

La visión de los insectos desde un punto de vista óptico.

Antonio TORRALBA BURRIAL¹ & Sergio PEREZ ORTEGA.

¹ c/.Menéndez Pidal, 9 2º F; 22003 HUESCA.

1. Introducción.

Los insectos tienen ojos y ven. Esta afirmación puede parecer una perogrullada, y posiblemente lo sea, sin embargo ¿te has preguntado alguna vez si los insectos ven igual que lo haces tú? ¿si lo que para ti no es más que una pequeña flor blanca puede resultar un tapiz de colores y tonos para un insecto? ¿si te vieron igual aquel escarabajo tan raro que cogiste el otro día (y que acabó mirando hacia ti con ojos suplicantes desde el interior del frasco de acetato donde le condenaste a muerte) y esa mariposa que revolotea asustada entre el tul de tu malla entomológica? ¿o si ve igual la vida la hacendosa hormiga y la despreocupada cigarra?

Probablemente te hayas hecho estas preguntas más de una vez, y alguna ya la has contestado y otras no. O tal vez ya sepas las respuestas de todas ellas. En este último caso, lo mejor que puedes hacer para no perder el tiempo es pasar a otro artículo que tal vez te reporte algo nuevo o interesante.

Pero si no es así, y si te atreves a continuar con este artículo, puede que resuelvas tus dudas. También tienes otras dos alternativas, seguir en la ignorancia o enfrentarte a libros bastante más largos y tediosos (confiamos en que nos perdonen sus autores) que el presente artículo, y que suelen tener el común denominador de estar escritos en inglés. De las cuatro opciones (pasar a otro artículo, leer éste, quedarte con tus dudas o ir a la biblioteca a por los libros en inglés) esperamos que, como dice cierto anuncio de televisión, escojas La 2, porque tú puedes elegir.

Dejando claro que este minitratado sólo se refiere (como bien dice el título) a la parte óptica de la cuestión (de forma algo superficial aunque, nos atreveríamos a afirmar, comprensible) y que no toca otros aspectos interesantes como pudieran ser los neurológicos o los fisiológicos, nos adentraremos en la visión de los insectos.

2. Tipos de ojos en los insectos.

La visión, fenómeno casi omnipresente en los animales, muestra las interacciones en las que puede entrar un sistema vivo con esa manifestación de su medio ambiente que llamamos luz.

La gran mayoría de los insectos han seguido la norma y han desarrollado órganos fotorreceptores, tan sólo se mantienen 'ciegos' insectos que pueblan hábitats cavernícolas y subterráneos, y en la mayor parte de los casos se trata de una adaptación

secundaria, esto es, los perdieron tras ocupar sus hábitats en algún momento de la evolución.

En los insectos fotosensibles, encontramos que han desarrollado varios sistemas para ver, esto es, para captar las diversas longitudes de onda de la luz, pudiéndose dar uno o varios de estos sistemas en el mismo individuo, ya sea al mismo tiempo o a lo largo de su desarrollo postembrionario.

Básicamente, nos podemos encontrar con tres sistemas fotorreceptores:

a) Receptores dérmicos: no se trata de receptores localizados, sino que toda la cutícula aparece como sensible a la luz. Esto se ha comprobado en larvas de Lepidópteros, en *Periplaneta* y en larvas de *Tenebrio*.

b) Ocelos: también denominados ojos simples por el hecho de estar formados por una única ommatidia. Aparecen en la mayoría de los insectos. Sobre ellos volveremos más adelante (ver 'Los ocelos').

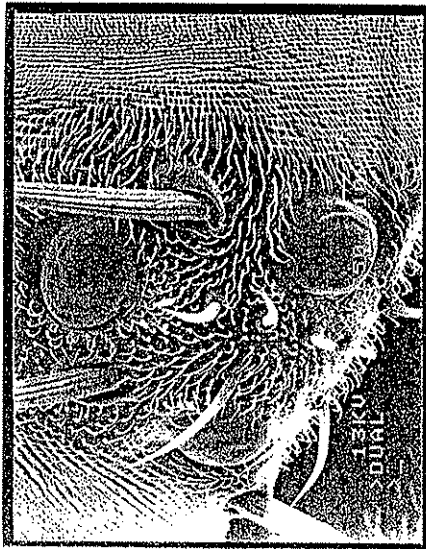
c) Ojos compuestos: están formados por una cantidad variable de ommatidias, que puede ir desde 1 en la obrera de la hormiga *Ponera punctatissima* hasta los cerca de 30.000 que presentan algunas especies de libélulas. También sobre ellos volveremos más adelante y serán sobre los que nos centraremos al hacer el trabajo (ver 'Los ojos compuestos').

3. Los ocelos.

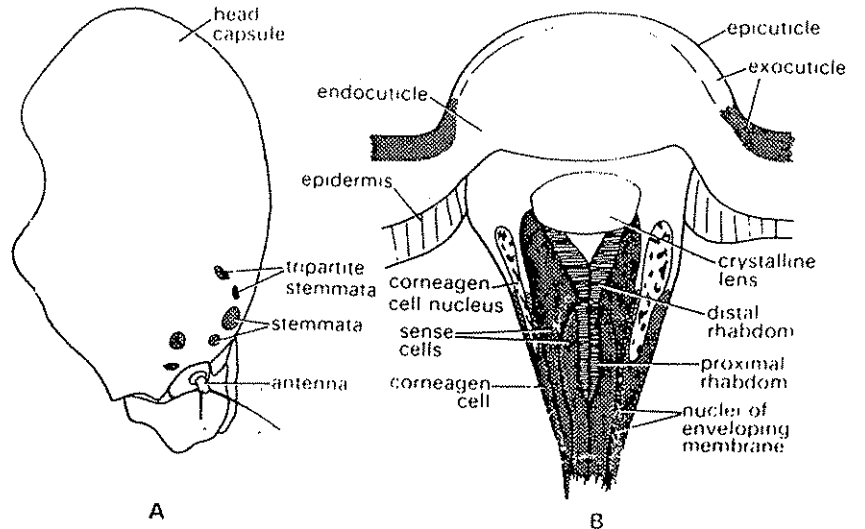
Como ya hemos dicho antes, los ocelos, u ojos simples, están formados por una sola ommatidia, así pues, empezaremos por explicar antes que es una ommatidia.

Una ommatidia está formada básicamente por una lente biconvexa de naturaleza cuticular, debajo de la cual existe una capa corneágena transparente, aparentemente con función dióptrica, que recubre los elementos sensoriales, denominados retínulas, que son un grupo de células visuales cuyas regiones contiguas presentan un haz muy compacto de microvellosidades denominado rabdómero, que se halla desplazado para formar con los rabdómeros de otras células un rabdoma de forma más o menos cilíndrica.

Este rabdoma se puede esquematizar como una varilla cilíndrica con un índice de refracción más alto que el medio que la rodea, de forma que actúa como si fuera, mejor dicho, siendo, una guía de ondas que transmite la luz por múltiples reflexiones internas, pero de esto ya hablaremos más adelante (ver 'El rabdoma como guía de ondas').



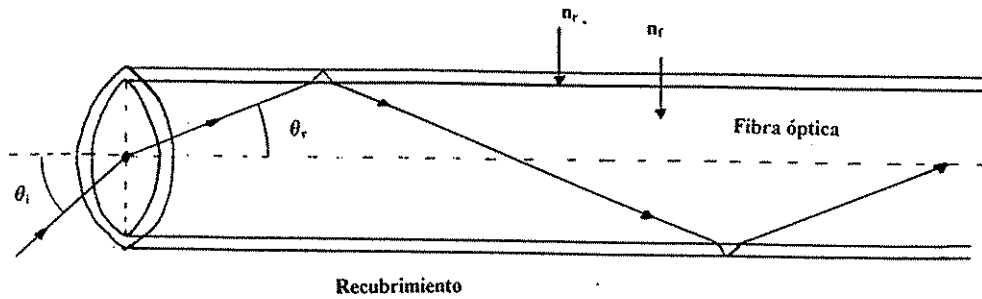
1



A

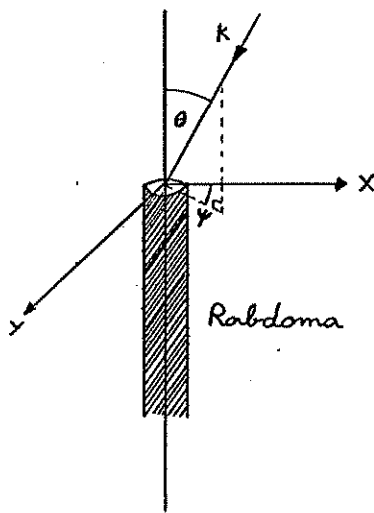
B

2

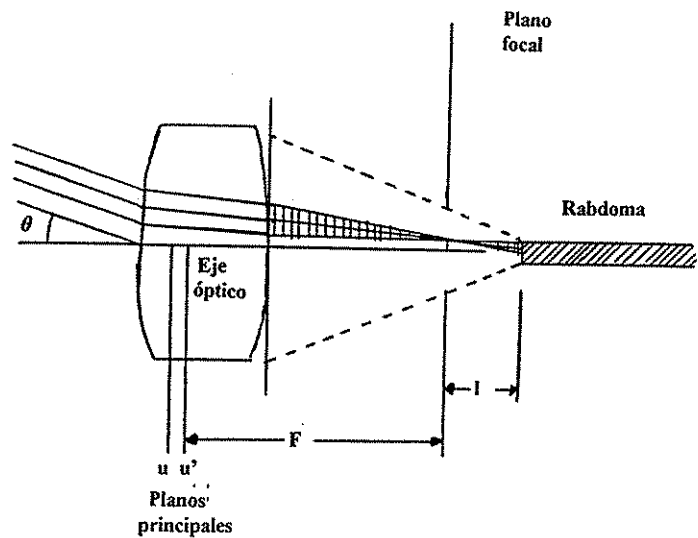


Recubrimiento

3



4



5

Figura 1. Foto con microscopía electrónica de barrido de los ocelos dorsales de *Drosophila melanogaster* (Diptera: *Drosophilidae*). Observe la típica disposición en triángulo. Figura 2. (A) Localización de los stemmata en la cabeza de una larva (tomado de Capman (1969)) y (B) sección de un stemmata (tomado de Chapman (1969), que a su vez lo tomó de Dethier (1942, 1943)). Figura 3. Esquema de una fibra óptica. θ_i y θ_r son el ángulo incidente y el refractado y n_r y n_r' son los índices de refracción del recubrimiento y de la fibra óptica propiamente dicha. Una vez que el rayo de luz haya penetrado con un cierto ángulo, seguirá rebotando por el interior de la fibra óptica hasta el final de ésta. Figura 4. Ángulo de incidencia del rayo de luz en el rhabdoma desde la dirección K (según Snyder (1972)). Figura 5. Esquema de como incide el rayo de luz en el rhabdoma (según Snyder (1972) (simplificado por los autores).

Ahora nos dedicaremos a observar los dos tipos de ocelos que podemos encontrar en los insectos:

a) Ocelos dorsales: se encuentran en insectos adultos y en larvas de insectos hemimetábolos (por ejemplo, en las libélulas). Por lo general son tres, formando un triángulo invertido antero-dorsal en la cabeza, aunque algunas veces se ha perdido uno de los ocelos.

Sus funciones no están del todo claras, puesto que sus campos visuales se superponen con los de los ojos compuestos. La formación de imágenes queda descartada puesto que el plano focal de su lente cuticular cae por debajo del nivel de la capa retiniana, además, convergen las señales de muchísimas células retinianas sobre un número mucho menor de fibras nerviosas ocelares. Los ocelos dorsales están conectados por nervios directamente con el protocerebro.

Tampoco son capaces de reconocer la luz polarizada ya que el rabdoma parece girado en un ángulo demasiado elevado para que pudieran reconocerla (a este respecto ver el apartado 'la orientación de los insectos mediante la luz polarizada').

Parece probado por evidencias electrofisiológicas que los ocelos si que son capaces de apreciar la intensidad luminosa, permitiéndoles distinguir zonas de luz de zonas de sombra (fig. 1).

b) Ocelos laterales (stemmata).

Como su propio nombre indica, están situados a los lados de la cabeza. Están presentes en las larvas de los insectos. Su número es variable y no siempre constante en la misma especie. Se diferencian de los anteriores en que están inervados desde los lóbulos ópticos y en que puede desarrollarse un cuerpo cristalino refractario debajo de la lente cuticular.

Otra diferencia radica en que el sistema de lentes del stemmata permite que las imágenes se formen sobre el rabdoma, pero de forma bastante curiosa. Si el objeto está más cerca del ojo que 0.08 mm, la imagen invertida más o menos diferenciada se forma en el rabdoma proximal, mientras que si el objeto está más lejos (lo que suele ocurrir) la imagen se forma en el rabdoma distal. Sin embargo, el rabdoma distal está formado por sólo 3 células receptoras por lo que el stemmata no es un órgano muy eficiente.

En realidad lo único que consigue junto con los demás stemmata es configurar un mosaico de intensidades de unos pocos puntos (a lo sumo una docena) blancos, negros y grises, que le permiten distinguir zonas de luz de zonas de sombra y poco más.

Sin embargo no deja de ser curioso que disponga de un sistema de lentes capaz de adaptarse a unas distancias mínimas de enfoque tan pequeñas (fig. 2).

4. El rabdoma como guía de ondas.

El efecto de la guía de ondas se basa en el fenómeno de la reflexión interna. En la reflexión normal el rayo reflejado siempre tiene menos

intensidad que el rayo incidente (es lo que pasa en un espejo) sin embargo, en la reflexión interna la intensidad de ambos rayos es la misma.

El fenómeno de la reflexión total es en el que está basado la guía de ondas, como pueden ser las fibras ópticas (muy utilizadas hoy en día en campos tan dispares como puedan ser, por ejemplo, la medicina y las telecomunicaciones), o el rabdoma del ojo de los insectos, tema del que aquí tratamos.

Un rayo de luz que penetre en la guía será totalmente reflejado si su ángulo de incidencia es lo bastante grande cuando llegue a la superficie. Una sola guía no puede transmitir una imagen entera, sino que cada guía capta la luz de una parte del objeto y es la asociación de guías (de ommatidias) la que da la imagen total.

Para que haya reflexión interna o total el ángulo de incidencia debe ser mayor que el ángulo crítico ϕ_c , si es así no hay rayo refractado y toda la luz incidente se transforma en luz reflejada. Este ángulo crítico se puede hallar por la ley de Snell, escribiendo $\phi_1 = 90^\circ$ ó $\sin \phi_1 = 1$, correspondiente al máximo ángulo posible de refracción. Esto da $n_1 \sin \phi_c = n_2$ o sea, $\sin \phi_c = n_2 / n_1$, donde n_2 y n_1 son los índices de refracción de los medios externo e interno respectivamente (no puede haber refracción ni reflexión si no hay una diferencia de estos índices, así pues, el índice de refracción del rabdoma es distinto al índice de refracción del medio externo).

Si en la ley de Snell se sustituye ϕ_1 por un valor mayor que ϕ_c entonces $\sin \phi_2 > 1$, lo cual es un disparate porque no existe ningún ángulo cuyo seno sea mayor que la unidad; ello implica que no hay rayo refractado lo que concuerda con la observación de que a partir de cierto ángulo ϕ_c (ángulo crítico) el rayo es totalmente reflejado, no llegando a impresionar por tanto la capa retiniana del insecto (fig. 3).

De este modo el rayo que entra al rabdoma debe hacerlo con un cierto ángulo para que se pueda dar una reflexión total en el interior del rabdoma (fig. 4).

Los rabdómeros que componen el rabdoma actúan también como guías de ondas independientes. El poder de resolución de los rabdomas viene determinado por la ecuación:

$$P(z) = 1 - \exp \left[- \frac{1}{A} \int_V Y(x, y, z) dV \right]$$

siendo:

P = poder de resolución

z = longitud del rabdoma

A = sección transversal del rabdoma

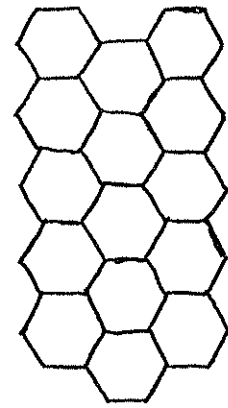
V = volumen del rabdoma

Y (x,y,z) = coeficiente de absorción.

Ver fig. 5.

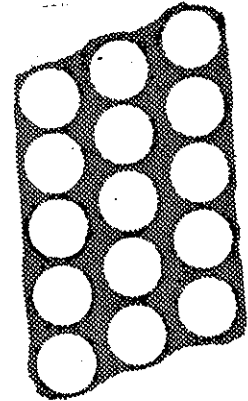
El rabdoma con sus peculiaridades limita el campo de visión de cada ommatidio, aunque muchas veces esto está resuelto con una imbricación de los campos de visión de los ommatidios que conforman el ojo compuesto (ver el siguiente apartado).

Odonata			hasta	30000
Lepidoptera	<i>Sphinx convolvuli</i>			27000
Coleoptera	<i>Mordella sp.</i>			25000
	<i>Polyphylla fullo</i>			12000
	<i>Dytiscus marginalis</i>			9000
	<i>Melolontha melolontha</i>			5100
	<i>Necrophorus vespillo</i>			3500
	<i>Lamprys sp.</i>	macho		2500
		hembra		300
Hymenoptera	<i>Apis mellifera</i>	obrero	4000 a	5000
		reina	3000 a	4000
		zángano	7000 a	9000
	Hormigas obreras		1 a	600
Diptera	<i>Musca domestica</i>		3500 a	4000
Dictpoptera	<i>Periplaneta americana</i>			2000



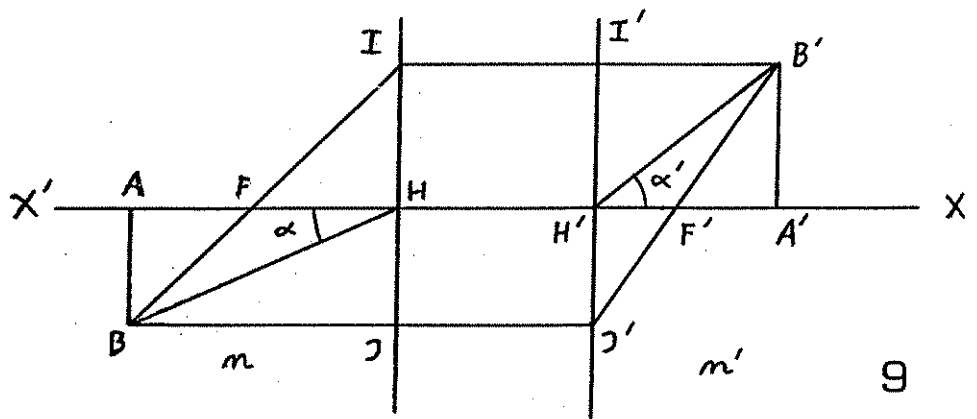
6

Especie de insecto	Nº de facetas en 80µ
<i>Anax formosus</i>	2
<i>Libellula depressa</i>	2
<i>Periplaneta americana</i>	2,5
<i>Mantis religiosa</i>	3
<i>Volucella pellucens</i>	3
<i>Lephris gibbosa</i>	3
<i>Carabus auratus</i>	3
<i>Melolontha vulgaris</i>	4
<i>Colias palaneo</i>	4
<i>Amphipyra pyramidea</i>	4
<i>Cidaria aedaquata</i>	5
<i>Culex pipiens</i>	5

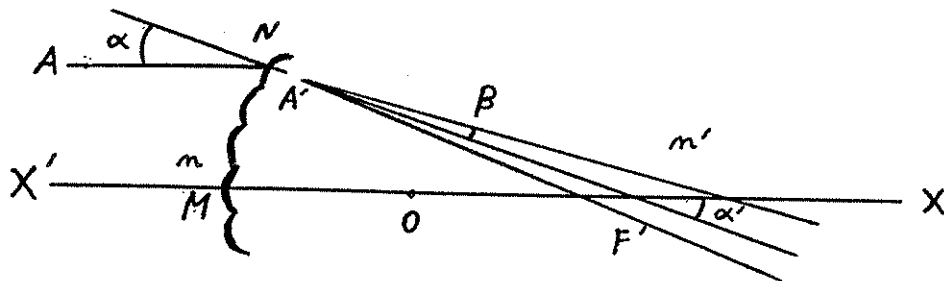


8

7



9



10

Figura 6. Número de ommatidias en algunos ojos compuestos (según Mazokhin-Porshnyarok (1969) (modificado por los autores). Figura 7. Dimensión de las facetas de diversos ojos compuestos (según Buddenbrock (1952)). Figura 8. Esquema de la superficie de los ojos compuestos de un insecto típico (izquierda) y de un áfido (derecha). Se observa la distinta forma que adoptan las facetas (tomado de Chapman (1969)). Figura 9. Esquema de un sistema focal convergente con simetría radial alrededor de su eje óptico (según Carricaburu (1972)). Figura 10. Esquema de la incidencia de los rayos de luz en un ojo que forme las imágenes por aposición (según Carricaburu).

5. Los ojos compuestos

El principal rasgo que distingue los ojos compuestos de los ocelos es que en los primeros la cornea está dividida en gran número de facetas, mientras que cada ocelo sólo tiene una. Los ojos compuestos son agregaciones de elementos visuales independientes llamadas ommatidias, cada una de las cuales corresponde con una de las facetas que se aprecian en la cornea.

El tamaño y número de los ommatidios varía según grupos y especies, como muestran las tablas de las figs. 6 y 7.

Estos tamaños no son aleatorios, sino que obedecen a una serie de leyes físicas que los explican. La captación de figuras por la retina se puede explicar en la mayoría de los casos como si de un mosaico se tratara. Como consecuencia inmediata de esto, el poder de resolución del ojo compuesto debe estar en directa proporción a la finura del grano del mosaico. Cuanto más pequeña es la ommatidia, tanto mayor es el poder de resolución del ojo.

También nos encontramos con que el aparato óptico impone algunas limitaciones, debido a la difracción. A mayor número de facetas distribuidas en toda la superficie del ojo, mejor grado de resolución. Esto da un número acumulativo

$$\Theta_p = \delta/\tau,$$

donde Θ_p está en radianes, δ es el diámetro de la faceta y τ es el radio del ojo. El efecto de difracción aumenta en proporción inversa al diámetro de la faceta y contrarresta el menor tamaño de los ommatidios. Esto define un ángulo Θ_d , por debajo de cuyo valor las pérdidas de poder de resolución, debido a la difracción, se presentan como influyentes. Según una conclusión óptica muy conocida,

$$\Theta_d = \alpha/\delta,$$

donde α es la longitud de onda de la luz. Para hallar el tamaño óptimo, tenemos que considerar la suma $\Theta_p + \Theta_d$ y buscar su mínimo. Luego

$$\frac{d}{d\delta} (\Theta_p + \Theta_d) = \frac{1}{\tau} - 1,22 \frac{\alpha}{\delta^2} = 0, \text{ de donde resulta:}$$

$$\delta = (1,22 \tau \alpha)^{1/2}.$$

Para la abeja encontramos que $\tau = 1,22 \text{ mm}$, y usando luz verde ($\alpha = 546 \text{ m}\mu$) hallamos $\delta = 29 \mu$. El tamaño real promedio es 32μ . En consecuencia, parece que el ojo establece un equilibrio entre la agudeza perceptiva y las pérdidas por difracción, en la transducción.

Estas variaciones de tamaño entre ommatidios también pueden ocurrir entre aquellos que pertenecen al mismo ojo. Para *Apis* las facetas centrales son mayores que las de la periferia del ojo, y en las efémeras las facetas dorsales presentan un diámetro doble a las ventrales. En otros casos, como por ejemplo en el macho de *Bibio*, el ojo se halla dividido en dos regiones perfectamente delimitadas de facetas grandes y pequeñas. Esto llega al extremo de que en el macho de *Coleon* se han separado cada ojo en dos partes, cada una de ellas con ommatidias diferentes en tamaño y estructura a las de la otra parte, estando las

de la parte dorsal estructuradas como un ojo en aposición y las laterales como un ojo por superposición.

Respecto a la forma de la faceta, cabe decir que no siempre tiene la clásica forma hexagonal en la que todos pensamos cuando nos hablan de un ojo de insecto, sino que en aquellos grupos en los que hay pocas facetas, como por ejemplo los áfidos, estas adquieren forma circular; sin embargo, a efectos ópticos esto no nos va a importar, puesto que ambas formas de la lente se pueden simplificar tomando un modelo de lente biconvexa circular (fig. 8).

Algunos insectos (Dípteros y Lepidópteros) tienen en la superficie de la lente cuticular diminutas formaciones piramidales de unos $0,2 \mu\text{m}$ de altura y una base hexagonal de $0,2 \mu\text{m}$ de radio, lo que conduce a una discontinuidad menos abrupta en el índice de refracción entre el aire y la mayor parte de la córnea, reduciendo de este modo la reflexión en superficie y aumentando la transmisión de luz a través de la córnea.

Y ahora vamos a meternos de lleno en la óptica pura y dura, pero haciendo la división correspondiente entre ojos por aposición y ojos por superposición, según sea el modo en el que forman la imagen.

Siguiendo la teoría clásica de como se produce la formación de imágenes nos encontramos con el ojo por aposición. En él, cada ommatidio está separado de los demás por células pigmentarias que impiden que pasen rayos de luz de un ommatidio a otro. Ópticamente equivaldría a un sistema focal.

Estos sistemas focales tienen una simetría radial alrededor de su eje óptico (fig. 9).

Un rayo que en la figura viniera de izquierda a derecha paralelo al eje debería pasar a través de F' , el foco de la imagen. Del mismo modo, un rayo que atravesara F , llamada el foco del objeto, debería abandonar el sistema paralelo al eje. Hay dos planos perpendiculares al eje, llamados planos principales, que son la imagen uno del otro, con una magnificación lineal igual a más uno.

Teniendo en cuenta que $f = HF$ y $f' = H'F'$ son las longitudes focales; siendo H y H' las intersecciones de los planos principales con el eje, si $f < 0$ y $f' > 0$, entonces el sistema es convergente.

Entre las longitudes de onda se puede escribir la siguiente relación:

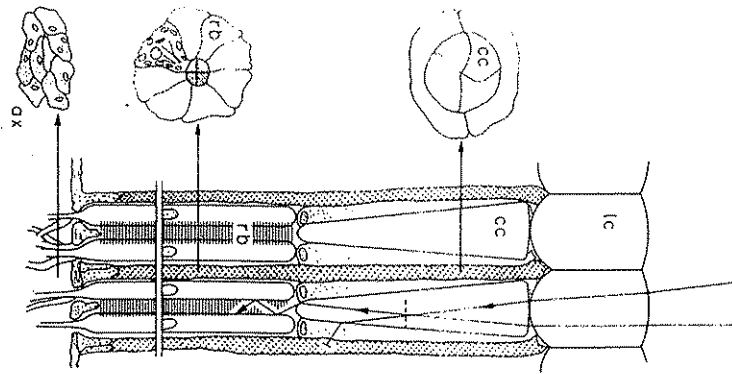
$$f/n = f'/n'$$

donde n y n' son los índices de refracción del espacio del objeto y del espacio de la imagen, respectivamente.

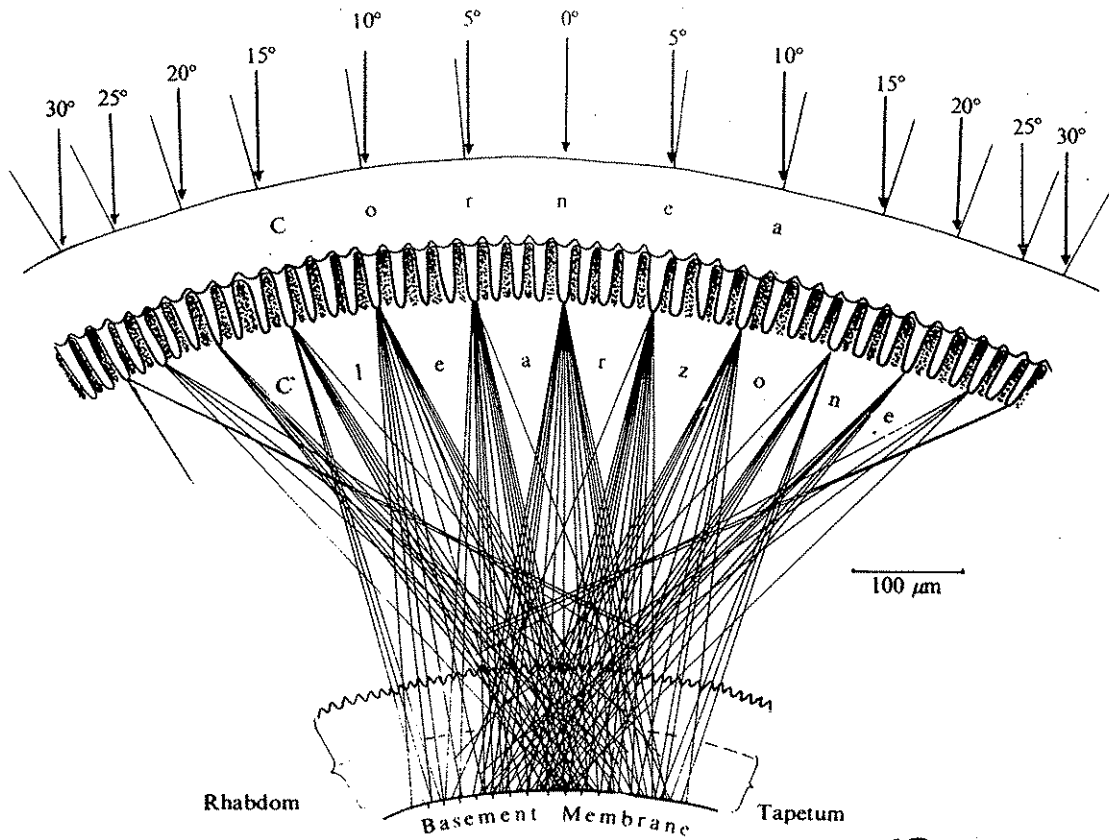
Consideremos ahora que el ojo de un insecto está compuesto por sistemas ópticos focales con sus ejes apuntando al punto O . Los rayos que vengan de A desde el infinito saldrán de cada sistema como un cono con medio ángulo β . De este modo uno descubre que los rayos inferiores de cada cono pasaran por F' en la línea $X'X$, siendo:

$$MF' = MO \left\{ \frac{n'}{[n' - n]} \right\}$$

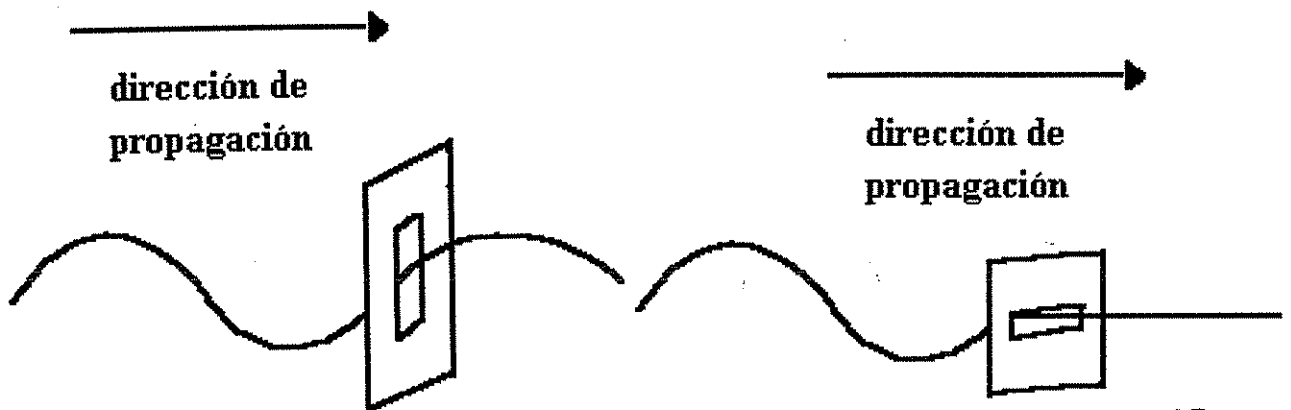
donde n es el índice de refracción del medio externo, y n' el índice del medio dentro del ojo. Por supuesto, solamente unos pocos sistemas alrededor de M pueden dar una pseudoimagen de A , siendo el diámetro de esta pseudoimagen $d = |MF'| \times 2\beta$ (fig. 10).



11



12



13

Figura 11. Diagrama esquemático de la anatomía y la organización óptica de un ommatidio (tomado de Varela (1974)). Figura 12. Esquema de la incidencia de los rayos de luz en el ojo de zona oscura de *Anoplognathus* (Coleoptera: *Scarabaeidae*). Los rayos paralelos inciden en la superficie del ojo en diferentes ángulos con los ejes de los ommatidios (tomado de Meyer-Rochow (1972)). Figura 13. Esquema de la formación de una onda polarizada.

Por estar el plano focal de la lente cuticular situado en la mitad de la longitud del cono cristalino del ojo, muchos rayos se desviarán, yendo a chocar con la pared de éste, y serán refractados hacia las células pigmentarias circundantes y extinguidos. En cambio, los rayos que pasen directamente al rabdoma, como ya dijimos anteriormente, se transmitirán por reflexión interna, causando en los receptores una excitación que luego se transmite a través de los axones receptores (fig. 11).

El otro tipo de ojo compuesto que se da en los insectos, el ojo compuesto por superposición, tiene unas pequeñas diferencias morfológicas y ópticas con el anterior. En este, cada ommatidio no está completamente aislado de los vecinos por una capa de células pigmentarias, sino que este pigmento se ha retraído, quedando solamente unas trazas.

El ojo en si se comporta como un conjunto de sistemas afocales, en los que los rayos paralelos se transforman al atravesar la lente cuticular en conos emergentes de rayos paralelos, como también se puede apreciar en el dibujo del ojo compuesto del escarabajo *Anoplognathus*, donde los rayos paralelos inciden en la superficie del ojo con diferentes ángulos con respecto a los ejes de los ommatidios, para acabar al fin todos ellos contribuyendo a aumentar la intensidad recibida, aunque no necesariamente contribuyan todos ellos a formar la imagen (fig. 12).

Y para completar esta 'visión' general sobre los tipos de ojos compuestos de los insectos, nos falta decir que hay un tipo de ojo que puede funcionar como cualquiera de los dos anteriores, dependiendo de la cantidad de luz que haya en el ambiente (ojo por aposición por el día y ojo por superposición [consigue captar más intensidad de luz que el anterior aunque menos definición] en el crepúsculo y por la noche).

6. Orientación de insectos mediante el análisis de la luz polarizada.

La polarización es un proceso que ocurre cuando la luz deja de vibrar en distintos planos y lo hace solamente en uno (fig. 13).

Al igual que la luz vibra en varios planos, así lo hace también la cuerda del dibujo. Cuando pasa por un obstáculo vertical la oscilación de la cuerda queda polarizada.

La polarización puede ser circular o elíptica (la dirección de la luz puede describir una elipse o una circunferencia, pero el módulo no varía). Los dispositivos que consiguen imponer una dirección a la luz sin polarizar o parcialmente polarizada se denominan polarizadores.

Los ojos de los insectos son capaces de captar el fenómeno de la polarización de la luz diurna, y esta facultad la aplican como capacidad orientativa en muchas especies de insectos (sobre todo en Himenoptera).

La luz polarizada terrestre varía con la posición del Sol, más concretamente, con la orientación del triángulo determinado por el Sol, el observador y el punto observado, siendo el rayo de luz polarizada siempre perpendicular al anterior triángulo. Con estos puntos tenemos ya una punta de polarización correspondiente a cualquier posición del Sol.

El primer investigador que descubrió este fenómeno de orientación en los insectos fue Karl von Frisch, quien lo descubrió en las abejas y posteriormente experimentó en hormigas. El fenómeno, más o menos, es como sigue:

1. Los órganos sensibles a la luz polarizada en los insectos son las propias neuronas ópticas, particularmente en las moléculas de rodopsina situadas en las microvellosidades de estas células y que están situadas paralelas a las neuronas (en los vertebrados, las moléculas de rodopsina se disponen aleatoriamente, lo que supone la pérdida de esta función.

2. Otro punto importante es la investigación de esta propiedad orientativa es sobre cuantos receptores son necesarios para desempeñar esta función. Mediante estudios en hormigas desérticas se ha podido demostrar que sólo los receptores de la luz ultravioleta son necesarios y que si los insectos sólo percibieran la luz de 410 nm (a partir de donde empieza el espectro visible para el hombre) no podrían desempeñar su orientación. El uso de un solo tipo de receptor por parte de los insectos parece producto de la regla de la economía, auténtica navaja de Occam de la Naturaleza. De este modo se reduce el número de canales de entrada a tres.

Que sea la luz ultravioleta la que se utiliza para este cometido, se debe a que la polarización de la luz cenital resulta menos afectada por las perturbaciones atmosféricas en el rango de la luz ultravioleta que en los demás.

3. Otro punto en las investigaciones de esta fantástica capacidad corresponde a saber como cooperan entre sí los receptores ultravioletas. Como es sabido (y ya hemos expuesto con anterioridad) el ojo compuesto de los insectos está compuesto por cientos de subunidades llamadas ommatidios, cada una de las cuales presenta su propio sistema de lentes y sus neuronas ópticas.

En cada ommatidio de un Himenóptero hay nueve neuronas sensibles a la luz: ocho neuronas largas y una corta. Las largas confluyen a lo largo de todo el rabdoma. Los receptores de la luz ultravioleta son dos neuronas largas y la neurona corta, siendo las otras seis neuronas de cada ommatidio para la vista a distancias cortas y para estabilizar el vuelo en los insectos voladores (de esta última función se encargan las tres neuronas receptoras del color verde).

Se sabe que el rabdoma de los ommatidios de Himenópteros tiene una torsión de 180° desde la punta hasta el final. Por ello las dos células largas que captan la luz ultravioleta no tienen la menor sensibilidad a la luz polarizada, mientras que las células cortas de cada ommatidio lo tienen girado tan sólo 40°, siendo sensibles a la luz polarizada, y esto unido al hecho de que las direcciones de máxima sensibilidad de cada neurona corta puede ser de dos formas diferentes, estando dispersas aleatoriamente sobre la superficie del ojo, tenemos ya los tres tipos de canal de entrada que necesitábamos para conformar nuestro analizador de luz polarizada.

Mediante diversos estudios se ha llegado a la conclusión de que no hacen falta más de 10 ommatidios en la parte superior del ojo para detectar la polarización y que los insectos, aún pudiendo determinar de manera inequívoca la dirección de

cualquier punto en el cielo no puede orientarse de manera correcta, porque no todos los puntos del firmamento tienen una dirección de polarización exclusiva, sino que hay dos arcos en el cielo para una dirección de polarización dada.

Se cree que los insectos que poseen esta virtud, disponen de una representación bastante generalizada y simple de la distribución de la luz polarizada del firmamento, y para poder orientarse correctamente en una sola dirección necesitan observar dos puntos del cielo y emplear uno de ellos como referencia para poder situar el otro (fig. 14).

Bibliografía consultada

- BUDDENBROCK, W. VON (1952).- *Vergleichende phylogie*, Basilea.
- CARRICABURU, P. (1972).- Examination of the classical optics of ideal apposition and superposition eyes, In: *The compound eye and vision of insects*, ed. Oxford University Press.
- CHAPMAN, R. F. (1969).- *The insects (structure and function)*, ed. Edward Arnold.
- DAVIES, R. G. (1991).- *Introducción a la Entomología*, ed. Mundi-prensa.
- DETHIER, V. G. (1942).- *The dioptric apparatus of lateral ocelli I. The corneal lens*. F. cell. comp. Physiol, 19.
- DETHIER, V. G. (1943).- *The dioptric apparatus of lateral ocelli II. Visual capacities of the ocellus*. F. cell. comp. Physiol, 22.
- FRISCH, K. VON (1969).- *La vida de las abejas*, ed. Labor (4ª edición en castellano en 1984).
- HORRIDGE, G. A. (1972).- Optical mechanisms of clear-zone eyes, In: *The compound eye and vision of insects*, ed. Oxford University Press.
- JOU, D., LLEBOT, J. E. Y PÉREZ, C. (1994).- *Física para las Ciencias de la vida*, ed. McGraw-Hill.
- KANE, S. W. Y STERNHEM, M. M. (1989).- *Física*, 2ª edición, ed. Reverte.
- MAZOKHIN-PORSHNYAKOV, G. A. (1969).- *Insect vision*, ed. Plenum Press.
- MEYER-ROCHOW, V. B. (1972).- The dioptric system in beetle compound eyes, In: *The compound eye and vision of insects*, ed. Oxford University Press.
- RICHARDS, D. W. & DAVIES, R. G. (1983).- *Tratado de Entomología Imms*, ed. Omega.
- SNYDER, A. W. (1972).- Optical properties of invertebrate photoreceptors, In: *The compound eye and vision of insects*, ed. Oxford University Press.
- VARELA, F. (1974).- *Los ojos de los insectos*, ed. Alhambra.
- WEHNER, R. (1995).- La orientación de los insectos mediante luz polarizada, Temas 2: El mundo de los insectos, *Rev. Investigación y Ciencia*, ed. Prensa Científica.

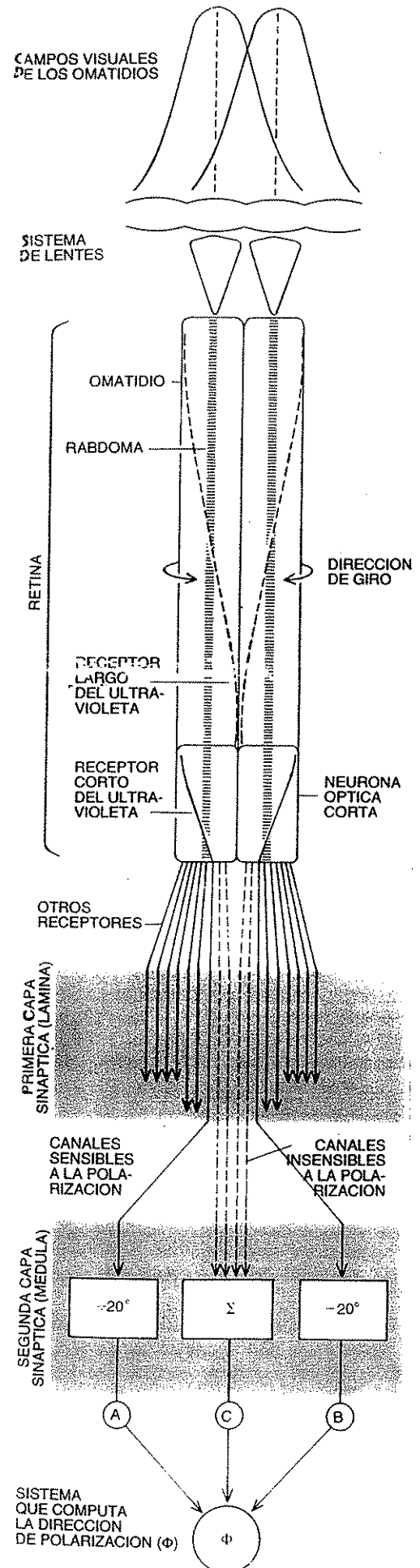


Figura 14. Sistema de detección de la polarización en *Apis mellifera* (Hymenoptera: Apidae) (ilustración esquemática). Se requieren la intervención de tres detectores de luz polarizada. Este sistema de neuronas puede captar de manera inequívoca la dirección de la luz polarizada (ϕ) (tomado de Wehener (1995)).