

Artículo de Revisión

Algunas notas sobre el integumento quitinoso e iridiscente en la clase Insecta (Arthropoda: Hexapoda)

Some notes about the chitinous and iridescent integument in the class Insecta (Arthropoda: Hexapoda)

Julián A. Salazar-Escobar¹  y Alfonso Villalobos-Moreno^{2*} 

¹Museo de Historia Natural. Universidad de Caldas. Caldas, Colombia. ²Director Grupo de Investigaciones Entomológicas y Ambientales-GENA. Calle 91 No. 22-104 Apto 403, Bucaramanga, Colombia. ✉ *avillalobosmo@unal.edu.co, alfvillalmo@gmail.com

ZooBank: urn:lsid:zoobank.org:pub:BC9BBC64-FE3A-4DA6-B54A-FFC67A782203
<https://doi.org/10.35249/rche.47.3.21.03>

Resumen. Se aportan algunos aspectos del integumento quitinoso en los insectos, enfocados a la naturaleza iridiscente del mismo y a la relación con algunas especies tropicales. Se suministran diagramas e ilustraciones realizadas con estereomicroscopio y MEB de las partes quitinosas tratadas. Se incluyen fotos de especies iridiscentes de los órdenes Coleoptera, Diptera, Hymenoptera, Mantodea y Lepidoptera. Buena parte de estas especies presentan una coloración verdosa iridiscente que es la dominante y puede ser útil en estudios taxonómicos aplicados.

Palabras clave: Iridiscencia; familias actuales; familias extintas; quitina.

Abstract. To provide some aspects of the chitinous integument in insects but focused on its iridescent nature and its relationship with some tropical species. Diagrams and illustrations made with stereomicroscope and SEM of the treated chitinous parts are provided. Photography of iridescent species of the orders Coleoptera, Diptera, Hymenoptera, Mantodea and Lepidoptera are included. A good part of these species has an iridescent greenish coloration that is dominant one and can be useful in applied taxonomic studies.

Key words: Chitin; current families; extinct families; iridescence.

Introducción

Una de las particularidades de la clase Insecta, que la ha hecho tan exitosa evolutivamente al compararla con otras formas de vida en el planeta, es una envoltura endurecida llamada *integumento*, que constituye la pared exterior del cuerpo y conforma un órgano complejo, cuya función primordial es regular la pérdida de agua por transpiración, y sirve como cubierta protectora de los órganos vitales, actuando como soporte al sistema muscular (Snodgrass 1935). El integumento ofrece ventajas indiscutibles frente al esqueleto óseo de los vertebrados, puesto que es extremadamente ligero y poco frágil, no se fragmenta debido a su flexibilidad y elasticidad, pero es más duro que el hueso (Blum 1985), pareciéndose a ciertos materiales plásticos modernos.

Recibido 26 Marzo 2021 / Aceptado 8 Julio 2021 / Publicado online 30 Julio 2021
Editor Responsable: José Mondaca E.

Si aludimos a la lentitud de la reparación de los huesos fracturados, es inevitable no maravillarse de la rapidez con la que los insectos rehacen totalmente su exoesqueleto después de cada muda. Sumado a lo anterior, la rica coloración que viene incorporada a tales estructuras, en especial en los trópicos, ha logrado la concepción de criaturas semejantes a joyas vivientes, sobre todo las que ostentan iridiscencia o cambios de color. Tal como lo anota Klots (1966), desde el punto de vista del color, la belleza de las mariposas y demás insectos tropicales llegan a extremos inimaginables; se han ideado varias hipótesis de tipo Lamarckiano tratando de explicar este hecho, y asociarlo a los ambientes de las selvas umbrófilas donde habitan (Klots 1966; White 2018), pero ninguna de ellas resulta verdaderamente persuasiva. No obstante, lo que si se acepta de forma generalizada, es que los colores pueden ser muy vistosos cuando sirven como señales de aviso o marcas de reconocimiento que facilitan las relaciones intraespecíficas (p.e. sexuales), o pueden ser muy poco atractivos o crípticos cuando sirven de camuflaje para eludir las interespecíficas indeseables (Zaballos y García-Moreno 2009).

Las diferentes coloraciones en la naturaleza se producen, en términos generales, por medio de dos mecanismos: color estructural y por pigmentos; el primero, del cual trata el presente manuscrito, es generado por la dispersión de la luz sobre nanoestructuras dispuestas en la superficie del ser vivo de forma general, al fenómeno en el cual, para cada ángulo de incidencia de la luz, cambia la longitud de la onda reflejada se le denomina iridiscencia (Rincón *et al.* 2015). El objetivo de este artículo es aportar algunas notas que permitan comprender mejor la composición del integumento quitinoso y brillante, e ilustrar ejemplos en algunos de los principales órdenes y familias de insectos, con especies que se destacan por la naturaleza iridiscente de sus cuerpos.

De modo preliminar, se consultó documentación referida a registros fósiles en Brues *et al.* (1954), Carpenter (1992), Grimaldi y Engel (2005) y Chalumeau y Brochier (2001). Y posteriormente se hizo un acercamiento al tema con los trabajos de Balint *et al.* (2005), Kertesz *et al.* (2006) y Vigneron *et al.* (2008). El material ilustrado fue fotografiado con cámaras digitales Canon PowerShot A470 y A480 de 10.0 megapíxeles en la Colección Entomológica del Museo de Historia Natural de la Universidad de Caldas (MHN-UCa) y la Colección de Julián Salazar (CJS) (ambas situadas en Colombia). Algunas identificaciones se realizaron con la obra *Biología Centrali-Americana*, mediante las ilustraciones y referencias de Baly y Champion (1893), Bates (1883), Cameron (1889), Jacoby (1882), y mediante algunas publicaciones modernas (Lewis 1975; Martínez 2005; Rosado y Salazar 2005; Vítolo 2004).

Bases histológicas del integumento

Tres partes principales comprende la pared del cuerpo de los insectos: la cutícula, la epidermis y la membrana basal. La primera, la que nos interesa, es una capa de ectodermo que se encuentra endurecida o esclerotizada en la mayor parte del cuerpo de los artrópodos, y forma un exoesqueleto duro y flexible. Según Acevedo (1997), este exoesqueleto es muy fuerte y resistente a la corrosión, no se afecta por el agua, solventes orgánicos o ácidos, siendo de naturaleza acelular, secretado por la epidermis en gran parte y tiene una apariencia estratificada en corte transversal. En los insectos inmaduros, la cutícula es flexible, membranosa y elástica (en diversas larvas o ninfas); estas características son de gran utilidad en inmaduros, debido a que ellos presentan varias mudas durante la metamorfosis para ganar más tamaño. En los insectos adultos, la cutícula es generalmente rígida e inelástica, y sufre un proceso de endurecimiento llamado *esclerotización*, originando una serie de placas engrosadas sobre la superficie denominadas escleritos: *tergitos* (dorsales), *esternitos* (ventrales) y *pleuritos* (laterales). Al invaginarse la cutícula, forma estructuras endurecidas internas llamadas apodemas, que

componen el endoesqueleto donde se inserta la musculatura motora de los artrópodos en general. El estudio de Villalobos-Moreno *et al.* (2011), sobre el integumento de la abeja *Apis mellifera* Linnaeus, 1758, permitió observar los componentes básicos: epidermis, cutícula y membrana basal (Fig. 1A); el primero, es una capa de células de apariencia sincitial, y el segundo, capas o estratos de quitina que se asocia a varias clases de proteína, componentes fenólicos y pigmentos, que varían según la región corporal y la capa cuticular (epicutícula, exocutícula y endocutícula).

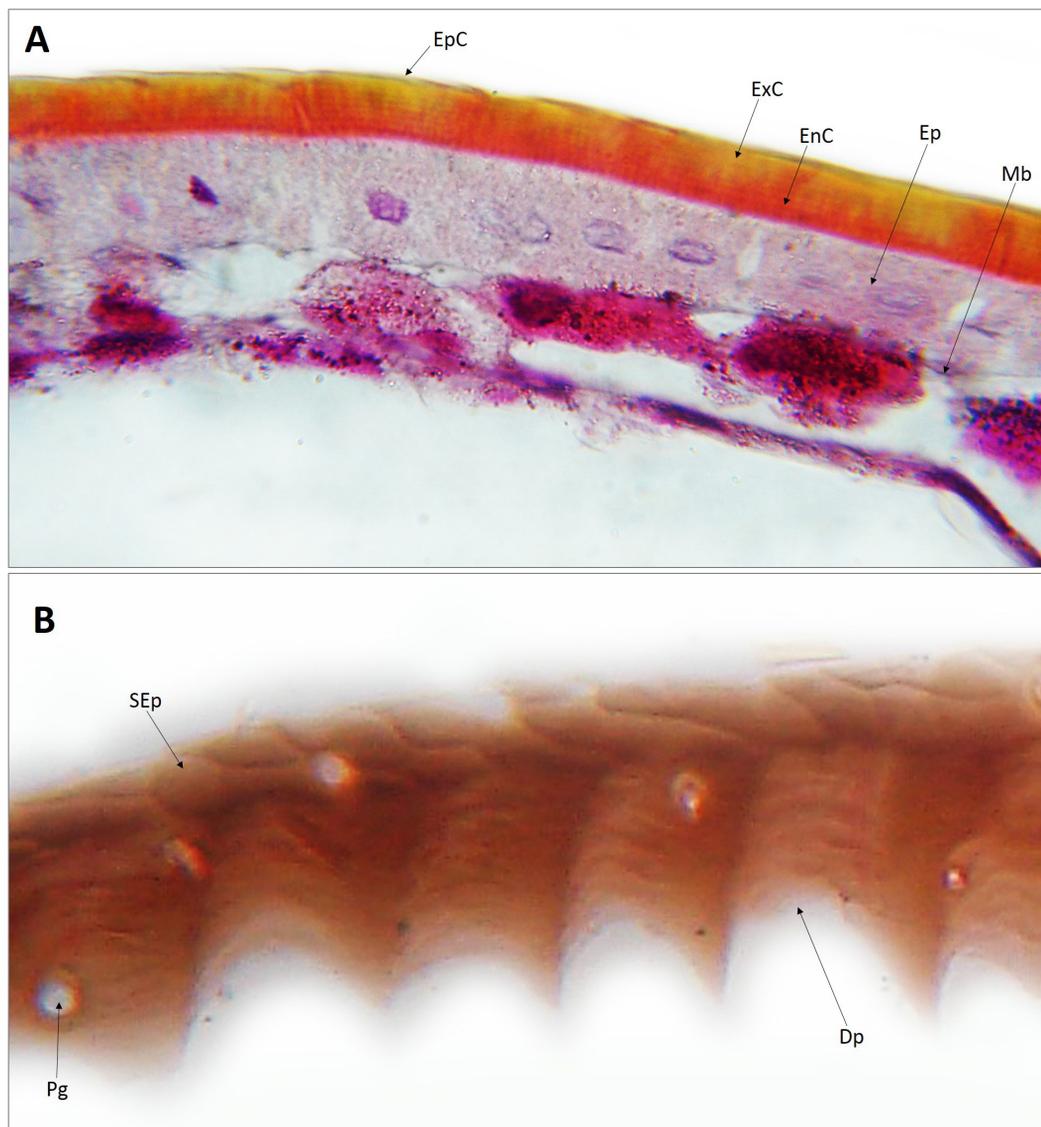


Figura 1. A. Componentes histológicos del integumento. B. Disposición lamelar y parabólica de la cutícula. Dp: disposición parabólica; Ep: epidermis; EnC: endocutícula; EpC: epicutícula; ExC: exocutícula; Mb: membrana basal; SEp: superficie epidérmica; Pg: poro glandular (Fuente: adaptado de Villalobos-Moreno *et al.* 2011). / A. Histological components of the integument. B. Lamellar and parabolic arrangement of the cuticle. Dp: parabolic arrangement; Ep: epidermis; EnC: endocuticle; EpC: epicuticle; ExC: exocuticle; Mb: basal membrane; SEp: epidermal surface; Pg: glandular pore (Source: modified from Villalobos-Moreno *et al.* 2011).

La cutícula tiene un grosor entre 100 y 300 μm , y es secretada por la epidermis siguiendo una disposición en lamelas según el modelo parabólico o perfil de equilibrio (Resh y Cardé 2003) (Fig. 1B); esta estructura helicoidal o quiralidad de las moléculas que constituyen la cutícula, es el principal motivo que causa iridiscencia en insectos (Srinivasarao 1999). Según Snodgrass (1935) el constituyente característico de la cutícula es la quitina, un polisacárido nitrogenado incoloro, de estructura microcristalina, y refiere a Schmidt (1930) al decir que esta sustancia es una glucosamina degradada en aminopolisacárido, cuyos componentes son derivados de carbohidratos y proteínas. Es importante resaltar que estas capas cuticulares contienen diferentes clases y concentraciones de sustancias químicas que le dan diversas características.

Epicutícula: Es la capa más externa y delgada. Su principal función es impermeabilizante, debido a sus propiedades hidrófobas que impiden la pérdida de agua por transpiración. Está conformada por ceras y por una proteína llamada cuticulina que se asocia a polifenoles y quinonas (dando dureza y coloración oscura), y trazas de ácidos grasos, alcoholes, cetonas y colesterol (Kerkut y Gilbert 1985).

Exocutícula: Es la capa que sigue a la epicutícula. Esta capa es muy delgada, o no existe, en puntos de zonas flexibles de las articulaciones entre escleritos. Su principal función es dar dureza al integumento, debido a la combinación de la quitina con compuestos polifenólicos, quinonas y otras sustancias proteicas como artropodina, esclerotina y resilina (Andersen 1989; Hackman 1986).

Endocutícula: Es la capa más interna, gruesa y flexible. Se encuentra en contacto con la epidermis. Está compuesta por quitina asociada a artropodina y mucopolisacáridos, y algunas sales minerales como carbonato de calcio y fosfato cálcico (más comunes en crustáceos) (Andersen 1989; Hackman 1986).

La iridiscencia

La iridiscencia o goniocromismo se puede definir como una propiedad óptica de ciertas superficies que permiten modificar los tonos que reflejan según el ángulo desde el que se observa la superficie, y puede encontrarse en burbujas de jabón, capas de aceite, CDs, superficie de insectos y reptiles, conchas marinas, alas de mariposas y aves, e incluso en minerales como el ópalo, el bismuto o la piritita. Se sabe que es causada por múltiples reflexiones de la luz en múltiples superficies semitransparentes, donde los subsecuentes cambios de fase e interferencia de las reflexiones modulan la luz por la amplificación o atenuación de las diferentes longitudes de onda. Es ampliamente conocido que Robert Hooke (1665) e Isaac Newton (1704), utilizando el gran conocimiento que tenían sobre la luz, ya habían observado e intentado explicar la iridiscencia, sin embargo, fue Young (1803) quien explicó este fenómeno como el resultado de la interferencia de superficies con dos o más láminas delgadas; todos ellos usaron alas de aves y escamas de mariposas para sus observaciones y análisis. Si bien la iridiscencia en insectos podría tener implicaciones evolutivas, ecológicas y de comportamiento, su papel en este grupo todavía no se entiende completamente y sigue siendo una pregunta abierta (Mora 2017). Aparentemente, el papel de la iridiscencia es relevante en áreas con alta concentración de especies y donde existen varios centros de diversidad y endemismo, como ocurre en el Neotrópico (Douglas *et al.* 2007). Es posible que la comunicación visual sea la principal función de la iridiscencia, cuyo objeto sería el reconocimiento de especies, comportamientos agonísticos, reconocimiento sexual y establecimiento de la edad para selección de pareja, así como comportamientos de grupo para orientación y enseñanza (Doucet y Meadows 2009; Niimi y Ando 2021).

Física de la iridiscencia

Desde el punto de vista físico, la iridiscencia se puede producir a partir de la dispersión de las ondas electromagnéticas a lo largo de la estructura multicapa interna del exoesqueleto, dando lugar a fenómenos de interferencia constructiva y destructiva cuyas condiciones particulares dependen del ángulo de incidencia (Doucet y Meadows 2009; Kinoshita y Yoshioka 2005; Seago *et al.* 2009). No obstante, se han estudiado tres mecanismos principales que generan iridiscencia, particularmente en escarabajos: reflectores multicapa, rejillas de difracción y cristales fotónicos (Seago *et al.* 2009, 2019).

Reflectores multicapa: Este mecanismo es común en animales y ocurre, usualmente, por secreciones y deposiciones extracelulares, aunque algunas veces también puede ocurrir dentro de la célula (Parker 2000). Los reflectores multicapa consisten en varias capas paralelas de un material transparente separadas por otras capas de un material de diferente índice refractivo (Fig. 2). Esta estructura puede actuar como un reflector cuando los espesores ópticos (producto del espesor real y el índice de refracción) de todas las capas son comparables con la longitud de onda incidente, así, los rayos reflejados de todas las capas interfieren y se observa determinado color cuando esta interferencia “construye” una longitud de onda dada (Parker *et al.* 1998). Entonces, cuando el ángulo de incidencia cambia, diferentes longitudes de onda interfieren constructivamente debido a variaciones a través de las capas, siendo el reflector más eficiente, aquel cuyas capas de alto índice de refracción tienen un espesor igual a un cuarto de la longitud de onda incidente, y además, las capas de bajo índice de refracción tienen el mismo grosor (Land 1972). La eficiencia se basa en la capacidad de producir la más alta reflectancia con el menor número de capas (MacLeod 2001). Adicionalmente, se debe resaltar que una superficie irregular, favorece la dispersión de las ondas reflejadas.

Rejillas de difracción: Consiste en un componente óptico de estructura repetitiva o periódica que difracta luz en varios haces que se mueven en direcciones diferentes, así, las direcciones de estos haces dependen de las distancias en la rejilla y la longitud de onda que incide. En otras palabras, cuando la luz interactúa en una superficie conformada por una serie de surcos paralelos, ésta se desvía de la dirección de reflexión simple (Parker 2000). Sin embargo, para que esto suceda, la luz que se difracta debe hacerlo con ciertas condiciones físicas explicadas matemáticamente. Al igual que en los reflectores multicapas, el efecto se da por las diferentes longitudes de onda que se difractan en diferentes direcciones (Parker 2000; Seago *et al.* 2009). Las rejillas de difracción tienen propiedades de polarización fuertemente dependientes del perfil de las rejillas, y aunque son raras en la naturaleza, se han relacionado con invertebrados (Anderson y Richards 1942; Fox 1976; Nassau 1983; Parker 1998; Seago *et al.* 2009). En esencia, cada ranura en una rejilla de difracción consiste en un pequeño espejo o prisma inclinado en un ángulo apropiado (Seago *et al.* 2009). Es importante resaltar que los reflectores multicapa pueden ser considerados como rejillas de difracción tridimensionales, dada la disposición parabólica repetitiva de las capas de quitina (Nassau 1983; Resh y Cardé 2003).

Cristales fotónicos: No hace muchos años, se ha descubierto que la iridiscencia de algunas especies de ciertos grupos, como escarabajos, aves y mariposas, está relacionada con estructuras microscópicas que reflejan la luz y que son conocidas como cristales fotónicos. En esencia, estas estructuras presentan un arreglo periódico con agujeros y/o baches con tamaño especiales, lo cual permite absorber ciertas longitudes de onda y reflejar otras, comúnmente tonos azules; es importante resaltar que como los arreglos se ven diferente en distintos ángulos, se pueden cambiar los matices reflejados (Biró *et al.* 2003; Ebihara *et al.* 2018). Como en los reflectores multicapa, los cristales fotónicos tridimensionales son un

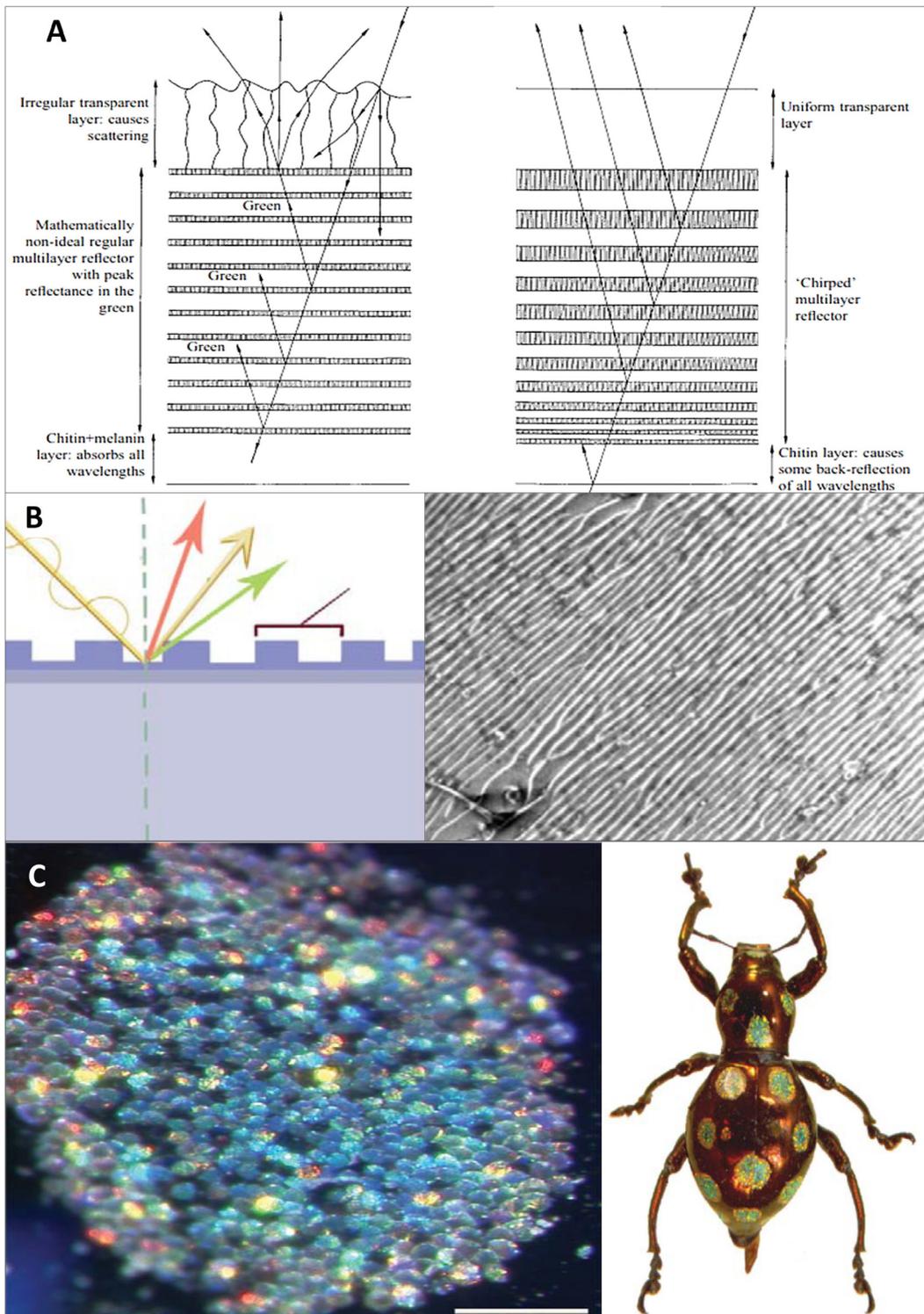


Figura 2. A. Diagrama de corte vertical de la cutícula. B. Diagrama y SEM de rejilla de difracción. C. Cristales fotónicos 3D en *Pachyrrhynchus gemmatus* (Fuente: A, Parker *et al.* 1998; B y C, Seago *et al.* 2009). / A. Diagram of a vertical section of the cuticle. B. Diagram and SEM of a diffraction grating. C. Photonic crystals 3D in *Pachyrrhynchus gemmatus* (Source: A, Parker *et al.* 1998; B and C, Seago *et al.* 2009).

mecanismo de interferencia de ondas de luz que refleja colores vivos y saturados, pero que tiene la capacidad de reducir la dependencia del ángulo de incidencia (Seago *et al.* 2009, 2019). El color es producido por un efecto óptico provocado, ya sea por una red muy ordenada en el interior de escamas aplanadas o por lagunas esféricas en una matriz de quitina; en algunos escarabajos se han encontrado cristales fotónicos con disposiciones hexagonales compactas, similares al ópalo, mientras que en otros la disposición se basa en un sistema cúbico como una rejilla de diamante (Galusha *et al.* 2008; Seago *et al.* 2009, 2019). En un nivel superior de organización, a escala micrométrica cada escama contiene una matriz densa de “dominios” o áreas monocristalinas (Galusha *et al.* 2008).

Discusión

La iridiscencia es un fenómeno biofísico cuyo entendimiento aún está en construcción, debido a la complejidad de las estructuras biológicas, y a que las teorías propuestas desde la óptica no son completamente satisfactorias en sistemas biológicos (Rincón-Celis *et al.* 2015). La iridiscencia ha sido asociada a funciones comunicativas como un proceso de camuflaje desarrollado para escabullirse en el ambiente, efecto de defensa denominado biomimética (Large 2012); esto se explicaría en ambiente umbrófilos, donde los destellos dan a los insectos la capacidad de pasar desapercibidos, pero para zonas abiertas, las especies con iridiscencia usarían los destellos para confundir o intimidar a los enemigos naturales. En este momento, es importante mencionar que el rango de visión por parte de los insectos, y muchos otros animales, no es el mismo que tenemos los humanos; en nuestro caso, el espectro visible se encuentra en longitudes de onda entre los 380 y 750 nm, lo que permite comprender la iridiscencia en términos de este rango de visión. Sin embargo, el rango de luz visible de los insectos es superior, permitiéndoles ver longitudes de onda cercanas a la radiación infrarroja y a la luz ultravioleta, haciendo que el mundo de estos artrópodos sea evidentemente distinto al nuestro. De este modo, la iridiscencia de ellos y de las plantas a las que se asocian, hacen que sus relaciones ecológicas estén a un nivel que aún no comprendemos en su totalidad, y que podrían explicar, por ejemplo, cómo algunos colores de flores hacen más exitosas a ciertas especies.

Observaciones en especies de Lycaenidae (Lepidoptera) (Fig. 5H), señalan que la iridiscencia podría estar asociada a la pérdida rápida de calor, debido a que solo algunas longitudes de onda específicas no son reflejadas y se transmiten al interior del cuerpo (transmitancia y absorbancia), básicamente para contribuir al mantenimiento del calor corporal requerido en animales ectotermos (= poiquilotermos), en otras palabras, aquellos que no cuentan con mecanismos metabólicos o fisiológicos para generar su propio calor interno; por el contrario, las especies de tono café tienen la posibilidad de absorber mayor radiación, de este modo, se cree que las mariposas en localidades con baja temperatura (como altas montañas y zonas templadas-frías del planeta), reemplazan la iridiscencia por un tono café que absorbe mejor la radiación solar (Biró *et al.* 2003). Diversos autores aceptan que la termorregulación, así como la reducción de fricción, la repelencia del agua, el fortalecimiento tegumentario y la fotoprotección, entre otras, son funciones no comunicativas de la iridiscencia (Doucet y Meadows 2009; Kjærsmo *et al.* 2020; Koon y Crawford 2000).

Se aprecia que la iridiscencia de los insectos está bastante diversificada en las especies tropicales, donde los colores y formas vistosas son las más abundantes (Figs. 4, 5), mientras que, en zonas templadas-frías, como el Neártico y Paleártico, las formas, colores y texturas no son tan maravillosas. Evidencia de lo anterior, se aprecia en los registros fósiles de insectos de zonas templadas-frías, que en ese momento geológico estaban ubicadas cerca del Ecuador con temperaturas cálidas y dinámicas de gran complejidad, similares a las tropicales de hoy en día; estos registros fósiles (Fig. 3) presentan formas, colores y texturas que hacen reminiscencia de especies tropicales actuales, como ocurre con *Sylvacoleus* sp. (Coleoptera:

Tshekardocoleidae) y *Permocupes* sp. (Coleoptera: Permocupedidae), que tienen punturas como *Tauroma casta* Boheman, 1862. Así mismo, una evidencia irrefutable de esto se aprecia en el registro fósil de *Protognathinus spielbergi* Chalumeau y Brochier, 2001 (Coleoptera: Lucanidae), donde es claramente notoria la iridiscencia y tonalidad de su integumento.

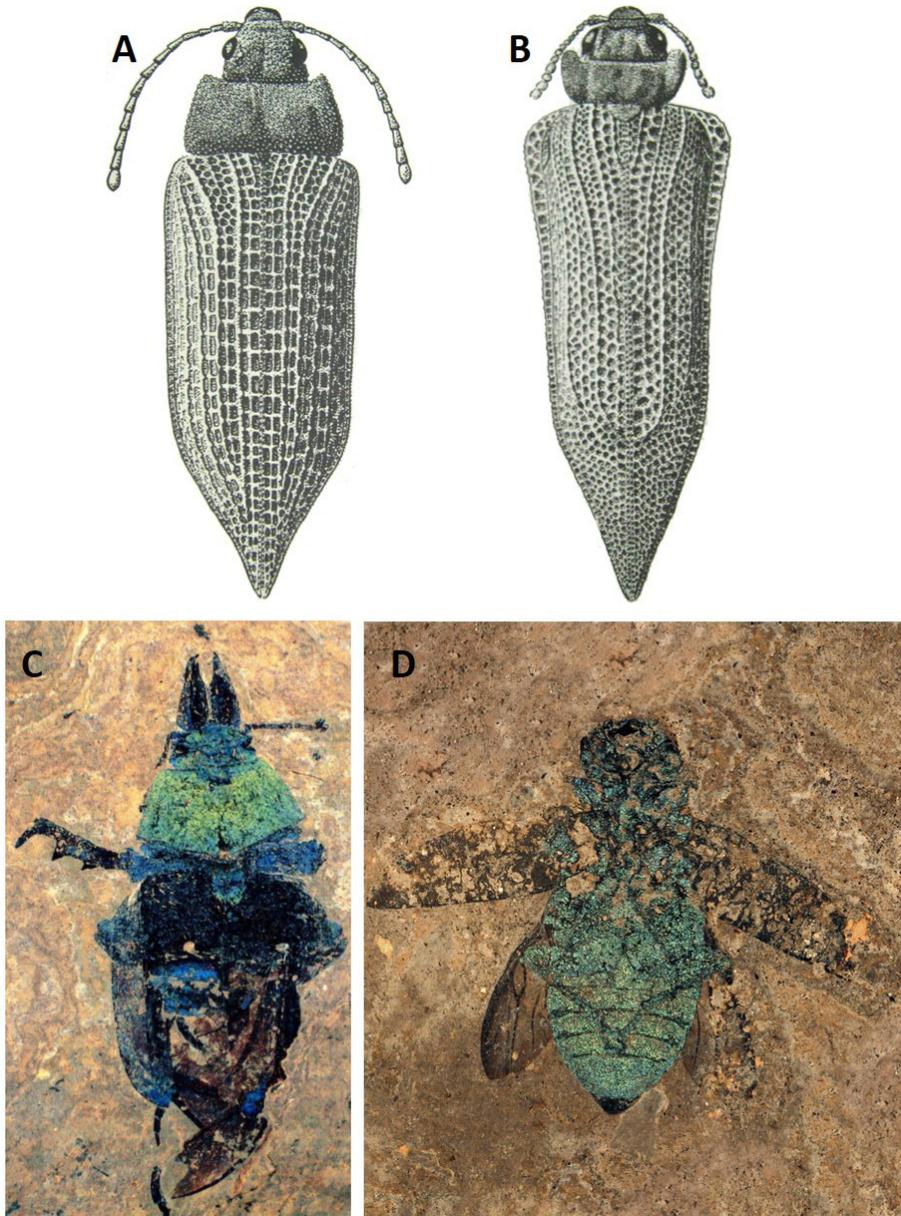


Figura 3. Algunos registros fósiles de insectos. A. *Permocupes* sp. (Permocupedidae), Pérmico de Rusia y Alemania. B. *Sylvacoleus* sp. (Tshekardocoleidae), Pérmico de Rusia. C. *Protognathinus spielbergi* Chalumeau y Brochier, 2001 (Lucanidae), Europa. D. Buprestidae, Eoceno de Alemania, en Messel. (Fuente: A y B, adaptadas de Ponomarenko 2003; C, de Chalumeau y Brochier 2001; D, foto de Torsten Wappler, Hessisches Landesmuseum Darmstadt). / Some fossils records of insects. A. *Permocupes* sp. (Permocupedidae), Permian of Russia and Germany. B. *Sylvacoleus* sp. (Tshekardocoleidae), Permian of Russia. C. *Protognathinus spielbergi* Chalumeau y Brochier, 2001 (Lucanidae), Europe. D. Buprestidae, Eocene of Germany, in Messel. (Source: A and B, modified from Ponomarenko 2003; C, from Chalumeau and Brochier 2001; D, photo of Torsten Wappler, Hessisches Landesmuseum Darmstadt).

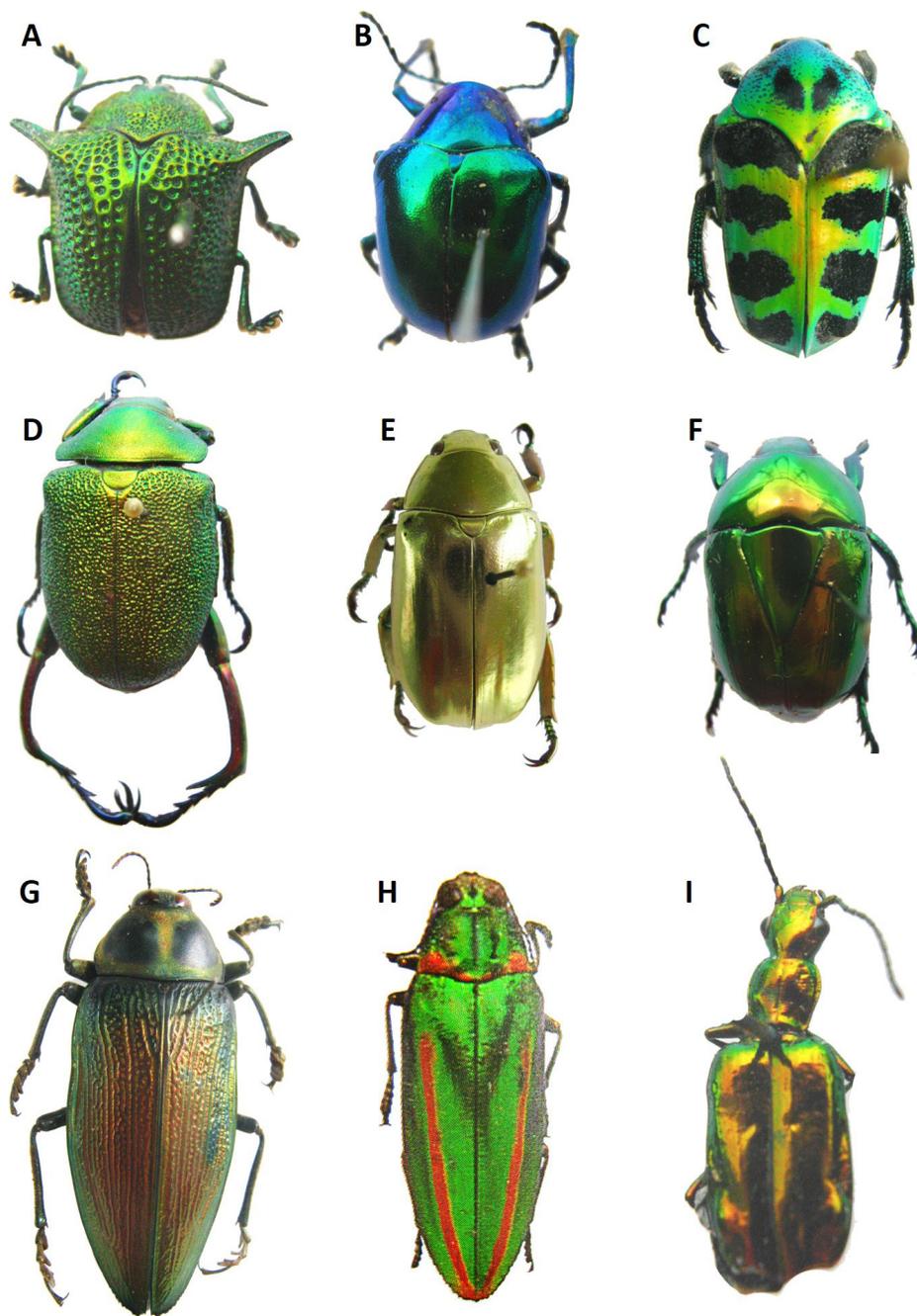


Figura 4. Algunos coleópteros actuales con iridiscencia. A. *Tauroma casta* Boheman (Chrysomelidae). B. *Eumolpus surinamensis* (Fabricius) (Chrysomelidae). C. *Howdenipa gloriosa* Ratcliffe (Cetoniinae). D. *Chrysophora chrysochlora* (Latreille) (Cetoniinae). E. *Plusiotis argenteola* Bates (Cetoniinae). F. *Macraspis lucida* (Olivier) (Cetoniinae). G. *Euchroma gigantea* (Linnaeus) (Buprestidae). H. *Chrysochroa chinensis* (Laporte y Gory) (Buprestidae) Asia. I. *Calleida* sp. (Carabidae) (Fuente: Julián Salazar). / Some current Coleoptera with iridescence. A. *Tauroma casta* Boheman (Chrysomelidae). B. *Eumolpus surinamensis* (Fabricius) (Chrysomelidae). C. *Howdenipa gloriosa* Ratcliffe (Cetoniinae). D. *Chrysophora chrysochlora* (Latreille) (Cetoniinae). E. *Plusiotis argenteola* Bates (Cetoniinae). F. *Macraspis lucida* (Olivier) (Cetoniinae). G. *Euchroma gigantea* (Linnaeus) (Buprestidae). H. *Chrysochroa chinensis* (Laporte y Gory) (Buprestidae) Asia. I. *Calleida* sp. (Carabidae) (Source: Julián Salazar).

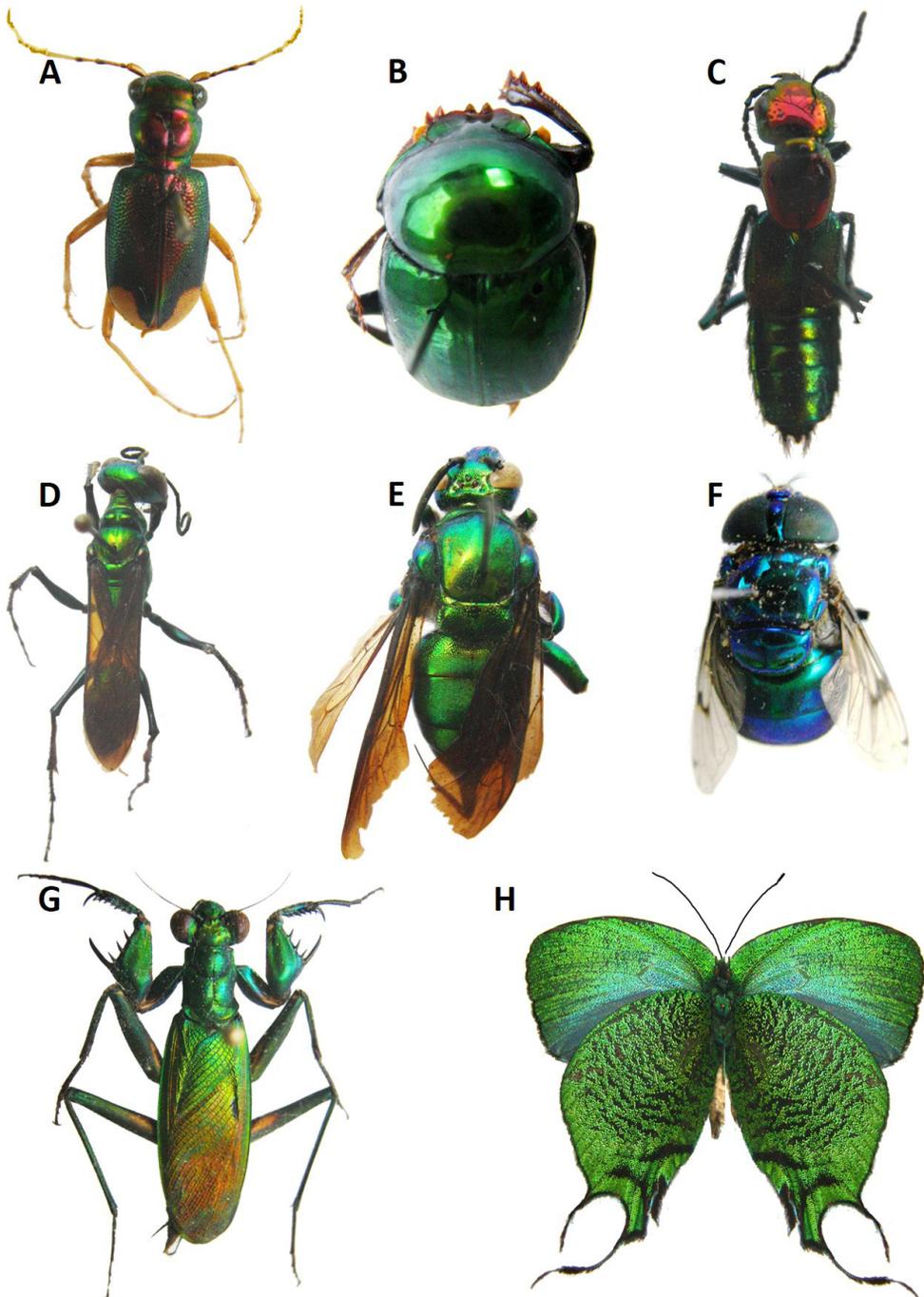


Figura 5. Otros especímenes actuales con iridiscencia. A. *Tetracha sobrina* Deyer (Cicindelidae). B. *Canthon indigaceus chevrolati* Harold (Scarabaeidae). C. *Phanopilus* sp. (Staphylinidae). D. *Ampulex angusticollis* Spinola (Ampulicidae). E. *Exaerete dentata* Linnaeus (Apidae). F. *Copestylum* sp. (Syrphidae). G. *Metalliticus splendidus* Westwood (Mantidae). H. *Arcas imperialis* (Cramer) (Lycaenidae) (Fuente: Julián Salazar). / Other current specimens with iridescence. A. *Tetracha sobrina* Deyer (Cicindelidae). B. *Canthon indigaceus chevrolati* Harold (Scarabaeidae). C. *Phanopilus* sp. (Staphylinidae). D. *Ampulex angusticollis* Spinola (Ampulicidae). E. *Exaerete dentata* Linnaeus (Apidae). F. *Copestylum* sp. (Syrphidae). G. *Metalliticus splendidus* Westwood (Mantidae). H. *Arcas imperialis* (Cramer) (Lycaenidae) (Source: Julián Salazar).

Agradecimientos

Gracias al personal del Museo de Historia Natural de la Universidad de Caldas (Colombia) por facilitar especímenes para ilustrar este trabajo, exceptuando a *Metallyticus splendidus* que está depositado en la colección de Julián A. Salazar (Colombia). Gracias a José Omar López, José I. Vargas, César A. Salazar (QEPD) y Luis Carlos Pardo-Locarno por la consecución de material adicional. Las láminas fueron preparadas por Greg Nielsen y Cristóbal Ríos. Otras colecciones consultadas fueron las del Museo Entomológico Francisco Luis Gallego, Universidad Nacional de Medellín y la colección de insectos del programa de Agronomía de la Universidad de Caldas asistidas por John Albeiro Quiroz y Misael Salgado respectivamente (todas de Colombia).

Literatura Citada

- Acevedo, E. (1997)** Aspectos básicos sobre morfología y fisiología de Insectos. Editorial Universidad de Caldas, Manizales, Colombia. 291 pp.
- Andersen, S.O. (1989)** Enzymatic activities involved in incorporation of N-acetyldopamine into insect cuticle during sclerotization. *Insect Biochemical*, 19: 375-382.
- Anderson, T. y Richards, A. (1942)** An electron microscope study of some structural colors of insects. *Journal of Applied Physics*, 13(12): 748-758.
- Balint, Z., Vertesy, Z. y Biro, L.P. (2005)** Microstructures and nanostructures of high Andean *Penaincisalia* lycaenid butterfly (Lep.: Lycaenidae) description and interpretation. *Journal of Natural History*, 39(31): 2935-2952.
- Baly, J.S. y Champion, G.C. (1885-1894)** Insecta, Coleoptera-Phytophaga. Biologia Centrali-Americana, VI, part II (ed. Godman, F.D & Salvin O.), pp. 131-132, pl. 5. Leopold Classic Library, London, UK.
- Bates, H.W. (1883)** Insecta, Coleoptera. Biologia Centrali-Americana, I, part I (ed. Godman, F.D & Salvin O.), pp. 203-215, pl. 9. Leopold Classic Library, London, UK.
- Biró, L.P., Bálint, Z., Kertész, K., Vértsey, Z., Márk, G.I., Horváth, Z.E., Balázs, J., Méhn, D., Kiricsi, I., Lousse, V. y Vignerón, J. (2003)** Role of photonic-crystal-type structures in the thermal regulation of a Lycaenid butterfly sister species pair. *Physical Review E*, 67(2): 1-7.
- Blum, M.S. (1985)** Fundamental of insect physiology. Wiley-Interscience, New York, USA. 598 pp.
- Brues, C., Melander, A. y Carpenter, F.M. (1954)** Classification of Insects. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College*, 108: 1-913.
- Cameron, P. (1889)** Insecta, Hymenoptera. Biologia Centrali-Americana, II (ed. Godman, F.D & Salvin O.), pp. 37, pl. 3. Leopold Classic Library, London, UK.
- Carpenter, F.M. (1992)** Arthropoda, superclass Hexapoda, Coleoptera-Polyphaga. Treatise on Invertebrate Paleontology (ed. Kaesler, R.), pp. 279-337. Geol. Soc. Amer., Kansas University, USA.
- Chalumeau, F. y Brochier, B. (2001)** Une forme fossile nouvelle de Chiasognathinae: *Protognathinus spielbergi* (Col. Lucanidae). *Lambillionea*, 101: 593-595.
- Doucet, S.M. y Meadows, M.G. (2009)** Iridescence: a funtional perspective. *Journal of the Royal Society Interface*, 6: S115-S132.
- Douglas, J.M., Cronin, T.W., Chiou, T.H. y Dominy, N.J. (2007)** Light habitats and the role of polarized iridescence in the sensory ecology of neotropical nymphalid butterflies (Lepidoptera: Nymphalidae). *Journal of Experimental Biology*, 210: 788-799.
- Ebihara, R., Hashimoto, H., Kano, J., Fujii, T. y Yoshioka, S. (2018)** Cuticle network and orientation preference of photonic crystals in the scales of the weevil *Lamprocyphus augustus*. *Journal of Royal Society Interface*, 15: 1-8.

- Fox, D.L. (1976)** Animal Biochromes and Structural Colours. University of California Press. Berkeley, USA. 453 pp.
- Galusha, J.W., Richey, L.R., Gardner, J.S., Cha, J.N. y Bartl, M.H. (2008)** Discovery of a diamond-based photonic crystal structure in beetle scales. *Physical Review E*, 77(5): 1-4.
- Grimaldi, D. y Engel, M.S. (2005)** Evolution of the Insects. W. Press. Cambridge, USA. 755 pp.
- Hackman, R.H. (1986)** The chemical nature of the outer epicuticle from *Lucilia cuprina* larvae. *Insect Biochemical*, 16: 911-916.
- Hooke, R. (1665)** Micrographia: or some physiological descriptions of minute bodies made by magnifying glasses. Royal Society. London, UK. 256 pp.
- Jacoby, M. (1882)** Coleoptera.-Phytophaga. *Biologia Centrali-Americana*, VI, part I (ed. Godman, F.D & Salvin O.) pp. 172-173. Leopold Classic Library, London, UK.
- Kerkut, G.A. y Gilbert, L.I. (1985)** Comprehensive Insect Physiology Biochemistry and Pharmacology. Pergamon Press. Oxford, UK. 710 pp.
- Kertesz, K., Balint, Z., Vertesy, Z., Mark, C., Lousse, V., Vigneron, J.P., Rassart, M. y Biro, L.P. (2006)** Gleaming and dull surface texture from photonic crystal type nanostructure in the butterfly *Cyanophrys remus* (Lep.: Lyc.). *Physical Review*, 74: 219-222.
- Kinoshita, S. y Yoshioka, S. (2005)** Structural colors in nature: The role of regularity and irregularity in the structure. *ChemPhysChem*, 6(8): 1442-1459.
- Kjernsmo, K., Whitney, H.M., Scott-Samuel, N.E., Hall, J.R., Knowles, H., Talas, L. y Cuthill, I.C. (2020)** Iridescence as Camouflage. *Current Biology*, 30: 551-555.
- Klots, A. (1966)** Vida y costumbre de las mariposas. Editorial Juventud. Barcelona, España. 204 pp.
- Koon, D.W. y Crawford, A.B. (2000)** Insect thin films as sun blocks, not solar collectors. *Applied Optics*, 39: 2496-2498.
- Land, M.F. (1972)** The physics and biology of animal reflectors. *Progress in Biophysics and Molecular Biology*, 24: 75-106.
- Large, M. (2012)** Optical biomimetics: materials and applications. Woodhead Publishing Limited. Philadelphia, USA. 240 pp.
- Lewis, H.L. (1975)** Las Mariposas del Mundo, Omega, Barcelona, España. 312 pp.
- Martínez, C. (2005)** Introducción a los escarabajos Carabidae (Coleóptera) de Colombia. Instituto Alexander von Humboldt. Bogotá, Colombia. 546 pp.
- MacLeod, H.A. (2001)** Thin-Film Optical Filters. Institute of Physics Publishing. London, UK. 641 pp.
- Mora, C.J. (2017)** Iridiscence in biological species: the jewel beetle (*Euchroma gigantea*) and the gold-tail hummingbird (*Hylocharis eliciae*) cases. Tesis de Maestría, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia. 43 pp.
- Nassau, K. (1983)** The Physics and Chemistry of Colour. John Wiley and Sons. New York, USA. 454 pp.
- Newton, I. (1704)** Opticks: or a treatise of the reflexions, refractions, inflexions and colours of light. Royal Society. London, UK. 218 pp.
- Niimi, T. y Ando, T. (2021)** Evo-devo of wing color patterns in beetles. *Current Opinion in Genetics & Development*, 69: 97-102.
- Parker, A. (1998)** The diversity and implications of animal structural colours. *Journal of Experimental Biology*, 201: 2343-2347.
- Parker, A. (2000)** 515 million years of structural color. *Journal of Optics A: Pure and Applied Optics*, 2: 15-28.
- Parker, A., McKenzie, D.R. y Large, M.C.J. (1998)** Multilayer reflectors in animals using green and gold beetles as contrasting examples. *Journal of Experimental Biology*, 201: 1307-1313.

- Ponomarenko, A.G. (2003)** Ecological evolution of beetles (Insecta: Coleoptera). *Acta Zoologica Cracoviensia*, 46(suppl.– Fossil Insects): 319-328.
- Resh, V. y Cardé, R. (2003)** Encyclopedic of Insects. Academic Press. Berkeley, CA, USA. 1295 pp.
- Rincón-Celis, R., Bernal-García, D., Vinck-Posada, H. y Colorado, G. (2015)** Simulación en FDFD para describir el fenómeno de iridiscencia en los élitros del *Euchroma gigantea*. *Momento Revista de Física*, 51: 16-30.
- Rosado, L. y Salazar, J.A. (2005)** Coleóptera III. Sobre algunas localidades colombianas para conocer y estudiar a *Acrocinus longimanus* (L.) y *Euchroma gigantea* (L.) (Coleóptera: Cerambycidae, Buprestidae). *Boletín Científico del Centro de Museos de la Universidad de Caldas*, 9: 139-153.
- Seago, A.E., Oberprieler, R. y Saranathan, V.K. (2019)** Evolution of insect iridescence: origins of three-dimensional photonic crystals in weevils (Coleoptera: Curculionoidea). *Integrative and Comparative Biology*, 59: 1664-1672.
- Seago, A.E., Brady, P., Vigneron, J.P. y Schultz, T.D. (2009)** Gold bugs and beyond: a review of iridescence and structural colour mechanisms in beetles (Coleoptera). *Journal Royal Society Interface*, 6: 165-184.
- Schmidt, W.J. (1930)** Submikroskopischer Bau und Färbung des Chitins. *Wanderversammlung Deutscher Entomologen in Giessen*, 1929: 100-103.
- Snodgrass, R.E. (1935)** Principles of Insect Morphology. McGraw-Hill. London, UK. 667 pp.
- Srinivasarao, M. (1999)** Nano-Optics in the Biological World: Beetles, Butterflies, Birds, and Moths. *Chemical Reviews*, 99(7): 1935-1962.
- Vigneron, J., Kertesz, K., Vertesy, Z., Lousse, V., Balint, Z. y Biro, L.P. (2008)** Correlated diffraction, fluorescence and iridiscence of male butterfly *Troides magellanus* (Lep.: Pap.) *Physical Review*, 78: 219-223.
- Villalobos-Moreno, A., Agudelo, J.C. y Arrieta, D. (2011)** Histología de *Apis mellifera* Linnaeus, 1758 (Hymenoptera) como aporte entomológico, Parte I: regiones corporales, organización anatómica e integumento. *Boletín Científico del Centro de Museos de la Universidad de Caldas*, 14(2): 201-214.
- Vítolo, A. (2004)** Guía para la identificación de los escarabajos tigre (Coleoptera: Cicindelidae) de Colombia. Instituto Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia, 198 pp.
- White, T.E. (2018)** Illuminating the evolution of iridescence. *Trends in Ecology & Evolution*, 33: 374-375.
- Young, T. (1804)** Experimental demonstration of the general law of the interference of light. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 1-16.
- Zaballos, J.P. y García-Moreno, A. (2009)** Modelos adaptativos en Zoología (Manual de prácticas) 4. Color. *Reduca Serie Zoología*, 2(2): 44-53.

