

PONTIFICIA UNIVERSIDAD CATÓLICA DEL ECUADOR

FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES

ESCUELA DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

**Adaptación a condiciones de páramo de *Tecia solanivora*,
un insecto plaga invasor en Ecuador.**

Disertación previa a la obtención del Título de Licenciado en Ciencias Biológicas

GUSTAVO A. RODRÍGUEZ LEÓN

Quito, 2010

AGRADECIMIENTOS

A Dios, por ser la luz y el remanso en el camino,

A mis padres y hermanos, por su amor,

A mi Director de tesis, Dr. Stephan Dupas, por su generosidad y guía,

A Álvaro Barragán, por su apoyo como profesor, consejero y amigo,

A mis profesores, por sus enseñanzas.

TABLA DE CONTENIDOS

1. Resumen.....	1
2. Abstract.....	3
3. Introducción.....	4
3.1. Objetivos.....	14
4. Materiales y Métodos.....	15
4.1. Muestreo.....	15
4.2. Crianza.....	15
4.3. Medición de la resistencia al choque frío.....	16
4.4. Estudio de cepas de diferentes alturas (adaptación local).....	16
4.5. Selección.....	17
4.6. Experimento de selección.....	17
4.7. Análisis estadístico.....	20
<ul style="list-style-type: none"> <li style="padding-left: 20px;">Adaptación local, fase 1: estimación de la temperatura mínima del mes más frío del sitio de muestreo..... <li style="padding-left: 20px;">Adaptación local, fase 2: análisis estadístico de la adaptación local..... <li style="padding-left: 20px;">Heredabilidad, fase 1: estimación..... <li style="padding-left: 20px;">Heredabilidad, fase 2: análisis de los valores estimados de la heredabilidad en relación con otras variables..... 	20
5. Resultados.....	26
5.1. Adaptación local.....	26
5.2. Experimento endogamia y heredabilidad.....	27

5.2.1. La heredabilidad h^2 no es significativa, es nula, cuando la endogamia F es cero.....	27
5.2.2. h^2 baja con F	27
5.3. La resistencia a los choques fríos disminuye con F	28
5.4. F aumenta con las generaciones	28
5.5. La sobrevivencia de huevos pupas disminuye con la selección mediante el aumento de la F	29
6. Discusión.....	31
▪ La heredabilidad es nula cuando la endogamia es igual a cero. El intercepto es mayor que el valor de la heredabilidad cuando la endogamia es igual a cero.....	32
▪ Resistencia a los choques fríos disminuye con F	33
▪ La heredabilidad baja cuando la endogamia aumenta y la alta similitud genética que comienzan a tener los individuos.....	34
▪ La depresión de endogamia aumenta con las generaciones.....	35
▪ La resistencia no aumenta con las generaciones.....	37
▪ Aplicación.....	37
▪ Predicción.....	38
7. Literatura citada.....	41
8. Figuras.....	45
9. Tablas.....	52
10. Anexos.....	53

LISTA DE FIGURAS

Figura 1: Modelo de umbral.....	45
Figura 2: Evolución de la heredabilidad en función del coeficiente de Endogamia.....	46
Figura 3: Selección y resistencia a los choques fríos.....	47
Figura 4: Resistencia por generaciones.....	48
Figura 5: Sobrevivientes desde el estado de huevo a pupa.....	49
Figura 6: Evolución del coeficiente de endogamia.....	50
Figura 7: Heredabilidad negativa por el carácter seleccionado.....	51

LISTA DE TABLAS

Tabla 1: Modelo general linealizado.....52

Tabla 2: Modelo lineal entre F y heredabilidad.....52

10. ANEXOS

Anexo 1: Comandas de heredabilidad.....	53
Anexo 2: Datos de los choques fríos relacionados con las cepas y generaciones.....	56
Anexo 3: Comandas de las supercapas del clima.....	62
Anexo 4: Mapa de las zonas de muestreo.....	64
Anexo 5: Coordenadas de los puntos geográficos.....	65

1. RESUMEN

Las especies invasoras ocasionan daños económicos y ecológicos enormes. Para entender el riesgo invasivo se debe tomar en cuenta las probabilidades de transporte, asentamiento y propagación, los cuales dependen de factores humanos, ecológicos y genéticos. Entre los aspectos genéticos, se presume que el potencial invasivo de una especie depende de su capacidad adaptativa al nuevo ambiente. La polilla Guatemalteca de la papa (*Tecia solanivora*) es una plaga que ha migrado desde su país de origen hacia el sur, causando grandes pérdidas económicas en los cultivos de papa. Esta polilla se ha ido adaptando progresivamente a temperaturas más frías, en zonas de cultivo cada vez más altas. El potencial adaptativo de un carácter, se estima con su valor de heredabilidad. El objetivo del presente trabajo es estudiar, en el laboratorio, la resistencia de *T. solanivora* a los choques fríos, y su heredabilidad, en relación con el ambiente de origen de la cepa, y su nivel de endogamia. Se demostró que hay significativamente más resistencia en las cepas que provienen de zonas más frías en el campo. Pero no se observó en el laboratorio un mejoramiento genético en los experimentos de selección por la resistencia a los choques fríos. Se observó una depresión de endogamia fuerte. La ausencia de mejoramiento fue debida o a la ausencia de heredabilidad, o al aumento de la endogamia y su depresión durante el proceso de selección. Se observó también que se bajó los valores de heredabilidad con la endogamia. La especie de polilla presenta una alta endogamia en las cepas de campo estudiadas en el laboratorio, y su bajo nivel de adaptación a condiciones cada vez más frías, se puede deber a su depresión de endogamia. Como aplicación del trabajo, se puede aconsejar a las aduanas, aumentar la vigilancia sobre *T. solanivora* hacia los países de mayor diversidad genética como Costa Rica o

Guatemala.

Palabras claves: depresión de endogamia, endogamia, heredabilidad, *Tecia solanivora*.

2. ABSTRACT

Invasive species cause enormous economic and ecological damage. To understand the risk invasive should take into account the likelihood of transport, establishment and spreading, which depends on human factors, environmental and genetic factors. Among the genetic factors, it is presumed that the invasive potential of a species depends on its capacity to adapt to new environment. The Guatemalan potato moth (*Tecia solanivora*) is a pest that has migrated from their home country to the south, causing great economic losses in potato crops. This moth has progressively adapted to colder temperatures in areas of growing ever higher. The adaptive potential of a character, its value is estimated heritability. The aim of this paper is to study in the laboratory, the resistance of *T. solanivora* to cold shock, and its heritability, in relation to the environment of origin of the strain, and level of inbreeding. It was shown that there was significantly more resistance in strains from colder areas in the field. However, improvement for resistance to cold shock was not observed in laboratory selection experiments. We observed a strong inbreeding depression. The lack of improvement was due or the lack of heritability, or increased inbreeding and depression during the selection process. It was also noted that heritability values declined with inbreeding. With these results, we can say that this moth species has a high inbreeding in the field strains studied in the laboratory, and that its low level of adaptation to increasingly cold conditions may be due to inbreeding depression. As an application of our work may be advised to Customs, increased vigilance on *T. solanivora* towards countries with higher genetic diversity as Costa-Rica and Guatemala.

Keywords: inbreeding depression, inbreeding, heritability, *Tecia solanivora*.

3. INTRODUCCION

La papa es un tubérculo procedente de la planta *Solanum tuberosum*, la cual posee un importante contenido de almidón: en promedio puede alcanzar un 14%. Su contenido en proteína y grasa es bajo, presentando una gran variedad de posibilidades para ser industrializada, y obtener así productos con valor agregado de gran aceptación por parte del consumidor en general (Departamento Desarrollo de Productos, CNP, 1998). Este tubérculo es originario de la región Andina, donde se cruzaron plantas silvestres del mismo género, presentando una gran variabilidad en Latinoamérica. Llegó a Europa en el siglo XVI, hacia 1570, a través de España, y por las Islas Británicas en 1588, pero realmente el desarrollo de su cultivo comenzó en el siglo XVIII, a partir de producciones marginales que progresivamente fueron adquiriendo importancia (Baca Del Moral, 2000).

La papa es uno de los principales productos de cultivo a nivel mundial, solo es superado por el trigo, maíz y arroz (Baca del Moral, 2000). En el Ecuador, en la década pasada, el país tuvo una producción anual aproximada de 419.000 toneladas métricas, con una tasa de crecimiento de 8.6%, de ahí que este tubérculo es uno de los principales cultivos tradicionales orientado al consumo: la papa está presente en la dieta diaria de la población nacional, especialmente en la región de la Sierra (Montesdeoca, 2000). En nuestro país el cultivo de papa se realiza preferentemente en la región Sierra, en alturas comprendidas entre los 2 700 a 3 400 msnm, con mejores rendimientos en zonas ubicadas entre los 2 900 y 3 300 msnm, donde las temperaturas fluctúan entre 11°C y 9°C. A este cultivo se le dedica una superficie promedio de 56 000 hectáreas, las cuales son trabajadas por unos

88 130 productores, logrando una producción de 240 000 toneladas métricas, de las cuales se destina al comercio el 83% (CICA, 2002). La papa es una de las principales fuentes alimenticias que tiene la población en esta región, y también es uno de los tubérculos más consumidos en el Ecuador.

En los cultivos de papa a nivel nacional, así como internacional, se van identificado varias plagas que afectan tanto al tubérculo, como al tallo, o a sus hojas; muchas plagas han sido introducidas, algunas de estas son nuevas en el Ecuador, como es el caso de *Tecia solanivora*, cuyos primeros registros datan de 1996 (INIAP, 1997). La descripción de esta especie de polilla (*Tecia solanivora*, Familia Gelechiidae), se dio en 1973 (Povolny, 1973).

Tecia solanivora llegó a la zona Andina por invasión, logrando adaptarse a temperaturas y condiciones diferentes a las de su origen. Se la considera plaga nueva ya que llegó en el siglo XX; *Tecia solanivora*, conocida como la "Polilla guatemalteca", ocasionó pérdidas importantes de la producción, en particular en las épocas del denominado Fenómeno del Niño (Barragan, 2000).

T. solanivora tiene una repercusión económica, ya que afecta a los tubérculos de la papa, lo que impide el crecimiento de la misma y su posterior cosecha y comercialización. Las larvas son barrenadores de tubérculos, pues al alimentarse provocan galerías superficiales bajo la epidermis, causando su pudrición y afectando la calidad del producto; este efecto sucede tanto en el campo, como en sitios de almacenamiento. Las larvas se encuentran solo en los tubérculos, no se ha detectado su ataque en hojas ni en tallos.

El adulto de la "polilla de la papa" es de actividad nocturna; en condiciones de laboratorio, a 15°C de temperatura, el ciclo de desarrollo es: huevo (15 días); larva (29 días); prepupa (4 días); pupa (25 días); adultos de 15 a 20 días; el ciclo total de vida es de 90 días para machos y de 94 días para hembras (Sandoval, 1996). Los huevos son de forma ovoide, de color blanco crema recién ovopositados (Herrera, 1998).

La larva, o gusano, inicialmente es de color blanco, de 1.44 mm de longitud, pasando a amarillo pálido; en el último estado es de color azul verdoso; en estado de prepupa la larva elabora un capullo. La pupa es de color marrón, de 7 a 9 mm de longitud (Herrera, 1998). Los adultos son mariposas que miden aproximadamente 12 mm de longitud, y presentan dimorfismo sexual en tamaño y coloración; los machos son color marrón oscuro, generalmente con dos estigmas (manchas) casi circulares, y una línea longitudinal oscura, no muy notoria, en el ala anterior. Las hembras son más grandes, de color marrón brillante, con tres estigmas y una línea longitudinal muy notoria en el ala anterior (Barragan, 2005).

La "polilla guatemalteca de la papa" se distribuye y afecta a distintas regiones, entre las cuales destacan en Centroamérica: Guatemala y Panamá; Venezuela, Colombia y Ecuador también se ven afectados en varias zonas de producción: Ecuador representa su límite latitudinal sur. Es una especie invasora endémica de Guatemala que se la detectó por primera vez en 1956, en Costa Rica en 1970, en Colombia en 1985 y en Ecuador en 1996. Esta plaga llegó a Europa en 1999 a las Islas Canarias, pero no al continente porque se supone que el frío del invierno no le dejó avanzar y colonizar esos nuevos territorios. Esta polilla (*Tecia solanivora*) presenta una alta rapidez de invasión: en tan solo 40 años se ha desplazado desde Centro América, específicamente desde Guatemala (a una altura de 1962 metros) hasta Ecuador, llegando a vivir

en altitudes de más de 3400msnm. Sin embargo, no ha llegado a Perú, frontera sur del Ecuador, lo que nos hace proponer algunas hipótesis acerca del por qué no ha podido cruzar la frontera.

En el Ecuador, al igual que en otros países alrededor del mundo, se puede apreciar un incremento continuado de especies exóticas en todos los grupos taxonómicos, tanto de plantas como de animales (Vilà *et al.*, 2001). Actualmente se considera que las invasiones biológicas son responsables de importantes pérdidas de biodiversidad (Williamson, 1996).

Una de las protecciones para evitar una continua invasión y propagación de estas polillas hacia otros lugares es la prevención de importaciones, y el aumento de los controles de cuarentena. Para fomentar estas políticas de cuarentena es útil entender los mecanismos del proceso invasivo.

Hablamos de invasiones biológicas cuando especies de origen remoto alcanzan un nuevo territorio y se propagan por él con gran eficiencia, causando daños ecológicos y socioeconómicos (Mooney y Hobbs, 2000). Si bien es cierto que las invasiones biológicas constituyen un fenómeno natural, también es cierto que la expansión del hombre sobre la tierra ha acelerado el proceso a un ritmo exponencial (Mooney y Hobbs, 2000).

En muchos casos, el hombre ha llevado especies de un lugar a otro casualmente, o con el fin de obtener un provecho económico de las mismas. Aunque se puede predecir que el nivel de diversidad genética es importante para el éxito invasivo.

El proceso de invasión biológica implica la siguiente serie de etapas sucesivas:

a. Transporte: El proceso comienza cuando una especie es transportada con éxito desde su área de origen hasta un territorio nuevo. Muchas de las invasiones se dan por eventos simples de introducción de pocos individuos (Lee, 2002), lo que tiene como consecuencia un cuello de botella poblacional y posteriormente genético; si la población introducida es pequeña, la población en el cuello de botella sufrirá una disminución de la variabilidad génica (Puillandre *et al.*, 2007). Aunque se ha podido observar la disminución de la variabilidad genética, a veces no impide la habilidad de responder a la selección natural en un ambiente invasivo (Wares, 2005). En este momento la especie será catalogada como exótica.

b. Asentamiento: Si esta especie encuentra condiciones favorables para sobrevivir y reproducirse en el nuevo ambiente, podrá formar poblaciones por sus propios medios. Entonces decimos que la especie exótica se ha naturalizado o asilvestrado. Como media, sólo una décima parte de las especies transportadas con éxito son capaces de naturalizarse. El período de asentamiento puede también acompañarse de otros cuellos de botella genético, dependiendo del ambiente al cual se va a adaptar la especie invasiva (Lee, 2002).

c. Propagación: Aunque la mayoría de especies asilvestradas permanecen en el territorio formando pequeñas poblaciones, aproximadamente un 10% de ellas muestra una capacidad de propagación muy superior a la de las especies nativas, lo que lleva a la alteración del ecosistema invadido; sólo entonces podemos calificar a la especie como invasora, luego de que se ha asentado en una nueva zona por tener una capacidad de adaptación buena (Wares 2005).

Para entender el riesgo invasivo futuro de una especie, se deben caracterizar las probabilidades de transporte, asentamiento y propagación, los cuales dependen de factores humanos, ecológicos y genéticos.

El nicho de la polilla guatemalteca en Ecuador tiene un límite altitudinal mucho más bajo que el cultivo de la papa (Dangles *et al.*, 2008). Los cultivos se extienden cada vez más hacia las cordilleras y zonas altas debido a que los centros urbanos, ubicados en las cercanías de los cultivos, crecen día a día, creando la estrategia de cultivar a una altura cada vez más alta, incluidas zonas protegidas (Robineau, *et al.*, 2010). Actualmente los cultivos se encuentran entre 2 300 msnm, hasta los 3 400 msnm.

Las zonas más altas son progresivamente más frías, y por ende tienen menos oxígeno, *Tecia solanivora* no ha podido colonizar estas áreas por alguno de los dos motivos, por lo tanto se busca saber la verdadera razón de su no proliferación en áreas más frías; en estas condiciones se pregunta si su expansión es limitada por su capacidad adaptativa al frío. La etapa más susceptible al frío es el estado pupal (Dangles *et al.*, 2008). Las orugas no pueden desarrollarse con una temperatura constante de 10°C.

Si se analizan todos los datos de invasiones de la polilla guatemalteca, y las condiciones climáticas propicias que permiten nuevas colonizaciones, se podría llegar a predecir las siguientes invasiones.

Los países del hemisferio norte, ya sea Europa o Estados Unidos, presentan cultivos de papa. Las temperaturas durante el invierno son muy frías, llegando en algunos casos a

menos 10°C en invierno. Estas temperaturas tan frías podrían ser un factor crítico en la colonización de la polilla a nuevos países.

Los factores genéticos también determinan el éxito invasivo (Facon *et al.*, 2006). Las especies invasoras llegan, generalmente, a lugares con condiciones climáticas nuevas y deben adaptarse genéticamente. En términos generales la capacidad adaptativa de un carácter se puede caracterizar por su **heredabilidad (h^2)**, es decir la proporción de la variación fenotípica en una población que se transmite a los descendientes. La variación entre individuos se puede deber a factores genéticos y, o ambientales; los análisis de heredabilidad estiman las contribuciones relativas de las diferencias entre individuos en factores genéticos, y no genéticos, a la varianza fenotípica total en una población.

Predecimos que hay mayor heredabilidad de los caracteres adaptativos cuando hay una mayor diversidad genética en una población. La diversidad genética baja con la deriva genética en el laboratorio; la deriva genética es una fuerza evolutiva que actúa junto con la selección natural cambiando las características de las especies con el tiempo. Se trata de un cambio aleatorio en la frecuencia de alelos de una generación a otra. Normalmente se da una pérdida de los alelos menos frecuentes y una fijación de los más frecuentes, resultando una disminución en la diversidad genética de la población (Puillandre *et al.*, 2007).

Los efectos de la deriva se acentúan en poblaciones de tamaño pequeño y resultan en cambios que no son necesariamente adaptativos. La deriva genética tiende a formar una población homocigótica.

La deriva génica y la homocigocidad en una cría pueden estimarse con el coeficiente de endogamia entre estas generaciones, (F), la probabilidad de identidad por descendencia (la probabilidad de que dos genes de un individuo vengan de la misma copia del mismo gen de un individuo ancestral dentro de las generaciones consideradas). Las cepas del campo deberían poseer un mayor nivel de variación: mientras aumenta su endogamia comienza a disminuir paulatinamente su poder de respuesta a la selección de caracteres adaptivos estimadas por sus valores de heredabilidad.

El proceso invasivo es asociado con cambios genéticos relacionados con fenómenos de selección natural, hibridización, o de cuello de botella genético. La fuerza del cuello de botella genético se mide con el parámetro de endogamia asociado, lo cual aumenta con el inverso del número de individuos y la duración (en número de generaciones). El nivel de diversidad genética es un factor importante que influye en la supervivencia y en la capacidad adaptativa de las poblaciones introducidas, las cuales permitirán su asentamiento y propagación (Puillandre *et al.*, 2007 Lee2002). Paradójicamente, las especies invasivas están bien adaptadas al nuevo ambiente, a pesar que muchas de ellas han encontrado pérdida de diversidad genética, la cual debería disminuir sus capacidades de adaptación (Perez *et al.*, 2006). Para explicar esta paradoja se necesita entender los mecanismos de la relación entre nivel de endogamia y capacidad adaptativa, los mecanismos posibles son varios: conversión de variabilidad no aditiva en variabilidad aditiva, presencia de mutaciones nuevas, o de mecanismos epigenéticos como la plasticidad (Wares, 2005). La importancia real de cada uno de estos mecanismos es poco conocida.

El potencial invasivo de una especie depende de su capacidad adaptativa al nuevo ambiente, y de su capacidad reproductiva en general. Se demostró que *Tecia solanivora* bajó su diversidad genética durante el proceso invasivo desde Centro América hasta Ecuador, siendo Ecuador el último país invadido por esta especie, lo que lo convirtió en una frontera hacia el sur.

Estos cuellos de botella que se dan en cada invasión van a afectar el potencial invasivo de *Tecia solanivora*. No se sabe en las especies invasoras si las pérdidas de diversidad genéticas afectan realmente al potencial adaptivo (Sakai *et al.*, 2000, Facon *et al.*, 2006).

Podría ser que todos los sitios tendrán alto nivel de heredabilidad, incluido el Ecuador, a pesar de una disminución de la diversidad molecular. No hay necesariamente una relación directa entre heterocigocidad y heredabilidad.

Por varias razones la polilla Guatemalteca es un buen modelo biológico para estudiar el paradigma genético, es decir el hecho de que las poblaciones invasoras frecuentemente poseen baja diversidad genética, pero tienen un éxito invasivo (Gutiérrez, 2006).

Las especies invasoras presentan: (1) el cuello de botella observado es uno de los más importantes entre las especies invasivas; (2) en Latinoamérica, la pérdida de diversidad genética más importante se encuentra en el Ecuador, el frente sur de la invasión; (3) esta especie es una de las más peligrosas para la economía agrícola del Ecuador; (4) su expansión geográfica puede ser limitada por su capacidad adaptativa al frío. Con el fin de determinar si la polilla guatemalteca puede adaptarse a condiciones climáticas frías, y cuál es la relación entre nivel de endogamia y

capacidad adaptativa, se compara la adaptación a choques fríos entre cepas diversas y endogámicas, para crear nuevas generaciones seleccionadas. Este estudio trata de aclarar algunas preguntas relacionadas con el tema de adaptación y de invasión de una especie, creando algunas preguntas, las cuales se intentará resolver en el transcurso de la discusión de los resultados: ¿La capacidad de resistencia al frío de *Tecia solanivora*, tiene un carácter adaptativo relacionado con el clima del sitio? ¿La capacidad invasiva, tiene una relación con la diversidad genética?

La temperatura ambiental es uno de los factores que más afecta el desarrollo normal de los organismos, por influir directamente en los procesos bioquímicos fundamentales. Las bajas temperaturas pueden afectar un organismo de tal forma que le podría causar la muerte, por esta razón las diferentes especies han desarrollado diferentes medios de soportar las bajas temperaturas, pero principalmente hay dos estrategias: tolerar la congelación, o impedir la (Storey y Storey, 1986).

En comparación con la heredabilidad nula de *T. solanivora* en Ecuador, estudios centrados en fenotipos de tolerancia a la temperatura en otras especies, como *Drosophila*, se ha identificado una gran varianza genética en la resistencia a las altas y bajas temperaturas (Cavicchi et al., 1995). Los estudios realizados para determinar la base genética de la tolerancia a la temperatura se ha enfocado principalmente en identificar genes involucrados en la respuesta al estrés por calor con los genes que protegen al organismo, los Heat Shock Proteins por ejemplo el Hsp70 (Feder y Krebs, 1997). Los mismos genes contribuyen a la resistencia al calor y a la resistencia al frío (Feder y Krebs, 1997).

3.1. OBJETIVOS

3.1.1. GENERALES.-

Conocer si la polilla Guatemalteca de la papa del Ecuador puede adaptarse a climas fríos, y si esta capacidad de adaptación puede ser comprometida por cuellos de botella genéticos, estudiando su resistencia a golpes de temperatura fríos en estado pupal, y su adaptación genética en poblaciones del campo.

3.1.2. ESPECÍFICOS Y METAS.-

- Determinar la resistencia al choque frío de cepas silvestres de diferentes alturas, para probar la hipótesis de adaptación local al frío.
- Comparar la heredabilidad de la resistencia al choque frío de las diferentes cepas seleccionadas, en relación con el parámetro de endogamia
- Comparar el nivel de resistencia de cepas diversas, y cepas sometidas a cuello de botella genéticamente fuertes.

4. MATERIALES Y MÉTODOS:

4.1. MUESTREO

Las cepas serán obtenidas de muestras de papas infestadas, las cuales provienen de seis diferentes sectores de la provincia del Carchi; otras fueron obtenidas en el sector de Lloa, al sur de Quito, y otras en Salcedo, provincia de Cotopaxi. Para su captura no se utilizaron trampas de muestreo; se pidió la colaboración de los campesinos cuyos cultivos estaban afectados por *Tecia solanivora*, ya sea en el sembrío o en la bodega de almacenaje. Nos proporcionaron las papas infestadas.

4.2. CRIANZA

Luego de la emergencia de los adultos de *Tecia solanivora*, con un intervalo entre ellos de tres días, o menos, se pusieron en cámaras de cópula y de ovoposición, permitiendo la ovoposición de adultos y, semanalmente, los huevos fueron colocados en cámaras de desarrollo, junto con las papas. Las pupas, muchas de las veces quedaron dentro de las galerías de las papas; otras veces se empuparon entre las gazas de empupación. Estas gazas dobladas sirven para tener pupas del mismo estadio. Todo este proceso de crianza se llevó a cabo en una cámara grande de crianza, la cual tenía una temperatura estable de 22° (+/- 0.5°C) centígrados; esta fue calentada, con un calefactor, a partir de la temperatura ambiente que fluctúa de entre 14°C a 18°C. Esta temperatura de 22°C (confirmada por el Data-Logger marca Hobo, modelo H 10) se mantuvo durante todo el ciclo de vida.

4.3. MEDICIÓN DE LA RESISTENCIA AL CHOQUE FRÍO

La resistencia a un cambio brusco de temperatura de las diferentes cepas se midió con experimentos de laboratorio en el estado de pupa, al día 5 después de la pupación. Se realizaron choques fríos de 6 horas. La temperatura del choque se determinó en experimentos preliminares. Estos experimentos consistían en colocar pupas de 5 días, a diferentes temperaturas bajo cero, empezando con una temperatura de -1, luego -4,-7,-8 y -10. De este modo se puede sacar un promedio de mortalidad, con el cual se conoce la temperatura crítica y el porcentaje de sobrevivientes que se estimó tener en los experimentos subsiguientes. De este modo se seleccionaron los tratamientos para tener una mortalidad del 75% a -8°C, y del 80% a -10°C. Este nivel de selección es el más adecuado para obtener un resultado sin afectar demasiado la diversidad genética. Hay un equilibrio entre una selección fuerte y una población endogámica (Falconer, 1996). Para todos los experimentos se utilizó una refrigeradora con control de temperatura, la cual se pudo calibrar para obtener las temperaturas antes mencionadas. El choque frío se realizó sobre pupas de la crianza de las diferentes localidades.

4.4. ESTUDIO DE CEPAS DE DIFERENTES ALTURAS (ADAPTACIÓN LOCAL)

Se analizaron las diferencias de resistencia entre las cepas de diferentes alturas para saber si éstas tienen alguna influencia en la resistencia y mortalidad, y probar la adaptación local en relación con la temperatura mínima del mes más frío del sitio (parámetro BIO6) (ver Tabla 1),(Ver Anexo 4).

4.5. SELECCIÓN

Los mecanismos de adaptación al choque frío se analizaron con experimentos de selección de cepas sometidas a diferentes niveles de endogamia (la probabilidad de identidad por descendencia de dos alelos de un individuo). El choque frío se realizó con cada generación, en algunos casos duró hasta la quinta generación; la comparación de la resistencia de las diferentes generaciones de selección permitirá la medición de la heredabilidad del carácter en las diferentes cepas.

Los datos del número de pupas por tratamiento y la temperatura exacta de los tratamientos, obtenida de un Data-Logger (Hobo® H10), son variables independientes, y el número de sobrevivientes por tratamiento es una variable dependiente registrada para los choques fríos.

En suma, el diseño experimental a utilizarse en este experimento es un efecto factorial en DBCA (diseño de bloques completos al azar), ya que las unidades experimentales no son homogéneas, porque las polillas van a reaccionar de manera diferente a los diferentes tratamientos de frío, y no se sabe si su comportamiento va a cambiar, dependiendo de la localidad de procedencia.

4.6. EXPERIMENTO DE SELECCIÓN

La intensidad de selección depende del porcentaje de sobrevivientes al tratamiento: menor es el porcentaje de sobrevivientes, más fuerte es la selección por la sobrevivencia al

tratamiento. Pero si es demasiado fuerte la selección y el número de sobrevivientes baja demasiado, esto ocasiona endogamia, debido al tamaño pequeño de la población que contribuye al pool genético durante las generaciones siguientes, la endogamia se da por un pequeño número de sobrevivientes.

Las variables del experimento son: Sobrevivencia, temperatura, endogamia y heredabilidad.

- Estimación de la sobrevivencia.- Esta variable se calculó estimando las pupas que sobreviven al choque frío, y las pupas muertas que no llegan a ser adultos.
- Temperatura.- Se dividió en dos temperaturas para el choque frío: una de -8°C , y la otra de -10°C , temperaturas a las cuales se van a realizar los diferentes choques fríos.
- El coeficiente de endogamia de la generación t (F_t).- Se estimó en cada generación con el tamaño de la población “ante parental” (N_{t-2}), y el coeficiente de endogamia de la generación parental (F_{t-1}). La fórmula original de Hartl y Clark se adaptó, tomando en cuenta el hecho que los individuos de esta especie son diploides y no auto fecundables, y por eso la imposibilidad de tener dos veces el mismo alelo, del mismo pariente, en un solo descendiente de una generación a otra (Hartl y Clark, 2007) (ver *Fórmula 1*).

$$F_t = 1/2N_{t-2} + (1 - 1/2N_{t-2}) F_{t-1}$$

Fórmula 1.

Las cepas utilizadas en el experimento tenían diferentes coeficientes de endogamia:

1) El coeficiente de endogamia de las Cepas Isohembras, provienen de una pareja de adultos que no son consanguíneos, los cuales van a procrear crías fértiles para cruzarse entre sí, y tener una cepa con una consanguinidad bastante alta; esta cepa a su vez entrará en choques fríos. Los sobrevivientes de los choques fríos se cruzarán nuevamente para obtener la siguiente generación. De este modo se obtienen varias generaciones de una cepa altamente consanguínea. Considerando que hay dos fundadores de la cepa, la segunda generación de una cepa isohembra, tiene un coeficiente de endogamia de 0.25 (*Ver Fórmula 2*; aplicación de la formula 1 por $N_{t-2}=2$ y $F_{t-1}=0$).

$$F_0 = \frac{1}{2N} = \frac{1}{2}$$

$F_0 = F$ cepa del campo

Fórmula 2.

2) El coeficiente de endogamia de las Cepas Diversas, son creadas de varios individuos de una población determinada, los cuales se cruzan al azar para tener crías fértiles; con las crías que se obtienen se realizan los choques fríos. A los sobrevivientes se les cruza entre ellos para crear generaciones subsiguientes. Debido al número mayor de fundadores, éstas cepas tienen un valor menor de consanguinidad (*Fórmula 1*).

- La heredabilidad.- Se estimó la heredabilidad de la resistencia a los choques fríos utilizando el modelo de umbral que se aplica a caracteres binarios como la sobrevivencia (Falconer 1996), y se comparó la resistencia de dos generaciones de selección seguidas (*ver el análisis estadístico*).

4.7. ANÁLISIS ESTADÍSTICO

ADAPTACIÓN LOCAL, FASE 1: ESTIMACIÓN DE LA TEMPERATURA MÍNIMA DEL MES MÁS FRÍO DEL SITIO DE MUESTREO.-

Al obtener cepas de diferentes alturas y situaciones geográficas que en algunos casos hacen que el clima sea más frío. Se estimó la temperatura de cada uno de los sitios con un modelo climático que utiliza capas superpuestas para localizar los puntos geográficos en un mapa climático del Ecuador (Hijmans, 2005), el cual posee las temperaturas promedio, y las temperaturas de los meses más fríos, incluyendo la temperatura más baja del mes más frío. Este método nos permite analizar la relación entre variables bioclimáticas de los sitios de muestreo, y su resistencia a los choques fríos de las cepas.

Prácticamente se estima el valor de la temperatura del mes más frío (BIO6) para cada sitio de origen de la cepa, utilizando la base de datos worldclim, y la función *overlay* de la biblioteca *sp* del programa *R*. De este modo se puede tener una idea de las diferentes situaciones climáticas, y su relación con las cepas.

ADAPTACIÓN LOCAL, FASE 2: ANÁLISIS ESTADÍSTICO DE LA ADAPTACIÓN LOCAL.-

A partir de la tabla reconstruida de los datos de resistencia, y el valor BIO6 de cada punto, se ha optimizado en *R* un *glm*: Número de sobrevivientes al choque frío de una cepa = temperatura del choque + BIO6 del sitio de origen de la cepa.

Se estimaron los parámetros de la regresión maximizando la verasimilitud del modelo (relación entre las variables explicativas y la variable dependiente de distribución binomial), siendo el porcentaje de sobrevivencia correlacionado con la temperatura del choque, y las condiciones climáticas de la cepa de origen.

Glm: desplaza el valor del parámetro para estimar hasta tener una mayor verosimilitud, cuando se llega al punto de mayor verosimilitud, el parámetro se considera el estimador más posible del modelo.

La diferencia entre la regresión clásica y el *glm* es la posibilidad de estimar modelos con variables dependientes de distribuciones de probabilidad no normales. Se calcula la verosimilitud (L) utilizando la distribución de probabilidad considerada, y se estima los parámetros maximizando la verasimilitud.

Los análisis correspondientes se realizaron en el programa R. (la comanda del análisis se encuentra en el *Anexo 1*), los cuales explican las fórmulas que se utilizaron para poder hacer las regresiones, los gráficos y las pendientes de los gráficos. En el *Anexo 2*, se dan a conocer todos los datos que se utilizaron para realizar los análisis, los gráficos y las pendientes.

HEREDABILIDAD, FASE 1: ESTIMACIÓN.-

Para estimar la heredabilidad, a partir de los resultados de selección, se tomó el modelo de umbral que se utiliza para los caracteres binarios (0 o 1) (Falconer 1996), el cual es un

modelo donde el resultado binario depende de un carácter escondido llamado *liability*, que determina el carácter. Para aplicar la teoría de la genética cuantitativa a este tipo de carácter, se considera una distribución de Gauss de la *liability*. En la distribución normal, la mayor parte de la población presenta un valor intermedio, y esta población presenta individuos en menor proporción hacia los dos extremos, teniendo una mayor y una menor representación del carácter, y en una proporción mucho menor al de la población total (*Figura 1*).

La sobrevivencia depende de un carácter cuantitativo de propensión a la sobrevivencia, el cual se llama *liabilidad*, y tiene una distribución normal. Los insectos sobrevivientes a los choques fríos presentan una *liability* mayor al de un umbral fijo, mientras se va seleccionando a estos insectos con una *liability* mayor al de la media normal de la población estándar, las siguientes generaciones van a tener una media un poco desplazada hacia el carácter seleccionado, siendo cada vez más notoria la selección y la *liability* de la población (*ver Figura 2*).

Se seleccionaron los individuos. Según el modelo binario los caracteres pueden ser 0 o 1, siendo 0 = no cumple la característica deseada, y 1 = si cumple la característica deseada, que es la sobrevivencia de las pupas a un choque frío. Una vez realizado esto, se selecciona la población para los experimentos, la cual cumple con las características para la adaptación al frío. En los experimentos se buscará, en análisis preliminares, la temperatura del choque que llega a un porcentaje de sobrevivencia del 30% con el fin de obtener un número adecuado de individuos para las generaciones subsiguientes.

Por definición, los individuos seleccionados en nuestro experimento de choque frío tienen un valor de *liability* superior al umbral. Como cualquier carácter, la *liability* tiene determinismo genético y/o ambiental, y tiene valores de heredabilidad que representa la proporción de la varianza que se transmite.

En la generación siguiente, los individuos no tienen el mismo valor de *liability* en promedio, este valor es mayor si existe una heredabilidad del carácter, porque los parientes son los que sobrevivieron, y los que tuvieron *liability* mayor al umbral, y que transmitieron parte de la *liability* vía sus genes. No tienen tampoco *liability* exacta de los parientes que sobrevivieron a la selección, porque la heredabilidad no es del 100%.

El cambio de *liability* es la respuesta a la selección R . La diferencia de *liability* entre los que sobreviven y la población inicial es el diferencial de selección " S ". Según las leyes de la genética cuantitativa tenemos la relación: $R=h^2 S$.

$$\text{Fórmula 3 : } h^2=R / S$$

La variable R es la diferencia de *liability* entre una población y la generación siguiente, después de la selección.

Se contó y tomo en cuenta solo las pupas que emergen y permanecen vivas hasta llegar al estado de adultos.

HEREDABILIDAD FASE 2: ANÁLISIS DE LOS VALORES OBTENIDOS DE LA HEREDABILIDAD EN RELACIÓN CON OTRAS VARIABLES.-

Se ha propuesto un modelo que combina la acción de factores genéticos y ambientales, se trata del modelo de umbral, según el cual la susceptibilidad genética para un carácter se distribuye en forma continua en la población, siguiendo una distribución normal. El protocolo de estimación de la heredabilidad por selección y el método del modelo de umbral hace que: 1) No se pueda estimar la heredabilidad de las generaciones de las cepas que no sobreviven, esto se debe a que no hay una generación siguiente. 2) La heredabilidad que se puede estimar entre dos generaciones cuando hay sobrevivientes en las dos generaciones. Eso puede ocurrir al azar cuando el número de pupas es bajo, y se debe a que cada pupa tiene un porcentaje de sobrevivencia bajo; al juntar algunas pupas con un bajo nivel de sobrevivencia, el porcentaje puede ser cero y la defunción de la cepa.

Para evitar una distorsión en la estimación de la heredabilidad, de la misma manera que no son considerados los valores de heredabilidad de las generaciones que tienen sobrevivencia de cero porque no tienen descendientes, y no se puede estimar heredabilidad, se quitaron también los valores de heredabilidad de la tabla final cuando el valor es de $-\infty$, porque son una consecuencia de cuando no hay sobrevivientes en la generación siguiente.

Se estimó la relación entre los valores de heredabilidad y de F de cada cepa, en cada generación, con un modelo lineal. El Intercepto de la regresión es una estimación del valor de heredabilidad cuando la cepa no tiene endogamia (intercepto). La pendiente de la regresión nos da su dependencia al valor del F . Se utilizó la función del “modelo lineal”

(*lm*) de *R*. Se construyeron las figuras en *R* utilizando las funciones *xyplot*, *plot*, y *abline*, para dibujar la línea de regresión (ver las comandas en el Anexo 1) (Tabla de datos Anexo 2).

5. RESULTADOS

5.1. ADAPTACIÓN LOCAL

Se estimó la resistencia al choque frío de varias cepas, un total de 13, las cuales provienen de diferentes lugares del país. Se consideró la temperatura mínima del mes más frío del sitio de origen de cada cepa, a partir de sus coordenadas, utilizando la base de datos de worldclim (*ver Anexo 4*). Las comandas de R del análisis está presentado en el Anexo 3 (*ver Anexo 3*), éste nos sirvió para sobreponer las capas y crear un mapa geográfico donde las coordenadas están sobrepuestas, el cual presenta las temperaturas de las áreas, y la temperatura del mes más frío.

En este experimento se tomaron todas las cepas y se las expuso a un choque frío de -10°C , y -8°C , por 6 horas, considerando las diferentes temperaturas con ayuda de una refrigeradora (la cual posee un control), que nos permite calibrar la temperatura para que los choques fríos sean idóneos. Luego de los choques fríos de seis horas a diferentes temperaturas, las pupas siguen su desarrollo a temperatura ambiente. De todas las pupas que recibieron el choque, se contó las sobrevivientes, llegando a tener un 80% de mortalidad en los primeros choques.

Las resistencias a los choques fríos se las correlacionó con los datos extraídos del mapa de worldclim para comparar si existe una relación directa entre el valor de temperatura mínima del mes más frío del sitio de origen, y los resultados de choques fríos a -8°C , y -10°C de las cepas (se analizaron los datos para ver si hay una mayor resistencia de las cepas que

provenían de sectores del campo más fríos). No se observó una relación significativa entre la variable ambiental BIO6 y el carácter de resistencia a los choques fríos de la cepa: no manifestaron resistencias mayores en las cepas que provienen de sectores más fríos.

5.2. EXPERIMENTO ENDOGAMIA Y HEREDABILIDAD

Una vez seleccionados los sobrevivientes de cada generación, se estimó la endogamia utilizando la Fórmula 1, a partir del número de parientes y abuelos de cada generación (*ver Figura 2*). Se estimó la heredabilidad a partir de la fórmula 3, y se estimó la relación entre heredabilidad y F con un modelo lineal.

5.2.1. LA HEREDABILIDAD (h^2) NO ES SIGNIFICATIVA, ES NULA, CUANDO LA ENDOGAMIA F ES CERO

La heredabilidad, cuando el coeficiente de endogamia es cero, corresponde al intersepto (valor al origen) de la heredabilidad en la curva de regresión.

La pendiente presenta un valor negativo (-1.57537), siendo significativa (>0.05) en todo el experimento (*ver Tabla 2*).

5.2.2. h^2 BAJA CON F (*Figura 1*)

*Se observó que la heredabilidad disminuye con el F , porque la línea de regresión tiene una pendiente negativa de -1.57537, la cual si es significativa al nivel $p < 0.05$ (*ver Tabla 2*).*

Al comienzo de los experimentos, la heredabilidad (H) es de cero y no tiene un mejoramiento, mientras aumenta la endogamia (F), baja la H en forma significativa ($p < 0.05$), con una pendiente negativa de -1.57537 (ver *Figura 3*).

5.3. LA RESISTENCIA A LOS CHOQUES FRÍOS DISMINUYE CON F (*Figura 3*)

Mientras mayor es la endogamia que está presente en las cepas seleccionadas, menor es su resistencia al choque frío: a mayor endogamia, menor posibilidad de sobrevivencia. (ver *Figura 3*).

En las generaciones F_0 la resistencia al choque frío tiene gran variación, por lo general fluctúa alrededor del 20%, y tiene una tendencia a bajar generación tras generación.

La selección de individuos para las siguientes generaciones no influye en la resistencia a los choques fríos, se queda sin aumentar la resistencia al choque frío a pesar de la selección.

En la generación 3 se puede notar un pequeño descenso en la resistencia a los choques fríos (*Figura 4*).

5.4. F AUMENTA CON LAS GENERACIONES

El coeficiente de endogamia aumenta de generación a generación. En el gráfico se puede observar como la F aumenta en cada generación, sin embargo la resistencia disminuye (ver *Figura 3*).

5.5. LA SOBREVIVENCIA DE HUEVOS PUPAS DISMINUYE CON LA SELECCIÓN MEDIANTE EL AUMENTO DE LA F

Los sobrevivientes desde un estado de huevo hasta un estado pupal (*ver Figura 5*) sí se ven afectados, de generación en generación, disminuyendo casi a la mitad de sobrevivientes en tres generaciones, siendo considerable la disminución y la fertilidad que tiene cada hembra al estar inmersa en un ambiente de alto estrés, y con una endogamia cada vez más alta.

La *figura 5* muestra el decreciente número de sobrevivientes desde el estado de huevo a pupa antes del choque frío(F_0), y durante los choques fríos(F_1, F_2 , y F_3). Al comienzo de los experimentos la sobrevivencia de huevos hasta pupas tiene un valor de casi el 80%, disminuyendo a un 40 % en la tercera generación (*Figura 5*).

El aumento de la endogamia crece de generación en generación: siendo cero en la generación que proviene del campo, y llegando casi a 0.1 en la generación tres. Existe una depresión de endogamia bastante considerable si tomamos en cuenta que, por lo general, en la tercera generación la cepa se volvía inviable. Tenemos un alto nivel de depresión de endogamia, el cual aumenta fuertemente con la selección de los individuos sobrevivientes al choque frío, llegando a niveles altos de endogamia en pocas generaciones.

Las cepas isohembras alcanzaron estos niveles mucho más rápido, y fueron inviables mucho más rápidamente, siendo cepas de poca variabilidad, con alta endogamia y poca heredabilidad (*Figura 6*).

El nivel de resistencia, en comparación con el grado de endogamia, es proporcional: las cepas con menor endogamia son las cepas más resistentes, disminuyendo paulatinamente esta resistencia mientras aumenta la endogamia. Llegando a niveles críticos de endogamia las cuales crean una resistencia menor.

6. DISCUSIÓN

Este trabajo se enfocó en estudiar la resistencia a los choques fríos y su heredabilidad, en las cepas de campo del Ecuador. Se observó una resistencia importante (30%) a choques fríos muy fuertes (-8°C o -10°C por 6 horas) en las cepas que provienen del campo. Considerando la alta fertilidad de la polilla (Notz, 1998, Dangles 2008) la plaga puede teóricamente mantenerse en zonas con épocas heladas importantes.

La resistencia a los choques fríos fue también una herramienta para estudiar la capacidad adaptativa en relación con la endogamia (se observó una disminución de diversidad genética con el proceso de invasión desde Guatemala hasta el Ecuador; se supone que cada introducción de un país al otro fue asociada con un cuello de botella genético).

Se preguntó en este trabajo si estos cuellos de botella genéticos pueden afectar a la capacidad invasiva. La resistencia a los choques fríos de las cepas colectadas en el Ecuador no aumentó con las generaciones de selección. La heredabilidad estimada a partir de los resultados de selección no fue significativa. Se observó también un aumento de la endogamia durante la selección. Se supone que no tiene capacidad adaptativa. Este valor de heredabilidad no significativa y su disminución durante las generaciones de selección ¿es verdad o es debido al efecto de la endogamia?

LA HEREDABILIDAD ES NULA CUANDO LA ENDOGAMIA ES IGUAL A CERO.

La heredabilidad es nula cuando la endogamia es cero. El intercepto de la regresión de la heredabilidad con el coeficiente de endogamia F no es significativamente diferente de cero. La población ecuatoriana muestreada presenta características parecidas a valores de heredabilidad nula. Se supone que este valor de heredabilidad hace que sea difícil, o casi improbable, la adaptación al frío.

Nuestra hipótesis es que la baja heredabilidad se debe a la poca cantidad de individuos de la polilla que llegaron a Ecuador, los cuales tenían muy poca variabilidad génica; al ser forzados a un cuello de botella, esta variabilidad disminuye al igual que la heredabilidad, y la adaptación al frío es muy difícil debido a la depresión de endogamia. Las cepas de Ecuador no tienen una capacidad adaptativa, presentando una susceptibilidad a la endogamia por su poca variabilidad génica, esto es debido a que la migración desde Centroamérica ha ido disminuyendo, poco a poco, la variabilidad génica (Puillandre *et al.*, 2008).

La diversidad genética es una de las tres formas de biodiversidad que merecen ser conservadas. Esta necesidad de conservar la diversidad genética de las poblaciones se basa en la necesidad de diversidad genética para que ocurra la evolución; y la relación esperada entre la heterocigosidad y la adaptabilidad de la población. Debido a que la pérdida de diversidad genética se relaciona con la endogamia, y la endogamia reduce la aptitud reproductiva, se espera una correlación entre heterocigosidad y adaptabilidad de la población (Reed, 2003).

Una población al ser expuesta a varios cuellos de botella expresa una mayor depresión endogámica, por ende, está expuesta a una reducción de su aptitud reproductiva; pérdida de la variabilidad génica; y disminución a la heredabilidad al medio ambiente.

Las diferentes poblaciones de polilla guatemalteca que viven actualmente en Ecuador son posiblemente poco adaptativas (aún cuando no hemos hecho experimentos con estas poblaciones), en comparación con las poblaciones de Centro América, o las poblaciones que invadieron más tempranamente Ecuador. Las poblaciones actuales tienen una baja diversidad genética, la cual influye mucho en su capacidad adaptativa a nuevos ambientes, A partir de nuestros resultados se supone que las poblaciones Ecuatorianas de *T. solanivora* no son buenas fuentes de invasión para otros países, ya que son susceptibles a una mayor endogamia.

RESISTENCIA A LOS CHOQUES FRÍOS DISMINUYE CON F (DEPRESIÓN DE ENDOGAMIA)

Esta observación se explica por el efecto sobre la parte no aditiva del carácter (Ver *Figura 7*). Los genes mutantes deletéreos por el carácter por lo general son recesivos (no se expresan al estado heterocigoto). El aumento del F aumenta la proporción de homocigotos, solamente por el azar (se pierden los genes con la deriva). En promedio, la población va a tener menos genes al estado heterocigoto. Va bajar el valor del carácter solamente debido a la pérdida de heterocigotos.

LA HEREDABILIDAD BAJA CUANDO LA ENDOGAMIA AUMENTA, POR LA ALTA SIMILITUD GENÉTICA QUE COMIENZAN A TENER LOS INDIVIDUOS

Una heredabilidad negativa es un artefacto. La baja heredabilidad encontrada y una heredabilidad realizada negativa, aunque no significativa, corroboraron la escasa presencia de componentes genéticos aditivos (Antonini *et. al.*, 2009).

En este trabajo medimos la heredabilidad con experimentos de selección, comparando las capacidades de diferentes generaciones. Se estima una heredabilidad negativa cuando la capacidad de los hijos es menor a la de los padres. Puede ser el azar, o puede ser real. 1) El efecto del azar son experimentos de sobrevivencia que responden a una ley binomial. Tiene una varianza. Solamente por el azar se puede tener hijos con menor sobrevivencia que sus padres. A pesar que la resistencia no es diferente se puede obtener respuestas binomiales diferentes, es más, si la resistencia de los hijos es un poco mayor, puede ser que el número de sobrevivientes sea menor, solamente por el azar; 2) El determinismo. Con la endogamia aumenta el porcentaje de homocigotos. La endogamia de los hijos es mayor a la de los padres. Los hijos tienen más homocigotos. Tienen menos efecto de dominancia para el carácter considerado (heterocigotos). Eso no compensa el mejoramiento que se puede observar por la parte aditiva del carácter, y que debe mejorar con la selección.

La heredabilidad es negativa cuando la endogamia (F) aumenta, porque la alta similitud genética que comienzan a tener los individuos crea una depresión de la heredabilidad (*ver Figura 7*). Al ir seleccionando cepas, paulatinamente la resistencia a los choques fríos no aumenta, porque no hay heredabilidad (*Ver Figura 2*). La endogamia en las cepas

Isohembra es aún mayor y crea un debilitamiento en ellas, haciendo que a la tercera generación sean inviables. El problema radica en la alta endogamia que presentan todas las cepas en su tercera generación, dificultando la adaptación a un nuevo ambiente por su poca variabilidad génica.

Este efecto de la endogamia sobre el carácter sugiere que las cepas del Ecuador, en el supuesto no consentido de que sean transportadas, o migren a otros países, lo deberán hacer en grandes colonias, pues de lo contrario tendrán importante depresión de endogamia, la cual puede impedir su instalación.

LA DEPRESION DE ENDOGAMIA AUMENTA CON LAS GENERACIONES

El grado de endogamia es inversamente proporcional a la resistencia de la cepa, siendo menor la resistencia cuando más endogamia existe.

La endogamia es un problema para cepas que quieren colonizar un nuevo ambiente, siendo un factor muy fuerte de considerar si se va colonizar con una cepa poco diversa genéticamente. Esto demuestra el efecto de depresión de endogamia sobre los caracteres que no son seleccionados.

La generación del campo tiene una endogamia de cero, pero ésta aumentó de una forma considerable en tres generaciones, ya que tiene un efecto de depresión de endogamia el cual es muy fuerte en esta especie porque tiene una baja diversidad genética. Esta baja diversidad génica y la alta endogamia crean individuos inviables para continuar con la cepa

viva.

El aumento de F no es considerable; pero la depresión asociada a la endogamia en los caracteres asociados a la *fitness* sí es considerable. Los sobrevivientes desde un estado de huevo hasta un estado pupal sí se ven afectados, de generación en generación, notándose una disminución del 50% en tres generaciones, siendo considerable la disminución y la fertilidad que tiene cada hembra al estar propensa a un estrés ambiental y con una endogamia cada vez más alta.

El decreciente número de sobrevivientes desde el estado de huevo a pupa, demuestra el efecto de depresión de endogamia sobre los caracteres que no son seleccionados. El nivel de endogamia que aumentó con el hecho de la selección de individuos del choque frío, disminuyó la cantidad de generaciones para llegar a tener un nivel bastante alto.

Las cepas isohembras, al ser una selección de individuos con un parentesco más fuerte, alcanzaron este nivel de endogamia mucho más rápido y fueron cepas inviables. Al presentar una **depresión endogámica** más fuerte, estas cepas perdieron la adaptación (vigor, viabilidad, fecundidad), producida por la pérdida de variación genética, generando una homocigocidad que impide la supervivencia de la especie debido a su “carga mutacional”(proporción de alelos deletéreos en la población) (Barret *et al.*, 1991); la endogamia permite la expresión de alelos recesivos perjudiciales procedentes de ambos progenitores, ya que suele producirse por el cruzamiento genético entre parientes próximos. La influencia del estrés ambiental en una hembra es significativo (teniendo una disminución en tan solo tres generaciones), aunque la endogamia influye mucho en la

fertilidad de los huevos que van a llegar a ser pupas, el ambiente influye de una manera negativa para la adaptación a temperaturas extremas, porque el desarrollo de estos individuos se ve truncado, y su proliferación no es buena.

LA RESISTENCIA NO AUMENTA CON LAS GENERACIONES

En total, a pesar de una hipotética respuesta a la selección, no se ve un aumento de la resistencia con las generaciones. La resistencia a los choques fríos no aumenta, más bien, en la tercera generación de las cepas, la resistencia disminuye como efecto directo de la endogamia y debido a su falta de variabilidad génica.

El efecto de la selección es inversamente proporcional a la endogamia causada en las cepas de laboratorio. La endogamia tiene un efecto directo en la *fitness* de la cepa.

En conclusión, se podría explicar la ausencia de respuesta a la selección con las generaciones no necesariamente por una heredabilidad nula, pero sí por el aumento de la endogamia que hace que su depresión vaya aumentando tras generaciones, lo cual puede marcar una posible respuesta a la selección.

APLICACIÓN

Se puede utilizar el criterio genético para estimar el peligro potencial que representa una población de una especie invasora.

Otra aplicación que debería reforzarse, especialmente en los países que hospedan poblaciones invasoras de mayor diversidad genética (Guatemala, Costa Rica), y que son exportadores directos, al igual que los países que importan productos de estos países con gran diversidad genética, son sus medidas de cuarentena. En caso de ser necesario ¿Cómo mejorarlas? ¿Cómo evitar ser colonizados por una plaga tan dañina como es *Tecia solanivora*?

PREDICCIÓN

Otro factor de análisis es saber si la altitud y su falta de oxígeno (correlacionado este último con el primero), influye para crear un límite altitudinal, o si la distribución geográfica actual de la polilla guatemalteca está relacionada solamente con la temperatura y el frío del páramo (Dangles *et al.*, 2008).

Altura y temperatura son factores críticos al momento de darse la posibilidad de invasión a nuevos sitios.

La resistencia al frío de la polilla *Tecia solanivora* es uno de los factores que le ha permitido colonizar, y proliferar, en ambientes poco amigables para otras especies, como es el caso del páramo andino de Ecuador, afectando a los cultivos de la Sierra ecuatoriana (Carchi, Pichincha y Chimborazo). La adaptación al frío de *Tecia solanivora* llega a temperaturas críticas en las noches de páramo y en los meses más fríos, con menor cantidad de oxígeno, por la altura. Un frío constante en todo el año y con heladas noches.

Conocer el límite de temperatura que tiene esta especie, facilitará el control de la plaga tanto en el Ecuador, como en los posibles países que podría afectar esta polilla. Los cultivos en el páramo presentan nuevos retos de colonización para la plaga, teniendo una presión demográfica y ambiental bastante fuertes.

La demanda de las ciudades, y su crecimiento hacia zonas rurales, obligó a los productores a cultivar papa en zonas protegidas de subpáramo cada vez más altas (Robineau et al. 2009). Mientras más altos son los cultivos se observa menos plagas en esas zonas, incluido *Tecia* (Dangles, 2008).

Nuestro trabajo sugiere una capacidad adaptativa baja en las cepas de laboratorio: existe la posibilidad de que las polillas *Tecia* no se adapten más a estas zonas de cultivo en subpáramo, y que cultivar en altura sea una estrategia que puede ser buena para evitar las plagas. Pero los otros estudios del laboratorio sobre el efecto de las plagas de la papa en las papas silvestres en zonas protegidas sugieren que otras plagas pueden cambiar hospederos desde los cultivos hacia las papas silvestres, y ocasionar riesgos entomológicos más generalistas (Samaniego, 2010). (*Thripidae*, *Chrysomelidae* y *Aphidae*). Entonces, el cultivo en el subpáramo no necesariamente es recomendable, a pesar de la demanda citadina (Robineau et al., 2009).

Las condiciones genéticas de la población introducida tienen que tener un alto nivel de variabilidad génica para poder predecir su potencial invasivo, y su éxito en la adaptación a un nuevo ecosistema. Se puede predecir que el nivel de diversidad genética es importante para el éxito invasivo.

El estudio demostró la posibilidad de considerar la diversidad genética, y el nivel de endogamia como un criterio para evaluar el poder invasivo de las diferentes poblaciones, como fuentes potenciales de invasores.

7. LITERATURA CITADA

- Antonini, A.G., Corva, S.G., Oyarzabal, M.I. 2009. Selección por tamaño de camada en conejos para carne. En: Journal of Basic & Applied Genetics, (2009) 19 (2): 01-07 ISSN: BAG 1666-0390. La Plata, Argentina.
- Baca Del Moral, L., Velasco, L.G. 2001. Industrialización de la papa en Ecuador Generalidades. Universidad de Chapingo, México.
- Barragán, A., Pollet, A., Onore, G., Gallegos, P., Prado, M., Ruiz, C., Aveiga, I. 2000. Distribución de la polilla de la papa *Tecia solanivora* (Povolny) en el Ecuador. Memorias de las XXIV Jornadas Ecuatorianas de Biología. Centro de Publicaciones, PUCE, Quito, Ecuador.
- Barragán, A. 2005. Problemática originada por las polillas de la papa en el Ecuador. En: Identificación, biología y comportamiento de las polillas de la papa en el Ecuador. Centro de Publicaciones, PUCE, Quito, Ecuador.
- Barrett, S.C.H., Kohn, J.R. 1991. Genetic and Evolutionary Consequences of Small Population Size in Plants: Implications for Conservation. Pp. 3-30. En: Genetics and Conservation in Rare Plants. Oxford University Press, New York, USA.
- Cavicchi, S., Guerra, D., La Torre, V., Huey, R.B. 1995. Chromosomal analysis of heat-shock tolerance in *Drosophila melanogaster* evolving at different temperatures in the laboratory evolution. En: Hereditas, Volume 132, Issue 2, Artículo publicado online: 5 MAY 2004 pp. 676-684
- Departamento Desarrollo de Productos 1998. Ficha Técnica de Industrialización de Papa (*Solanum tuberosum*).<http://www.lincosinfocomm.net/agricultura/agroindustria/papa.html>. consultado el 10 de Febrero del 2010. a las 16:37 horas.

- Facon, B., Genton, B.J., Shykoff, J., Jarne, P. 2006. A general eco-evolutionary framework for understanding bioinvasions. En: *Ecology and Evolution*, Vol.21 No.3, March 2006.
- Falconer, D.S. 1996. *Introduction to Quantitative Genetics*, Fourth Edition, Prentice Hall, USA.
- Feder, M. E., Kblers, R.A. 1997. Ecological and evolutionary physiology of heat shock proteins and the stress response in *Drosophila*: Complementary insights from genetic engineering and natural variation 83: 155-173.
- Gutiérrez, F. 2006. Estado de conocimiento de especies invasoras. Propuesta de lineamientos para el control de los impactos. Instituto de investigación de recursos biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, D.C. Colombia. pp. 156.
- Hijmans, R.J., Cameron, S.E., Parra, J.L., Jones, P.G., Jarvis, A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. En: *International Journal of Climatology* 25:1965-1978.
- Herrera, F. 1997. La polilla guatemalteca de la papa, Biología, comportamiento y prácticas de Manejo Integrado. En: Laura Niño, 2004 Revisión sobre la Polilla de la Papa *Tecia solanivora* en Centro y Suramérica. SUPLEMENTO REVISTA LATINOAMERICANA DE LA PAPA-2004, Mérida, Venezuela.
- INIAP. 1997. Primer Seminario Taller Internacional sobre manejo integrado de Polilla Guatemalteca *Tecia solanivora*. INIAP, Ibarra, Ecuador.
- Lee, C.E. 2002. Evolutionary genetics of invasive species, *Trends Ecol Evol* 17:386-391. En: Puillandre, et al, 2007, Genetic bottleneck in invasive species: the potato tuber moth adds to the list.

- Mooney, H.A., Hobbs, R.J. 2000. Invasive species in a changing world. Island Press, Washington, USA.
- Montesdeoca, F. 2000. Análisis del Mercado de la Papa para la Agroindustria en el Ecuador. www.redepapa.org/agroindustriared.html, consultado enero 27 2010 a las 20:13 horas, Quito-Ecuador.
- Perez, J.E., Nirchio, M., Alfonsi, C., Muñoz, C. 2006. The biology of invasions: the genetic adaptation paradox. En: Biological Invasions. pp. 1115-1121.
- Povolny, D., 1973. *Scrobipalopsis solanivora* sp. a new pest of potato (*Solanum tuberosum*) from Central America. Acta Universitatis Agriculturae 21: 133-145.
- Puillandre, N., Dupas, S., Dangles, O., Zeddami, J.L., Capdevielle-Duklac, C., Barbin, K., Torres-Leguizamon, M., Silvain, J.F. 2007. Genetic bottleneck in invasive species, the potato tuber moth adds to the list. Artículo publicado online: 30 junio 2007.
- Reed, H., Frankham, R. 2003. Correlation between fitness and genetic diversity. Artículo publicado online: 11 febrero 2003, DOI:10.1046/j.1523-1739.2003.01236.x.
- Robineau, O., Châtelet, M., Toussaint Souldard, C., Michel-Dounias. I., Posner, J. 2010. Integrating Farming and Páramo Conservation: A Case Study From Colombia. Mountain Research and Development 30(3): 212–221.
- Servicio de Información Agropecuaria del Ministerio de Agricultura y Ganadería del Ecuador–SICA/MAG. 2002. Situación y Perspectiva de la Papa en Ecuador, Quito, Ecuador.
- Sandoval, D. 1996. La Polilla Guatemalteca de la papa, *Tecia solanivora* (Povolny) (Fam: Geleciidae). En: Servicio de información agropecuaria del Ministerio de Agricultura y Ganadería del Ecuador, Quito-Ecuador.

- Storey, K.B., Storey, J.M.. 1986. Freeze tolerance and intolerance as strategies of winter survival in terrestrially-hibernating amphibians. *Compendium of Biochemical and Physiology*. A (83): 613-617.
- Vilà, M., García-Berthou, E., Sol, D., Pino, J. 2001. Survey of the naturalized plants and vertebrates in peninsular Spain.
- Wares J.P., Hughes, A.R., Grosberg, R.K. 2005. Mechanisms that drive evolutionary change: insights from species introductions and invasions. En: Sax, D.F, Stachowicz, J.J, Gaines, S.D. (eds) *Species invasions: insights into ecology, evolution, and biogeography*. Sinauer, Sunderland. pp. 229–257.
- Williamson, M. 1996. *Biological Invasions*. Chapman & Hall, London.

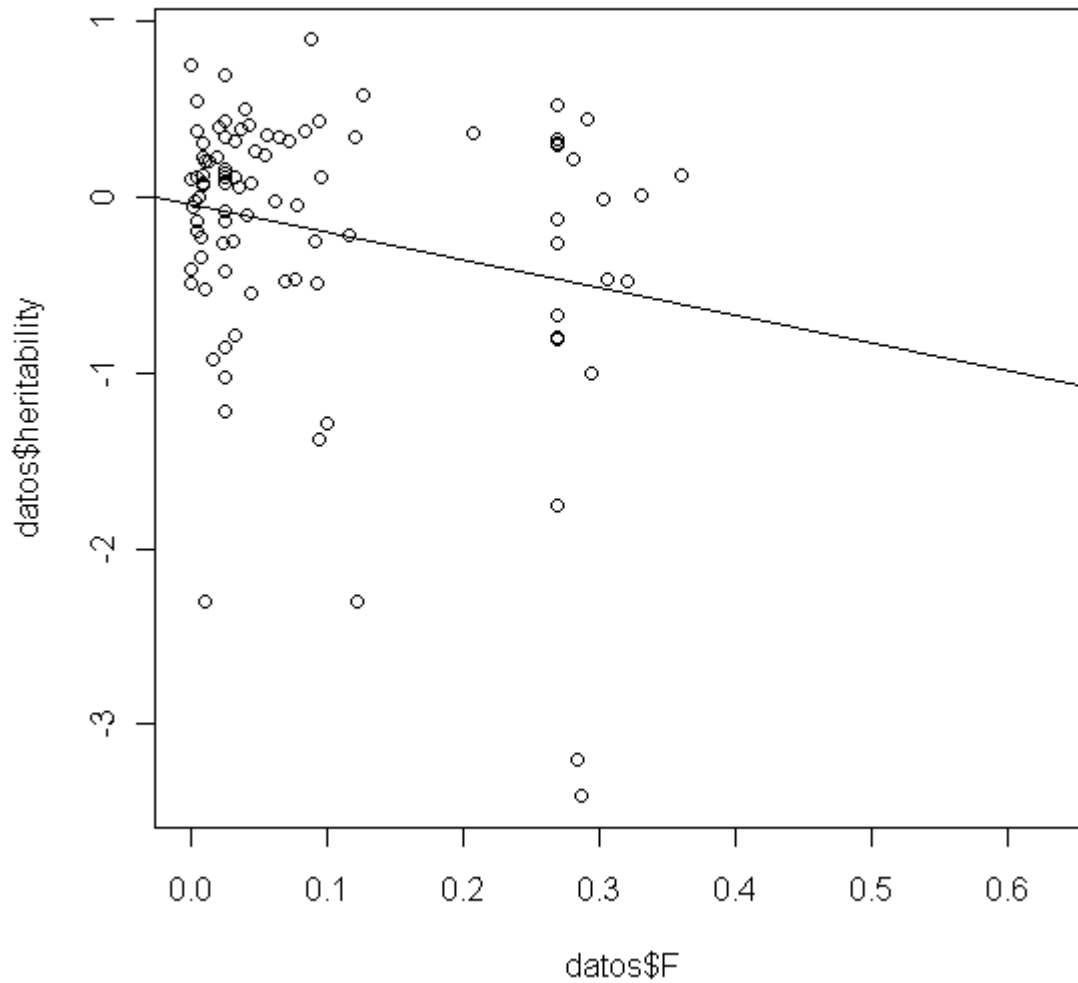


Figura 2: EVOLUCIÓN DE LA HEREDABILIDAD EN FUNSIÓN DEL COEFICIENTE DE ENDOGAMIA.

Muestra la evolución de la heredabilidad en función del coeficiente de endogamia, el cual baja. El valor del intercepto no es significativamente diferente de cero cuando el valor de F es 0.

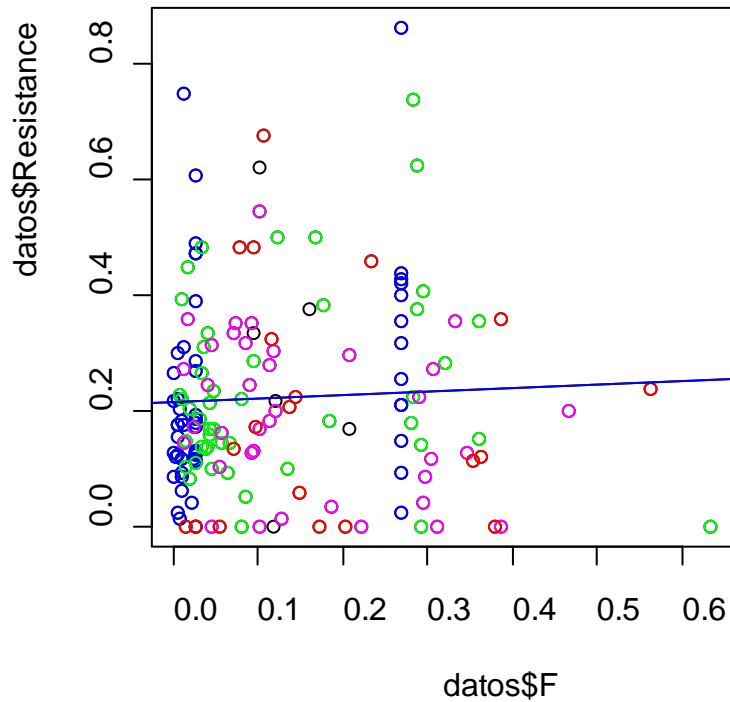


Figura 3: SELECCIÓN Y RESISTENCIA A LOS CHOQUES FRÍOS

Muestra que a pesar de la selección, la resistencia a los choques fríos no aumenta. Al igual que no aumenta la resistencia con las generaciones en relación con el aumento de la endogamia. El eje x representa a los valores de endogamia; el eje y muestra la resistencia a los choques fríos. Se representa en colores las diferentes generaciones, empezando desde Azul: generación 1; Rosado: generación 2 de selección; Rojo: generación 3 de selección; Verde: generación 4 de selección.

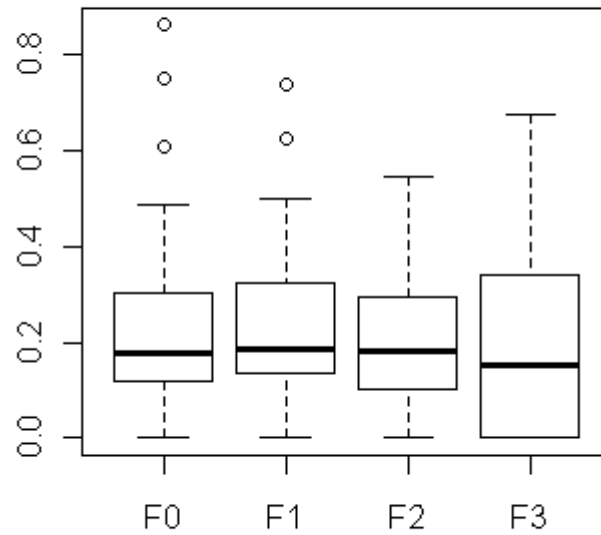


Figura 4: RESISTENCIA POR GENERACIONES.

Muestra que la resistencia a los choques fríos no aumenta con las generaciones, a pesar de la selección. En la generación tres disminuye en cierto grado. En el eje x tenemos las generaciones desde F0, hasta F3. En el eje y está representada la resistencia a los choques fríos.

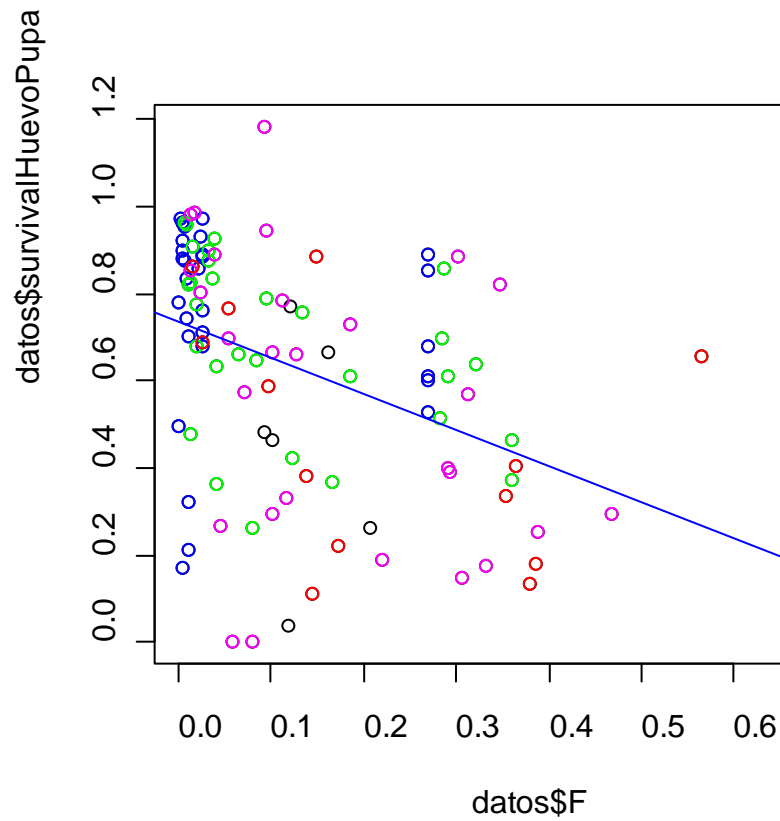
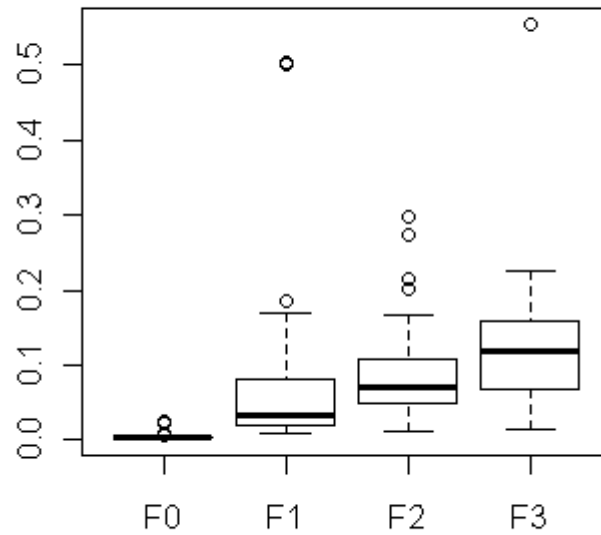


Figura 5: PORCENTAJE DE SOBREVIVIENTES DESDE EL ESTADO DE HUEVO A PUPA.

Muestra el decreciente número de sobrevivientes desde el estado de huevo a pupa, antes del choque frío(F0), y durante los choques fríos(F1,F2, y F3). En el eje x constan los valores de depresión de endogamia; en el eje y el porcentaje de sobrevivientes.



F de generaciones endogamia

Figura 6: EVOLUCIÓN DEL COEFICIENTE DE ENDOGAMIA.

Muestra la evolución del coeficiente de endogamia durante la selección, comparando entre la resistencia y coeficiente de endogamia; se puede observar que mientras aumentan las generaciones, el coeficiente de endogamia aumenta. En el eje x constan las generaciones desde F0, hasta F3; en el eje y está representado el coeficiente de endogamia.

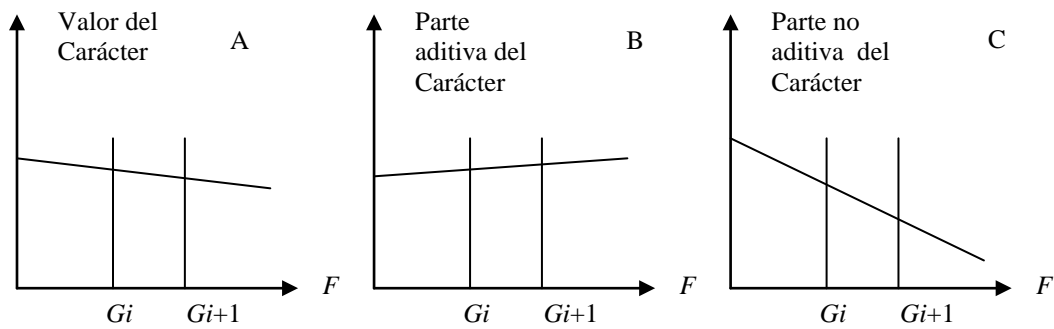


Figura 7: HEREDABILIDAD NEGATIVA POR EL CARÁCTER SELECCIONADO.

Figura explicativa de la heredabilidad negativa (hijos seleccionados con valores menores a sus padres) por el carácter seleccionado. A pesar de un mejoramiento de la parte aditiva del carácter, con la selección (presencia de heredabilidad censo stricto) no se observa un mejoramiento del carácter, porque la parte no aditiva (dominancia, y epistasis) baja con la endogamia de la población, que aumenta con las generaciones.

9. TABLAS

TABLA 1: MODELO GENERAL LINEALIZADO

	Estimación	Estimación de error	Valor de Z	Pr(> z)	
Intercepto	0.561441	0.328349	1.710	0.0873	.
BIO6	0.001416	0.001204	1.176	0.2396	
Temperatura	-0.095220	0.037122	-2.565	0.0103	*

***: $p < 0.0001$, **: $p < 0.001$, * $p < 0.05$, .. $p < 0.1$

Tabla 1.

Modelo general linealizado. En esta Tabla podemos ver la relación entre la temperatura mínima del mes más frío de un sitio, y la resistencia al choque frío de las cepas muestreadas en los diferentes sitios, en la generación. BIO6 = temperatura mínima del mes más frío.

TABLA 2: MODELO LINEAL ENTRE F Y HEREDABILIDAD

	Estimación	Estimación de error	Valor T	Pr(> t)
Intercepto	-0.04486	0.10167	-0.441	0.66
F	-1.57537	0.71472	-2.204	0.03*

Tabla 2 .

$H(0)=0$. Pendiente negativa: baja la heredabilidad con el F. Tienen una heredabilidad no significativa cuando el coeficiente de endogamia es cero(0), Se observa que la heredabilidad no es significativa, porque el intercepto de la regresión no es significativo, y disminuye con el F, que tiene una pendiente negativa de -1.57537, la cual sí es significativa siendo menor que 0.05.

10. ANEXOS

ANEXO 1: COMANDAS DE HEREDABILIDAD

```

##install.packages("lattice")

data <- read.table("datos.txt")

arrangetable <- function(data)
{
j<-1
i<-1
dataarranged <- data[1,]
while (i<(dim(data)[1]))
{
dataarranged[j,]<-data[i,]
dataarranged[j,$T_data_loger<-dataarranged[j,$T_data_loger*dataarranged[j,$no_pupas
k <-1

while((data$Cepa[i]==data$Cepa[i+k])*(data$temperatura[i]==data$temperatura[i+k])*(data$generacion[i]=
=data$generacion[i+k]))
{
dataarranged[j,$T_data_loger <-
dataarranged[j,$T_data_loger+data[i+k,$T_data_loger*data[i+k,$no_pupas
dataarranged[j,$no_huevos <- dataarranged[j,$no_huevos + data[i+k,$no_huevos
dataarranged[j,$no_pupas <- dataarranged[j,$no_pupas + data[i+k,$no_pupas
dataarranged[j,$sobreviventes <- dataarranged[j,$sobreviventes + data[i+k,$sobreviventes
dataarranged[j,$muertos_total <- dataarranged[j,$muertos_total + data[i+k,$muertos_total
k <- k+1
}
dataarranged[j,$T_data_loger <- dataarranged[j,$T_data_loger/dataarranged[j,$no_pupas
i <- i+k
j<-j+1
}
dataarranged
}
addcolumn <- function(dataArrangedTemp)
{
dataArrangedTemp$next_no_huevos <- NA
dataArrangedTemp$next_no_pupas <- NA
dataArrangedTemp$next_sobreviventes <- NA
dataArrangedTemp$next_muertos_total <- NA
for (i in 1:(dim(dataArrangedTemp)[1]-1))
{
if (dataArrangedTemp$Cepa[i]==dataArrangedTemp$Cepa[i+1])
{
dataArrangedTemp[i,$next_no_huevos <- dataArrangedTemp[i+1,$no_huevos
dataArrangedTemp[i,$next_no_pupas <- dataArrangedTemp[i+1,$no_pupas
dataArrangedTemp[i,$next_sobreviventes <- dataArrangedTemp[i+1,$sobreviventes
dataArrangedTemp[i,$next_muertos_total <- dataArrangedTemp[i+1,$muertos_total
}
}
dataArrangedTemp
}

```

```

h2BinaryZthreshold <- function(n0,s0,n1,s1)
{
## Beta binomial model (Magnussen y Kremer 1995)
## n0: numero de individuos en el experimento generacion 0
## s0: numero de individuos exitosos en la generacion 0
## n1: numero de individuos en el experimento generacion 1
## s1: numero de individuos exitosos en la generacion 1
## i intensidad de seleccion
## p0 probabilidad de sobrevivencia generacion 0
## p1 probabilidad de sobrevivencia generacion 18
p0 <- s0/n0 ## estimaci3n probabilidad sobrevivencia generaci3n 0
p1 <- s1/n1 ## estimaci3n probabilidad sobrevivencia generaci3n 1
z0 <- qnorm(p0,lower.tail=FALSE) ## estimaci3n "liability" resitencia choque frio generaci3n 0
z1 <- qnorm(p1,lower.tail=FALSE) ## estimaci3n "liability" resitencia choque frio generaci3n 1
i <- (1/(p0*(2*pi)^.5))*exp(-z0^2/2)
h2 <- (z0-z1)/i
h2
}
AddF <- function(dataArrangedTemp)
{
dataArrangedTemp$F <- NA
for (i in 1:length(dataArrangedTemp$F))
{
if (dataArrangedTemp[i,$generacion=="F0")
{
dataArrangedTemp[i,$F <- 1/(2*dataArrangedTemp[i,$NroParientes)
}
else
{
dataArrangedTemp[i,$F <- 1/(2*dataArrangedTemp[i-1,$sobreviventes)+(1-1/(2*dataArrangedTemp[i-1,$sobreviventes))*dataArrangedTemp[i-1,$F
}
}
}
dataArrangedTemp
}
library(car)

data <- read.table("datos.txt")
data10 <- data[which(data$temperatura==10),]
data8 <- data[which(data$temperatura==8),]
dataarranged10 <- arrangetable(data10)
dataarranged8 <- arrangetable(data8)
dataarr10coladded <- addcolumn(dataarranged10)
dataarr8coladded <- addcolumn(dataarranged8)
dataarr10coladded$heritability <-
h2BinaryZthreshold(dataarr10coladded$no_pupas,dataarr10coladded$sobreviventes,dataarr10coladded$next_
no_pupas,dataarr10coladded$next_sobreviventes)
dataarr8coladded$heritability <-
h2BinaryZthreshold(dataarr8coladded$no_pupas,dataarr8coladded$sobreviventes,dataarr8coladded$next_no_
pupas,dataarr8coladded$next_sobreviventes)

dataarr10coladded <- AddF(dataarr10coladded)
dataarr8coladded <- AddF(dataarr8coladded)

write.table(dataarr10coladded,"dataheritF10.csv")
write.table(dataarr8coladded,"dataheritF8.csv")

```



```

datos10 <-dataarr10coladded
datos8 <-dataarr8coladded
datos <- datos8
datos[(length(datos8$Cepa)+1):(length(datos8$Cepa)+length(datos10$Cepa) ),]<-datos10

library(lattice)
datos10 <- read.table("dataheritF10.csv",header=TRUE)
datos8 <- read.table("dataheritF8.csv",header=TRUE)
datos <- datos8
datos[(length(datos8$Cepa)+1):(length(datos8$Cepa)+length(datos10$Cepa) ),]<-datos10
datos$Resistance <- datos$sobreviventes/datos$no_pupas
datos[which(datos$Resistance=="NaN",),]$Resistance <- NA
datos$survivalHuevoPupa <- datos$no_pupas/datos$no_huevos
datos[which(datos$survivalHuevoPupa=="Inf",),]$survivalHuevoPupa <- NA
datos[which(datos$heritability=="-Inf",),]$heritability <- NA
##datos[which(datos$heritability<(-1)),]$heritability <- NA
xyplot(Resistance ~ F, data = datos, groups=generacion)
boxplot(Resistance ~ generacion, data = datos)
boxplot(survivalHuevoPupa ~ generacion, data = datos)
boxplot(F ~ generacion, data = datos)
xyplot(Resistance ~ F, data = datos, cex=1)
xyplot(survivalHuevoPupa ~ F, data = datos, cex=1)
heritF <- lm(heritability ~ F, data = datos)
summary(lm(Resistance ~ F, data = datos))
xyplot(heritability ~ F, data = datos, cex=1)
abline(heritF)
summary(heritF)
summary(lm(survivalHuevoPupa ~ F, data = datos))
reg.line(lm(heritability ~ F, data = datos))
predict.lm(lm(heritability ~ F, data = datos),newdata=0)
cor.test(datos$survivalHuevoPupa,datos$F)

which(dataarr10coladded$generacion=="F0")
write.table(dataarr10coladded[which(dataarr10coladded$generacion=="F0"),],c(1,3,6,18,19),file="resultados10F0.csv")
write.table(dataarr8coladded[which(dataarr8coladded$generacion=="F0"),],c(1,3,6,18,19),file="resultados8F0.csv")
write.table(datos,file="resultados.csv")

```

Anexo 1.

Comandas de Heredabilidad en R. Se pueden observar todas las funciones y fórmulas utilizadas para los análisis estadísticos y gráficos realizados a partir de los datos.

ANEXO 2: DATOS DE LOS CHOQUES FRÍOS RELACIONADOS CON LAS CEPAS Y GENERACIONES

	<i>Cepa</i>	<i>Nro Par.</i>	<i>Gener.</i>	<i>Fecha</i>	<i>Temp.</i>	<i>T^a_d _log</i>	<i>No_ huevos</i>	<i>No_ pupas</i>	<i>Sobrev.</i>	<i>Muert.</i>
1	1	20	F0	27/05/09	-10	-12,2	NA	6	0	6
2	1	20	F0	02/06/09	-10	-9,5	NA	50	15	35
3	1	20	F0	27/05/09	-8	-7,3	NA	6	1	5
4	1	20	F0	02/06/09	-8	-7,0	NA	50	9	41
5	2	20	F0	27/05/09	-10	-12,3	NA	8	1	7
6	2	20	F0	27/05/09	-8	-7,3	NA	8	0	8
7	3	20	F0	03/08/09	-10	-10,0	104	74	45	29
8	3	20	F0	03/08/09	-8	-7,1	100	68	32	36
10	3	20	F1	02/09/09	-10	-10,5	54	45	14	31
11	3	20	F1	02/09/09	-8	-7,9	66	24	8	16
12	3	20	F2	28/11/09	-10	-10,5	94	54	18	36
13	3	20	F2	28/11/09	-8	-7,8	75	22	12	10
14	3	20	F3	20/01/10	-10	-10,2	180	106	18	88
15	3	20	F3	20/01/10	-8	-8,1	102	39	8	31
16	3	20	F4	12/02/10	-10	-9,7	66	51	11	40
17	3	20	F5	18/03/10	-10	-9,9	12	8	3	5
18	4	20	F0	27/05/09	-10	-12,3	NA	15	4	11
19	4	20	F0	02/06/09	-10	-9,6	NA	26	3	23
20	4	20	F0	04/06/09	-10	-9,6	NA	26	4	22
21	4	20	F0	03/08/09	-10	-10,1	NA	39	8	31
22	4	20	F0	03/08/09	-10	-10,1	82	39	8	31
23	4	20	F0	27/05/09	-8	-7,3	NA	14	3	11
24	4	20	F0	04/06/09	-8	-5,2	NA	10	2	8
25	4	20	F0	03/08/09	-8	-7,1	NA	14	2	12
26	4	20	F0	03/08/09	-8	-7,1	47	14	2	12
27	4	20	F1	02/09/09	-10	-10,5	NA	51	8	43
28	4	20	F1	02/09/09	-10	-10,4	84	51	8	43
29	4	20	F1	02/09/09	-8	-7,9	NA	50	11	39
30	4	20	F2	28/09/09	-10	-9,9	NA	141	60	81
31	4	20	F2	28/11/09	-10	-10,5	201	141	39	102
32	4	20	F2	28/09/09	-8	-8,1	NA	110	22	88
33	4	20	F3	11/11/09	-10	-10,1	NA	54	26	28
34	4	20	F3	04/01/10	-10	-10,5	27	6	3	3
35	4	20	F4	12/02/10	-10	-9,7	25	12	4	8
36	4	20	F5	18/03/10	-10	-9,9	23	6	1	5
37	5	20	F0	27/05/09	-10	-12,3	NA	5	1	4
38	5	20	F0	03/08/09	-10	-10,2	76	59	24	35
39	5	20	F0	27/05/09	-8	-7,3	NA	5	1	4

40	5	20	F0	03/08/09	-8	-7,1	71	35	4	31
41	5	20	F1	29/09/09	-10	-10,0	NA	59	10	49
42	5	20	F1	13/10/10	-10	-9,7	71	42	0	42
43	5	20	F1	02/09/09	-8	-8,0	33	14	7	7
44	5	20	F2	13/01/10	-10	-10,5	54	64	8	56
45	5	20	F2	13/01/10	-8	-8,0	41	30	1	29
46	5	20	F3	10/02/10	-10	-10,0	78	69	4	65
47	6	20	F0	27/05/09	-10	-12,3	NA	11	2	9
48	6	20	F0	03/08/09	-10	-10,2	NA	36	7	29
49	6	20	F0	03/08/09	-10	-10,2	100	36	7	29
50	6	20	F0	27/05/09	-8	-7,3	NA	11	6	5
51	6	20	F0	03/08/09	-8	-7,2	NA	32	15	17
52	6	20	F1	02/09/09	-10	-10,4	NA	49	7	42
53	6	20	F1	02/09/09	-10	-10,3	54	49	7	42
54	6	20	F1	02/09/09	-8	-8,0	NA	47	11	36
55	6	20	F2	28/09/09	-10	-9,9	NA	59	15	44
56	6	20	F2	28/11/09	-10	-10,5	68	59	14	45
57	6	20	F2	28/09/09	-8	-8,1	NA	40	14	26
58	6	20	F3	11/11/09	-10	-10,1	NA	61	44	17
59	6	20	F3	09/02/10	-10	-10,1	154	4	0	4
60	8	20	F0	27/05/09	-10	-12,4	NA	13	3	10
61	8	20	F0	03/08/09	-10	-10,2	NA	37	19	18
62	8	20	F0	03/08/09	-10	-10,2	120	37	19	18
63	8	20	F0	27/05/09	-8	-7,3	NA	12	2	10
64	8	20	F0	03/08/09	-8	-7,2	NA	12	1	11
65	8	20	F0	03/08/09	-8	-7,3	26	12	1	11
66	8	20	F1	02/09/09	-10	-10,2	NA	37	5	32
67	8	20	F1	02/09/09	-10	-10,2	46	37	5	32
68	8	20	F1	02/09/09	-8	-8,1	NA	0	0	0
69	8	20	F2	28/09/09	-10	-9,9	NA	74	19	55
70	8	20	F2	28/11/09	-10	-10,5	86	74	28	46
71	8	20	F2	28/09/09	-8	-8,1	NA	0	0	0
72	8	20	F3	11/11/09	-10	-10,1	NA	58	32	26
73	8	20	F3	20/01/10	-10	-10,2	194	75	32	43
74	8	20	F4	12/02/10	-10	-9,7	97	45	28	17
75	8	20	F5	18/03/10	-10	-9,9	169	6	0	6
76	10	100000	F0	27/05/09	-10	-12,3	NA	16	3	13
77	10	100000	F0	03/08/09	-10	-10,2	NA	28	8	20
78	10	100000	F0	03/08/09	-10	-10,2	0	28	8	20
79	10	100000	F0	27/05/09	-8	-7,3	NA	15	1	14
80	10	100000	F0	03/08/09	-8	-7,3	NA	22	7	15
81	10	100000	F1	02/09/09	-10	-10,1	NA	74	8	66
82	10	100000	F1	02/09/09	-10	-10,1	87	74	8	66
83	10	100000	F1	02/09/09	-8	-8,1	NA	22	2	20
84	10	100000	F2	28/09/09	-10	-9,9	NA	25	8	17

85	10	100000	F2	28/11/09	-10	-10,6	41	25	0	25
86	10	100000	F2	28/09/09	-8	-8,1	NA	12	1	11
87	10	100000	F3	11/11/09	-10	-10,1	NA	40	13	27
88	Carchi	20	F0	03/08/09	-10	-10,1	71	54	7	47
89	Carchi	20	F1	06/11/09	-10	-10,0	62	49	14	35
90	Carchi	20	F2	05/01/10	-10	-10,6	112	74	1	73
91	Carchi	20	F3	12/03/10	-10	-9,9	32	21	5	16
92	Div._2	45,49591	F0	03/08/09	-10	-10,1	19	4	3	1
93	Div._2	45,49591	F1	11/09/09	-10	-9,9	NA	34	13	21
94	Div._2	45,49591	F2	28/10/09	-10	-10,0	NA	54	16	38
95	Div._2	45,49591	F3	11/11/09	-10	-10,1	NA	35	16	19
96	Iso_A	1,860465	F0	02/06/09	-10	-9,6	NA	20	13	7
97	Iso_A	1,860465	F0	04/06/09	-10	-9,6	NA	20	3	17
98	Iso_A	1,860465	F0	03/08/09	-10	-10,1	NA	24	4	20
99	Iso_A	1,860465	F0	03/08/09	-10	-10,0	65	24	8	16
100	Iso_A	1,860465	F0	02/06/09	-8	-7,1	NA	20	11	9
101	Iso_A	1,860465	F0	04/06/09	-8	-6,0	NA	10	3	7
102	Iso_A	1,860465	F0	03/08/09	-8	-7,4	NA	20	7	13
103	Iso_A	1,860465	F1	02/09/09	-10	-10,1	NA	27	6	21
104	Iso_A	1,860465	F1	02/09/09	-10	-9,9	74	27	6	21
105	Iso_A	1,860465	F1	02/09/09	-8	-8,1	NA	24	9	15
106	Iso_A	1,860465	F2	10/02/10	-10	-10,0	14	8	0	8
107	Iso_B	1,860465	F0	04/04/09	-10	-11,5	NA	12	3	9
108	Iso_B	1,860465	F0	03/08/09	-10	-10,0	NA	32	8	24
109	Iso_B	1,860465	F0	03/08/09	-10	-10,1	94	32	5	27
110	Iso_B	1,860465	F1	02/09/09	-10	-10,0	NA	42	0	42
111	Iso_B	1,860465	F1	02/09/09	-10	-9,9	54	42	0	42
112	Iso_C	1,860465	F0	29/09/09	-10	-10,0	NA	23	1	22
113	Iso_C	1,860465	F0	03/08/09	-10	-10,1	75	18	0	18
114	Iso_C	1,860465	F0	03/08/09	-8	-7,4	18	11	1	10
115	Iso_C	1,860465	F1	11/11/09	-10	-10,2	NA	35	0	35
116	Iso_D	1,860465	F0	24/10/09	-10	-10,1	NA	41	9	32
117	Iso_D	1,860465	F0	03/08/09	-10	-10,2	49	14	5	9
118	Iso_D	1,860465	F0	03/08/09	-8	-7,4	19	10	4	6
119	Iso_D	1,860465	F1	11/11/09	-10	-10,2	NA	53	37	16
120	Iso_D	1,860465	F1	10/02/10	-10	-9,9	62	58	8	50
121	Iso_D	1,860465	F1	10/02/10	-8	-8,1	43	20	3	17
122	Iso_D	1,860465	F2	10/02/10	-10	-9,9	69	61	7	54
123	Iso_D	1,860465	F2	10/02/10	-8	-8,1	17	5	1	4
124	Iso_D	1,860465	F3	12/01/10	-10	-10,5	27	9	1	8
125	Iso_E	1,860465	F0	10/12/09	-10	-10,4	54	48	21	27
126	Iso_E	1,860465	F0	10/12/09	-8	-7,8	34	29	25	4
127	Iso_E	1,860465	F1	13/01/10	-10	-10,4	84	72	45	27
128	Iso_E	1,860465	F1	13/01/10	-8	-8,1	99	69	51	18
129	Iso_E	1,860465	F2	10/02/10	-10	-9,9	64	25	1	24

130	Iso_E	1,860465	F2	10/02/10	-8	-8,0	45	18	4	14
131	Iso_E	1,860465	F3	12/01/10	-8	-7,8	15	2	0	2
132	Iso_F	1,860465	F0	11/11/09	-10	-10,3	NA	15	12	3
133	Iso_F	1,860465	F0	19/10/09	-10	-10,0	83	53	17	36
134	Iso_F	1,860465	F0	19/10/09	-8	-8,1	75	45	16	29
135	Iso_F	1,860465	F1	08/12/09	-10	-10,5	163	84	15	69
136	Iso_F	1,860465	F1	08/12/09	-8	-7,8	105	64	9	55
137	Iso_F	1,860465	F2	06/01/10	-10	-10,5	150	22	6	16
138	Iso_F	1,860465	F2	06/01/10	-8	-7,8	98	17	6	11
139	Iso_F	1,860465	F3	12/01/10	-10	-10,4	82	33	4	29
140	Iso_F	1,860465	F3	12/01/10	-8	-7,9	77	14	5	9
141	Iso_G	1,860465	F0	10/12/09	-10	-10,4	69	47	7	40
142	Iso_G	1,860465	F1	13/01/10	-10	-10,3	72	46	13	33
143	Iso_G	1,860465	F2	10/02/10	-10	-9,9	145	119	15	104
144	Iso_H	1,860465	F0	11/12/09	-10	-10,5	0	19	4	15
145	Iso_H	1,860465	F1	13/01/10	-10	-10,3	91	34	12	22
146	Iso_H	1,860465	F2	10/02/10	-10	-9,8	138	35	0	35
147	Mixta	45,04505	F0	27/05/09	-10	-12,4	NA	18	3	15
148	Mixta	45,04505	F0	02/06/09	-10	-9,6	NA	20	5	15
149	Mixta	45,04505	F0	04/06/09	-10	-9,5	NA	20	4	16
150	Mixta	45,04505	F0	03/08/09	-10	-10,2	NA	37	4	33
151	Mixta	45,04505	F0	03/08/09	-10	-10,2	84	37	7	30
152	Mixta	45,04505	F0	27/05/09	-8	-7,2	NA	18	8	10
153	Mixta	45,04505	F0	02/06/09	-8	-7,1	NA	18	8	10
154	Mixta	45,04505	F0	04/06/09	-8	-7,6	NA	11	2	9
155	Mixta	45,04505	F0	03/08/09	-8	-7,5	NA	24	4	20
156	Mixta	45,04505	F1	02/09/09	-10	-9,9	NA	76	20	56
157	Mixta	45,04505	F1	02/09/09	-10	-9,9	98	76	20	56
158	Mixta	45,04505	F1	02/09/09	-8	-8,1	NA	44	6	38
159	Mixta	45,04505	F2	28/09/09	-10	-9,9	NA	15	4	11
160	Mixta	45,04505	F2	28/11/09	-10	-10,5	62	46	15	31
161	Mixta	45,04505	F2	28/09/09	-8	-8,1	NA	18	5	13
162	Mixta	45,04505	F3	11/11/09	-10	-10,4	NA	15	2	13
163	Mixta	45,04505	F3	11/11/09	-8	-8,1	NA	9	0	9
164	Nueva	50	F0	27/05/09	-10	-12,3	NA	10	2	8
165	Nueva	50	F0	02/06/09	-10	-9,6	NA	26	1	25
166	Nueva	50	F0	04/06/09	-10	-9,6	NA	26	3	23
167	Nueva	50	F0	03/08/09	-10	-10,2	NA	94	7	87
168	Nueva	50	F0	27/05/09	-8	-7,2	NA	10	0	10
169	Nueva	50	F0	02/06/09	-8	-7,2	NA	25	8	17
170	Nueva	50	F0	04/06/09	-8	-8,5	NA	12	4	8
171	Nueva	50	F0	03/08/09	-8	-7,6	NA	35	3	32
172	Nueva	50	F1	02/09/09	-10	-10,5	NA	54	9	45
173	Nueva	50	F1	02/09/09	-8	-8,1	NA	52	11	41
174	Nueva	50	F2	29/09/09	-10	-10,0	NA	45	0	45

175	<i>nu-cep</i>	10000	F0	03/08/09	-10	-10,2	190	94	12	82
176	<i>nu-cep</i>	10000	F0	03/08/09	-8	-7,6	45	35	3	32
177	<i>nu-cep</i>	10000	F1	02/09/09	-10	-10,5	85	54	9	45
178	<i>nu-cep</i>	10000	F1	02/09/09	-8	-8,1	38	14	7	7
179	<i>nu-cep</i>	10000	F2	12/12/09	-10	-10,5	90	85	11	74
180	<i>nu-cep</i>	10000	F2	12/12/10	-8	-7,8	160	70	23	47
181	<i>Sanf</i>	50	F0	03/08/09	-10	-10,2	200	64	4	60
182	<i>Sanf</i>	50	F1	02/09/09	-10	-10,4	66	50	5	45
183	<i>Sanf</i>	50	F2	13/02/10	-10	-9,9	16	3	0	3
184	<i>X</i>	50	F0	03/08/09	-10	-10,2	110	77	9	68
185	<i>X</i>	50	F1	16/11/09	-10	-10,4	94	62	9	53
186	<i>X</i>	50	F2	05/01/10	-10	-10,5	160	53	16	37
187	<i>X</i>	50	F3	20/01/10	-10	-10,1	161	18	4	14
188	<i>BV 1.1</i>	2	F0.0	29/03/10	23	23,0	68	64	53	11
189	<i>BuenaVent1.1</i>	53	F0	04/05/10	-10	-9,7	101	75	7	68
190	<i>BuenaVent1.1</i>	7	F1	10/07/10	-10	-9,8	19	5	0	5
191	<i>BuenaVent1.2</i>	2	F0.0	29/03/10	23	23,0	27	22	21	1
192	<i>BuenaVent1.2</i>	21	F0	04/05/10	-10	-9,8	74	69	8	61
193	<i>BuenaVent1.2</i>	8	F1	10/07/10	-10	-9,9	31	20	1	19
194	<i>BuenaVent1.3</i>	2	F0.0	29/03/10	23	23,0	31	28	23	5
195	<i>BuenaVent1.3</i>	23	F0	04/05/10	-10	-10,0	91	78	3	75
196	<i>BuenaVent1.3</i>	3	F1	10/07/10	-10	-10,0	18	11	2	9
197	<i>BuenaVent3.1</i>	6	F0.0	29/03/10	23	23,0	98	87	87	0
198	<i>BuenaVent3.1</i>	87	F0	04/05/10	-10	-10,2	314	299	37	262
199	<i>BuenaVent3.1</i>	37	F1	10/07/10	-10	-10,2	94	73	6	67
200	<i>BuenaVent3.1</i>	6	F2	16/08/10	-10	-10,3	9	6	1	5
201	<i>BuenaVent3.2</i>	6	F0.0	29/03/10	23	23,0	84	72	72	0
202	<i>BuenaVent3.2</i>	72	F0	04/05/10	-10	-10,3	237	208	42	166
203	<i>BuenaVent3.2</i>	42	F1	10/07/10	-10	-10,3	138	94	19	75
204	<i>BuenaVent3.2</i>	19	F2	16/08/10	-10	-10,4	34	9	0	9
205	<i>BuenaVent3.3</i>	6	F0.0	29/03/10	23	23,0	151	136	129	7
206	<i>BuenaVent3.3</i>	129	F0	04/05/10	-10	-10,5	276	47	1	46
207	<i>BuenaVent3.3</i>	1	F1	10/07/10	-10	-10,6	0	0	0	0
208	<i>BuenaVent3.3</i>	0	F2	16/08/10	-10	-10,6	0	0	0	0
209	<i>BuenaVent3.4</i>	6	F0.0	29/03/10	23	23,0	77	69	65	4
210	<i>BuenaVent3.4</i>	65	F0	04/05/10	-10	-10,6	104	87	1	86
211	<i>BuenaVent3.4</i>	1	F1	10/07/10	-10	-10,6	0	0	0	0
212	<i>BuenaVent3.4</i>	0	F2	16/08/10	-10	-10,6	0	0	0	0
213	<i>BuenaVent5.1</i>	10	F0.0	29/03/10	23	23,0	147	133	122	11
214	<i>BuenaVent5.1</i>	122	F0	04/05/10	-10	-10,5	370	341	53	288
215	<i>BuenaVent5.1</i>	53	F1	10/07/10	-10	-10,5	91	75	11	64
216	<i>BuenaVent5.1</i>	11	F2	16/08/10	-10	-10,6	7	0	0	0
217	<i>BuenaVent5.2</i>	10	F0.0	29/03/10	23	23,0	201	183	183	0
218	<i>BuenaVent5.2</i>	183	F0	04/05/10	-10	-10,2	408	397	47	350
219	<i>BuenaVent5.2</i>	47	F1	10/07/10	-10	-10,2	103	49	5	44

220	BuenaVent5.2	5	F2	16/08/10	-10	-10,3	14	11	2	9
221	BuenaVent5.3	10	F0.0	29/03/10	23	23,0	142	113	109	4
222	BuenaVent5.3	109	F0	04/05/10	-10	-10,0	271	244	43	201
223	BuenaVent5.3	43	F1	10/07/10	-10	-10,0	162	147	66	81
224	BuenaVent5.3	66	F2	16/08/10	-10	-10,1	101	81	14	67
225	BuenaVent10.1	20	F0	29/03/10	-10	-9,9	240	213	61	152
226	BuenaVent10.1	61	F1	04/05/10	-10	-9,9	182	164	79	85
227	BuenaVent10.1	79	F2	10/07/10	-10	-10,0	143	127	31	96
228	BuenaVent10.1	31	F3	16/08/10	-10	-10,0	94	72	0	72
229	BuenaVent10.2	20	F0	29/03/10	-10	-10,1	303	294	33	261
230	BuenaVent10.2	33	F1	04/05/10	-10	-10,2	94	87	12	75
231	BuenaVent10.2	12	F2	10/07/10	-10	-10,2	21	0	0	0
232	BuenaVent10.2	0	F3	16/08/10	-10	-10,2	0	0	0	0
233	BuenaVent10.3	20	F0	29/03/10	-10	-10,3	670	596	73	523
234	BuenaVent10.3	73	F1	04/05/10	-10	-10,3	130	114	21	93
235	BuenaVent10.3	21	F2	10/07/10	-10	-10,3	56	39	4	35
236	BuenaVent10.3	4	F3	16/08/10	-10	-10,3	9	2	0	2
237	BuenaVent50.1	100	F0	29/03/10	-10	-10,4	617	594	104	490
238	BuenaVent50.1	104	F1	04/05/10	-10	-10,4	370	304	67	237
239	BuenaVent50.1	67	F2	10/07/10	-10	-10,4	161	159	57	102
240	BuenaVent50.1	57	F3	16/08/10	-10	-10,4	176	121	0	121
241	BuenaVent50.2	100	F0	29/03/10	-10	-10,3	685	604	133	471
242	BuenaVent50.2	133	F1	04/05/10	-10	-10,3	408	392	154	238
243	BuenaVent50.2	154	F2	10/07/10	-10	-10,3	651	639	174	465
244	BuenaVent50.2	174	F3	16/08/10	-10	-10,2	314	271	0	271
245	BuenaVent50.3	100	F0	29/03/10	-10	-10,2	704	678	203	475
246	BuenaVent50.3	203	F1	04/05/10	-10	-10,1	433	417	94	323
247	BuenaVent50.3	94	F2	10/07/10	-10	-10,0	319	272	39	233
248	BuenaVent50.3	39	F3	16/08/10	-10	-10,0	101	94	0	94

Anexo 2.

Datos de los choques fríos a -8°C y -10°C . relacionados con las cepas y generaciones. En la parte superior está detallada la Cepa: de dónde proviene, o el nombre de la cepa. Nro parien: es el número de parientes que dieron origen a la cepa, y el número de adultos que sobrevivieron para originar la siguiente generación. Gener: en qué generación se encuentra cada cepa. Fecha: la fecha cuando se dieron los choques fríos. Temp: temperatura estimada del choque frío en grados centígrados. T^a_data_logger: temperatura real, en grados centígrados, tomada por un data logger (Hobo H10). No_huev: número de huevos puestos en esa generación. No_pupas: número de pupas que resistieron el choque frío. Sobrev: pupas que sobreviven al choque frío. Muertos: pupas que mueren al choque frío.

ANEXO 3: COMANDAS DE LAS SUPERCAPAS DE CLIMA

```

##Worldclim
##http://www.worldclim.org/futdown.htm

## Donnees BIOCLIM
##BIO6 = Min Temperature of Coldest Month
##BIO2 =

## download from wordlclim generic grids bioclim 1-9 in 30 arc sec format
## extract just the BIO6 in the working directory

## function "overlaywriteBioclim"
## Description: this function overlays spatial data frame BIO1, BIO2 and BIO6 to a insect table
## including coordinates in columns x and y. It writes a file with the insect data plus
## the climatic variables and altitude
## argument: data frame of spatial points including at least one column "x" for longitud
## and one column "y" for latitude
## value: the same data frame with additional vairables: the "worldclim" bioclimatic
## variables and altitude

insect_sp_function <- function(insect)

insect_mat <- cbind(as.numeric(as.vector(insect$X)),as.numeric(insect$Y))
row.names(insect_mat) <- 1:nrow(insect_mat)
str(insect_mat)
insect_sp <- SpatialPoints(insect_mat)
proj4string(insect_sp) <- CRS("+proj=longlat ellps=WGS84")
insect_sp

overlaywriteBioclim <- function(insect, name="",xmin=-82,xmax=-74,ymin=-
5,ymax=2,resolution=0.008333333333)
{
insect_sp <- insect_sp_function(insect)
insect_bioclim <- SpatialPointsDataFrame(insect_sp, insect, proj4string=CRS("+proj=longlat
+ellps=WGS84"), match.ID=TRUE)

Offset=c(round((90-ymax)/resolution,0),round((180+xmin)/resolution,0))
Region.dim=c(round((ymax-ymin)/resolution,0),round((xmax-xmin)/resolution,0))
print(c(Offset,Region.dim))
BIO2 <- readGDAL(".././../ARTICLES/ECOFOR/pheromones/bio_2.bil", offset=Offset,
region.dim=Region.dim, output.dim=Region.dim)
proj4string(BIO2) <- CRS("+proj=longlat ellps=WGS84")
insect_bioclim$BIO2 <- overlay(BIO2,insect_sp)$band1
rm(BIO2)

BIO6 <- readGDAL(".././../ARTICLES/ECOFOR/pheromones/bio_6.bil", offset=Offset,
region.dim=Region.dim, output.dim=Region.dim)
proj4string(BIO6) <- CRS("+proj=longlat ellps=WGS84")
insect_bioclim$BIO6 <- overlay(BIO6,insect_sp)$band1
rm(BIO6)
alt <- readGDAL(".././../ARTICLES/ECOFOR/pheromones/alt.bil", offset=Offset, region.dim=Region.dim,
output.dim=Region.dim)

proj4string(alt) <- CRS("+proj=longlat ellps=WGS84")

```



```

insect_bioclim$salt <- overlay(alt,insect_sp)$band1
rm(alt)

print(paste(name,".csv",sep=""))
write.table(insect_bioclim,file=paste(name,".csv",sep=""))

library(rgdal)
##library(mgcv)
##library(classInt)
library(RSAGA)

setwd("F:/IRD/QUITO/Estudiantes/gustavo/Rclima_resistencia")

insect <- read.table("datos.csv", header=TRUE)
insectPure <- insect[which(insect$NroPolb==1,arr.ind=TRUE),]

overlaywriteBioclim(insectPure,name="insect_bioclim",xmin=-82,xmax=-74,ymin=-5,ymax=2,resolution=0.0083333333333333)

insect_bioclim <- read.table("insect_bioclim.csv",header=TRUE)
insect_bioclim[1:10,]

insect_bioclim$Resistencia <- cbind(insect_bioclim$Resistencia.N-
insect_bioclim$Resistencia.K,insect_bioclim$Resistencia.K)

resistencia <- cbind(aggregate(insect_bioclim$Resistencia,
list(insect_bioclim$Cepa),sum)$V1,aggregate(insect_bioclim$Resistencia,
list(insect_bioclim$Cepa),sum)$V2)
Temperatura<- aggregate(insect_bioclim$Temperatura, list(insect_bioclim$Cepa),sum)$x
BIO6<- aggregate(insect_bioclim$BIO6, list(insect_bioclim$Cepa),sum)$x

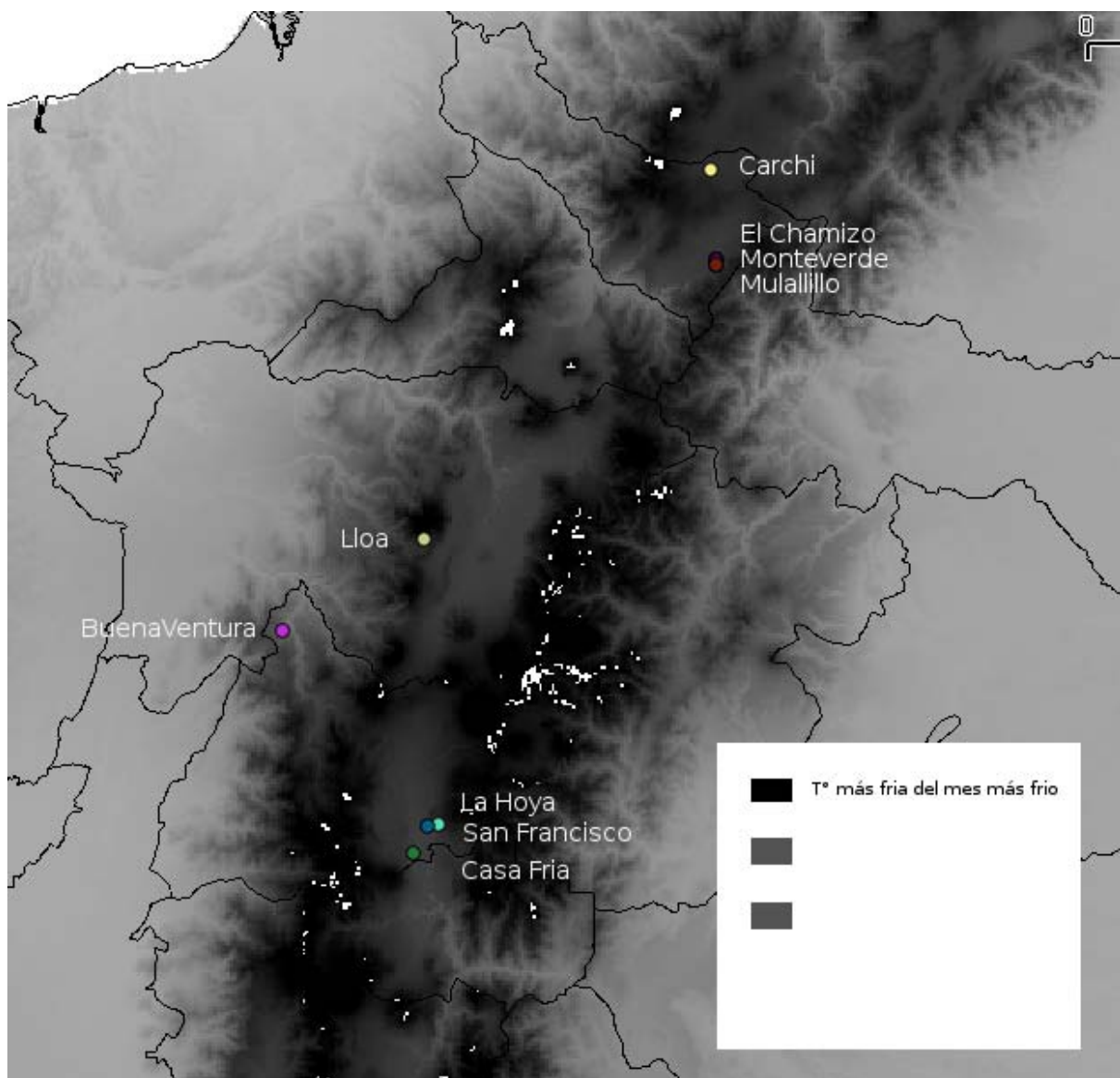
result <- glm(Resistencia ~ BIO6 + Temperatura, family = binomial)

summary(result)

```

Anexo 3.

Script de las supercapas de clima, sobrepuestas con las coordenadas de los sitios de recolección.

ANEXO 4: MAPA DE LAS ZONAS DE MUESTREO

Anexo 4.

Este mapa nos indica las diferentes temperaturas, en los diferentes sitios de las Sierra ecuatoriana; en colores se puede observar los diferentes sitios de muestreo. El color negro representa la temperatura más fría, del mes más frío ($-2 \pm 0.5^{\circ}\text{C}$); el color gris oscuro y gris claro, representan paulatinamente una temperatura mayor.

ANEXO 5: COORDENADAS DE LOS PUNTOS GEOGRÁFICOS

	Cepa	Altitud	Temperatura	BIO6	AltGPS	coords.x1	coords.x2
1	1	2812	-12,16	68	2739	-77,781817	0,53486667
2	1	2812	-9,51	68	2739	-77,781817	0,53486667
3	1	2812	-7,25	68	2739	-77,781817	0,53486667
4	1	2812	-7,03	68	2739	-77,781817	0,53486667
5	2	2870	-12,31	65	2806	-77,7845	0,54765
6	2	2870	-7,35	65	2806	-77,7845	0,54765
7	3	2813	-10,02	68	2739	-77,781767	0,53478333
8	3	2813	-7,06	68	2739	-77,781767	0,53478333
9	4	2779	-12,34	66	2767	-77,780283	0,5493
10	4	2779	-9,58	66	2767	-77,780283	0,5493
11	4	2779	-9,58	66	2767	-77,780283	0,5493
12	4	2779	-10,13	66	2767	-77,780283	0,5493
13	4	2779	-10,13	66	2767	-77,780283	0,5493
14	4	2779	-7,35	66	2767	-77,780283	0,5493
15	4	2779	-5,23	66	2767	-77,780283	0,5493
16	4	2779	-7,09	66	2767	-77,780283	0,5493
17	4	2779	-7,12	66	2767	-77,780283	0,5493
18	5	2784	-12,34	65	2806	-77,7845	0,54765
19	5	2784	-10,16	65	2806	-77,7845	0,54765
20	5	2784	-7,35	65	2806	-77,7845	0,54765
21	5	2784	-7,12	65	2806	-77,7845	0,54765
22	6	2841	-12,34	65	2806	-77,7846	0,54488333
23	6	2841	-10,2	65	2806	-77,7846	0,54488333
24	6	2841	-10,2	65	2806	-77,7846	0,54488333
25	6	2841	-7,32	65	2806	-77,7846	0,54488333
26	6	2841	-7,16	65	2806	-77,7846	0,54488333
27	8	2896	-12,38	68	2739	-77,781817	0,53486667
28	8	2896	-10,16	68	2739	-77,781817	0,53486667
29	8	2896	-10,16	68	2739	-77,781817	0,53486667
30	8	2896	-7,32	68	2739	-77,781817	0,53486667
31	8	2896	-7,19	68	2739	-77,781817	0,53486667
32	8	2896	-7,28	68	2739	-77,781817	0,53486667
38	11	3028	-10,13	55	3032	-77,79608	0,79228
40	13	2812	-9,58	68	2739	-77,781817	0,53486667
41	13	2812	-9,58	68	2739	-77,781817	0,53486667
42	13	2812	-10,09	68	2739	-77,781817	0,53486667
43	13	2812	-10,02	68	2739	-77,781817	0,53486667
44	13	2812	-7,09	68	2739	-77,781817	0,53486667
45	13	2812	-5,98	68	2739	-77,781817	0,53486667
46	13	2812	-7,41	68	2739	-77,781817	0,53486667
47	14	2870	-11,51	65	2806	-77,7845	0,54765
48	14	2870	-10,02	65	2806	-77,7845	0,54765
49	14	2870	-10,13	65	2806	-77,7845	0,54765
50	15	2813	-9,95	68	2739	-77,781767	0,53478333
51	15	2813	-10,13	68	2739	-77,781767	0,53478333
52	15	2813	-7,38	68	2739	-77,781767	0,53478333

53	16	2779	-10,06	66	2767	-77,780283	0,5493
54	16	2779	-10,16	66	2767	-77,780283	0,5493
55	16	2779	-7,41	66	2767	-77,780283	0,5493
72	22	3357	-12,34	34	3398	-78,585239	-0,2224056
73	22	3357	-9,58	34	3398	-78,585239	-0,2224056
74	22	3357	-9,58	34	3398	-78,585239	-0,2224056
75	22	3357	-10,16	34	3398	-78,585239	-0,2224056
76	22	3357	-7,22	34	3398	-78,585239	-0,2224056
77	22	3357	-7,19	34	3398	-78,585239	-0,2224056
78	22	3357	-8,5	34	3398	-78,585239	-0,2224056
79	22	3357	-7,58	34	3398	-78,585239	-0,2224056
80	23	3357	-10,16	34	3398	-78,585239	-0,2224056
81	23	3357	-7,61	34	3398	-78,585239	-0,2224056
82	24	2930	-10,16	57	3021	-78,545278	-1,0030556
83	25	2707	-10,16	71	2698	-78,57434	-1,0101
84	26	3130	-9,71	122	1480	-78,97	-0,47
85	26	3130	-9,82	122	1480	-78,97	-0,47
86	26	3130	-10,02	122	1480	-78,97	-0,47
87	26	3130	-10,16	122	1480	-78,97	-0,47
88	26	3130	-10,3	122	1480	-78,97	-0,47
89	26	3130	-10,51	122	1480	-78,97	-0,47
90	26	3130	-10,62	122	1480	-78,97	-0,47
91	26	3130	-10,51	122	1480	-78,97	-0,47
92	26	3130	-10,23	122	1480	-78,97	-0,47
93	26	3130	-9,99	122	1480	-78,97	-0,47
94	26	3130	-9,85	122	1480	-78,97	-0,47
95	26	3130	-10,09	122	1480	-78,97	-0,47
96	26	3130	-10,27	122	1480	-78,97	-0,47
97	26	3130	-10,37	122	1480	-78,97	-0,47
98	26	3130	-10,3	122	1480	-78,97	-0,47
99	26	3130	-10,16	122	1480	-78,97	-0,47

Anexo 5.

Datos de coordenadas de los puntos geográficos en donde se recolectaron las cepas. La altitud corresponde a metros sobre el nivel del mar (msnm), estimada por satélite, consultada en bibliografía; la temperatura está en grados centígrados; BIO6 corresponde a la temperatura del mes más frío; AltGPS corresponde a la altitud tomada con nuestro GPS; Coords.x1 corresponde a la Longitud , y Coords.x2 a la Latitud.