737.172	465.446	3.732	0.000266	***
WingLl	12.502	21.033	0.594	0.553122	
WingLw	-30.613	23.192	-1.320	0.188790	
WingRw	-15.600	23.071	-0.676	0.499958	
WingRl	-1.152	18.675	-0.062	0.950898	

(Dispersion parameter for gaussian family taken to be 273.4244)

Null deviance:47119 on 160 degrees of freedom

Residual deviance: 42381 on 155 degrees of freedom

(19 observations deleted due to missingness)

AIC: 1368.2

Number of Fisher Scoring iterations: 2

Comparación de las variables de respuesta y covariables entre los machos Yaviza, J06 no irradiados, y J06 irradiados (Estado de post-cópula).

Luego de efectuar la edición de las pistas de audio de los machos Y23, J06 y J06Irr en su estado de post-cópula, se encontró que los machos Y23 presentaron WBF con un rango de entre 196 hasta 282 Hz, con un promedio de 235.6 ± 14.81 Hz y un rango de intensidad de sonido, el cual osciló entre -43.4 hasta -65.7 dB. En cambio, los machos J06 mostraron un rango de WBF entre 169 hasta 285 Hz, con una media de 229.98 ± 21.76 Hz y una intensidad entre -41.9 hasta -66.0 dB. Mientras que el grupo de machos J06Irr presentaron un rango entre 149 hasta 247 Hz, con un promedio de 196.1 ± 26.38 Hz y una intensidad entre los -46.9 hasta -68.8 dB (**Tabla 6**).

Tabla 6. Variables de respuestas y covariables asociadas al sonido de machos de las cepas Y23, J06 y J06 Irradiados en estado de post-cópula.

Yaviza		Min	Max	Mediana	\bar{X}	Sd
Variables de Respuesta	WBF (Hz)	196	282	237.0	235.6	14.81
	Armónico (Hz)	400	565	410.5	404.4	49.57
	Intensidad (-dB)	-43.4	-65.7	-52.9	-53.19	-4.39
	Tiempo de vuelo (s)	1.17	210.00	39.70	57.94	53.47
Covariables	Peso Húmedo (g)	0.0240	0.0477	0.0345	0.0344	0.0053
	Peso seco (g)	0.0079	0.0309	0.0149	0.0154	0.0043
	Ancho ala izquierda (mm)	1.6790	2.1520	1.9660	1.9464	0.0990
	Largo ala izquierda (mm)	45390	5.5520	5.1030	5.0952	0.2286
	Ancho ala derecha (mm)	1.6000	2.1420	1.9670	1.9540	0.1109
	Largo ala derecha (mm)	4.4900	5.5580	5.1281	5.1169	0.2416
J06 no irradiada		Min	Max	Mediana	\bar{X}	Sd
Variables de Respuesta	WBF (Hz)	169	285	233.0	229.98	21.76
	Armónico (Hz)	351	711	463.0	474.01	61.88
	Intensidad (-dB)	-41.9	-66.0	-53.7	-53.42	-5.37
	Tiempo de vuelo (s)	0.44	210.00	14.82	35.13	46.73
Covariables	Peso Húmedo (g)	0.0226	0.0533	0.0338	0.0337	0.0062
	Peso seco (g)	0.0069	0.0154	0.0099	0.0102	0.0017
	Ancho ala izquierda (mm)	1.7450	2.2620	2.0015	2.0041	0.0978
	Largo ala izquierda (mm)	4.6470	5.7420	5.2600	5.2226	0.2241
	Ancho ala derecha (mm)	1.7040	2.2510	2.0005	2.0090	0.1155
	Largo ala derecha (mm)	4.7460	5.8180	5.3135	5.2580	0.2529
J06 Irradiados		Min	Max	Mediana	\bar{X}	Sd
	WBF (Hz)	149	247	196.0	196.1	26.38

Variables de Respuesta	Armónico (Hz)	304	506	410.0	404.4	49.57
	Intensidad (-dB)	-46.9	-68.8	-56.7	-56.72	5.72
	Tiempo de vuelo (s)	0.52	182.39	32.84	41.44	49.26
Covariables	Peso Húmedo (g)	0.0224	0.0650	0.0300	0.0311	0.0066
	Peso seco (g)	0.0072	0.0336	0.0104	0.0111	0.0038
	Ancho ala izquierda (mm)	1.7610	2.2990	1.9775	1.9894	0.0997
	Largo ala izquierda (mm)	4.8830	5.7630	5.2280	5.2597	0.2038
	Ancho ala derecha (mm)	1.7160	2.2600	1.9805	1.9824	0.1090
	Largo ala derecha (mm)	4.9500	5.8520	5.2800	5.2988	0.2013

Por otro lado, después de analizar los espectrogramas de las pistas de audios de los machos en estado de post-cópula; se observó que los machos Y23, presentaron un patrón lineal tanto en su WBF como en el primer armónico; estos patrones mostraron leve reverberación en su espectro. A su vez, el resultado del análisis de frecuencias permitió observar la inexistencia de separación notoria entre la WBF y cada uno de los armónicos que componen el sonido (**Fig. 8A**). De la misma manera luego de realizar el análisis para los machos J06, este presentó patrones con distorsiones y reverberaciones en todas las frecuencias del espectro de sonido provocado por el alteo. El resultado del análisis de frecuencias permitió visualizar claramente, el WBF y el primer armónico; mientras tanto, los siguientes armónicos no presentaron una clara división entre estos (**Fig. 8B**).

Posteriormente, los machos J06Irr al igual que los J06 presentaron en sus espectrogramas, distorsiones y reverberaciones en todas las frecuencias del espectro sonoro; con la diferencia que, en su análisis de frecuencias, se observó que, a partir del cuarto armónico se dificultaba determinar sus separaciones; pero la frecuencia fundamental y el primer armónico se delimitan claramente (**Fig. 8C**).

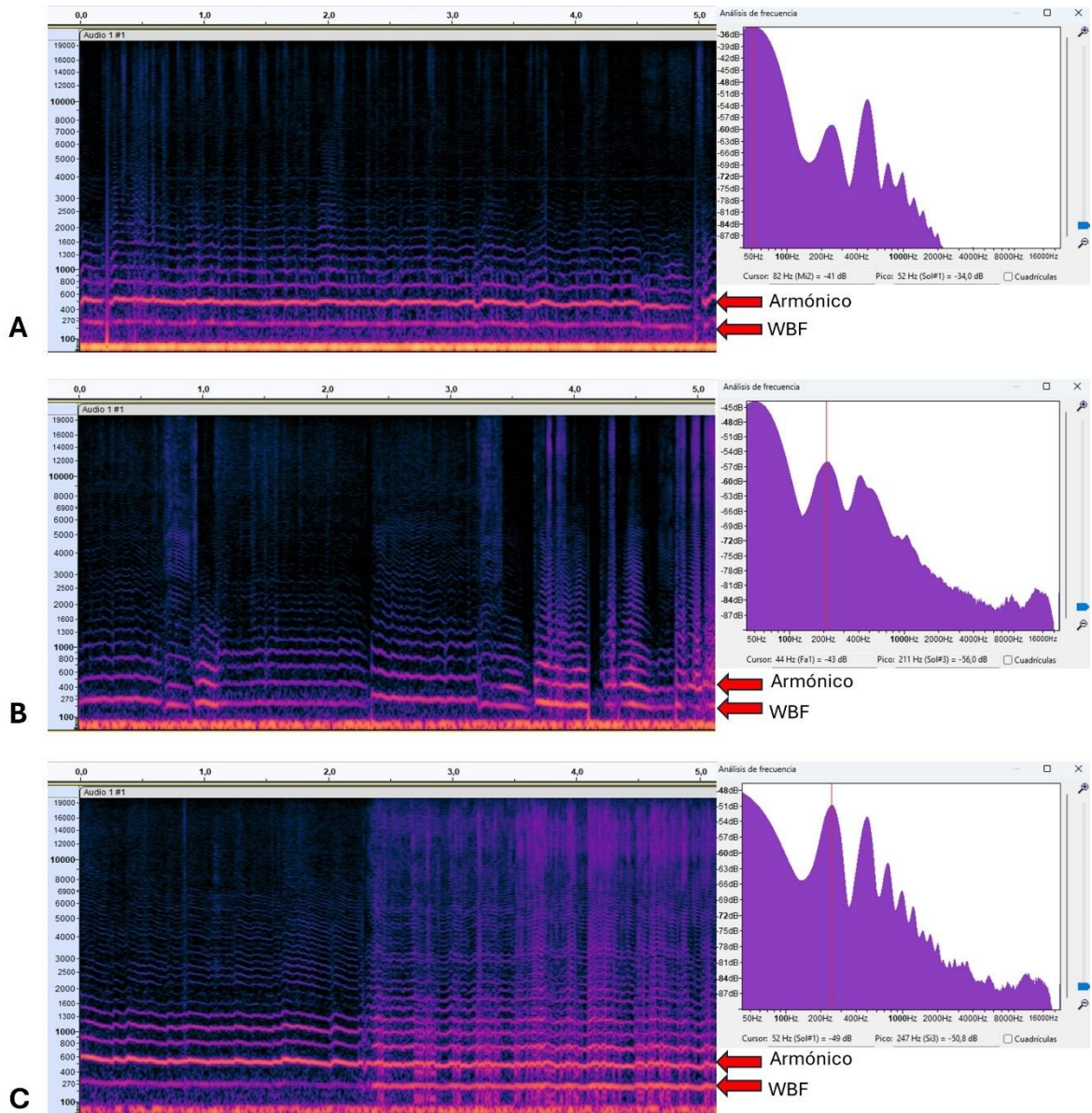


Fig. 8. Análisis de sonido efectuado con el software Audacity 3.6.1; Machos post-cópula
A) Espectro acústico de frecuencia fundamental de aleteo Y23, **B)** Espectro acústico de frecuencia fundamental de aleteo J06, **C)** Espectro acústico de frecuencia fundamental de aleteo J06 irradiados.

Las WBF de los machos Y23, J06 y J06Irr en su estado de post-cópula fueron analizadas con una prueba de ANOVA, donde se encontraron diferencias significativas entre las frecuencias fundamental de aleteo provocadas por las machos de las tres cepas $F=58.96$, $p=2.e^{-16}$. También se realizó una prueba de Tukey para observar las diferencias entre los grupos y se constató que existían diferencias significativas entre las parejas Y23-J06Irr y J06-J06Irr; mientras que en las cepas Y23-J06, no se observaron diferencias (**Fig. 9**).

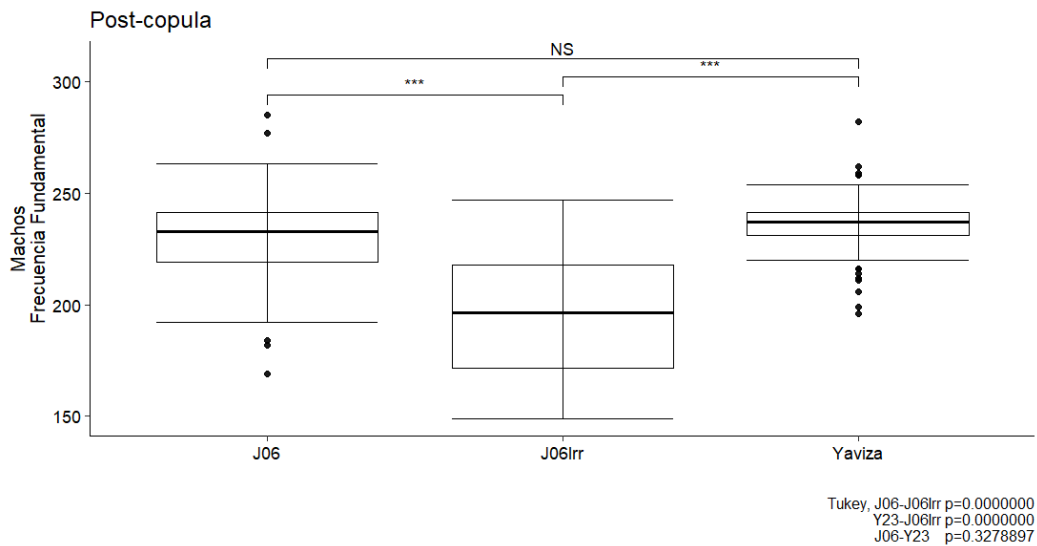


Fig. 9. Frecuencia fundamental de alteo de machos en estado de post-cópula.

Luego de construir una matriz de correlación incorporando las covariables asociadas al tamaño de alas (ancho y largo) y el peso seco de los machos Y23, J06 y J06Irr en su estado de post-cópula, se encontró que tanto el peso seco, como el largo del ala derecha e izquierda presentaron una correlación altamente significativa con respecto a la WBF. Mientras que, tanto el ancho en ambas alas presentó una correlación moderadamente significativa con la WBF de los machos en su estado de post-cópula (**Fig. 10**). Los resultados de un modelo

lineal generalizado indicaron que tanto el peso seco ($t= 5.224$, $p= 9.73e^{-7}$) como el largo del ala derecha ($t=-2.472$, $p=0.0151$) fueron significativas. (**Tabla 7**).

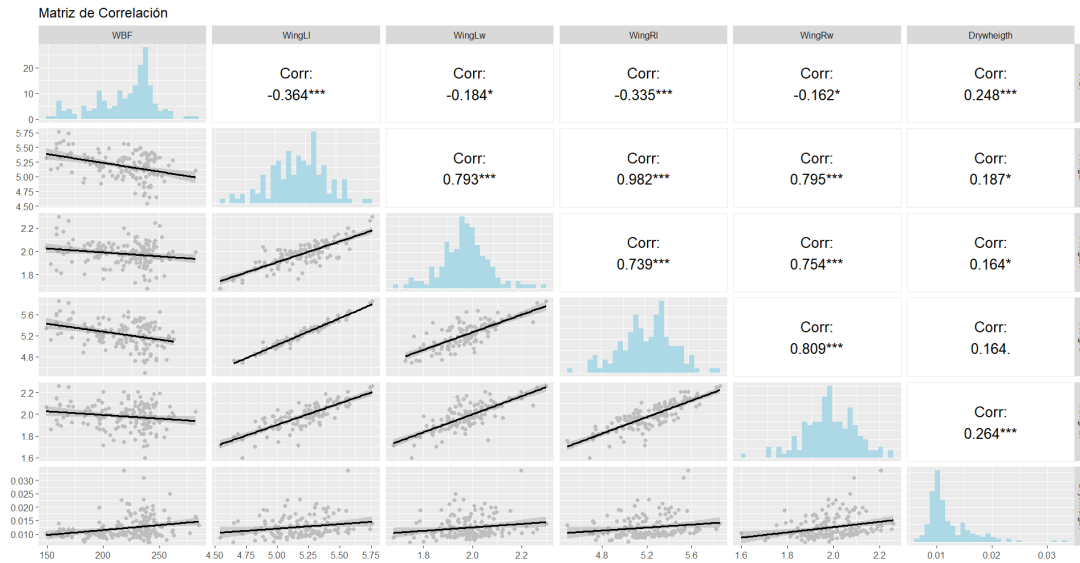


Fig. 10. Matriz de correlación entre Frecuencia fundamental de aleteo (WBF) de machos en estado de post-cópula y covariables, peso seco, y largo-ancho de alas.

Tabla 7. Modelo lineal generalizado de frecuencias fundamentales de aleteo de machos en estado de post-cópula.

Glm (formula= WBF~ Dryweight + WingLl + WingLw +WingRw + WingRl,
family = "gaussian" data=Datos

Coefficients:

	Estimate	Error	t value	Pr(> t)	
(Intercept)	436.87	52.46	8.328	4.73e-11	***
Dryweight	2973.01	569.14	5.224	9.73e-11	***
WingLl	99.10	53.98	1.836	0.0694	.
WingLw	-22.31	39.58	-0.564	0.5743	
WingRw	-24.50	39.58	-0.619	0.5372	
WingRl	-130.74	52.89	-2.472	0.0151	*

(Dispersion parameter for gaussian family taken to be 535.7602)

Null deviance:82794 on 104 degrees of freedom

Residual deviance: 53040 on 99 degrees of freedom

(19 observations deleted due to missingness)

AIC: 965.9

Number of Fisher Scoring iterations: 2

Comparación de las variables de respuesta y covariables entre las hembras Yaviza, J06 no irradiados, y J06 irradiados (Estado de Pre-cópula).

Las hembras Y23 presentaron un rango de WBF entre 170 hasta 283 Hz, un promedio de 220.46 ± 21.78 Hz y una intensidad entre -45.4 hasta -60.0 dB. Mientras que, J06 exhibieron WBF desde 166 hasta 276 Hz, promediando 223.65 ± 18.56 Hz, con intensidad de entre -45.1 hasta -67.1 dB. A su vez, J06Irr con un rango de WBF en entre 192 hasta 277 Hz con un promedio de 226.70 ± 16.05 Hz y una intensidad entre -40.4 hasta -62.30 dB (Tabla 8).

Tabla 8. Variables de respuestas y covariables asociadas al sonido de hembras de las cepas Y23, J06 y J06 Irradiados en estado de pre-cópula.

Yaviza		Min	Max	Mediana	\bar{X}	Sd
Variables de Respuesta	WBF (Hz)	170	283	225.0	220.46	21.78
	Armónico (Hz)	347	528	450.5	445.51	42.37
Respuesta	Intensidad (-dB)	-45.40	-60.00	-51.45	-52.17	-3.69
	Tiempo de vuelo (s)	9.14	210.0	139.29	129.49	64.58
Covariables	Peso Húmedo (g)	0.0169	0.0500	0.0338	0.0333	0.0054
	Peso seco (g)	0.0050	0.0193	0.0117	0.0119	0.0031
	Ancho ala izquierda (mm)	1.5310	2.0900	1.9155	1.9056	0.1007
	Largo ala izquierda (mm)	3.7580	4.9490	4.5680	4.5362	0.1961
	Ancho ala derecha (mm)	1.5300	2.0710	1.9200	1.9106	0.0910
	Largo ala derecha (mm)	3.7810	4.9680	4.6070	4.5763	0.1875
J06 no irradiada		Min	Max	Mediana	\bar{X}	Sd
Variables de Respuesta	WBF (Hz)	166	276	226.0	223.65	18.56
	Armónico (Hz)	350	540	453.5	452.46	37.04
Respuesta	Intensidad (-dB)	-45.10	-67.10	-52.45	-52.47	-3.98
	Tiempo de vuelo (s)	12.91	210.00	117.08	114.92	51.95
Covariables	Peso Húmedo (g)	0.0287	0.0598	0.0442	0.0443	0.0066
	Peso seco (g)	0.0079	0.0186	0.0132	0.0132	0.0023
	Ancho ala izquierda (mm)	1.7630	2.2190	2.0480	2.0396	0.0861
	Largo ala izquierda (mm)	4.3990	5.3540	4.8250	4.8049	0.1812
	Ancho ala derecha (mm)	1.7120	2.2440	2.0500	2.0425	0.0933
	Largo ala derecha (mm)	4.3460	5.1560	4.8250	4.8078	0.1774
J06 Irradiados		Min	Max	Mediana	\bar{X}	Sd
Variables de Respuesta	WBF (Hz)	192	277	229.5	226.70	16.05
	Armónico (Hz)	401	552	463.0	461.81	29.70
Respuesta	Intensidad (-dB)	-44.40	-62.30	-50.61	-50.83	-3.57
	Tiempo de vuelo (s)	6.29	210.00	112.46	117.11	66.77
Covariables	Peso Húmedo (g)	0.0265	0.0488	0.0369	0.0375	0.0049
	Peso seco (g)	0.0080	0.0182	0.0118	0.0119	0.0019
	Ancho ala izquierda (mm)	1.7460	2.2200	1.9635	1.9678	0.0928
	Largo ala izquierda (mm)	3.7580	4.9490	4.5680	4.5362	0.1961
	Ancho ala derecha (mm)	1.5300	2.0710	1.9200	1.9106	0.0910
	Largo ala derecha (mm)	3.7810	4.9680	4.6070	4.5763	0.1875

Posterior al proceso de depuración y edición de las grabaciones, de las hembras Y23, J06 y J06Irr en estado de pre-cópula, se pudieron apreciar las diferencias de WBF causadas por el aleteo por medio de los espectrogramas del sonido. Donde, las hembras Y23 (**Fig. 10A**) y J06 (**Fig. 10B**) presentaron un espectro con un patrón relativamente homogéneo; también se logró visualizar y diferenciar sus armónicos de manera clara, sin distorsiones relevantes. Por otro lado, las hembras J06Irr (**Fig. 10C**) mantuvieron un patrón similar a Y23 y J06, pero en su espectrograma se visualizaron distorsiones marcadas. En el caso de los armónicos de las tres cepas se observó una clara diferenciación entre estos.

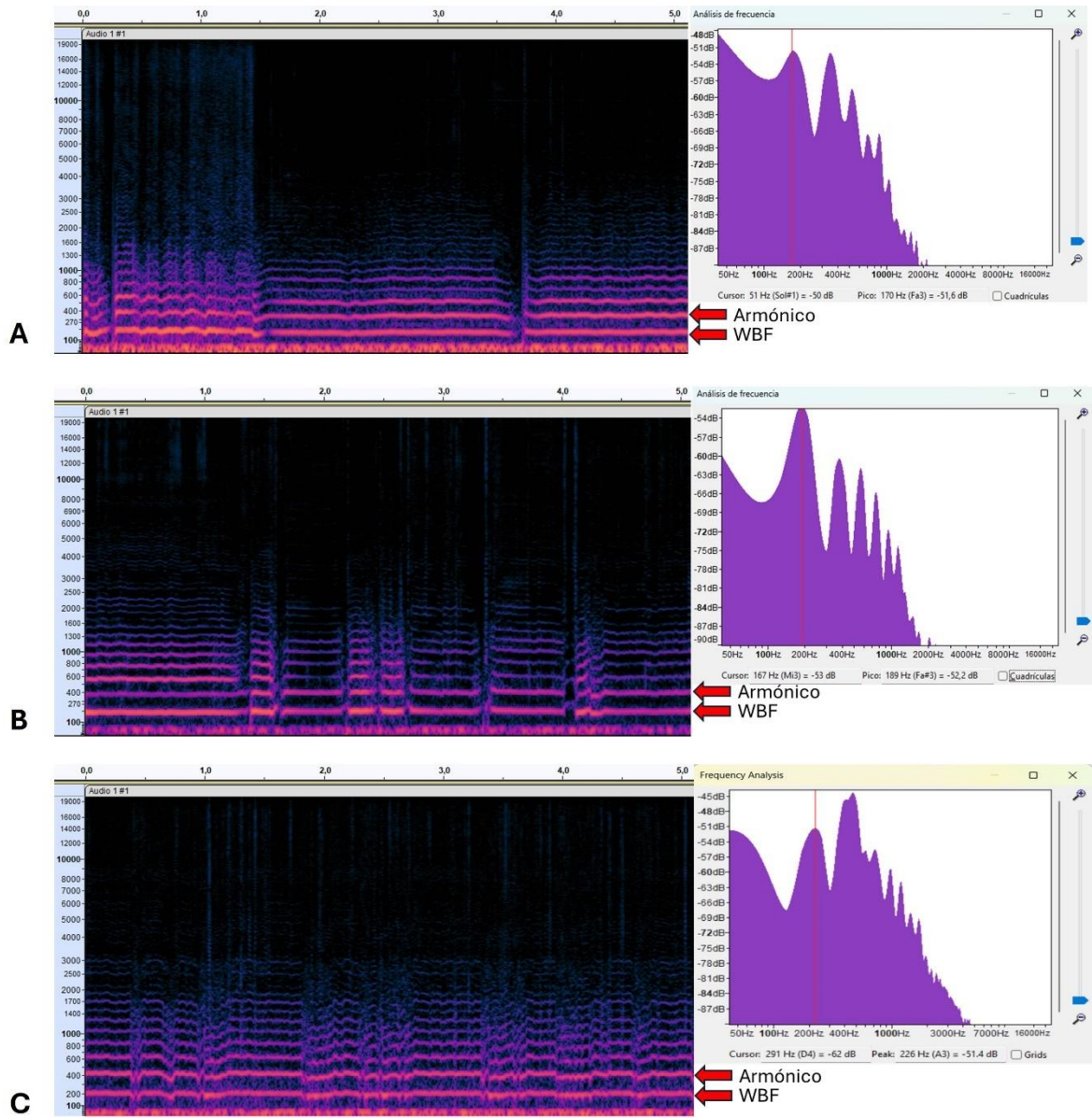


Fig. 11. Análisis de sonido efectuado con el software Audacity 3.6.1. Hembras pre-cópula **A)** Espectro acústico de frecuencia fundamental de aleteo Y23, **B)** Espectro acústico de frecuencia fundamental de aleteo J06, **C)** Espectro acústico de frecuencia fundamental de aleteo J06 irradiados.

Las WBF de las hembras Y23, J06 y J06Irr en estado de pre-cópula fueron analizadas por medio de una prueba de ANOVA, donde no se encontraron diferencias significativas entre las WBF de las hembras de las tres cepas $F=1.624$, $p=0.2$. Para luego realizar un Tukey donde no se observan diferencias entre las WBF de las hembras (**Fig. 12**).

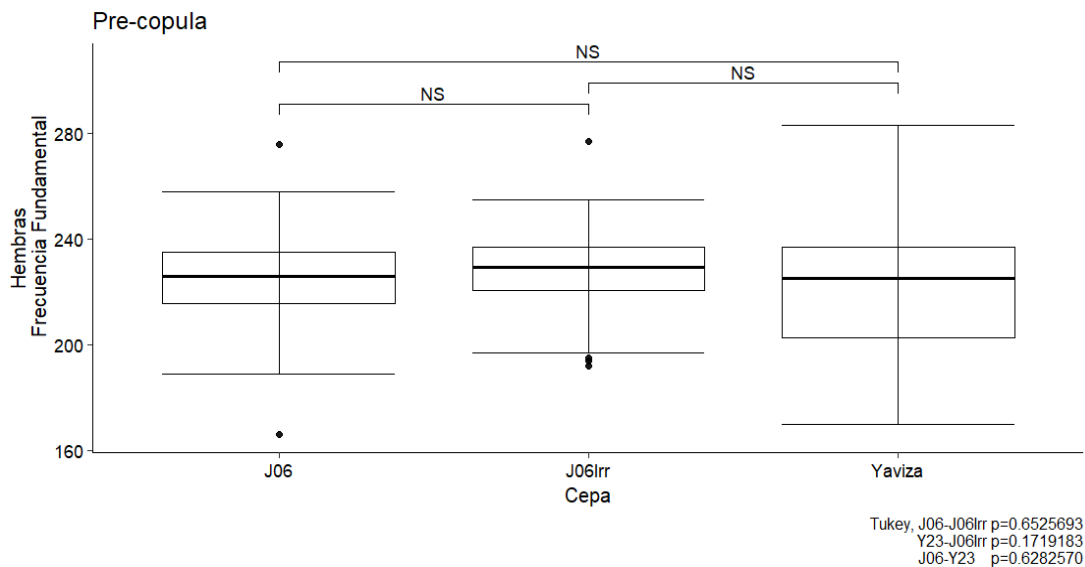


Fig. 12. Frecuencia fundamental de alteo de hembras en estado de pre-cópula.

Además, al construir una matriz de correlación con las covariables asociadas al tamaño de alas (ancho y largo) y el peso seco de las hembras Y23, J06 y J06Irr en estado de pre-cópula, se encontró que las covariables, largo ala izquierda, ancho ala derecha y peso seco mostraron correlaciones negativas moderadamente significativas respecto al WBF de las hembras en estado de pre-cópula (**Fig. 13**). Después de haber evaluado las interacciones en la matriz; se procedió a realizar un modelo lineal generalizado; donde las covariables asociadas al peso (peso seco y peso húmedo) fueron significativas, peso seco $t=-2.513$, $p=0.01313$; peso húmedo $t=2.910$, $p=0.00422$ (**Tabla 9**).

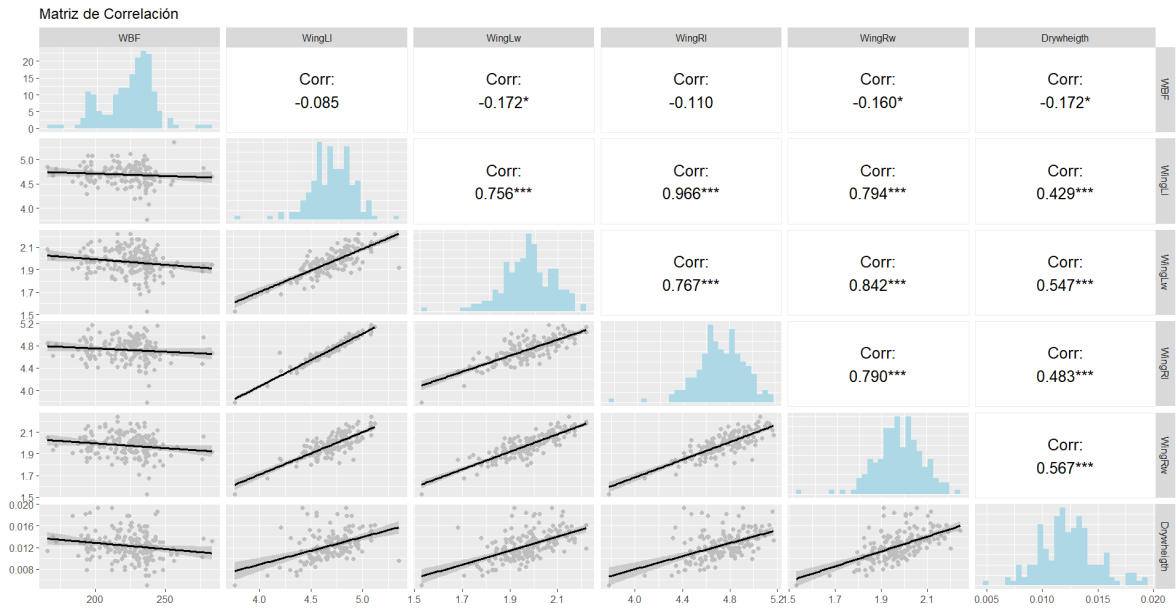


Fig. 13. Matriz de correlación entre frecuencia fundamental de aleteo (WBF) de hembras en estado de pre-cópula y covariables, peso seco, y largo-ancho de alas.

Tabla 9. Modelo lineal generalizado de frecuencias fundamentales de aleteo de hembras en estado de pre-cópula.

Glm (formula= WBF~ Dryweight + Wetweight + WingLl + WingLl+ WingRw + WingRl, family = "gaussian" data=Datos)

Coefficients:

	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)	
(Intercept)	337.941	47.869	7.060	7.78e-11	***
Dryweight	-2120.603	843.729	-2.513	0.01313	*
Wetweight	1259.435	432.724	2.910	0.00422	**
WingLl	-41.680	31.338	-1.330	0.18574	
WingLw	-46.468	29.614	-1.569	0.11894	
WingRw	-4.399	31.994	-0.138	0.89084	
WingRl	33.135	29.435	1.126	0.26227	

(Dispersion parameter for gaussian family taken to be 339.1686)

Null deviance: 51358 on 142 degrees of freedom

Residual deviance: 46127 on 136 degrees of freedom

(37 observations deleted due to missingness)

AIC: 1247.8

Number of Fisher Scoring iterations: 2

Comparación de las variables de respuesta y covariables entre las hembras Yaviza, J06 no irradiados, y J06 irradiados (Estado de Post-cópula).

En el caso de las hembras Y23, J06 y J06Irr en estado de post-cópula, luego de la edición de las pistas de audio, se pudo determinar que las hembras Y23 mostraron frecuencias fundamentales de aleteo desde 183 hasta 263 Hz con un promedio de 232.66 ± 17.50 Hz y una intensidad desde -50.7 hasta -68.6 dB. Las hembras J06 exhibieron un rango desde 158 hasta 266 Hz con un promedio WBF de 218.95 ± 21.51 Hz; estas frecuencias produjeron un rango de intensidad desde -45.0 hasta -69.6 dB. Mientras tanto, las hembras J06Irr, presentaron un rango desde 177 hasta 239 Hz con un de promedio 215.36 ± 14.75 Hz en la frecuencia de WBF; aquí estas frecuencias provocaron una intensidad de sonido desde -45.7 hasta -66.4 dB (**Tabla 13**).

Tabla 10. Variables de respuestas y covariables asociadas al sonido de hembras de las cepas Y23, J06 y J06 Irradiados en estado de post-cópula.

Yaviza		Min	Max	Mediana	\bar{X}	Sd
Variables de Respuesta	WBF (Hz)	183	263	235.0	232.66	17.50
	Armónico (Hz)	366	528	477.0	470.01	37.17
	Intensidad (-dB)	-50.7	-68.6	-57.9	-58.14	-3.71
	Tiempo de vuelo (s)	5.03	210.00	105.58	105.44	73.94
Covariables	Peso Húmedo (g)	0.0273	0.0575	0.0394	0.0408	0.0066
	Peso seco (g)	0.0080	0.0250	0.0145	0.0147	0.0043
	Ancho ala izquierda (mm)	1.7000	2.1510	1.9850	1.9764	0.0917
	Largo ala izquierda (mm)	3.9600	5.0740	4.6760	4.6789	0.2124
	Ancho ala derecha (mm)	1.7260	2.1170	1.9840	1.9794	0.0866
	Largo ala derecha (mm)	3.9600	5.0920	4.7207	4.7097	0.2412
J06 no irradiada		Min	Max	Mediana	\bar{X}	Sd
Variables de Respuesta	WBF (Hz)	158	266	221.0	218.95	21.51
	Armónico (Hz)	327	604	434.5	441.95	53.17
	Intensidad (-dB)	-45.0	-69.6	-53.7	-54.5	-5.1
	Tiempo de vuelo (s)	0.32	179.7	15.9	31.57	37.70
Covariables	Peso Húmedo (g)	0.0256	0.0568	0.0416	0.0414	0.0070
	Peso seco (g)	0.0082	0.0249	0.0136	0.0145	0.0035
	Ancho ala izquierda (mm)	1.6950	2.2120	2.0250	2.0087	0.1094
	Largo ala izquierda (mm)	4.3730	5.2850	4.8210	4.8223	0.1709
	Ancho ala derecha (mm)	1.6660	2.2100	2.0150	2.0033	0.1211
	Largo ala derecha (mm)	4.1850	5.3330	4.8491	4.8433	0.1924
J06 Irradiados		Min	Max	Mediana	\bar{X}	Sd
Variables de Respuesta	WBF (Hz)	177	239	217.0	215.36	14.75
	Armónico (Hz)	368	494	443.5	437.80	28.35

	Intensidad (-dB)	-45.7	-66.4	-55.8	-54.91	-4.26
	Tiempo de vuelo (s)	0.94	193.8	36.21	55.49	52.31
Covariables	Peso Húmedo (g)	0.0290	0.0501	0.0389	0.0394	0.0060
	Peso seco (g)	0.0070	0.0206	0.0136	0.0138	0.0034
	Ancho ala izquierda (mm)	1.7270	2.1710	2.0105	1.9955	0.0988
	Largo ala izquierda (mm)	4.2050	5.0550	4.6945	4.7142	0.1714
	Ancho ala derecha (mm)	1.7700	2.1970	2.0065	1.9873	0.0994
	Largo ala derecha (mm)	4.1980	5.0570	4.7180	4.7390	0.1740

Después de efectuar las comparaciones de los espectrogramas de las cepas estudiadas; se logró observar que las tres cepas en sus WBF, como el primer armónico de las hembras Y23 (**Fig. 14A**), J06 (**Fig. 14B**) y J06Irr (**Fig. 14C**) en el estado de post-cópula, presentaron un patrón casi lineal con esporádicos sobresaltos, reverberaciones y pequeñas distorsiones en todo el espectro. Por otra parte, en el análisis de WBF se observó que en las hembras de Y23, J06 y J06Irr se visualizaban y distinguían de manera clara la WBF y los armónicos emitidos por las hembras en estado de post-cópula.

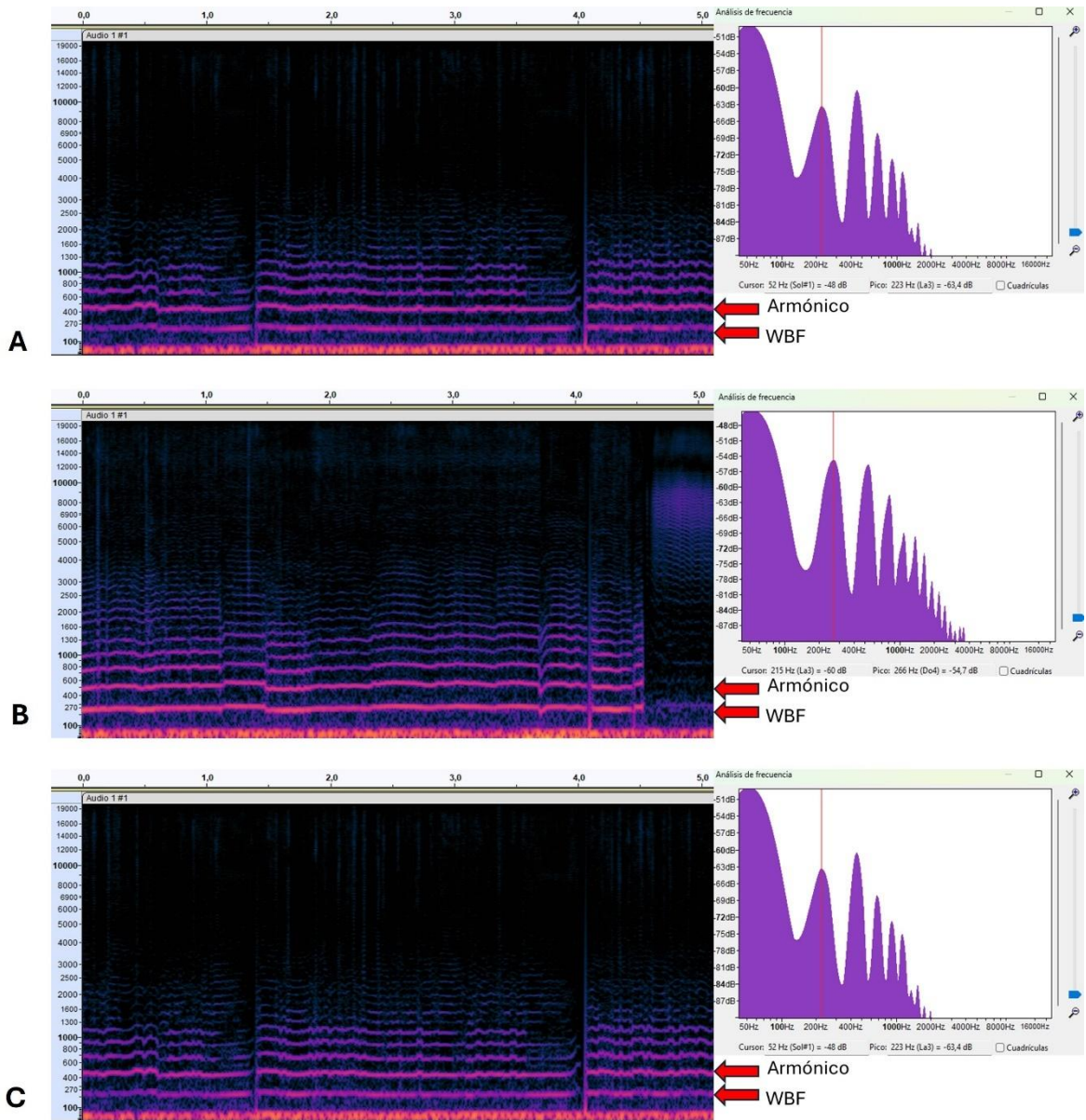


Fig. 14. Análisis de sonido efectuado con el software Audacity 3.6.1. Hembras post-cópula
A) Espectro acústico de frecuencia fundamental de aleteo Y23, **B)** Espectro acústico de frecuencia fundamental de aleteo J06, **C)** Espectro acústico de frecuencia fundamental de aleteo J06 irradiados.

Las WBF en las hembras de Y23, J06 y J06Irr en estado de post-cópula fueron analizados por medio de una prueba de ANOVA, encontraron diferencias significativas entre la WBF provocadas por el alteo de las hembras, $F=15.21$, $p=8.05e^{-7}$. Paralelamente, se realizó una prueba de Tukey para observar las diferencias entre los grupos con respecto a las WBF; se pudo observar diferencias significativas entre las parejas Y23-J06 y Y23-J06Irr; mientras que entre J06-J06Irr, no se observaron diferencias (**Fig. 15**).

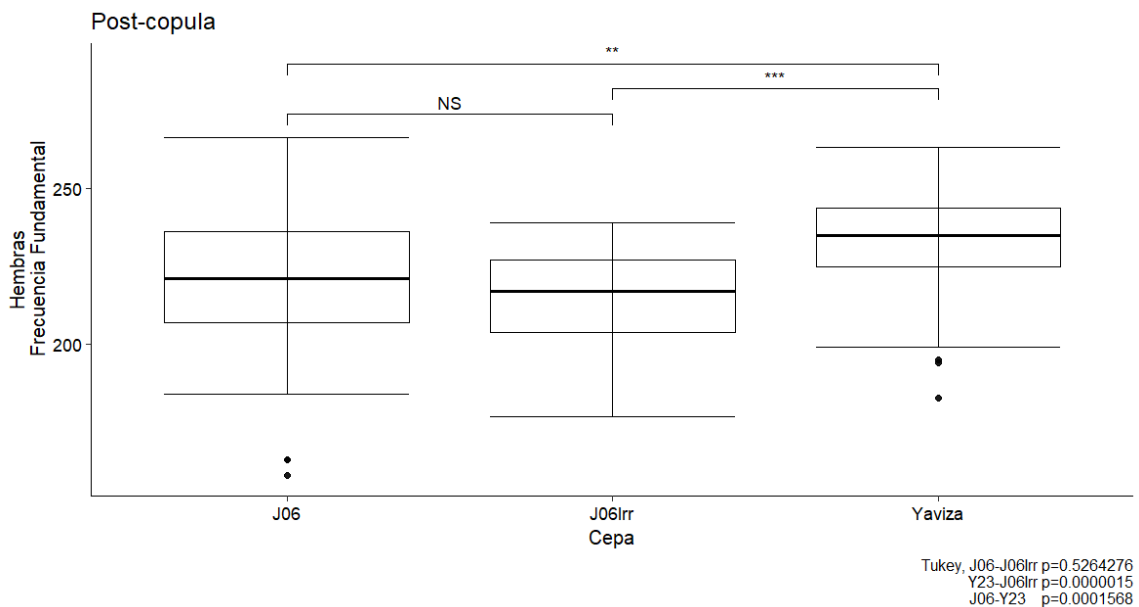


Fig. 15. Frecuencia fundamental de alteo de hembras en estado de pre-cópula.

Posteriormente, se elaboró una matriz de correlación que incorporaba las covariables asociadas al tamaño de alas (ancho y largo) y el peso seco de las hembras Y23, J06 y J06Irr en su estado de post-cópula. Donde, se pudo observar que tanto el peso seco como el largo de las alas derechas, presentaron correlaciones altamente significativas con respecto al WBF (**Fig. 16**). Luego, se realizaron un modelo lineal generalizado; se encontró que la covariable, peso seco fue significativa $t= 2.972$, $p= 0.00352$ (**Tabla 11**).

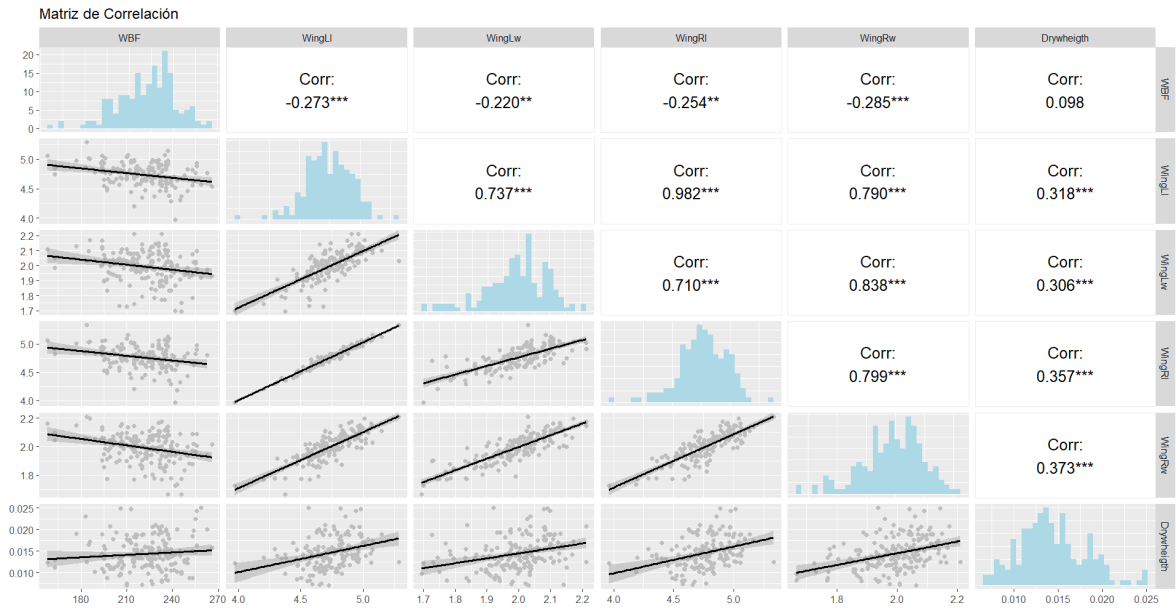


Fig. 16. Matriz de correlación entre frecuencia fundamental de aleteo (WBF) de hembras en estado de post-cópula y covariables peso seco y largo-ancho de alas.

Tabla 11. Modelo lineal generalizado de frecuencias fundamentales de aleteo de hembras en estado de post-cópula.

Glm (formula= WBF~ Dryweight + WingLl + WingLw +WingRw + WingRl,
family = "gaussian" data=Datos

Coefficients:

	Estimate	Error	t value	Pr(> t)	
(Intercept)	359.358	40.009	8.982	2.26e-15	***
Dryweight	1376.362	463.152	2.972	0.00352	**
WingLl	-26.920	43.462	-0.619	0.53672	
WingLw	24.393	30.343	0.804	0.42289	
WingRw	-45.418	33.896	-1.340	0.18256	
WingRl	1.999	40.861	0.049	0.96105	

(Dispersion parameter for gaussian family taken to be 340.1863)
Null deviance:51983 on 138 degrees of freedom
Residual deviance: 45245 on 133 degrees of freedom
(41 observations deleted due to missingness)
AIC: 1212.6
Number of Fisher Scoring iterations: 2

Discusión

Esta investigación tuvo como objetivo identificar la frecuencia fundamental de aleteo (WBF) la cual participa en la comunicación sexual en la Familia Calliphoridae, donde utilizamos dos cepas de *C. hominivorax*, incluyendo la cepa silvestre y la cepa utilizada en la técnica de insecto estéril. Específicamente, buscábamos determinar la existencia de diferencias en los WBFs emitidos entre Yaviza 2023 cepa (re-infestación), Jamaica 2006 cepa de producción (sin irradiar) y Jamaica 2006 (irradiada) con Cobalto 60 a 55 Gy. Esta última, es la cepa que se libera en la naturaleza para controlar a las poblaciones silvestres de la *C. hominivorax*. Los estudios relacionados con la emisión de sonido dentro de la Familia Calliphoridae son escasos y no se han reportado investigaciones previas sobre este tema en *C. hominivorax*. Dicha especie se mantiene bajo el método de cría masiva de insecto estéril (SIT) como estrategia de erradicación en América Central.

En este estudio encontramos que existen diferencias estadísticamente significativas entre los WBF producidos por los machos, tanto en su estado de pre-cópula como también en estado de post-cópula; donde las WBF emitidas por los machos Y23 y J06 fueron similares entre sí; pero diferentes respecto a las frecuencias emitidas por los machos J06Irr. Por otro lado, las hembras en su estado de pre-cópula no presentaron diferencias entre sus WBF, pero sí en su estado post-cópula, siendo las hembras de Y23 las que presentaron diferencias con respecto a J06 no irradiada y J06 irradiada.

Estos hallazgos apoyan parcialmente lo esperado por la hipótesis de trabajo, ya que se presentaron diferencias en las WBF de los machos en ambos estados copulatorios, pero no así en las hembras. Destacamos que, los insectos utilizados para el control de las poblaciones silvestres de *C. hominivorax* son liberados en su estado de pre-cópula; especialmente, aquellos machos que mantienen múltiples cópulas en su vida, pues estos deben preservar características propias para atraer a las hembras silvestres. Además, al analizar las diferentes co-variables relacionadas con el WBF, determinamos que variabilidad en el tratamiento de irradiación, peso seco, y el largo del ala se asociaban con cambios en los WBFs producidos por el vuelo principalmente, en los machos de *C. hominivorax* liberados en campo.

A continuación, presentamos las posibles explicaciones para estos resultados. Primero, es importante destacar que el SIT de COPEG produce una cepa bisexual de *C. hominivorax*, que fue colonizada desde el 2006 y mantenida aproximadamente durante 180 generaciones continuas. Para garantizar la esterilidad de los insectos liberados se emplea una dosis de 55 Gy de radiación gamma mediante Cobalto 60. Sin embargo, esta dosis tiene la posibilidad de afectar negativamente el rendimiento de los machos, los cuales presentan una radiosensibilidad mayor, lo que equivale al 80% de la dosis administrada. Dentro de este marco, Reimann, (1967), reportó que dosis entre los 35 a 40 Gy provocan la esterilidad completa en machos, aproximadamente un 40% menos de la dosis de 55 Gy requerida para esterilizar completamente a las hembras. Esta diferencia en la dosis podría influir en la variación en la WBF de los machos por las posibles alteraciones en la musculatura torácica producto de la irradiación, lo cual podría disminuir su capacidad de vuelo y repercutir sobre

la WBF emitida. Crystal (1979), en su experimento del efecto de la radiación gamma sobre *C. hominivorax*, determinó que un incremento en la dosis de irradiación provoca disminución progresiva de la competitividad los machos irradiados. Recalcó también que, dentro de la competitividad se encuentra la capacidad del vuelo, la cual influye de manera directa sobre la frecuencia de aleteo. De forma similar, Fisher (1997) y Toledo *et al.*, (2004), reportaron que dosis elevadas de irradiación provocarían una reducción significativa en la competitividad de los machos respecto a los machos silvestres. Por esta razón, es necesario un monitoreo y seguimiento de las fuentes y dosis de irradiación utilizadas sobre el resultado de los proyectos SIT.

Bakri *et al.*, (2005) señalaron que la degradación anual de las fuentes de Cobalto-60 (aproximadamente 12%) obliga a aumentar el tiempo de exposición para alcanzar la dosis de esterilidad, lo que podría elevar las posibilidades de provocar los efectos fisiológicos adversos en los insectos irradiados. Alley & Hightower (1966), en su investigación sobre cría masiva y efecto de irradiación sobre *C. hominivorax*, encontraron que moscas silvestres recién colonizadas (Mx) presentaron mayor éxito de apareamiento que aquellas colonizadas por pocas generaciones (F1-F6) y sugieren que los insectos colonizados e irradiados podrían presentar cambios en su comportamiento sexual debido a la cría masiva y a la irradiación; ya que las hembras colonizadas mostraban un umbral de aceptación amplio. Nuestros resultados sugieren que la irradiación empleada por el COPEG en la técnica SIT podría afectar negativamente el fenotipo acústico y la calidad de los machos de *C. hominivorax* liberados.

Por otro lado, Butterworth *et al.*, (2019), al analizar el comportamiento sexual de *Chryzomia flaviformis* silvestres y criados, reportaron diferencias significativas, debido a que los machos criados requieren más tiempo para localizar parejas en comparación con los silvestres, aunque ambos no presentaron exhibiciones complejas. Yan *et al.*, (2019), en su trabajo en *Lucilia cuprina* encontraron que un proceso de cría prolongada con poblaciones y generaciones numerosas provocaría la disminución en parámetros como longitud del tórax, longitud del ala y la relación de aspecto del ala a medida, lo cual afecta indirectamente los mecanismos de aleteo y el rendimiento de vuelo. Esta disminución en la capacidad de vuelo puede repercutir en la producción sonora (WBF), un componente clave en el reconocimiento sexual.

Por otra parte, respecto al tamaño de los individuos, Pitti *et al.*, (2011), al evaluar el efecto del tamaño de las pupas de *C. hominivorax* sobre la competitividad de los machos criados masivamente, encontraron diferencias significativas entre la talla corporal y la capacidad reproductiva. Los machos de mayor envergadura y tallas intermedias mostraron mayor éxito en los intentos de cópula que aquellos de menor tamaño. Crystal, (1977), destacó que una reducción en la capacidad de vuelo de los insectos producidos representa un obstáculo importante para el éxito de los programas de SIT. Reportó además que las hembras de *C. hominivorax* mostraron una capacidad de vuelo superior que los machos; debido a su comportamiento activo de búsqueda de hospederos. Además, individuos jóvenes o envejecidos presentaron tiempos de vuelo menores por la pérdida de segmentos alares lo cual dificultaba su vuelo, comparados con los insectos con una edad media (5-10 días). Por su parte Arp *et al.*, (2022), demostraron que variaciones en la microbiota de *C.*

hominivorax, pueden desencadenar cambios significativos en el comportamiento, la nutrición, la reproducción o la socialización, lo que influye significativamente sobre la aptitud física y la selección de pareja.

Por lo expuesto anteriormente, los insectos irradiados podrían presentar afectaciones en su fisionomía y/o fisiología, relacionadas con el reconocimiento de posibles parejas (quimiorreceptores y mecanorreceptores) o la emisión de señales acústicas (motor de vuelo). Un factor determinante es la especificidad en los sonidos por WBF; debido a que, las hembras salvajes pueden discriminar los sonidos emitidos por machos silvestres, incidiendo en el éxito de cópula de los insectos estériles.

No obstante, es necesario destacar la posibilidad de que las variaciones de WBF en insectos irradiados, pueda ser un posible factor explicativo, por el cual los insectos liberados no han rivalizado con las poblaciones silvestres. Además, cabe la posibilidad de que las hembras silvestres presenten receptores específicos que les ayuden a reconocer a sus congéneres por la WBF emitida por estos; entonces mostrarán así, una aceptación reducida por los machos Jamaica 2006 irradiados. De esta manera, al conocer la WBF de *C. hominivorax* de los insectos criados (SIT), como las WBF de los insectos silvestres, se pudieron realizar comparaciones; las cuales permitieron estimar la similitud entre las frecuencias de los insectos liberados en campo y los silvestres. Aquí hemos generado conocimiento inédito acerca de parte del comportamiento las moscas del gusano barrenador que era desconocido hasta este momento.

Por otra parte, la información generada puede ser empleada como una posible o nueva herramienta que permitirá conocer de manera fácil y a un bajo costo, la calidad de insectos liberados; ya que la WBF está correlacionada con múltiples co-variables del insecto como su tamaño, peso, tamaño del ala, capacidad de vuelo, competitividad, etc.

La producción de insectos estériles que presenten WBF similar a la emitida por los insectos silvestres podrá mejorar la competitividad y efectividad de estos; lo que facilitará que sean reconocidos por potenciales parejas silvestres; reducirá posibles rechazos por parte de las hembras silvestres al competir en condiciones similares; ya que, la WBF forma parte de las señales de reconocimiento y cortejo de esta especie. Finalmente, se recomienda realizar estudios comparativos con insectos silvestres para ser irradiados y evaluar con mayor precisión el efecto de la irradiación sobre el mecanismo del motor de vuelo de *C. hominivorax* y su efecto en la producción sonora.

Otros posibles factores que pueden repercutir sobre la producción de sonidos en insectos, son variación en su dieta, presencia de enzimas musculares y competitividad de estos por la cría masiva como es el caso del SIT utilizado en *C. hominivorax*, expuestos por los siguientes trabajos.

Huettel, (1976), señaló que otro rasgo relacionado con la competitividad del apareamiento de algunos insectos es la producción y la respuesta a los sonidos; el cual es un componente importante al medir la calidad de ciertos grupos de insectos.

Taylor, (1988), al evaluar la calidad de *C. hominivorax* producidos, encontró que la composición en la dieta larval empleada afecta el desarrollo, el comportamiento de vuelo y la competitividad en *C. hominivorax*.

Sanderson & Charnley (1983) determinaron que el consumo de proteínas en la dieta de producción de *Calliphora vicina*, influye directamente en la envergadura y actividad de los machos; es decir, los machos criados con una dieta basada en proteínas fueron más activos y con un mayor tamaño que los machos que fueron alimentados con una dieta sin proteínas.

Bush & Neck, (1976), determinaron que existe una correlación positiva entre la presencia de enzimas musculares (α -GDH, alpha glicerofosfato deshidrogenasa y fosfoglucomutasa) y la capacidad de vuelo en cepas de producción (TX Mex, Old APHIS, New APHIS y Puerto Rican). Además, observaron que, las moscas silvestres se aparean en horas más tempranas que las moscas liberadas, las cuales muestran una mayor actividad en horas de la tarde. Por consiguiente, una disminución en la capacidad de vuelo afectaría de manera directa tanto a la competitividad como a la producción sonora o presencia de patrones de sonidos por parte de los machos liberados; lo que puede repercutir en que exista la posibilidad de que las hembras silvestres no los reconozcan.

Conclusiones

- Las WBF de machos Y23, J06 y J06Irr presentaron diferencias estadísticamente significativas en su WBF, tanto en estado de pre-cópula como de post-cópula. Los machos Y23 y J06 no difieren entre sí en sus WBF, pero sí difieren de los machos J06 irradiados.
- Las WBF de machos J06 y J06Irr presentaron distorsiones en su estado de pre-cópula y esto se incrementó en los ensayos de post-cópula, mientras que los machos Y23 no presentaron distorsiones en estado de pre-cópula; pero sí en post-cópula.
- Las variaciones en las WBF de los machos están asociadas con las co-variables peso seco y el largo del ala, posiblemente debido a la irradiación.
- Las WBF emitidas por hembras Y23, J06 y J06Irr en pre-cópula no mostraron diferencias; pero sí presentaron diferencias estadísticamente significativas en post-cópula, ya que las hembras Y23 emitieron WBF significativamente diferentes a las emitidas por las hembras J06 y J06Irr.
- Las variaciones en la WBF de las hembras guardan relación con variaciones en las co-variables peso seco y largo del ala.
- Solamente, las hembras J06Irr manifestaron distorsiones en sus WBF en estado de pre-cópula; mientras que, en estado de post-cópula, las tres cepas presentaron distorsiones, pero en mayor grado en las hembras J06Irr.

Recomendaciones

- Implementación de mejor insonorización para evitar sonidos de fondo y captar perfiles de sonido con mayor calidad.
- Cuantificar el daño causado por la irradiación en la musculatura torácica de las moscas, con microscopía electrónica.
- Probar cebos sonoros en laboratorio para observar respuestas tanto de machos como hembras silvestres.
- Efectuar análisis acústicos de individuos (especialmente machos) luego de varios procesos de cópula, para así determinar si existe variación en la WBF de estos a medida que envejecen.
- Determinar si dosis de irradiación menores sobre machos de *C. hominivorax* no tienen efectos sobre su WBF.

Bibliografía

- Alley D A, & Hightower B G. (1966). Mating Behavior of the Screw-Worm Fly as Affected by Differences in Strain and Size. *Journal of Economic Entomology*, 59, 1499–1502.
- Arp, A. P., Quintero, G., Sagel, A., Batista, R. G., Phillips, P. L., & Hickner, P. V. (2022). The microbiome of wild and mass-reared new world screwworm, *Cochliomyia hominivorax*. *Scientific Reports*, 12(1). <https://doi.org/10.1038/s41598-022-04828-5>
- Arthur, V., Machi, A., & Mastrangelo, T. (2015). Ionizing Radiations in Entomology. In *Evolution of Ionizing Radiation Research* (pp. 213– 234). InTech. <https://doi.org/10.5772/60409>
- Arthur W. Ewing. (1978). Communication in Diptera. In *How the Animals Communicate* (Thomas A. Sebeok, Vol. 1, pp. 403–417).
- Bakri, A., Mehta, K., & Lance, D. R. (2005). Chapter 3.3. Sterilizing Insects with Ionizing Radiation. In Dick V A, Hendricks J, & Robinson A S (Eds.), *Sterile Insect Technique Principles and Practice in Area-Wide Integrated Pest Management* (pp. 233–268).
- Bakri, A., Mehta, K., & Lance, D. R. (2021). Sterilizing Insects with Ionizing Radiation. In Dyck V A, Hendrichs J, & Robinson A S (Eds.), *Sterile Insect Technique Principles and Practice in Area-Wide Integrated Pest Management* (2nd ed., pp. 355–398). International Atomic Energy Agency.

- Barnes, P. T., Sullivan, L., & Vilella, A. (1998). Wing-Beat Frequency Mutants and Courtship Behavior in *Drosophila melanogaster* Males. In *Behavior Genetics* (Vol. 28, Issue 2).
- Bennet-Clark, H. C. (1998). Size and scale effects as constraints in insect sound communication. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 353(1367), 407–419. <https://doi.org/10.1098/rstb.1998.0219>
- Broce, A. B. (1980). Sexual Behavior of Screwworm Flies Stimulated by Swormlure-2 lj2. *Annals of The Entomological Society of America*, 73(4), 386–389.
- Bush, G. L., & Neck, R. W. (1976). Ecological Genetics of the Screwworm Fly, *Cochliomyia hominivorax* (Diptera: Calliphoridae) and Its Bearing on the Quality Control of Mass-reared Insects. *Environmental Entomology*, 5(5), 821–826. <http://ee.oxfordjournals.org/>
- Butterworth, N. J., Byrne, P. G., & Wallman, J. F. (2019). The Blow Fly Waltz: Field and Laboratory Observations of Novel and Complex Dipteran Courtship Behavior. *Journal of Insect Behavior*, 32(2), 109–119. <https://doi.org/10.1007/s10905-019-09720-1>
- Candolin, U. (2003). The use of multiple cues in mate choice. In *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* (Vol. 78, Issue 4, pp. 575–595). <https://doi.org/10.1017/S1464793103006158>

- COPEG. (2025). La Comisión Panamá – Estados Unidos para la Erradicación y Prevención del Gusano Barrenador del Ganado (COPEG).
- Crystal, M. M. (1977a). Tethered Flight of Screwworm Flies, *Cochliomyia hominivorax*: 1 Effect of Age and Sex 2 Downloaded from. *Annals of the Entomological Society of America*, 70(5), 702–706. <http://aesa.oxfordjournals.org/>
- Crystal, M. M. (1977b). Tethered Flight of Screwworm Flies, *Cochliomyia hominivorax*: Effect of Age and Sex. *Annals of The Entomological Society of America*, 70(5), 702–706. <http://aesa.oxfordjournals.org/>
- Crystal, M. M. (1979). Sterilization of screwworm Flies (Diptera: Calliphoridae) with Gamma Rays: Restudy After Two Decades. In *J. Med. Entomol* (Vol. 15, Issue 2). <http://jme.oxfordjournals.org/>
- Crystal, M. M., & Guillot, F. S. (1978). Flight of Tethered Screwworm Flies 1 in Relation to Ovarian Development 2. *Annals of The Entomological Society of America*, 71(2), 243–246. <https://academic.oup.com/aesa/article/71/2/243/117067>
- Deora, T., Gundiah, N., & Sane, S. P. (2017). Mechanics of the thorax in flies. In *Journal of Experimental Biology* (Vol. 220, Issue 8, pp. 1382–1395). Company of Biologists Ltd. <https://doi.org/10.1242/jeb.128363>
- Eichorn, C., Hrabar, M., Van Ryn, E. C., Brodie, B. S., Blake, A. J., & Gries, G. (2017). How flies are flirting on the fly. *BMC Biology*, 15(1). <https://doi.org/10.1186/s12915-016-0342-6>

- Greenfield, M. D. (2016). Evolution of Acoustic Communication in Insects (pp. 17–47).
https://doi.org/10.1007/978-3-319-28890-1_2
- Guillot, F. S., Brown, H. E., & Broce, A. B. (1978). Behavior of Sexually Active Male Screwworm Flies 1. *Annals of The Entomological Society of America*, 71(2), 199–201.
- Hall, J. M., McLoughlin, D. P., Kathman, N. D., Yarger, A. M., Mureli, S., & Fox, J. L. (2015). Kinematic diversity suggests expanded roles for fly halteres. *Biology Letters*, 11(11). <https://doi.org/10.1098/rsbl.2015.0845>
- Heide, G. (1974). The Influence of Wingbeat Synchronous Feedback on the Motor Output Systems in Flies. In *Z. Naturforsch* (Vol. 29).
- Hosain, M. M., Yasmin, M., Islam, M. S., & Islam, A. T. M. F. (2023). Effect of chilling on pupal developmental arrest and subsequent impact on quality control parameters of adult blowfly, *Lucilia cuprina* (Diptera: Calliphoridae). *Heliyon*, 9(2). <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2023.e13281>
- Huettel, M. D. (1976). Monitoring the Quality of Laboratory-Reared Insects: A Biological and Behavioral Perspective 1. *Environmental Entomology*, 5(5), 807–814.
- Kaufman, P. E., Wisely, S. M., & Gillett-Kaufman, J. L. (2020). Primary Screwworm *Cochliomyia hominivorax* (Coquerel) (Insecta: Diptera: Calliphoridae) 1. <https://edis.ifas.ufl.edu>.

- Krafsur, E. S. (1978). Aggregations of Male Screwworm flies, *Cochliomyia hominivorax* (Coquerel) in South Texas (Diptera: Calliphoridae) (Vol. 80, Issue 2).
- Mastrangelo, T., & Welch, J. B. (2012). An overview of the components of AW-IPM campaigns against the New World Screwworm. In *Insects* (Vol. 3, Issue 4, pp. 930–955). MDPI AG. <https://doi.org/10.3390/insects3040930>
- Matlock Jr R.B., & Skoda S.R. (2009). Mark-recapture estimates of recruitment, survivorship and population growth rate for the screwworm fly *Cochliomyia hominivorax*. *Medical and Veterinary Entomology*, 23(1), 111–125.
- Phillips, P. L., Welch, J. B., & Kramer, M. (2004). Seasonal and Spatial Distributions of Adult Screwworms (Diptera: Calliphoridae) in the Panama Canal Area, Republic of Panama. *Journal of Medical Entomology*, 41(1), 121–129. <https://doi.org/10.1603/0022-2585-41.1.121>
- Pinto, J., Magni, P. A., O'Brien, R. C., & Dadour, I. R. (2022). Chasing Flies: The Use of Wingbeat Frequency as a Communication Cue in Calyptrate Flies (Diptera: Calypttratae). *Insects*, 13(9). <https://doi.org/10.3390/insects13090822>
- Pitti, A., Skoda, S. R., Kneeland, K. M., Berkebile, D. R., Molina-Ochoa, J., Chaudhury, M. F., Youm, O., & Foster, J. E. (2011). Effect of adult screwworm male size on mating competence. *Southwestern Entomologist*, 36(1), 47–60. <https://doi.org/10.3958/059.036.0105>

- Robert D., & Göpfert M. C. (2002). *A mechanical process that amplifies directional auditory cues*.
- Rodrigues Garcia, C. (1987). Alguns Efeitos das Radiações Gama do Cobalto-60 em *Chryzomia megacephala*. (Fabricius, 1794) (Diptera, Calliphoridae. Universidade de São Paulo.
- Römer, H. (2020). Insect acoustic communication: The role of transmission channels and the sensory system and brain of receivers. *Functional Ecology*, 34(2), 310–321. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13321>
- Sanborn, A. (2008). Acoustic Communication in Insects. In J. L. Capinera (Ed.), *Encyclopedia of Entomology* (pp. 33– 38). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-6359-6_36
- Sanderson, P. G., & Charnley, A. K. (1983). The effect of diet on activity in male *Calliphora vicina* blowflies. In *Physiological Entomology* (Vol. 8).
- Sivinski J, Calkins C O, & Webb J C. (1989). Comparisons of Acoustic Courtship Signals in Wild and Laboratory Reared Mediterranean Fruit Fly *Ceratitis capitata*. *Florida Entomologist*, 72(1), 212–214.
- Sueur, J. (2005). *Insect Species and Their Songs*. In *Insect Sounds and Communication: Physiology, Behaviour, Ecology, and Evolution* (1st ed., pp. 207– 217). <https://doi.org/10.1201/9781420039337.ch15>

- Sueur, J., Tuck, E. J., & Robert, D. (2005). Sound radiation around a flying fly. *The Journal of the Acoustical Society of America*, *118*(1), 530–538. <https://doi.org/10.1121/1.1932227>
- Tercel, M. P. T. G., Veronesi, F., & Pope, T. W. (2018). Phylogenetic clustering of wingbeat frequency and flight-associated morphometrics across insect orders. *Physiological Entomology*, *43*(2), 149–157. <https://doi.org/10.1111/phen.12240>
- Thomas, D. B. (1991). Time-Activity Budget of Adult Screwworm Behavior (Diptera: Calliphoridae). In *J. Med. Entomol* (Vol. 28, Issue 3). <http://jme.oxfordjournals.org/>
- Valdez-Espinoza, U. M., Fadda, L. A., Marques, R., Osorio-Olvera, L., Jiménez-García, D., & Lira-Noriega, A. (2025). The reemergence of the New World screwworm and its potential distribution in North America. *Scientific Reports*, *15*(1). <https://doi.org/10.1038/s41598-025-04804-9>
- Webb, J. C., Agee, H. R., Leppla, N. C., Calkins, C. O., & Asae, M. (1981). *Monitoring Insect Quality*.
- Yan, G., Schlink, A. C., Brodie, B. S., Hu, J., & Martin, G. B. (2019). The Effects of Diets and Long-term Laboratory Rearing on Reproduction, Behavior, and Morphology of *Lucilia cuprina* (Diptera: Calliphoridae). *Journal of Medical Entomology*, *56*(3), 665–670. <https://doi.org/10.1093/jme/tjy219>

Anexos

Glosario

Armónico: Nos referimos a frecuencias que son múltiplos enteros de una frecuencia fundamental; donde estas frecuencias adicionales se generan debido a la naturaleza periódica de las ondas sonoras y son importantes en el estudio de la comunicación y percepción de sonidos en los animales.

Bioacústica: disciplina científica que estudia la producción, emisión, recepción y percepción de sonidos en los animales, incluidos los seres humanos. Sirve de herramienta que permite a los científicos monitorear poblaciones de animales y sus comportamientos sin necesidad de interferir directamente con ellos.

Calliphoridae: familia dentro del orden Diptera, comúnmente conocida como moscas de la carne, moscas azules o moscas verdes; estas moscas son reconocidas por su coloración metálica brillante, que puede ser azul, verde o negra; los adultos suelen medir entre 10 y 12 mm de largo, estos son de gran relevancia en la ecología y estudios forenses, debido a su papel en la descomposición de la carne y otros tejidos orgánicos. Algunas de sus especies son potenciales plagas como es el caso de *Cochliomyia hominivorax*.

Calyptrate: moscas caracterizadas por tener una estructura llamada calíptero, que es una membrana o escama situada encima de los halterios.

Cepa: población de insectos descendientes de un único ancestro y que comparten características genéticas específicas. Estas cepas pueden ser de interés en estudios

científicos, especialmente, en genética y evolución, ya que pueden mostrar variaciones en comportamiento, resistencia a pesticidas, morfología, etc.

Cochliomyia hominivorax: especie de mosca parásita perteneciente a la familia Calliphoridae. Es conocida por que sus estadios larvarios (gusanos) se alimentan del tejido vivo de animales de sangre caliente, incluidos los humanos causando gusaneras. Las hembras de esta especie depositan entre 200 y 300 huevos en heridas o mucosas expuestas de los animales y al eclosionar sus larvas se introducen en el tejido circundante; mientras se alimentan, desgarran el tejido con su aparato bucal introduciéndose poco a poco a más profundidad dentro de las heridas causando miasis traumáticas. Su ciclo de vida puede estar dentro de los 18 hasta los 21 días.

Cópula: Comportamiento sexual animal en el que un macho introduce esperma en el cuerpo de la hembra; especialmente, de manera directa en su tracto reproductivo. En el caso de moscas Calliphoridae los machos introducen su edeago dentro de la genitalia femenina, donde la hembra guarda el esperma dentro de las espermatecas.

Decibelios (-dB): Es una unidad de medida de la intensidad de sonidos; se utiliza para expresar la relación entre dos valores de una magnitud física, a menudo potencia o intensidad. Se usa comúnmente en acústica para medir niveles de sonido, así como en electrónica y comunicaciones para medir la potencia de señales.

Dimorfismo sexual: variaciones en fenotipo como la forma, coloración o tamaño entre machos y hembras de una misma especie. Esto se presenta en la mayoría de las especies que tienen reproducción sexual, en mayor o menor grado.

Frecuencia de aleteo: número de veces que los insectos mueven sus alas en un segundo. Este parámetro fisiológico puede ser utilizado para identificar a los insectos y desarrollar trampas para controlar enfermedades.

Frecuencia fundamental: es la frecuencia más baja de una forma de onda periódica.

Hertz (Hz): Es la unidad de medida empleada para medir oscilaciones en un periodo de tiempo. Donde un hercio equivale a un ciclo u oscilación por segundo.

Irradiación: acción de exponer a algo a radiación, radiación ionizante, electromagnética o partículas de alta energía. En el caso *Cochliomyia hominivorax* en el programa de insecto estéril que es manejado por COPEG, las moscas en su estado de pupa son expuestas a aproximadamente a 55 Gy de una fuente Co 60.

Método del insecto estéril: este método consta de la producción de insectos en masa con parámetros controlados dentro de centros de reproducción. Los insectos son llevados a estado de pupa donde pasarán por un proceso de irradiación, el cual los dejará completamente estériles; luego, estos insectos estériles serán transportados en envases refrigerados hasta el centro de dispersión, donde emergerán para luego ser enfriados nuevamente; después serán introducidos en recipientes para ser transportados y liberados vía aérea por medio de avionetas especializadas, las cuales depositarán su carga en una zona limitada para el control de los insectos plaga.

Recolonización: es el proceso biológico mediante el cual una especie se propaga nuevamente a zonas donde estaba colonizada anteriormente. La recolonización a menudo

se refiere a una inmigración exitosa donde una población se integra de nuevo a su rango de distribución original.

Reinfestación: reaparición de una plaga en un área, distribución o cultivo después de que se ha realizado un control o tratamiento para eliminarla exitosamente.