



PONTIFICIA UNIVERSIDAD CATÓLICA DE CHILE
FACULTAD DE AGRONOMIA E INGENIERIA
FORESTAL
DIRECCION DE INVESTIGACION Y POSTGRADO
MAGISTER EN FISIOLÓGÍA Y PRODUCCIÓN VEGETAL

Efecto de la diversidad genética en la respuesta al estrés por temperatura de poblaciones e individuos de *Mastrus ridens* (Hymenoptera: Ichneumonidae)

Tesis presentada como requisito para optar al grado de

Magíster en Fisiología y Producción Vegetal

por:

Bárbara Paz Morales Vega

Comité de Tesis

Profesor Guía: Tania Zaviezo.

Profesor Informante: Rodrigo Chorbadjian

Noviembre – 2021

Santiago – Chile

AGRADECIMIENTOS

Agradecimientos al proyecto Fondecyt N° 1181256, por permitir la realización de esta investigación, también a la Pontificia Universidad Católica de Chile y a la Facultad de Agronomía e Ing. Forestal por permitir usar su establecimiento.

Quisiera agradecer especialmente a la profesora Tania Zaviezo por la confianza, enseñanza y buena disposición que ha tenido conmigo durante el periodo de Magíster. También agradecer a la profesora Alda Romero por su ayuda y contención, y a Felipe Calleja por su buena disposición y apoyo durante este periodo.

Por último, agradecer a mis padres, hermanas, abuela y a mi tía Danerit por creer en mí y apoyarme en todas mis decisiones. A mis amigos por el constante soporte. También, agradecer a esa persona que ha estado durante todo este proceso escuchando mis felicidades y tristezas, aconsejando, ayudando y dando ánimos cuándo a veces todo se complicaba.

A mi familia

ÍNDICE

ÍNDICE	1
ABSTRACT	2
INTRODUCCIÓN	3
MATERIALES Y MÉTODOS	7
Crianza de insectos.....	7
Crianza de <i>Cydia pomonella</i>	7
Crianza de <i>Mastrus ridens</i>	7
Obtención de <i>M. ridens</i> para los experimentos.....	7
Tratamientos ambientales: temperatura constante óptima y variable estresante...8	
Experimentos poblacionales	8
Experimentos individuales	10
Caracterización morfológica de hembras	10
Experimento de combinación de condiciones ambientales en madres e hijas	10
Análisis de datos	11
RESULTADOS.....	12
Efectos de la diversidad y la condición en poblaciones	12
Efectos de la diversidad y la condición en la adecuación biológica de hembras aisladas	17
Longevidad	17
Parasitismo	18
Progenie total	19
Número de hijas	22
Número de hijos	22
Radio sexual.....	23
Experimento de combinación de condiciones ambientales en madres e hijas .	23
DISCUSIÓN	26
CONCLUSIONES	30
RESUMEN DE TESIS	31
BIBLIOGRAFÍA	32

Efecto de la diversidad genética en la respuesta al estrés por temperatura de poblaciones e individuos de *Mastrus ridens* (Hymenoptera: Ichneumonidae).
Bárbara Paz Morales Vega

Laboratorio de Entomología Frutal. Departamento de Fruticultura, Facultad de Agronomía e Ingeniería Forestal. Pontificia Universidad Católica de Chile.

Santiago, Chile.

ABSTRACT

Morales, B.P. 2021. Effect of genetic diversity on the response to temperatures stress of populations and individuals of *Mastrus ridens* (Hymenoptera: Ichneumonidae). Tesis, Magister en Fisiología y Producción Vegetal, Facultad de Agronomía e Ingeniería Forestal, Pontificia Universidad Católica de Chile. Santiago, Chile. 34 pp. Genetic variability can affect the response of insects to variable and stressful environmental conditions. In this work we study the effect of genetic variability on population growth and fitness of populations and individuals of endogamic and exogamic lines of *M. ridens* (Hymenoptera: Ichneumonidae), an important parasitoid of the apple moth (*Cydia pomonella*), when exposed to optimum constant temperatures (OT = 25°C) or variable extreme temperatures (VT = 1 h at 33°C, 20 min at 25°C, 1 h at 6°C and the rest at 25°C) throughout their life. The population experiments were observed for three generations, while those individual female experiments were one generation and the L39 line for two generations.

In the results we found that genetic variability does affect in part the capacity of populations and individual females to respond to variable and stressful environmental conditions. The associated parameters were: the total number of individuals generated and the number of sons. On the other hand, the lack of effects on the sexual radius suggests that the sex determination mechanism would not be a relevant factor in the adequacy in conditions of variable and extreme temperatures. These results highlight the need to carry out more biological suitability studies against natural enemies in stressful environments due to the contingency of climate change.

Key Words: Inbreeding depression, stressful environmental conditions, parasitoid.

INTRODUCCIÓN

El control biológico clásico tiene como objetivo disminuir las plagas invasoras por medio de la introducción de enemigos naturales desde la zona de origen de estas (Wang *et al.*, 2019) y es común que en su desarrollo las poblaciones de enemigos naturales pasen por cuellos de botella (Hufbauer, *et al.*, 2004; Retamal *et al.*, 2016). Esto tiene un efecto negativo al disminuir el tamaño poblacional y la variabilidad genética, lo que puede resultar en una disminución de la adecuación biológica de los organismos en esas poblaciones (Szucs *et al.*, 2017). Adicionalmente, debido al tamaño limitado de las poblaciones mantenidas en laboratorio, es probable que en muchas ocasiones ocurra la endogamia (Pray *et al.*, 1994), causando deriva genética y la posibilidad de fijación de alelos perjudiciales (Hedrick y Kalinowski, 2000; Frankham, 1995), reduciendo la aptitud de la descendencia producto del apareamiento consanguíneo (Armbruster y Reed, 2005).

La endogamia puede tener un efecto negativo en el establecimiento, crecimiento y en la persistencia a largo plazo de las poblaciones, aumentando así la probabilidad de extinción local de la especie, a diferencia de los cruzamientos exogámicos, que generalmente aumentan la probabilidad de establecimiento y persistencia de las poblaciones en el tiempo (Szucs *et al.*, 2017). La pérdida en adecuación biológica producto de la endogamia se denomina “depresión por endogamia” (Hildner *et al.*, 2003; Lande, 1988; Plough, 2012), y se ha documentado por más de un siglo en diferentes especies de plantas y animales (Hedrick y Kalinowski, 2000; Armbruster y Reed, 2005; Charlesworth y Willis, 2009). Diferentes autores han afirmado que la depresión por endogamia aumenta en ambientes estresantes (Cheptou *et al.*, 2001; Kristensen *et al.*, 2003; Hayes *et al.*, 2005; Fox y Reed, 2011), ya que la expresión génica cambia (Armbruster y Reed, 2005) y es en estas condiciones donde los genes que permiten sobrellevar las condiciones de estrés deben expresarse.

La endogamia ilustra la sinergia entre: genética, demografía y comportamiento. Esto implica la reproducción entre individuos genéticamente relacionados, conduciendo así a una disminución de la heterocigosidad (Hansson y Westerberg, 2002). Cuando las poblaciones son sometidas a ambientes variables, existen dos posibles mecanismos de respuesta; el primero es la plasticidad fenotípica y el segundo es la respuesta evolutiva. La plasticidad fenotípica permite a un organismo responder rápidamente a nuevas condiciones, manteniendo su adecuación biológica y se refiere

a cuánto es capaz el entorno de modificar a la expresión fenotípica de una especie, dependiendo si se aplica a individuos o a genotipos (Sgró, *et al.*, 2016; Auld, *et al.*, 2009). La respuesta evolutiva poblacional se expresa en un plazo mayor, ya que implica un cambio en la constitución genética de la población debido a la selección a través de las generaciones (Sgró, *et al.*, 2016).

Debido a que los insectos son ectotermos, la temperatura (T°) del ambiente es un factor importante, influyendo en muchos aspectos de la ecología y el desarrollo de los insectos (Easterling *et al.*, 2000; Hansen *et al.*, 2000). Las temperaturas extremas son estresantes y tienen efectos perjudiciales en la sobrevivencia y reproducción de los insectos (Rinehart *et al.*, 2000; Malmendal *et al.*, 2006; Hance *et al.*, 2007; Terblanche *et al.*, 2011; Hoffmann *et al.*, 2012). Los cambios de T° también pueden influir en la biología de especies interactuantes, provocando una desestabilización en las dinámicas poblacionales (Van der Putten *et al.*, 2004). La mayoría de los estudios que abordan los efectos de la T° en insectos o en control biológico, se han llevado a cabo a temperaturas constantes, que no son comparables con condiciones de campo (Estay *et al.*, 2011; Fischer *et al.*, 2011). Las condiciones naturales se caracterizan por ciclos térmicos diarios, por ejemplo, cambios de T° en la noche podrían afectar la biología e interacción entre los artrópodos herbívoros, sus enemigos naturales, y las plantas hospederas (Pétavy *et al.*, 2004). Por lo tanto, las temperaturas fluctuantes proporcionan una evaluación más precisa de la biología del desarrollo de los insectos, que las temperaturas constantes (Bahar *et al.*, 2012).

El parasitismo exitoso depende tanto de la capacidad del parasitoide adulto para localizar y evaluar a su hospedero, como de la capacidad de la larva para evadir o superar la respuesta inmune del hospedero y adaptarse o regular el entorno que éste tiene en constante cambio. Sin embargo, estas características podrían interrumpirse por cambios en las condiciones ambientales (Harrington *et al.*, 2001), ya que dependen de una serie de adaptaciones en la ecología y fisiología de sus hospederos para sobrevivir (Hance *et al.*, 2007).

Mastrus ridens Horstman (Hymenoptera: Ichneumonidae) es un ectoparasitoide gregario especialista de larvas de último estadio de la polilla de la manzana, *Cydia pomonella* L. (Lepidoptera: Tortricidae), razón por la cuál ha sido utilizado como controlador biológico (Mills, 2005; Retamal *et al.*, 2016). Es originario de la misma zona de origen que la polilla de la manzana, sur de Kazajistán, pero ha sido introducido a varios países a nivel mundial (Retamal *et al.*, 2016). En el año 1995 se introdujo por primera vez en California, Estados Unidos (EE. UU.) y se le identificó

incorrectamente como *M. ridibundus* (Gravenhorst) (Hymenoptera: Ichneumonidae). Desde EE. UU. fue introducido a Argentina en el año 2005 y luego a Chile en el año 2006. Posteriormente, fue llevado a Nueva Zelanda, y desde allí a Australia y Francia (Retamal *et al.*, 2016). En Chile, dentro de las liberaciones realizadas, al parecer sólo ha habido un establecimiento exitoso en la Región de Aysén (Retamal *et al.*, 2016).

Se conoce que para *M. ridens*, la temperatura para su crianza en laboratorio, y cercana a su óptimo, es de 25°C y que a 35°C se produce una reducción de la longevidad de los adultos y hay mortalidad de los estados inmaduros (Devotto *et al.*, 2010). Respecto a las temperaturas mínimas que es capaz de soportar, se ha visto que a 4°C pueden ser almacenados los últimos estadios larvales por hasta 12 semanas sin afectar su desarrollo, sin embargo, esta temperatura es crítica para pre-pupa y pupa generando una gran mortalidad (Sandanyaka *et al.*, 2015).

El sistema de determinación sexual de esta especie es una característica que la hace ser susceptible a la depresión por endogamia, y corresponde a una especie haplodiploide con determinación complementaria del sexo (Retamal *et al.*, 2016; Zaviezo *et al.*, 2018). Los individuos bajo esta característica tienen su sexo definido no solo por la ploidía, sino que también por múltiples alelos ubicados en uno o más loci. Aquellos que son heterocigotos, en al menos un locus sexual, se desarrollan como hembras diploides, aquellos que son individuos hemicigotos se desarrollan como machos haploides y los homocigotos como machos diploides, los cuales se producen con mayor frecuencia cuando hay baja diversidad genética en la población o en cruzamientos consanguíneos (Zhishan *et al.*, 2003).

El objetivo de este trabajo fue estudiar el efecto de la variabilidad genética en el crecimiento poblacional y adecuación biológica de *M. ridens* cuando está expuesto a condiciones estresantes de temperatura. La hipótesis general de este trabajo es que la variabilidad genética afecta la capacidad de poblaciones e individuos de *M. ridens* para responder a condiciones ambientales variables y estresantes. Las hipótesis específicas son:

- 1) Poblaciones con menor variabilidad genética tendrán un menor crecimiento poblacional, producirán menos hembras y tendrán un radio sexual mayor (proporción de machos) que poblaciones con mayor variabilidad genética.
- 2) Poblaciones con menor variabilidad genética tendrán un menor crecimiento poblacional en condiciones ambientales variables y estresantes que en condiciones óptimas constantes, mientras que poblaciones con mayor

variabilidad genética tendrán un crecimiento poblacional similar en ambas condiciones.

- 3) Hembras provenientes de poblaciones con menor variabilidad genética tendrán una menor adecuación biológica (longevidad, reproducción, número de hijas y mayor ratio sexual) que hembras provenientes de poblaciones con mayor variabilidad genética.
- 4) Hembras provenientes de poblaciones con menor variabilidad genética tendrán una menor adecuación biológica (longevidad, reproducción, número de hijas y mayor ratio sexual) en condiciones ambientales variables y estresantes que, en condiciones óptimas constantes, mientras que hembras provenientes de poblaciones con mayor variabilidad genética tendrán una adecuación biológica similar en ambas condiciones.

MATERIALES Y MÉTODOS

Crianza de insectos

Crianza de *Cydia pomonella*

Para la crianza de *C. pomonella* pupas previamente lavadas con suero fisiológico (NaCl 0.9%) se distribuyeron en recipientes cilíndricos plásticos (19,5 cm de largo y 13,5 cm de diámetro). La parte superior del recipiente contó con una rejilla de tela, a la cual se le añadió miel diluida con el fin de alimentar a las polillas adultas emergentes. El proceso de pupa a polilla adulta tardó aproximadamente 10 días, estas últimas se aparearon y cubrieron las paredes de los recipientes con huevos, los cuales se dejaron madurar 5 días hasta tener eclosión de larvas (L1).

Cuatro larvas de primer estadio (L1) se pusieron en pequeños potes plásticos con 20 – 30 ml con dieta comercial (Stonefly Heliiothis Diet; Ward's Natural Science, Rochester, NY), y se mantuvieron a 25°C con un fotoperiodo de 16 h/día y 8 h/noche para larvas de “no diapausa” y a 12 h/día y 12 h/noche para larvas en “diapausa”. Las larvas de no diapausa se usaron para mantener la colonia de polilla de la manzana. Por otro lado, las larvas en diapausa se usaron para los experimentos. Larvas de quinto estadio (L5) en diapausa fueron extraídas de la dieta y se introdujeron en frascos de vidrio con trozos de cartón (1,5 cm largo, 0,7 cm de ancho). Finalmente, cuando las larvas formaban capullos en los cartones eran aptas para ser utilizadas en los experimentos.

Crianza de *Mastrus ridens*

Las diferentes poblaciones de *M. ridens* se desarrollaron dentro de jaulas (30 x 30 x 30 cm) y formadas por una malla de polipropileno, con acceso a través de una abertura de la manga de 15 cm. Cada población correspondió a las diferentes líneas genéticas. Las jaulas se humedecieron con agua dos veces por semana y se agregó miel en los costados. Para mantener las poblaciones, a cada jaula se le agregó uno o dos rollos semanales con 25 Larvas de *C. pomonella*.

Obtención de *M. ridens* para los experimentos

Desde las jaulas de las líneas de interés se extrajeron rollos de cartón con L5 ya parasitadas y se separaron todos los capullos de *M. ridens* desarrollados. Posteriormente, se colocaron en viales previamente rotulados, para evitar el cruzamiento de aquellos que eran hermanos directos. Luego se pusieron en una

cámara a 25°C, 40% Humedad Relativa (HR) y fotoperiodo 16:8 (Luz: Oscuridad) hasta la emergencia de los adultos.

Una vez que las hembras emergían, se realizaron los cruces con machos nacidos 1 o 2 días antes, procurando que no sean hermanos. El apareamiento ocurrió a una T° de 21 ± 2 °C. Si después de 5 minutos no ocurría el apareamiento, el macho era removido y se reemplazó por otros. Una vez terminado el apareamiento, fueron separados.

Para este estudio se utilizaron en total seis líneas genéticas, de las cuáles tres de ellas fueron generadas desde una hembra (iso-hembras), y representan líneas de baja variabilidad genética (L35, L39 y Endo 18). Las otras tres líneas se generaron mezclando líneas y promoviendo la exogamia, por lo que representan líneas de alta variabilidad genética (Masiva liberación, Masiva Covid y Masiva Mix).

Tratamientos ambientales: temperatura constante óptima y variable estresante.

La condición a T° constante (TC) se proporcionó en una cámara climática a 25°C con HR de 40 ± 5 % y fotoperiodo de 16 horas (h) luz y 8 h de oscuridad. La condición a T° variable (TV) y estresante se generó sometiendo diariamente a los individuos a condiciones de T° cercana a los umbrales de desarrollo. Así los insectos (en poblaciones o individualmente) fueron expuestos durante una hora a 33°C, seguido de 20 minutos a 25°C y luego una hora a 6 ± 1 °C. El resto del tiempo se mantenían a 25°C con HR de 40 %. Debido a estas variaciones, los grados días acumulados no eran exactamente los mismos en ambas condiciones. Por esta razón en los experimentos poblaciones el tratamiento en condición TC se llevó a cabo por 60 días y los expuestos a la condición TV por 61 días, de modo de que ambas acumularan 300° días (en base 10°C).

Experimentos poblacionales

El experimento consistió en utilizar dos líneas de alta variabilidad genética (Masiva Covid y Masiva Liberación) y dos líneas de baja variabilidad genética (L35 y L39), las cuales fueron expuestas a condiciones de TC y TV, representando un diseño factorial 2 x 2 (diversidad x condición), con 2 repeticiones por cada tratamiento (combinación de diversidad y condición). Para la primera repetición se usó las poblaciones Masiva Covid y L39, y en la segunda Masiva liberación y L35.

Para los experimentos seis hembras adultas apareadas con machos de la misma línea genética fueron introducidas en un recipiente plástico (19,5 cm largo, 13 cm

ancho, 9 cm alto) con una abertura por un costado cubierta de malla fina de 35 cm², que permitió ventilación y alimentación con miel. La zona del centro de la tapa contó con una abertura de 8 cm² cubierta de malla fina, para hidratar a los individuos con algodón humedecido en agua. Por el costado opuesto al de la malla, los recipientes tuvieron una abertura de 1,5 cm de diámetro, tapada con un corcho de goma para agregar o retirar cosas de las cajas. Con la finalidad de brindar más espacio a las poblaciones a lo largo del experimento, cada 20 días (tiempo aproximado que demoraba en desarrollarse una generación), se añadió un nuevo recipiente en la parte superior, que fue conectado por dos tubos de plástico. Así, al término del experimento, cada población se desarrolló en 3 pisos (3 cajas conectadas verticalmente, Fig. 1). Dos veces por semana se añadió a cada recipiente larvas de último estadio de *C. pomonella* en pequeños trozos de cartón. El número de larvas que se agregó dependió de la cantidad de hembras presentes, siendo 5 larvas por hembra por semana.



Figura 1. Potes plásticos utilizados para los experimentos poblacionales.

El experimento duró 60 y 61 días (TC y TV, respectivamente), donde tres veces por semana se estimó por observación desde el exterior de cada caja, el número total de hembras y machos de *M. ridens* y de polillas vivas. Además, también se registró el número de larvas de *C. pomonella* agregadas a cada unidad experimental. Transcurrido los 60 y 61 días, las cajas se abrieron y se realizó cuidadosamente un conteo del total de individuos de *M. ridens* vivos y muertos, pupas y polillas de *C. pomonella* presentes. Con estos datos se calculó las variables de poblacionales de desempeño: número total de individuos machos y hembras generados, proporción de sexos, y porcentaje de parasitismo.

Experimentos individuales

Se utilizaron en total 135 hembras apareadas y mantenidas en recipientes por separado. Se usaron tres líneas de baja diversidad y tres de alta, evaluando entre 20 y 28 hembras por línea (28 en L39, 22 en L35, 24 en Endo 18, 20 en Masiva Liberación, 20 en Masiva Covid y 22 en Masiva Mix). La mitad de las hembras de cada línea fue expuesta a la condición TV y la otra mitad a la condición de TC.

Para los experimentos, las hembras apareadas fueron puestas individualmente en recipientes plásticos de 8 cm de diámetro, los cuales presentaron en la tapa una abertura cubierta con malla fina, en donde se les agregó miel y un algodón húmedo dos veces por semana. Semanalmente se introdujeron 7 L5; 4 larvas al inicio de la semana y 3 a finales de la semana, hasta la muerte de la hembra. La longevidad fue determinada tres veces a la semana (lunes, miércoles y viernes) y una vez muertas se sacaron y se pusieron en alcohol al 96%.

Se registró la cantidad total de larvas de *C. pomonella* agregadas y al término de los experimentos se contabilizó el total de individuos presentes (vivos y muertos) así como las larvas parasitadas. Con los datos se obtuvo el número total de individuos generados, la proporción de sexos, porcentaje de parasitismo y longevidad de las hembras.

Caracterización morfológica de hembras

Adicionalmente, a las hembras almacenadas en alcohol de los experimentos individuales se les extrajo la pata posterior izquierda. El corte se realizó en la inserción al tórax y se montó en un portaobjeto con una gota de glicerol, rotulando con la identificación de la hembra correspondiente.

Para medir la longitud de la tibia, está se fotografió bajo un microscopio estereoscópico (Leica EZ4 D) y el programa LAZ EZ con un aumento de 20X. Posteriormente, se usó el software ImageJ, con una escala correspondiente a 1:0.0027 (píxel: milímetro) indicada por LAZ EZ y se prosiguió a la medición trazando una línea desde el punto superior hasta el inferior.

Experimento de combinación de condiciones ambientales en madres e hijas

Para este experimento se usó L39, donde se escogieron 2 hembras (hijas) de aquellas sometidas a TC o a TV. Una parte de ellas fue expuestas a las mismas condiciones de su madre y otras a la condición opuesta. Esto dio origen a 4 posibles combinaciones: 2 condiciones madre o de crianza x 2 condiciones de exposición

posterior. En el transcurso de 10 días se le añadió a cada hembra en total 10 L5, lo que se repitió en los siguientes 10 días solo en el caso que estuviesen vivas. Al término del experimento se registró la longevidad de las hembras, porcentaje de parasitismo, el número total de individuos generados y la proporción de sexos.

Análisis de datos

Para estudiar el efecto de la diversidad y condición en la progenie total, cantidad de hembras y machos en los experimentos poblacionales se utilizó el Modelo Lineal Generalizado (GLM por sus siglas en inglés) con distribución binomial negativa (dado la sobre dispersión de los datos) y enlace logit. Para el caso del parasitismo y radio sexual (proporción de machos) se utilizó la distribución Quasibinomial.

De manera similar, en los experimentos individuales, para ver el efecto de las líneas ($n = 6$) y condición o bien de las hembras agrupadas por diversidad (alta y baja) y condición en el total de progenie, cantidad de hembras, machos y longevidad de la hembra se utilizó GLM con distribución de Poisson y enlace log, considerando como covariable el largo de la tibia (mm). Se utilizó la distribución Binomial y enlace logit para el parasitismo y radio sexual (proporción de machos).

Finalmente, los experimentos individuales realizados a la progenie de la línea L39 se utilizó el GLM con distribución Binomial negativa para hembras, machos, total *M. ridens*, longevidad y parasitismo.

Para los análisis se utilizó el programa estadístico InfoStat como interfase para los análisis en R (Di Rienzo et al. 2019).

RESULTADOS

Efectos de la diversidad y la condición en poblaciones

En las Figuras 2 y 3, se presenta las poblaciones estimadas por observación a lo largo del experimento (60 días T° constante, 61 días T° variable). En ambos casos, se observa que al día 20 aproximadamente, empiezan a emerger los individuos de la primera generación. En el caso de la temperatura constante se observa una disminución de la población desde el día 30 aproximadamente, con mínimos entre los días 35 y 40, para luego incrementar de manera sostenida, indicando la emergencia de una segunda generación. En el caso de la temperatura variable, la dinámica es similar, los mínimos se observan entre los días 40 y 45. De manera general, se puede observar que las líneas de alta diversidad genética tienen mayores poblaciones que las de baja diversidad a lo largo del experimento, exceptuando en el último conteo que se realizó a las poblaciones de TC (Figura 2, 3).

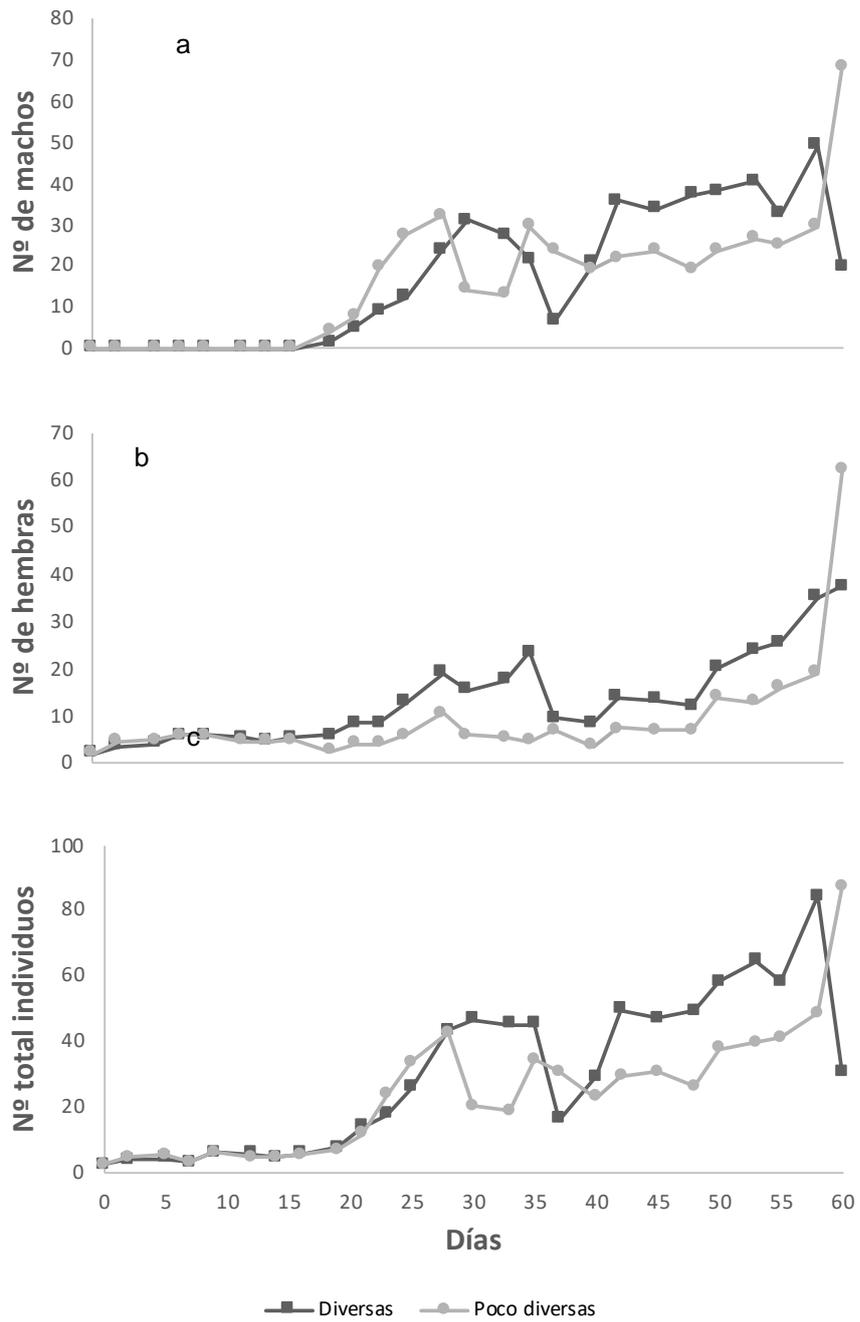


Figura 2. Dinámica de las poblaciones de *M. ridens* durante tres generaciones a TC.
a) N° Machos, b) N° de Hembras y c) Total de individuos.

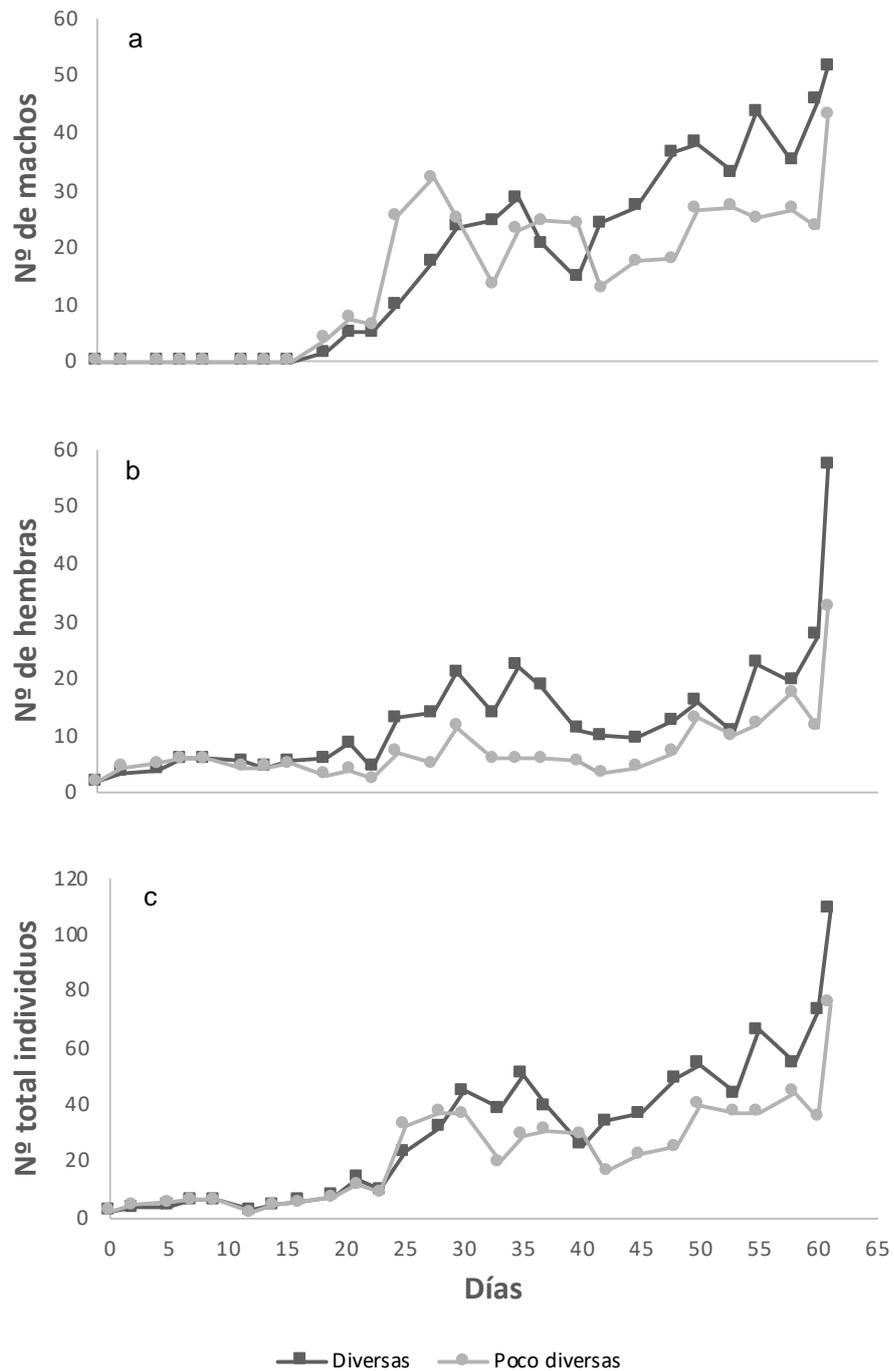


Figura 3. Dinámica de las poblaciones de *M. ridens* durante tres generaciones a TV. a) N° Machos, b) N° de Hembras y c) Total de individuos.

No hubo un efecto de la diversidad, condición o la interacción de ambos factores en el porcentaje de parasitismo ($p > 0,2014$ para todos), que en promedio fue 54 % (Fig. 4a). Tampoco se encontró un efecto significativo de la diversidad o condición en el total de individuos generados ($p = 0,3534$, $p = 0,1654$ respectivamente), pero hubo

un efecto marginal de la interacción ($p = 0,0562$), donde las poblaciones de baja diversidad a TC tendieron a ser mayores que las de baja diversidad en TV (Fig. 4b). No se encontró un efecto de las variables en la cantidad de hembras totales ($p > 0,1430$ para todas), aunque el número de hembras generadas por poblaciones de baja diversidad a TC fue el doble que a TV (Fig. 4c). En el caso del total de machos generados hubo un efecto en la interacción de la diversidad genética con la condición ($F_{1,4} = 11,71$, $p = 0,0267$), pero no de la diversidad ($p = 0,9171$) y la condición ($p = 0,1331$) por si solas. La cantidad de machos en las líneas de baja diversidad genética a TC fue significativamente mayor de machos que a TV ($135,5 \pm 15,6$ versus $244 \pm 26,2$, Fig. 4d).

El radio sexual promedio (proporción de machos) varió entre un 53 y 63 % (alta diversidad genética a TC y baja variabilidad a TV), pero no hubo efectos significativos de la diversidad, condición o la interacción entre estos factores ($p > 0,2497$ para todas, Fig. 4d).

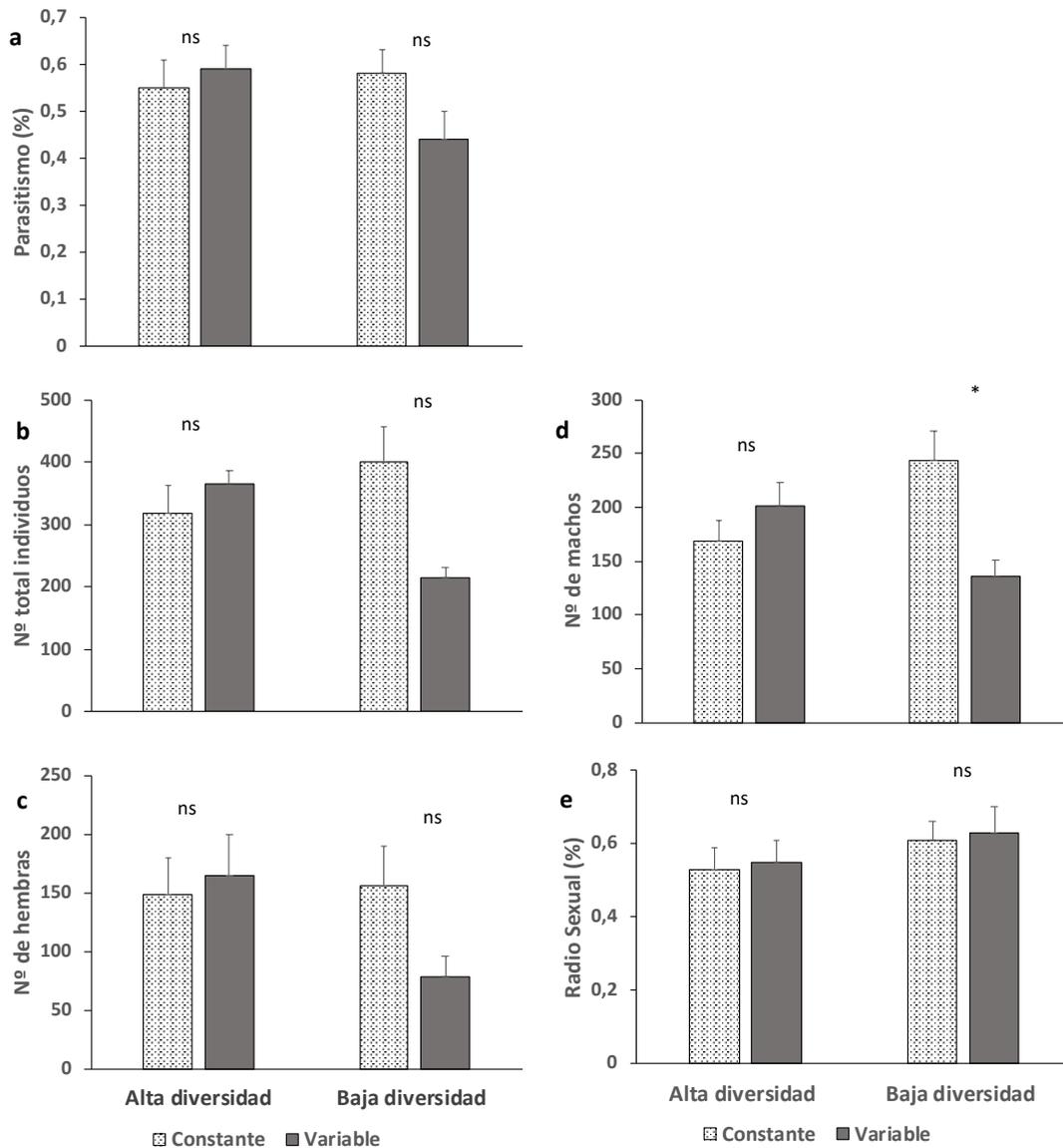


Figura 4. Efecto de la diversidad genética y la condición ambiental en experimentos poblacionales (promedio + error estándar) en: a) Parazitismo (proporción de larvas parasitadas), b) N° total individuos c) N° de hembra, d) N° de machos y e) Radio sexual (proporción de machos). Las dos barras del lado izquierdo corresponden a alta diversidad genética y las dos del lado derecho a baja diversidad genética. Barras punteadas corresponden a exposición de TC y las barras grises oscuras a condiciones de TV. El signo * sobre pares de barras indica diferencias significativas entre la condición para una misma diversidad ($p < 0,05$) y ns que no hay diferencias entre ellas ($p > 0,05$).

Efectos de la diversidad y la condición en la adecuación biológica de hembras aisladas

Longevidad

Hubo un efecto significativo de líneas (población) ($F_{5, 124} = 2,61$, $p = 0,0279$) y de la interacción de línea con condición ($F_{5, 124} = 3,29$, $p = 0,0079$), pero no de la condición por sí sola ($p = 0,2015$) en la longevidad de las hembras. La línea Endo 18 fue la que presentó la menor longevidad ($9,6 \pm 0,9$ días), significativamente menor que el resto de las líneas (media entre $12,8 \pm 1,3$ y $15,0 \pm 1,7$ d), a excepción de Masiva Covid que tuvo valores intermedios ($11,4 \pm 1,3$ d). La línea masiva liberación, presentó un patrón diferente al resto de las líneas, donde la longevidad en la condición TV fue significativamente mayor que la condición TC (Figura 5a).

Cuando las hembras de las diferentes líneas se combinaron por diversidad, no se encontró un efecto significativo de la diversidad ($p = 0,1308$), condición ($F_{1, 132} = 1,65$, $p = 0,1318$) ni en la interacción de ambas ($F_{1, 132} = 1,65$, $p = 0,0698$), aunque hubo una tendencia a que las hembras de líneas de baja diversidad en condiciones de TV vivieran menos que en el resto de las combinaciones (Fig. 6a; baja TV $10,3 \pm 0,9$ versus $13,7 \pm 1,3$; alta TC $13,4 \pm 1,2$; baja TC $13,7 \pm 1,2$).

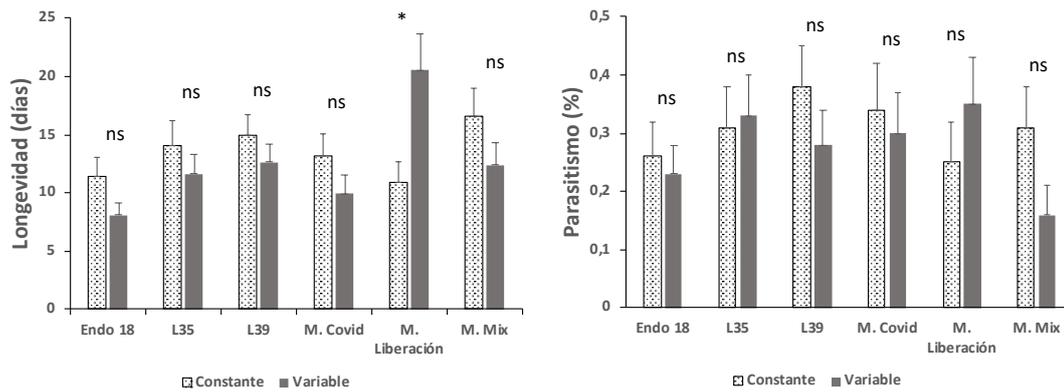


Figura 5. Efecto de la línea y la condición ambiental expuesta de los experimentos individuales (promedio + error estándar). Aquellas barras punteadas corresponden a exposición a TC y aquellas barras grises oscuras a condiciones de TV. a) longevidad y b) parasitismo (proporción de larvas parasitadas). El signo * sobre pares de barras indica diferencias significativas entre la condición para una misma línea ($p < 0,005$) y ns que no hay diferencias entre ellas ($p > 0,05$).

Parasitismo

El parasitismo promedio fue cercano al 30%. La línea, condición y la interacción de líneas con la condición no tuvieron un efecto significativo en el parasitismo ($p > 0,2998$ para todas, Fig. 5b).

Cuando las líneas se agruparon por diversidad, tampoco hubo un efecto significativo de la condición, diversidad o su interacción en el parasitismo ($p > 0,2639$ para todas; Fig. 6b).

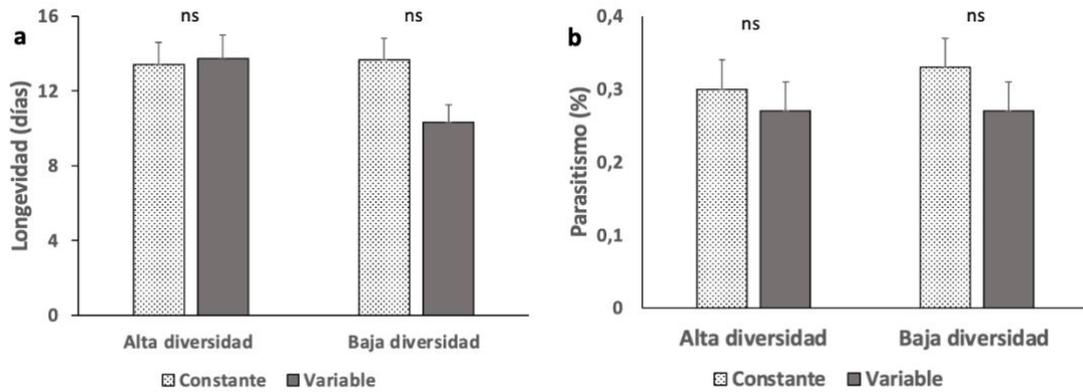


Figura 6. Efecto de la diversidad genética y la condición ambiental en experimentos poblacionales (promedio + error estándar) en: a) Longevidad, b) parasitismo (proporción de larvas parasitadas). Las dos barras del lado izquierdo corresponden a alta diversidad genética y las dos del lado derecho a baja diversidad genética. Barras punteadas corresponden a exposición de TC y las barras grises oscuras a condiciones de TV. ns sobre pares de barras indica que no hay diferencias significativas entre la condición para una misma diversidad ($p < 0,005$).

Progenie total

Al analizar las líneas por separado se observó que la condición ambiental expuesta no tuvo un efecto significativo ($p = 0,5748$) en la progenie total, pero si hubo un efecto de la línea ($F_{5, 124} = 4,91$ $p = 0,0004$) y en la interacción entre ambas ($F_{5, 124} = 3,57$, $p < 0,0048$). Las líneas Masiva liberación, Masiva covid y L39 tuvieron significativamente más progenie ($11,1 \pm 3,6$; $8,1 \pm 2,1$ y $6,9 \pm 1,7$ individuos respectivamente) que las líneas L35 y Endo 18 ($3,1 \pm 0,8$ y $2,5 \pm 0,7$ respectivamente), con Masiva mix con valores intermedios ($5,4 \pm 1,7$). En la interacción de ambas variables se observó que las líneas Endo 18 y L35 a TC y TV fueron las de menor número de *M. ridens* en ambas condiciones ($1,9 \pm 0,7$, $3,3 \pm 0,9$ y $3 \pm 1,2$, $3,2 \pm 1,1$ respectivamente) con la línea Masiva Mix a TV ($2,9 \pm 1,4$ individuos) (Figura 7a). Las líneas Masiva liberación y Masiva Mix tuvieron diferencias significativas en la cantidad total dependiendo de la condición expuesta; Masiva liberación a TC obtuvo menor cantidad de individuos que a TV ($6,6 \pm 2,5$ y $18,7 \pm 8$ individuos, Figura 7a). Por otro lado, Masiva Mix obtuvo mayor cantidad a TC que a TV ($10,1 \pm 3,8$ y $2,9 \pm 1,4$ Figura 7a).

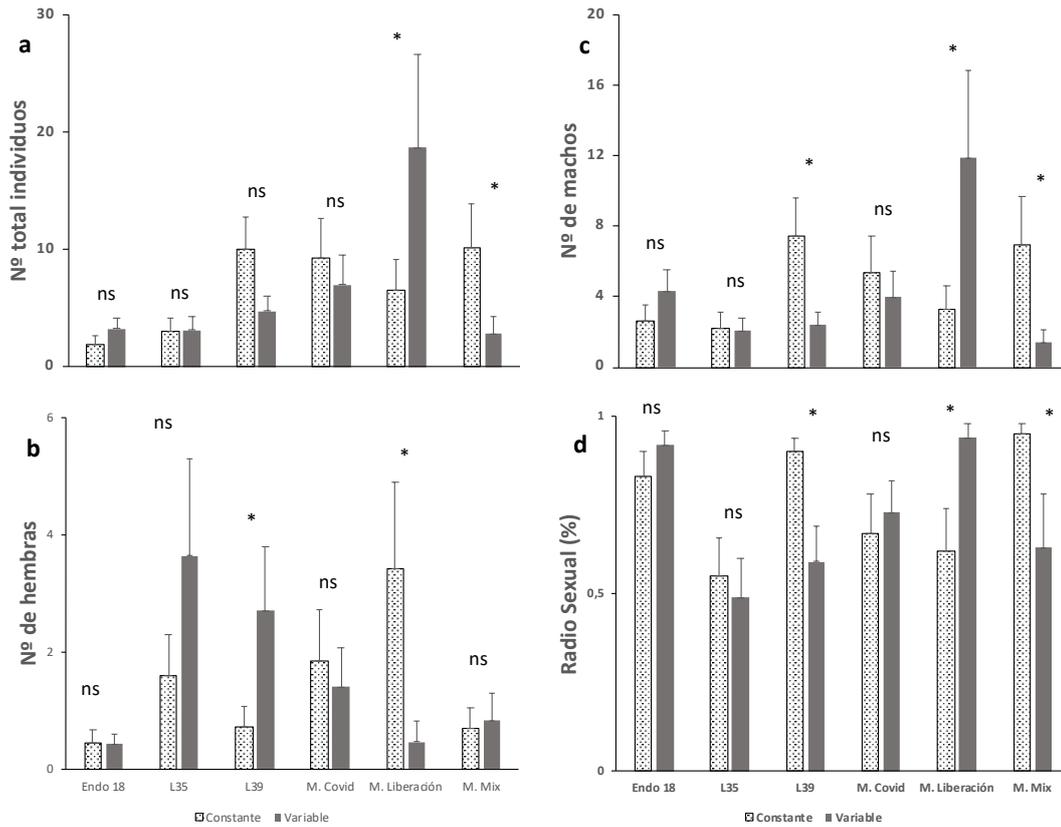


Figura 7. Efecto de la línea genética y la condición ambiental expuesta de los experimentos individuales (promedio + error estándar). Aquellas barras punteadas corresponden a exposición a TC y aquellas barras grises oscuras a condiciones de TV. a) N° total de individuos, b) N° de hembras c) N° de machos y d) proporción de machos (radio sexual). El signo * sobre pares de barras indica diferencias significativas entre la condición para una misma diversidad ($p < 0,05$) y ns que no hay diferencias entre ellas ($p > 0,05$).

Hubo un efecto significativo de la condición ambiental ($F_{1, 132} = 32520,61$ $p < 0,0001$), la diversidad ($F_{1, 132} = 258798,5$ $p < 0,0001$) y la interacción de ellas ($F_{1, 132} = 8782,95$ $p < 0,0001$) en la progenie total. En relación con la condición, en TC la progenie total fue mayor que en TV ($6,1 \pm 0,01$ y $4,9 \pm 0,01$ respectivamente). Además, hembras de líneas de mayor variabilidad genética generaron mayor cantidad de progenie que la de baja variabilidad ($7,5 \pm 0,01$ y $4,9 \pm 0,01$ individuos respectivamente). Por último, las líneas de alta diversidad genética a TC fueron las que obtuvieron un mayor número de individuos y aquellas de baja diversidad genética a TV la menor cantidad ($8,1 \pm 0,01$ y $3,5 \pm 0,01$ *M. ridens*) (Figura 8a).

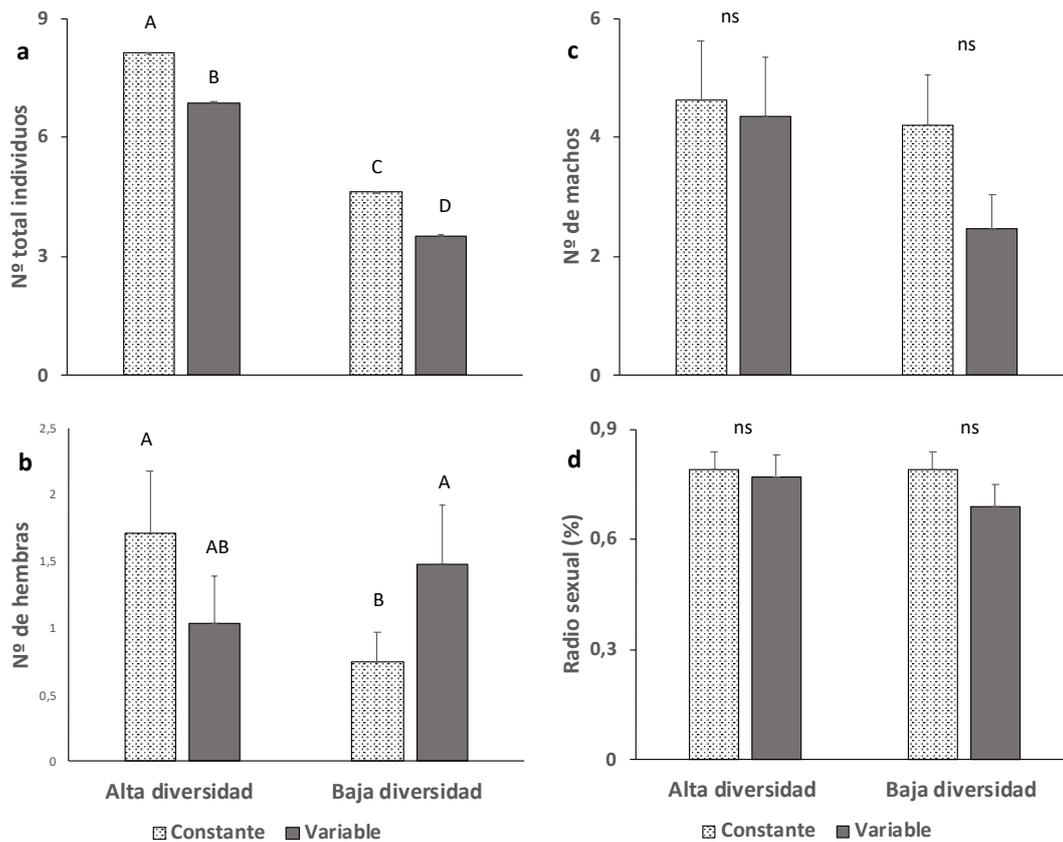


Figura 8. Efecto de la diversidad genética y la condición ambiental en experimentos poblacionales (promedio + error estándar) en: a) N° total de individuos, b) N° de hembras c) N° de machos, y e) Radio sexual (proporción de machos). Las dos barras del lado izquierdo corresponden a alta diversidad genética y las dos del lado derecho a baja diversidad genética. Barras punteadas corresponden a exposición de TC y las barras grises oscuras a condiciones de TV. Las letras diferentes sobre las barras indican diferencias entre ellas ($p < 0.05$). “ns” sobre pares de barras significa que no hay diferencias significativas ($p > 0,05$) entre la condición para una misma diversidad.

Número de hijas

Se encontró un efecto significativo de las líneas genéticas ($F_{5, 124} = 3,74$, $p = 0,0035$) y la interacción entre líneas genéticas y la condición ($F_{5, 124} = 2,79$, $p = 0,0199$), pero no de la condición por si sola ($p = 0,9998$). La línea genética L35 obtuvo la mayor cantidad de hijas con $2,4 \pm 0,8$, siendo significativamente mayor que M. Mix ($0,7 \pm 0,3$) y Endo 18 ($0,4 \pm 0,2$ hembras), con el resto de las líneas con valores intermedios. Respecto a la interacción de ambas variables, L35 a TV presentó la mayor cantidad ($3,6 \pm 1,7$ hembras) y a TC menos de la mitad ($1,6 \pm 0,7$ hembras, Figura 7b). Por otra parte, la línea Endo 18 tuvo la menor cantidad de hijas, sin variar mucho entre TC y TV ($0,4 \pm 0,2$ y $0,4 \pm 0,2$ hembras, Figura 7b). La línea L39 presentó diferencias significativas en el número de hijas en relación a la condición, con mayor cantidad a TV que a TC ($2,7 \pm 1,1$ y $0,7 \pm 0,3$ respectivamente, Figura 7b). También la línea Masiva liberación presentó diferencias, con un mayor número de hijas a TC que a TV ($3,4 \pm 1,5$ y $0,5 \pm 0,6$ hembras, Figura 7b).

Al agrupar las líneas por diversidad genética, no hubo un efecto de la diversidad ($p = 0,3471$) y la condición ($p = 0,7253$) en el número de hijas, pero si un efecto de interacción entre estas dos variables ($F_{1, 132} = 5,50$, $p = 0,0205$). La mayor cantidad de hijas la obtuvieron líneas de alta variabilidad genética a TC y la menor líneas de baja diversidad a TC ($1,7 \pm 0,5$ y $0,8 \pm 0,2$ respectivamente, Figura 8b). Líneas de baja diversidad genética produjeron más cantidad de hijas a TV que a TC ($1,5 \pm 0,4$ y $0,8 \pm 0,2$ respectivamente, Figura 8b).

Número de hijos

Al analizar las líneas por separado, no se encontró un efecto de condición ambiental y las líneas en el número de hijos ($p = 0,0575$ y $p = 0,0575$, respectivamente), pero si de la interacción de estos factores ($F_{5, 124} = 5,28$, $p = 0,0002$). La línea Masiva Liberación a TV presentó la mayor cantidad de hijos ($11,9 \pm 5$; Figura 7c). Esta misma línea a TC tuvo solo $3,3 \pm 1,3$ individuos (Figura 7c), con una diferencia significativa entre ambas condiciones. En general cada línea se comportó de manera diferente ante las dos condiciones a las que se expusieron, con excepción de la línea L35 que presentó una de las menores cantidades de machos y similar a TC y a TV ($2,2 \pm 0,9$ y $2,1 \pm 0,7$, figura 7c). Hubo diferencias significativas en la cantidad de hijos entre las condiciones en las líneas L39, Masiva liberación y Masiva Mix (Figura 7c).

Al agrupar las líneas por diversidad genética, el número de hijos siguió la misma tendencia que la progenie total, pero en este caso no hubo un efecto significativo de la diversidad genética ($F_{1, 132} = 2,42$, $p = 0,1223$), la condición ambiental ($F_{1, 132} = 3,09$, $p = 0,0812$), o la interacción de ambas variables ($F_{1, 132} = 2,08$, $p = 0,1513$). La cantidad de hijos en TV fue un 25% menor que en TC ($3,3 \pm 0,6$ y $4,4 \pm 0,7$ respectivamente).

Radio sexual

Hubo un efecto significativo de la línea y de la interacción entre línea y condición en el radio sexual de la progenie ($F_{5, 124} = 5,15$, $p = 0,0003$ y $F_{5, 124} = 5,02$, $p = 0,0003$), pero no la condición ($p = 0,5069$). La línea Endo 18 obtuvo una proporción de machos en la progenie significativamente mayor ($0,88 \pm 0,04$) que masiva covid ($0,70 \pm 0,01$) y L35 ($0,52 \pm 0,01$), con las otras líneas con valores intermedios (entre $0,78 \pm 0,06$ y $0,85 \pm 0,01$). Las líneas Masiva Mix a TC, Masiva liberación a TV, Endo 18 a TV y L39 a TC tuvieron una proporción de machos de 0.90 o superior, siendo significativamente mayor que las otras combinaciones de líneas y condiciones (Fig. 7d). La menor proporción de machos fue en L35 a TV y TC (0.49 y 0.55 respectivamente, Figura 7d). Las líneas L39, Masiva liberación y Masiva Mix tuvieron diferencias significativas en la proporción de machos dependiendo de la condición a la que fueron expuesta, pero no siguieron el mismo patrón (Figura 7d).

Al agrupar las líneas por diversidad genética, no hubo un efecto significativo de la condición expuesta, la diversidad genética, ni en su interacción en la proporción de machos presentes en los experimentos ($p > 0,2650$ para todos, Fig. 8d).

Experimento de combinación de condiciones ambientales en madres e hijas

En la longevidad, no hubo un efecto significativo de la condición expuesta de la hija, la condición de la madre y la interacción de estas dos ($p > 0,6049$ para todas, Fig. 9a). En parasitismo, la interacción de la condición de la hija con la condición ambiental de la madre fue significativa ($F_{1, 19} = 11,45$, $p = 0,0031$), pero no cada uno de estos factores por si solos ($p > 0,3408$ para ambas). Se observó que cuando la madre y progenie fueron expuestas a iguales condiciones, las hijas parasitaron más que cuando fueron a diferentes (Figura 9b).

Se encontró un efecto significativo de la condición expuesta de la madre ($F_{1, 19} = 8,64$, $p = 0,0084$) y la interacción de la condición de la madre y la hija ($F_{1, 19} = 6,38$, $p = 0,0206$), en el número total de progenie, pero no así la condición de la hija por si sola

($p = 0,6043$). Cuando la madre provino de un ambiente a TC nacieron mas individuos que cuando la madre provenía de TV ($13,2 \pm 1,2$ y $9,0 \pm 0,8$ respectivamente). La menor cantidad de progenie de *M. ridens* se observó cuando la madre provino de TV y su hija se mantuvo a TV (Fig. 9c). No se encontró efectos significativos de la condición expuesta de la hija, condición de la madre ni en su interacción en el número de hijas ($p > 0,2120$ para todas, Fig. 9d). Se encontró un efecto significativo en la condición que fue expuesta la madre ($F_{1,19} = 9,37$, $p = 0,0064$), pero no de la condición de la hija ni de la interacción entre la condición de la madre y la condición de la hija ($p > 0,3878$ para ambas) en el número de hijos. Se observó que cuando la madre provenía de una condición a TC la hembra obtuvo una mayor cantidad de hijos que cuando su madre provenía de TV ($9,5 \pm 1$ y $5,9 \pm 0,7$ machos. Fig. 9e).

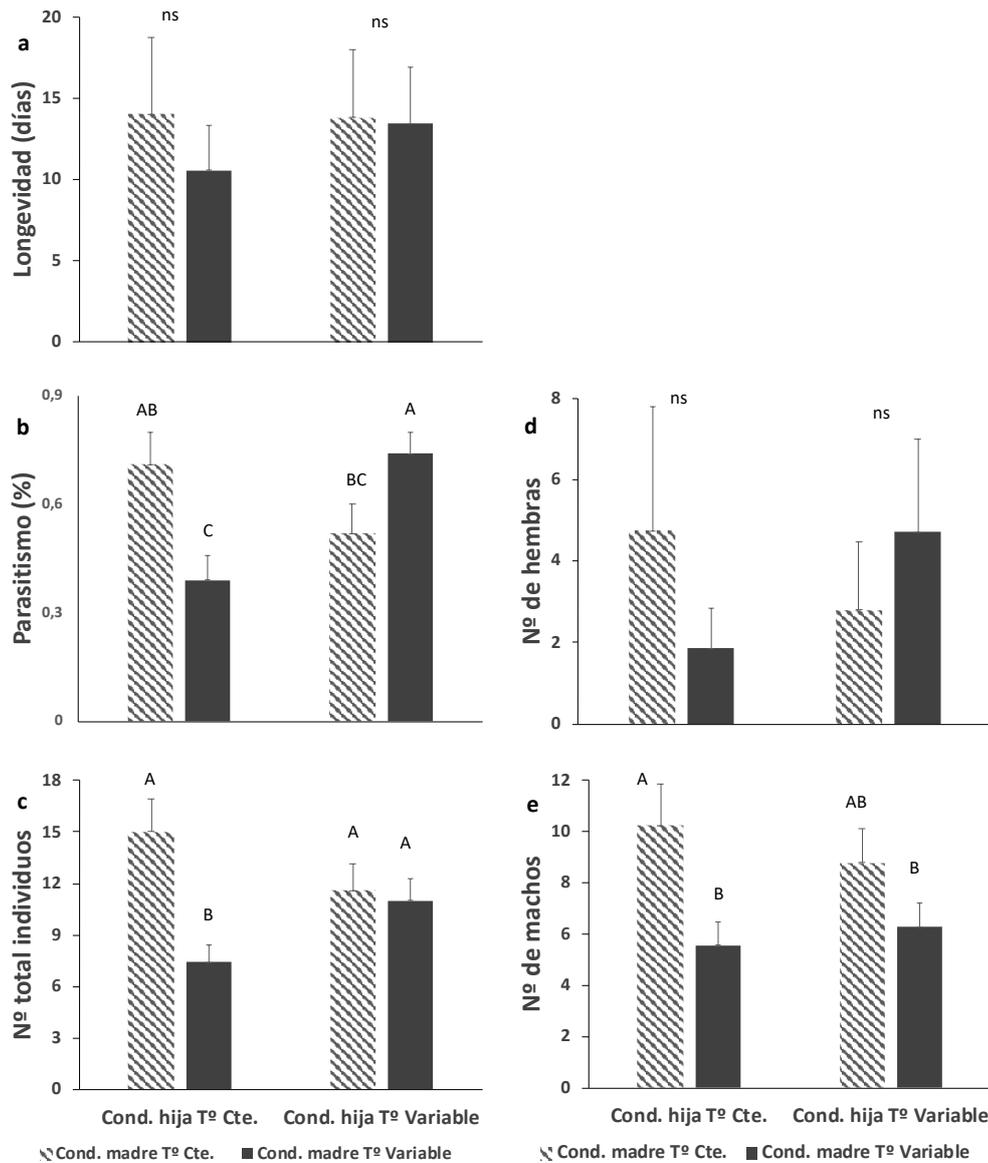


Figura 9. Resultados experimentos progenie de L39 (promedio + error estándar). Barras del lado izquierdo indican la condición de la hija progenitora expuesta a TC y las de la derecha a TV. Barras con franjas diagonales corresponden a exposición de la madre a TC y barras negras a condiciones de TV. a) días de longevidad, b) parasitismo (proporción de larvas parasitadas), c) Nº total de individuos, d) Nº de hembras y e) Nº de machos. Las letras diferentes sobre las barras indican diferencias entre ellas ($p < 0.05$). "ns" sobre pares de barras significa que no hay diferencias significativas ($p > 0,05$) entre la condición para una misma diversidad.

DISCUSIÓN

En los experimentos poblacionales e individuales encontramos soporte parcial para las hipótesis, particularmente a las asociadas a la interacción de la diversidad genética con la condición.

En los experimentos poblacionales no se encontró un efecto de la diversidad genética en ninguno de los parámetros evaluados contrario a lo esperado. Pero, si se encontró un efecto de la interacción de diversidad y condición para progenie total ($p = 0,056$) y número de hijos ($p = 0,027$), donde en líneas de baja diversidad genética obtuvieron la menor cantidad de individuos cuando fueron expuestos a TV, coincidiendo con una de las hipótesis. Los mecanismos que explican la menor población de las líneas de baja diversidad genética pueden ser por la menor adecuación biológica de los individuos a ambientes más estresantes, por una menor plasticidad fenotípica, o por una menor capacidad de las poblaciones de adaptarse a través de las dos generaciones. Joubert y Bijlsma (2010) investigaron la interacción entre endogamia y estrés térmico en *Drosophila melanogaster* (Diptera: Drosophilidae), encontrando una relación significativa entre estos factores, en donde las poblaciones consanguíneas sufrieron considerablemente más estrés térmico que las poblaciones exogámicas. Pray *et al* (1994) observó poblaciones de *Tribolium castaneum* (Coleoptera: Tenebrionidae) exogámicas y endogámicas, en dos ambientes diferentes de humedad (constante y variable) donde, al igual que el estudio anterior, las poblaciones exogámicas tuvieron mejor adecuación biológica para ambos ambientes. Por otra parte, es posible que ocurriera un incremento de la endogamia al exponer las poblaciones a ambientes estresantes. Armbruster y Reed (2005) encontraron que, bajo condiciones estresantes, la endogamia aumenta en un 76% en los casos examinados en su estudio.

El resultado de los experimentos podría asociarse a una plasticidad fenotípica exhibida por los diferentes genotipos. La plasticidad fenotípica es la capacidad que tiene un genotipo para producir resultados fenotípicos variados dependiendo del entorno. Se ha observado que la plasticidad es afectada por la endogamia, dificultando la adaptación de las especies a condiciones estresantes (Reed *et al.*, 2012). En este estudio la disminución de las poblaciones de baja diversidad genética a TV se podría explicar por este fenómeno.

La determinación complementaria del sexo, en donde se originan machos diploides los cuales típicamente son estériles, es una forma de depresión endogámica que podría expresarse aún más en un ambiente estresante provocando una disminución de la población (Zhishan *et al* 2003). Retamal *et al* (2016), encontró un 20% de machos diploides en las poblaciones de laboratorio de *M. ridens* (superior al 4% que se observa en el campo), lo que sugiere una pérdida de diversidad bajo condiciones de laboratorio. Si bien, en los experimentos poblacionales hubo un 53% de machos en poblaciones de alta diversidad a TC y un 63% en baja diversidad a TV (con las otras combinaciones con porcentajes intermedios), siguiendo lo esperado de acuerdo con las hipótesis, estos resultados no fueron significativos.

En los experimentos realizados con hembras aisladas de *M. ridens* también se encontró soporte parcial para las hipótesis al agrupar las hembras de acuerdo a la variabilidad de las líneas, pero los efectos fueron inconsistentes en los análisis por línea. En longevidad, una línea de alta diversidad fue la más longeva y una de baja diversidad la de menor, pero en la primera las hembras vivieron más días en la condición variable que en la constante. Al combinar las líneas por diversidad se encontró un efecto marginal de la interacción, con una tendencia a que las hembras de baja diversidad en condiciones de TV vivieran menos que a TC, pero en las de alta diversidad no hubo diferencias, coincidiendo con una de las hipótesis. Sin embargo, no se observó un efecto por diversidad, lo que coincide Zaviezo *et al* (2021), donde tampoco se observó diferencias en la longevidad de hembras entre líneas exogámicas y endogámicas.

Los experimentos con hembras individuales también mostraron soporte parcial a las hipótesis en algunos parámetros de reproducción, aunque en el caso de los análisis por líneas estos fueron inconsistentes. Así, en el caso del número total de progenie por líneas, si bien la menor cantidad fue en dos de las líneas de baja diversidad, los mayores fueron de una de alta y una de baja diversidad. Pero en los análisis con hembras agrupadas por diversidad de la línea, hembras de líneas de mayor variabilidad genética generaron mayor cantidad de progenie que la de baja variabilidad, coincidiendo con la hipótesis. Este mismo efecto se observó en el estudio de Zaviezo *et al* (2021) con *M. ridens* en donde, las líneas exogámicas produjeron en promedio casi dos progenies adultas más que las líneas endogámicas. Pero en este caso, además tanto para hembras de alta como de baja diversidad, en condiciones de TC generaron más progenie que con TV, parcialmente apoyando la

hipótesis. Estay *et al.* (2011), estudió la población de *Tribolium confusum* bajo dos regímenes de variabilidad térmica, e infirió que si la variabilidad de la temperatura es lo suficientemente alta como para inducir estrés en los organismos, entonces este costo adicional debería reducir el presupuesto energético para la reproducción, lo que se reflejará en los parámetros de población. En los resultados de este estudio, la exposición diaria a TV pudo generar síntomas de estrés en los individuos, reflejado en la menor progenie en la condición estresante (TV) que en la no estresante (TC).

La progenie de machos (hijos) siguió patrones similares a la progenie total, lo que era esperable dado que la progenie estuvo compuesta mayormente por machos. A nivel de líneas los resultados fueron variables e inconsistentes, pero al agrupar por diversidad genética de las líneas, solo la condición ambiental fue marginalmente significativa. . En la investigación de Zaviezo *et al* (2021), tampoco se encontraron efectos de la diversidad genética sobre el número de hijos

En el caso de las progenie hembras (hijas), se esperaba encontrar el mayor soporte a las hipótesis debido a la importancia de estas en la adecuación biológica de los insectos. Sin embargo, se encontraron resultados inesperados. En el caso del análisis de líneas, fueron dos de baja diversidad que tuvieron la menor y mayor cantidad de hembras. Además en tres líneas hubo diferencias por condición, pero en las dos de baja diversidad hubo más hijas en TV que en TC, contrario a lo esperado, y en la línea de alta diversidad ocurrió lo contrario. Este patrón inesperado también se observó al agrupar todas las líneas por diversidad, con un efecto significativo de la interacción de diversidad y condición, pero sin efectos de la diversidad o la condición de manera independiente. Así, si bien no hubo diferencias significativas entre condiciones en alta diversidad, si las hubo en baja diversidad, pero con hembras TV produciendo más hijas que en TC. Por otra parte, solo en TC el número de hijas fue mayor para hembras de alta diversidad de comparación con las de baja diversidad. Esto último es coincide en parte con los resultados de Zaviezo *et al* (2021), en donde en condiciones similares a TC líneas exogámicas tuvieron alrededor de un 40% más hijas que líneas endogámicas.

Para el ratio sexual se esperaba tener resultados que apoyaran las hipótesis, debido a la presencia del mecanismo de determinación complementaria del sexo en *M. ridens*, donde la baja variabilidad genética implicaría la producción de hijos a costa de las hijas, dado la generación de machos diploides. Pero esto no fue así. En el

análisis por líneas, se obtuvo que las de baja variabilidad presentaron tanto los mayores como menores ratios sexuales, y al agrupar las líneas por diversidad no se observó ningún efecto. En los resultados de este estudio llama la atención que la proporción de machos fue bastante alta, cercana al 70%. Henter (2003), concluyó en sus estudios con *Uscana semifumipennis* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) que poblaciones endogámicas tienen una proporción de sexos mayor que las exogámicas, lo que también ha sido reportado para *M. ridens* (Zaviezo et al. 2021).

Los efectos transgeneracionales son aquellos que afectan a insectos en las generaciones siguientes, además de los efectos ambientales vividos por ellos mismos (Sgró *et al.*, 2016). En diferentes estudios se asocia a que el fenotipo es el resultado de su propio genotipo más los efectos ambientales. Sin embargo, Mousseau y Fox (1998) afirman que el fenotipo de un individuo es frecuentemente influenciado por la experiencia ambiental de otros individuos de la población, recurrentemente esto ocurre entre madres e hijos, en donde el ambiente experimentado por la madre influye en la expresión de un fenotipo en la progenie. En los experimentos realizados a la progenie de L39, donde las condiciones expuestas a madres e hijas fueron combinadas, se pudo ver este efecto, ya que en general se observó que cuando la condición de la madre fue a TC, hubieron mejores parámetros de adecuación en sus hijas. Por ejemplo, tanto para la progenie total como para el número de hijos, la condición de la madre sí fue significativa, y se observó que independiente de la condición de la hija, si la madre estuvo en TC tuvo una mayor cantidad de machos en la progenie. En el número total de progenie también hubo diferencias significativas en la interacción de la condición de la hija con la condición de la madre, en donde se distinguió un mayor número de individuos cuando la madre y la hija fueron expuestas a TC y, por el contrario, el menor número cuando la madre provino de TV y la hija se mantuvo a TC. En el parasitismo, la interacción entre la condición de la madre con la condición de la hija fue significativa, observándose que cuando las hembras son puestas a la misma condición (madre e hija) parasitan más que si son expuestas a condiciones diferentes.

CONCLUSIONES

De acuerdo con lo planteado en el objetivo general, fue posible en parte comprobar que la variabilidad genética afectó la capacidad de poblaciones y hembras para responder a condiciones ambientales variables y estresantes. Los parámetros asociados fueron número total de individuos o progenie y también número de machos o hijos. Además, este efecto se detectó en la longevidad de las hembras de los experimentos individuales. Por otra parte, la falta de efectos en el radio sexual sugiere que el mecanismo de determinación de sexos no sería un factor relevante en la adecuación en condiciones de temperaturas variables y extremas.

Efecto de la diversidad genética en la respuesta al estrés por temperatura de poblaciones e individuos de *Mastrus ridens* (Hymenoptera: Ichneumonidae).

Bárbara Paz Morales Vega

Laboratorio de Entomología Frutal. Departamento de Fruticultura, Facultad de Agronomía e Ingeniería Forestal. Pontificia Universidad Católica de Chile.

Santiago, Chile.

RESUMEN DE TESIS

Morales, B.P. 2021. Efecto de la diversidad genética en la respuesta al estrés por temperatura de poblaciones e individuos de *Mastrus ridens* (Hymenoptera: Ichneumonidae). Tesis, Magister en Fisiología y Producción Vegetal, Facultad de Agronomía e Ingeniería Forestal, Pontificia Universidad Católica de Chile. Santiago, Chile. 34 pp. La variabilidad genética puede afectar la respuesta de los insectos ante condiciones ambientales variables y estresantes. En este trabajo estudiamos el efecto de la variabilidad genética en el crecimiento poblacional y adecuación biológica de poblaciones e individuos de líneas endogámicas y exogámicas de *M. ridens* (Hymenoptera: Ichneumonidae), un importante parasitoide de la polilla de la manzana (*Cydia pomonella*), cuando son expuestas a temperaturas constante óptimas (TC = 25°C) o a temperaturas variables extremas (TV= 1 h a 33°C, 20 min a 25°C, 1 h a 6°C y el resto a 25°C) durante toda su vida. Los experimentos poblacionales fueron observados durante tres generaciones, mientras que aquellos experimentos de hembras individuales fue de una generación y de la línea L39 por dos generaciones.

En los resultados encontramos que la variabilidad genética si afecta en parte la capacidad de poblaciones y hembras individuales, para responder a condiciones ambientales variables y estresantes. Los parámetros asociados fueron: el número total de individuos generados y la cantidad de hijos. Por otra parte, la falta de efectos en el radio sexual sugiere que el mecanismo de determinación de sexos no sería un factor relevante en la adecuación en condiciones de temperaturas variables y extremas. Estos resultados destacan la necesidad de realizar más estudios de adecuación biológica frente a enemigos naturales en ambientes estresantes debido a la contingencia del cambio climático.

BIBLIOGRAFÍA

Armbruster, P., y Reed, D. (2005). Inbreeding depression in benign and stressful environments. *Heredity*, 95, 235–242.

Auld, J., Agrawal, A., Relyea, R. (2009). Re-evaluating the costs and limits of adaptive phenotypic plasticity. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 277(1681), 503–511.

Bahar, M., Soroka, J., Dossall, L. (2012). Constant versus fluctuating temperatures in the Interactions between *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae) and its larval parasitoid *Diadegma insulare* (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Environmental entomology*, 41 (6), 1653-1661.

Charlesworth D., Willis J. (2009) The genetics of inbreeding depression. *Nature Reviews Genetics*, 10, 783–796.

Cheptou, P., Lepart, J., Escarré J. (2001). Inbreeding depression under intraspecific competition in a highly outcrossing population of *Crepis sancta* (Asteraceae): Evidence for frequency-depend variation. *American Journal of botany*, 88(8), 1424-1429.

Devotto, L., Del Valle, C., Ceballos, R., Gerding, M. (2010). Biology of *Mastrus ridibundus* (Gravenhorst), a potential biological control agent for area-wide management of *Cydia pomonella* (Linneaus) (Lepidoptera: Tortricidae). *Journal of Applied Entomology*, 134(3), 243-250.

Di Rienzo JA, Casanoves F, Balzarini MG, Gonzalez L, Tablada M, Robledo CW (2019) InfoStat 2019 version. Centro de transferencia infoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. <http://www.infostat.com.ar>. Accessed 7 May 2021

Easterling, D., Meehl, G., Parmesan, C., Changnon, S., Karl, T., Mearns, L. (2000). Climate extremes: observations, modeling, and impacts. *Science*, 289(5487), 2068–2074.

Estay, S., Clavijo-Baquet, S., Lima, M., Bozinovic, F. (2011). Beyond average: an experimental test of temperature variability on the population dynamics of *Tribolium confusum*. *Popul Ecol*, 53 (1), 53-58.

- Fischer, K., Kolzow, H., Holtje, H., Karl, I. (2011). Assay conditions in laboratory experiments: is the use of constant rather than fluctuating temperatures justified when investigating temperature-induced plasticity? *Oecologia*, 166, 23-33.
- Fox, C., Reed, D. (2011). Inbreeding depression increases with environmental stress: an experimental study and meta-analysis. *Evolution*, 65(1), 246-258.
- Frankham, R. (1995). Conservation genetics. *Annu Rev genetics*, 29, 305-327.
- Hance, T., Van Baaren, J., Vernon, P., Boivin, G. (2007). Impact of extreme temperature on parasitoids in a climate change perspective. *Annu. Rev. Entomol.*, 52, 107-126.
- Hansson, B., Westerberg, L. (2002). On the correlation between heterozygosity and fitness in natural populations. *Molecular Ecology*, 11 (12), 2467–2474.
- Harrington, R., Fleming, R., Woiwod, I. (2001). Climate change impacts on insect management and conservation in temperate regions: can they be predicted? *Agricultural and Forest Entomology*, 3 (4), 233-240.
- Hayes, C., Winsor, J., Stephenson, A. (2005). Environmental variation influences the magnitude of inbreeding depression in *Cucurbita pepo* ssp. *Texana* (Cucuritaceae). *J. Evol. Biol.*, 18, 147–155.
- Hansen, J., Sato, M., Ruedy, R., Lacis, A., Oinas, V. (2000). Global warming in the twenty-first century: An alternative scenario. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 97, 9875-9880
- Hedrick, P., Kalinowski, S. (2000). Inbreeding depression in conservation biology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 31, 139-162.
- Henter, H. J. (2003). Inbreeding depression and haplodiploidy: experimental measures in a parasitoid and comparisons across diploid and haplodiploid insect taxa. *Evolution*, 57(8), 1793-1803.
- Hildner, K., Soulé, M., Min, M., Foran, D. (2003). The relationship between genetic variability and growth rate among populations of the pocket gopher, *Thomomys bottae*. *Conservation Genetics*, 4(2), 233-240.
- Hoffmann, A., Chown, S., Clusella-Trullas, S. (2012), Upper thermal limits in terrestrial ectotherms: how constrained are they? *Functional Ecology*, 27 (4), 934-949.
- Hufbauer, R., Bogdanowicz, S., Harrison, R. (2004). The population genetics of a biological control introduction: mitochondrial DNA and microsatellite variation in native

and introduced populations of *Aphidus ervi*, a parasitoid wasp. *Molecular Ecology*, 13(2), 337-348.

Joubert, D., & Bijlsma, R. (2010). Interplay between habitat fragmentation and climate change: inbreeding affects the response to thermal stress in *Drosophila melanogaster*. *Climate Research*, 43(1-2), 57-70.

Kristensen, T., Dahlgaard, J., Loeschcke, V. (2003). Effects of inbreeding and environmental stress on fitness – using *Drosophila buzzatii* as a model organism. *Conservation Genetics*, 4, 453-465.

Lande, R. (1988). Genetics and demography in biological conservation. *Science (Washington)*, 241(4872), 1455-1460.

Malmendal, A., Overgaard, J., Bundy, J., Sørensen, J., Nielsen, N., Loeschcke, V., Holmstrup, M. (2006). Metabolomic profiling of heat stress: hardening and recovery of homeostasis in *Drosophila*. *Am J Physiol Regul Integr Comp Physiol*, 291(1), 205–212.

Mills, N. (2005). Selecting effective parasitoids for biological control introductions: Codling moth as a case study. *Biological Control*, 34(3), 274-282.

Mousseau, T. A., & Fox, C. W. (1998). The adaptive significance of maternal effects. *Trends in ecology & evolution*, 13(10), 403–407.

[https://doi.org/10.1016/s0169-5347\(98\)01472-4](https://doi.org/10.1016/s0169-5347(98)01472-4)

Pétavy, G., David, J., Debat, V., Gibert, P., Moreteau, B. Specific effects of cycling stressful temperatures upon phenotypic and genetic variability of size traits in *Drosophila melanogaster*. (2004). *Evolutionary Ecology Research*, 6 (6), 1-18.

Plough, L. (2012). Environmental stress increases selection against and dominance of deleterious mutations in inbred families of the Pacific oyster *Crassostrea gigas*. *Molecular Ecology*, 21(16), 3974-3987.

Pray, L., Schwartz, J., Goodnight, C., Stevens, L. (1994). Environmental dependency of inbreeding depression: implications for conservation biology. *Conservation Biology*, 8(2), 562-568.

Reed, D. H., & Bryant, E. H. (2001). Fitness, genetic load and purging in experimental populations of the housefly. *Conservation Genetics*, 2(1), 57-61.

Reed, D. H., Fox, C. W., Enders, L. S., & Kristensen, T. N. (2012). Inbreeding–stress interactions: evolutionary and conservation consequences. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1256(1), 33-48.

Retamal, R., Zaviezo, T., Malausa, T., Fauvergue, X., Le Goff, I., Toleubayev, K. (2016). Genetic analyses and occurrence of diploid males in field and laboratory populations of *Mastrus ridens* (Hymenoptera: Ichneumonidae), a parasitoid of the codling moth. *Biological Control*, 101, 69-77.

Rinehart, J., Yocum, G., Denlinger, D. (2000). Thermotolerance and rapid cold hardening ameliorate the negative effects of brief exposures to high or low temperatures on fecundity in the flesh fly, *Sarcophaga crassipalpis*. *Physiological Entomology*, 24 (4), 330-336.

Sgro C., Terblanche J., Hoffmann A. (2016). What can plasticity contribute to insect responses to climate change? *Annual Review of Entomology*, 61, 433-451.

Szucs M., Melbourne, B., Tuff T., Weiss-Lehman C., Hufbauer R. (2017). Genetic and demographic founder effects have long-term fitness consequences for colonizing populations. *Ecology Letters* 20: 436–444.

Terblanche, J., Hoffmann, A., Mitchell, K., Rako, L., Le Roux, P., Chown, S. (2011). Ecologically relevant measures of tolerance to potentially lethal temperatures. *The Journal of Experimental Biology*, 214, 3713– 3725.

Van der Putten, W., De Ruiter, P., Bezemer, T., Harvey, J., Wassen, M., Wolters, V. (2004). Trophic interactions in a changing world. *Basic and Applied Ecology*, 5 (6), 487-494.

Zaviezo, T., Retamal, R., Urvois, T., Fauvergue, X., Blin, A., Malausa, T. (2018). Effects of inbreeding on a gregarious parasitoid wasp with complementary sex determination. *Evolutionary Applications*, 11(2), 243-253.

Zaviezo, T., Romero, A., Calleja, F., Calvo, C., Osorio, R., Casanoves, F., Irlles, P. (2021). Intraspecific variation in biocontrol traits in *Mastrus ridens* (Hymenoptera: Ichneumonidae) laboratory populations. *BioControl* 66, 475–485

Zhishan, W., Hopper, K., Ode, P., Fuester, R., Jia-hua, C., Heimpel, G. (2003). Complementary sex determination in hymenopteran parasitoids and its implications for biological control. *Insect Science*, 10(2), 81-93.

