



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE
MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

EFFECTO DE LA DISTANCIA EN LA RESPUESTA EVOCADA
POR LA LUZ ROJA EN *DROSOPHILA melanogaster*.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE

BIÓLOGO

P R E S E N T A:

SALVADOR MERCADO PEDROZA

TUTOR: Dra. PATRICIA RAMOS MORALES

MÉXICO, D.F.

2011



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS
Secretaría General
División de Estudios Profesionales

Votos Aprobatorios

ACT. MAURICIO AGUILAR GONZÁLEZ

Jefe de la División de Estudios Profesionales

Facultad de Ciencias

Presente

Por este medio hacemos de su conocimiento que hemos revisado el trabajo escrito titulado:

Efecto de la distancia en la respuesta evocada por la luz roja en *Drosophila melanogaster*

realizado por Mercado Pedroza Salvador con número de cuenta 0-7115588-9 quien ha decidido titularse mediante la opción de tesis en la licenciatura en **Biología**. Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Propietario Dr. Manuel Miranda Anaya

Propietario M. en C. Alfonso José Vilchis Peluyera

Propietario Dra. Patricia Ramos Morales
Tutora

Suplente Dr. José Armando Muñoz Moya

Suplente Biól. Hugo Rivas Martínez

Atentamente,

“POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU”

Ciudad Universitaria, D. F., a 16 de noviembre de 2010

EL COORDINADOR DEL COMITÉ ACADÉMICO DE LA LICENCIATURA EN BIOLOGÍA

DR. PEDRO GARCÍA BARRERA

Señor sinodal: antes de firmar este documento, solicite al estudiante que le muestre la versión digital de su trabajo y verifique que la misma incluya todas las observaciones y correcciones que usted hizo sobre el mismo.

MAG/CZS/cigs

Hoja de Datos del Jurado

1. Datos del alumno

Mercado
Pedroza
Salvador
52 86 25 79
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
071155889

2. Datos del tutor

Doctora
Patricia
Ramos
Morales

3. Datos del sinodal 1

Doctor
Manuel
Miranda
Anaya

4. Datos del sinodal 2

M. en C.
Alfonso José
Vilchis
Peluyera

5. Datos del sinodal 3

Dr.
José Armando
Muñoz
Moya

6. Datos del sinodal 4

Biól.
Hugo
Rivas
Martínez

7. Datos del trabajo escrito

Efecto de la distancia en la respuesta evocada por la luz roja en *Drosophila melanogaster*.
62 p
2011

Índice.

	Página.
➤ Resumen.....	3-5
➤ Introducción.....	6-14
➤ Visión.....	15-20
➤ Justificación.....	21
➤ Objetivos.....	22
➤ Hipótesis.....	22
➤ Material y método.....	23-25
➤ Exposición.....	25-27
➤ Resultados.....	28-40
➤ Discusión.....	41-47
➤ Conclusiones.....	48-49
➤ Exploración de futuros estudios.....	49
➤ Bibliografía.....	50-56

RESUMEN

Los organismos obtienen a través de los órganos sensoriales información que continuamente se produce en el mundo externo y en el interno. Tales órganos sólo alcanzan a percibir un rango muy limitado del infinito espectro de fuerzas del entorno físico. En los estadios iniciales de la evolución. Las especies desarrollaron mecanismos comunes dirigidos a la captación de fuerzas físicas, luz, temperatura, campos magnéticos y eléctricos, así como una amplia variedad de sustancias químicas. Los distintos tipos de receptores que han ido apareciendo a lo largo de la evolución y su margen de trabajo, explica por qué las distintas especies exhiben capacidades sensoriales variables. La visión, siendo uno de los sentidos más esenciales para los organismos se ha ido adaptando a los entornos cambiantes. En los insectos se conocen varios tipos de fotorreceptores capaces de percibir diferentes longitudes de onda, cómo son los ocelos dorsales, los ocelos laterales o stemmata, el órgano de Hofbauer-Buchner y los ojos compuestos.

En *Drosophila melanogaster*, diferentes estudios acerca de su capacidad de fotorrecepción indican que percibe longitudes de onda desde 345 a 520nm. En el presente trabajo se estudió la respuesta fototáctica de la mosca del vinagre *Drosophila melanogaster* evocada por el color rojo (620nm), el estímulo se ubicó a distancia variable. Se comparó la respuesta a la luz roja entre diferentes cepas seleccionadas previamente durante dos años-, que fueron utilizadas a doble ciego: moscas seleccionadas por mostrar mayor respuesta hacia el color rojo (cepas positivas), moscas con menor respuesta al color rojo (cepa negativa), y moscas silvestres que no han sido seleccionadas (cepa neutra). Estudios previos indican que la respuesta evocada podría relacionarse con otros marcadores fenotípicos como las alas miniatura, por lo que se exploró si la respuesta se modificaba en moscas con y sin alas.

Los resultados indican que las moscas presentan diferencias significativas a la respuesta del color rojo entre las cepas utilizadas por sexo. Las hembras no mostraron una respuesta diferente en

relación con la distancia, pero en los machos sí hubo ligeras diferencias, aunque éstas no lograron ser significativas. Para descartar si las alas están involucradas en la respuesta al color rojo (620nm) se compararon las respuestas de las moscas con y sin alas, encontrándose diferencias significativas en la respuesta obtenida al eliminar las alas ($p < 0.05$). Es necesario continuar caracterizando la respuesta evocada por el color rojo ya que no se han reportado receptores para esta longitud de onda, sin embargo la respuesta registrada sugiere la participación de alguna estructura, probablemente asociada con las alas, ya que la respuesta evocada en moscas silvestres con alas fue claramente diferente cuando las alas fueron removidas.

INTRODUCCIÓN

Los organismos a través de la evolución han ido transformando las formas como reciben los distintos tipos de señales que emanan del medio ambiente, éstas pueden ser tanto físicas, como químicas.

Para tener una señal clara de los acontecimientos que constantemente están cambiando; los organismos se valen de sus diferentes receptores que son capaces de captar señales de su entorno y llevarlas a su medio interno, para responder en consecuencia con el tipo de información recibida. Los sistemas sensoriales están limitados en cantidad y calidad de la información que suministran. Para entender la conducta de los organismos, es necesario que nosotros entendamos los límites de sus sistemas sensoriales, los cuales, en muchas ocasiones reflejan la distribución y el comportamiento de los organismos. En suma, los sistemas sensoriales y las estrategias conductuales están relativamente determinados por la filogenia y por el medio ambiente. Por

ejemplo, los órganos visuales son de una importancia primordial para su sobrevivencia. Los ocelos se encuentran en todos los Phyla de invertebrados, su función es detectar cambios de intensidad de luz. El papel de los ocelos en los insectos sirve para orientarse en dirección de la luz polarizada y la modulación de la conducta fototáctica (Hort Mittelstaedt 1962). Wehrhahn G en 1984 realizó un experimento en el que, por un lado cubrió los ojos compuestos de *Musca domestica* y por el otro cortaron las alas de este organismo. Los resultados mostraron que el caminado y la orientación de las moscas es función de los ocelos. Los ocelos que por lo general se encuentran en los insectos adultos son tres, formando un triángulo invertido antero dorsal en la cabeza. Otro de los órganos visuales en los insectos son los ocelos laterales ó Stemmata, que se encuentran en las larvas de los insectos holometábolos y su capacidad visual radica en la detección de sombras. Consta de un lente cuticular sencillo, una córnea biconvexa, con un lente exterior y un cristalino cónico;

históricamente fueron confundidos con los ocelos, que son lentes sencillos establecidos en los adultos. El órgano de Hofbauer Buchner lo encontramos en los insectos. Es un grupo de células fotosensibles de origen larvario que permanecen hasta el estado adulto, se encuentran por debajo de los ojos compuestos y sólo captan longitudes de onda de color azul (486nm) y se les ha asociado con la regulación de la respuesta a los ciclos de luz.

Los ojos compuestos en los insectos son los que rigen la conducta visual como tal, formando una imagen clara en forma de mosaico. Los otros órganos fotorreceptores vienen siendo órganos accesorios de los cuales se valen los organismos para tener una clara conducta visual. Los ojos compuestos están formados por una cantidad variable de omatidias, que puede ir desde una, como en la hormiga obrera ponedora (*Ponera punctatissima*), hasta cerca de 50,000 que se presentan en algunas libélulas. Una omatidia está formada básicamente por un lente biconvexo, de naturaleza

cuticular, debajo de la cual existe una capa córnea transparente con funciones dióptricas, que cubre los elementos sensoriales, denominados retínula, que son un grupo de células visuales cuya regiones contiguas presentan un haz muy compacto de microvellosidades, denominado rabdomero. Éste se puede esquematizar como una varilla cilíndrica con un índice de refracción más alto que el medio que le rodea. El órgano visual u ojo, incluye además de los fotorreceptores un sistema por el que la luz incidental es adaptada y proyectada a la retina. Si la proyección da imagen se habla de visión, si no, de fotosensibilidad. El sistema visual está constituido por los elementos del órgano visual, más las estructuras neuronales que intervienen en la integración de las señales captadas. Los fotorreceptores son estructuras donde se encuentran los pigmentos que hacen posible la captación de la luz (Rodopsinas). Estructuralmente se han desarrollado dos tipos de fotorreceptores: ciliares y rabdoméricos. Lamb en 2009, sugirió que

estos fotorreceptores representan dos líneas evolutivas diferenciadas.

Los fotorreceptores de origen ciliar consisten en estructuras membranosas que derivan de estructuras ciliares (presentan corpúsculo basal), forman pilas de discos y son típicos de vertebrados aunque también se encuentran en grupos como protistas, celenterados y equinodermos.

Los fotorreceptores rabdoméricos son expansiones membranosas en forma de microvilli, formando apilamientos de microtúbulos dispuestos en forma de abanico y son típicos de invertebrados, principalmente de artrópodos. En la superficie externa del ojo, las omatidias forman facetas hexagonales o cuadradas (Fig1).

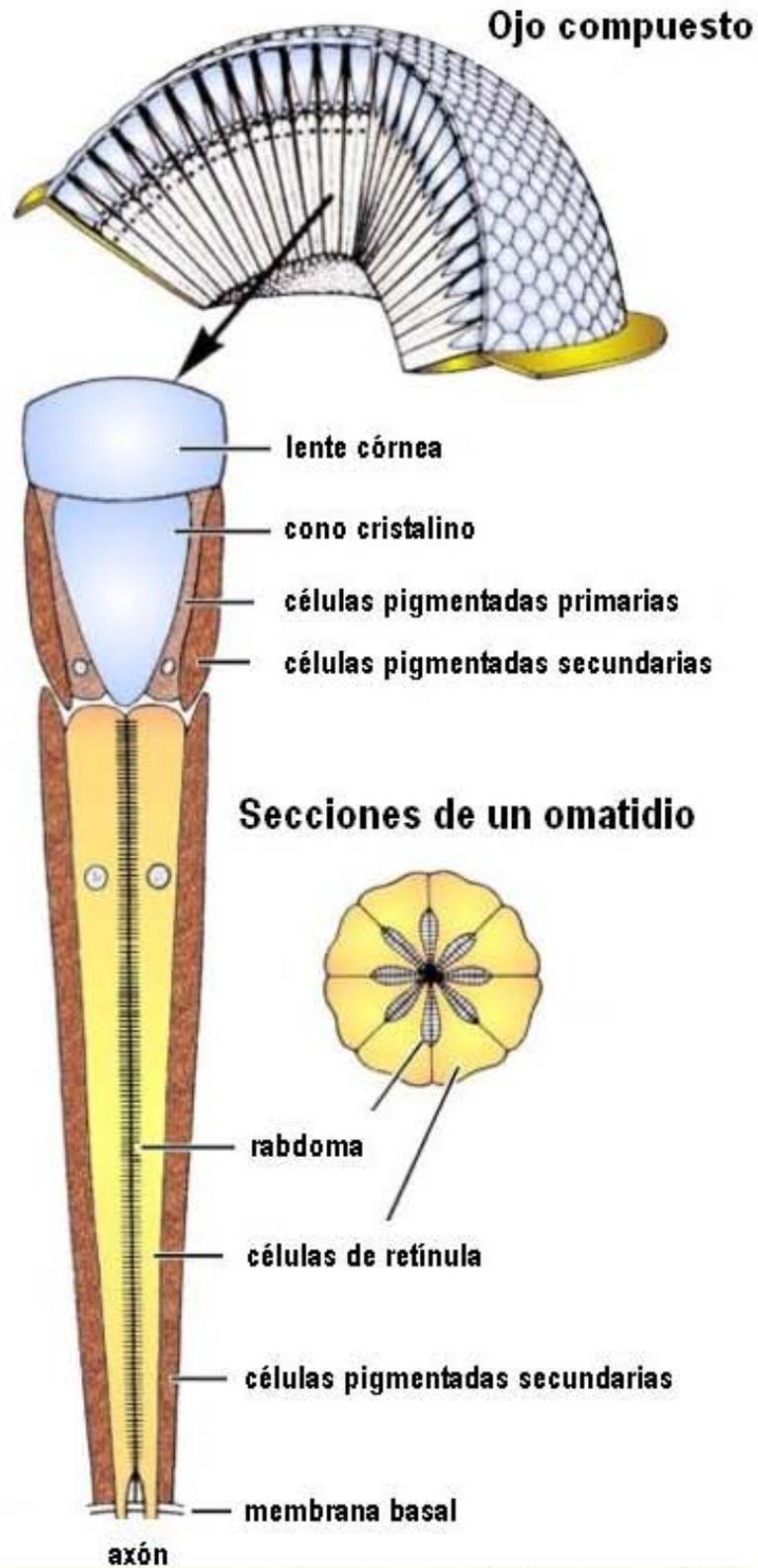


figura1. omatidio de un ojo compuesto del tipo de oposición.
Tomada ingans sensores dermicos

La fotoquímica de la visión consiste en un conjunto de procesos que desencadena la luz al incidir sobre la retina. Los pigmentos visuales fotosensibles son similares en vertebrados e invertebrados y reciben el nombre genérico de rodopsinas. La absorción de la luz por la rodopsina produce la foto isomerización del 11-cis- retinal a 11-trans- retinal, lo que genera rodopsina fotoexcitada o activada, esta activación no se efectúa en un solo paso, sino que se producen una serie de intermediarios, algunos con una vida media muy breve, y otros relativamente estables, como la metarrodopsina 11. Todo este proceso, iniciado por un fotón, ocurre en menos de 20 pico segundos (10^{-12} seg) (Fig2).

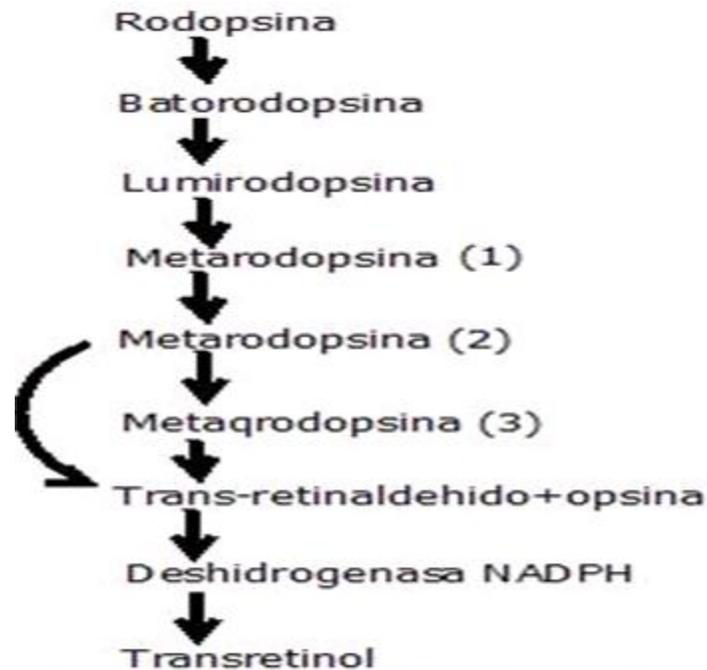


Fig 2 Se representa los intermediarios formados por la excitación de la luz del cromoforo de Rodopsina. Tomado de proceso visual de vertebrados e invertebrados.

El fotoperiodo es una respuesta de un organismo a la longitud del día, y por lo tanto de las estaciones y latitudes. La luz tiene varios componentes en el contexto del fotoperíodo: cantidad de luz (horas luz), irradiación e intensidad luminosa (Stanewsky, 2002). La respuesta periódica no puede ser considerada aislada de la temperatura debido a que es raro encontrar un organismo cuya respuesta sea completamente independiente a la temperatura. Aunque todas las especies son sensibles a las variaciones del

fotoperiodo, la intensidad de la respuesta a los cambios luminosos y sus consecuencias varían mucho de una especie a otra. Los ritmos circadianos son ritmos biológicos con una duración cercana a las 24 horas, regulan la actividad metabólica hormonal y conductual diaria. Se establece por la actividad intrínseca de un grupo de genes, denominado, genes reloj, quienes se expresan rítmicamente en el cerebro y tejido periférico. Al igual que otros organismos vivos, los insectos son capaces de sobrevivir únicamente dentro de ciertos límites marcados por factores ambientales como la temperatura, la humedad relativa y el fotoperiodo.

Los ciclos circadianos son heredables: Esta propiedad fue identificada inicialmente en poblaciones de moscas del género *Drosophila*, en la que se demostró que tras muchas generaciones, en las que los especímenes habían sido mantenidos en oscuridad constante y la ritmicidad se había amortiguado, la exposición a un pulso breve de luz restableció la ritmicidad. Esto sugiere que la

capacidad de generar ritmos había persistido y se había transmitido entre generaciones sucesivas. Este fenómeno se ha confirmado con persistencia hasta por 600 generaciones.

Drosophila melanogaster tiene cuatro tipos de órganos sensibles a la luz: Los ojos compuestos, ocelos, stemmata y el órgano de Hofbauer-Buchner (Helfrich et al 2001; Nation, 2002). Los ocelos tienen como función principal detectar las intensidades y cualidades de la luz formando imágenes de baja resolución (Hu et al., 1978; Hu y Stark, 1980; Piatigorsky et al., 1989). El órgano de Hofbauer-Buchner (HB) es un grupo de células fotosensibles de origen larvario que permanecen hasta el estado adulto, se encuentra debajo de los ojos compuestos de *Drosophila melanogaster*. Los HB están localizados entre la retina y la médula de los lóbulos ópticos, son la vía de ingreso a los ciclos de la luz mediado por la vía de los fotorreceptores a la luz azul (486nm) (Fig.4).

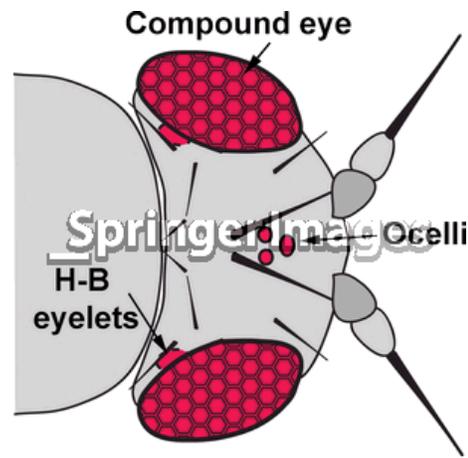


Figura 4. Tomada de Springerimagen.

Drosophila melanogaster

Los ojos compuestos permiten la detección del color, la formación de imágenes visuales, siendo detectores especializados del movimiento (Meyer-Rochow, 2004, Smith, 2007; Stavenga y Arikawa, 2006, Wernet et al 2007). Gotz (1950) determinó que ambos son esenciales para orientarse, planear y pararse. Gehring (2005) estableció que son la guía de la conducta visual en las moscas.

Los ojos están formados por aproximadamente 800 omatidias, cada una de ellas se compone de 20 células, siendo 8 las células fotorreceptoras. Cada fotorreceptor tiene una membrana

plasmática especializada denominada rabdómero formado por aproximadamente 60,000 micro vellosidades donde se lleva a cabo la foto transducción: *Drosophila* tiene tres tipos de fotorreceptores en los ojos compuestos, R1-6, R7, R8. Las células receptoras R1-6 están localizadas en la periferia de la omatida, su espectro de sensibilidad es característico al azul (486nm) y cuentan con un alta sensibilidad debido a la elevada concentración de rodopsina (Zuquer et al., 1987; Feiler et al., 1992; Werner et al., 2006) Las células R7-R8 se encuentran sobrepuestas una de otra presentando un rabdómero corto, la R7 o distal está ubicada arriba de R8 y expresa uno de dos tipos de rodopsinas Rh3 (345nm) o Rh4 (374nm) y ambas son sensibles al ultravioleta (Feiler et al., 1992; Earl y Britt, 2006). La rodopsina que se encuentra en la célula R8 de una omatidia depende directamente de la rodopsina de R7; cuando la célula R7 tiene rodopsina Rh3, la célula R8 expresa la rodopsina Rh5 con sensibilidad al azul (442nm); cuando R7 tiene Rh4, R8

expresa la rodopsina con sensibilidad al verde (515nm) (Stark, 1977; Wolf y Ready, 1993; Stavenga y Arikawa, 2006) (Fig.3).

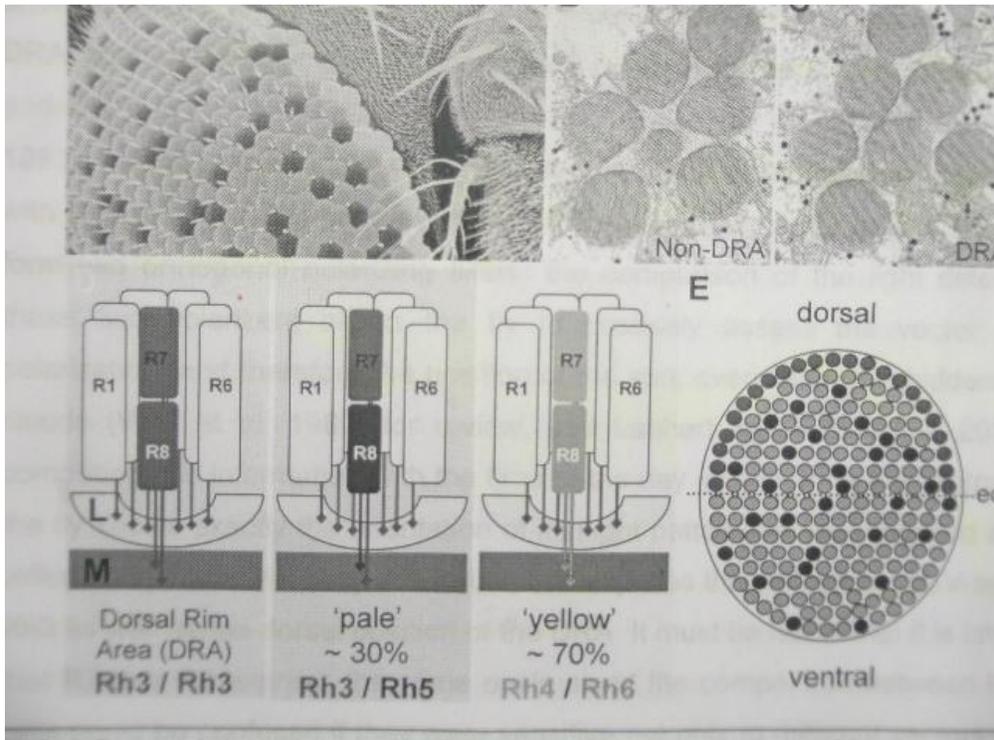


Figura 3 Micrografía de una ommatidia donde se muestra las células R1 a R7, la R8 se encuentra por debajo de la R7. Tomado de "Desplan 2001"

El espectro de sensibilidad de las rodopsinas en los ojos compuestos de la mosca *Drosophila* va de 331 nm a 515 nm lo que implica una visión de ultravioleta a verde (Brisco y Chitka, 2001).

Conductas

Geotaxis

La geotaxis o gravitaxis es una conducta presente en muchos organismos, se define ampliamente como la orientación y movimiento de individuos con la gravedad o como un movimiento dirigido y mediado por la gravedad (Stewart, 2005). Carpenter (1905) fue el primero en divulgar que las moscas *Drosophila melanogaster* presentan una conducta geotáctica negativa.

La geotaxis en *D. melanogaster* se ha definido como una orientación y movimiento de individuos con respecto a la gravedad.

La conducta geotáctica negativa *D. melanogaster* se puede observar fácilmente en las moscas cuando al ser obligadas a ir hacia debajo de un frasco por un pequeño golpe, las moscas se orientan y dirigen hacia la parte superior del frasco en contra de la fuerza de gravedad.

Foto taxias

La foto taxia como conducta se ha estudiado en *Drosophila* desde 1905 (Hu y stark, 1980). Se ha definido como la reacción de orientación y locomoción que se produce en ciertos organismos al ser estimulados por una fuente de luz exterior.

En estudios recientes sobre la respuesta fototáctica innata de la mosca del vinagre, *Drosophila melanogaster* ante varios estímulos luminosos de colores del espectro de luz visible, se comparó la fototaxis a colores de cepas mutantes y silvestres. También como parte del estudio se seleccionaron a moscas con una respuesta reiterada a un estímulo luminoso (cepa positiva), Se seleccionaron moscas de tipo silvestre con base en la respuesta evocada por la luz roja (Tejeda, 2009). Se determinó si la respuesta seleccionada era heredable, comparando la respuesta de fototaxis, varias generaciones después. Los resultados indicaron que la mosca presenta un comportamiento diferencial ante los colores utilizados,

inclusive al rojo, aunque en estudios previos no se ha reportado un receptor específico para este color. La respuesta al color rojo de la mosca silvestre se modificó al aplicar selección artificial, por lo que esta conducta si podría explicarse con una base genética. Los resultados obtenidos en este trabajo sugieren diversas líneas de investigación mediante las cuales se pueden aclarar los mecanismos genéticos, fisiológicos y conductuales que subyacen en el complejo fenómeno de la fototaxis de *D melanogaster* (Tejeda2009).

JUSTIFICACION: En la mosca del vinagre *Drosophila melanogaster* se han reportado diferentes estudios a cerca de su capacidad de fotorrecepción. Algunos reportes indican que percibe longitudes de onda del ultravioleta hasta el verde (345-540 nm). Otros estudios han reportado captaciones mayores a (620 nm) color rojo. Esto indica que la mosca *Drosoplia melanogaster* tiene la capacidad de

percibir esas longitudes de onda (rojo 620nm) debido a que en el manejo cotidiano así lo ha demostrado.

OBJETIVOS.

- A) Determinar si la distancia afecta la respuesta evocada por la luz roja (620 nm) en *Drosophila melanogaster*.
- B) Comparar las respuestas a la luz roja entre cepas con y sin selección de la respuesta fototáctica.
- C) Establecer si hay diferencias significativas en la respuesta fototáctica entre hembras y machos
- D) Determinar si las alas están relacionadas con la respuesta evaluada a la luz roja (620nm).

HIPOTESIS

La distancia a la que se ubique la fuente de luz roja (620 nm) modificará la respuesta evocada en la mosca *Drosophila melanogaster*.

DISPOSITIVO: Para evaluar el efecto de la distancia se utilizó una lámpara Steren modelo lam-100 con foco de kriptón de alta luminosidad de 2.2 volts, 47 amperes, cuya pantalla se cubrió con papel celofán de color rojo, a manera de filtro, ya que en anteriores actividades se observó un cambio en la respuestas de las moscas. Se trabajó en un cuarto oscuro, se diseñó un dispositivo en forma de canaleta donde se colocaron los tubos en posición horizontal para su exposición a la fuente luminosa, se establecieron 8 distancias: 10, 30, 50, 70, 90, 110,130, 150 centímetros (Fig5).

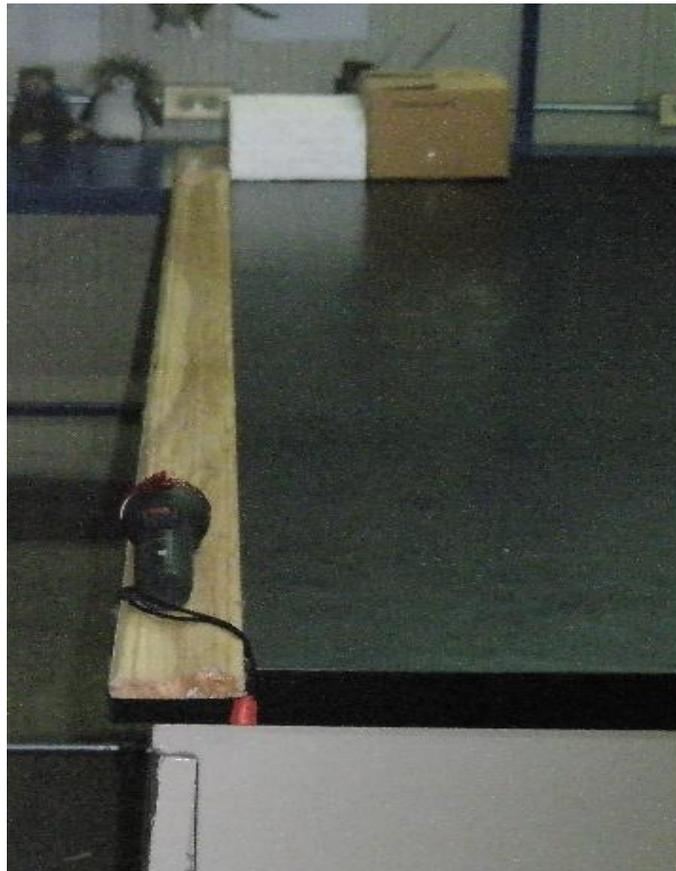


Fig. 5 Dispositivo de exposición horizontal.

Para determinar si la respuesta registrada pudiera estar en relación con otros órganos como las alas, en un soporte universal con arillo se colocó el dispositivo para evaluar con orientación vertical la participación de las alas. Este consiste en una base transparente de cristal que sirvió de base para colocar los tubos homeopáticos transparentes, la fuente de luz se ubicó en la parte inferior.

MATERIALES Y MÉTODO

Se utilizaron tres cepas de moscas, positivas, neutras y negativas al estímulo del color rojo, que fueron donadas por el Banco de Moscas de la Facultad de Ciencias de la UNAM. Grupos de 20 moscas silvestres a doble ciego, hembras y machos por separado, se colocaron dentro de tubos homeopáticos de vidrio previamente oscurecidos en su totalidad y se cubrieron con un tapón de hule espuma. Los tubos con moscas se conservaron en un sitio oscuro durante 30 minutos antes de cada prueba.

Exposición

Los tubos homeopáticos negros conteniendo a las moscas se embonan con tubos homeopáticos transparentes colocando ambos en la canaleta, el tubo transparente se dirige hacia la fuente de luz dando un tiempo de 15 segundos de exposición, se separan contando las moscas del tubo transparente. Se hicieron 3 lecturas para cada distancia, entre cada medición se dio un periodo de 30 minutos de descanso a las moscas. El mismo procedimiento se repitió con cada una de las cepas: Positivas, negativas y neutras.

Para determinar si la respuesta registrada pudiera estar en relación con otros órganos como las alas, después de registrar su respuesta a la fototaxis se les cortaron las alas con tijeras de microcirugía debido a que estas estructuras intervienen en el desplazamiento hacia el estímulo de color rojo. Debido a la experiencia que se tiene con el mutante p4 que carece de alas pero los ojos compuestos permanecen silvestres. Se observó que la respuesta al color rojo era

menor comparada con la cepa silvestre. Se dejaron para su recuperación un periodo de 24 horas en tubo homeopáticos transparentes con alimento. Previo a la determinación de la respuesta al estímulo en posición vertical las moscas se pasaron en tubos homeopáticos oscuros sin alimento 30 minutos antes de su exposición a la fuente de luz. En un soporte universal con arillo se colocó el dispositivo para evaluar el estímulo con orientación vertical para evaluar la participación de las alas, en una base transparente de cristal que sirvió como base para colocar los tubos homeopáticos transparentes, la fuente de luz se ubicó en la parte inferior. Después de 15 segundos de exposición a la luz se contaron las moscas que se dirigieron hacia el fondo del tubo. El registro se realizó por triplicado para hembras y machos respectivamente. El cuarto donde se tomaron las lecturas estaba en completa oscuridad. (Fig.6).



Figura 6 Dispositivo para evaluar el estímulo con orientación vertical, para evaluar la participación de las alas en la captación del estímulo de la luz roja.

Evaluación de resultados

Para determinar la respuesta fototáctica de los organismos se registró el número de moscas que acudían al estímulo en cada observación, se obtuvieron los promedios totales de respuestas al color rojo, para cada una de las cepas: positivas, negativas, neutras. La respuesta promedio se analizó por medio de un análisis de varianza (Anova, $\alpha= 0.05$ y Tuckey, $\alpha= 0.05$) de dos vías utilizando como factores a la respuesta al tipo de mosca y la distancia.

RESULTADOS

Para determinar la respuesta fototáctica de los organismos se registró el número de moscas que acudían al estímulo en cada observación. La intensidad de la luz permaneció constante, la distancia del estímulo de color rojo se cambió desde 10 cms hasta 150 cms. Se obtuvieron los promedios totales de las respuestas al color rojo, para cada una de las cepas (positivas, negativas, neutras) y los promedios se compararon por medio de un análisis

de varianza de dos vías para comparar la respuesta de cada cepa con respecto a la distancia; se encontró que los dos factores producen diferencias significativas en la respuesta, (ANOVA, $p < 0.05$).

La tabla 1 muestra los resultados obtenidos para las tres cepas con respecto a la distancia. Las moscas no seleccionadas (cepa neutra) mostraron una respuesta similar sin importar la distancia. Sólo se apreció menor actividad cuando el estímulo se colocó a la menor distancia (10 cms). Al comparar la respuesta por sexos, las hembras no mostraron una respuesta diferente al cambiar la distancia del estímulo. En contraste, los machos tuvieron menor respuesta a 10 cms y la mayor actividad se alcanzó a 130 cms. En ninguno de los casos la respuesta fue significativamente diferente ($p > 0.05$).

Las moscas de la cepa negativa mostraron un rango de respuesta de 0.56 a 0.72 y no indicó diferencias con respecto a la distancia. La respuesta de las hembras fue uniforme (0.66 a 130 cm y 0.79 a 50

cms). En contraste, los machos tuvieron mayor variación en la respuesta (0.46 a 0.7 a 130 y 90 cms, respectivamente) (Fig. 7).

En las moscas de la cepa positiva se recobró el rango de respuesta más estrecho, de 0.34 a 0.44 a 50 y 130 cm, respectivamente. En las hembras, el rango de respuesta varió de 0.31 a 0.51 que corresponden a 30 y 130 cm. Los machos fueron ligeramente más uniformes en su respuesta al estímulo pero tampoco mostraron relación con la distancia, siendo el rango de 0.29 a 0.41 (Fig. 8).

Al comparar la respuesta recobrada entre las tres cepas se encontró que las moscas de la cepa neutra mostraron una respuesta intermedia a la de las moscas de las cepas negativa y positiva, respectivamente. Las moscas de la cepa negativa mostraron una respuesta mayor al estímulo que las moscas de la cepa positiva, no obstante, no se encontró relación con la distancia del estímulo (Fig. 9). La misma tendencia se apreció al analizar la

respuesta entre las hembras y machos de las tres cepas (Fig. 10 y Fig. 11).

Para descartar si las alas están involucradas en la respuesta evaluada, se determinó la respuesta evocada por la luz roja en moscas con o sin alas. No se encontró diferencias en la respuesta con respecto al sexo de las moscas con alas (0.21 y 0.23, para hembras y machos, respectivamente) y sin alas (0.11 y 0.09, para hembras y machos, respectivamente). Al comparar la respuesta de las moscas con alas (0.21 y 0.25) se encontraron diferencias significativas con la respuesta obtenida al eliminar las alas (0.13 y 0.09) ($p < 0.05$) Tabla (2). Al hacer el resumen de diferencias confirmadas mediante la prueba honesta de Tukey (Tabla 3) se confirmó que a la distancia de 30 cms hay diferencias significativas entre las cepas de hembras y machos ($p < 0.05$). Las hembras de cepa positiva mostraron menor frecuencia de respuesta que las hembras neutra, los machos negativos con respecto a las hembras

positivas tienen una mayor atracción hacia el estímulo del color rojo y el total de moscas de cepa negativa. Los totales negativos también mostraron la mayor respuesta a los 30 cms. A los 50 cms de distancia, la respuesta de las moscas positivas fue menor al resto, sin importar el sexo. Pero a 70 cm, sólo los machos de la cepa positiva mostraron una respuesta diferente a las hembras negativas y el total de las moscas negativas ($P < 0.05$). Cuando la fuente de luz se colocó a 90cm, las moscas hembras y machos de la cepa negativa mostraron la mayor respuesta ($P < 0.05$)

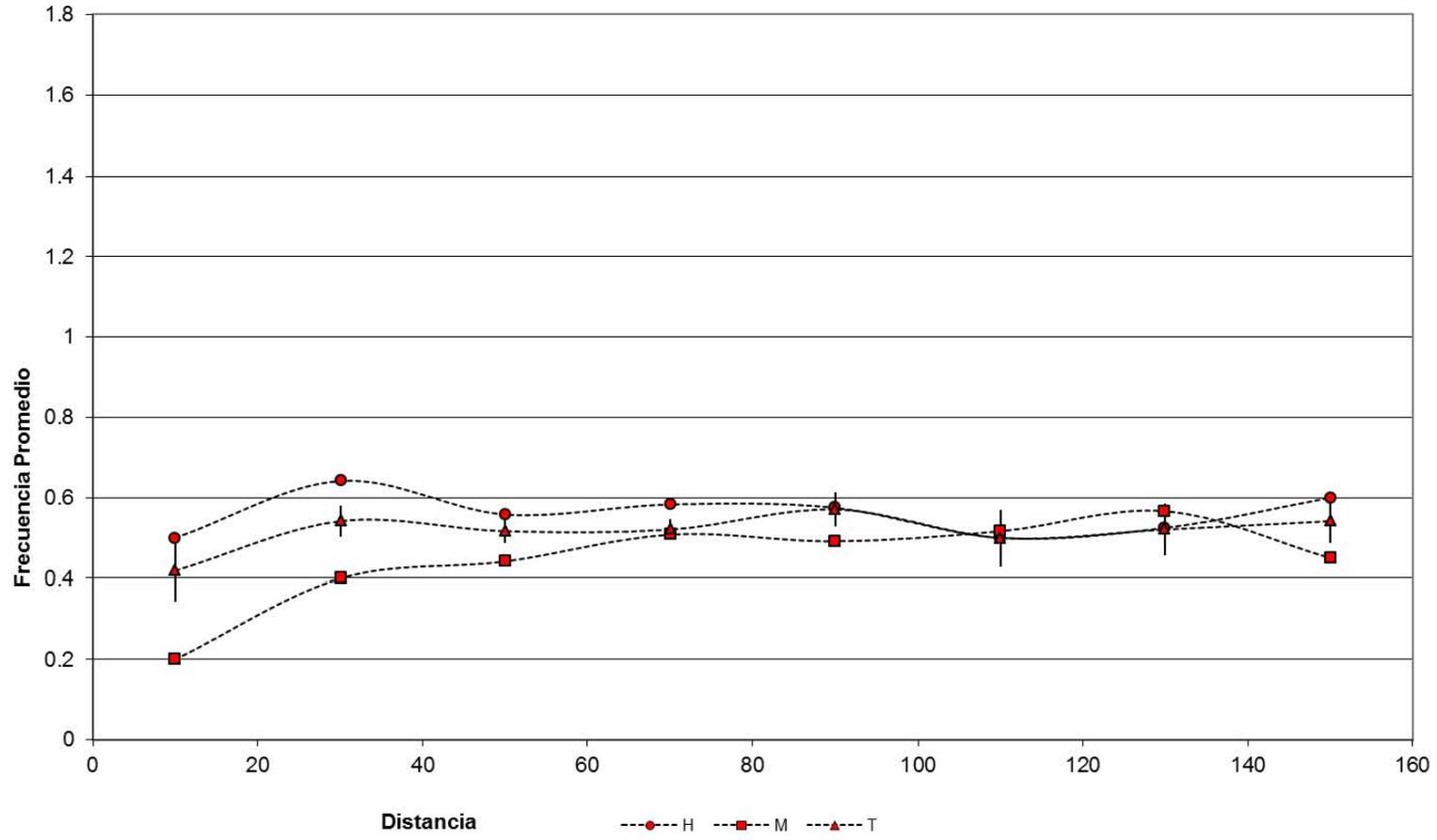


Figura 6. Respuesta evocada por la luz roja en moscas de la cepa neutra (frec. promedio +/- ee).

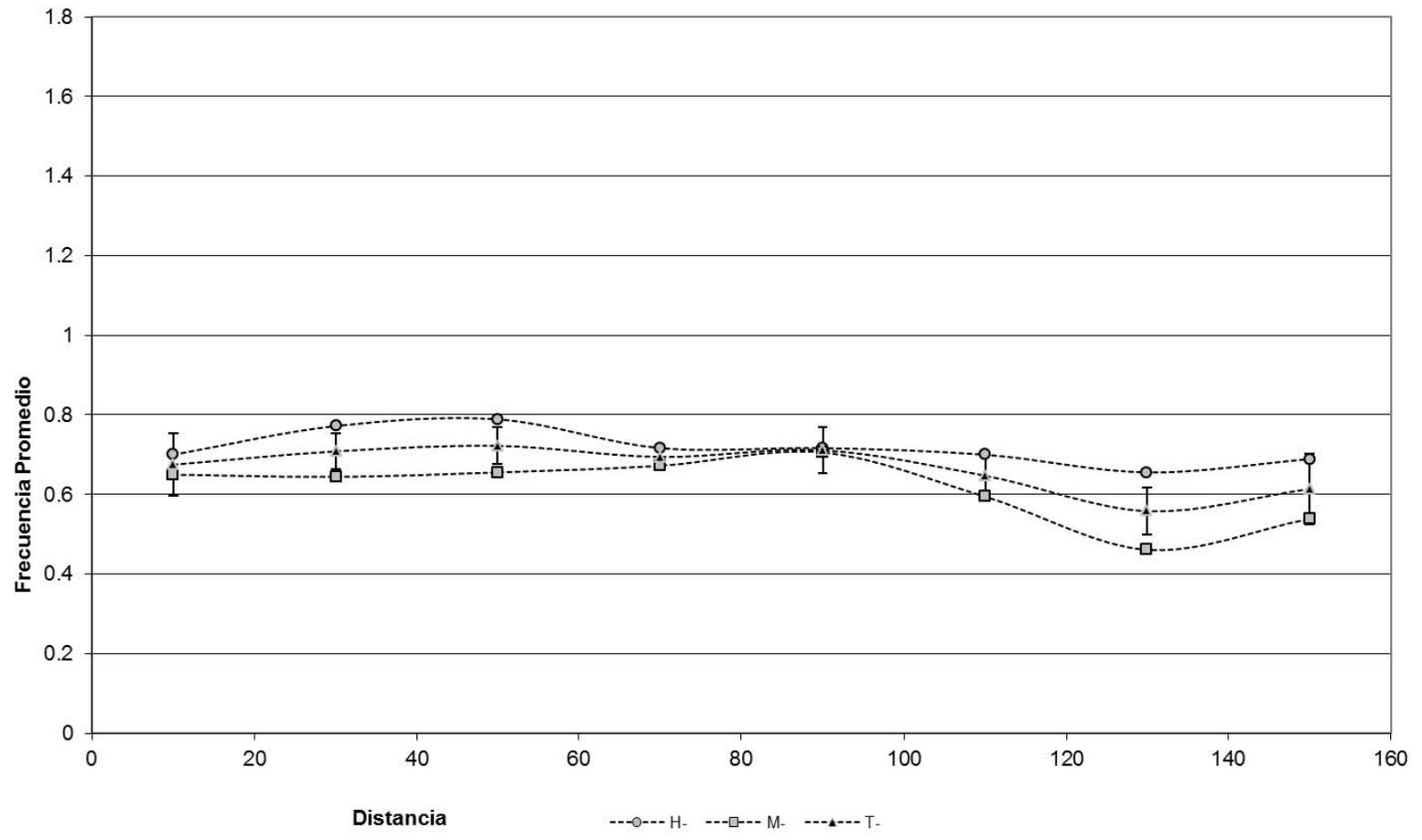


Figura 7. Respuesta evocada por la luz roja en moscas de cepa negativa(frec. promedio +-ee)

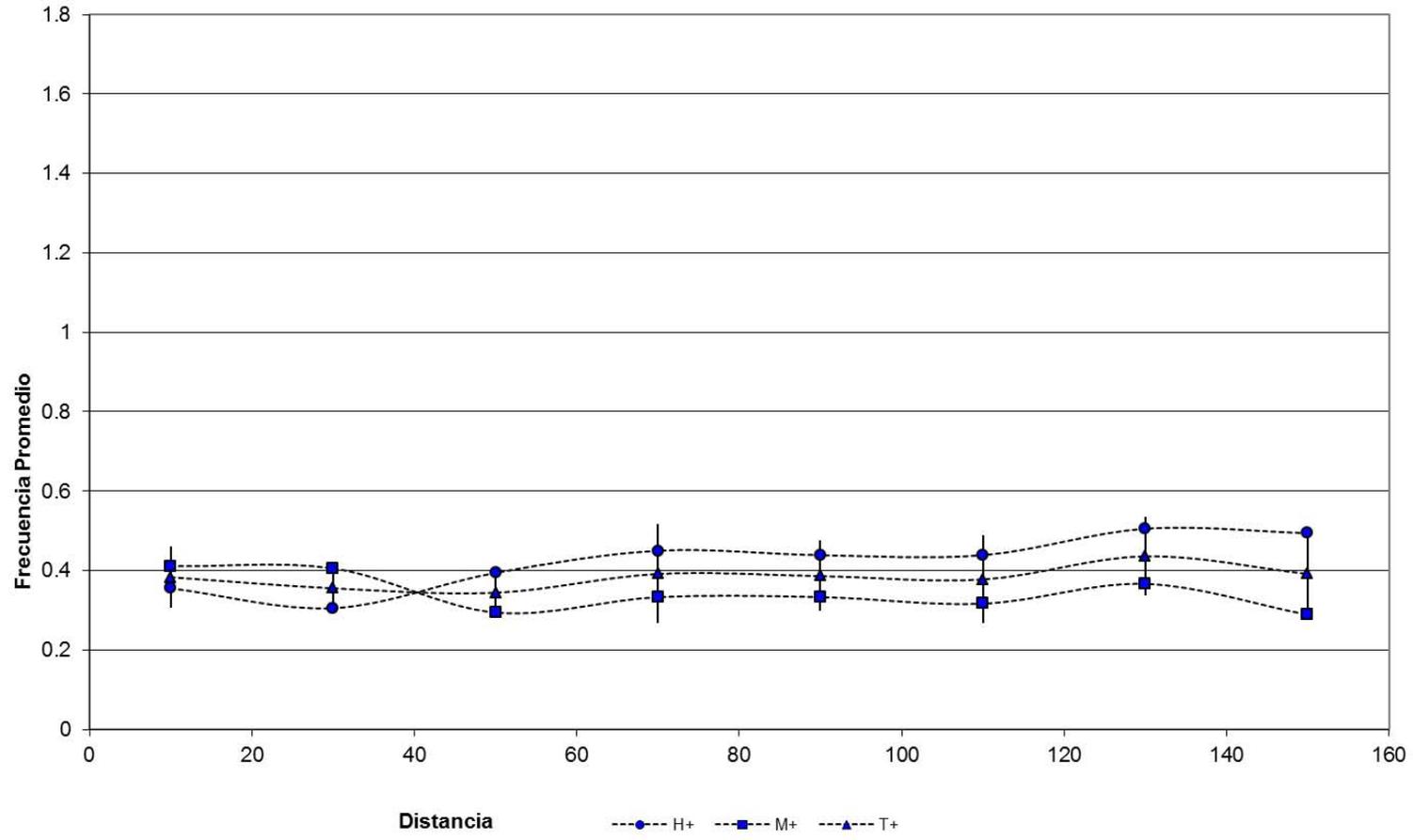


Figura 8. Respuesta evocada por la luz roja en moscas de cepa positiva (frec. promedio \pm ee).

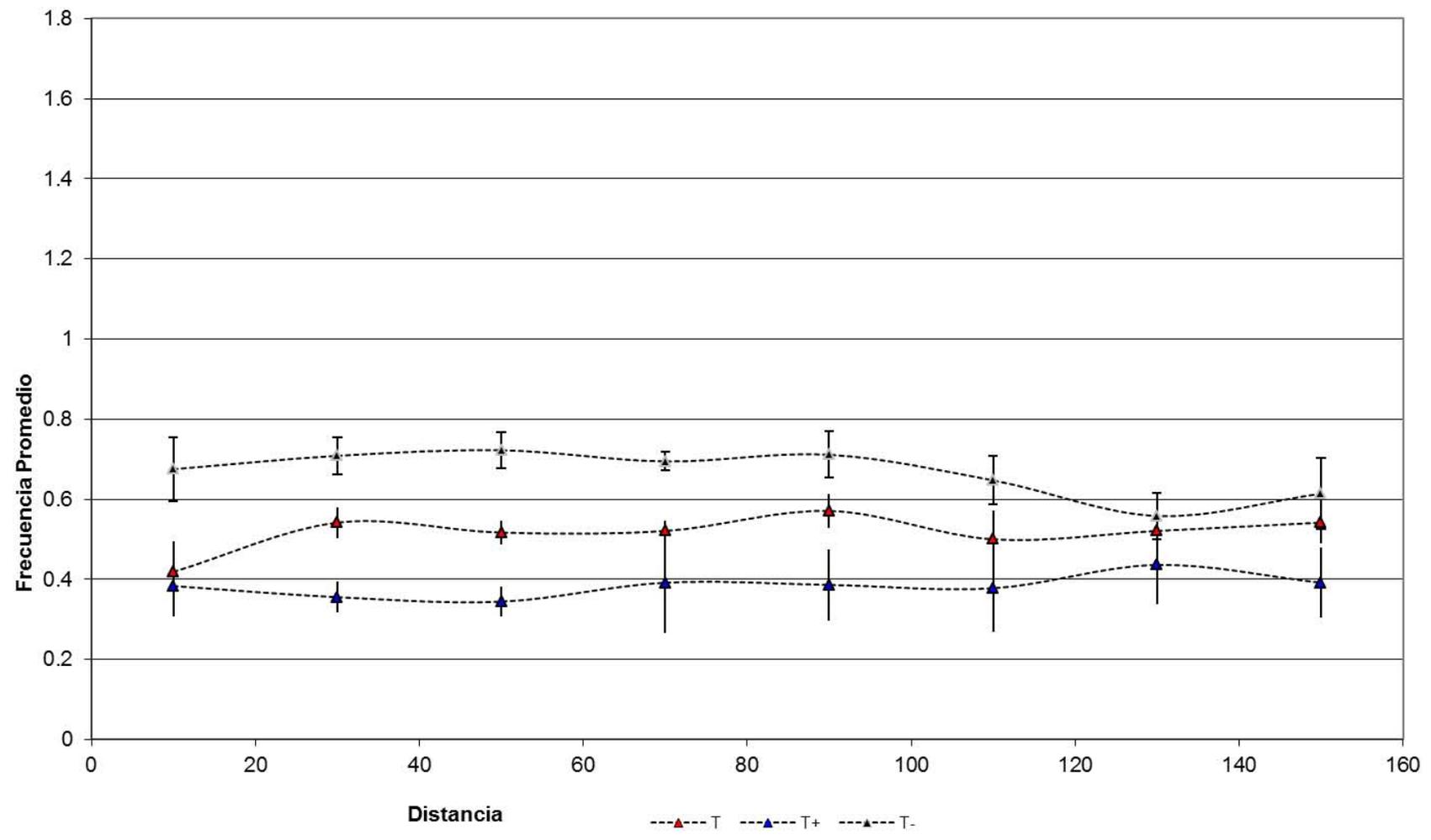


Figura 9. Respuesta total evocada por la luz roja en moscas cepa negativa, positiva y neutra (frec.promedio +/- ee).

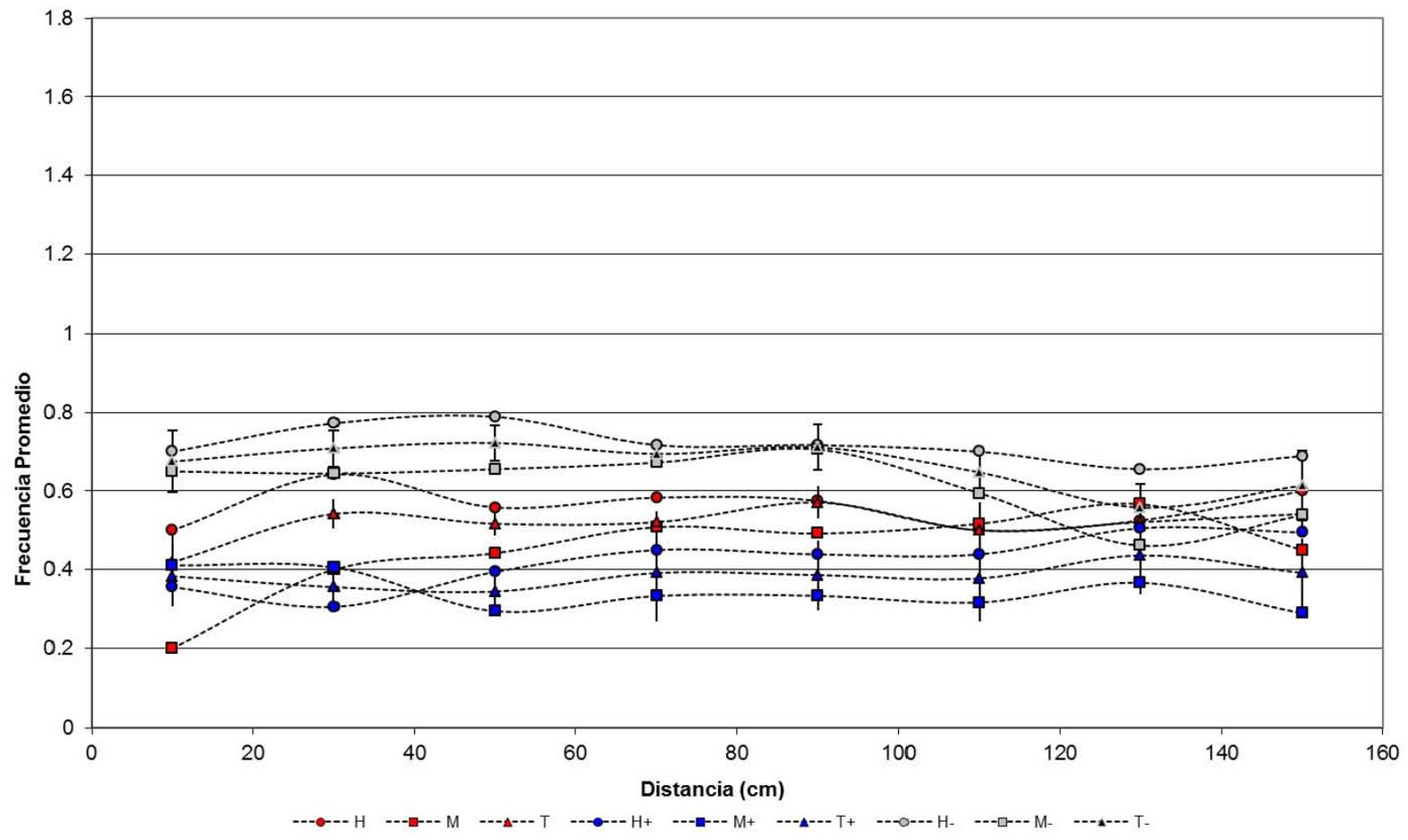


Figura 10. Respuesta evocada por la luz roja en moscas cepa negativa, positiva y neutra (fre.promedio +/- ee).

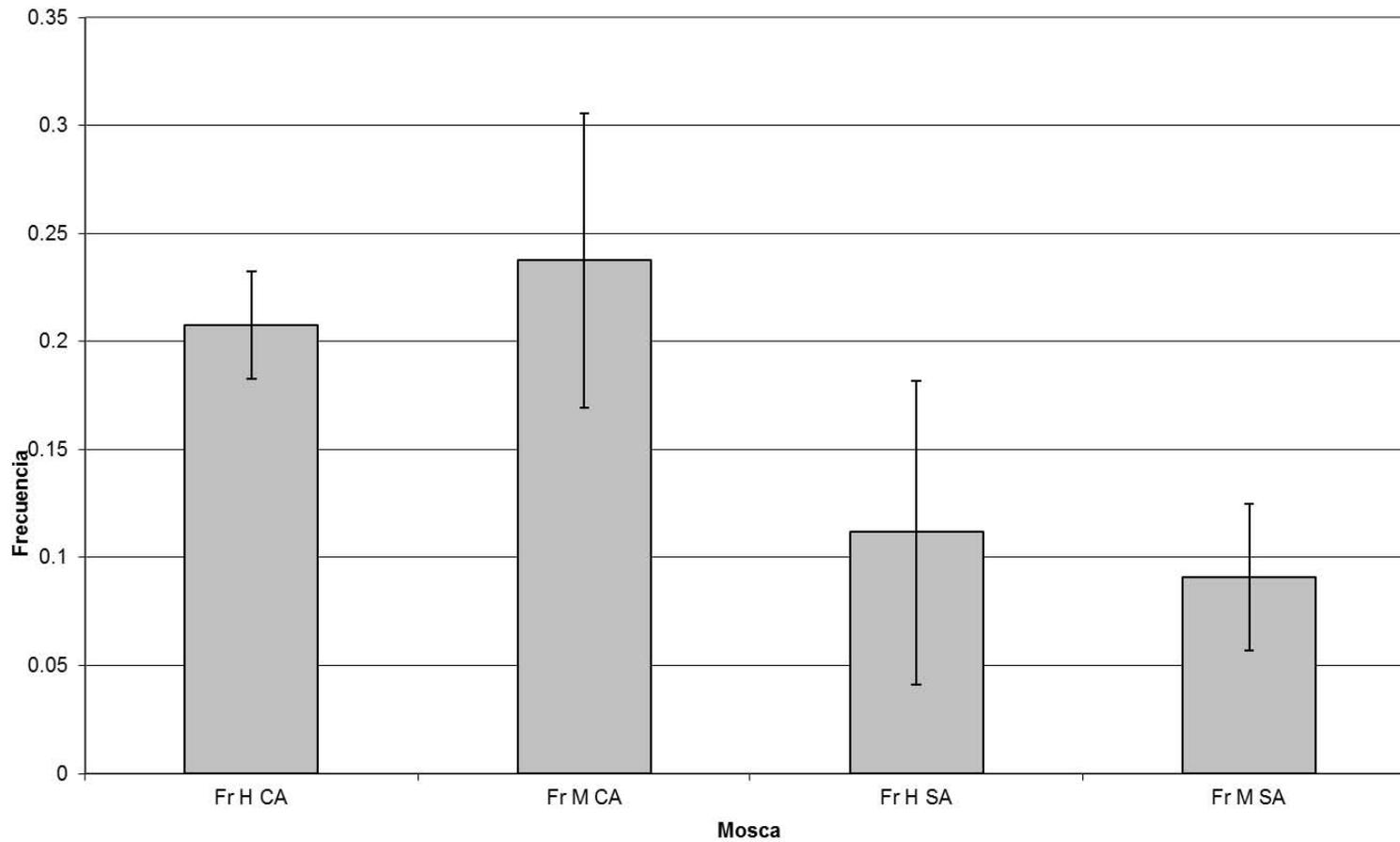


Figura 11. Respuesta evocala por la luz roja en moscas con y sin alas (FrHCA=frec. hembras con alas, FrMCA= frec.machos con alas, FrHSA=frec.hembras sin alas, FrMSA= frec. de machos sin alas).

Tabla 1. RESUMEN DE DATOS DE RESPUESTA EVOCADA POR LA LUZ ROJA VS DISTANCIA

cm	Neg			Positivas			Neutras		
	H- ± ee	M- ± ee	T- ± ee	H+ ± ee	M+ ± ee	T+ ± ee	H ± ee	M ± ee	T ± ee
10	0.70 ± 0.06	0.65 ± 0.10	0.68 ± 0.08	0.36 ± 0.09	0.41 ± 0.11	0.38 ± 0.08	0.50 ± 0.06	0.20 ± 0.00	0.42 ± 0.08
30	0.77 ± 0.07	0.64 ± 0.03	0.71 ± 0.05	0.31 ± 0.10	0.41 ± 0.03	0.36 ± 0.04	0.64 ± 0.03	0.40 ± 0.09	0.54 ± 0.04
50	0.79 ± 0.07	0.66 ± 0.04	0.72 ± 0.05	0.39 ± 0.06	0.29 ± 0.01	0.34 ± 0.04	0.56 ± 0.04	0.44 ± 0.03	0.52 ± 0.03
70	0.72 ± 0.03	0.67 ± 0.07	0.69 ± 0.02	0.45 ± 0.17	0.33 ± 0.08	0.39 ± 0.12	0.58 ± 0.05	0.51 ± 0.04	0.52 ± 0.03
90	0.72 ± 0.04	0.71 ± 0.07	0.71 ± 0.06	0.44 ± 0.09	0.33 ± 0.09	0.39 ± 0.09	0.58 ± 0.03	0.49 ± 0.09	0.57 ± 0.04
110	0.70 ± 0.07	0.59 ± 0.07	0.65 ± 0.06	0.44 ± 0.15	0.32 ± 0.09	0.38 ± 0.11	0.50 ± 0.04	0.52 ± 0.13	0.50 ± 0.07
130	0.66 ± 0.05	0.46 ± 0.07	0.56 ± 0.06	0.51 ± 0.10	0.37 ± 0.10	0.44 ± 0.10	0.53 ± 0.09	0.57 ± 0.05	0.52 ± 0.07
150	0.69 ± 0.09	0.54 ± 0.11	0.61 ± 0.09	0.49 ± 0.08	0.29 ± 0.09	0.39 ± 0.09	0.60 ± 0.02	0.45 ± 0.06	0.54 ± 0.05

Tabla II

	Con alas	Sin alas	Z(α=0.05)	N=190
Hembra	0.21	0.13	2.13	
Macho	0.25	0.09	4.42	

Tabla III

Resumen de diferencias significativas confirmadas mediante la prueba de Honest Tukey

Comparaciones

El contraste no discrimino las diferencias detectadas por el ANOVA

Distancia	F exp	F Tablas	P	Tukey's HSD test			
30	6.7598	2.32	0.05	0.295	H	0.617 Vs	H+ 0.306 0.311
30	6.7598	2.32	0.05	0.295	M-	0.644 Vs	H+ 0.306 0.339
30	6.7598	2.32	0.05	0.295	T-	0.708 Vs	H+ 0.306 0.403
30	6.7598	2.32	0.05	0.295	H-	0.772 Vs	H+ 0.306 0.467
30	6.7598	2.32	0.05	0.295	T-	0.708 Vs	T+ 0.356 0.353
30	6.7598	2.32	0.05	0.295	H-	0.772 Vs	T+ 0.356 0.417
30	6.7598	2.32	0.05	0.295	T-	0.708 Vs	M 0.405 0.303
30	6.7598	2.32	0.05	0.295	H-	0.772 Vs	M 0.405 0.367
30	6.7598	2.32	0.05	0.295	T-	0.708 Vs	M 0.406 0.303
30	6.7598	2.32	0.05	0.295	H-	0.772 Vs	M+ 0.406 0.367
50	11.92	2.32	0.05	0.221	M+	0.294 Vs	H 0.539 0.244
50	11.92	2.32	0.05	0.221	M+	0.294 Vs	M- 0.656 0.361
50	11.92	2.32	0.05	0.221	M+	0.294 Vs	T- 0.722 0.428
50	11.92	2.32	0.05	0.221	M+	0.294 Vs	H 0.789 0.494
50	11.92	2.32	0.05	0.221	T+	0.344 Vs	M- 0.656 0.311
50	11.92	2.32	0.05	0.221	T+	0.344 Vs	T- 0.722 0.378
50	11.92	2.32	0.05	0.221	T+	0.344 Vs	H 0.789 0.444
50	11.92	2.32	0.05	0.221	H+	0.394 Vs	M- 0.656 0.261
50	11.92	2.32	0.05	0.221	H+	0.394 Vs	T- 0.722 0.328
50	11.92	2.32	0.05	0.221	H+	0.394 Vs	H 0.789 0.394
50	11.92	2.32	0.05	0.221	M	0.452 Vs	T- 0.722 0.271
50	11.92	2.32	0.05	0.221	M	0.452 Vs	H 0.789 0.337
50	11.92	2.32	0.05	0.221	T	0.514 Vs	H 0.789 0.275
50	11.92	2.32	0.05	0.221	H	0.539 Vs	H 0.789 0.25
70	3.0949	2.32	0.05	0.346	M+	0.333 Vs	T- 0.694 0.361
70	3.0949	2.32	0.05	0.346	M+	0.333 Vs	H 0.717 0.383
90	4.5204	2.32	0.05	0.318	H-	0.717 Vs	M+ 0.333 -0.38
90	4.5204	2.32	0.05	0.318	H-	0.717 Vs	T+ 0.386 -0.33
90	4.5204	2.32	0.05	0.318	M-	0.706 Vs	M+ 0.333 -0.37
90	4.5204	2.32	0.05	0.318	M-	0.706 Vs	T+ 0.386 -0.32
90	4.5204	2.32	0.05	0.318	M+	0.333 Vs	T- 0.711 0.378
90	4.5204	2.32	0.05	0.318	T-	0.711 Vs	T+ 0.386 -0.33

DISCUSIÓN

En el patrimonio genético de toda especie surgen mutaciones que pueden pasar desapercibidas durante mucho tiempo, en parte debido a la frecuencia baja con la que ocurren (1×10^{-5}), sin embargo, estos eventos de mutación adquieren relevancia ante los cambios del ambiente. El desarrollo de resistencia en los insectos expuestos a pesticidas es un ejemplo de este tipo. Cuando una población de insectos está en contacto con pesticidas, alguno de los individuos de la población morirán, pero otros, probablemente portadores de información genética alternativa podrán sobrevivir y al reproducirse, ampliará, la resistencia hacia el interior de la población (SP Wick 1987), de esta manera, la respuesta de los organismos ante estímulos particulares descansa sobre una base heredable, ésta podrá ser seleccionada para acentuar la expresión de las características de interés y reducir la variabilidad de la población.

En *Drosophila*, al estudiar la respuesta evocada por luces producidas con diferentes filtros se encontró que una parte de la población de moscas tienden a acercarse a la fuente luminosa, mientras que otras no. La respuesta fue similar independientemente del tipo de filtro utilizado. En *Drosophila*, se ha reportado la presencia de receptores para la luz UV, azul y verde, pero no para el rojo. No obstante, la respuesta evocada fue obtenida también para la luz roja. Con la finalidad de determinar si existe una base genética para la respuesta a la luz roja, se seleccionaron subgrupos de moscas que mostraban una respuesta reiterada (positiva) o bien, que no respondían (negativas) ante este estímulo. Una vez establecidas las subpoblaciones, el efecto de la selección permanecerá estable si éste se transmite a las siguientes generaciones (Tejeda, 2009). Al tiempo de realizar las actividades de este trabajo, habían transcurrido alrededor de 20 generaciones a partir del periodo de selección. Las moscas de la cepa negativa mostraron un rango de respuesta más amplio con respecto a las

otras dos cepas que son las cepas positivas y neutras. Estos resultados aparentemente contrapuestos podrían reconciliarse con la idea de que la percepción a los estímulos de la luz (incluido el rojo) podría no encontrarse únicamente en el ojo compuesto. En *D melanogaster* se conocen, aparte del ojo compuesto, otras estructuras involucradas en la percepción de ondas electromagnéticas (Emery et al., 2000; Helfrich- Föforster et al., 2001). En la mosca, como en otros animales, existen indicios de una posible percepción de la luz por estructuras y moléculas extra-oculares. La visión del color es usada por muchos animales para detectar, discriminar y reconocer objetos. Karing (1980) reportó que cuando en las libélulas se estimularon los nervios de las alas durante el aleteo, se produjo una estimulación en los nervios ocelares y sugirió que es probable que las fibras aferentes de los ocelos fueran excitadas por el impulso de los órganos sensitivos que dependen de las alas. La captación de las diferentes longitudes onda está muy relacionada con el hábitat de los insectos, la

captación del espectro electromagnético es de vital importancia para la sobrevivencia de la especie, es posible que en el proceso evolutivo se fueron seleccionando los caracteres que más ventaja proporcionaban a los organismos, de manera que las estructuras gradualmente se modificaron para captar la información transmitida a través del espectro electromagnético.

La importancia del genoma para la conducta ha sido ampliamente demostrada como una herramienta para el estudio de la genética de poblaciones. Hay genes mutantes que afectan el cerebro y su conducta, de forma que el desarrollo de los circuitos neuronales modifica las funciones celulares de las neuronas.

Las mutaciones a menudo influyen en funciones aparentemente no relacionadas. Se ha demostrado que en ciertos artrópodos, especialmente en insectos que son termorreguladores (Ciench 1966: Watt, 1983) como algunas mariposas toman el sol y se orientan por medio de las alas, en trabajos recientes nos muestra

que algunos insectos voladores elevan su temperatura por contracción rápida de los músculos de las alas (Hear y Adams,1967)

Así, en los insectos las alas no únicamente sirven para volar sino que tienen otras funciones complementarias como la de regular la temperatura. Esto nos indica la existencia de sistemas sensoriales para la regulación de la temperatura. Por técnicas electro microscópicas se captaron células multisensoriales (tipo 2), algunos sugieren que estos son receptores de calor de las mariposas. En los discos imagales de las alas de *Drosophila*, las células madre sensoriales, son precursoras de los órganos sensoriales esto sugiere que las alas tienen una relación muy estrecha con receptores específicos como sería el caso del color rojo.

Históricamente, la conducta de muchos grupos taxonómicos y organismos han sido tratados como invariables. Recientes investigaciones como las de Hirsch (1959) y Lewontin (1959) demostraron la inadecuación de este punto de vista. Para tener un

completo entendimiento de la conducta de los organismos se requiere conocer diferencias individuales en la población. *Drosophila melanogaster* fue escogida para investigar diferencias y análisis genéticos, para observar la conducta estos organismos, tienen una generación de corto tiempo y es posible hacer un análisis genético. Hirsch y Bondrean (1959) aplicaron técnicas de genética para estudiar la foto taxia. Las moscas fueron expuestas a periodos de obscuridad y de luz durante 10 veces, las diferentes respuestas fueron seleccionadas durante 29 generaciones produciendo diferentes grados de positivo y negativo. Hadler (1964) describe múltiples estudios para la clasificación de la conducta fototáctica. Las variaciones individuales en la fototaxia positiva y negativa ha permitido la selección artificial. Se considera que la captación de las diferentes longitudes de onda del espectro electromagnético en los insectos no únicamente es captado por una sola estructura sino que implica a otras estructuras de su cuerpo como pueden ser las patas, alas, antenas, haciendo

que estos organismos capten con más claridad su medio ambiente para una mejor sobrevivencia. Cuando se está realizando un electroretinograma, un antenograma, únicamente se está midiendo una parte por donde se capta con mayor intensidad las longitudes de onda y se está descartando las otras probables alternativas. Recientemente se ha reportado en muchas especies de *Drosophila* requieren luz para el cortejo y en otras especies los estímulos visuales juegan un papel muy importante para el cortejo; Por ejemplo en *Drosophila Suzuki* los machos tienen una mancha negra en la parte posterior de cada ala; hasta que el macho extiende las alas en frente de la hembra es reconocido. Esto sugiere que las manchas de las alas pueden promover la receptividad sexual o también indicar reconocimiento por parte de la hembra. (Polka et al 1986) descubrió que las alas de *Drosophila* contienen 8 estructuras sensoriales (campaniformes o sensillas) las cuales tienen una localización específica, las cuales tienen comunicación con el sistema nervioso de la mosca *Drosophila* y que actúan como

censores eléctricos, uno da respuesta rápida y el otro de respuesta lenta esto nos sugiere que las alas también tiene otro tipo de relaciones con otros órganos sensitivos que no necesariamente es el de volar.

CONCLUSIONES

.La mosca del vinagre *Drosophila melanogaster* presenta una visión a colores.

.Las cepas positivas, neutras, negativas presentan una respuesta fototáctica a la luz de color rojo con papel celofán rojo.

.La respuesta fototáctica al color rojo es seleccionable y puede presentar una base genética heredable

.Las metodologías utilizadas fueron adecuadas para evitar el geotropismo negativo de la mosca *Drosophila melanogaster*.

.Las alas de *Drosophila melanogaster* son probablemente fotosensibles al color rojo (620nm).

EXPLORANDO FUTUROS ESTUDIOS

- .Explorar la relación del ala con la fototaxis y percepción en moscas
- .Investigar la posible percepción extraocular de ondas electromagnéticas en la mosca, empezando con estructuras como ala.
- . Hacer una selección a estímulo rojo de las cepas de moscas por más generaciones.
- . Hacer un estudio con longitudes de onda mayores a 620nm.

BIBLIOGRAFIA

- Aréchiga H. (2002) Los ritmos biológicos en la salud y en la enfermedad. Gac. Med Mex.
- Annala E. (1969) Influence of temperatura up on the development and of coleóptera Scolytidae. Ann Zool vol 6 pages 161-207
- Armstrong J D Texada MJ, Munjaal R, Baker DA, Beckingham KM. (2006) Gravitaxis in *Drosophila melanogaster*: a forward genetics screen. Genes, Brain and Behavior, vol 5:p222-23
- Barth. G.F (2004) Spider Mechanoreceptors. Neurobiology, volume14 pages415-422
- Beck, S.D. (1968) Insect. Photoperiods, New York Academy Press
- Belmont C. (1996) Signal transduction in receptors general principles in neurobiology vol,n6
- Briscoe A y Chittka L. (2001) the evolution of color vision in insects. Annual Review of entomology,46:pp471-510
- Buchner E. (1976) Elementary movement detector in a vision visual system. Biological and life science biological cybernetics vol 24 n2 pages 85-101

- Buchner E, Gotz K, Straub C. (1978). Elementary detectors for vertical movement in the visual system of *Drosophila*, Biomedical and life science. Biological cybernetics volume 31 n4 pages 235-242
- Burnet B, Burnet L, Connolly K, Williamson N. (1988) A genetic Analysis of locomotor Activity in *Drosophila melanogaster*. Journal home heredity vol 61 pages 111-119
- Carpenter FW (1905) the reactions of the pomace fly (*drosophila ampelophila loew*) to light, gravity and mechanical stimulation. American. Naturalist.39:157-171
- Ciench H (1966) Behavior thermoregulation in butterflies. Ecological Society of American vol 47 no 6 pp1021-1034
- Connolly B, Burnet B, Sewell D. (1964) Selective mating and eye pigmentation: And Analysis of visual componet in the court ship behavior of *Drosophila melanogaster*. Evolution. Vol23 n4 pages 548-559
- Desplan C (2001) Color and polarized light vision: The *Drosophila* Retinal Mosaic.
- Dobzhansky T. Y Sparky B. (1967) Effects of selection and migration on geotactic, and phototatic Behavior of *Drosophila*. The Royal Society London vol168 n10 pages 1027-1o47

- Danilevski, A.S. (1965) Photoperiodism and seasonal development of insects. Edit. Oliver and boy 1 edition
- Earl J y Britt S. (2006) Expression of *drosophila* rhodopsin during photoreceptor cell differentiation: Insights into R7 and R8 cell subtype commitment. Gene Expression Patterns, 6: 687-694
- Emery et al (2000) Drosophila cryptochromes: A unique circadian rhythm photoreceptor. Nature, 404:456-457
- Ewing. W Arthure. (1961) Functional aspects of *drosophila* courtship. Biological review volume 58 pages 275-292
- Fantz. RL. (2004) El origen de la percepción de la forma evolutiva. Selección de Scientific American
- Feiler R. Bjornson R. Krischfeld K, Mismar D, Rubin G, Smith D, Socolich M, Zuker C. (1992) Ectopic expression of Ultraviolet-Rhodopsin in the blue photoreceptor cells of *drosophila*: Visual physiology and photochemistry of transgenic animals. Journal of neuroscience, 12 (10): 3862-3868.
- Freund. J E. Simon. G.A. (1985) Estadística elemental. Prentice Hall Hispanoamericana, Octava edición, pag 325-344
- Fukushi; Tsukasa. (1985) Visual learning in walking blow flies *Lucina cuprina*: Journal of comparative physiology vol 157 pages 771-778

- Fuyama.Y. (1979) A visual stimulus in the courtship of *Drosophila* Suzuki. *Cellular and molecular life science* volume 35 n10 pages 1327-1328
- Gehring W. (2005) New perspective on eye development and the evolution of eye and photoreceptors *Journal of heredity* volume 96 pages 171-184
- Gehring W., Ikeo K. (1999) Mastering eye morphogenesis and eye evolution. *Trends in genetics* volume 15 pages 371-377
- Gilbert Cole. (1994). Form and function of stemmata in larva of holometabolus insects *annual review of entomology*
- Goldsmith. T.H Fernández R Hector.(1966) Comparative studies of crustacean spectral sensitivity. *Physiology* v188, n 15, pages 156-175
- Goodman. (1981) the structure and function of the dorsal ocellus. *Insects physiology. Hand book of sensory physiology* 1981 vol 11 pages 201-286
- Grossfield.Joe. (1971) Geographic distribution and light dependent behavior in *Drosophila*. *National acad. science* Vol 11 pages 2669-2673
- Gotz K (1997) Processing of artificial visual feedback in the walking fruit fly *Drosophila melanogaster*. *The journal experimental biology* vol 200 pp 1281-1296

- Hadler.N. (1964) Genetic influence on phototaxis in *Drosophila melanogaster* , Biological bulletin vol 126 P 264-273 Department of Biology, Yale University
- Hallen. A.E. Dahanukar.A. (2006) Insect Odor and Taste Receptor. Annual review of entomology vol 51 pages 113-135
- Hargrave A.P. (2001) Rhodopsina. Encyclopedia of life sciences 1999- Wiley on line library
- Haroldo. Toro. Introducción a la entomología. Universidad católica de Valparaíso. Ediciones universitarias del Valparaíso pag 147-183
- Harris A William. Stark, y Walker, John. (1976) Genetics dissection of the photoreceptor system in the compound eye of *Drosophila melanogaster*. Journal physiology Vol 256 pages 415-439
- Heath. E y Adams. P (1967) Regulation of heat production by large moths. Journal of experimental biology vol47 pp21-33
- Heisenberg M. (2001) Fly Brains.In: Encyclopedia of life Science. 2001 Wiley on line library Edit John wiley and sons
- Helfrich- Föforster C, Winter C Hofbauer A. Hall J, Stanewsky R. (2001). The circadian clock of fruit flies is blind after elimination of all known photoreceptor neuron. Neuron volume 30 pages 249-261

- Hirsch J. Boudreau. J (1959) Studies in experimental behavior genetics 1. The heritability of phototaxia in population of *Drosophila melanogaster*. Journal of comparative and physiology vol51 (6) pp647-651
- Hirsch j. (1959) Studies in experimental behavior genetics 11. Individual difference in geotaxia as a function of chromosome variation in synthesized *Drosophila* population. Journal of comparative physiology. Vol52 (3) pages 304-308
- Mittelstaedt. H (1962) Control systems of orientation in insects. Annual: review of entomology, vol7 :177-198
- Hubel, d, h. (2000) ojo cerebro, vision .Universidad de Murcia. Servicio de publicaciones 2 edicion
- Hu. K. Stark W. (1980) the roles of *Drosophila* ocelli and compound eyes in phototaxia. Journal of comparative physiology volume135 pages 85-95
- Hu K. G Stark. W.S. (1977) Specific receptor in put into spectral preference in *Drosophila*. Journal of comparative physiology vol12 pages 240-252
- Jochen Smolka and JAN M. Hemmi. (2009) Topography of vision and behavior, the journal experimental biology.vol 212 pages 3522-3532

- Karin. G (1980) the roles of *drosophila* ocelli and compound eyes. *Journal comp physiology* 135 pp85-95
- Truman. W. James. (1976) extra retinal photoreception in insects. *Photochemistry and Photobiology*. Volume 23 pages 215.225
- Kammer.A. Bracchi John. (1973) Role wings in the absorption of radiant energy by a butterfly. *Comparative biochemistry and physiology* vol 45 pp. 1057-1063
- Kavin G.HU and S.Stark William. (1974) the roler of *drosophila* ocelli end compound eyes in fototaxia. *Journal comparative physiology* volume 135 n1 pages 85-95
- Kerfoot.W.B. (1967). Dorsal Light receptor nature vol 215,pages 305-307
- Kirschvink.L.J.Walker. M. Michael. (2001) Magnetite-based magneto reception current opinion in neurolobiology. Vol 11: pages 462-467
- Kondo. H. (1978) Efferent system of the lateral ocellus in the dragonfly: its relationships with the ocellar afferet units the compound eyes and the wing sensory systems. *Journal of comparative physiology*. Vol 125. 341-349
- Land. M: f. (1980) Compound eyes: old and new optical mechanisms. *Nature* vol 287 pages 681-685

- Lewontin. RC (1959) On the anomalous response of *Drosophila pseudoobscura* to light. The American Naturalist. Vol93 No 872
- Lindsley DL y Zimm GG. (1992) the genoma of *Drosophila melanogaster*. Annu rev genomics volume 4 pages 1111-1133
- Litzinger.C: Thomas.Tsoni.D .K. (2002).Anatomy Eye. Encyclopedy of life science. Wiley on line library
- Murillo B Cesar, Rodrigo aztaza. (1988) Biología de anopheles (kersteszia).Rev saúde pública (on line) vol22 n2 Pag 101-108
- Marco. Vicente. (2001) Modelización de la taza de desarrollo de insectos en función de la temperatura. Aplicación integral de las plagas mediante el método de grados-dia. Departamento de agricultura y alimentación. Universidad de la rioja. Bol, S. E. A n 28 pag 147-150
- Meyer.VB-Rochow y Gál J. (2004) Dimensional limits for arthropod eyes with superposition optics. Vision Research. Volume 44 pages 2213 2223
- Minke, Baruch (1980) Intermediate processes in phototransduction a study in *drosophila* mutants Photochemistry and photobiology. volume 32 pages 553-56
- Mountcastle, U.B. (1968) Physiology of sensory Receptor

- Nation J. (2002) Insect Physiology and biochemistry. CRC Press, Florida. USA, 2002
- Piatigorsky j, Horwitz, Kuwabara T, Cutres CE. (1989)The cellular eye lens and crystallins of cubomedusan jellyfish. Journal of comparative physiology. Volume 164 n 5 pages 577-587
- Polcyn David. M. and Mark Achappel. (1986) Analysis of heat in vannessia butterflies: Effects of wings position and orientation to wind and light. Physiology zoology vol59 no 6 pages 706- 716
- Reichard.W. Poggio, T. (1976) Visual control of orientation bahaviour in flies. Journal. Mathematical biology
- Rockwell.R. Seiger.M. (1973) Phototaxia in *Drosophila*: A critical evaluation. American Scientist. volumen 3 num. 2
- Ruiz G. M. (1995) Neurobiology de los sistemas sensoriales UNAM Pag 1-28
- Sakkara T.P. (1998) Rhodopsin: Prototypical G protein coupled receptor. Molecular biology vol 59 p 1-34

- Schumperli, R, (1973) Evidence for color vision in *drosophila melanogaster* through spontaneous phototactic, vol 86 pag 77-94
- Shobi Veleri, Dirk Rieger. (2009) Hofbauer-Buchner. Eyelet affects circadian photosensitivity and coordinates time and period expression in *drosophila* clock neurons J .biology rhythms feb vol.22 n1 pages 29-42
- Stanewsky. R (2002) Genetic analysis of the circadian system in *Drosophila melanogaster* and mammals. Journal home vol 54
- Stark WS. (1977) Sensitivity and adaptation in R7, an ultraviolet photoreceptor, in the *drosophila* retina. Journal comparative physiology, 115: 47-59
- Stavenga D y Arikawa K. (2006) Evolution of color vision of butterflies. Arthropod Structure and Development. Vol 35 pages 307-318
- Stewart FJ. (2005) Video tracking of *drosophila* gravitaxis. Neuroinformatics MSc. University of Edinburgh.
- Smith GS (2007) the polarization of skylight: An example from nature. American Journal of Physics

- Tejeda R. M.T. (2009) Fototaxia y selección a estímulos luminosos en *Drosophila melanogaster* (tesis) Facultad de ciencias UNAM, pag3-70
- Timothy H Goldsmith and Philip R. Ruck. (1958) The spectral sensitive of dorsal ocelli of cockroaches and honey bees Rockefeller university press vol 41 No 6 p1171-1185
- Trebor. A. Lamb. (2009). Evolution of vertebrate retinal photoreception. Royal society vol364 No 1531 p 2911-2924
- Watt.BW (1983) Thermoregulatory strategies in *colias* butterflies thermal stress and the limits to adaptation in temporaly varying enviroments. The American Naturalist vol 121 No 1
- Wernet MF, Mazzoni E, Celik A, Duncan D, Duncan I, Desplan C. (2006) Stochastic spineless expression creates the retinal mosaic for color vision. Nature.440: 174-180
- Wehrhahn C. (1984). Ocellar vision and orientation in flies. Royal society of London series b, vol222 No 1228 pp. 409-411
- Wernet MF. Celik A, Mikeladze.Dvali T, desplan C. (2007) Generation of uniform fly retinas. Center of developmental genetics, departament of biology, New York university vol 17 r1002-r1003

- Wolff T, Ready DF. (1993) Pattern formation in Drosophila retina In: Bate. M Arias. A: M (Eds.), The development of Drosophila melanogaster. Vol2. Cold Spring Harbor laboratory Press. Plainview. New York.pp1277-1325
- Zuker Cs, Montell c. Junes K Laverty T. Rubin G M. (1987). A rhodopsin gene expressed in photoreceptor cell R7 on the drosophila eye. Journal of neuroscience. Vol7(5); 1550-1557
- Zuker Cs. (1996). The biology of vision in drosophila. Proceedings of the nation Academy of science USA vol 93(2) p 571-576