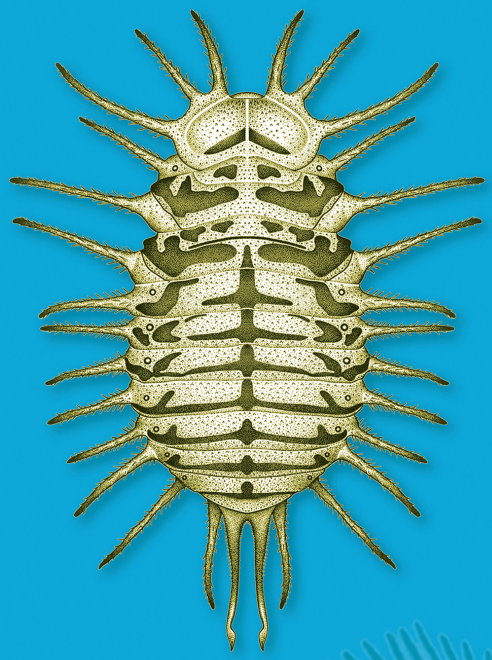
Insectos Inmaduros

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 Tercer Milenio
S.E.A.

3

Metamorfosis y Evolución

CLEIDE COSTA y SERGIO ANTONIO VANIN

Los insectos fueron los primeros seres vivos en volar sobre la faz de la Tierra, hace cerca de 300 millones de años atrás. Sin duda, la adquisición de las alas fue una novedad evolutiva importante, pues amplió la capacidad de los insectos en la búsqueda de alimentos y de compañeros para la reproducción, la fuga de los depredadores, o simplemente diseminación. El origen de la metamorfosis parece estar estrictamente relacionado con la generación de las alas.

Podemos resaltar cuatro estados importantes en la evolución de los insectos: I) la condición original de un insecto sin alas (las alas habrían surgido en un subgrupo de los insectos y no en su base); II) la aparición de las alas con articulación simple, incapaces de flexionarse hacia atrás cuando están en reposo (lo que generó ese proceso ha sido materia de mucha especulación); III) la modificación de ciertos escleritos de la articulación de las alas, que permitió flexionarlas hacia atrás; y IV) el desarrollo interno de las alas, que tuvo como resultado un tipo más complejo de metamorfosis, la holometabolia (CARPENTER, 1953).

Se escribió mucho a lo largo del siglo XX sobre metamorfosis, evolución y filogenia de los insectos. Algunos autores propusieron secuencias evolutivas basadas en los diferentes tipos de larvas (por ejemplo, BERLESE, 1913; CHEN, 1946). Otros atendieron más la procedencia y función de la pupa (por ejemplo, HINTON, 1948) o se preocuparon más por el origen y evolución de las alas, relacionándolas con el origen del estado metamórfico (por ejemplo, KUKALOVÁ–PECK, 1983). En este capítulo, además de los aspectos previos, presentamos una breve historia filogenética de los insectos y la relación entre el desarrollo de las alas y la metamorfosis.

ORIGEN Y EVOLUCIÓN DE LAS LARVAS

Varios autores han intentado explicar, en un escenario evolutivo, el origen de la metamorfosis completa. Por ejemplo, Lameere (*apud* CHEN, 1946) atribuyó el surgimiento de la holometabolia al hecho que algunas larvas tienen capacidad de taladrar los tejidos vegetales. Handlirsch (*apud* HENNIG, 1981) asoció el surgimiento de la holometabolia a las alteraciones climáticas profundas del Pérmico, principalmente a la aridez y al frío intensos, característicos de ese período, que habrían contribuido al retraso en la formación de las alas en las larvas.

En el abordaje prefilogenético de CHEN (1946), cada tipo larval representaría un avance evolutivo (Fig. 3.1). Por el estudio comparativo de las larvas de los insectos, consideró que, entre los distintos grupos, el tipo más generalizado poseería apéndices bien desarrollados. A medida que las larvas se volviesen más especializadas, ocurriría la reducción de los apéndices. De esa forma, CHEN (1946) agrupó (véase el capítulo 1) las larvas en tres categorías: I) tipo primitivo o generalizado; II) tipo especializado, derivado principalmente por reducciones de apéndices; y III) tipos premaduros, originados por el rompimiento prematuro de la envoltura del huevo, ocasionando emergencia precoz de la larva. CHEN (1946) intentó entonces establecer la secuencia evolutiva de las larvas (Fig. 3.1). Los tipos especializados se originaron del tipo campodeoide–polípoda y habrían seguido dos líneas de desarrollo: una acuática y otra terrestre. El linaje acuático principiaría con el tipo sialoide–polípoda y culminaría con el tipo acéfalo–ápoda de los Diptera; comprendería las larvas de Neuroptera, Coleoptera, Strepsiptera, Diptera, Siphonaptera y Trichoptera. El linaje terres-

tre se iniciaría con el tipo eruciforme–polípoda y alcanzaría el clímax en el tipo hemicéfalo–ápoda, que en los Hymenoptera es seguido por los tipos premaduros; comprendería Mecoptera, Hymenoptera y Lepidoptera. Para CHEN (1946), conocer el origen de las larvas de los insectos tiene gran importancia, una vez que significaría conocer el origen de la holometabolia. Cuestionó los siguientes puntos: I) modo de procedencia (¿cómo, en el transcurso de la evolución, el hemimetábolo inmaduro se transformó en la larva y la pupa de holometábolo?). Consideró los Pterygota descendientes de un Apterygota ancestral y los Endopterygota (u Holometabola) descendientes de un Exopterygota ancestral (o Hemimetabola); II) medio de procedencia (¿en qué hábitat la larva primitiva se desarrolló?). CHEN (1946) admitió que la larva de los insectos se habría originado en el ambiente acuático. Las formas terrestres habrían sido capaces de readaptarse a la vida acuática. Por lo tanto, las larvas acuáticas tendrían dos procedencias: primaria o secundariamente acuáticas; III) tiempo de procedencia (¿en qué época de la historia geológica apareció el primer holometábolo?). Los Holometabola constituyen un grupo bastante antiguo. La existencia del tipo campodeoide–polípoda, semejante a un Thysanura, entre las formas larvarias indicaría que el grupo debe haber aparecido poco tiempo después de los Hemimetabola. Esa idea estaría de acuerdo con el registro paleontológico, una vez que, en el Pérmico Inferior, ya existían muchos holometábolos auténticos. Como el primer registro fósil de un holometábolo es del Carbonífero Superior, se concluyó que el origen de los Holometabola no sería posterior al Carbonífero Inferior.

HINTON (1948) y SCHWARZBACH (1950) concordaron con la idea de que las condiciones de aridez del Pérmico ejercieron influencia importante en el origen de las larvas. La ausencia de los brotes alares externos debe haber representado una ventaja selectiva considerable, permitiendo que las larvas penetrasen en sustratos firmes y más protegidos, tales como tejidos vegetales vivos o muertos, o incluso en el suelo. Larvas con botones alares tendrían gran dificultad para moverse hacia atrás en las galerías excavadas en sustratos firmes. HENNIG (1981), considerando que las larvas de los grupos basales de holometábolos son campodeiformes o tisanuriformes, consideró que esas larvas difícilmente tendrían condiciones para penetrar y excavar en el suelo o el tejido vegetal, y descartó la hipótesis de que el retraso en el surgimiento de los brotes alares estaría relacionado a una adaptación para excavar en sustratos firmes, pero no elaboró explicaciones nuevas, y solo consideró que las razones deben haber sido otras. HENNIG (1981) también rechazó la hipótesis de CHEN (1946), esto es, que la larva de los Holometabola se habría originado en el agua, pero admitió que el origen puede haberse dado en ambiente húmedo, por ejemplo, en detritos vegetales, como fue sugerido por TYLLIARD (1926). Sin embargo, consideró el retraso en el surgimiento de los botones alares, cualesquiera que hayan sido los motivos, como la característica más importante de los Holometabola, pues permitió la divergencia de formas y hábitos entre la fase larval y la imaginal.

ORIGEN Y FUNCIÓN DE LA PUPA DE LOS ENDOPTERYGOTA

Hay varias controversias sobre el origen y el significado funcional del estadio pupal. COSTA (1984) reconoció por lo menos cuatro corrientes principales de pensamiento que intentaron explicar la procedencia y el significado funcional de la pupa. El establecimiento de homologías entre los estadios inmaduros de los Endopterygota y aquéllos de los Exopterygota fue una de las grandes preocupaciones común a todas esas corrientes, pero tales hipótesis fueron elaboradas dentro de un contexto prefilogenético. Al fin: ¿qué es la pupa? ¿Una larva o un estádio del adulto? ¿Cuál de los grupos de Exopterygota sería más próximo de los Endopterygota?

La teoría más antigua parece ser la de BERLESE (1913), que ha puesto gran énfasis en la supuesta precocidad de las larvas en el momento de la eclosión del huevo. Para los adeptos de esa teoría, el estado pupal sería homólogo a la sumatoria de los estadios ninfales de los Exopterygota, comprendidos en un único estado. Para BERLESE (1913), las larvas de los Holometabola serían como "embriones precoces", y los estadios larvales de los Hemimetabola ocurrirían dentro del huevo. La pupa sería, entonces, producto de la taquigénesis de los estadios ninfales del "ancestral hemimetabólico" de los Holometabola.

Autores subsiguientes reelaboraron las ideas de BERLESE (1913). LOWER (1954) y HESLOP–HARRISON (1961), con base en el "holometabolismo" de algunos Exopterygota (Hemiptera, Coccidomorpha), consideraron el estado pupal como una adquisición más antigua. Sus funciones serían diferentes en los diversos órdenes de insectos y hasta podría ser adquirida o perdida, independientemente, en cualquiera de los órdenes de insectos. Esos autores consideraron la pupa como homóloga al estado ninfal de los órdenes primitivos de los insectos. Los estadios prepupal y pupal de los Holometabola consecuentemente serían el producto del desarrollo retardado –taquigénesis– de una ninfa ancestral de los Holometabola. En resumen, el estadio pupal, según esos autores, sería homólogo al conjunto de los estadios ninfales comprendidos en un único estadio.

La segunda teoría es la de POYARKOFF (1910, 1914), para quien la pupa sería un estado del adulto, con alas no funcionales, homólogo al subimago de los Ephemeroptera. Por lo tanto, los Endopterygota se caracterizarían por dos estadios del adulto en su ciclo biológico, al contrario de los Exopterygota, que solo tendrían uno. POYARKOFF (1914) ponderaba que si una única muda es suficiente para transformar una larva de Diptera en pupa (que no difiere en ningún carácter morfológico externo del adulto), esa misma muda sería capaz de transformar la larva en adulto. Como en los Endopterygota y en Ephemeroptera hay dos mudas entre el último estadio larval y el adulto, la primera sería necesaria para transformar el insecto en pupa (primer estadio imaginal) y la segunda para transformar la pupa en el adulto activo (segundo estadio imaginal). El problema sería descubrir el significado funcional de esa muda adicional de los Endopterygota y de los Ephemeroptera. A primera vista, podría

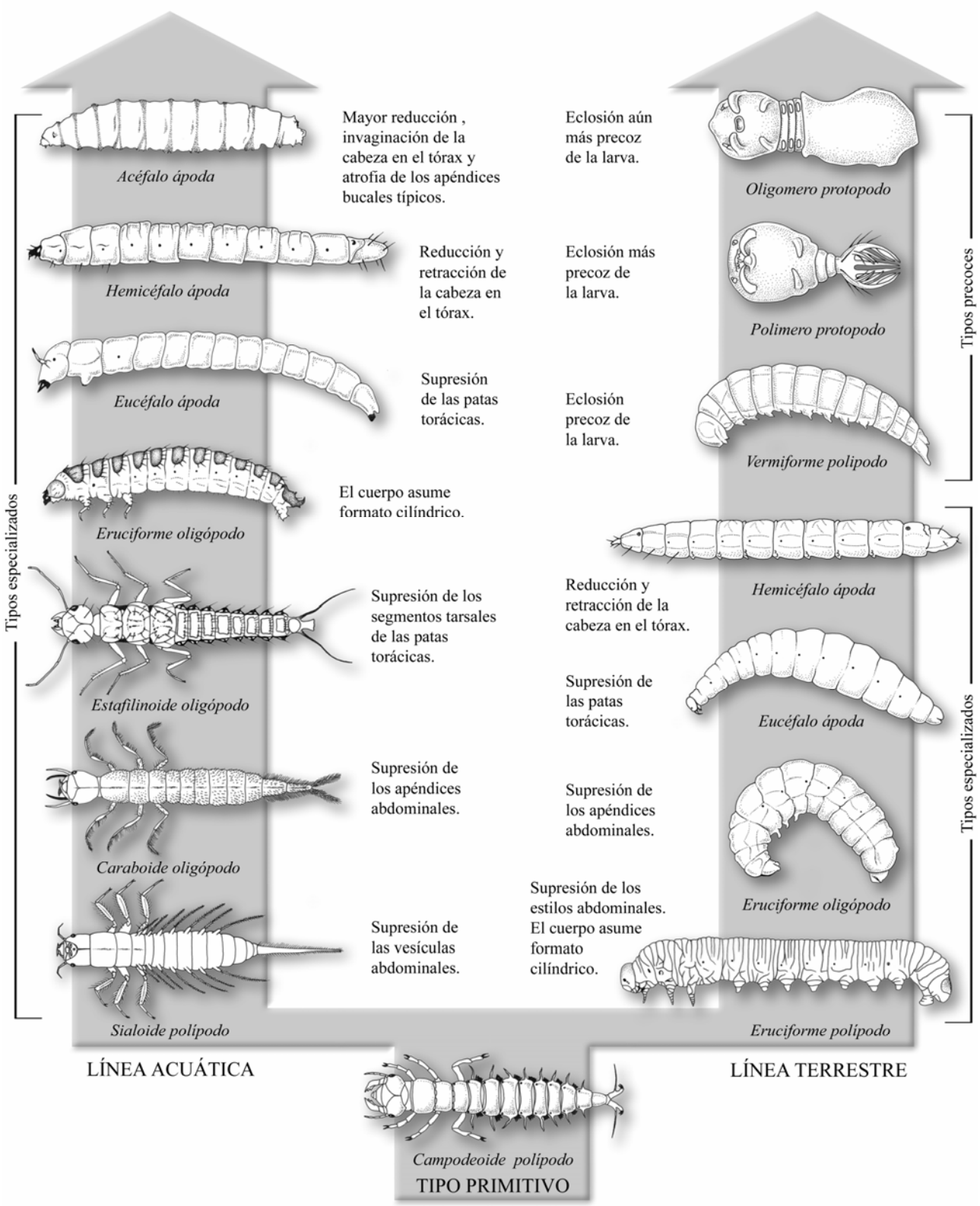


Figura 3.1. Diagrama de la secuencia evolutiva (modificada de CHEN, 1946) de los tipos de larvas de los insectos.

parecer que son necesarias dos mudas porque las alas se desarrollan internamente en las larvas de los Endopterygota. Contra eso, está el hecho de que, en los Ephemeroptera, que también poseen dos mudas, las alas en el último estadio ninfal son externas, como en los otros Exopterygota alados, que tienen una sola muda entre la ninfa del último estadio y el adulto. Además, si las alas pueden evaginarse en una muda –de la larva a la pupa–, sería difícil concebir por qué no se podría completar el desarrollo en una única muda. POYARKOFF (1910) había observado que, en los Endopterygota, los únicos órganos internos que necesariamente requieren dos mudas entre el último estadio larval y el adulto serían los músculos del esqueleto (los adultos de casi todos los Endopterygota poseen músculos que no existen en las larvas). Para ese autor, los músculos del exoesqueleto se desarrollarían en línea recta entre dos puntos cuya distancia entre sí se debería fijar exactamente de acuerdo con la especie. Si esos puntos fuesen muy próximos uno del otro, los músculos serían curvos; si fuesen muy distantes, sería difícil para los músculos fijarse a la cutícula. Así que, para desarrollar la musculatura de los adultos, sería necesario un molde del tamaño del adulto, con partes cuticulares provistas de las mismas relaciones espaciales de las que el adulto necesitaría. Ese molde sería la pupa. Considerando que la secreción de la cutícula del molde necesariamente precedería el desarrollo de los músculos del adulto, los músculos no deberían prenderse de las paredes del molde. Una vez que los músculos de los adultos estuviesen formados, necesitarían fijarse en la cutícula antes de entrar en función, para lo que sería necesaria otra muda –de la pupa al adulto– y una nueva cutícula debería secretarse. POYARKOFF (1914) concluyó que la razón fundamental estaría en el sistema muscular, altamente especializado en el adulto y generalizado en la larva. En resumen, la función esencial de la pupa sería la de proveer un molde de tamaño y forma adecuados dentro del cual la cutícula imaginal y la musculatura correspondiente pudiesen desarrollarse sincrónicamente. POYARKOFF (1914) fue el primero en dar una explicación funcional para la existencia de la pupa. Además, consideró la pupa homóloga a la subimago de Ephemeroptera.

La tercera teoría es la de ZIKAN (1944), que no acepta cualquier homología entre las fases inmaduras de los Exopterygota y los Endopterygota, puesto que considera a ambos grupos como insectos de metamorfosis completa: la pupa de los Exopterygota sería embrionaria, y la de los Endopterygota postembrionaria. Ese autor sigue parcialmente las ideas de BERLESE (1913), pero rechaza las homologías entre las fases inmaduras de los Exopterygota y los Endopterygota. Propuso que los estadios ninfales de los Exopterygota deberían denominarse "preimago" o "pseudoimago", por el hecho de vivir en el mismo ambiente y comer el mismo alimento que los adultos. Para ZIKAN (1944), una de las principales características de la pupa sería la incapacidad de alimentarse. Ese autor era partidario de la ley biogenética (actualmente considerada equivocada), y con base en ella decía que, si el desarrollo del individuo (ontogenia) corresponde a una recapitulación abreviada de la evolución de la especie (filogenia), todos los insectos por supuesto tendrían un origen único y no serían polifiléticos o heterofiléticos. Las diferencias de tamaño y de reservas alimentarias de los huevos causarían en la embriogénesis una heterocronía que, en los holometábolos, actuaría en sentido de retraso (ontogenético) y en los hemimetábolos, en sentido de aceleración (ontogenética).

La cuarta teoría, de PEREZ (1910) y HINTON (1963), sugiere que la pupa sería homóloga a uno de los estadios ninfales o al último estadio de los Exopterygota. PEREZ (1910) aceptó las ideas de DEEGENER (1909), quien consideraba la pupa ontogenética y filogenéticamente un estado intermediario entre la larva y el adulto, y homóloga al último estadio ninfal de los Exopterygota. HINTON (1948) siguió las ideas de POYARKOFF (1914), incluso respecto a la homología de la pupa con la subimago de Ephemeroptera, y subrayó que la única diferencia entre la subimago y la pupa es que la primera sería más activa y poseería alas con las cuales podría volar. También admitió que la subimago sería un tipo primitivo de pupa. Sin embargo, HINTON (1963) revisó las ideas de POYARKOFF (1914) y las rechazó completamente, por considerar que estadios nuevos sólo podrían aparecer como resultado de modificaciones o divisiones de estadios previos, preexistentes. Intentó dar una explicación más simple, que aquellas sugeridas por las teorías de BERLESE (1913) y POYARKOFF (1914), para el hecho de la similitud mayor de la pupa con el adulto que con el último estadio larval. La pupa se habría originado como una especialización del último estadio ninfal de los ancestrales hemimetábolos de los Holometabola. Con esto endosó el punto de vista de PEREZ (1910), para quien la pupa se originaría del último estadio ninfal con alas bien desarrolladas o ninfa libre ancestral de los Hemimetabola. Habría una suspensión alimentaria y una inmovilidad que afectarían el sistema muscular, de tal modo que esa ninfa ancestral perdería poco a poco su aspecto ninfal y adquiriría aspecto subimaginal. En resumen, para esos autores, la pupa de los Endopterygota sería homóloga al último estadio ninfal de los Exopterygota.

Con HENNIG (1981) surgieron las primeras ideas sobre el origen de la pupa y de los Holometabola dentro de una concepción filogenética. Para HENNIG (1981), todos los Holometabola recientes son endopterigotos y poseen estado pupal, dos características que deben haber estado presentes en el último ancestral común de todos los Holometabola recientes. Este autor criticó la posición de HINTON (1963), como se comentó arriba, que creía que la reducción de las alas externas en las larvas les posibilitó salir del medio húmedo al suelo y tejidos vegetales, una vez que los tipos más primitivos de larvas son campodeiformes y, por lo tanto, incapaces de cavar sustratos duros. HENNIG (1981) también consideró que el retraso del crecimiento externo de las alas debe haber ocurrido por otras razones, tal vez como una "preadaptación" que facilitaría la aparición de especies cavadoras. De esa forma, habría contribuido a la radiación evolutiva subsiguiente de los Holometabola, pero no a su origen. La pupa no se habría originado porque las larvas y adultos divergieron en su morfología y modo de vida. Al contrario, ese desarrollo divergente habría sido posible exactamente porque los Holometabola retuvieron el estadio subimaginal. Para HENNIG (1981), si la pupa se desarrolló a partir del último estadio larval, no sería necesario atribuir, por lo menos, parte del éxito de los Holometabola a la retención de un estadio que se perdió, una o más veces

en otros grupos. Para él, la división del desarrollo postembrionario de los Holometabola en dos fases separadas –larva y pupa– podría haber sido la causa del éxito de su adaptación en los ambientes más diversificados, lo que se evidencia por el número de especies de endopterigotos en relación con los apterigotos y exopterigotos. En resumen, para HENNIG (1981), la pérdida de las alas externas de las larvas y el origen del estado quiescente (como último estadio ninfal o subimago) serían ambas adaptaciones ventajosas a condiciones ambientales adversas.

Las ideas de KUKALOVÁ–PECK (1978) son muy controvertidas a la luz de las hipótesis filogenéticas actuales. Propuso que la metamorfosis en los Pterygota se originó varias veces e independientemente: por lo menos dos veces en los Palaeoptera recientes, cuatro veces en los Exopterygota–Neoptera y una vez en los Endopterygota. Sugirió que la ontogenia de los Pterygota más basales habría sido ametábola y que el crecimiento de las alas ninfales habría sido completamente secuencial en la serie ninfal y que, en estas condiciones, el estado metamórfico no habría sido necesario. Este tipo de desarrollo habría ocurrido en todos los ancestros de los linajes modernos. La presión de selección en las ninfas de los Pterygota condujo a la reducción del tamaño y supresión de la movilidad de las alas ninfales, mientras que en el adulto las alas se volvieron grandes y capaces de volar. Finalmente, el punto de ruptura habría sido alcanzado y la metamorfosis se hizo inevitable. Consideró que ese punto de ruptura podría haber ocurrido en la serie de estadios subimaginales; con alas de tamaño intermediario, esos estadios serían vulnerables a presiones selectivas, pues eran menos capaces de volar, de esconderse entre la vegetación o en agujeros, etc. La secuencia ontogenética primitiva puede haberse desconectado en ese punto débil y una serie (desconocida) de ninfas ancestrales fue impelida a un (o dos en el caso de los Endopterygota) estado metamórfico. El autor aun consideró el origen de los Endopterygota como el mayor evento ocurrido dentro de los Pterygota.

ORIGEN DE LAS ALAS DE LOS INSECTOS

Se pueden agrupar así las propuestas de origen de las alas de los insectos: I) origen a partir de branquias; II) origen a partir de paranotos; III) origen desde la epicoxa y éxito de las patas de los crustáceos; IV) origen mixto: pleural y paranotal; y V) origen polifilético.

I. Origen a partir de branquias

Según esa propuesta, las alas del adulto serían homólogas a las branquias de ninfas de un insecto pterigoto ancestral, que supuestamente tendría ninfa acuática (OKEN, 1811; denominada por ALEXANDER y BROWN, 1963 como "teoría del pez–volador"). Al considerar que el hábitat acuático fue invadido secundariamente, ROSS (1955) criticó esa teoría y divergió de la afirmación de que los primeros insectos hubieran sido acuáticos. CRAMPTON (1916) discutió la homología branquia–ala. A favor de esa propuesta, se podría aducir el hecho de que algunos Ephemeroptera modernos, por ejemplo, tienen branquias abdominales utilizadas en la locomoción (ALEXANDER y BROWN, 1963). Contra la propuesta, podría citarse la ausencia de branquias torácicas notales en ninfas de insectos modernos, a pesar que existan evidencias de que las branquias tuvieron orígenes independientes en los diferentes órdenes. Ninguno de los autores que defienden esta propuesta ha intentado explicar como ocurriría la transformación de un órgano acuático en una estructura de adulto adaptada al vuelo. ALEXANDER y BROWN (1963) consideraron poco probable que un insecto pequeño pudiese romper la tensión superficial del agua, como el "pez–volador", para alzar vuelo. Otra teoría es la que se conoce como "teoría de la cobertura branquial", de WOODWORTH (1906), y que se ha inspirado en las proyecciones abdominales de algunos Ephemeroptera, que aún hoy funcionan como opérculos para las branquias filamentosas, protegiéndolas de la obstrucción por detritos, además de propiciar un canal para la circulación del agua. Ese autor ofrece argumentos razonables para la evolución rápida de las "pre–alas rudimentarias". Otra hipótesis más es la "teoría de la aleta", propuesta por BRADLEY (1942), que postula que los Pterygota inicialmente se volvieron anfibióticos y más o menos adaptados a realizar excursiones en el agua. Después, habrían sido capaces de salir del agua para reproducción y diseminación y, en esas condiciones, las "alas rudimentarias", que tendrían poco o ningún efecto en el aire, podrían ser útiles como "aletas" en la propulsión dentro del agua, desarrollándose así la musculatura de vuelo. De ese modo, ese autor intentó explicar la coordinación de la musculatura de la base del ala, esencial para el vuelo, de las "alas primitivas" más desarrolladas. Más tarde, hubo una tentativa de BOTSCHAROVA–MESSNER (1971) de explicar por qué los "brotes alares" siempre se encuentran próximos y arriba de los estigmas, tomando en cuenta el hecho que los insectos primitivos eran terrestres y poseían patas cursoriales. Su propuesta se conoce como "teoría de las proyecciones espiraculares". Esta autora basó sus estudios en odonatos recientes, y consideró que las alas se originaron de evaginaciones tegumentales que inicialmente servirían como proyecciones espiraculares. Posteriormente, esas estructuras adquirieron movilidad por medio de musculatura y mecanismos sensoriales que ayudaban en la respiración. La primera función de esa proyección tegumental arriba del estigma habría sido táctil y exploratoria. Con la evolución, éstas se volverían grandes, lo suficiente para servir de mecanismos de respiración en el sistema traqueal. Otra propuesta es la de WIGGLESWORTH (1973b), que aprovechó elementos de su "teoría de diseminación" (WIGGLESWORTH, 1963), y llevó en consideración que los estilos torácicos presentes en Zygentoma actuales (por ejemplo, Machilidae), corresponderían a los precursores de alas de los insectos. En el transcurso del proceso de transformación de los estilos torácicos en placas branquiales, habría ocurrido una migración de los estilos de la base de las coxas hacia el dorso y una aproximación de sus articulaciones basales al tergo. Esa hipótesis se apoya en el hecho de que *Petrobius* Leach, 1809 y otros Machilidae (Archaeognatha) tienen estilos en la mayoría de los segmentos abdominales, mientras que los estilos torácicos también se encuentran en el meso– y metatórax. Esos estilos se originarían en la base de la coxa, y corresponderían al exopodito de apéndices segmentarios, en los cuales la región basal es

reducida, pero el apéndice propiamente dicho, el telopodito, desapareció. Uno de los problemas de esa hipótesis se encuentra en la homología de los estilos torácicos y abdominales, cuando se considera que los insectos ápteros no tienen patas abdominales, y aparentemente nunca las tuvieron. Apoya a esa hipótesis el hecho que las placas abdominales de ninfas de Ephemeroptera tienen musculatura derivada de músculos de los estilos, y mantienen la ligazón con la región de la coxa. Por eso, para este autor una musculatura correspondiente habría sido retenida en las placas branquiales torácicas, a pesar que los estilos torácicos de Machilidae actuales no retienen esos músculos. Musculatura de ese tipo explicaría el origen de los dos músculos directos de vuelo más importantes en insectos de linajes más basales (WIGGLESWORTH, 1973b).

II. Origen a partir de paranotos

Las alas de los insectos, en esa hipótesis, se habrían desarrollado desde expansiones laterales de la pared del cuerpo, con la función inicial de una simple superficie planeadora, dándole al insecto la posibilidad de planear de una planta a otra en la vegetación. Está basada en la ninfa de *Kalotermes* sp. (Isoptera, Kalotermitidae), en la que hay expansiones laterales de los segmentos del tórax. Como esas expansiones no tienen tráqueas, según el principio de la recapitulación, en boga durante la época, no podrían haberse originado de branquias (MUELLER, 1873). Es la primera propuesta que se basa en ancestral no acuático, denominada por ALEXANDER y BROWN (1963) como hipótesis de la "ardilla voladora". Sin embargo, nadie presentó una explicación sobre cómo empezó el desarrollo de esas expansiones y de cómo la superficie se habría ampliado para servir a la función de planear. Muchos artrópodos terrestres, principalmente los habitantes de hendeduras y grietas (miriápodos, tisanuros y cucarachas, entre otros), tienen expansiones en el noto. Al analizar esta hipótesis, BECKER (1958) aceptó la posibilidad del origen de alas desde expansiones laterales (paranotos), que se habrían vuelto muy reforzadas y asociadas con los músculos dorso–ventrales de las patas, que estaban bien desarrollados. Esto podría funcionar en un ancestral de los insectos alados, activo, habitante de vegetación, y explicaría el uso de la musculatura de las patas en el movimiento de las alas. El origen de alas en insectos a partir de paranotos, sin branquias, los morfólogos como SNODGRASS (1935) la aceptaron muy bien y la defendieron. Otra propuesta es la de WIGGLESWORTH (1963) que, a pesar de ser una hipótesis sobre el origen del vuelo o la diseminación, consideró la existencia de "expansiones cuticulares ligeras en el tórax", que facilitarían el despegue de insectos pequeños y pasivamente aéreos. La existencia de músculos que pudiesen alterar la inclinación de esas expansiones aumentaría la eficiencia del despegue y permitiría un control mejor en el aterrizaje. Un paso siguiente sería la adquisición de musculatura de batimiento, que aumentaría aún más la eficiencia del despegue y del aterrizaje. De esa forma, pasos pequeños en dirección a la evolución de alas completamente funcionales tendrían valores selectivos inmediatos. Uno de los problemas de esa hipótesis es la premisa de que el insecto alado ancestral era pequeño. Otros autores, como ROSS (1965), consideraron como ancestral de los insectos alados un insecto de tamaño grande. Aparentemente, cuanto menor el insecto, menos lógica sería la ventaja de vuelo activo y tanto más drástica tendría que ser cualquier modificación inicial para funcionar en el control del vuelo. Una de las críticas presentadas a esta hipótesis, si la consideramos razonable, es que sería posible esperar descubrir muchos "intentos" en este sentido entre los pequeños artrópodos aéreos. Sería mejor tener alas imperfectas que no tenerlas y un vuelo imperfecto en cualquier estado de desarrollo sería mejor que el transporte pasivo. Según esos autores, nada de lo dicho se encuentra en los insectos recientes (ALEXANDER y BROWN, 1963). Un ancestral relativamente grande, activo, habitante de vegetación, habría desarrollado cuerpo allanado y lóbulos paranotales en adaptación a la vida en hendeduras y grietas, y también logrado mejoría en la locomoción, mimetismo foliar, reducción de sombra, armadura lateral y combinaciones de algunas de esas características. Se puede considerar que los paranotos, en principio, podrían haber representado una mejoría en la capacidad del insecto de vivir una existencia adulta arbórea y, eventualmente, haber llevado a una función planeadora rudimentaria. La ventaja inicial sería un aterrizaje mejor en niveles más bajos, de forma que no ocurriese la caída al suelo a cada salto. Esos autores han apoyado la hipótesis paranotal y han sugerido que entre la primera expansión notal, cualquiera que haya sido su función, y el desarrollo de alas verdaderas, habría habido un momento en el que las aletas notales serían órganos especializados de comportamiento de corte epigámico. Incluso consideraron que la presencia de alas restringida a los adultos se debe a la función de diseminación. Además propusieron que las aletas paranotales no podrían haberse transformado en órganos de vuelo sin la asociación con el comportamiento reproductivo. Para ellos, con base en ejemplos de especies actuales, las aletas notales podrían haber surgido en machos para atraer las hembras (comportamiento de cortejo) o para proteger aperturas de glándulas dorsales de atracción de hembras, de cuya secreción se alimentarían ellas durante la cópula. La cópula directa puede haber aparecido en los insectos al mismo tiempo que las alas y el macho ancestral probablemente poseía ornamentos dorsales para atraer las hembras, además de que genéticamente habría sido fácil que la estructura pasara a las hembras después de haberse adquirido por los machos, sin explicar cómo. El supuesto es que también en Paleodictyoptera los lóbulos paranotales del pronoto, carnosos, habrían adquirido función epigámica cuando los lóbulos paranotales del meso– y metanoto alcanzaron función de vuelo (ALEXANDER y BROWN, 1963). Otras ideas fueron presentadas por HAMILTON (1971), para quien las expansiones laterales se habrían originado en los tres segmentos torácicos y habrían sido dobladas hacia atrás con intensidad menor en el protórax e intensidad mayor en el metatórax. Con el aumento en tamaño de los paranotos, que tendrían un sistema traqueal superficial, habría ocurrido una ramificación de las tráqueas hasta llegar a la venación del ala primitiva. Las primeras alas (alas arqueópteras) serían gruesas, pesadas y fuertemente esclerosadas, y por ello extintas en la competición con las alas más eficientes de los Palaeoptera. La primera mejoría habría sido la reducción del esclerosamiento en la base del ala y en la región alrededor de las tráqueas. Las venaciones verdaderas se habrían

originado en torno a las tráqueas, considerándose con ello, una correspondencia completa entre tráquea y venación. Por fin, QUARTAU (1986) reexaminó la teoría paranotal y la discutió comparándola con las teorías de origen a partir de branquias y de los apéndices pleurales. Para este autor, parte de la teoría paranotal debe ser correcta, es decir, las alas deben haberse originado de evaginaciones tergopleurales, originalmente inmóviles, y no de exitos móviles de la pata de un artrópodo, como lo sugerieron WIGGLESWORTH (1973b, 1976) y KUKALOVÁ–PECK (1978, 1983). Según él, la mayoría de los trabajos sobre el origen de las alas es especulativa y con poca información, y tal vez fuese necesario modificar algunos aspectos de la teoría paranotal, tomando en cuenta algunas indicaciones de que los ambientes acuáticos podrían estar primaria o secundariamente envueltos en el desarrollo de las pre–alas de los insectos.

III. Origen a partir de la epicoxa y exito de las patas de los crustáceos

Esa teoría propone que todas las ninfas de Pterygota, conocidas actualmente del Paleozoico, poseerían alas móviles, libremente articuladas y reforzadas por venas tubulares, lo que ya sería una indicación de vuelo activo (KUKALOVÁ–PECK, 1978). Esas alas ninfales primitivas serían encorvadas hacia atrás en los Palaeoptera y flexionadas hacia atrás en los Neoptera. Las branquias abdominales de las ninfas de Ephemeroptera paleozoicas serían homólogas a las de las alas torácicas por los patrones comparables de venación, posición y desarrollo. El desarrollo ontogenético de las ninfas paleozoicas habría sido secuencial, con muchos estadios ninfales y subimaginales, y no existiría el estadio metamórfico. Las ninfas más viejas, con alas de tamaño intermediario, no serían ni buenas "voladoras" ni buenas "para esconderse", y por eso muy expuestas a presiones selectivas. Eventualmente las hubiera sustituido un estadio metamórfico, que rellenaría la laguna morfológica del crecimiento entre inmaduros y adulto, mientras que las alas de los estadios jóvenes perderían su articulación y se transformarían en lóbulos alares fusionados con el tergo. En algunos órdenes (por ejemplo, Blattodea), ese proceso habría ocurrido en el Carbonífero Inferior y, en otros (por ejemplo, Ephemeroptera), solo más tarde. De acuerdo con esta hipótesis, el estadio metamórfico se habría originado por la fusión de varios estadios de ninfas maduras y, en la mayoría de los órdenes, eso habría ocurrido solo después del Paleozoico, separada, y paralelamente en todos los linajes modernos mayores. Las razones para adoptar la simultaneidad no fueron presentadas por la autora. Las alas fijas, inmóviles, de las ninfas recientes, serían el resultado de una adaptación posterior que solo afectó a los inmaduros. La posición fija y oblicua hacia atrás de los lóbulos alares de las ninfas modernas sería secundaria y no homóloga en los Palaeoptera y Neoptera. La evidencia fosilífera indicaría que los pasos mayores en la evolución, que condujo primero al origen de los Pterygota y después a la de los Neoptera y los Endopterygota, estarían relacionados con el origen y la diversidad del aparato del vuelo. KUKALOVÁ–PECK, (1983) reafirmó la teoría sobre el origen pleural de las alas de los insectos e intentó demostrar que la articulación alar de todos los Pterygota se derivaría de un ancestral común, cuyo plan básico se encontraría en los fósiles. Todas las alas serían primitivamente móviles y articuladas, tanto en las ninfas como en los adultos y, con los detalles de su hipótesis sugerió que el ala se habría originado de un exito epicoxal allanado de la pata de un euartrópoda, que se transformaría en una pre–ala. En esa pre–ala originalmente ocurrirían varias rotaciones en torno de la epicoxa y subcoxa (pleura), volviéndose móvil por la musculatura epicoxal. La función original del estadio metamórfico habría sido la de restablecer la condición articulada de las alas, que se fundieron en las ninfas. La metamorfosis se habría originado paralelamente en varios linajes y sería, por lo tanto, polifilética. KUKALOVÁ–PECK (1985) a partir de un estudio nuevo sobre Ephemeroptera gigantes del Carbonífero, añadió datos sobre el origen pleural de las alas y principalmente contestó las críticas de RASNITSYN (1981), además de reformular su hipótesis, afirmando que el estadio metamórfico se habría originado entre estadios relativamente jóvenes de la serie de desarrollo primitivo y no en los estadios más viejos, como había admitido en sus primeros trabajos. La hipótesis de KUKALOVÁ–PECK (1978, 1985) permite la continuidad de la evolución de las alas de los insectos como órganos locomotores, es decir, se podrían considerar las alas como homólogas, total– o parcialmente a los pro–epipoditos (un apéndice de la sub coxa) de un artrópodo ancestral acuático de los insectos.

IV. Origen mixto: pleural y paranotal

En esta propuesta, el artrópodo ancestral de los insectos sería acuático y los precursores de las alas, posiblemente los exopoditos, se habrían inmovilizado y fusionado con el tergo, para formar el complejo paranotal; las alas solo serían de origen pleural parcialmente. Luego, durante la adaptación de los insectos al vuelo, partes del complejo paranotal se separarían secundariamente y se transformarían en alas. La naturaleza pleural de las alas de los insectos estaría bien apoyada por el hecho de que, en varios órdenes diferentes de insectos, hay un "brote alar" que aparece arriba del estigma, independientemente del tergo, y solo más tarde se dirige hacia el margen látero–tergal, para incorporarse en el paranoto, que es de naturaleza compleja. La homología entre alas y placas branquiales en los Ephemeroptera, según esa hipótesis, estaría correcta. Aun de acuerdo con ella, sería más probable que los insectos hubiesen evolucionado como un grupo terrestre y que la ocupación de los hábitats acuáticos hubiese ocurrido posteriormente, después que desarrollaron el vuelo. Se deberían considerar de desarrollo secundario las pre–alas (placas branquiales) móviles del abdomen, presentes en las ninfas de Ephemeroptera, lo que permitiría la reconciliación entre las hipótesis pleural y paranotal de origen de las alas de los insectos. Los rudimentos alares ninfales móviles habrían ocurrido en algunos insectos paleozoicos, pero la evidencia de movilidad de ese rudimento en ninfas más jóvenes no parece ser verdadera. Faltan informaciones seguras sobre la formación de las alas en ninfas jóvenes de los insectos paleozoicos, aunque existan estadios intermediarios para algunas formas. En un estadio evolutivo dado, las pre–alas habrían sido incorporadas a los paranotos para formar expansiones láteroposteriores; el vuelo activo de los insectos se originaría de un

vuelo planeado, que sería el único tipo de vuelo posible con paranotos expandidos, pero inmóviles (RASNITSYN, 1981).

V. Origen polifilético

Con base en tal teoría, las alas de Palaeoptera y Neoptera se habrían originado de manera independiente a partir de los paranotos. La aparición y el desarrollo de las alas puede haberse dado independientemente en dos grupos de insectos: en el primero de ellos, Plagioptera, las alas presentan crecimiento esencialmente hacia los lados. El único representante reciente de Plagioptera es el orden Odonata. Insectos recientes como Grylloblatodea (que no existen en la región Neotropical), hembras de Zoraptera y hembras de algunos Coleoptera (Lampyridae) primitivamente habrían sido ápteros (LEMCHE, 1940, 1942). La evolución independiente de las alas de los insectos se constataría por el hecho de que, en el registro fósil del Carbonífero, aparecen, al mismo tiempo, los dos tipos de alas – con crecimiento para los lados y crecimiento hacia atrás (WILLIE, 1960).

FILOGENIA DE LOS INSECTOS Y METAMORFOSIS

Los primeros insectos eran ápteros y ametábolos, poseían piezas bucales ectognatas del tipo masticador, rudimentos de apéndices abdominales y realizaban inseminación indirecta. Las polillas–saltadoras (Archaeognatha) y las polillas de los libros (Zygentoma) son las representantes actuales de algunos de esos primeros linajes de insectos primitivamente sin alas (Fig. 3.2). A pesar de la semejanza de esas polillas entre sí, las polillas de los libros están más relacionadas con los insectos Pterygota, pues comparten una novedad evolutiva importante, las mandíbulas provistas de dos cóndilos de articulación, mientras que, en los Archaeognatha, son monocondílicas. Las diferencias entre estadios jóvenes y adultos en Archaeognatha y Zygentoma son leves y están relacionadas con el dimorfismo sexual. Después de alcanzar la fase adulta, el individuo sigue pasando por mudas.

Los Pterygota pueden presentar diversos tipos de aparato bucal, derivados del aparato ectognato masticador, han perdido los vestigios de apéndices abdominales y practican inseminación directa. El registro fosilífero indica que, después de la aparición de las alas, los adultos, alados, todavía siguieron presentando mudas. Entre los insectos Pterygota actuales, sin embargo, solo los Ephemeroptera poseen dos estadios con alas funcionales (subimago y adulto). En todos los demás Pterygota, las alas funcionales sólo ocurren en el último estadio y esos insectos no pasan por muda después de alcanzar la fase adulta. Muchos autores aceptan la desaparición de la subimago como una de las sinapomorfías posibles que sostendrían una relación de grupo–hermano entre Ephemeroptera y los demás Neoptera, pero ésta es una cuestión aún abierta. Los Pterygota difieren entre sí en cuanto al tipo de articulación de las alas y del mecanismo de musculatura del vuelo, y eso llevó al reconocimiento de dos grupos distintos: paleópteros, representado en la fauna actual por los Ephemeroptera y los Odonata (que, en su conjunto, no deben formar un grupo monofilético), y los Neoptera, representado por los demás insectos alados. En los Palaeoptera, por lo menos en las formas actuales, las alas en reposo no pueden flexionarse hacia atrás y se mantienen perpendiculares al cuerpo, o dobladas hacia arriba. Hay indicios de que fósiles de Megasecoptera (Pérmico Inferior), insectos considerados paleópteros, adquirieron, independientemente de los Neoptera, la capacidad de flexionar las alas hacia a trás. En los Neoptera, la existencia de un músculo pleural inserto en el tercer esclerito axilar de la articulación de las alas, posibilita que éstas se plieguen hacia a trás, sobre el tórax y el abdomen. Ese plegamiento de las alas hizo posible una serie de posibilidades nuevas para los neópteros, pues esos insectos pueden mantener el cuerpo compacto, lo que facilita la entrada en ambientes estrechos, como hendeduras de corteza de árboles y grietas del suelo, y les permite explorar ambientes nuevos o escapar de predadores, siempre con la capacidad de vuelo, tan pronto las alas se distiendan. Además, la superposición de las alas meso y metatorácicas posibilitó el desarrollo de otras novedades evolutivas importantes, como aparatos estridulatorios, reservorios de aire en los insectos acuáticos, coloraciones adaptativas en las alas anteriores y posteriores, entre otras.

Los Pterygota presentan dos tipos básicos de metamorfosis, hemimetábolo y holometábolo. El tipo hemimetábolo fue el primero en surgir y se mantuvo relacionado con el tipo exopterigoto de desarrollo alar. El joven se asemeja al adulto, excepto en cuanto al tamaño, grado de desarrollo de las alas, aparato reproductor y caracteres sexuales secundarios. Las alas se desarrollan del lado externo del cuerpo, en la forma de brotes alares, inarticulados. En general, jóvenes y adultos viven en el mismo ambiente y exploran los mismos recursos, aunque, en algunos casos, pueden haber ocurrido especializaciones marcadas de los estadios para en los ambientes acuático y terrestre, como en el caso de Odonata (larvas acuáticas y adultos aéreos / adultos terrestres). Se puede observar el desarrollo hemimetabólico en los Palaeoptera y en dos linajes de los Neoptera – los Paurometabola (complejo Orthopteroidea – considerado como merofilético por muchos autores) y los Paraneoptera (complejo Hemipteroidea). Mientras que los Paurometabola mantuvieron la estructura básica del aparato bucal masticador, en los Paraneoptera hay formación, en grados diferentes, de un aparato bucal succionador labial, una adaptación para utilizar el alimento en forma líquida, sea él de origen vegetal, como savia, sea de origen animal, como sangre o tejidos animales predigeridos por acción de enzimas proteolíticas. Finalmente, es posible observar el desarrollo holometabólico en un linaje monofilético, denominado Holometabola. En él, los jóvenes (larvas) son muy diferentes de los adultos; las alas se desarrollan en el interior del cuerpo de las larvas por un proceso denominado endopterigotia. Otras estructuras propias de la fase adulta también permanecen indiferenciadas en el interior del cuerpo de la larva, bajo la forma de discos imaginales. La inhibición o el desarrollo de los discos imaginales depende de la acción de genes reguladores y de los niveles de las hormonas juvenil y ecdisona existentes en la hemolinfa de los insectos. Después del crecimiento y de la alimentación, la larva pasa por una fase quiescente, deno-

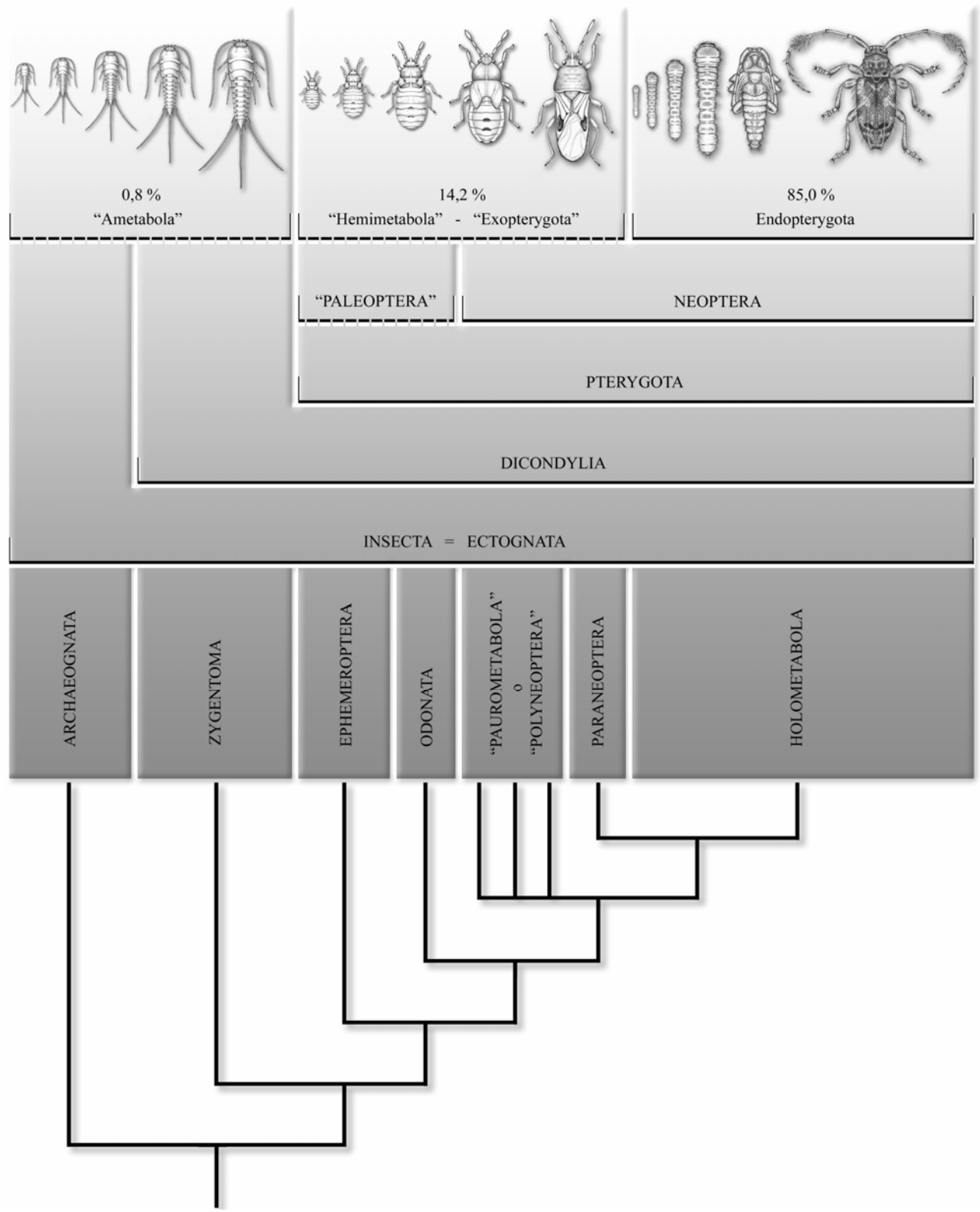


Figura 3.2. Filogenia de los insectos y tipos de metamorfosis (otros hexápodos, como colémbolos, proturos y dipluros, no están representados). Líneas rayadas y taxones entre comillas indican grupos parafiléticos.

minada pupa, en la cual las alas rudimentarias aparecen por primera vez. Por fin, la pupa pasa por una muda hacia la fase adulta, y ésta no las presentará más. Las larvas son muy diferentes de los adultos, y poseen muchas adaptaciones que han permitido gran divergencia de hábitos entre ellas. Así, larvas y adultos de una especie de insecto holometábolo pueden existir en ambientes distintos y no compiten entre sí por los mismos recursos. En los Holometabola, el aparato bucal masticador se desarrolló en gran variedad de tipos succionadores, maxilar (Lepidoptera), labiales, picadores o no, (por ejemplo, Siphonaptera, Diptera – tábano, zancudo y mosca doméstica) e incluso puede estar constituido de forma diferente en la larva y en el adulto (por ejemplo, masticador en la oruga, espiritrompa succionadora en la mariposa). Se debe subrayar que algunos Exopterygota, por ejemplo, Thysanoptera y algunos Hemiptera, son "fisiológicamente" holometábolos, pues poseen un estado "pupal" caracterizado por histólisis de varias estructuras. Asimismo, en la ontogenia de los Thysanoptera las alas se exteriorizan en las fases de "prepupa" y "pupa" (estadios "ninfales" III y IV, los estadios I y II no tienen botones alares), en Aleyrodidae se exteriorizan solo en los adultos y, en Coccoidea, solamente en las "pupas" (ninfa IV, de los machos), lo que demuestra que se trata de una adquisición convergente, desarrollada independientemente en los Exopterygota y en los Endopterygota. Al considerarse el número de especies conocidas de insectos, es interesante observar que los Neoptera constituyen cerca del 96,2% de la diversidad actual y los Palaeoptera apenas 3 %. Entre los neópteros, aproximadamente 14,2% son hemimetábolos–exopterigotos y 85 % son holometábolos–endopterigotos; los "ametábola" constituyen cerca del 0,8% (Fig. 3.2). Esas proporciones tan distintas demuestran cabalmente la importancia que las alas y la metamorfosis completa han desempeñado en la historia evolutiva de los insectos.