

S.E.A.
Sociedad Entomológica Aragonesa



RIBES



Red Iberoamericana de Biogeografía
y Entomología Sistemática

m3m
vol. 5
Monografías
3er cer Milenio
S.E.A.

Etapas del Desarrollo

CLEIDE COSTA y SERGIO IDE

La palabra metamorfosis es de origen griego (*metá* = cambio, y *mōrphósis* = forma) e significa “cambio de forma”. Durante el desarrollo larvario pueden ocurrir grandes cambios de forma, y cada estadio sucesivo puede o no ser muy diferente entre uno y otro. También son bastante variables los cambios de forma entre el último estadio larvario y el adulto. Algunos autores, entre ellos SNODGRASS (1954), denominan metamorfosis los cambios ocurridos entre el último estadio larval y el adulto; otros consideran el conjunto de todos los cambios desde el huevo hasta el adulto (CHAPMAN, 1971). La metamorfosis sería la repetición de los ciclos de desarrollo que ocurren durante la embriogénesis. En otros términos, el crecimiento de los insectos sería adquirido por una serie de ciclos de desarrollo, cada cual con el mismo plan fundamental de desarrollo embrionario. La metamorfosis no sería la activación de los rudimentos imaginales, sino la repetición de los procesos de desarrollo que ocurren durante la embriogénesis (HENSON, 1946). Desde el punto de vista fisiológico, la metamorfosis corresponde a los cambios que ocurren durante la muda en la ausencia de hormona juvenil (WIGGLESWORTH, 1954). Para otros, el término metamorfosis indicaría aquellos cambios bien característicos y abruptos en la forma o estructura (no necesariamente en el insecto entero, sino en órganos o tejidos individuales, alas, genitales, patas etc.) que ocurrirían durante el desarrollo postembrionario. Por el hecho de que ocurran los mayores cambios morfológicos entre el último estadio larval y el adulto en los insectos hemimetabólicos y, secundariamente, en dos etapas (larva-pupa y pupa-adulto) en los insectos holometabólicos, pero siempre al final del desarrollo, la metamorfosis sería estructural, pues habría el establecimiento de un estadio final predeterminado y la adquisición de competencia reproductiva en el estado adulto (SEHNAL *et al.*, 1996). Por otro lado, la metamorfosis correspondería a los cambios que ocurren después de la apólisis, separación de las

células epidermales de la cutícula vieja durante el proceso de la ecdisis en la transformación de un estadio previo en un estadio nuevo, es decir, en las fases larva-larva y larva-adulto de los exopterigotos y larva-larva, larva-pupa y pupa-adulto de los endopterigotos (HINTON, 1973).

Otra idea ha resultado de la consideración de que el cambio de forma de la larva hacia el adulto sería una “metamorfosis” apenas externa, pues lo que pasaría sería la sustitución de una forma (larva) por otra (adulto), y no una conversión de la larva en adulto. En el ciclo biológico del insecto desde el huevo, prácticamente se desarrollarían dos animales de vida independiente: la larva y el adulto. La transformación larva-adulto sería un simple retorno a la forma parental, o sea, una retromorfosis acompañada de la desaparición de estructuras larvales especializadas. El cambio de forma que ocurre cuando la retromorfosis sustituye la larva por el adulto sería de tipo muy diferente de la metamorfosis que produjo la larva especializada. Existirían, entonces, dos procesos diferentes que no deberían confundirse: el prefijo “retro” no implicaría “retorno” en el desarrollo, sino que la morfogénesis revertiría a la línea del desarrollo del adulto (SNODGRASS, 1961).

TIPOS DE METAMORFOSIS

Hay tantos tipos de metamorfosis como son los cambios de forma que ocurren durante el ciclo de vida de los insectos, desde el huevo, pasando por la larva y pupa hasta el adulto; o del huevo, pasando por las ninfas hasta el adulto. Las divisiones de la metamorfosis propuestas por diversos autores no difieren mucho entre sí. Una de las más simples es la de WESTWOOD (1839), que llama homomorfos a los insectos sin metamorfosis y heteromorfos a los que la tienen; los primeros son ametábolos o

de metamorfosis incompleta y los segundos holometábolos o de metamorfosis completa; se considera a los primeros ortogenéticos y a los segundos progenéticos. Esa forma simple de división no es suficiente para dar una idea cabal de las gradaciones existentes en los distintos grupos de Hexapoda, por lo cual el cuadro resulta un poco más complejo.

Las ideas de BERLESE (1913) tuvieron gran aceptación en el pasado y hasta hoy se siguen por muchos autores, aunque con algunas reservas y modificaciones, a pesar de haber sido rechazadas en su totalidad por HINTON (1963). Su teoría considera básicamente que las larvas son embriones que tuvieron su desarrollo interrumpido y nacieron de forma precoz. Los embriones de los insectos normalmente pasan por varios estadios bien marcados y caracterizados por el estado de desarrollo de los apéndices segmentados (entre otros órganos); los apéndices de la cabeza y del tórax aparecen primero (estado protópoda); enseguida vienen los apéndices abdominales (estado polípoda); finalmente los apéndices abdominales se absorben, mientras que los apéndices cefálicos y torácicos se retienen (estado oligópoda). Un factor determinante de la forma larvaria sería el tiempo de emergencia del huevo. Cuando los tres estados se completan dentro del huevo y la emergencia ocurre posteriormente a la fase oligópoda, el insecto joven será una ninfa. Si la emergencia ocurre en la fase oligópoda, la larva será del tipo campodeiforme; si en la fase polípoda, será del tipo eruciforme, y si en la fase protópoda, será del tipo del primer estadio de algunos himenópteros parásitos. Sin embargo, hay tipos intermedios variados a considerar derivados por degeneración del tipo oligópoda. De acuerdo con HENSON (1946), las ideas de BERLESE (1913) comprenden dos procesos distintos sobre el origen de las formas larvarias: uno de ellos por la interrupción del desarrollo en las fases protópoda y polípoda, y el otro, por la supresión progresiva o simplificación de la condición oligópoda.

Los Apterygota (ametábolos) se consideran insectos primitivos —actualmente representados por los Archaeognatha y Zygentoma—, caracterizados por no presentar cambios en la morfología externa durante su vida postembrionaria, o sea, después de abandonar el huevo, el recién nacido se asemeja a un adulto en miniatura; durante las mudas, solo van aumentando de tamaño (BERLESE, 1913) (Cuadro 1.1). Como los ametábolos siguen transformándose después de haber alcanzado la madurez sexual, no existiría un estadio final predeterminado y eso podría considerarse un carácter primitivo. Aparte de los Ephemeroptera, en los Pterygota modernos existiría sólo un estadio alado (el adulto) que no cambia más (SEHNAL *et al.*, 1996).

Los Pterygota (Cuadro 1.1) serían metábolos (aunque la metamorfosis completa solo ocurra en los Holometabola) y podrían subdividirse en tres grupos principales: los de metamorfosis incompleta (pseudometabolía, paurometabolía y heterometabolía o hipometabolía); los de metamorfosis intermedia (neometabolía); y los de metamorfosis completa (holometabolía ordinaria e hipermetamorfosis o hipermetabolía o heteromorfosis) (BERLESE, 1913).

Los insectos que se desarrollan por metamorfosis incompleta no poseen un estadio quiescente entre el últi-

mo estadio larvario y el adulto. Los que presentan pseudometabolía y paurometabolía pueden poseer inmaduros que presentan diferencias conspicuas en relación con los adultos, pero el insecto joven a cada muda se va aproximando cada vez más al estado adulto; las alas se van desarrollando externamente como muñones alares, etc. En la paurometabolía o metamorfosis gradual, tanto las formas jóvenes como los adultos son de vida epidáfica, no existe variación en los hábitos ni en la nutrición. En la hemimetabolía, ocurre lo contrario: los inmaduros son hidrófilos y los adultos, terrestres. En la heterometabolía o hipometabolía, ocurre un período de inmovilidad ninfal antes de la transformación en adulto.

La neometabolía constituiría un tipo intermedio entre los dos extremos. Se incluyen aquí ciertos tisanópteros (Thysanoptera), aleirodídeos (Hemiptera, Aleyrodidae) y la serie de los Coccoidea (Hemiptera). En tisanópteros y cocoideos, ocurren dos estadios, denominados “propupa” y “pupa”, intermedios entre la serie ninfal y el adulto. La transformación de la serie de los Coccoidea fue considerada como holometabolía verdadera, aunque la homología de la pupa de los Coccoidea con la pupa de los Holometabola sea dudosa (SNODGRASS, 1954).

La metamorfosis completa es la que presenta mayor interés, por la variación operada durante la vida postembrionaria. La holometabolía se caracteriza por una cierta semejanza morfológica entre los diferentes estadios del estadio larvario (BERLESE, 1913).

En la hipermetamorfosis o hipermetabolía o heteromorfosis, el primer estadio larval siempre es ciclopiiforme, con patas torácicas desarrolladas y anatomía interna muy diferente del estadio siguiente, curculionídeo y ápoda. En la hipermetabolía espuria o polimorfosis, las modificaciones morfológicas serían únicamente de orden externo y corresponderían a adaptaciones ecoetológicas simples, como las que se observan en los Mantispidae (Neuroptera), Carabidae, Meloidae y Rhipiphoridae (Coleoptera), Strepsiptera, y ciertos Noctuidae (Lepidoptera). Las larvas de primer estadio en general son del tipo campodeiforme (triungulinos), siguiéndose, en el segundo estadio, formas tipo caraboide o eruciforme. La hipermetamorfosis verdadera es mejor conocida en los insectos parásitos que ponen sus huevos en el huésped. La primera larva generalmente llamada planidio (triungulino, en los Coleoptera; triungulidío, en los Strepsiptera) es de vida libre y con frecuencia capaz de ponerse erecta sobre su parte posterior, pudiendo algunas veces dar saltos para alcanzar el huésped. Existe una convergencia muy grande en cuanto a la forma de los planidios de los distintos grupos. La vida activa se acaba en cuanto encuentra el huésped y los estadios subsiguientes se vuelven robustos. En otros casos, se ponen los huevos sobre o dentro de los huéspedes, como ocurre en ciertos Diptera (Agromyzidae) y muchos Hymenoptera. Así que el primer estadio no es un planidio. En muchos Hymenoptera, prácticamente es un embrión con abdomen no segmentado y sistema nervioso y respiratorio no desarrollados. Ese modo de considerar la hipermetabolía de BERLESE (1913) no es, en general, muy aceptado. Algunos autores consideran la hipermetamorfosis como una heteromorfosis, característica de los Endopterygota, en los cuales dos o más de los estadios larvales sucesivos se especializan para distintos modos de vida.

“APTERYGOTA”	AMETABOLIA			Archaeognatha: Machiloidea
				Zygentoma: Lepismatoidea
PTERYGOTA	METABOLIA o METAMORFOSIS	INCOMPLETA	Pseudometabolía	Phthiraptera, especies ápteras de Orthoptera, Isoptera, Psocoptera y Heteroptera (Hemiptera)
			Paurometabolía	Ephemeroptera, Odonata, Isoptera, Dermaptera, Thysanoptera, Hemiptera
			Heterometabolía u Hipometabolía	Cicadidae (Hemiptera, Auchenorrhyncha)
		INTERMEDIARIA	Neometabolía	Coccoidea (Hemiptera, Sternorrhyncha)
		COMPLETA u HOLOMETABOLIA	Ordinaria	Megaloptera, Neuroptera, Coleoptera, Diptera, Mecoptera, Siphonaptera, Trichoptera, Lepidoptera, Hymenoptera
			Hipermetamorfosis u Hipermetabolía u Heteromorfosis	Verdadera
Polimorfosis	Strepsiptera Coleoptera: Micromalthidae, Carabidae, Meloidae y Rhipiphoridae Neuroptera: Mantispidae Lepidoptera: Noctuidae			

Cuadro 1.1. Tipos de metamorfosis de adaptado de BERLESE (1913).

TERMINOLOGÍA

Estados o fases son las etapas de vida de un insecto: huevo, ninfa (en los Hemimetabola), larva y pupa (en los Holometabola), y adulto. Son estadios las etapas del estado larval o ninfal delimitados por el período entre dos mudas; el número de estadios larvales es fijo en algunas especies y variable en otras.

El estadio de un insecto no es necesariamente evidente en un examen externo, pudiendo ser identificado con seguridad solamente cuando se considera el tipo de cutícula a la cual está adherido. Cada nuevo estadio o estado se indica mientras el insecto aún se encuentra dentro de la cutícula del estadio o estado anterior. Con otras palabras, si deseamos saber si el insecto está en el estadio o estado representado por su cutícula externa visible, es necesario descubrir si ya hubo apólis, o sea, si la epidermis no está más atada a esa cutícula. Esa parte cubierta por la cutícula del estadio anterior se conoce como fase o estadio farado o simplemente como larva farada, pupa farada o adulto farado, según sea el caso. Cada estadio de la mayoría de los artrópodos consiste de una fase farada seguida de una fase no farada. El término instar fue relacionado más con la apólis que con la ecdisis (HINTON, 1946a, 1958, 1966, 1971, 1973, 1976) y, por eso, aparecieron problemas con los significados de los términos instar, estadio y estado. Se ha sugerido reservar el término instar para designar dos apólis sucesivas y usar el término estado cuando se desconoce el momento de la apólis (JONES, 1978). Hubo una propuesta de retención y expansión de los significados originales de instar y estadio de tal forma que ambos términos se pudieran usar con referencia a la ecdisis o apólis (FINK,

1983). Las ideas propuestas por HINTON (1973) fueron aún discutidas por varios autores, como WIGGLESWORTH (1973a) y WHITTEN (1976). De cualquier modo, los términos instar, estadio y estado –se refieren a apólis o ecdisis– por lo menos están claramente definidos exclusivamente en relación con el proceso de muda.

Estasis se define como una de las formas sucesivas por las cuales pasa un artrópodo durante su desarrollo; esas formas son fundamentalmente diferentes unas de las otras por el criterio de “todo o nada”, es decir, un órgano o estructura existente en una está ausente en otra y viceversa. El concepto de estasis lo propuso GRANDJEAN (1938, 1951, 1957, 1970) e inicialmente fue aplicado a los ácaros. Aunque también se relacione con el proceso de muda, básicamente difiere de los términos instar o estadio. Enfatiza el cambio en el carácter y no el cambio de tegumento. Esto significa que estasis está relacionada con desarrollo y no con crecimiento. En algunos casos, el número de estasis puede diferir del número de estadios, indicando que no toda muda posee el mismo efecto. Al depender del resultado, se pueden distinguir tres tipos de mudas (GRANDJEAN, 1970; HAMMEN, 1978, 1980): I) mudas de repetición, pueden separar dos estadios que son idénticos, incluso en tamaño; II) mudas de crecimiento, pueden separar dos estadios que presentan cambios alométricos o cualquier otra diferencia de tamaño; y III) mudas que pueden resultar en estasis diferentes. Como consecuencia, una estasis siempre es un estadio, pero no a la inversa, lo que significa que, una estasis puede incluir varios estadios (ANDRÉ, 1988).

A pesar del proceso de crecimiento, el desarrollo de un artrópodo se concibe como un proceso discontinuo, en el cual cada paso corresponde a una estasis. En otras

palabras, una estasis es un animal en cualquier nivel de su ontogenia (GRANDJEAN, 1970). Los niveles sucesivos pueden ser meramente numerados, pero generalmente son designados por terminología particular, variable en los diversos grupos (ANDRÉ, 1988).

El concepto de estasis presenta semejanzas con el de semaforonte de HENNIG (1966), definido como individuos que presentan la misma estructura general a lo largo de determinado período de su vida. O aun, según AMORIM (2002), correspondería a cada una de las etapas por las cuales un organismo pasa a lo largo de su historia ontogenética, como la secuencia huevo / larva / pupa / adulto constituye un ejemplo. De acuerdo con ANDRÉ (1988), para entender la relación entre los conceptos de estasis y de semaforonte, es preciso revisar los significados de polimorfismo (animales con formas terminales o maduras diferentes) y polieidismo (animales que presentan formas diferentes en el curso de su desarrollo – ontogenia). El carácter esencial del polimorfismo es su potencialidad múltiple: una única forma es asumida, mientras las demás permanecen latentes o suprimidas. En el polieidismo, a pesar de ser potencialidad múltiple, también, diferentes formas coexisten en el mismo animal y se suceden unas a otras durante el curso de su ontogenia. El polimorfismo comprende variaciones interindividuales; el polieidismo, intraindividuales. Esa diferencia esencial pasó desapercibida por los autores que consideran las formas morfológicas discontinuas exhibidas en la secuencia ontogenética de un individuo como polimorfismo (ANDRÉ, 1988).

A pesar de haberse hecho la definición de semaforonte con referencia al polieidismo (HENNIG, 1950), en la práctica está, también, implícitamente relacionada con el polimorfismo. Por ejemplo, se aplica a los casos en los que el dimorfismo sexual de una especie está bien marcado; así que el semaforonte adulto de esa especie, como el de cualquier individuo, podrá exhibir caracteres de macho o de hembra (ANDRÉ, 1988). Para este autor, la estasis se define exclusivamente con referencia al polieidismo. Esto significa que la estasis puede involucrar diferentes semaforontes, como en el ejemplo anterior, en que la estasis del adulto comprende dos semaforontes: las formas masculina y femenina. Aún más, la existencia y la duración de una estasis se determinan por el proceso de la muda, mientras que, como observó HENNIG (1950), no existen reglas generales para determinar lo que constituye un estadio o semaforonte. Por último, sin considerar cualquier polimorfismo, una estasis puede, en algunos casos raros, incluir más de un semaforonte como resultado de la neosomia, un proceso definido como la formación de nuevos caracteres morfológicos, acompañado por el crecimiento de tejidos nuevos durante una única estasis (ANDRÉ, 1988).

Ecdisis sería el proceso del cambio de la cutícula de los artrópodos (o en los ecdisozoarios, de un modo aún más general); es lo mismo que muda o exuviación. Y el término muda se usa indiscriminadamente para apólis y ecdisis, aunque debiera usarse sólo para indicar la apólis. Se denomina exuvia al tegumento dejado por la ecdisis o muda.

Ninfa es el término generalmente usado para los estadios inmaduros de los insectos hemimetábolos (sin estado pupal), comprendidos entre la eclosión del huevo y

el adulto, en los cuales las alas se desarrollan externamente. La mayoría de las especies es terrestre, pero hay algunas acuáticas. Para estas últimas, algunos autores crearon el término nájade.

Se denomina larva el estadio inmaduro de todos los insectos holometábolos, comprendido entre la emergencia de la larva del huevo y la pupa. El término larva es de origen latino y significa “máscara” y su aplicación a los holometábolos es muy apropiada, pues las larvas presentan acentuada diferencia morfológica en relación con los adultos; de tal modo que la identidad del adulto no es aparente en la estructura larval, estando “disfrazada” bajo una forma joven especializada (SNODGRASS, 1954).

La prepupa es un estado intermediario quiescente entre el último estadio larval inactivo y la pupa, o es simplemente la larva de último estadio que deja de alimentarse, volviéndose más o menos inmóvil (COSTA y VANIN, 1985).

Pupa es el estado quiescente intermediario entre la larva y el adulto, que ocurre en todos los insectos holometábolos, sucede a un estadio larval, en el cual se da la primera manifestación exterior de las alas. Es un período de reposo, durante el cual el insecto no se alimenta y se vuelve bastante vulnerable a depredadores. Por ese motivo, en general, la pupa ocurre dentro de un capullo o de una cámara pupal, en lugares protegidos (COSTA y VANIN, 1985).

HUEVO

Los insectos se desarrollan de huevos que varían mucho en tamaño y forma, según la especie. Casi siempre los huevos son de tamaño proporcional al tamaño de la especie. Algunas especies ponen los huevos individualmente, mientras otras ponen sus huevos unidos por sustancia aglutinante, cuya finalidad es la protección de la puesta. Otras forman ootecas. A veces, llevan sus huevos en la espalda, hasta el momento de la eclosión. Normalmente los huevos son puestos donde los recién nacidos puedan encontrar alimentación abundante y fácil, y en el ambiente (o próximo a él) donde vivirán cuando sean adultos (COSTA, 1985).

El huevo de los insectos está formado por: corion, capa serosa, membrana vitelina, citoplasma y núcleo. El corion, muy resistente, de estructura compleja, es producido por células foliculares. La superficie más externa está tallada, con hexágonos, costillas, retículos, etc. Algunas veces el corion posee dos capas distintas – endocorio y exocorio–, que se diferencian especialmente por la composición química, y el micrópilo, que es un orificio que ocupa todo su espesor (RICHARDS y DAVIES, 1977). La mayoría de los Diptera presenta solo un micrópilo, mientras que otros, como los Acrididae (Orthoptera), tienen de 30 a 40, en forma de anillo en la porción posterior del huevo. Algunos también, como los cimicoideos (Hemiptera, Cimicoidea), no tienen micrópilo, pues la fecundación ocurre dentro del ovario. El corion puede contener espacios con aire, como se observa en huevos de Orthoptera. El envoltorio del huevo muchas veces es complejo; presenta cavidades que se comunican con la parte externa por medio de pequeños orificios u, otras veces, por medio de una superficie reticulada, lo que favorece la difusión de gases (CHAPMAN, 1971, 1982).

El tamaño de la puesta, normalmente, es proporcional al tamaño de la hembra. Hay excepciones, por ejemplo, en los afideos (Hemiptera, Aphididae), en los cuales el huevo, único, es aproximadamente del tamaño del cuerpo del individuo. El número de huevos es variado; los afideos ponen pocos huevos (cuatro, más o menos), mientras otros grupos llegan a poner 4.000 huevos. Una reina de termita (Isoptera) llega a poner un millón de huevos durante su vida. Las reinas de las abejas (Apidae) y de las hormigas (Formicidae) son muy prolíficas. Donde sean puestos, están siempre protegidos de la incidencia directa de los rayos solares, de la desecación, etc. Pueden encontrarse en las hojas, follaje, en el agua o próximo a ella, en el suelo, etc. Algunas especies se sumergen para poner sus huevos, como pasa con Zygoptera (Odonata), que pone los huevos en las partes sumergidas de los vegetales. Algunos coleópteros acuáticos también ponen sus huevos en las plantas inmersas. Algunos Odonata y los Trichoptera ponen sus huevos cerca del agua a fin de que los recién nacidos encuentren después su hábitat.

La forma del huevo es muy variada: globular, aplastado, cónico, hemisférico (Lepidoptera), elipsoide (Coleoptera y Diptera), reniforme, cilíndrico, acicular, operculado, en forma de corona, etc. Puede ser liso o tallado con costillas, retículos, flotadores laterales (especies de *Anopheles* Meigen, 1818 (Diptera, Culicidae), que depositan sus huevos en el agua) (COSTA, 1985). La mayoría de los huevos tiene sus bases lisas y se fijan en las diversas superficies por medio de sustancias secretadas por glándulas anexas. Algunos grupos (Hemiptera, Neuroptera, Hymenoptera) tienen huevos pedunculados, y el pedúnculo es el responsable de su fijación sobre cualquier superficie.

El intercambio de gases se produce a través del corion. La cantidad de oxígeno necesaria para el desarrollo embrionario proviene del aire, retenido en cavidades en la capa interna del corion, que se comunica con el exterior por medio de aeróforos, normalmente distribuidos en una misma área del huevo. La absorción del agua se hace por medio de las membranas cuticulares. Algunos dependen de gran cantidad de humedad para completar su desarrollo, como pasa con especies de *Locusta* Linnaeus, 1758 (Orthoptera, Acrididae). Los huevos de algunas especies de Scarabaeidae (Coleoptera) absorben tanta agua que llegan a duplicar su peso, especialmente al inicio del desarrollo. La absorción puede hacerse solo por una parte del huevo o por toda la superficie cuticular.

Algunos huevos presentan una línea de rotura localizada en el corion, donde las células son más débiles, lo que facilita su apertura. La línea de rotura puede ser recta, generalmente acompañando el sentido del diámetro mayor, circular, etc. La larva, al completar su desarrollo, provoca la ruptura de la membrana vitelina, de la capa serosa y, finalmente, del corion. Los estímulos internos que provocan esa ruptura prácticamente son desconocidos. Algunos factores externos parecen tener influencia en la rotura. Por ejemplo, las ninfas de *Schistocerca* sp. (Orthoptera, Acrididae) principalmente eclosionan al amanecer, mientras las de *Epitheca* sp. (Odonata, Corduliidae) prefieren el anochecer. Se ve, por lo tanto, que la luz puede ser un agente importante para la eclosión de la larva. Otros factores externos también influyen en la rotura del huevo, como la humedad, la temperatura, etc.

(CHAPMAN, 1971, 1982). En *Dermatobia hominis* (Linnaeus, 1781) (Diptera, Cuterebridae), la rotura del huevo depende principalmente de la temperatura del huésped. Parece que la temperatura realmente es un factor importante en la ruptura de los huevos, habiendo especificidad dentro de, por lo menos, géneros. Algunos Odonata ponen sus huevos en agua con baja tensión de oxígeno; en ese caso, cuanto más baja la tensión, mayor el número de eclosiones.

La ruptura del corion se produce por el propio esfuerzo del embrión. La mayoría de las larvas provoca su salida del huevo por la absorción del fluido amniótico, aumentando el volumen y bombeando la hemolinfa por medio de contracciones del abdomen, haciendo que la cabeza ejerza presión sobre el corion. En otros casos, la ooteca puede aumentar el volumen por medio de la absorción del aire. El corion se rompe de manera irregular, en el punto donde la presión se ejerza. Eso puede ocurrir en sentido longitudinal, a lo largo de la línea donde las células son más frágiles, o en la región opercular (Hemiptera, Heteroptera). Además, en los Acrididae y en los Heteroptera, que tienen una capa serosa muy desarrollada, el pleuropodio secreta una enzima que destruye una parte de la capa serosa (CHAPMAN, 1971, 1982).

Algunos insectos poseen un dispositivo que se ubica en la región cefálica, responsable de la rotura del huevo (RICHARDS y DAVIES, 1977). En *Agabus* sp. (Coleoptera, Dytiscidae), ese dispositivo está localizado a cada lado de la cabeza; en Cimicomorpha (Hemiptera), a los lados de la faz, entre el ojo y el labro. Los Orthoptera y los Auchenorrhyncha y Sternorrhyncha (Hemiptera), que nacen envueltos en la membrana amniótica, presentan una ampolla cervical (en la región protorácica cefálica) que, con la llegada de la hemolinfa, se dilata y provoca la rotura de la membrana amniótica y del corion. Las larvas de los Lepidoptera, antes o después de eclosionar, comen parte o toda la cáscara del huevo. Cuando el huevo está en una ooteca, la larva sale después de la eclosión y, algunas veces, aun ayuda en la rotura de los demás huevos.

NINFA

Algunos autores designaban como ninfas los estadios jóvenes acuáticos de los hemimetábolos (Odonata, Plecoptera y Ephemeroptera). Sin embargo, el término "nymphe" era utilizado por los autores franceses para designar el estadio quiescente de pupa. Para evitar el empleo del término con dos acepciones diferentes, autores anglosajones utilizaron el término "naiad" para designar las ninfas acuáticas (PAULIAN, 1950). Actualmente los términos ninfa y náide aplicados a los hemimetábolos tienden a ser menos usados, mientras que el término larva se usa por algunos con sentido más amplio, abarcando todos los insectos inmaduros. Por conveniencia didáctica, utilizamos aquí ambos términos, ninfa para los insectos hemimetábolos y larva para los holometábolos.

Las ninfas de desarrollo paurometabólico (Figs. 9.5, 10.34) poseen algunas características en común: todas son terrestres, tienen ojos compuestos, son muy semejantes a los adultos en la forma del cuerpo y no difieren de éstos en los hábitos, ni en la alimentación. La mayoría de las especies son fitófagas, aunque muchas sean acuáticas.

Las de desarrollo hemimetabólico (Figs. 6.1, 7.4, 8.2) también poseen algunos caracteres en común: todas son acuáticas, con estigmas cerrados, respiración branquial y difieren de los adultos en la forma, hábitos y alimentación. La gran mayoría es depredadora, campodeiforme, con patas largas, cuerpo deprimido y muy activas (COSTA, 1985).

Clasificación de las ninfas (CHEN, 1946)

1. Campodeoide–polípoda. Sería el tipo más primitivo en Hexapoda, sin representantes actuales. Habrían poseído piezas bucales generalizadas; diez pares de apéndices típicos en los segmentos abdominales I a X; un par de cercos largos y un filamento terminal mediano en el segmento XI; antenas largas, ojos compuestos bien desarrollados y tres ocelos.

2. Efemeroide–polípoda. Sería el tipo característico de las ninfas de Ephemeroptera (Figs. 6.1, 6.2); también encontrado en algunos Plecoptera (Eustheniidae) y en los Protoperlaria del Pérmico. Sería derivado del tipo precedente por supresión de las vesículas abdominales y comparable al tipo larval sialoide–polípoda.

3. Blatoide–oligópoda. La gran mayoría de las ninfas actuales sería de ese tipo (Figs. 7.5, 8.1, 9.1, 9.8). Éste se deriva del tipo efemeroide–polípoda por la supresión de los estilos abdominales y comparable al de la larva caraboide–oligópoda.

LARVA

La larva de los insectos constituye un estado inmaduro postembrionario que presenta caracteres adaptativos propios en grado variable, según el grupo considerado. Algunas ninfas de insectos poseen pocos caracteres especiales que les sean propios. En general, las larvas de los insectos ya nacen con segmentación corporal definitiva, excepción hecha de algunos grupos parásitos. También se puede decir que las larvas de los insectos por lo común son heteromórficas, es decir, que su desarrollo se hace por medio de formas distintas, que se adaptan a diferentes funciones o condiciones de vida de la propia larva y, por lo tanto, sin relación directa alguna con el adulto.

La idea según la cual una larva representaría un estado primitivo ancestral que originaría al insecto adulto carece de fundamento. Tanto la larva como el adulto representan el resultado moderno de la evolución, pero por medio de linajes diversos de desarrollo. La forma vermiforme alcanzada por muchas larvas (y la consecuente necesidad de un mecanismo de movilización semejante al de los gusanos) debe poner en consideración la especialización de su musculatura. Como, en realidad, una larva no es un gusano, su musculatura tiene estructura y disposición distinta y simplemente funciona de modo mecánico semejante. La forma y estructura de las larvas holometábolos más especializadas son adaptaciones a tipos específicos de ambientes, generalmente diferentes de aquéllas de los adultos. Las larvas de los Endopterygota poseen estructuras temporales que solo a ellas son útiles y que deberán eliminarse en la transformación pupa–adulto. Orugas comunes con patas torácicas cortas, abdomen largo con falsas patas de soporte, mandíbulas

fuertes, succionadoras y tubo digestivo amplio, evidentemente están adaptadas para la vida libre y para el almacenamiento de reservas alimentarias. Las larvas que son taladradoras, por otro lado, están adaptadas para excavar en madera o en tallos de plantas. Las larvas de Diptera, primariamente acuáticas, también están adaptadas a la vida en el lodo, en los frutos, en tejidos animales, cadáveres, etc. Las larvas de avispas y abejas están perfectamente adaptadas a vivir confinadas en células, nutridas por los adultos. Las larvas de los parásitos internos están muy simplificadas por el hecho de vivir inmersas en el alimento (SNODGRASS, 1954).

La larva posee un modo independiente y eficiente de vida como individuo, pero su capacidad de locomoción es restringida. Por otro lado, el adulto retiene la capacidad reproductora. Las formas y hábitos especializados de las fases inmaduras también deben ser ventajosos para la especie como un conjunto. Se ve, de esa forma, una razón para la existencia de la metamorfosis, pero es difícil explicar cómo las diferencias entre inmaduros y adultos aparecieron. Todo parece indicar que los primeros insectos eran terrestres y sin metamorfosis, y que ésa debe haber surgido varias veces de modo independiente en diversos grupos; muy probablemente la presencia de alas funcionales en los adultos o su ausencia en los inmaduros, fue condición fundamental en el sentido de llevar a una diferenciación estructural (SNODGRASS, 1954).

El número de estadios larvales es variable de especie a especie o incluso entre individuos de la misma especie. Completado el estado larval, viene el estado pupal, donde ocurren cambios drásticos que originarán el adulto. Durante esa transformación, desaparecen las características adaptativas larvales, que no son heredadas por los adultos, que tendrán otras adaptaciones especiales a su modo de vida.

Es muy grande la variedad de tipos larvales. En general, resultan de adaptaciones secundarias a modos particulares de vida, de ambiente, etc., diferentes de aquellos de los adultos. Así, orugas comunes, típicas de Lepidoptera, están adaptadas para la vida libre y almacenamiento de reservas alimentarias. Larvas campodeiformes, bastante activas, pueden encontrarse debajo de piedras, dentro del agua (Neuroptera, Trichoptera) o en el suelo (Coleoptera). Larvas escarabeiformes se encuentran en madera caída, semipodrida, en el suelo. Larvas apodas o vermiformes pueden aparecer en el lodo, en los frutos, en animales, etc., o aun en células donde son nutridas por las obreras, como sucede entre las abejas y avispas (COSTA, 1985).

Las principales características adaptativas de las larvas se dan a continuación (COMSTOCK, 1920)

1. Forma del cuerpo: bastante variable, cilíndrica, deprimida, con poca o ninguna relación con la forma corporal del adulto; se constituye en adaptaciones secundarias a modos particulares de vida o adaptaciones defensivas. Por ejemplo, la forma deprimida del cuerpo posibilita una adherencia mayor al sustrato u ocultarse en grietas de rocas y bordes de hojas, dificultando el ataque de los depredadores.

2. Reducción de las patas: hay mayor o menor reducción de las patas torácicas. Las larvas de *Corydalus* sp. (Megaloptera, Corydalidae) (Figs. 11.1, 11.2) tienen patas completas; las de Lepidoptera tienen patas pequeñas, asociadas con patas abdominales falsas (espuripe-

dios) (Fig. 16.7); algunos Coleoptera (Buprestidae, Cerambycidae y Curculionidae) (Figs. 13.50, 13.53) y las de Diptera (Figs. 14.19, 14.25, 14.27, 14.38) no poseen indicación alguna de patas funcionales.

3. Branquias traqueales: su desarrollo está relacionado con la adquisición de la vida acuática; son encontradas en grupos filogenéticamente poco relacionados, indicando que su evolución se dio varias veces de forma independiente; aparecen en algunos Megaloptera (Figs. 11.1, 11.6), Neuroptera, Coleoptera (Figs. 13.19, 13.31, 13.32), Diptera (Figs. 14.20–14.23), Lepidoptera (Fig. 16.46) y todo Trichoptera (Figs. 15.1, 15.13, 15.31).

4. Desarrollo interno de las alas: tal vez sea la característica más importante del desarrollo larval; aunque no exista indicación externa de la existencia de alas, los rudimentos alares en forma de discos imaginales se desarrollan muy temprano en el tejido larval.

5. Desarrollo tardío de los ojos compuestos: la mayoría de las larvas posee un tipo de vida que les proporciona una visión muy eficiente. Eso está relacionado con el retraso en el desarrollo de los ojos compuestos; en general, los estemata larvales poseen pocos omatideos (Figs. 12.1, 13.3, 14.1, 15.16, 16.3, 17.1), aparte larvas de los géneros *Chaoborus* Lichtenstein, 1800 (Diptera, Chaoboridae) y *Parnopa* Linnaeus, 1758 (Mecoptera, Panorpidae) que poseen ojos compuestos, probablemente adquisiciones secundarias. Las ninfas de hemimetábolos también poseen ojos compuestos.

6. Cabeza: en los Cyclorhapha (Brachycera, Diptera) (Figs. 14.35, 14.42), ocurre un caso extremo, en que no solo las patas y alas se desarrollan internamente, si no, también, la cabeza.

La condición que presentan las larvas de no poseer cabeza, patas y alas es más aparente que real, una vez que rudimentos de esos apéndices se desarrollan internamente. Una larva verdaderamente ápoda quizás no exista y es probable que larvas sin alas sean sólo aquellas cuyos adultos sean ápteros; alas rudimentarias algunas veces se pueden encontrar en las pupas de adultos no alados y, en tales casos, estaban preformadas en las larvas (SNODGRASS, 1954). El desarrollo interno de las alas fue adquirido de manera independiente por grupos diferentes de insectos y se cuestiona si eso debe considerarse necesariamente un carácter metamórfico o solo como un artificio para proteger las alas durante los primeros estadios de su desarrollo. Es una ventaja para los insectos inmaduros el carecer de modo temporal de apéndices en su superficie (SNODGRASS, 1954).

TIPOS DE LARVAS

Son muchas las clasificaciones de larvas basadas en caracteres morfológicos. Una clasificación general, fundamentada en la teoría de BERLESE (1913), es la de IMMS (1930), adoptada por CHAPMAN (1971) y RICHARDS y DAVIES (1977), que clasifica las larvas en cuatro tipos básicos. La clasificación de CHEN (1946) intenta caracterizar los diferentes tipos de larvas de acuerdo con una secuencia evolutiva, en un abordaje prefilogenético, pero, de alguna manera, también basada en BERLESE (1913). La primera clasificación considera cuatro tipos básicos de

larvas: protópodos, polípodos, oligópodos y ápodas o vermiformes. La segunda las agrupa en tres categorías: tipo primitivo o generalizado (que habría dado origen a los dos siguientes), tipos especializados (modificaciones principalmente relacionadas con reducciones de apéndices) y tipos prematuros (larvas precoces).

I. Clasificación de los tipos larvales de IMMS (1930)

1.1. Protópodos: encontradas en las primeras fases larvales de ciertos Hymenoptera parásitos. Los huevos de esos insectos poseen muy poco vitelo y las larvas emergen en estadios embrionarios poco avanzados; no poseen segmentación abdominal y los apéndices cefálicos y torácicos son rudimentarios, como también los sistemas respiratorio, nervioso y digestivo. Existen algunos tipos especializados, con mandíbulas y apéndices torácicos desarrollados. Ese tipo de larva puede encontrarse en Platygasteridae, Figitidae, Dryinidae y Scelionidae.

1.2. Polípodos: presentan segmentación corporal bien definida, apéndices locomotores abdominales (falsas patas), antenas y patas torácicas poco desarrolladas. Ejemplos típicos son encontrados en la mayoría de las larvas de Mecoptera, Lepidoptera (Figs. 16.7, 16.37, 16.49, 16.69) y Symphyta (Hymenoptera) (Figs. 17.5, 17.12).

1.3. Oligópodos: presentan patas torácicas bien desarrolladas y no poseen apéndices locomotores abdominales, sino, a veces, un par de procesos caudales; la cabeza y los apéndices cefálicos están bien desarrollados. Ocurren en dos subtipos principales:

1.3.1. Campodeiformes: larvas de cuerpo alargado, deprimido, patas bien desarrolladas ambulatorias, cabeza prognata (Figs. 13.22, 13.24), asemejándose a hexápodos del género *Campodea* Westwood, 1842 (Diplura, Campodeidae).

1.3.2. Escarabeiformes: larvas de cuerpo robusto en forma de C o U, subcilíndricas, patas torácicas cortas, sin apéndices caudales. Ocurren típicamente en los coleópteros escarabeoides (Figs. 13.28, 13.29), pero también en otras familias de escarabajos, como Anobiidae (Fig. 13.40), Bostrichidae (Fig. 13.39), etc.

1.4. Ápodas o vermiformes: se caracterizan por la ausencia completa de apéndices torácicos. Ocurren en algunas familias de Coleoptera (Chrysomelidae – Bruchinae, Curculionidae), en prácticamente todos los Diptera e Hymenoptera. En estos últimos, existen tres pares de papilas sensoriales en los lugares correspondientes a las patas, que se desarrollan internamente. De acuerdo con el desarrollo de la cabeza, se reconocen 3 tipos de larvas ápodas:

1.4.1. Eucéfalas: presentan la cápsula cefálica un poco endurecida y pequeña reducción de los apéndices cefálicos. Ocurren en Coleoptera (Buprestidae, Cerambycidae y Curculionidae) (Figs. 13.48–13.50), Diptera (nematóceros) (Figs. 14.11, 14.16–14.24) e Hymenoptera (Apocrita) (Figs. 17.21, 17.23, 17.24).

1.4.2. Hemicéfalas: poseen gran reducción de la cabeza y sus apéndices, acompañada de marcada retracción de la cabeza en el tórax. Ocurren en los Tipulidae (Fig. 14.25) y grupos basales de Brachycera (Figs. 14.26–14.30) (Diptera).

1.4.3. Acéfalas: no poseen cabeza aparente. Ocurren en Cyclorhapha (Diptera, Brachycera) (Figs. 14.31, 14.34, 14.36, 14.38).

II. Clasificación prefilogenética de los tipos larvales de CHEN (1946)

2.1. Tipo primitivo o generalizado – campodeiforme–polípoda, semejante a la larva de *Corydalus* sp. (Figs. 11.1, 11.2). Entre los caracteres que distinguirían esa larva como del tipo primitivo, estarían los apéndices abdominales, considerados como patas rudimentarias (SNODGRASS, 1931; CHEN, 1946).

2.2. Tipos especializados por modificaciones del tipo primitivo principalmente por reducciones de apéndices. Ocurrirían en todos los órdenes de Holometabola. Serían muy diversificados tanto en forma como en estructura; CHEN (1946) reconoció ocho tipos, que representarían los grados de especialización principales.

2.2.1. Tipo sialoide–polípoda. Caracterizado por la presencia de un par de estilos en cada uno de los segmentos abdominales (segmentos I a X) y supresión de las vesículas. Se encuentra en algunas larvas acuáticas de *Sialis* sp. (Megaloptera, Sialidae), *Sisyra* sp. (Neuroptera, Sisyridae), *Dineutes* sp. (Coleoptera, Gyrinidae), *Coptomus* sp. (Coleoptera, Dytiscidae) e *Hydrophilus* sp. (Coleoptera, Hydrophilidae).

2.2.2. Tipo eruciforme–polípoda (por ejemplo, larvas de Lepidoptera (Figs. 16.7, 16.37, 16.49, 16.69), Mecoptera y Symphyta (Hymenoptera) (Figs. 17.5, 17.12)). Caracterizado por el cuerpo cilíndrico y presencia de patas falsas en el abdomen, cuyo número puede variar; el número primario sería de diez pares, encontrado en las larvas de la familia Xyelidae (Symphyta) y en los estadios embrionarios de muchos lepidópteros. Según SNODGRASS (1931), una pata falsa de Lepidoptera consta de tres partes: la base (o subcoxa), la coxa y la planta; esta última sería una estructura homóloga a la vesícula de la larva de *Corydalus* sp.

2.2.3. Tipo caraboide–oligópoda (por ejemplo, Neuroptera (Figs. 12.3, 12.6) y larvas campodeiformes de Adephaga (Coleoptera) (Figs. 13.22, 13.23)). Sería semejante a los tipos campodeoide–polípoda y sialoide–polípoda, por el formato allanado del cuerpo y por las patas pentasegmentadas. Se habrían vuelto oligópoda por la pérdida de los apéndices abdominales.

2.2.4. Tipo estafilinoide–oligópoda (por ejemplo, larvas campodeiformes de Polyphaga, Coleoptera (Fig. 13.24)). Diferiría del anterior por las patas tetrasegmentadas, con el segmento tarsal no diferenciado. Sería derivado del precedente, una vez que en algunos géneros de Staphylinidae (*Philonthus* Curtis, 1829, *Bledius* Leach, 1819), el segmento tarsal aun es distinto. La ausencia de un segmento tarsal marcaría un estadio avanzado en la especialización.

2.2.5. Tipo eruciforme–oligópoda (por ejemplo, Mantispidae (Neuroptera), larvas eruciformes de Coleoptera (Fig. 13.51), Trichoptera (Figs. 15.1, 15.13, 15.17) y algunos Symphyta). Caracterizado por el cuerpo cilíndrico y abdomen desprovisto de apéndices. Habría tenido más de una procedencia: la primera, derivada del tipo eruciforme–polípoda por la reducción de los apéndices abdominales (se pueden acompañar las varias fases de la reducción en las diferentes familias de Symphyta); la segunda, derivada del tipo caraboide–oligópoda, tomando la forma eruciforme (por ejemplo, Mantispidae y Trichoptera); y la tercera, semejante al caso anterior, pero

interponiendo el tipo estafilinoide–oligópoda (por ejemplo, Coleoptera–Polyphaga).

2.2.6. Tipo eucéfalo–ápoda (por ejemplo, algunos Coleoptera (Figs. 13.50, 13.53), últimos estadios de Strepsiptera, nematóceros (Diptera) (Figs. 14.11, 14.16–14.19), Siphonaptera, algunos Lepidoptera minadores de hojas (Fig. 16.40) y Apocrita (Figs. 17.21, 17.23, 17.24) (Hymenoptera)). Caracterizado por la ausencia de los apéndices torácicos y abdominales, pero sin modificaciones en la estructura y tamaño de la cabeza. En la mayoría de los casos, parece haber sido derivado de tipos oligópoda, más probablemente del tipo eruciforme–oligópoda, por la supresión de las patas torácicas.

2.2.7. Tipo hemicéfalo–ápoda (por ejemplo, algunos nematóceros (Fig. 14.25) y grupos basales de Brachycera (Figs. 14.26–14.30) (Diptera) e Hymenoptera parásitos). Caracterizado por la reducción de la cabeza, generalmente incompleta en la región posterior y más o menos retráctil en el tórax. Ese tipo representaría el clímax en la especialización larval para los Hymenoptera.

2.2.8. Tipo acéfalo–ápoda. Sería el tipo más especializado de las larvas de los insectos, encontrado en los Cyclorrhapha (Diptera, Brachycera) (Figs. 14.31, 14.34, 14.40, 14.42). La cabeza es vestigial, retraída dentro del tórax; las piezas bucales son rudimentarias. Derivaría del tipo eucéfalo a través de varios estadios intermedios.

2.3. Tipos prematuros, originados por el rompimiento prematuro de la envoltura del huevo por los embriones, ocasionando la emergencia precoz de la larva. Son encontrados en los Hymenoptera parásitos y aparentemente representarían conquistas independientes en los diversos grupos donde ocurren. CHEN (1946) reconoce tres tipos básicos (semejantes a las “tres fases embrionarias” de BERLESE, 1913): vermiforme–polípoda, polímero–protópoda y oligómero–protópoda. Los tres tipos ocurren en los primeros estadios del desarrollo, siendo invariablemente seguidos por un estadio final del tipo ápoda normal. Esas formas larvales habrían podido sobrevivir gracias al modo de vida endoparasitario, con las debidas adaptaciones secundarias.

2.3.1. Vermiforme–polípoda (por ejemplo, Cynipoidea y Proctotrupeoidea (Hymenoptera)). El abdomen presenta número completo de segmentos y apéndices. En muchos casos, sin embargo, se puede reducir el número de apéndices.

2.3.2. Polímero–protópoda (por ejemplo, Eucoilidae y Figitidae (Hymenoptera)). También llamado de tipo ciclopoide, por la semejanza con especies de copépoda del género *Cyclops* Müller, 1776 (Crustacea, Copepoda). El abdomen presenta segmentación completa, pero no posee apéndices. El tórax presenta rudimentos de patas.

2.3.3. Oligómero–protópoda (por ejemplo, Platygasteridae (Hymenoptera)). La larva emerge en un estadio ontogenético muy precoz. El abdomen no está completamente segmentado; los órganos internos no están enteramente diferenciados.

PREPUPA

El concepto de “prepupa”, “propupa” o “proninfa” como una fase intermedia entre el último estadio y la pupa es muy antiguo. Algunos autores consideraron la prepupa

como un caso de prototelia (POYARKOFF, 1914). Otros la definieron como un estadio intermedio entre el último estadio larval y la pupa, caracterizado por un período breve de reposo, durante el cual la ecdisis fue suprimida (IMMS, 1930). Otros, refiriéndose a la metamorfosis de Lepidoptera, consideraron como prepupa el período de duración variable “en el cual las alas están realmente extrovertidas, aunque aún cubiertas por la cutícula del último estadio larval”; el estadio prepupal diferiría mucho tanto del último estadio larval como de la pupa (COMSTOCK, 1940). Realmente la mayoría de las referencias antiguas a este estadio se aplica a la fase farada. HESLOP-HARRISON (1958) distinguió la prepupa con una muda prepupal de aquélla sin muda prepupal, citando como ejemplos los Diptera que hacen pupario, algunos Symphyta y Apocrita (Chrysididae e Ichneumonidae) (Hymenoptera).

En Mycteridae (Coleoptera), sin embargo, hay un estadio quiescente (Figs. 1.3, 1.4), con muda distinta entre el último estadio larval inactivo y la pupa. En la mayoría de los Holometabola la prepupa es sinónimo de “pupa farada”, pero en esa familia de coleópteros ocurre una muda extra entre el último estadio larval inactivo y el estadio pupal (COSTA y VANIN, 1977, 1984; POLLOCK *et al.*, 2000).

Hay tres tipos principales de “prepupas” dentro de los Holometabola: I) prepupa sin una muda distinta, pero con un breve período de reposo, seguido o no por pequeñas modificaciones de la forma del cuerpo del último estadio larval. Ese tipo corresponde a la pupa farada, de acuerdo con los conceptos de HINTON (1946c); II) prepupa con muda distinta y un período de reposo, seguido por modificaciones leves (principalmente de las mandíbulas y patrones de coloración) y con un período de diapausa variable (por ejemplo, Symphyta); III) prepupa con una muda distinta, período de reposo no relacionado con el fenómeno de la diapausa y con modificaciones morfológicas distintas (Mycteridae). La “prepupa” (Figs. 1.3, 1.4) de los Mycteridae es un estadio que no se alimenta, intercalado entre el último estadio larval inactivo (Figs. 1.1, 1.2) y el estadio pupal (Figs. 1.5, 1.6) (COSTA y VANIN, 1985).

PUPA

Pupa es el estado quiescente que ocurre en todos los insectos holometábolos. Sucede a un estadio larval, y en él se da la primera exteriorización de las alas (rudimentos). Es un estado intermediario entre la larva y el adulto. El grado de reconstrucción que ocurre en la pupa varía según la especie. En algunos casos, muchos de los tejidos larvales son meramente introducidos dentro de partes correspondientes del adulto; en otros, el tejido larval se disuelve y los órganos del adulto crecen a partir de grupos de células especiales embrionarias no diferenciadas, llamadas discos imaginales o histoblastos, transportados por la larva pero que no forman parte esencial de la estructura larval (COSTA, 1985).

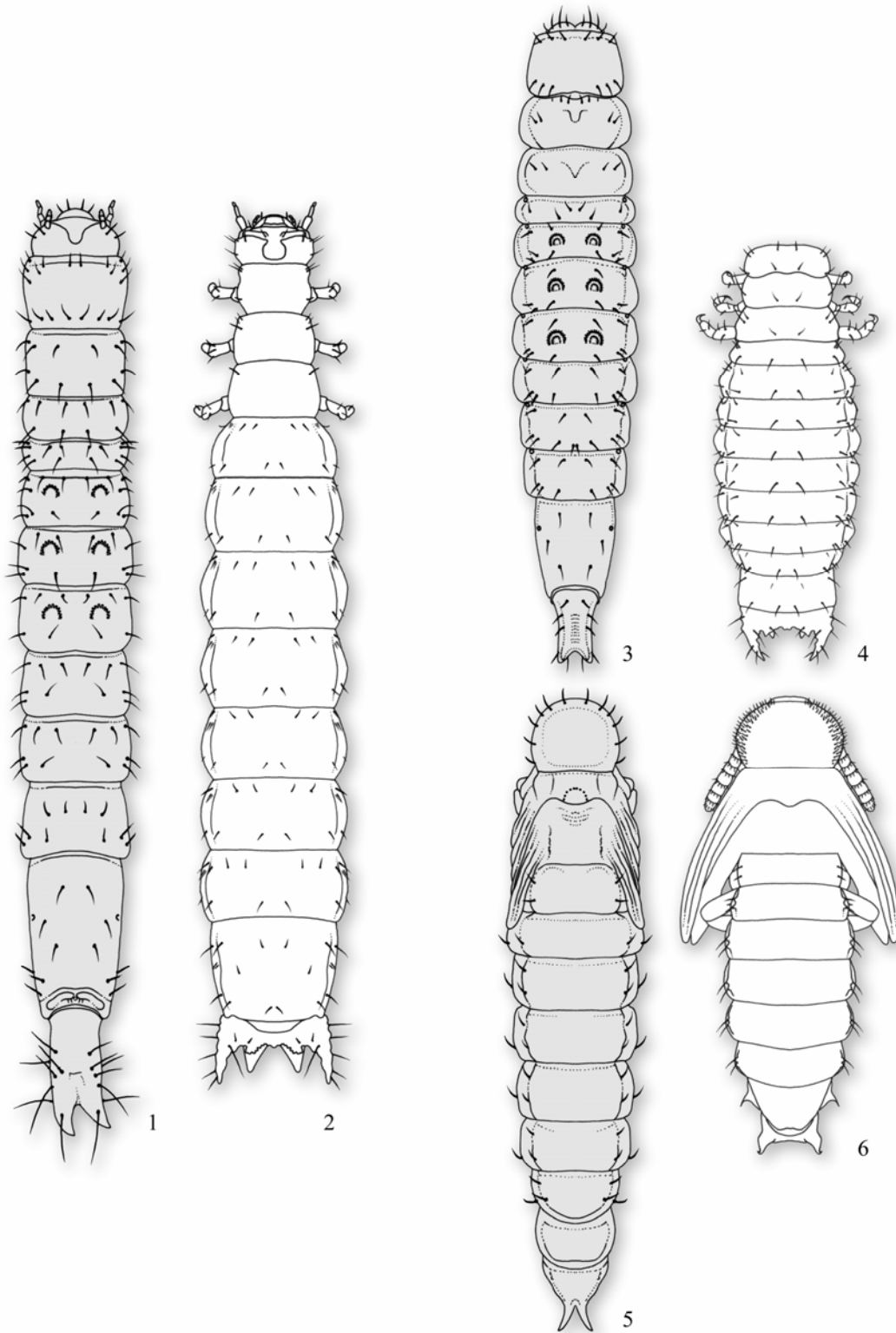
Los primeros tipos de pupas reconocidos por LINNAEUS (1758) fueron: incompleta (Figs. 11.7–11.10, 15.41–15.44), obiecta (Figs. 16.83–16.97) y coarctata

(Fig. 14.45). Más tarde, se vio que la pupa incompleta correspondía a la “pupa libera” o “pupa libre” de PACKARD (1898), WEBER (1933) y otros. Se interpretaba la pupa libre como aquella cuyos apéndices no están pegados al cuerpo, así como la que no está encerrada en una célula o capullo. Para evitar más confusiones, fue creado el término “exarata” para caracterizar exclusivamente la pupa en la cual los apéndices no están pegados al cuerpo (COMSTOCK, 1940; IMMS, 1930).

Ninguna otra objeción seria se hizo al sistema de LINNAEUS (1758), hasta que HINTON (1946c) destacó que su tercer tipo de pupa, la pupa coarctata de los Cyclo-rhapha (Diptera, Brachycera), no era un tipo de pupa en el sentido estricto de la palabra, sino una pupa exarata (Fig. 14.46) encerrada en la cutícula esclerosada del último estadio larval. El endurecimiento de la cutícula del último estadio larval forma un pupario, un capullo (Fig. 14.45). Por lo tanto, el término pupa coarctata no se podía mantener sin la creación de otros nombres que servirían no sólo para describir el tipo de pupa, sino también el tipo de capullo en el que está contenida.

Al considerar solo la clasificación de LINNAEUS (1758) verificaremos que la pupa exarata de los Coleoptera (Figs. 13.54–13.75) y de los Diptera (14.43, 14.44, 14.47, 14.48) e Hymenoptera especializados estaría localizada junto con las pupas exaratas de los Megaloptera (Figs. 11.7–11.10), Neuroptera, Mecoptera, Trichoptera (Figs. 15.41–15.44), Zeugloptera (Lepidoptera) e Hymenoptera (parte) (Figs. 17.19, 17.20, 17.25–17.27), que son muy diferentes. Entre las pupas exaratas de esos dos grupos, existe una diferencia mucho más importante que el hecho de que los apéndices estén pegados o no, que es la presencia de mandíbulas articuladas que pueden usarse por el adulto farado para efectuar su salida del capullo o célula. Para la pupa con mandíbulas articuladas, se propuso el término de pupa déctica. Todas las pupas décticas son exaratas (Figs. 11.7–11.10, 15.41–15.44). Para la pupa sin mandíbulas articuladas fue propuesto el nombre de pupa adéctica (Figs. 13.54–13.75, 14.43, 14.44, 14.46–14.48, 16.83–16.97, 17.19, 17.20, 17.25–17.27). No se conocen intermediarios entre las pupas décticas y adécticas. Las pupas adécticas pueden ser exaratas u obiectas, esto es, con las alas y algunos o todos los apéndices parcial o enteramente adheridos al cuerpo. Pupas décticas con apéndices pegados al cuerpo se desconocen (HINTON, 1946c).

Los métodos de emergencia de los adultos farados de la célula pupal o capullo son muy variados en los grupos con pupa adéctica. En las pupas décticas, las mandíbulas son utilizadas para cortar y abrir los capullos algunas veces antes mismo de que en el adulto farado ocurra muda. Cuando la pupa es exarata, cambia la cutícula pupal frecuentemente dentro de la célula y el adulto abre su camino con sus propias mandíbulas, como en la mayoría de los Coleoptera e Hymenoptera. Cuando la pupa es obiecta, el adulto farado puede utilizar espinas dirigidas hacia atrás en la cutícula pupal para forzar su pasaje hacia fuera de la célula o capullo. Tales pupas con frecuencia poseen estructuras prominentes y cortantes en la cabeza, que facilitan el rompimiento del capullo, como ocurre en muchos Diptera y Lepidoptera.



Figuras 1.1–1.6. Lacconotinae (Coleoptera, Mycteridae), larva de último estadio inactiva, prepupa, pupa (dorsal). 1.1, 1.3, 1.5, *Stilpnonotus postsignatus* Fairmaire; 1.2, 1.4, 1.6, *Eurypus muelleri* Seidlitz. [Modificadas; Figs. 1.1, 1.3, 1.5, COSTA y VANIN (1984); 1.2, 1.4, 1.6, COSTA y VANIN (1985)].