

# Grao en Bioloxía

## Memoria do Traballo de Fin de Grao

**Revisión bibliográfica: El singular sistema de visión de la familia Gyrinidae**

**Revisión bibliográfica: O singular sistema de visión da familia Gyrinidae**

**Literature review: The singular vision system of the family Gyrinidae**



**Figura 1.** Agrupación de girínidos en la superficie del agua. **Smith (2009)**

**Roque Díaz Álvarez**

**Curso: 2022 - 2023. Convocatoria: Febreiro**

*Directores: Montserrat Domínguez Pérez y Oscar Cabeza Gras*





UNIVERSIDADE DA CORUÑA

DEPARTAMENTO DE FÍSICA  
y CIENCIAS DE LA TIERRA

**Dña. Montserrat Domínguez Pérez y D. Oscar Cabeza Gras** autorizan la presentación del trabajo de fin de grado “**Revisión bibliográfica: El singular sistema de visión de la familia Gyrinidae**” presentado por **Roque Díaz Álvarez** para su defensa ante el tribunal calificador.

Dra. Montserrat Domínguez Pérez

Dr. Oscar Cabeza Gras

En A Coruña a 16 de febrero de 2023



## Resumen

Los girínidos son una familia de coleópteros que presentan un sistema de visión muy característico. Poseen un par de ojos compuestos que se dividen en dos mitades, una dorsal y otra ventral. Cada una de ellas se enfrenta a entornos diferentes, el aire y el agua, ya que estos escarabajos residen la mayoría del tiempo sobre la película superficial del agua.

En este trabajo de revisión bibliográfica se ha llevado a cabo una búsqueda de información con la finalidad de describir la morfología del aparato visual de Gyrinidae, determinar si su anatomía ocular representa una adaptación al ambiente en el que habitan y explicar su funcionamiento. Para ello, se detalla inicialmente la estructura del ojo compuesto típico de artrópodos. A continuación, se comentan las diferencias existentes en el ojo entre las distintas subfamilias de los girínidos. También se describe la particular organización del lóbulo óptico que poseen estos escarabajos, además de especificar la disposición ocular de las larvas y su evolución durante la metamorfosis hasta alcanzar la estructura visual definitiva en el imago<sup>1</sup>. Por último, se comparan las dos porciones del órgano visual (dorsal y ventral) para evaluar las diferencias morfológicas y funcionales que les permiten acomodarse a los requisitos ópticos de dos entornos distintos.

**Palabras clave:** Gyrinidae, visión, lóbulo óptico, ojo compuesto, fotorrecepción.

## Resumo

Os xirínidos son unha familia de coleópteros que presentan un sistema de visión moi característico. Poseen un par de ollos compostos que se dividen en dúas metades, unha dorsal e outra ventral. Cada unha delas enfróntase a diferentes entornos, o aire e a auga, xa que estes escaravellos residen a maioría do tempo sobre a película superficial da auga.

Neste traballo de revisión bibliográfica levouse a cabo unha búsqueda de información coa finalidade de describir a morfoloxía do aparato visual de Gyrinidae, determinar se a súa anatomía ocular representa unha adaptación ao medio no que habitan e explicar o seu funcionamento. Para iso, detállase inicialmente a estrutura do ollo composto típico de artrópodos. A continuación, coméntanse as diferenzas existentes no ollo entre as distintas subfamilias dos xirínidos. Tamén se describe a particular organización do lóbulo óptico que poseen estes escaravellos, ademais de especificar a disposición ocular das larvas e a súa evolución durante a metamorfose ata alcanzar a estrutura visual definitiva no imago. Por último, compáranse as dúas porcións do órgano visual (dorsal e ventral) para avaliar as diferenzas morfolóxicas e funcionais que lles permiten acomodarse aos requisitos ópticos de dous entornos distintos.

**Palabras clave:** Gyrinidae, visión, lóbulo óptico, ollo composto, fotorrecepción.

---

<sup>1</sup> Imago: último estadio de desarrollo de un insecto (fase adulta).

## **Abstract**

The gyrids are a family of coleopterans with a very distinctive vision system. They have a pair of compound eyes that are divided into two halves, one dorsal and one ventral. Each of them faces different environments, air and water, as these beetles reside most of the time on the surface film of water.

In this literature review, a search for information was carried out to describe the morphology of the visual apparatus of Gyrinidae, to determine whether their ocular anatomy represents an adaptation to the environment in which they live and to explain how they function. To this end, the structure of the typical compound eye of arthropods is initially detailed. The differences in the eye between the different gyrid subfamilies are then discussed. The particular organisation of the optic lobe in these beetles is also described, as well as the ocular arrangement of the larvae and their development during metamorphosis to the final visual structure in the imago. Finally, the two parts of the visual organ (dorsal and ventral) are compared to assess the morphological and functional differences that allow them to meet the optical requirements of two different environments.

**Keywords:** Gyrinidae, vision, optic lobe, compound eye, photoreception.

# ÍNDICE

<b>1. Introducción</b>	1
<b>2. Objetivos</b>	6
<b>3. Búsqueda de información</b>	6
<b>4. Resultados y discusión</b>	7
4.1. Morfología del ojo de los girínidos	7
4.2. Análisis histológico del ojo y del cerebro en <i>Gyretes</i> sp.	9
4.3. Función de los cuerpos fungiformes en Gyrinidae	10
4.4. Sistema visual en las larvas de los girínidos y diferencias con el imago	13
4.5. Diferencias morfológicas y funcionales entre el ojo dorsal y el ventral en Gyrinidae	17
<b>5. Conclusiones / Conclusións / Conclusions</b>	22
<b>6. Bibliografía</b>	24

## 1. Introducción.

La luz es una forma de radiación electromagnética que puede ser detectada por los seres vivos mediante un proceso conocido como fotorrecepción. La mayoría de las especies sólo son capaces de detectar una pequeña porción del espectro electromagnético dentro del intervalo entre 300 y 1000 nm (los humanos detectan las longitudes de onda de 350 a 750 nm). Este rango se denomina “luz visible” (Figura 2) y comprende desde el ultravioleta hasta el infrarrojo. Los animales (también el ser humano) carecen de la capacidad para percibir otras longitudes de onda de la radiación electromagnética, como las ondas de radio (Moyes & Schulte, 2014).

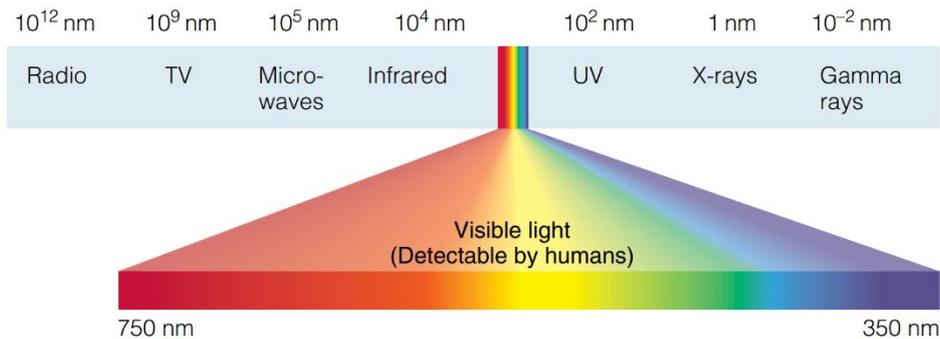


Figura 2. Espectro electromagnético. (Moyes & Schulte, 2014)

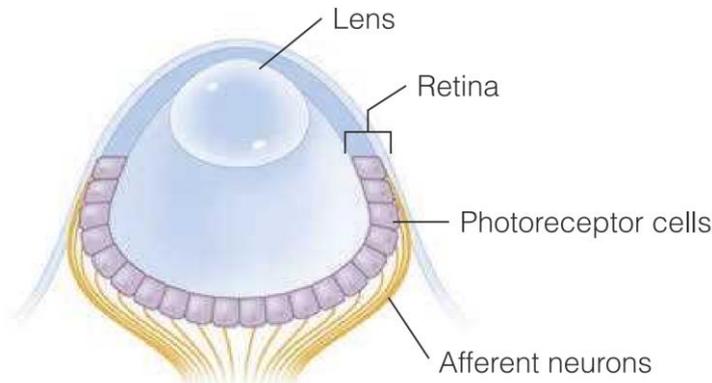
Todos los organismos detectan la luz mediante un pigmento, denominado fotopigmento, que la absorbe. Los animales tienen un fotopigmento predominante para la fotorrecepción, la rodopsina, aunque en otros organismos como las bacterias existen varios tipos. El fotopigmento está asociado a las membranas celulares, por lo que todas las células fotorreceptoras presentan una superficie de membrana muy elevada para aumentar así su sensibilidad a la luz. En los animales existen dos tipos principales de células fotorreceptoras: ciliares y rabdoméricas. Los fotorreceptores ciliares constan de un único cilio que sobresale de la célula, a menudo con una membrana ciliar muy plegada que forma láminas o discos que contienen los fotopigmentos. En cambio, los fotorreceptores rabdoméricos presentan conjuntos de microvellosidades que aumentan la superficie de la membrana (Hill et al., 2016) y (Moyes & Schulte, 2014). Además de estas diferencias estructurales, los fotorreceptores ciliares y rabdoméricos también difieren en los mecanismos de transducción de señales, encargados de convertir la energía transportada por los fotones entrantes en un cambio del potencial de membrana de la célula receptora (Moyes & Schulte, 2014). Los vertebrados presentan fotorreceptores ciliares mientras que en los artrópodos son rabdoméricos. Otros filos pueden presentar ambos tipos de fotorreceptores, incluso en el mismo animal (Hill et al., 2016). Para este trabajo resultan más destacables los fotorreceptores rabdoméricos, puesto que la revisión se focaliza en Gyrinidae, una familia de coleópteros acuáticos (artrópodos).

Así, la fotorrecepción implica la transducción de la energía luminosa en energía eléctrica (Willmer et al., 2005) y es el proceso que está detrás de lo que conocemos como “visión”.

Los fotorreceptores pueden formar agrupaciones sencillas como los ocelos<sup>2</sup> o asociarse en órganos más complejos como los ojos. Existen dos tipos principales de ojos formadores de imágenes: el ojo en cámara y el ojo compuesto (Hill et al., 2016).

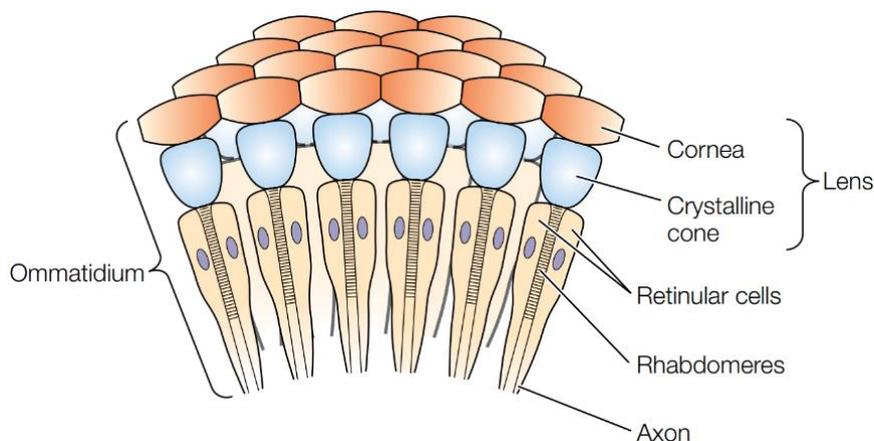
<sup>2</sup> Ocelos: órganos visuales rudimentarios formados por agrupaciones de células fotosensibles. Su función es percibir cambios en la intensidad de la luz, dado que son incapaces de formar imágenes.

El ojo en cámara (*Figura 3*) presenta una lente denominada cristalino que toma múltiples fuentes de luz y las refracta, así, se enfoca una imagen invertida (nítida) del campo visual en la retina (que es la capa curva de fotorreceptores que se sitúa en la zona posterior del ojo) (**Hill et al., 2016**) y (**Moyes & Schulte, 2014**). Este es el tipo de ojo que está presente en los vertebrados, por lo que también es la estructura óptica que tenemos los humanos.



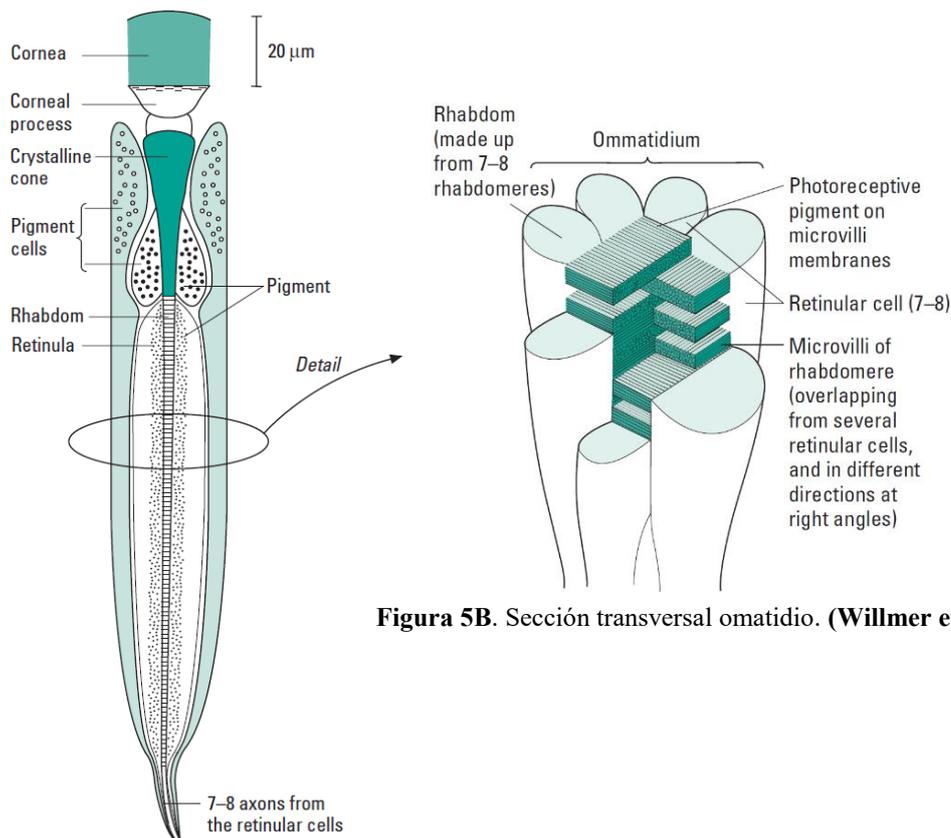
**Figura 3.** Esquema del ojo en cámara. (**Moyes & Schulte, 2014**)

El ojo compuesto (*Figura 4*) es típico de artrópodos y es el principal ojo formador de imágenes en algunos insectos inmaduros y en casi todos los adultos. Resulta de gran interés conocer su estructura, dado que así será más asequible entender los apartados tratados más adelante.



**Figura 4.** Vista general del ojo compuesto. (**Hill et al., 2016**)

Externamente, se puede apreciar un gran número de estructuras hexagonales denominadas **facet**as. Estas se corresponden con la región superficial de cada **ommatidio**, que son las unidades fundamentales que conforman el ojo compuesto (**Willmer et al., 2005**). El número de ommatidios es variable entre especies, de igual manera que la estructura de cada uno de ellos (**Hill et al., 2016**). La organización general de cada ommatidio (desde el exterior hacia el interior) se representa en las *Figuras 5A* y *5B*:



**Figura 5B.** Sección transversal omatidio. (Willmer et al., 2005)

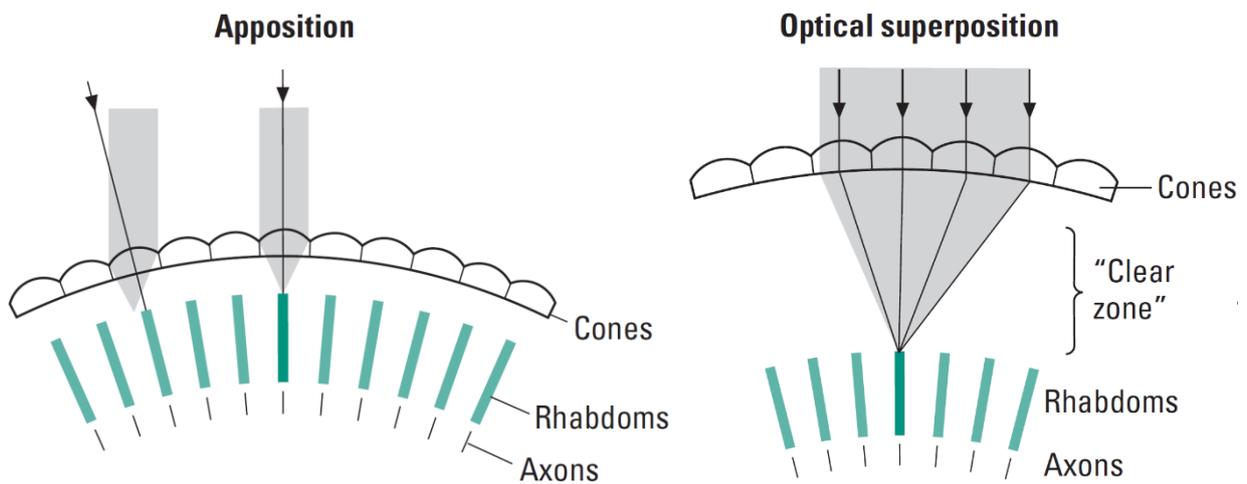
**Figura 5A.** Detalle estructura omatidio. (Willmer et al., 2005)

La capa más superficial del **omatidio** es la **córnea**, que es una región modificada de la cutícula que recubre al **cono cristalino**. Ambas estructuras son transparentes y en conjunto forman la **lente**. Justo debajo se sitúan un grupo de células fotorreceptoras, denominadas **células retinulares** (normalmente son ocho) que se disponen circularmente. Las microvellosidades que presentan estas células son **rabdoméricas** y se proyectan hacia una zona central formando un túbulo llamado **rabdoma**. Aquí es donde se localizan los **fotopigmentos** (rodopsina) que captan la luz (Willmer et al., 2005).

Los ojos compuestos pueden formar imágenes de dos formas bastante distintas. Por este motivo se diferencian dos subtipos: en aposición y en superposición (Moyes & Schulte, 2014).

-Los ojos compuestos en aposición son típicos de insectos diurnos. En ellos cada omatidio funciona de forma totalmente independiente (Figura 6A), por lo que cada uno genera su propia imagen diminuta. Aun así, gracias a las neuronas aferentes que salen de cada omatidio y las numerosas interconexiones que tienen lugar entre ellas, los animales con ojos compuestos en aposición son capaces de producir una imagen integrada (Moyes & Schulte, 2014). Muchos de los insectos que tienen este tipo de ojo también presentan un "iris" formado por un pigmento justo debajo del cono para adaptarse a diferentes niveles de luz (Willmer et al., 2005).

-Por su parte, los ojos compuestos en superposición son característicos de insectos nocturnos, ya que son eficientes con bajas cantidades de luz. En este caso los omatidios trabajan de forma conjunta para generar una única imagen. Esto se produce porque entre las lentes y los rabdomas existe un espacio denominado "zona clara". Así, los rabdomas reciben la luz de varios conos y forman una imagen "ópticamente superpuesta" (Figura 6B). Los movimientos ascendentes y descendentes del pigmento entre los omatidios, determinan el número de conos que envían luz a cada rabdoma. Esto representa un mecanismo de adaptación para mantener la sensibilidad a diferentes niveles de luz en los escarabajos nocturnos, polillas y moscas que utilizan este tipo de ojos (Willmer et al., 2005).



**Figura 6A.** Esquema ojo en aposición. (Willmer et al., 2005)

**Figura 6B.** Esquema ojo en superposición. (Willmer et al., 2005)

Los ojos compuestos no alcanzan el poder de resolución de los ojos en cámara de los vertebrados, pero pueden proporcionar una discriminación visual bastante detallada (Moyes & Schulte, 2014). La agudeza visual del ojo compuesto de un insecto depende del número, del tamaño y de la separación de los omatidios. En las zonas del ojo donde la visión es mejor (equivalente a la fóvea de un vertebrado), las superficies omatidiales son planas y grandes; en el resto son más pequeñas y bastante convexas. Esto sucede porque una superficie plana grande capta más luz de una parte concreta del campo visual y esto mejora la resolución (Willmer et al., 2005).

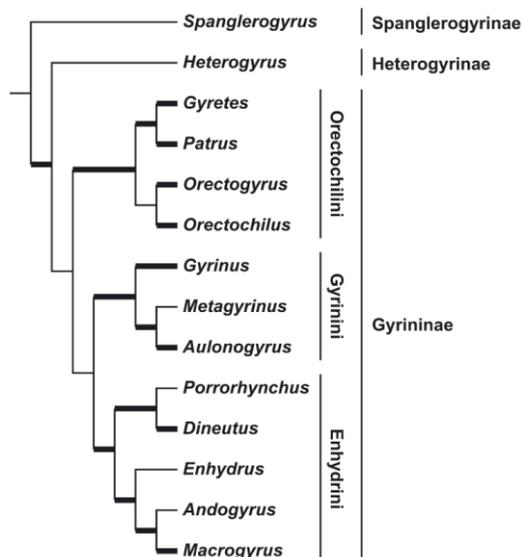
Para que un ojo compuesto tuviese un poder de resolución más elevado habría dos opciones: reducir el tamaño de cada omatidio o aumentar su cantidad. El tamaño mínimo de un omatidio está limitado por la difracción debida a las propiedades ondulatorias de la luz, por tanto, los insectos que presentan mayor agudeza visual son aquellos que tienen un número superior de omatidios y como consecuencia ojos compuestos más grandes. Un ejemplo de un insecto que posee una gran capacidad visual es la libélula. Este animal puede ver objetos hasta a un metro de distancia, lo que es excepcional, puesto que la mayoría de insectos sólo pueden ver a unos pocos milímetros de distancia de su cuerpo. Además, la amplitud de su campo visual es prácticamente de 360°. Este aspecto no es tan llamativo, dado que el ojo compuesto es muy hábil para captar imágenes desde muchas direcciones (Moyes & Schulte, 2014).

Hay que poner en consideración que para alcanzar la agudeza visual media del ojo humano, el ojo de un insecto tendría que medir casi un metro de diámetro. Sin embargo, aunque los ojos de los insectos tengan un poder de resolución limitado, presentan otras capacidades de las que nosotros carecemos, como una potente visión de cerca (pueden ver objetos para los que nosotros necesitaríamos un microscopio) (Moyes & Schulte, 2014).

Sea cual sea su tipo y origen, los diseños y sensibilidades de los ojos de los animales están fuertemente ligados al hábitat en el que deben actuar (Willmer et al., 2005). Por esta razón la familia Gyrinidae resulta tan interesante y es el grupo taxonómico en el que se centra este trabajo.

Gyrinidae es una familia de coleópteros acuáticos que cuenta con 1000 especies aproximadamente y se divide en tres subfamilias: Spanglerogyrinae, Heterogyrinae y Gyrininae (Del-Claro & Guillermo, 2019). Las dos primeras subfamilias contienen únicamente a un género y a una especie

cada una. Por su parte, Gyrininae es una subfamilia mucho más numerosa, ya que engloba prácticamente a la totalidad de especies de la familia. Inicialmente, los miembros de este grupo eran los únicos que se conocían, por lo que la subfamilia Gyrininae constituía la familia. Así, las tribus Orectochilini, Gyrinini y Enhydrini que agrupan a los distintos géneros de Gyrininae fueron consideradas previamente como subfamilias (**Miller & Bergsten, 2012**). La clasificación filogenética de la familia se puede apreciar en las *Figuras 7A* y *7B*.



**Figura 7A.** Diagrama de las relaciones filogenéticas entre las subfamilias, tribus y géneros en Gyrinidae. (**Miller & Bergsten, 2012**)

Family Gyrinidae Latreille, 1810  
 Subfamily Spanglerogyrinae Folkerts, 1979  
 Genus *Spanglerogyrus* Folkerts, 1979  
 Subfamily Heterogyrinae Brinck, 1955, **new status**  
 Genus *Heterogyrus* Legros, 1953  
 Subfamily Gyrininae Latreille, 1810  
 Tribe Enhydrini Régimbart, 1882  
 Genus *Enhydrus* Laporte, 1834  
 Genus *Andogyrus* Ochs, 1924  
 Genus *Macrogyrus* Régimbart, 1882  
 Genus *Porrorhynchus* Laporte, 1835  
 Genus *Dineutus* MacLeay, 1825  
 Tribe Gyrinini Latreille, 1810  
 Genus *Gyrinus* Geoffroy, 1762  
 Genus *Metagyrinus* Brinck, 1955  
 Genus *Aulonogyrus* Motschulsky, 1853  
 Tribe Orectochilini Régimbart, 1882  
 Genus *Orectochilus* Dejean, 1833  
 Genus *Gyretes* Brullé, 1835  
 Genus *Patrus* Aube, 1838, **new status**  
 Genus *Orectogyrus* Régimbart, 1884

**Figura 7B.** Resumen de la nomenclatura de las subfamilias, tribus y géneros en Gyrinidae. (**Miller & Bergsten, 2012**)

Los gírínidos son escarabajos acuáticos que habitan generalmente en el medio dulceacuícola. Se distribuyen por todo el mundo, con representantes en todas las grandes regiones a excepción de la Antártida. Los territorios con mayor número de especies son África y el sudeste asiático, aunque otras regiones tropicales también poseen una gran diversidad (**Miller & Bergsten, 2012**). Suelen encontrarse en aguas estancadas (medio léntico) o con muy poca corriente y son uno de los componentes más característicos del neuston<sup>3</sup>. Viven nadando sobre la película superficial del agua (epineuston), semisumergidos, aunque pueden sumergirse completamente o salir volando cuando se sienten amenazados. Cuando se zambullen utilizan una burbuja de aire situada bajo los élitros<sup>4</sup> para poder respirar. Una vez bajo la superficie del agua, bucean y se sujetan a la vegetación con las patas para evitar ascender otra vez hasta que pase el peligro (**Del-Claro & Guillermo, 2019**).

Presentan ojos compuestos divididos en dos partes, dorsal y ventral, lo que les permite ver tanto en la superficie del agua como bajo ella. Esto se cree que es una clara adaptación al ambiente en el que viven (**Hatch, 1926**) y es la característica clave sobre la que se profundiza en este trabajo. Además, los individuos de esta familia de coleópteros son gregarios, es decir, acostumbran a agruparse formando colonias (sobre la superficie del agua) que pueden llegar a ser muy numerosas. Esto se ha interpretado como un tipo de estrategia defensiva frente a los depredadores (**Del-Claro & Guillermo, 2019**).

<sup>3</sup> Neuston: comunidad de organismos del medio dulceacuícola que viven asociados a la superficie del agua.

<sup>4</sup> Élitros: alas anteriores rígidas y duras que poseen los coleópteros. Protegen a modo de estuche el par de alas posteriores (las únicas aptas para el vuelo) cuando el insecto está en reposo.

Otro aspecto típico de estos escarabajos es su gran dinamismo, puesto que realizan movimientos muy rápidos de manera frecuente, ejecutando giros, zig-zags y otro tipo de desplazamientos. Así, el comportamiento de escape puede parecer errático, sin embargo, es muy difícil predecir la dirección que van a seguir durante el movimiento, lo que también resulta eficaz frente a los depredadores. Aparte de estas inusuales adaptaciones neustónicas, estos coleópteros también poseen glándulas pigidiales abdominales (Del-Claro & Guillermo, 2019), que producen secreciones defensivas y desalientan su depredación (Bousquet, 1991).

Todas las características detalladas anteriormente hacen referencia a los individuos adultos. Las larvas por su parte son estrictamente acuáticas, necesitan mucho oxígeno y poseen branquias traqueales (Del-Claro & Guillermo, 2019). Todos los estadios de desarrollo son carnívoros y la pupación tiene lugar en tierra, en las plantas situadas en las riberas de los cuerpos de agua (Bousquet, 1991). Así, los girínidos son verdaderos escarabajos acuáticos, dado que pasan la mayoría de su vida en el agua, excepto cuando se encuentran en fase de pupa (Del-Claro & Guillermo, 2019).

## **2. Objetivos.**

El propósito de este trabajo es describir el curioso sistema de visión que presentan los coleópteros de la familia Gyrinidae, determinar si se considera como una adaptación al ambiente en el que viven y aclarar el funcionamiento del mismo. Para ello, se realiza una revisión bibliográfica apoyándose en estudios científicos sobre diversas especies de esta familia, con la intención de conocer los detalles sobre la visión de estos escarabajos y también las incógnitas que podrían ser objeto de estudio en el futuro.

## **3. Búsqueda de información.**

La mayoría del trabajo se ha desarrollado con una revisión de literatura científica realizada entre el 5 de septiembre de 2022 y el 4 de noviembre de 2022. Para ello, se llevó a cabo una búsqueda en diversas bases de datos: Web Of Science, Google Scholar, ResearchGate, Springer y Scopus. La información se obtuvo principalmente de artículos científicos y también de libros de texto.

Las palabras clave empleadas para la búsqueda de información fueron inicialmente genéricas en relación al tema, como “vision mechanisms invertebrates” o “invertebrates eye”. A medida que se tenía más claro el enfoque del trabajo, se utilizaron palabras clave más concretas y relacionadas con la familia de interés para el trabajo, como “Gyrin\* and vision”, “Whirligig beetle eye” o “Gyrinidae eye”. Además, también se ha llegado a algunos artículos mediante citas y referencias presentes en otros localizados previamente.

Tras llevar a cabo una búsqueda inicial de información para tratar de enfocar el trabajo, el total de artículos revisados fue de 32, de los cuales 13 han sido utilizados para la realización del trabajo. Además, se ha hecho uso de 5 libros de texto con el fin de obtener información para la introducción y sobre aspectos genéricos de la familia estudiada en esta revisión. El criterio seguido para la selección de los artículos ha sido la propia información de los mismos, es decir, se escogieron aquellos

que estaban más relacionados con los contenidos que se deseaban tratar. A mayores, se tuvo en cuenta la fecha de publicación y si se trataban de estudios novedosos en este ámbito.

Quiero resaltar la importancia del artículo de **González-Martínez-Moro et al. (2017)**, ya que resultó muy útil a la hora de orientar el enfoque de la revisión. Por último, es necesario comentar que los estudios específicos sobre la visión de los girínidos son escasos, por lo que resultó complicado comparar y contrastar las informaciones obtenidas de cada uno de ellos. Los experimentos realizados por los distintos investigadores evaluaron diferentes aspectos de la visión de estos coleópteros, lo que permitió realizar una buena revisión global de su sistema visual, no obstante, los análisis no se repiten entre los diferentes autores y las especies utilizadas en los trabajos no son siempre las mismas. Esto imposibilitó la contraposición de varias argumentaciones en algunos apartados de este trabajo, puesto que la información acerca de algunos contenidos solamente se podía extraer de un artículo en concreto.

## 4. Resultados y discusión.

### 4.1. Morfología del ojo de los girínidos.

Como se ha comentado anteriormente, estos escarabajos presentan un sistema visual muy peculiar y característico. Poseen ojos compuestos que están divididos en dos partes, una dorsal que utilizan para ver en la superficie y una ventral que emplean para ver bajo el agua. Esta particularidad es global para toda la familia, sin embargo, existe una pequeña diferencia morfológica entre las subfamilias que se detallará a continuación.



**Figura 8A.** Vista lateral sobre el agua de *Gyrinus sp.* Harmsky (2009)

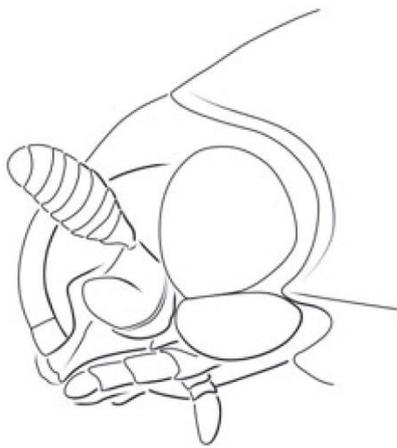


**Figura 8B.** Vista lateral bajo el agua de *Gyrinus sp.* Harmsky (2009)



**Figura 9.** Detalle de la región cefálica de *Gyrinus natator* en vista lateral. Lenke (2012)

En las Figuras 8A y 8B se puede apreciar a un ejemplar del género *Gyrinus*, posiblemente *Gyrinus natator*. Se ve la parte del cuerpo que queda sobre el agua y la que queda bajo ella cuando el escarabajo está ubicado en su entorno habitual. La porción dorsal del ojo compuesto aparece sobre el agua y la ventral bajo ella. En la Figura 9 se puede advertir con gran nitidez la disposición del ojo en estos coleópteros y como las dos partes del mismo están divididas y claramente separadas. Este ejemplar del género *Gyrinus* sirve como modelo para detallar la estructura del ojo en la subfamilia Gyrininae. No obstante, en *Spanglerogyrus albiventris* (única especie de la subfamilia Spanglerogyrinae) el ojo varía ligeramente. En el esquema de la Figura 10A se distingue la forma del mismo y como, a pesar de tener dos porciones diferenciadas, estas se encuentran unidas por una larga sutura (Miller & Bergsten, 2012). Así, aunque en la subfamilia Spanglerogyrinae también existe ojo dorsal y ventral, la separación entre ambas mitades es mínima (Beutel et al., 2017). En la Figura 10B se observa la apariencia global de esta especie, junto con una línea discontinua que determina aproximadamente la altura a la que se sitúa el agua en el cuerpo del coleóptero (Jami et al., 2021).



**Figura 10A.** Boceto de la región cefálica de *Spanglerogyrus albiventris* en vista lateral. (Miller & Bergsten, 2012)



**Figura 10B.** Vista lateral de *Spanglerogyrus albiventris*. (Jami et al., 2021)

Por su parte, *Heterogyrus milloti* (única especie de la subfamilia Heterogyrinae) sí presenta el ojo bastante separado dorsoventralmente (Figura 11A) (Gustafson et al., 2017), aunque no tanto como los miembros de Gyrininae (Beutel et al., 2017). La morfología general de *Heterogyrus* (Figura 11B) se considera que es transitoria entre *Spanglerogyrus*, que es el grupo más primitivo y Gyrininae que es la subfamilia más diversificada (Gustafson et al., 2017).



**Figura 11B.** Detalle de la región cefálica de *Heterogyrus milloti* en vista oblicua. (Gustafson et al., 2017)



**Figura 11A.** Aspecto general de *Heterogyrus milloti* en vista dorsal. (Gustafson et al., 2017)

En el orden Coleoptera existen más familias que tienen los ojos completamente divididos, no obstante, Gyrinidae representa la culminación de este tipo de desarrollo ocular en los escarabajos, dado que todas las especies de la familia poseen este rasgo y es el único grupo en el que parece estar relacionado con los hábitos de vida del animal (Hatch, 1926).

#### **4.2. Análisis histológico del ojo y del cerebro en *Gyretes* sp.**

*Gyretes* es un género de escarabajos acuáticos perteneciente a la familia Gyrinidae. Posee todas las características propias de esta familia que han sido descritas anteriormente, incluida la especialización visual por la cual el órgano óptico se divide y da lugar a dos ojos superiores y dos inferiores (Flórez-Abreu et al., 2018a).

La función que se le atribuye al ojo de estos insectos es la de detectar tanto posibles depredadores como posibles presas (sobre el agua actúa la región superior del ojo y bajo ella la inferior). Así, este coleóptero se encuentra constantemente bajo presiones ejercidas por dos ambientes, de ahí la necesidad de establecer un sistema óptico de calidad que le permita traducir eficazmente los fotones en información visual, considerando las características del medio en el que se encuentra cada ojo. Como la región superior del ojo está expuesta a grandes cantidades de luz, el modelo óptico más apropiado para estas condiciones sería el ojo en aposición. En cambio, la región inferior estaría expuesta a unas condiciones de luz mucho más limitadas, por lo que sería esperable que el ojo en superposición resultase más adecuado en este caso. No obstante, según el estudio histológico de Flórez-Abreu et al. (2018a) tanto el ojo dorsal como el ventral presentan la estructura de un ojo compuesto en aposición. Esto resulta llamativo, pero, aunque el ojo ventral también se disponga en aposición, presenta varias modificaciones respecto al ojo dorsal, tales como el tamaño de la córnea y la extensión del rabdómero, que varían respecto al ojo superior, lo que permite que la superficie de exposición y captura fotónica sea mayor, contrarrestando así el déficit de luz existente en el cuerpo de agua. Además, estas adaptaciones le proporcionan una mejor capacidad de depredación, ya que el ojo en superposición sería muy eficiente en condiciones de escasez lumínica, pero la calidad de enfoque se vería notablemente mermada. De este modo, el ojo ventral en aposición de *Gyretes* le habilita para detectar presas y depredadores bajo el agua con mayor precisión.

Por último, es necesario indicar que la córnea de ambas partes del ojo de *Gyretes*, tiene una superficie externa prácticamente plana, mientras que la cara interna es muy curvada. Este diseño corneal está presente en otros escarabajos acuáticos y su función es permitir tanto la sumersión como la emersión del coleóptero sin que la capacidad óptica se vea perjudicada (Flórez-Abreu et al., 2018a).

En los insectos, el cerebro consiste en una masa ganglionar dividida en tres lóbulos principales, que se encargan de procesar e interpretar los estímulos originados en el ambiente y de generar una respuesta para los mismos. Estos lóbulos son el protocerebro, el deutocerebro y el tritocerebro. El papel del protocerebro es el que resulta más significativo para este trabajo, puesto que su función es la de tratar la información visual. En *Gyretes*, el protocerebro presenta un gran desarrollo y está compuesto por los lóbulos ópticos, el cuerpo fungiforme y el complejo central. Los lóbulos ópticos conforman el 40% de la masa cerebral total y el cuerpo fungiforme está notablemente especializado, dado que posee un gran tamaño y es tetraramificado. Esto se asocia con la elevada actividad visual de este escarabajo y puede ser fruto de la necesidad de establecer centros de procesamiento especializados, que sean capaces de tolerar la cantidad de información visual tomada de ambos

medios (en la superficie del agua y bajo la misma). Existe otra posibilidad que justificaría el gran desarrollo del protocerebro en *Gyretes* y está relacionada con las agregaciones típicas que forman estos coleópteros. En estas agrupaciones, no se identifica al compañero como un elemento que desencadene una respuesta de defensa (predador) o ataque (presa), sino como un aliado que participa en una estrategia defensiva conjunta. Así, se produce un análisis cognitivo que podría influir en el desarrollo de esta región cerebral (Flórez-Abreu et al., 2018b).

De esta manera, Flórez-Abreu et al. (2018b) concluyen que las características histológicas del cerebro de *Gyretes* estarían influenciadas por la ecología del coleóptero. Además, evidencian que el modelo de organización visual adoptado por este escarabajo, es producto de la constante presión del ambiente en el que se desenvuelve (Flórez-Abreu et al., 2018a).

### **4.3. Función de los cuerpos fungiformes en Gyrinidae**

Los cuerpos fungiformes son centros lobulados prominentes, ubicados en el protocerebro de la mayoría de los insectos. Cada uno de ellos está compuesto por lóbulos verticales y mediales, que se ramifican a partir de un pedúnculo originado de una estructura similar a una copa, denominada cáliz, que está situada en el margen dorsoposterior del protocerebro (Lin & Strausfeld, 2012).

En los insectos terrestres, los cálices son suministrados principalmente por las entradas de los lóbulos antenales en el deutocerebro o de los neuropilos gustativos en el tritocerebro, aunque en muchos taxones los cálices reciben contribuciones de los lóbulos ópticos. La relación entre la presencia de los cálices y de los lóbulos antenales, ha llevado a la suposición de que los cálices están vinculados con la capacidad del insecto para detectar olores en el aire. Esto está apoyado por pruebas en algunas especies de insectos, que refuerzan la participación de los cuerpos fungiformes en el procesamiento olfativo superior, incluyendo la discriminación de olores y el aprendizaje y la memoria basados en el olfato. No obstante, en los insectos acuáticos pertenecientes a órdenes como Ephemeroptera, Odonata, Hemiptera y **Coleoptera**, los lóbulos antenales y los tractos que los unen a los cálices están ausentes o muy reducidos. Por consiguiente, en estos taxones, los cálices del cuerpo fungiforme también están ausentes o son vestigiales. Así, los cuerpos fungiformes no desempeñan una función relacionada con el olfato en todos los insectos (Lin & Strausfeld, 2012).

*Dineutus sublineatus*, que es un coleóptero acuático perteneciente a la familia Gyrinidae, carece de lóbulos antenales y de tractos procedentes de los mismos. Sin embargo, presenta cuerpos fungiformes con cálices alimentados únicamente por neuronas visuales. Como sucede en todos los girínidos, esta especie cuenta con un pequeño par de antenas situadas sobre la superficie del agua, que realizan una función mecanosensorial. Otro aspecto destacable, es que igual que sucede con los ojos, sus lóbulos ópticos también están divididos, puesto que la lámina y la médula del ojo dorsal están completamente separadas de las del ojo ventral (Lin & Strausfeld, 2012). La ausencia de lóbulos antenales en esta especie coincide con las observaciones de Flórez-Abreu et al. (2018b) en *Gyretes*. En este girínido, el lóbulo antenal no está ausente, pero se encuentra muy poco desarrollado y está compuesto por diminutos glomérulos antenales.

El olfato ejerce un papel importante para muchos insectos en actividades como la ubicación del alimento, búsqueda de pareja, detección de depredadores, etc. Sin embargo, en los insectos acuáticos como *Gyretes* (y toda la familia Gyrinidae), la importancia del olfato es prácticamente nula, debido

a la interacción con el cuerpo de agua, que dificulta la traducción de las señales odoríferas e impide que este proceso sea eficiente (Flórez-Abreu et al., 2018b). Esto sucede porque el agua disipa las sustancias, por lo que la captura de feromonas y otras tareas relacionadas con el olfato no resultan eficaces en los insectos acuáticos. Según Flórez-Abreu et al. (2018b), probablemente sea este el motivo por el que la antena de los girínidos se ha establecido como un órgano mecanorreceptor en lugar de quimiorreceptor y los lóbulos antenales están ausentes o son muy simples. Además, sugieren que *Gyretes* habría desarrollado mecanismos de ubicación basados en la actividad visual o en la detección de ondas superficiales (Bendele, 1986), para paliar el problema del olfato y poder realizar igualmente actividades importantes como las nombradas anteriormente.

Los girínidos pertenecen al suborden Adepaga, que incluye a los escarabajos de tierra y a los escarabajos tigre entre otros, ambos con lóbulos antenales bien desarrollados. Por ende, es posible que la ausencia de lóbulos antenales y de los tractos de los mismos en el cerebro de *D. sublineatus*, se deban a una adaptación a la ecología acuática. Lo que diferencia a los girínidos de otros coleópteros acuáticos, es que sí presentan cálices bien desarrollados. En otras especies anósmicas<sup>5</sup>, como es el caso de los escarabajos acuáticos de la familia Dytiscidae, la pérdida de los lóbulos antenales está asociada con la presencia de cálices vestigiales<sup>6</sup>, que aparentemente no reciben aferentes de ningún tipo. En cambio, *D. sublineatus* (Gyrinidae), también anósmico, está dotado de cálices robustos y tripartitos, que están suministrados exclusivamente por neuronas visuales (Lin & Strausfeld, 2012).

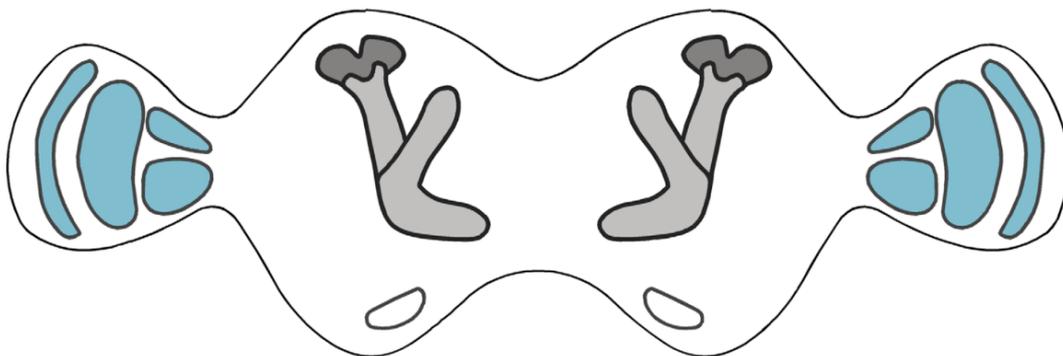


Figura 12A. Esquema del cerebro y la estructura calicial en Dytiscidae. (Lin & Strausfeld, 2012)

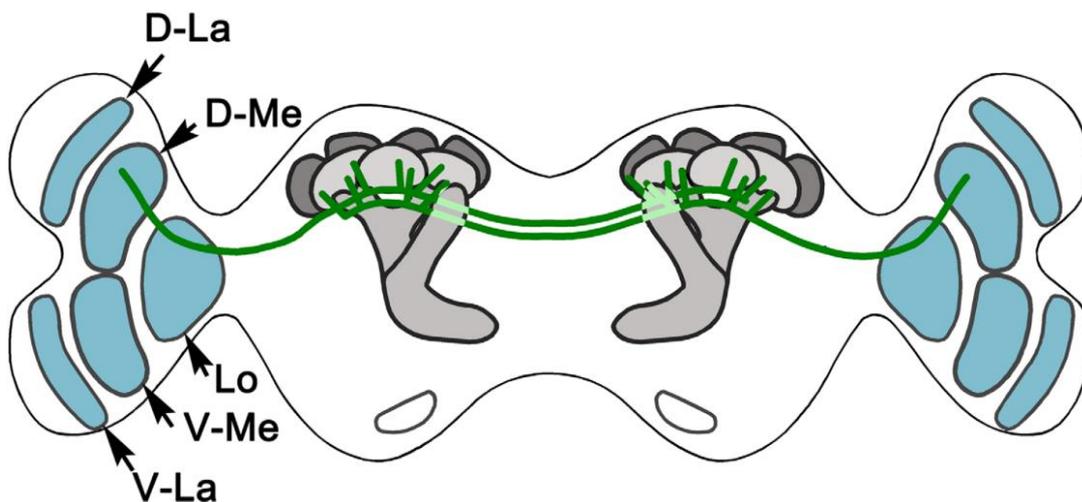


Figura 12B. Esquema del cerebro y la estructura calicial en *Dineutus sublineatus*. (Lin & Strausfeld, 2012)

<sup>5</sup> Especies anósmicas: organismos que carecen del sentido del olfato.

<sup>6</sup> Cálices vestigiales: órganos que han perdido su función ancestral.

En las *Figuras 12A y 12B* se representa esquemáticamente la morfología cerebral de un ditíscido y de un girínido (*D. sublineatus*) respectivamente. En la comparación entre ambos escarabajos se advierte como la estructura del cuerpo fungiforme es diferente (en color gris). Asimismo, se puede apreciar como el girínido presenta el lóbulo óptico dividido, por lo que la lámina (La) y la médula (Me) del ojo dorsal (D) están separadas de las del ojo ventral (V). No obstante, posee una sola lóbula (Lo). Esta división del lóbulo óptico no se produce en Dytiscidae. Por último, la inervación (líneas verdes) de los cálices del cuerpo fungiforme del girínido, proviene únicamente de la médula externa del lóbulo óptico dorsal (D-Me) (**Lin & Strausfeld, 2012**).

Este hecho demostrado por **Lin & Strausfeld (2012)** en su investigación es insólito, ya que hasta ese momento, no se había descrito ningún insecto con una entrada exclusivamente visual a los cálices del cuerpo fungiforme. Consideran esto como un “cambio de modalidad” del olfato a la visión, aunque no descartan que un organismo ancestral presentase entradas a los cálices tanto visuales como olfativas, en cuyo caso la condición actual en *D. sublineatus* representaría una pérdida evolutiva de las entradas olfativas.

Algunos estudios en diversos grupos de insectos como los himenópteros, sugieren que la expansión de los cálices del cuerpo fungiforme está relacionada con la capacidad de un taxón para utilizar la orientación espacial y la memoria de posición. Además, en los coleópteros que poseen cálices del cuerpo fungiforme dobles y multimodales, se les atribuyen funciones como percibir y procesar señales alimentarias y recordar la ubicación para posteriores visitas (**Lin & Strausfeld, 2012**).

Como se ha comentado anteriormente, en *D. sublineatus* los cálices del cuerpo fungiforme tienen un tamaño notable y son tripartitos. Además, las neuronas visuales que inervan a los cálices, solamente provienen de la médula de los lóbulos ópticos de los ojos dorsales, pero no de los ventrales. Asimismo, debido a la pérdida completa de los lóbulos antenales y a la ausencia de entrada olfativa, se descarta cualquier función vinculada al olfato en estos cálices (**Lin & Strausfeld, 2012**).

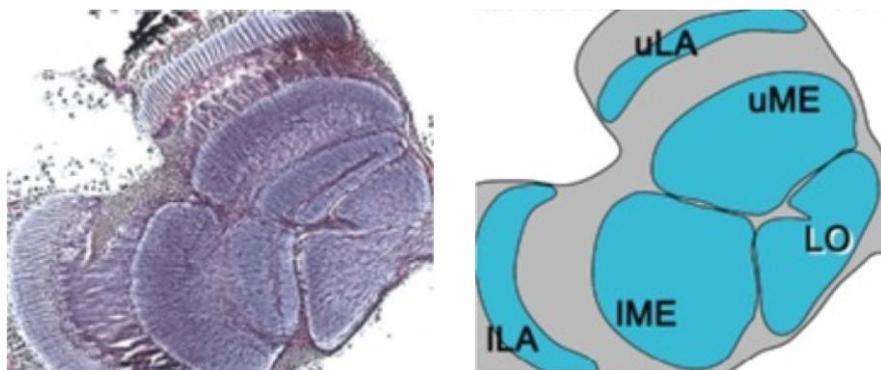
**Lin & Strausfeld (2012)** proponen que los cuerpos fungiformes de los girínidos, podrían ser importantes en el comportamiento de estos coleópteros cuando forman sus agregaciones características. Estas agrupaciones suelen mantenerse durante el día, en la misma zona de la superficie de los estanques o arroyos y a lo largo de todo el año. Se planteó que este patrón podría ser resultado de la orientación por puntos de referencia, donde cada escarabajo es capaz de ubicarse con respecto a un punto de referencia aéreo (como un gran árbol en tierra) y mantener así una posición estable en la superficie del agua.

Además, se ha informado de comportamientos territoriales en algunos individuos de otras especies del género *Dineutus*. Los machos dominantes defienden su posición en la periferia de la colonia, mientras que las hembras y los machos subordinados permanecen en el centro del grupo. También se ha observado algo semejante en los ejemplares de un grupo de *Dineutus discolor*, en los que la preferencia por la ubicación varía dependiendo de una combinación de factores. Estos son el tamaño, la edad, el sexo, el estado nutricional y la exposición reciente a los depredadores. Por ejemplo, los escarabajos hambrientos suelen ocupar posiciones más periféricas, mientras que los saciados tienden a situarse en el centro de la colonia (**Lin & Strausfeld, 2012**).

Todavía no se conoce como cada escarabajo puede ser consciente de su posición con respecto al entorno y a los demás miembros del grupo. Sin embargo, **Lin & Strausfeld (2012)** sugieren que esta consciencia posicional podría formarse y mediarse por los cuerpos fungiformes, algo que ya se ha propuesto en otros insectos. Lo que sí afirman estos autores, es que simplemente por la evidencia neuroanatómica comentada con anterioridad, el cáliz de *D. sublineatus* debe apoyar algún papel clave de los cuerpos fungiformes, en los comportamientos que suceden dentro de un contexto visual.

#### **4.4. Sistema visual en las larvas de los girínidos y diferencias con el imago**

Los lóbulos ópticos de los insectos adultos constan de tres neuropilos<sup>7</sup>: la lámina, la médula y el complejo lobular. En los coleópteros, al igual que en otros órdenes de insectos, el complejo lobular se divide en dos regiones, la lóbula y la placa lobular. Como se ha mencionado anteriormente, en el imago de un girínido, el lóbulo óptico está dividido en una mitad superior y una inferior. Así, se diferencian una lámina (LA) y una médula (ME) superior (u) e inferior (I), mientras que la lóbula (LO) sólo está parcialmente dividida. Esta organización del lóbulo óptico está representada en la *Figura 13*, donde se puede advertir como los lóbulos superior e inferior de la lóbula (LO) están fusionados anteriormente, pero separados posteriormente (**Lin & Strausfeld, 2013**).



**Figura 13.** Sección frontal (izq.) y esquema del lóbulo óptico (dcha.) de *Dineutus sublineatus*. (**Lin & Strausfeld, 2013**)

De esta forma, los ojos dorsal y ventral alimentan a una lámina y una médula distintas, que suministran a la lóbula. Otra singularidad de este lóbulo óptico, es que la placa lobular sirve exclusivamente al ojo inferior. Por lo tanto, no hay una placa lobular que esté asociada al ojo superior (**Lin & Strausfeld, 2013**).

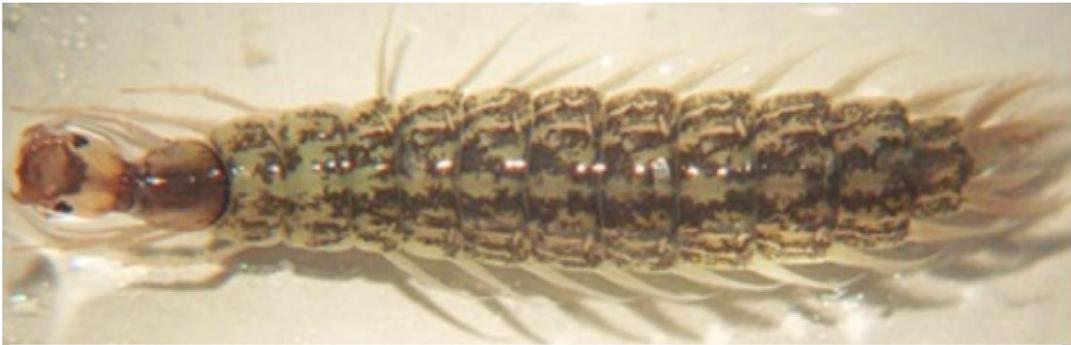
Toda la información detallada acerca del sistema visual de los girínidos y de la organización de sus lóbulos ópticos, hace referencia al individuo adulto, al imago. No obstante, las larvas de estos coleópteros poseen un sistema visual distinto. Como es típico en los insectos holometábolos, las larvas de los girínidos están equipadas con seis stemmata<sup>8</sup> (ojos larvarios) de una sola lente a cada lado de la cabeza. Los stemmata más sofisticados se han detectado en larvas de coleópteros adéfagos<sup>9</sup>, incluyendo al escarabajo buceador *Thermonectus marmoratus* y a los escarabajos tigre, como *Cicindela chinensis* (**Lin & Strausfeld, 2013**).

<sup>7</sup> Neuropilos: regiones comprendidas entre varios cuerpos celulares o somas de neuronas de la sustancia gris del encéfalo y la médula espinal.

<sup>8</sup> Stemmata: grupo de órganos visuales sencillos típicos de las larvas de los insectos. Representan formas inmaduras o embrionarias de los ojos compuestos del adulto, aunque en algunos órdenes de insectos son definitivos, ya que no se desarrollan los ojos compuestos.

<sup>9</sup> Coleópteros adéfagos: escarabajos que pertenecen al suborden Adephaga.

Las larvas de los girínidos son depredadores subacuáticos que se alimentan de pequeños artrópodos. Para cazar a sus presas, realizan una acción de embestida y agarre con sus características mandíbulas en forma de pinza. En los acuarios del laboratorio, **Lin & Strausfeld (2013)** observaron a las larvas escondidas en la grava del fondo y atacando a sus presas (larvas de mosquito *Chironomus* sp. recién descongeladas). Así, interpretaron que este comportamiento estaba causado por estímulos visuales, apoyándose en dos razones: que las larvas de mosquito eran inmóviles, por lo que no proporcionaban estímulos mecánicos y que se cree que las larvas de los girínidos son anósmicas, igual que sucede con el imago.



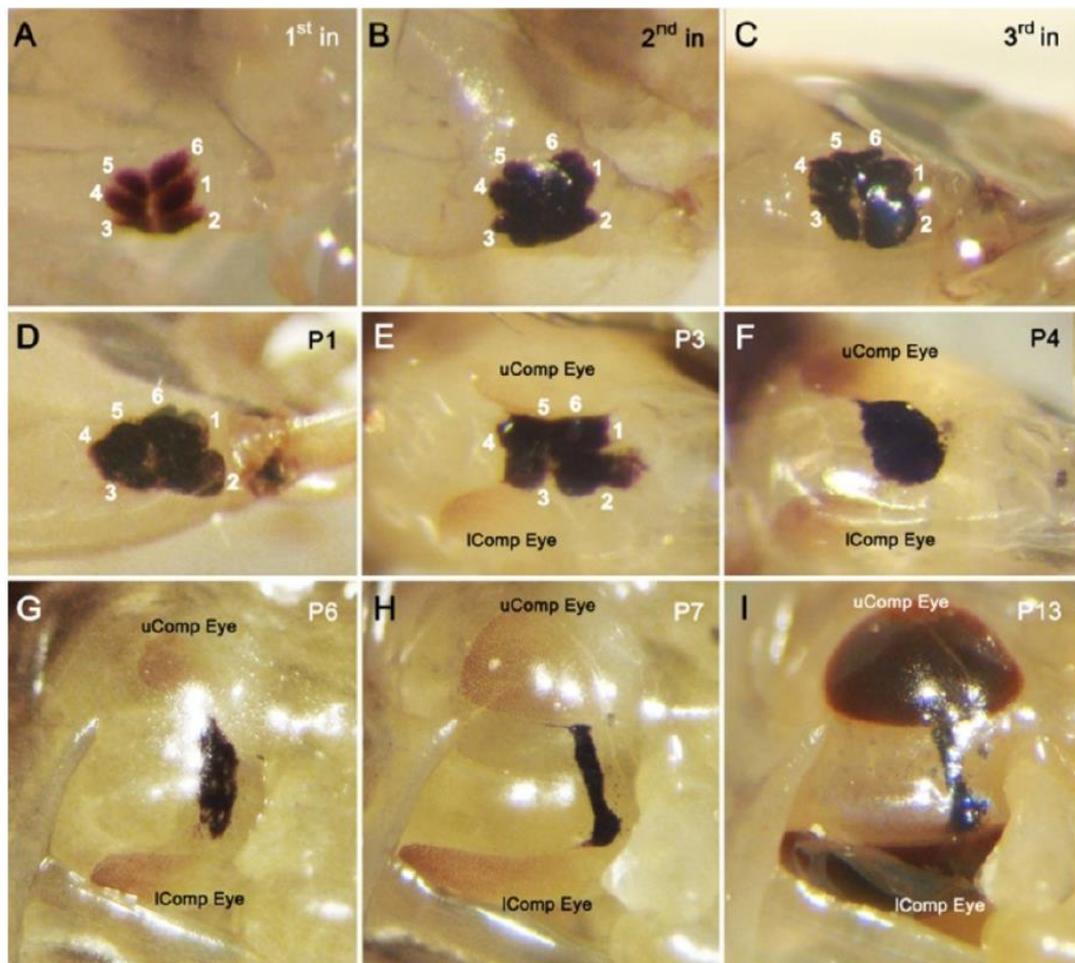
**Figura 14A.** Aspecto general de una larva de *Dineutus sublineatus* del 3.º estadio en vista dorsal. (Lin & Strausfeld, 2013)



**Figura 14B.** Detalle de la región cefálica de una larva de *Dineutus* sp. en vista oblicua. Murray (2009)

En la *Figura 14A* se puede observar la morfología general de la larva de un girínido en el 3.º estadio de desarrollo. Asimismo, en la *Figura 14B* se aprecia con detalle la región cefálica de esta larva, donde se puede diferenciar tanto las mandíbulas acanaladas como los stemmata a cada lado de la cabeza.

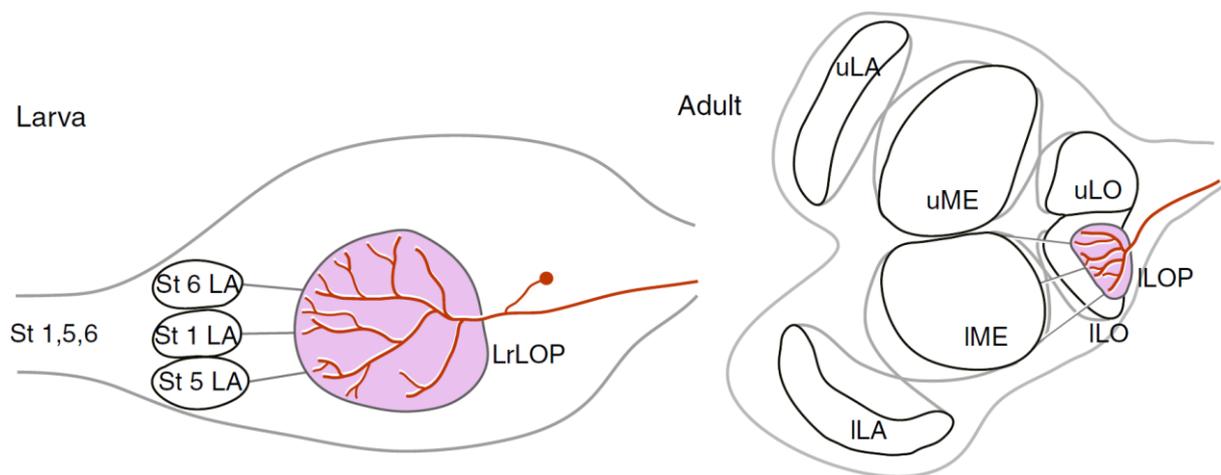
**Lin & Strausfeld (2013)** realizaron un análisis histológico del cerebro larvario de *D. sublineatus*. Sus observaciones determinan que la información visual en estas larvas es procesada por un lóbulo óptico bien desarrollado, consistente en tres láminas larvarias que alimentan a un centro similar a una placa lobular. Tras esto, examinaron las características externas de los seis stemmata a lo largo de sus estadios larvarios y pupales (*Figura 15*), para determinar si las posiciones stemmáticas son importantes a la hora de interpretar la organización del lóbulo óptico adulto.



**Figura 15.** Características externas de los stemmata larvarios y de los ojos compuestos en desarrollo durante los estadios inmaduros de un girínido. (Lin & Strausfeld, 2013)

En la *Figura 15* (A-C) se muestra la morfología y la disposición de los seis stemmata a cada lado de la cabeza. En el primer estadio larvario (1<sup>st</sup> in), los seis stemmata poseen un tamaño similar, pudiendo diferenciar una fila anterior (stemmata 1, 2 y 6) y una posterior (stemmata 3-5). Durante el segundo (2<sup>nd</sup> in) y el tercer estadio larvario (3<sup>rd</sup> in), los stemmata 1 y 2 se hacen progresivamente más grandes, mientras que los stemmata 5 y 6 disminuyen su tamaño. A lo largo de la pupación (*Figura 15* D-I), los stemmata larvarios se degeneran lentamente. Al mismo tiempo, comienzan a desarrollarse los ojos compuestos adultos (*Figura 15* E-I). Estos (uComp Eye y lComp Eye) se forman por encima y por debajo de los márgenes dorsoposterior y ventroposterior de los stemmata larvarios en disminución. De este modo, los stemmata 1, 5 y 6 están físicamente más próximos al ojo compuesto dorsal adulto (*Figura 15* C-E), mientras que los stemmata 2, 3 y 4 están más cercanos al ojo compuesto ventral adulto (*Figura 15* C-E) (Lin & Strausfeld, 2013).

**Lin & Strausfeld (2013)** demuestran que sólo las láminas del lóbulo óptico larvario que están suministradas por los tres stemmata dorsales (1, 5 y 6), se relacionan con el neuropilo en forma de placa lobular. Esta disposición stemmática, apoya la hipótesis de que una placa lobular que debería estar asociada al ojo compuesto superior en el imago, se desarrolla precozmente en la larva, donde procesa la información visual de los stemmata que miran hacia arriba. La placa lobular larvaria no sobrevive a la metamorfosis, ni sirve como “plantilla” para el desarrollo de una placa lobular adulta asociada al ojo dorsal, dado que en el escarabajo adulto está ausente. Así, la distribución de los stemmata es clave para interpretar correctamente la organización del lóbulo óptico adulto.



**Figura 16.** Esquema comparativo entre el lóbulo óptico larvario y el adulto en *D. sublineatus*. (Lin & Strausfeld, 2013)

En la *Figura 16* se representa esquemáticamente la organización del lóbulo óptico de *D. sublineatus*, realizando una comparativa entre los estadios larvario y adulto. En esta ilustración se pueden diferenciar todos los detalles comentados anteriormente acerca de esta estructura. Sin embargo, es necesario recalcar que la placa lobular adulta no traspasa el ecuador que delimita las mitades superior e inferior del lóbulo óptico. Esto significa que la placa lobular del imago (ILOP) sólo puede servir al ojo acuático inferior (Lin & Strausfeld, 2013). Además, hay que recordar que la inervación de los cálices del cuerpo fungiforme de este coleóptero, proviene exclusivamente de la médula externa del lóbulo óptico dorsal (Lin & Strausfeld, 2012). Por tanto, estas observaciones sugieren que en el girínido adulto, existen diferencias funcionales notables entre los ojos aéreos dorsales y los ojos acuáticos ventrales (Lin & Strausfeld, 2013).

Para finalizar, conviene destacar las posibles funciones que podría desempeñar la placa lobular en el girínido. En insectos como las moscas, el rol principal que realiza esta estructura es integrar la información del campo visual y contribuir a la estabilización del vuelo (Lin & Strausfeld, 2013). Así, las placas lobulares de los coleópteros acuáticos adultos, como el escarabajo buceador *T. marmoratus*, probablemente posean circuitos de detección de movimiento, que lleven a cabo funciones comparables para la estabilización del desplazamiento en el agua, puesto que el equilibrio del cuerpo es tan importante para un insecto volador como lo es para un escarabajo acuático. En el caso de *D. sublineatus*, la placa lobular del imago abastece únicamente a los ojos ventrales (acuáticos), por ende, Lin & Strausfeld (2013) sugieren que sólo esos ojos contribuyen al equilibrio locomotor bajo el agua.

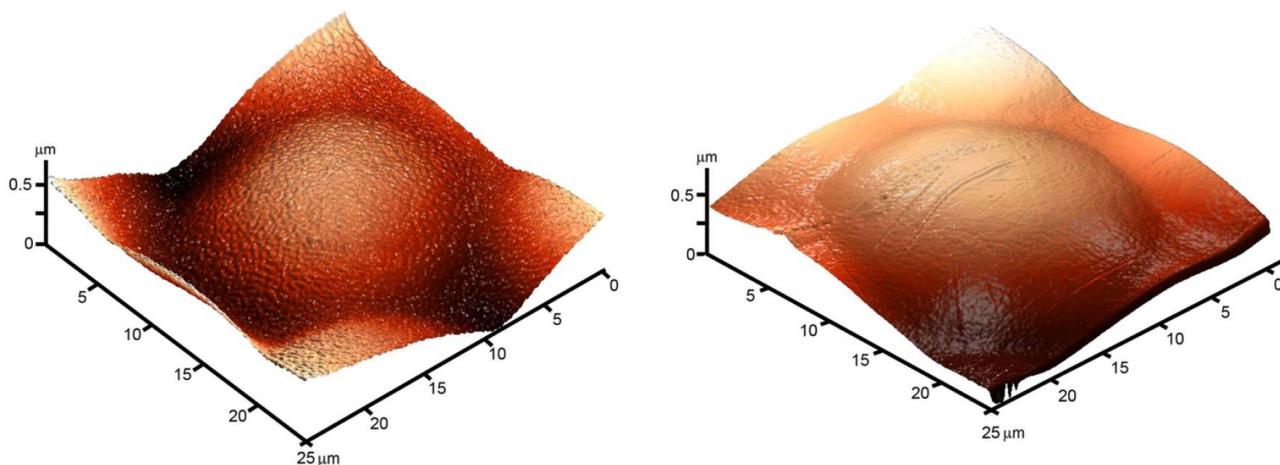
Respecto a la placa lobular larvaria, esta desempeña una función totalmente distinta. El desarrollo precoz de esta estructura también se produce en las larvas de los escarabajos tigre (*C. chinensis*). Lin & Strausfeld (2013) proponen que esto se debe a una evolución convergente de los sistemas visuales larvarios, para adaptarse a un estilo de vida de caza por emboscada. Por consiguiente, la placa lobular precoz de los girínidos está asociada a la depredación larvaria.

#### 4.5. Diferencias morfológicas y funcionales entre el ojo dorsal y el ventral en Gyrinidae

La organización ocular que presentan los girínidos les permite observar objetos tanto bajo el agua como sobre ella. Las propiedades ópticas del aire y del agua son distintas, dado que difieren en el índice de refracción ( $n$ ). Este valor consiste en el cociente de la velocidad de la luz en el vacío ( $c$ ) y la velocidad de la luz en un medio determinado ( $v$ ), se representa mediante la fórmula  $n = c/v$  y define la rapidez con la que un haz de luz viaja a través de los medios. El índice de refracción del aire se considera igual al del vacío en la práctica ( $n = 1$ ), mientras que el del agua es 1,333, por lo que la luz se desplaza más lentamente en el agua que en el aire. De esta forma, sería esperable que existiesen diferencias anatómicas notables entre el ojo dorsal y el ventral. No obstante, la morfología general de ambos es muy similar. Por este motivo, **Blagodatski et al. (2014)** realizaron un estudio de la nanoestructura corneal de estos coleópteros, para comprobar la existencia de aspectos más sutiles en la superficie de alguno de los ojos, que les pudiesen adaptar a los distintos requisitos ópticos que enfrentan al vivir en dos entornos a la vez.

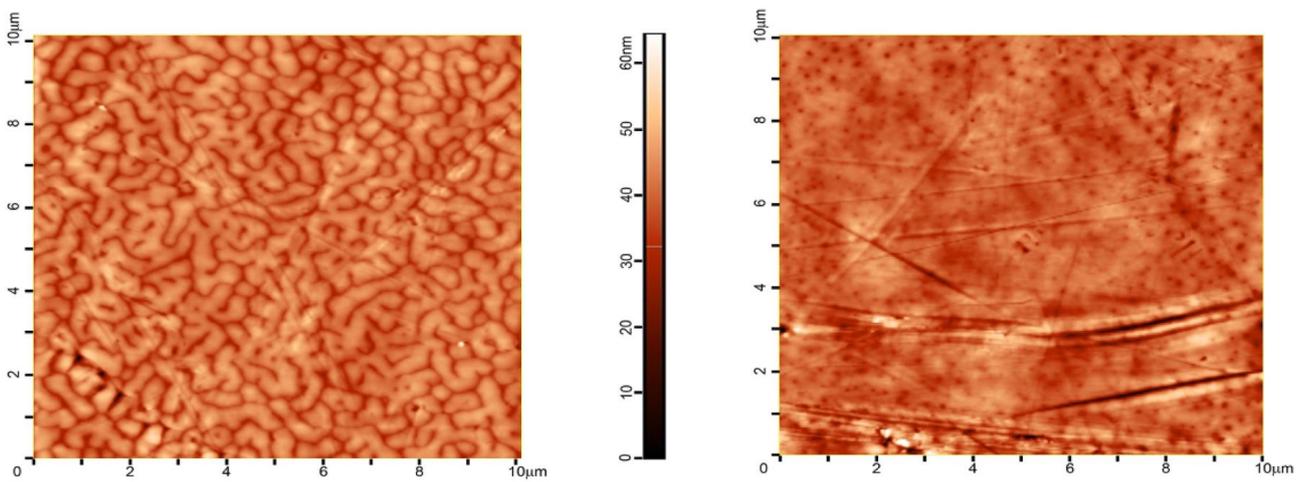
Se han encontrado nanoestructuras en los ojos compuestos de otros insectos, como lepidópteros y dípteros. Tras ser examinadas, se propuso que estas nanoestructuras pueden actuar como un elemento antirreflectante, de eliminación de suciedad/autolimpieza e hidrofóbico/autohumectante (**Blagodatski et al., 2014**).

Para analizar la morfología de las superficies oculares de los girínidos, **Blagodatski et al. (2014)** seleccionaron escarabajos pertenecientes a dos géneros diferentes de la familia Gyrinidae, *Gyrinus* y *Orectochillus*. Utilizaron un microscopio de fuerza atómica (AFM) para examinar la microestructura y nanoestructura de los ojos dorsales y ventrales.



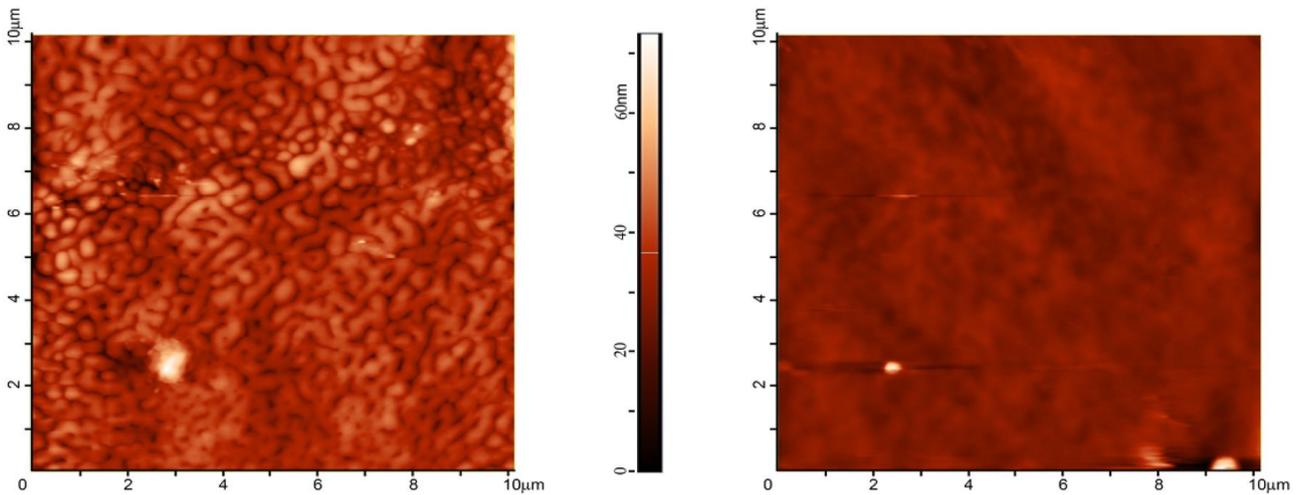
**Figura 17.** Imágenes 3D de la nanoestructura corneal de un omatidio en *Gyrinus* sp. vistas mediante AFM. Omatidio ojo dorsal (izq.) y omatidio ojo ventral (dcha.). (**Blagodatski et al., 2014**)

En la *Figura 17* se muestra la superficie de un omatidio del ojo dorsal (izq.) y de un omatidio del ojo ventral (dcha.) de *Gyrinus* sp. Se puede apreciar con claridad como el omatidio del ojo dorsal presenta una estructura en la superficie corneal, mientras que el omatidio del ojo ventral carece de la misma. Esto se confirma mediante el análisis AFM de mayor resolución (*Figura 18*), donde se diferencia un nanorrevestimiento laberíntico en el ojo dorsal (izq.), mientras que el ojo ventral presenta una superficie lisa (a excepción de arañazos caóticos debidos a daño mecánico aleatorio) (**Blagodatski et al., 2014**).



**Figura 18.** Imágenes 2D de cuadrados ( $10 \times 10 \mu\text{m}$ ) de la superficie corneal de los ojos en *Gyrimus* sp. vistas mediante AFM. Ojo dorsal (izq.) y ojo ventral (dcha.). (**Blagodatski et al., 2014**)

**Blagodatski et al. (2014)** repitieron este análisis en *Orectochillus* sp. Estos escarabajos comparten nicho ecológico, modo de vida y comportamiento con el género *Gyrimus*, por lo que se esperaban características similares en las superficies corneales de ambos géneros.



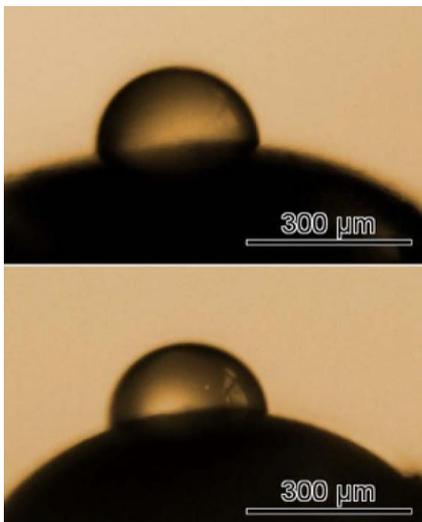
**Figura 19.** Imágenes 2D de cuadrados ( $10 \times 10 \mu\text{m}$ ) de la superficie corneal de los ojos en *Orectochillus* sp. vistas mediante AFM. Ojo dorsal (izq.) y ojo ventral (dcha.). (**Blagodatski et al., 2014**)

En la *Figura 19* se muestran los resultados obtenidos en el examen realizado a *Orectochillus* sp. La superficie corneal en ambos ojos se asemeja mucho a la que presenta *Gyrimus* sp. Así, se puede concluir que existen diferencias notables en el nanorrevestimiento corneal de los ojos dorsales y ventrales en los dos géneros. La superficie corneal del ojo dorsal presenta nanoestructuras laberínticas complejas (de unos 20-30 nm de altura), mientras que la superficie corneal del ojo ventral es lisa (a excepción de los arañazos aleatorios) (**Blagodatski et al., 2014**).

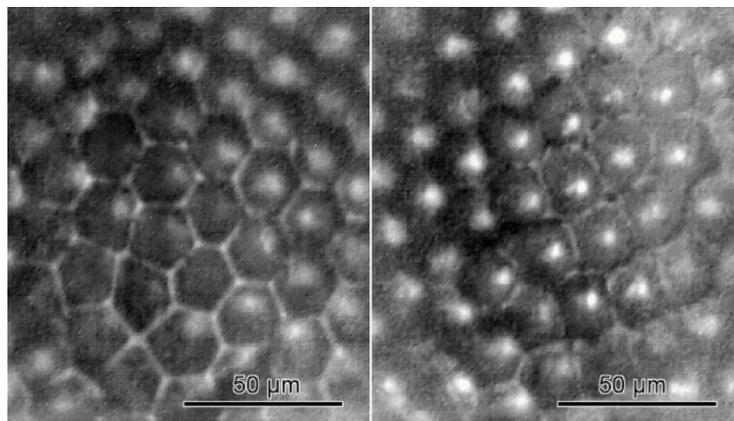
Los ojos superiores e inferiores no exhiben otras diferencias morfológicas (salvo que la córnea dorsal es ligeramente más gruesa (unos  $27 \mu\text{m}$  frente a unos  $22 \mu\text{m}$  de la córnea ventral). De este modo, las córneas lisas de los ojos ventrales pueden servir como un control perfecto para medir las propiedades físicas de las córneas de los ojos dorsales. Por ende, **Blagodatski et al. (2014)** compararon los ojos dorsales y ventrales de *Gyrimus* sp. respecto a su humectabilidad y reflexión de luz, ya que son dos funciones previsibles para el nanorrevestimiento corneal de un insecto que habita en la superficie del agua. Antes de realizar este estudio, evaluaron si la composición química de la superficie corneal de ambos ojos era similar. Para esto los analizaron con microscopía confocal Raman. Los espectros de

superficie obtenidos mediante esta técnica eran prácticamente idénticos en ambas córneas, lo que indica que la composición química es muy semejante.

Para examinar la humectabilidad de los ojos, colocaron una gota de agua sobre cada uno de ellos (*Figura 20*). Tras esto tomaron fotografías y midieron los ángulos entre las gotas y la superficie ocular, para caracterizar así la humectabilidad de la misma. Los datos obtenidos fueron muy similares desde ambos lados de la gota y entre los ojos dorsales y ventrales. En los ojos superiores, el ángulo de contacto de la superficie ocular con la gota fue de  $87,1^\circ$  tanto en el lado derecho como en el izquierdo. Por su parte, en los ojos inferiores los ángulos fueron de  $86,6^\circ$  y de  $85,3^\circ$  (lado derecho e izquierdo respectivamente). Así pues, los ojos dorsales y ventrales son ambos hidrófobos (probablemente debido a la naturaleza química del material que compone la lente), pero poseen propiedades antihumectantes muy parecidas, lo que descarta que el nanorrevestimiento laberíntico del ojo dorsal le confiera un efecto antihumectante “extra” (**Blagodatski et al., 2014**).



**Figura 20.** Gotas de agua en la superficie de los ojos dorsales (arriba) y ventrales (abajo) en *Gyrinus* sp. (**Blagodatski et al., 2014**)

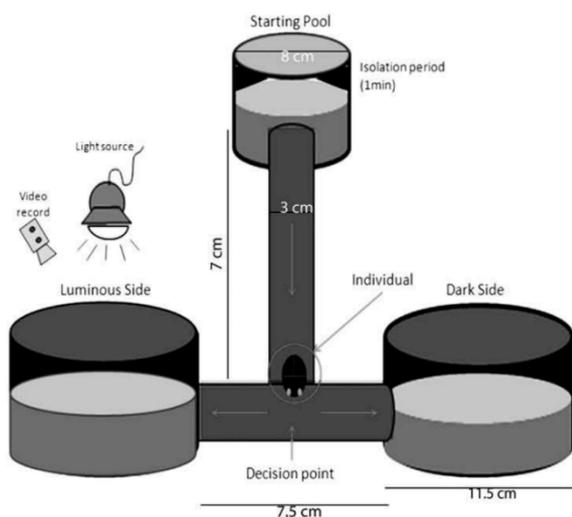


**Figura 21.** Luz reflejada por la superficie corneal de los ojos dorsales (izq.) y ventrales (dcha.), observada al microscopio óptico. (**Blagodatski et al., 2014**)

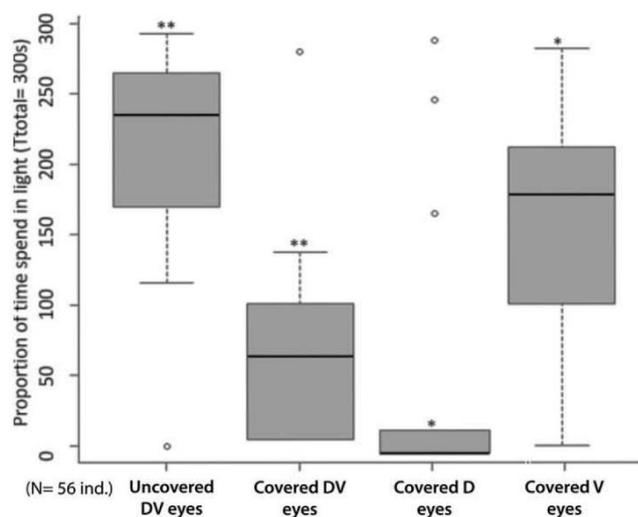
Para examinar las posibles diferencias en la reflectancia de la luz, **Blagodatski et al. (2014)** iluminaron los ojos de *Gyrinus* sp. con un diodo. Este proceso lo grabaron con una cámara para obtener imágenes al microscopio óptico (*Figura 21*). Tras analizarlas, comprobaron que el área de las zonas de luz reflejada era dos veces mayor en el ojo ventral con respecto al ojo dorsal. También utilizaron un espectrómetro de rejilla para determinar las características espectrales de la luz reflejada. Esta medición reveló una reflectancia sistemáticamente inferior de la superficie ocular nanorrevestida en la mayor parte del espectro visible (450 a 600 nm); sin embargo, las propiedades reflectantes de los dos ojos se igualan en la parte roja del espectro (600-750 nm). Sugieren que esto se puede explicar por una mayor sensibilidad de los ojos de los insectos a la luz de longitudes de onda más cortas.

De esta manera, el nanorrevestimiento laberíntico presente en la superficie corneal de los ojos dorsales ejerce un efecto antirreflectante, que probablemente mejore las propiedades ópticas de los mismos. Además, permite igualar progresivamente el índice de refracción del aire al del material de la lente. En el ojo ventral no es necesaria la existencia de las nanoestructuras, puesto que el índice de refracción del agua está más próximo al de la lente. Esto explica la superficie lisa de los ojos inferiores (**Blagodatski et al., 2014**).

Los ojos de los girínidos difieren en la cantidad de luz que reciben; mientras que los dorsales están expuestos a luz en abundancia, los ventrales están sometidos a niveles lumínicos mucho menores. Cuando estos coleópteros están alerta, los estímulos de los ojos dorsales prevalecen sobre los estímulos del lado opuesto, lo que sugiere una dominancia de los órganos visuales dorsales (Salamanca & Brown, 2018). Para probar esta afirmación, Salamanca & Brown (2018) realizaron una serie de ensayos de comportamiento. En este experimento, llevaron a cabo tres tratamientos de oclusión ocular: (1) ojos dorsales y ventrales cubiertos, (2) sólo los ojos ventrales cubiertos y (3) sólo los ojos dorsales cubiertos. Los escarabajos sin oclusión ocular actuaron como control. Tras esto, los girínidos (*Gyretes sericeus*) fueron sometidos al circuito de comportamiento representado en la Figura 22A. Durante el recorrido del mismo, tenían que “decidir” entre permanecer en un compartimento luminoso o en uno oscuro. Los resultados de este estudio se representan en la Figura 22B, donde se puede apreciar que los escarabajos con los ojos descubiertos (control) permanecieron más tiempo bajo la luz que los escarabajos con oclusión ocular. Además, en los girínidos que sólo tenían los ojos dorsales cubiertos (3) la respuesta fototáctica fue mínima, mientras que en los ejemplares con los ojos ventrales cubiertos y los dorsales descubiertos (2), la respuesta frente a la luz fue muy parecida a la de los individuos control. Así, se confirma que los escarabajos prefieren utilizar los ojos dorsales sobre los ventrales para la fototaxis<sup>10</sup>.



**Figura 22A.** Circuito en el que el escarabajo debía permanecer en la piscina inicial durante un periodo de adaptación para después registrar el tiempo pasado bajo la luz. (Salamanca & Brown, 2018)

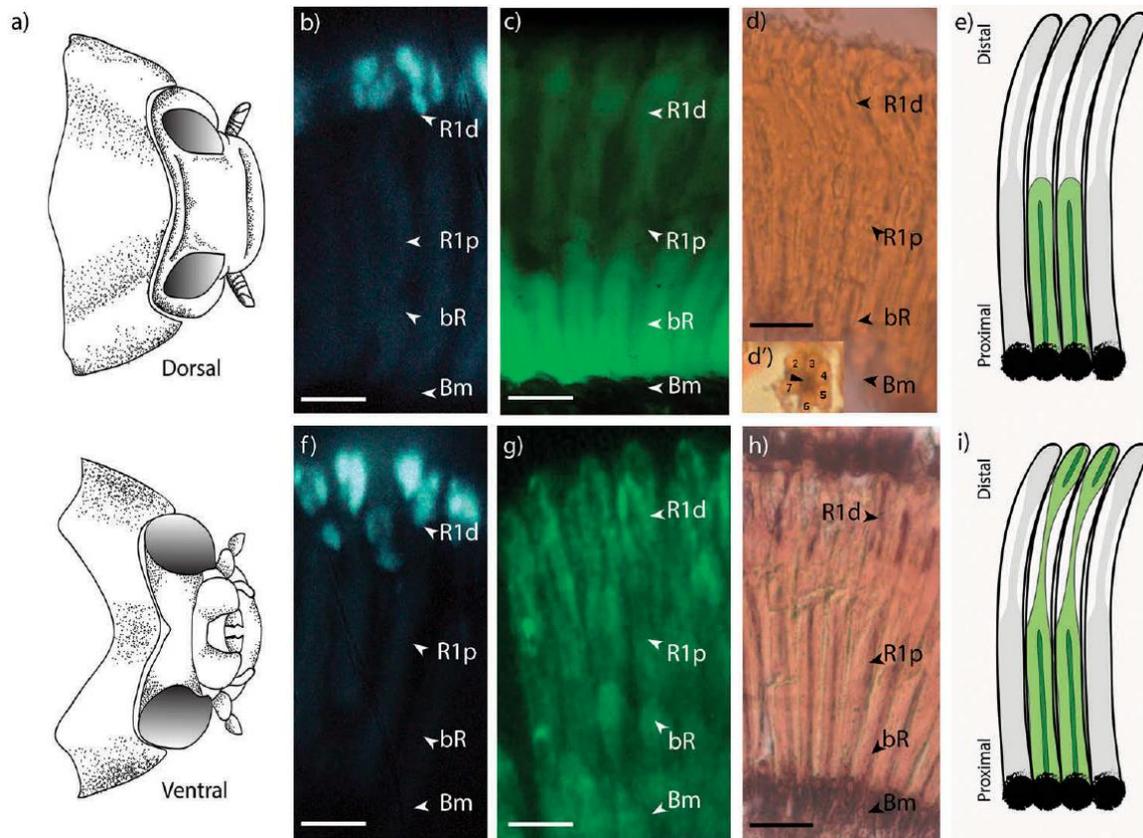


**Figura 22B.** Gráfica que refleja la respuesta fototáctica mostrada por los escarabajos con oclusión ocular (tratamiento) y sin ella (control). (Salamanca & Brown, 2018)

Salamanca & Brown (2018) proponen que las diferencias perpetuas en la entrada de luz de los ojos dorsales y ventrales, podrían generar una subfuncionalización adaptativa en la anatomía y fotorrecepción de los mismos. Se apoyan en los estudios de Wachmann & Schröer (1975), que sugieren que la anatomía del ojo ventral de los girínidos (*Gyrinus substriatus*) muestra similitudes con el ojo en superposición de los insectos nocturnos. La característica principal mostrada en sus análisis es que los omatidios de los ojos ventrales tienen un mayor tamaño y presentan una constricción en el primer rabdoma, similar a la zona clara con células no pigmentadas típica de los ojos nocturnos, permitiendo una mejor absorción de la luz.

<sup>10</sup> Fototaxis: reacción de orientación de un organismo en respuesta a un estímulo luminoso. Puede ser positiva (movimiento hacia la luz) o negativa (movimiento alejándose de la luz).

Teniendo esto en cuenta, **Salamanca & Brown (2018)** realizan una evaluación de *Gyretes sericeus* en su estudio, para comprobar el parecido previamente descrito de los ojos ventrales de los girínidos respecto a los ojos de los insectos nocturnos. Además, también comparan las similitudes de los ojos dorsales con los ojos de otros insectos diurnos. Para realizar este análisis, verificaron si los ojos dorsales y ventrales de *G. sericeus* se asemejan en el patrón de expresión de opsinas a los ojos de insectos diurnos o nocturnos, respectivamente. Esto lo examinaron mediante inmunocitoquímica, comparando la expresión de la opsina verde LW en los omatidios dorsales y ventrales (*Figura 23*).



**Figura 23.** Evaluación del patrón de expresión de la opsina verde en ambos tipos de ojo. (Salamanca & Brown, 2018)

La expresión de la opsina en los ojos dorsales se concentra en los fotorreceptores más cercanos a la membrana basal. Por el contrario, los ojos ventrales mostraron expresión a lo largo de toda la longitud de los omatidios, comenzando externamente en la localización del primer rabdómero, extendiéndose a través de la zona media clara hasta la membrana basal del ojo, que entra en contacto con el nervio óptico. De este modo, la diversificación funcional de la visión en los girínidos se apoya en los diferentes patrones de expresión de las opsinas observados en los ojos dorsales y ventrales (Salamanca & Brown, 2018).

La expresión de la opsina mostrada en el rabdómero basal de los ojos dorsales, se correlaciona con la hipótesis de que esta conformación del rabdómero sirve como filtro de la luz entrante para una mejor recepción y discriminación sensorial. Esta expresión relativamente alta de la opsina en posiciones basales ayuda a formar una estructura ocular de tipo aposición. Salamanca & Brown (2018) sugieren que los girínidos utilizan esta disposición estructural para formar imágenes de alta calidad junto con otras opsinas expresivas y posiblemente permitir al animal una mejor discriminación visual.

En cambio, la expresión de la opsina verde en los ojos ventrales sugiere una conformación más sensible a la luz. Esta expresión es más distal, por lo que se acorta la distancia entre el estímulo y los

fotorreceptores de los omatidios. Así, se aumenta la velocidad de procesamiento visual de los girínidos y les permite percibir mejor la luz en condiciones de escasez lumínica. No obstante, la resolución de imágenes se empobrece (**Salamanca & Brown, 2018**).

De esta forma, tanto la morfología del primer rabdómero basal como el patrón de expresión de la opsina verde, apuntan a una conformación en superposición de los ojos ventrales de los girínidos, lo que concuerda con las descripciones previas hechas por Wachmann & Schröer (1975) (**Salamanca & Brown, 2018**). Además, los escarabajos de la familia Dytiscidae, que son buceadores, depredadores y pertenecen al mismo suborden de coleópteros que los girínidos (Adephaga), presentan una distribución de opsinas similar a la mostrada en los ojos ventrales de *G. sericeus*.

Por tanto, **Salamanca & Brown (2018)** muestran que las conformaciones en aposición y superposición de los ojos de escarabajos (y otros insectos) con hábitos diurnos y nocturnos respectivamente, se parecen a los ojos de tipo “aposición” y “superposición” observados en los ojos dorsales y ventrales de los girínidos.

## 5. Conclusiones.

El aparato visual de los girínidos ha sido descrito por varios autores, sin embargo, todavía hay muchas incógnitas acerca del funcionamiento de la visión en estos coleópteros. La morfología ocular es inconfundible y no presenta grandes variaciones entre los distintos miembros de la familia.

Existe consenso entre los investigadores de los distintos estudios con respecto a si el sistema visual representa una adaptación al ambiente en el que viven los girínidos. A diferencia de otras familias de coleópteros que también presentan el ojo dividido, Gyrinidae es la única en la que esta característica parece estar relacionada con los hábitos de vida del animal. Esta afirmación se ve respaldada por las diversas peculiaridades que posee el sistema visual de los girínidos y que han sido descritas en este trabajo (lóbulo óptico dividido, diferente nanorrevestimiento corneal en el ojo dorsal y en el ventral, distinto patrón de expresión de la opsina verde, etc.). A pesar de ello, sería recomendable continuar con la investigación para intentar descubrir otras particularidades del órgano visual de estos escarabajos que evidencien su adaptación al medio.

Por último, resulta indispensable continuar investigando acerca de la fotorrecepción en los girínidos, puesto que apenas hay información sobre el procesamiento de los estímulos visuales que reciben. Deberían realizarse estudios que traten de averiguar cómo los estímulos de los ojos dorsales y ventrales son tratados por el sistema nervioso y transformados en información útil para los escarabajos.

## Conclusión.

O aparato visual dos xirínidos foi descrito por numerosos autores, porén, aínda hai moitas incógnitas sobre o funcionamento da visión nestes coleópteros. A morfoloxía ocular é evidente e non presenta grandes variacións entre os distintos membros da familia.

Existe consenso entre os investigadores dos distintos estudos en relación a se o sistema visual representa unha adaptación ao ambiente no que viven os xirínidos. A diferenza doutras familias de coleópteros que tamén presentan o ollo dividido, Gyrinidae é a única na que esta característica parece ter relación cós hábitos de vida do animal. Esta afirmación vese respaldada polas diversas peculiaridades que posee o sistema visual dos xirínidos e que foron descritas neste traballo (lóbulo óptico dividido, diferente nanorrevestimento corneal no ollo dorsal e no ventral, distinto patrón de expresión da opsina verde, etc.). Con todo, sería recomendable continuar coa investigación para intentar descubrir outras particularidades do órgano visual destes escaravellos que evidencien a súa adaptación ao medio.

Por último, resulta indispensable continuar investigando acerca da fotorrecepción nos xirínidos, posto que apenas hai información sobre o procesamento dos estímulos visuais que reciben. Deberían realizarse estudos que traten de averiguar cómo os estímulos dos ollos dorsais e ventrais son tratados polo sistema nervioso e transformados en información útil para os escaravellos.

## **Conclusions.**

The visual apparatus of whirligig beetles has been described by many authors, however, there are still much to learn about how vision works in these beetles. The ocular morphology is obvious and does not vary greatly among the different members of the family.

There is a consensus among researchers in different studies as to whether the visual system represents an adaptation to the environment in which the gyrinids live. Unlike other families of Coleoptera that also have a split eye, Gyrinidae is the only one in which this feature appears to be related to the animal's lifestyle. This statement is supported by several peculiarities of the gyrinid visual system that have been described in this paper (divided optic lobe, different corneal nano-coating in the dorsal and ventral eye, different expression pattern of green opsin, etc.). Nevertheless, it would be advisable to continue research in order to try to discover other peculiarities of the visual organ of these beetles that show their adaptation to the environment.

Finally, it is essential to continue research on photoreception in gyrinids, as there is little information on the processing of the visual stimuli they receive. Studies should be carried out to find out how stimuli from the dorsal and ventral eyes are processed by the nervous system and converted into useful information for the beetles.

## 6. Bibliografía.

- Bendele, H. (1986). Mechanosensory cues control chasing behaviour of whirligig beetles (Coleoptera, Gyrinidae). *Journal of Comparative Physiology A*, 158, 405-411. <https://doi.org/10.1007/BF00603624>
- Beutel, R. G., Yan, E., Richter, A., Büsse, S., Miller, K. B., Yavorskaya, M., & Wipfler, B. (2017). The head of *Heterogyrus milloti* (Coleoptera: Gyrinidae) and its phylogenetic implications. *Arthropod Systematics and Phylogeny*, 75(2), 261-280. <https://www.researchgate.net/publication/319663155>
- Blagodatski, A., Kryuchkov M., Sergeev, A., Klimov, A. A., Shcherbakov, M. R., Enin, G. A., & Katanaev, V. L., (2014). Under-and over-water halves of Gyrinidae beetle eyes harbor different corneal nanocoatings providing adaptation to the water and air environments. *Scientific Reports*, 4, 6004. <https://doi.org/10.1038/srep06004>
- Bousquet, Y. (1991). *Checklist of Beetles of Canada and Alaska*. Research Branch, Agriculture Canada.
- Del-Claro, K., & Guillermo, R. (2019). *Aquatic Insects: Behavior and Ecology*. Springer. <https://doi.org/10.1007/978-3-030-16327-3>
- Flórez-Abreu, S., Galindo-Cuervo, A. M., & García García, A. (2018a). Comparación histológica del ojo compuesto de *Gyretes* (Brullé, 1835) (Coleoptera: Gyrinidae) y *Photuris* (Leconte, 1851) (Coleoptera: Lampyridae). *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, 63, 229-234. <https://www.researchgate.net/publication/340771929>
- Flórez-Abreu, S., Galindo-Cuervo, A. M., & García García, A. (2018b). Histología del cerebro del escarabajo buceador *Gyretes* (Brullé, 1835) (Coleoptera: Gyrinidae). *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, 63, 248-252. <https://www.researchgate.net/publication/340772537>
- González-Martín-Moro, J., Hernández-Verdejo, J. L., & Jiménez-Gahete, A. E. (2017). Curiosidades sobre el sistema visual de los invertebrados. *Archivos de la Sociedad Española de Oftalmología*, 92(1), 19-28. <https://doi.org/10.1016/j.ofal.2016.05.007>.
- Gustafson, G. T., Bergsten, J., Ranarilalaitiana, T., Randriamihaja, J. H., & Miller, K. B., (2017). The morphology and behavior of the endemic malagasy whirligig beetle *Heterogyrus milloti* Legros, 1953 (Coleoptera: Gyrinidae: Heterogyrinae). *The Coleopterists Bulletin*, 71(2), 315-328. <https://doi.org/10.1649/0010-065X-71.2.315>
- Hamrsky, Jan. (2009). *Whirligig beetle (Gyrinidae), lower part of divided eye* [Fotografía]. Flickr. <https://www.flickr.com/photos/janhamrsky/8141651129/in/photostream/>

- Hamrsky, Jan. (2009). *Whirligig beetle (Gyrinidae), upper part of divided eye* [Fotografia]. Flickr. <https://www.flickr.com/photos/janhamrsky/8141682418/in/photostream/>
- Hatch, M. H. (1926). Notes on the morphology of the eyes of coleoptera. *Journal of the New York Entomological Society*, 34(4), 343-349. <https://www.jstor.org/stable/25004163>
- Hill, R. W., Wyse, G. A., & Anderson, M. (2016). *Animal physiology*. Sinauer Associates.
- Jami, L., Gustafson, G. T., Steinmann, T., Piñeirua, M., & Casas, J. (2021). Overcoming drag at the water-air interface constrains body size in whirligig beetles. *Fluids*, 6(7), 249. <https://doi.org/10.3390/fluids6070249>
- Lenke, Matthias. (2012). *Whirligig beetle / Taumelkäfer* [Fotografia]. Flickr. [https://www.flickr.com/photos/matthias\\_lenke/6947074192/](https://www.flickr.com/photos/matthias_lenke/6947074192/)
- Lin, C., & Strausfeld, N. J. (2012). Visual inputs to the mushroom body calyces of the whirligig beetle *Dineutus sublineatus*: modality switching in an insect. *The Journal of Comparative Neurology*, 520(12), 2562-2574. <https://doi.org/10.1002/cne.23092>
- Lin, C., & Strausfeld, N. J. (2013). A precocious adult visual center in the larva defines the unique optic lobe of the split-eyed whirligig beetle *Dineutus sublineatus*. *Frontiers in Zoology*, 10(7). <https://doi.org/10.1186/1742-9994-10-7>
- Miller, K. B., & Bergsten, J. (2012). Phylogeny and classification of whirligig beetles (Coleoptera: Gyrinidae): relaxed-clock model outperforms parsimony and time-free Bayesian analyses. *Systematic Entomology*, 37(4), 706–746. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3113.2012.00640.x>
- Moyes, C. D., & Schulte, P. M. (2014). *Principles of animal physiology*. Pearson.
- Murray, Tom. (2009). *Aquatic larva Dineutus* [Fotografia]. BugGuide. <https://bugguide.net/node/view/304844>
- Salamanca, D. A., & Brown, F. (2018). Sub-functionalization of dorsal and ventral eyes in a whirligig beetle (Coleoptera: Gyrinidae). *Neotropical Biodiversity*, 4(1), 138-144. <https://doi.org/10.1080/23766808.2018.1510567>
- Smith, Roger. (2009). *Mob Mentailty* [Fotografia]. Flickr. <https://www.flickr.com/photos/rogersmith/4082071398/>
- Willmer, P., Stone, G., & Johnston, I. (2005). *Environmental physiology of animals*. Blackwell Publishing.