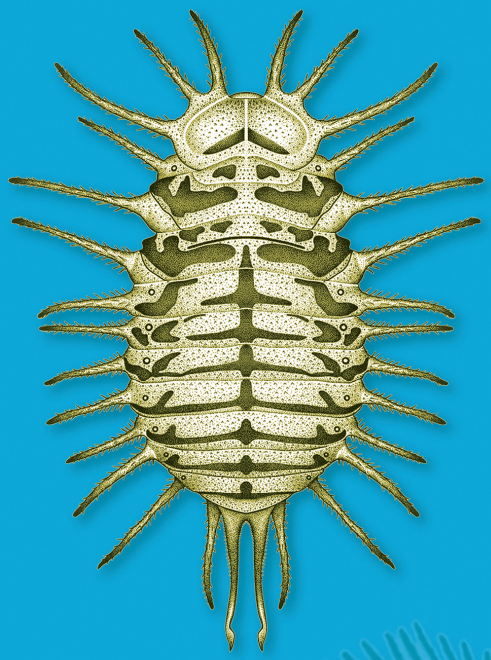
Insectos Inmaduros

Metamorfosis e Identificación



S.E.A.
Sociedad Entomológica Aragonesa

COOPERACION IBEROAMERICANA
CYTED
CIENCIA Y TECNOLOGIA PARA EL DESARROLLO

RIBES
Red Iberoamericana de Biogeografía y Entomología Sistemática

CNPq
Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico

Editores
C. Costa, S. Ide & C. E. Simonka

m3m
vol. 5
Monografías
3ercer Milenio
S.E.A.

2

Crecimiento y Muda

CLEIDE COSTA y SERGIO IDE

La mayoría de los insectos generalmente nace del huevo en forma de larva pequeña o ninfa, que pasa por modificaciones diversas hasta alcanzar el estado adulto. Se reconocen, en sentido amplio, tres períodos principales en la vida de los insectos: I) preembrional, que abarca desde la aparición del óvulo hasta la fecundación; II) embrional, que inicia con la diferenciación de las capas blastodérmicas, dérmicas, etc., la formación de los órganos y termina con el rompimiento de la envoltura del huevo y nacimiento de la forma joven, a menudo de vida libre; III) postembrionario, que comprende los estadios o períodos juveniles o preparatorios y el de adulto o imago. A estas modificaciones postembrionarias se denomina "metamorfosis" (COSTA, 1985).

El desarrollo postembrionario de los insectos puede ser dividido en dos períodos principales: uno de crecimiento y otro de diferenciación para el estado adulto. Durante el estado larval o ninfal, el insecto inmaduro crece y aumenta de volumen por medio de mudas sucesivas, que mantienen sus caracteres larvales o ninfales. Durante esa muda, la cutícula entera del insecto es sustituida, incluyendo muchas estructuras especializadas.

El tegumento, la capa externa del insecto, comprende de la epidermis (hipodermis) y la cutícula. Constituye una característica importante de los artrópodos y, se puede decir que, en cierta manera, es responsable del éxito de los insectos como animales terrestres. La cutícula recién secretada es blanda y flexible. La parte externa se vuelve endurecida por un proceso conocido como esclerosamiento, que comprende la producción de nexos químicos entre las cadenas de proteínas que constituyen la cutícula. Otro componente importante de la cutícula es la quitina, un polisacárido que funciona como conservador del total de proteína usada. Durante la muda, para conservar la mayor cantidad posible de material, las partes no endurecidas (en las articulaciones) de la cutícula vieja son digeridas por el líquido de muda y luego reabsorbidas. La cutícula nueva se delinea, al menos en parte, antes de que la vieja se cambie; la primera capa que se produce es la capa de la epicutícula, que protege la cutícula recién desarrollada al ser digerida por el líquido de muda. La cutícula vieja se rompe a lo largo de líneas más débiles por la presión ejercida por el insecto en varios puntos (CHAPMAN, 1971, 1982).

Durante y enseguida a la muda, las células de la epidermis (capa de células más externa) presentan alargamientos citoplasmáticos que se introducen dentro de los poros de la cutícula, pero desaparecen después de que la cutícula se ha formado completamente. Los oenócitos (células con más de 100 μm de diámetro), que se agrupan de cada lado en los segmentos abdominales, pueden formarse continuamente; nueva generación de células puede aparecer después de cada muda. Presentan ciclos de desarrollo que, en las larvas, se asocian con los ciclos de muda. Probablemente están relacionadas con la secreción de lipoproteínas de la epicutícula o tal vez con la síntesis serosa (CHAPMAN, 1971, 1982).

La cutícula de los insectos posee dos capas: una más interna, con quitina (endocutícula), y otra más externa, sin quitina (exocutícula). Entre las dos existe una capa intermediaria, la mesocutícula. Los poros son responsables del transporte de material cuticular desde las células epidermales hasta la superficie. A fin de dar flexibilidad a la cutícula, solo algunas partes de ella contienen exocutícula completamente diferenciada. Esas partes se denominan escleritos y están unidas por regiones en las que la cutícula permanece membranosa. La extensión de la membrana y el modo de articulación de los escleritos determinan el grado de movimiento que puede haber. Invaginaciones de la cutícula forman el esqueleto endofragmal. Invaginaciones profundas para soporte de músculos se llaman apodemas, mientras que estructuras sólidas son apófisis; también son importantes para soporte y protección de órganos (por ejemplo, el tentorio de la

cabeza). En la base de las alas de Lepidoptera, algunas partes aparentemente esclerosadas son flexibles, porque la exocutícula no es continua. La estructura detallada de la epicutícula varía de un insecto a otro. Generalmente, existe una capa de cuticulina interna, una capa serosa y con frecuencia una capa de cemento (CHAPMAN, 1971, 1982).

FORMACIÓN DE LA CUTÍCULA

El cambio de tegumento de los insectos implica dos procesos: I) separación de la cutícula vieja (apólisis), II) ruptura de la cutícula vieja (ecdisis). La epidermis se divide mitóticamente durante la muda y las células adquieren forma de columna. En *Rhodnius* sp. (Hemiptera, Reduviidae), la destrucción de las células acompaña la división celular y continúa hasta después de haber cesado la división, condicionada por el nivel de la hormona juvenil en la hemolinfa. Hay gran incremento de células por área, de tal manera que, cuando se vuelven allanadas, hay un aumento considerable de todo el área. En algunos Diptera, el crecimiento no se da por división celular, sino solo por crecimiento de las células. Como consecuencia de los cambios de formas ocurridas en las células, se genera una tensión en la superficie de las células epidermales, que provocará su separación de la cutícula (apólisis) (CHAPMAN, 1971, 1982).

En cuanto la cutícula se despega de la epidermis, el líquido de muda es secretado en el espacio entre las dos. Ese líquido contiene enzimas, una proteasa y una quitinasa, que digieren la endocutícula. A la secreción de cuticulina, se sigue la secreción del líquido de muda, pero precede su activación. Esto es de gran importancia, porque, de otra manera, el líquido de muda podría digerir las capas recién formadas de la procutícula, así como la endocutícula vieja. La sustancia de la capa de cuticulina probablemente se produce en los oenócitos y después se transfiere a las células epidermales que las excretan. Luego de completarse la capa de cuticulina, las células epidermales empezarán a depositar la procutícula debajo de ella (CHAPMAN, 1971, 1982).

Se desconoce el mecanismo de activación de las enzimas del líquido de muda y, en algunos casos, está relacionado con el proceso de esclerosamiento. Ese líquido digiere toda la endocutícula de la cutícula vieja, con excepción de una capa muy fina que se modifica de alguna manera y persiste como membrana ecdisial. El producto de la actividad del líquido de muda es reabsorbido a través del tegumento y más del 90 % del material presente en la cutícula puede conservarse de ese modo. Como resultado de la actividad del líquido de muda aparecen líneas de ruptura en la cutícula a lo largo de las líneas de ecdisis. Esas líneas varían en la forma y posición, comúnmente en el tórax y dorso. Después de la ecdisis, hay secreción serosa sobre la superficie de la nueva cutícula, y la capa adyacente, la cuticulina, que forma una capa mono–orientada. Enseguida, se forma la capa de cemento producida por las glándulas dermales. Cuando el líquido de muda y los productos de su digestión son reabsorbidos, la cutícula vieja queda reducida a la epicutícula y exocutícula, ya despegadas de la nueva cutícula (CHAPMAN, 1971, 1982).

A menudo la ecdisis se da después del término de la digestión, pero algunas veces la cutícula vieja puede conservarse por algún tiempo y al insecto en esa fase se le denomina farado. La cutícula vieja se elimina después de la ruptura a lo largo de la línea ecdisial como resultado de la actividad muscular del insecto, que traga aire o agua e infla los intestinos de tal modo que la presión de la hemolinfa aumenta. Así que, por la acción muscular, se bombea la hemolinfa para una región determinada del cuerpo, frecuentemente el tórax, que entonces se expande y presiona la cutícula vieja provocando su ruptura a lo largo de las líneas de sutura. Existen músculos especiales relacionados con esos movimientos de bombeo. En muchos casos, esos músculos degeneran enseguida a la emergencia y después se forman de nuevo en la muda siguiente. Inmediatamente después de la emergencia, la cutícula nueva es aún arrugada y blanda. Es probable que la hemolinfa actúe como agente en la expansión de la cutícula (CHAPMAN, 1971, 1982). Después de la expansión de la cutícula, la presión sanguínea cae considerablemente. La expansión se da también a través de la ingestión de aire, aumento de la presión sanguínea y movimiento muscular.

Así, la muda y la formación de la nueva cutícula son fenómenos complejos que resumidamente involucran: I) cambios en las células epidermales; II) secreción del líquido de muda; III) secreción de la capa externa de cuticulina; IV) secreción de la capa homogénea de cuticulina; V) activación del líquido de muda; VI) absorción de los productos digeridos de la cutícula vieja; VII) comienzo de la secreción de la nueva procutícula; VIII) ecdisis y expansión de la nueva cutícula; IX) esclerosamiento; X) secreción serosa.

RENOVACIÓN DEL EXOESQUELETO

La renovación del exoesqueleto está ligada al crecimiento, a la pigmentación y al metabolismo en general. La rigidez del tegumento externo de los insectos se explica por el hecho de carecer de crecimiento continuo; para que la larva de los insectos pueda crecer, debe romper el exoesqueleto quitinoso y formar otro nuevo, de mayores dimensiones. Antes se interpretaba el proceso de formación de la nueva cutícula como un fenómeno excretor, en el cual todo el tegumento viejo se perdía en el acto de la muda. Hoy se sabe que solo cerca del 16 % (*Rhodnius* sp.) del material viejo se pierde, de modo que aproximadamente el 84 % es reabsorbido y reorganizado. Así, se utilizan la quitina y las proteínas de la endocutícula vieja en la construcción del nuevo exoesqueleto. La epicutícula, sin embargo, que ya es sustancia muerta, no se aprovecha. Esa transformación ocurre gracias a la existencia de por lo menos una quitinasa y una proteasa, segregadas por glándulas especiales antes de iniciarse la muda (CHAPMAN, 1971, 1982).

La hormona de la muda se produce por las glándulas protorácicas y casi siempre existe en cantidades pequeñas, de manera que su poder de acción en la disolución de quitina y proteína es restringido y limitado. La disolución de una cantidad relativamente grande de material solo puede explicarse suponiéndose que las partes diluidas quedarían almacenadas de otra forma en la

hemolinfa, siendo después reaprovechadas para la construcción de la nueva cutícula.

Se produce el líquido de muda al formarse la nueva epicutícula y se disemina por encima de esa capa, que le es insoluble, humedeciendo por debajo toda la endocutícula vieja, disolviéndola paulatinamente. Mientras prosigue esa función de disolución, desde las células epidérmicas se va formando la nueva endocutícula, que aumenta de espesor a medida que desaparece la cutícula vieja. El proceso de disolución y neoconstrucción sigue de esa manera hasta la formación de la exocutícula nueva y la desaparición de la vieja. Con eso, sobra únicamente una capa delgada, muerta, despegada del tegumento viejo. En este instante, el insecto posee dos capas: el tegumento, la cutícula vieja delgada, residual, y abajo, el nuevo tegumento, fino, rugoso y blando. En diferentes partes del cuerpo del insecto existen regiones de menor resistencia y espesor, que sirven como líneas de ruptura del exoesqueleto viejo. Al terminar el proceso de absorción y reconstrucción, desaparece todo el líquido de muda y sobra únicamente un poco de humedad entre el tegumento nuevo y el viejo. El insecto actúa ahora, combinando presión mecánica, neumática y muscular, forzando las líneas débiles de ruptura para desprenderse del tegumento viejo, dejando así la cutícula antigua, con todos sus apéndices (CHAPMAN, 1971, 1982).

La cutícula nueva, al principio algo húmeda y arrugada, se distiende a causa de la presión interna y va secando. Después de un breve reposo, tenemos el insecto crecido y listo para reiniciar sus actividades. Durante el proceso de muda, el color de la cutícula en general es más claro o hasta incoloro. A medida que se distiende y seca, la cutícula nueva se va endureciendo. Eso ocurre a causa de la presencia de melaninas, productos del metabolismo, que quedan depositados en el nuevo tegumento. La presencia del aire hace ensombrecer esas melaninas por oxidación – que durante el acto de su deposición en la cutícula, no son propiamente melaninas, sino premelaninas. Los otros colores reales que aparecen en la cutícula se depositan, ya con su aspecto verdadero, durante el proceso de la formación del exoesqueleto en los lugares destinados a su establecimiento definitivo. Al efectuarse la renovación del tegumento, se produce otro cambio de igual importancia. Las tráqueas, esófago, proctodeo y el recto se forman o por lo menos se refuerzan por quitina, y cuando la parte externa quitinosa se transforma y se renueva, también esos órganos se renuevan. Las causas del proceso de muda no son, por tanto, puramente mecánicas, pues no se realiza solo por la presión del contenido corporal (CHAPMAN, 1971, 1982).

FENÓMENOS HORMONALES RELACIONADOS CON LA MUDA

Los insectos inmaduros poseen dos hormonas con acciones opuestas que regulan su crecimiento y desarrollo; una de ellas mantiene el estado juvenil, la otra estimula la muda y el desarrollo normal, que culmina en la producción del imago. Esas hormonas son liberadas en la hemolinfa a través de una variedad de órganos endocrinos. Como en otros animales, el sistema nervioso es el origen principal de esas hormonas. El sistema endocrino de los insectos engloba desde glándulas genuinas hasta células neurosecretoras y órganos neurohemales. Las neuronas modificadas para la producción hormonal (células neurosecretoras) generalmente son grandes, y en su citoplasma poseen un material reconocido como "gránulos secretoriales". Las hormonas pueden pasar directamente a la hemolinfa o pasar en forma de gránulos secretoriales a los axones de neuronas modificadas para almacenarse y después liberarse a través de estímulos apropiados (GILBERT y GOODMAN, 1981).

En el cerebro podemos distinguir dos grupos de células neurosecretoras: células medianas y células laterales. Estas células envían sus axones hacia un par de órganos estrechamente relacionados con la aorta, constituyendo parte de su pared, las denominadas *corpora cardiaca*, órganos neurohemales, principales reservorios de las secreciones cerebrales. Además de almacenar y liberar secreciones en la circulación, los *corpora cardiaca* poseen un tejido glandular que elabora una hormona intrínseca. Algunos de los axones de las células neurosecretoras del cerebro pasan por los *corpora cardiaca* y llegan hasta un par de glándulas localizado más posteriormente: los *corpora alata*. Son cuerpos pequeños, esféricos (en algunos Diptera pueden estar fusionados), ubicados a cada lado del esófago, detrás de los *corpora cardiaca* en la pared de la aorta, y se originan del segmento maxilar del embrión. Cada par de los *corpora alata* está unido al ganglio subesofágico (CHAPMAN, 1971, 1982).

Otros órganos son las glándulas protorácicas, situadas detrás de la cabeza o en el tórax. Son pareados y difusas, y son estimuladas por el producto que trae la circulación de la secreción de las *corpora cardiaca*. Esos órganos endócrinos se originan como una masa de células ectodérmicas en el segmento labial del embrión. En algunos insectos permanecen en la cabeza y son llamadas glándulas ventrales, pero, en muchos órdenes, ellas forman masas difusas de tejido en el tórax larval. En los Cyclorrapha (Diptera, Brachycera), forman, junto con los *corpora cardiaca* y *corpora alata*, un tejido en forma de anillo ubicado en el extremo anterior de la aorta. La glándula protorácica degenera al final de la fase preadulta, excepto en los Apterygota (GILBERT y GOODMAN, 1981).

Las hormonas del cerebro (producidas por las células neurosecretoras) estimulan la glándula protorácica a producir las hormonas de la muda, que actúan sobre la epidermis, iniciando el proceso. También pueden tener un efecto directo sobre los tejidos del cuerpo, una vez que, en su ausencia, hay una suspensión general de la síntesis de proteínas en todo el cuerpo (condición conocida como diapausa).

El producto de la glándula protorácica (hormona de la muda o ecdisona) primariamente actúa en la epidermis, iniciando la formación de una cutícula nueva, y en la producción de una enzima que determina el endurecimiento de la cutícula después de la ecdisis. La ecdisona es un esteroide que los insectos no sintetizan totalmente. Se cree que su síntesis sea proveniente del colesterol o de derivados de origen exógeno, vía alimentación. Ciertos tejidos, como el tejido graso y los discos imaginales, crecen continuamente a través del período larval y aparentemente no son afectados por los ciclos de actividades de la glándula protorácica. Según varios autores, la metamorfosis en los Lepidoptera no controla directamente la

hormona del cerebro, sino la de la glándula protorácica, en conjunto con la de los *corpora alata*. La hormona del cerebro activa la glándula protorácica para producir la hormona del crecimiento y de diferenciación (la hormona de la muda) (CHAPMAN, 1971, 1982).

La hormona de los *corpora alata*, producido durante la vida larval, se conoce como hormona juvenil o neotenina, y controla la manera por la cual las cutículas se diferencian en cada muda. La hormona juvenil es un compuesto lipídico, no esteroide. Cuando la producción de la hormona juvenil cesa, la forma adulta se expresa, sea por células que son derivadas directamente por mitosis de células larvarias o por crecimiento rápido del disco imaginal después de la histólisis de los tejidos larvarios. La hormona de los *corpora alata* sólo se puede expresar en conexión con la hormona del cerebro. Si se transplantan los *corpora alata* de una ninfa de 4º estadio al abdomen de una ninfa de 5º estadio, el insecto muda, pero, en lugar de volverse un adulto, retiene sus características ninfales. En el desarrollo normal, el factor del cerebro debe ser activo, sin lo que ninguna muda puede ocurrir o funcionar antes de que se libere la hormona de los *corpora alata.* Solamente en el último estadio, cuando los *corpora alata* son inactivas, la hormona del cerebro ejerce su efecto total, resultando en la metamorfosis. En el insecto adulto, los *corpora alata* secretan una hormona que induce la formación del huevo (GILBERT y GOODMAN, 1981).

Varias experiencias demostraron el modo de actuar de esas hormonas. WIGGLESWORTH (1954) efectuó experimentos para verificar su acción en *Rhodnius* sp.; ese insecto presenta cinco estadios ninfales y muda del 5º estadio al adulto. La muda se produce cierto tiempo después de la ingestión de sangre, siendo necesario alimentarse una única vez para cambiar de estadio. En las paredes del estómago de esos insectos existen receptores de estiramiento, que son estimulados cuando esa musculatura se halla estirada. La alimentación promueve el estímulo de los receptores que, a su vez, estimulan las células neurosecretoras del cerebro a través de sus axones. Éstas inducen la secreción del material almacenado en los *corpora cardiaca* y también la secreción y liberación de hormona juvenil de los *corpora alata*. La secreción liberada por las *corpora cardiaca* entra en la circulación y alcanza las glándulas protorácicas, estimulándolas a secretar ecdisona, que aumentará su concentración en la epidermis promocionando la muda. Asimismo, la hormona juvenil liberada por los *corpora alata* llegará hasta su sitio de acción, la epidermis. El desarrollo en *Rhodnius* sp. es principalmente controlado por la acción e interacción de las hormonas del cerebro y de los *corpora alata*. Si en cualquier estadio ninfal se remueve el cerebro por decapitación, la muda solamente ocurre cuando la decapitación se efectuó un cierto tiempo después de la alimentación y no antes. Eso sugiere que los factores responsables de la muda estaban localizados en la región removida y que existe un período crítico durante el cual la cabeza es necesaria para que ocurra la muda. El estímulo que determina la secreción de la hormona del cerebro aparentemente es de naturaleza nerviosa. Una síntesis de ese proceso aparece en la Figura 2.1.

Los experimentos de FUKUDA (1940a, b) con gusanos de seda demostraron el papel de la hormona de las glándulas protorácicas. La metamorfosis de las pupas invernantes del gusano de seda *Platysamia cecropia* (Linnaeus, 1758) (Lepidoptera, Saturniidae) es consecuencia de la interacción de las hormonas de las glándulas protorácicas y la del cerebro. En la naturaleza, el frío del invierno es necesario para que termine el período de reposo (diapausa) que precede la metamorfosis. Después de que la pupa estuvo sometida a un frío intenso, la hormona de crecimiento y de diferenciación se produce por las glándulas protorácicas. Las experiencias que demuestran esas actividades secretoras son las siguientes:

1. Una pupa normal no se transforma si la mantenemos durante todo el invierno a la temperatura normal, sin embargo lo hace después de ser conservada a 5ºC;

2. Si unimos quirúrgicamente una larva que fue sometida al frío, a otra que no lo fue, de modo que su hemolinfa se mezcle, ambas se transformarán;

3. Si seccionamos una pupa sometida al frío en dos partes –cabeza y tórax + abdomen–, la primera se transforma en las regiones anteriores normales de un adulto, pero la segunda parte no; sin embargo, si implantamos el cerebro y las glándulas protorácicas en la segunda parte, ésta se convierte en un abdomen que pone huevos;

4. Si extirpamos el cerebro de ocho larvas sometidas al frío y, después de unirlas unas a las otras en cadena, injertamos un cerebro en la primera, toda la serie se transformará.

En resumen, en las primeras fases de la vida larval, los *corpora alata* producen una hormona inhibidora o de equilibrio. La extirpación de los *corpora alata* en una larva joven tiene como consecuencia su transformación en pupa prematura y, después de la metamorfosis, en un adulto en miniatura. La hormona inhibidora suprime la acción de las glándulas protorácicas en los estadios larvarios; antes de la transformación en pupa hay disminución de esa hormona inhibidora, razón por la cual la hormona de las glándulas protorácicas puede actuar.

Las hormonas producidas en el cuerpo celular de las neuronas las transportan los axones hasta las terminaciones nerviosas, donde quedan almacenadas en vesículas. Ese transporte, según algunos autores, ocurriría a través de diminutos túbulos o los productos neurosecretores serían transportados por el propio flujo intra–axonal del citoplasma de esas células. Una vez en la terminación nerviosa, la hormona puede liberarse en la circulación o directamente en el tejido final. En este último caso, el proceso es semejante a aquel de la liberación de la acetilcolina en la sinapsis de las células nerviosas (GILBERT y GOODMAN, 1981).

Ya vemos que la función de la ecdisona es promocionar la muda. Durante la actuación de esa hormona, hay un aumento de la síntesis proteica en las células de la epidermis. También se puede observar que la calidad de engrosamiento (*puff*) cromosómico se altera en relación con la ocurrencia de las ecdisis. Esto es, después de una ecdisis, algunas calidades de *puff* pueden desaparecer, mientras otras pueden surgir. Por ello, el mecanismo de acción de esa hormona debe estar relacionado con la activación de genes.

Ecdisona → Activación de genes específicos → RNAm → Síntesis proteica → (?)→ Activación de más genes

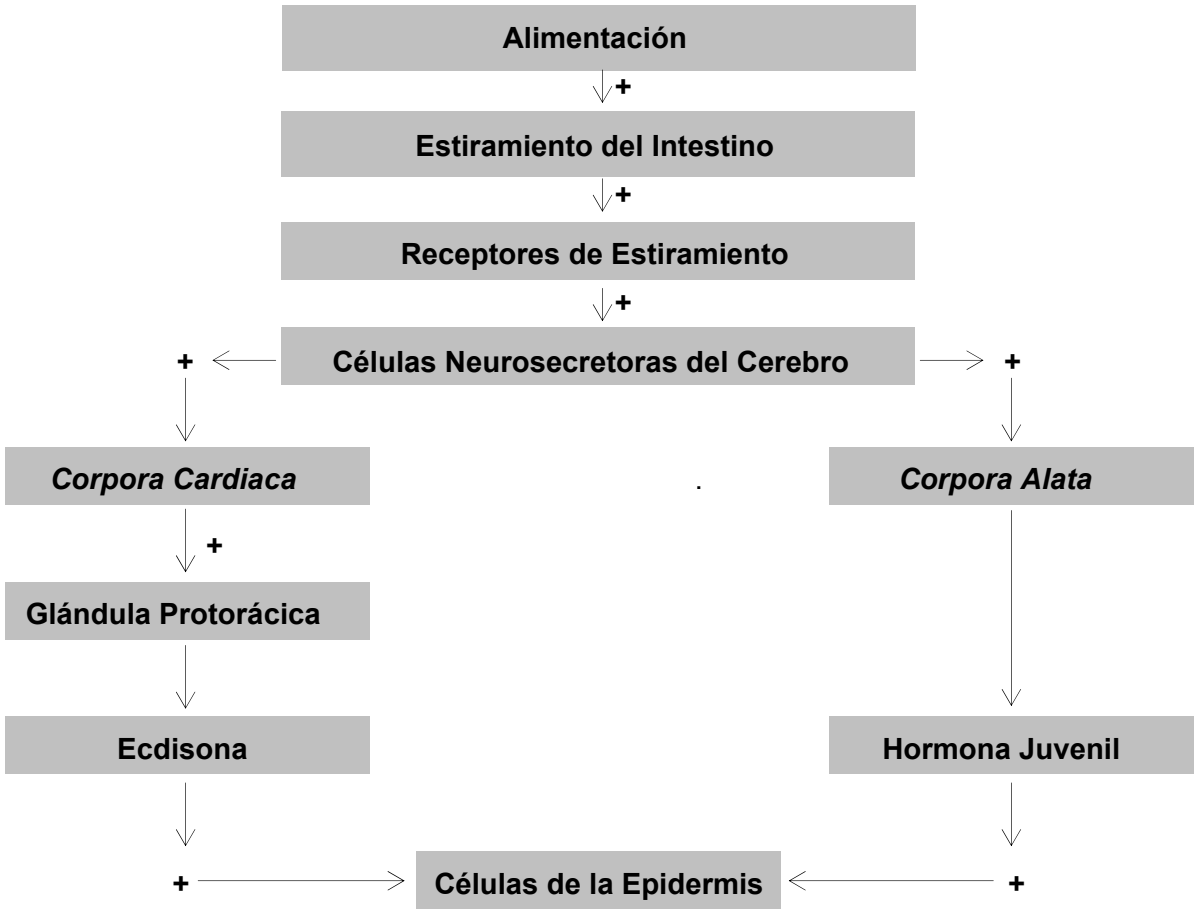


Figura 2.1. Plan sobre el modo de actuación de las hormonas durante el proceso de la muda en *Rhodnius* sp. (Hemiptera, Reduviidae).

En el esquema presentado arriba, la ecdisona solo promovería la activación de determinados genes, los cuales, a su vez, promoverían la producción de RNA mensajero (RNAm), desencadenando la síntesis proteica, que podría activar nuevos genes, amplificando el sistema (CHAPMAN, 1971). Como producto final, esa síntesis proteica aumentada llevaría a la producción de materia prima necesaria al crecimiento por medio de la muda.

DNA + Histonas → RNAm → Síntesis proteica

En condiciones naturales, lo que se observa es la formación de un complejo entre DNA e histonas que inhibiría la producción del RNAm. En ese caso, la ecdisona actuaría como desinhibidora del sistema. Eso podría ocurrir por acción directa de la hormona sobre las histonas o por cambios en el ambiente celular (por ejemplo, alterando la bomba de Na–K, se altera el modelo de *puff*).

La hormona juvenil actuaría en sistemas enzimáticos que, a su vez, desarrollarían determinadas características en el insecto. Habría por lo menos tres de esos sistemas: uno que conduciría al desarrollo de las características larvales, otro, para las pupas y el tercero para los adultos. En los insectos hemimetábolos, solo dos grupos enzimáticos serían suficientes. De esa forma, la hormona juvenil tendría el control sobre el tipo de transformación resultante (CHAPMAN, 1971). Esa acción podría darse básicamente de tres maneras:

1. La hormona juvenil sería una coenzima que facilitaría la actividad de las enzimas responsables de las características larvales y que, con su ausencia (o menor concentración), no se activarían, permitiendo la actuación de otro grupo de enzimas;

2. La hormona juvenil podría afectar la permeabilidad de ciertos sistemas celulares, de modo que faciliten la acción de las enzimas responsables de las características larvales. Si no ocurre esa alteración en la permeabilidad, otras enzimas serían más capaces de actuar, llevando al desarrollo de características pupales;

3. La hormona juvenil estaría actuando directamente en el núcleo celular, afectando el efecto de la ecdisona.

Como en otros animales, una de las fuentes principales de estímulo para iniciar del proceso de muda es la suspensión alimentaria. Podemos distinguir dos tipos principales de mecanismos en ese proceso de alimentación:

1. En *Rhodnius* sp., entre una y otra ecdisis, solo hay una alimentación (como ya se vio antes);

2. En *Locusta* sp. (Orthoptera, Acrididae) el insecto se alimenta continuamente y solo algún tiempo antes de la ecdisis es cuando suspende la alimentación. En este caso, las células neurosecretoras del cerebro reciben es-

tímulo continuamente, pues aun después de la suspensión alimentaria, la faringe permanece estirada, sea por el alimento que aún queda en ésta, sea por la cantidad de aire ingerida por el insecto. La forma por la cual la suspensión alimentaria induce el inicio de la muda es lo que es diferente.

La suspensión alimentaria promueve la reducción del metabolismo y, por lo tanto, menor cantidad de secreción de las células del cerebro se desvía a ese proceso. Así, una mayor cantidad de esas secreciones puede actuar estimulando la glándula protorácica, ahora en niveles suficientes para promover la muda.

FENÓMENOS MECÁNICOS RELACIONADOS CON LA MUDA

La acción del sistema endocrino en el proceso de la muda se extiende hasta la apólisis, que es el momento en el que el exoesqueleto antiguo se suelta completamente de la nueva cutícula. Como ya se vio, el antiguo exoesqueleto (exuvia) presenta algunos puntos de fragilidad mayor, que constituyen la línea ecdisial. Si el insecto promueve fuerte presión en ese exoesqueleto, habrá gran probabilidad de que la exuvia se rompa en esa línea, por lo común en el cefalotórax. La presión interna se promueve principalmente por un desplazamiento de la hemolinfa del abdomen hacia el tórax. La ingestión de agua aumenta el líquido circulatorio y la compresión de músculos lo desplaza hacia la región anterior, provocando entonces la ruptura del exoesqueleto en la línea ecdisial. Ese bombeo de hemolinfa es un proceso complejo que conlleva varias modificaciones. Algunos músculos específicos para esta función se desarrollan en el insecto poco antes de la ecdisis, y se reabsorben después de ese proceso. Los Cyclorrhapha (Diptera, Brachycera) presentan una estructura denominada ptilinio, que se presenta como un órgano situado delante de la cabeza, que puede volverse al revés y, cuando se expande, ayuda el insecto a salir del pupario. En el adulto, esa estructura forma la sutura ptilinal, puesto que los músculos que con ella se relacionan degeneran. En algunos casos, se refiere el uso de la fuerza de la gravedad como una estrategia en la solución de ese problema: el insecto se fija al tronco de un árbol, de manera que su cuerpo provoque la ruptura de la línea ecdisial (CHAPMAN, 1971, 1982).