
ASPECTOS ETOLOGICOS Y FISIOLÓGICOS DE LA PERCEPCIÓN DE COLORES EN LOS INSECTOS

OTTO HECHT
Escuela Nacional
de Ciencias
Biológicas, I. P.
N.
Presentado en
partes en el III
Congreso
Nacional de
Entomología y en
el Seminario
(1962-63) sobre
Problemas de la
Etología y
Fisiología de
Insectos en la
Sección de
Graduados de la
E. N. C. B.

LA PERCEPCIÓN DE COLORES Y SU SIGNIFICADO BIOLÓGICO EN LA VIDA DE LOS INSECTOS

Las visitas de numerosas especies de insectos a las flores, en busca de néctar o de polen, siempre hicieron suponer a los investigadores que los insectos son atraídos por los perfumes y colores de aquéllas. En muchas regiones del mundo las abejas de colmena son los más frecuentes visitantes de las flores y a menudo sus más efectivos polinizadores; por ello el estudio de la percepción de colores por las abejas resulta ser un capítulo fundamental en el desarrollo de las investigaciones que forman el tema de ésta reseña.

En 1885, Lubbock en Inglaterra y en 1910, el famoso psiquiatra A. Forel en Suiza, demostraron la posibilidad de acostumbrar a las abejas a buscar su alimento sobre un substrato de un color determinado. Desde entonces han venido repitiendo muchas veces ensayos en los que se procede aproximadamente así:

Se pone un platillo con miel u otro dulce en un lugar adonde fácilmente lleguen abejas. Cuando acuden más y más abejas a esta fuente de alimento, se puede hacer el siguiente experimento, si se dispone de un trozo de papel rojo y dos de papel azul. Sobre uno de los papeles de color azul se extiende algo de miel o se coloca sobre éste un vidrio de reloj con agua de azúcar. Las abejas se aprovecharán muy pronto de este alimento. Sabemos, por ensayos con abejas marcadas, que las colectoras cuando han vaciado su cosecha en los panales, regresan en breve al mismo lugar, para transportar una nueva porción del alimento a la colmena. Se deja entonces realizar a las abejas varios de estos viajes antes de proceder a la prueba decisiva, que consiste en substituir el trozo de papel azul provisto del dulce por el otro, sobre el cual no se extiende dulce, y colocar cerca de éste el pedazo de papel rojo. Todas las abejas se congregarán sobre el papel azul, aunque lleguen en vano, sin mostrar interés por el papel rojo que ahora, por cierto, es el que contiene el azúcar. Dos conclusiones se pueden obtener de este resultado:

1.—En los vuelos previos al cambio de papeles, las abejas han descubierto que hay alimento sobre el papel azul y no lo han olvidado.

2.—Las abejas, además de poseer esta capacidad de aprender, son capaces de distinguir papeles azules y papeles rojos.

No obstante lo evidente del hecho, la pregunta de si pueden las abejas distinguir estos dos colores, no se ha contestado. Se sabe que todos los objetos de color se caracterizan no únicamente por su color mismo, sino que a todas las coloraciones les corresponde cierto valor de luminosidad. Por ejemplo el amarillo posee para nuestro ojo mayor claridad que el rojo.

Para ilustrar el fenómeno de la diferente claridad de los colores debemos recordar que hay individuos cuya percepción cromática está muy restringida en comparación con personas de poder visual normal a este respecto y que hasta hay individuos que no pueden percibir ningún color. Un daltónico o un acromatóptico percibe la abundancia de formas y contornos y todos los matices de gris desde blanco hasta negro y verá un panorama en el cual abundan los más bellos colores, como si fuera una fotografía en blanco y negro. Puede distinguir tal individuo, ciego a los colores, papeles azules y rojos, ya que el rojo le parece muy oscuro, casi negro, y el azul como gris claro.

El oftalmólogo C. von Hess ha llamado la atención sobre el hecho de que la capacidad de distinguir objetos o substratos de colores no es una comprobación de un verdadero "Farbensinn" (sentido de color). Piensa que los peces y los invertebrados son totalmente ciegos al color en sentido propio.

Esta tesis de la acromatopsia de los insectos no pudo convencer a los biólogos, cuando tomaron en consideración la abundancia de los colores característicos de las numerosas flores frecuentadas y polinizadas por insectos. Para responder a la pregunta de si las abejas poseen la facultad de cromopercepción o pueden solamente distinguir grados de claridad, Karl von Frisch varió los experimentos de Forel. Puso sobre una mesa una especie de tablero de ajedrez consistente en papeles de diferente grado de claridad, de blanco a negro pasando por muchos matices de gris claro a oscuro. Entre estos papeles metió uno de color azul, que en relación a su grado de claridad debía semejarse a varios e igualar a uno de los numerosos matices de gris. En la primera parte del experimento se hallaba, sobre el cuadrado azul, un vidrio de reloj con agua de azúcar y sobre los demás cuadrados, únicamente vidrios vacíos. Las abejas aprendieron pronto a frecuentar la fuente azul de alimento. En la segunda parte del ensayo se realizó la alteración decisiva; se encontraba también un vidrio vacío sobre el cuadrado azul. Se observó que las abejas siguieron volando exclusivamente sobre éste, donde se agolparon alrededor del vidrio vacío, y que no visitaron los cuadrados de diferentes tonos de gris. Con esto quedó comprobado que las abejas perciben el azul como verdadero color. Lo mismo se logró con otros papeles de color; por ejemplo el amarillo. Pero cuando se usó un papel rojo, las abejas entrenadas en buscar alimento sobre este color, aterrizaban en el arreglo de cuadrados de ajedrez no solamente sobre el papel rojo, sino también sobre negro y papeles de tono gris oscuro. El rojo para las abejas no es color, sino lo mismo que para una persona que sufre daltonismo, un gris muy oscuro.

Von Frisch amplió las experiencias citadas disponiendo sobre la mesa donde había entrenado a las abejas a buscar su alimento sobre un cuadrado azul, en vez de una gama de cuadrados grises, cuadrados de papel de diferentes colores. Las abejas buscaron el papel azul, pero no lo encontraron con la misma certeza que en el ensayo anterior. Confundieron cartulinas azules con otras de color violeta y púrpura. Además, las entrenadas a ir en busca de amarillo, se posaron no solamente sobre cartulinas de este color, sino también sobre las de colores naranja y verde.

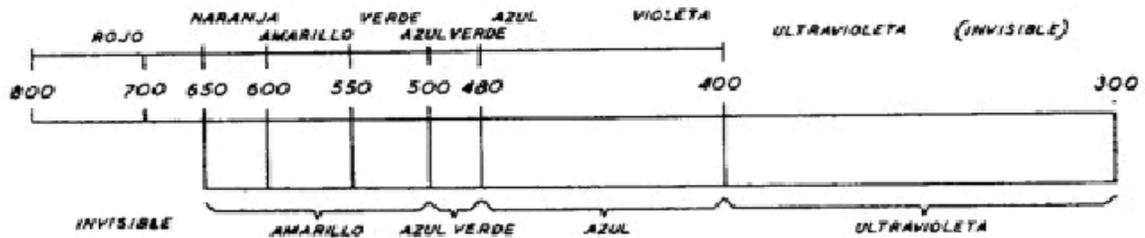
Cuando están adiestradas a ir sobre naranja prefieren el amarillo, y lo mismo sucede cuando son entrenadas a ir sobre verde. Parece que, para las abejas, naranja, amarillo, verde son el mismo color y las cartulinas amarillas poseen un color más saturado y que por eso las atraen más eficazmente que las cartulinas de colores naranja y verde. Para las abejas entrenadas a ir sobre azul, púrpura o violeta, los colores azul y púrpura son más atractivos que el violeta.

Estas relaciones fueron corroboradas por Alfredo Kühn al usar en vez de papeles de color, las luces del espectro. Usando colores espectrales, encontró, que además de la zona azul de longitudes de onda de 400 m μ a 480 m μ y de la zona amarilla de 500 m μ a 650 m μ , existe una estrecha zona de 480 m μ a 500 m μ de longitud de onda, de un color verde-azul sobre el cual pueden entrenarse las abejas. Además, descubrió que las abejas que colectan alimento dulce por cierto tiempo en el rango de la luz ultravioleta, completamente invisible para nosotros, se posan sobre cualquier lugar irradiado con esta luz, la cual distinguen de cualquier tono de blanco o gris; para las abejas el ultravioleta es, pues, un color.

Cuando comparamos la percepción de colores de las abejas con la del hombre, se observa que el espectro visible para aquéllas está acortado en el rojo, pero extendido en el ultravioleta. De este modo la región visible para las abejas está dislocada hacia las longitudes de onda menores (véase fig. 1).

EL ESPECTRO VISIBLE

PARA EL HOMBRE



PARA LAS ABEJAS

Fig. 1: El espectro visible. Según von Frisch.

Se debe también a Kühn la comprobación de la percepción del contraste simultáneo de colores por las abejas; individuos adiestrados a ir al azul volaron sobre una banda gris, cuando ésta se hallaba sobre un área amarilla.

La existencia en las abejas de un fenómeno del tipo de la percepción humana permite la suposición de que no obstante las diferencias anatómicas entre el ojo lenticular del hombre y el ojo compuesto de la abeja, los principios fisiológicos deben ser similares en ambos casos, y esto a pesar de la dislocación del espectro hacia el lado de las ondas cortas.

Aunque los primeros ensayos de adiestramiento de abejas sobre colores espectrales pusieron en evidencia solamente la percepción de cuatro colores: amarillo, verde-azul, azul y ultravioleta, sabemos gracias a los trabajos de Daumer (1956) que no es tan limitada la percepción de los colores en ellas. Antes no sabíamos si las leyes de la mezcla de colores, conocidas en lo que se refiere al hombre también existían para los insectos, o si éstos reconocían dentro de una mezcla las diferentes longitudes de onda, de la misma manera como nosotros las distinguimos en el dominio de la percepción acústica. Daumer construyó un aparato apropiado para el adiestramiento de abejas en el cual pudieron ser mezclados los colores espectrales incluso el ultravioleta. El dispositivo estuvo dentro de un tambor en cuya tapa se encontraron cuatro ventanas que fueron iluminadas desde abajo con las diferentes luces puras o mezcladas. Sobre la luz de adiestramiento se colocó un recipiente de cuarzo con una solución de azúcar y sobre la luz de comparación otro igual con agua pura. Durante la prueba misma, que se efectuó después de haberse terminado el adiestramiento, se colocaron sobre todas las ventanas recipientes con sólo agua pura. Se investigó de este modo si las abejas podían discernir cierta luz de adiestramiento de otra o de una mezcla de luces.

Fue determinada la intensidad mínima de colores espectrales necesaria para que las abejas puedan distinguir el campo iluminado con la luz de color de otro irradiado con luz sin colorido. Cuanto más baja es la intensidad suficiente para la percepción del color, tanto mayor es su eficacia excitativa. Con base en la igualdad de energías y tomando la eficiencia del verde como unidad, resultó ser la eficacia de los colores la siguiente: naranja 0.3, verde-azul 0.5, amarillo 0.8, verde 1.0, azul-violeta 1.5, ultravioleta 5.6. En la cromopercepción de las abejas la luz ultravioleta es de importancia especial.

Para nosotros se forman mediante la mezcla de los colores espectrales más distantes, o sea la del rojo y del violeta, los colores de púrpura, así que los extremos del espectro de colores visibles se juntan, formando un círculo. Del mismo modo se producen en las abejas mediante mezcla de amarillo y ultravioleta, colores que no hay en el espectro mismo y que por analogía con la ciencia del color en la fisiología humana, se llaman *púrpuras de las abejas*. Al mezclar azul-violeta y ultravioleta se forman cualidades de color antes no conocidas, las cuales pueden

ser denominadas *violetas de las abejas*.

Para el ojo humano el blanco puede ser producido no solamente por la mezcla de todos los colores espectrales, sino también por la de los tres colores primarios o fundamentales: rojo, verde y azul, en proporción adecuada. De igual manera, para las abejas puede ser producida una luz neutra (*blanco de las abejas*), que no tiene semejanza con ninguno de los colores espectrales, mediante la mezcla de 55% de amarillo, 30% de azul-violeta y 15% de ultravioleta.

Ya que en la formación del "blanco de las abejas" toma parte la luz ultravioleta, objetos que para nosotros son de color blanco, para las abejas pueden tener un aspecto variado. Si una superficie refleja todas las luces visibles para las abejas, incluso la ultravioleta, ésta tendrá un aspecto blanco. Si ciertos objetos reflejan sólo poca o ninguna luz ultravioleta, serán percibidos por ellas como objetos coloridos. El color blanco con escaso contenido de ultravioleta es confundido por las abejas con el verde-azul.

Para entender las leyes de la mezcla de luces monocromáticas es útil la presentación de los llamados "círculos de colores" (véase fig. 2). En el espectro visible para el hombre hay tres colores fundamentales o primarios: azul-violeta, rojo y verde (representados por los sectores azurados). En posición intermedia entre los colores primarios están los secundarios, que son por ejemplo: el azul-verde, que se produce por la mezcla de luces azul-violeta y verde, y el amarillo que se produce por la mezcla de verde y rojo. Además se forma mediante la mezcla de los colores primarios más distantes del espectro o sea la del rojo y del violeta, un color que no hay en el espectro mismo o sea el púrpura, así que los extremos del espectro pueden juntarse a través de éste formando el "círculo de colores". En este círculo, sectores opuestos indican dos colores complementarios (por ejemplo verde y púrpura), que mezclándose producen color blanco.

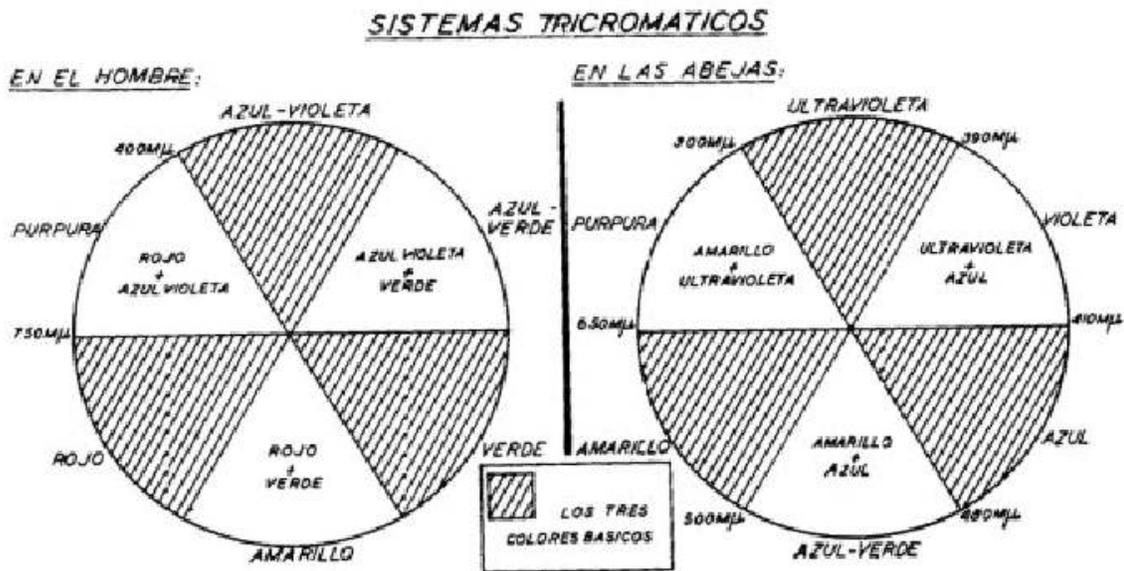


Fig. 2: Sistemas tricromáticos. Según von Frisch.

En el círculo de la abeja se encuentran sus tres colores primarios: ultravioleta, azul y amarillo. Colores secundarios son violeta (por mezcla de ultravioleta y azul), azul-verde (por mezcla de amarillo y azul) y un "púrpura de abejas", por la mezcla de ultravioleta y amarillo o sea por la de los colores primarios más distantes del espectro

visible para las abejas.

Aunque los colores primarios del espectro visible para el hombre son otros que los de las abejas, en ambos casos son tres; tanto el sistema de colores de las abejas como el del hombre es, pues, *tricromático*. Las diferencias que existen entre ambos sistemas se deben sobre todo al desplazamiento de toda zona de sensibilidad de las abejas hacia el lado de las ondas cortas del espectro.

Los colores de las flores facilitan a los insectos el hallarlas; aquéllos que visitan una misma clase escogen determinada especie dentro de un gran conjunto de flores diferentes. Para representar el significado del contraste de colores sobre un fondo uniforme, von Frisch nos recuerda ejemplos en praderas europeas: lo fácil que es hacer un ramo de nomeolvides, lícnides u otras plantas cuando están en floración y lo difícil que es encontrar estas mismas plantas en el verde uniforme de una pradera cuando ya ha pasado la época de floración.

El rojo se encuentra raras veces en flores entomófilas; un caso especial es el de flores de color púrpura con relativa abundancia de rojo en especies polinizadas por papiliónidos, que en contraste con las abejas perciben el rojo (Dora Ilse 1929). Otro caso de interés especial son las flores rojas de la amapola europea, *Papaver rhoeas*, y del frijol; se encontró que éstas flores reflejan además del rojo, gran cantidad de ultravioleta y así aparecen ante las abejas como flores de color ultravioleta. Las numerosas flores de un subido color rojo en árboles, arbustos y trepadoras de tierras tropicales son ornitófilas, son polinizadas por los colibríes, cuyos ojos son particularmente sensitivos al rojo.

Daumer (1958) se empeñó en obtener una idea sobre la apariencia de las flores para el ojo de las abejas; para ello tomó fotografías de más de 200 especies de flores usando tres filtros distintos, cuyas zonas de permeabilidad correspondían a la extensión espectral de las tres zonas de colores básicos de las abejas, los cuales son el amarillo, el azul y el ultravioleta. Pudo averiguar entonces que flores que para nosotros tienen el mismo aspecto, difieren frecuentemente mucho una de otra para el ojo de los insectos, debido a la variada reflexión de la luz ultravioleta. Las crucíferas *Erysimum helveticum* *Brassica napus* y *Sinapis arvensis* nos parecen de color amarillo uniforme, también en lo que se refiere a la forma son similares, pero reflejan en grado distinto la luz ultravioleta. Sólo la primera especie también posee flores netamente amarillas para las abejas, ya que no refleja la luz ultravioleta; las otras dos especies poseen flores de color *púrpura de abejas* en dos diferentes matices.

Flores que nos parecen azules pueden serlo también para las abejas, pero si reflejan simultáneamente la luz ultravioleta, pueden mostrar el color *violeta de abejas*. Las flores que nos parecen blancas no son del mismo color para las abejas, ya que tales flores casi sin excepción absorben la luz ultravioleta; para las abejas poseen un color verde-azul. Este color, tiene significado biológico porque es mucho más fácil adiestrar abejas sobre un color que sobre un *blanco para abejas*.

Las flores de *Potentilla reptans* (Familia Rosaceae) nos parecen uniformemente amarillas. Fotografiadas en luz amarilla aparecen así, porque los pétalos reflejan la luz amarilla en toda su extensión. Cuando son fotografiadas en luz ultravioleta, las partes basales de los pétalos aparecen casi negras, evidencia de que en éstas el ultravioleta es absorbido por completo, mientras que reflejan el amarillo. Estas partes son las únicas que son amarillas también para las abejas. Las partes periféricas, cuando se toma una fotografía en luz ultravioleta, aparecen de un tono muy claro, evidencia de que el ultravioleta es reflejado. Ya que estas partes también reflejan el amarillo, son de un color *púrpura para las abejas*. La coloración distinta en las partes basales de los pétalos ofrece a las abejas *Saftmale* o *honey guides* o sean marcas o guías hacia los nectarios. Tanto las manchas de un color visible también a nuestro ojo como las mencionadas máculas no visibles para nosotros, marcan el camino hacia el lugar donde los insectos pueden encontrar el alimento que buscan. La abeja, cuando ha volado sobre la flor y se ha posado sobre ésta, responde a la aparición de estas marcas, inclinando la cabeza y proyectando la proboscis.

El entrenamiento de las abejas para buscar alimento en un lugar de cualidades definidas, o sea el uso de respuestas condicionadas, fue un método muy fructífero para investigar la percepción de los colores, aunque es necesario advertir que las abejas son casi una excepción en cuanto se refiere a posibilidades de entrenamiento. De otros insectos sabemos que eligen espontáneamente ciertos colores. F. Knoll (1921) observó la mosca *Bombylius fuliginosus* que visita las inflorescencias de color azul de un pequeño jacinto del género *Muscari*. Cuando en una pradera donde crecían estas flores se colocó, cerca de ellas, un tablón con papeles cuadrados de diferentes colores entremezclados con otros de diversos tonos de gris, las moscas continuaron volando a las flores, pero también visitaron los papeles azules y no bajaron sobre los papeles grises.

Cuando se ofrecen a ciertas mariposas flores artificiales de papel, unas teñidas con colores vistosos y otras grises, son preferidas las primeras (Kühn y Dora Ilse; entre 1928 y 1937). *Vanessa urticae* muestra en las diferentes zonas del espectro dos máximos de atracción, uno en la zona azul y púrpura y otro en la amarilla y roja, mientras

que el verde y el verde-amarillo no les atraen. *Vanessa polychlorus* prefiere el amarillo y algo menos el verde-amarillento, *Gonopteryx rhamni* prefiere azul y violeta y *Papilio machaon* azul y violeta y sobre todo el púrpura.

La mariposa blanca de la col, *Pieris brassicae*, cuando busca alimento, muestra una marcada preferencia por papeles amarillos y azules, mientras que ignora papeles y flores artificiales de color verde. Pero, cuando las hembras van en busca de un lugar de oviposición sobre las hojas de las coles, prefieren los papeles verdes y de color verde-azul, ignorando ahora los papeles amarillos y azules. Knoll ha observado en el esfingido *Macroglossa stellatarum* semejante cambio de preferencias; cuando busca alimento prefiere flores azules, y cuando está por ovipositar, flores y plantas de color verde.

Ilse demostró que para las mariposas los mismos colores son más atractivos cuando están contrastando con un fondo más oscuro y según Knoll, *Deilephila* puede discernir contrastando con un fondo verde-amarillo, el azul-violeta-púrpura, que son los colores de las flores que visita; y esto aún en la penumbra en la cual el ojo humano no puede distinguir dichos colores.

En los ejemplos referidos la facultad de discernir colores tiene gran significado biológico; pero no siempre es así. Los escarabajos del género *Cetonia*, que son visitantes de flores, no perciben colores, mientras que *Geotrupes*, que se alimenta de estiércol, posee la visión de colores bien desarrollada.

La percepción de colores juega importante papel en la orientación de los áfidos alados y particularmente cuando un vuelo de migración se convierte en uno de aterrizaje (Moericke 1955). Los áfidos, entonces, ya son repelidos por superficies blancas, en contraste con su atracción por el blanco y particularmente por la zona espectral de azul y ultravioleta cuando en la primera etapa del vuelo de migración, se elevan hacia el cielo claro. Cuando está por terminar este vuelo de dispersión y los pulgones van descendiendo, la respuesta de aterrizaje es provocada por la zona naranja-amarillo-verde del espectro y particularmente por el amarillo, como fue demostrado en ensayos de trampeo. Como estímulo para el aterrizaje son ya eficaces superficies amarillas de sólo 2.5 cm y verdes de 5 cm aproximadamente. Kennedy, Booth y Kershaw (1961) observaron que *Brevicoryne brassicae* y *Myzus persicus* aterrizaron con frecuencia sobre hojas que reflejaron mayor proporción de luz de onda relativamente larga, en la zona del amarillo, sin tomar en consideración, o sólo muy poco, la especie de la planta.

De estudios realizados por diferentes autores con un considerable número de especies de mosquitos sobre la atracción por diferentes luces o sobre la cantidad de ellos que se posan sobre telas u otras superficies de diferente color, se infiere que es la luminosidad o la oscuridad de los substratos la que en primer lugar los repele o los atrae. Muñiz y Barrera (1960) y Hecht y Hernández Corzo (1963) hicieron estudios cuantitativos sobre la atracción de diferentes mosquitos por negro, diversos tonos de gris y por blanco. Gjullin (1947) probó el efecto del color del vestido sobre el número de mosquitos que atacan al hombre. *Aedes lateralis* fue atraído en el siguiente orden de importancia: negro, azul, rojo, café, verde, amarillo y blanco. Otras especies mostraron sólo ligeras alteraciones de esta secuencia; el negro siempre fue el preferido. Gilbert y Gouck (1957) usando discos que reflejaban aproximadamente 40 bujías-pie, observaron que los tonos más oscuros de cualquier color atrajeron una mayoría preponderante de *Aedes aegypti*, mientras que los tonos más claros atrajeron a la mayoría de *Aedes taeniorhynchus*; *Aedes sollicitans* fue atraído por los tonos más oscuros entre los colores más subidos y por los tonos más claros de colores conteniendo azul. Brown (1954) investigó la conducta de varias especies selváticas de *Aedes*. La atracción varió en relación inversa a la reflexión o claridad, medida con un espectrofotómetro. Esta relación se mostró muy claramente en la zona entre 475 m μ y 625 m μ , pero no en la zona de rojo e infrarrojo ni en la de violeta y ultravioleta. Este último resultado fue algo extraño, si se considera que otros insectos son capaces de percibir luz de la región ultravioleta. Con colores de luminosidad semejante, la secuencia de atracción para *Aedes punctator* y otras especies asociadas fue: negro, rojo, azul, café, verde, blanco y amarillo. Brown, como antes también Gjullin, llegó a la conclusión de que los colores son elegidos por los mosquitos en base a sus *spectral reflectances*. Telas de un color rojo claro fueron bastante atractivas, quizás porque resaltaban mucho en las inmediaciones verdes del bosque. También Kalmus y Hocking (1960) observaron que el mayor número de *Aedes* selváticos se posaron sobre tela de color rojo, cuando cubrieron botellas calentadas con tejidos de lana. Se encontraron sobre la lana roja tres veces más *Aedes* hembras que sobre lana blanca o sobre lana negra.

Wiesmann (1960) comunicó una atracción al rojo de cierta calidad para *Musca domestica*, al ensayar el efecto de bandas tendidas, a través de establos. Pospisil (1962) comparó la atracción de *Musca domestica* por superficies coloreadas con la del blanco. Tanto el blanco como los diferentes colores atrajeron pocas moscas, con la excepción del rojo, el cual se mostró tan atractivo como el negro. Cuando se compararon superficies negras y blancas, las proporciones de moscas que se posaron sobre ellas fueron de 64% y 36% respectivamente, cifras que están de acuerdo con nuestros resultados con moscas escogiendo substratos de diferentes tonos de oscuridad o claridad

(Hecht, 1963).

Pero cuando Pospisil estudió la atracción por luces de color no consiguió los mismos resultados. En tal experimento usó filtros que mantuvieron la misma intensidad de iluminación, así que esta parte de sus estudios trató de la mera percepción cromática. Las luces blanca, azul-violeta y azul fueron mucho más atractivas que las de color verde, amarillo y rojo. En las pruebas sobre fondos teñidos que describimos anteriormente, sin embargo, no se conocía la luminosidad, y consecuentemente no puede saberse si las moscas fueron atraídas en estas pruebas solamente por los tonos más claros o más oscuros o por calidades cromáticas en sentido más estricto.

Cameron (1938) estudió el fototropismo de *Musca doméstica* hacia luz monocromática. El resultado principal fue el descubrimiento de que las moscas son altamente sensibles en la zona ultravioleta, a las 365 m μ de la longitud de onda aproximadamente. Aunque en la región de ultravioleta el efecto disminuye no sólo hacia el lado del violeta sino también hacia el lado de onda más corta, todavía a 302 m μ existe sensibilidad.

Ballard (1958) investigó las respuestas de *Stomoxys calcitrans* a luces de diferentes longitudes de onda. Usó un aparato en forma de Y con tubos cuyo interior se pintó de negro. Un brazo de la Y que sirvió como base de comparación fue iluminado con luz blanca. En el otro brazo se produjeron, mediante el uso de diferentes filtros, luces de diferentes longitudes de onda, que fueron igualadas a las intensidades de iluminación en el tubo de comparación. Las moscas se introdujeron en el tallo de la Y. Cuando fueron expuestas a irradiaciones de baja intensidad, las respuestas máximas se obtuvieron en la zona de 365 a 460 m μ (desde ultravioleta hasta azul) y a 640 m μ . Cuando fueron expuestas a irradiaciones de mayor intensidad mostraron una alta susceptibilidad en la zona ultravioleta y desde un máximo a las 365 m μ la susceptibilidad disminuyó de las zonas de violeta y azul hasta mostrar muy pocas respuestas de atracción en el verde y casi ninguna en el amarillo, a 575 m μ . Sin embargo, mostraron otro máximo en el rojo a 640 m μ .

Otra manera de demostrar la percepción de colores se basa en la llamada *reacción optomotora*. Consiste ésta en que un insecto, cuando está dentro de un cilindro vertical giratorio con piso fijo, cuya pared está cubierta de franjas verticales blancas y negras alternantes, y cuando ante él desfilan dichas franjas, efectúa movimientos de compensación que consisten en cierta postura de la cabeza o del cuerpo o en correr o volar en sentido contrario al del giro del tambor. La reacción optomotora puede usarse para examinar la percepción de colores mediante pruebas en las que se dan los siguientes pasos:

Primeramente se cubre la pared de cilindro giratorio con bandas de un cierto color, p. ej. de un azul X alternando con otras de gris. Se prueban diferentes tonos de gris hasta que se encuentra con uno, Y, cuya luminosidad iguala la del azul X, lo que se verifica cuando el desfile de las franjas alternantes de azul y gris no provoca ninguna reacción optomotora.

En el segundo paso se busca un color p. ej. un amarillo Z que no provoca ninguna reacción cuando las bandas de este color Z son alternadas con las de gris Y, lo que quiere decir, que también Z y Y poseen para el insecto la misma luminosidad.

Por último el cilindro giratorio es empapelado con bandas alternantes del azul X y del amarillo Z, las que según las pruebas anteriores tienen la misma luminosidad. Si no obstante esta igualdad el insecto muestra una reacción optomotora, esto significa que distingue los colores azul y amarillo. Schlegendahl (1934), el autor de éste método, comprobó mediante el mismo la facultad de discriminar colores en dos crisomélidos, en el escarabajo *Geotrupes silvaticus* y en siete lepidópteros; otros autores constataron lo mismo en tres hemípteros heterópteros.

Ultimamente Suzuki (1961) ha aprovechado el método de la reacción optomotora para investigar la visión de colores en *Culex pipiens pallens* y encontró que este mosquito discierne colores correspondientes a tres regiones espectrales, la del azul-verde, la del amarillo y la del rojo-naranja, mostrando mayor sensibilidad en la primera, menor en la segunda y la mínima en la tercera. En razón de esta alta sensibilidad para el azul-verde, el autor supone que hay, al menos para este grupo de colores, un receptor especial y que esta facultad de visión corresponde a la percepción en la luz crepuscular, o sea, una visión escototópica.

LA FISIOLÓGÍA DE LA CROMOPERCEPCIÓN EN LOS INSECTOS

En el capítulo anterior hemos resumido lo que se conoce sobre la posibilidad de distinción de colores por los insectos y la importancia de esta facultad en relación con su conducta y orientación.

Las siguientes explicaciones pretenden describir algunos recientes resultados respecto del mecanismo

fisiológico de la cromopercepción. Cada vez se usa más el examen electrofisiológico para el estudio de la percepción visual. Para el ojo humano se ha comprobado que el electroretinograma difiere según la aplicación de luz blanca, roja, azul o verde. Granit ha desarrollado el uso de microelectrodos con los cuales es posible examinar los diferentes elementos retinianos respecto a su capacidad de percibir los estímulos emitidos por luces de diferente color, y Hartline ha realizado un estudio, fundamental para entender la visión en los artrópodos, en el arácnido marino *Limulus*. Como microelectrodos usó pipetas capilares llenas de soluciones salinas y logró que los cambios de potencial eléctrico dentro de las omatidias pudieran ser registrados. Autrum y Stumpf investigaron, en 1950, las respuestas eléctricas a la iluminación intermitente y establecieron la existencia de dos diferentes tipos de ojos, uno rápido y otro lento. El tipo rápido, que está representado en *Calliphora*, *Apis*, *Vespa*, *Bombus* y otros insectos diurnos y particularmente en buenos voladores, cesa de responder cuando la frecuencia de las alternancias de luz y oscuridad llega a 250 por segundo.

El segundo tipo de ojo, el lento, es propio de chapulines, cucarachas *Dytiscus*, *Vanessa*, insectos nocturnos o acuáticos o de vuelo relativamente torpe; sus respuestas cesan cuando las alternancias de oscuridad y claridad alcanzan una frecuencia de 40 a 50 por segundo.

Autrum utilizó la respuesta eléctrica del ojo de *Calliphora* a la iluminación intermitente para investigar la percepción de colores, alternando destellos blancos y de color, o destellos de dos diferentes colores. Demostró de este modo que hay tres zonas espectrales de susceptibilidad para *Calliphora*, una entre 680 y 630 m μ , otra en 520 y 480 m μ y una tercera bajo 480 m μ . Estas regiones coinciden bien con las que fueron establecidas para los ojos de las abejas y sugieren la existencia de tres tipos de luz cromática.

Mazochin-Porshnjakov (1960) estudió *Musca domestica* mediante técnicas colorimétricas y electrofisiológicas (véase fig. 3), encontrando que, en el lado de las longitudes menores del espectro (curva a), la sensibilidad tiene dos máximos, uno a 365 m μ y otro a 490 m μ . En el lado de las longitudes mayores (curva b), entre 500 y 700 m μ , hay un máximo de sensibilidad a 610 m μ . La facultad de discernir colores espectrales en la región del verde-amarillo y en la del rojo-naranja es bastante grande, ya que en ellas esta mosca puede distinguir colores monocromáticos que difieren muy poco, tan sólo de 3 a 7 m μ . Mazochin-Porshnjakov opina que la mosca doméstica posee visión dicromática y dos clases de receptores, unos para las longitudes mayores de onda, que funcionan sólo a intensidades mayores de 10 lux y que proporcionan la visión de colores que acabamos de mencionar, y otros que funcionan en el crepúsculo y que son sensibles únicamente a luces de longitudes menores, con la consecuencia de que, entonces, no hay distinción de colores.

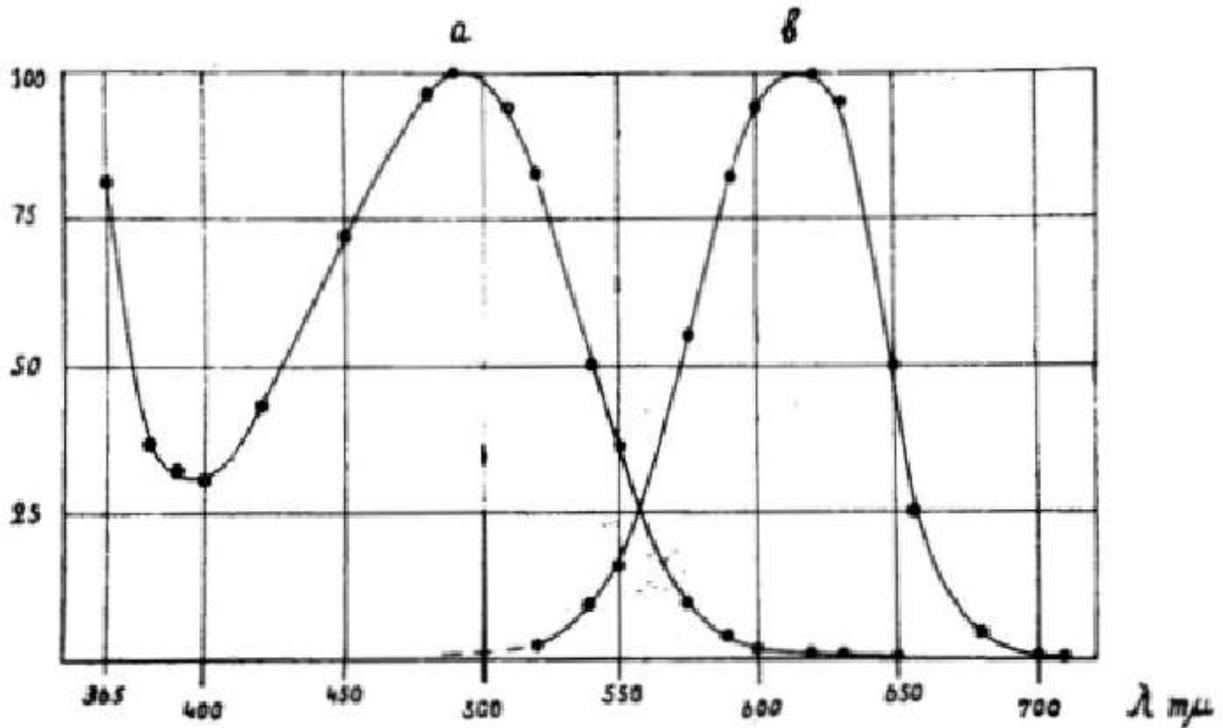


Fig. 3: Sensibilidad de diferentes receptores en el ojo de *Musca domestica*. Abscisa: longitud de onda en milimicras. Ordenada: respuestas a estímulos de igual energía en % de la respuesta máxima. Explicación de las curvas en el texto. Según Mazochin-Porshnjakow.

Mazochin-Porshnjakow extendió sus ensayos sobre *Libellula quadrimaculata* (véase fig. 4). Los resultados señalan que los grandes ojos de las libélulas difieren en sus partes superior e inferior, no sólo respecto al número y tamaño de omatidias y con ello a la agudeza de las imágenes recibidas, sino también en cuanto a la percepción de colores. Según las curvas de sensibilidad obtenidas, la porción inferior, que es de un tinte verdoso, tiene visión dicromática y se supone que en esta parte hay dos tipos de receptores, uno (curva 2) para luz de longitudes de onda entre 365 y 650 mμ con dos máximos de sensibilidad, uno de menor altura a 365 mμ y otro de mayor altura a 515 mμ, y otro tipo (curva 3) para longitudes mayores entre 490 y 700 mμ, con un máximo a las 610 mμ. En la parte superior del ojo, que es de color café, sólo hay un tipo de receptores (curva 1), sensibles únicamente a la luz de la zona de violeta-azul con un máximo a 420 mμ, así que, con esta parte del ojo la libélula no discierne colores.

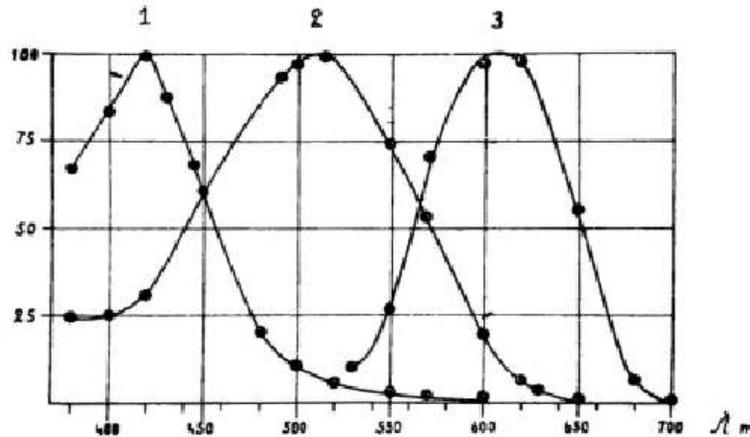


Fig. 4: Sensibilidad de diferentes receptores en el ojo de *Libellula quadrimaculata*. Explicación en la Fig. 3 y en el texto. Según Mazochin-Porshnjakow.

Las diferencias entre las partes superior e inferior de estos ojos tienen un significado biológico. La libélula ataca a sus presas al vuelo. Cuando la víctima se halla por encima de la libélula, aparece para ésta simplemente como un punto negro que contrasta con la claridad del firmamento. El objeto será más fácilmente descubierto mientras el contraste de luminosidad sea mayor; es la mayor sensibilidad a los rayos azul-violeta dispersados en el cielo, la que aumenta este contraste.

Cuando la presa está por debajo de la libélula sobre un suelo más o menos obscuro, su descubrimiento y captura son facilitados por la mayor agudeza visual proporcionada por el gran número y el tamaño relativamente pequeño de las facetas en la parte inferior del ojo, así como por la buena distinción de colores.

En cuanto a la existencia de diferentes cromo-receptores, Autrum (1963) logró hace poco progresos muy decisivos. Antes de referirnos a sus ensayos, en los cuales usó abejas, será útil pasar brevemente revista a las principales ideas de los antiguos fisiólogos relativas a los mecanismos cromoceptivos, como el mismo autor lo hizo en un artículo publicado con el fin de resumir sus investigaciones.

La teoría de Young (1773-1829) y de Helmholtz (1821-1894) presume que hay tres diferentes células receptoras, o sea en el ojo humano, tres diferentes clases de conos que tienen su máxima sensibilidad en diferentes rangos del espectro, una en la zona de azul-violeta, otra en el verde-amarillo y una tercera clase en el rojo. Esta teoría es denominada "de los tres componentes".

Otra diferente teoría es la "de los colores complementarios", desarrollada por Hering (1834-1918). Según ésta, la luz roja y la verde actúan sobre el mismo aparato receptor parcial, causando los rayos rojos la descomposición y los verdes la síntesis de una misma substancia cromosensible; o, expresado de modo inverso, la descomposición de esta substancia proporciona la sensación de rojo y la síntesis la de verde. Otro aparato receptor parcial debe servir de manera análoga para la percepción del amarillo y del azul, y en un tercero la luz efectúa únicamente la descomposición de una substancia fotosensible, provocando la sensación de mayor o menor claridad.

Kries ensayó, en 1882, una combinación de las dos teorías suponiendo que los procesos periféricos, o sea, los que se realizan en los elementos receptores de la retina o en las células ganglionares de ésta, se efectuarían de la manera indicada por la "teoría de los tres componentes", mientras que los procesos que se efectúan de acuerdo con la teoría de Hering, la de los colores complementarios, tendrían lugar en centros nerviosos superiores ("teoría de las zonas de diferente nivel"). No existen comprobaciones experimentales de la validez de estas teorías que han sido siempre referidas a los vertebrados.

En el primer capítulo hicimos notar que las abejas poseen percepción tricromática, aunque las longitudes de onda que perciben, en parte son otras que las que percibe el ojo humano. La existencia de tal sistema tricromático

hace suponer la existencia de tres clases de receptores, al menos, o bien la de un sistema receptor de colores complementarios como el ideado por Hering.

Autrum usó como microelectrodos, capilares muy delgados llenos de una solución de KCl (3.0 mol). Con la ayuda de un micromanipulador, después de extirpada la lente corneal relativamente dura, pudo ser medido uno de los microelectrodos en una célula receptora de una omatidia. El segundo electrodo fue introducido en las cercanías de la retina. Otras partes esenciales del dispositivo fueron un amplificador electrónico y un oscilógrafo de rayos catódicos. En estado no estimulado se observó en la superficie o membrana de las células una tensión de 60 a 70 mV, y lo que se investigó fue la alteración de esta tensión bajo iluminación a diferentes longitudes de onda. Las mediciones hicieron evidente que diferentes células son sensitivas en distinto grado a las luces de diferentes longitudes de onda.

Resulta que una clase de receptores posee un ancho máximo de sensibilidad entre 500 y 600 m μ . La curva de sensibilidad (fig. 5) desciende escarpadamente hacia el rango rojo del espectro y no existe ya sensibilidad a 675 m μ , mientras que hacia el lado de las ondas cortas el declive de la curva es suave y aún en el rango del ultravioleta la sensibilidad es un 50% de la máxima. Un segundo tipo de células tiene su máximo en el violeta, a 420 m μ con igual declive hacia ambos lados. Un tercer tipo se caracteriza por su máximo en el ultravioleta y una ligera elevación en el lado descendente aproximadamente a 550 m μ . De este modo se mostró para las retinas del ojo compuesto de las abejas la validez de la "teoría de los tres componentes", ideada por Helmholtz y Young.

En trabajos con peces y monos, en cambio, mostró utilidad la teoría de Hering; en los ojos de estos vertebrados las señales que provienen de los receptores se combinan y se transforman en un segundo nivel de elementos nerviosos, los cuales son las células ganglionares de la retina. En éstas, cierta longitud de onda produce una depolarización; otra, la complementaria, una hiperpolarización; y entre ambas zonas espectrales hay una angosta zona de indiferencia.

Hay por ejemplo células que tienen el máximo de hiperpolarización en el azul, un punto de indiferencia, esto es ninguna alteración del potencial base, a 530 m μ , y el máximo de depolarización en el amarillo. De modo análogo se determinó un mecanismo de percepción del verde y el rojo. Además, se descubrieron en los peces células ganglionares de la retina que reaccionan en toda la extensión del espectro siempre en igual sentido: con una hiperpolarización. Funcionan estos elementos como aparato para la percepción de diferencias, de luminosidad, como fue postulado por Hering.

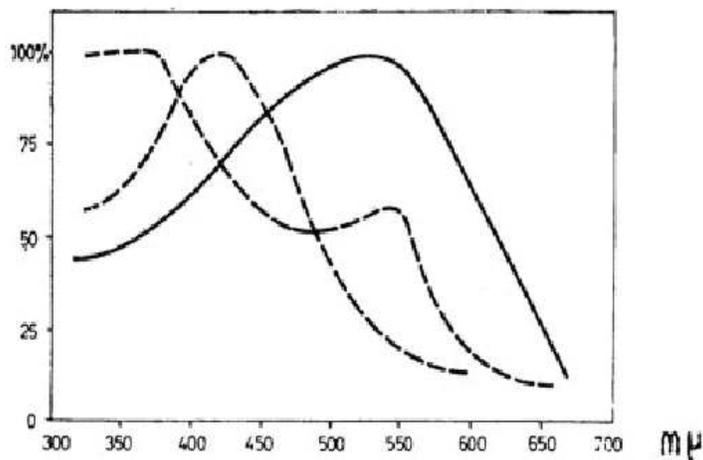


Fig. 5: Sensibilidad de diferentes células receptoras en los ojos de abejas obreras. Abcisa: longitud de ondas en milimicras. Ordenada: respuesta a estímulos de iguales quantas en % de la respuesta máxima. Según Autrum.

Ciertamente es un interesante hallazgo el de que las *dos* diferentes teorías de la percepción cromática encontraran su comprobación, una pareciendo válida para los ojos compuestos de los artrópodos, otra para los ojos de los vertebrados.

A la comprobación de la existencia de diferentes cromoreceptores debe conectarse el problema de la existencia de pigmentos fotolábiles de diferente sensibilidad. Ballard (loc. cit.) estudió, usando *Stomoxys calcitrans*, el poder de absorción o viceversa de transmisión de los pigmentos. Tuvo que restringirse a la extracción total de los pigmentos y no pudo separar los de las células iridiales primarias y secundarias, de otras sustancias pigmentarias del extracto total de los ojos compuestos; pero éste debe contener en cualquier caso el o los pigmentos fotolábiles responsables de la iniciación del proceso visual. El análisis espectrofotométrico de los extractos acuosos mostró un aumento de absorción desde el azul hasta el ultravioleta y una absorción muy disminuida en el infrarrojo. La comparación de este resultado con las respuestas de las moscas indicó que existe una relación directa entre el incremento de las respuestas y la absorción de diferentes longitudes de onda por los pigmentos.

Mejor conocidos son los pigmentos visuales de la retina del hombre. Ya desde hace tiempo se conoce la *rodopsina* o púrpura visual, que se encuentra en los bastones, elementos responsables de la percepción visual en el crepúsculo, y ahora se conocen, sobre todo gracias a los trabajos de Rushton, otros dos pigmentos fotosensitivos así como su localización en los conos, elementos responsables de la percepción visual a la luz del día, pigmentos en los que se fundamenta la distinción entre los colores básicos verde y rojo y que se llaman según sus funciones *chlorolab* (que captura el verde) y *erythrolab* (que captura el rojo) respectivamente; entre tanto, un pigmento sensible al azul, un *cyanolab*, debe ser aún descubierto.

Como peculiaridad de la visión de los colores por insectos hemos mencionado varias veces la susceptibilidad de sus ojos para ondas más cortas que las de la parte del espectro visible por el ojo humano, o sea para la luz ultravioleta.

La capacidad de percibir ondas ultravioletas no nos es tan extraña cuando se sabe por qué la visión del hombre excluye su percepción; no es porque la retina o sus pigmentos fotosensitivos carezcan de sensibilidad a luz ultravioleta, sino porque ésta es absorbida por el cristalino que es amarillento. Las personas que han sufrido de cataratas y a quienes se les ha extirpado el cristalino, tienen excelente visión al ultravioleta. Probablemente la exclusión del ultravioleta en el cristalino ofrece cierta ventaja para la formación de una imagen correcta en el fondo de los ojos de cámara oscura. Todos los sistemas de lentes hechos de un sólo material refractan las ondas de menor longitud más eficazmente que las de longitudes más largas, fenómeno que se conoce con el nombre de aberración cromática, y sabemos que hasta las cámaras fotográficas más sencillas deben ser corregidas de este error. Por falta de tal corrección, la lente del ojo humano parece haber hecho lo mejor que *pudo* hacer, cerrar la puerta a las ondas más cortas del espectro que producirían la más grande aberración cromática.

La permeabilidad a rayos ultravioletas en los cristalinos de diferentes vertebrados, según Merker, es muy diferente. De ondas con una longitud de 366 m μ , los de *Bufo vulgaris* dejaron pasar un 88%, los de *Cyprinus carpio* sólo un 1.3% y los de *Sciurus vulgaris* un 5%. De ondas con una longitud de 334 m μ , los cristalinos de dicho sapo dejaron pasar todavía un 28%, los de la carpa un 3.9% y los de la ardilla un 1%. Se ha observado —Zipse 1935— que ciertas ranas y sapos pueden atrapar con seguridad sus presas a la luz ultravioleta.

Hablando sobre la actuación de los cristalinos de diferentes vertebrados como filtro selectivo, merece mención el hecho de que Ballard (loc. cit.) logró estudiar la absorción de las córneas aisladas del ojo de *Stomoxys calcitrans*. Aunque la absorción por las córneas pudiera influir en las respuestas individuales de las moscas debido a cierta absorción de luz en general, las córneas permitieron la transmisión de luces independientemente de la longitud de onda, en el amplio rango de 260 a 750 m μ .

Al hacer mención del hecho de que la retina del hombre también es sensible a los rayos ultravioleta, no queremos menospreciar la observación de que muchos insectos poseen su más alta sensibilidad visual en la zona del ultravioleta, ni el hecho de que la percepción de estas ondas proporciona a algunas especies un importante medio auxiliar, cuando se trata de lograr cierto objetivo biológico. Queremos recordar las marcas guías hacia los nectarios en ciertas flores debidas a la reflexión de ondas ultravioleta. Puede haber casos menos marcados, en los cuales habrá de tomarse en consideración la percepción del ultravioleta como color; por ejemplo en la selección de superficies sobre las cuales los insectos van a posarse. Hemos trabajado últimamente sobre la conducta de mosquitos y moscas cuando están en busca de sitios de reposo (Muñiz y Barrera, 1960; Hecht y Hernández Corzo, 1963). Al respecto y particularmente en lo que se refiere a las moscas, que son altamente sensibles al ultravioleta, se tendrá que incluir en tales investigaciones el problema de una eventual atracción o bien de una repelencia por el ultravioleta. Puede ser, por ejemplo, que diferentes superficies blancas tengan diferente efecto, ya que la reflexión

del ultravioleta por diferentes sustancias blancas varía. El papel blanco de escribir refleja a veces hasta un 90% del ultravioleta y el blanco de zinc solamente un 20%.

RESUMEN

Se describen los estudios de los cuales se dedujo la facultad de los insectos de discernir colores. Los métodos utilizados por los diferentes autores fueron los siguientes: entrenamiento previo; observaciones sobre la preferencia espontánea que el insecto muestra por ciertos colores cuando busca un sitio de reposo, una fuente alimenticia o un lugar de oviposición; observaciones sobre el número de insectos atraídos por luces de diferente color cuando vuelan al azar y sobre la reacción optomotora de individuos al ser introducidos en un tambor giratorio revestido con fajas de diferente color.

Se discute la atracción por los colores de las flores a las cuales las abejas y algunos dípteros y lepidópteros acuden en busca de néctar; la atracción del amarillo y el verde a los áfidos cuando al final de su vuelo de dispersión descienden en la vegetación; el papel que juegan los tonos oscuros en la atracción de mosquitos en busca de huésped; la posible preferencia de moscas por ciertos colores o tonos oscuros; así como la importancia de la percepción del ultravioleta para la orientación de varios insectos.

Se hace especial mención de los resultados obtenidos por diversos autores al usar microelectrodos para determinar la sensibilidad de los ojos compuestos o partes de ellos a luces de diferente longitud de onda, y se hace hincapié en la existencia —en las ommatidias de las abejas obreras— de tres clases de receptores sensibles a luces de tres diferentes zonas del espectro. Se discute la permeabilidad no selectiva de la córnea de las ommatidias, en contraste con la absorción del ultravioleta en el cristalino del ojo humano, así como la posibilidad de la existencia de pigmentos fotolábiles de diferente cromosensibilidad.

SUMMARY

Studies are described from which the ability of the insects to discern colors has been deduced. The methods used by various authors were as follows: previous training; observations on the spontaneous preference which the insect shows for certain colors when in search of a resting site, a source for feeding, or a place for oviposition; observations on the numbers of insects attracted by lights of different color when flying at random, and on the optomotoric reaction of individuals when introduced into a rotating cylinder lined with stripes of different color.

Discussions are presented concerning: the attraction by colored flowers which are visited by bees, several diptera or lepidoptera in search of nectar; the attraction of yellow and green for winged aphids when they are on the verge to land in the vegetation at the end of their dispersion flights; the role of dark shades for the attraction of mosquitoes in search of their hosts; the preference of flies for certain colors or dark shades, as well as the importance of the perception of ultraviolet for the orientation of several insects.

The results are described which have been obtained by various authors when using microelectrodes to determine the sensitivity of compound eyes or parts of them to lights of different wave length. The existence —in the ommatidia of worker bees— of three kinds of receptors sensitive to lights of three different zones of the spectrum is emphasized. The non-selective permeability of the cornea of the ommatidia is discussed in contrast to the absorption of ultraviolet by the lens of the human eye, as well as the possible existence of photolabile pigments of different chromo-sensitivity.

REFERENCIAS

AUTRUM, H., 1963. Wie nimmt das Auge Farben wahr? *Umschau* 63, 11: 332-336.

——— y Stumpf, M. 1953. Elektrophysiologische Untersuchungen über das Farbsehen von *Calliphora* *Zeitschr. vergl. Physiologie* 35: 71-104.

BALLARD, R. C. 1958. Responses of *Stomoxys calcitrans* (L.) to radiant energy and their relation to absorption characteristics of the eye. *Ann. Ent. Soc. Americ.* 51: 449-464.

BROWN, A. W. A. 1954. Studies on the responses of female *Aedes* mosquito. Part VI. The attractiveness of colored cloths to Canadian Species. *Bull. Ent. Res.*, 45: 67-78.

- BUDDENBROCK, W. von. 1952. Vergleichende Physiologie. Band I, *Sinnesphysiologie*. Verlag Birkhaeuser, Basel.
- CAMERON, J. W. MacBain. 1938. The reactions of the housefly, *Musca domestica* Linn., to light of different wave lengths. *Canadian Journ. of Research* 16, Sec. D, 11: 307-342.
- CARTHY, J. D. 1958. An introduction to the behaviour of invertebrates. George Allen & Unwin Ltd., London.
- DAUMER, K., 1956. Reizmetrische Untersuchungen des Farbenschens der Bienen. *Zeitschr. vergl. Physiol.* 38, 5: 413-478.
- 1958. Blumenfarben, wie sie die Bienen sehen. *Zeitschr. vergl. Physiol.* 41, 1: 49-110.
- FRISCH, K. von. 1958. Die Erforschung der Sinnesleistungen bei Insekten. *Mitt. Schweizer Entom. Gesellsch.* 31, 2: 139-145.
- 1959. Aus dem Leben der Bienen. *Verstaendliche Wissenschaft*, Band I, Springer Verlag.
- 1960. Bees. Their vision, chemical senses and language. Cornell University Press, Ithaca, N. Y.
- 1960. Ueber den Farbensinn der Insekten. Reprinted from "Mechanism of Colour Discrimination"; págs. 19-28 Pergamon Press. Printed by Alden Press (Oxford) Ltd.
- GILBERT, J. H. and Gouck. H. K., 1957. Influence of surface color on mosquito landing rates. *J. Econ. Entomol.* 50, 5: 678-680.
- GJULLIN, C. M. 1947. Effect of clothing color on the rate of attack of *Aedes*- mosquitoes. *J. Econ. Entom.* 40: 326-327.
- HECHT, O., 1962. El mundo de los insectos. *Rev. Universidad de México* 16, 11: 20-23.
- 1963. On the visual orientation of house flies in their search of resting sites. *Ent. exp. et appl.* 6: 107-113.
- HECHT, O., and Hernandez-Corzo, J., 1963. On the visual orientation of mosquitoes in their search of resting places. *Ent. exp. et appl.* 6, 1: 63-74.
- KALMUS, H., and Hocking. B. 1960. Behaviour of *Aedes* mosquitoes in relation to blood feeding and repellents. *Ent. exp. et appl.* 3. 1: 1-26.
- KENNEDY, J. S., Booth, C. O. and Kershaw, W. J. S. 1961. Host finding by aphids in the field. III Visual attraction. *Ann. appl. Biol.* 49. 1-21.
- and Stroyan. H. L. G. 1959. Biology of Aphids. *Ann Review Enom.* 4: 139-164.
- MAZOCHIN-PORSHNJAKOW, G. A., 1960. Neues Über den Mechanismus des Farbensehens der Insekten. *XI Intern. Kongress Entom. Wisn*, Bd. 1 (Sektion 1-6): 667-670.
- MOERICKE, V. 1955 Ueber das Verhalten phytophager Insekten während des Befallfluges unter dem Einfluss von weissen Flächen. *Zeitschr. Pflanzenkrankh.* 62, 8-9: 588-593. (*Rev. appl. entom. A*, 46, 6: 202).
- MUÑIZ, R. y Barrera, A. 1960. Capacidad de diferenciación de tonos claros y oscuros con datos sobre la orientación geotáctica en mosquitos. *Acta Zool. Mexicana* 4, 6: 1-10.
- POSPISIL, J. 1962. On visual orientation of the house fly (*Musca domestica*) to colors. *Acta Soc. Entom. Checosloveniae* 59, 1: 1-8.
- RUSHTON, W. H. A. Visual pigments in man. *Scientific American* 207, 5: 120-132, Nov. 1962.
- SCHLEGTENDAL, A. 1934. Beitrag zum Farbensinn der Arthropoden. *Zeitschr. vergleichende Physiologie* 20: 545-581.
- SCHLIEPER, C. 1927. Farbensinn der Tiere und optomotorische Reaktion *Zeitschr. vergl. Physiol.* 6: 453-472.

SUZUKI, K. 1963. The color sense of a mosquito *Culex pipiens pallens* Coquillet. *Japan. J. Zool.* 13, 1: 185-199.

WALD, G., 1959. Life and Light. *Scientific American* 201, 4: 92-108.

WEISMANN, R. 1960. Neue Mittel und Methoden zur Fliegenbekämpfung im Stall. *Schweiz. Arch. Tierheilkde.* 102: 134-146.

WIGGLESWORTH, V. B., 1953. The principles of insect physiology. Methuen and Co., Ltd., London.

WULFF, V. J., 1956. Physiology of the Compound Eye. *Physiol. Review* 36, 2: 145-163.