

University of Groningen

In the heat of the moment

Soto Padilla, Andrea

DOI:
[10.33612/diss.109887653](https://doi.org/10.33612/diss.109887653)

IMPORTANT NOTE: You are advised to consult the publisher's version (publisher's PDF) if you wish to cite from it. Please check the document version below.

Document Version
Publisher's PDF, also known as Version of record

Publication date:
2020

[Link to publication in University of Groningen/UMCG research database](#)

Citation for published version (APA):

Soto Padilla, A. (2020). *In the heat of the moment: How Drosophila melanogaster's response to temperature is modulated by sensory systems, social environment, development, and cognition*. [Thesis fully internal (DIV), University of Groningen]. University of Groningen. <https://doi.org/10.33612/diss.109887653>

Copyright

Other than for strictly personal use, it is not permitted to download or to forward/distribute the text or part of it without the consent of the author(s) and/or copyright holder(s), unless the work is under an open content license (like Creative Commons).

The publication may also be distributed here under the terms of Article 25fa of the Dutch Copyright Act, indicated by the "Taverne" license. More information can be found on the University of Groningen website: <https://www.rug.nl/library/open-access/self-archiving-pure/taverne-amendment>.

Take-down policy

If you believe that this document breaches copyright please contact us providing details, and we will remove access to the work immediately and investigate your claim.

Downloaded from the University of Groningen/UMCG research database (Pure): <http://www.rug.nl/research/portal>. For technical reasons the number of authors shown on this cover page is limited to 10 maximum.



Summaries

Andrea Soto Padilla

Nederlandse Samenvatting

Omgevingstemperatuur heeft een direct effect op hoe welvarend organismes zijn. Wanneer het milieu veranderd, zoals bijvoorbeeld de momentele de klimaatopwarming, worden organismes geforceerd zich aan te passen aan de nieuwe condities om te kunnen overleven. In sommige gevallen kunnen organismen hun gedrag aanpassen om te overleven in het nieuwe milieu. Andere organismes zijn echter niet in staat om zich op tijd aan te passen. Dit heeft als resultaat dat gehele soorten zijn uitgestorven, zoals sommige woestijnvogels, koraalriffen en bomen die niet bestendig waren tegen extreme weercondities. Temperatuur is een zeer belangrijke component van adaptatie en overleven, omdat het een direct effect heeft op het tempo waarop enzymatische reacties plaatsvinden. Enzymen en de reacties waar ze deel van uit maken spelen een hoofdrol in alle biochemische reacties. Enzymen kunnen echter alleen hun functie uitvoeren binnen beperkte temperaturen; onder een minimale temperatuur zullen enzymen geen biochemische reactie produceren, terwijl boven een maximale temperatuur enzymen ontbinden, wat ervoor zorgt dat ze niet meer werkzaam zijn. Dit suggereert dat organismes ze gebonden zijn te leven binnen temperatuur limieten om ervoor te zorgen dat enzymen kunnen functioneren.

De meeste organismen houden hun lichaamstemperatuur op peil door middel van twee verschillende mechanismen; aan de ene kant staan de endothermen welke fysieke mechanismen gebruiken om op te warmen of af te koelen; aan de andere kant staan de ectothermen welke afhankelijk zijn van de omgevingstemperatuur om hun eigen lichaamstemperatuur te bepalen. Voor de ectothermen betekent dit dat zij de temperatuur van de omgeving overnemen als hun lichaamstemperatuur en daardoor op zoek moeten gaan naar een plek met de gewenste temperatuur. Grote ectothermen, zoals hagedissen, ondervinden minder problemen in acute temperatuur verschillen, omdat hun lichaamsgewicht het opwarmen of afkoelen vertraagt. Daarentegen veroorzaken acute temperatuurverschillen bij kleine ectothermen, zoals insecten, acute veranderingen in lichaamstemperatuur, wat al snel tot veranderingen in het gedrag en metabolisme leidt door

het effect van temperatuur op de enzymen. In insecten wekt dit de indruk dat de reactie op temperatuur wordt veroorzaakt door het directe effect van temperatuur op enzymatische reacties. Dat zou echter alleen zo zijn als insecten geen complex zintuigstelsel zouden hebben om temperatuur waar te nemen, waarvan al is aangetoond dat ze dit systeem wel hebben. De fruitvlieg, *Drosophila melanogaster*, heeft bijvoorbeeld verscheidene centrale (hersenen) en perifere (antennes) temperatuur receptoren, die allemaal specifiek zijn voor een bepaald temperatuurbereik. Dit samen met de grote diversiteit van biologische vragen die over de laatste honderd jaar zijn beantwoord door het gebruik van *Drosophila*, zoals de mechanismes achter erfelijkheid, ontwikkeling van het zenuwstelsel en zelfs sociale interacties, leidde tot de eerste taak van mijn proefschrift; het ontrafelen of de reactie van fruitvliegen op temperatuur inderdaad alleen werd veroorzaakt door enzymatische processen of dat hun neurale zintuigstelsel voor temperatuur hier ook een rol in speelde.

Om dit te testen, zoals in **Hoofdstuk 2** beschreven, zijn de fruitvliegen blootgesteld aan een temperatuur-gecontroleerde arena, waarin de omgevingstemperatuur geleidelijk maar ook abrupt kon worden veranderd. The arena bestaat uit drie koperen tegels waarvan de temperatuur automatisch van wordt gecontroleerd, een metalen barrière rondom de tegels en een glazen plafon wat voorkomt dat de vliegen kunnen vliegen en ze dus forceert om te lopen. Tijdens de eerste experimenten, beschreven in **Hoofdstuk 3**, werden de fruitvliegen blootgesteld aan geleidelijk toenemende temperaturen om het belang van temperatuur sensoren vast te stellen op de loopsnelheid van de fruitvliegen op verschillende temperaturen. Naarmate de temperatuur steeg gingen normale vliegen steeds sneller lopen tot op een maximumsnelheid (op 36°C) waarna snelheid snel afnam. Vliegen die geen temperatuursensoren hebben in de hersenen lieten geen enkele toename in loopsnelheid zien in reactie op temperatuur wijzigingen, terwijl vliegen zonder temperatuurreceptoren in de antennes wel een toename in loopsnelheid lieten zien, maar niet in dezelfde mate als normale vliegen. Deze resultaten suggereren dat een functionerend temperatuur zintuigstelsel nodig is voor een reactie op toenemende temperaturen, en daarmee ook vaststelt dat de gedragsresponse op temperatuur niet alleen afkomstig is van enzymatische activiteit maar afhankelijk is van neuronale controle.

De cognitieve controle van *Drosophila's* over hun reactie op temperatuur geeft de mogelijkheid aan dat vliegen niet-thermische en thermische sensorische signalen integreren om hun reactie op temperatuur te moduleren. Een van die signalen zou de aanwezigheid van anderen kunnen zijn. Hiervan is al bekend dat dit invloed heeft op de thermale reactie in verschillende organismes, zoals samenklonteren om warmte te behouden in koude klimaten. In **Hoofdstuk 4** is dit idee onderzocht door de reactie van alleen geteste vliegen te vergelijken met de reactie van vliegen getest in een groep. Vrouwtjes en mannetjes vliegen die alleen zijn getest gedragen zich vergelijkbaar. Mannetjes in een groep met andere mannetjes lieten echter een hogere loopsnelheid zien bij hoge temperaturen, terwijl vrouwtjes getest met andere vrouwtjes bewegen op dezelfde snelheid als de alleen geteste vliegen. Daarnaast lieten mannetjes, die waren gemanipuleerd om vrouwelijke feromonen uit te scheiden, geen hogere loopsnelheid zien in een groep net als normale vrouwtjes. Daarbovenop komt nog dat vrouwtjes, die waren gemanipuleerd om mannelijke feromonen uit te scheiden, wel een hogere loopsnelheid lieten zien op hoge temperaturen net als normale mannetjes. Dit suggereert dat de reactie van vliegen in een groep afhankelijk is van de vliegen waar ze van denken omgeven te zijn.

Dit resultaat kan worden verklaard door de manier waarop vliegen op elkaar reageren. Vrouwtjes die zich omgeven door andere vrouwtjes zoeken constant contact met elkaar, wat niet wordt gezien als vrouwtjes worden gegroepeerd met mannetjes of als alleen mannetjes gegroepeerd zijn. Dit interactieve gedrag tussen vrouwtjes vermindert de intensiteit van hun reactie op toenemende temperaturen, wat mogelijk een weerspiegeling is van een ontspannend effect van aanraking tijdens temperatuur geïnduceerde stress. Dit werd bevestigd doordat vrouwtjes die genen misten die gevoelsreceptoren coderen – waardoor deze vrouwtjes ongevoelig waren voor aanrakingen- een hogere loopsnelheid hebben bij toenemende temperaturen, terwijl ze ook opzoek bleven naar contact. Samen wijst dit er op dat stress veroorzaakt door warmte vrouwtjes motiveert om elkaar op te zoeken en dat de aanrakingen die daaruit volgen een kalmerend effect heeft op hun reactie. Zoogdieren zoals knaagdieren, niet-menselijke primaten en mensen laten interessant genoeg eenzelfde soort fenomeen zien: vrouwen gaan opzoek naar anderen als ze gestrest zijn, terwijl mannen het eenzame vechten of vlucht principe volgen in stressvolle situaties. Meerdere verschillen tussen de hersenen van mannen en vrouwen zijn al gevonden die deze resultaten zouden kunnen verklaren; interessant is dat de processen gerelateerd aan de stressreactie in *Drosophila* anders zijn in vrouwtjes en mannetjes, wat mogelijkheden biedt om de vlieg te gebruiken om meer te weten te komen over de mechanismes achter deze verschillen.

Vliegen kunnen zich ook aanpassen aan veranderende temperaturomstandigheden door hun nakomelingen beter voor te bereiden op extreme temperaturen. Eerdere studies hebben bijvoorbeeld aangetoond dat de nakomelingen van vliegen levend in een 25°C of 29°C omgeving een hogere fitness hadden dan de nakomelingen van ouders levend in een 18°C omgeving. Dit suggereert dat *Drosophila* hun huidige omgevingstemperatuur kunnen gebruiken als signaal om de ontwikkeling van hun nakomelingen te beïnvloeden en hen beter voor te bereiden op de omgeving waar zij aan blootgesteld zullen zijn (bekend als anticiperende effecten). Dit idee hebben we getest in **Hoofdstuk 5** door de moeders bloot te stellen aan of 29°C (warm) of 18°C (koud) om daarna de nakomelingen zich te laten ontwikkelen in dezelfde temperatuur als de moeder of op de tegenovergestelde temperatuur. We vonden dat de reactie van de nakomelingen op temperatuur voornamelijk werd bepaald door de omgevingstemperatuur waarin de nakomelingen zich hebben ontwikkeld. Dit gezien de vliegen die zijn opgegroeid in de warme conditie sneller herstelden na blootstelling aan een hitte-shock en over het algemeen bewogen zij sneller, terwijl vliegen die zijn opgegroeid in de koude conditie, sneller herstelden na blootstelling aan een koelte-shock, wat een grotere resistentie voor kou aanduidt. De nakomelingen van moeders die in 18°C leefden herstelden zich echter beter dan nakomelingen van moeders die in 29°C leefden, wat laat zien dat er een gering maternaal effect is op de temperatuur response van hun nakomelingen. Dit betekent echter niet dat dat moeders anticiperen op de omgeving van hun nakomelingen en daardoor een doelgerichte verandering veroorzaakten. Dit is waarschijnlijk het gevolg van een overdracht van fysiologische veranderingen van de moeder die was blootgesteld aan 18°C, zoals een langzamer metabolisme wat een hogere hoeveelheid lichaamsvet veroorzaakt wat op zijn beurt weer een verhoogde resistentie voor warme en koude temperaturen met zich meebrengt. Verdere studies zijn nodig om vast te stellen of de maternale effecten daadwerkelijk worden veroorzaakt door een overdracht van fysiologische veranderingen of dat het toch gerelateerd is aan het anticiperen van de moeders. Inzicht hierin kan helpen

voorspellen hoe insecten zich zullen aanpassen aan de klimaatverandering.

De complexe interactie die *Drosophila* laten zien in relatie tot temperatuur suggereert dat temperatuur een opvallende stimulus is die kan helpen ander gedrag te onderzoeken. Met dit in gedachten werden de vliegen in **Hoofdstuk 6** blootgesteld aan korte of lange geluiden en beelden om te onderzoeken of zij dit konden correleren met de locatie van een comfortabele temperatuur. Dit werd gedaan met de intentie te laten zien dat vliegen een verschil konden maken tussen korte en lange tijdsduur en dat zij dus gebruikt konden worden als een diermodel in onderzoek naar een soort tijdsperceptie die bekend staat als intervaltiming. Intervaltiming is een fundamentele component van leren, besluitvorming, en vele andere cognitieve functies in mensen, waarvan de neurale basis tot op heden onbekend is. *Drosophila* hadden als model kunnen fungeren om de neurale circuits die intervaltiming ondersteunen te onderzoeken als zij hadden laten zien deze vaardigheid te bezitten. De vliegen hebben echter niet kunnen laten zien dat ze beschikken over intervaltiming, ondanks het feit dat ze wel in staat zijn om een temperatuurgradiënt te volgen. Dit betekent niet per se dat *Drosophila* niet over intervaltiming beschikken, maar dit toont aan dat de hier gebruikte proefopzet niet de beschikking had om dit te laten zien. Vervolgstudies om intervaltiming in *Drosophila* volledig te exploreren kunnen mogelijk andere geconditioneerde stimuli gebruiken, zoals een voedselbeloning, of andere experimentele proefopstellingen, zoals het observeren van hoe vaak de vliegen beginnen met vliegen.

Afsluitende Opmerkingen

Drosophila melanogaster is een fascinerend organisme om onderzoek mee te doen. Deze vliegen geven de mogelijkheid om vragen te beantwoorden variërend van het neurale niveau tot op populatieperspectief. Hierdoor kunnen genetische, fysiologische, gedrags- en evolutionaire componenten van een groot aantal processen worden onderzocht. Het is dan ook niet verrassend dat tot op heden vliegen fundamenteel zijn geweest in het begrijpen van mannelijke en vrouwelijk interacties, ei leg gedrag, circadiane ritmes, slaap cycli, leren en geheugen en zelf sociaal gedrag. In dit proefschrift zijn diverse aspecten van de reactie van een *Drosophila* op temperatuur beschreven. Zo is er beschreven dat vliegen temperatuur moeten kunnen voelen om er correct op te reageren, dat de manier waarop interacties plaatsvinden tussen vliegen door temperatuur beïnvloed wordt, dat de omgeving van moeders en nakomelingen effect hebben op de reactie van vliegen op thermische moeilijkheden en dat vliegen temperatuur informatie kunnen gebruiken om te bepalen waar ze naartoe moeten bewegen. Daarnaast is een nieuwe temperatuur-gecontroleerde arena beschreven, die gebruikt zou kunnen worden om vergelijkbare temperatuur-gerelateerde aspecten in andere insecten te onderzoeken, of zelf van grotere soorten indien de technische aspecten adequaat worden aangepast. Alles samen genomen toont dit proefschrift dat temperatuur in alle aspecten van het gedrag van een vlieg een rol speelt, en dat het van fundamenteel belang is om te begrijpen hoe een vlieg met deze omgevingsfactor omgaat. Dit principe is van invloed op alle soorten en onderstreept de brede impact die klimaatverandering heeft en zal hebben op het leven.

Resumen en Español

La temperatura del medio ambiente afecta de forma directa la supervivencia de todos los seres vivos. Cuando el medio ambiente cambia, tal como está ocurriendo con el calentamiento global, los seres vivos se ven forzados a adaptarse a las nuevas condiciones para sobrevivir. En algunos casos, animales y plantas lograrán cambiar de acuerdo a lo que les demanda el medio ambiente; en otros, será demasiado tarde y las especies se extinguirán. Este impacto tan significativo de la temperatura sobre la supervivencia de las especies se debe a su efecto directo sobre las reacciones enzimáticas. Las enzimas guían todas las reacciones bioquímicas fundamentales para la vida; sin ellas, ninguno de los organismos conocidos existiría. Las enzimas requieren un rango de temperaturas específico para poder funcionar. Debajo de este rango, las enzimas son incapaces de producir una reacción, mientras que sobre el rango las enzimas se desnaturalizan y pierden funcionalidad. Esto implica que cada ser vivo tiene que mantenerse dentro del rango de temperatura al cual sus enzimas son funcionales, de lo contrario su supervivencia se pone en riesgo.

Los animales utilizan dos mecanismos básicos para mantenerse dentro de su rango de temperaturas: los endotérmicos, o animales de sangre caliente, utilizan mecanismos fisiológicos para enfriar o calentar su cuerpo; los ectotérmicos, o animales de sangre fría, dependen de la temperatura en el exterior para regular su temperatura corporal. Esto significa que para los ectotérmicos estar en un área a una temperatura dentro del rango que necesitan es muy importante. Los ectotérmicos grandes, como los lagartos, pueden tolerar estar en zonas más frías o calientes ya que el tamaño de su cuerpo dilata la transferencia de temperatura del exterior a su interior; sin embargo, los ectotérmicos pequeños como los insectos adquieren la temperatura del medio ambiente casi de inmediato, lo que se traduce en efectos directos sobre el funcionamiento de sus enzimas y crea la impresión de que la reacción de estos pequeños seres a los cambios de temperatura a su alrededor, no sea más que un reflejo del efecto de la temperatura sobre sus reacciones enzimáticas. Sin embargo, los insectos han demostrado no ser tan simples. Por ejemplo, las moscas de la fruta *Drosophila melanogaster*, tienen una serie de sensores térmicos centrales (en el cerebro) y periféricos (en su antenas) dedicados a percibir rangos o cambios de temperatura específicos. Esto sugiere que *Drosophila* responde de forma más compleja a los cambios ambientales que un simple reflejo del efecto enzimático. Considerando que las moscas de la fruta han sido un animal de laboratorio por más de cien años y que han sido fundamentales para contestar todo tipo de preguntas biológicas - como mecanismos hereditarios, el desarrollo del sistema nervioso, o los procesos detrás de las interacciones sociales - la primera tarea de esta tesis fue utilizarlas para entender si su respuesta a los cambios de temperatura es un mero reflejo del efecto enzimático o en contraste dependen de un proceso cognitivo más complejo.

Para resolver este misterio, moscas *Drosophila* fueron colocadas en una arena cuya temperatura puede controlarse y cambiarse automáticamente, descrita en el **Capítulo 2**. La arena está rodeada por una barrera de metal que evita que las moscas escapen y cubierta por una tapa de vidrio, que evita que las moscas vuelen. En los experimentos presentados en el **Capítulo 3**, las temperatura de la arena se programó para incrementar

gradualmente para explorar el efecto que cada tipo de sensor de temperatura tiene sobre la velocidad a la que las moscas caminan conforme el ambiente se calienta. Una mosca normal camina más rápido conforme la temperatura incrementa hasta un punto de velocidad máxima ($\sim 36^\circ\text{C}$), después del cual la velocidad cae rápidamente y la mosca fallece. Una mosca sin sensores térmicos centrales no incrementa su velocidad a ninguna temperatura, mientras que una mosca sin sensores térmicos periféricos camina más rápido en ambiente más calientes, pero nunca tan rápido como una mosca normal. Esto sugiere, en primer lugar, que receptores térmicos centrales y periféricos son necesarios para que las moscas presenten un respuesta normal a los cambios de temperatura y, en segundo lugar, que los insectos no responden al ambiente sólo por el efecto en sus enzimas, sino por el control cognitivo de sus reacciones.

El control cognitivo de *Drosophila* sobre su respuesta a la temperatura abre la posibilidad de que las moscas integren información térmica y no térmica para modular su comportamiento. Por ejemplo, las moscas podrían actuar diferente si otros están presentes, ya que en muchas especies la presencia de otros afecta la reacción a cambios de temperatura, como cuando una manada se junta para conservar calor. El **Capítulo 4** presenta la reacción de moscas estudiadas solas o en grupo para explorar esta idea. Moscas solas, ya sean hembras o macho, se comportan igual. En grupo, las moscas macho con otros machos muestran un incremento en su velocidad a altas temperaturas ($34\text{-}38^\circ\text{C}$), mientras que las hembras con otras hembras no muestran cambios. De forma fascinante, cuando las feromonas de los machos son manipuladas para simular feromonas de hembra, los machos dejan de acelerar a altas temperatura; en contraste, cuando las hembras expresan feromonas de macho comienzan a moverse más rápido conforme la temperatura incrementa. Esto sugiere que la reacción de una mosca en grupo depende del sexo de las moscas que la rodean, probablemente por la forma en que hembras y machos interactúan entre sí. En particular, cuando moscas hembra se encuentran con otras hembras cada una busca interactuar con otras frecuentemente, a diferencia de lo que ocurren entre machos o cuando hembras y machos se mezclan. Las hembras continúan buscándose entre sí conforme la temperatura incrementa, incluso cuando su sensación del tacto ha sido mutada y no son capaces de percibir el contacto con otras. Es posible que las hembras utilicen estos contactos como mecanismo de relajación ante una situación estresante - el aumento de temperatura -, tal como se ha visto en otras especies más complejas (roedores, primates no humanos y humanos). En estos otros ejemplos, las hembras (o mujeres) tienden a agruparse con otros cuando se encuentran bajo estrés, mientras que los machos (u hombres) tienden a actuar de forma solitaria. Estas tendencias han sido explicadas por diferencias cerebrales entre los sexos. Curiosamente, *Drosophila* también posee áreas cerebrales relacionadas con estrés que son diferentes entre los sexos, lo que sugieren que estos insectos nos pueden ayudar a comprender mejor los mecanismos detrás de estas diferencias.

Las moscas de la fruta podrían ser capaces de adaptarse a los cambios ambientales a través de la preparación de sus descendientes para enfrentar climas extremos. Por ejemplo, en estudios previos se ha visto que descendientes de moscas mantenidas a 25°C o 29°C tienen una supervivencia más alta que los descendientes de moscas mantenidas a 18°C . Esto sugiere que *Drosophila* puede utilizar información sobre la temperatura de su ambiente como guía para influir en el desarrollo de sus descendientes y prepararlos mejor para el ambiente que podrían enfrentar en el futuro. Esto se conoce como efectos

anticipatorios de los padres y no ha sido satisfactoriamente demostrado en moscas. Por ello, se realizaron experimentos con esta idea en el **Capítulo 5** al exponer moscas madre a ambientes calientes (29°C) o ambientes fríos (18°C) y después permitir a sus descendiente desarrollarse en el mismo ambiente que las madres o en el ambiente opuesto. Se encontró que el mayor determinante de la respuesta de los descendientes a diferentes retos de temperatura es el ambiente en el que los descendientes se desarrollaron. Las moscas que crecieron en ambientes calientes se recuperaron más rápido de choques térmicos con altas temperaturas, mientras que las moscas que crecieron en ambientes fríos se recuperaron más rápido de choques térmicos con temperaturas frías. Sin embargo, las moscas que nacieron de madres expuestas a 18°C se recuperaron mejor que las que nacieron de madres expuestas a 29°C , lo que sugiere un efecto materno dependiente del ambiente de la madre sobre el desarrollo de su descendencia. Esto no implica necesariamente que las madres hayan tenido efectos anticipatorios sobre sus descendientes; más probablemente refleja un efecto fisiológico dado el cambio metabólico en las madres expuestas a 18°C , como el aumento en grasa corporal que pudiera haber causado una mayor resistencia a temperaturas extremas. Más estudios son necesarios para responder satisfactoriamente a la pregunta sobre la existencia de efectos anticipatorios en *Drosophila*. La resolución final de este misterio podría ayudar a predecir cómo se adaptarán los insectos al cambio climático y cómo se verá la biodiversidad de nuestro futuro cercano.

La forma compleja en que *Drosophila* interactúa con la temperatura sugiere que éste es un estímulo importante para las moscas que nos podría ayudar a investigar otros comportamientos. Con esto en mente, en el **Capítulo 6** las moscas fueron expuestas a luces o sonidos largos y cortos para explorar su capacidad de relacionar la duración del sonido con la localización de temperaturas cómodas en nuestra arena. De poder diferenciar entre tonos cortos y largos, las moscas hubieran mostrado la capacidad de percibir intervalos de tiempo, un componente fundamental para el aprendizaje, la toma de decisiones y un sin fin de otras habilidades cognitivas en humanos cuyas bases neurales se desconocen. Las moscas hubieran servido entonces como modelo para investigar los circuitos neuronales detrás de la percepción de intervalos temporales; sin embargo, los resultados no demostraron que las moscas tuvieran la capacidad temporal deseada aunque sí mostraron mejorar en encontrar el lugar seguro gracias a la información térmica. Esto no prueba necesariamente que las moscas no perciben intervalos de tiempo, sino que señala que esta aproximación experimental careció del poder para mostrar esta capacidad. Experimentos en el futuro podrían utilizar otros estímulos, como la presencia de comida, o desarrollar otros paradigmas, como observar tiempo de vuelo y descanso, para desenmascarar las capacidades temporales de *Drosophila* y crear un nuevo modelo con el que explorar cómo percibimos el tiempo.

Notas Finales

La mosca de la fruta *Drosophila melanogaster* es un organismo experimental tremendamente interesante. Las moscas han permitido responder preguntas en todos los niveles, desde los componentes neurales hasta los efectos poblacionales, permitiéndonos explorar los componentes genéticos, fisiológicos, de comportamiento y evolutivos de una multitud de procesos. Las moscas han sido esenciales para entender muchas de las interacciones entre machos y hembras, la deposición de huevos, los ritmos circadianos, los ciclos de sueños,

aprendizaje y memoria e incluso las complejidades del comportamiento social. Esta tesis ha cubierto diversos aspectos relacionados con la respuesta de *Drosophila* a la temperatura. Ha mostrado que las moscas deben percibir y procesar la información térmica para poder reaccionar a ella, que la temperatura afecta cómo se relacionan las moscas unas con otras, que el ambiente de las madres y su descendencia afecta la capacidad de las moscas para responder a diversos retos térmicos y que las moscas pueden utilizar la información sobre la temperatura para predecir a dónde moverse. Esta tesis presenta también una nueva arena que podría utilizarse para explorar la relación con la temperatura de otros insectos o incluso de especies más grandes si los componentes técnicos son adaptados. En general, esta tesis demuestra que la temperatura afecta todos los aspectos del comportamiento de una mosca y que entender cómo lidia *Drosophila* con estos efectos es fundamental para lograr una comprensión profunda de las consecuencias que este estímulo podría tener en la naturaleza dado el inevitable calentamiento global.