

**UNIVERSIDAD DE CHILE
FACULTAD DE MEDICINA
ESCUELA DE POSTGRADO**



**"ESTUDIOS ETOLÓGICOS Y GENÉTICOS DE PATRONES DE MOVIMIENTO
DE ADULTOS DE *D.SIMULANS* (DIPTERA: DROSOPHILIDAE) EN
DIFERENTES HUERTOS FRUTALES EN LA COMUNA DE MELIPILLA"**

FRANCISCO JAVIER MALLEA CATALÁN

TESIS PARA OPTAR AL GRADO DE MAGISTER EN GENÉTICA

Director de Tesis: Prof. Dr. Raúl Godoy- Herrera

2019

**UNIVERSIDAD DE CHILE
FACULTAD DE MEDICINA
ESCUELA DE POSTGRADO**

INFORME DE APROBACION TESIS DE MAGISTER

**Se informa a la Comisión de Grados Académicos de la Facultad de Medicina,
que la Tesis de Magister presentada por la(el) candidata(o)**

FRANCISCO JAVIER MALLEA CATALÁN

**ha sido aprobada por la Comisión Informante de Tesis como requisito para
optar al Grado de Magister en Genética en el Examen de Defensa de Tesis
rendido el día 03 de Julio del 2019**

Director(a) de Tesis

Prof. Dr. Raúl Godoy-Herrera

COMISION INFORMANTE DE TESIS

Prof. Dr. Daniel Frías

Prof. Dr. Marco Méndez

**Prof. Dra. Patricia Iturra
Presidente Comisión**

Prof. Dr. Angel Spotorno

Dedicatoria

"Conocemos a las personas indicadas en el momento indicado".

En memoria de Juan Carlos Gómez Maulen (Q.E.P.D) que nos abrió las puertas de la Sociedad Agrícola Vista Hermosa, quien fue clave en el desarrollo de esta investigación, mostrando un gran interés por aportar desde esta vereda al desarrollo de lo que tanto amaba.

Agradecimientos

A mi director de tesis Dr. Raúl Godoy Herrera, por todos sus consejos y ayuda plena en el desarrollo de esta investigación, por confiar y nunca dudar del aporte y la relevancia de esta tesis en el entendimiento de la conducta animal. A mi coordinadora Dra. Patricia Iturra, por su disponibilidad, sus consejos, paciencia y la confianza depositada. También, A la comisión evaluadora, Dr. Ángel Spotorno, Dr. Daniel Frías, Dr. Marco Méndez, por sus consejos, correcciones y apoyo en la finalización esta investigación.

Mis agradecimientos a la Sociedad Agrícola Vista Hermosa, en especial a Juan Carlos Gómez Maulen, por su completa disposición y preocupación en la realización de esta investigación.

Asimismo, especial agradecimiento a Pablo Báez, quien de forma desinteresada aportó las estrategias y herramientas estadísticas de este proyecto.

Agradecer además a mi compañera de Magíster, Alejandra Zazueta quién a pesar de estar lejos de su hogar supo brindar el apoyo en este gran desafío.

A mi pareja Sarai Carreño Ruiz, por su tiempo, su confianza y especial cariño. Sostén incondicional en todos los desafíos que he emprendido,

A José Carreño y Patricia Ruiz por el soporte y dedicación que tuvieron en este proceso. Agradecer a Ricardo Carreño por su disposición y tiempo de ayuda en la búsqueda de los frutos.

A mis padres, Víctor Mallea Santibáñez y María Angélica Catalán, hermanos, Michael Mallea y Victor Mallea, quienes apoyaron mi trabajo y creyeron en mí.

Índice

Resumen.....	1
Abstract.....	2
1 Introducción	3
2 Hipótesis.....	9
3 Objetivo general.....	9
4 Objetivo específicos.....	9
5 Materiales y métodos.....	10
5.1 Localidad huertos frutales	10
5.2 Variables medidas en los huertos frutales de naranja y peras	11
5.2.1 Temperatura ambiental.....	11
5.2.2 Temperatura interior de naranjas y peras.....	12
5.2.3 Contenido de azúcares.....	12
5.2.4 Fermentación.....	12
5.2.5 Acides/Alcalinidad.....	13
5.3 Cepas utilizadas.....	13
5.4 Patrones de movimiento.....	14
5.5 Análisis de trayectorias	15
5.6 Análisis estadístico.....	16
5.6.1 Variables medidas en huertos frutales.....	16
5.6.2 Comparaciones estadísticas de patrones de movimiento.....	17
5.7 Cruzamientos	18
5.8 Análisis genético cuantitativo	19
5.8.1 Pruebas de escala.....	21
5.8.2 Aplicación de las pruebas de escala.....	21
5.8.3 Análisis genético-cuantitativo y biométrico	22
5.8.4 Heredabilidad en sentido amplio.....	24
5.9 Resultados	26
5.9.1 Variables ecológicas.....	26
6 Cambios de dirección	30

7	Locomoción	32
7.1	Correlación locomoción versus cambios de dirección	34
8	Genética cuantitativa: Cambios de dirección	35
9	Genética cuantitativa: tamaño de los ángulos de giro	39
10	Genética cuantitativa: Locomoción	43
11	Correlación entre locomoción y cambios de dirección	47
12	Parámetros biométricos	50
13	Estudio de varianzas y determinación de heredabilidad	52
14	Discusión	54
14.1	Ecología de los huertos de naranja y de peras	54
14.2	Patrones de movimiento	55
14.3	Consideraciones Neurobiológicas	57
14.4	Análisis biométrico	58
14.5	Heredabilidad en sentido amplio	60
14.6	Consideraciones finales	60
15	Conclusiones	62
16	Bibliografía	63
17	Anexos	68

Índice de figuras

Figura 1. Focos de fermentación en naranjas y peras.....	11
Figura 2. Histograma de las distribuciones de temperatura ambiental en huertos de naranja y pera.....	26
Figura 3. Histograma de las distribuciones de temperatura interna de los frutos en naranjas y peras.....	27
Figura 4. Histograma de porcentajes de azúcares (grados Brix) en naranjas y peras fermentadas.....	28
Figura 5. Histograma de maduración de los frutos de naranja y pera.....	29
Figura 6. Histograma de las distribuciones de pH en naranjas y peras fermentadas.....	30
Figura 7. Boxplot de los cambios de dirección realizados por los fundadores de las cepas de naranja y pera.....	32
Figura 8. Boxplot de locomoción de los individuos fundadores de las cepas 1 de naranjas y peras.....	33
Figura 9. Relación entre locomoción y número de cambios de dirección realizados por los sexos al desplazarse.....	34
Figura 10. Distribuciones de los datos para número de cambios de dirección realizados por hembras.....	37
Figura 11. Distribuciones de los datos para número de cambios de dirección realizados por machos.....	38
Figura 12. Distribuciones de los datos para tamaño de los ángulos realizados por hembras.....	41
Figura 13. Distribuciones de los datos para tamaño de los ángulos realizados por machos.....	42
Figura 14. Distribuciones de los datos sobre actividad locomotora de las hembras.....	45
Figura 15. Distribuciones de los datos sobre actividad locomotora de las hembras.....	46
Figura 16. Correlación entre locomoción (eje de las X) y cambios de dirección en las hembras.....	48

Figura 17. Correlación entre locomoción (eje de las X) y cambios de dirección en las machos.....	49
Figura 18. Variación de temperatura ambiental e interior de naranja.....	68
Figura 19. Variación de temperatura ambiental e interior de pera.....	69
Figura 20. Comparación de temperatura ambiental en los huertos de naranja y pera.....	70
Figura21. Comparación de temperatura de los frutos en los huertos de naranja y pera.....	71
Figura 22. Cruzamientos de las cepas.....	72
Figura 23. Retrocruzamiento o cruzamientos retrógrados.....	73
Figura 24. Boxplot locomoción realizados por las hembras de las cepas parentales naranja y pera, de ambas F_1 recíprocas , de las también recíprocas F_2 y de cuatro cruzamientos retrógrados.....	74
Figura 25. Boxplot número de cambios de dirección, realizados por las hembras de las cepas parentales naranja y pera, de ambas F_1 recíprocas, de las también recíprocas F_2 y de cuatro cruzamientos retrógrados.....	75
Figura 26. Boxplot tamaño de los ángulos en hembras realizados por las hembras de las cepas parentales naranja y pera, de ambas F_1 recíprocas, de las también recíprocas F_2 y de cuatro cruzamientos retrógrados.....	76
Figura 27. Boxplot locomoción realizados por los machos de las cepas parentales naranja y pera, de ambas F_1 recíprocas , de las también recíprocas F_2 y de cuatro cruzamientos retrógrados.....	77
Figuras 28. Boxplot número de cambios de dirección, realizados por los machos de las cepas parentales naranja y pera, de ambas F_1 recíprocas, de las también recíprocas F_2 y de cuatro cruzamientos retrógrados.....	78
Figura 29. Boxplot tamaño de los ángulos en machos realizados por las hembras de las cepas parentales naranja y pera, de ambas F_1 recíprocas, de las también recíprocas F_2 y de cuatro cruzamientos retrógrados.....	79

Índice de tablas

Tabla 1. Promedio y error estándar de la variable número de cambios de dirección, realizados por machos y hembras de <i>D.simulans</i>	36
Tabla 2. Promedio y error estándar de la variable tamaño de los ángulos realizados por machos y hembras de <i>D.simulans</i>	40
Tabla 3. Promedio y error estándar de la variable locomoción de machos y hembras de <i>D.simulans</i>	44
Tabla 4. Estimación de los parámetros aditivo, dominancia, epistasis entre genes aditivos, epistasis entre aditivos y dominantes y epistasis entre genes dominantes.....	50
Tabla 5. Parámetros genéticos cuantitativos	52

Índice de tablas suplementarias

Tabla S1. Prueba de normalidad Shapiro wilk para las variables ecológicas.....	80
Tabla S2. Valores de porcentaje de azúcares, maduración, pH y temperaturas de naranjas y peras.....	81
Tabla S3. Diferencias estadísticas entre las variables distancia recorrida y cambios de dirección en las cepas 1 y 2.....	82
Tabla S4. Prueba no paramétrica U de Mann-Whitney en las variables distancia recorrida y cambios de dirección entre cepas 1 y 2 de naranjas y peras.....	83
Tabla S5. Diferencias estadísticas entre variables distancia recorrida y cambios de dirección entre cepas 1 y 2 de naranjas y peras.....	84
Tabla S6. Diferencias estadísticas entre variables distancia recorrida y cambios de dirección entre cepas 1 y 2 de naranjas y peras.....	85
Tabla S7. Prueba no paramétrica U de Mann-Whitney en las variables ecológicas medidas en los huertos de naranja y pera.....	86

Resumen

En la presente tesis, investigué los patrones de movimiento de adultos de *Drosophila simulans*, capturados en un huerto de naranjas (*Citrus sinensis*, variedad Lane Late) y en otro de peras (*Pyrus communis*, variedad Abate Fetel), buscando indagar las distintas diferencias genotípicas en la forma en cómo caminan de un lugar a otro, y su relación con la ecología de los respectivos sitios de crianza. Asimismo, se buscó revisar condiciones, como los patrones de fermentación de los frutos, y su influencia en la movilidad de los adultos de *D. simulans*. En tal sentido, lo que se pudo constatar, es que los huertos de naranja y peras, difieren en temperatura ambiental, temperatura y fermentación de la fruta; y en acidez/alcalinidad; contienen similar cantidad de azúcares. Así como también, que los adultos asentados en cada huerto difieren en sus patrones de movimiento: locomoción, número de cambios de dirección y amplitud de giros, pero más las hembras que los machos.

A través de cruzamientos Mendelianos, además, detecté interacciones epistáticas entre genes aditivos, aditivos y dominantes y entre dominantes. La heredabilidad en sentido amplio en las hembras fue de alrededor de 0.24 y en los machos, 0.18 (locomoción, número de giros y amplitud de giros), sugiriendo una historia evolutiva diferente para cada sexo. La organización del genotipo controlador de los patrones de movimiento de los adultos de *D. simulans* tiene una arquitectura compatible con la de los rasgos que aportan a la adecuación biológica.

Abstract

In the present thesis, I investigated the movement patterns of adults of *Drosophila simulans*, captured in an orange orchard (*Citrus sinensis*, variety Lane Late) and in another one of pears (*Pyrus communis*, variety Abate Fetel), seeking to investigate the different genotypic differences in the way they walk from one place to another, and their relationship to the ecology of the respective breeding sites. Likewise, we sought to review conditions, such as the fermentation patterns of the fruits, and their influence on the mobility of adults of *D. simulans*. In this sense, what could be verified, is that the orchards of orange and pears, differ in environmental temperature, temperature and fermentation of the fruit; and in acidity / alkalinity; They contain a similar amount of sugars. As well as that the adults settled in each garden differ in their patterns of movement: locomotion, number of changes in direction and breadth of turns, but more females than males. Through Mendelian crosses, I also detected epistatic interactions between additive, dominant and additive genes and between dominant ones. Heritability in the broad sense in females was around 0.24 and in males, 0.18 (locomotion, number of turns and breadth of turns), suggesting a different evolutionary history for each sex. The organization of the genotype controlling the movement patterns of the adults of *D. simulans* has an architecture compatible with that of the traits that contribute to the biological adaptation.

1 Introducción

Explorar ambientes es una actividad principal de los animales (Bell, 1991). Utilizando el sistema locomotor y sus receptores sensoriales, los animales van de un lugar a otro cotejando alternativas para encontrar, por ejemplo, pareja, fuentes de alimento, lugares de reposo y/o sitios de postura (Mayr, 1963). Estas actividades adquieren particular importancia en ambientes fraccionados y cambiantes; estos hábitats difieren en atributos físicos, químicos y biológicos que se van modificando en el tiempo (Levins y McArthur, 1967). Consecuentemente, en ambientes insulares es vital explorar con atención y rapidez el entorno porque el número, la distribución espacial y propiedades físicas y químicas de recursos ecológicos, como fuentes de alimento y/o de sitios de postura, cambian momento a momento o pueden desaparecer. Estas circunstancias exigen a los animales (i) aptitudes para desplazarse y (ii) capacidades sensoriales para identificar, comparar y distinguirlas diferentes opciones que ofrece el hábitat, a fin de tomar decisiones con consecuencias para la adecuación biológica. Entonces, investigaciones centradas en el inter juego entre heterogeneidad ambiental y movilidad son cruciales para comprender el aporte de la conducta animal no sexual a la: (i) adaptación a ambientes cambiantes y variables y (ii) permanencia en hábitats particulares (Del Pino y col., 2014).

En este contexto, los modos de moverse y las capacidades perceptivas de los individuos deberían estar bajo presiones de selección natural. Es decir, los adultos de poblaciones asentadas en diferentes ambientes, cada uno heterogéneo y cambiante, deberían diferir en cómo se mueven y exploran el entorno. Estas

diferencias deberían ser principalmente genotípicas. De esta manera se garantizaría que, en cada población, los descendientes heredaran patrones de movimiento y capacidades sensoriales similares a las paternas, habilitándolos para identificar recursos ecológicos en sus respectivos hábitats.

Un ejemplo de ambientes fraccionados y cambiantes son las frutas fermentadas caídas al suelo, utilizadas como sitios de crianza por un número de especies de *Drosophila* (Markow, 2005, 2015, Soto-Yéber y col., 2018). A causa de la desecación, este tipo de frutas tienen una duración limitada, imponiendo presiones selectivas a las especies que viven y se reproducen en estos hábitats (Powell, 1997). Adicionalmente, bacterias y hongos microscópicos causantes de la fermentación, también influyen en la duración de los sitios de crianza, ya que el proceso tiende a licuar la fruta favoreciendo la pérdida de agua (revisión en Del Pino y col. (2015) y Soto-Yéber y col. (2018)). Por otro lado, estos microorganismos son consumidos por larvas y adultos de *Drosophila*, constituyendo la fuente principal de proteínas (Lihareau y col., 2016). Entonces, la cambiante y variable ecología de los sitios de crianza de especies de *Drosophila* es un buen modelo para investigar la etología de la movilidad y capacidades perceptivas de adultos y larvas. Los comportamientos animales complejos se construyen a partir de relaciones dinámicas entre entradas sensoriales, actividad neuronal y salidas motoras en patrones con valor estratégico (Klein y col. 2014).

En este mismo sentido, Carson (1971) y Shorrock y Rosewell (1987) han enfatizado la importancia de estudiar la ecología de los sitios de crianza para comprender la evolución de las especies del género *Drosophila*. En acuerdo con

esas propuestas, Beltramí y col., (2010) observaron que la tasa de aparición y desaparición de unidades frutales fermentadas es relativa al tipo de fruta y a las características del terreno donde crecen los árboles frutales. Por ejemplo, algunos de estos huertos se ubican en suelos con pendiente, lo que implica recibir una mayor luz solar acelerando la desecación de los frutos, por comparación con huertos del mismo tipo de frutos asentados en terrenos más planos. Por otro lado, la acumulación en los frutos fermentados de sustancias tóxicas como los ácidos málico, cítrico, oxálico y acético, introduce variabilidad dentro y entre huertos frutales (Budnik y Brncic, 1985; Del Pino y col., 2014).

En virtud de la cambiante y variable ecología de los huertos frutales del Valle Central de Chile, es esperable que en cada huerto actúen una diversidad de presiones selectivas sobre los acervos de genes de poblaciones naturales de especies de *Drosophila*, llevando a originar una diversidad de fenotipos apropiados para colonizar frutos en diversos estados de fermentación. Esta idea está de acuerdo con Mackay(2014) y Mackay y col. (2012) quienes han comunicado que en poblaciones naturales de *D. melanogaster* y de *D. simulans* hay variabilidad genética cercana al 40 % para loci relacionados con conductas de adultos. En el hecho, imagos de *D. simulans* y *D. melanogaster* que habitan huertos de uvas (*Vitisvinifera*) y de tuna (*Opuntia ficus-indica*) muestran substanciales diferencias en movilidad (Soto-Yébery col., 2018). Tomados en conjunto, estos antecedentes sugieren que los adultos de *Drosophila* que viven en diferentes huertos frutales, deberían exhibir patrones de movimiento

característicos cuando, en cada huerto, buscan fuentes de alimento y sitios de postura.

En vista de la importancia de la conducta no sexual de los adultos de *Drosophila* en ambientes cambiantes, es sorprendente que no se hayan estudiado sus patrones de movimiento por observación y experimento. Este problema, se ha investigado principalmente en larvas (Godoy-Herrera, 1994). Hacen excepción los aportes de Bell y col, sobre la etología y neurobiología de patrones de movimiento de especies de *Drosophila* realizados en condiciones de laboratorio (resumidos en Bell, 1991). Las omisiones aludidas arriba, necesariamente debilitan cualquier comprensión del papel de la conducta no sexual en la ecología y evolución del género *Drosophila*. Los adultos de estos dípteros están dotados de una diversidad de receptores y estructuras cerebrales que procesan estímulos muy diferentes (Takeshi, Hitochi y Vosshall, 2010), sugiriendo una intrínseca capacidad de los imagos para moverse en un amplio rango de situaciones ambientales.

En el Valle Central de Chile (33°S – 36°S), los huertos frutales contienen frutos fermentados en diferentes grados de descomposición (Brncic, 1970, 1992), sugiriendo que hay disponibles una diversidad de sitios de crianza para especies de *Drosophila*. La inspección de esos frutos revela que las colonias de bacterias y hongos se encuentran distribuidas aquí y allá o se aglomeran en un solo sitio, dependiendo del tipo de fruto (Batista y col., 2017). Como una consecuencia, diferentes clases de frutas muestran patrones de fermentación característicos (Figura 1). En sintonía con las diferencias de fermentación de diferentes frutos, he observado notables diferencias en movilidad entre adultos de *D. simulans* que

recorrían la superficie de peras y naranjas fermentadas. A la misma hora del día en las naranjas (*Citrus sinensis*) fermentadas, la actividad de los adultos parecía ser menor que en peras (*Pyrus communis*) corrompidas.

Poblaciones de *D. simulans* asentadas en huertos de peras, podrían explorar los frutos de diferente manera a como lo hacen sus congéneres de los huertos de naranjas. Estas diferencias podrían estar en relación con el número de sitios de inicio del proceso de fermentación, característico de cada tipo de fruta y con diferencias genotípicas entre los imagos de las poblaciones de *D. simulans* asentadas en cada huerto. En el caso de las naranjas, los microorganismos responsables de la fermentación forman un cluster central, mientras la fermentación de las peras se caracteriza por la aparición en la superficie de entre tres y cuatro sitios de descomposición (Figura 1). Estos tipos contrastantes de patrones de fermentación podrían determinar diferentes maneras de explorar cada tipo de frutos. Como un resultado, los adultos de cada población podrían exhibir diferencias genotípicas respecto a la manera de ir de un lugar a otro.

En esta Tesis resumo investigaciones ecológicas realizadas en dos sitios de crianza de *D. simulans*: naranjas y peras fermentadas. La información ecológica obtenida en la naturaleza la relacioné con los patrones de movimiento de los adultos arriba aludidos, lo que me permitió comprender mejor las diferencias conductuales entre las poblaciones de cada huerto frutal. En el laboratorio, en un ambiente de “jardín común”, se examinaron los patrones de movimiento de adultos de ambos sexos. Estos estudios demostraron que los imagos de cada cepa difieren sustantivamente en la manera de moverse. Las diferencias son en medida

importante de origen genético. A través de cruzamientos como los realizados por Gregorio Mendel (ver Materiales y Métodos) demostré que la forma de moverse de los adultos de *D. simulans* es controlada por genes epistáticos y dominantes; la actividad de genes aditivos es modesta. Esta arquitectura genotípica es característica de los rasgos que aportan a la adecuación biológica (Falconer y MacKay, 1996).

Adicionalmente, los datos obtenidos, aportan a comprender la etología de: (i) las rutinas de los adultos de *D. simulans* en la naturaleza, (ii) la conducta no sexual de *Drosophila* (iii) la movilidad adulta, sus características genotípicas y su relación con la adecuación biológica (Bell, 1991).

En las especies del género *Drosophila* el estudio de conductas que no juegan ningún rol en bloquear el flujo de genes entre poblaciones y entre especies, pero que son importantes para la adecuación biológica no han recibido la atención que merecen (ver Alvarez y col., 2017 y a Soto-Yéber y col., 2018, para una discusión). Los patrones de movimiento estudiados en esta Tesis se relacionan con alimentación y nutrición y subsecuentemente con componentes de la adecuación como fecundidad (Ashburner y col., 2005). Entonces, el presente estudio integra información ecológica, genética, evolutiva y etológica, sobre los imagos de *D. simulans* en la naturaleza.

2 Hipótesis

Los adultos de ambos sexos de poblaciones naturales de *D. simulans* asentadas cada población, respectivamente en huertos frutales de naranjas y de peras, exhiben diferencias genóticas en la forma como caminan de un lugar a otro. Estas diferencias de comportamiento están en relación con la ecología de los respectivos sitios de crianza.

3 Objetivo general

Estudiar la genética y etología de patrones de movimiento de los adultos de *D. simulans* asentados en huertos de peras y naranjas.

4 Objetivos específicos

1.- Integrar la forma de caminar de los adultos con la ecología de los sitios naturales de crianza de *D. simulans*.

2.- Conocer y comprender la etología de los patrones de movimiento de adultos de ambos sexos de poblaciones naturales de *D. simulans*.

3.- Investigar las bases hereditarias de la forma de caminar de los adultos de dos poblaciones naturales *D. simulans*.

4.- Aportar al conocimiento de la conducta de los adultos de *D. simulans* en la naturaleza.

5 Materiales y métodos

5.1 Localidad huertos frutales

El estudio de campo se realizó en Melipilla, Valle Central de Chile (33° 41' 20" S). Se seleccionó un huerto de naranjas (*Citrus sinensis*, variedad Lane Late) y uno de peras (*Pyrus communis*, variedad Abate Fetel). La Figura 1 muestra estas frutas con focos de fermentación: uno en naranjas y cuatro en peras.

Los huertos estaban separados por 9.2 km. El estudio fue realizado entre mayo y la primera quincena de julio de 2018, es decir en otoño hasta la mitad del invierno. Cada huerto frutal abarcaba una superficie aproximada de 2 hectáreas, 20.000 m² cada uno. La información ecológica fue recopilada entre las 14.30 y las 19.30 h. Los datos colectados se refieren a los parámetros siguientes: (i) temperatura ambiental, (ii) temperatura de los frutos fermentados, (iii) contenido de azúcares de las variedades de naranjas y peras examinadas, tanto fermentadas como no fermentadas, (iv) grado de fermentación de los frutos seleccionados y (v) acidez/alcalinidad de las variedades frutales examinadas. Se registraron estas variables, porque parecían ser las que podrían proporcionar la información necesaria para establecer y comparar cuantitativamente la naturaleza variable y heterogénea de los sitios de cría de *D. simulans*. Los registros se realizaron cada media hora en el período de tiempo señalado arriba. En cada huerto de naranjas y peras, establecí N = 4 estaciones para realizar los registros de las variables indicadas arriba. Con este fin se dividió la superficie del huerto en parcelas de aproximadamente 2500 m². Para estos efectos se caminaba 50 grandes pasos, cada paso de un metro aproximadamente, en dirección Sur - Norte y luego, en

ángulo recto respecto a la caminata anterior, otros 50 pasos de igual magnitud en dirección Este - Oeste.



Figura 1. Focos de fermentación en naranjas y peras. En las naranjas, izquierda, hay un foco de fermentación. En las peras, derecha, la fermentación se inicia en al menos tres lugares, cuatro en la foto.

5.2 Variables medidas en los huertos frutales de naranja y peras

5.2.1 Temperatura ambiental

La temperatura ambiental fue registrada en el punto medio de cada parcela arriba aludida, N = 11 mediciones por parcela. El total de registros de mediciones de temperaturas ambientales por huerto fue 11 x 4 parcelas = 44 mediciones. En cada parcela, se marcó el lugar donde había realizado la primera medición. Las 10 mediciones siguientes fueron realizadas en este mismo sitio. Se utilizó un termómetro electrónico Lollipop modelo Deltrak 11050, graduado en grados Celsius para realizar los registros. De acuerdo con el manual del aparato, la acuciosidad del aparato es de 99.99 %.

5.2.2 Temperatura interior de naranjas y peras

También se registró la temperatura interior de naranjas y peras fermentadas, N = 50 mediciones a otras tantas unidades de peras y naranjas fermentadas. Las mediciones se realizaron cada media hora entre las 14.30 y las 19.30 h, en paralelo con los registros de las temperaturas ambientales (ver más arriba). Para seleccionar los frutos se utilizó una Tabla de Números al Azar (Zar, 1999). Se usó el mismo termómetro descrito en (5.2.1).

5.2.3 Contenido de azúcares

Se estimó el porcentaje de azúcares de naranjas y peras maduras no fermentadas colgando de los árboles, N = 50 mediciones (ver 5.2.2). Para realizar las mediciones se utilizó un instrumento llamado Refractómetro Yieri modelo ATC, utilizado en fruticultura. El instrumento mide la proporción de azúcares expresando la medición en porcentajes llamados grados Brix. De acuerdo con lo descrito en las instrucciones proporcionadas por el fabricante de este instrumento, un grado Brix corresponde a 1 % de azúcares.

5.2.4 Fermentación

Se estimó el grado de fermentación de naranjas y peras caídas al suelo, N = 50 frutos fermentados. También se fotografió las unidades colectadas para ayudar a inspeccionarlas y cotejarlas y así estar seguros que las unidades de naranjas y peras colectadas diferían en sus patrones de fermentación. El grado de fermentación de cada fruto fue estimado con un instrumento llamado Penetrómetro marca Amtast Handheld modelo GY-3. Este aparato mide la facilidad para

penetrar un fruto lo que es un indicador de madurez; en este estudio indico el grado de fermentación de cada unidad frutal. Es decir, mientras más fácil penetra el instrumento, el fruto está más fermentado. La variable se expresa en Kg/cm². El procedimiento ayudó a conocer aspectos de la dinámica física del proceso de fermentación de naranjas y peras. Los frutos medidos están descritos en (5.2.2); las mediciones fueron realizadas al inicio del estudio indicado en (5.2.2).

5.2.5 Acides/Alcalinidad

Para conocer algunos cambios químicos que acompañan la fermentación de naranjas y peras, se estimó el pH de: (i) frutos no fermentados colgando de los árboles, N = 50 mediciones; y (ii) frutos en diferente estado de fermentación caídos al suelo, N = 50 mediciones. Los frutos a los que se le registró el pH se seleccionaron al azar, ver más arriba (5.2.2). Cada fruto a los que se estimó el pH por primera vez, se marcó convenientemente. Entonces las mediciones sucesivas que siguieron a continuación entre las 14.30 y las 19.30 h, se realizaron a los mismos frutos seleccionados la primera vez. El procedimiento permitió conocer aspectos de la dinámica química del proceso de fermentación de cada tipo de fruto. Para realizar los registros se utilizaron cintas de pH. El cambio de color de la cinta de pH al tomar contacto con la pulpa de los frutos se coteja con una escala en colores inscrita en la caja que contiene las cintas de pH. A su vez, la escala en colores se correlaciona con una escala de pH impresa en la misma caja.

5.3 Cepas utilizadas

Para formar las cepas utilizadas en el análisis genético que se realizó (ver más adelante), en cada huerto frutal se seleccionó al azar $N = 5$ unidades de, respectivamente, naranjas y peras. Cada fruta fue depositada en su respectivo frasco y se transportaron al laboratorio tapados, cada frasco, con doble gasa para medir que ingresaran otros insectos. La gasa también permite el intercambio de gases entre el ambiente del frasco y el exterior. Los adultos nacidos se clasificaron taxonómicamente utilizando las claves de Brncic (1987). Los imagos de *D. simulans* se sexaron y contaron. De esta especie se escogieron al azar 10 individuos de cada sexo por cada tipo de fruta. Este es un número de individuos suficientes para retener la mayor parte de la variabilidad genética presente en poblaciones naturales de *Drosophila* (Ashburner y col., 2005). Los individuos de cada sexo, es decir $N = 20$ adultos por tipo de fruto, formaron las cepas naranja y pera.

Una vez formadas las cepas, cuando tenían 2 - 3 generaciones en el laboratorio, se observó la movilidad adulta comparándola con los adultos de otras cepas de la misma especie también mantenidas en el laboratorio. Se pudo constatar que machos y hembras de cada cepa eran ágiles y vigorosos tal como los adultos observados en los huertos de frutos, sugiriendo que las condiciones de crianza no habían afectado la expresión de los patrones de movimiento. A continuación, se procedió a registrar la forma de moverse de los sexos de cada población.

5.4 Patrones de movimiento

Se registraron los patrones de movimiento de $N = 50$ individuos por sexo y cepa. Se utilizó cápsulas Petri de vidrio de 10 cm de diámetro. En un costado de cada

cápsula Petri se realizó un orificio de 0.5 cm. Por este agujero se introdujo un individuo a la cápsula. Luego de depositado el espécimen, el orificio fue clausurado con una mota de algodón para evitar que la mosca escapara. Una vez que cada imago se había recuperado del trauma de traslado a la cápsula Petri, evidenciado por ausencia de saltos e intentos de vuelo y por una disminución de la movilidad, se procedió a dibujar la manera de trasladarse de cada individuo probado, durante un período de 1.5 min. Se usó una cámara lúcida acoplada a un microscopio estereoscópico Wild M5.

Cada cápsula Petri se usó una sola vez para cada individuo probado. Es decir, los especímenes de las correspondientes muestras se introdujeron siempre a una cápsula Petri virgen. Una vez utilizadas, todas las cápsulas Petri se lavaron e esterilizaron para posterior uso.

Se registraron dos conductas que formaban parte del caminar de los adultos de *Drosophila*: (i) locomoción y (ii) cambios de dirección (Bell, 1991). La locomoción fue expresada como distancia recorrida (cm) en 1.5 min. Los cambios de dirección fueron estimados a través de dos parámetros: (i) número de cambios de dirección y (ii) tamaño de los ángulos realizados al cambiar de dirección.

5.5 Análisis de trayectorias

Los patrones de movimiento de los especímenes de las cepas probadas rara vez eran rectilíneos. Para estimar la locomoción se midió el largo del trayecto realizado por cada adulto en 1.5 min. Se utilizó un hilo de coser. Un extremo del hilo se fijó convenientemente al inicio del dibujo y cuidadosamente se fue siguiendo con el

hilo el trayecto realizado por cada adulto probado. Una vez completado, se desplegó el hilo y con una reglilla de 40 cm dividida en cm y mm, se midió el largo total del hilo. Esta distancia fue una estimación de locomoción, es decir, distancia recorrida en 1.5 min (ver más arriba). En cada dibujo de la trayectoria de cada individuo de cada sexo, se contó y anotó cuidadosamente el número de cambios de dirección. Con un Transportador, este es un instrumento que mide ángulos en grados y que viene en dos presentaciones básicas: Transportador con forma semicircular graduado en 180° y circular 360°. Se midió el tamaño de los ángulos realizados por cada individuo probado al cambiar de dirección, anotando las mediciones cuidadosamente. El número y tamaño de los ángulos y la distancia recorrida permitieron comparar el desplazamiento de los adultos de las cepas naranja y pera.

5.6 Análisis estadístico

5.6.1 Variables medidas en huertos frutales

Las distribuciones de los datos de las diferentes variables indicadas más arriba: temperatura ambiental, temperatura de los frutos, acidez/alcalinidad, porcentaje de azúcares y fermentación de los frutos, se analizaron estadísticamente para averiguar si cumplían con los supuestos de normalidad en que se sustentan pruebas paramétricas (Sokal y Rohlf, 1981). Este estudio era necesario para la selección posterior de las pruebas estadísticas más adecuadas y así aumentar la confiabilidad de la investigación (Zar, 1991). Con los datos de cada una de las variables medidas se construyeron los histogramas correspondientes (Figuras 2 -

6) y se aplicó la prueba de Shapiro - Wilk recomendada por Sokal y Rohlf, *op.cit.* Los resultados mostraron que los datos referentes a temperatura de cada huerto, temperatura de cada tipo de fruta, fermentación y acidez/alcalinidad de los frutos no se distribuían normalmente (Tabla S1). En contraste, los porcentajes de azúcares por fruto se distribuyeron normalmente, tanto en naranjas como peras (Tabla S1). En vista de estos resultados se continuó el análisis estadístico utilizando la prueba no paramétrica U-Mann-Witney (Sokal y Rohlf, 1981) para todas las variables medidas.

Para conocer la distribución de los datos correspondientes a cada variable medida, se construyeron gráficos de barba y bigotes. Estos gráficos proporcionan información respecto a simetría y dispersión de los datos. Por ejemplo, indican los tres cuartiles, los valores mínimos y máximos de los datos y destacan los valores extremos más allá de los mínimos y máximos cuando existen valores extremos. Adicionalmente, destacan la mediana lo que ayuda a conocer la simetría de la distribución de los datos (Sokal y Rolhf, 1981).

Para realizar el análisis estadístico se utilizó el programa R, versión 2017. Este programa contiene un conjunto de pruebas estadísticas paramétricas y no paramétricas y tiene la ventaja de producir los histogramas y diagramas de barba y bigote arriba aludidos (ver Resultados).

5.6.2 Comparaciones estadísticas de patrones de movimiento

Se examinaron los dibujos de las trayectorias realizadas por los sexos de cada cepa buscando las trayectorias rectilíneas y separándolas de las que mostraban

cambios de dirección. Se calculó para cada cepa el porcentaje de trayectorias rectilíneas. Estos porcentajes podrían diferir entre sexos y/o entre las poblaciones examinadas.

Los patrones de movimiento que mostraban cambios de dirección fueron clasificados según el número de cambios de dirección y calculados los porcentajes correspondientes. A continuación, se comparó estadísticamente las variables medidas en cada sexo dentro de una cepa, naranja y pera, y entre los sexos de las dos cepas. Este análisis estadístico demostró que los sexos dentro las cepas pera y naranja diferían sustantivamente en la manera de moverse (ver Resultados). El estudio de los patrones de movimiento continuó examinando cada sexo por separado (ver Resultados).

5.7 Cruzamientos

Con el propósito de estudiar la genética de la conducta descrita en (5), se cruzaron recíprocamente machos y hembras vírgenes de las cepas formadas con individuos emergidos, respectivamente, de naranjas y de peras (Figura 1). Es así como se obtuvo dos F_1 . Machos y hembras de cada F_1 se cruzaron entre sí obteniendo dos F_2 . No se realizó ningún otro cruzamiento posible con las F_1 , como por ejemplo hembras de una de las F_1 con machos de la otra F_1 . También se efectuaron dos cruzamientos retrógrados recíprocos, Es decir, 4 de los 8 posibles con cada una de las cepas parentales: machos y hembras de una de las F_1 con el sexo opuesto de la cepa parental cuya madre era de la cepa naranja y machos y hembras de la otra F_1 cuya madre era de la cepa pera (ver Resultados). Se eligieron estos

cruzamientos para disminuir las posibilidades que las diferencias en patrones de movimiento, pudieran explicarse por diferencias citoplasmáticas.

En resumen, se recopilaron y analizaron los datos proporcionados por cuatro de los ocho posibles cruzamientos retrógrados, lo que permitió reunir un conjunto de 10 grupos de genotipos: (i) parental naranja, (ii) parental pera, (iii) F_1 obtenida al cruzar hembras de la cepa naranja con machos de la cepa pera, (iv) F_1 derivada del cruzamiento hembras de la cepa pera con machos de la cepa naranja, (v) F_2 obtenida al cruzar hembras y machos de una de las F_1 , (vi) F_2 formada al cruzar hembras y machos de la otra F_1 , (vii) hembras de una de las F_1 con machos de una de las cepas parentales, (viii) machos de la misma F_1 indicada en (vii) con hembras parentales de la misma cepa, (ix) hembras de la otra F_1 con machos de la otra cepa parental y (x) machos de la F_1 indicada en (ix) con las hembras parentales correspondientes (ver Figura 14-15). Este es un número adecuado de conjuntos de genotipos para realizar un análisis genético cuantitativo de los patrones de movimiento de los adultos de *D. simulans* (Mather y Jinks, 1972).

5.8 Análisis genético cuantitativo

Los datos de los cruzamientos indicados en (7) se analizaron siguiendo el procedimiento de Mather y Jinks (1971). El modelo se basa en suponer que el rasgo en estudio está controlado por genes aditivos y dominantes. Entonces, para la válida aplicación del modelo es necesario demostrar que en la expresión del rasgo participan genes aditivos y dominantes (Mather y Jinks, 1971).

El examen de los datos de las cepas pera y naranja mostró que la variación fenotípica podía analizarse según las reglas de la genética cuantitativa. La locomoción, medida como distancia recorrida en 1.5 min, variaba de manera continua; la variación merística para número de ángulos también contenía un amplio número de fenotipos y la variación para tamaño de los ángulos de giro era cuantitativa.

Sin embargo, los cruzamientos entre las cepas mostraron una disminución de varianzas fenotípicas cuando lo que se esperaba era un aumento de ellas (ver Mather y Jinks (1971)); otros cruzamientos recíprocos entre parentales mostraron resultados opuestos, es decir aumentó la variabilidad fenotípica (ver Resultados). Estos hallazgos sugerían variación multiplicativa no aditiva como era lo esperable de acuerdo con la teoría de la Genética Cuantitativa.

Para verificar estadísticamente si estos efectos eran reales o producto de error experimental causados por el procedimiento seguido para coleccionar los datos, se aplicaron las pruebas de escala sugeridas por Mather y Jinks (1971; ver más abajo). Los resultados de estas pruebas demostraron que la variación aditiva era marginal, sugiriendo que interacciones epistáticas y dominantes eran responsables de la variación fenotípica en las generaciones F_1 , F_2 y cruzamientos retrógrados. Se ahondó en el estudio estadístico de los datos, obteniendo el log de cada uno de ellos y aplicando nuevamente las ecuaciones de Mather y Jinks (1971). La escala log convierte efectos multiplicativos en aditivos (Sokal y Rohlf, 1981). Sin embargo, el nuevo análisis confirmó ausencia de efectos aditivos estadísticamente significativos (ver Resultados). Se continuó el análisis genético

cuantitativo, asumiendo que la variación multiplicativa observada en los datos de locomoción y de número y tamaño de ángulos era un efecto real, no atribuible a error experimental.

5.8.1 Pruebas de escala

Las ecuaciones de las pruebas de escala recomendadas por Mather y Jinks (1971) para demostrar los supuestos en que se basa su modelo, es decir control genético aditivo y dominante, son las siguientes:

$O = A = 2 R_{C_{1-2}} - P_1 - F_1 R_{C_{1-2}}$ = promedio fenotípico de la progenie obtenida al retrocruzar la F_1 con el parental 1 (pera)

$O = B = 2 R_{C_{2-1}} - P_2 - F_1$ **$R_{C_{2-1}}$ = idem con el parental 2 (naranja)**

$O = C = 4F_2 - 2F_1 - P_1 - P_2$ **P_1 = promedio cepa 1 (parental pera)**

P_2 = promedio cepa 2 (parental naranja)

Las varianzas de las variables **A**, **B** y **C** son las siguientes:

$$V_A = 4V_{R_{C_{1-2}}} + V_{P_1} + V_{F_1}$$

$$V_B = 4V_{R_{C_{2-1}}} + V_{P_2} + V_{F_1}$$

$$V_C = 16 V_{F_2} + 4V_{F_1} + V_{P_1} + V_{P_2}$$

5.8.2 Aplicación de las pruebas de escala

Las fórmulas de promedios y varianzas indicadas en (5.8.1) fueron aplicadas para estimar la significancia estadística del ajuste del modelo aditivo-dominante de

Mather y Jinks (1971) a los datos obtenidos. La prueba estadística sugerida por los autores mencionados es la prueba “t” de Student. Es decir, si los datos se ajustan en un 100 % al modelo aditivo-dominante de Mather y Jinks, el valor de “t” es (0.0). Esto ocurre cuando en el numerador el valor esperado y el observado son iguales, significando un ajuste perfecto del modelo a los datos. Entonces, la ausencia de significancia estadística es indicador de una determinación genética del rasgo (conducta locomotora, número de giros y tamaño de los giros) basada en genes aditivos y dominantes. Entonces:

$t_{gl} = 0.0 - A / V_A$ (prueba “t” para calcular la significancia estadística de la diferencia entre el valor de A observado y el valor esperado 0.0).

$t_{gl} = 0.0 - B / V_B$ (prueba “t” para calcular la significancia estadística de la diferencia entre el valor observado de B y el valor esperado 0.0).

$t_{gl} = 0.0 - C / V_C$ (prueba “t” para calcular la significancia estadística de la diferencia entre el valor observado de C y el valor esperado 0.0).

gl = grados de libertad. Para la prueba A y para la prueba B, gl = 214; para la prueba C, gl = 232 (ver más arriba el tamaño de las muestras para cada tratamiento).

5.8.3 Análisis genético-cuantitativo y biométrico

Como la prueba “t” de Student demostró que los datos obtenidos no se ajustaban a un modelo aditivo-dominante, continué el análisis estimando que la epistásis era un efecto real. Para estimar los parámetros genéticos de aditividad, dominancia y epistásis, se aplicaron las ecuaciones recomendadas por Mather y Jinks (1971).

Una discusión sobre las fortalezas y debilidades de estas ecuaciones se puede encontrar en Kearsey y Pooni (1996); también en Álvarez (2014) y en Álvarez y col. (2017).

$$[m] = \frac{1}{2} P_1 + \frac{1}{2} P_2 + 4F_2 - 2R_{c1-2} - 2R_{c2-1}$$

$$[a] = \frac{1}{2} P_1 - \frac{1}{2} P_2$$

$$[d] = 6R_{c1-2} + 6R_{c2-1} - F_1 - 8F_2 - \frac{1}{2} P_1 - \frac{1}{2} P_2$$

$$[aa] = 2R_{1-2} + 2R_{2-1} - 4F_2$$

$$[ad] = 2R_{1-2} - 2R_{2-1} - P_1 + P_2$$

$$[dd] = P_1 + P_2 + 2F_1 + F_2 - 4R_{1-2} - 4R_{2-1}$$

Donde:

[m] = variación fenotípica causada por la segregación de genes comunes a todas las generaciones: parental, F1, F2 y cruzamientos retrógrados

[a] = variación fenotípica causada por la segregación de genes aditivos

[d] = variación fenotípica causada por la segregación de genes alelos dominantes y recesivos.

[aa] = variación fenotípica causada por interacciones epistáticas entre genes aditivos.

[ad] =variación fenotípica causada por interacciones epistáticas entre loci cuyos genes actúan aditivamente y genes alelos de loci con interacciones alélicas dominante-recesivo.

[dd] =variación fenotípica causada por interacciones epistáticas entre genes de loci con interacciones alélicas dominante-recesivo.

La significancia estadística de los parámetros individualizados arriba se estimó, aplicando nuevamente una prueba “t” de Student. Las varianzas necesarias para obtener el denominador de tal prueba se estiman por las ecuaciones siguientes (ver a Mather y Jinks, 1971):

$$V_{[m]} = \frac{1}{4} V_{P1} + \frac{1}{4} V_{P2} + 16 V_{F2} + 4V_{R1-2} + 4 V_{R2-1}$$

$$V_{[a]} = \frac{1}{4} V_{P1} + \frac{1}{4} V_{P2}$$

$$V_{[d]} = 36 V_{R1-2} + 36 V_{R2-1} + V_{F1} + 64V_{F2} + 2.25 V_{P1} + 2.25 V_{P2}$$

$$V_{[aa]} = 4V_{R1-2} + 4V_{R2-1} + 16 V_{F2}$$

$$V_{[ad]} = 4V_{R1-2} + 4V_{R2-1} + V_{P1} + V_{P2}$$

$$V_{[dd]} = V_{P1} + V_{P2} + 4V_{F1} + 16 V_{F2} + V_{R1-2} + V_{R2-1}$$

Los grados de libertad para la prueba “t” son: **[m]_{gl} = 185; [a]_{gl} = 98; [d]_{gl} = 234; [aa]_{gl} = 147; [ad]_{gl} = 136; [dd]_{gl} = 234.**

5.8.4 Heredabilidad en sentido amplio

Para determinar la heredabilidad en sentido amplio se utilizó como estimador de la varianza ambiental, el promedio de las varianzas de las generaciones donde no

hay segregación de alelos (Mather y Jinks, 1971). Las generaciones no segregantes son los parentales y la F_1 . Esta situación se cumple cuando se usan como parentales líneas isomaternas, es decir individuos que descienden de una misma madre. En el presente estudio esto no se cumple, ya que se usó como parentales, cepas fundadas por alrededor de 20 adultos de ambos sexos. Este obstáculo fue resuelto, utilizando como un estimador de varianza ambiental el promedio de las varianzas de las dos F_1 (Falconer y MacKay, 1996). Entonces la Heredabilidad en sentido amplio la calculé de acuerdo con la fórmula siguiente:

H^2 = heredabilidad en sentido amplio = V_g/V_f , donde V_g = varianza genética y V_f = varianza fenotípica.

$$V_g = V_f - V_a$$

V_a = varianza ambiental

$$V_a = V_{1-2} + V_{2-1}/2$$

Como estimador de la varianza genética V_g , se utilizó también el promedio de las varianzas de los componentes **[a]**, **[d]**, **[aa]**, **[ad]** y **[dd]** (ver arriba 8.3). Ambos procedimientos proporcionaron guarismos comparables (ver Resultados).

5.9 Resultados

5.9.1 Variables ecológicas

5.9.1.1 Temperatura ambiental en huertos de peras y naranjas

La Figura 2 muestra las distribuciones de temperaturas ambientales en huertos de naranjas y de peras. El rango de distribución de temperaturas en el huerto de naranjas es mayor que en el de peras (Prueba de U-Mann-Whitney = 1014, $P = 0.00004$, ver también Tabla S7).

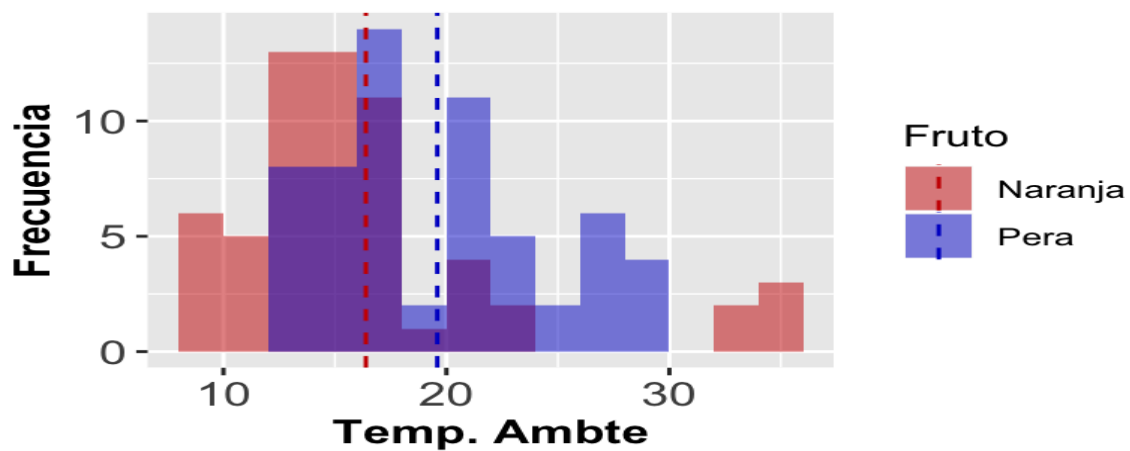


Figura 2. Histograma mostrando la distribución de temperaturas, grados Celsius, en los huertos de naranjas y peras. Las líneas segmentadas paralelas al eje Y corresponden al promedio de la temperatura en cada huerto frutal.

5.9.1.2 Temperatura de naranjas y peras.

La Figura 3 muestra las distribuciones de temperaturas, grados Celsius, de los frutos fermentados de naranjas y peras. La variabilidad de las temperaturas en naranjas fermentadas es sustantivamente mayor que en las peras (U-Mann-Whitney = 1227, $P = 0,003$; ver también Tabla S7). Sin embargo, el promedio de temperatura en las naranjas es menor que en el de las peras (16,62 °C y 19.8 °C, respectivamente).

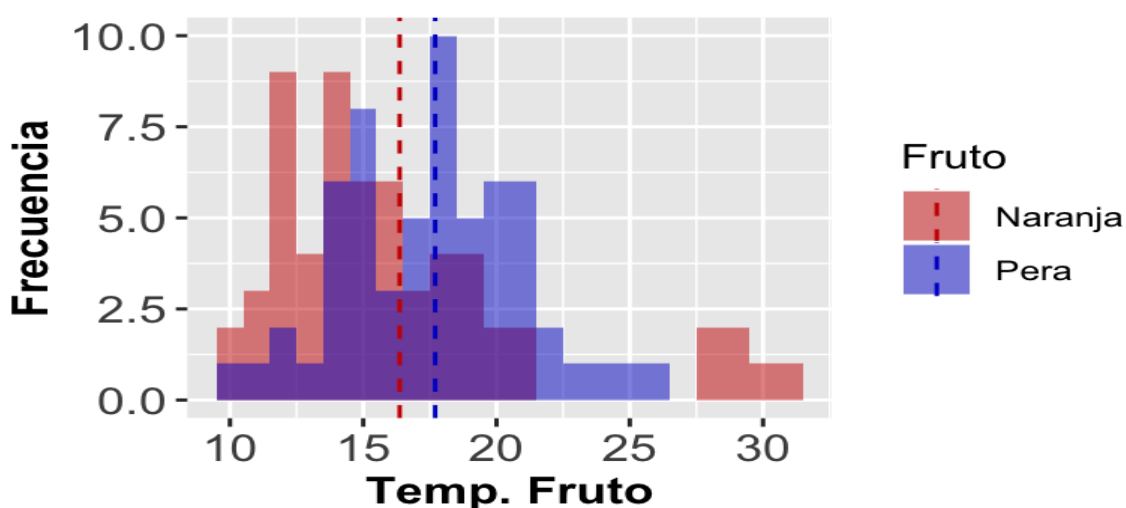


Figura 3. Distribuciones de temperaturas, grados Celsius, en naranjas y peras. Las líneas segmentadas paralelas al eje Y corresponden al valor promedio de temperatura en cada tipo de fruto fermentado.

La Tabla S2 muestra los promedios, medianas y cuartiles de las variables estudiadas: porcentaje de azúcares por fruto, grado de madurez, temperatura de la fruta y temperatura ambiental. Los resultados demuestran que, las variables no se distribuyen normalmente (prueba de Shapiro-Wilk).

5.9.1.3 Porcentaje de azúcares

La Figura 4 muestra que tanto peras como naranjas contienen un porcentaje de azúcares similar (naranja: 10.82 %; pera 11.03 %); (Tabla S7, prueba de U-Mann-Whitney =1477,5, $P = 0.08139$). Es decir, ambas clases de frutos no difieren en los porcentajes de azúcares por fruto.

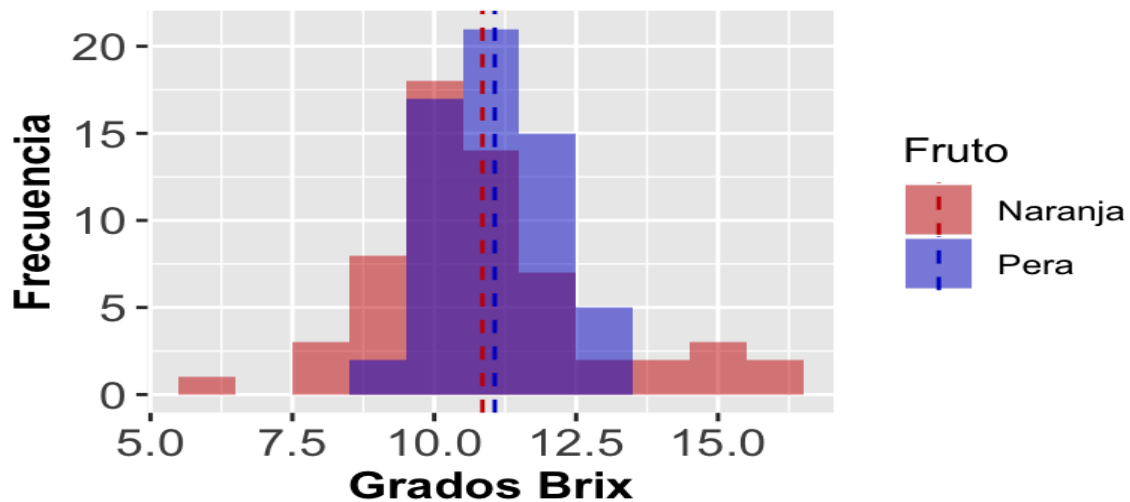


Figura 4. Porcentajes de azúcares (grados Brix) en naranjas y peras fermentadas de las variedades utilizadas en este estudio. Las líneas segmentadas paralelas al eje Y corresponden al promedio de azúcares por tipo de fruto.

5.9.1.4 Maduración

La Figura 5 muestra el nivel de maduración de los frutos examinados en esta Tesis. La maduración se estimó por la facilidad con que penetraba el instrumento llamado penetrómetro. La variable se expresa en kg/cm^2 . La Figura 5 muestra que en naranjas y peras colectadas al azar en los correspondientes huertos frutales ($N = 50$ mediciones por tipo de fruto), los valores de penetración en las peras tienden a ser menores que en las naranjas y la dispersión de los valores es mayor en las

naranjas que en las peras (Tabla S7, prueba de U-Mann-Whitney =2641 ; $p=9.415e-06$).

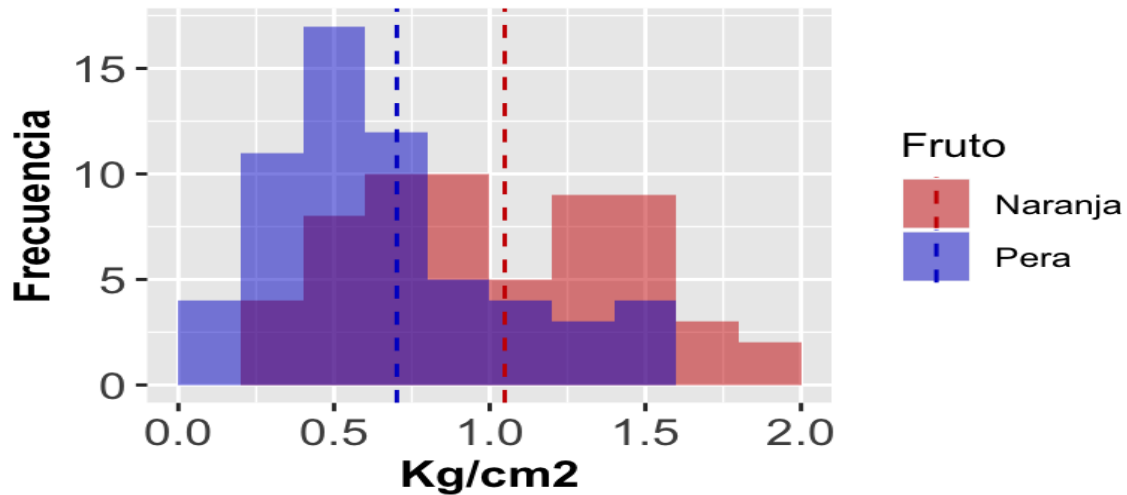


Figura 5. Histogramas mostrando las distribuciones, frecuencia, de unidades frutales en diferente estado de maduración medida por la facilidad en penetrar el fruto (kg/cm²). Las frutas eran naranja y pera. Las líneas segmentadas paralelas al eje Y corresponden al promedio de maduración de cada tipo de fruta.

5.9.1.5 Acidez/Alcalinidad

La Figura 6 resume las distribuciones de pH en frutos fermentados de naranjas y peras. Claramente, los datos indican que los pH de las peras son más ácidos que los de las naranjas. En las peras el pH alcanza al valor promedio de 3 y en las naranjas es cercano a 4 (Tabla S7, Prueba de U-Mann-Witney =2798,5; $P=3.015e-08$).

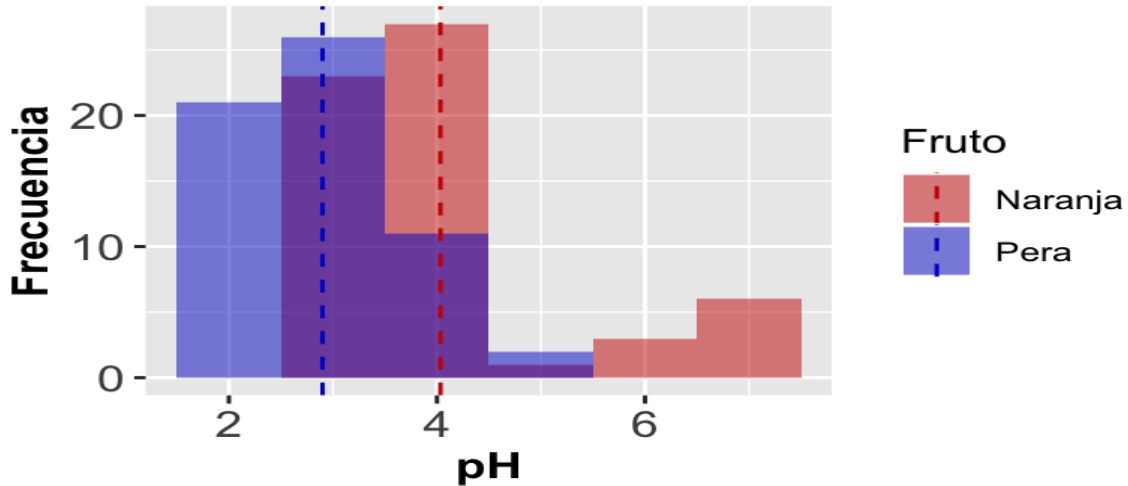


Figura 6. Histogramas mostrando las distribuciones de pH en naranjas y peras fermentadas. Las líneas segmentadas paralelas al eje Y corresponden al promedio de acidez de las unidades medidas para cada tipo de fruto

6 Cambios de dirección

En la Figura 7 se muestran las distribuciones de los cambios de dirección realizados por los sexos de *D. simulans* mientras se movían en las cápsulas Petri (ver Materiales y Métodos). Los individuos probados descendían de adultos emergidos de naranjas y peras fermentadas. Los sexos dentro de cada cepa muestran diferencias significativas en cambios de dirección (Tablas S3 – S6). Es decir, las hembras tienden a realizar menos cambios de dirección que los machos de su cepa (Tablas S3 – S6).

Claramente, las hembras de la cepa pera, tienden a cambiar de dirección con menor frecuencia que las hembras de la cepa naranja. El valor de la mediana para cambios de dirección de las hembras de la cepa pera es menor que el de la

mediana de las hembras de la cepa naranja (Figura 7). Estas diferencias son significativas estadísticamente (Tablas S3 – S6)-

Por contraste, la distribución de los cambios de dirección realizados por los machos de la cepa naranja exhibe una mediana cercana a la de los machos de la cepa pera, aunque la variabilidad de las mediciones de los individuos de esta última cepa es mayor que la de los machos de la cepa naranja (Figura 7). Las diferencias entre los machos de las cepas pera y naranja son significativas (Tablas S3 – S6).

Se concluye que los datos colectados sugieren que las hembras de las cepas naranja y pera cambian de dirección con mayor frecuencia que los machos de su cepa y que entre machos y entre hembras de cada cepa también hay diferencias importantes en cambios de dirección.

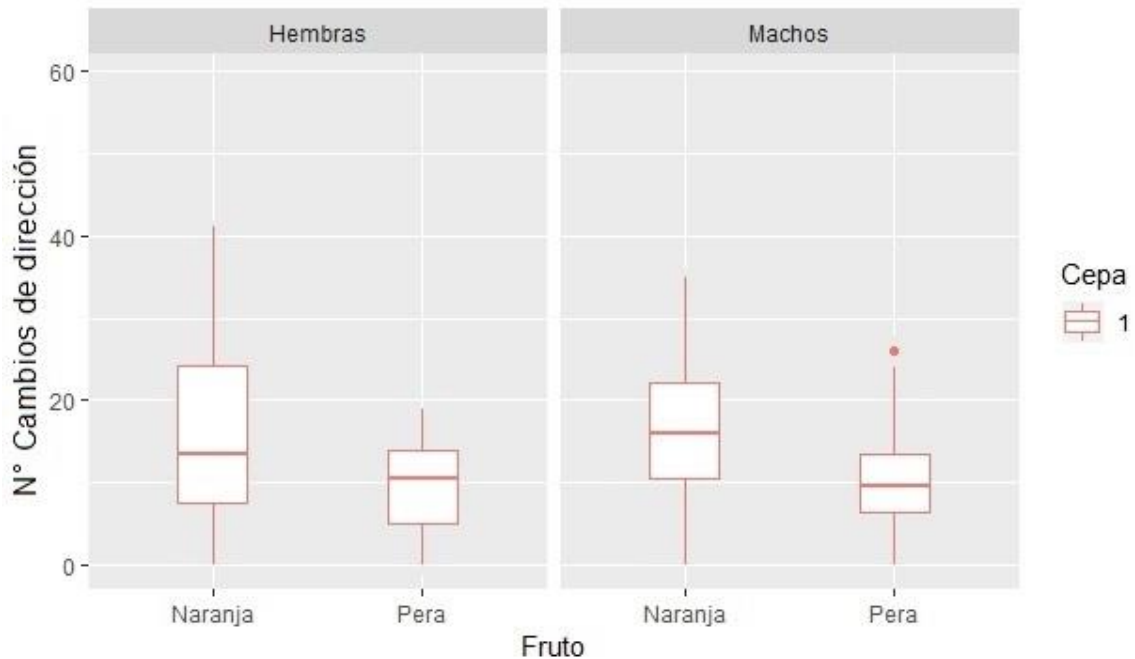


Figura 7. Distribución de los datos correspondientes a cambios de dirección realizados por hembras y machos de las cepas naranja y pera. La línea horizontal dentro de cada caja es la mediana de la correspondiente distribución. Las líneas verticales dibujadas fuera de cada caja muestran los valores extremos. Los puntos fuera de las líneas verticales son valores atípicos. (*) Nivel de significancia $P < 0.05$ (prueba U de Mann-Whitney).

7 Locomoción

La Figura 8 muestra las distribuciones de los valores correspondientes a locomoción, distancia recorrida, cm, en 1.5 min, para cada sexo de las cepas naranja y pera. Claramente, la mediana correspondiente a la distancia recorrida por hembras de la cepa naranja es mayor que la de las hembras de la cepa pera (Tablas S3 – S6). Mientras la distribución de valores para locomoción de las

hembras de la cepa naranja no muestra valores atípicos, los datos de la locomoción de las hembras de la cepa pera si los muestran tanto mayores como menores (Figura 8).

La mediana para locomoción de los machos de las cepas naranja es mayor que los de las cepas pera (Figura 8). Las diferencias son estadísticamente importantes (Tablas S3 – S6). Se concluye que entre los dos sexos de las cepas naranja y pera hay diferencias sustantivas para locomoción y para cambios de dirección.

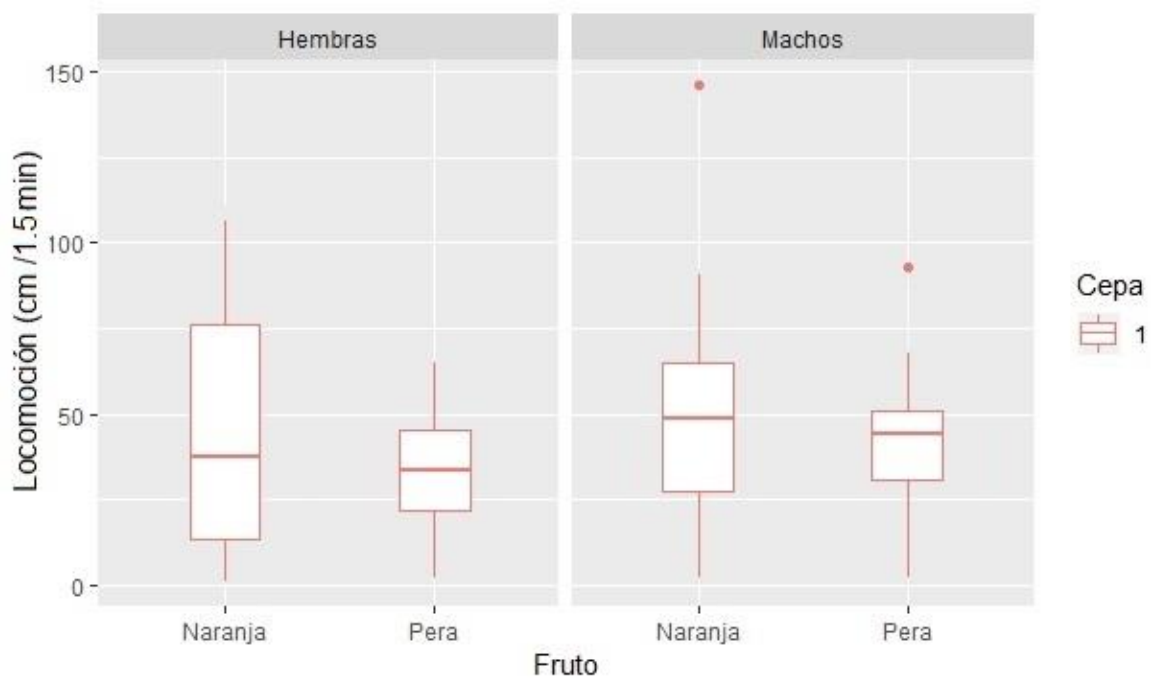


Figura 8. Distribuciones de los guarismos para locomoción de hembras y machos de las cepas naranja y pera de *D. simulans*. (*) Nivel de significancia $P < 0.05$ (prueba U de Mann-Whitney).

7.1 Correlación locomoción versus cambios de dirección

Con el fin de conocerla relación entre locomoción y cambios de dirección de hembras y machos de las cepas naranja y pera, se graficó los valores de ambas variables en cada cepa para cada sexo. Los resultados están en la Figura 9. Se observa que hay una relación positiva entre locomoción y número de cambios de dirección en las dos cepas en los dos sexos. Los coeficientes de correlación de Sperman fluctúan entre 0.90 y 0.81, indicando una alta correlación positiva entre las dos conductas. Es decir, el aumento en locomoción se acompaña por un aumento en cambios de dirección. Estos hallazgos sugieren un centro neurológico común para las dos conductas de los imagos de *D. simulans* (Figura 9).

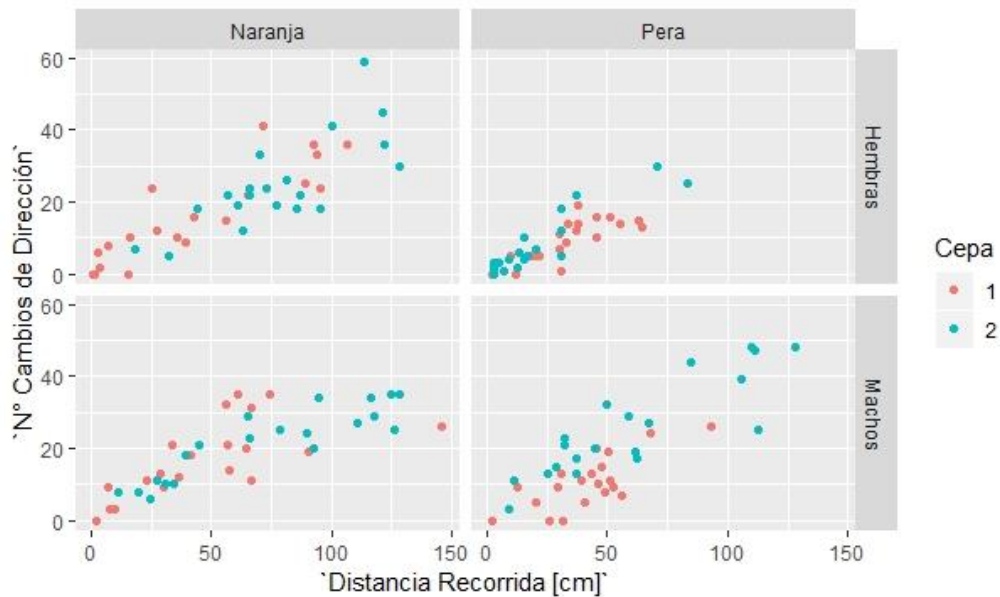


Figura 9. Relación entre locomoción (cm recorridos en 1.5 min) y número de cambios de dirección realizados por los sexos al desplazarse. Cepa naranja, azul; cepa pera, rojo.

8 Genética cuantitativa: Cambios de dirección

En la Tabla 1 están los promedios y errores tipo para cambios de dirección realizados por machos y hembras de las generaciones parental (Cepas Naranja (N) y Pera (P)), las dos F_1 , las dos F_2 y los cuatro cruzamientos retrógrados. Las Figuras 10 y 11 muestran, respectivamente las distribuciones de los cambios de dirección de los sexos mostrados en la Tabla 1.

Se observa que los sexos de las cepas parentales muestran diferencias sustantivas en sus promedios relativos a cambios de dirección. Estos hallazgos están en acuerdo con los resultados de (6) y (7). Claramente, los machos F_1 difieren entre sí en los promedios de cambios de dirección, tal como los parentales (Tablas S3 – S6), sugiriendo un papel importante de loci ligados al cromosoma X. Por otro lado, los promedios de cambios de dirección realizados por cada sexo, tienden a ser intermedios entre los realizados por los parentales correspondientes. Interesantemente, las dos generaciones F_2 también exhiben fuertes diferencias recíprocas (Tabla 1). Cuando ambos parentales F_1 tienen como madre la cepa naranja, los descendientes F_2 de cada sexo, exhiben una tasa de cambios de dirección mayor que cuando los padres F_1 tienen madre de la cepa pera. Estos hallazgos también sugieren un compromiso de loci ligados al cromosoma X. Los resultados de los cruzamientos retrógrados también sugieren que en el cromosoma X hay información para cambios de dirección. Cuando el fondo genético de la madre es de la cepa naranja, los individuos de la generación retrógrada tienden a realizar un mayor número de cambios de dirección. Estos resultados son congruentes con los de la Figura 7.

Tabla1. Cambios de dirección realizados por los sexos de *D. simulans*. Los individuos probados eran de las cepas pera (P) y naranja(N). Los registros se realizaron en cápsulas Petri vacías. N = 20 individuos de cada sexo para las cepas parentales. Para F₁, F₂ y cruzamientos retrógrados, N = 50 individuos por grupo por generación. Otros detalles en Materiales y Métodos.

Generación	N° de cambios de dirección ($\bar{x} \pm E.T.$)	
	♂	♀
1.- Parentales		
Cepa naranja (N)	17.15+2.37	16.45+2.91
Cepa pera (P)	9.55+1.65	10.70+1.28
2.- Generación F₁		
2.1.- ♀ N x ♂ P	15.42+0.80	9.72+0.88
2.2.- ♀ P x ♂ N	13.56+0.89	8.24+0.63
3.- Generación F₂		
3.1.- H (♀ N x ♂ P) X M (♀ N x ♂ P)	13.34+1.03	10.76+1.24
3.2.- H (♀ P x ♂ N) X M (♀ P x ♂ N)	7.32+0.62	6.96+0.77
4.- Cruzamientos retrógrados		
4.1.- ♀ F ₁ (A)* x ♂ P	10.62+0.93	8.28+0.76
4.2.- ♀ F ₁ (B)* x ♂ N	9.88+1.01	7.96+1.03
4.3.- ♀ N x ♂ F ₁ (A)*	11.46+0.80	12.62+10.2
4.4.- ♀ P x ♂ F ₁ (B)*	11.3+0.98	7.9+0.89

*A= (♀ P x ♂ N)	*B = (♀ N x ♂ P)	

HEMBRAS

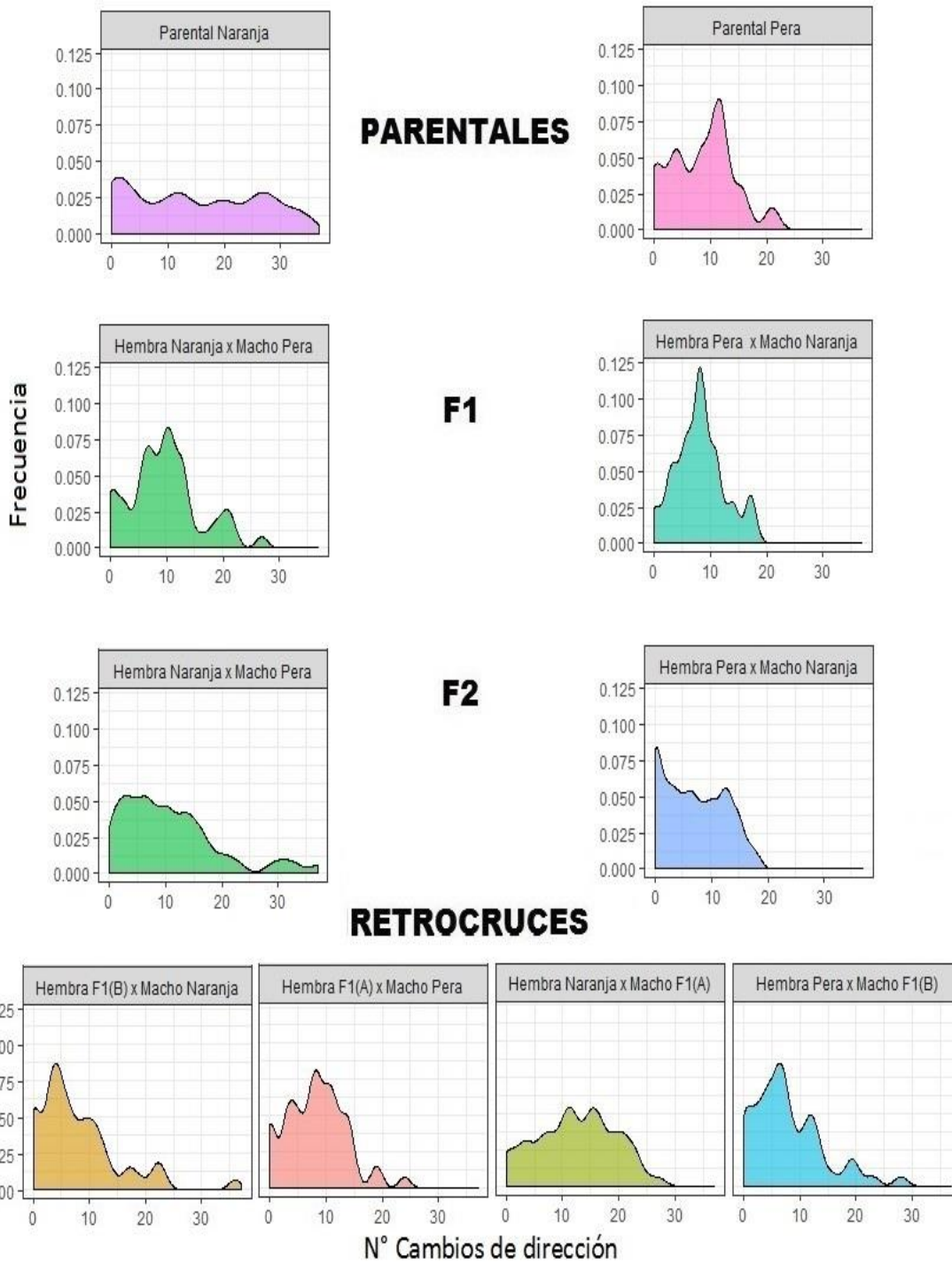


Figura 10. Distribuciones de los datos para número de cambios de dirección realizados por las **hembras** cuyos promedios están en la Tabla 1.

MACHOS

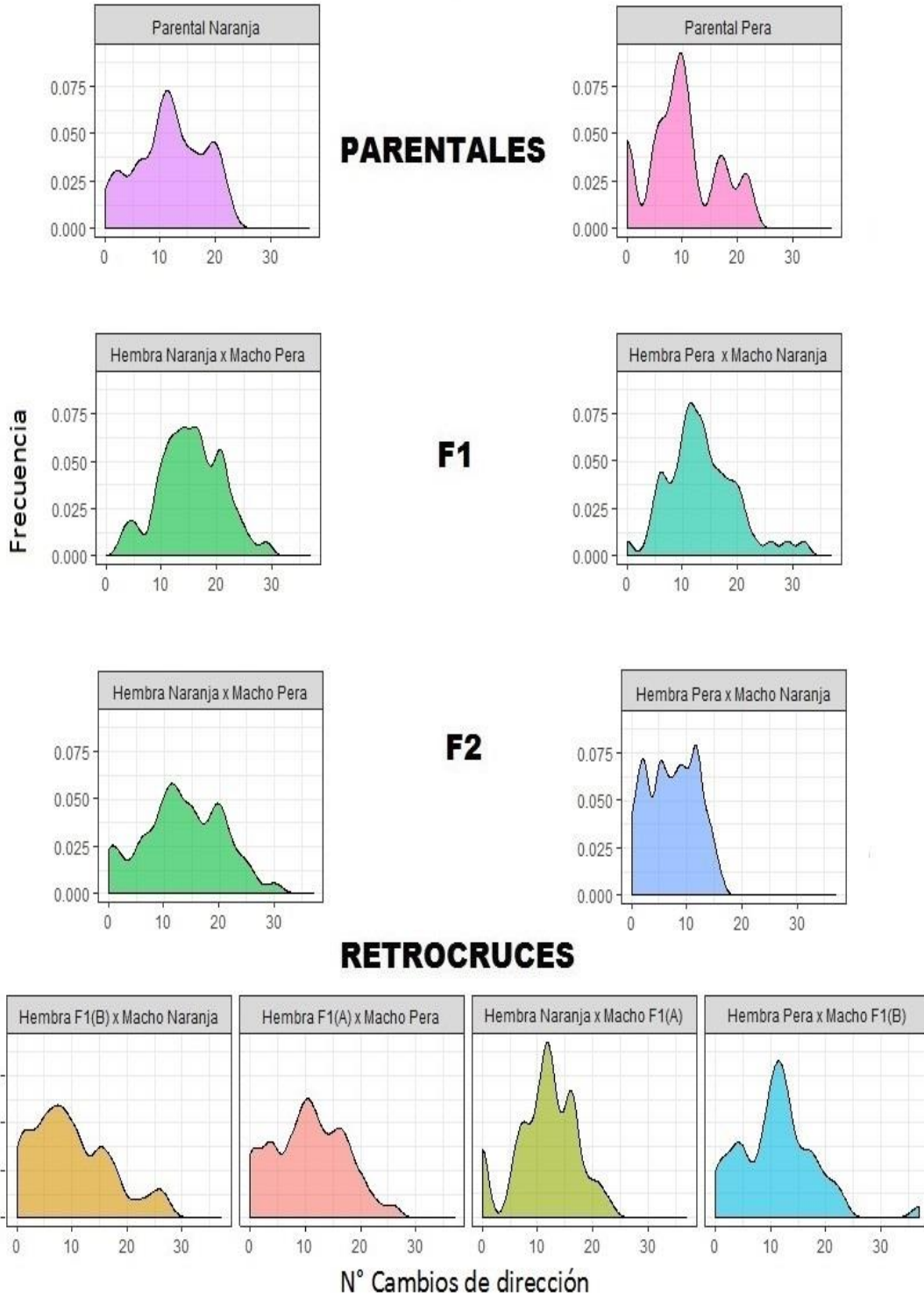


Figura 11. Distribuciones de los datos para número de cambios de dirección realizados por los machos cuyos promedios están en la Tabla 1.

Las Figuras 10 y 11 muestran que la distribución de los datos de cambios de dirección de los sexos parentales Naranja es claramente diferente a la de los sexos de la cepa Pera. Las generaciones F_1 , F_2 y cruzamientos retrógrados también muestran distribuciones de cambios de dirección en línea con los promedios de la Tabla 1. Por ejemplo, las hembras de la F_2 cuyos ancestros provienen de la cepa Naranja, tienden a realizar un mayor número de cambios de dirección.

9 Genética cuantitativa: tamaño de los ángulos de giro

La Tabla 2 y las Figuras 11 y 12 muestran que los sexos de las cepas Naranja y Pera tienden a realizar amplios giros dentro de la cápsula Petri. Sin embargo, entre las cepas parentales y las generaciones F_1 , F_2 y cruzamientos retrógrados, no se detectan diferencias claras para esta conducta.

Este juicio no es totalmente correcto. Los machos de los cuatro cruzamientos retrógrados, generaciones segregantes, muestran sustanciales diferencias en tamaño de ángulos de giro (Tabla 2). En contraste, las hembras de esos cruzamientos retrógrados exhiben entre ellas pequeñas diferencias para el rasgo (Tabla 2).

La Figura 11 también muestra que los sexos de los 10 grupos de genotipos realizan amplios giros cuando cambian de dirección, sugiriendo diferentes controles genotípicos para giros y para tamaño de los giros de *D. simulans* (Tablas 1 y 2).

Tabla 2. Tamaño de los ángulos ($\bar{x} \pm E.T.$) realizados en machos y hembras de *D. simulans*. Los grados se registraron individualmente en ausencia de congéneres. Los machos y hembras probados correspondían a la cepa pera (P) y a la cepa naranja(N). H, hembra; M, macho. Para las cepas parentales se registraron N = 20 individuos de cada sexo; para las generaciones F₁, F₂ y cruzamientos retrógrados se registraron N = 50 individuos por generación. Para otros detalles ver Materiales y Métodos.

Generación	Tamaño ángulos (grados) ($\bar{x} \pm E.T.$)	
	♂	♀
1.- Parentales		
Cepa naranja (N)	84.9+2.68	104.0+1.89
Cepa pera (P)	95.2+2.48	94.3+2.85
2.- Generación F₁		
2.1.- ♀ N x ♂ P	101.0+1.35	99.4+1.67
2.2.- ♀ P x ♂ N	99.5+1.35	105.0+1.84
3.- Generación F₂		
3.1.-H (♀ N x ♂ P) X M (♀ N x ♂ P)	93.5+1.54	115.0+1.45
3.2.- H (♀ P x ♂ N) X M (♀ P x ♂ N)	102.0+1.97	100.0+2.0
4.- Cruzamientos retrógrados		
4.1.- ♀ F ₁ (A)* x ♂ P	99.2+1.72	97.3+1.90
4.2.- ♀ F ₁ (B)* x ♂ N	37.2+1.67	99.5+1.79
4.3.- ♀ N x ♂ F ₁ (A)*	95.6+1.68	97.8+1.48
4.4.- ♀ P x ♂ F ₁ (B)*	103.0+1.50	95.6+1.68
*A= (♀ P x ♂ N) *B = (♀ N x ♂ P)		

HEMBRAS

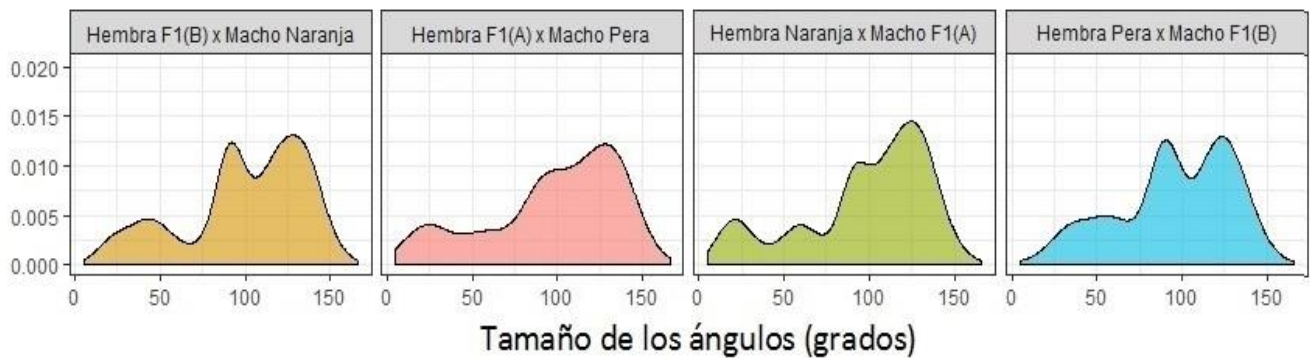
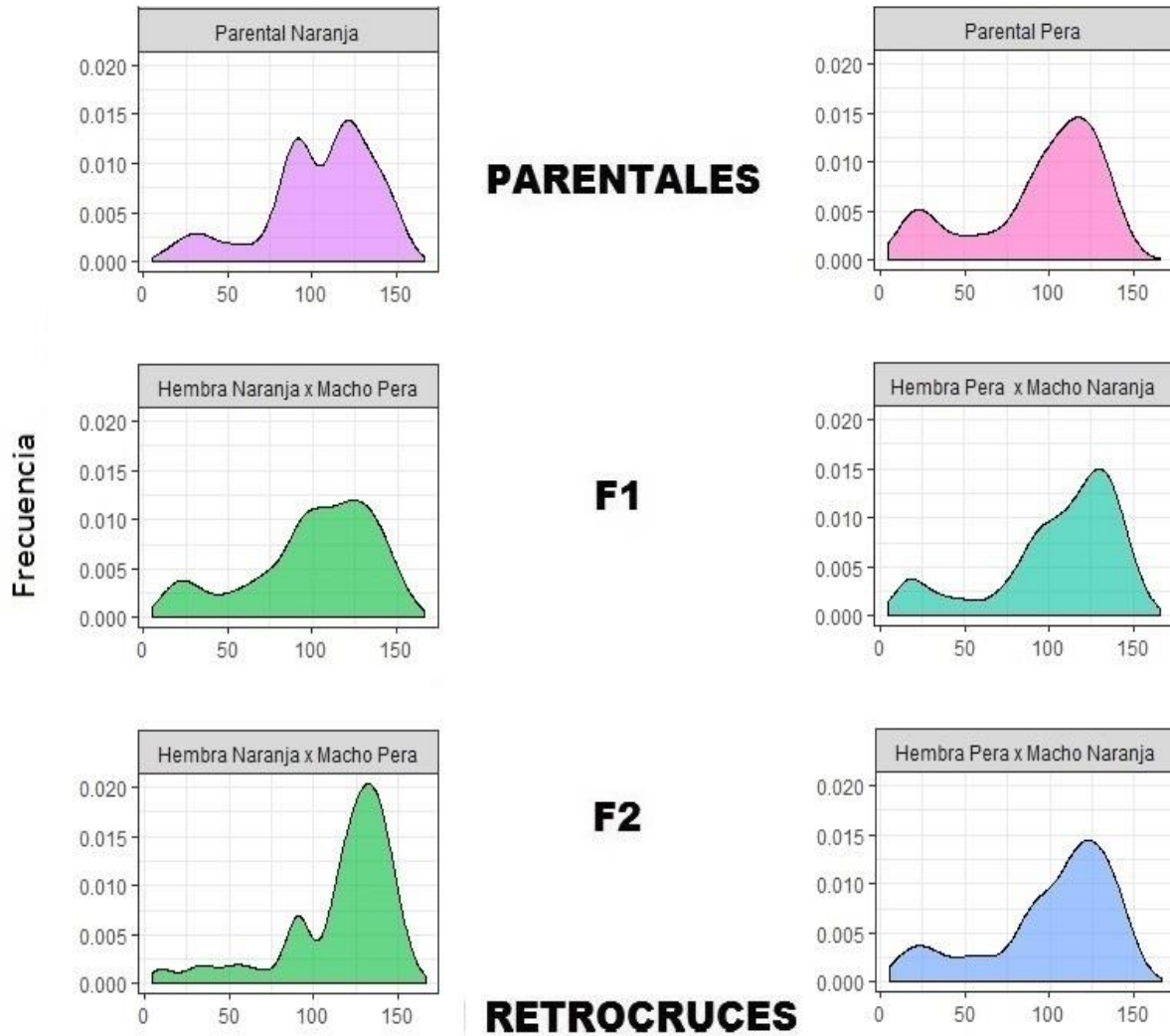


Figura 12. Distribuciones de los datos de tamaño de los ángulos realizados por las hembras al cambiar de dirección, cuyos promedios están en la Tabla 2.

MACHOS

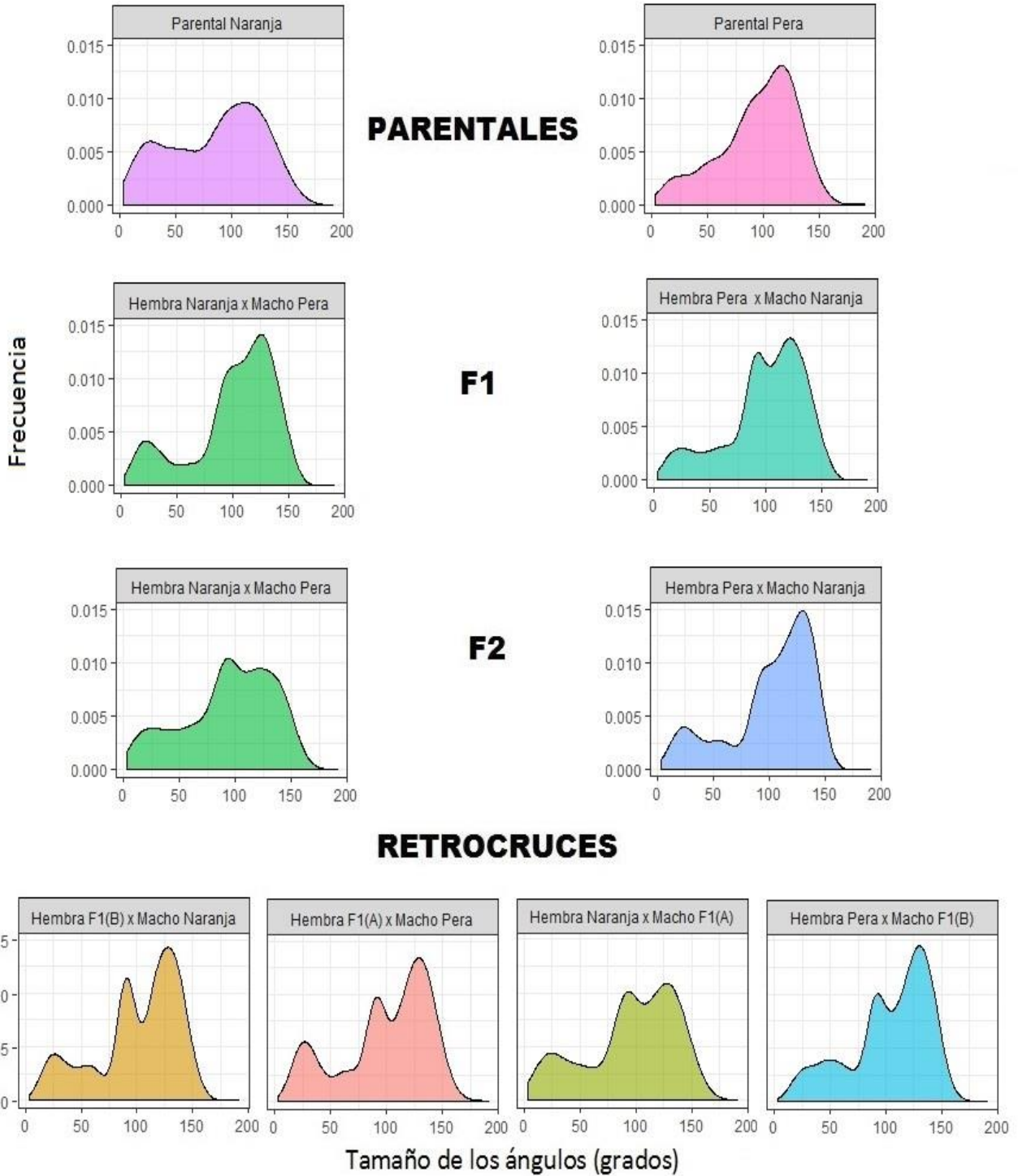


Figura 13. Distribuciones de los datos de tamaño de los ángulos realizados por los machos al cambiar de dirección, cuyos promedios están en la Tabla 2.

10 Genética cuantitativa: Locomoción

La Tabla 3 muestra que los machos y las hembras de la cepa Naranja se trasladan de un lugar a otro en la cápsula Petri con mayor rapidez que los sexos de la cepa Pera. Estas diferencias se mantienen en los descendientes F_1 . Es decir, cuando la hembra parental es de la cepa Naranja, machos y hembras F_1 se mueven con mayor rapidez que los parientes F_1 cuya madre es de la cepa Pera (Tabla 3).

Las diferencias en locomoción arriba aludidas se acentúan en los individuos de la generación segregante F_2 , porque los descendientes de la hembra de la cepa Naranja tienden a ser más rápidos que aquellos individuos F_2 que descienden de la madre de la cepa Pera (Tabla 3).

Por otro lado, machos y hembras de los cuatro cruzamientos retrógrados muestran una actividad locomotora menor a la de los individuos de ambas cepas parentales (Tabla 3), sugiriendo segregación de genes epistáticos que llevan a exhibir una tasa de locomoción menor a la de los sexos de ambas cepas parentales (Tabla 3).

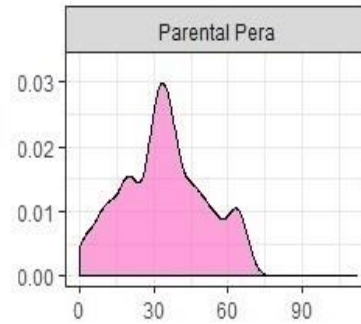
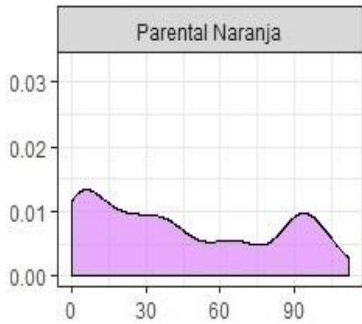
Las Figuras 14 y 15 muestran, respectivamente, la distribución de los datos de locomoción de hembras y machos parentales, Naranja y Pera, F_1 , F_2 y retrocruces. En cada generación se observa una amplia distribución de fenotipos para locomoción, incluyendo claras diferencias entre parentales y restantes generaciones. La ausencia de distribuciones normales entre las conductas medidas, sugiere una modesta aditividad.

Tabla 3. Locomoción ($\bar{x} \pm$ E.T.; cm/1.5 min) de machos y hembras de *D. simulans*. La locomoción se registró individualmente en ausencia de congéneres. Los machos y hembras probados eran de la cepa Pera (P) y de la cepa Naranja(N). Otros detalles en Materiales y Métodos.

Generación	Locomoción (cm/1.50 min) ($\bar{x} \pm$ E.T)	
	♂	♀
1.- Parentales		
Cepa naranja (N)	47.89 + 7.62	44.36 + 8.18
Cepa pera (P)	41.83 + 4.42	34.03 + 3.82
2.- Generación F₁		
2.1.- ♀ N x ♂ P	54.18 + 2.85	41.06 + 3.84
2.2.- ♀ P x ♂ N	52.75 + 3.73	32.06 + 2.30
3.- Generación F₂		
3.1.- H (♀ N x ♂ P) X M (♀ N x ♂ P)	53.25 + 5.82	31.69 + 3.16
3.2.- H (♀ P x ♂ N) X M (♀ P x ♂ N)	29.43 + 2.60	21.80 + 2.06
4.- Cruzamientos retrógrados		
4.1.- F ₁ (A)* x ♂ P	32.95+2.99	34.41+2.49
4.2.- ♀ F ₁ (B)* x ♂ N	34.45+2.71	33.96+2.49
4.3.- ♀ N x ♂ F ₁ (A)*	42.61+3.70	30.40+2.50
4.4.- ♀ P x ♂ F ₁ (B)*	37.45+3.36	24.72+2.34
*A= (♀ P x ♂ N)		*B = (♀ N x ♂ P)

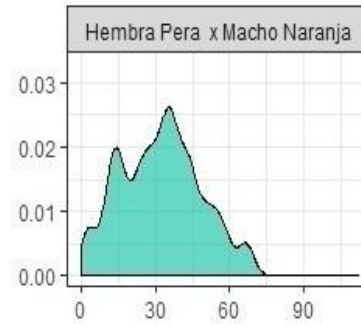
HEMBRAS

PARENTALES

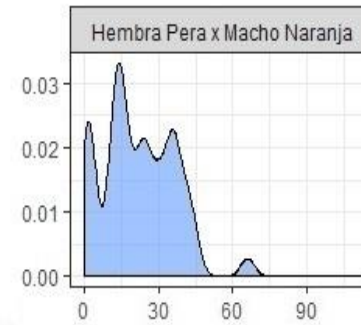


Frecuencia

F1



F2



RETROCRUCES

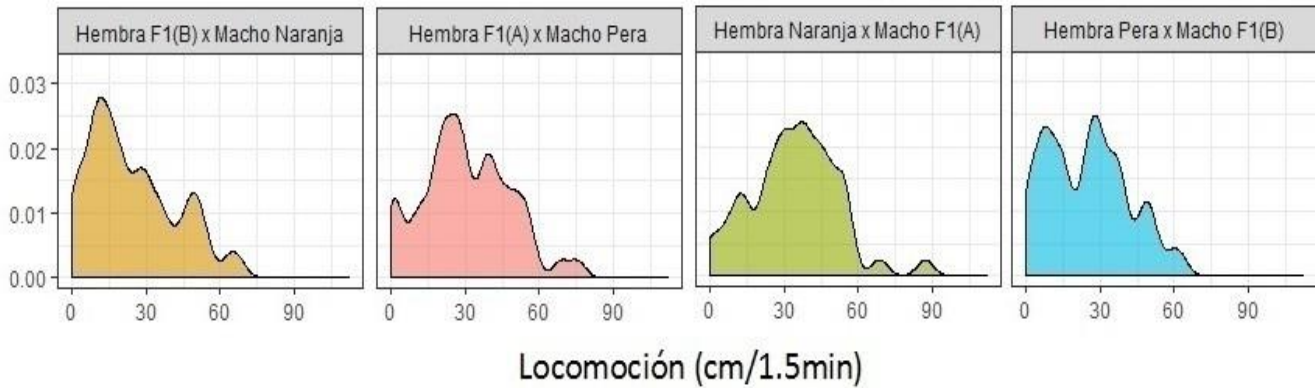
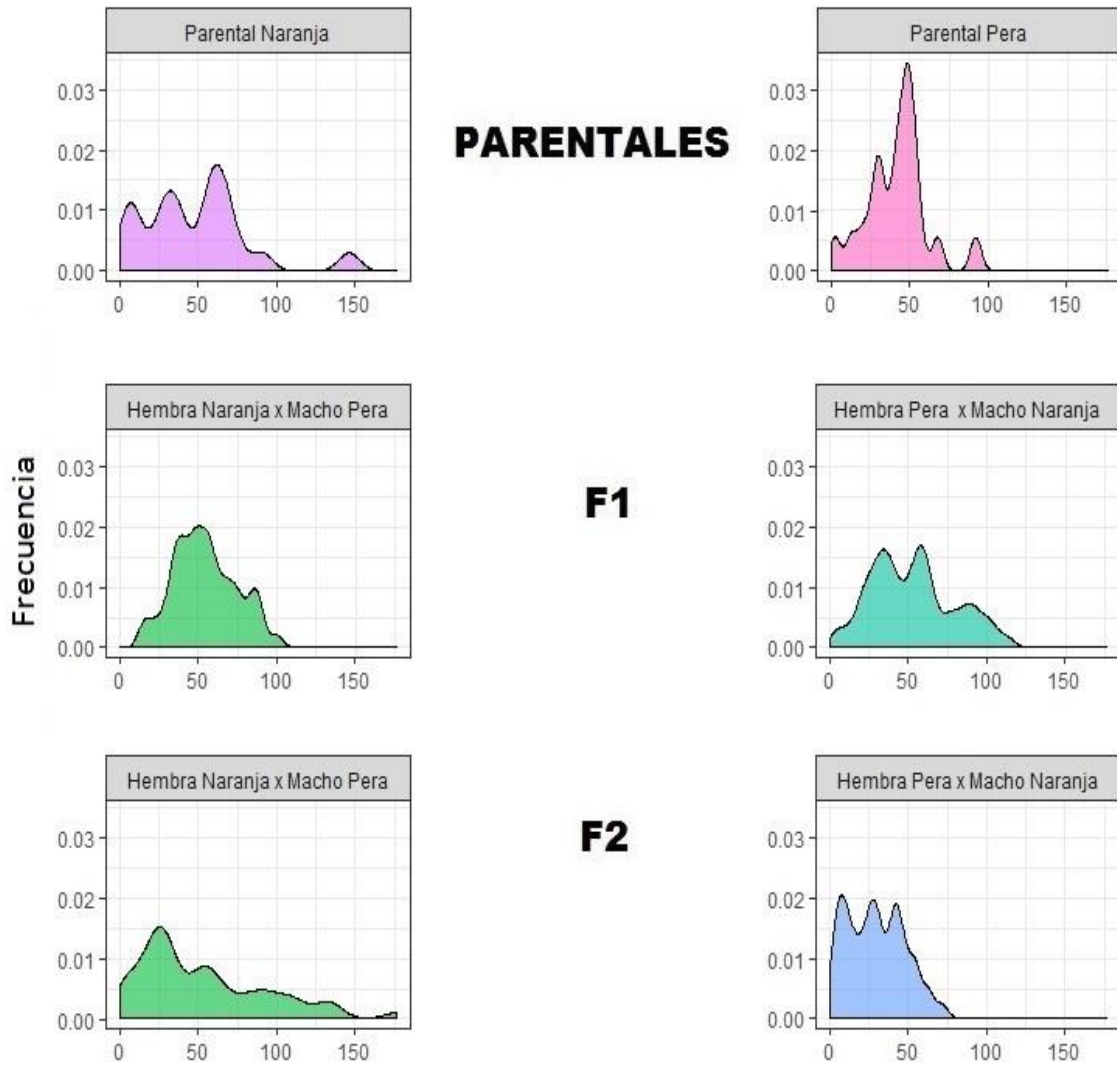


Figura 14. Distribuciones de los datos sobre actividad locomotora de las **hembras** cuyos promedios están en la Tabla 3.

MACHOS



RETROCRUCES

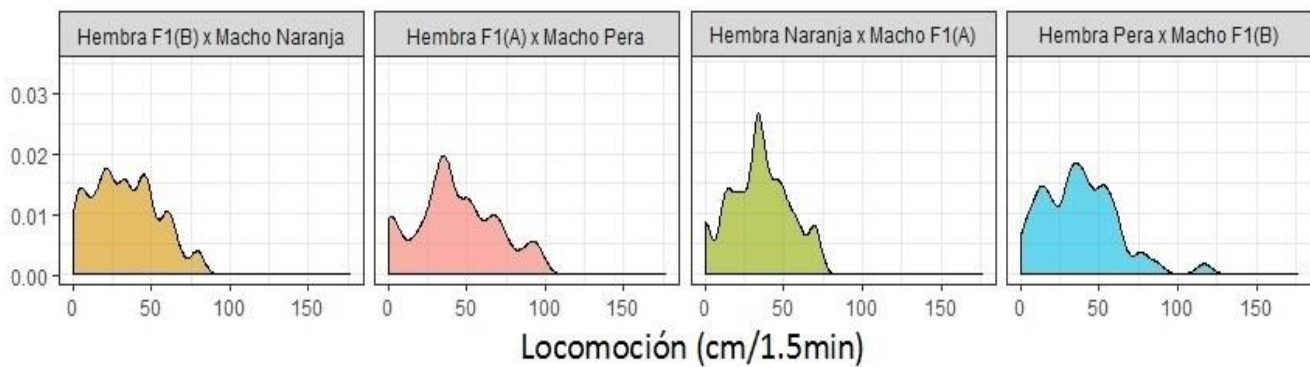


Figura 15. Distribuciones de los datos sobre actividad locomotora de los machos cuyos promedios están en la Tabla 3.

11 Correlación entre locomoción y cambios de dirección

Las Figuras 16 (hembras) y 17 (machos) muestran la relación entre locomoción (eje de las X) y cambios de dirección (eje de las Y) en los 10 grupos de genotipos estudiados. En todas las generaciones, independiente del sexo, hay una relación positiva entre tasa de locomoción y número de cambios de dirección, sugiriendo que la hibridación no modificó substancialmente la relación entre las conductas. Los coeficientes de correlación R de Sperman, fluctuaron entre 0.86 (F₁) y 0.93 (parental Naranja). Estos hallazgos sugieren que la hibridación entre las cepas Naranja y Pera no modificó la relación entre ambas conductas, sugiriendo un control neurológico común para ellas dos.

HEMBRAS

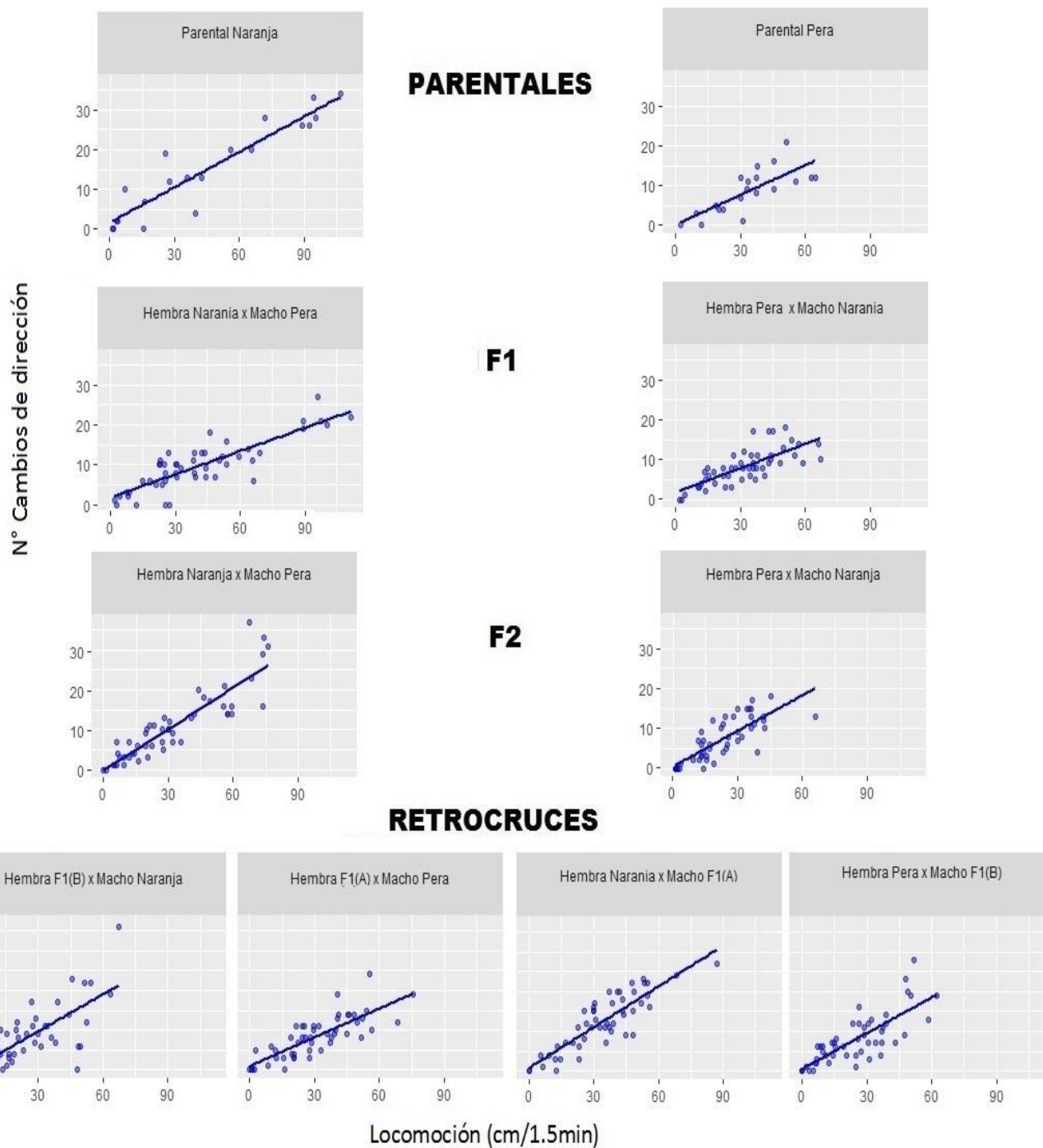


Figura 16. Correlación entre locomoción (eje de las X) y cambios de dirección en las **hembras** de los 10 grupos de genotipos indicados en la Tabla 3.

MACHOS

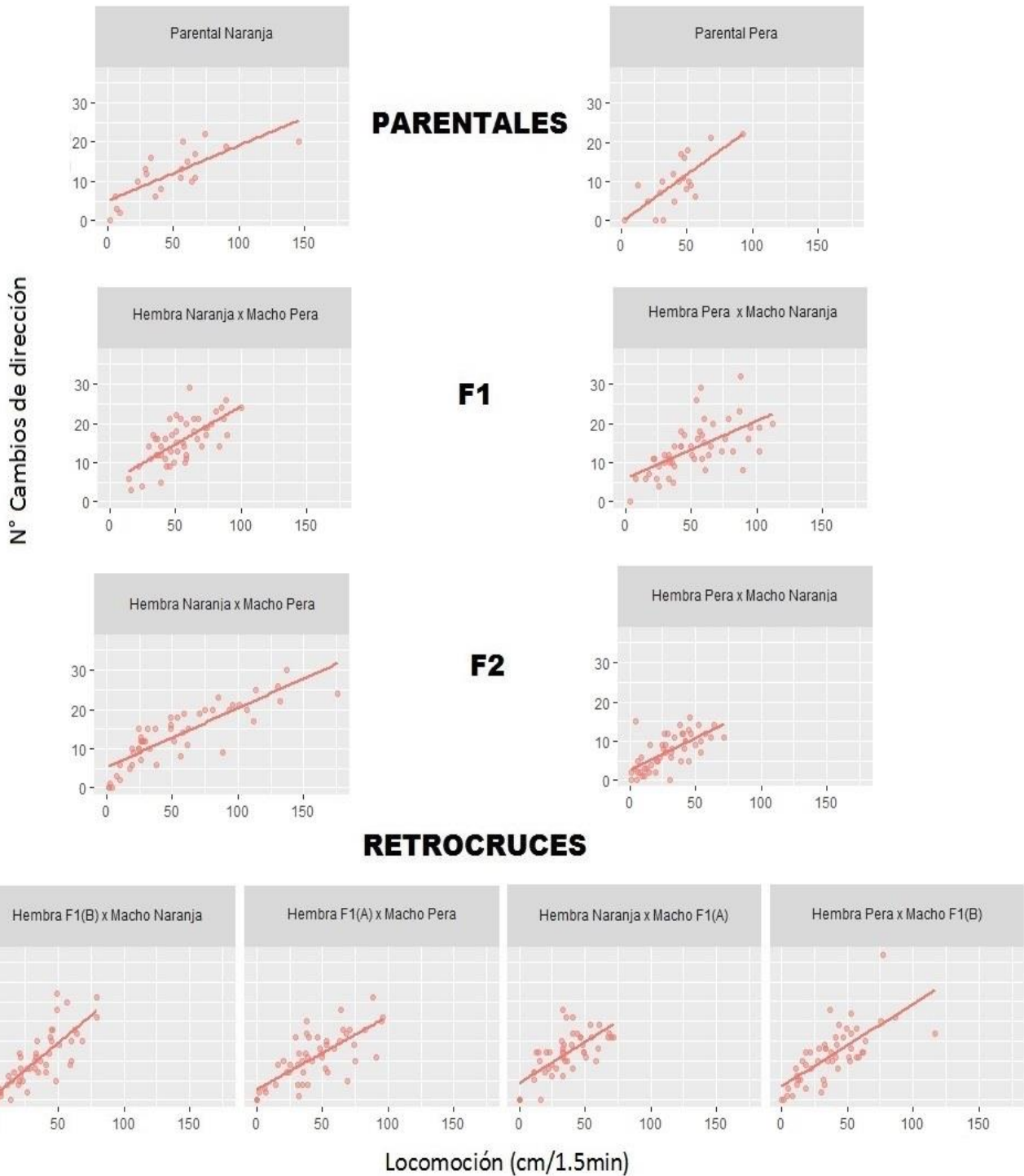


Figura 17. Correlación entre locomoción (eje de las X) y cambios de dirección en los machos de los 10 grupos de genotipos indicados en la Tabla 3.

12 Parámetros biométricos

Tabla 4. Estimación de los parámetros aditivo, **[a]**, de dominancia, **[d]**, epistasis entre genes aditivos, **[aa]**, epistasis entre aditivos y dominantes, **[ad]**, y epistasis entre genes dominantes, **[dd]**, para cambios de dirección, amplitud de cambios de dirección y locomoción de adultos de *D.simulans*. El parámetro **[m]** estima los efectos comunes para los diez grupos de genotipos. Las ecuaciones están en Materiales y Métodos. Los promedios utilizados están en las Tablas 1 – 3.

CONDUCTA	PARAMETRO					
	[m]	[a]	[d]	[aa]	[ad]	[dd]
1-HEMBRAS						
CAMBIOSDIRECCIÓN	6.64± 0.32	3.80 ± 0.12	38.44 ± 2.34	0.34 ± 0.27	35.56 ± 6.71	21.01 ± 1.24
AMPLITUD CAMBIOS DIRECCIÓN	12.83± 4.78	6.81 ± 2.09	9.34 ± 3.17	3.57 ± 1.83	14.74 ± 5.72	19.68 ± 2.83
LOCOMOCIÓN	8.92 ± 1.72	2.79 ± 0.86	18.25 ± 1.14	0.02 ± 0.01	13.69 ± 2.71	9.67 ± 0.26
2-MACHOS						
CAMBIOS DIRECCIÓN	7.81 ± 1.62	6.33 ± 1.07	16.34 ± 3.71	1.92 ± 0.38	19.68 ± 3.15	18.65 ± 3.22
AMPLITUD CAMBIOS DIRECCIÓN	9.37 ± 1.41	8.30 ± 2.97	5.21 ± 3.02	0.18 ± 0.08	11.07 ± 2.72	9.37 ± 2.15
LOCOMOCIÓN	9.12 ± 2.12	4.57 ± 1.09	12.89 ± 2.54	0.86 ± 0.11	12.19 ± 1.72	14.78 ± 3.18

En la Tabla 4 se muestran las estimaciones para parámetros biométricos indicadores de las características genotípicas de las tres conductas observadas en este estudio. En machos y hembras de las poblaciones de *D. simulans* investigadas en esta Tesis, es modesta la variación fenotípica para las tres conductas causada por la segregación de genes aditivos, **[a]**. En contraste, la segregación de genes dominantes y recesivos en machos y hembras, **[d]**, aporta en medida importante a la variación fenotípica de las tres conductas (Tabla 4). Es también interesante constatar que, en ambos sexos, predominan las interacciones epistáticas entre genes aditivos y dominantes, **[ad]**, como también entre alelos dominantes de diferentes loci, **[dd]**. Estos hallazgos sugieren que cada una de las conductas estudiadas exhiben una arquitectura genotípica compatible con la de los rasgos que aportan a la adecuación biológica (Falconer y MacKay, 1996).

También comparé estadísticamente, prueba “*t*” de Student (Mather y Jinks, 1971), las estimaciones de los parámetros biométricos aditivos, **[a]**, de machos y hembras indicados en la Tabla 4. Este parámetro es un indicador de cambio fenotípico a largo plazo (Falconer y Mackay, 1996). Para el componente aditivo, **[a]**, relativo a cambios de dirección, obtuve un guarismo “*t*” = 66.89, *gl* = 98, $P < 0.003$, indicando que la magnitud del componente aditivo para cambios de dirección femenino es mayor que el masculino. Sin embargo, los sexos no difieren respecto a la magnitud de este mismo parámetro, **[a]**, para tamaño de los ángulos realizados al cambiar de dirección (“*t*” = 2.15, *gl* = 98, $P < 0.05$).

13 Estudio de varianzas y determinación de heredabilidad

Tabla 5. Parámetros genéticos cuantitativos estimados de los valores indicados en las Tablas 1 – 3. Para detalles ver Materiales y Métodos.

CONDUCTA	ESTIMACIÓN			Heredabilidad Sentido amplio (H^2)
	Varianza fenotípica	Varianza genotípica	Varianza ambiental	
1-HEMBRAS				
CAMBIOS DIRECCIÓN	9.96	2.18	7.78	0.22
AMPLITUD CAMBIOS DIRECCIÓN	13.76	3.72	10.04	0.27
LOCOMOCIÓN	8.51	2.70	5.81	0.32
2-MACHOS				
CAMBIOS DIRECCIÓN	18.32	0.83	17.49	0.05
AMPLITUD CAMBIOS DIRECCIÓN	19.32	2.51	16.81	0.13
LOCOMOCIÓN	10.37	1.46	8.91	0.14

La Tabla 5 resume las estimaciones de las varianzas fenotípicas, genotípica y ambiental, y la estimación de la heredabilidad en sentido amplio, para cambios de dirección, magnitud de los cambios de dirección y locomoción de los adultos de las poblaciones Naranja y Pera de *D. simulans*. Las estimaciones de heredabilidad en sentido amplio difieren entre conductas dentro de un sexo y principalmente entre

sexos para una misma conducta. En términos generales, las estimaciones de heredabilidad en sentido amplio para las tres conductas son mayores en hembras que en machos (Tabla 5), sugiriendo que, en los huertos de naranjas y peras examinados en este estudio, se ejercen presiones selectivas diferentes para las tres conductas exhibidas por cada sexo.

14 Discusión

14.1 Ecología de los huertos de naranja y de peras

Los resultados de esta Tesis indican que los huertos de naranjas y peras tienen una ecología sustancialmente distinta. Es decir, las cepas Naranja y Pera estudiadas aquí descienden, cada cepa, de individuos que vivían en hábitats muy diferentes. Las diferencias van desde variabilidad de temperaturas ambientales hasta diferencias en patrones de fermentación de naranjas y peras. Estos hallazgos están de acuerdo con los informados por Soto-Yéber et al., 2018. Estos autores encontraron que huertos de uvas (*Vitis vinifera*) y de tunas (*Opuntia ficus-indica*) ubicados a una distancia de 400 m diferían en diversas características ecológicas, similares a las informadas en este estudio. Estos hallazgos sugieren que en cada huerto frutal están actuando grandes presiones selectivas sobre las conductas estudiadas en esta Tesis.

Los resultados también sugieren que cada huerto está conformado por una diversidad de microhábitats colonizados por imagos de *D. simulans* (Figuras 2 – 6). Esta variabilidad está cuantificada por las varianzas indicadas en Resultados, las que van desde temperaturas ambientales hasta la varianza relativa a cambios químicos expresados en diferencias de pH (Figuras 2 – 6). Entonces, los imagos de las cepas de *D. simulans* examinadas en esta Tesis buscan recursos, como alimento, en una diversidad de cambiantes ambientes. Adicionalmente, en esos mismos hábitats heterogéneos y cambiantes, las hembras de esas cepas seleccionan lugares para depositar los huevos.

Por otro lado, en el huerto de naranjas la variación de temperaturas ambientales se produce dentro de un rango mayor al del huerto de peras (Figura 2). Una situación similar ocurre con las temperaturas internas de ambos tipos de frutos (Figura 3). La temperatura promedio en las peras es cercana a 19 °C mientras en las naranjas es de 15 °C. Por otro lado, naranjas y peras difieren en cambios químicos relativos a la fermentación de los frutos, como se infiere de las diferencias en acidez/alcalinidad de ambos tipos de frutos (Figura 4). La acidez en las peras totalmente fermentadas alcanza un pH cercano a 2, mientras la de las naranjas a un pH de 3.5. Tomados en conjunto, el estudio de campo realizado sugiere que el hábitat proveído por el huerto de naranjas para la crianza de *D. simulans* es claramente diferente al de peras (Figuras 2 – 6). Concluyo que las poblaciones de *D. simulans* examinadas en este estudio viven, cada población, en un microcosmo cambiante, heterogéneo y efímero con características insulares diferentes uno de otro puesto que, en cada huerto frutal, cada unidad frutal tiene una dinámica propia de fermentación (Figuras 1 – 6).

14.2 Patrones de movimiento

En acuerdo con la conclusión resumida más arriba, el estudio de los patrones de movimiento de machos y hembras de las cepas Naranja y Pera de *D. simulans*, sugieren importantes diferencias inter e intra-poblaciones en la manera como se desplazan los sexos en cada huerto (Figuras 7 – 9). Adicionalmente, los datos sugieren un dimorfismo sexual para trasladarse de un lugar a otro. Mientras entre las hembras de las cepas Naranja y Pera hay importantes diferencias estadísticas

en sus patrones de movimiento, entre los machos esas diferencias no son tan notorias.

El origen del dimorfismo sexual en patrones de movimiento en *D. simulans* podría estar en relación con las actividades de cada sexo en la naturaleza. Machos y hembras tienen que explorar los frutos fermentados de naranjas y peras buscando microorganismos responsables de la fermentación. Estos son fuentes de proteínas para adultos y larvas (Lihoreau y col., 2016).

Además de alimentarse, las hembras tienen que ubicar sitios apropiados donde se críen las larvas eclosionadas de los huevos que ellas depositan. Entonces, las actividades de las hembras son más diversas que las de los machos en los sitios de crianza en la naturaleza. Ambos sexos tienen que ubicar microorganismos fermentadores para alimentarse. Las hembras también tienen que seleccionar lugares donde dejar los huevos. La forma de explorar para cumplir las dos funciones debería estar en relación con el patrón de fermentación de cada tipo de fruta. Por otro lado, las larvas eclosionadas de los huevos que depositan las hembras, deberían desarrollarse en hábitats cuya duración sea compatible con la duración de la etapa de larva (Godoy-Herrera, Burnet, Connolly y Gogarty 1984).

Las fuentes de alimento de los imagos se asocian con abundante presencia de microorganismos y con el número de sitios fermentados (Brncic, 1987). Si un sitio de alimentación se termina, la movilidad de los adultos les permite acceder a nuevos lugares de alimentación. La movilidad larval es modesta comparada con la de los adultos. Entonces la duración de los sitios de crianza de larvas debe ser compatible con la duración de la etapa larval. Estas restricciones ecológicas de la

larva obligan a la hembra a una cuidadosa selección de sitios de postura. En resumen, los sitios de alimentación de los adultos deberían tener características ecológicas diferentes a los de las larvas, implicando que las hembras deberían emplear más tiempo que los machos en explorar los frutos fermentados porque deben distinguir entre sitios de alimentación adulta y sitios donde dejar los huevos. Esta situación podría originar mayores presiones selectivas sobre los patrones de movimiento de las hembras.

Mis observaciones en los huertos de naranjas y de peras están en acuerdo con esas conclusiones. La Figura 1 muestra que la fermentación de la naranja con un único lugar de fermentación es extremadamente diferente a la de la pera con múltiples sitios fermentados. Estas diferencias podrían reflejarse en diferencias interpoblaciones en patrones de movimiento de las hembras y menormente de los machos, tal como las informadas en esta Tesis.

14.3 Consideraciones Neurobiológicas

La locomoción de los sexos está en íntima sintonía con la de número de cambios de dirección (Figuras 9, 16, 17). Es decir, a medida que aumenta la locomoción también lo hace el número de giros. Estos hallazgos sugieren que una óptima exploración de ambientes requiere de una eficiente integración entre conducta locomotora y de cambios de dirección. Esto podría ocurrir si las conductas son integradas por un centro neurológico común. Centros neurológicos comunes a conductas se han informado en larvas y adultos de la gemela *D. melanogaster* (Takeshi, Hitoshi y Vasshall, 2010). Los neurobiólogos han prestado escasa atención a investigar la presencia de centros neurológicos comunes para

conductas que los adultos de *Drosophila* expresan en la naturaleza. Hallazgos como los informados en esta Tesis podrían ser de interés para comprender la evolución del sistema nervioso de *Drosophila*.

Por otro lado, la integración entre locomoción y tamaño de ángulos de giro realizados al desplazarse, parece ser menor que entre locomoción y número de giros, sugiriendo que el tamaño de los ángulos de giro está controlado por un centro neurológico distinto. Estos hallazgos también aportan desde la etología a conocer la organización, funcionamiento y evolución del sistema nervioso de los adultos de *D. simulans*.

14.4 Análisis biométrico

El análisis biométrico (Tabla 4) reveló que la organización del genotipo que controla los cambios de dirección, el tamaño de tales giros y la locomoción de los adultos de las cepas Naranja y Pera de *D. simulans*, se caracteriza por interacciones de dominancia y por interacciones epistáticas entre genes aditivos y dominantes, y entre loci con relación de dominancia-recesividad. La presencia de interacción aditiva es modesta. Esta arquitectura es típica de rasgos relacionados con la adecuación biológica (Lynch y Walsh, 1998).

Los datos colectados en la naturaleza, el estudio etológico realizado y los resultados de los cruzamientos Mendelianos emprendidos en esta Tesis, apuntan los tres en el mismo sentido. Es decir, los patrones de movimiento de cada sexo tienen sentido en relación con ubicación de sitios de alimentación y con selección de sitios de postura y crianza en ambientes fraccionados y cambiantes. La

oportuna ingesta de alimento a una tasa adecuada, así como la crianza en sitios apropiados son centrales porque implican supervivencia. Es decir, mantenerse vivo hasta alcanzar la adultez y reproducirse, legando genes a la generación siguiente. Entonces, la arquitectura genotípica revelada por el análisis genético cuantitativo de la forma de moverse de los imagos de *D. simulans*, es totalmente compatible con lo que se espera de un rasgo de importancia para la adecuación biológica.

Por contraste con la segregación de genes aditivos, la dominancia y la epistasis reducen la varianza fenotípica (Lynch y Walsh, 1998), de manera que un importante número de individuos de ambos sexos, en cada generación, comparten fenotipos. Para clarificar porqué es importante la epistasis en los rasgos relacionados con la adecuación biológica, menciono aquí el ejemplo clásico de dos pares de genes alelos epistáticos complementarios. En este ejemplo los cruzamientos entre individuos heterocigotos para dos pares de alelos no originan la segregación genotípica clásica informada por Gregorio Mendel. Es decir, cuatro fenotipos en la proporción 9 : 3 : 3 : 1, sino la proporción 9 : 7. Es decir la epistasis complementaria entre genes dominantes de dos loci, reduce en un 50% la variabilidad fenotípica (ver en Sinnott, Dunn y Dobzhansky, 1972, la pág. 118). Estudios futuros deberían centrarse en investigar en que cromosomas de *D. simulans* se ubican los genes epistáticos y dominantes relacionados con los patrones de movimiento estudiados en esta Tesis. Este tipo de estudio aportará mayor precisión a comprender la epistasis detectada en mi investigación.

14.5 Heredabilidad en sentido amplio

El cálculo de heredabilidades en sentido amplio (Tabla 5), muestra un claro dimorfismo sexual. Es decir, las heredabilidades en sentido amplio tienden a ser mayores en hembras que en machos (Tabla 5). Tal vez los argumentos discutidos más arriba se aplican también a estos guarismos. Es decir, las presiones selectivas en los huertos analizados son mayores para las formas de conducta de las hembras que de los machos, debido a que la forma de trasladarse de un lugar a otro de las hembras tiene un mayor número de consecuencias que en el caso de machos. Estudios futuros deberían abocarse también a esclarecer las causas que determinan el dimorfismo entre los sexos para las conductas estudiadas en esta Tesis.

14.6 Consideraciones finales

Las especies del género *Drosophila*, particularmente *D. melanogaster* y *D. simulans*, han sido esenciales para comprender los principios de la genética. Por ejemplo, la naturaleza de los genes, el enlace genético y la segregación y recombinación de cromosomas. El DNA de *D. melanogaster* fue el primero de los DNA eucariontes en ser clonado y caracterizado (ver por ejemplo *Drosophila* Board White Paper 2009). En el caso de diversos problemas de la neurobiología, como el estudio de ritmos circadianos y aprendizaje y memoria, también *Drosophila* y en particular *D. melanogaster* tuvieron y tienen un rol muy importante. Por contraste, impresiona la poca investigación sobre la conducta en la naturaleza de adultos y larvas de *Drosophila* (ver para una revisión a Soto-Yéber y col.,

2018). Las características de la organización y funcionamiento del sistema nervioso tienen sentido en el mundo donde viven los animales. Sin embargo, en el género *Drosophila* se comprende muy poco, por ejemplo, en qué circunstancias en la naturaleza el aprendizaje aporta a la adaptación biológica de las especies del género.

Al estudiar etológicamente los patrones de movimiento de los sexos, he tratado de comprender de qué manera la conducta aporta a la adaptación a ambientes insulares y heterogéneos. Es así como mis estudios en terreno me han llevado a conocer mejor la historia natural de varias de las especies del género. Me he formado la opinión que, para comprender la conducta de los adultos en la naturaleza, es esencial tener siempre presente el cambiante mundo de los huertos frutales. Estos hábitats son un desafío para el sistema nervioso que debe capturar y procesar estímulos que cambian momento a momento. Por otro lado, al estudiar cuantitativamente la cambiante ecología de los sitios de crianza de *Drosophila* pude comprender por qué poblaciones de *D. simulans* pueden acumular diferencias genotípicas para patrones de movimiento involucrados en búsqueda y selección de sitios de alimentación y de reproducción. Los huertos frutales son heterogéneos y están conformados por un número de microhábitats. Estas circunstancias podrían favorecer una rápida evolución de patrones de conducta como los estudiados en esta Tesis.

15 Conclusiones

1.- Los adultos de las dos poblaciones de *D. simulans* examinadas en esta tesis, se asientan, cada población, en un huerto frutal ecológicamente diferente como son los de naranjas y de peras.

2.- Estos huertos se diferencian en temperatura ambiental, temperatura interior de cada tipo de unidad frutal, patrones de fermentación y acidez/alcalinidad. Sin embargo, ambos tipos de frutas se asemejan en la cantidad de azúcares por fruto.

3.- En acuerdo con las diferencias ecológicas referidas en el punto anterior, los adultos de las poblaciones de *D. simulans* de cada huerto, exhiben diferencias substanciales en la forma como se mueven.

4.- Hay un dimorfismo sexual para la manera de moverse en cada huerto, expresado en diferencias de locomoción y en número y tamaño de los giros realizados para cambiar de dirección.

5.-El dimorfismo sexual se interpreta como producto de la adaptación diferencial de cada sexo a los hábitats de cada huerto frutal.

6.- Las diferencias entre individuos del mismo sexo, pero de diferente huerto, se interpretan en relación con diferencias ecológicas en patrones de fermentación de cada tipo de fruta: un sitio de fermentación en las naranjas, tres a cuatro lugares en las peras.

7.- Las diferencias fenotípicas en patrones de movimiento tienen un correlato genotípico. Entre los sexos de las dos poblaciones hay diferencias genotípicas importantes.

8.- Las interacciones entre genes no alelos son principalmente entre genes aditivos y dominantes y entre dominantes de diferentes loci.

9.- Estas interacciones se expresan en heredabilidades del orden de 16-18 % en machos y entre 23 – 24 % en hembras.

16 Bibliografía

1. Alvarez E, Del Pino F, Jara L, Godoy-Herrera R. 2017. The genetics and development of mandibles and hypopharyngeal sclerite and cornua in larvae of *Drosophila gaucha*. PLOS ONE 12(10):e185054. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0185054>.
2. Ashburner M, Golic KG, Hawley RS. 2005. *Drosophila*. A laboratory handbook. Cold Spring Harbor Laboratory Press, NY, USA.
3. Batista MRD, Uno F, Chaves RT, Rosa CA, Klaczko LB. 2017. Differential attraction of *Drosophilids* to banana baits inoculated with *Sacharomyces cerevisiae* and *Hansenias porauvarum* within a neotropical forest remnant. PeerJ5:e3063; DOI:10.7717/peerj.3063.
4. Bell WJ. 1991. Searching behaviour. The behavioural ecology of finding resources. Chapman and Hall. London, UK.
5. Beltramí M, Medina-Muñoz MC, Del Pino F, Ferveur J-F, Godoy-Herrera R. 2012. Chemical cues influence pupation behavior of *Drosophila simulans*

and *Drosophila buzzatii* in nature and in the laboratory. PLoS ONE 7:e39393-DOI: 10.7717/journal.pone.003939

6. Brncic D. 1992. Abundancia, distribución y estacionalidad de adultos de las especies cosmopolitas del género *Drosophila* (Diptera, Drosophilidae) en Chile. Acta Entomol. Chilena, 17: 11 – 19.
7. Brncic D. 1970. Studies on the evolutionary biology of Chilean species of *Drosophila*. Essays in Evolution and Genetics in Honor of Theodosius Dobzhansky. Meredith Corporation.
8. Brncic, D. 1987. Coexistencia de diferentes especies de *Drosophila* en frutas fermentadas naturalmente. Medio ambiente, 8(2): 3-9
9. Budnik, M. y Brncic. 1975. Effects of larval biotic residues on viability in four species of *Drosophila*. Evolution 29: 777-780
10. Carson, H.L. 1971. The ecology of *Drosophila* breeding sites. University of Hawaii. H.L. Lyon. Arboretum Lecture. Number two. Hawaii
11. Del Pino F, Jara C, Pino L, Godoy-Herrera R. 2014. The neuro-ecology of *Drosophila* pupation behavior. PLoS ONE <http://dx.doi.org/01371/journal.pone.0102159>.
12. Del Pino F, Jara C, Pino L, Medina-Muñoz M, Alvarez E, Godoy-Herrera R. 2015. The Identification of Congeners and Aliens by *Drosophila* Larvae. PLoS ONE. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0136363>

13. Falconer DS, Mackay TFC. 1996. Quantitative genetics. Fourth Edition. Longman Group Ltd, Edinburgh, Scotland.
14. FlyBase. Drosophila Board White Paper. 2009. En: http://flybase.bio.indiana.edu/static_pages/news/whitepapers/DrosBoardWP2007.pdf
15. Godoy-Herrera R, Burnet B, Connolly K, Gogarty J. 1984. The development of larval locomotor activity of *Drosophila melanogaster*. *Heredity*, 52: 63 – 75.
16. Godoy- HerreraR. 1994. Desarrollo y genética de patrones de movimiento en larvas del género *Drosophila*. *Rev. Chilena Ent.*, 21: 171-174.
17. Card G, Dickinson M. 2008. Visually mediated motor planning in the escape responses of *Drosophila*. *Curr. Biol.*, 18: 1300 – 1307.
18. Kearsley ML, Pooni HS. 1996. Genetical analysis of quantitative traits. Chapman and Hall, London, UK.
19. Klein M, Afonso B, Vonner AJ, Hernandez-Nunez L y col. 2014. Sensory determinants of behavioral dynamics in *Drosophila* thermotaxis. *Proc. Nat. Acad. Sc.*, doi/10.1073/pnas.1416212112
20. Levins R. y MacArthur R.H. 1967. The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species. *Am. Nat.* 101:377-385
21. Lihoreau M, Poissonnier L, Guillaume I, Dussutour A. 2016. *Drosophila* females trade off good nutrition with high-quality oviposition sites when choosing foods. *J. Exp. Biol.*, 219: 2514-2524

22. Lynch M. Walsh B. 1998. Genetics and analysis of quantitative traits. Sinauer Associates Inc, Sunderland, MA, USA.
23. Mackay TFC. 2014. Epistasis and quantitative traits: using model organisms to study gene – gene interactions. Nat. Rev. Genet., 15: 22 – 33.
24. Mackay TFC, Richards S, Gibbs RA. 2012. The *Drosophila melanogaster* genetic reference panel. Nature, 482: 173 – 178.
25. Markow T. 2015. The secret lives of *Drosophila* flies. eLife, 4: e06793. DOI: 10.7554/eLife:06793.
26. Markow T, O'Grady PM. 2005. *Drosophila*. A guide to species identification and use. Elsevier, NY, USA.
27. Mather K, Jinks JL. 1971. Biometrical genetics. Chapman and Hall, London, UK
28. Mayr E. 1963. Animal species and evolution. The Belknap Press Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, USA.
29. Powell JR. 1997. Progress and prospects in evolutionary biology. The *Drosophila* model. Oxford University Press, Oxford, UK.
30. Shorrocks B. y Rosewell J. 1987. Spatial patchiness and community structure: coexistence and guild size of *Drosophilids* on ephemeral resources. Organization of communities: past and present (Ed. By J.H.R.Gee y P.S Giller) pp 29-51 Blackwell Scientific Publications, Oxford UK.

31. Sinnott, E. Dunn. L.C., Dobzhansky T.1972. Principios de genética. Editorial OMEGA. pp.118
32. Soto-Yéber L, Soto Ortiz J, Godoy P, Godoy-Herrera R. 2018. The behavior of adult *Drosophila* in the wild. PLOS ONE: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0209917>.
33. Robert R. Sokal, F. James Rohlf.1981. Biometry: The Principles and Practices of Statistics in Biological Research Third (3rd) Edition
34. Takeshil, Hitoshi S, Vosshall LB. 2010. Topographic mapping – the olfactory system. Cold Spring Harbor Perspectives in Biology, 2: a0011776.
35. Zar J.H. 1999. Biostatistical analysis. Prentice Hall, New York, USA.

17 Anexos

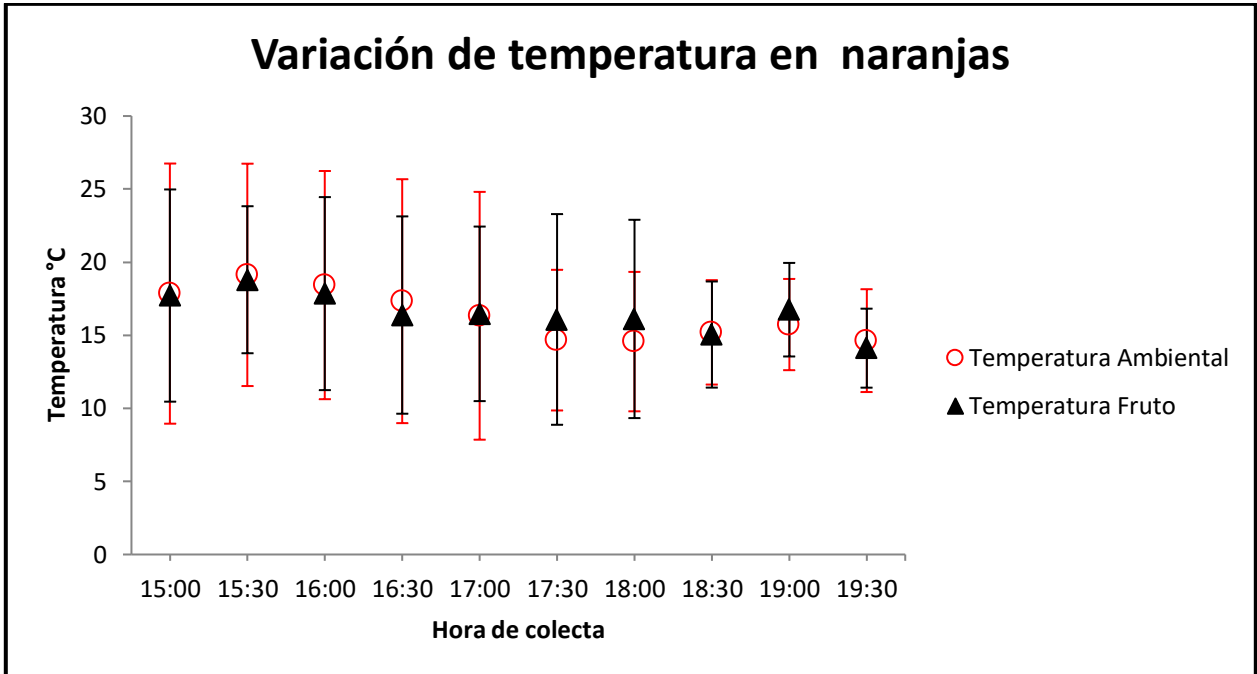


Figura 18. Variación de temperatura ambiental e interior de naranja. Las barras corresponden a las desviaciones estándar. Barra de desviación estándar rojo (Temperatura Ambiental) negro (Temperatura fruto). Los datos corresponden a los valores promedios (\bar{X}) de las muestras. Se puede observar que las temperaturas internas de los frutos y las temperaturas ambientales no varían a medida que transcurre el día.

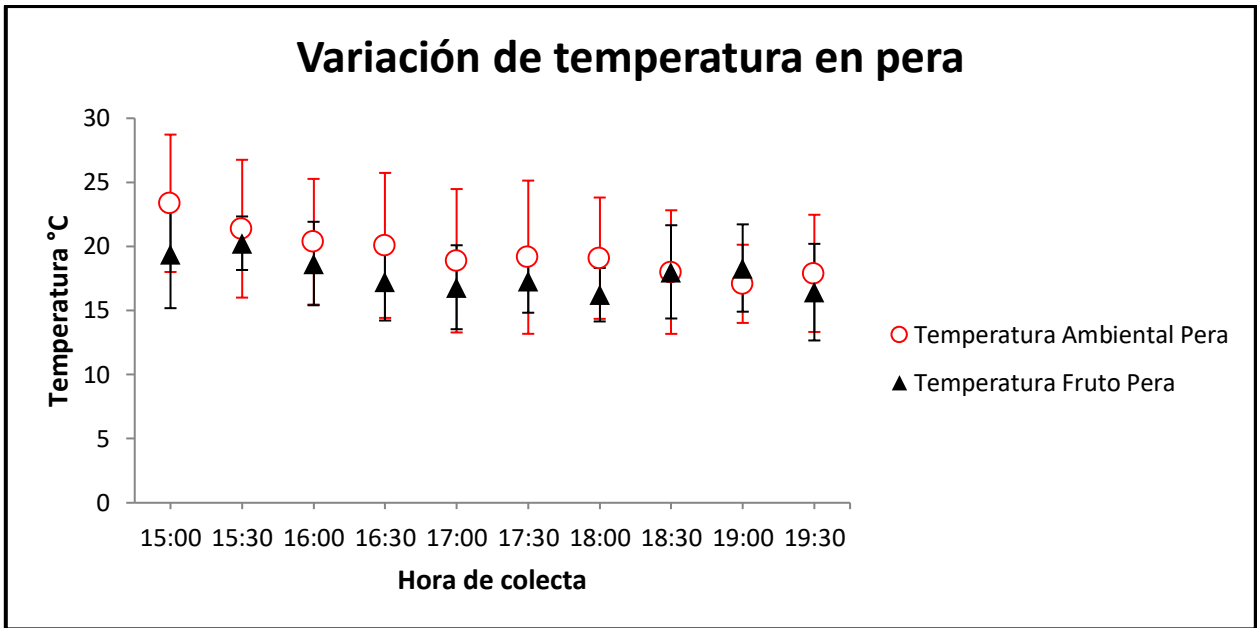


Figura 19. Variación de temperatura ambiental e interior de pera. Las barras corresponden a las desviaciones estándar. Barra de desviación estándar rojo (Temperatura Ambiental) negro (Temperatura fruto). Los datos corresponden a los valores promedios (\bar{X}) de las muestras. Se puede observar que las temperaturas ambientales, sobrepasan la temperatura interna de los frutos desde las 15:00 hrs. hasta las 18:00 hrs.. Luego a las 18:30 éstas se equiparan al finalizar la tarde.

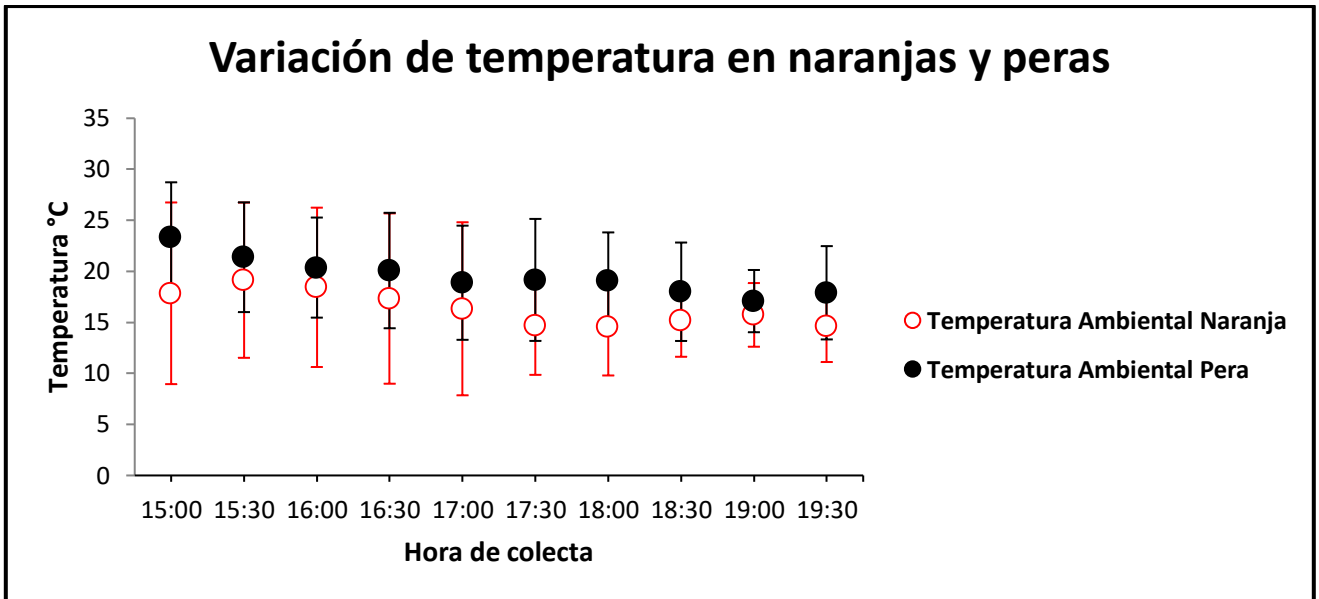


Figura 20. Comparación temperatura ambiental en los huertos de naranja y pera. Las barras corresponden a las desviaciones estándar. Barra de desviación estándar rojo (Temperatura Ambiental Naranja) negro (Temperatura Ambiental Pera). Los datos corresponden a los valores promedios (\bar{X}) de las muestras. Se observa las temperaturas ambientales de los huertos de naranja y pera. Estas fueron medidas en los meses de mayo-julio (pera) y agosto-octubre (Naranja). Se vislumbra, que las temperaturas medidas en los huertos de pera son mayores a las de los huertos de naranja.

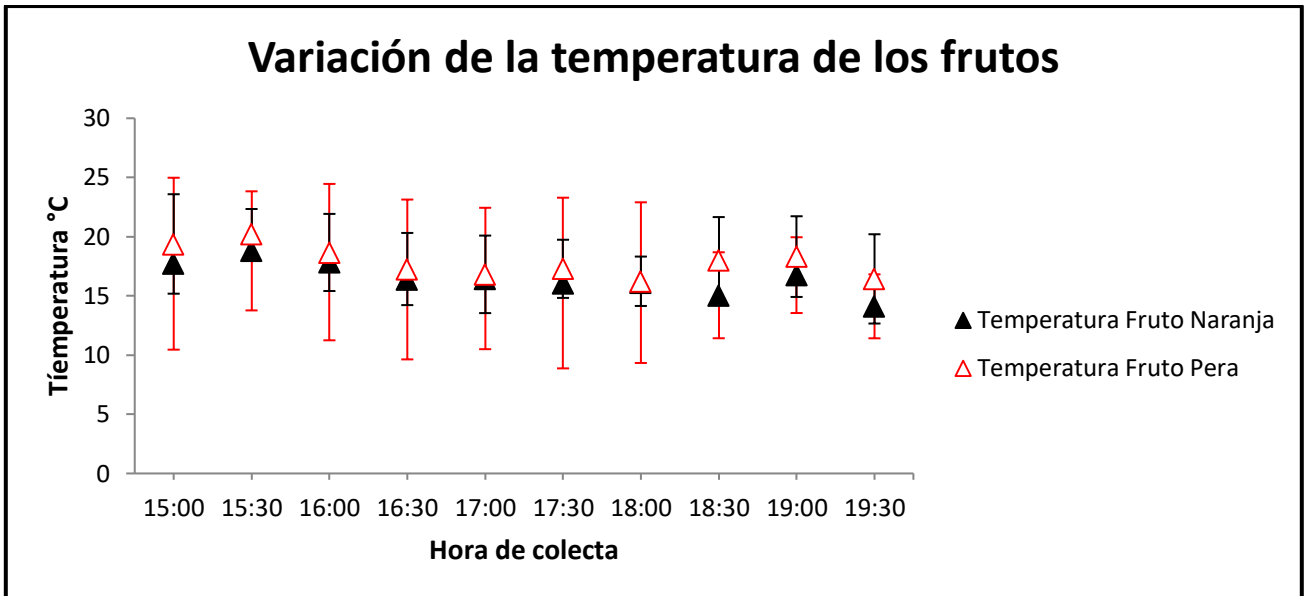
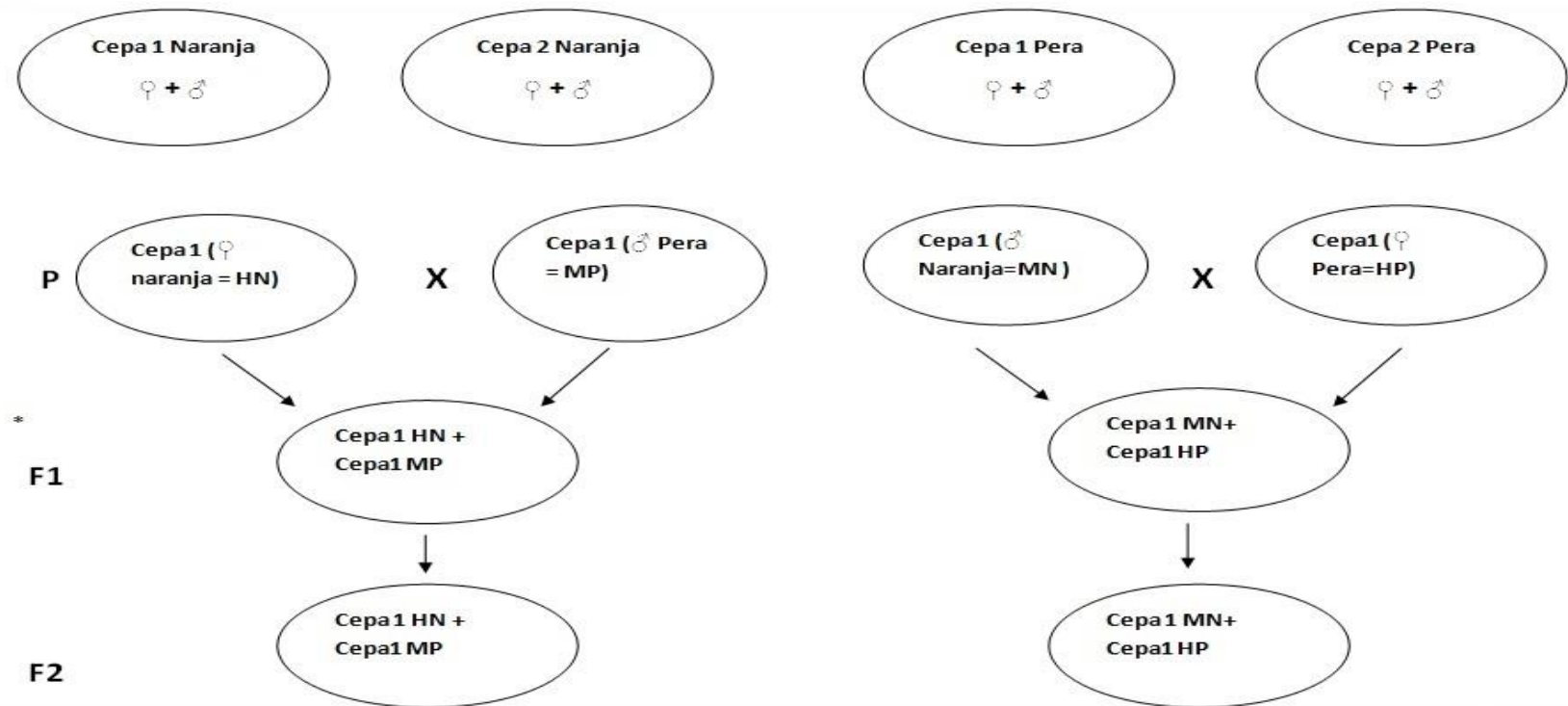
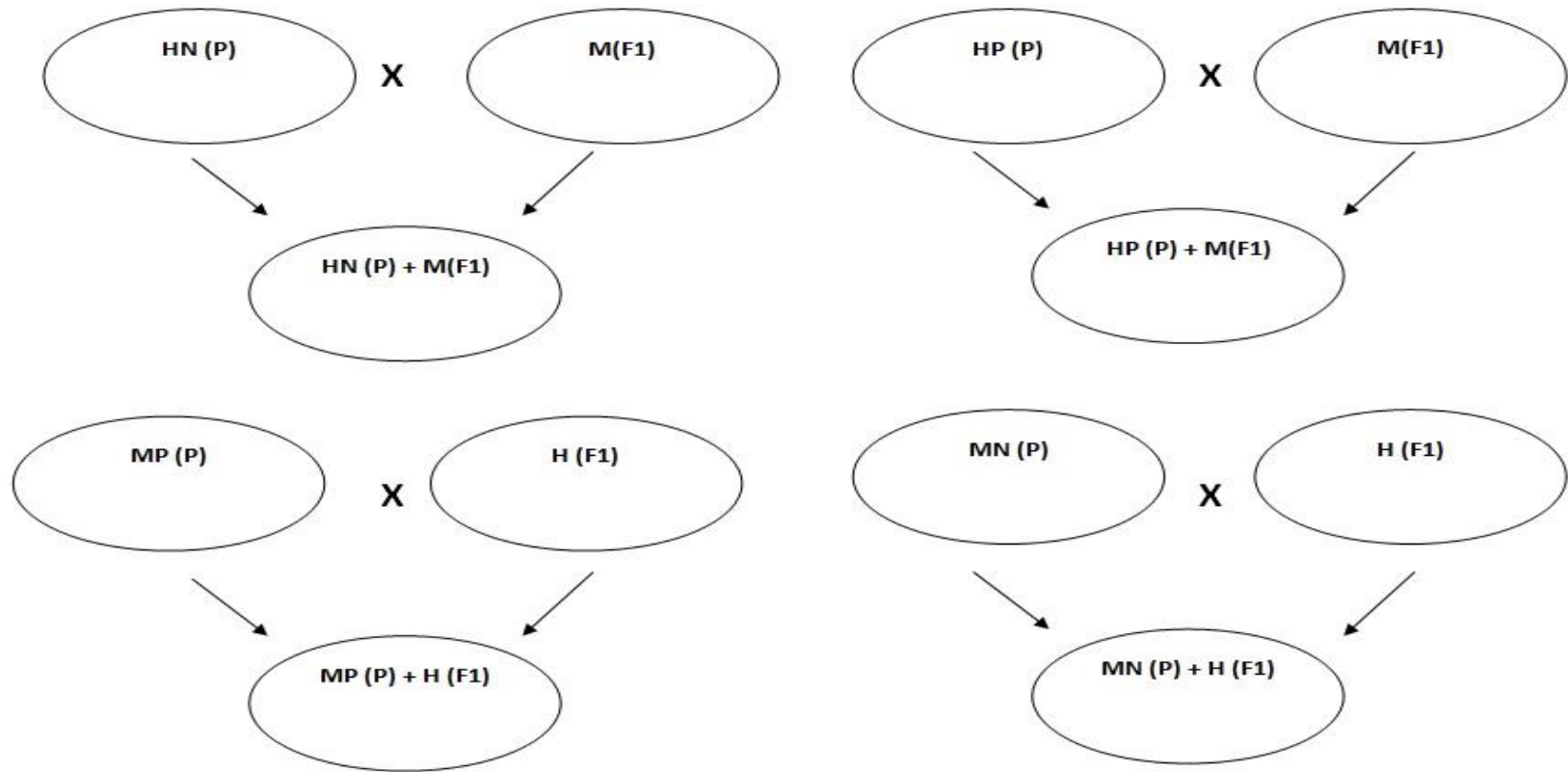


Figura 21. Comparación temperatura de los frutos en los huertos de naranja y pera. Las barras corresponden a las desviaciones estándar. Barra de desviación estándar rojo (Temperatura Interior Pera) negro (Temperatura Interior Naranja). Los datos corresponden a los valores promedios (\bar{X}) de las muestras. Se observa las temperaturas internas de los frutos de naranjas y peras. Estas muestran temperaturas parecidas a medida que transcurre el día.



(H) Hembra , (♀)Hembra, (M) Macho, (♂) Macho, (P) Parental, (F₁) Generación 1, (F₂) Generación 2, (MN) Macho naranja,(MP)Macho Pera, (HN) Hembra naranja, (HP) Hembra pera.

Figura 22. Cruzamientos de las cepas. Cruce recíproco de machos y hembras vírgenes de las cepas formadas con individuos emergidos, respectivamente, de naranjas y de peras. Se observan los cruces de las generaciones Parentales, F₁ y F₂.



(H) Hembra, (M) Macho, (P) Parental, (F1) Generación 1, (F2) Generación 2, (MN) Macho naranja,(MP)Macho Pera, (HN) Hembra naranja, (HP) Hembra pera.

Figura 23. Retrocruzamiento o cruzamiento retrógrado. Se realizaron cuatro cruzamientos, machos y hembras de una de las F₁ con el sexo opuesto de la cepa parental cuya madre era de la cepa naranja. Adicionalmente, machos y hembras de la otra F₁ con el sexo opuesto de la cepa parental cuya madre era de la cepa pera.

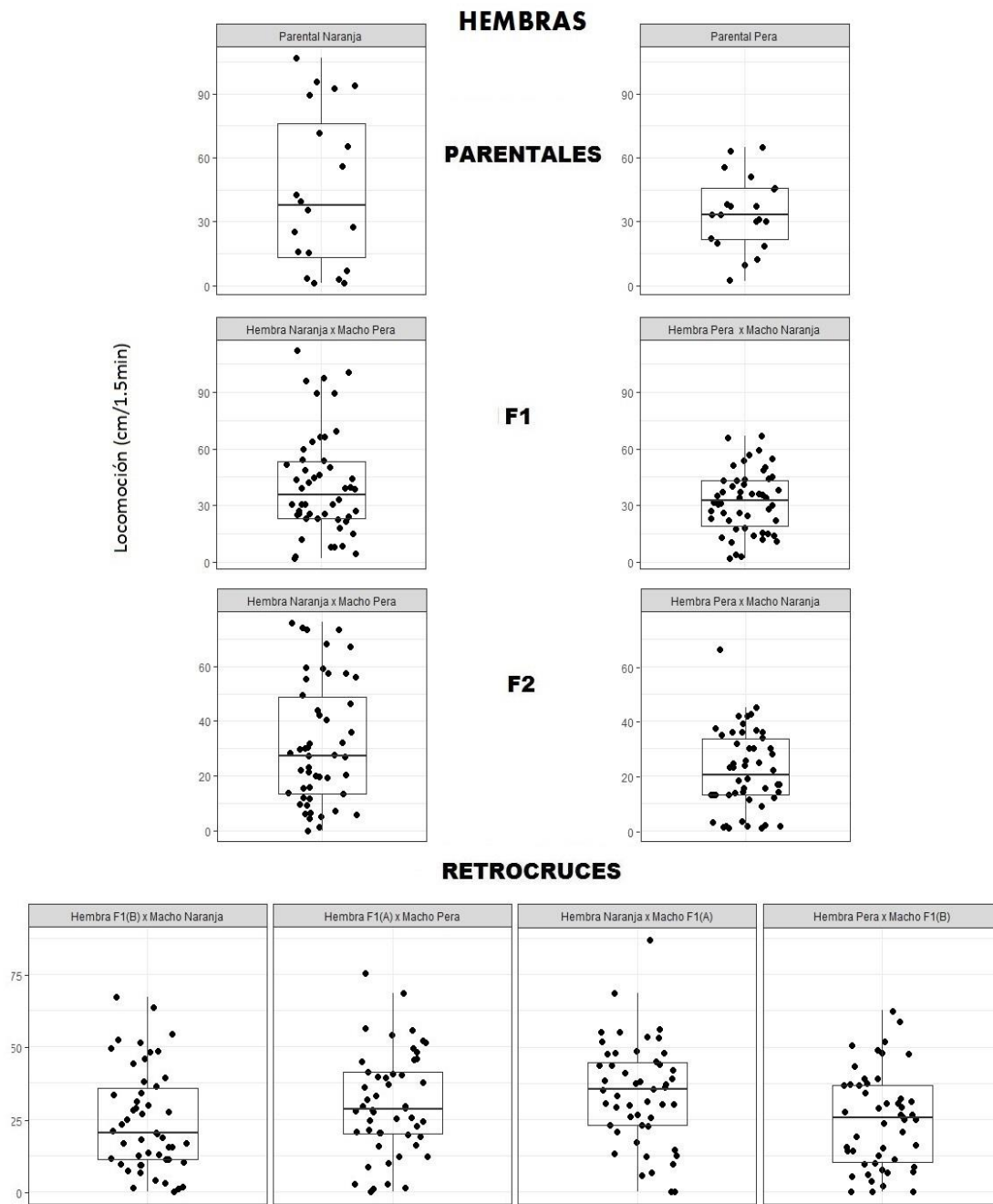


Figura 24. Locomoción expresada en distancia recorrida (cm) en 1.5 min, realizados por hembras de las cepas parentales Naranja y Pera, de ambas F₁ recíprocas, de las también recíprocas F₂ y de cuatro cruzamientos retrógrados. En éstos la letra A corresponde al cruzamiento de Macho Pera x Hembra Naranja y B al cruzamiento de Macho Naranja x Hembra pera.

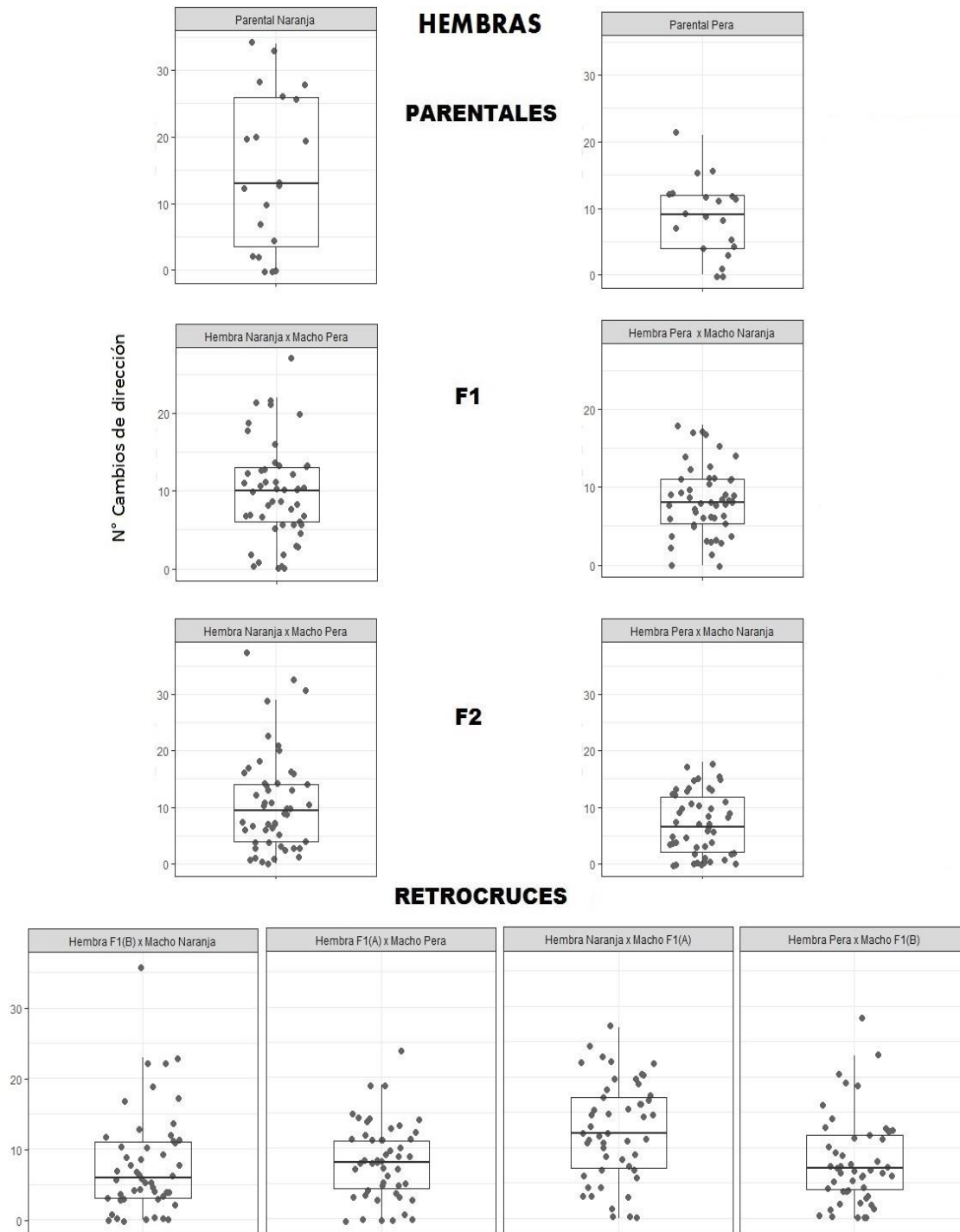


Figura 25. Número de cambios de dirección, realizados por hembras de las cepas parentales Naranja y Pera, de ambas F₁ recíprocas, de las también recíprocas F₂ y de cuatro cruzamientos retrógrados. En estos la letra A corresponde al cruzamiento de Macho Pera x Hembra Naranja y B al cruzamiento de Macho Naranja x Hembra pera.

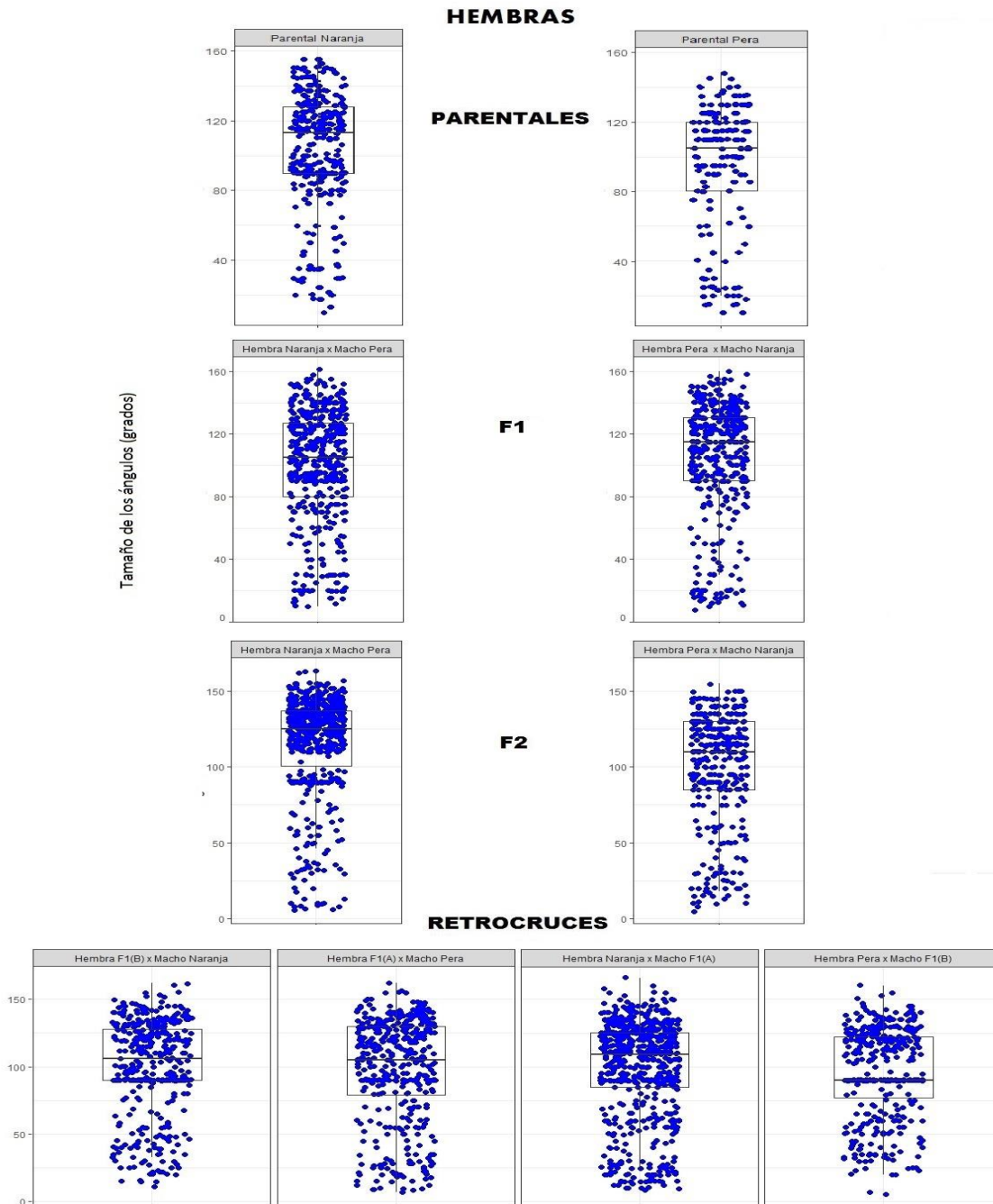


Figura 26. Tamaño de los ángulos en hembras, registrados a partir de las cepas parentales Naranja y Pera, de ambas F_1 recíprocas, de las también recíprocas F_2 y de cuatro cruzamientos retrógrados. En estos la letra A corresponde al cruzamiento de Macho Pera x Hembra Naranja y B al cruzamiento de Macho Naranja x Hembra pera.

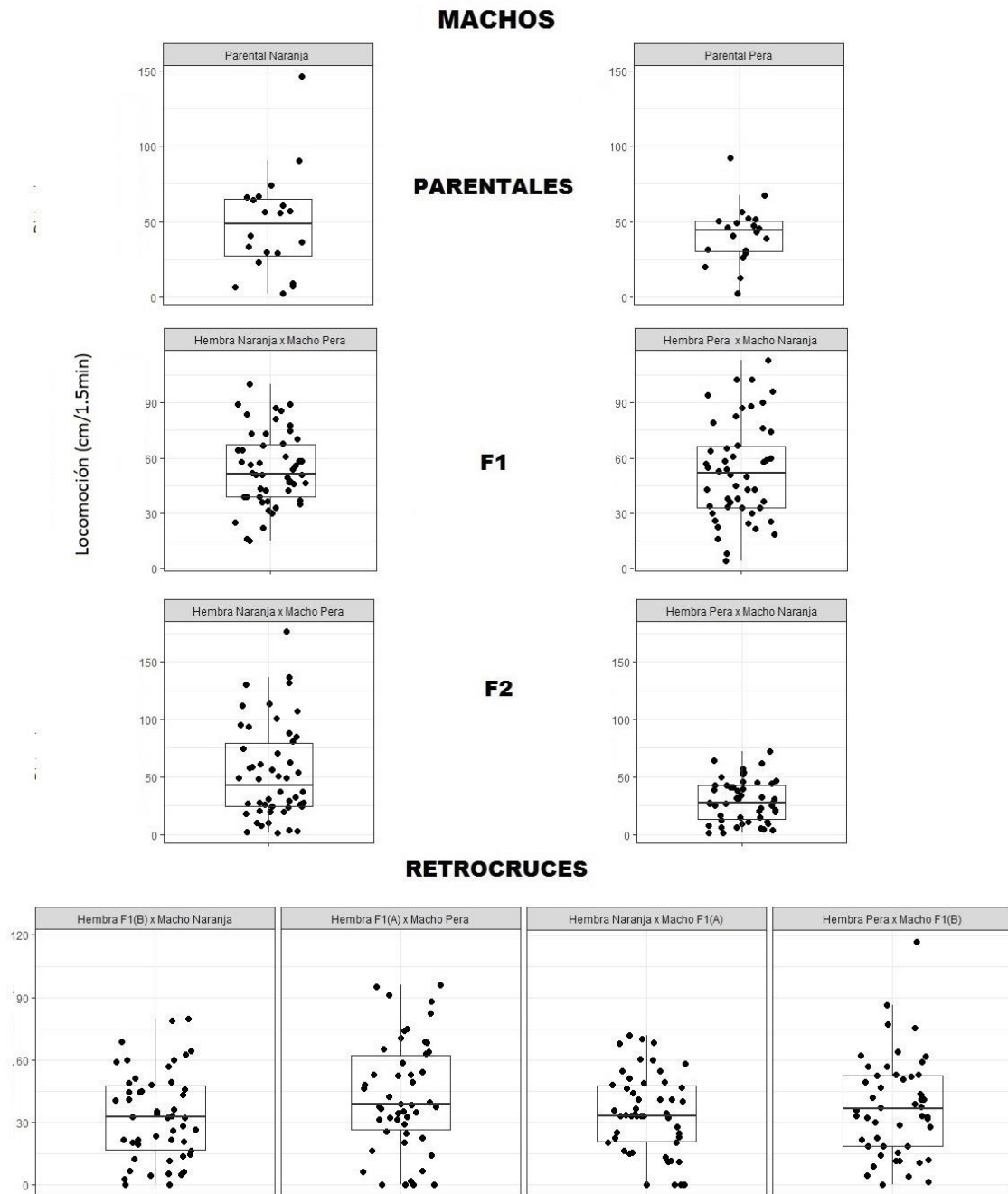


Figura 27. Locomoción expresada en distancia recorrida (cm) en 1.5 min, realizados por machos de las cepas parentales Naranja y Pera, de ambas F₁ recíprocas, de las también recíprocas F₂ y de cuatro cruzamientos retrógrados. En éstos la letra A corresponde al cruzamiento de Macho Pera x Hembra Naranja y B al cruzamiento de Macho Naranja x Hembra pera.

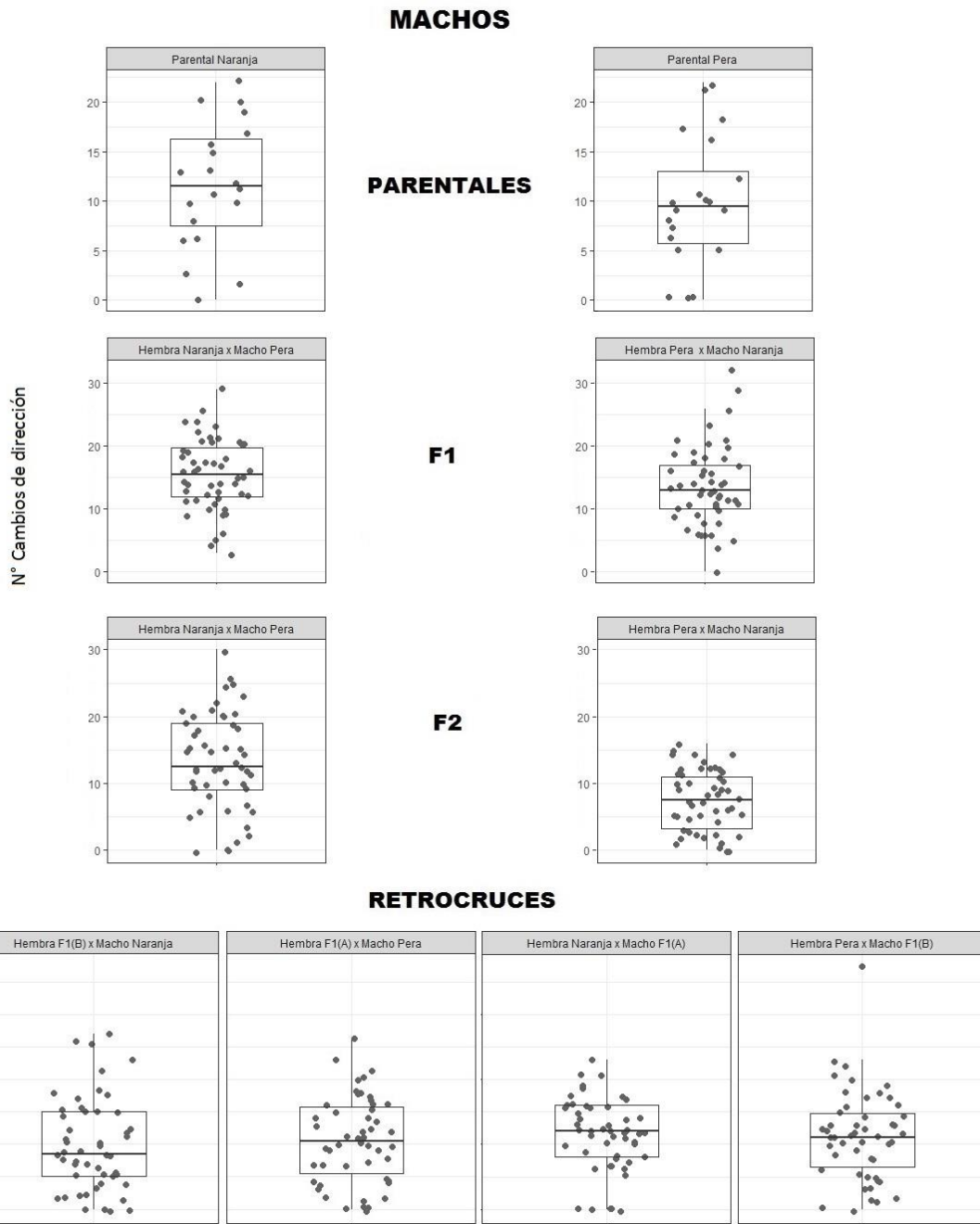


Figura 28. Número de cambios de dirección, realizados por machos de las cepas parentales Naranja y Pera, de ambas F_1 recíprocas, de las también recíprocas F_2 y de cuatro cruzamientos retrógrados. En estos la letra A corresponde al cruzamiento de Macho Pera x Hembra Naranja y B al cruzamiento de Macho Naranja x Hembra pera.

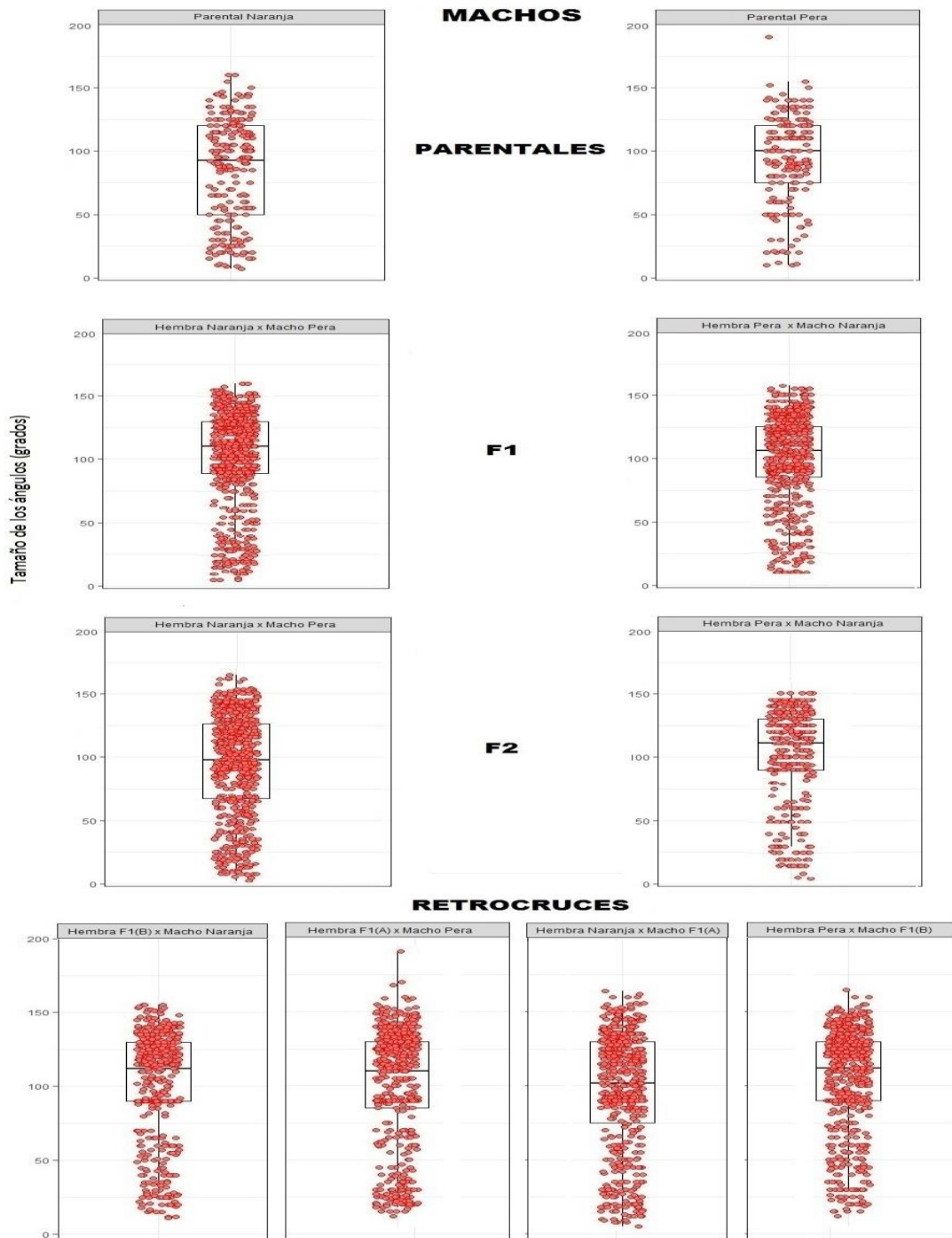


Figura 29. Tamaño de los ángulos en machos, registrados a partir de las cepas parentales Naranja y Pera, de ambas F_1 recíprocas, de las también recíprocas F_2 y de cuatro cruzamientos retrógrados. En estos la letra A corresponde al cruzamiento de Macho Pera x Hembra Naranja y B al cruzamiento de Macho Naranja x Hembra pera.

Tabla S1. Prueba de normalidad Shapiro wilk. Se observa el valor de la probabilidad (p-val) de las cinco variables analizadas. Se puede inferir que ninguna de estas variables se distribuye de manera normal (p-val>0.05).

	Naranja	Pera
Variable	W	p-val *
Brix	0.91853	1.98E-06
Penetrómetro	0.94539	0.0001006
pH	0.81582	5.94E-11
T° Fruto	0.93304	1.50E-05
T° Ambiente	0.9084	5.41E-07

Nivel de significancia: p-val >0.05

W= Valores que se obtienen de las ecuaciones que usan estas pruebas y que permiten calcular la probabilidad. El valor de probabilidad es la probabilidad de encontrar un valor mayor o igual que W

Tabla S2. Valores de porcentaje de azúcares, maduración, pH, y temperatura de naranjas y peras y del hábitat correspondiente. Min, valor mínimo; max, valor máximo; Q1, cuartil 1; Q3, cuartil 3; n, número de unidades medidas.

Variable	Min	Q1	Mediana	Q3	Max	Promedio	Desviación	
							estándar	n
% Azúcares en naranja	6.00	10.00	10.50	12.00	16	10.90	1.98	60
% Azúcares en pera	9.00	10.00	11.00	12.00	13	11.07	1.01	60
Naranja madura	0.30	0.70	1.00	1.40	2	1.05	0.43	60
Pera madura	0.20	0.48	0.60	0.90	1.6	0.70	0.37	60
pH Naranja	3.00	3.00	4.00	4.00	7	4.03	1.23	60
pH Pera	2.00	2.00	3.00	3.00	5	2.90	0.82	60
Temperatura interior naranja	9.80	12.70	15.10	18.30	31.5	16.40	5.18	60
Temperatura interior pera	10.40	15.20	17.95	19.90	26	17.70	3.32	60
Temperatura huerto naranja	9.40	13.38	15.30	16.60	34.5	16.40	6.19	60
Temperatura huerto pera	12.80	16.00	18.20	22.20	30	19.60	4.90	60

Tabla S3. Diferencias estadísticas entre las variables Distancia recorrida y cambios de dirección, medidas en las naranjas (*Citrus sinensis*) y peras (*Pyrus communis*) ; p-val indica el valor de la probabilidad que estima la significancia entre naranjas y peras para las variables indicadas. La prueba aplicada fue la U de Mann-Whitney.

Variable	Sexo	Naranja / Pera	
		W	p-val
Distancia	Machos	887	0.4025
	Hembras	1221.5	0.00004986 *
Cambios	Machos	896	0.3552
	Hembras	1239.5	0.00002297 *

Nivel de significancia: $p < 0.05^*$

W= Valores que se obtienen de las ecuaciones que usan estas pruebas y que permiten calcular la probabilidad. El valor de probabilidad es “la probabilidad de encontrar un valor mayor o igual que W

Tabla S4. Diferencias estadísticas entre las variables Distancia recorrida y cambios de dirección, medidas en las naranjas (*Citrus sinensis*) y peras (*Pyrus communis*). Las diferencias estadísticas se observan entre cepas 1 y 2 de naranjas y peras; p-val indica el valor de la probabilidad que estima la significancia entre naranjas y peras para las variables indicadas. La prueba aplicada fue la U de Mann-Whitney.

Variable	Sexo	Naranja		Pera	
		Cepa 1	Cepa 2	Cepa 1	Cepa 2
		p-val		p-val	
Distancia	Machos		0.05956		0.1595
	Hembras		0.005618*		0.008647*
Cambios	Machos		0.2334		0.0001578*
	Hembras		0.05785		0.1884*

Nivel de significancia: $p < 0.05^*$

W= Valores que se obtienen de las ecuaciones que usan estas pruebas y que permiten calcular la probabilidad. El valor de probabilidad es “la probabilidad de encontrar un valor mayor o igual que W

Tabla S5. Diferencias estadísticas entre las variables Distancia recorrida y cambios de dirección, medidas en las naranjas (*Citrus sinensis*) y peras (*Pyrus communis*). Las diferencias estadísticas se observan entre cepas 1 de peras y naranjas y cepas 2 de ambos frutos; p-val indica el valor de la probabilidad que estima la significancia entre naranjas y peras para las variables indicadas. La prueba aplicada fue la U de Mann-Whitney.

Variable	Sexo	Naranja	Pera	Naranja	Pera
		Cepa 1	Cepa1	Cepa 2	Cepa2
			p-val		p-val
Distancia	Machos		0.5831		0.372
	Hembras		0.6263		0.000002837*
Cambios	Machos		0.03933*		0.5071
	Hembras		0.1395		0.00004544*

Nivel de significancia: $p < 0.05^*$

W= Valores que se obtienen de las ecuaciones que usan estas pruebas y que permiten calcular la probabilidad. El valor de probabilidad es “la probabilidad de encontrar un valor mayor o igual que W

Tabla S6. Diferencias estadísticas entre las variables Distancia recorrida y cambios de dirección, medidas en las naranjas (*Citrus sinensis*) y peras (*Pyrus communis*). Las diferencias estadísticas se observan entre cepas 1 de naranja y 2 de pera. Además, se observan las diferencias entre cepa 2 de naranja y 1 de pera; p-val indica el valor de la probabilidad que estima la significancia entre naranjas y peras para las variables indicadas. La prueba aplicada fue la U de Mann-Whitney.

Variable	Sexo	Naranja	Pera	Naranja	Pera
		Cepa 1	Cepa 2	Cepa 2	Cepa 1
			p-val		p-val
Distancia	Machos		0.2732		0.4678
	Hembras		0.05815		0.00001312*
Cambios	Machos		0.04962*		0.00153*
	Hembras		0.04357*		0.0000144*

Nivel de significancia: $p < 0.05^*$

W= Valores que se obtienen de las ecuaciones que usan estas pruebas y que permiten calcular la probabilidad. El valor de probabilidad es “la probabilidad de encontrar un valor mayor o igual que W

Tabla S7. Diferencias estadísticas entre las variables indicadas medidas en las naranjas (*Citrus sinensis*) y peras (*Pyrus communis*) ; p-val indica el valor de la probabilidad que estima la significancia entre naranjas y peras para las variables indicadas. La prueba aplicada fue la U de Mann-Whitney.

Variable	Naranja/ Pera		W	p-val *
	Promedio ± SD			
Brix	10.9 ± 2	11.1 ± 1	1477.5	0.08
Penetrómetro	1.0 ± 0.4	0.7 ± 0.4	2641	9.42E-06*
pH	4.0 ± 1.2	2.9 ± 0.8	2798.5	3.02E-08*
T° Fruto	16.4 ± 5.2	17.7 ± 3.3	1227	0.002*
T° Ambiente	16.4 ± 6.2	19.6 ± 4.9	1014	3.67E-05*

Nivel de significancia: $p < 0.05^*$

W= Valores que se obtienen de las ecuaciones que usan estas pruebas y que permiten calcular la probabilidad. El valor de probabilidad es “la probabilidad de encontrar un valor mayor o igual que W

|