



Pedro A. Álvarez

C/ Urzáiz, 117-4ºF  
E-36204, VIGO.  
Correo electrónico: paalvarez@arrakis.es

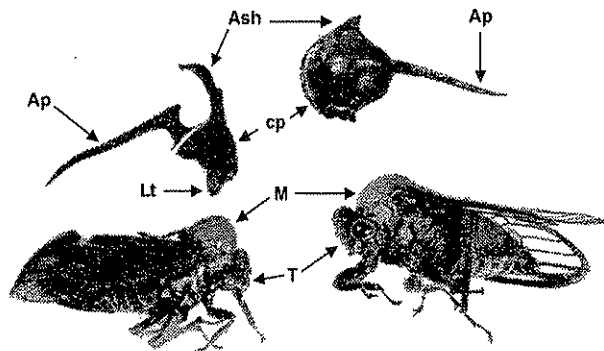
**Resumen:**

Se muestran algunas especies de membrácidos que por su diseño estrambótico han dado fama al grupo, y se repasan las explicaciones formuladas sobre la función que la forma del pronoto de los membrácidos tiene en la naturaleza: camuflaje u ortogénesis hipertélica.

**Palabras clave:**

Membracidae, Pronoto, Camuflaje, Ortogénesis, Hipertelia, Distelia, Pleitropía.

Los membrácidos<sup>1</sup> son pequeñas cigarrillas saltadoras que han desarrollado espectacularmente el pronoto, la parte dorsal del primer segmento torácico, adquiriendo formas insólitas. Cuernos, espinas, esferas, expansiones foliáceas o globulosas y demás superestructuras, que no pueden calificarse sino de monstruosas, se encuentran sobre su cabeza a modo de casco, que se prolonga hacia delante y atrás de su cuerpo (fig. 1). Sus formas parecen haber sido sacadas de los más imaginativos libros de arquitectura, como si excéntricos artistas, procedentes de desconocidas escuelas, hubiesen combinado un inusual ingenio creativo para dar lugar a construcciones irreales,



**Fig.1.-** El pronoto de los membrácidos podríamos compararlo con un "casco" que recubriese la cabeza, el tórax y parte del abdomen. A estas 2 especies se les ha extraído fácilmente rompiendo los músculos que lo sujetaban a las patas anteriores. Observamos que el mesotórax se encuentra totalmente despigmentado debido a estar oculto por el pronoto. Ash: Apófisis Suprahumeral. Ap: Apófisis posterior. Lt: lóbulo temporal. cp: casco pronotal. M: Mesotórax. C: Cabeza. A la izquierda *Monocentrus* y a la derecha *Leptocentrus*.

enigmáticas y alejadas de toda norma en cuanto a medidas, lógica y diseño.

Los membrácidos han sido, desde los albores de la Entomología, uno de los grupos del reino animal que más fuertemente ha llamado la atención de los naturalistas. Su aspecto aparentemente malicioso, a veces diabólico, no fue descuidado y así Geoffroy, en el S. XVIII, bautizó a las 2 especies nativas de Europa conocidas en el momento como "diablos pequeño y mediano"<sup>2</sup>. Tal "honor" recayó respectivamente en los inofensivos *Gargara genistae* y *Centrotus cornutus* (fig. 2), ambos presentes en la península Ibérica<sup>3</sup>.

Los membrácidos presentan algunas de las estructuras más espectaculares que se encuentran en el mundo de los insectos y, probablemente, que la evolución orgánica haya creado. ¿Qué otra especie podría siquiera compararse a *Bocydium globulare* (fig. 3), el antecesor natural del Atomium de Bruselas? De no ser por su pequeña talla de apenas 4 mm, que hacen pasar a esta especie inadvertida, seguramente sería el talismán ideal para todos cuantos profetizan poderes del más allá.

Muchas otras formas están presentes también en los membrácidos, algunas foliáceas, de vistosos colores y aspecto tranquilo (fig. 4-6), y otras que nos recuerdan a setas y tubérculos (fig. 7) o a crisálidas de lepidópteros (fig. 8). Las hay con aspecto agresivo, con finos látigos dispuestos a atacar en cualquier momento (fig. 9), con espadas (fig. 10), intimidatorias (fig. 11, 12) o simplemente horribles (fig. 13, 14). De irracionales formas geométricas para un insecto (fig. 15), torres (fig. 16, 17), proyecciones hacia delante (fig. 18), enormes colas (fig. 19) y un larguísimo etcétera.

**Hacia una explicación del desarrollo inhabitual del pronoto**

Fascinados por este desbordante diseño imaginativo, los diversos autores han buscado y descrito explicaciones que nos ayudan a entender el papel que el pronoto de los membrácidos juega en la naturaleza. Estas explicaciones giran en torno a 2 posibles hipótesis aunque, ni la una ni la otra, se sustentan sobre bases científicas estables. Ambas hipótesis son<sup>4</sup>: 1. Camuflaje cuidadosamente seleccionado y 2. Ortogénesis hipertélica

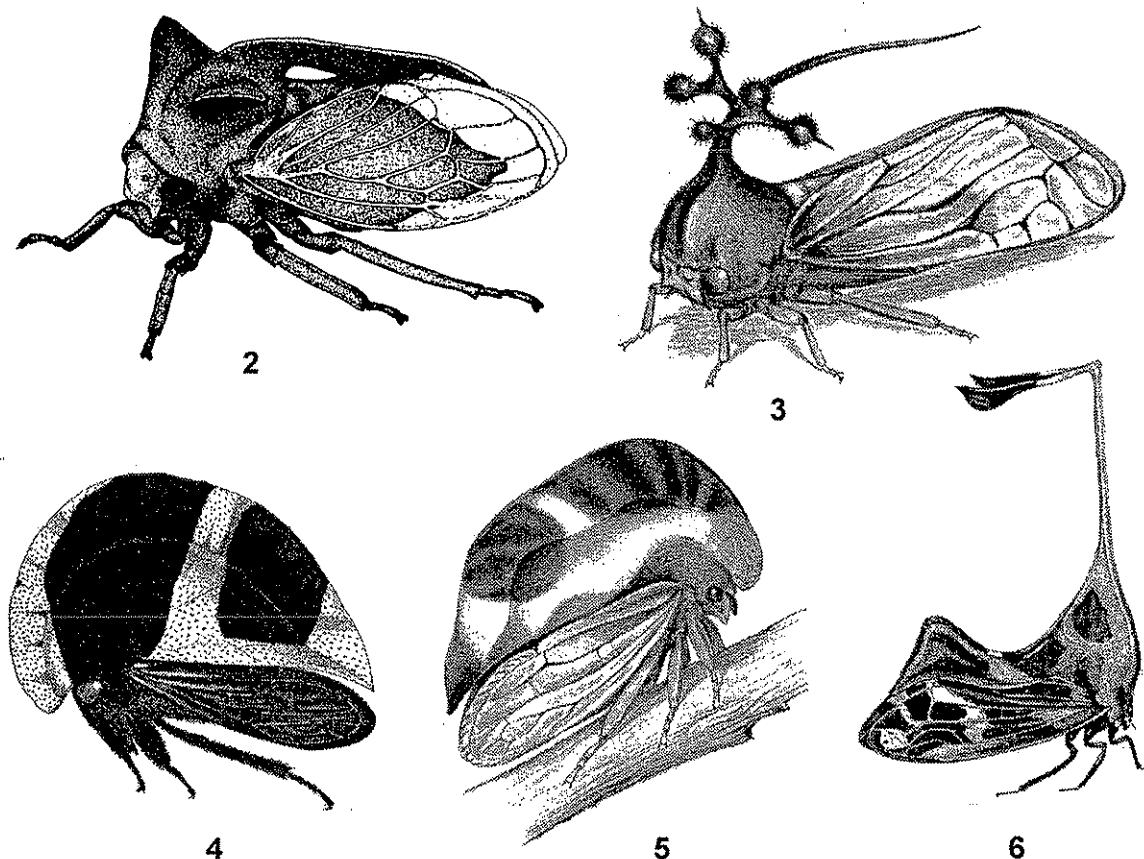


Fig.2.- *Centrotus cornutus*. Nuestro más representativo membrácido. Especie de distribución europea apodada por Geoffroy como "Diablo europeo medio". Fig. 3.- *Bocydium globulare*. Verdadero antecesor del Atomium de Bruselas. Fig. 4.- *Membracis foliata*. Una de las especies de más bonito diseño. Fig. 5.- Otra especie con apófisis foliácea de aspecto tranquilo. Fig. 6.- Simpático *Gigantorhabdus enderleini*.

### Camuflaje seleccionado

Casi con toda seguridad cualquier observador que se haya preguntado por el significado de esta espectacular arquitectura corporal en la estrategia vital del insecto ha pensado finalmente en un camuflaje cuidadosamente seleccionado. Veremos a continuación cuánto hay de cierto en esta hipótesis que, aun pudiendo parecer bastante plausible, deja muchas dudas sin resolver.

A principios de siglo, en el año 1903, POULTON lo consideró literalmente como: "un camuflaje del que sólo la Selección Natural puede rendir cuentas y que constituye uno de los argumentos más convincentes en beneficio de la teoría darwiniana".

Y es que el camuflaje y mimetismo que presentan muchas especies resulta asombroso. ¿Qué otra explicación podría proporcionarse si no para el membrácido neotropical conocido como "insecto espina de rosa" (*Umbonia crassicornis*, fig. 20) por su semejanza con los pinchos de *Rosa indica*, rosal silvestre de grandes espinas que crece en América Central? Aunque menos conocidas, las imitaciones de crisálidas, frutos, trozos de hojas, etc. son otros muchos ejemplos que podrían citarse. Más adelante volveremos sobre ellas.

Para KIRBY (1829) los membrácidos estaban destinados a confundir a los pájaros, que los tomaban por pequeños trozos de ramillas o madera. Parecerían cualquier cosa excepto un insecto y no serían perseguidos por sus depredadores que cazan mediante la vista.

Son de destacar las "copias" de himenópteros (fig. 21), del género *Heteronotus*, que contiene especies mirmecomorfas y vespiformes. Las primeras, mirmecomorfas, son gregarias, sedentarias y viven acompañadas de hormigas, mientras que las vespiformes son solitarias y se desplazan ágilmente en vuelos al igual que lo hacen las avispas y, como ellas, presentan colores de aviso y dardos con los que imitan el papel mortificante de los aguijones. A esta imitación de los colores de aviso de una especie más poderosa se le llama **sinaposematismo** y en muchas especies del género *Heteronotus* podemos ver un claro ejemplo de él.

Todas estas semejanzas, sean perfectas o casi perfectas, pero existentes al menos para nuestros sentidos, son las que han llevado a considerar al pronoto polimorfo como un factor de supervivencia para los membrácidos. Pero, a pesar de la claridad con que se pueden mostrar en muchos casos, surgen numerosas incógnitas que han hecho que Michel Boulard, una de las personas que más los han estudiado, considerase al camuflaje como una hipótesis "más o menos subjetiva, más o menos especulativa y a menudo sólo percibida examinando al insecto bajo un ángulo particular"<sup>55</sup>. Veamos cuales son los motivos que han llevado a este autor a efectuar tal afirmación:

El pronoto larvario, justo hasta el último estadio, no presenta el desarrollo que se observa en los adultos. Guarda una forma más o menos cónica y estándar en toda la familia, dando a entender que las fases ninfales han evolucionado separadamente al imago y dejando sin efecto para las ninfas el posible papel protector.

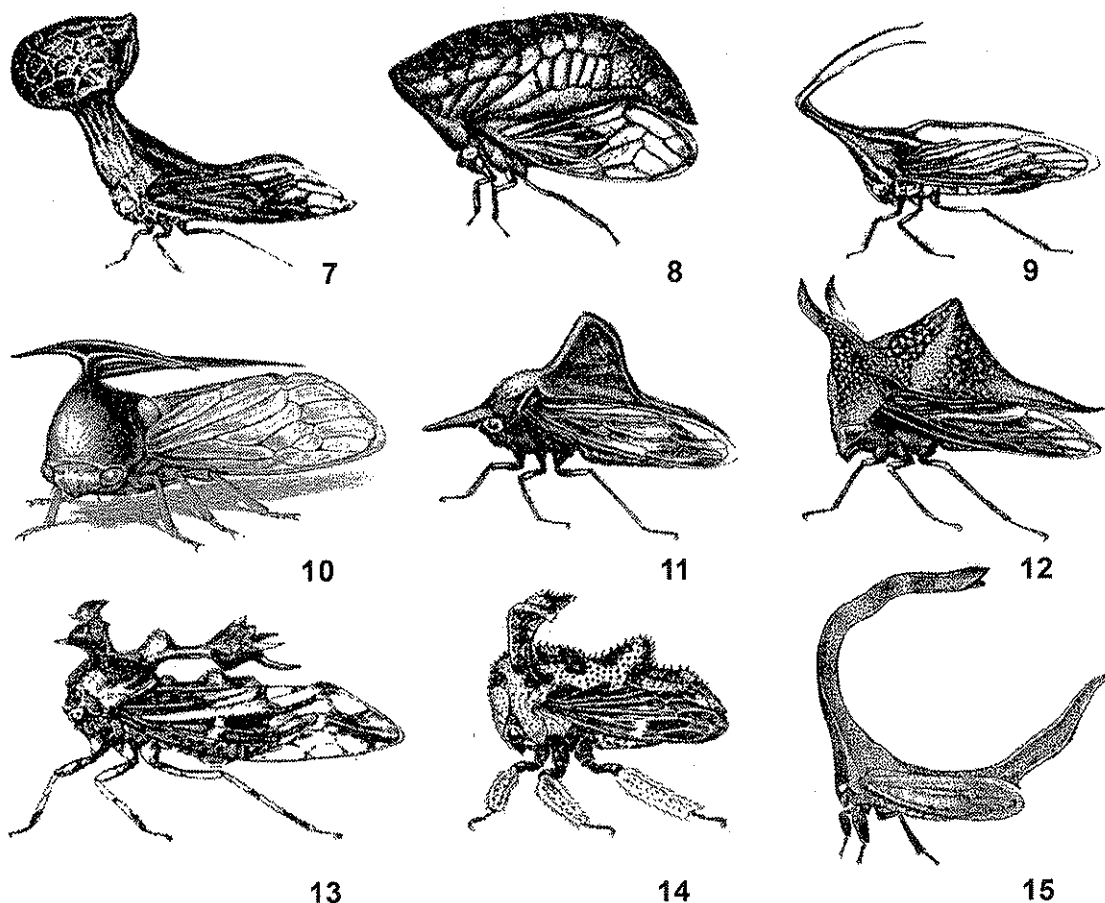


Fig.7.- *Funkhouserella bulbiturris*, con aspecto de seta o tubérculo. Fig. 8.- *Oeda inflata*. La imitación más perfecta de una crisálida de lepidóptero. Fig. 9.- *Micreune formidanda* exhibiendo sus látigos retraídos. Fig. 10.- Casco pronotal con una doble espada: lateral y hacia atrás. Fig. 11.- Aspecto luchador de *Nessorhinus vulpes*. Fig. 12.- Intimidatorio *Hemikyptha*, membrácido brasileño de 2 cm. de longitud. Fig. 13.- Terrorífico aspecto de *Smerdalia horrescens*. Cuando su descubridor le puso semejante epíteto, por algo sería... Fig. 14.- Pronoto picudo de *Notocera bituberculata*. Fig. 15.- Espectacular *Spongophorus ballista* con el pronoto prolongado hacia adelante y atrás recorriendo casi un circunferencia completa.

Haciendo una revisión de los membrácidos adultos se puede observar que en su mayoría no imitan a elementos conocidos de su medio, lo que se deduce fácilmente al ver la mayoría de las especies que se muestran en este artículo.

En las formas miméticas más manifiestas podemos detectar fallos importantes: en una de las especies del género *Heteronotus* que mencionábamos antes, *H. glandiferus*, sólo el macho imita a las hormigas; perdiendo de esta forma mucho valor la función protectora que se le podría asignar al pronoto y, especialmente, si tenemos en cuenta que debería ser la hembra la que conservase este mimetismo.

Lo mismo, o incluso más exagerado, sucede también con el membrácido espina de rosa, *Umbonia crassicornis*, en donde en los machos (e incluso algunas hembras) la espina se ha convertido en una expansión foliácea. Pero lo más sorprendente de esta especie no es esto, sino que **no vive sobre el rosal *Rosa indica***. Se encuentra en cantidades enormes sobre diversas leguminosas que carecen por completo de espinas, hecho que es compartido por otras muchas especies espiniformes que han sido también observadas viviendo sobre plantas inermes.

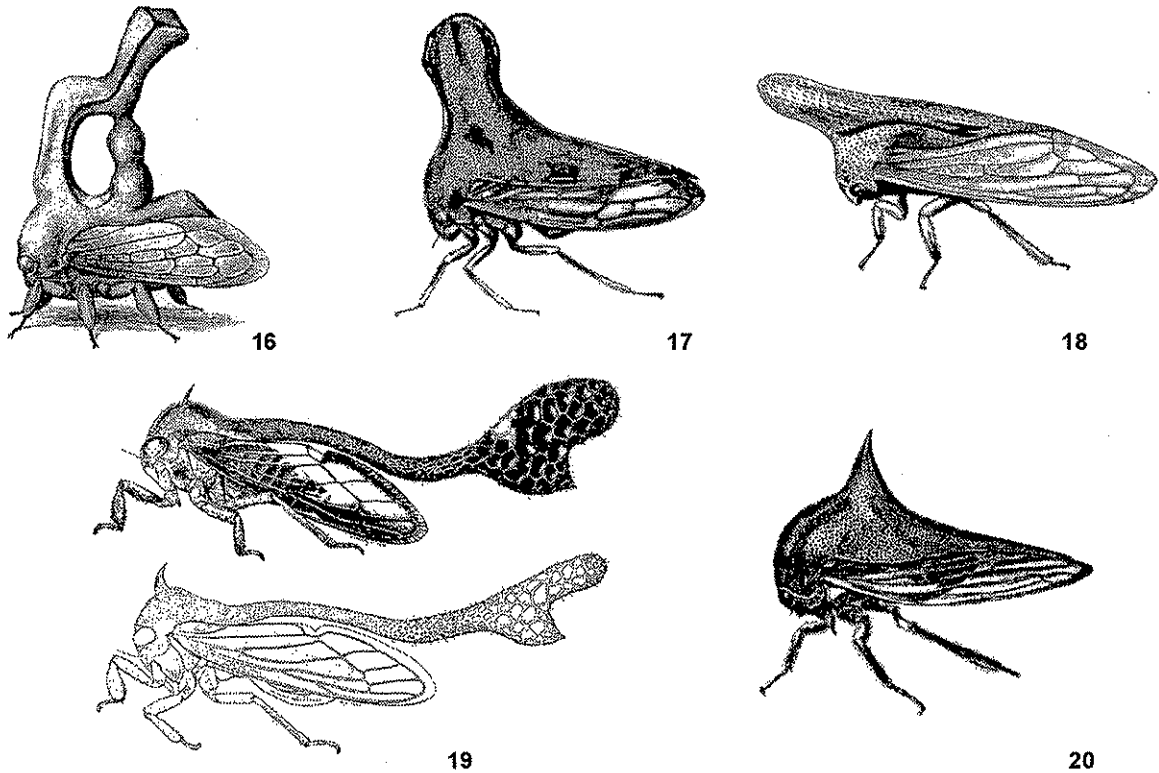
El camuflaje tampoco vale apenas contra los parásitos y predadores guiados por estímulos olfativos que capturan indiferentemente larvas y adultos cualquiera que sea su desarrollo pronotal.

Por último, si comparamos las especies que presentan un importante desarrollo del pronoto con aquellas que carecen de él, tratando de buscar una relación entre su desarrollo y su

éxito reproductor observamos que junto a las formas de pronotos inimaginables coexisten otras donde el pronoto no les tapa el cuerpo, carecen de apófisis y no tienen aspecto monstruoso. No buscan el mimetismo ni se camuflan. Y no por ello se encuentran desfavorecidas. Al contrario, son las mejores voladoras, ocupan áreas geográficas más amplias y, uno de estos géneros (*Gargara*, nativo de la península Ibérica) es, de lejos, el más rico en especies.

### Ortogénesis hipertélica

La segunda hipótesis basa la explicación de las caprichosas formas pronotales nada menos que en el difícil concepto de una evolución independiente de la Selección Natural, lo que se conoce como **ortogénesis**<sup>6</sup>. Según la ortogénesis, el pronoto de los membrácidos habría seguido una línea evolutiva predeterminada que no se vio afectada por causas externas y que al haber tenido como consecuencia la imitación excesiva de modelos (naturales o no, más allá de lo necesario, sin objetivos aparentes y cuya utilidad puede considerarse problemática) se calificaría como de **hipertélica**<sup>7</sup>. Esta línea evolutiva, al no haber sido conducida por la Selección Natural, habría tenido su origen en el efecto múltiple que un único gen puede causar al afectar a más de un carácter, lo que se conoce como **pleitropía**. Junto a algún carácter fenotípico beneficioso, se habrían desarrollado los atributos pronotales inútiles, carentes de función, caprichosos, llamados **atélicos**.



**Fig. 16.-** Auténtico monstruo en miniatura. Membrácido tropical en forma de torreón. **Fig. 17.-** Precioso ejemplar de *Glossonotus acuminatus*. **Fig. 18.-** *Bilimekia styliformis*, con el pronoto proyectado hacia delante. **Fig. 19.-** Pareja de *Heteronotus delineatus*. El pronoto, abarrotado de figuras semiesféricas que aumentan de tamaño hacia el final de la apófisis, supera tanto en longitud como en volumen al resto del cuerpo y representa un caso extremo de hipertelia. Apreciamos también un dimorfismo sexual. Arriba macho y abajo hembra. **Fig. 20.-** *Umbonia crassicornis*. Insecto espina de rosa. Su semejanza con una espina de rosal convencería a cualquiera de su gran capacidad mimética, si no fuese porque se le encuentra sobre leguminosas carentes de espinas.

Son muchas las pruebas que existen a favor de esta hipótesis y que, a falta de otra más aceptable, es la que mejor explica el superdesarrollo pronotal. Alguna de las pruebas que la sustentan ya se han podido dilucidar de los argumentos negativos a la hipótesis del camuflaje. A continuación veremos algunos otros ejemplos todavía más convincentes.

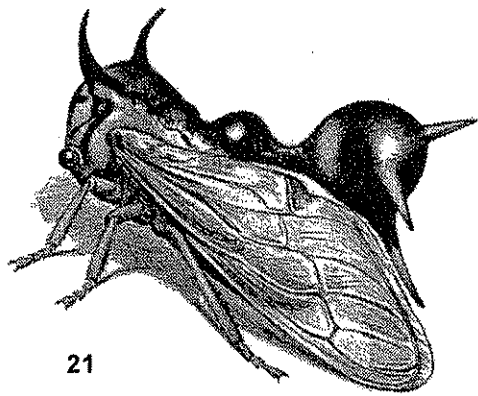
Buscando un posible significado sexual con el que rechazar o apoyar la hipótesis, Boulard hizo varios experimentos<sup>8</sup>. En uno de ellos mutiló las apófisis pronotales de una especie centroafricana fuertemente hipertélica (*Paraxiphopoeus gestroi*) y observó si se producía alguna modificación en su comportamiento. El resultado fue el esperado para esta hipótesis: la apofisectomía no impidió los acoplamientos, que se realizaron sin ningún problema y las hembras efectuaron la puesta normalmente.

Todavía más espectacular es lo que sucede con la especie neotropical *Anchistrotus amitteraglobus*, que transporta en su pronoto una enorme bola espinosa (fig. 22). Lo increíble en este caso es que la mutilación del pronoto se produce de forma natural. Cuando el membrácido realiza un salto brusco, o durante su trayectoria choca contra alguna ramilla, el pronoto se desprende de forma autónoma, siguiendo una línea de ruptura predeterminada y sin necesidad de la intervención de ningún músculo. El membrácido no puede intervenir ni controlar esta pérdida que se produce de forma totalmente accidental, al contrario de lo que sucede con las colas de las lagartijas o las patas de ciertos ortópteros. En este caso el membrácido depende siempre de una energía exterior para producir la ruptura. Esta mutilación accidental producida en la naturaleza con cierta frecuencia supone la coexistencia

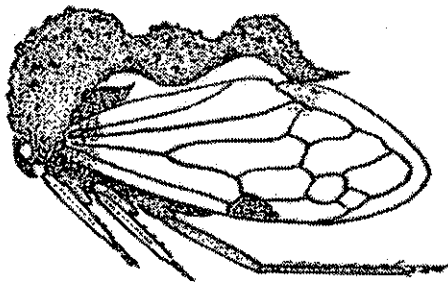
en las poblaciones de individuos intactos junto a otros "disminuidos", lo que podría hacernos pensar que la caducidad del pronoto tuviera consecuencias vitales para los individuos que lo han perdido. Todo lo contrario. Esta pérdida les otorga una mayor facilidad para el salto y una ventaja en el acoplamiento, además de aportarnos una prueba natural a las conclusiones sobre la inutilidad ecológica de tal estructura pronotal<sup>9</sup>.

A pesar de las pruebas que demuestran su inutilidad, parece que premeditadamente y de forma caprichosa los membrácidos quisiesen saltarse toda lógica adaptativa. La tendencia a mantener un privilegiado desarrollo pronotal y sobrecargarlo de adornos y atributos sólo conducentes a la formación de distelias (órganos sin utilidad) puede llevarlos a su extinción. Pero, como hemos visto en la especie anterior, los membrácidos, en su capricho, han ideado adaptaciones antidistéticas con las que desviarse de ese camino emprendido. *Anchistrotus amitteraglobus*, de forma natural, puede deshacerse de una parte de su cuerpo no vital, facilitándole el acoplamiento y garantizándole su perennidad. Pero no es la única adaptación. En el género africano *Hamma* (fig. 23-24) la complejidad creciente del pronoto va en relación con el aumento de la talla de su cuerpo, lo que se conoce como **ley de la hipertelia** y en base a ella se han separado las especies del género. A esta relación directa y continua entre 2 estructuras, que exhibe una tendencia adaptativa, se le conoce como **rectigradación**.

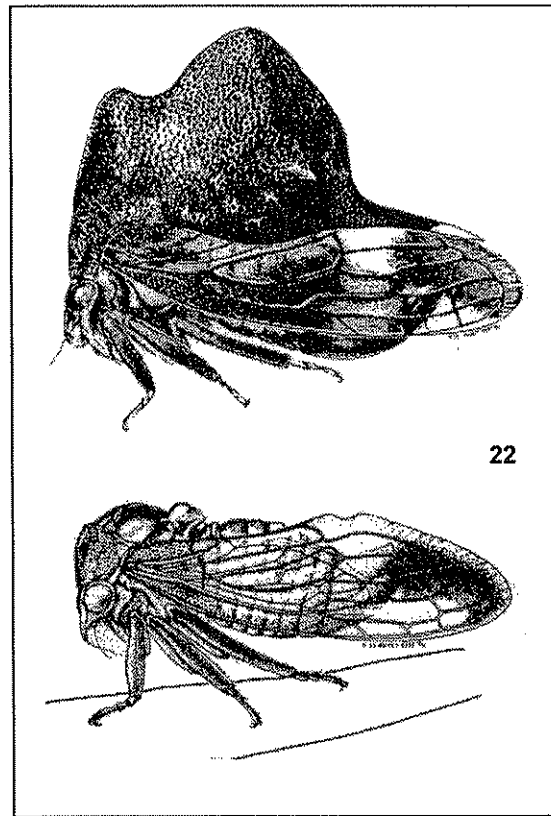
Los problemas ocasionados por el superdesarrollo pronotal no acaban aquí. Veamos a continuación lo que se ha dado en llamar "maniobra de aterrizaje"<sup>10</sup>. Las largas y



21



23



22

Fig. 21.- *Heteronotus* mirmecomorfo que combina cuernos y formas globulosas. Fig. 22.- *Anchistrotus amitteraglobus*. Arriba portando la enorme bola pronotal. Debajo una vez que se ha liberado de ella de forma natural. Fig. 23.- Miembro del género *Hamma*.

voluminosas apófisis pronotales suponen a menudo un fuerte desequilibrio entre el peso del pronoto y del resto del cuerpo. Esto, aparte de restarle al insecto agilidad y control del vuelo, le ha supuesto un problema a la hora de "aterrizar". Cuando el membrácido no tiene otra posibilidad que posarse sobre un plano horizontal, bascula y cae sobre su cabeza. Es como si no fuese capaz de controlar la inercia debida al pronoto, lo que ha hecho que en condiciones normales termine su vuelo de forma ascendente, en una ramilla u hoja dispuesta verticalmente o muy inclinada, y manteniendo siempre la cabeza hacia arriba.

Son todavía muchas las observaciones que deberán hacerse para conocer el significado exacto de esta caprichosa línea evolutiva y comprender por qué la naturaleza ha mantenido y destinado tal cantidad de recursos a un fin que, por lo que sabemos, no es más que un caso extremo de pleitropía. Las formaciones pronotales no aportan ningún beneficio a la especie y sí, en cambio, les han obligado a desarrollar ingeniosas estrategias de supervivencia. Los membrácidos no son un pequeño grupo de especies mal adaptadas o un residuo de lo que existió en el pasado. Al contrario, son una de las familias más vastamente repartidas por todo el globo y que han experimentado una enorme expansión especialmente en las regiones afro y neotropical. Sus apófisis pronotales se han ido complicando y enrevesando, caprichosamente y sin pausa, a través de los géneros y las especies; encontrándose desde un punto de vista genético perfectamente asentadas, lo que nos han permitido caracterizar al grupo y separar las especies.

Vemos de este modo cómo la Naturaleza a veces nos maravilla con sus cuidadosas estrategias de supervivencia, que permiten un máximo aprovechamiento energético y la vida en los hábitats más inhóspitos. Otras veces, en cambio, como ha sucedido con los membrácidos, se permite un irracional derroche en costosos órganos carentes de todo fin.

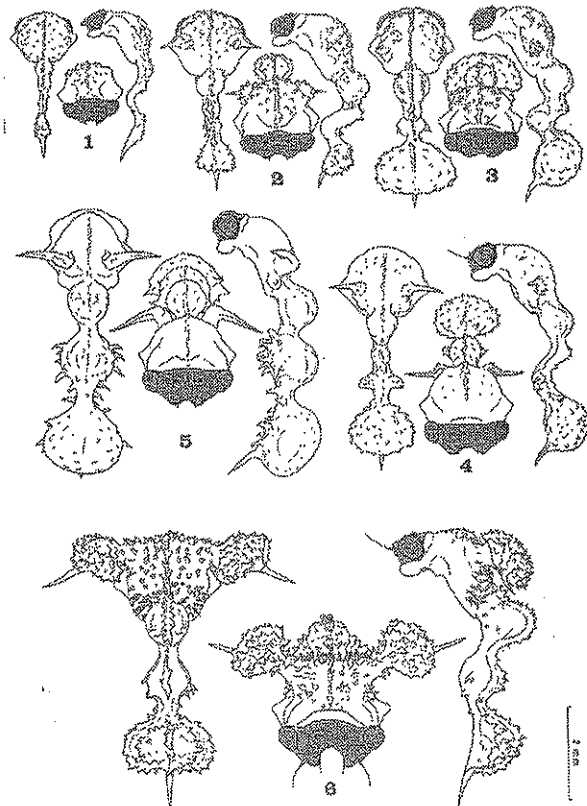


Fig. 24.- Seis especies del género africano *Hamma*, que muestran la correlación perfecta entre el tamaño del cuerpo y la complejidad del pronoto, lo que se conoce como Ley de Hipertelia. La cabeza figura coloreada en negrilla para diferenciarla del pronoto.

## Agradecimiento

Quisiera expresar mi agradecimiento hacia A. Melic, M. Boulard, L. Gómez, J. P. Valcárcel y J. L. Yela por el material y apoyo prestado para realizar este trabajo.

## Procedencia de las ilustraciones

BOULARD, 1986; BOULARD, 1998; DOLLING, 1991; FUNKHOUSER, 1950; SIMON, 1969.

## Notas:

1. En todo el trabajo, al hablar de "membrácidos" se hace en su sentido estricto (Familia Membracidae Rafinesque, 1815). Actualmente, junto con las Familias Cicadellidae Latreille, 1825 y otras dos no presentes en la Región Paleártica constituyen la Superfamilia Membracoidea Rafinesque, 1815. Una revisión reciente de la superfamilia puede verse en DEITZ & DIETRICH, 1993.
2. El término de "Gran Diabolo Europeo" quedó reservado para el cicadélido *Ledra aurita*, pariente próximo de los membrácidos. La cita procede de GEOFFROY, 1762.
3. Actualmente la fauna europea de membrácidos está compuesta por 4 especies todas ellas presentes en la península Ibérica. Tres son nativas: *Centrotus chloroticus* Fairmaire, 1851; *Centrotus cornutus* (Linnaeus, 1758 y *Gargara genistae* (Fabricius, 1775) y una cuarta ha sido introducida de Norteamérica: *Stictocephala bisonia* Kopp & Yonke, 1977 (conocida erróneamente como *Ceresa bubalus*).
4. RICHTER, 1953, formuló otra hipótesis en la que asoció las apófisis pronotales a alas protorácicas modificadas, teoría convincentemente refutada por BOULARD, 1998. Por otro lado, en casos puntuales, como en algunas especies de pronoto globuloso, cabe señalar que parece clara una función de protección mecánica (BOULARD, 1998).
5. Esta nota ha sido tomada de BOULARD, 1973; trabajo que constituye la revisión más exhaustiva que se ha hecho sobre el papel que el pronoto de los membrácidos juega en la naturaleza.
6. FUNKHOUSER (1917) fue el primer autor que habló de ortogénesis para referirse al pronoto de los membrácidos. Un resumen actual puede verse en Boulard, 1998.
7. La calificación de hipertélica se debe a CUÉNOT, 1932.
8. Los resultados del experimento pueden verse en BOULARD, 1973 y 1998.
9. Estas observaciones fueron descritas por BOULARD, 1983.
10. La maniobra de aterrizaje está descrita en BOULARD, 1973 y 1998.

## Bibliografía

- BOULARD, M., 1973. Le pronotum des Membracides: camouflage sélectionné ou orthogénèse hypertélique? *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle*, 3<sup>e</sup> série, n° 109, Zoologie, 83: 145-165.
- BOULARD, M., 1983. Sur deux *Anchistrotus* et la mutilation naturelle du pronotum chez les Membracides de ce genre. *Bull. soc. Ent. de France*, 88 (150 anniversaire): 274-283.
- BOULARD, M., 1986. Membracides. Les extravagants de la nature. *Science & Avenir*, 468: 44-51.
- BOULARD, M., 1998 (1999). Contributions à l'Entomologie générale et appliquée. 2. Cicadaires (Rhynchota Auchenorrhyncha). 2<sup>me</sup> partie: Membracoidea. 1. Notes et Documents. *EPHE, Biol. Evol. Insectes*, 11-12: 141-181.
- CUÉNOT, L., 1932. *La Genèse des espèces animales*. Alcan éd., Paris, 3<sup>e</sup> éd., 822 pp., 162 fig.
- DEITZ, L. L. & DIETRICH, C. H., 1993. Superfamily Membracoidea (Homoptera: Auchenorrhyncha). I. Introduction and revised classification with new family-group taxa. *Systematic Entomology*, 18: 287-296.
- DOLLING, W. R., 1991. *The Hemiptera*. Oxford University Press, ix + 274 pp., illustr.
- FUNKHOUSER, W. D., 1917. Biology of the Membracidae of the Cayuga Lake Basin. *Cornell Univ. Agr. Expt. Station, Mem.*, 2: 173-445, pl. 23-44.
- FUNKHOUSER, W. D., 1950. Homoptera, Fam. Membracidae. En: Wytzman, P. (ed.), *Genera Insectorum*, 208: 1-383, pls. 1-14.
- GEOFFROY, E. L., 1762. Cicada. En: *Histoire abrégée des Insectes qui se trouvent aux environs de Paris dans laquelle les animaux sont rangés suivant un ordre méthodique*: 412-430.
- KIRBY, W., 1829. An outline and description of *Centrotus benetti* and *hardwickii*. *Mag. Nat. Hist.*, 1<sup>e</sup> sér., 2: 20-22, fig. 5-6.
- POULTON, E. B., 1903. Suggestions as to the meaning of the shapes and colours of the Membracidae, in the struggle for existence. En: BUCKTON, G. B., *A Monograph of the Membracidae*. Lovell Reeve ed., London: 273-285.
- RICHTER, L., 1953. El apéndice pronotal en los membrácidos. *Lozania*, 7: 1-4.
- SIMON, H., 1969. *Insect Masquerades*. Fr. Muller, London, 95 pp.

## Insectos Japanese on line



La universidad de Kyushu (Japón) ha puesto a disposición de todos los interesados la base de datos MOKUROKU que recoge la información contenida en 'A Check List of Japanese Insects'. En ella se recogen todos los insectos presentes en Japón, clasificados sistemáticamente y con información relacionada con su distribución.

La dirección URL es: <http://konchudb.agr.agr.kyushu-u.ac.jp/mokuroku/index-e.html/>.

Además está disponible un 'Diccionario de los nombres de insectos japoneses', por si alguno siente curiosidad por descubrir como se escribe el nombre de algún insecto en japonés (puede utilizarse al nivel de familia, género y especie).

La dirección: <http://konchudb.agr.agr.kyushu-u.ac.jp/dic/>.

Ambas páginas están disponibles tanto en inglés como en japonés.

Más información en: TADAUCHI & INOUE, 2000.- *Esakia*, 40: 81-84 y 85-86.