

BIOLOGÍA DE INSECTOS

HAROLDO TORO G.
ELIZABETH CHIAPPA T.
CARMEN TOBAR M.



EDICIONES UNIVERSITARIAS DE VALPARAÍSO
PONTIFICIA UNIVERSIDAD CATÓLICA DE VALPARAÍSO

Quedan rigurosamente prohibidas, sin la autorización escrita de los titulares del "Copyright", bajo las sanciones establecidas en las leyes, la reproducción total o parcial de esta obra por cualquier medio o procedimiento, comprendidos la reprografía y el tratamiento informático y la distribución de ejemplares de ella mediante alquiler o préstamo públicos.

© Haroldo Toro G., Elizabeth Chiappa T. y Carmen Tobar M., 2003
Inscripción N° 132.302

ISBN 956-17-0340-8

Tirada de 300 ejemplares

Derechos Reservados

Ediciones Universitarias de Valparaíso
Pontificia Universidad Católica de Valparaíso
Calle 12 de Febrero 187, Valparaíso
Fono (32) 273087 - Fax (32) 273429
E.mail: euvsa@ucv.cl
www.euv.cl

Diseño Gráfico: Guido Olivares S.
Diagramación: Mauricio Guerra P.
Corrección de Pruebas: Osvaldo Oliva P.

Impreso en Salesianos S.A.

HECHO EN CHILE

ÍNDICE

PRÓLOGO	Pág. 7
PREFACIO	13
Capítulo 1	Introducción	17
Capítulo 2	Locomoción	45
Capítulo 3	Alimentación	81
Capítulo 4	Organización del Aparato Digestivo.....	115
Capítulo 5	Respiración	129
Capítulo 6	Circulación	147
Capítulo 7	Sistema Neurosensorial	159
Capítulo 8	Reproducción y Desarrollo	183
Capítulo 9	Desarrollo y Estacionalidad	231
Capítulo 10	Mecanismos de Defensa en Insectos	241
Capítulo 11	Polinización Entomófila	253
Capítulo 12	Comportamiento Social.....	261
Capítulo 13	Los Insectos como Plagas.....	277
Capítulo 14	Bases Biológicas para el Control de Plagas	293

Capítulo 15	Los Insectos como Recurso	317
Capítulo 16	Sistemática	329
Capítulo 17	Categorías Taxonómicas de la Superclase Hexapoda	341
GLOSARIO	447
Referencias y Lecturas para profundizar	463

PRÓLOGO

La literatura entomológica en lo concerniente a textos de estudio es abundante en la cultura científica occidental. El predominio, hasta los primeros decenios de 1900, han sido los textos europeos, especialmente de Inglaterra, Francia y Alemania. A partir de los años 50, este predominio pasa, sin contrapeso importante, a Estados Unidos, donde numerosos profesores de entomología de distintas universidades, escribieron sus textos, los que hacían obligatorios para los alumnos de sus cursos, con lo que en alguna medida aseguraban compradores cada trimestre. En España, G. Ceballos publica "*Elementos de Entomología General*" (1945, 251 pp.), posiblemente el primer texto en español. En Sudamérica, la producción ha sido notablemente menor. La necesidad fue suplida con textos europeos y norteamericanos. En Argentina, Brasil y Perú aparecen en los años 50, o antes, algunos textos principalmente sobre insectos perjudiciales. En Chile, esta producción es aún más tardía. C.E. Porter anuncia en 1914, en *Anales de Entomología Aplicada* N° 1, el "*Manual de Entomología Agrícola*", pero sólo alcanza a publicar 9 pequeños volúmenes de "*Anales de Zoología Aplicada*", material extremadamente escaso en la actualidad. En la forma de apuntes universitarios, circulan los "*Apuntes de Zoología*" (ca. 1940, 260 pp.), del Dr. Alberto Graff Marín para Agronomía de la Universidad de Chile, y los de "*Zoología Agrícola de Chile*" (1947, 297 pp.), del Ing. Agr. Gabriel Olalquiaga F., para Agronomía de la Universidad de Chile. Es tal vez el apunte de M. Etcheverry y J. Herrera "*Curso Teórico-Práctico de Entomología*" (1972, 385 pp.), destinado a sus alumnos de pedagogía, el primer texto en Chile sobre esta materia. Desafortunadamente, como era propio de ese tiempo, fue impreso

en forma de apuntes y ordenado en 24 sesiones de laboratorio, correspondientes a los cursos que los autores impartían. Esta ordenación le quitó, lamentablemente, el carácter de texto general, por lo que no fue usado en otras universidades ni en otras carreras. Posteriormente, L.E. Peña publica *“Introducción a los Insectos de Chile”* (1986, 254 pp.), dirigido a los estudiantes y aficionados a los insectos. Su principal propósito fue facilitar la identificación de los insectos para su ubicación en las colecciones.

En 1988, aparece la importante obra de R.H. González *“Insectos y Acaros de Importancia Agrícola y Cuarentenaria en Chile”* (310 pp.). Destinada a estudiantes de agronomía y a profesionales en control de insectos. En 1994, se publica la obra en 2 volúmenes de J.N. Artigas *“Entomología Económica”* (2.076 pp.), profusamente ilustrada, cuyo destino es ser una obra de consulta, más propia de bibliotecas y anaqueles de profesionales que un texto de estudio de fácil manipulación y transporte. A pesar que esta obra incluye un significativo tratamiento de historia de la entomología en Chile, entomología general (anatomía, morfología y desarrollo), ecología, poblaciones y taxonomía, el grueso de los temas corresponde a morfología y biología de las especies de insectos dañinos a la agricultura, los forestales y, los de interés médico y veterinario. En 2000, aparece el libro de Jaime Apablaza H., *“Introducción a la Entomología General y Aplicada”* (339 pp.), con énfasis en la parte agrícola. En 2000, el Dr. A. O. Angulo, termina una página web (proyecto docencia U. de Concepción), que titula “Entomología General Chilena”, que incluye un *“Libro de Entomología”* (71 pp.); entre otras informaciones incluye el primer Libro Rojo de insectos chilenos ([www.udec.cl/entomología](http://www.udec.cl/entomologia)). Faltaba entonces, un texto destinado a los estudiantes de entomología de pre y post-grado, que tratara a los insectos desde la perspectiva de organismos interactuantes, con énfasis en su estructura y función, su biología, su integración al medio ambiente y su relación con el hombre.

Esta necesidad es suplida por este excelente libro póstumo del Profesor Haroldo Toro, titulado *“Biología de Insectos”*. Como su título anuncia, es fundamentalmente un texto y está destinado a estudiantes, aunque la profundidad de la información, así como su abundancia, otorgará apoyo frecuente a los profesionales.

El Profesor Toro ha dividido su texto en 17 capítulos, número muy

adecuado para ajustarse a las 16 semanas de clases que tienen en Chile los semestres universitarios. Introduce al estudiante en el capítulo 1, en la estructura general de los insectos, le da la información necesaria que le permite compenetrarse de su espectacular diversidad, de donde logran ese éxito biológico que los hace ocupar todos los nichos, en todas las circunstancias; el estudio detallado de sus partes permite entender esta capacidad. En los capítulos 4-7 informa a sus lectores de las funciones que permiten a los insectos usar el medio como una poderosa arma competitiva que les permite tener el éxito biológico que los caracteriza. La capacidad del autor para explicar en términos sencillos mecanismos tan complejos como el caminar de una oruga o los movimientos de las patas de los insectos terrestres, sin recurrir a pesada terminología mecánica, lo acercan al lector, que seguirá con interés el tema. A lo largo de la explicación de formas y mecanismos, va incluyendo de manera suave y amena el punto de vista adaptativo, lo que obliga al lector a mantener, en forma permanente, una visión global sobre el resto de los animales.

El Profesor Toro fue un estudioso de la vida de las abejas (Apoidea), su comportamiento social, su relación con las plantas y las condiciones del medio. No es extraño, por eso, que en el capítulo 7, haga una discusión del mayor interés sobre sistema neurosensorial, mecano, fono, foto y quimiorreceptores, visión y otros receptores, incluidas interesantes consideraciones sobre feromonas. Del mismo modo, aprendizaje y memoria son tratados con especial dedicación.

Los que tuvimos la suerte de conocerlo en acción, lo recordamos de pie en los Congresos de Entomología de Chile, haciéndose y haciéndonos preguntas para entender el acercamiento de los sexos y la utilidad de complejos comportamientos observados por él en apoídeos y comunicados en el momento. Algunas de sus inquietudes quedan expuestas en el capítulo 8 cuando se refiere a la atracción en la reproducción biparental. En el capítulo 11 expone las relaciones insecto-planta (entomofilia), tema en el que tenía destacada experiencia, obtenida de sus abundantes observaciones en terreno y en laboratorio. Se nota en este capítulo que la limitación de espacio fue un doloroso corsé para su deseo de compartir las experiencias recordadas. El capítulo 12 contiene variados temas, desde comportamiento social hasta formación de castas, desde defensa hasta relación de parentesco y evolución del comportamiento. Termina el capítulo con excelentes descripciones de

selección generacional y relación de parentesco en haplodiploidía, que ilustra con cuadros numéricos y ejemplifica con el caso de los isópteros. En este capítulo terminan los temas de entomología general. En los tres capítulos siguientes, el Profesor Toro expone temas aplicados, los que inicia con "*Los Insectos como Plaga*", donde incluye un listado de 72 especies ordenadas en 13 cultivos, procedente de autores anteriores, lo que se justifica como un resumen necesario para los usuarios a quienes este texto está destinado, dado el agobiante lenguaje técnico usado por los autores precedentes. Incluye, además, observaciones sobre los tóxicos que los insectos pueden introducir en el hombre, donde la conocida especialidad del autor, agrega especial confianza a sus aseveraciones. Esta segunda parte del libro finaliza con dos capítulos (14 y 15), donde incluye una extensa exposición sobre control biológico y una menor sobre control químico, dimensionadas adecuadamente para que el lector, que está interesado en ellas sólo porque involucran a los insectos, reconozca una materia que para otros es una especialidad. Dentro de la brevedad del tratamiento (23 páginas del manuscrito), logra dar una idea bien fundamentada sobre los principios de estas disciplinas, las que expone adecuadamente ilustradas con ejemplos nacionales y mundiales. El capítulo 15 está destinado a los insectos como recurso humano, tema frecuentemente tratado por autores en libros de circulación internacional. Los tres ejemplos usados por el Profesor Toro: Conchuela de la Laca, Gusano de la Seda y Abeja de Miel, esta última tratada más extensamente, a nuestro entender se justifican dentro de la línea general del texto, aunque encontramos que faltan ejemplos propios de Chile, país que el autor conocía en detalle, en especial sus apoideos, algunos de los cuales han sido conocidos por su aporte alimenticio a nuestros nativos. Los dos últimos capítulos (16 y 17), están destinados a sistemática y taxonomía. En el primero, fundamenta los grupos taxonómicos de los insectos, sus relaciones filogenéticas y el uso internacional de normas de nomenclatura; lo que expone, en el siguiente capítulo, al presentar los principales órdenes de insectos, ilustrando cada uno con algunas de las familias más conocidas. Para cada orden y familia, incluye excelentes definiciones y diagnosis, aunque se mantiene en el nivel ilustrativo general de la obra. Algunos órdenes, como Heteroptera, Auchenorrhyncha y Sternorrhyncha, Coleoptera, Diptera e Hymenoptera, van premunidos de una clave sencilla para las familias más comunes.

Termina la parte expositiva del libro, con un glosario de aproximadamente 300 términos usados en entomología, lo que constituye una importante ayuda para las personas que no tienen fácil acceso a diccionarios zoológicos o entomológicos (en inglés), de uso frecuente entre los especialistas. Incluir en este glosario la etimología de cada palabra es una fineza que los lectores apreciarán.

El libro está bien ilustrado, de manera que la lectura se ve facilitada por las figuras explicativas. Tal vez, hubiésemos preferido que la nomenclatura alar de Diptera siguiera a J.F. MacAlpine (1981), en lugar del antiguo sistema de nominación numeral consecutiva.

La Bibliografía es especialmente extensa y muestra el excelente apoyo de literatura entomológica que siempre le conocimos al Profesor Toro.

Este texto es una obra que tenía un lugar reservado en Chile y en el mundo hispanoparlante. Con seguridad será preferida por muchos docentes y alumnos universitarios que tienen a esta disciplina en sus currículos. De igual modo, tendrá señalada acogida en el extenso grupo de personas del mundo hispanoparlante, que hacen de la actividad entomológica una disciplina paralela de su quehacer profesional. Mi experiencia en docencia entomológica, por casi cincuenta años en la Universidad de Concepción de Chile, y el haber publicado libros sobre el tema, me autoriza para augurar al texto "*Biología de Insectos*" del Profesor Toro, una excelente acogida. Su publicación significará, además, un merecido homenaje a su memoria, a la formación y fidelidad de sus colaboradores y ex alumnos, y a la Pontificia Universidad Católica de Valparaíso que le proporcionó el medio intelectual, físico y humano para que su libro terminara impreso y en circulación.

DR. JORGE N. ARTIGAS, PH.D.
Profesor Emérito
Universidad de Concepción

2 de Mayo de 2003

PREFACIO

De acuerdo al conocimiento actual que se tiene sobre los diferentes grupos de seres vivos, es indiscutible que debido al gran número de especies de la clase Insecta, ésta juega un rol fundamental en la biodiversidad animal y en las interacciones que se establecen tanto con el medio biótico como con el abiótico. Es por esa razón principal, que se pueden desarrollar innumerables argumentos para justificar un texto sobre la biología de los insectos, que sirva de apoyo a estudiantes de Universidades e Institutos de Educación Superior, con carreras biológicas o afines.

Existen en nuestro medio varios textos de Entomología, preparados por autores chilenos, dirigidos hacia la Entomología Aplicada, identificación de taxa o presentación en láminas o hermosos dibujos, quedando un vacío sobre un libro que ponga a disposición de los estudiantes la comprensión biológica de los insectos, su integración con el medio ambiente y las interacciones con el hombre, desde un punto de vista morfofuncional y neodarwinista. Este es el nicho que intentan ocupar los autores, basándose en una larga experiencia docente y gran cantidad de bibliografía consultada.

El primer capítulo trata del éxito evolutivo del grupo y la organización del patrón estructural basado en el exoesqueleto. El capítulo 2 está relacionado con el análisis mecánico de los distintos tipos de locomoción, tanto de tipo terrestre como acuática y aérea. Los capítulos 3 y 4 tienen que ver con tipos de alimentación, especialización de armadu-

ras bucales, captura de las presas y la diversidad de aparatos digestivos. Los siguientes capítulos, 6 y 7, están relacionados con otros sistemas orgánicos y sus respectivas funciones, de esta manera se presentan los aparatos respiratorios adaptados a diferentes medios, aparato circulatorio, aparato excretor, sistema nervioso central, órganos sensoriales y homeostasis, cuerpo graso. Un capítulo muy especial, el número 8, se dedicó a la reproducción pensando en la importancia de los sistemas reproductivos y los alcances evolutivos que acarrea este momento tan importante en la vida de una especie. En el capítulo 9 se presenta la relación entre el desarrollo postembrionario de los insectos y las condiciones ambientales. El capítulo 10 está dedicado a discutir la relación entre el éxito del grupo y los distintos sistemas defensivos contra depredadores, parásitos y otros agentes biológicos del medio en que se desenvuelven. El capítulo 11 presenta el rol ecológico de los insectos polinizadores y las consecuencias evolutivas de la polinización. La sociabilidad es una importante adquisición en la evolución de los insectos, el tema se desarrolla en el capítulo 12. En los siguientes 3 capítulos se ha buscado relacionar algunos temas con el hombre, como el uso del concepto de plagas, el control de ellas y la utilización de los insectos como recurso. Finalmente, los capítulos 16 y 17 presentan el aspecto teórico de la relación de parentesco entre insectos, a través de los principios de la Sistemática Filogenética, y se entrega una visión de la taxonomía del grupo enfocada, principalmente, a los Ordenes presentes en Chile y a las familias que son más frecuentes en nuestro país.

Esta es la obra póstuma del primer autor, quien dedicó largos años a escribir y documentar este texto para los alumnos de la Pontificia Universidad Católica de Valparaíso. La Sra. Carmen Tobar, dibujante científico, con gran dedicación, realizó los esquemas y dibujos que se encuentran en él. El profesor Toro me encargó, personalmente, que terminara su trabajo, por lo que he completado algunos capítulos, corregido los detalles y dirigido las fases finales del libro, esperando reflejar sus ideas.

Agradezco a las personas que hicieron que este texto pudiera ser publicado, como eran los deseos del Profesor Haroldo Toro. Particular-

mente, al Vicerrector de Asuntos Docentes y Estudiantiles de la Pontificia Universidad Católica de Valparaíso, Dr. Enrique Montenegro, quien apoyó personalmente nuestra postulación al Concurso de Publicaciones de la Universidad. A la Dra. Luisa Ruz, que siempre facilitó su biblioteca personal durante la confección del escrito. A la Dra. Fresia Rojas, que aportó información no publicada sobre el Orden Trichoptera y proporcionó bibliografía para el último capítulo. También a la alumna Daniela Ruiz, de la Carrera de Biólogo, que desinteresadamente se comprometió con este trabajo, realizando algunos aportes logísticos importantes. Gracias para nuestro ex alumno Ingeniero Agrónomo Marco Riveros Brondi, quien con mucha dedicación participó en la revisión y corrección del manuscrito.

ELIZABETH CHIAPPA T.

Capítulo 1

INTRODUCCIÓN

La espectacular diversidad y abundancia alcanzada por los animales del phylum Arthropoda logra en las especies de la clase Insecta su mejor expresión. Se conocen alrededor de un millón de especies de insectos, lo que representa un número semejante a tres veces el resto de los animales juntos. Se ha planteado que las especies de insectos puedan alcanzar una cifra entre 10 a 30 millones.

Esta enorme diversidad y la mantención de un modelo estructural muy constante, estimulan a hacer una primera aproximación del grupo, considerando procesos evolutivos conducentes a especiación, tales como posibilidades de variación, aislación geográfica y compatibilidad ecológica, tratando de comprender un éxito evolutivo de esa magnitud, cuando se le compara con otros grupos de animales, tales como cordados, esponjas, anélidos, etc.

Estimando, en líneas generales, la variación como un fenómeno dependiente de mutaciones y recombinaciones, se plantea una relación muy directa entre alta prolificidad, proveniente de reproducción sexuada, con mayores posibilidades de variación.

En la estimación de la prolificidad es necesario tener en cuenta a lo menos tres factores:

- cantidad de descendencia
- tiempo que demoran los individuos en su desarrollo de huevo a adulto
- cantidad de hembras resultantes.

El primero de ellos está determinado por los dos últimos, ya que una hembra que alcance el estado adulto puede dar nueva descendencia. Por otra parte, es evidente que los machos no contribuyen a aumentar la prolificidad y, la proporción en que ellos aparezcan, no es significativa en este aspecto.

Los insectos, como grupo, responden ante el factor prolificidad, sobrepasando en muchos casos cualquier expectativa que uno pueda imaginar. Se puede tener una idea general de su capacidad reproductiva calculando lo que sucede con la pequeña mosca del género ***Drosophila***, tan conocida por los genetistas.

La crianza de ***Drosophila***, en condiciones ideales, indica que el período de huevo a adulto demora 12 a 14 días y que cada hembra coloca en promedio 100 huevos. Como la determinación de sexos se realiza de manera semejante a la del hombre, se puede suponer que la mitad de los individuos que nacen son machos y la otra mitad hembras; si sobreviven y se reproducen todos los individuos que nacen, a partir de una primera hembra fecundada resultaría que:

N° de hembras	N° de días	Hijas hembras	Hijos machos
1	14	50	50
50	28	2.500	2.500
2.500	42	125.000	125.000
125.000	56	12.000.000 de ejemplares!!!!	

Se ha hecho el cálculo de lo que ocurriría al cabo de un año, resultando cifras tan altas que aparecen casi incomprensibles, por ello se ha preferido expresar el resultado en volumen, pensando en que los ejemplares se juntaran en una esfera bien compactados. El diámetro calculado para esta esfera es semejante a la distancia entre la Tierra y el Sol!!!!.

Sin embargo, es necesario tener presente que hay numerosas especies de insectos, que por reproducción partenogenética producen solamente hembras y, por lo tanto, su prolificidad aumenta extraordinariamente, así como hay otros que disminuyen notablemente el número de descendientes por mayor inversión energética en las crías o mejor cui-

dado de ellas o por mantener los huevos en el cuerpo de la madre por tiempo más largo.

Drosophila no es un caso particularmente excepcional, ya que existen cifras de densidad poblacional, en algunas especies, que sobrepasan la imaginación, tanto a nivel de estados juveniles como de adultos.

Años atrás, se colectó en el oeste de Anatolia, 6.000 toneladas de huevos y 11.000 toneladas de langostas adultas, lo que representa aproximadamente 18.000 billones de huevos y 88.000 millones de langostas. De acuerdo a cálculos bien fundados se estimaba, en los Estados Malayos Federados, que una manga de langostas incluía más de un millón de ejemplares y que en un año fueron destruidas aproximadamente 10.000 mangas. La mosca común muestra también densidades muy altas en buenas condiciones ambientales; observaciones hechas en estiércol amontonado, muestran 10.000 larvas por 8 kg de estiércol. Posiblemente, las hormigas excedan en cuanto a número de individuos a la mayoría de los insectos y probablemente también, los áfidos (pulgones de las plantas) tengan las más altas velocidades de reproducción, gracias a mecanismos que originan solamente hembras; tanto así, que varias veces se ha calculado el corto tiempo que demorarían en cubrir la Tierra, si no fuesen controlados por un gran número de parásitos y depredadores.

Estas altas densidades poblacionales y extraordinaria prolificidad dan excelentes posibilidades para la variabilidad necesaria en un proceso evolutivo.

La capacidad de aislación geográfica en un sistema de especiación alopátrica (en que hay separación espacial de poblaciones), depende primariamente de factores externos a las especies. Se trata de aparición de barreras que interrumpen el flujo génico entre dos grupos de poblaciones (= **vicarianza**), o que separan pequeñas poblaciones periféricas marginales por aislados periféricos, hasta que la divergencia entre ellas origine nuevas especies (= **especiación**).

La eficiencia de la barrera depende también de las características propias de los individuos, ya que los de mayor movilidad pueden sobrepasar obstáculos que son efectivos para otras especies menos vágiles.

La mayoría de los sistemas de especiación propuestos, plantean el

desarrollo de grupos de insectos estrechamente emparentados en un área geográfica más o menos restringida. El aumento de rango geográfico de las nuevas especies depende, posteriormente, de sus mecanismos de dispersión poblacional para alcanzar los territorios y ambientes que su distinta condición les permite aprovechar.

Las especies de insectos aparecen particularmente bien dotados en cuanto a presentar buenos mecanismos de dispersión en distintas etapas de su vida. La dispersión en etapa de huevo es realizada por algunos de tamaño pequeño, o de escasa movilidad durante el estado adulto, éstas especies fijan sus huevos a individuos más vágiles. Se conocen, también, numerosas especies cuyos estados juveniles son dispersados pasivamente, ya sea por el viento, agua u otros animales. Algunas pequeñas larvas de mariposas tejen un hilo de seda y se dejan colgar para ser arrastradas por un viento fuerte, pequeños Mallophaga (piojos comedores de pelos o plumas) se fijan a algunas moscas (Hippoboscidae) para ser llevados a un nuevo huésped. Los pequeños juveniles de coleópteros de la familia Meloidae (llamados triungulinas), y de la familia Rhipiphoridae, se adhieren al cuerpo de las abejas y avispas para ser transportados.

En insectos adultos, los mecanismos de dispersión incluyen tanto transporte pasivo como desplazamiento activo. El primer sistema es usado principalmente por especies pequeñas o de escasa movilidad, mientras que aquellas que usan el transporte activo pueden lograr alta eficiencia con especializados mecanismos de locomoción.

El viento desplaza con facilidad insectos voladores pequeños, como áfidos y zancudos. Por supuesto que vientos fuertes pueden acarrear a grandes distancias un gran número de especies de cualquier tamaño, ya que los insectos son livianos y resisten bien el transporte por aire.

Algunas especies no voladoras se fijan a otras que sí lo son, para ser acarreadas. Este fenómeno llamado **foresis** persigue, en ocasiones, objetivos que van más allá de la dispersión como, por ejemplo, búsqueda de alimento o encuentro de un nuevo huésped.

La locomoción activa, tanto por marcha sobre un substrato, como por natación o vuelo, juega un rol de primera magnitud si se considera como medio de dispersión. Mientras que para algunas especies la propia capacidad de desplazamiento les permite ocupar un área geográfi-

ca extensa, de manera que su distribución sólo se encuentra limitada por condiciones ecológicas, otras con menores posibilidades de movilidad, se ubican en áreas más restringidas.

La compatibilidad ecológica de un grupo se puede considerar como dependiente de la eficiencia del patrón estructural funcional frente a las exigencias del medio ambiente, o se puede apreciar en sus resultados, por la presencia de organizaciones derivadas del patrón básico en una mayor o menor diversidad de medios.

La eficiencia del patrón estructural es tratada, en sus líneas generales, en varios de los capítulos siguientes, de modo que en esta primera aproximación sólo nos referiremos brevemente a la diversidad de medios que han podido ser ocupados.

Los insectos básicamente desarrollan su vida en el medio aéreo, aunque existen muchas especies dulceacuícolas, principalmente en estado juvenil.

Numerosas especies hipógeas llevan a cabo parte o todo su ciclo vital en cavidades naturales, en túneles que ellos mismos excavan o en la tierra donde encuentran su alimento. Las larvas comedoras de raíces de varios coleópteros son muy conocidas por los daños que causan a la agricultura, lo mismo ocurre con algunos juveniles de *Stenorrhyncha*. El medio subterráneo favorece especialmente a las formas inmaduras brindándoles una mayor estabilidad y protección; sin embargo existen varios grupos de parainsectos e insectos primitivos, cuyos adultos llevan casi siempre vida hipógea (especies de *Collembola*, *Protura*, *Diplura*).

La gran mayoría de los insectos son epígeos, se les observa caminar sobre el suelo, entre la hojarasca, bajo las piedras de la alta cordillera, en los desiertos y trópicos; a veces donde no hay otra formas de vida animal, siempre es posible encontrar insectos.

En relación a la vegetación, se les puede encontrar desde las raíces hasta las copas más altas de los árboles, no sólo por fuera del vegetal, sino bajo la corteza o perforando los troncos leñosos, alimentándose de todo lo que la planta puede proporcionar tanto en tejidos vivos como muertos, secreciones o líquidos circulantes.

El cuerpo de los animales es un ambiente favorable para varias especies, siendo muy conocidos los piojos, pulgas y mosquitos que se ali-

mentan de la sangre de vertebrados. Ciertas formas juveniles (más raramente adultos), pueden ser parásitos internos, no sólo de otros animales mayores, sino también de otros insectos. Algunos de ellos se consideran de especial utilidad en agricultura por ayudar a controlar especies que compiten con el hombre en su alimentación. Varias larvas de moscas causan daños en el ganado y en el hombre, viviendo en el tracto digestivo, senos frontales o, simplemente, en heridas o bajo la piel.

El estiércol y los cadáveres de animales son buenos medios donde los insectos encuentran alimentación y buenas condiciones de protección para su desarrollo. A decir verdad, una descripción más completa de los medios colonizados por los insectos es tan larga, que resulta más fácil decir qué medios no han sido ocupados por ellos: corresponden, con algunas excepciones, a los casquetes polares y al medio marino, que sólo escasas especies han podido colonizar.

Sin tener espacio para anotar los numerosos casos, en que especies particulares se adaptan a ambientes sorprendentemente extraños, estériles para otras formas de vida, como el petróleo, una solución de formalina, altas temperaturas de aguas termales etc., la visión general expuesta muestra con claridad las posibilidades de compatibilidad ecológica del patrón morfofuncional de los insectos. Estas posibilidades se han mantenido ya por más de 300 millones de años, lapso en el cual han desaparecido varios otros grupos de seres vivos, sin embargo, el tiempo no parece haber presentado problemas insolubles a los insectos los que, aparentemente, podrán mantenerse por muchos años más, a pesar de grandes cambios que ocurran en el medio.

ORGANIZACIÓN BÁSICA

El cuerpo se encuentra organizado de manera semejante a Annelida, en cuanto a disposición cilíndrica segmentada y tagmatización corporal, pero fuertemente modificado y definido por la rigidez del tegumento, lo que permite estructuras y funcionamiento grandemente diferentes a los que presentan los animales de cuerpo blando.

El esqueleto hidrostático de los Annelida es reemplazado en Insecta y en los demás Arthropoda por un exosqueleto, que resulta como un producto del tegumento endurecido. Con esta disposición se consigue una forma corporal más constante, desarrollo de patas que levantan

el cuerpo del suelo, áreas de inserción muscular localizadas y movimientos basados, fundamentalmente, en acción de palancas y no en presión hidráulica como sucede en animales de cuerpo blando.

Si bien los organismos deformables presentan algunas ventajas interesantes en cuanto a acomodarse con facilidad en los espacios disponibles en el medio, la constancia de las formas permite, en cambio, el desarrollo de estructuras más eficientes y complejas, lo que es especialmente importante en aquellos órganos cuyas relaciones espaciales deben mantenerse para un buen funcionamiento.

La disposición externa del esqueleto favorece, de manera muy especial, la mantención de formas por la constitución de cápsulas rígidas; esta circunstancia es particularmente notable en la cápsula cefálica y esqueleto torácico que muestran gran rigidez en insectos. Tal disposición si bien se presenta, en cierto modo, en varias otras especies de animales (mamíferos inclusive), es marcadamente más acentuada en insectos, demostrando la importancia de mantener relaciones espaciales constantes no sólo en la cabeza, sino también en el tórax que se observa altamente especializado en locomoción.

El desarrollo de patas tiene cuando menos tres consecuencias trascendentales:

- disminuir el roce donde no es necesario para el desplazamiento
- aumentar el roce en puntos definidos para lograr una mayor eficiencia en la acción sobre el medio y
- aprovechar el aumento de velocidad generado por desplazamientos angulares.

Las áreas de inserción muscular localizada permiten que las fuerzas se ejerzan en puntos precisos, donde son más eficientes, y no en áreas extensas, como sucede en animales de esqueleto blando donde hay aparición de componentes laterales, que representan pérdida de energía. Estas últimas, aunque generan un mayor gasto energético, debido a que el brazo de la resistencia (y) es casi siempre enormemente más largo que el brazo de la potencia (x), permiten un aumento en la velocidad por desplazamiento angular, como puede advertirse en la observación de las articulaciones de los segmentos largos de las patas (Fig. 1-1).

Desde el punto de vista mecánico, el exosqueleto rígido ofrece venta-

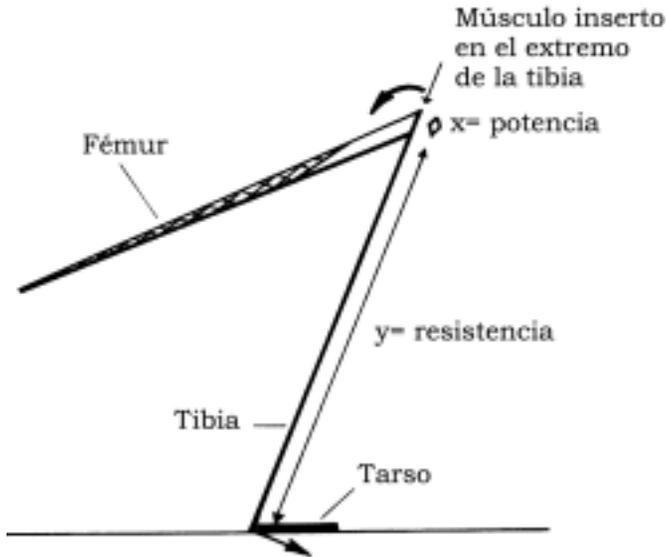


Figura 1-1. Esquema de pata posterior de langosta mostrando la longitud de los brazos de la palanca femoro-tibial (Redibujado de Chapman, 1979).

jas evidentes frente a un endosqueleto. Considerando para ambos sistemas la misma cantidad y calidad de materiales, el exosqueleto es igualmente resistente a las fuerzas de compresión y tracción, pero su capacidad de resistencia frente a fuerzas de flexión es apreciablemente mayor, ya que ello depende del tamaño de la sección que se opone a la fuerza (Fig. 1-2).

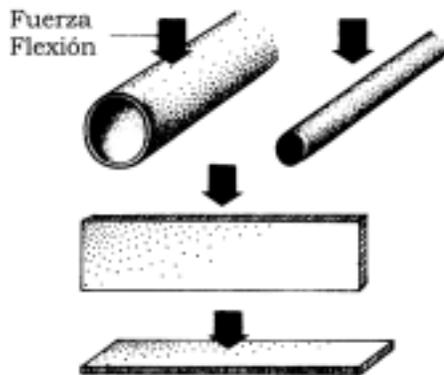


Figura 1-2. La resistencia a la flexión depende de la sección que se opone a la fuerza, como se advierte en la comparación del cilindro hueco con el compacto o entre las láminas. Explicación en el texto (Original).

ejemplo); sin embargo, la mayor eficiencia tiene una limitación de tamaño pues resulta que para poder crecer, el insecto debe mudar su esqueleto, ya que éste no crece junto al aumento de otros tejidos que experimenta el cuerpo durante su desarrollo. Tal circunstancia lo deja desprovisto de sostén durante el cambio de esqueleto, lo que es un factor limitante de tamaño; si hubiese una masa músculo-visceral grande, ella aplastaría al individuo contra el substrato, desorganizando su estructura e impidiendo la adecuada formación de nuevas estructuras rígidas de soporte.

CUBIERTA CORPORAL

La doble función de la cubierta corporal, de sistema tegumentario y esquelético, requiere de una organización compleja que permita responder a las múltiples exigencias del medio. La mayoría de las propiedades de la cubierta corporal son llevadas a cabo por la cutícula, que aparece como un producto de las células epidérmicas. Su estudio centra permanentemente el interés de numerosos investigadores que tratan de conocer sus características o de aplicar el conocimiento con fines prácticos, particularmente, en relación con insecticidas o con la capacidad de retención de agua de los insectos.

CUTÍCULA

Las observaciones realizadas con microscopía de luz han mostrado la existencia de dos capas en la cutícula, que responden preferentemente a funciones distintas. La más externa ha sido llamada **epicutícula** y está relacionada fundamentalmente con la mantención del medio químico del insecto, mientras que la interna es la **procutícula**, responsable de la mayoría de las características mecánicas del tegumento y tiene un rol esquelético predominante (Fig. 1-3).

La microscopía electrónica ha mostrado la naturaleza compleja de la epicutícula, que, aunque muy delgada en relación a la procutícula (uno de los valores más frecuentes es de 1 micrón), está formada por varias láminas cuya heterogeneidad parece favorecer su función. La impermeabilidad relativa necesaria se logra mediante un conjunto de barreras especializadas que reducen la pérdida de agua interna a valores mínimos dentro del Reino Animal y proporcionan protección eficiente contra el ingreso de microorganismos.

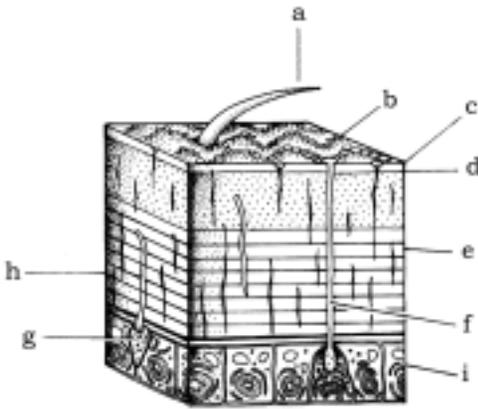


Figura 1-3. Diagrama de la estructura del tegumento de un insecto, mostrando una estratificación heterogénea que responde a distintas exigencias del medio: a) seta, b) cemento, c) cuticulina, d) epicutícula, e) exocutícula, f) poro/canal de la cera, g) glándula dérmica, h) endocutícula, i) membrana basal (Original).

Aunque la composición química es variable entre las especies, la secuencia de deposición de los distintos componentes resulta mejor conocida. En la formación, la superficie de la epidermis, que se encuentra entonces cubierta con vellosidades, origina placas de una proteína, la **cuticulina**, que se extienden horizontalmente hasta fusionarse en una capa continua. Por debajo de la cuticulina, se deposita una capa de proteína epicuticular formada por secreción de la superficie apical celular. Esta última capa es penetrada por finos canales que terminan en la superficie de la lámina de cuticulina y forman, externamente, la capa de cera superficial de los insectos.

El rol funcional de la cuticulina es apreciable en cuanto a:

- **permeabilidad**, permitiendo selectivamente el paso de algunas sustancias, que digieren parcialmente la procutícula durante el proceso de la muda, e impidiendo el paso de otras
- **determinación de tamaño corporal**, dada la no elasticidad de las capas proteicas, el tamaño alcanzado por cada estado juvenil es determinado por su extensión
- características de **diseño superficial**, en cuanto a microesculpido, micropelos, etc.,
- algunas **características de superficie**, por servir de soporte a otras capas.

La cera, químicamente compleja, tiene algún rol en la comunicación química de los insectos, defensa, control de temperatura, etc. Pero su función primaria reside en sus propiedades de impermeabilizante, como

es evidenciado por la rápida desecación que sufren los ejemplares cuando esta capa es removida por abrasivos o por medios químicos.

En varias especies de insectos, la secreción de glándulas dérmicas forma aún más externamente una capa de cemento, que corresponde químicamente a una mezcla de materiales la mejor idea que se puede tener de ella es a través de la laca, que corresponde básicamente a cemento puro (usada en barnices y secretada por una "conchuela"). Generalmente, este material desempeña un papel protector, pero también puede servir como reserva de lípidos, o redistribuidor de ceras para especies como las baratas (Blattodea), por ejemplo, que se encuentran frecuentemente expuestas a la acción abrasiva del medio.

La procutícula forma la mayor parte de la cutícula de los insectos; su espesor y dureza muestran un alto grado de variación principalmente en relación a las funciones mecánicas que realizan las distintas partes del cuerpo.

Parece ser que los filamentos de quitina son los responsables primarios de las propiedades de tensión de cutículas altamente plásticas, mientras que ellos no parecen contribuir mayormente en las cutículas rígidas, donde la resistencia a la tensión es efectuada por una matriz proteica altamente estabilizada. En cutículas de rigidez intermedia, como en las partes duras del esqueleto torácico de una langosta, generalmente la parte más externa de la procutícula (**exocutícula**) presenta principalmente matriz estabilizada, mientras la más interna (**endocutícula**), más plástica, depende más de filamentos quitinosos en sus características.

La quitina es un polisacárido nitrogenado, consistente en residuos de acetil-glucosamina polimerizados en largas cadenas no ramificadas (Fig. 1-4) formando microfibrillas principalmente helicoidales que corren preferentemente en forma paralela a la superficie, pero en diferentes direcciones (Fig.1-5); la quitina junto con varias proteínas son los constituyentes principales de la procutícula.

La clave de las propiedades mecánicas de estos materiales fibrosos reside en su naturaleza y su disposición paralela, para formar estructuras a modo de cuerdas, cuya flexibilidad se debe a la capacidad de las fibras de deslizarse una a lo largo de la otra.

Las proteínas parecen ser formadas en la epidermis o en otras partes

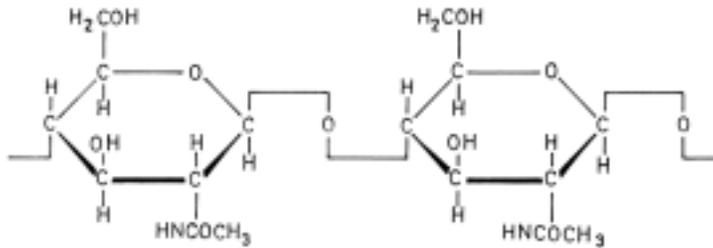


Figura 1-4. Composición química de la quitina formada por moléculas de acetilglucosamina unidas en largas cadenas.

del organismo y transportadas posteriormente por la sangre. Su escaso contenido de agua demuestra una muy estrecha unión molecular, resultando semejantes a proteínas cristalizadas. Esta estrecha disposición molecular constituye una barrera efectiva de difusión, especialmente para las grandes moléculas proteicas. Las barreras se hacen, por cierto, más efectivas en proteínas esclerosadas.

Las diferencias de las proteínas cuticulares en sus niveles estructurales y químicos no son grandes, pero hay importantes diferencias en las propiedades mecánicas de la cutícula, debido principalmente a:

- largo y organización de las microfibrillas de quitina
- interrelaciones entre las proteínas y la quitina
- tipos de proteínas que intervienen e
- interacciones entre proteínas.

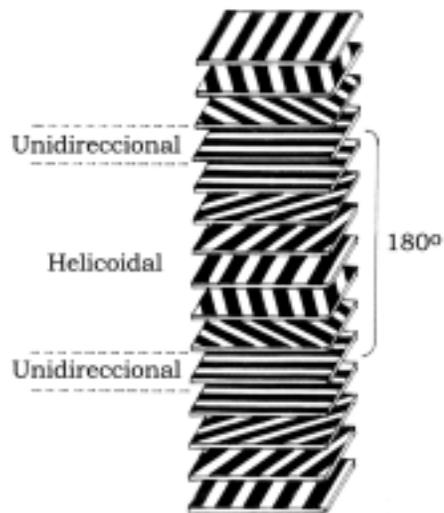


Figura 1-5. Se muestra la disposición de las capas de quitina que se orientan paralelas a la superficie, pero en distintas direcciones (Modificado de Wainwright *et al.*, 1980).

La calidad de las proteínas puede ser influida por cambios ambientales a través de respuestas que pueden dar a ellos las células epidérmicas. De este modo, la epidermis tiene la capacidad de regulación de la calidad de la cutícula.

La dureza de la cutícula o grado de **esclerotización** depende del número de enlaces entre las proteínas, estos se producen mediante moléculas de ortoquinonas derivadas de la tirosina (lo que justifica el aumento de concentración de tirosina antes de la muda de un insecto). El proceso tiende a dejar un residuo oscuro, cuyos compuestos provocan el oscurecimiento de la cutícula, proceso denominado **tanización**.

Lo anterior explica que cuando uno observa ejemplares recién mudados de piel, ellos presentan color claro y tegumento flexible, mientras que el endurecimiento y oscurecimiento se advierten luego de algunas horas. Procesos o compuestos que actúan inhibiendo el metabolismo de la tirosina y derivados son objeto de estudios intensos con fines insecticidas.

Una de las proteínas mejor estudiadas es la **resilina**, que por sus propiedades elásticas, puede desempeñar varias funciones en insectos (ver capítulo 2 sobre locomoción). La resilina puede ser estirada o comprimida algunas veces su tamaño inicial y mantenerse así por un largo tiempo, pero cuando la fuerza de tensión es eliminada hay una recuperación inmediata al tamaño original. La elasticidad depende de mecanismos moleculares semejantes a los presentes en la goma, que hacen posible que una pelota rebote contra el suelo. En términos de energía esta propiedad significa que la energía cinética puede ser almacenada como energía potencial y liberada posteriormente de nuevo como energía cinética. Tal circunstancia hace que la resilina sea particularmente utilizada en funciones relacionadas con locomoción o donde se requiera elasticidad del tegumento.

Áreas cuticulares menos esclerosadas, con aspecto membranoso, se presentan en varias regiones del cuerpo de los insectos que necesitan de un cierto grado de flexibilidad, correspondiendo principalmente a áreas intersegmentarias o a partes de apéndices. Opuestamente, la mayor rigidez se encuentra en zonas de inserción muscular, o en aquellas donde se requiere especial dureza, como es el caso de las mandíbulas, por ejemplo; estas últimas son capaces de rayar varias sustancias, perforar algunos metales, como plomo, cobre o sustancias

como plástico. El valor de cubierta protectora de tegumentos rígidos es relativo, ya que golpes o presiones son transmitidas sin absorción.

La dureza de la cutícula, aunque significa resistencia a presiones externas, no es exclusivamente responsable de las propiedades esqueléticas del tegumento. Mayor resistencia a la flexión se consigue por aparición de surcos, crestas o plegamientos, de la misma manera como se logra hacer rígida una lámina de zinc para techo (Fig. 1-6). Plegamientos profundos con sección en T son frecuentes en cabeza y tórax, tanto como sistemas de protección ante fuerzas externas como para resistir, sin deformaciones, las presiones generadas por la musculatura propia. Los pliegues se prolongan a veces en láminas angostas, que llegan a ponerse en contacto con otras áreas tegumentarias alejadas, mejorando aún más la resistencia; estas láminas unidas pueden llegar a formar una especie de esqueleto interno como sucede en la cabeza, con la estructura llamada tentorio (Fig.1-11), o con las invaginaciones del tagma torácico (Fig. 1-7).

Los pliegues de refuerzo se marcan en la superficie externa como líneas, que han sido llamadas suturas, desafortunadamente el mismo término ha sido usado para designar a líneas de flexibilidad y las de unión entre dos escleritos, de manera que el término resulta confuso desde el punto de vista funcional.

La cubierta corporal, organizada como armadura protectora, confiere a los insectos una resistencia mecánica de enorme importancia. Aunque son conocidas las ventajas del tegumento de los insectos, como los élitros para los coleópteros por ejemplo, a veces no se aprecia bien la resistencia que presenta el cuerpo de una pulga ante la acción que ejerce un mamífero al rascarse; ello significa la aplicación de una enorme fuerza por unidad de superficie que es resistida por el insecto sin sufrir, por lo general, daños irreparables.

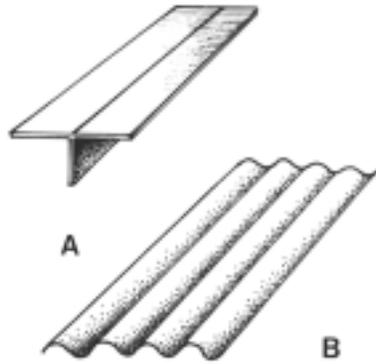


Figura 1-6. Plegamientos tegumentarios que aumentan la resistencia a la flexión perpendicularmente a su propia dirección; A: en forma de surco, B: formando láminas en T (Original).

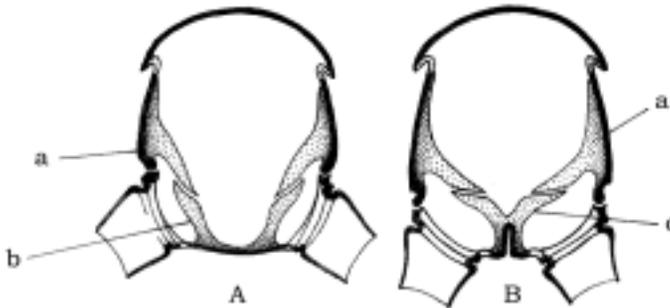


Figura 1-7. Estructuras esqueléticas internas en el tórax uniendo áreas pleurales y esternales (apófisis) que favorecen la conservación de las formas. A: el esternón abdominal no se invagina, B: la parte media del esternón abdominal invaginado, a) sutura pleural, b) apófisis esternal, c) furca esternal (Modificado de Snodgrass 1935).

Las características del tegumento tienden, por otra parte, a disminuir el roce cuando es necesario, ofreciendo una superficie muy lisa o fuertemente accidentada donde es preciso aumentarlo. En este sentido los lípidos de la epicutícula, probablemente, también juegan un rol importante.

La organización general de los insectos está, obviamente, en consonancia con una cubierta corporal tan particular, y es necesario observar y tratar de comprender esta relación en todos los sistemas y funciones básicas del animal, como se verá más adelante.

ESTRUCTURA CORPORAL: TAGMATIZACIÓN

Teniendo en cuenta una derivación a partir de un plan primitivo segmentado, el patrón estructural que diferencia a la clase Insecta de otros Arthropoda está organizado en base a tres tagmas:

- **tagma cefálico**, formado por lo menos por 4 segmentos,
- **tagma torácico**, formado por 3 segmentos, y un
- **tagma abdominal**, por 11 segmentos.

La base de esta organización de grupos de segmentos estrechamente asociados (= **tagmas**), es una división del trabajo fisiológico, logrando mayor especialización y eficiencia. En los insectos actuales, cuando

se presenta una segmentación externa, esta es claramente funcional y no se corresponde exactamente, por ejemplo, con la que presentan los Annelida. Una segmentación externa conspicua, con partes móviles, sólo se presenta en el abdomen, está totalmente ausente en la cabeza y, generalmente, es poco apreciable en el tórax, excepto por la existencia de apéndices.

CABEZA

Como en los demás animales de simetría bilateral, la parte anterior, por ser la primera en contacto con el medio, está relacionada con sensibilidad y captura de alimentos. También como en otros seres bilaterales, se observa una diferenciación de la cabeza, con desarrollo de receptores a distancia y de un sistema traductor e integrador de ubicación próxima a ellos. Este desarrollo y especialización es apreciablemente mayor que en otros grupos de artrópodos, como Crustacea o Arachnida, donde no hay una separación neta de cabeza y tórax, y la mayor masa nerviosa está relacionada con la base de los apéndices torácicos. La organización cefálica de los insectos puede ser comprendida tomando en cuenta estos dos aspectos; ambos dependen de manera muy particular de la mantención de formas aunque con requerimientos distintos; mientras las necesidades de captura e ingestión de alimento requieren de musculatura poderosa y de puntos de inserción fijos (Fig. 1-8), las conexiones nerviosas exigen posiciones geométricas muy definidas, que son críticas para su correcto funcionamiento.



Figura 1-8. Esquema generalizado de la musculatura de las mandíbulas indicando el efecto deformante de su acción sobre la cabeza. a) punto de inserción de la musculatura (Original).

En la cabeza el tegumento se encuentra esclerosado, formando una cápsula continua que mantiene una forma constante, soporta órganos sensoriales fijos tales como ojos y pelos táctiles, o receptores químicos y móviles que corresponden a antenas primariamente olfativas, un cerebro integrador formado por tres masas nerviosas y los apéndices móviles, relacionados directamente con la alimentación.

Refuerzos cuticulares particulares, de

resistencia mecánica, se encuentran en la cabeza alrededor de las principales aberturas de la cápsula e impidiendo la deformación originada por contracción de la musculatura propia de las piezas bucales. Tal es el caso de las suturas antenal, orbital, ocular, occipital, subgenal y epistomal, además de una sutura frontal (Fig. 1-9).

La sutura antenal o alveolar, origina un pequeño cóndilo articular y una membrana que hacen posible los movimientos del primer segmento antenal, llamado escapo. Este primer segmento alcanza generalmente un desarrollo mayor que el resto y contiene la musculatura que mueve la parte distal de la antena, que ha sido llamada flagelo, dividida en anillos o flagelaremos; el flagelo tiene desarrollo variable y modificaciones con un significado funcional específico relacionado a una mayor superficie, así, en varias especies, se presentan más desarrolladas o ramificadas en los machos (Fig. 1-10).

La sutura orbital presenta una inflexión cuticular apreciable, que aloja parte de la capa retiniana del ojo. El forámen magno, en la región posterior, se encuentra reforzado por dos suturas (occipital y postoccipital), la más posterior se proyecta internamente (impresión tentorial), originando los brazos posteriores del tentorio y separa un área postcervical que lleva un cóndilo a cada lado para los escleritos cervicales.

La gran abertura de la cápsula cefálica para las piezas bucales e ingreso al tubo digestivo se encuentra reforzada por la sutura peristomal, cuyos segmentos anterior, lateral y posterior reciben nombres distintos. La parte anterior de esta sutura (llamada epistomal) se aparta del margen, acercándose algo a los alvéolos antenales, con un diseño especialmente interesante, ya que impide deformaciones tanto en el plano vertical como horizontal y separa un esclerito (= clipeo) donde se inserta musculatura dilatadora del cibario. Lateralmente, la sutura refuerza la articulación de la mandíbula (sutura genal o pleurostomal), y posteroventralmente, aumenta la resistencia para otras piezas bucales móviles (sutura hipostomal).

La sutura ecdisial refuerza un área dilatable, flexible, que se rompe en los juveniles para permitir la salida de la cabeza durante la muda de piel. Típicamente tiene la forma de una Y invertida, donde se distingue un segmento dorsal (sutura coronal) y dos brazos laterales (sutura frontal). La permanencia de esta sutura en insectos adultos es bastante variable, resultando homologías difíciles de establecer; en un

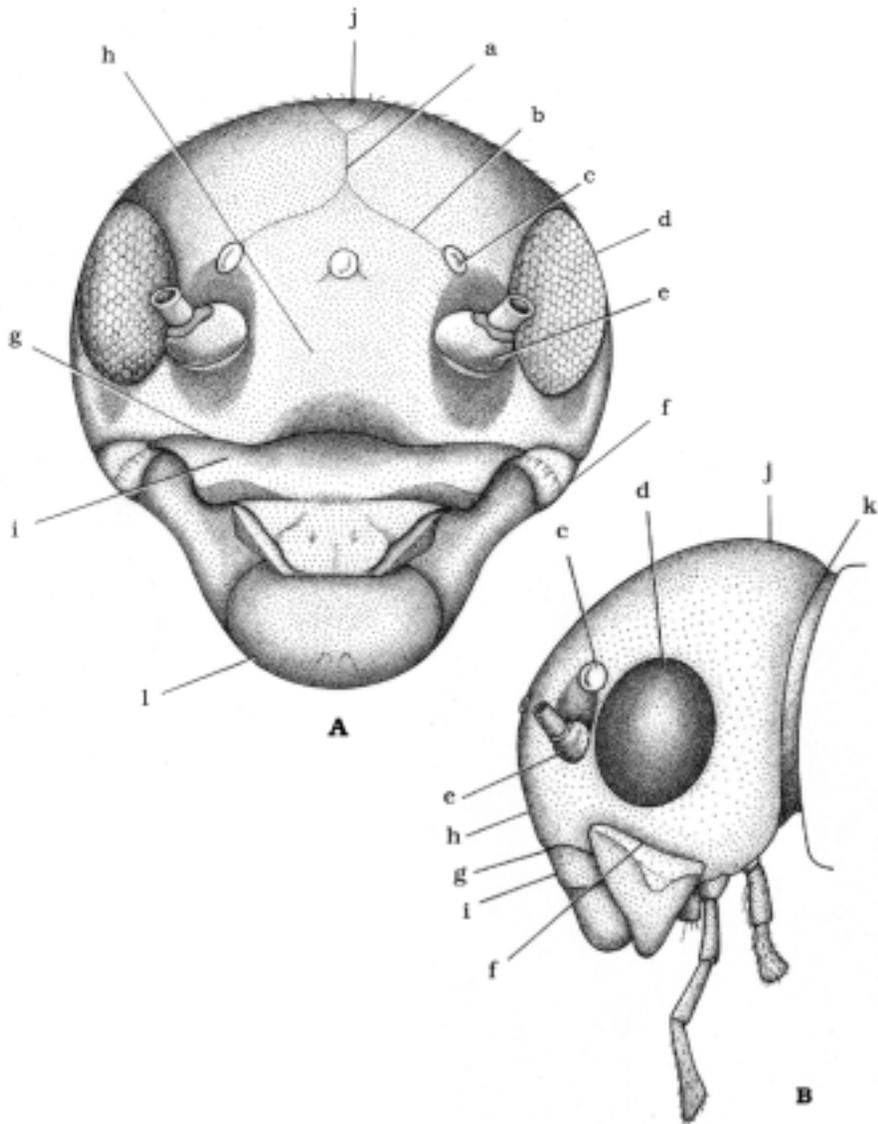


Figura 1-9, Diagrama generalizado de la cabeza de un insecto. **A**: vista frontal y **B**: lateral. a) sutura coronal, b) sutura frontal, c) ocelo, d) ojo, compuesto, e) base de la antena, f) articulación mandibular, g) sutura epistomal, h) frente, i) cíleo, j) vertex, k) sutura postoccipital y l) labio (Original).

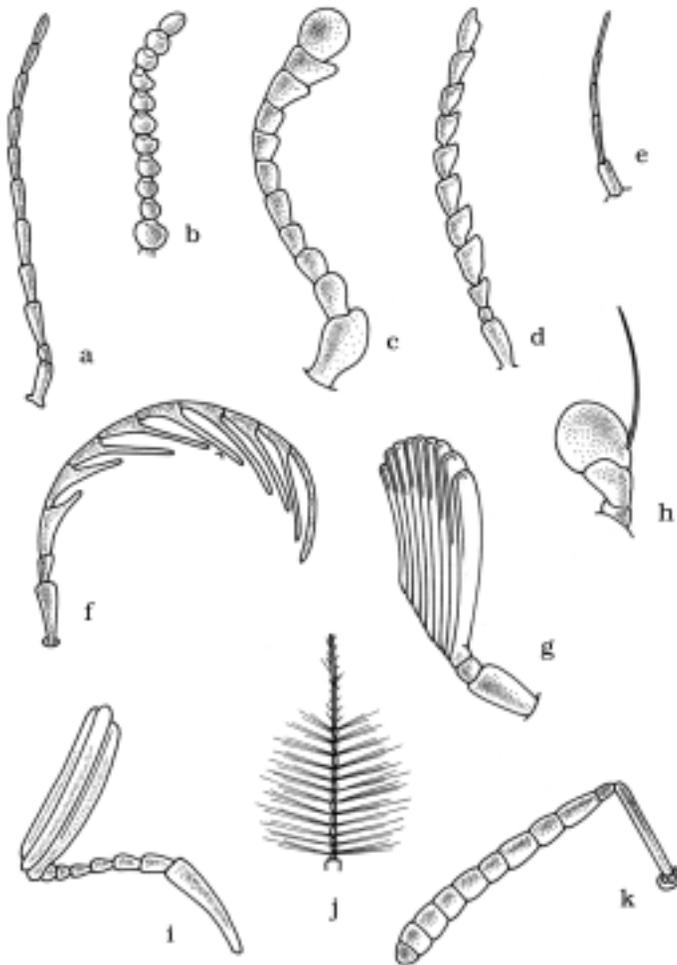


Figura 1-10. Formas de antenas: a) filiforme (Cerambycidae), b) moniliforme (Tenebrionidae), c) clavada (Coccinellidae), d) serrada (Elateridae), e) setiforme (Odonata), f) pectinada (Pyrhochoridae), g) flabelada (Sandalidae), h) aristada (Muscidae), i) lamelada (Scarabaeidae), j) plumosa (Culicidae macho), k) geniculada (Chalcididae) (Modificado de Borror & Delong, 1989).

buen número de grupos se mantiene una única línea que es llamada línea frontal.

Desde el punto de vista morfológico, las suturas clásicamente han llamado la atención, por permitir reconocer áreas topográficas (= escleritos), que tienen importancia funcional por ser superficies de origen de músculos (la inserción de aquellos que mueven apéndices, en cambio, es puntual). La nomenclatura de estas áreas se indica en la Figura 1-9.

La funcionalidad de las suturas sólo puede ser bien apreciada en la observación directa de ejemplares, lo mismo sucede con el tentorio (Fig. 1-11), sin embargo, el rol de este último puede ser visualizado, en líneas generales, como mecanismo interno de resistencia a deformación y como punto de inserción de varios músculos: adductores ventrales de mandíbulas, maxilas, labio, retractor de la hipofaringe, dilatador de la cavidad preoral (= cibario) y de la faringe. El tentorio formado por invaginaciones de la cutícula cefálica presenta, a menudo, algunas proyecciones laminares dorsales que van a fijarse en la vecindad de los alvéolos antenales.

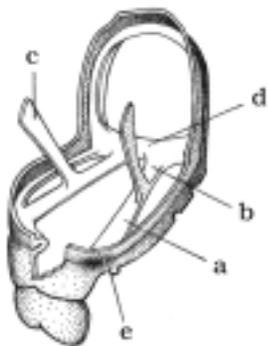


Figura 1-11. Diagrama de las proyecciones tegumentarias internas que forman el tentorio. a) brazo anterior, b) brazo posterior, c) brazo dorsal, d) brazo transverso y e) impresión tentorial anterior (Modificado de Snodgrass, 1935).

TÓRAX

La diferenciación del tagma torácico está más exclusivamente relacionada con locomoción que en la mayoría de los demás animales, lo que es más evidente aún en las especies voladoras. La zona tiende a ser completamente esclerosada, ya que la existencia de áreas membranosas favorecería la absorción del impulso generado por órganos de propulsión. Se obtiene así, generalmente, un substrato rígido que transmite bien las fuerzas y proporciona puntos de articulación e inserción muscular.

De acuerdo a la mayoría de las opiniones basadas en estudios realizados en morfología comparada, los segmentos primitivos parecen tener el mismo patrón estructural en

todo el cuerpo del insecto, con áreas laterales que forman escleritos (= coxopoditos) portadores de proyecciones: enditos internos y exitos externos (Fig. 1-12), de los cuales se han originado posteriormente los apéndices torácicos (el origen de las alas, sin embargo, presenta algunas dudas en este aspecto, como se indica más adelante).

La constitución trisegmentada (pro, meso y metatórax) es por lo general claramente reconocible, aunque en la mayoría de los insectos adultos sólo se diferencian una o dos unidades desde un punto de vista morfofuncional.

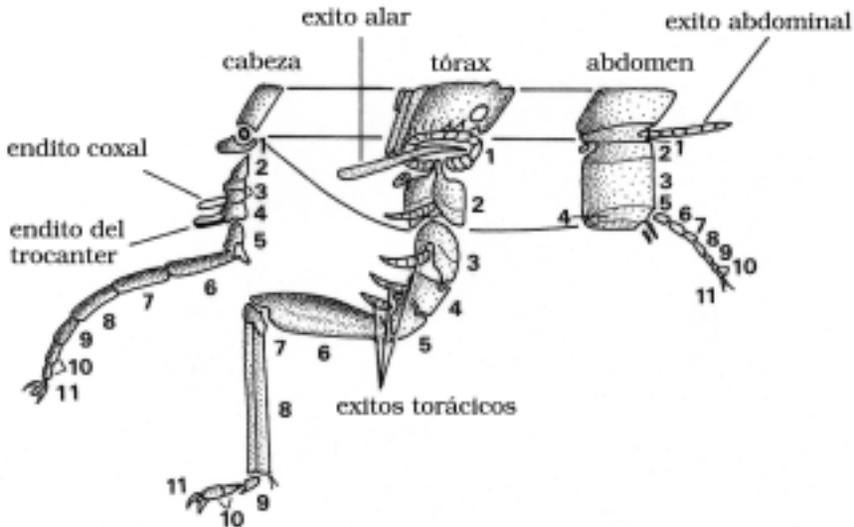


Figura 1-12. Diagrama de la organización básica de los apéndices, se muestran los posibles escleritos pleurales y segmentos homólogos en cabeza, tórax y abdomen, a partir de documentación del record fósil del Paleozoico. La articulación móvil de los apéndices de la cabeza es por medio de la subcoxa (2), en el tórax por medio de la coxa (3) y en el abdomen por el prefémur (5). La pleura torácica está formada por la subcoxa (2) y en el abdomen por la subcoxa, coxa y trocánter (2,3,4). Los exitos tienen función táctil, locomotora (alas) o respiratoria (branquias); los enditos de la coxa y el trocánter tienen función locomotora. 1: epicoxa, 2: subcoxa, 3: coxa, 4: trocánter, 5: prefémur, 6: fémur, 7: patella, 8: tibia, 9: basitarso, 10: tarso, 11: pretarso (Modificado de Kukulová-Peck, 1987, en *Insectos de Australia*, 1991).

La primera unidad, protórax, nunca lleva alas y puede presentar formas y tamaños variables en relación a funciones no locomotrices, como imitación del medio, defensa, ubicación del centro de gravedad, etc. Se encuentra unido al resto del tórax por una línea flexible, indicadora de su poca participación en la generación de impulsos, a la cabeza se relaciona mediante una membrana cervical y dos escleritos cervicales (Fig. 1-14 B). Cuando el tórax es unidad morfofuncional única, como en abejas, moscas o mariposas, el protórax es bastante reducido y fijo dorsalmente aunque en general mantiene uniones membranosas ventrales.

La unidad torácica posterior, formada por meso y metatórax juntos, es más desarrollada y relacionada con vuelo, cuando existen alas, o con la función propulsora de patas medias y posteriores.

El funcionamiento de un par de patas por segmento está directamente relacionada con la presencia de un semianillo lateroventral (pleura + esterno), que proporciona la rigidez necesaria para el apéndice, observándose en él disposiciones especiales que mejoran la resistencia o facilitan la inserción de musculatura. La parte esternal incluye una placa esternal reforzada anterior y posteriormente por una sutura (prosternal y esternocostal respectivamente), además de un esclerito, aparentemente de origen intersegmentario, poco constante en adultos. Las suturas permiten inserción de músculos de los apéndices y aumentan la rigidez no sólo en sentido lateral sino también anteroposterior, gracias a que se incurvan anteriormente en su parte media.

Internamente las suturas esternocostales se proyectan hacia las paredes laterales en una (= furca) o dos apófisis esternales (Fig. 1-7) favoreciendo su rigidez; sobre ellas se insertan importantes músculos propios del tórax o relacionados con locomoción (interesternales, pleurosternales, adductor y rotador posterior de la coxa). En algunas especies estas apófisis se unen a otras pleurales directamente o mediante una corta musculatura. Las diversos escleritos y suturas que aumentan la resistencia de la parte esternal pueden visualizarse en Figura 1-13.

Las pleuras, que constituyen las partes laterales del semianillo, se encuentran especialmente reforzadas para impedir deformaciones causadas por contracción de los músculos del vuelo; esta función es realizada por las suturas intersegmentarias y por una sutura pleural,

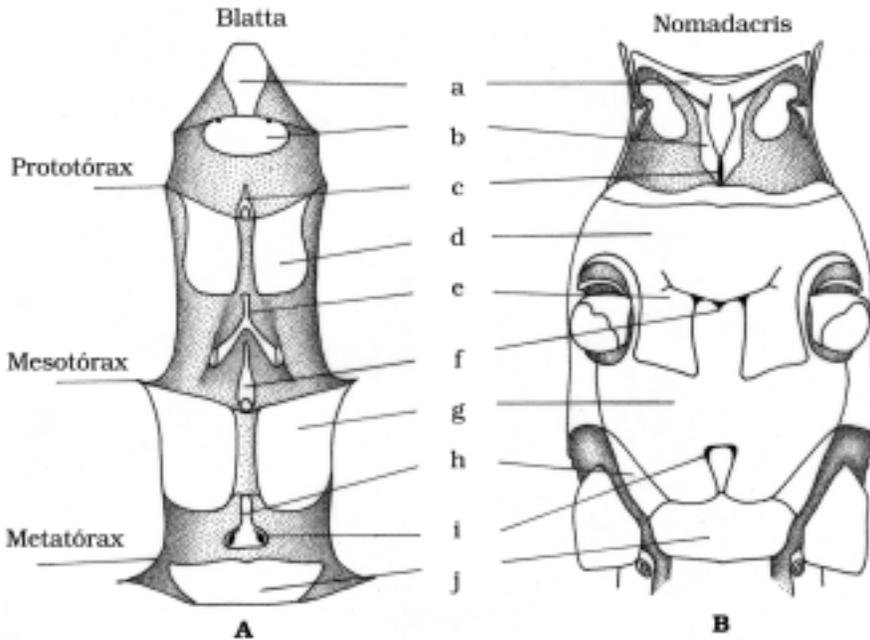


Figura 1-13. Diagrama de la organización del tórax en vista ventral, A: en *Blatta* (Blattodea) y B: en *Nomadacris* (Orthoptera) mostrando la proyección anterior de la sutura esternocostal. a) basisterno I, b) esternelo I, c) espina I, d) basisterno II, e) esternelo II, f) espina II, g) basisterno III, h) esternelo III, i) apófisis esternal III, j) primer esterno abdominal (A: Modificado de Snodgrass, 1935 y B: de Albrecht, 1956 en Chapman, 1979).

que baja oblicua desde el ala hasta la cavidad coxal correspondiente. La sutura pleural se proyecta internamente en una fuerte cresta y una apófisis dorsal donde pivotea el ala; externamente la sutura separa dos escleritos en cada segmento (episterno, anterior y epímero, posterior) (Fig 1-14 A,B).

La parte dorsal de cada segmento se encuentra también esclerosada formando un semicilindro (tergo o noto) al que se une un semianillo posterior angosto, proveniente del segmento inmediatamente siguiente (= postnoto). En esta zona se inserta una importante masa muscular (músculos pleurotergales, tergesternales, tergales longitudinales y algunos músculos que van a la base de las patas (Fig. 2-11).

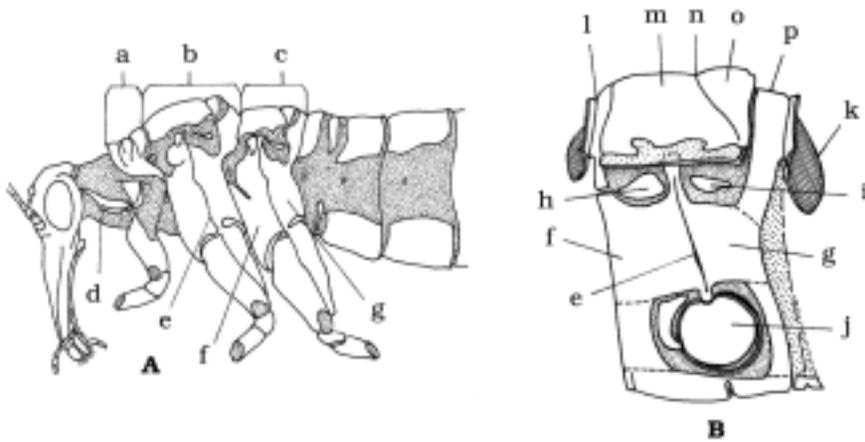


Figura 1-14. Esquema de la estructura del tórax en vista lateral. A: Estructura del tórax de Mecoptera. B: Estructura del tórax de un insecto volador: a) protórax, b) mesotórax, c) metatórax, d) esclerito cervical, e) sutura pleural, f) episterno, g) epímero, h) esclerito basalar, i) esclerito subalar, j) cavidad coxal, k) fragma, l) sutura antecostal, m) escudo, n) sutura escuto-escutelar, o) escutelo, p) postnoto (Redibujado de Snodgrass, 1935).

Teniendo presente que los movimientos de las alas producen cambios en la curvatura del noto (Fig.1-15), los segmentos portadores de alas necesitan de suturas y sus correspondientes crestas internas para que aumenten su rigidez y mantengan formas casi invariables en algunas partes, mientras en otras deben existir líneas de mayor flexibilidad para facilitar la curvatura.



Figura 1-15. El movimiento de las alas depende de la distancia tergoesternal. A: Contracción de los músculos tergoesternales, el tergo baja y las alas suben. B: Contracción de los músculos dorso-longitudinales, el tergo sube y las alas bajan (Modificado de Blum, 1985).

A semejanza de lo que ocurre en los esternos, una sutura transversal anterior y la intersegmentaria que separa el postnoto, facilitan el aumento de curvatura dorsal en sentido sagital, por su ubicación, en cambio, ellas impiden deformaciones en el plano transversal. A lo an-

terior se agrega en numerosas especies una sutura transversal (= escutoescutelar), con funciones de resistencia semejantes.

Desde el punto de vista topográfico se reconocen los siguientes escleritos delimitados por las suturas mencionadas: prescudo, escudo, escutelo, y postnoto (Fig. 1-14 A), lo que en sentido funcional es algo semejante al presterno, basisterno y esternelo, mencionados anteriormente.

En meso y metanoto de las especies voladoras la sutura anterior, que separa el prescudo, se proyecta internamente en una lámina, a veces fuertemente bilobulada, donde se insertan los músculos dorsales longitudinales responsables de la bajada de las alas, la fijación posterior de estos músculos se hace en proyecciones internas equivalentes desarrolladas en la sutura intersegmentaria del postnoto. Las proyecciones han sido llamadas fragmas, logran un desarrollo notable en especies buenas voladoras de manera de alcanzar internamente a otras regiones del cuerpo (Figs. 1-14 A, 1-16).

ABDOMEN (= METASOMA)

Los segmentos que forman el tagma abdominal están relacionados con numerosas funciones, ya que en su interior se encuentra la mayor parte de los órganos que intervienen en la alimentación, respiración, circulación, excreción y reproducción. Varias de estas funciones se ven favorecidas directamente por la movilidad, posibilidades de dilatación o cambios de forma, por lo que los segmentos presentan generalmente una clara individualización, manteniendo áreas flexibles o extensibles entre ellos. Se observa cierta semejanza en los segmentos, con excepción de los últimos que aparecen fuertemente modificados en relación con mecanismos de fecundación o postura de huevos.

El plan general que se conforma, permite reconocer 11 segmentos (Fig. 1-18), formados por un medio anillo dorsal (=tergo) y otro ventral (=esterno), ambas partes unidas por un área membranosa lateral (=pleura). Apreciables variaciones del grado de esclerotización se encuentran principalmente en las formas juveniles, mientras que en adultos también varían los puntos de esclerotización, especialmente en las pleuras (= pleuritos) o derivados de los tergos y esternos.

El primer segmento abdominal se incorpora al tórax en varias especies, dando mayor espacio para la musculatura del vuelo (Fig. 1-17), mientras

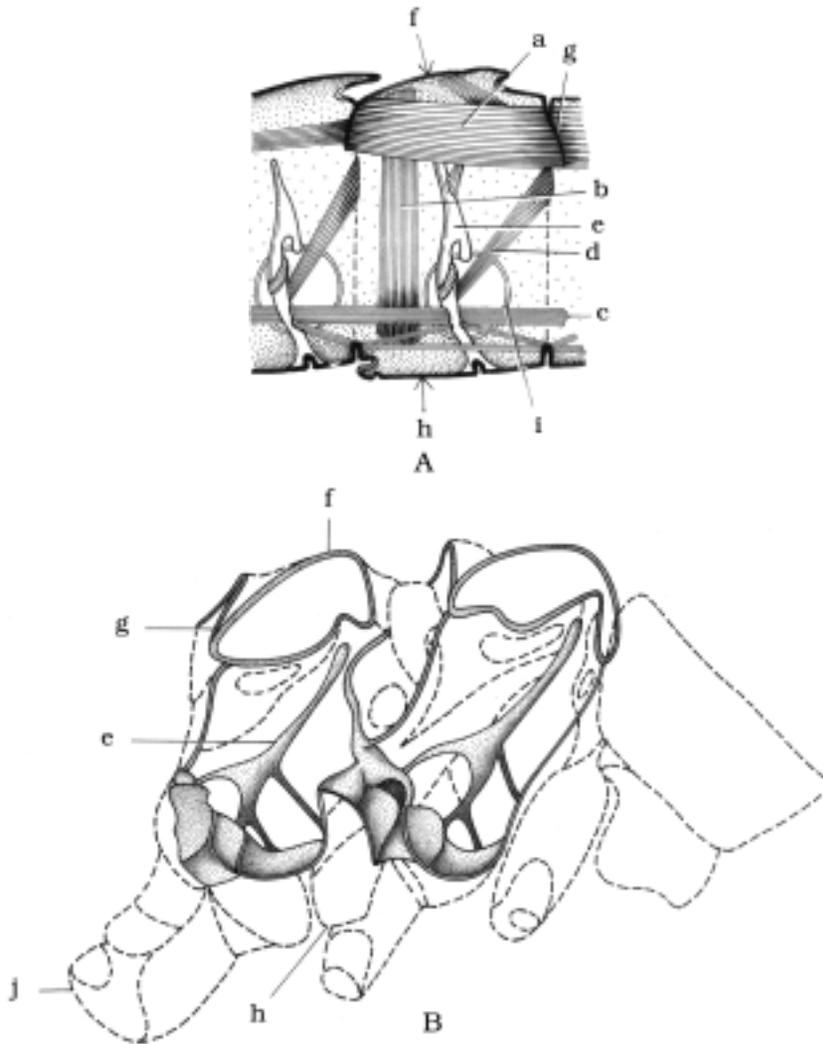


Figura 1-16. Estructura interna del tórax mostrando A: Ubicación generalizada de suturas y musculatura. B: Disposición de los fragmata en un himenóptero, a) músculos dorso-longitudinales, b) músculos tergo-externales, c) músculos esterno-longitudinales, d) músculos pleuro-externales, e) sutura pleural, f) tergo, g) fragma, h) esterno, i) cavidad coxal, j) coxa (A: Redibujado Snodgrass, 1935; B: Original).

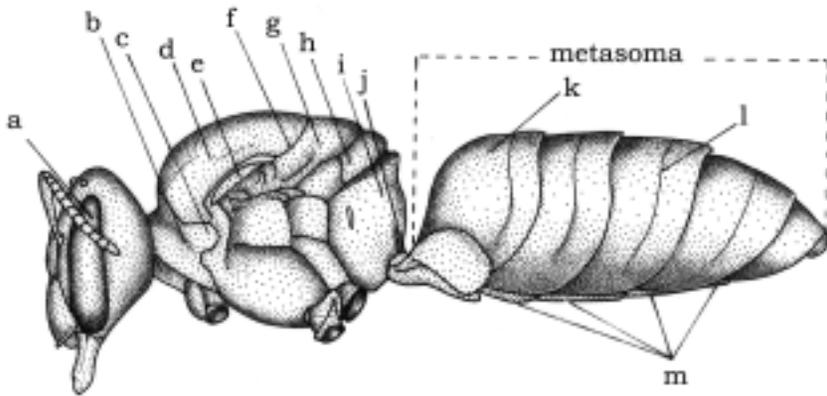


Figura 1-17. Vista lateral de abeja (*Nomia melanderi* hembra), mostrando la unión del primer segmento abdominal al tórax. a) ojo, b) pronoto, c) lóbulo lateral del protórax, d) mesoescuto, e) tégula, f) sutura escutoescutelar, g) mesoescutelo, h) postnoto, i) propodeo, j) pedúnculo metasómico, k) primer tergo metasómico, l) gradulus, m) esternos metasómicos (Modificado de Stephen *et al.*, 1969).

que los segmentos posteriores presentan distinto grado de reducción, o modificaciones por especialización (Fig.1-18 A,B).

En las formas juveniles existen frecuentemente apéndices (branquias, patas o vesículas), en un buen número de segmentos; así como también en varios grupos inferiores de Hexapoda (Collembola, Protura, Diplura y Thysanura). En los adultos, cuando existen apéndices ellos están reducidos a un par de filamentos derivados del segmento XI (= cercos) (Fig. 1-18 A), o a un filamento caudal medio relacionado con sensibilidad. Los otros apéndices presentes corresponden a estructuras de apareamiento o de postura y se encuentran ubicados en los llamados segmentos genitales (VIII y IX abdominal).

El orificio anal se ubica en el segmento XI, pero por lo general este segmento se encuentra reducido sólo a los filamentos mencionados, o forma pequeños escleritos alrededor del orificio anal (epiprocto, paraprocto e hipoprocto). El segmento X también se encuentra generalmente reducido o fusionado con los precedentes. Por otra parte el esterno VIII, o el VII, se proyecta generalmente hacia atrás para formar una cámara genital. La estructura de las piezas esclerosadas relacionadas con la reproducción serán discutidas en el capítulo co-

rrespondiente. Mientras se considera clara la nomenclatura y homología de las piezas de ovoposición, no ocurre lo mismo con las correspondientes a la genitalia masculina, donde los especialistas en distintos grupos prefieren mantener una terminología propia.

El gran desarrollo del sistema respiratorio en el abdomen se evidencia externamente por la presencia de un par de orificios respiratorios por segmento (= espiráculos). Generalmente dispuestos en los primeros 8 segmentos Fig. 1-18 A, se pueden ubicar tanto en los

tergos como en esternos o asociarse a un esclerito pleural. La movilidad del abdomen puede facilitar la aireación, lo que parece particularmente importante en la regulación térmica, dada la ausencia de evaporación tegumentaria.

Modificaciones tegumentarias para mayor resistencia o inserción muscular son poco desarrolladas en los segmentos abdominales; por lo general existe una sutura anterior (= antecostal) tanto en tergos como en esternos, donde se insertan músculos longitudinales retractores.

Las posibilidades de distensión del abdomen se aprecian mejor en relación con reproducción y alimentación; el aumento de tamaño del abdomen de un zancudo recién alimentado o el enorme tamaño que alcanza el abdomen de una termita hembra, reina de una colonia, que multiplica por muchas veces el volumen del ejemplar adulto al extremo de no poder desplazarse.

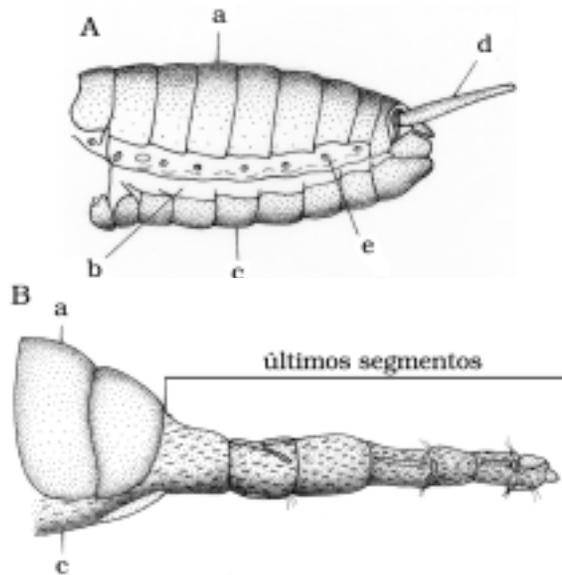


Figura 1-18. Vista lateral del abdomen, A: de un grillo, B: de una mosca, en este caso, mostrando los últimos segmentos que normalmente están invaginados. a) tergo, b) pleura, c) esterno, d) cercos, e) espiráculos (A: Modificado de Atkins 1978 y B: de Bonhag, 1951).