

SISTEMA VISUAL EN EL COLIBRÍ AUSTRAL (*SEPHANOIDES SEPHANIODES*) Y EL PICAFLOR CORDILLERANO (*OREOTROCHILUS LEUCOPLEURUS*): ELECTORRETINOGRAFIA Y COLORACIÓN

Gonzalo Herrera¹, María José Fernández², Nélida Pohl³, Marcelo Díaz¹, Francisco Bozinovic² & Adrián Palacios^{1,4}

¹Centro de Neurociencia de Valparaíso, Departamento de Fisiología, Facultad de Ciencias, Universidad de Valparaíso, P. O. 5030, Valparaíso, Chile.

²Centro de Estudios Avanzados en Ecología & Biodiversidad, Departamento de Ecología, Facultad de Ciencias Biológicas, Pontificia Universidad Católica de Chile, Santiago, Chile.

³Department of Ecology and Evolutionary Biology, University of California, Irvine, California.

Abstract. – Visual system in the Green-backed Firecrown (*Sephanoides sephaniodes*) and the White-sided Hillstar (*Oreotrochilus leucopterus*): electroretinography and color. – Most avian groups have trichromatic and tetrachromatic color vision. Since some flowers are known to exhibit UV-specific color patterns, UV vision might be important in identifying them as food resources. Previous studies indicated that some trochilids have four cone types, with the corresponding visual pigments, including one which is sensitive to ultraviolet light (325–360 nm). However, in a few hummingbird species, a high preference for red color has been reported. Therefore, there is no consensus in the color mechanism that participates in food selection. Here, we study the electroretinograms (ERG) from five (male and female) Green-backed Firecrowns (*Sephanoides sephaniodes*) and one White-sided Hillstar (*Oreotrochilus leucopterus*). These hummingbirds are most sensitive to approximately 560 nm and have low UV sensitivity. Most flowers on which these hummingbirds forage are yellow, orange and red, with low UV reflectance. Their spectral sensitivity is tied to their double and single cones and their oil droplets which act as color filters. Present results suggest that the mechanisms of spectral sensitivity of these trochilids may possibly have co-evolved with the green-red spectral reflectance of the flowers on which they forage.

Resumen. – La mayoría de los grupos de aves tienen visión tricromática o tetracromática de los colores. Algunas flores son conocidas por exhibir patrones específicos en el ultravioleta (UV), por lo cual la visión UV puede tener una gran importancia en su reconocimiento como recursos alimenticios. Estudios previos han indicado que algunos trochilidos tienen cuatro tipos de conos, con diferentes tipos de pigmentos visuales, uno de los cuales con sensibilidad en el UV (325–360 nm). Sin embargo, también se ha descrito la preferencia al rojo en algunos picaflores, por lo tanto no hay un consenso en el mecanismo cromático que podría participar en ellos para la selección de alimento. Aquí, presentamos un estudio de electroretinografía (ERG) en cinco (machos y hembras) Colibríes australes (*Sephanoides sephaniodes*) y un Picaflor cordillerano (*Oreotrochilus leucopterus*). Nuestros resultados muestran un máximo de sensibilidad en 560 nm y baja sensibilidad en el UV. La mayoría de las flores visitadas por estas especies son amarillas, naranjas, y rojas, con baja reflectancia en el UV. Su sensibilidad espectral parece asociada a la participación de conos dobles y sus gotas lipídicas que actúan como filtros de colores. Los presentes resultados sugieren que los

⁴Correspondencia: Adrián Palacios. E-mail: adrian.palacios@ucl

mecanismos de sensibilidad espectral de esos trochilidos podrían haber co-evolucionado con la mayor reflectancia espectral en los verdes-rojos de las flores de las cuales se alimentan. *Aceptado el 29 de Septiembre de 2003.*

Key words: Electroretinogram, hummingbirds, *Sephanooides sephanioides*, *Oreotrochilus leucopleurus*, color vision, spectral reflectance.

INTRODUCCIÓN

El sistema visual en aves alcanza el más alto grado de desarrollo y de sofisticación. La retina diurna de aves contiene al menos cuatro tipos de conos, simples y dobles, con sensibilidad en los rojos, verdes, azules y ultravioleta (Varela *et al.* 1993). Los conos dobles predominan en la retina de aves y su importancia se ha asociado con la detección de luz polarizada o la orientación a través del campo magnético de la tierra y, recientemente, con la codificación de la intensidad (Osorio *et al.* 1999). Los conos de aves poseen una variedad de carotenoides (o gotas lipídicas) asociados al segmento interno. Las gotas lipídicas actúan como filtros cromáticos (pasa alto) selectivos, con propiedades ópticas que reflejan el tipo y la concentración de carotenoide que contiene (Goldsmith *et al.* 1984, Vorobyev 2003). Estos filtros son muy relevantes para establecer los mecanismos implicados en la visión de colores, puesto que modulan la absorbancia espectral del pigmento visual, e.g., desplazando el máximo de sensibilidad hacia regiones de mayor longitud de onda, o induciendo la separación entre conos con máximos de absorción contiguos. La distribución de los diferentes tipos de conos (con sus respectivas gotas lipídicas) en la retina (mosaico retiniano) parece ajustarse más bien a variables ecológicas y a la distribución del hábitat que con la cercanía filogenética (Hart 2001).

El principal grupo de aves nectarívoras del Neotrópico corresponde a los picaflores (familia Trochilidae), los que presentan adaptaciones únicas que les permiten aprovechar el recurso néctar ofrecido por numerosas

especies de plantas, tanto de zonas tropicales como templadas (Campbell & Lack 1985).

Aunque se ha documentado extensamente la preferencia que presentan estas aves por el color rojo (Pickens 1930, Proctor & Proctor 1978, Faegri & van der Pijl 1979, Proctor *et al.* 1996), no existe consenso respecto a los mecanismos retinianos involucrados en tal elección. Mientras algunos autores sostienen que la preferencia por el color rojo sería innata (Vickery 1995), otros cuestionan esta posibilidad, sugiriendo que existe un aprendizaje mediado por la experiencia a través de colores particulares y recompensa floral (Endress 1996, Meléndez-Ackerman *et al.* 1997). Más aún, poco se sabe del sustrato fisiológico sobre el cual se basan dichas conductas. Por otra parte, se ha documentado la presencia de conos sensibles al UV en algunas especies de picaflores, los mismos que en otras especies de aves participan en la selección de fuentes alimenticias o reconocimiento intra-específico (e.g., Goldsmith, 1980; Bennett *et al.* 1997). Sin embargo, en picaflores se desconoce aún el grado de aporte de la señal de este cono en el desarrollo de tales conductas.

En el presente estudio caracterizamos por electroretinograma (ERG) la sensibilidad espectral del sistema visual de dos especies Neotropicales de picaflores, el Colibrí austral (*Sephanooides sephanioides*) y el Picaflor cordillero (*Oreotrochilus leucopleurus*). Nuestro interés fue correlacionar los resultados del ERG con la caracterización espectral de flores visitadas por ellos y la coloración corporal. Los resultados de la sensibilidad espectral fueron comparados a un modelo predictivo que resulta de la combinación de diferentes conos y sus res-

pectivas gotas lipídicas asociadas.

El Colibrí austral pertenece a la subfamilia (Trochilidae) (Sibley & Ahlquist 1990). Esta especie presenta dimorfismo sexual, siendo el macho de mayor tamaño que la hembra (promedio de 5,7 g y 5,1 g respectivamente). El macho tiene la frente y la corona roja, en cambio la hembra la tiene verdosa. Su distribución abarca desde Chile central hasta tierra del (Goodall *et al.* 1946).

La estrategia de forrajeo del Colibrí austral es altamente territorial (Smith-Ramirez 1993, Smith-Ramirez & Armesto 1998). Las flores que visita son similares a las flores que consumen los demás picaflores (Baker 1975), i.e., usan una predominancia de flores rojas. Las flores visitadas por la especie en la zona central son principalmente *Sophora macrocarpa* (Papilionaceae), *Tristerix aphyllus*, *T. tetrandrus* (Lorantaceae), *Lobelia polyphylla* (Lobeliaceae), *Portieria chilensis* (Zigofilaceae) y *Eucaliptos globulus* (Myrtaceae) (Fernandez *et al.* 2002)

El Picaflor cordillerano habita las praderas de la puna de la cordillera de los Andes, entre los 1500 y 3500 m de altura (Goodall *et al.* 1946). Su rango de distribución en Chile se extiende desde la II Región, hasta Laguna del Laja en la VIII Región (Fjeldsá & Krabbe 1990.) Al igual que el Picaflor de la puna (*Oreotrochilus stellá*), el Picaflor cordillerano presenta dimorfismo sexual donde el macho, de mayor tamaño, presenta una coloración verde iridiscente en la garganta, mientras que la hembra la tiene blanca con pequeñas manchas verdes. Se alimenta del néctar de flores de *Mimulus luteus*, *Tropaeolum polyphyllum*, *Stachys* sp. y *Mutisia* sp., entre otras. La hierba *Mimulus luteus* var. *luteus* (Scrophulariaceae) es una planta anual o perenne que crece en riberas y lugares pantanosos de Chile desde la III hasta la XI regiones. Presenta flores con una corola amarilla cuyo lóbulo inferior central, a menudo, presenta una guía de néctar de color rojo (von Boleen 1995).

MÉTODOS

Los animales fueron capturados con redes de niebla en la región Central de Chile (33°17'S, 71°11'W) (Colibrí austral), y la pre-cordillera (Picaflor cordillerano). Los animales fueron mantenidos en jaulas de 40 x 40 x 40 cm con néctar (concentración de sacarosa de 0,75M, proteína y vitaminas) y agua *ad libitum*. Durante los experimentos electrofisiológicos, la temperatura corporal del animal fue mantenida con una cama termorregulada a 32°C. El electroretinograma (ERG) y los experimentos de caracterización de la coloración fueron realizados antes de las 48 h posterior a la captura.

Electrorretinografía (ERG). La técnica que utilizamos es una variante descrita en otros estudios (Chavez *et al.* 2003). En breve, el ERG fotópico, i.e., en condición de adaptación a la luz, fue realizado en animales anestesiados (75 mg/ml Ketamine y 5,82 mg/ml de Xilazine, un 1µl por gramo corporal). Algunas gotas de anestésico local fueron agregadas localmente al ojo (1% Lidocaine + 1% Atropina).

Registro y análisis. La función de sensibilidad espectral fue establecida a través de la amplitud de la onda b del ERG. Para cada longitud de onda, se obtuvo valores promediados de 50 y 100 destellos de luz de baja intensidad, determinando de esta manera la sensibilidad a partir de $S_{dt} = r_{peak}/I$; donde I es el flujo de fotones, y r_{peak} es el máximo de la onda b.

Para ajustar la función observada, utilizamos plantillas que describen el espectro de acción de fotorreceptores de vertebrados (Palacios *et al.* 1996) y espectros de absorción de carotenoides. No se conoce con precisión los diferentes conos presentes en la retina de las especies que estudiamos; sin embargo, existen varias razones para suponer que su distribución es bastante conservada a través de los diferentes grupos de aves. Para el análisis

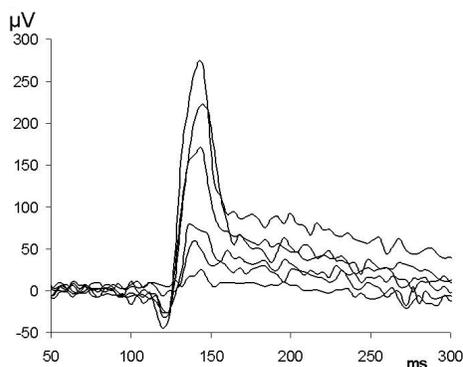


FIG. 1. Familia de respuestas de ERG en el Picaflor cordillerano frente a destellos de 10 ms a 560 nm de luz monocromática de intensidad creciente. Cada curva resulta del promedio de 50 ensayos. La intensidad de cada estímulo fue: 2,3, 11,4, 22,7, 57,1, 114 y 228 fotones μm^{-2} , respectivamente.

sis de nuestros resultados, utilizamos la combinación de conos y gotas lipídicas propuesta por Goldsmith & Buttler (2003). El pigmento P445 está asociado a galloxantina, el P508 a zeaxantina, el P565 a astaxantina, y P365 tiene una gota transparente. También probamos la posibilidad que la sensibilidad espectral del ERG estuviera explicada por la función dominante de los conos dobles.

Reflectancia espectral. La reflectancia, la fracción de luz incidente que es reflejada, fue caracterizada con un espectrofotómetro S2000 (Ocean Optics) entre 250 y 750 nm. Las señales fueron adquiridas a través de una tarjeta (A/D) (National Instruments, DAQCard-700, 12-bit 100ks) inserta en un computador portátil. Un estándar blanco de reflectancia (Spectralon™ 99%) fue utilizado como referente de calibración. Para detalles de la técnica ver Chavez *et al.* (2003). Las medidas de reflectancia son muy sensibles al ángulo de incidencia y de medida de la luz, por lo cual la fibra de sílica fue posicionada normal a la preparación. El área de colección de luz fue de 0,1–0,4 cm^2 . Para la reflectancia corporal, se tomaron

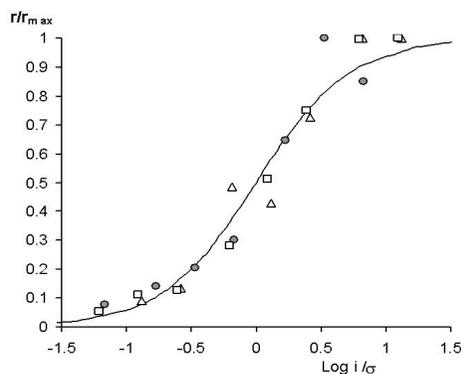


FIG. 2. Función energía-respuesta normalizada para el Picaflor cordillerano (círculos llenos; $N = 1$) y el Colibrí austral (triángulo y cuadrados; $N = 2$). La línea continua es el mejor ajuste con la función Michaelis-Menten: $r/r_{\text{max}} = I^n / (I^n + \sigma^n)$, con $\sigma = 63$ fotones μm^{-2} y $n = 1,2$.

muestras para la región dorsal y ventral. Las flores visitadas por el Colibrí austral y el Picaflor cordillerano fueron caracterizadas utilizando el mismo protocolo. Todas las medidas fueron realizadas en condiciones controladas de laboratorio.

RESULTADOS

La Figura 1 muestra la respuesta representativa del ERG para el Picaflor cordillerano, frente a estímulos monocromáticos (560 nm) de intensidades crecientes. La Figura 2 representa la función intensidad-respuesta de ambas especies. El mejor ajuste se logró con la función de tipo Michaelis-Menten. Se observa que el aumento de la intensidad conlleva un aumento del ERG hasta alcanzar un máximo sostenido. Las Figuras 3A y 3B ilustran las funciones de sensibilidad espectral para un Picaflor cordillerano y cinco Colibríes australes, respectivamente. El ajuste de la sensibilidad espectral (círculos) por medio de conos simples no fue concluyente. Un mejor ajuste se logró combinando la contribución de conos dobles y, en menor proporción, la

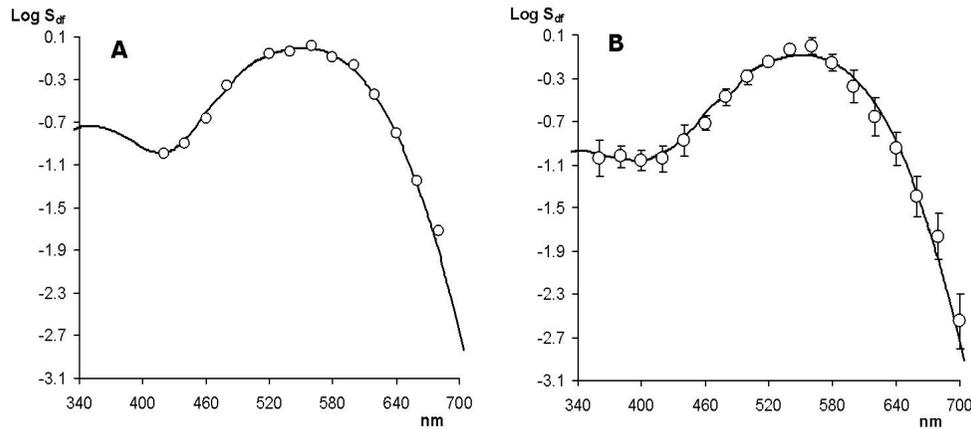


FIG. 3. Sensibilidad espectral en el Picaflor cordillerano (A; N = 1) y el Colibrí austral (B; N = 5). Círculos son los valores observados. Las barras en B representan la desviación estándar. La línea continua es el ajuste utilizando un modelo basado en la combinación de conos dobles y dos otros conos simples (ver texto).

de algunos conos simples (línea continua, Figs 3A y 3B). Particularmente sensible para este ajuste fue la región de los azules donde la sensibilidad del ERG para las dos especies fue baja.

En este modelo, el pigmento visual P365 nm (máximo de sensibilidad en 365 nm) fue asociado a una gota transparente, el P445 a galloxantina, el P508 a zeaxantina, y el P565 a astaxantina. El miembro principal del cono doble contiene diferentes mezclas de galloxantina y ϵ -caroteno, mientras que el miembro accesorio no posee gotas lipídicas (Goldsmith & Buttler 2003). El mejor ajuste se logro con la siguiente proporción (Fig. 3A): conos simples: P445 8%, P508 17%, P560 8%; conos dobles P560 (principal) 33% y P560 (accesorio) 33%. La proporción en la Figura 3B es: P445 9%, P508 19%, P560 2%; dobles P560 (principal) 35% y P560 (accesorio) 35%. Para este modelo, la absorción del medio ocular se asumió transparente en el UV cercano (Hart *et al.* 1999). Nuestros resultados concuerdan con la hipótesis que la sensibilidad a la intensidad esta asociada a la respuesta de

conos dobles, mayoritariamente (Osorio *et al.* 1999).

La Figura 4A corresponde a la reflectancia de las flores visitadas por estos respectivos animales: *Mimulus luteus* para el Picaflor cordillerano (Fig. 4A), y *Phycella bicolor* (azucena del diablo), *Sphacele salviae* (salvia blanca), *Eucalyptus globulus*, *Hibiscus hibiscus*, *Abutilones* (rojos y amarillos) para el Colibrí austral (Fig. 4B). La Figura 4C corresponde a la reflectancia corporal para el Colibrí austral. No se realizaron medidas en el Picaflor cordillerano. Es interesante notar que la corona del Colibrí austral macho es altamente iridiscente, y la intensidad de la coloración roja varía con el grado de incidencia de la iluminación. Por otra parte, la intensidad en la región ventral del plumaje es ligeramente mayor que en la región dorsal. Por otro lado, la reflectancia de las flores visitadas muestra predominancia de colores rojos. Solo la flor de *Eucalyptus globosus* tiene mayor de reflectancia en la región UV.

En el contexto de estos resultados, y a falta de experimentos conductuales en estas especies, es interesante hacer notar la buena correlación entre la mejor sensibilidad en la

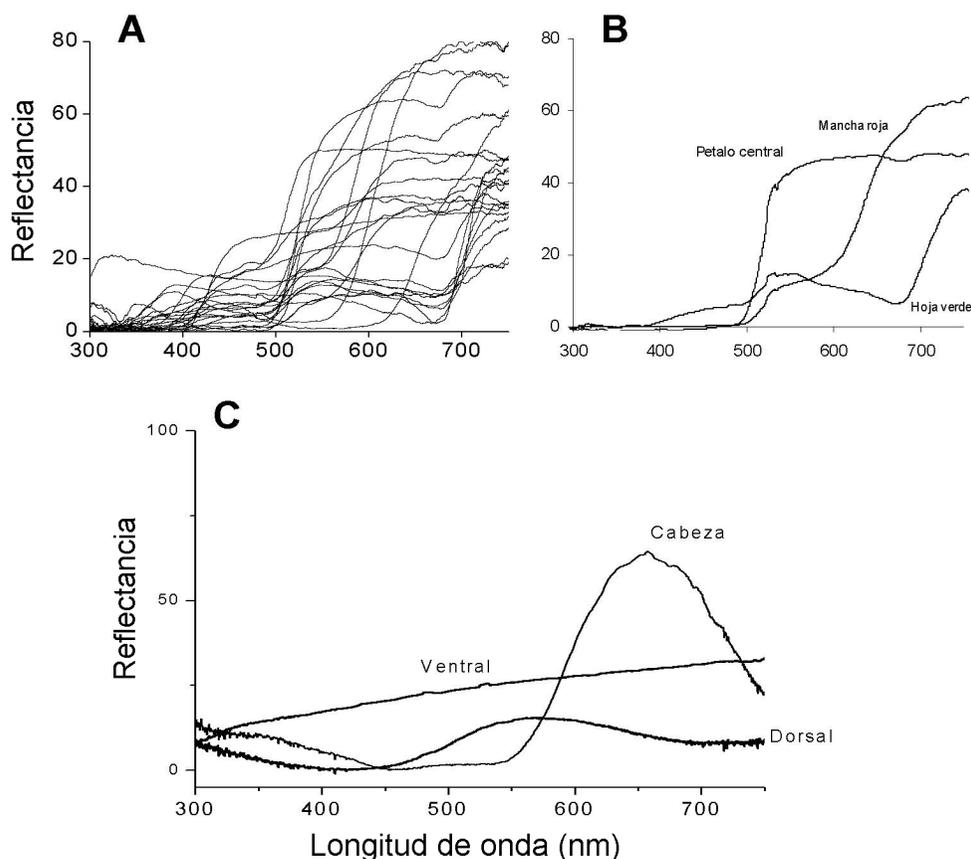


FIG. 4. Espectro de reflectancia (% de luz incidente que es reflejada) de flores visitadas por (A) el Picaflores cordillerano y (B) el Colibrí austral, y (C) reflectancia corporal para la región ventral, dorsal y la corona en la cabeza del macho del Colibrí austral. Esta última zona es iridiscente y la intensidad de la coloración roja varía con el grado de incidencia de la iluminación.

región de los verdes-rojos en estos picaflores y la dominancia de estos mismos tanto en el plumaje de las aves como en las flores visitadas. Sin embargo, el máximo de emisión en 650 nm de la corona del macho no parece corresponder a una zona para la cual el ojo del Colibrí austral este altamente sintonizada, al menos, para la detección del brillo. Sin embargo, podría existir una mucho mejor correlación si se postula, en cuanto a la discriminación cromática, la participación del cono simple P560 asociado a su gota lipídica. Futu-

ros experimentos de conducta podrían dar cuenta de esta relación.

Consideraciones ecológicas. El papel ecológico de la visión de colores debe estudiarse en el contexto de la importancia conductual para el animal (Palacios & Bozinovic 2003). En la retina, la distribución de las gotas lipídicas varía según la especie (Martin & Muntz 1978, Budnik *et al.* 1984, Jane & Bowmaker 1988). Partridge (1989) muestra que el nicho ecológico (herbívoro, pescador, etc.) es más rele-

vante que la predicción que podría extraerse de la pura relación filogenética entre las especies.

La presencia de un pigmento UV podría constituir una variable que varía con el nicho ecológico, e.g., co-evolucionar con la diseminación de semillas de frutos (Burkhardt 1982). El plumaje de las aves que estudiamos aquí muestra baja reflectancia en el UV y se correlaciona con una baja sensibilidad del ERG al UV. Este resultado podría contrastar con los relatados por Chen *et al.* (1986) donde describen la presencia de conos con sensibilidad UV en 15 especies de aves, incluyendo al Colibrí gorgirubí (*Archilochus colubris*). Por otro lado, Goldsmith (1980) da cuenta de una buena discriminación en el UV en tres especies de picaflores: Colibrí gorginegro (*Archilochus alexandra*), Colibrí gorgiazul (*Lampornis clemenciae*), y Colibrí magnífico (*Eugenes fulgens*). Sin embargo, la sensibilidad espectral de la onda-b en nuestros experimentos, y según nuestro modelo, parece corresponder a la codificación de intensidad, y se explicaría principalmente por la respuesta de conos dobles.

Quedaría por determinar en las especies estudiadas aquí el significado conductual de diferentes categorías cromáticas y maneras que estas podrían relacionarse con la detección de alimentos, interacción y reconocimiento social etc.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Timothy Goldsmith y Luis Felipe Berninzon, por compartir con nosotros los datos tabulados de los espectros de carotenoides que se encuentran en aves, y por la identificación de flores visitadas por picaflores. FONDEYCT #1000396.

REFERENCIAS

Baker, H. G. 1975. Sugar concentration in nectar

from hummingbird flowers. *Biotropica* 7: 37–40.

Bennett, A. T., I. C. Cuthill, J. C. Partridge, & K. Lunau. 1997. Ultraviolet plumage colors predict mate preferences in starlings. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 94: 8618–8621.

Budnik, V., J. Mpodozis, F. J. Varela, & R. Maturana. 1984. Regional specialization of the quail retina: ganglion cell density and oil droplet distribution. *Neurosci. Lett.* 51: 145–150.

Burkhardt, D. 1982. Birds, berries and UV: A note on some consequences of UV vision in birds. *Naturwissenschaften* 69: 153–157.

Campbell, B., E. Lack. 1985. A dictionary of birds. Buteo Books, Vermillion, South Dakota.

Chavez, A. E., F. Bozinovic, L. Peichl, & A. G. Palacios. 2003. Retinal spectral sensitivity, fur coloration, and urine reflectance in the genus *Ocotodon* (Rodentia): Implications for visual ecology. *Investig. Ophthalmol. Vis. Sci.* 44: 2290–2296.

Chen, D. M., & T. H. Goldsmith. 1986. Four spectral classes of cone in the retinas of birds. *J. Comp. Physiol. A* 159: 473–479.

Endress, P. K. 1996. Diversity and evolutionary biology of tropical flowers. Cambridge Univ. Press, Cambridge, Massachusetts.

Faegri, K., & van der Pijl. 1979. The principles of pollination ecology. Pergamon Press, Oxford, UK.

Fernandez, M. J., M. López-Calleja, & F. Bozinovic. 2002. Interplay between the energetics of foraging and thermoregulatory costs in Green-backed Firecrown hummingbird *Sephaniodes sephaniodes*. *J. Zool. Lond.* 258: 319–326.

Fjeldsã, J., & N. Krabbe. 1990. Birds of the high Andes. Zoological Museum, Univ. of Copenhagen, Svendborg, Denmark.

Goldsmith, T. H., & B. K. Butler. 2003. The roles of receptor noise and cone oil droplets in the photopic spectral sensitivity of the Budgerigar, *Melopsittacus undulatus*. *J. Comp. Physiol. A. Sens. Neural Behav. Physiol.* 189: 135–142.

Goldsmith, T. H., J. S. Collins, & S. Licht. 1984. The cone oil droplets of avian retinas. *Vision Res.* 24: 1661–1671.

Goldsmith, T. H. 1980. Hummingbirds see near ultraviolet light. *Science* 207: 786–788.

Goodall, J. D., A. W. Johnson, & R. A. Philippi.

1946. Las aves de Chile. Platt Establecimientos Gráficos, Buenos Aires, Argentina.
- Hart, N. S., J. C. Partridge, & I. C. Cuthill. 1999. Visual pigments, cone oil droplets, ocular media and predicted spectral sensitivity in the domestic turkey (*Meleagris gallopavo*). *Vision Res.* 39: 3321–3328.
- Hart, N. S. 2001. The visual ecology of avian photoreceptors. *Prog. Ret. Eye Res.* 20: 675–703.
- Jane, S. D., & J. K. Bowmaker. 1988. Tetrachromatic colour vision in the duck (*Anas platyrhynchos* L.): Microspectrophotometry of visual pigments and oil droplets. *J. Comp. Physiol. A* 162: 225–235.
- Martin, G. R., & W. R. Muntz. 1978. Spectral sensitivity of the red and yellow oil droplet fields of the pigeon (*Columba livia*). *Nature* 274: 620–621.
- Melendez-Ackerman, E., D. R. Campbell, & N. M. Waser. 1997. Hummingbird behavior and mechanisms of selection on flower color in *Ipomopsis*. *Ecology* 78: 2532–2541.
- Osorio, D., M. Vorobyev, & C. D. Jones. 1999. Colour vision of domestic chicks. *J. Exp. Biol.* 202: 2951–2959.
- Palacios, A. G., & F. Bozinovic. 2003. An “enactive” approach to integrative and comparative biology: thoughts on the table. *Biol. Res.* 36: 101–105.
- Palacios, A. G., T. H. Goldsmith, & G. D. Bernard. 1996. Sensitivity of cones from a cyprinid fish (*Danio aequipinnatus*) to ultraviolet and visible light. *Vis. Neurosci.* 13: 411–421.
- Partridge, J. C. 1989. The visual ecology of avian cone oil droplets. *J. Comp. Physiol. A* 165: 415–426.
- Pickens, A. L. 1930. Favorite colors of hummingbirds. *Auk* 47: 346–352.
- Proctor, J., & S. Proctor. 1978. Color in plants and flowers. Everest House Publishers, New York, New York.
- Proctor, M., P. Yeo, & A. Lack. 1996. The natural history of pollination. Timber Press, Portland, Oregon.
- Sibley, C. G., & J. E. Ahlquist. 1990. Phylogeny and classification of birds. A study in molecular evolution. Yale Univ. Press, New Haven, Connecticut.
- Smith-Ramirez, C. 1993. Los picaflores y su recurso floral en el bosque templado de la Isla de Chiloe, Chile. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 66: 65–73.
- Smith-Ramirez, C., & J. A. Armesto. 1998. Nectivoria y polinización por aves en *Embothrium coccineum* (Proteacea) en Chiloe, Chile. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 71:51–63.
- Varela F. J., A. G. Palacios, & T. H. Goldsmith. 1993. Color vision of birds. Pp. 76–98 in Zeigler, H. P., & H.-J. Bischof (eds.). Vision, brain, and behavior in birds. MIT Press, Cambridge, Massachusetts.
- von Bohlen, C. 1995. El género *Mimulus* L. (Scrophulariaceae) en Chile. *Gayana Bot.* 52: 7–28.
- Vorobyev, M. 2003. Coloured oil droplets enhance colour discrimination. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 270: 1255–1261.