



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE  
MÉXICO



FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES  
IZTACALA

**“ESTUDIO COMPARATIVO DE LOS  
OJOS COMPUESTOS DEL ORDEN  
ODONATA ENTRE ADULTOS Y  
NÁYADES DE DIFERENTES ESPECIES”**

**T E S I S**

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE :

**B I Ó L O G A**

P R E S E N T A :


**Viridiana Liset Rojas Frias**

**DIRECTORA DE TESIS:**  
Ma. del Pilar Villeda Callejas

**SINODALES:**  
M. en C. Ana Lilia Muñoz Viveros  
M. en C. Carmen Álvarez Rodríguez  
M. en C. Ma. del Pilar Villeda Callejas  
Biol. Héctor Barrera Escorcía  
M. en C. Pablo Ruíz Puga



LOS REYES IZTACALA, ESTADO DE MÉXICO, 2013.

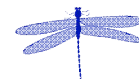


***“LA EXCELENCIA  
CONSISTE EN  
COMENZAR EN  
PEQUEÑO Y  
PENSAR EN  
GRANDE”***



## **DEDICATORIA**

Tengo la grata satisfacción de brindar el presente trabajo a la Maestra Pilar, ya que al fin tenemos el resultado de un ambicioso proyecto que sé, representa mucho para Usted.



## AGRADECIMIENTOS

A la Universidad Nacional Autónoma de México, por haberme abierto las puertas y a todos los profesores de la carrera en la FES Iztacala por brindarme el conocimiento necesario durante mi formación para convertirme en Bióloga.

A las escépticas que dudaron de mí pero que siempre serán una parte importante: MI FAMILIA. Gracias, en serio muchas gracias por todo lo que he recibido de Ustedes.

Agradezco especialmente a mi tutora principal, la M. en C. Ma. del Pilar Villeda Callejas por adentrarme en el maravilloso mundo de los odonatos, pero sobre todo, porque se convirtió en mi amiga y madre académica.

Al “Profe.” Héctor Barrera, por su apoyo para enseñarme un poco más sobre microscopía, los trucos para que los procedimientos fueran excelentes y por guiarme con sus sabias recomendaciones en todo este proyecto.

A Pablo, otro buen amigo al que agradezco aquellas amenas tardes de pláticas y consejos para ser una mejor persona.

A todos mis amigos y compañeros de la banda del 04 que no eran grises: Saida, José, Felipe, Selma, Carmen, Manuel, Diana, Wili, Edgar, Adrián... gracias por todos aquellos momentos inolvidables en las clases, las prácticas de campo y esas fiestas de destrucción en las que convivimos siempre felices.

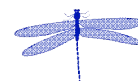
A Tí, por estar conmigo en las buenas y no tan buenas, gracias por lo pasado, lo presente y lo futuro.

A todas aquellas personas que tuvieron algo que ver en la realización de esta tesis, enseñanzas, consejos, aportaciones o simple apoyo moral. Gracias.



# ÍNDICE

<b>DEDICATORIA.....</b>	<b>2</b>
<b>AGRADECIMIENTOS.....</b>	<b>3</b>
<b>1. RESUMEN.....</b>	<b>6</b>
<b>2. INTRODUCCIÓN.....</b>	<b>7</b>
<b>2.1 Generalidades de lo odonatos.....</b>	<b>7</b>
<b>2.2 Morfología.....</b>	<b>8</b>
<b>2.3 Comportamiento reproductivo.....</b>	<b>10</b>
<b>2.4 Ciclo de vida.....</b>	<b>11</b>
<b>2.5 Visión.....</b>	<b>13</b>
<b>2.5.1 Estructura básica del ojo.....</b>	<b>13</b>
<b>3. ANTECEDENTES.....</b>	<b>16</b>
<b>4. JUSTIFICACIÓN.....</b>	<b>19</b>
<b>5. OBJETIVOS.....</b>	<b>19</b>
<b>6. MATERIALES Y MÉTODOS.....</b>	<b>20</b>
<b>7. RESULTADOS.....</b>	<b>21</b>
<b>8. DISCUSIÓN.....</b>	<b>45</b>



<b>9. CONCLUSIÓN.....</b>	<b>50</b>
<b>10.REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....</b>	<b>51</b>



## 1. RESUMEN

Dentro de los insectos, los odonatos son los que presentan los ojos compuestos más grandes, debido a que durante toda su vida ya sea como náyades o como adultos, estos fotorreceptores son fundamentales en su comportamiento territorial-reproductivo y en el alimenticio, al ser grandes depredadores; razón por lo cual es de gran interés conocer a nivel histológico como están conformados estos ojos y las posibles variaciones que se presentan entre especies y en los dos estados de desarrollo.

Se procesaron los ojos utilizando la técnica histológica de rutina. Los cortes histológicos mostraron que los ojos compuestos de náyades y adultos de odonatos están conformados por los mismos componentes celulares, sin embargo, existen variaciones notables, una de ellas son las dimensiones de las omátides. En ambos subórdenes (Anisóptera y Zygoptera), la córnea de los adultos está diferenciada en dos capas, siendo la más externa de mínimo grosor; respecto a las náyades, dichas capas se observan igualmente desarrolladas.

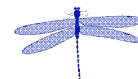
Se encontró la presencia de células corneógenas en todas las especies, pero son más nítidas y mejor definidas en las especies de zigópteros.

Los conos cristalinos en la mayoría de las especies conservan un acomodo homogéneo y su forma es de pirámide invertida. Sin embargo, ***Hetaerina americana*** muestra un acomodo heterogéneo con conos intercalados y de diferentes tamaños.

Todos los organismos presentaron un rábdom delgado y separado por el citoplasma de las células de la retina, las cuales, se pudieron observar en número de seis con ligeras variaciones en su aspecto; estas células se observaron asentadas sobre la membrana basal y por debajo, se encontraron células traqueolares; en ***Aeshna multicolor*** están muy desarrolladas y definidas en comparación con las otras especies.

Las células pigmentarias se observan distribuidas a lo largo de toda la omátide, es importante resaltar que en el caso de las náyades y los adultos de las especies de zigópteros, la pigmentación es más intensa; con respecto a los anisópteros, únicamente se presentó esta característica en la náyade ***Anax junius***.

En todas las especies de anisópteros y zigópteros, se observó un ganglio óptico diferenciado en dos zonas, variando únicamente su grosor.



## 2. INTRODUCCIÓN

### 2.1. Generalidades

Las libélulas y caballitos del diablo son usualmente los insectos más conspicuos cercanos a algún cuerpo de agua dulce durante días soleados y cálidos. Su belleza y maravilloso poder de vuelo atraen la atención de todos. El orden Odonata se distingue de otros insectos por tener dos pares de alas altamente reticuladas, tarsos con tres segmentos, antenas cortas setiformes, fuertes mandíbulas dentadas y grandes ojos compuestos (Von Ellenrieder, 2007; Usinger, 1956) (Figura 1).

Odonata es un grupo de insectos muy antiguo, puesto que existen fósiles de sus ancestros que datan de hace más de 300 millones de años, lo cual los hace anteriores a los dinosaurios. Comparados con las más de 100,000 especies que tienen grupos como las mariposas, avispas o escarabajos, los odonatos conforman un grupo de insectos relativamente pequeño en cuanto a cantidad de especies. Actualmente se conocen aproximadamente 5,600 especies alrededor del mundo, el número total se ha especulado que podría llegar a casi 9,000 especies. (Esquivel, 2006).

Los odonatos son organismos paleópteros, hemimetábolos, cuyas náyades viven en una amplia gama de cuerpos de agua dulce y están presentes en prácticamente cualquier región del planeta, con excepción de las zonas polares. Los adultos son de tamaño mediano a grande y pueden ser observados con relativa facilidad en los cuerpos de agua donde se reproducen; en la mayoría de las especies existe un marcado dimorfismo sexual, por lo general, los machos son los que presentan un mayor colorido (González y Novelo, 1996).

El nombre de este orden se deriva de la palabra griega *Odontos*, que significa “dentado” y se refiere a las grandes mandíbulas de los adultos. En suma a los nombres comunes usados, las libélulas a veces son llamadas “aguja del diablo”, “doctor serpiente” y “mosquito halcón”, entre otros. Sin embargo, en el lenguaje





común, y por simplicidad, la palabra libélula se utiliza a menudo como un término general para los dos subórdenes (Arnett, 1997).

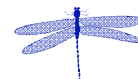
El orden Odonata se compone de dos grandes grupos: las libélulas verdaderas (Anisoptera) y los caballitos del diablo (Zygoptera). Las libélulas verdaderas son de aspecto robusto y siempre mantienen sus alas en reposo horizontalmente, a veces inclinadas hacia arriba o hacia abajo; también las alas anteriores son de forma diferente a partir de las alas posteriores, que son mucho más grandes. Los caballitos del diablo son mucho más finos en su diseño y la mayoría de ellos doblan sus alas a lo largo de su abdomen cuando están en reposo; los pocos que descansan con sus alas extendidas son fáciles de reconocer por su cuerpo largo y muy delgado. Las cuatro alas de los caballitos del diablo son muy similares (Samways, 2008).

## **2.2. Morfología**

Las libélulas y los caballitos del diablo están magníficamente constituidos y cuentan con ciertas características que son únicas de ellos.

Tienen un tamaño que va de los 20 hasta los 190 mm. Cuerpo delgado y flexible con largas espinas en las patas, con un montón de finas microsetas en el tórax. Forma elongada y cilíndrica. Colores variados: el cuerpo generalmente de café oscuro a negro con blanco, azul, verde o marcas rojas; las alas usualmente transparentes, a veces con manchas de color blanco, rojo, café o negras (rara vez, enteramente negras o verde oscuro). Cabeza grande con un protórax delgado (que parece un cuello) que tiene la capacidad para girar y moverse con facilidad. Antenas cortas, parecidas a setas. Grandes piezas bucales bien desarrolladas de tipo masticador. Ojos compuestos muy grandes con aproximadamente 35 mil omátides y tres ocelos (Arnett, 1997).

Debe prestarse atención a las modificaciones del tórax y al mecanismo copulatorio especial. El meso- y meta- tórax son muy agrandados y se unen para formar un terotórax. Este terotórax contiene los músculos de vuelo. Las alas son



grandes, transparentes y tienen una malla de líneas llamadas venas (Figura 2). En su borde delantero y cercano a las puntas se encuentra el estigma, que es una estructura a manera de una celda, más engrosada y de color oscuro, la cual, ayuda en las maniobras de vuelo. Las patas son largas, esbeltas y con largas espinas. Cabe mencionar, que las patas no las usan para caminar, están adaptadas para posarse o perchar, capturar y manipular a sus presas (Samways, 2008).

El abdomen se compone de diez metámeros y lleva los apéndices caudales, en la mayoría de las especies es largo y delgado. Los machos tienen por debajo de los metámeros 2 y 3, pequeñas estructuras copuladoras en forma de lóbulos y ganchos, que sirven para sujetar el área genital de la hembra durante el apareamiento, para la limpieza de la espermateca de la hembra y para la transferencia del espermatozoide. En la región ventral del metámero 9, ambos sexos tienen el orificio genital, por donde salen los huevos o espermatozoide, según sea el caso. El abdomen de las hembras es un poco más grueso y corto que el de los machos, en especial en zygopteros. En éstos y en algunas familias de anisópteros, por debajo de los tres últimos metámeros, las hembras tienen un órgano corto y prominente llamado oviscapto, que rodea el orificio genital y sirve para insertar los huevos en diversos materiales, el volumen del oviscapto hace que el extremo del abdomen de las hembras sea grueso (Esquivel, 2006).

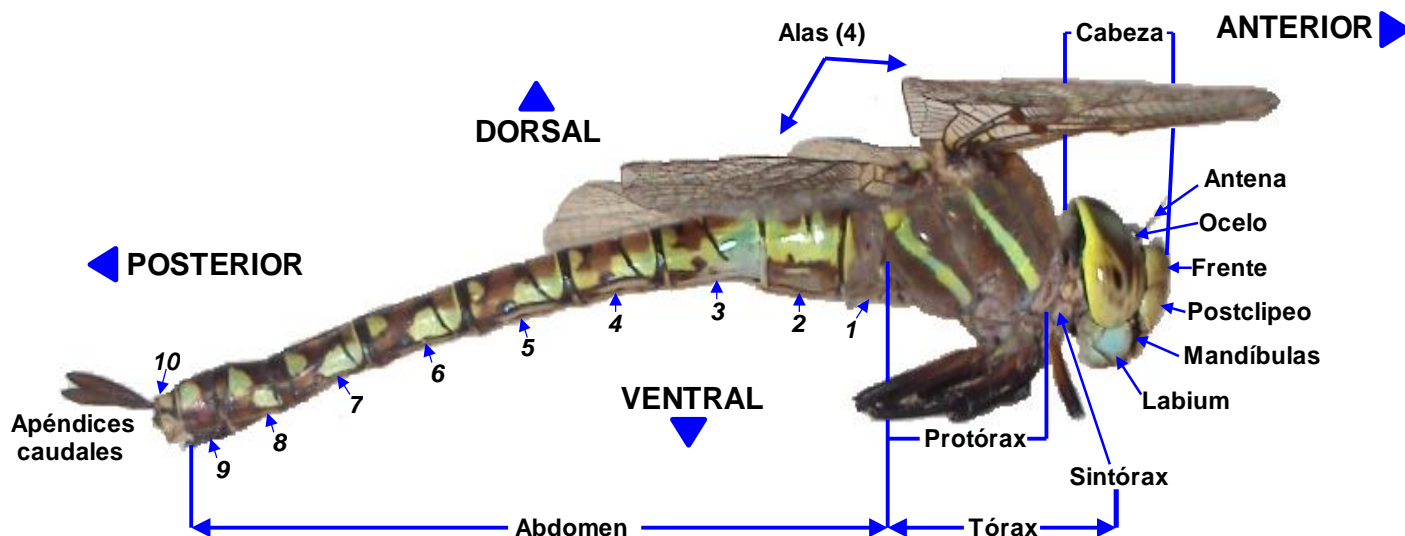


Figura 1: Anatomía de una libélula (Rojas, 2012).

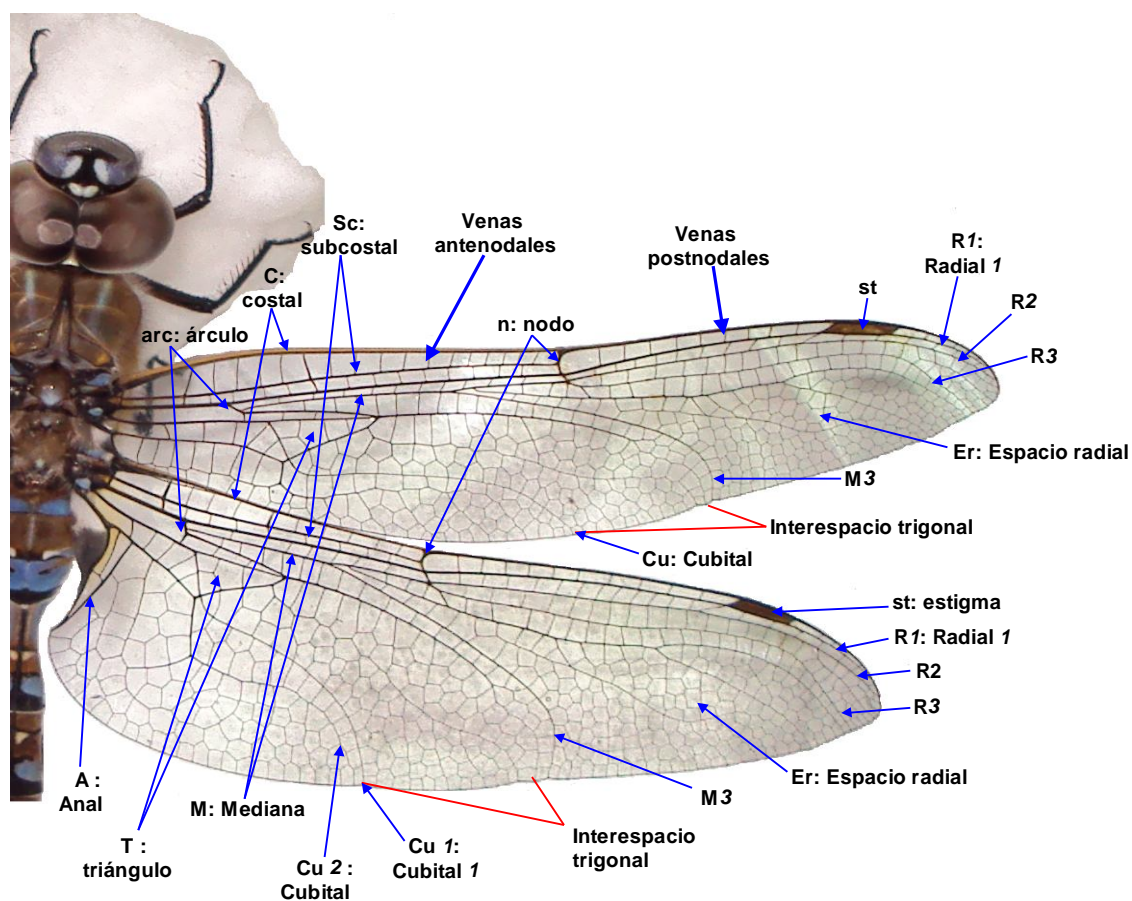


Figura 2: Venación de las alas de un anisóptero (*Aeschna multicolor*) (Rojas, 2012).

### 2.3. Comportamiento reproductivo

Durante unos pocos días o semanas de vida pre-reproductiva, el adulto se alimenta, crece, madura y posteriormente, comienza a programar una serie de actividades centradas en la reproducción (Manolis, 2003).

El apareamiento es complicado y en algunas especies, implica un comportamiento de cortejo bien desarrollado. Antes de iniciar, el macho deposita su esperma en los genitales secundarios situados en la parte inferior del segundo y tercer metámero abdominal. Esto lo logra doblando el extremo del abdomen donde se ubica el gonoporo, hacia abajo y dirigiéndolo hacia delante. El macho realiza un breve cortejo y al ser aceptado sujeta a la hembra con sus apéndices caudales por el pronoto, acto seguido, la hembra curva su abdomen dirigiendo su gonoporo a los



genitales secundarios del macho. Este comportamiento particular de acoplamiento es único. Curiosamente, al menos en algunas especies, los genitales del macho tienen un órgano accesorio que utilizan para remover el esperma que previamente se encuentra en la espermateca de la hembra (esperma que ha sido almacenado de encuentros previos con otro macho) (McCafferty, 1981). Al terminar el apareamiento, el macho a menudo permanece sujetando a la hembra por el protórax con ayuda de sus apéndices caudales o en otras ocasiones, sobrevolándola mientras ella coloca los huevos. Este tipo de comportamiento evita que otros machos se apoderen de ella y la fertilicen con su esperma (Moore, 1997).

#### **2.4. Ciclo de vida**

Los huevos son puestos sobre la superficie del agua, dentro del agua, en el lodo, arena, o dentro del tejido de la planta, dependiendo de la especie. Después de la eclosión, sale del huevo una larva (o proninfa) que inmediatamente muda a su primer estadio de náyade, que es la primera etapa en que se alimenta. Las náyades (Figura 3) pueden encontrarse en estanques, lagunas y arroyos. Crecen por mudas periódicas de su cutícula, lo que ocurre de 8 a 16 veces durante su vida, dependiendo de la especie (Von Ellenrieder, 2007).

Tanto los adultos como las náyades son depredadores. Éstas últimas, se pueden alimentar también de otros organismos acuáticos como alevines de peces, mientras que los adultos atrapan presas aéreas y terrestres como insectos (Gullan, 2005). Se aprovechan de cualquier organismo que esté disponible, incluso, pueden llegar al canibalismo.

Las náyades tienen las mandíbulas bien desarrolladas, un labio extensible o también llamado “máscara”. Éste se encuentra plegado por debajo de la cabeza y cuando se usa, es impulsado hacia adelante de forma muy rápida para atrapar a su presa con un par de estructuras parecidas a una garra en el extremo. El impulso de la máscara se lleva a cabo mediante el uso de presión hidrostática: el método es único entre los insectos. Cuando el labio se extiende, es a veces tan largo como una tercera parte de la longitud del cuerpo (Dunkle, 2000).



Muchas náyades de odonato son acuáticas y respiran a través de traqueobranquias. En las libélulas (Anisoptera), están localizadas en el interior del recto, por lo que se les conoce como traqueobranquias rectales y en los caballitos del diablo (Zygoptera), son externas y toman la forma de tres hojas a manera de apéndice caudal (laminillas) en el extremo del abdomen. La forma de las traqueobranquias varía enormemente según el hábitat, estilo de vida y especie (Silsby, 2001).

El tiempo de vida puede ser desde un mes hasta varios años, varía según las especies y a factores tales como el alimento disponible, la temperatura, etc. (Dunkle, 1989).

Después de un periodo que va desde 30 días hasta varios años, la náyade se prepara para su corta vida de adulto de unos pocos días o semanas. Sube por las plantas que crecen en el agua o por el sustrato rocoso y comienza a respirar aire. Poco después, el cuerpo del adulto emerge a través de la exuvia de la náyade, las alas se expanden y endurecen, y el insecto vuela lejos del agua. Se alimentan alejados del agua durante varios días hasta que alcanzan la madurez sexual (Moore, 1997).

Después de la emergencia, los odonatos pasan por un ciclo pre reproductivo de maduración que puede durar de 2 a 30 días en la mayoría de los zigópteros o de 6 a 45 días en anisópteros. En éste periodo, se dispersan y alimentan vorazmente; pasan por cambios secuenciales de coloración, de endurecimiento de la cutícula y desarrollo de las gónadas. Una vez alcanzada la madurez, los odonatos comienzan a exhibir comportamientos sexuales y territoriales en contra de sus conespecíficos (Corbet, 1980).

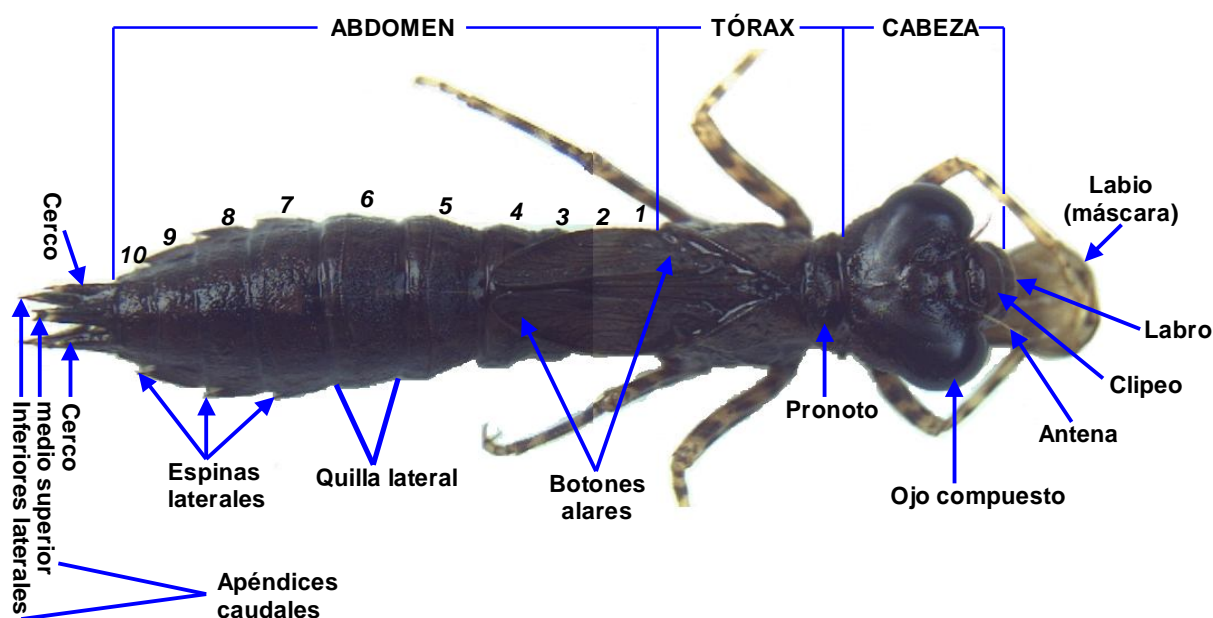
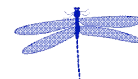


Figura 3: Náyade de anisóptero (*Anax junius*) (Rojas, 2012).

## 2.5. Visión

### 2.5.1 Estructura básica del ojo

La visión de los artrópodos se basa en un ojo típicamente compuesto y difiere fundamentalmente del ojo de un vertebrado morfológica y funcionalmente (Goldsmith, 1957).

Los ojos compuestos de los insectos se constituyen por unidades funcionales conocidas como omátides y a su vez, están conformadas por tres partes funcionales:

a) Las estructuras dióptricas que comprenden una parte transparente de la cutícula conocida como la córnea y un cono cristalino más profundo, a través del cual, la luz penetra en los órganos sensoriales que hay debajo.

b) La región fotosensible de la omátide conocida como retina, y que suele estar compuesta de ocho células retinianas. Cada célula es una neurona sensorial primaria, que se continúa con una fibra nerviosa que atraviesa la membrana basal

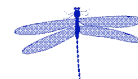


que soporta a la célula sensorial y llega al sistema nervioso central. Las células de la retina están agrupadas en torno al eje central y sus regiones fotorreceptoras, llamada rabdómeros, se yuxtaponen centralmente y a veces se funden para formar un rábdom axial. Formando ángulos rectos con el eje de cada rabdómero hay grupos de microtúbulos muy apretados.

c) Las células pigmentadas contienen gránulos de pigmento rojo, amarillo o pardo y forman una envuelta continua en torno a cada omátide (Varela, 1974).

En distintas especies de insectos se pueden distinguir dos tipos principales de omátide. En los que tienen ojos del tipo llamado de “aposición”, el rábdom se extiende en toda la longitud de la omatidia, desde la membrana basal al cono cristalino y la distribución del pigmento en las células pigmentarias resulta poco afectada por las condiciones de iluminación (Figura 4). En las especies nocturnas o crepusculares se presenta típicamente los ojos denominados de “superposición”, en los que el rábdom queda confinado a la mitad basal de la omátide y la distribución del pigmento varía mucho según la iluminación (Bursell, 1974).

Los integrantes del orden Odonata, tienen los ojos compuestos más grandes (éstos ocupan casi la totalidad de la cabeza), además de que poseen el mayor número de facetas u omátides con respecto a otros insectos. Las omátides captan la luz, atrapyéndola desde miles de direcciones. Al procesar esta información, la imagen que forman no es tan precisa en detalles y colores por percibir la luz ultravioleta y los planos de polarización, sin embargo, detectan asombrosamente el movimiento. De hecho, sus facetas superiores (por lo general de color más oscuro), están especializadas mejor en el movimiento por ser de diámetro mayor, mientras las inferiores aprecian más las formas y colores. Al captar la información, muestran zonas oscuras o pseudopupilas que dan expresividad a sus ojos; cuanto mayor sean, la mejor visión se encuentra en esa dirección. Tales atributos se complementan con la capacidad de girar la cabeza hasta 180°, lo que les da un campo de visión de 360°, detectando cualquier organismo que se mueva a decenas de metros. No obstante, no todas las especies tienen igualmente desarrollada su visión y depende de sus hábitos y hábitats, difiriendo la distribución de estas zonas de facetas oculares más grandes o zonas más especializadas (Moore, 1997).



Las libélulas pueden ver todos los colores que vemos, la luz ultravioleta y la luz polarizada, también pueden detectar el parpadeo de la luz al doble de velocidad que nosotros podemos (80 a 40 veces por segundo). Es de suponer, que utilizan estas habilidades para ver los patrones de color ultravioleta invisibles para nosotros, navegar por el patrón de luz polarizada en el cielo y ver ese patrón en el rápido movimiento de sus alas. Además de los ojos compuestos de gran tamaño, las libélulas tienen 3 pequeños ojos "simples" (ocelos) que figuran como joyas en la parte dorsal anterior (vértice) de la cabeza (Dunkle, 2000).

Tanto náyades como adultos detectan visualmente a sus presas y es probable que hayan pasado por la selección natural para el compromiso óptimo que coincide con su excepcional poder de visión (Horridge, 1978). Sin embargo, en las náyades un gradiente de sensibilidad puede ser demostrado entre las antenas y los tarsos; los ojos siguen teniendo una importancia menor, ya que el límite de la percepción de movimiento es de unos 3 cm. Cabe destacar que en los últimos estadios de desarrollo, la náyade responde visualmente a presas en movimiento a distancias de hasta 20 cm. Usa las antenas, así como los ojos para lograr un juicio correcto de la distancia antes de extender el labio (máscara) (Pastor, 1968).

El reciente interés por el ojo compuesto coincide con el que en general se tiene por los mecanismos conductuales de los artrópodos y algunos de los estudios más relevantes de la visión de los insectos han resultado de la combinación de las descripciones anatómicas y registros electrofisiológicos de la misma especie; sin embargo, aún se desconoce mucho sobre la morfología interna de las estructuras visuales del ojo compuesto en los odonatos.



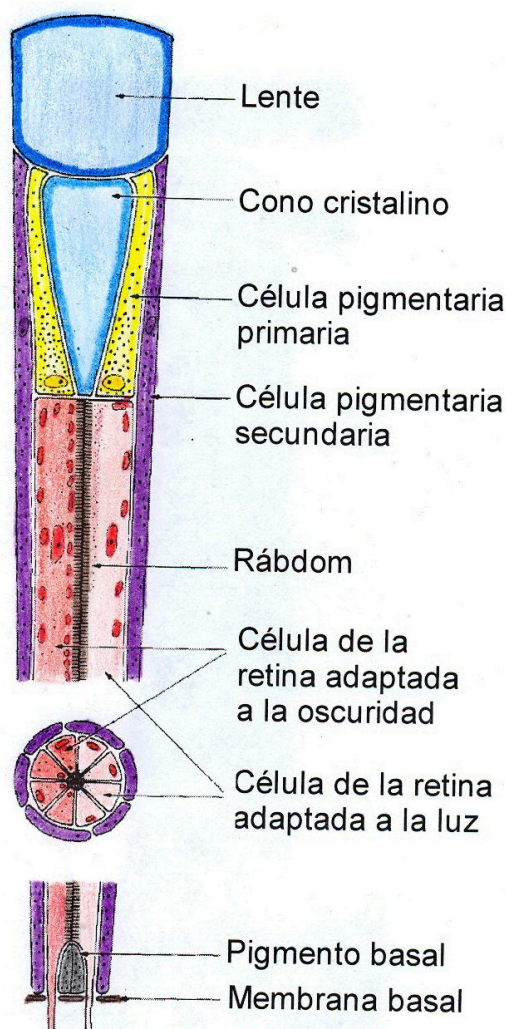
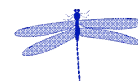
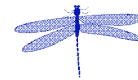


Fig. 4: Estructura del ojo compuesto (omátide) de un himenóptero que representa un típico ojo de aposición. (Tomado y modificado de Stavenga, 1992).

### 3. ANTECEDENTES

En 1957, Goldsmith y Philpott examinaron con microscopio electrónico, la aposición de los ojos en dos insectos diurnos *Sarcophaga bullata* (Diptera: Sarcophagidae) y de *Anax junius* (Odonata: Aeshnidae). Es un hecho bien establecido que en un número de especies, el ojo compuesto puede analizar la luz polarizada en un plano; sin embargo, explicaron las razones para creer que el rábdom puede ser el sitio de fotorrecepción, así como el órgano para el análisis de la luz polarizada en un plano.



En 1972, Mouze observó el crecimiento post-embrionario del aparato visual de *Aeschna cyanea* (Odonata: Aeshnidae) en todas las etapas, desde la eclosión hasta la metamorfosis. Describió que durante la vida de náyade, los ojos y lóbulos ópticos muestran pequeñas modificaciones en su estructura; la metamorfosis del ojo es resultado de la diferenciación de los omatidios formados durante las últimas fases de las náyades y que este fenómeno conlleva los procesos particulares de la cutícula. Las mayores transformaciones del lóbulo óptico están localizadas en el primer ganglio óptico, cuya estructura está completamente modificada.

En 1973, Butler describió la anatomía del ojo compuesto de *Periplaneta americana* (Blattodea: Blattidae) por medio de técnica histológica. Encontró que los grandes ojos compuestos están cubiertos de hileras irregulares de facetas; la medición de ángulos interomatidiales muestra grandes variaciones para los planos vertical y horizontal; cuenta con una disposición anatómica necesaria para la visión binocular; los ojos son muy oscuros, de color uniforme y al parecer falta la pseudopupila.

En 1982, Meinertzhagen & Armett-Kibel estudiaron la conectividad de cinco células monopares dentro de la cavidad de la lámina de la libélula *Sympetrum* sp. (Odonata: Libellulidae) mediante microscopio electrónico serial y confirmaron su morfología con microscopio electrónico-Golgi. Realizaron la comparación de la organización sináptica reportada para estas células y su contraparte en *Musca* sp. (Diptera: Muscidae) y *Apis* sp. (Hymenoptera: Apidae) Descubrieron que cada célula monopolar se define e identifica por la localización de su soma y la posición característica de su axón en sección transversal.

En 1988, Meyer-Rochow *et al.* describieron la estructura y función de los ojos inversos (fotorreceptores diferentes a los ojos compuestos) en dos especies de opiliónidos. Reportaron un considerable poder de captación de luz por el sistema dióptrico; que ambas especies son sensibles a una gama de intensidades de luz y tienen una respuesta fototáctica negativa global a una fuente de luz ultravioleta brillante y una respuesta fototáctica positiva tenue a la luz artificial.



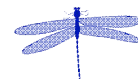
En 1998, Sakamoto *et al.* investigaron las diferencias de *Anax nigrofasciatus* (Odonata: Aeshnidae) entre el tejido X de una náyade y la región dorsal del ojo compuesto de la libélula adulta. Encontraron que dicho tejido ocupa la esquina posterior en el ojo de la náyade y en el adulto forma la región de largas facetas en la parte dorsal del ojo después de la emergencia. Esta región tiene la máxima sensibilidad espectral a la luz UV.

En 1999, Labhart y Meyer realizaron un estudio de las especializaciones omatidiales en el área dorsal rim del ojo compuesto en 6 órdenes de insectos (Odonata, Orthoptera, Coleoptera, Diptera e Hymenoptera). Buscaron tipos de receptores y utilizaron estudios histológicos, electrofisiológicos y de comportamiento. Encontraron marcadas diferencias ópticas, espectrales y estructurales en la especialización del área rim en cada orden de insectos.

En 2002, Homberg y Paech estudiaron la ultraestructura y orientación de los omatidios en el área dorsal rim del ojo compuesto de la langosta *Schistocerca gregaria* (Orthoptera: Acrididae). Encontraron que las especializaciones morfológicas en esta área del ojo maximizan probablemente la sensibilidad de la polarización y sugieren que la langosta utiliza esta región del ojo para el análisis del patrón de polarización del cielo.

En 2003, Sauceng *et al.* describieron el uso óptimo de la fovea dorsal de los ojos compuestos de *Libellula quadrimaculata* (Odonata: Libellulidae) mientras se encuentra posada. Encontraron que basados en datos ópticos y fisiológicos, la fovea es sensible solamente a la radiación azul y UV, esto es óptimo para la detección de pequeños y rápidos insectos voladores contra el cielo y que de igual forma, el comportamiento está relacionado con la especialización de su fovea.

En 2007, Berry *et al.* realizaron un análisis anatómico y óptico de la formación de la visión en los ocelos dorsales de una langosta. Encontraron que la imagen formada al nivel de la retina contiene información substancial que puede ser extraída por fotorreceptores individuales y que contrario a la opinión clásica, algo de la capacidad para la resolución está presente en los ocelos de la langosta.



En 2007, Lau & Meyer-Rochow describieron la estructura y los cambios sobre la adaptación a la luz/oscuridad en los ojos de superposición de *Orgia antiqua* (Lepidoptera: Lymantriidae) mediante microscopía de luz y electrónica. El dimorfismo sexual muestra que los ojos difieren en aspectos significativos de macho a hembra, concluyendo que las hembras presentan respuestas fotomecánicas más pronunciadas ante los cambios en los niveles de luz ambiental.

En 2007, Yack *et al.* analizaron por primera vez el sistema visual de *Macrosoma* sp. (Lepidoptera: Hedyloidea) utilizando microscopio electrónico y de luz. Describió algunas características como un tamaño relativo de los ojos y el tamaño de las facetas, así como el tamaño de los lóbulos ópticos que en su mayoría son como los de una polilla y están relacionados con un activo modo de vida nocturno.

#### **4. JUSTIFICACION**

Los estudios con odonatos mexicanos se han enfocado primordialmente en tres aspectos: taxonómico, faunístico y de comportamiento reproductivo; sin embargo, se han realizado pocos estudios para el conocimiento de la morfología interna a nivel histológico, así como de los ojos compuestos de los odonatos (muy importantes al ser grandes depredadores). Al ser poseedores de una de las mejores visiones en el mundo de los insectos, resulta de gran interés conocer con más detalle éstos fotorreceptores con el apoyo de técnica histológica y de la microscopía.

#### **5. OBJETIVOS**

##### **5.1 GENERAL**

- Conocer cómo se encuentran conformados los fotorreceptores de adultos y náyades de odonatos.



## 5.2 PARTICULARES

- Con ayuda de técnica histológica, reconocer los componentes celulares que se encuentran conformando los ojos compuestos.
- Buscar posibles diferencias entre los ojos compuestos de los adultos con respecto a las náyades.
- Conocer si existe alguna diferencia entre los componentes celulares de las omátides entre diferentes especies.

## 6. MATERIALES Y MÉTODOS

### 6.1 TRABAJO DE CAMPO

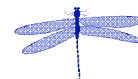
Tanto adultos como náyades de odonato se recolectaron con ayuda de red entomológica y red tipo Survey en diferentes cuerpos de agua tales como: arroyos, escurrideros, estanques y pozas. Algunos sitios de recolección fueron: el municipio de Cuautitlán Izcalli (Estado de México); Veracruz y en Guerrero los municipios de Zihuatanejo y Coyuca de Benítez.

Los odonatos adultos se separaron en dos grupos: los que se utilizaron para determinación taxonómica fueron fijados con formol al 4% e introducidos en bolsas de papel glassine y los que se procesaron para técnica histológica se fijaron con Bouin. Las náyades se colocaron en frascos con agua del ambiente donde se recolectaron y posteriormente fueron fijadas de la misma forma que los adultos.

### 6.2 TRABAJO DE LABORATORIO

El material recolectado se trasladó al Laboratorio de la FESI para ser determinado por medio de claves especializadas (Nedham *et al.*, 1954; Usinger, 1956) y con ayuda de un microscopio estereoscópico.

Se utilizaron las cabezas de odonato adulto y náyade. Las cabezas de los adultos se fijaron en Bouin y cada una se puso en frascos de vidrio Pirex de 20 ml



con 3 ml de alcohol absoluto, se metieron en un horno de microondas GE de 600w durante 9 segundos a una potencia de 10%, terminado ese tiempo, se cambió el alcohol para repetir el procedimiento durante cinco segundos. El alcohol se desechó y sustituyó por 1.5 ml de benceno más 1.5 ml de alcohol absoluto, se pusieron en el horno de microondas por cuarenta segundos a 10% de potencia, el benceno se cambió y se repitió la operación.

Las cabezas de náyade fueron fijadas con formol al 4% y Bouin. Se deshidrataron pasando por alcoholes graduados: un cambio de una hora en alcohol de 80°, dos cambios de una hora cada uno en alcohol de 96° y dos cambios de una hora cada uno en alcohol de 100°. Por último, se dejaron en alcohol amílico durante 24 horas. Posteriormente, todas las piezas se incluyeron en parafina y paraplast; se realizaron los cortes histológicos seriados con un espesor de 5 a 7  $\mu\text{m}$  en un microtomo American Optical, modelo 820. Los cortes se colocaron y extendieron sobre un portaobjetos, fueron desparafinados, hidratados, teñidos con hematoxilina-eosina, deshidratados, transparentados y montados siguiendo el método de Luna (1968).

Las preparaciones se observaron en un microscopio óptico Motic B Mod. BI-223 con los objetivos 10X, 40X y 100X. Se fotografiaron imágenes con una cámara Moticam 2000 con el programa Motic (para XP) y finalmente fueron interpretadas.

## 7. RESULTADOS

Los organismos recolectados correspondieron a 9 especies incluidos en cuatro familias y dos subórdenes:

Suborden Anisoptera.- Aeshnidae: *Aeshna multicolor* y *Anax junius* (náyade).

Libellulidae: *Brechmoroga mendax*, *Macrothemis celeno* y *Pseudoleon superbus*.

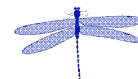
Suborden Zygoptera.- Calopterygidae: *Hetaerina americana*.

Coenagrionidae: *Argia tarascana* (adulto y náyade), *Argia cuprea* y *Enallagma novaehispaniae*.



A simple vista, todos los organismos estudiados mostraron tener los ojos compuestos bien definidos: casi unidos en la parte superior y ocupando la mayor parte de la cabeza en el caso de las especies del suborden Anisoptera; los ojos en los extremos laterales de la cabeza y un espacio entre ellos en las especies de Zygoptera.

Las especies estudiadas mostraron muchas semejanzas en el arreglo histológico de sus ojos compuestos, sin embargo, también se observaron algunas diferencias que se describen a continuación.



## **ANISOPTERA:**

***Aeshna multicolor*** adulto (Figura 5: A-B). Observando los cortes histológicos desde la parte externa a la interna en dirección longitudinal, se puede apreciar la córnea teñida en rosa claro y una delgada subcapa sobre ésta; en la parte superior del cono cristalino se diferencian claramente células corneógenas. Se observa que el rábdom en un color claro, se inicia donde terminan las células del cono cristalino y se encuentra rodeado por células de la retina. La membrana basal o fenestrada, en color café oscuro, se encuentra desprendida y con tráqueas de tamaño variable. Posteriormente, se observa una franja de tejido, la cual, corresponde al tejido nervioso del ganglio protocerebral (Figura 5: C-D).



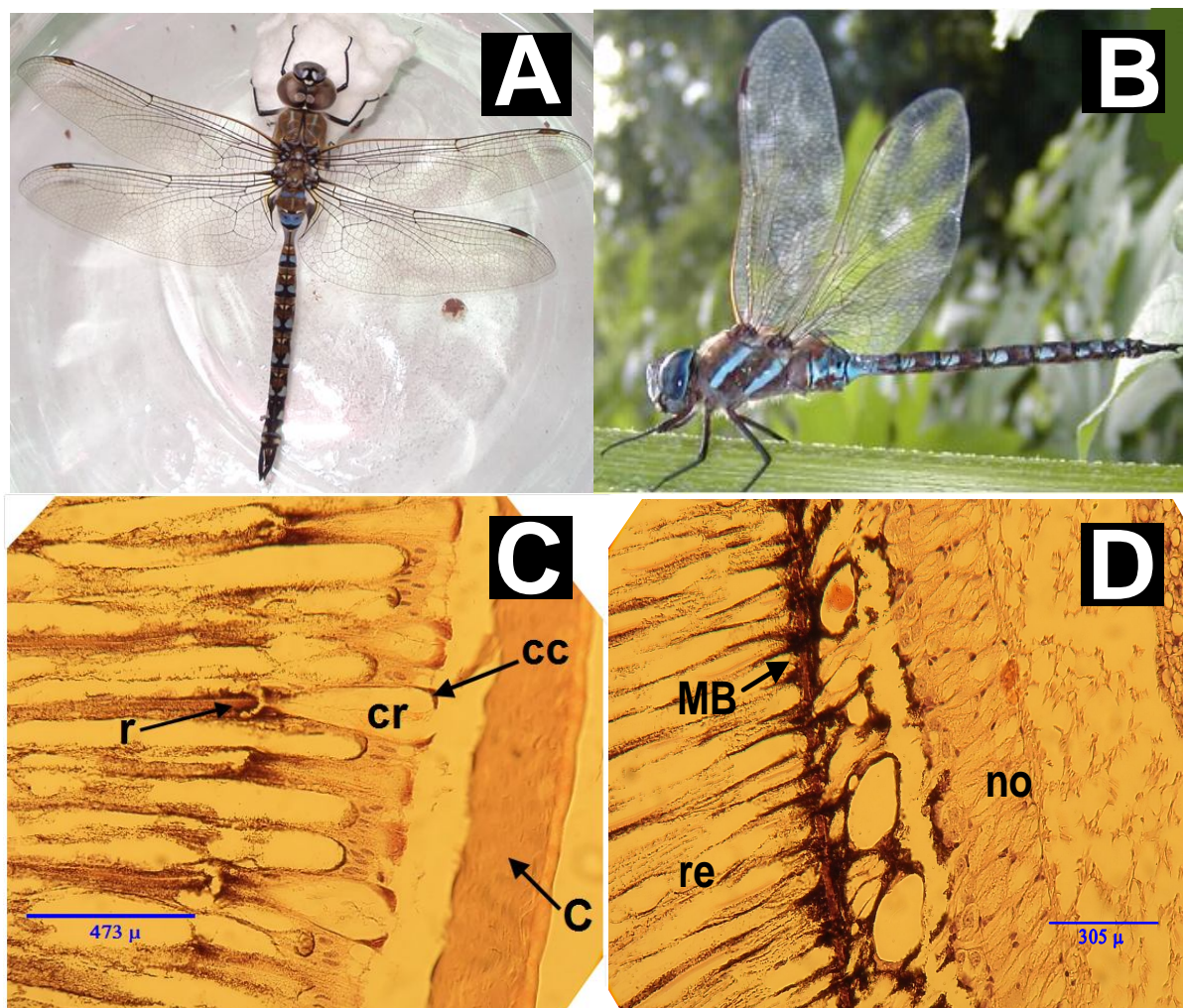
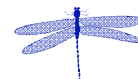


Figura 5: Estructura del aparato visual de un anisóptero adulto A-B: *Aeshna multicolor*. C-D: Corte histológico longitudinal mostrando del exterior al interior: c, córnea; cc, células corneógenas; cr, cono cristalino; r, rábdom en color más claro; re, células de la retina; MB, membrana basal (fenestrada) y no, nervio óptico.



La náyade **Anax junius** al ser fotografiada con vida, muestra una coloración verdosa franjeada con negro muy característica durante esta etapa de desarrollo; se señala uno de sus grandes ojos compuestos y en ambos puede distinguirse la pseudopupila (Figura 13: A-B).

Los cortes histológicos longitudinales permiten ver de afuera hacia adentro una capa rizada y delgada de córnea; los conos cristalinos tienen el mismo tamaño y un arreglo homogéneo, se le observan algunas células corneógenas en la parte superior y en su base, se distinguen células del cono cristalino. En color café oscuro, pueden observarse células pigmentarias y células de la retina rodeando al rábdom, éste último, apenas visible como una delgada tira en color muy claro. En la parte más interna puede apreciarse la membrana basal o fenestrada que es muy amplia en color muy oscuro y con tráqueas muy diseminadas (Figura 13: C-D). El corte transversal permite ver claramente como cambia la forma de los conos cristalinos: se observa una capa gruesa en color rosa y a continuación las rosetas de las células de la retina; en su interior puede distinguirse el rábdom como un pequeño punto en color rosa. Por último y observando hacia el centro del corte, se encuentra el nervio óptico y una amplia porción del ganglio nervioso (Figura 13: E-F).

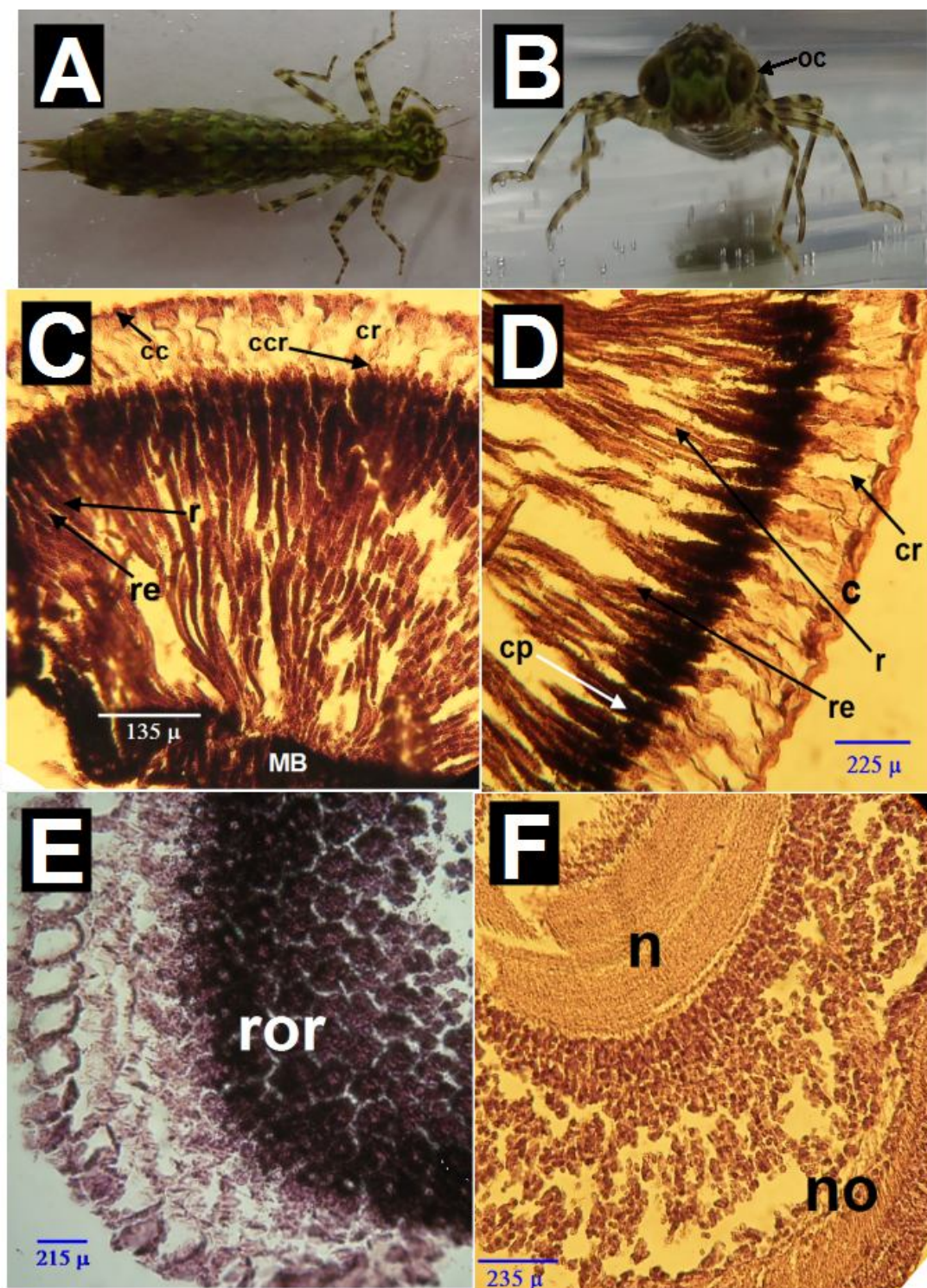


Figura 13: Estructura del aparato visual de la náyade de un anisóptero. A-B: **Anax junius**, señalizando un ojo compuesto (oc). C: Corte histológico longitudinal, se observa: cc, células corneógenas; cr, cono cristalino; ccr, células del cono cristalino; r, rábdom; re, células de la retina y MB, membrana basal (fenestrada). D: Corte longitudinal, se observa: c, córnea; cr, cono cristalino; re, células de la retina; cp, células pigmentarias y r, rábdom. E: Se observan las rosetas de las células de la retina (ror) en corte transversal. F: Corte transversal mostrando: no, nervio óptico y n, ganglio nervioso.



***Brechmoroga mendax*** adulto (Figura 6: A). Los cortes histológicos obtenidos tienen una disposición longitudinal y ligeramente oblicua. En todos ellos, se aprecia la córnea, con una subcapa delgada en color más claro; los conos cristalinos tienen las mismas dimensiones y un acomodo homogéneo, se diferencian por su característica forma alargada como un triángulo invertido y claramente se observan a los lados sus respectivas células corneógenas; aunque no es tan evidente, también se logran diferenciar algunas células pigmentarias primarias. El rábdom (visiblemente rodeado de células de la retina) se observa en color claro e inicia donde terminan las células del cono cristalino (Figura 6: B-F).

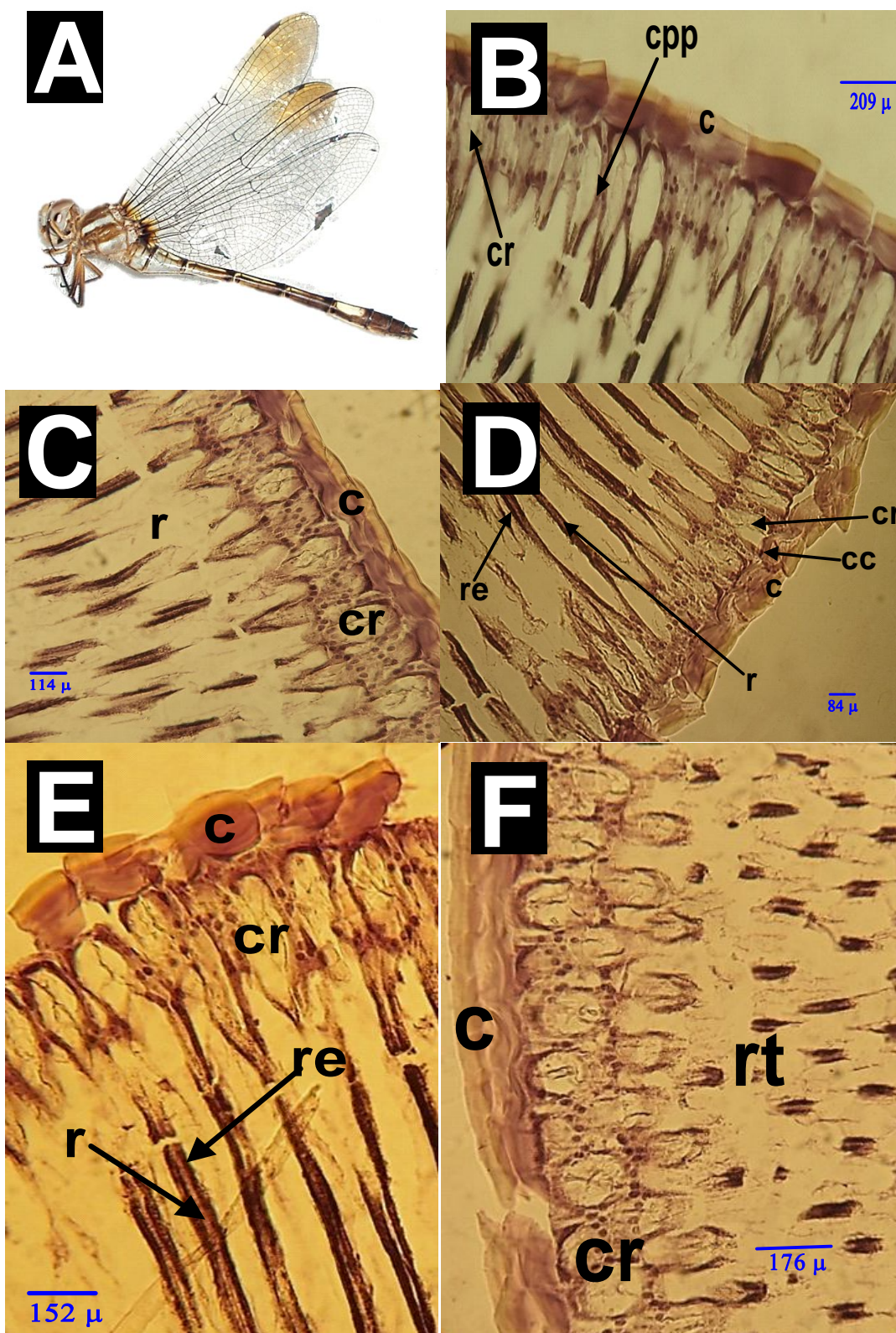
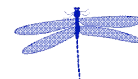


Figura 6: Estructura del aparato visual de un anisóptero adulto. A: *Brechmoroga mendax*. B-E: Corte histológico longitudinal y ligeramente oblicuo donde se observan: c, córnea; cpp: células pigmentarias primarias; cc, células cornéogenas; cr, cono cristalino; r, rábdomo y re, células de la retina. F: Corte longitudinal y ligeramente oblicuo mostrando: c, córnea; cr, cono cristalino y rt, retina.



***Macrothemis celeno*** adulto (Figura 9: A). De acuerdo a como se haya realizado el corte histológico, en una misma imagen se pueden ver algunas variaciones en cuanto a la forma de las estructuras internas. La córnea en el exterior se observa completa; los conos cristalinos no tienen un arreglo homogéneo y tampoco un mismo tamaño. La retina abarca gran área y debido al corte, se puede observar una sección oblicua y otra longitudinal. Posteriormente, se ve la membrana basal o (fenestrada) en color oscuro, no es muy gruesa, aunque se le observan un buen número de tráqueas; posteriormente, se observa ligeramente desprendido el ganglio nervioso (Figura 9: B). En un corte transversal, la córnea se ve como una banda gruesa; los conos cristalinos se observan de forma circular y el resto de la imagen es ocupada por el rábdom y las células de la retina (Figura 9: C). En un acercamiento, se observan claramente 6 células de la retina de forma y tamaño variable, así como la disposición que tienen alrededor del rábdom, éste se puede observar en el centro con un color rosa claro (Figura 9: D).

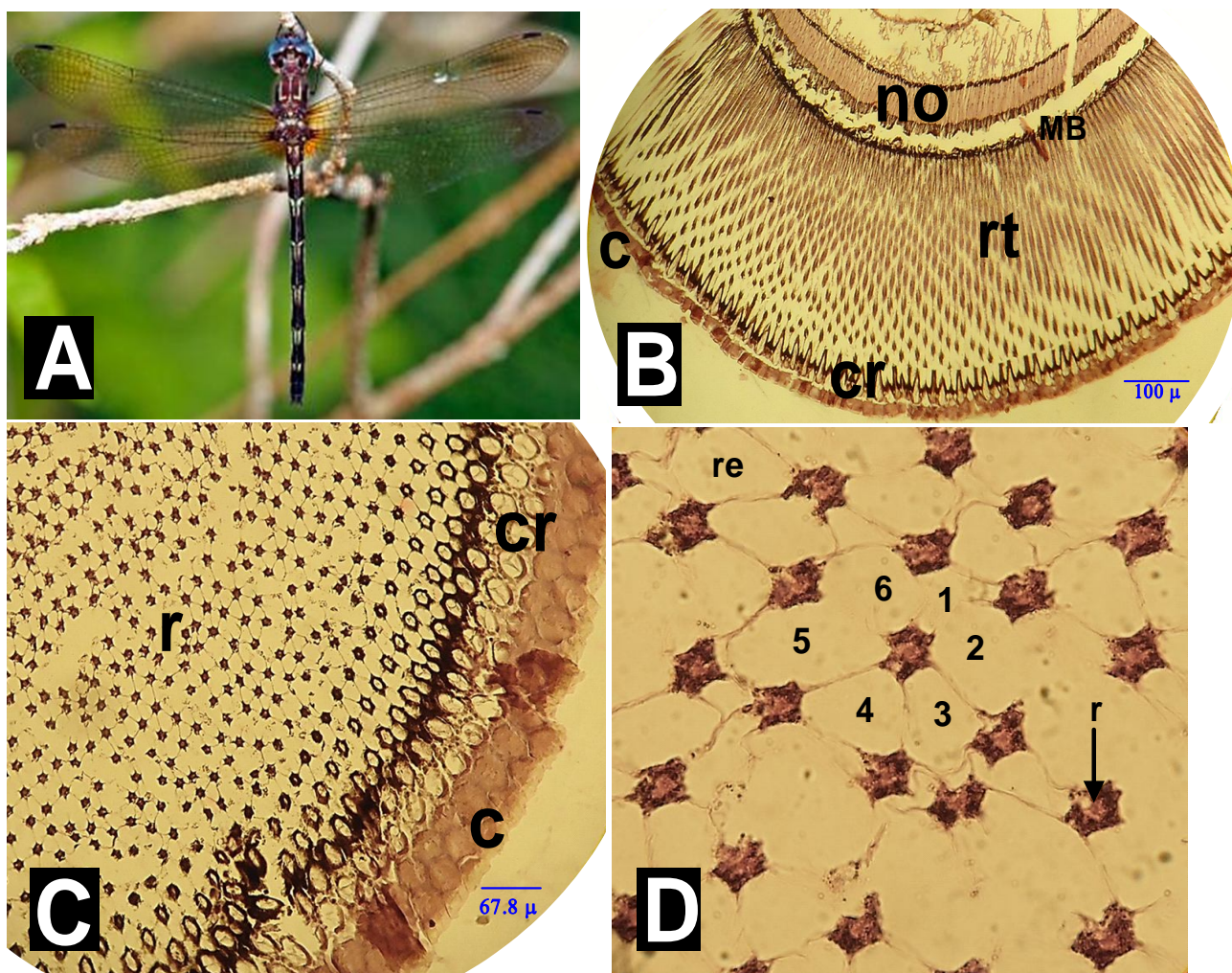
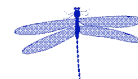


Figura 9: Estructura del aparato visual de un anisóptero adulto. A: *Macrothemis celeno*. B-C: Cortes histológicos transversal-oblicuo y transversal mostrando: c, córnea; cr, cono cristalino; rt, retina; r, rábdom; MB, membrana basal (fenestrada) y no, ganglio nervioso. D: Corte transversal en el que claramente se diferencian: re, células de la retina enumeradas (6) rodeando al rábdom (r) que se diferencia en color más claro.



***Pseudoleon superbis*** adulto (Figura 10: A). Los cortes histológicos obtenidos para esta especie fueron transversales y longitudinales. En ambos, la córnea puede observarse gruesa y de aspecto estriado. El corte transversal nos permite diferenciar una sección con las siguientes características: los conos cristalinos se observan de una forma circular, con un tamaño semejante, un arreglo homogéneo y a su vez, rodeados de pequeñas células; sin embargo, en la otra sección se observa como los conos van disminuyendo su tamaño y bordeando su interior se comienzan a distinguir las células que forman la retina, diferenciadas y delimitadas por el arreglo del rábdom al centro del conjunto arrosetado; en un acercamiento a dichas células, se les observa rodeando el rábdom, el cual, tiene un color rosa claro e iniciando donde terminan las células del cono cristalino. La membrana basal o fenestrada es muy delgada y con pocas tráqueas de menor tamaño (Figura 10: B-D).

El corte longitudinal nos permite observar conos cristalinos de igual tamaño con un acomodo homogéneo y cada uno con sus respectivas células de la retina y células del cono cristalino perfectamente visibles. Posteriormente, se distingue el rábdom con un color claro y rodeado de las células de la retina.



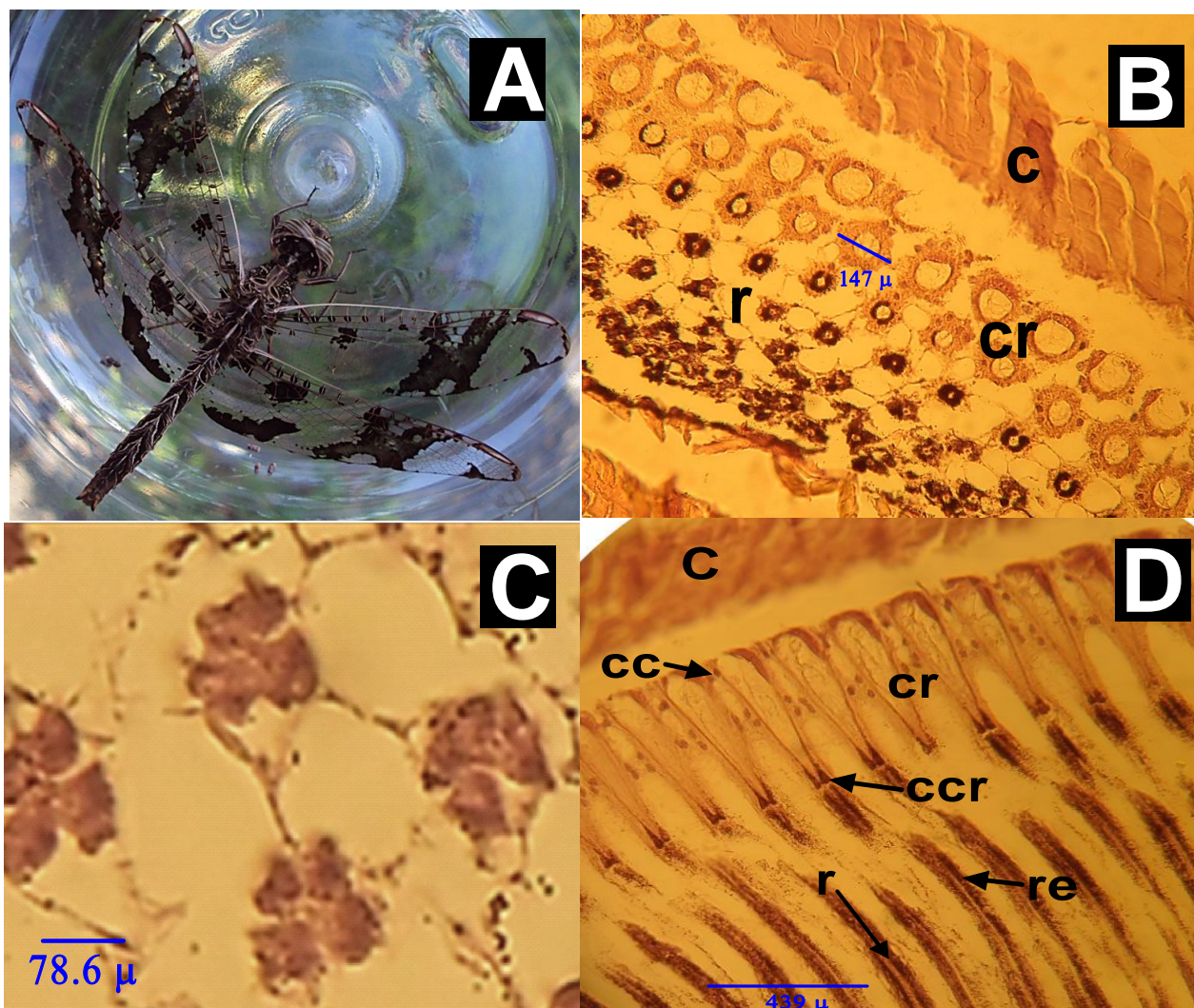
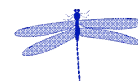
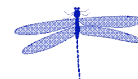


Figura 10: Estructura del aparato visual de un anisóptero adulto. A: *Pseudoleon superbus*. B: Corte histológico transversal donde se observa: c, córnea; cr, cono cristalino y r, rábdom. C: Se identifican a detalle las células que forman la retina y el rábdom se encuentra en el centro. D: Corte histológico longitudinal en el que se observan: c, córnea; cc, células corneógenas; cr, cono cristalino; ccr, células del cono cristalino; re, células de la retina y r, rábdom.



## ZYGOPTERA:

*Argia cuprea* adulto (Figura 11: A). En una vista panorámica de un corte histológico transversal de la cabeza completa, se distinguen proyectados a los extremos laterales los ojos compuestos; la córnea se observa en color rojo oscuro, enseguida se aprecia el acomodo en empalizada de los conos cristalinos y por debajo las células de la retina, las cuáles, descansan sobre una membrana basal que es perforada por cada uno de los nervios que se proyectan de cada una de las células de la retina para conjuntarse en el nervio óptico, que a su vez tiene conexión con el ganglio nervioso protocerebral. Debe destacarse que en este corte pueden observarse los apéndices bucales conocidos como mandíbulas (Figura 11: B). En un corte oblicuo del ojo compuesto, se aprecian limitadas por la coloración: la córnea en color rosa, el cono cristalino semitransparente, las células de la retina en color oscuro y la membrana basal (fenestrada) en color café. El recuadro superior derecho presenta un conjunto de células de la retina y en el centro de cada una de ellas se distingue el rábdom (Figura 11: C). En la Figura 11: D, se observa un ojo compuesto en corte longitudinal donde podemos encontrar la córnea como la capa más externa pero además, se observa superficial a ésta una fina línea en forma de una membrana que posiblemente corresponda a una de las subcapas de la cutícula, correspondiente muy posiblemente a la epicutícula. También se distinguen con claridad las células del cono cristalino y las células cornéogenas precedidas por las células de la retina descansando sobre la membrana basal, por último, tenemos el nervio óptico, que se conecta con el ganglio óptico protocerebral.

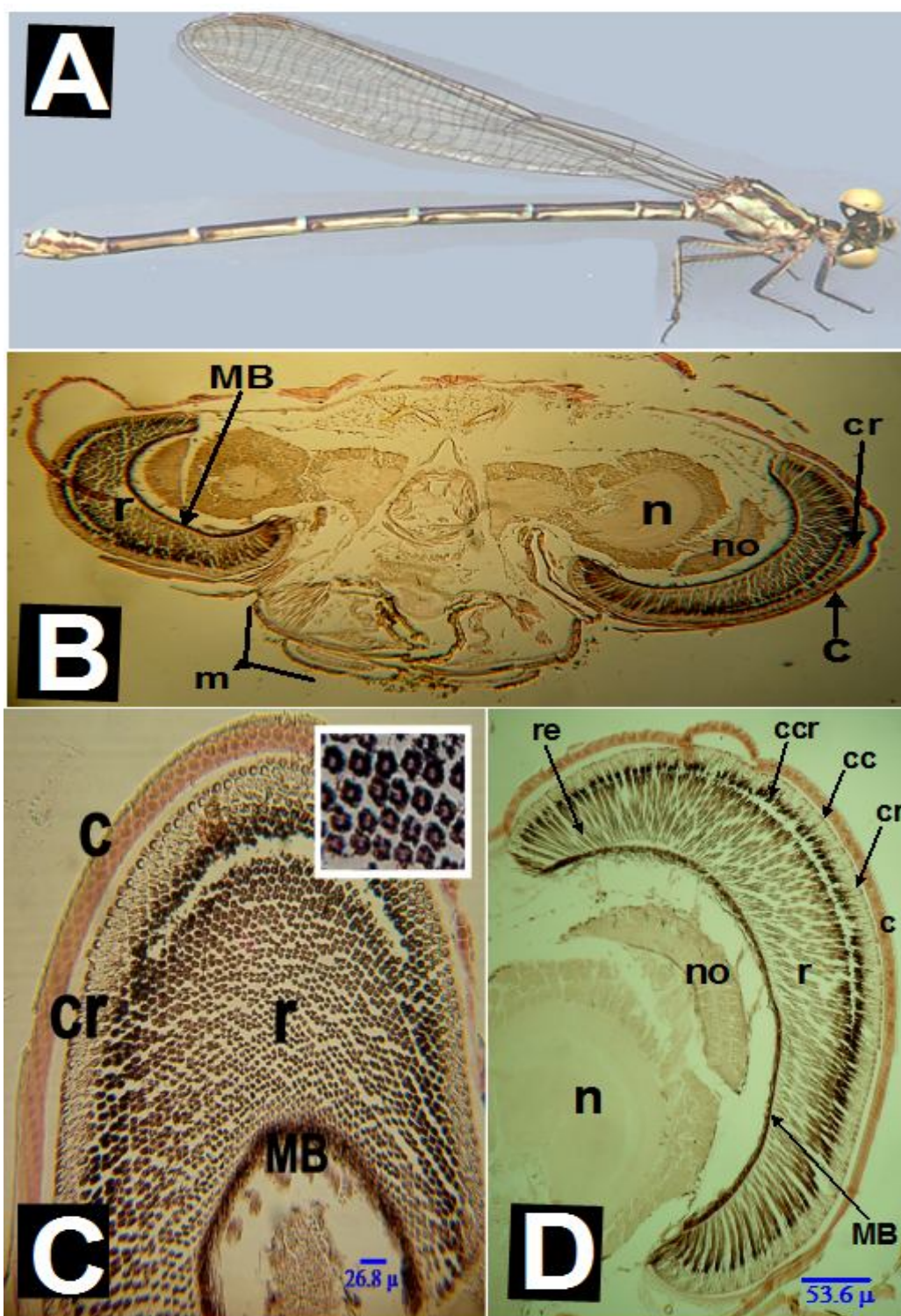
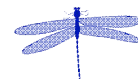


Figura 11: Estructura del aparato visual de un zigóptero adulto. A: *Argia cuprea*. B: Corte histológico transversal en el que se observa: m, mandíbulas; c, córnea; cr, cono cristalino; r, rábdom; MB, membrana basal (fenestrada); no, nervio óptico y n, ganglio nervioso. C: corte transversal donde se observa: c, córnea; cr, conos cristalinos; r, retina y MB, membrana fenestrada. El recuadro muestra en un acercamiento a las células de la retina rodeando el rábdom. D: Corte longitudinal donde se observan: c, córnea; cc, células corneógenas; cr, cono cristalino; ccr, células del cono cristalino; re, células de la retina; r, rábdom; MB, membrana basal (fenestrada); no, nervio óptico y n, ganglio nervioso.



Cabeza del adulto de *Argia tarascana* antes de ser procesada: se observan un par de ojos compuestos, tres ocelos en la parte superior y un par de antenas cortas (Figura 12: A). Los cortes longitudinales obtenidos permiten apreciar fácilmente las siguientes estructuras: la córnea se ve bien diferenciada sobre cada cono cristalino y estos a su vez, tienen un tamaño equivalente y arreglo homogéneo; en cada cono, se distinguen células cornéogenas y en la base, las células formadoras del cono cristalino; posteriormente, se observa el rábdom rodeado de células de la retina y algunas células pigmentarias muy evidentes. En corte transversal se observan desde otro ángulo a las células que conforman la retina, el rábdom, está ubicado en el centro (Figura 12: B). A diferencia de la figura anterior, la Figura 12: C muestra una imagen con microscopía de contraste de fases observándose con claridad las mismas estructuras descritas en la figura anterior, sin embargo, en este corte se distingue la membrana fenestrada en la esquina izquierda. En corte histológico diagonal se observa el conjunto de omátides abarcando un área amplia; a continuación se puede ver la membrana basal o fenestrada como una delgada franja con tráqueas de diámetros pequeños que les hacen ver abundantes y por último, se encuentra el nervio óptico conformado por el conjunto de nervios que parten de cada célula de la retina, que posteriormente, se agrupan formando parte del ganglio nervioso que se ve en color más claro (Figura 12: D)

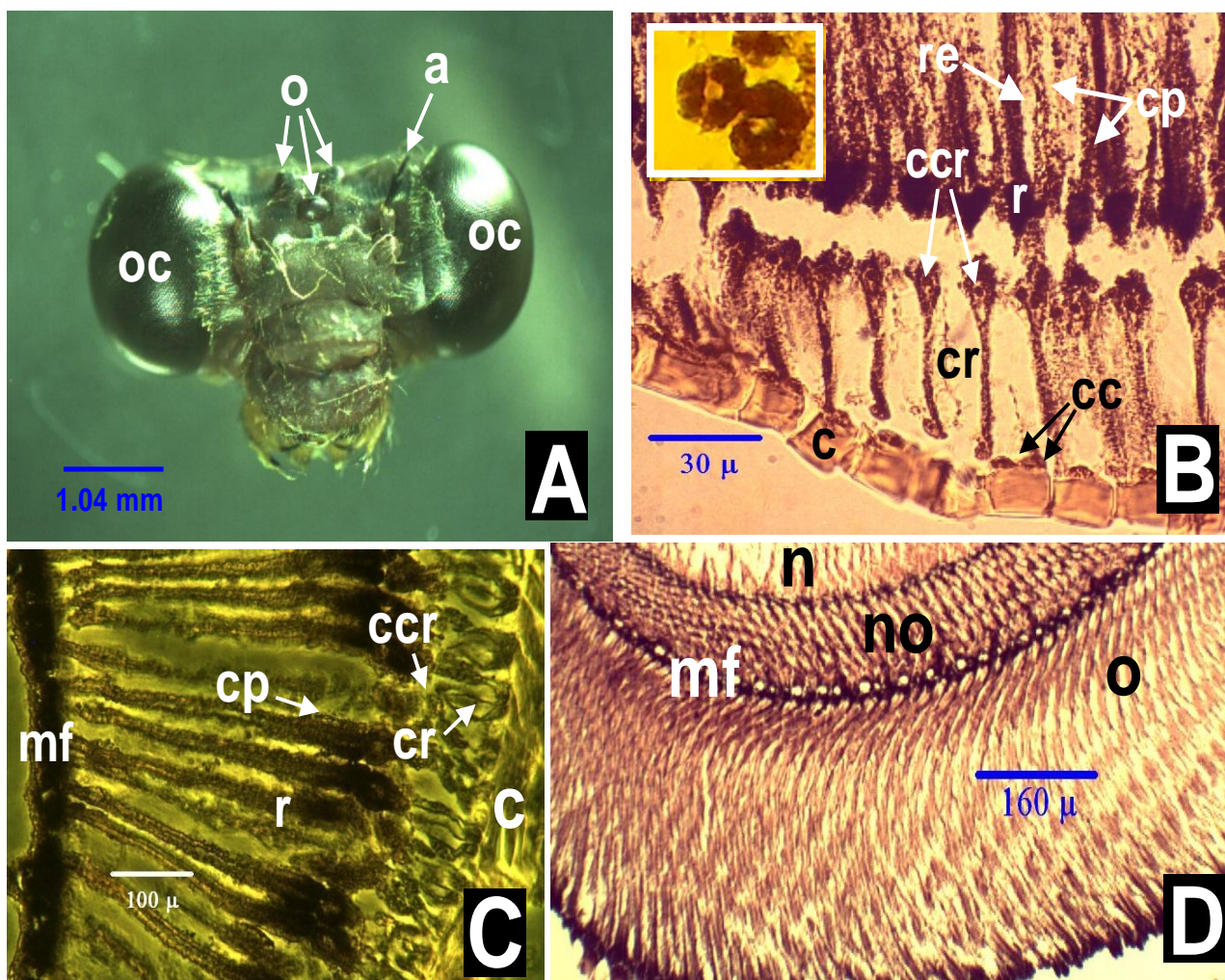
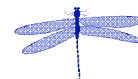


Figura 12: Estructura del aparato visual de un zigóptero adulto. A: Cabeza de *Argia tarascana* donde se observa: oc, ojos compuestos; o, ocelos y a, antena. B: Corte histológico longitudinal, se observa: c, córnea; cr, cono cristalino; cc, células cornéogenas; ccr, células del cono cristalino; r, rábdom; re, células de la retina y cp, células pigmentarias. El recuadro muestra en corte transversal las células que conforman la retina rodeando al rábdom, éste último es de color más claro. C: Imagen en microscopía de contraste de fase en donde se observa: c, córnea; cr, cono cristalino; ccr, células del cono cristalino; r, rábdom; cp, células pigmentarias y mf, membrana basal (fenestrada). D: Corte diagonal donde se observa: o, omátides; mf, membrana basal (fenestrada); no, nervio óptico y n, ganglio nervioso.



Cabeza de la náyade de ***Argia tarascana*** aún sin procesar; se observa un par de ojos compuestos en cada lado y un par de antenas en la parte inferior de la cabeza (Figura 13: A). En corte histológico longitudinal permite observar la córnea gruesa con una capa exterior; se diferencian algunos conos cristalinos del mismo tamaño y con un arreglo homogéneo; pegadas a la córnea, se distinguen algunas células corneógenas; el rábdom se distingue como una delgada línea en color rosa claro que inicia donde terminan las células del cono cristalino. Las células pigmentarias son muy evidentes. El recuadro permite observar como en un corte transversal, el rábdom se encuentra rodeado por las células que conforman la retina (Figura 13: B). Con la técnica de contraste de fases se ve claramente como la córnea está dividida por una capa externa luminosa y una capa interna en color café claro; debido al corte, el cristalino se observa de forma ovalada y posteriormente, se ven las células de la retina en color oscuro rodeando al rábdom, éste último, apenas visible como unas pequeñas tiras luminosas (Figura 13: C-D).

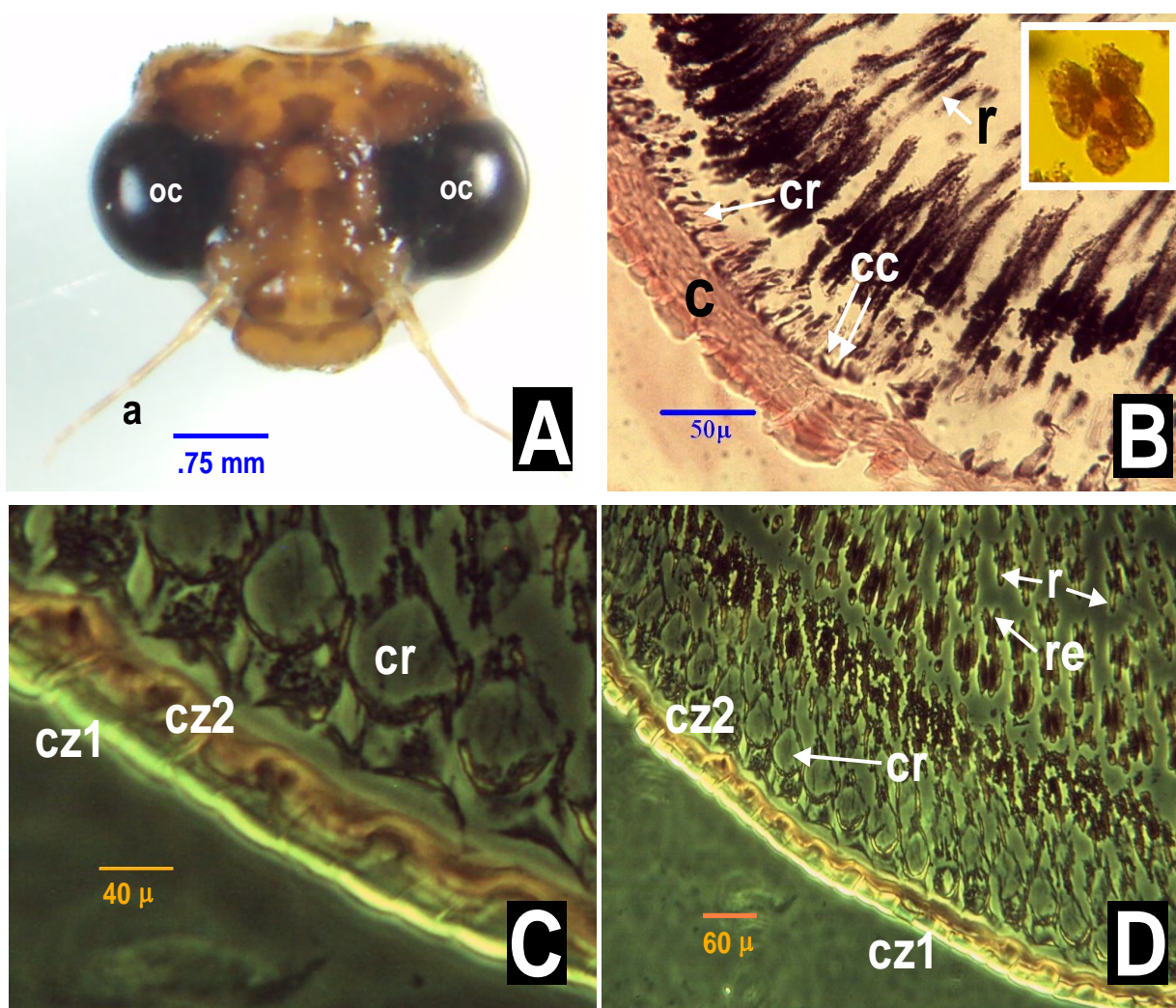
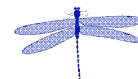


Figura 13: Estructura del aparato visual de la náyade de un zigóptero. A: Cabeza de náyade de *Argia tarascana* donde se observa: oc, ojos compuestos; a, antena. B: Corte histológico longitudinal, se observa: c, córnea; cr, cono cristalino; cc, células cornéogenas; r, rábdom; El recuadro muestra en corte transversal las células que conforman la retina rodeando al rábdom, éste último es de color más claro. C-D: Imagen en microscopía de contraste de fase donde se observa: cz1, capa externa de la córnea; cz2 capa interna de la córnea; cr, cono cristalino; re, células de la retina y r, rábdom.



***Enallagma novaehispaniae*** adulto (Figura 14: A). La figura 14: B en corte longitudinal permite apreciar la córnea teñida en color rosa claro; enseguida se encuentran los conos cristalinos de igual tamaño y un arreglo muy homogéneo, a su vez, claramente se observan dos elementos: en la parte superior células corneógenas y en la base células formadoras del cono cristalino. Las células pigmentarias son muy evidentes y en la sección interna del corte, se observa el rándom iniciando donde terminan las células del cono cristalino. En un corte con más características de ser oblicuo por la disposición de las facetas, éstas se observan de color rosa y nos permite distinguir que el cono cristalino está formado por 4 células (Figura 14: C).

En la cabeza completa mediante un corte transversal que abarca los dos ojos, nos permite reconocer con mayor detalle algunas de las estructuras internas. Con respecto a los ojos, en ambos extremos puede ser observada la córnea en color rosa claro, sin embargo, es posible distinguir que el extremo izquierdo de la cabeza muestra una sección más longitudinal, ya que los conos cristalinos se distinguen de forma alargada muy característica; más al fondo se observa el nervio óptico. En el extremo derecho de la cabeza se ven las células corneógenas y la amplia zona en la que se encuentra el rándom; posteriormente, se observa una delgada franja que es la membrana basal (fenestrada) con tráqueas muy pequeñas y poco abundantes. Tanto en el extremo izquierdo como el derecho, se aprecia claramente el ganglio nervioso y el músculo con su particular forma estriada (Figura 14: D).



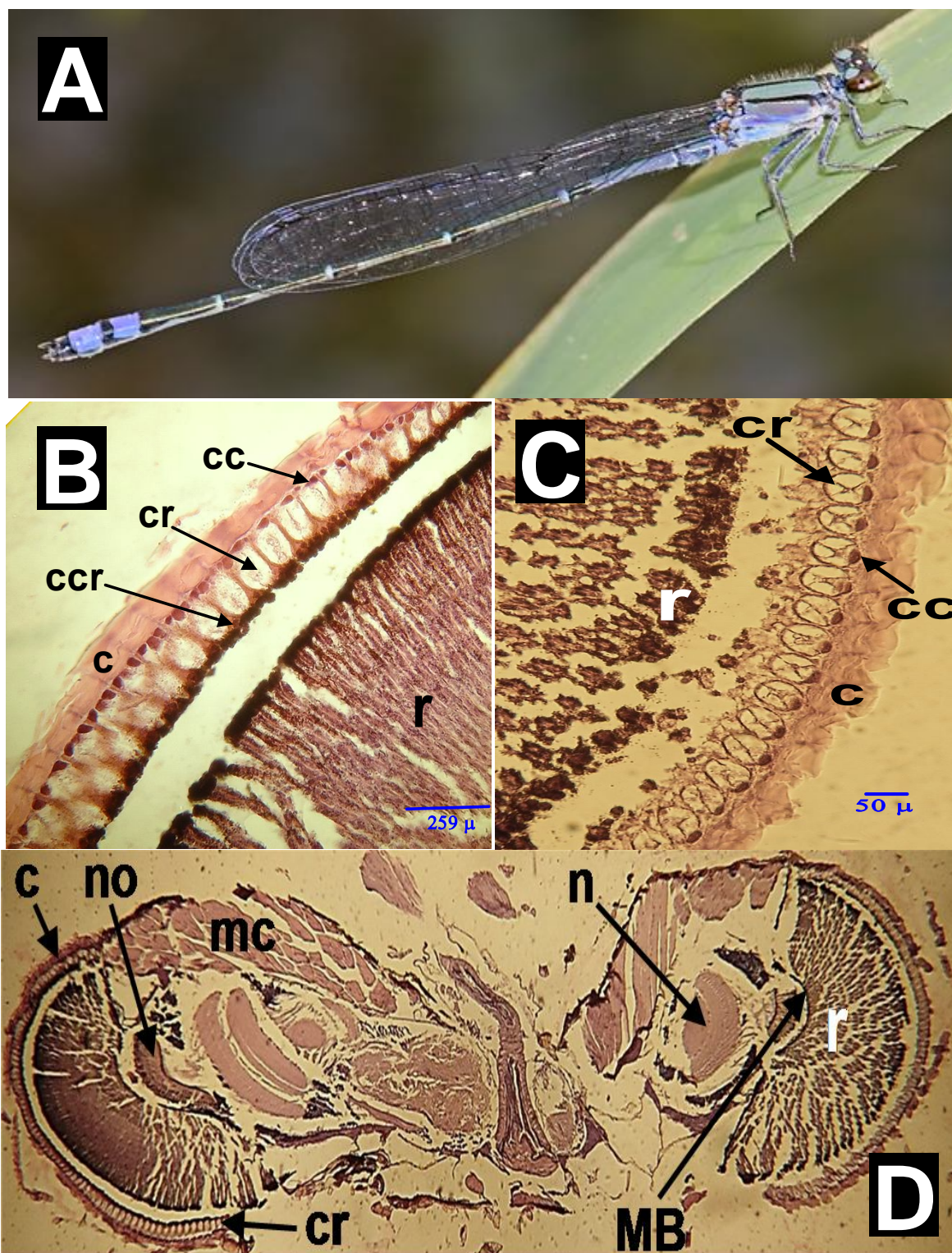
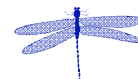


Figura 14: Estructura del aparato visual de un anisóptero adulto. A: *Enallagma novaehispaniae*. B: Corte histológico en el que se observa: c, córnea; cc, células corneógenas; cr, cono cristalino; ccr, células del cono cristalino y r, rábdom. C-D: Corte transversal donde se muestran: c, córnea; cc, células corneógenas; cr, cono cristalino; r, rábdom; no, nervio óptico; mc, músculo; n: ganglio nervioso y MB, membrana basal (fenestrada).



***Hetaerina americana*** adulto (Figura 15: A). En corte histológico transversal se observan claramente definidas las células de la retina rodeando al rábdom (en un color rosa claro) y dando un aspecto arrosado. También se distinguen los conos cristalinos de forma más circular y en el exterior la córnea en color claro (Figura 15: B-C). En un corte longitudinal del ojo completo, puede observarse de forma más general como están dispuestas las estructuras internas de las omátides: en el exterior la córnea forma una semicircunferencia y seguida de ésta, se observan los conos cristalinos con un acomodo homogéneo pero de manera intercalada: uno es más largo que otro. Las células pigmentarias son muy evidentes al formar una semicircunferencia de color café oscuro. El rábdom en color rosado, se inicia donde terminan las células del cono cristalino y abarca un área amplia que llega hasta una delgada franja: la membrana basal (fenestrada) que se ve con tráqueas relativamente abundantes y de diámetro homogéneo. Posteriormente, se observa una porción del nervio óptico y el ganglio nervioso de color rosa (Figura 15: D).

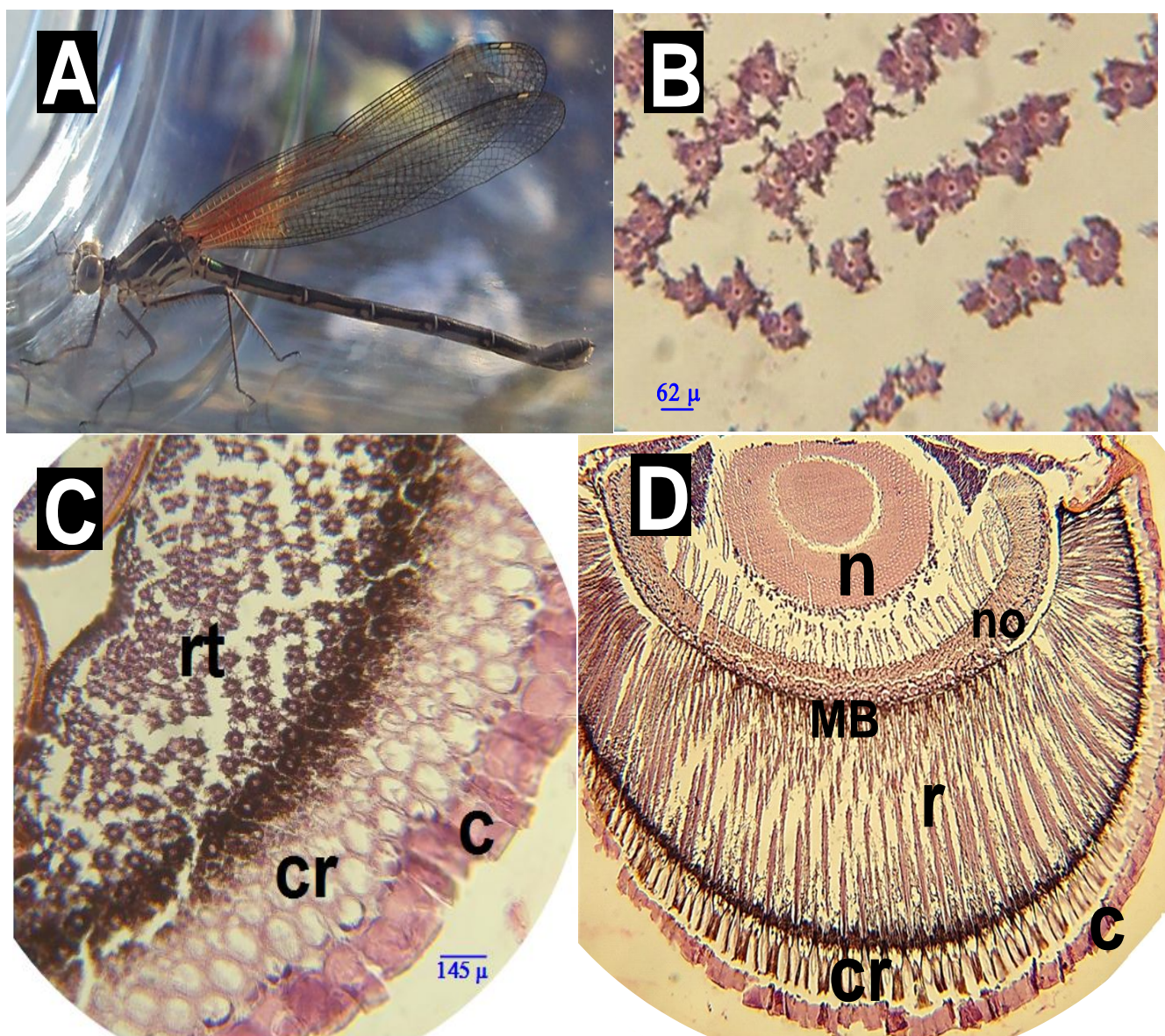


Figura 15: Estructura del aparato visual de un zigóptero adulto. A: *Hetaerina americana*. B: Sección de un corte histológico transversal donde se observan las células de la retina que rodean al rábdom. C: Corte longitudinal del ojo completo, se observa de abajo hacia arriba: c, córnea; cr, cono cristalino; r, rábdom; MB, membrana basal (fenestrada); no, nervio óptico y n, ganglio nervioso. D: Corte transversal mostrando: c, córnea; cr, cono cristalino y rt, retina.



## COMPARACIÓN DE LA LONGITUD DE LAS OMÁTIDES

Otro de los aspectos que se analizaron en el presente estudio fue la longitud de las omátides tomando la medida desde la parte más externa de la córnea hasta la membrana basal, esto se realizó con 50 omátides presentando el promedio de estas lecturas en la Tabla 1; en la cual podemos observar que comparando las formas adultas de anisópteros cuya envergadura es semejante, corresponde a ***Aeshna multicolor*** la mayor dimensión 681.3 $\mu$ ; en segundo lugar tenemos a ***Brechmoroga mendax*** con 639.2 $\mu$ ; en tercer lugar se encuentra ***Macrothemis celeno*** con 765.9 $\mu$  y por último a ***Pseudoleon superbus*** con 756.9 $\mu$ .

Con respecto a las náyades de este suborden, únicamente se obtuvo datos de ***A. junius*** cuyas omatides tienen una dimensión de 178.6 $\mu$ .

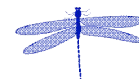
Comparando los zigópteros, éstos también tienen una envergadura semejante, obteniendo que ***Hetaerina americana*** presenta omatides con mayor longitud, que es de 719.6 $\mu$ ; en segundo lugar tenemos a ***Argia tarascana*** con 620 $\mu$ ; en tercer lugar encontramos a ***Enallagma novaehispaniae*** con 365.5 $\mu$  y al final, ***Argia cuprea*** con 143.2 $\mu$ . para este suborden, se pudo obtener la náyade de ***Argia tarascana***, cuyas omátides tuvieron una dimensión promedio de 334.6 $\mu$ .

En el caso de las náyades de zigópteros y anisópteros, es importante mencionar que la forma y desarrollo de los ojos es diferente; en el primer caso, son más esféricos y en el segundo, tienen una forma semejante como a una gota de agua y con poco volumen.



FAMILIA	GÉNERO	ESPECIE	LONGITUD DE LA OMÀTIDE
Aeshnidae	<i>Aeshna</i>	<i>A. multicolor</i>	681.3 μ
	<i>Anax</i>	<i>A. junius</i> (náyade)	178.6 μ
Libellulidae	<i>Brechmoroga</i>	<i>B. mendax</i>	639.2 μ
	<i>Macrothemis</i>	<i>M. celeno</i>	765.9 μ
	<i>Pseudoleon</i>	<i>P. superbus</i>	756.9 μ
Coenagrionidae	<i>Argia</i>	<i>A. cuprea</i>	143.2 μ
	<i>Argia</i>	<i>A. tarascana</i>	620 μ
	<i>Argia</i>	<i>A. tarascana</i> (náyade)	334.6 μ
	<i>Enallagma</i>	<i>E. novaehispaniae</i>	365.5 μ
Calopterygidae	<i>Hetaerina</i>	<i>H. americana</i>	719.6 μ

Tabla 1: Longitud de la omátide de las diferentes especies de odonatos. Las mediciones se realizaron con base en un corte histológico longitudinal de la cabeza.



## 8. DISCUSIÓN

En el presente estudio, se analizaron cortes histológicos de los ojos compuestos de 9 especies de odonatos con diferentes ángulos de corte. En general para todas las especies, los ojos compuestos están conformados por los mismos elementos celulares, no obstante, existen diferencias significativas cuando se observan detalladamente.

La córnea en los adultos del orden Anisoptera (libélulas) se encuentra diferenciada en dos capas: la más externa es de menor espesor con respecto a la más interna.

En los adultos del orden Zygoptera (caballitos del diablo), la córnea también se distingue en dos capas pero la más externa es de mínimo grosor a comparación de los anisópteros.

Si tomamos en cuenta que la córnea de las omátides está conformada por cutícula y esta última, se encuentra estructurada por una epicutícula y una exocutícula, en el zigóptero adulto *Argia cuprea*, seguramente el proceso histológico separó la epicutícula y corresponde a la línea oscura que se observa. Al no percibirse esto en las demás especies, no quiere decir que no presenten también epicutícula; sin embargo, es la única que mostró este detalle a nivel histológico.

En cuanto a las náyades y como todo estado juvenil, su tamaño es menor, denotándose entre otras características, el menor desarrollo de los ojos. En el anisóptero *Anax junius* y el zigóptero *Argia tarascana*, las dos subcapas sobre la córnea se encuentran igualmente desarrolladas, probablemente se deba a la forma como inciden los haces luminosos, es decir, impactan de forma más directa en los adultos por encontrarse en un medio aéreo-terrestre y en las náyades, los haces luminosos tienen que atravesar determinada profundidad del cuerpo de agua antes de estimular a las córneas. Evidentemente, sus ojos requieren de una mayor protección al encontrarse en este ambiente acuático.

Los conos cristalinos en la mayoría de las especies, mantienen la forma de una pirámide invertida, es decir, con el ápice dirigido hacia la parte interna del ojo conectándose con el rábdom, sin embargo, difieren en forma y tamaño.

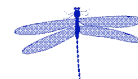


Los anisópteros *Pseudoleon superbus* y *Brechmoroga mendax* tienen conos cristalinos con un arreglo homogéneo y del mismo tamaño; únicamente en *Brechmoroga mendax* pudo observarse que el cono está conformado por 4 elementos celulares transparentes que experimentan diversos grados de transformación durante el desarrollo como lo comenta Caveney (1998). Snodgrass (1935) menciona que funciona como una lente en conjunto con la córnea, constituyendo el aparato dióptrico de cada omátide. En *Aeshna multicolor*, se observan conos cristalinos con las mismas dimensiones pero no con un arreglo homogéneo, ésta última característica es la única que comparte con *Macrothemis celeno*, ya que sus conos cristalinos tienen el mismo tamaño.

Los conos cristalinos de los zigópteros *Argia cuprea*, *Argia tarascana* y *Enallagma novaehispaniae* son del mismo tamaño y con un arreglo homogéneo. En el caso particular de *Hetaerina americana*, los conos cristalinos se observan en un acomodo heterogéneo debido a que de forma intercalada, unos son más largos que otros. Esta característica, no se ha reportado en ninguna de las publicaciones revisadas para odonatos y otros insectos.

En la mayoría de las especies trabajadas, se encontró la presencia de células corneógenas como lo reporta Snodgrass (1935), quien menciona que es una matriz epidérmica de la córnea consistente en una capa de células e importante en la etapa de formación de los ojos. No obstante, se presentaron con mayor nitidez y definición en las especies de zigópteros que en anisópteros, debido a la forma en que se realizaron los cortes histológicos y aclarando que no se encontraron otros reportes que hablen de ello.

De forma general, las células de la retina también conocidas como células fotorreceptoras, se pudieron observar en un número de 6 en las especies trabajadas; sin embargo, en algunas tienen un aspecto cristalino y en otras se observan como si estuvieran invadidas por el rándom. Según Varela (1974), afirma que en muchos órdenes y en grado diverso, muestran una considerable variación en número, tamaño, ordenación y detalles ultraestructurales; por ejemplo, reporta siete células para el pececillo de plata (*Lepisma*) agrupadas en una capa distal de cuatro y una proximal de tres con rándomas separados; Sakamoto (1998) observó que en la parte

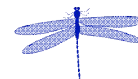


ventral del ojo compuesto de **Anax nigrofasciatus nigrofasciatus** hay de 6 a 7 células de la retina formando un rábdom proximal, esto se ha reportado para otras especies de libélulas como **Hemicordulia sp.** (Laughlin & McGinennes, 1978) y **Sympetrum sp.** (Armett-Kibel & Meinertzhagen, 1983); lo anterior contrasta con la estructura de las omátides en la parte dorsal del ojo compuesto de **Anax**, que están conformadas por ocho células. Sin embargo, Caveney (1998) reporta que el número básico de células de la retina es de nueve para abejas y ocho para moscas y escarabajos. También comenta que estas células fotorreceptoras son de dos clases basadas en su posición, sensibilidad espectral y proyecciones axonales que presumiblemente se deba a una información genética. Los elementos no neuronales como son las células del cono cristalino y las células pigmentarias llegan a incorporarse más tarde dentro de la unidad de la omátide.

Las células pigmentarias y la migración de sus pigmentos son responsables de la adaptación de los ojos compuestos a la luz y la oscuridad. Según Richards & Davies (1983) y Caveney (1998), se encuentran arregladas en dos grupos: el primero (células pigmentarias primarias) comúnmente se encuentran dispuestas alrededor del cono cristalino y de las células corneógenas; el segundo grupo (células pigmentarias secundarias) rodean a las células de la retina y por lo tanto, se les observa distribuidas a lo largo de cada una de las omátides: éste arreglo es característico de los ojos de aposición. En las especies aquí trabajadas, se observa que la distribución de estos dos grupos de células pigmentarias es a lo largo de toda la omátide, típico de insectos de hábitos diurnos. No obstante, es importante resaltar que se fue más evidente reconocer células pigmentarias en todas las especies de zigópteros; tal es el caso de **Argia cuprea**, **Argia tarascana** (adulto y náyade), **Enallagma novahispaniae** y **Hetaerina americana**. La única especie entre los anisópteros que presentó esta característica, fue la náyade **Anax junius**, ya que en esta también se aprecia una intensa pigmentación.

Como típicos organismos de actividad diurna, los odonatos presentan ojos conocidos de aposición, donde el extremo apical del cono cristalino entra en contacto con el rábdom o rabdómero: éste es la unidad retinular de la omatide. Se han descrito diferentes tipos de rabdómeros. Wenher y Mayer (1981) indican que los odonatos, coleópteros y ortópteros presentan los típicos ojos diurnos convencionales





de aposición con rabdómeros fusionados, los cuales, son característicamente largos, delgados, de paredes lisas y separados por citoplasma de las células de la retina. En el presente trabajo también logramos observar lo anterior en todas las especies trabajadas: el rabdom se inicia donde terminan las células de la retina, los rabdómeros son delgados y se encuentran separados por el citoplasma de las células de la retina.

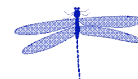
El rabdom es como una barra central conformada por miles de microvellosidades que se originan de las membranas de las células de la retina. El núcleo de las microvellosidades están reforzadas por una proteína citoesquelética conocida como actina (Wolfrum, 1991). El arreglo del rabdom muestra una notable diversidad en los diferentes grupos de insectos y refleja muchas de las estrategias visuales adoptadas por ellos.

La membrana basal (fenestrada) de todos los anisópteros adultos es evidente. ***Aeshna multicolor*** tiene una membrana basal gruesa con tráqueas de tamaño variable; la membrana de ***Brechmoroga mendax*** tiene un número reducido de tráqueas y no es muy gruesa como la de ***Macrothemis celeno***, sin embargo, en la membrana de ésta última se observa un mayor número de tráqueas; ***Pseudoleon superbus*** tiene una delgada membrana basal con tráqueas de menor tamaño.

En todos los zigópteros adultos se observa una membrana basal (fenestrada) delgada. En ***Argia cuprea*** y ***Argia tarascana*** se observan tráqueas abundantes y de diámetro pequeño. La membrana basal se distingue aún más delgada en ***Enallagma novaehispaniae*** y ***Hetaerina americana***: la primera tiene tráqueas muy pequeñas y poco abundantes; en el segundo caso se distinguen tráqueas relativamente abundantes con un tamaño homogéneo entre ellas.

La náyade ***Anax junius*** mostró una membrana basal (fenestrada) muy amplia y con tráqueas diseminadas.

Varela (1974) afirma que la membrana basal (fenestrada) es una estructura fibrosa que brinda sostén mecánico. Snodgrass (1935) comenta que la membrana es penetrada por los procesos proximales de las células de la retina, las cuáles, se



convierten en las fibras del nervio óptico. En todas las especies estudiadas, las células de la retina se observan completamente asentadas sobre la membrana basal (fenestrada) y los nervios ópticos de cada una de las células de la retina se les observa posteriores a la membrana basal llamada por Richards & Davies (1983) como fibras post retinianas. No obstante, se considera que los nervios ópticos de cada una de las células de la retina son los que atraviesan la membrana basal (de ahí el nombre de fenestrada), lo cual, seguramente podría observarse a detalle con otra técnica microscópica.

Todos los insectos presentan un sistema respiratorio de tipo traqueal, el cuál va desarrollándose al interior como raíces y disminuyendo su diámetro hasta constituir las células traqueolares, inclusive, las podemos encontrar en el interior de la cabeza. Caveney (1998) menciona que dichas células están ubicadas en la parte inferior de la membrana basal (fenestrada) y a su vez, corriendo paralelamente a lo largo de ella; esta situación se observó en el presente estudio, sobre todo con mayor nitidez en la especie *Aeshna multicolor*. De nuevo Caveney (1998), sugiere que estas células forman un tapetum traqueal que actúa para incrementar la sensibilidad de los fotorreceptores por reflejo de la luz no absorbida por los fotopigmentos.

De forma general para todas las especies de anisópteros y zigópteros, el ganglio óptico se observó diferenciado en dos zonas: la más externa de menor espesor con respecto a la más interna, la cual puede corresponder por su ubicación al ganglio protocerebral, como lo reporta Varela (1974).

La complejidad de las estructuras celulares nos permite enfatizar el hecho de que son organismos altamente adaptados a su ambiente y por ello, su visión los hace depredadores altamente eficientes controlando las poblaciones de insectos competitivos para el ser humano, como los mosquitos y las moscas (que son transmisores de enfermedades como el dengue y la gastroenteritis).

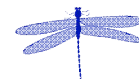


## CONCLUSIÓN

Se encontraron notables diferencias histológicas entre adultos de anisópteros y zigópteros, sin embargo, las más sobresalientes fueron las encontradas entre náyades y adultos, por lo cual, se considera que fueron muy relevantes de acuerdo al ambiente en el que se les encuentra: náyades en ambiente acuático y adultos en ambiente aéreo-terrestre.

En este estudio, se enfrentó la dificultad de trabajar con las diferentes estructuras de un insecto debido a la composición de las mismas. La presencia de exoesqueleto y la ausencia de esclerotina en algunas zonas (que lo hace más frágil), implicaron una combinación de variadas técnicas.

El reconocimiento a nivel histológico de los componentes celulares que conforman los órganos fotorreceptores fue complicado, no obstante, se logró el reconocimiento de todos estos.



## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Arnett R. 1997. American Insects: A handbook of the insects of America North of Mexico. The Sandhill Crane Press. U.S.A. 850 p.

Arnett-Kibel C., Meinertzhagen I. & Dowling J. 1977. Cellular and synaptic organization in the lamina of the dragonfly *Sympetrum rubicundulum*. Proceedings of the Royal Society of London. B. 196: 385-413 p.

Arnett-Kibel C. & Meinertzhagen I. A. 1983. Structural organization of the ommatidium in the ventral compound eye of the dragonfly *Sympetrum*. Journal of Comparative Physiology A. 151: 285-294 p.

Arikawa K., Primoz P. & Stavenga D. 2009. Rhabdom constriction enhances filtering by the red screening pigment in the eye of the Eastern Pale Clouded Bellow Butterfly, *Colias erate* (Pieridae). The Journal of Experimental Biology. 212: 2057-2064 p.

Berger C., 2004. Dragonflies. Stackpole Books. Canada. 125 p.

Berry R., Warrant E. & Stange S. 2007. Form vision in the insect dorsal ocelli: An anatomical and optical analysis of the Locust Ocelli. Vision Research. 47:1382-1393 p.

Borror D. & White R. 1970. A field guide to insects: American North of Mexico. Houghton Mifflin Company. U.S.A. 404 p.

Bursell E. 1974. Introducción a la fisiología de los insectos. Alhambra. Madrid, España. 350 p.

Butler R. 1973. The anatomy of the compound eye of *Periplaneta Americana* L. 1. General Features. J. Comp. Physiol. 83: 223-238 p.

Caveney S. Compound Eyes. 1998. En: Microscopic Anatomy of Invertebrates. Insecta. Wiley-Liss, Inc. Canada. Volume 11:B; 423-425 p.



González S.-E. y Novelo G.-R. 1996. Odonata. En: Llorente-Bousquets, J., A. García-Aldrete y E. González-Soriano (Eds.) 148-167 p. Biodiversidad, Taxonomía y Biogeografía de Artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento. UNAM y CONABIO. México, D.F.

Corbet P. 1980. Biology of Odonata. *Ann. Rev. Entomol.* 25: 189-217.

Dunkle S. 1989. Dragonflies of the Florida Peninsula, Bermuda and the Bahamas. Scientific Publisher Nature Guide. U.S.A. 155 p.

Dunkle S. 2000. Dragonflies through Binoculars: A field guide to the dragonflies of North America. Oxford University Press. New York. 23-24 p.

Esquivel C. 2006. Libélulas de Mesoamérica y el Caribe. INBio. Costa Rica. 319 p.

Grimaldi D. & Engel S. 2005. Evolution of the Insects. Cambridge University Press. Hong Kong. 755 p.

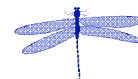
Goldsmith T. & Philpott D. 1957. The microstructure of the compound eyes of insects. *The Journal of Biophysical and Biochemical Cytology*, 3(3): 429-439 p.

González S.-E. y Novelo G.-R. 1996. Odonata. En: Llorente-Bousquets, J., A. García-Aldrete y E. González-Soriano (Eds.) 148-167 p. Biodiversidad, Taxonomía y Biogeografía de Artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento. UNAM y CONABIO. México, D.F.

Gullan P. 2005. The insects. Blackwell Publishing. United Kingdom. 505 p.

Horridge G. 1978. The separation of the Visual Axes in Apposition Compound Eyes. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B.* 285 (1003): 1-59 p.

Homberg U. & Paech A. 2002. Ultrastructure and orientation in the dorsal rim area of the locust compound eye. *Arthropod Structure & Development.* 30: 271-280 p.



Labhart T. & Meyer E. 1999. Detectors for Polarized Skylight in Insects: A Survey of Ommatidial Specializations in the Dorsal Rim Area of the Compound Eye. *Microscopy research and technique*. 47: 368–379 p.

Laughlin S. & McGinness S. 1978. The structure of dorsal and ventral regions of a dragonfly retina. *Cell & Tissue Research* 188: 427-447.

Lau S. & Meyer-Rochow V. 2007. The compound eye of *Orgia antiqua* (Lepidoptera: Lymantriidae): Sexual dimorphism and light/dark adaptational changes. *Eur. J. Entomol.* 104: 247-258.

Luna L.G. 1968. *Manual of Histologic Staining Methods of the Armed Forces Institute of Pathology*. Mc-Graw Hill. State United of America. 5: 32-46 p.

Manolis T. 2003. *Dragonflies and Damselflies of California*. University of California Press. U.S.A. 201 p.

McCafferty W. 1981. *Aquatic Entomology: The Fishermen's and Ecologists' Illustrated Guide to Insects and Their Relatives*. Jones & Bartlett Learning. Canada. 448 p.

Meinertzhagen I. & Armett-Kibel C. 1982. The lamina monopolar cells in the optic lobe of the dragonfly *Sympetrum*. *Philosophical Transaction of the Royal Society of London*. B. 297: 27-49 p.

Meyer-Rochow V. & Liddle A. 1988. Structure and function of the eyes of two species of opilionid from New Zealand glow-worm caves (*Megalopsalis tumida*: Palpatores, and *Hendea myersi cavernicola*: Laniatores). *Proceedings of the Royal Society of London*. 1272: 293-319 p.

Moore N. 1997. *Dragonflies: status survey and conservation action plan*. Information Press. UK. 28 p.



Mouze M. 1972. Croissance et metamorphose de l'appareil visuel des Aeschnidae (Odonata). *Int. J. Insect Morphol. & Embryol.* 1 (2): 181-200 p.

Needham J. y Westfall M. Jr. 1954. A manual of the dragonflies of North America (Anisoptera) including the Greater Antilles and the provinces of the Mexican border. Univ. Calif. Press, Berkeley. 615pp.

Novelo-Gutiérrez R. y Alonso-Eguía Lis P. 2007. El estudio de los odonatos (Insecta: Odonata) en México. 9-23 p. *In: Enfoque y perspectivas. Simposio Internacional Entomología Acuática Mexicana: Estado Actual de Conocimiento y Aplicación.* Instituto de Tecnología del Agua, Sociedad Mexicana de Entomología. México.

Pastor A. 1968. Las libélulas de Cuba. Torreia. Cuba. 147 p.

Richards O. & Davies R. 1983. Tratado de entomología. Imms V1. Omega. Barcelona. 165 p.

Sakamoto K., Takaharu S., Sachiko K., Takahito K. & Eisuke E. 1998. Comparative studies on the compound eyes of larvae and adults of an Aeschnid dragonfly, *Anax nigrofasciatus nigrofasciatus*. (I) Dorsal part. *International Journal of Odonatology.* 1 (1): 15-31 p.

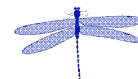
Samways M. 2008. Dragonflies and Damselflies of South Africa. Pensoft Publishers. Bulgaria. 293 p.

Sauceng M., Pabst M.-A. & Kral K. 2003. The dragonfly *Libellula quadrimaculata* (Odonata: Libellulidae) makes optimal use of the dorsal fovea of the compound eyes during perching. *Eur. J. Entomol.* 100: 475-479 p.

Silby J. 2001. Dragonflies of the world. Csiro Publishing. U.S.A. 224 p.

Snodgrass R. 1935. Principles of insect Morphology. McGraw Hill. U.S.A. 646 p.

Stavenga D. 1992. Eye regionalization and spectral tuning of retinal pigments in Insects. *TINS.* 15 (6): 217-218 p.



Usinger R. 1956. Aquatic insects of California: with keys to North American genera and California species. University of California Press. U.S.A. 508 p.

Varela F. 1974. Los ojos de los insectos. Alhambra. Madrid, España. 105 p.

Von Ellenrieder N. & Garrison R. 2007. Libélulas de las Yungas (Odonata). Una guía de campo para las especies de Argentina. Pensoft Series Faunistica 67. Pensoft Publishers. Bulgaria. 116 pp.

Yack J., Johnson S., Brown S. & Warrant E. 2007. The eyes of *Macrosoma* sp. (Lepidoptera: Hedyloidea): A nocturnal butterfly with superposition optics. *Arthropod Structure & Development*. 36:11-22 p.

#### **Referencias electrónicas:**

[http://scienceblogs.com/grrlscientist/2009/07/30000\\_facets\\_give\\_dragonflies.php](http://scienceblogs.com/grrlscientist/2009/07/30000_facets_give_dragonflies.php)

[http://scienceblogs.com/grrlscientist/2009/07/30000\\_facets\\_give\\_dragonflies.php](http://scienceblogs.com/grrlscientist/2009/07/30000_facets_give_dragonflies.php)

<http://www.solociencia.com/ingenieria/06071702.htm>