

S.E.A.
Sociedad Entomológica Aragonesa



RIBES



Red Iberoamericana de Biogeografía
y Entomología Sistemática

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

Epílogo

CLEIDE COSTA

En este capítulo presento una discusión breve de varios problemas abordados hasta ahora en este libro, relacionados con la metamorfosis de los insectos, además de algunas conclusiones y recomendaciones generales.

Consideramos, en el capítulo primero, la precisión de términos utilizados más frecuentemente en la literatura sobre insectos inmaduros. Un interés común a varios autores ha sido el intento de establecer correlaciones entre las diferentes fases ontogenéticas de todos los insectos, lo que es importante para comprender el origen y la evolución de la metamorfosis, considerando que eso vino a generar una nomenclatura bastante compleja que, en algunos casos, ha dificultado mucho el entendimiento. Por ejemplo, la proposición del concepto de “instar” (HINTON, 1946a, 1958, 1966, 1971, 1973, 1976) más relacionado con la apólisis que con la ecdisis engendró gran discusión (FINK, 1983; JONES, 1978), pero acabó por aceptarse y actualmente es de uso casi general. Por otro lado, el concepto de apólisis, también muy discutido (HINTON, 1973; WIGGLESWORTH, 1973a; WHITTEN, 1976), es importante, pues permite distinguir con más precisión en qué etapa de desarrollo ontogenético se encuentra el insecto. Otro concepto, aún poco comprendido, pero que sin duda parece ser muy importante, es el de estasis (GRANDJEAN, 1938, 1951, 1957, 1970; ANDRÉ, 1988), que fue la base para el establecimiento de términos como caliptostasis, ectostasis, elatostasis y endostasis, entre muchos otros. Todavía no está completamente clara la distinción entre el concepto de estasis y el de semaforonte, de HENNIG (1966).

Mucho se ha escrito sobre el origen de las larvas, pupas, alas, metamorfosis, evolución y filogenia de los insectos. Vamos a resumir a continuación algunas ideas clave de varios investigadores de fines del siglo XIX y otros más recientes que intentaron aclarar estos aspectos.

1. “DESEMBRIONIZACIÓN”. La metamorfosis podría haber surgido a partir del grado de inmadurez del insecto al salir del huevo cuando el embrión es forzado a dejar el huevo precozmente por falta de vitelo (LUBBOCK, 1880; BERLESE, 1913; IMMS, 1925, 1937; WIGGLESWORTH, 1954). Esa idea también aparece en Yezhikov (1953, *apud* SHATROV, 2000) quien considera la larva como una forma embrionaria que pasa por un proceso de “desembrionización”. Con base en esa hipótesis, BERLESE (1913) propuso una teoría que agrupa los diferentes tipos de larvas de los insectos por los caracteres embrionarios y, aunque fue rechazada por varios autores, otros como TRUMAN y RIDDIFORD (1999) aceptan algunos de sus aspectos. Esos autores han propuesto una hipótesis evolutiva de la metamorfosis a partir de estudios endocrinológicos y de morfología comparada de los inmaduros de insectos con y sin metamorfosis. Han considerado la “proninfa, ninfa y adulto” del “insecto ancestral” equivalentes a las larvas, pupas y adultos de los holometábolos, y sugieren que las bases de la metamorfosis se encuentran en los estadios embrionarios.

2. POLIMORFISMO Y POLIEIDISMO. La distinción que hizo LUBBOCK (1880) entre polimorfismo (animales con adultos o formas maduras diferentes) y polieidismo (animales que presentan formas diferentes en el curso de su desarrollo), aunque contestada por WIGGLESWORTH (1954), fue considerada importante por GRANDJEAN (1938, 1951, 1957) y ANDRÉ (1988) para el establecimiento del concepto de estasis y de la teoría sobre la “evolución de acuerdo con la edad”.

3. EVOLUCIÓN INDEPENDIENTE DE LARVAS Y ADULTOS. La metamorfosis implicaría la existencia de dos “organismos latentes” –larva y adulto– dentro del em-

brión. El adulto continuaría latente e invisible durante el desarrollo larval y surgiría después de la desaparición de la larva madura. Ese concepto explicaría la independencia de las formas alternativas (larva y adulto) y la evolución por separado de ambas, siendo que en ese caso, la larva, por influencia del medio ambiente y por la acción de la selección natural, podría tener una evolución independiente de la del adulto (WIGGLESWORTH, 1954). Tal idea la desarrolló más GRANDJEAN (1938, 1951, 1957) y ANDRÉ (1988) en la teoría sobre la “evolución de acuerdo con la edad”.

4. CONCEPTO DE ESTASIS Y LA EVOLUCIÓN DE ACUERDO CON LA EDAD. La teoría de la “evolución de acuerdo con la edad”, postulada por GRANDJEAN (1938, 1951, 1957) y ANDRÉ (1988), que deriva del concepto de estasis y fue elaborada originalmente a partir de la ontogenia de los ácaros, altera las concepciones antiguas y modernas de las relaciones entre ontogenia y filogenia. Contradice la ley biogenética y la considera falsa, justamente debido a la evolución independiente de las larvas de la de los adultos, y ya había sido replicada por GARTANG (1928), cuando afirmó que la sucesión filética de los adultos es producto de ontogenias sucesivas y que la ontogenia no recapitula la filogenia, sino que la origina. Para GRANDJEAN (1938, 1951, 1957) y ANDRÉ (1988) cada estasis tiene su propia filogenia y debe considerarse que el propio concepto de estasis introdujo nuevo paradigma, el cual enfatiza los cambios que ocurren en la ontogenia y no durante el crecimiento. Debido a que las ideas de GRANDJEAN (1938, 1951, 1957) han sido aplicadas a los ácaros, y solo recientemente extendidas a otros grupos de artrópodos, pocos entomólogos las conocen.

CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

Es bastante difícil relacionar la pupa sea con el último estadio ninfal de los Exopterygota, sea con la secuencia ninfal tomada en su conjunto, o aun con la subimago de los Ephemeroptera. Otro aspecto que debe destacarse se refiere al desarrollo interno de las alas que no es exclusivo de los Endopterygota, puesto que en algunos Orthopteroidea y en los Coccoidea (Hemiptera), por ejemplo, las alas se desarrollan internamente y solo en el adulto se exteriorizan. Parece, por lo tanto, que el principal carácter de los Holometabola es la pupa y los autores, en general, concuerdan que este es un estadio único de los Holometabola. Porque los Endopterygota son el grupo de insectos más numeroso en especies y más diversificado en cuanto a los hábitats, parece claro que la adquisición del estadio pupal fue de gran importancia en la evolución de los insectos, pues los capacitó para invadir con éxito muchos nichos ecológicos de los cuales los Exopterygota aún están excluidos. Sin embargo, en cuanto al origen y la función de la pupa, siguen desconocidos (COSTA, 1984).

Desde inicios del siglo XIX, el origen de las alas de los insectos ha suscitado varias propuestas que, con raras excepciones (LEMICHE, 1940, 1942), tienen un punto en común: las alas de los insectos aparecieron una única vez en la historia del grupo, es decir, son monofiléticas. Uno de los problemas fundamentales relativo al origen de las alas es que estos órganos no se consideraban relacionados con apéndice metamérico alguno de artrópodos modernos. Algunas propuestas discuten apenas aspectos del origen morfológico de los órganos, otras se dedican exclusivamente a los aspectos de diseminación (origen del vuelo), un tercer grupo analiza ambos aspectos (ALEXANDER y BROWN, 1963; WIGGLESWORTH, 1973b), pero únicamente ALEXANDER y BROWN (1963) intentaron explicar porqué las alas sólo existen en insectos adultos. KUKALOVÁ-PECK (1978, 1985, 1991) basada en fósiles y en el conjunto de venas y escleritos basales de la articulación de las alas de insectos primitivos y recientes, relacionó el origen de las alas con la epicoxa y el éxito de los crustáceos, y postuló que el tamaño del ala, el desarrollo de su articulación basal y la adaptación de ciertos músculos para el vuelo están incuestionablemente relacionados con la dominancia ecológica de los insectos. La autora ha considerado que esas tres características se desarrollaron de forma interdependiente y que no se puede considerar su evolución separadamente. Autores más recientes siguen algunas de las ideas de KUKALOVÁ-PECK (1978, 1985, 1991), como por ejemplo SEHNAL *et al.* (1996), para quien todos los insectos primariamente sin alas tendrían el mismo tipo de desarrollo postembriionario, o sea, ametabolía. El número de estadios larvales sería alto (8–14) seguido de varios estadios del adulto, siendo en total cerca de 50 y no habría estadio final predeterminado. Existen aún los que consideran posible reconciliar las dos hipótesis (pleural y parantotal) sobre el origen de las alas de los insectos (RASNITSYN, 1981).

La mayoría de los insectos se conoce hasta hoy solo en su estado adulto y hay desconocimiento del ciclo vital de la mayoría de las especies. En ese sentido, todas las teorías sobre la metamorfosis fallan en las generalizaciones que hacen al partir de pocos datos, como por ejemplo, la hipótesis evolutiva de TRUMAN y RIDDIFORD (1999) que está basada en un estadio inicial, denominado “proninfa” (o primer estadio larval, según otros), que no se alimenta, tiene periodo de duración variable según la especie y fue observado en algunos Zygentoma, Ephemeroptera, Odonata, Plecoptera, Orthoptera, Megaloptera y Lepidoptera. Sería importante que trabajos futuros sobre ciclos biológicos de otros grupos de insectos consideraran la presencia o no de ese estadio.

El uso de caracteres morfológicos de los inmaduros ha mostrado ser, en muchos casos, de gran utilidad en los estudios filogenéticos, pero sin embargo, es necesario reconocer con precisión con que estasis de la serie ontogenética se está trabajando y, para ello, el estudio de los ciclos biológicos completos es imprescindible.