
4.1

Origen y Evolución de la Metamorfosis de los Insectos

Xavier Bellés

Instituto de Biología Evolutiva (CSIC-UPF), Passeig Marítim 37, 08003 Barcelona

RESUMEN

La metamorfosis de los insectos presenta dos modelos, el hemimetábolo, o crecimiento gradual, en que las ninfas son muy similares a los adultos, y el holometábolo, con transformaciones bruscas, en que las larvas son considerablemente diferentes respecto a los adultos, y en los que hay una fase intermedia, pupal, entre la larva y el adulto. El origen y la evolución de la metamorfosis de los insectos se han interpretado de diferentes formas según las épocas. Actualmente se contraponen dos teorías, una que postula que la holometabolía se originó por eclosión prematura del embrión y finalización del desarrollo en la fase de pupa, y otra que mantiene que los insectos eclosionan todos en un estado equivalente, y que la fase de pupa de los holometábolos equivale a la última fase ninfal de los hemimetábolos. Sin embargo, solamente se dispone de información detallada funcional de unas pocas especies, a menudo muy modificadas. La elucidación de los mecanismos que originaron el paso de hemimetábolos a holometábolos se podrá abordar más cabalmente si se estudia una diversidad mayor de especies, que representen a los grupos más característicos.

1. UN ENIGMA INTEMPORAL

¿Como se transforma una oruga en mariposa? Esa pregunta, que resume la maravilla y el misterio de la metamorfosis, ha fascinado al hombre desde los tiempos más remotos. En las culturas occidentales, Aristóteles fue probablemente el primero que pasó de la mística concepción dual de *psyché*, alma-mariposa, a la observación de la naturaleza, aportando las primeras descripciones naturalísticas de las transformaciones de los insectos. Aristóteles creía que la vida embrionaria de los insectos continuaba hasta la formación del adulto perfecto, que la larva era una suerte de huevo andante.

En 1651, William Harvey proponía que el huevo contenía tan pocos nutrientes que el embrión se veía forzado a eclosionar antes de completar el desarrollo; durante las fases larvianas acumulaba suficientes recursos para llegar a la fase de un nuevo huevo, es decir, la pupa. Jan Swammerdam, contemporáneo de Harvey, mostró con sus habilísimas disecciones que la pupa no era una suerte de huevo, sino un paso intermedio entre la larva y el adulto.

En 1883, John Lubbock razonaba, al modo de Harvey, que el origen de la metamorfosis se explicaría por la eclosión prematura del embrión. De acuerdo con Lubbock, en el caso de especies en que la larva se parece al

adulto (metamorfosis hemimetábola), como en las cucarachas, el embrión pasa dentro del huevo por todas las fases de desarrollo (protópoda, polípoda, oligópoda). En cambio, las especies con larvas vermiformes y estadio de pupa (metamorfosis holometábola), eclosionarían del huevo antes de completar el desarrollo que se observa en los hemimetábolos. Algunos autores, como Charles Pérez en 1902, calificaron dicha hipótesis como extravagante, pero Antonio Berlese la reelaboró en 1913, mientras que Augustus Daniel Imms le dio gran difusión en el ámbito anglosajón a partir de 1925 (véase Wigglesworth, 1954, lectura recomendada).

Según la teoría de la eclosión prematura, las fases ninfales de los hemimetábolos serían equivalentes a la pupa de los holometábolos. Para los detractores de dicha teoría, como Howard Hinton, el desarrollo postembrionario sería equivalente en hemimetábolos y holometábolos, de modo que la última fase ninfal hemimetábola sería homóloga a la pupa holometábola. Entre esas dos concepciones, se propusieron otros sistemas de homologación más o menos intermedios, como los de Poyarkoff en 1914 o de Heslop-Harrison en 1955 (véase Sehna et al., 1996, lectura recomendada).

2. TIPOS DE METAMORFOSIS Y MARCO FILOGENÉTICO

Como hemos visto, no todos los insectos presentan un desarrollo postembrionario que pasa por transformaciones bruscas. Los más modificados son los holometábolos, que se corresponden con el clado monofilético Endopterygota (=Holometabola) (Figura 1). Los holometábolos eclosionan en forma de larva con una morfología bastante diferente a la del adulto, crecen progresivamente a través de mudas hasta llegar a la última fase larvaria, tras la cual sigue la fase pupal, a menudo quiescente y parecida al adulto, y la fase definitivamente adulta, con alas voladoras y genitalia completamente formada. En muchos casos, los primordios de órganos adultos se hallan en el interior de la larva en forma de los denominados discos imaginales, cuyo desarrollo completo y exteriorización se produce bruscamente en la transición metamórfica (1). Dentro de los holometábolos, la diversidad de situaciones respecto a la clase de discos imaginales que posea la especie (de alas, de patas, de genitalia) y el momento en que empiezan a detectarse, es notable (1) y requeriría de estudios en todos los grupos representativos para poder establecer regularidades consistentes. Los órdenes más conocidos de holometábolos son los coleópteros, los himenópteros, los lepidópteros y los dípteros. En algunos grupos las larvas cambian bruscamente la morfología de una fase a otra una o más veces antes de llegar a pupa. Se trata del fenómeno de la hipermetamorfosis. Los casos de cambios más drásticos se asocian con hábitos predadores muy especializados o con modos de vida parásitos. Existen ejemplos en algunos neurópteros (mantispidos), algunos coleópteros (en melóidos, en ripifóridos y en algunas otras familias), en todos los estrepsípteros, en numerosos himenópteros, en algunos dípteros y en algunos ejemplos aislados de otros órdenes de holometábolos (Figura 1). El caso de los melóidos está bien estudiado morfológicamente y es espectacular (véase Sehna et al., 1996, lectura recomendada).

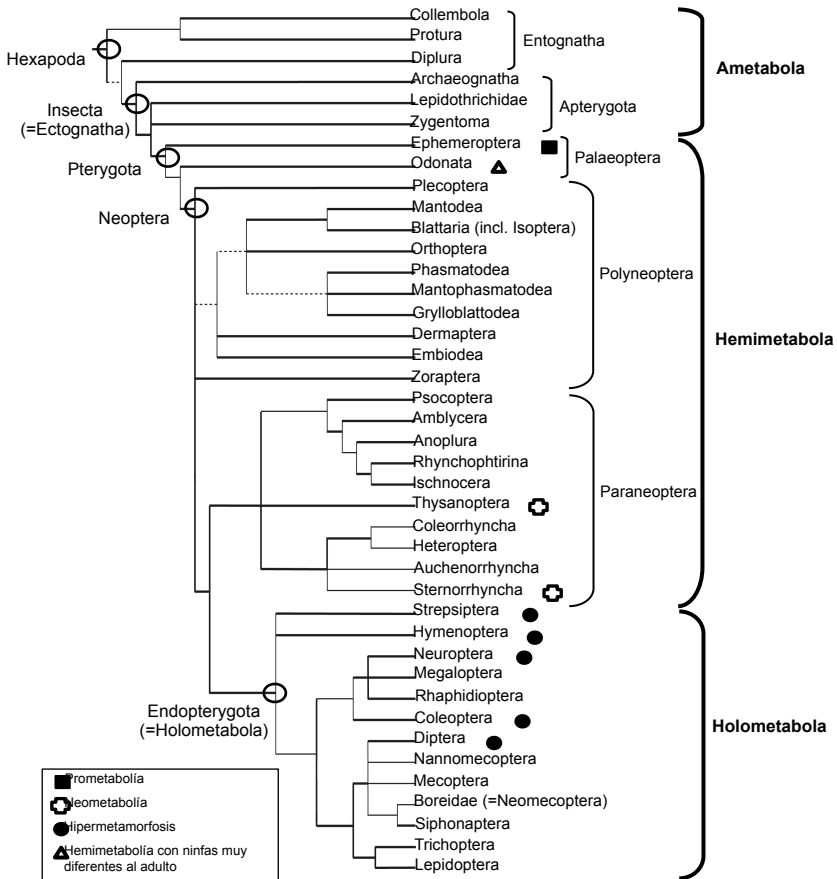


Figura 1. Filogenia de los hexápodos indicando los tipos de metamorfosis en los distintos taxa. El grueso de las ramas indica en grado de robustez (de menor a mayor, líneas de puntos, líneas finas y líneas gruesas). La filogenia se basa en diversos autores a partir de la década de 2000, véase Grimaldi y Engel (2), y Kjer y colaboradores (3).

Los insectos hemimetábolos eclosionan en forma de ninfa con una morfología que es similar a la del adulto, y crecen progresivamente a través de mudas hasta llegar a la última fase, a la que sigue la de adulto, que tiene una morfología ligeramente diferente a la ninfa, sobre todo por la presencia de alas voladoras y una genitalia perfectamente formada. Los polineópteros y paraneópteros contienen los hemimetábolos más típicos (Figura 1) y los ejemplos más familiares se hallan en los ortópteros, los blátidos y los hemípteros. Determinados grupos de paraneópteros, como diversos tisanópteros y esternorrincos (aleiródidos y machos de algunos cóccidos), presentan un desarrollo básicamente hemimetábolo, pero en el que se

intercalan entre 1 y 3 estadios quiescentes que se parecen al estado de pupa de los holometábolos, y que algunos autores denominan desarrollo neometábolo (véase Sehnalet al., 1996, lectura recomendada). Los odonatos y los efemerópteros constituyen sendos grupos monofiléticos, cuya metamorfosis sería del tipo hemimetábolo, pero con peculiaridades. En los odonatos, la ninfa es acuática y relativamente diferente del adulto, que es aéreo. En los efemerópteros, el desarrollo postembrionario transcurre por una serie de fases ninfales parecidas al adulto pero sin alas desarrolladas, la última da paso a la fase de subimago, con alas funcionales pero sin capacidad reproductora, y a ésta sigue el adulto, alado y reproductivo. Ese peculiar desarrollo ha sido calificado con el término de prometábolo (véase Sehnalet al., 1996, lectura recomendada). Los hexápodos no insectos, los dipluros y los apterigotos (Figura 1) son ametábolos, eclosionan en forma de ninfa con la misma morfología que tendrá el adulto, y crecen durante toda su vida a través de mudas prácticamente sin experimentar cambios morfológicos. Incluso después de alcanzar el estado adulto, o reproductivo, pueden seguir mudando y creciendo, lo cual no sucede en los holometábolos y hemimetábolos.

3. LA BASE ENDOCRINA

La información fundamental de la base endocrina de la metamorfosis fue establecida por Vincent B. Wigglesworth a partir de la década de 1930 (véase Wigglesworth, 1954, lectura recomendada). Los insectos, en virtud de tener un exosqueleto rígido, deben mudar para crecer, y la muda es la base de la metamorfosis, ya que las transformaciones se producen a través de las mudas. La hormona que induce la muda tiene una estructura ecdisteroidal y se produce en las glándulas protorácicas (Figura 2). Hacia el final de cada estadio juvenil, los niveles de producción incrementan rápidamente, alcanzan valores máximos y después decrecen, manteniéndose bajos hasta la próxima muda. Las diferentes partes del pico de ecdisteroides se corresponden con diferentes momentos del ciclo de muda. Así, los primeros momentos del incremento se corresponden con las mitosis y divisiones celulares que tienen lugar en las células epidérmicas, la mayor parte del pico se corresponde con la apólis, es decir, con la síntesis de la nueva cutícula bajo la antigua, y la parte final del pico coincide con la ecdisis, es decir, con el desprendimiento de los restos de la antigua cutícula o exuvia (4).

Después de la hormona de muda, la hormona más importante es la hormona juvenil, de estructura sesquiterpenoide y producida por las glándulas retrocerebrales denominadas corpora allata. Durante las mudas juveniles, los niveles de hormona juvenil son altos, y descienden bruscamente hasta hacerse indetectables en la fase preadulta (Figura 2). La hormona juvenil, pues, reprime la metamorfosis y su ausencia determina el paso a adulto (4).

La producción de ambos tipos de hormona está regulada por neurosecreciones de naturaleza peptídica. Además, existen otros péptidos que tiene un papel importante en la ecdisis y en la esclerotización de la nueva cutícula. Sobre los mecanismos de acción de las hormonas ecdisteroidales se dispone de un cúmulo de información considerable, especialmente a nivel de su receptor, de los genes efectores y de los factores de transcripción que se sitúan

entre el receptor y los genes efectores. Los mecanismos de acción de la hormona juvenil son mucho menos conocidos, y no se conoce el receptor de la misma (4) (véase también Truman y Riddiford, 2002, lectura recomendada).

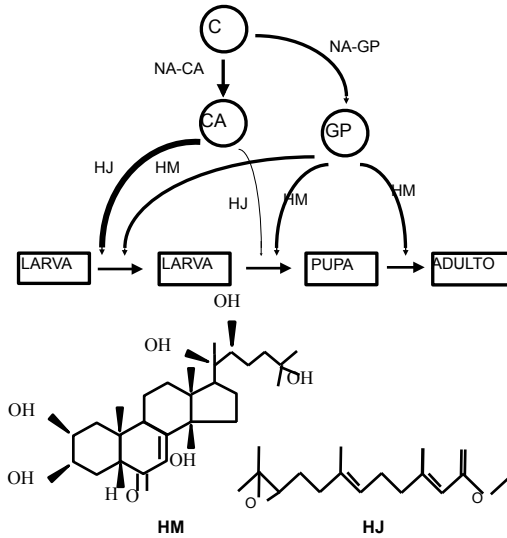


Figura 2. Esquema clásico del control endocrino de la metamorfosis. La hormona de muda (HM) induce las mudas sucesivas, y los niveles de hormona juvenil (HJ) determinan el carácter de ésta, larvaria (niveles altos), pupal (niveles bajos) o imaginal (niveles nulos). La HJ se produce en los corpora allata (CA) y la HM en las glándulas protorácicas (GP), en ambos casos bajo la influencia de neuropéptidos activadores (NA-CA y NA-GP respectivamente) originados en el cerebro (C) o en otras partes del sistema neuroendocrino. La HM tiene estructura ecdisteroidal y la HJ sesquiterpénica. Reproducido de Bellés (5).

4. SENTIDO FUNCIONAL Y ORIGEN DE LA METAMORFOSIS

Los insectos, con casi un millón de especies descritas, y probablemente más de 10 millones por describir, es uno de los grupos animales que han experimentado mayor éxito evolutivo, y en ese éxito los holometábolos destacan del resto. Entre el 45 y el 60% de todas las especies que existen son insectos holometábolos. Si exceptuamos el medio marino, los insectos holometábolos han ocupado todo tipo de hábitats, desde la cimias de las más altas montañas hasta las simas más profundas en las entrañas de la tierra, y desde los territorios más gélidos hasta los desiertos más tórridos.

El éxito de los holometábolos ya sugiere que ese tipo de metamorfosis debe ser muy útil. El hecho de que las fases juveniles exploten unos recursos diferentes a los del adulto (por ejemplo, los mosquitos, con larvas acuáticas y filtradoras, y con adultos aéreos y hematófagos), hace que juveniles y adultos

de la misma especie no compitan entre sí. Ello confiere una importante ventaja y puede haber sido el motor evolutivo que ha conducido a la actual disparidad de formas y fisiologías dentro de la misma especie (véase Wigglesworth, 1954, lectura recomendada).

Los primeros insectos alados aparecieron en el Paleozoico. Los estratos del Carbonífero, hace unos 350 millones de años, aportan ya una diversidad notable de especies con alas funcionales. Los restos fósiles permiten saber que los primitivos apterigotos y los primeros insectos alados eran ametábolos (Figura 3). Hacia finales del Carbonífero e inicios del Pérmico, hace unos 300 millones de años, prácticamente todos los pterigotos presentaban un desarrollo postembrionario dividido en fases ninfales, transiciones metamórficas, y una fase adulta, es decir, se había producido la hemimetabolía. Los primeros fósiles de insectos que pueden considerarse holometábolos aparecen en estratos del Pérmico, hace unos 280 millones de años (Figura 3) (6). El registro fósil y la reconstrucción filogenética (Figura 1) nos sugieren que la innovación de la holometabolía solo se habría producido una vez.

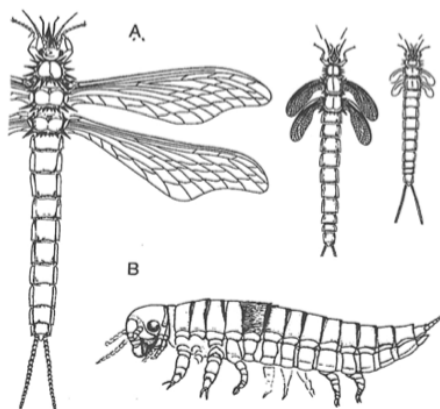


Figura 3. Fósiles de insectos. A: Adulto y dos estadios larvarios de *Mischoptera* sp. (paleodictiopterode del Carbonífero superior) que muestra un desarrollo amétabolo en individuos alados. B: Presunta larva de holometábolo, la más antigua que se habría descubierto, del Carbonífero superior. Reproducido de Kukalová-Peck (6).

De acuerdo con los estudios filogenéticos más recientes (Figura 1) (2-3), el grupo hermano de los endopterigotos (=holometábolos) sería el de los paraneópteros, cuyas especies son hemimetábolos pero incluyendo varios grupos con casos de neometabolía, es decir, un tipo de desarrollo postembrionario en el que se intercalan entre 1 y 3 estadios quiescentes que se parecen al estado de pupa de los holometábolos (véase Sehna et al., 1996, lectura recomendada). Con lo cual, lo más parsimónico es pensar que los holometábolos se habrían originado a partir de ancestros hemimetábolos, y el caso de la hemimetabolía nos sugiere que la pupa podría no haber sido una innovación tan excepcional. A partir, pues, de una ninfa relativamente parecida

al adulto del ancestro de endopterigotos + paraneópteros, puede imaginarse una evolución holometábola que favorecería las modificaciones morfológicas y también fisiológicas que permitiesen explotar nuevos recursos. Que favoreciese, por ejemplo, los cambios conducentes a la transformación de una ninfa con patas y muñones alares en una larva vermiforme, ápoda y áptera, mucho más eficaz a la hora de hacer galerías en un fruto carnoso (como en una mosca de la fruta), o para vivir en el interior de otro insecto (como sucede en los himenópteros entomoparásitos), de modo que se optimizase el crecimiento. El adulto, en cambio, optimizaría la capacidad reproductiva; aparte de dotarse de la genitalia externa, ganaría movilidad al hacerse volador, facilitando así el encuentro de pareja.

5. TEORÍAS ACTUALES. NUEVOS RETOS

En los últimos tiempos, el concepto de equivalencia de las ninfas de hemimetábolos con las larvas y pupa de holometábolos defendido principalmente por Hinton, ha sido el más comúnmente aceptado. Sin embargo, la hipótesis de Lubbock y de Berlese de la eclosión prematura del embrión (o de la “desembrionización”, por usar la fea palabra que aparece en los trabajos anglosajones) ha experimentado una suerte de renacimiento gracias al enfoque endocrino que le han dado James Truman y Lynn Riddiford (7). Bajo ese enfoque, y en esencia, la hipótesis es que los hemimetábolos eclosionan tras tres “mudas” embrionarias, dando la ninfa parecida al adulto, mientras que los holometábolos eclosionarían tras dos “mudas”, dando la larva vermiforme, muy diferente al adulto. La hipótesis sigue siendo muy atractiva, por su simplicidad y aparente gran poder explicativo. Sin embargo, estudios ultraestructurales recientes basados en una buena representación de especies pterigotas (de efemerópteros, odonatos, plecópteros, neurópteros, coleópteros, lepidópteros, mecópteros y dípteros), indican que los insectos producen tres capas de cutícula sucesivas (tres “mudas”), y eclosionan en un estadio de desarrollo equivalente. Los dípteros ciclorrafos (las moscas, es decir, los dípteros más modificados, como *Drosophila melanogaster*, que es en la que tradicionalmente se han basado la mayor parte de los estudios experimentales), serían una excepción, ya que presentan dos cutículas embrionarias, seguramente por pérdida secundaria de la segunda (8).

Una primera consideración que puede hacerse es que resulta arriesgado generalizar partiendo de datos basados en unas pocas especies que no representen la gran diversidad morfológica y funcional de los insectos. Sobre todo si nos basamos en unos pocos modelos holometábolos considerablemente modificados, como lepidópteros y dípteros, que son sobre los que se han realizado la mayor parte de los estudios experimentales. No está claro que el enfoque endocrino aporte soluciones definitivas al problema del origen y la evolución de la metamorfosis, dado que la regulación hormonal acostumbra a ser muy plástica y proclive a exaptaciones y convergencias. Pero si se sigue ese enfoque quizá se debería insistir en dos frentes. En especies modelo de las que ya se dispone de notable información experimental, y que representen tanto a hemimetábolos (hemípteros, ortópteros, blátidos) como a holometábolos (dípteros, himenópteros, coleópteros, lepidópteros), sería conveniente comparar

los mecanismos de regulación hormonal a escala molecular que ocurren en las transiciones metamórficas y en las no metamórficas. En otro frente, se debería obtener una información de base (especialmente niveles de ecdisteroides y de hormona juvenil en el embrión y en las fases premetamórficas y metamórficas del desarrollo postembrionario) en una mayor diversidad de especies, en particular aquellos holometábolos que tienen las características más cercanas a las ancestrales (himenópteros, coleópteros), hemimetábolos de tipo neometábolo (tisanópteros), y hemimetábolos basales, en particular los paleópteros (tanto odonatos como, sobre todo, efemerópteros, de tipo prometábolo) (Figura 1).

También sería interesante estudiar las correlaciones endocrinas en las diferentes fases de las especies hipermetamórficas. En algún modelo de coleóptero melóido, por ejemplo, estudiar cómo se regula hormonalmente el paso sucesivo de larvas oligópodos a protópodos y de protópodos a oligópodos de nuevo, para dar finalmente la pupa y el adulto. De algún modo, la hipermetamorfosis compendia en una sola especie, en un solo individuo, casi todas la posibilidades de transformación metamórfica que se dan en a lo largo de la escala entera de los insectos, lo cual puede resultar muy práctico en términos de economía experimental. El caso de la hipermetamorfosis nos sugiere que quizá no sea necesario invocar una eclosión prematura del embrión para explicar el origen y la evolución de la metamorfosis. La explicación quizá se base en un juego de heterocronías, sobre todo en el desarrollo de alas y apéndices, cada una seleccionada ad hoc para lograr una mejor adaptación a diferentes modos de vida en diferentes estadios. En este sentido, el papel de los microRNAs, maestros en la organización de heterocronías, resulta otro aspecto relevante que convendría explorar más. Nuestros datos más recientes sobre este tema indican que los microRNAs son indispensables para que se produzca correctamente la metamorfosis, al menos en hemimetábolos (9).

En su relación del viaje en el Beagle, Charles Darwin nos cuenta que cuando llegó a San Fernando, en Chile, las autoridades habían arrestado a un tal Sr. Renous acusado de brujería, ya que conseguía transformar unos repugnantes gusanos en bellísimas mariposas (10). No era más que la persistencia del misterio de la metamorfosis llevado a un extremo raro de ignorancia. Mucho se ha avanzado desde entonces para desvelar ese misterio, que ha desconcertado a no pocos naturalistas incluyendo al propio Darwin. Sigue siendo un reto difícil, aunque las nuevas escalas moleculares de observación y las nuevas herramientas experimentales, auguran próximos debates estimulantes e iluminadores.

6. AGRADECIMIENTOS Se agradece al Ministerio de Ciencia e Innovación la financiación del proyecto consolidar CGL 2008-03517/BOS para estudiar el papel de los microRNAs en la metamorfosis de los insectos.

7. REFERENCIAS

1. Svacha, P. 1992. What are and what are not imaginal discs: reevaluation of some basic concepts (Insecta, Holometabola). *Dev. Biol.*, 154(1). Pp: 101-117.

2. Grimaldi, D. and Engel, M. S. 2005. *Evolution of the insects*. Cambridge University Press, Cambridge.
3. Kjer, K. M. et al. 2006. A molecular phylogeny of Hexapoda. **Arthropod Syst. Phylogenet.**, 64. Pp. 35-44.
4. Nijhout, H. F. 1994. *Insect Hormones*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
5. Bellés, X. 1988. Las hormonas endocrinas de los insectos. En: *Insecticidas biorracionales*. (Bellés, X., ed.), Pp: 13-67. CSIC, Madrid.
6. Kukalová-Peck, J. 1991. Fossil history and evolution of hexapod structures. En: *The insects of Australia*. vol. 1. Pp: 141-179. Melbourne University Press, Carlton.
7. Truman, J. W. and Riddiford, L. M. 1999. The origins of insect metamorphosis. **Nature**, 401(6752). Pp: 447-452.
8. Konopova, B. and Zrzavy, J. 2005. Ultrastructure, development, and homology of insect embryonic cuticles. **J. Morphol.**, 264(3). Pp: 339-362.
9. Gómez-Orte, E. and Bellés, X. In press. MicroRNA-dependent metamorphosis in hemimetabolan insects. **Proc. Natl Acad. Sci. USA**.
10. Darwin, C. 1839. *Journal of researches into the geology and natural history of the various countries visited by H.M.S. Beagle under the command of Captain Fitzroy, R.N. from 1832 to 1836*. Henry Colburn, London.

8. LECTURAS RECOMENDADAS

- Wigglesworth, V. B. 1954. *The physiology of insect metamorphosis*. The University Press, Cambridge.
- Sehna, F. et al. 1996. Evolution of insect metamorphosis. En: *Metamorphosis*. (Gilbert, L. I. et al., ed.). Pp: 3-58. Academic Press, San Diego.
- Truman, J. W. and Riddiford, L. M. 2002. Endocrine insights into the evolution of metamorphosis in insects. **Annu. Rev. Entomol.**, 47. Pp: 467-500.