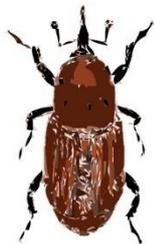


EL COLOR EN LOS INSECTOS



Eduardo Rodríguez de Vera Díaz

Trabajo de Fin de Grado

Curso 2021/22

Departamento de Zoología

Grado en Biología

ÍNDICE

1. RESUMEN	1
2. INTRODUCCIÓN	1
3. OBJETIVOS	2
4. METODOLOGÍA	2
5. EL COLOR EN INSECTOS.....	3
5.1. LA COLORACIÓN ESTRUCTURAL.	3
5.2. LA COLORACIÓN PIGMENTARIA.....	6
5.3. OTROS MECANISMOS: BIOLUMINISCENCIA	10
5.4. CAMBIOS DE COLOR	10
6. VISIÓN DEL COLOR EN INSECTOS	12
7. FUNCIONES DEL COLOR EN LA VIDA DE LOS INSECTOS	13
7.1. RECONOCIMIENTO INTER/INTRAESPECÍFICO	14
7.2. RECONOCIMIENTO DE LA PLANTA HOSPEDADORA O NUTRICIA.....	15
7.3. MIMETISMO	17
7.4. APOSEMATISMO	18
7.5. CRIPSIS Y COLORACIÓN DISRUPTIVA	20
7.6. OTRAS FUNCIONES	21
8. PERSPECTIVAS DE FUTURO.....	22
9. CONCLUSIONES	24
10. BIBLIOGRAFÍA	25

1. RESUMEN

El color forma parte del canal de comunicación entre un organismo y su entorno, participando en diversas funciones como el reconocimiento, la defensa contra depredadores, o la fotoprotección. Los últimos avances tecnológicos han ayudado a la comprensión de los procesos que subyacen a la producción del color en animales y a su percepción, usando como modelo principal a los insectos. Gracias a esto y al aumento del número de especies estudiadas, se nos brinda la posibilidad de estudiar las implicaciones que el color tiene en la vida de los insectos. En consecuencia, en este trabajo revisaremos algunos de los procesos por los que se origina el color en insectos, teniendo en cuenta los mecanismos de percepción del color y su implicación en distintas estrategias descritas en la literatura científica.

2. INTRODUCCIÓN

La luz y el color están implicados en una gran variedad de procesos, cuya importancia en la vida de los animales dependerá del papel que desempeñen. Cuando hablamos de color, nos referimos a las longitudes de onda reflejadas en cierta superficie al incidir sobre ella los fotones de luz con un determinado ángulo de incidencia, y que se puede percibir si se incluye dentro del espectro de luz visible para el órgano que la recibe (STAVENGA, 2002). En los últimos años, el creciente interés por la investigación del color ha mejorado considerablemente nuestra comprensión de la variación del color en los animales, dando lugar a diversas aplicaciones prácticas, que veremos a lo largo de este trabajo.

Los insectos han sido fundamentales como modelos en el estudio del origen de la coloración y los mecanismos de percepción del color en animales. Son capaces de producir colores mediante diversos mecanismos, que podemos clasificar en dos grandes grupos: la coloración pigmentaria, que se produce por pigmentos que absorben ciertas longitudes de onda y reflejan el resto; y la coloración estructural, que se produce debido a la reflexión selectiva de la luz sobre ciertas estructuras de la cutícula. La cutícula, por tanto, es la estructura donde tiene origen la coloración, ya sea brillante y conspicua o aquella que les permita camuflarse con el medio (RAGAEI y SABRY, 2015). WALLACE (1889) fue uno de los primeros en intentar comprender la variación de patrones de color en insectos, analizando el brillo en mariposas tropicales, con el fin de demostrar su utilidad; sin embargo, para determinar su función en la vida de los animales es esencial comprender los mecanismos de percepción del color en los fotorreceptores. Gracias a las

técnicas actuales, es posible investigar los mecanismos celulares que producen el color, así como las bases sensoriales de su percepción y el significado adaptativo de su apariencia externa.

En insectos el color es percibido principalmente mediante los ojos compuestos, que contienen como mínimo tres tipos distintos de fotorreceptores, creando espectros de visión que abarcan desde el color rojo a la luz ultravioleta. Esto les ha permitido desarrollar complejos patrones de coloración que se han asociado a ciertos comportamientos específicos. Según CHAPMAN (1998) los comportamientos más importantes en los que están implicados la exhibición y percepción del color en insectos son el reconocimiento inter/intraespecífico, el mimetismo, el aposematismo, la cripsis, y otras estrategias como por ejemplo la fotoprotección.

En este trabajo se pretende realizar una revisión de los mecanismos que permiten a los insectos explotar el color, así como el potencial de adaptación evolutiva, hasta donde se conoce, que ofrecen los diversos procesos de coloración y recepción del color en insectos. Gracias a estudios de este tipo, otras disciplinas como la biomímica pueden encontrar inspiración para el desarrollo de nuevas tecnologías y polímeros que imitan bioestructuras a escala, con aplicaciones de todo tipo.

3. OBJETIVOS

En la presente memoria se lleva a cabo una revisión sobre el color en la vida de los insectos. Para ello, se desarrollarán los siguientes objetivos:

1. Conocer los principales procesos físicos y químicos a través de los que se genera el color.
2. Comprender los mecanismos de visión a través de los cuales perciben el color.
3. Asociar los conceptos previamente explicados a los procesos de selección y evolución del color, para explicar su implicación en algunas de las funciones biológicas más importantes en insectos.

4. METODOLOGÍA

Para llevar a cabo los objetivos de este trabajo, se han realizado búsquedas en bases de datos como SCOPUS, WOS (Web Of Science) o Pubmed, centrándose en artículos publicados a partir del año 2000 en su mayoría, e incluyendo así mismo artículos anteriores cuyo contenido era relevante para la elaboración de este trabajo.

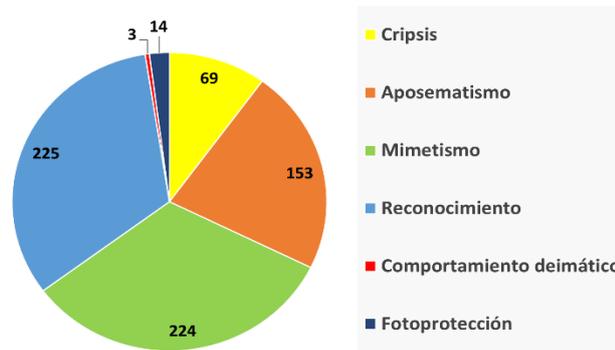


Figura 1. Representación gráfica del número de artículos disponibles en *Web Of Science* en función de las categorías descritas por Chapman (1998).

Debido a la elevada diversidad de estrategias descritas, en el apartado 7, en el que se exponen las funciones biológicas de la coloración en insectos, se seleccionaron las funciones más importantes descritas por CHAPMAN (1998). Además, se tuvo en cuenta la información disponible de cada estrategia en la base de datos de Web Of Science (Fig. 1), y se desarrollaron de manera proporcional a la información obtenida. El principal idioma utilizado para las búsquedas es el inglés.

Algunos de los términos de búsqueda utilizados fueron: “recognition”, “mimicry”, “aposematism”, “crypsis”, “deimatic behavior”, “photoprotection”, “courtship”, “territorialism”, “müllerian mimicry”, “batesian mimicry” y “disruptive coloration”.

5. EL COLOR EN INSECTOS.

CHAPMAN (1998) clasifica los patrones de color de los insectos en dos tipos, coloración estructural y pigmentaria, aunque en ocasiones están implicados ambos procesos. La primera se produce mediante fenómenos físicos, generados por la reflexión de la luz sobre la cutícula, mientras que la segunda se debe a la naturaleza química de ciertas sustancias presentes en la misma, que reflejan determinadas longitudes de onda (ver apartados 5.1 y 5.2). También existen otros mecanismos particulares, como la bioluminiscencia (WILSON y HASTINGS, 1998) (ver apartado 5.3).

5.1. LA COLORACIÓN ESTRUCTURAL.

La coloración estructural se produce por la interacción de la luz con la cutícula y sus distintos componentes. De esta forma, cualquier proceso físico, como la interferencia, difracción, o dispersión de los rayos de luz puede ser fuente del color, generando efectos de iridiscencia o tonos metálicos y brillantes (RAGAEI y SABRY, 2015).

El mecanismo más sencillo que da lugar a este tipo de coloración es la interferencia de la luz, que consiste en la incidencia de luz blanca sobre una o varias capas

de quitina (interferencia por monocapa o multicapa, respectivamente), que no presenta ningún tipo de pigmentación, reflejando los rayos de luz con distintas longitudes de onda según el índice de refracción de cada capa (SIMPSON, 2007). De esta forma, al combinarse las ondas de diferentes longitudes reflejadas, pueden acoplarse, si están en fase, o anularse unas a otras, si están en desfase. El color final vendrá determinado por la suma de las longitudes de onda resultantes (SUN *et al.*, 2013).

La interferencia por monocapa se da mayoritariamente en las alas de los insectos, como es el caso de himenópteros y odonatos. La interferencia en multicapas ocurre al reflejar la luz en varias capas de quitina que se encuentran apiladas periódicamente, pudiendo implicar a la exocutícula únicamente, como en las familias Buprestidae y Cicindellidae (SCHULTZ y RANKIN, 1985), o hasta la endocutícula, como ocurre en la familia Cassidinae (VIGNERON *et al.*, 2007). Un ejemplo de coloración por interferencia en multicapa lo encontramos en *Chrysina resplendens* Bougard, 1875 (Coleoptera: Scarabaeidae), que presenta aproximadamente 120 capas apiladas, resultando un color dorado metálico.

En ocasiones, el color producido por la interferencia de la luz puede resultar del efecto aditivo entre varios colores. En *Papilio palinurus* Fabricio, 1787 (Lepidoptera: Papilionidae), las alas presentan en ciertas zonas un elevado número de concavidades, dentro de las que presentan dos tipos de escamas: las del fondo reflejan la luz amarilla, y las de los laterales reflejan la luz azul, resultando de forma aditiva un color verde iridiscente (VUKUSIC *et al.*, 2001).

Otro mecanismo descubierto en 1818 es el de la difracción de la luz, que se explica mediante el modelo de “rejilla de difracción” (QIN *et al.*, 2019). Consiste en una superficie con ondulaciones periódicas, capaz de separar la luz blanca en distintos espectros, dispersando los rayos desde diferentes puntos de la superficie en distintos ángulos (RAGAEI y SABRY, 2015). Al estar las hendiduras dispuestas de manera paralela, los rayos reflejados con la misma longitud de onda y mismo ángulo se refuerzan. El resultado es un color que cambian en función de la posición del observador, lo que se conoce como iridiscencia. Un ejemplo de este mecanismo ocurre en *Serica sericea* Illiger, 1802 (Coleoptera: Scarabaeidae), que presenta estas hendiduras a lo largo de las escamas de sus élitros, reflejando tonos iridiscentes (HINTON y GIBBS, 1969).

Las mariposas del género *Morpho* (Lepidoptera: Nymphalidae), utilizan al mismo tiempo varios de estos procesos físicos. Las escamas de las alas presentan unas crestas dispuestas en paralelo, compuestas por varias capas de quitina separadas unas de otras

por cierta distancia, lo que determinará el color, reflejando solo determinada longitud de onda, en este caso el azul, por medio de interferencia en multicapas. Además, las crestas actúan como “rejilla de difracción”, creando el efecto de iridiscencia, dotando al azul de un brillo e intensidad característicos (Fig. 2A) (LLOYD y NADEAU, 2021; BUTT *et al.*, 2016).

Otra forma de generar una coloración estructural es mediante la dispersión de la luz. Esta ocurre cuando la luz atraviesa un medio transparente con distinto índice de refracción, descomponiéndose en ondas de distintas longitudes (SUN *et al.*, 2013) o cuando incide sobre gránulos o irregularidades de una superficie, reflejándose en todas direcciones (RAGAEI y SABRY, 2015). Si la dispersión se da sobre superficies o moléculas de mayor tamaño que la longitud de onda de la luz incidente, reflejará la luz blanca, como ocurre en *Cyphochilus peninsularis* Arrow, 1938 (Coleoptera: Scarabaeidae), cuya cutícula está compuesta por un conjunto de filamentos de quitina en forma de red, que dispersan la luz en cualquier ángulo de observación (TOIVONEN *et al.*, 2018; BURRESI *et al.*, 2014). Por el contrario, al incidir sobre partículas o gránulos de tamaño inferior a la longitud de onda, la luz que más se refleja es la de menor longitud de onda (azul y violeta, dando lugar al denominado efecto Tyndall). Es frecuente encontrar esta coloración azul Tyndall en odonatos, como el género *Orthetrum* (Odonata: Libellulidae), y algunos ortópteros, como el género *Kosciuscola* (Orthoptera: Acrididae).

Un caso particular de dispersión es el producido por los denominados cristales fotónicos, cuyo índice de refracción varía periódicamente a lo largo de la superficie de la cutícula (FUNG, 2005). Estas cutículas presentan unas escamas con complejas redes de quitina repleta de poros con aire, adquiriendo una configuración tridimensional ordenada y periódica, que otorga cierta coloración al reflejar la luz. Este mecanismo se observó por primera vez en *Lamprocyphus augustus* Marshall, 1922 (Coleoptera: Curculionidae), en el que la configuración de los cristales fotónicos refleja el color verde. En otras ocasiones, aunque no muy frecuentes, como ocurre en *Eupholus magnificus* Kirsch, 1877 (Coleoptera: Curculionidae), la cutícula presenta en algunas regiones estructuras muy ordenadas tridimensionalmente, que reflejan la luz verde y amarilla con tonos metálicos y brillantes, mientras que en otras la red de quitina se encuentra en configuraciones cuasi-ordenadas, reflejando la luz azul con un brillo menos intenso, generando un contraste de color a lo largo de su cuerpo (RAGAEI y SABRY, 2015).

5.2. LA COLORACIÓN PIGMENTARIA.

Esta coloración tiene su origen en la naturaleza química de ciertos pigmentos (quimiocromos) que absorben luz incidente a determinada longitud de onda, reflejando todas las demás. Estos pigmentos se encuentran generalmente inmersos en la cutícula, epidermis o tejidos subepidérmicos del tegumento. Según su origen, pueden clasificarse en tres grupos: sintetizados por el propio metabolismo del insecto, obtenidos de las plantas de las que se alimentan, o rara vez por microorganismos endosimbiontes (PLANELLÓ *et al.*, 2015). La tabla 1 recoge los pigmentos más frecuentes en la mayoría de los insectos, junto a su función y un ejemplo de cada tipo.

De todos estos pigmentos, los más comunes son las melaninas, omocromos, y pteridinas (OKUDE y FUTAHASHI, 2021). Las melaninas son las responsables de colores oscuros en blatodeos, dípteros, coleópteros y algunas larvas y adultos de lepidópteros (CHAPMAN, 1998), aunque otros autores han demostrado su importancia en otros órdenes como hemípteros y odonatos (POPADIĆ y TSITLAKIDOU, 2021). Son sintetizados a partir de tirosina, produciendo compuestos de color negro (eumelanina), y se presentan en forma de gránulos en la exocutícula. En algunos grupos forman complejos con lisina (feomelanina) produciendo un color marrón o rojizo, como ocurre en *Mnais costalis* Selys, 1869 (Odonata: Calopterygidae), cuyas alas presentan un tono marrón parduzco (Fig.2B), ya que estos pigmentos absorben la mayor parte de la luz (NOH *et al.*, 2016).

NIJHOUT Y KOCH (1991) observaron que, en mariposas, el tipo de pigmento presente en las alas depende de la familia, predominando las pterinas en Pieridae, los papiliocromos en Papilionidae, y los omocromos en Nymphalidae. Las pterinas son sintetizadas a partir de purina guanosina trifosfato, y están implicadas en la coloración, aunque también pueden formar parte de cofactores de enzimas implicadas en el desarrollo (WIJNEN *et al.*, 2007). Cuando participan en la coloración, se distinguen tres tipos: leucopterinas, que solo absorben la gama de luz ultravioleta, reflejando toda la luz blanca; xantopterinas, que absorben la luz ultravioleta y la violeta, reflejando la luz amarilla; y eritropterinas, que absorben desde el ultravioleta hasta la luz azul, reflejando tonos rojos y anaranjados.

Tabla 1. Clasificación de los principales pigmentos en insectos. Elaboración propia.

TIPO DE PIGMENTO	COLORACION RESULTANTE	PAPEL	ORIGEN	EJEMPLOS	REFERENCIA
Antraquinonas	Azul oscuro, verde, amarillo	Cripsis	Biosíntesis	<i>Kerria Lacca</i> Ker, 1782 (Hemiptera: Kerriidae)	KUTSUNA <i>et al.</i> , 2012
	Rojo carmesí	Aposematismo		<i>Dactylopius coccus</i> Costa, 1835 (Hemiptera: Dactylopiidae)	EISNER <i>et al.</i> , 1980
Tetrapiroles	Marrón rojizo	Transporte O ₂ a células	Biosíntesis	<i>Chironomus</i> sp. Meigen, 1803 Larva (Diptera: Chironomidae)	CHAPMAN, 1998
	Verde, azulado	Cripsis		<i>Chrysoperla carnea</i> Stephens, 1836 (Neuroptera: Chrysopidae)	AMARASEKARE Y SHEARER, 2013
Afinas	Amarillo, verde	Cripsis	Biosíntesis	<i>Acyrtosiphon pisum</i> Harris, 1776 (Hemiptera: Aphididae)	LI Y AKIMOTO, 2022
	Rojo, naranja, marrón, negro.	Aposematismo (no siempre)		<i>Aphis fabae</i> Scopoli, 1763 (Hemiptera: Aphididae)	CHAPMAN, 1998
Pterinas	Blanco	Aposematismo	Biosíntesis	<i>Pieris brassicae</i> L., 1758 (Lepidoptera, Pieridae)	ROTHSCHILD <i>et al.</i> , 1975
	Amarillo	Aposematismo		<i>Anthocharis cardamines</i> L., 1758 (Lepidoptera, Pieridae)	WIINEN <i>et al.</i> , 2007
	Anaranjado, rojo	Reconocimiento intra/interespecífico.		<i>Colias croceus</i> Geoffroy, 1785 (Lepidoptera: Pieridae)	WATT, 1972

Omocromos	Rosa	Maduración sexual	Biosíntesis	<i>Schistocerca gregaria</i> Forsskål, 1775 (Orthoptera: Acrididae)	DE LOOF <i>et al.</i> , 2010
	Blanco, amarillo	Reconocimiento intraespecífico		<i>Sympetrum frequens</i> Selys, 1883 (Odonata: Libellulidae)	OKUDE y FUTAHASHI, 2021
	Rojo, azul	Territorialidad y apareamiento		<i>Crocothemis erythraea</i> Brullé, 1832 (Odonata: Libellulidae)	SHAMIM <i>et al.</i> , 2014
Papiliocromos	Blanco	Aposematismo	Biosíntesis	<i>Papilio xuthus</i> L., 1767 (Lepidoptera: Papilionidae)	UMEBACHI, 1975
	Amarillo	Reconocimiento intraespecífico		<i>Papilio machaon</i> L., 1758 (Lepidoptera: Papilionidae)	SCRIBER, 2007
	Rojo, azul	Mimetismo batesiano		<i>Papilio polytes</i> L., 1758 (Lepidoptera: Papilionidae)	SATO <i>et al.</i> , 2021
Melaninas	Negro, marrón, amarillo, rojo	Ornamental	Biosíntesis	<i>Oncopeltus sexmaculatus</i> Stal, 1874 (Hemiptera: Lygaeidae)	POPADIĆ y TSITLAKIDOU, 2021
		Protector contra radiación UV		<i>Bombix mori</i> L., 1758 (Lepidoptera: Bombycidae)	HU <i>et al.</i> , 2013
Carotenoides	Azul, verde, amarillo, rosa, rojo	Cripsis	Bioasimilación	<i>Macrosiphum euphorbiae</i> Thomas, 1878 (Hemiptera: Aphididae)	MORGAN, 2004
		Síntesis de ATP	Biosíntesis	<i>Acyrtosiphon pisum</i> Harris, 1776 (Hemiptera: Aphididae)	VALMALETTE <i>et al.</i> , 2012
Xantófilas	Verde, amarillo, marrón parduzco	Cripsis	Bioasimilación	<i>Trichoplusia ni</i> Hübner, 1803 (Lepidoptera: Noctuidae)	NGUYEN <i>et al.</i> , 2019
Flavonas	Rojo y amarillo	Aposematismo	Biosíntesis	<i>Atrophaneura dixonii</i> Grose- Smith, 1900 (Lepidoptera: Papilionidae)	WILSON, 1986

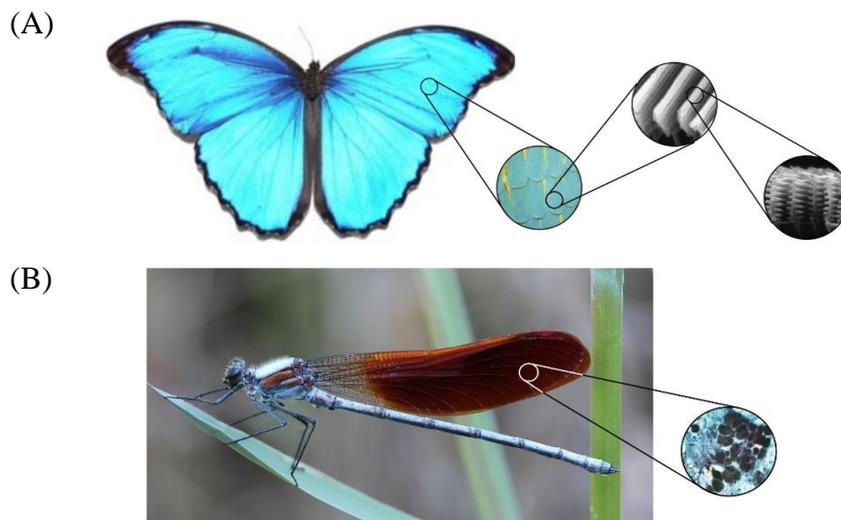


Figura 2. A) Detalles del color estructural en mariposa *Morpho didius* HOPFFER, 1874 (Lepidoptera: Nymphalidae) (Modificado de BUTT *et al.*, 2016). B) Ejemplar de *Mnaia costalis* Selys, 1869 (Odonata: Calopterygidae), con detalle de melanina presente en alas. Modificado de https://www.wikidata.org/wiki/Q2360232#/media/File:Mnaia_costalis_male_red.JPG.

En cuanto a los omocromos, además de ser el principal pigmento en las alas de la familia Nymphalidae, son los responsables del color rojo en muchos odonatos, y de los tonos rosas y rojizos en ortópteros (SHAMIM *et al.*, 2014). Además, su biosíntesis es la principal ruta de eliminar triptófano del organismo, que en cantidades elevadas puede ser tóxico. Los papiliocromos, son análogos de los omocromos, y derivan tanto de tirosina como de triptófano. Están exclusivamente presentes en lepidópteros de la familia Papilionidae, produciendo una gama de colores desde el blanco hasta el rojo (KOCH *et al.*, 2000).

Lo más frecuente, sin embargo, es la presencia de más de un tipo de pigmentos, creando efectos aditivos, como ocurre en *Ischnura senegalensis* Rambur, 1842 (Odonata: Coenagrionidae), que presenta dos capas de pigmentos bajo la cutícula transparente: una capa más superficial compuesta por pteridinas que reflejan la luz azul, y una capa inferior compuesta de omocromos oscuros, que absorben la luz dispersa para aportarle brillo e intensidad al azul (OKUDE y FUTAHASHI, 2021).

En cuanto a los carotenoides, junto a las xantofilas, son los únicos pigmentos de origen dietario, produciendo una gama de colores desde el azul hasta el rojo (MORGAN, 2004). En el caso particular de *Harmonia axyridis* Pallas, 1772 (Coleoptera: Coccinellidae), la variación entre el naranja y el rojo de sus élitros es debida al contenido de carotenoides de la cutícula. Dicha coloración está relacionada con un comportamiento aposemático, que advierte de la presencia de alcaloides defensivos en su cutícula (NOH *et*

al., 2016). Los carotenoides son, además, los únicos pigmentos que se han visto implicados en la síntesis de ATP, actuando como un sistema primitivo de captación de luz, capaz de enviar los electrones hasta la cadena respiratoria para generar ATP (VALMALETTE *et al.*, 2012).

5.3. OTROS MECANISMOS: BIOLUMINISCENCIA

Existen casos en los que la luz y el color proceden directamente del organismo, fenómeno conocido como bioluminiscencia, que se produce a partir de luciferinas que se oxidan mediante la luciferasa (WILSON y HASTINGS, 1998), siendo la estructura terciaria de la luciferasa la que determina la longitud de onda de la luz emitida, que oscila desde el verde al rojo (533- 623 nm) (AMARAL *et al.*, 2016).

La mayoría de los insectos que producen luz pertenecen a la superfamilia Elateridae (Coleoptera), siendo la familia Phengodidae la que presenta la gama más amplia de colores (VIVIANI y BECHARA, 1997). Por ejemplo, *Phrixothrix hirtus* Olivier, 1909 (Coleoptera: Phengodidae) presenta hasta once pares de órganos luminiscentes distribuidos desde su segundo segmento torácico hasta el noveno segmento abdominal, que emiten luz en una gama de verde (550-557 nm), y dos más en la región cefálica, que emiten luz roja (632 nm) (ARNOLDI *et al.*, 2010). Otro ejemplo de bioluminiscencia en coleópteros es el de *Pyrearinus pumilus* Candéze, 1863 (Coleoptera: Elateridae), cuyas larvas emiten una luz verde muy brillante (550 nm) mediante órganos situados en su protórax para atraer a sus presas (ROSA *et al.*, 2020). También existe gran variedad de dípteros bioluminiscentes, entre los que destaca *Arachnocampa luminosa* Edwards, 1924 (Diptera: Keroplatidae) cuyas larvas emiten luz para atraer a sus presas (VON BYERN *et al.*, 2019).

Actualmente, se desconoce el origen evolutivo de la bioluminiscencia en insectos. Los estudios filogenéticos de ARNOLDI *et al.* (2010) llegan a la conclusión de que, evolutivamente, surge primero la bioluminiscencia de luz verde en insectos en zonas abdominales o torácicas, y posteriormente se incorporan sinapomorfías como la luz amarilla y roja, o la presencia órganos de luz en zonas cefálicas, cuyo papel se desconoce hoy día.

5.4. CAMBIOS DE COLOR

Los mecanismos hasta ahora descritos dan lugar a la coloración en insectos, resultando en un morfotipo determinado. Sin embargo, muchas veces estos son procesos dinámicos e implican cambios reversibles o irreversibles en la coloración final, ya sean

antes, durante o después de finalizar las fases de su desarrollo (KINOSHITA y YOSHIOKA, 2005).

Por ejemplo, en las larvas de *Cerura vinula* L., 1758 (Lepidoptera: Notodontidae) el color cambia de verde a rojo antes de pupar, debido a la producción de omocromos (HINTZE, 1970); mientras que en adultos de *Schistocerca gregaria* Forsskål, 1775 (Orthoptera: Acrididae) los machos cambian de color rosa a amarillo por la degradación de omocromos y exposición de carotenoides, proceso que marca su madurez sexual (DE LOOF *et al.*, 2010). Ocurre un proceso similar en los machos de *Crocothemis erythraea* Brullé, 1832 (Odonata: Libellulidae), cuyos omocromos pasan del amarillo (forma oxidada) al rojo (forma reducida) mediante reacciones rédox, durante la maduración sexual (SHAMIM *et al.*, 2014; FUTAHASHI *et al.*, 2012).

También pueden darse casos en los que los cambios en la coloración son debidos a variaciones de temperatura o humedad (CHAPMAN, 1998). En los escarabajos hércules, *Dynastes hercules* L., 1758 (Coleoptera: Scarabaeidae), el color puede variar entre amarillo verdoso o negro, en función de la humedad atmosférica. Esto se debe a cambios en el índice de refracción de la cutícula causados por la hidratación de ciertas capas porosas de la misma (ROUX-PERTUS *et al.*, 2017).

Otras veces, los cambios son producidos bajo presiones selectivas en el genoma del organismo, ya sea debido al componente genético (como mutaciones) o al componente ambiental, cuyo papel es olvidado muchas veces (VESS, 2002). En estos casos, el cambio de color tiene carácter adaptativo (CHAPMAN, 1998). Cuando es el componente genético el que determina la aparición de variedad fenotípica dentro de una misma especie, hablamos de polimorfismos, como ocurre en la mariposa *Biston betularia* L., 1758 (Lepidoptera: Geometridae) (VAN'T HOF *et al.*, 2013). Pero cuando es el componente ambiental el que determina la existencia de más de un fenotipo, el fenómeno se denomina polifenismo. Un caso es el de *Nemoria arizonaria* Grote, 1883 (Lepidoptera: Geometridae), una mariposa con dos generaciones anuales, cuyo hospedador principal es el roble (SIMPSON *et al.*, 2011). Las larvas de primera generación emergen en primavera, con el roble en flor, y poseen una coloración que las camufla con los amentos de los que se alimenta, mientras que la segunda generación emerge en verano, cuando el roble ya no posee flores, y ha adquirido una coloración similar a las ramas donde están las hojas de las que se alimentan.

Los cambios mencionados están regulados por unas moléculas señalizadoras denominadas morfógenos, cuya distribución asimétrica induce respuestas locales en

células, en función de su gradiente de concentración (OTAKI, 2008). En coccinélidos, por ejemplo, estos cambios se producen en fases prepupales, y pueden ser debidos a cambios en la permeabilidad de la cutícula, en la cantidad de enzimas de síntesis de pigmentos, o cualquier factor que altere la tasa de difusión de un morfógeno, dando lugar a manchas más grandes o de diferentes colores y formas (VESS, 2002).

6. VISIÓN DEL COLOR EN INSECTOS

La visión del color se encuentra extendida entre la gran mayoría de insectos. En muchas especies se han encontrado varios tipos de pigmentos visuales que permiten distinguir distintas longitudes de onda (STAVENGA, 2002).

Existen diversas estructuras implicadas en la recepción de información ambiental basada en estímulos visuales, aunque no todos están implicados en la recepción del color. Los más simples, los stemmatas (Fig. 3A), en ojos larvales, y los ocelos (Fig. 3B), a pesar de presentar pigmentos visuales con sensibilidad a ciertas longitudes de onda, no son capaces de percibir colores, ya que su procesamiento es acromático (HONKANEN *et al.*, 2018). Están compuestos por una sola lente cuticular, y carecen de mecanismos de enfoque, por lo que no son capaces de crear imágenes. Estos órganos se han especializado en captar cambios de intensidad en la luz ambiental, como sensores de estabilización del vuelo o para la posición del cuerpo, gracias a la rapidez con la que la señal es procesada y enviada al protocerebro (VAN DER KOOI *et al.*, 2021).

Los principales órganos de visión en insectos son los ojos compuestos (Fig. 3C) (CHAPMAN, 1998). Están formados por cientos o miles de unidades funcionales, llamados omatidios, cuyo número y tamaño pueden variar de una especie a otra (BRISCOE *et al.*, 2010). Cada omatidio está formado por una lente cuticular propia, bajo la que se encuentra un cono cristalino, y debajo ocho o nueve células alargadas fotorreceptoras, que abarcan toda la longitud de la retina, y finalmente se unen a células nerviosas que envían la información a los lóbulos ópticos (MISHRA y KNUST, 2019). Estas células fotorreceptoras contienen uno orgánulos denominados rabdómeros, que consisten en una extensión de su membrana plasmática, plegada en microvellosidades en forma de tubo, donde se encuentran los pigmentos visuales y las proteínas opsinas, ambos implicados en la transducción de la señal luminosa a impulsos eléctricos (CHAPMAN, 1998). Cada omatidio se une finalmente a distintos tipos de células nerviosas, que conducen la información al protocerebro, donde se compara la composición de longitudes de onda reflejadas por un

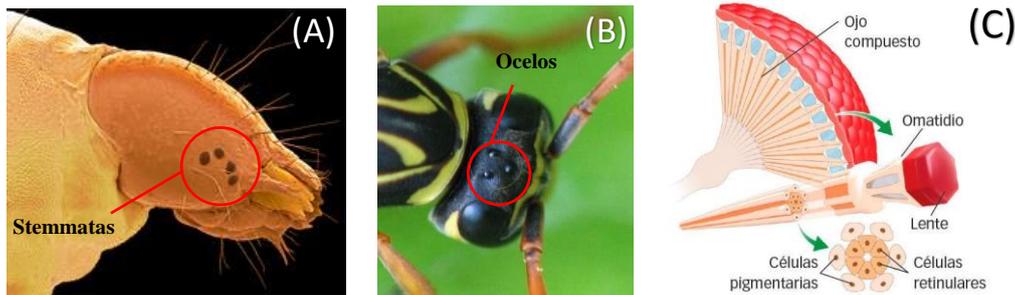


Figura 3. A) Stemmatas. Tomada de <https://www.sciencephoto.com/keyword/stemmata> ; B) Ocelos. Tomada de https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Polistes_ocelli.jpg ; C) Ojo compuesto y omatidio. Tomada de <https://docplayer.es/66952555-Relacion-de-animales-receptores-y-efectores.html> .

objeto con respecto a las longitudes de onda reflejadas por el área circundante, creando una imagen a color formada por tantos “píxeles” como omatidios presente el ojo. La resolución final de la imagen dependerá por tanto del número de omatidios y del tipo de fotoreceptores distintos que presenten los ojos compuestos (CHITKA Y RAINE, 2006).

La visión del color difiere entre especies de insectos, así como con otros animales, como los humanos, en las regiones del espectro de luz que son capaces de percibir, así como del grado de complejidad de los órganos visuales y del sistema nervioso que procesa la información cromática (VOROBYEV y DE IBARRA, 2011). Mientras que los humanos percibimos desde el violeta (380 nm) hasta el rojo (750 nm), la mayoría de los insectos poseen al menos 3 tipos de pigmentos: unos sensibles a longitudes de onda corta, incluyendo la luz ultravioleta (300-400 nm); otro sensible a la luz azul (400- 500 nm); y otro sensible a longitudes de onda larga (500-600 nm), que captan mayoritariamente luz verde (BRADLEY *et al.*, 2009). Esto genera diversos espectros de visión, en función de los tipos de pigmentos visuales de cada especie (BRISCOE *et al.*, 2010). No obstante, el número de fotoreceptores presentes no tiene por qué influir en la calidad de la visión del color. ARIKAWA Y STAVENGA (1997) describieron una disposición funcional de los omatidios en los ojos compuestos de muchas especies como *Papilio xuthus* L., 1767 (Lepidoptera: Papilionidae), que presenta hasta diez tipos de fotoreceptores; sin embargo, solo cuatro están implicados en la visión del color, y el resto desempeñan diferentes funciones que requieran de estímulos visuales.

7. FUNCIONES DEL COLOR EN LA VIDA DE LOS INSECTOS

La capacidad de percibir el color ha permitido a los insectos utilizar esta información para solventar diversas necesidades, como encontrar hábitats favorables, buscar alimento o reconocer a otros organismos conespecíficos (HUANG *et al.*, 2014). De

esta forma, los insectos utilizan el color para procesos y estrategias vitales para la supervivencia, como el reconocimiento inter/intraespecífico (ver apartado 7.1) o de la planta hospedadora o nutricia (ver apartado 7.2), comportamientos para evitar la depredación, y otras funciones como la termoprotección (ver apartado 7.6) (BYBEE *et al.*, 2012; PLOTKIN *et al.*, 2009; CHAPMAN, 1998; MILINSKI y BAKKER, 1990; WALLACE, 1877). En cuanto a comportamientos para hacer frente a la depredación, existen tres tipos: las defensas pasivas, que consisten en evitar ser detectado por el depredador, lo que implica el uso de coloraciones crípticas (ver apartado 7.5) y el mimetismo (ver apartado 7.3); las defensas secundarias, que consisten en eludir el ataque del depredador mediante la huida, coloración aposemática, la secreción de sustancias tóxicas o incluso simular la muerte (ver apartado 7.4); y por último, y suele ser el caso menos frecuente, están las defensas activas, que implican un enfrentamiento directo con el depredador (ver apartado 7.6) (YANG *et al.*, 2021). A continuación desarrollamos estos conceptos.

7.1. RECONOCIMIENTO INTER/INTRAESPECÍFICO

Frecuentemente, los patrones de coloración en insectos están implicados en la señalización, que, según el contexto, puede ser para el reconocimiento intraespecífico, para el cortejo, o para la competencia intrasexual (HAWKES *et al.*, 2019).

En muchas especies de lepidópteros, los machos son los que inician los comportamientos sexuales, estimulados por feromonas y determinados patrones de coloración en las alas de las hembras. No obstante, hay ocasiones en las que el dimorfismo sexual no es tan marcado, como ocurre en *Pieris rapae* L., 1758 (Lepidoptera, Pieridae), cuyas alas son muy similares en ambos sexos. OBARA (1970) observó que las escamas de las hembras presentan menos leucopterinas, que absorben la luz ultravioleta, por lo que reflejan más este tipo de luz que los machos. De esta forma, los machos, que presentan leucopterinas en sus ojos como pigmentos visuales, son capaces de diferenciar a las hembras gracias a la reflexión de la luz ultravioleta (GHIRADELLA *et al.*, 1972). La importancia del color en la selección sexual quedó demostrada por el hecho de que una hembra muerta seguía atrayendo a los machos (OBARA y HIDAKA, 1968).

Por otra parte, el color en los machos les permite identificarse entre ellos, para evitar ser confundidos por hembras, o bien para competir por ellas (ISERBYT y VAN GOSSUM, 2011). En machos de *C. erythraea*, la maduración sexual implica un cambio en su coloración debido a reacciones rédox en sus omocromos, y el color amarillo de su cutícula se torna rojo (véase apartado 3.3.2.). De esta forma, son capaces de reconocer a

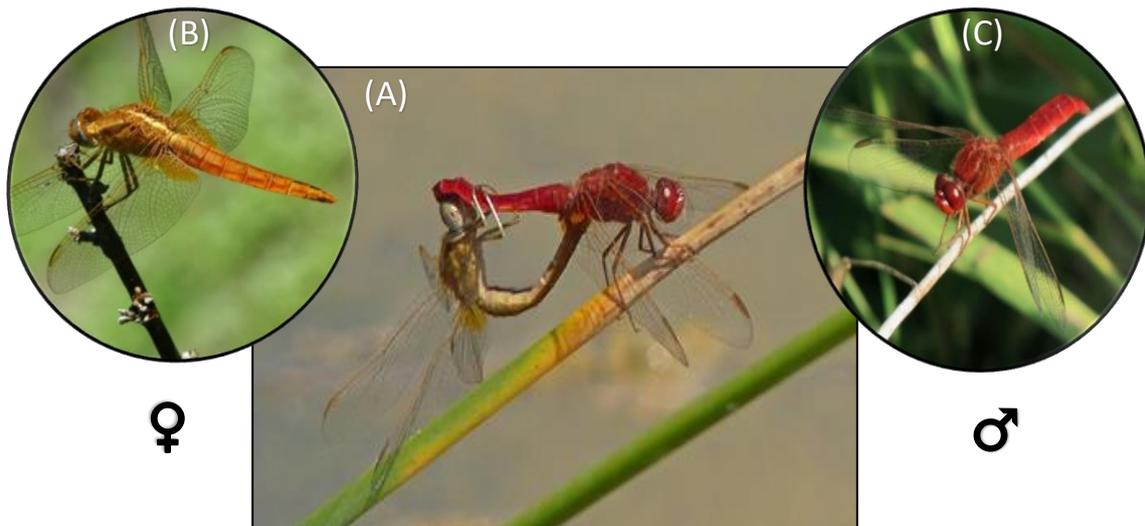


Figura 4. A) Cópula de *C. erythrae* Brullé, 1832 (Odonata: Libellulidae). Tomada de <https://www.flickr.com/photos/125782398@N03/48643851287>. En la posición inferior la hembra (B), cuyos omocromos generan una coloración amarilla (modificada de https://ukrbin.com/show_image.php?imageid=46198); en la posición superior el macho (C), con coloración rojiza por la maduración de sus omocromos (modificada de https://ukrbin.com/show_image.php?imageid=46198).

machos invasores, a los que atacarán con agresividad, y permitirán la presencia de hembras, con colores más tenues, para posibles apareamientos (Fig. 4) (FUTAHASHI *et al.*, 2012).

En el género *Pyrophorus* (Coleoptera: Elateridae), la luz emitida por órganos luminiscentes ventrales está relacionada con comportamientos sexuales (WILSON y HASTINGS, 1998). Surge como una adaptación para explotar el color en ambientes con ausencia parcial o total de luz. Se activan exclusivamente durante el vuelo. Las hembras emiten luz a través de sus órganos luminiscentes abdominales y torácicos, atrayendo a los machos, que presentan exclusivamente los órganos luminiscentes ventrales (AMARAL *et al.*, 2016). La duración de los destellos y las pausas entre ellos son caracteres específicos, así como la longitud de onda de la luz emitida (CHAPMAN, 1998).

7.2. RECONOCIMIENTO DE LA PLANTA HOSPEDADORA O NUTRICIA

Muchos insectos reconocen sus plantas alimenticias u hospedadoras mediante diversas señales, como el olor, el color o su forma. Por ejemplo, en abejas melíferas, las obreras que buscaban alimento por primera vez se guían exclusivamente por señales olfativas innatas, mientras que las más experimentadas usan una combinación de señales visuales y olfativas. La importancia de las diferentes señales varía entre especies (GIURFA *et al.*, 1995). Se ha observado este comportamiento en Hymenoptera, Diptera,

Lepidoptera y, recientemente, en Coleoptera. Las mariposas del género *Papilio* (Lepidoptera: Papilionidae), por ejemplo, tienen preferencia por un sustrato verde para depositar sus huevos, evitando sustratos de otro color (VOROBYEV y DE IBARRA, 2011).

En la comunicación planta-insecto, los himenópteros han sido los insectos más estudiados, especialmente *Apis mellifera* L., 1758 (Hymenoptera: Apidae). No obstante, en los últimos estudios llevados a cabo por VOROBYEV Y DE IBARRA (2011) se ha mostrado más interés en las abejas oligolécticas, que son aquellas que se alimentan del polen y néctar de un taxón específico. MILET-PINHEIRO *et al.* (2012) analizaron el comportamiento de *Chelostoma rapunculi* Lep., 1841 (Hymenoptera: Megachilidae), una abeja solitaria que se ha especializado en obtener alimento de flores de la familia Campanulaceae. Observaron cómo, incluso criando a las larvas con fuentes de polen alternativas, los adultos preferían la mayoría de las veces el polen de sus flores hospedadoras.

Muchas flores presentan adicionalmente ciertos patrones UV no visibles para el ojo humano para atraer la atención de insectos polinizadores. La visión cromática en insectos es anterior a la aparición de angiospermas, por lo que se cree que las flores adaptaron sus señales visuales al sistema sensorial de los polinizadores (CHITKA y RAINE, 2006). Para KOSKI *et al.* (2014) el patrón denominado “ojo de buey” es el más eficiente a la hora de atraer polinizadores en flores actinomorfas (con simetría radial). En los pétalos de las flores con este patrón, la zona basal absorbe la luz UV, mientras que la zona apical la refleja, dirigiendo a los polinizadores hacia el centro de la flor, donde se encuentra el polen y el néctar (Fig. 5). HERTZ (1931) determinó que era el patrón lo que atraía a ciertos insectos, y no la capacidad de reflejar la luz UV en sí, ya que las flores que reflejaban en toda la superficie de sus pétalos tenían un menor índice de forrajeo. La capacidad de percibir la luz UV reflejada en flores tiene mayor importancia para algunos taxones que para otros, y la respuesta diferencial a la variación en la intensidad de la luz UV reflejada podría ser un carácter específico de cada taxón.

MARTÍNEZ-HARMS *et al.* (2012) destacaron que muchos coleópteros también actúan como polinizadores en muchas angiospermas. Demostraron la existencia de fotoreceptores específicos sensibles a longitudes de onda en el espectro del rojo (628 nm) en *Pygopleurus israelitus* Mots., 1860 (Coleoptera: Glaphyridae), que presenta una preferencia innata por flores rojas y naranjas, que utiliza para alimentarse del néctar, como lugar para reproducirse y como refugio.

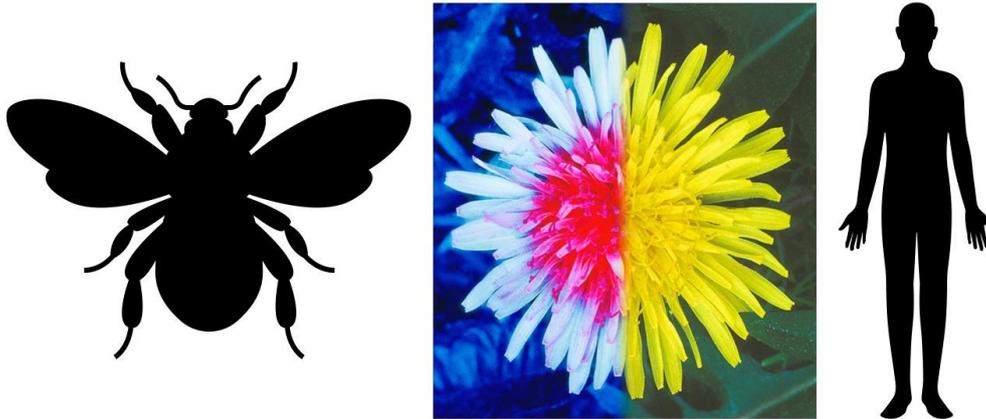


Figura 5. Visión del color de un diente de león según el espectro visible humano (derecha) y según el espectro visible en abejas, que incluye la luz UV (izquierda). Modificado de <https://es.quora.com/Por-qu%C3%A9-los-humanos-no-pueden-ver-los-rayos-ultravioleta-a-pesar-de-que-otros-mam%C3%ADferos-tienen-la-capacidad>.

Algunas especies como *Harmonia axyridis* Pal., 1773 (Coleoptera: Coccinellidae) suelen alimentarse de polen y néctar de flores con marcados patrones UV, mientras que *Coccinella septempunctata* L., 1758 (Coleoptera: Coccinellidae) visita flores que no presentan estos patrones. Como indicaron ROY *et al.* (2012), las diferencias en la sensibilidad a determinados patrones UV varía entre especies, y podría estar implicada en la segregación de sus hábitats, evitando la competencia intraespecífica y la depredación intragremial.

7.3. MIMETISMO

Una forma de reducir la mortalidad por depredación es el mimetismo (PFENNIG y MULLEN, 2010). En 1862, BATES propuso su modelo por el que una presa puede disminuir el riesgo de depredación asemejándose a otras presas poco apetecibles o tóxicas para depredadores, y el término acabó acuñándose como mimetismo batesiano. Por ejemplo, la familia de lepidópteros Sesiidae es conocida por imitar la coloración de himenópteros, como hace *Pennisetia marginatum* Harris, 1839 (Lepidoptera: Sesiidae), cuyo mimetismo abarca desde la coloración aposemática del abdomen típica de avispa, con bandas amarillas y negras, hasta la modificación de sus alas, transparentes y parcialmente melanizadas, adquiriendo la coloración parduzca típica de himenópteros (Fig. 6A) (SKOWRON VOLPONI *et al.*, 2018).

MÜLLER (1879) añadió un segundo tipo de mimetismo, en el que ambos presentaban defensas químicas o mal sabor para depredadores y una coloración de advertencia similar, lo cual beneficiaba tanto al modelo como al imitador, ya que el proceso de adaptación de los depredadores a la reducción de su ingesta era notablemente

más rápido y eficaz. Un ejemplo de esto podemos verlo en *Heliconius melpomene* L., 1758 (Lepidoptera: Nymphalydae), una mariposa cuyas alas muestran una coloración negra con patrones lineales blancos y rojos, advirtiendo de su toxicidad. Esta especie es imitada por otra del mismo género, *Heliconius erato* L., 1758 (Lepidoptera: Nymphalydae), la cual es significativamente menos tóxica. A priori, la presión selectiva debería actuar a favor de *H. melpomene*, siendo su población mayor que la de *H. erato* por tener mayores defensas químicas. Sin embargo, la tasa de supervivencia varía muy poco de una especie a otra, demostrando que hasta el imitador más débil tiene las mismas probabilidades de sobrevivir que la especie imitada (HUHEEY, 1976). Actualmente, se acepta la hipótesis de que existe un espectro más amplio que incluye ambos mimetismos, ya que se han descubierto distintos grados en ambos, en los que la selección natural actúa independientemente.

Los mecanismos evolutivos por los que se adquieren estas coloraciones todavía son desconocidos, aunque se supone que se tratan de mecanismos de coevolución de dos especies que comparten un mismo hábitat (HUHEEY, 1976). MARCHINI *et al.* (2016) observaron que muchas especies imitadoras, como la familia Syrphidae (Diptera) (Fig. 6B) podían encontrarse geográficamente separadas de las especies modelo, en este caso avispa (Hymenoptera: Vespidae), y propusieron que el mimetismo en realidad no es tal, sino que ocurre como consecuencia de la alta capacidad de un carácter para presentar variaciones adaptativas, pudiendo expresar patrones similares en distintas especies, debido a que dichos patrones son generados por un mismo locus altamente conservado. De ser así, implicaría una profunda conservación del color en insectos, que ha evolucionado adquiriendo estrategias distintas en especies diferentes. De esta forma, si una especie desarrolla un patrón como coloración de advertencia por su toxicidad, y otra especie desarrolla un patrón similar, pero careciendo de sabor desagradable, ambas se verán protegidas, ya que los depredadores se someterán a una fuerte selección que evite la ingesta de especies con ese patrón de color, favoreciendo la estabilidad de ese carácter en ambas poblaciones (DITTRICH *et al.*, 1993).

7.4. APOSEMATISMO

El aposematismo es el uso de coloraciones llamativas como señal de advertencia o falta de palatabilidad (CHAPMAN, 1998). Un ejemplo es el patrón que presenta *Vespa vulgaris* L., 1758 (Hymenoptera: Vespidae), alternando franjas amarillas y negras, avisando de su toxicidad (Fig. 6C). En las especies aposemáticas, la toxicidad es adquirida



Figura 6. A) Mimetismo batesiano en familia Sesiidae (Lepidoptera). Fotografía de Alexander Broekhuijsen. B) Mimetismo batesiano en familia Syrphidae (Diptera). Fotografía de Alexander Broekhuijsen. C) Coloración aposemática de *Vespa vulgaris* L., 1758 (Hymenoptera: Vespidae). Tomado de <https://misanimales.com/5-especies-de-avispas/>.

mediante la ingesta de su planta hospedadora, como ocurre en lepidópteros, o bien sintetizan su propio veneno, como ocurre en himenópteros (PERRARD *et al.*, 2014). Es frecuente encontrar en lepidópteros una acumulación de estas sustancias tóxicas en zonas no vitales, como las alas, de manera que, al ser depredadas por aves, liberan las toxinas produciendo un sabor amargo, y son liberadas sin llegar a dañar partes vitales de su cuerpo (WILSON, 1986). En el caso de *Pachliopta aristolochiae* F., 1775 (Lepidoptera: Papilionidae) sus alas presentan una coloración negra oscura, sobre la que resaltan patrones rojos y blancos intensos, que advierten de su toxicidad, debida al ácido aristolóquico que obtienen al alimentarse las larvas del género *Aristolochia* (SIDDIQUE *et al.*, 2017).

El origen evolutivo de esta estrategia todavía se desconoce, ya que los primeros en exponer estos colores llamarían la atención de los depredadores y la selección actuaría en contra de este carácter. No obstante, la ventaja que esto supone es muy clara, ya que diversos estudios aseguran que los depredadores son capaces de reconocer posteriormente estas coloraciones y evitarlas en su dieta (PRUDIC *et al.*, 2006). Sin embargo, para TULLBERG *et al.* (2005) el desarrollo de la coloración aposemática pudo ser gradual. Por ejemplo, las larvas de *Papilio machaon* L., 1758 (Lepidoptera: Papilionidae), parecen haber desarrollado un patrón que resulta aposemático a cortas distancias, pero críptico a distancias más lejanas. Esto reduciría el coste inicial del aposematismo y su alta detectabilidad a larga distancia.

Algunas teorías sobre su origen también incluyen fenómenos como la neofobia, un comportamiento típico en depredadores mediante el cual evitan ingerir presas con aspectos desconocidos, sobre todo si presentan coloraciones brillantes. Sin embargo,

autores como JORON (2009), opinan que este comportamiento es transitorio, y que tan pronto aumente la frecuencia de los organismos aposemáticos, la neofobia desaparecería.

7.5. CRIPSIS Y COLORACIÓN DISRUPTIVA

Una de las estrategias más usada en el reino animal para evitar la depredación es la homocromía o cripsis, que consiste en el desarrollo de coloraciones que se asemejan al fondo o al medio circundante (STEVENS y MERILAITA, 2009). Algunos autores incluyen la coloración disruptiva como mecanismo críptico (SCHAEFER y STOBBE, 2006). Se tratan de estrategias basadas en defensas pasivas, como se ha mencionado en el apartado 5.3. Según CHAPMAN (1998), la evolución tiende más a desarrollar mecanismos de defensa pasivos, que supongan un ahorro del gasto energético respecto a la lucha activa con el depredador, que en la mayoría de los casos supone la muerte de la presa.

Los animales con este tipo de coloración se caracterizan por presentar patrones de alto contraste en los contornos de sus cuerpos, que impiden a los depredadores determinar los límites de su cuerpo, como ocurre en *Biston betularia* L., 1758 (Lepidoptera: Geometridae), cuyas alas presentan patrones específicos grises y negros, producidos por melaninas, para camuflarse sobre los troncos de los abedules (Fig. 7A). Los mecanismos de cripsis y disruptión dependen en gran medida de la heterogeneidad del medio para desarrollarse, por eso es probable que, para mejorar la eficacia de estas técnicas, los insectos tienden a renunciar a hábitats en los que su camuflaje con el medio sea pobre (SCHAEFER y STOBBE, 2006).

En la tabla 1 ya se han mencionado algunos casos de cripsis, como en *Chrysoperla carnea* Stephens, 1836 (Neuroptera: Chrysopidae), una crisopa cuya coloración verde se debe a la presencia de tetrapirroles en su cutícula, para camuflarse con el follaje. En *D. hercules* (ver apartado 3.3.2), la epicutícula de los élitros es transparente y cubre una capa trabecular de quitina esponjosa, que resulta en una coloración amarilla al incidir la luz. Bajo esta capa amarilla, la cutícula es negra por la presencia de melanina. Si la humedad atmosférica es baja, como suele ocurrir durante el día, la capa esponjosa contiene aire y se refleja la luz amarilla a través de la epicutícula. Esto suele coincidir con las horas activas de este coleóptero, en las que se alimenta de hojas, pasando desapercibido para los depredadores. Sin embargo, durante la noche, cuando aumenta la humedad atmosférica, la capa esponjosa se llena de líquido y deja pasar la luz, que es absorbida en su mayoría por la melanina cuticular, resultando en una coloración oscura críptica.

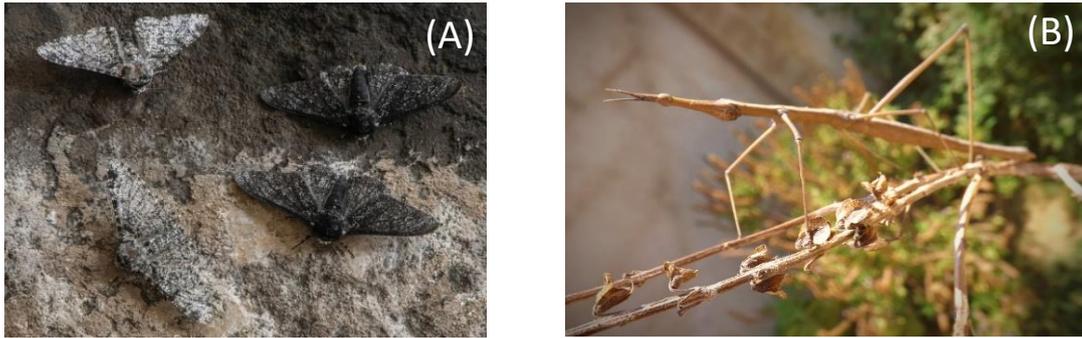


Figura 7.A) Coloración críptica en *Biston betularia* L., 1758 (Lepidoptera: Geometridae). Tomada de <https://www.muyinteresante.es/naturaleza/articulo/como-sabemos-que-evolucionaron-las-polillas-del-abelul-muy-animal-211655963608>. B) Coloración y morfología críptica en Phasmida. Tomada de <https://hive.blog/hive-148441/@emiliomoron/el-insecto-que-quiere-parecer-una-rama>.

Esta estrategia, denominada efecto higrocromático difractivo, y permite a estos coleópteros protegerse de depredadores (NOH *et al.*, 2016).

En muchas ocasiones, además de imitar la coloración del medio o del follaje, muchos insectos modifican su morfología corporal y comportamiento para asemejarse a sus plantas hospedadoras. Los fásmidos, comúnmente conocidos como insectos palo, son un ejemplo conocido de cripsis (Fig. 7B). Este orden ha evolucionado desarrollando elaboradas estrategias miméticas que abarcan todas las fases de su ciclo de vida: sus huevos han desarrollado una forma que los asemejan a semillas, que son recolectadas por hormigas; sus ninfas han adquirido el aspecto de hormigas para pasar desapercibidas entre éstas; y por último, los adultos, cuando emergen, adquieren la conformación de pequeñas ramas, presentando incluso comportamientos que imitan su balanceo con el viento. Aunque todavía se desconoce cómo fueron los procesos de evolución temprana en los que adquirieron estas estrategias, se han encontrado fósiles del Jurásico Medio de fásmidos en China, lo que indica que estos comportamientos están muy conservados en la evolución (YANG *et al.*, 2021).

7.6. OTRAS FUNCIONES

En ocasiones, el color no está implicado en la señalización de cierta información, sino que tiene un papel fisiológico en el organismo. Es el caso de la coloración marrón en *Vespa orientalis* L., 1771 (Hymenoptera: Vespidae), causada por la presencia de gránulos de melanina en su cutícula (PLOTKIN *et al.*, 2009). Esta coloración no se adquiere completamente hasta tres días después de su eclosión, tiempo en el que no salen del nido. La coloración con melanina le protege contra la insolación, permitiendo que desarrollen

sus actividades fuera del nido incluso en horas de alta insolación (BYBEE *et al.*, 2012). También se ha demostrado la implicación de este pigmento (melanina) en la protección contra radiación ultravioleta en mutantes de *Bombyx mori* L., 1758 (Lepidoptera: Bombycidae), cuyas larvas presentan el cuerpo negro en lugar de blanco (Tabla 1) (HU *et al.*, 2013).

Otra de las estrategias en las que está implicada la coloración en insectos es la reacción o comportamiento deimático, un método de defensa activa en el que la presa se enfrenta al depredador exponiendo patrones de color y comportamientos agresivos con el fin de confundirlo o ahuyentarlo (SKELHORN *et al.*, 2016). En *Aglais io* L., 1758 (Lepidoptera: Nymphalidae), los adultos presentan una coloración negra mate en la cara ventral de las alas, que las ayuda a camuflarse sobre el sustrato en reposo. Cuando son sorprendidas por un potencial depredador, abren súbitamente las alas mostrando cuatro ocelos sobre un fondo rojo, provocando en la mayoría de los casos la huida de éste. Según BAKER (1972), esta estrategia es altamente eficaz a la hora de reducir su mortalidad a causa de aves insectívoras. En mántidos, suelen acompañar la apertura de alas con la extensión de sus patas delanteras, para aparentar mayor tamaño corporal. En el género *Galepsus* (Tarachodidae), cuando son sorprendidos por un potencial depredador, levantan el protórax extendiendo las patas delanteras, que muestran una mancha negra en cada fémur, y las alas se abren exponiendo dos estigmas en forma de ojo, a la vez que balancean el cuerpo de un lado a otro (BALDERRAMA y MALDONADO, 1971).

8. PERSPECTIVAS DE FUTURO

En los últimos años, y gracias a los últimos avances en tecnología, se han incrementado las investigaciones a nivel molecular de todo tipo de estructuras biológicas, entre las que se incluye la cutícula de los insectos, lo cual, ha aumentado nuestra comprensión acerca del comportamiento de la luz al incidir en los diversos diseños cuticulares, y su implicación en la generación de coloraciones brillantes, tanto a nivel óptico como ecológico. Esto ha dado lugar a una nueva vertiente científica denominada biomimesis, cuyo fin es el de crear nuevos diseños inspirados en estructuras biológicas, basándose tanto en aspectos morfológicos como funcionales (JAMEI y VRCELJ, 2021; GARG *et al.*, 2017).

Una de las últimas aplicaciones tiene que ver con cristales fotónicos, una de las estructuras biológicas implicadas en la coloración estructural, mencionada en el apartado 3.1. SIDDIQUE *et al.* (2017) estudiaron las alas de *P. aristolochiae*, cuyas escamas

presentan estas estructuras dispuestas periódicamente, capaces de absorber toda la luz blanca, y que, junto a la presencia de papiliocromos en su cutícula, exponen de forma aditiva una coloración negra intensa. Esta estrategia termorreguladora ha servido de inspiración para el diseño y fabricación de placas solares fotovoltaicas más efectivas, capaces de absorber incluso la luz difusa imitando estas estructuras.

Otra aplicación reciente tiene como modelo a *C. peninsularis* (Scarabaeidae), cuyo color blanco intenso, como se explica en el apartado 3.1, procede de la dispersión total de la luz blanca sobre su cutícula, formada por una densa red de quitina (BURRESI *et al.*, 2014). Muchos productos de origen industrial, como pinturas o cremas, que presentan un color blanco brillante, se consiguen gracias a la presencia de nanopartículas con alto índice de refracción, como el óxido de titanio (TiO₂) para conseguir reflejar la máxima luz posible. Sin embargo, estas partículas generan muchos residuos en su elaboración, y no se tiene muy claro sus efectos en la salud. TOIVONEN *et al.* (2018) han desarrollado un biofilm de pocos micrómetros de espesor basado en nanofibrillas de celulosa que imita la disposición y coloración de *C. peninsularis*, capaz de dispersar la luz hasta treinta veces más eficientemente que el papel, incluso al ser triturado. Esto permitirá fabricar materiales blancos brillantes y extremadamente finos como recubrimientos funcionales o potenciadores de pinturas sostenibles y biocompatibles.

HATT *et al.* (2019) observaron en un grupo multiespecífico de flores silvestres cómo determinados patrones de luz UV reflejados en sus pétalos determinaban la presencia de ciertas especies de escarabajos o de crisopas. Esto puede servir como referencia a la hora de construir agroecosistemas ecológicos, potenciando los efectos de la biodiversidad de enemigos naturales, según el color que reflejen las flores a las que se sienten atraídos. De esta forma, puede utilizarse un tipo específico de flores para atraer a enemigos naturales de una plaga específica, o combinar varios tipos de flores para atraer selectivamente a varios tipos de enemigos naturales, que actúen de forma conjunta atacando a diferentes especies de plaga. Sin embargo, aunque esto sería un primer paso hacia una nueva técnica para el control biológico, es necesario analizar la eficacia de tales combinaciones florales adaptadas a la eliminación de plagas en los cultivos adyacentes, así como profundizar en los mecanismos de percepción del color en las distintas especies utilizadas para este fin.

9. CONCLUSIONES

A continuación se exponen las conclusiones más relevantes de la presente revisión:

1. El color juega un papel fundamental en la vida de los insectos, estando implicado en diversos mecanismos, principalmente protección, defensa y reconocimiento.
2. Se ha constatado que el color de los insectos tiene origen en diversos mecanismos, tanto físicos como químicos.
3. Los insectos son capaces de explotar un espectro de visión más amplio que el ser humano.
4. Dado el diferente espectro de visión de los insectos respecto a nosotros, hay mecanismos y funciones que probablemente desconocemos todavía. Esto supone un impedimento a la hora de estudiar las posibles funciones del color en estos animales, por lo que serían necesarias investigaciones más exhaustivas para esclarecer con mayor detalle el uso del color en insectos.
5. Se ha podido comprobar la diversidad de patrones de coloración, que están asociados a comportamientos específicos, aunque no se conocen todavía los procesos neurológicos de asociación de estos comportamientos a los colores utilizados, lo que abre futuras líneas de investigación.
6. No se conoce bien el origen y desarrollo evolutivo del color en insectos.
7. Gracias al conocimiento de los distintos mecanismos implicados en la generación de color en insectos se están desarrollando nuevas estructuras y polímeros para aplicaciones comerciales.

10. BIBLIOGRAFÍA

- AMARAL, D. T., OLIVEIRA, G., SILVA, J. R. y VIVIANI, V. R. (2016). A new orange emitting luciferase from the Southern-Amazon *Pyrophorus angustus* (Coleoptera: Elateridae) click-beetle: structure and bioluminescence color relationship, evolutionary and ecological considerations. *Photochem. Photobiol. Sci.*, 15(9): 1148–1154.
- AMARASEKARE, K.G. y SHEARER, P.W. (2013). Life history comparison of two green lacewing species *Chrysoperla johnsoni* and *Chrysoperla carnea* (Neuroptera: Chrysopidae). *Environ. Entomol.*, 42: 1079–1084.
- ARIKAWA, K. y STAVENGA, D. (1997). Random array of colour filters in the eyes of butterflies. *J. Exp. Biol.* 200: 2501–6.
- ARNOLDI, F. G. C., DA SILVA NETO, A. J. y VIVIANI, V. R. (2010). Molecular insights on the evolution of the lateral and head lantern luciferases and bioluminescence colors in Mastinocerini railroad-worms (Coleoptera: Phengodidae). *Photochem. Photobiol. Sci.*, 9(1): 87–92.
- BAKER, R. R. (1972). Territorial Behaviour of the Nymphalid Butterflies, *Aglais urticae* (L.) and *Inachis io* (L.). *J. Anim. Ecol.*, 41(2): 453–469.
- BALDERRAMA, N. y MALDONADO, H. (1971). Habituation of the deimatic response in the mantid (*Stagmatoptera biocellata*). *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 75(1): 98–106.
- BATES, H.W. (1862). Contributions to the insect fauna of the Amazon Valley, Lepidoptera: Heliconidae. *Trans. Linn. Soc. Lond.* 23:495- 566.
- BRADLEY, T.J., BRISCOE, A.D., BRADY, S.G., CONTRERAS, H.L., DANFORTH, B.N., DUDLEY, R., GRIMALDI, D., HARRISON, J.F., KAISER, J.A., MERLIN, C., REPERT, S.M., VANDENBROOKS, J.M. y YANOVIK, S.P. (2009). Episodes in insect evolution. *I. C. B.*, 49(5): 590–606.
- BURRESI, M., CORTESE, L., PATTELLI, L., KOLLE, M., VUKUSIC, P., WIERSMA, D.S., STEINER, U. y VIGNOLINI, S. (2014). Bright-White Beetle Scales Optimise Multiple Scattering of Light. *Sci.Rep.*, 4.
- BUTT, H., YETISEN, A.K., MISTRY, D., KHAN, S.A., HASSAN, M.U. y YUN, S.H. (2016). Morpho butterflies: Morpho butterfly-inspired nanostructures. *Adv. Opt. Mater.*, 4: 489–489.
- BYBEE, S.M., YUAN, F., RAMSTETTER, M.D., LLORENTE-BOUSQUETS, J., REED, R.D., OSORIO, D. y BRISCOE, A.D. (2012). UV Photoreceptors and UV-Yellow Wing Pigments in Heliconius Butterflies Allow a Color Signal to Serve both Mimicry and Intraspecific Communication. *Am. Nat.*, 179(1): 38–51.
- CHAPMAN, R. (1998). *The Insects: Structure and Function* (4th ed.). Cambridge.
- CHITTKA, L. y RAINE, N.E. (2006). Recognition of flowers by pollinators. *Curr. Opin. Plant Biol.*, 9(4): 428–435.
- DE LOOF, A., HUYBRECHTS, J., GEENS, M., VANDERSMISSEN, T., BOERJAN, B. y SCHOOF, L. (2010). Sexual differentiation in adult insects: Male-specific cuticular yellowing in *Schistocerca gregaria* as a model for reevaluating some current (neuro)endocrine concepts. *J. Insect Physiol.*, 56(8): 919–925.
- DITTRICH, W., GILBERT, F., GREEN, P., MCGREGOR, P. y GREWCOCK, D. (1993). Imperfect mimicry: A pigeon's perspective. *Proc. R. Soc. Lond.*, B, 251, 195–200.

- EISNER, T., NOWICKI, S., GOETZ, M. y MEINWALD, J. (1980). Red cochineal dye (carminic acid): Its role in nature. *Science*, 208: 1039–1042.
- FUNG, K.K. (2005). Photonic Iridescence of a Blue-Banded Bee. *Microsc. Microanal.*, 11(S02): 1202–1203.
- FUTAHASHI, R., KURITA, R., MANO, H. y FUKATSU, T. (2012). Redox alters yellow dragonflies into red. *PNAS*, 109(31): 12626–12631.
- GARG, P., GHATMALE, P., TARWADI, K. y CHAVAN, S. (2017). Influence of Nanotechnology and the Role of Nanostructures in Biomimetic Studies and Their Potential Applications. *Biomimetics* 2, 7.
- GHIRADELLA, H., ANESHANSLEY, D., EISNER, T., SILBERGLIED, R.E. y HINTON, H.E. (1972). Ultraviolet reflection of a male butterfly: interference color caused by thin-layer elaboration of wing scales. *Science*, 178(4066): 1214-1217.
- GIURFA, M., NUNEZ, J., CHITTKA, L. y MENZEL, R. (1995). Color preferences of flower-naive honeybees. *J. Comp. Physiol. A. Sens. Neural Behav. Physiol.*, 177: 247–259.
- HAWKES, M.F., DUFFY, E., JOAG, R., SKEATS, A., RADWAN, J., WEDELL, N., SHARMA, M.D., HOSKEN, D.J. y TROSCIANKO, J. (2019). Sexual selection drives the evolution of male wing interference patterns. *Proc. Royal Soc. B: Biol. Sci.*, 286 (1903), 20182850.
- HATT, S., UYTENBROECK, R., LOPES, T., MOUCHON, P., OSAWA, N., PIQUERAY, J., MONTY, A. y FRANCIS, F. (2019). Identification of flower functional traits affecting abundance of generalist predators in perennial multiple species wildflower strips. *Arthropod-Plant Interactions*, 13: 127–137.
- HERTZ, H. (1931) Die organisation des optischen felde bei der biene III. *Z. Vgl. Physiol.*, 14: 629–674.
- HINTON, H.E. y GIBBS, D.F. (1969). Diffraction Gratings in Phalacrid Beetles. *Nature* 221: 953–954.
- HINTZE, C. (1970). The effect of temperature on the larval development of *Cerura vinula* L. (Lepidoptera). *Oecologia*, 4(4): 374-380.
- HONKANEN, A., SAARI, P., TAKALO, J., HEIMONEN, K. y WECKSTRÖM, M. (2018). The role of ocelli in cockroach optomotor performance. *J. Comp. Physiol.*, A 204: 231–243.
- HUANG, S.C., CHIOU, T.H., MARSHALL, J. y REINHARD, J. (2014). Spectral sensitivities and color signals in a polymorphic damselfly. *PLoS One* 9: e87972.
- HUHEEY, J. E. (1976). Studies in Warning Coloration and Mimicry. VII. Evolutionary Consequences of a Batesian-Mullerian Spectrum: A Model for Mullerian Mimicry. *Evolution*, 30(1): 86.
- HU, Y.G., SHEN, Y H., ZHANG, Z. y SHI, G.Q. (2013). Melanin and urate act to prevent ultraviolet damage in the integument of the silkworm, *Bombyx mori*. *Arch. Insect Biochem. Physiol.*, 83(1): 41–55.
- ISERBYT, A. y VAN GOSSUM, H. (2011). Show your true colour: cues for male mate preference in an intra-specific mimicry system. *Ecol. Entomol.*, 36(5): 544–548.
- JAMEI, E. y VRCELJ, Z. (2021). Biomimicry and the Built Environment, Learning from Nature’s Solutions. *Appl. Sci.*, 11: 7514.
- JORON, M. (2009). Aposematic Coloration. En *Encyclopedia of Insects*. Elsevier Science & Technology, (pp. 33–38).
- KINOSHITA, S. y YOSHIOKA, S. (2005). Structural Colors in Nature: The Role of Regularity and Irregularity in the Structure. *Chemphyschem*, 6(8): 1442–1459.

- KOCH, P.B., BEHNECKE, B., WEIGMANN-LENZ, M. y FRENCH-CONSTANT, R.H. (2000). Insect Pigmentation: Activities of β -Alanyl-dopamine Synthase in Wing Color Patterns of Wild-Type and Melanic Mutant Swallowtail Butterfly *Papilio glaucus*. *Pigment Cell Research*, 13(8): 54–58.
- KOSKI, M.H., ASHMAN, T. y CAMPBELL, D. (2014). Dissecting pollinator responses to a ubiquitous ultraviolet floral pattern in the wild. *Funct. Ecol.*, 28(4): 868–877.
- KUTSUNA, H., KUTSUNA, T., SASAKI, Y. y SASAKI, K. (2012). *A Basic Study for the Reproduction of Wata-Enji: The Historic Changes of Wata-Enji*. Proceedings of the 34th Annual Meeting of the Japan Society for the Conservation of Cultural Property, Tokyo, 30 pp.
- LI, Y. y AKIMOTO, S. (2022). Yellow–green color polymorphism in males of a pea aphid clone and its genetic pattern. *Entomol. Sci.*, 25.
- LLOYD, V.J. y NADEAU, N.J. (2021). The evolution of structural colour in butterflies. *Curr. Opin. Genet. Dev.*, 69: 28–34.
- MARCHINI, M., SOMMAGGIO, D. y MINELLI, A. (2016). Playing with Black and Yellow: The Evolvability of a Batesian Mimicry. *Evol. Biol.*, 44(1): 100–112.
- MARTÍNEZ-HARMS, J., VOROBYEV, M., SCHORN, J., SHMIDA, A., KEASAR, T., HOMBERG, U., SCHMELING, F. y MENZEL, R. (2012). Evidence of red sensitive photoreceptors in *Pygopleurus israelitus* (Glaphyridae: Coleoptera) and its implications for beetle pollination in the southeast Mediterranean. *J. Comp. Physiol. A.*, 198(6): 451–463.
- MILET-PINHEIRO, P., AYASSE, M., SCHLINDWEIN, C., DOBSON, H.E.M. y DÖTTERL, S. (2012). Host location by visual and olfactory floral cues in an oligolectic bee: innate and learned behavior. *Behav. Ecol.*, 23: 531–538.
- MILINSKI, M. y BAKKER, T.C.M. (1990). Female sticklebacks use male coloration in mate choice and hence avoid parasitized males. *Nature* 344: 330–333.
- MISHRA, M. y KNUST, E. (2019). Analysis of the *Drosophila* Compound Eye with Light and Electron Microscopy. *Retinal Degeneration*, 345–364.
- MORGAN, E.D. (2004). *Biosynthesis in Insects*. The Royal Society of Chemistry, Cambridge.
- MÜLLER, F. (1879). Ituna and Thyridia: A remarkable case of mimicry in butterflies. *Proc. Entomol. Soc. Lond.*, 20–29.
- NGUYEN, K., AL-RASHID, S., MILLER, M.C., DIGGS, J.T. y LAMPERT, E.C. (2019). *Trichoplusia ni* (Lepidoptera: Noctuidae) Qualitative and Quantitative Sequestration of Host Plant Carotenoids. *Environ. Entomol.*, 48(3): 540–545.
- NIJHOUT, H.F. y KOCH, P.B. (1991). The distribution of radiolabeled pigment precursors in the wing patterns of nymphalid butterflies. *J. Res. Lepid.*, v. 30(1/2): 1-13.
- NOH, M., MUTHUKRISHNAN, S., KRAMER, K.J. y ARAKANE, Y. (2016). Cuticle formation and pigmentation in beetles. *Curr. Opin. Insect Sci.*, 17: 1-9.
- OBARA, Y. (1970). Studies on the mating behavior of the white cabbage butterfly, *Pieris rapae crucivora* Boisduval. *Z. Vgl. Physiol.*, 69(1): 99-116.
- OBARA, Y. y HIDAKA, T. (1968). Recognition of the Female by the Male, on the Basis of Ultra-Violet Reflection, in the White Cabbage Butterfly, *Pieris rapae crucivora* Boisduval. *Proc. Jpn. Acad.*, 44: 829–832.

- OKUDE, G. y FUTAHASHI, R. (2021). Pigmentation and color pattern diversity in Odonata. *Curr. Opin. Genet. Dev.*, 69: 14–20.
- OTAKI, J. M. (2008). Physiologically induced color-pattern changes in butterfly wings: Mechanistic and evolutionary implications. *J. Insect Physiol.*, 54(7): 1099–1112.
- PERRARD, A., ARCA, M., ROME, Q., MULLER, F., TAN, J., BISTA, S., NUGROHO, H., BAUDOIN, R., BAYLAC, M., SILVAIN, J.F., CARPENTER, J.M. y VILLEMANT, C. (2014). Geographic Variation of Melanisation Patterns in a Hornet Species: Genetic Differences, Climatic Pressures or Aposematic Constraints? *PLOS ONE* 9 (4), e94162.
- PFENNIG, D.W. y MULLEN, S.P. (2010). Mimics without models: causes and consequences of allopatry in Batesian mimicry complexes. *Proc. Royal Soc. B: Biol. Sci.*, 277(1694): 2577–2585.
- PLANELLÓ, M.R.; RUEDA, M.J.; ESCASO, F.; HERRERO, O. y NARVÁEZ, I. (2015). Manual de Entomología Aplicada. Sanz y Torres. Cap. 1.2.2: 12 y 13.
- PLOTKIN, M., VOLYNCHIK, S., ERMAKOV, N.Y., BENYAMINI, A., BOIKO, Y., BERGMAN, D.J. y ISHAY, J.S. (2009). Xanthopterin in the Oriental Hornet (*Vespa orientalis*): Light Absorbance Is Increased with Maturation of Yellow Pigment Granules. *Photochem. Photobiol.*, 85(4): 955–961.
- POPADIĆ, A. y TSITLAKIDOU, D. (2021). Regional patterning and regulation of melanin pigmentation in insects. *Curr. Opin. Genet. Dev.*, 69: 163–170.
- PRUDIC, K.L., SKEMP, A.K. y PAPA, D.R. (2006). Aposematic coloration, luminance contrast, and the benefits of conspicuousness. *Behav. Ecol.*, 18(1), 41–46.
- QIN, H., HE, Q., XING, Z., GUO, X., YAN, Z., SUN, Q., WANG, C., ZHOU, K., LIU, D. y ZHANG, L. (2019). In-fiber single-polarization diffraction grating based on radiant tilted fiber grating. *Opt. Lett.*, 44: 4407.
- RAGAEI, M. y SABRY, K. H. (2015). Role of Color Interference on the Insect's Cuticle Coloration. *IJ Sci. Res.*, 4(6): 2306-2314.
- ROSA, S.P., MARIANO, R.D.R., VIVIANI, V R. y COSTA, C. (2020). Morphology of immature stages of *Pyrearinus pumilus* (Candèze, 1863) (Coleoptera: Elateridae: Pyrophorini): The click beetle responsible for the luminous canga caves in the state of Pará, Brazil. *Zootaxa*, 4778(3): 561–570.
- ROTHSCHILD, M., GARDINER, B., VALADON, G. y MUMMERY, R. (1975). Lack of response to background colour in *Pieris brassicae* pupae reared on carotenoid-free diet. *Nature* 254: 592–594.
- ROUX-PERTUS, C., OLIVIERO, E., VIGUIER, V., FERNANDEZ, F., MAILLOT, F., FERRY, O., FLEUTOT, S., MANO, J.F. y CLEYMAND, F. (2017). Multiscale characterization of the hierarchical structure of *Dynastes hercules* elytra. *Micron (Oxford, England: 1993)*, 101: 16–24.
- ROY, H.E., ADRIAENS, T., ISAAC, N.J.B., KENIS, M., ONKELINX, T., MARTIN, G.S., BROWN, P.M.J., HAUTIER, L., POLAND, R., ROY, D.B., COMONT, R., ESCHEN, R., FROST, R., ZINDEL, R., VAN VLAENDEREN, J., NEDVĚD, O., RAVN, H.P., GRÉGOIRE, J.-C., DE BISEAU, J.-C. y MAES, D. (2012). Invasive alien predator causes rapid declines of native European ladybirds. *Divers. Distrib.*, 18: 717–725.
- SATO, Y., TSURUI-SATO, K., KATO, M., KIMURA, R., TATSUTA, H. y TSUJI, K. (2021). Population genetic structure and evolution of Batesian mimicry in *Papilio polytes* from the Ryukyu Islands, Japan, analyzed by genotyping-by-sequencing. *Ecol. Evol.*, 11: 872–886.

- SCHAEFER, H.M. y STOBBE, N. (2006). Disruptive coloration provides camouflage independent of background matching. *Proc. Royal Soc. B: Biolo. Sci.*, 273(1600): 2427–2432.
- SCHULTZ, T.D. y RANKIN, M.A. (1985). The ultrastructure of the epicuticular interference reflectors of Tiger Beetles (*Cicindela*). *J. Exp. Biol.*, 117: 87–110.
- SCRIBER, J.M. (2007). Segregation of F-2 interspecific hybrid growth performance and wing color patterns relative to parental species in the *Papilio machaon* species group (Lepidoptera: Papilionidae). *Insect Sci.*, 14(5): 389–400.
- SHAMIM, G.; RANJAN, S.K.; PANDEY, D.M. y RAMANI, R. (2014). Biochemistry and biosynthesis of insect pigments. *Eur. J. Entomol.*, 111: 149–164.
- SIDDIQUE, R.H., DONIE, Y.J., GOMARD, G., YALAMANCHILI, S., MERDZHANOVA, T., LEMMER, U. y HÖLSCHER, H. (2017). Bioinspired phase-separated disordered nanostructures for thin photovoltaic absorbers. *Sci. Adv.*, 3: e1700232.
- SIMPSON, S.J., SWORD, G.A. y LO, N. (2011). Polyphenism in Insects. *Curr. Biol.*, 21(18): 1507–1592.
- SIMPSON, S.J. (2007). *Advances in insect physiology*. 33. Elsevier Academic Press.
- SKELHORN, J., HOLMES, G.G. y ROWE, C. (2016). Deimatic or aposematic? *Anim. Behav.*, 113: e1–e3.
- SKOWRON VOLPONI, M.A., MCLEAN, D.J., VOLPONI, P. y DUDLEY, R. (2018). Moving like a model: mimicry of hymenopteran flight trajectories by clearwing moths of Southeast Asian rainforests. *Biol. Lett.*, 14.
- STAVENGA, D.G. (2002). Colour in the eyes of insects. *J. Comp. Physiol. A* 188: 337–348.
- STEVENS, M. y MERILAITA, S. (2009). Animal camouflage: current issues and new perspectives. *Philos. Trans. R. Soc. B: Biolo. Sci.*, 364(1516): 423–427.
- SUN, J., BHUSHAN, B. y TONG, J. (2013). Structural coloration in nature. *RSC Adv.*, 3, 14862.
- TOIVONEN, M.S., ONELLI, O.D., JACUCCI, G., LOVIKKA, V., ROJAS, O.J., IKKALA, O. y VIGNOLINI, S. (2018). Anomalous-Diffusion-Assisted Brightness in White Cellulose Nanofibril Membranes. *Adv. Mater.*, 30 (16): 1704050.
- TULLBERG, B.S., MERILAITA, S. y WIKLUND, C. (2005). Aposematism and crypsis combined as a result of distance dependence: functional versatility of the colour pattern in the swallowtail butterfly larva. *Proc. Royal Soc. B: Biolo. Sci.*, 272(1570): 1315–1321.
- UMEBACHI, Y. (1975). Further studies on the dopamine derivative, SN-1 derived from the yellow pigments of *Papilio xuthus*. *Insect Biochem.*, 5(1): 73-92.
- VALMALETTE, J.C., DOMBROVSKY, A., BRAT, P., MERTZ, C., CAPOVILLA, M. y ROBICHON, A. (2012). Light-induced electron transfer and ATP synthesis in a carotene synthesizing insect. *Sci. Rep.*, 2(1): 579–579.
- VAN DER KOOI, C.J., STAVENGA, D.G., ARIKAWA, K., BELUŠIČ, G. y KELBER, A. (2021). Evolution of Insect Color Vision: From Spectral Sensitivity to Visual Ecology. *Annu. Rev. Entomol.*, 66: 435–461.
- VAN'T HOF, A.E., NGUYEN, P., DALÍKOVÁ, M., EDMONDS, N., MAREC, F. y SACCHERI, I.J. (2013). Linkage map of the peppered moth, *Biston betularia* (Lepidoptera, Geometridae): A model of industrial melanism. *Heredity*, 110(3), 283–295.
- VESS, T.J. (2002). *The development and evolution of coccinellid spotting patterns*. ProQuest Dissertations Publishing.

- VIGNERON, J.P., PASTEELS, J.M., WINDSOR, D.M., VÉRTESY, Z., RASSART, M., SELDRUM, T., DUMONT, J., DEPARIS, O., LOUSSE, V., BIRÓ, L.P., ERTZ, D. y WELCH, V. (2007). Switchable reflector in the Panamanian tortoise beetle *Charidotella egregia* (Chrysomelidae: Cassidinae). *Phys. Rev. E. Stat. Nonlin Soft Matter Phys.*, 76(3 Pt 1): 031907.
- VIVIANI, V.R. y BECHARA, E.J.H. (1997). Bioluminescence and biological aspects of Brazilian railroad worms (Coleoptera: Phengodidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 90: 389–98.
- VON BYERN, J., CHANDLER, P., MERRITT, D., ADLASSNIG, W., STRINGER, I., MEYER-ROCHOW, V.B., KOVALEV, A., DORRER, V., DIMARTINO, S., MARCHETTI-DESCHMANN, M. y GORB, S. (2019). Biomechanical properties of fishing lines of the glowworm *Arachnocampa luminosa* (Diptera; Keroplatidae). *Sci. Rep.*, 9(1): 3082–3082.
- VOROBYEV, M. y DE IBARRA, N.H. (2011). Honey Bee Vision in Relation to Flower Patterns en *Honeybee Neurobiology and Behavior* (editado por Galizia, C.G., Eisenhardt, D. y Giurfa, M.) pp. 285–301. Springer (2012).
- VUKUSIC, P., SAMBLES, R., LAWRENCE, C. y WAKELY, G. (2001). Sculpted-multilayer optical effects in two species of *Papilio* butterfly. *Appl. Opt.*, 40 (7): 1116-1125.
- WALLACE, A.R. (1889). *Darwinism. An Exposition of the Theory of Natural Selection With Some of its Applications*. Macmillan & Co, London.
- WATT, W.B. (1972). Xanthine Dehydrogenase and Pteridine Metabolism in *Colias* Butterflies. *Int. J. Biol. Chem.*, 247: 1445–1451.
- WIJNEN, B., LEERTOUWER, H.L. y STAVENGA, D.G. (2007). Colors and pterin pigmentation of pierid butterfly wings. *J. Insect Physiol.*, 53: 1206–1217.
- WILSON, A. (1986). Flavonoid pigments and wing color in *Melanargia galathea*. *J. Chem. Ecol.*, 12(1): 49–68.
- WILSON, T. y HASTINGS, J. W. (1998). Bioluminescence. *Annu. Rev. Cell Dev. Biol.*, 14: 197–230.
- YANG, H., SHI, C., ENGEL, M.S., ZHAO, Z., REN, D. y GAO, T. (2021). Early specializations for mimicry and defense in a Jurassic stick insect. *Natl. Sci. Rev.*, 8.