



Efecto de luz de distintos colores en la actividad motora y emergencia de adultos en pupas de *Tenebrio molitor*

Effect of different colored light on motor activity and adult emergence in *Tenebrio molitor* pupae

Zyanya Mayoral-Peña  <https://orcid.org/0009-0002-8846-6050>  zmayoral77@gmail.com

Jesús García-Salazar  <https://orcid.org/0000-0001-7604-9191> garcia.salazar.jj@gmail.com

Rodolfo Bernal-Gamboa  <https://orcid.org/0000-0002-4096-8425> rodolfo.bernalg@gmail.com

Facultad de Psicología, División de Estudios de Posgrado e Investigación, Universidad Nacional Autónoma de México, Cubículo 102, Edificio D, 1er Piso; Ciudad Universitaria, Coyoacán, Ciudad de México, C.P. 04510.

RESUMEN

La luz es un factor que interviene en la fisiología y el comportamiento de los insectos. Aunque tradicionalmente se había considerado que las pupas eran poco receptivas a estímulos externos, estudios recientes han mostrado que son capaces de detectar señales lumínicas. En este estudio se evaluó el efecto de diferentes longitudes de onda de luz (roja, verde, azul, infrarroja y blanca) en la actividad motora abdominal, y en la tasa de emergencia de adultos en pupas de *Tenebrio molitor*. Se evaluaron cinco grupos experimentales de 12 pupas cada uno, expuestos a luz LED durante 14 minutos. Se registraron tanto los movimientos abdominales como la proporción de individuos que llegaron a ser adultos. Los resultados indicaron que la luz azul y, en mayor medida, la blanca, provocaron una respuesta motora significativa en las pupas de *T. molitor* ($p < 0.001$), evidenciando sensibilidad diferencial a estas longitudes de onda durante la etapa pupal. En contraste, no se observaron diferencias significativas en la tasa de emergencia entre los tratamientos ($p = .441$), lo que sugiere que la exposición de 14 minutos a las fuentes de LEDs no afecta el desarrollo del adulto. Estos resultados muestran que las pupas de *T. molitor* perciben e integran estímulos lumínicos específicos. Además, los movimientos abdominales derivados de la exposición a los LEDs blanco y azul sugieren que su uso en esta etapa podría ser útil para investigar la integración sensorial durante la metamorfosis. Futuros estudios podrían explorar su potencial para analizar procesos cognitivos tempranos en insectos holometábolos.

Palabras clave: comportamiento; desarrollo, escarabajo; LEDs; movimientos abdominales.

ABSTRACT

Light is a factor that influences the physiology and behavior of insects. Although pupae have traditionally been considered unreceptive to external stimuli, recent studies have shown that they are capable of detecting light signals. In this study, the effect of different wavelengths of light (red, green, blue, infrared, and white) on abdominal motor activity and the adult emergence rate in *Tenebrio molitor* pupae was evaluated. Five experimental groups of 12 pupae each were exposed to LED light for 14 minutes. Both abdominal movements and the proportion of individuals that reached adulthood were recorded. The results indicated that blue light, and to a greater extent, white light, elicited a significant motor response in *T. molitor* pupae ($p < 0.001$), demonstrating differential sensitivity to these wavelengths during the pupal stage. In contrast, no significant differences in emergence rate were observed between treatments ($p = .441$), suggesting that 14 minutes of exposure to LED sources does not affect adult development. These results show that *T. molitor* pupae perceive and integrate specific light stimuli. Furthermore, abdominal movements resulting from exposure to white and blue LEDs suggest that their use at this stage could be useful for investigating sensory integration during metamorphosis. Future studies could explore their potential for analyzing early cognitive processes in holometabolous insects.

Keywords: abdominal movements; beetle; behavior; development; LEDs.

INTRODUCCIÓN

La luz es un factor ambiental que influye en el comportamiento y en la fisiología de los insectos, los cuales son capaces de percibir características como la intensidad lumínica, la longitud de onda, la dirección y la polarización de la luz (Kelber et al., 2003; van Langevelde et al., 2011; Wernet et al., 2015). Esta capacidad sensorial les permite orientarse en el espacio, localizar recursos, detectar amenazas y regular sus ritmos biológicos (Briscoe y Chittka, 2001; Kelber et al., 2003). Por ello, la luz es un estímulo relevante para la supervivencia de los insectos.

Los insectos son sensibles al espectro de luz, que va desde el ultravioleta hasta el rojo, lo que influye en su conducta fisiológica y éxito reproductivo (Briscoe y Chittka, 2001; Bruce-White y Shardlow, 2011; Saunders, 2012). En consecuencia, varía la sensibilidad que tienen hacia diferentes longitudes de onda dependiendo de la especie y del estadio de desarrollo. Por ejemplo, los escarabajos *Lasioderma serricornis* Fabricius, 1792 y *Sitophilus oryzae* Linnaeus, 1763 tienen preferencia por la luz azul (Jeon et al., 2012; Katsuki et al., 2013), *Aethina tumida* Murray, 1867 por la ultravioleta (Duehl et al., 2012) y *Anthonomus grandis* Boheman, 1843 por la verde (Saunders, 2012). Otros como *Tribolium castaneum* Horst, 1797 y *Leptinotarsa decemlineata* Say, 1824 son atraídos hacia la luz roja (de Wilde y Bonga, 1958; Ahmed et al., 2021). Estas diferencias sugieren que la longitud de onda actúa como un estímulo que afecta el comportamiento de los insectos y que varía dependiendo de la especie.

La luz regula el comportamiento de los insectos y desempeña un papel relevante en sus procesos fisiológicos y del desarrollo. Por ejemplo, la luz azul reduce la longevidad y aumenta la mortalidad de forma diferencial según la etapa del ciclo de vida (huevos, larvas y pupas) (Hori et al., 2014; Hori y Suzuki, 2017; Shibuya et al., 2018; Ahmed et al., 2021). De manera similar, la luz verde y amarilla disminuye la tasa de emergencia de adultos y modifica el comportamiento reproductivo (Jiang et al., 2023). Además, la luz roja y azul afectan el desarrollo y la viabilidad de los huevos (Wang et al., 2013). En conjunto, estos hallazgos evidencian que la respuesta a la luz varía entre estadios del desarrollo.

La etapa de pupa representa un periodo de cambios morfológicos y metabólicos que preparan la transición hacia la fase adulta (Chapman, 2013). Pese a ello, las pupas no son insensibles a los estímulos ambientales, particularmente a la luz (Ichikawa y Kurauchi, 2009; Hawes, 2019). La exposición a determinadas longitudes de onda durante esta etapa tiene efectos adversos, como una mayor mortalidad o alteraciones en el desarrollo que comprometen la fisiología del adulto (Hori et al., 2014; Hori y Suzuki, 2017; Damulewicz et al., 2022). De hecho, se conservan estructuras funcionales durante la fase pupal que les permiten detectar estímulos lumínicos (Rocha et al., 2015). En el caso del mosquito *Aedes aegypti*

Linnaeus, 1762, las pupas poseen sistemas sensoriales especializados capaces de percibir la luz, lo cual sugiere un papel activo de la iluminación en la regulación del desarrollo (Rocha et al., 2015).

Estudiar las pupas de *Tenebrio molitor* Linnaeus, 1758, un organismo modelo con un ciclo de vida bien caracterizado y fácil de mantener en condiciones de laboratorio, representa una oportunidad valiosa para diseñar experimentos relevantes en el área de la cognición (Vácha, 2007; Bernal-Gamboa et al., 2021). Esta etapa del desarrollo es crítica, ya que durante ella se presentan cambios estructurales y funcionales, lo que la convierte en un periodo interesante para investigar la influencia de estímulos ambientales como la luz.

En cuanto a la respuesta de *T. molitor* a la luz, se sabe que influye en su desarrollo, por lo que se recomienda mantener a las pupas en condiciones de penumbra (Arias-Leitón et al., 2021). La exposición continua a la luz incrementa su capacidad metabólica sin alterar su microbiota (Ángel-Sánchez y Galián, 2022), lo que sugiere una sensibilidad fisiológica a este tipo de estímulo. A nivel neurofisiológico, la luz provoca potenciales de acción en los nervios torácicos, asociándose con actividad motora como los movimientos abdominales (García, 2021).

Este tipo de respuesta se manifiesta en uno de los comportamientos más distintivos de las pupas, la rotación abdominal ante estímulos táctiles y una conducta defensiva frente a amenazas (Askew y Kurtz, 1974; Ichikawa y Kurauchi, 2009). A pesar de estos hallazgos, aún no se ha descrito cómo responden las pupas de *T. molitor* a distintas longitudes de onda de la luz. Por lo que hay un campo fértil para el diseño de experimentos que analicen no solo las respuestas sensoriales básicas, sino también los procesos de integración sensorial durante la metamorfosis.

El presente estudio tuvo como objetivo evaluar el efecto de diferentes longitudes de onda en la actividad motora de las pupas, específicamente en su movimiento abdominal, así como el impacto en la emergencia de los adultos. La ausencia de estudios previos en este ámbito hace que estos resultados representen un punto de partida para futuras investigaciones, en las que se diseñen experimentos basados en la respuesta de las pupas a estímulos lumínicos.

MATERIALES Y MÉTODOS

Organismos

Se evaluaron 60 pupas de *Tenebrio molitor* (n= 12 por grupo experimental), procedentes de un cultivo de laboratorio mantenido bajo condiciones controladas. Las larvas se alimentaron con lechuga, salvado y avena, posteriormente se alojaron de forma individual en compartimentos de plástico (3.3 x 3.3 x 2.5 cm, alto x ancho x profundidad). Durante su desarrollo, las larvas estuvieron en una habitación a temperatura ambiente y humedad relativa entre 35-45 %. Los animales tuvieron aproximadamente cinco horas desde el inicio de su estado pupal al inicio del experimento.

Cámaras de exposición

Se empleó una cámara de madera MDF de 4 mm de espesor con recubrimiento de melamina blanca, cuyas dimensiones fueron 4 x 7.2 x 5.5 cm (alto x largo x ancho), siguiendo el diseño reportado por Bernal-Gamboa et al (2021). En el interior de la cámara se colocaron las pupas de *T. molitor* para su exposición a diferentes longitudes de onda, emitidas mediante diodos emisores de luz (LEDs): roja (645 nm), infrarroja (940 nm), verde (525 nm), azul (470 nm) y blanca (450 - 650 nm) durante 14 minutos. Como variables de respuesta, se evaluaron las contracciones abdominales de las pupas y el número de adultos que emergieron tras la exposición. Todas las sesiones experimentales se grabaron con la cámara de un teléfono celular (Motorola Moto G73) para su posterior análisis. Los videos se procesaron con el software *Tracker*. Los análisis estadísticos, así como los gráficos se hicieron en R (version 4.4.3).

Procedimiento

El manejo y cuidado de las pupas se llevó a cabo bajo la norma ética 8.09 y sus incisos a, b, c y d establecidos en los “Principios éticos de los psicólogos y códigos de conducta” de la *American Psychological Association* (APA, 2010). Así como en los artículos 77, 78, 79 y 80 del “Código ético de la sociedad mexicana de psicología” y a la Norma Oficial Mexicana NOM-062-ZOO-1999, “Especificaciones técnicas para la producción, cuidado y uso de los animales de laboratorio” (SAGARPA, 1999). Finalmente, el presente protocolo experimental se adhirió estrictamente a los lineamientos del Comité Ético de la Facultad de Psicología de la Universidad Nacional Autónoma de México.

Cuando los sujetos alcanzaron aproximadamente cinco horas en el estado pupal, fueron asignados de manera aleatoria a uno de los cinco grupos experimentales: luz azul, luz verde, luz roja, luz infrarroja corta y luz blanca (Fig. 1). El grupo expuesto a luz blanca se usó como grupo control siguiendo el criterio de García (2021) y Bernal et al. (2021), quienes han documentado el comportamiento de los organismos bajo esta condición lumínica, lo que permitió utilizarla como referencia para comparar las respuestas obtenidas ante las demás longitudes de onda.

Posteriormente, las pupas de *T. molitor* fueron expuestas individualmente a las distintas longitudes de onda correspondientes al grupo asignado. Para cada longitud de onda de luz, se evaluaron 12 pupas, colocando una pupa por ensayo dentro de la cámara. Cada pupa se expuso al LED durante 14 minutos. Posteriormente, las pupas se retiraron de la cámara y se mantuvieron bajo monitoreo hasta la emergencia de los adultos.

Para analizar las diferencias en las contracciones abdominales entre las pupas expuestas a distintas longitudes de onda, se aplicó una prueba de Kruskal-Wallis, seguido por la prueba post hoc de Wilcoxon. Para determinar si la longitud de onda afectó la proporción de adultos emergidos, se aplicó una prueba de chi-cuadrada de independencia.

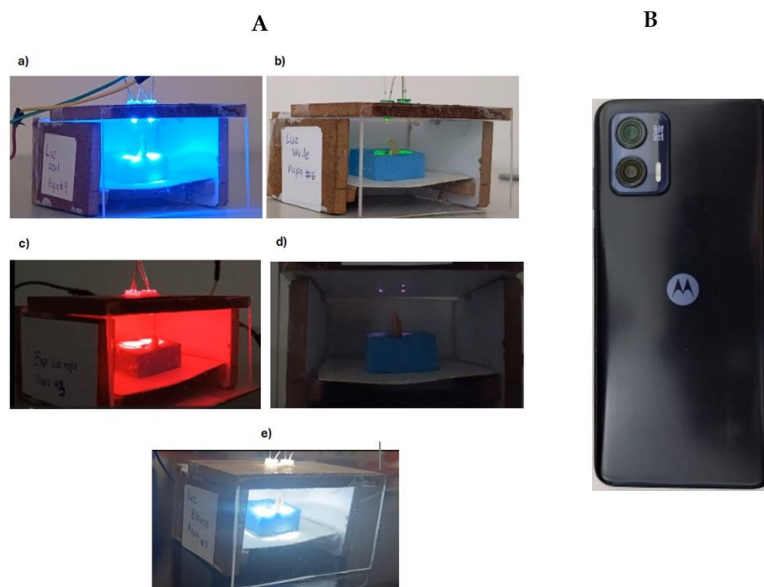


Fig. 1. A. Cámaras de exposición de *Tenebrio molitor* a diferentes fuentes de luz LED: a) luz azul, b) luz verde, c) luz roja, d) luz infrarroja corta y e) luz blanca. B. La cámara utilizada para tomar los videos de los experimentos corresponde a un teléfono celular Motorola Moto G73/Fig.1. A. Exposure chambers for *Tenebrio molitor* to different LED light sources: a) blue light, b) green light, c) red light, d) short-wave infrared light, and e) white light. B. The camera used to record the videos of the experiments corresponds to a Motorola Moto G73 cell phone.

RESULTADOS

La exposición a diferentes LEDs no mostró efectos significativos en el número de contracciones abdominales de las pupas, con excepción de los grupos expuestos a luz azul y luz blanca. Las pupas expuestas a la luz azul mostraron una actividad media de 19.67 ± 12.21 movimientos abdominales en 14 minutos. Por su parte, las pupas expuestas a luz blanca tuvieron una media de 48.58 ± 14.63 movimientos abdominales en el mismo intervalo de tiempo.

La prueba de Kruskal-Wallis mostró diferencias significativas ($\chi^2(4) = 56.22, p < .001$). La prueba post hoc de Wilcoxon con corrección de continuidad, ajustando los valores de p mediante el método FDR (Benjamini-Hochberg), arrojó diferencias significativas entre los grupos de luz azul, verde, roja e infrarroja corta ($p < .001$), así como entre el grupo de luz blanca y los demás grupos ($p < .001$) (Fig. 2). El número de movimientos abdominales registrados en las pupas bajo las diferentes condiciones de luz se muestran en la Tabla 1.

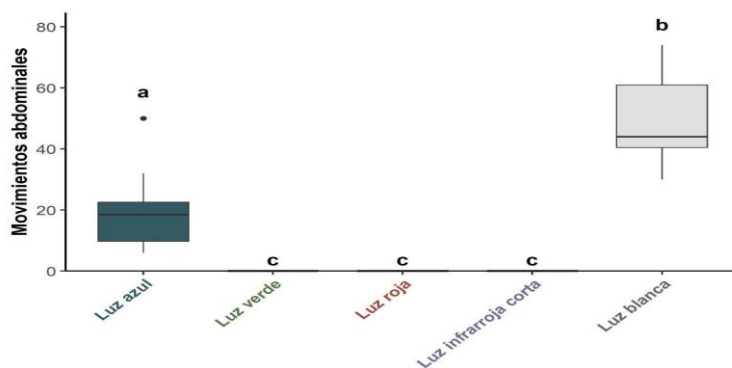


Fig. 2. Diagrama de cajas que muestra los movimientos abdominales de pupas de *Tenebrio molitor* expuestas a LEDs de diferentes longitudes de onda durante 14 minutos. Cada grupo $n = 12$ individuos. Las letras indican diferencias significativas entre grupos, determinadas mediante la prueba de Kruskal-Wallis y Wilcoxon ($p < .001$)/Fig. 2. Boxplot showing abdominal movements of *Tenebrio molitor* pupae exposed to LEDs of different wavelengths for 14 minutes. Each group, $n = 12$ individuals. Letters indicate significant differences between groups, determined using the Kruskal-Wallis and Wilcoxon tests ($p < .001$).

Tabla 1. Número de movimientos abdominales observados en pupas de *Tenebrio molitor* bajo diferentes condiciones de luz. MA = Movimientos abdominales; Az = Luz azul; Ro = Luz roja; IRc = Luz infrarroja corta; Ve = Luz verde; Bl = Luz blanca. Cada fila corresponde a una pupa distinta. Los valores indican el número de movimientos registrados bajo exposición a la longitud de onda correspondiente/ Table 1. Number of abdominal movements observed in *Tenebrio molitor* pupae under different light conditions. MA = Abdominal movements; Az = Blue light; Ro = Red light; IRc = Short infrared light; Ve = Green light; Bl = White light. Each row corresponds to a different pupa. The values indicate the number of movements recorded under exposure to the corresponding wavelength.

Pupa	MA-Az	MA-Ro	MA-IRc	MA-Ve	MA-Bl
1	21	0	0	0	33
2	8	0	0	0	55
3	32	0	0	0	67
4	17	0	0	0	40
5	19	0	0	0	74
6	6	0	0	0	44
7	18	0	0	0	68
8	10	0	0	0	37
9	50	0	0	0	53
10	22	0	0	0	41
11	24	0	0	0	41
12	9	0	0	0	30

La exposición de las pupas de *T. molitor* a diferentes LEDs durante 14 minutos no mostró un efecto significativo sobre la emergencia de los adultos. En los grupos de luz azul y roja la emergencia fue de 11 adultos en cada uno; en los grupos de luz verde y blanca emergieron los 12 individuos; y en el grupo expuesto a luz infrarroja emergieron 10 adultos (Fig. 3). El análisis estadístico no mostró diferencias significativas entre los tratamientos ($\chi^2 = 3.75$, $gl = 4$, $p = 0.441$), lo que sugiere que, bajo las condiciones experimentales evaluadas, la exposición a diferentes longitudes de onda no afectó significativamente la emergencia de los adultos.

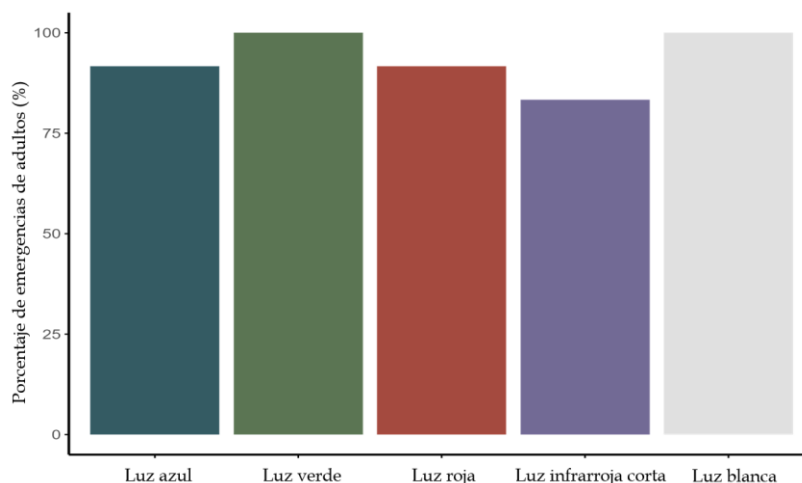


Fig. 3. Porcentaje de adultos emergidos tras la exposición de pupas de *Tenebrio molitor* a diferentes LEDs durante 14 minutos. Cada grupo experimental n= 12 individuos/ Fig. 3. Percentage of adults emerged after exposing *Tenebrio molitor* pupae to different LEDs for 14 minutes. Each experimental group, n = 12 individuals.

DISCUSIÓN

En relación con los movimientos observados en las pupas, se distingue entre aquellos que ocurren de manera basal y los que son el resultado de los estímulos externos. En *T. molitor* se ha reportado que los movimientos abdominales se presentan ante un estímulo claramente identificable, como una fuente luminosa o una estimulación mecánica directa (Bernal-Gamboa et al., 2021; García, 2021). En ausencia de tales estímulos, las pupas permanecen inmóviles, lo que sugiere que los movimientos registrados en el experimento se debieron a la acción de las longitudes de onda aplicadas.

Los insectos tienen capacidad para detectar distintas longitudes de onda e intensidades lumínicas, lo cual depende de la estructura de sus fotorreceptores y su ecología (Briscoe y Chittka, 2001). En el presente estudio se observó que las pupas de *T. molitor* respondieron notoriamente a la luz blanca y azul, mediante movimientos abdominales. La sensibilidad de *T. molitor* a dichos LEDs podría estar relacionada con la activación de fotorreceptores internos que son relevantes para la supervivencia de las pupas.

La exposición de pupas a luz azul tiende a ser letal, se ha propuesto que esto se relaciona con la producción de especies reactivas de oxígeno (ROS) que influyen en su fisiología (Saunders, 2012; Hori et al., 2014; Hori y Suzuki, 2017). En este sentido, la capacidad de motilidad de las pupas de *T. molitor* ante la presencia de la luz azul podría representar un mecanismo de defensa que favorece la supervivencia. Además, en especies como *Drosophila melanogaster* Meigen, 1830 se ha identificado la presencia de receptores específicos para luz azul (Saunders, 2012), lo que sugiere una posible conservación evolutiva de estos mecanismos sensoriales entre insectos.

Por otro lado, la luz blanca indujo una respuesta motora en las pupas de *T. molitor*, lo que sugiere que esta longitud de onda es percibida y procesada. Estudios previos mostraron que las pupas del escarabajo detectan la luz blanca (Bernal-Gamboa et al., 2021), apoyando la idea de fotorreceptores activos en esta etapa del desarrollo. La luz blanca es un estímulo ambiental relevante, ya que podría estar asociada con un mayor riesgo de depredación porque implicaría ser visto con mayor facilidad. En este contexto, la respuesta motora podría constituir una estrategia para evitar dicho riesgo.

A pesar de la respuesta motora en las pupas tanto a la luz blanca como azul en *T. molitor*, se registraron diferencias significativas en la magnitud del movimiento inducido por cada una. La luz blanca, se forma por un espectro que abarca varias longitudes de onda, en tanto que generaría una estimulación sensorial más intensa en comparación con la luz azul, que es monocromática (entre 450 y 470 nm) (Kondakova, 2020). Entonces, mientras la luz blanca podría activar numerosas células fotorreceptoras, generando una mayor motilidad, la luz azul estimularía solo una fracción, lo que daría lugar a una respuesta motora de menor magnitud. Además, dado que la luz azul representa un segmento más estrecho del espectro visible y podría ser menos relevante en el entorno natural de *T. molitor*, es posible que no desencadenen con la misma intensidad los mecanismos de respuesta defensiva.

Aunque no se observaron movimientos abdominales notorios en las pupas expuestas a luz LED verde, roja e infrarroja, esto no descarta la posibilidad de cierta sensibilidad espectral a dichas longitudes de onda. La presencia de sensibilidad espectral a una fuente luminosa no implica necesariamente una preferencia por la misma. Por ejemplo, en el escarabajo *L. serricornis* se mostró sensibilidad a la luz verde, aunque su fototaxis fue mayor a la luz ultravioleta (Katsuki et al., 2013). Lo que puede inferirse es que la exposición a estas longitudes de onda, al no provocar una respuesta conductual clara, dificulta su uso para el diseño de ensayos conductuales, por la baja evidencia de una reacción observable en pupas.

El efecto de las longitudes de onda de luz en la emergencia de los adultos no fue significativo. En particular, la exposición a luz azul en pupas de *T. molitor* no provocó efectos letales, lo que contrasta con lo reportado para otras especies. Por ejemplo, las pupas de *Galerucella griseescens* Joannis, 1866, *T. castaneum* y *D. melanogaster*, al ser expuestas a luz azul resultaron en una alta tasa de mortalidad (Hori y Suzuki, 2017; Shibuya et al., 2018; Ahmed et al., 2021). Estas diferencias pueden atribuirse a la especie, y, sobre todo, al tiempo de exposición.

En los estudios antes citados, los organismos fueron expuestos de manera continua durante periodos prolongados, como los 10 días empleados por Hori y Suzuki (2017), mientras que en el presente experimento la exposición fue de 14 minutos, lo que podría explicar la ausencia de efectos adversos en las pupas de *T. molitor*. Futuros experimentos podrían evaluar el efecto de las longitudes de onda empleando un mayor tiempo de exposición.

En el presente estudio ninguno de los LEDs afectó la emergencia de los adultos. No obstante, sería relevante explorar en futuros estudios si estas longitudes de onda tienen algún efecto sobre otras variables biológicas, como la fecundidad, la longevidad o el tiempo de emergencia de los adultos. Además, evaluar el impacto de diferentes tiempos de exposición, tanto a luz monocromática como a luz blanca, podría ser interesante.

En este sentido, se ha observado que cambios en la duración de la exposición a luz diurna alteran el ritmo circadiano en *D. melanogaster*, lo cual repercute directamente en la fisiología del organismo (Damulewicz et al., 2022). Este aspecto podría ser otro campo de investigación en futuros estudios con *T. molitor*. Por otro lado, el que exposiciones breves no generen efectos nocivos evidentes sugiere que este protocolo podría usarse con seguridad en el diseño de futuros experimentos conductuales o fisiológicos.

La respuesta de las pupas de *T. molitor* a la luz azul y blanca muestra su potencial como modelo experimental para proponer estudios en los que se incluya esta variable. La presencia de una respuesta observable, como el movimiento abdominal inducido por la estimulación luminosa, facilita la evaluación conductual de este tipo de fenómenos y el planteamiento de otros experimentos.

De hecho, esta especie ya ha sido utilizada en estudios de habituación (Bernal-Gamboa et al., 2021), lo que respalda su utilidad en investigaciones conductuales (Vácha, 2007). Comprender cómo responde el estadio pupal, aporta información sobre los mecanismos sensoriales involucrados, pero también abre la posibilidad de explorar capacidades cognitivas tradicionalmente subestimadas en esta etapa, como el aprendizaje y la memoria. Dada su accesibilidad y facilidad de manejo, *T. molitor* representa un organismo modelo prometedor para el diseño de ensayos experimentales dirigidos a evaluar funciones sensoriales y cognitivas en insectos en esta etapa del desarrollo.

Se puede concluir que los resultados obtenidos sugieren que las pupas de *T. molitor* presentan sensibilidad diferencial a la luz, particularmente a las longitudes de onda azul y blanca, que inducen movimientos abdominales sin afectar significativamente la emergencia de los adultos. Estos resultados sugieren también que la etapa de pupa es un periodo sensible a estímulos lumínicos y consolidan a esta especie como un modelo experimental adecuado para estudiar los mecanismos sensoriales y conductuales durante la metamorfosis, sentando las bases para futuras investigaciones.

AGRADECIMIENTOS

La autora principal agradece el apoyo de la beca postdoctoral UNAM, y el apoyo de Elisa Acuña. Rodolfo Bernal-Gamboa agradece el apoyo de la UNAM/DGAPA a través del Proyecto PAPIIT IN305824.

REFERENCIAS

- Ahmed, N., ...y Khaliq, G. (2021). Influence of different colours of lights on developmental stages of red flour beetle (*Tribolium castaneum*) and adults phototaxis behavior. *Pakistan Journal of Agriculture, Agricultural Engineering and Veterinary Sciences*, 37(1), 42–47. <https://doi.org/10.47432/2021.37.1.6>
- Ángel-Sánchez, A., y Galián, J. (2022). Estudio de la microbiota del insecto *Tenebrio molitor* en diferentes condiciones de luz y con dos dietas basadas en subproductos de la industria alimentaria. *Anales de Veterinaria de Murcia*, 36, 96–116. <https://doi.org/10.6018/analesvet.535101>
- APA (American Psychological Association). (2010). <https://www.apa.org/ethics/code>
- Arias-Leitón, M., ...y Jansen-González, S. (2021). *Manual técnico para la producción y procesamiento de Tenebrio molitor (gusano de harina)*. Centro Nacional de Ciencia y Tecnología de Alimentos, Costa Rica.
- Askew, H. R., y Kurtz, P. J. (1974). Studies on the functions of the abdominal rotation response in pupae of *Tenebrio molitor*. *Behaviour*, 50(1-2), 152–171. <https://doi.org/10.1163/156853974X00084>
- Bernal-Gamboa, R., García-Salazar, J., y Gámez, A. M. (2021). Analysis of habituation learning in mealworm pupae (*Tenebrio molitor*). *Frontiers in Psychology*, 12, 745866. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2021.745866>
- Briscoe, A. D., y Chittka, L. (2001). The evolution of color vision in insects. *Annual Review of Entomology*, 46(1), 471–510. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.46.1.471>
- Bruce-White, C., y Shardlow, M. (2011). *A review of the impact of artificial light on invertebrates*. Buglife – The Invertebrate Conservation Trust.
- Chapman, R. F. (2013). Postembryonic development. En S. J. Simpson, y A. E. Douglas (Eds.). *The insects: Structure and function* (pp. 398-462). Cambridge University Press.
- Damulewicz, M., Tyszka, A., y Pyza, E. (2022). Light exposure during development affects physiology of adults in *Drosophila melanogaster*. *Frontiers in Physiology*, 13, 1008154. <https://doi.org/10.3389/fphys.2022.1008154>

- de Wilde, J., y Bonga, H. (1958). Observations on threshold intensity and sensitivity to different wavelengths of photoperiodic responses in the Colorado beetle (*Leptinotarsa decemlineata* Say). *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 1(4), 301–307. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.1958.tb00034.x>
- Duehl, A., ...y Teal, P. (2012). The influence of light on small hive beetle (*Aethina tumida*) behavior and trap capture. *Apidologie*, 43(4), 417–424. <https://doi.org/10.1007/s13592-011-0106-9>
- García, J. J. S. (2021). *Habitación en la pupa del gusano de la harina (Tenebrio molitor): Un estudio preliminar* [Tesis de licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México]. <https://hdl.handle.net/20.500.14330/TES01000812768>
- Hawes, T. C. (2019). Awareness in metamorphosing pupae (Lepidoptera: Pieridae). *Fragmenta Entomologica*, 51(2), 153–159. <https://doi.org/10.13133/2284-4880/371>
- Hori, M., ...y Saito, Y. (2014). Lethal effects of short-wavelength visible light on insects. *Scientific Reports*, 4, 7383. <https://doi.org/10.1038/srep07383>
- Hori, M., y Suzuki, A. (2017). Lethal effect of blue light on strawberry leaf beetle, *Galerucella griseascens* (Coleoptera: Chrysomelidae). *Scientific Reports*, 7(1), 2694. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-03017-z>
- Ichikawa, T., y Kurauchi, T. (2009). Larval cannibalism and pupal defense against cannibalism in two species of tenebrionid beetles. *Zoological Science*, 26(8), 525–529. <https://doi.org/10.2108/zsj.26.525>
- Jeon, J. H., ...y K.-S., y Lee, H. S. (2012). Phototactic response of the rice weevil, *Sitophilus oryzae* Linnaeus (Coleoptera: Curculionidae), to light-emitting diodes. *Journal of the Korean Society for Applied Biological Chemistry*, 55(1), 35–39. <https://doi.org/10.1007/s13765-012-0006-3>
- Jiang, Y., ...y Lu, C. (2023). Effects of yellow and green light stress on emergence, feeding and mating of *Anomala corpulenta* Motschulsky and *Holotrichia parallela* Motschulsky (Coleoptera: Scarabaeidae). *International Journal of Agricultural and Biological Engineering*, 16(1), 81–87. <https://dx.doi.org/10.25165/j.ijabe.20231601.7639>
- Katsuki, M., ...y Miyatake, T. (2013). Which wavelength does the cigarette beetle, *Lasioderma serricornis* (Coleoptera: Anobiidae), prefer? Electrophysiological and behavioral studies using light-emitting diodes (LEDs). *Applied Entomology and Zoology*, 48(4), 547–551. <https://doi.org/10.1007/s13355-013-0205-3>
- Kelber, A., Balkenius, A. y Warrant, E. J. (2003). Colour vision in diurnal and nocturnal hawkmoths. *Integrative and Comparative Biology*, 43(4), 571–579. <https://doi.org/10.1093/icb/43.4.571>
- Kondakova, M. (2020). Understanding blue light's effects. *Information Display*, 36(1), 5. <https://doi.org/10.1002/msid.1081>
- Rocha, M., ...y O'Tousa, J. E. (2015). Expression and light-triggered movement of rhodopsins in the larval visual system of mosquitoes. *Journal of Experimental Biology*, 218(9), 1386–1392. <https://doi.org/10.1242/jeb.111526>
- SAGARPA (Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación). (1999). *Norma Oficial Mexicana NOM-062-ZOO-1999, Especificaciones técnicas para la producción, cuidado y uso de los animales de laboratorio*. Diario Oficial de la Federación. https://www.gob.mx/cms/uploads/attachment/file/203498/NOM-062-ZOO-1999_220801.pdf
- Saunders, D. S. (2012). Insect photoperiodism: Seeing the light. *Physiological Entomology*, 37(3), 207–218. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.2012.00837.x>
- Shibuya, K., Onodera, S., y Hori, M. (2018). Toxic wavelength of blue light changes as insects grow. *PLoS ONE*, 13(6), e0199266. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0199266>
- Vácha, M. (2007). *Tenebrio* beetle pupae show a conditioned behavioural response to pulse rotations of a geomagnetic field. *Physiological Entomology*, 32(4), 336–342. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.2007.00583.x>

- van Langevelde, F., ...y Groenendijk, D. (2011). Effect of spectral composition of artificial light on the attraction of moths. *Biological Conservation*, 144(9), 2274–2281. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2011.06.004>
- Wang, S., ...y Zhang, F. (2013). Light intensity and wavelength influence development, reproduction and locomotor activity in the predatory flower bug *Orius sauteri* (Poppius) (Hemiptera: Anthocoridae). *BioControl*, 58(5), 667-678. <https://doi.org/10.1007/s10526-013-9522-2>
- Wernet, M. F., Perry, M.W., y Desplan, C. (2015). The evolutionary diversity of insect retinal mosaics: common design principles and emerging molecular logic. *Trends in Genetics*, 31(6), 316–328. <https://doi.org/10.1016/j.tig.2015.04.006>