

UNIVERSIDAD AUTONOMA DE NUEVO LEON

FACULTAD DE AGRONOMIA



GENERALIDADES DEL SISTEMA ENDOCRINO
DE LOS INSECTOS

EXAMEN PRACTICO (OPCION V)

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE
INGENIERO AGRONOMO PARASITOLOGO

P R E S E N T A

JORGE ELOY GOMEZ MONTES

40.595
FA1
1983

MARIN, N. L.

OCTUBRE DE 1983.

T
OL494
G6
C.1

040.595
FAT
1983



1080061327

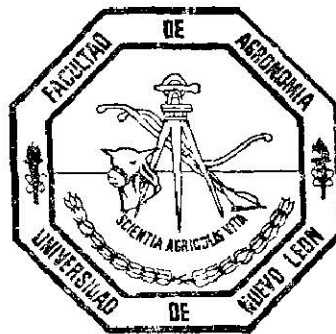
OBJETIVOS FASE II

CAMINATA 5 Km.

NOMBRE	TIEMPO FASE I	CALIF.	COMPROMISO TIEMPO	PROX. FASE CALIF.
JOSÉ ISABEL SÁNCHEZ A.	44'29"	ACEPTABLE	38'	BUENA
JESÚS ANGEL	44'30"	POBRE	40'	ACEPTABLE
JOSÉ LUIS GONZÁLEZ	45'18"	POBRE	37'	BUENA
JUAN FILIZOLA	45'24"	ACEPTABLE	42'	ACEPTABLE
RAFAEL GONZÁLEZ T.	46'57"	POBRE	40'30"	ACEPTABLE
JOSÉ Fco. RANGEL	48'14"	POBRE	40'00"	ACEPTABLE
MARTÍN BAZAN	48'27"	POBRE	----	----
FRANCISCO LÓPEZ	48'33"	POBRE	45'00"	POBRE
ARTURO CANTÚ	49'15"	MUY POBRE	----	----
ROSENDO ROJO	49'33"	MUY POBRE	41'59"	ACEPTABLE
FRANCISCO BRAVO	49'35"	MUY POBRE	41'59"	ACEPTABLE
ARTURO WONG KOO	49'50"	MUY POBRE	41'00"	ACEPTABLE
PEDRO HERNÁNDEZ	49'50"	MUY POBRE	30'00"	EXCELENTE
OSCAR MARTÍNEZ	49'55"	MUY POBRE	44'29"	ACEPTABLE
SERGIO VILLARREAL	50'51"	MUY POBRE	45'00"	POBRE
JOSÉ JUAN CARREÑO	51'35"	MUY POBRE	45'00"	POBRE
RODOLFO MONTELONGO	54'35"	MUY POBRE	41'59"	BUENO
VICENTE MEDINA R.	54'40"	MUY POBRE	45'00"	POBRE
GUSTAVO SOLÍS	54'48"	MUY POBRE	45'00"	POBRE
CARLOS NIETO	54'30"	MUY POBRE	---	----
ANGEL ARIEL PERALTA	54'52"	MUY POBRE	40'00"	ACEPTABLE
RAFAEL GONZÁLEZ RDZ.	----	----	48'00"	POBRE

UNIVERSIDAD AUTONOMA DE NUEVO LEON

FACULTAD DE AGRONOMIA



**GENERALIDADES DEL SISTEMA ENDOCRINO
DE LOS INSECTOS**

EXAMEN PRACTICO (OPCION V)

**QUE PARA OBTENER EL TITULO DE
INGENIERO AGRONOMO PARASITOLOGO**

P R E S E N T A

JORGE ELOY GOMEZ MONTES

MARIN, N. L.,

OCTUBRE DE 1983.

6146

7
QL 9
-

040.595
FAI
1983
C.7



Biblioteca Central
Magna Solidaridad

F. YESIS



WANU
FONDO
TESIS LICENCIATURA

I N D I C E

PAGINA

INDICE DE FIGURAS

I. INTRODUCCION	1
II. REVISION DE LITERATURA	5
2.1 El sistema endócrino	5
2.2 Composición del sistema endócrino	6
2.2.1 Células neurosecretoras	6
2.2.1.a Células neurosecretoras - del cerebro	9
2.2.1.b Células neurosecretoras - de otros gánglios	12
2.2.2 El cuerpo cardíaco	13
2.2.3 La glándula protorácica o torácica	18
2.2.4 La glándula ventral	23
2.2.5 El cuerpo alato	24
2.2.6 La glándula anillo o glándula de - Weisman	27
2.2.7 La hormona juvenil	29
2.3 Dispersión de las hormonas	34
2.4 Modo de acción de las hormonas	38

	PAGINA
2.5 Estructura de las hormonas	40
2.6 Las funciones de las hormonas	41
2.6.1 Crecimiento y muda	41
2.6.2 Diapausa	44
2.6.3 Metamorfosis	46
2.6.4 Polimorfismo	49
2.6.5 Maduración	50
2.6.6 Funciones metabólicas	53
2.6.7 Color y cambios del color	54
2.6.8 Balance del agua	56
2.6.9 Control neuroendócrino de la reproducción.	57
III. APENDICE	59
IV. BIBLIOGRAFIA	64
V. LITERATURA NO CITADA	66

INDICE DE FIGURAS

FIGURA		PAGINA
1	Esquema de los cambios en el desarrollo - de tres tipos de células neurosecretoras de los pares intercerebrales en <u>Lampyris</u> <u>noctiluca</u>	60
2	Esquema de las glándulas protorácicas en cuatro órdenes de insectos	61
3	Esquema de la glándula anillo o glándula de Weisman de <u>Drosophila melanogaster</u> del tercer instar larval	62
4	Esquema del sistema endócrino en dos espe cies de Collembola.	63

INTRODUCCION

No existe una mejor forma de conocer a un ser vivo, que por medio de su fisiología, la cual implica una gran complejidad, por lo que exige de grandes investigaciones de todas las ramas de la biología que la integran.

Una de ellas es la endocrinología, la cual estudia todos aquellos agentes químicos que son transmisores de información y que son producidos por células y/o órganos con funciones endocrinas que generalmente llegan a constituir todo un sistema endócrino en organismos superiores (animales).

El sistema endócrino es altamente complejo, aunado a su estrecha relación con el sistema nervioso, adquiriendo vital importancia dentro de los procesos fisiológicos.

En esta monografía se trata de abarcar de un modo generalizado al sistema endócrino de los insectos, el cual es una compleja combinación de células nerviosas y órganos especializados en donde juntos efectúan funciones de variadas índoles, además se tratan los componentes principales mencionando su actividad en el sistema, después tratamos de las hormonas y finalmente de las actividades fisiológicas reguladas por este sistema.

En la actualidad sabemos que son muchos los procesos en los que interviene este sistema, sin embargo no se conocen en su totalidad los mecanismos fisiológicos para tales efectos; de ahí la importancia de su continuo estudio de la diversidad de influencias del sistema, pues cada día se solucionan incógnitas pero surgen nuevas.

Según Novak (1976) los componentes de los tejidos del sistema endócrino son las hormonas, las cuales son de diversos tipos y de variados efectos y aún hormonas de un órgano particular pueden poseer variados efectos, incluso se ha estudiado la posibilidad de emplearlas como controladoras de plagas.

Los órganos endócrinos producen hormonas que generalmente viajan en la sangre a variados órganos del cuerpo coordinando sus actividades, siendo esto complementario del sistema nervioso.

Ya se ha mencionado en anteriores investigaciones, cuán importante es este sistema en los procesos somáticos, como la digestión y excreción, y de procesos neuromusculares como las actividades rítmicas. En el campo de la fisiología del desarrollo y reproducción, los reguladores neuroendócrinos juegan un papel muy importante. El control del crecimiento y de la metamorfosis por el sistema endócrino

de los insectos, presenta uno de los más intrínsecos problemas para los fisiólogos de insectos.

Novak (1976) menciona que la primera observación - hecha que hay tejidos fundamentales específicos circulando en la sangre de los animales fué hecha por Bordeu (1775) en la segunda mitad de la centuria de los setescientos, la primera evidencia experimental real de la existencia y flujo - de tales sustancias acarreadas en la sangre fué presentado por Berthold en (1849) quien demostró que los efectos de la castración de un gallo pueden ser anulados por la implantación de testículos de otro espécimen. El término de secreción interna, apareció por el año de 1899 usado por Brown - Sequard y hasta 1909 se usó el término de hormona actuando como mensajero químico, entre un tejido y otro por Bayliss y Starling en su clásico artículo sobre el control de la secreción pancreática al intestino.

Los primeros trabajos sobre las hormonas de los insectos fueron al escudriñar los mecanismos de la metamorfosis y fueron hechos por Kopeć (1917 a 1922) quien en su experimento muestra que existe una hormona que provoca la metamorfosis, luego Wigglesworth en 1935 y 1936 descubre a esta sustancia que denomina hormona juvenil que es producida por el cuerpo alato y ésta va seguida de la hormona de la muda que se denomina como ecdisona, originaria de la glándu

la protorácica.

En la actualidad son muchos los conocimientos que se tienen sobre este sistema pero no los suficientes, al menos nos han ayudado a entender muchos de los procesos fisiológicos de los insectos, aún así existen muchos enigmas aunados a la gran variedad de insectos que existen y consecuentemente a los diversos hábitos que son promovidos por este sistema, puesto que una hormona con cierta actividad específica en un insecto, puede no promover la misma en otro.

II. REVISION DE LITERATURA

2.1 El Sistema Endócrino.-

Según Durán (1981) una de las características inherentes a los seres vivos, es ser sensibles o irritables a -- los diversos estímulos que actúan sobre ellos, y a responder por la alteración de su comportamiento.

En los insectos y en la mayoría de los animales, es ta función es realizada por el sistema nervioso y el sistema endócrino, los cuales "codifican" los estímulos para enviar una respuesta inmediata al punto requerido para su "descodificación".

La transmisión del mensaje o respuesta por el siste ma endócrino, es relativamente simple, consistiendo de sus-- tancias químicas altamente específicas llamadas hormonas que son liberadas por grupos de células especializadas y difundi-- das indiscriminadamente a través del cuerpo. La especificidad del mensaje reside en el hecho de que solo ciertas células alteran su actividad o responden al mensaje, a pesar de estar todas las células del cuerpo expuestas a estos quími-- cos.

Resalta la capacidad de este sistema para interpretar inequívocadamente la información transmitida por el sis-

tema nervioso, traduciendo el impulso en una respuesta fisiológica que puede ser tan simple como el estímulo de un hábito de alimentación o tan basta y complicada como una metamorfosis.

El sistema endócrino de los insectos es un regulador de procesos fisiológicos-metabólicos, que se encuentra regulado por impulsos nerviosos de estímulos externos (como la presencia de peligro) o internos (como los promovidos por la información genética) a través de sustancias químicas especializadas.

El sistema endócrino se encuentra en todos los insectos, existiendo solo pequeñas variaciones morfológicas de los componentes de éste, así como en los efectos que pueden producir ciertas secreciones.

2.2 Composición del Sistema Endócrino

El sistema endócrino se encuentra integrado por unidades celulares que pueden estar funcionando aisladamente en la producción de secreciones o en agrupaciones formando glándulas y se pueden localizar en diversas partes del cuerpo en donde su aspecto y posición no varían mucho entre los insectos.

A continuación se presentan los componentes del sistema endócrino, tomando en cuenta los estudios realizados -- por Chapman, Wigglesworth, Novak, Bursell y Metcalf; ya que ésta es la única forma de hacer una integración completa de este sistema.

2.2.1 Células Neurosecretoras

Chapman (1976) menciona que las células neurosecretoras ocurren en ganglios del sistema nervioso central. Estas se parecen a las típicas células nerviosas con axones, pero están caracterizadas por mostrar una evidencia secretora citoplasmática de forma granular con características de propiedades colorantes, sirviendo esta reacción para poder dividir las o diferenciarlas. Delphin (1965) citado por -- Chapman (1976) dice que estos tipos no son siempre comparables en los trabajos de diferentes autores por poder algunas veces representar sucesivos estados en un ciclo de secreción.

Chapman (1976) cita a Wigglesworth (1966) quien dice que los gránulos que se encuentran en las células neurosecretoras son cambiantes y todas las células nerviosas están continuamente pasando éstos a lo largo de los axones, estos gránulos pueden tener de 1000 a 3000 Å de diámetro.

Es posible que estos gránulos o secreciones visibles sean solo un acarreador, quizá una molécula de proteína

grande, a la cual se anexa la pequeña molécula hormonal. La cantidad de material granular en una célula en cualquier instante es el resultado de un balance entre su rango de dispersión y su rango de disipación. Algunas autoridades consideran a una célula con material granular como activamente secretoras, mientras que otros consideran a tal célula inactiva tan solo acumuladora de material. Es posible que ambos tipos de vista puedan ser correctos bajo diferentes circunstancias.

La actividad endócrina de las células neurosecretoras pueden tomar una de dos forma; puede la secreción hormonal actuar directamente sobre un órgano efecto o puede actuar sobre otros órganos endócrinos, los cuales en turno son estimulados para producir hormonas; en este caso las células neurosecretoras actúan como intermediarios entre el sistema nervioso y las glándulas endócrinas correspondientes a toda situación percibida y analizada por el sistema nervioso. Es posible que no todas las células neurosecretoras que se localizan en el sistema nervioso produzcan hormonas.

Wigglesworth (1972) menciona de la presencia de un grupo de células neurosecretoras en el ganglio subesofágico del insecto Periplaneta sp. (orthóptero) el cual secreta la hormona que controla el ritmo diurno de la actividad locomotora. En otros insectos ésto va consernido a la secreción

de agua. En los más grandes dípteros, esta secreción controla el endurecimiento y oscurecimiento de la cutícula - después de la emergencia.

En las abejas la actividad secretora de las células neurosecretoras puede ser incrementada no solo durante la maduración sexual en ambos sexos, sino también durante la actividad de las obreras.

En Rhodnius sp. (hemíptero) las células neurosecretoras que se localizan en el ganglio abdominal produce una hormona diurética.

2.2.1.a) Células Neurosecretoras del Cerebro

Novak (1975) dice que están usualmente arregladas en dos grupos en cada lado del cerebro, simétricamente dispuesta sobre la superficie superior de cada hemisferio junto al surco medio o a la línea mesal, siendo de 4 a 15 células cada grupo o algunas veces de más.

Strong (1976) citado por Chapman (1976) menciona - que los axones de estas células forman un par de nervios - que pasan por atrás y a lo largo del cerebro emergiendo de éste para dirigirse al cuerpo cardíaco (órgano endócrino) y formar el primer par de nervios internos del cuerpo cardíaco, pero no todas las fibras que lo integran llegan hasta -

este cuerpo, algunas se quedan en el cerebro o a lo largo - de su trayectoria al cuerpo cardíaco para luego pasar al -- cuerpo alato.

Chapman (1976) sugiere que en la mayor parte de -- los Apterigotas, estas células neurosecretoras están contenidas en cápsulas separadas de tejido conectivo, conocidos como los órganos laterales-frontales en el lado dorsal del cerebro, pero en machilidae (thysanura) las células son generalmente intercerebrales como en pterigota.

Novak (1975) y Chapman (1976) dicen que un segundo grupo de células es variable en posición algunas veces posterior a los lóbulos ópticos, en algunos dípteros e hymenópteros, estas células se encuentran agrupadas con las otras células neurosecretoras en los pares intercerebrales; de estas células un segundo nervio formado por los axones, pasa directo del cerebro al cuerpo cardíaco formando el nervio - cardíaco externo y en Schistocerca sp. (orthóptera) algunas fibras de este nervio se extienden al cuerpo alato.

Los productos de secreción de las células neurosecretoras del cerebro pasan a lo largo de los axones en forma granular al cuerpo cardíaco para ser liberados en las - terminales nerviosas hinchadas o al cuerpo alato, donde pueden ser almacenadas o liberadas, además se sugiere que pue-

den proveer los materiales crudos de los cuales las hormonas específicas son producidas para los variados efectos re queridos por los órganos. (Chapman, 1976)

Novak (1975) menciona que los estudios de Nayard - (1958) del paso del material neurosecretado desde el cuerpo cardíaco vía el nervio alato dentro del cuerpo alato van a estimular la glándula e incrementar su tamaño; habiendo observado que los gránulos neurosecretados pasan vía el nervio recurrente dentro de las paredes de la aorta dorsal -- (que es inervada por este nervio) directamente al torrente sanguíneo.

Las secreciones granulares de las células neurosecretoras en los pares intercerebrales promueven el funcionamiento de las glándulas protorácicas, estimulando la síntesis de proteínas y posiblemente el control de la pérdida de agua, así como el desarrollo y actividad del oocito. No es conocido si todos estos efectos sean producto de una hormona única o de varias hormonas separadas, puesto que hay diferentes tipos de células neurosecretoras ya que es posible la secreción de diferentes compuestos hormonales. (Chapman, 1976).

Bursell (1970) dice que se ha observado que las células neurosecretoras del cerebro, poseen acumulaciones vi-

sibles de material neurosecretado en forma granular o manchado solo en los axones y si éstos están ligados severamente, el material se acumula sobre los puntos de interferencia, sugiriendo ésto que el flujo desde las células hasta el cuerpo cardíaco está regulado por el tamaño de las partículas, pero el consecuente retenimiento forma una acumulación de almacenaje que irá desapareciendo por el cuerpo cardíaco, siendo este órgano el comprometido principalmente con el almacenaje y liberación de tales secreciones llamadas hormonas cerebrales. Este material neurosecretado ha sido observado en preparaciones histológicas por Thomsen E. y Tomsen en 1953.

En la Figura (1) se muestran los cambios en el desarrollo de tres tipos de células neurosecretoras de los pares intercerebrales en Lampyris noctiluca. (Ver apéndice)

2.2.1.b) Células neurosecretoras de otros gánglios

Según Chapman (1976) un gran número de células neurosecretoras ocurren en el gánglio ventral del cordón nervioso, a menudo son células largas y lobuladas con citoplasma granular o conteniendo profundas manchas, las cuales son cambiantes y todas las células nerviosas están continuamente pasando productos del cuerpo de la célula a lo largo del axon.

En Bombyx sp. (lepidóptera) existen más células secretoras en el gánglio ventral que en el cerebro. Diferentes

tipos de células están distribuidas extensivamente en un - gánglio, pero algunos tipos están restringidos a un gánglio particular, las secreciones de estas células puede pasar a lo largo de las conexiones interganglionares en una u otra dirección y también exteriormente a lo largo de nervios periféricos presumiéndose que los productos de secreción son liberados en la hemolinfa o pueden ser llevados directamente al o a los órganos objetivos.

De estas células se desconoce aún sus funciones en cuando a la actividad de las secreciones; en algunos casos se les conoce que influyen sobre los procesos de regulación de agua.

2.2.2 El Cuerpo Cardíaco

De acuerdo con Novak (1975) la primera mención hecha sobre este cuerpo fué realizada por Lyonell en 1762 en sus - trabajos sobre la anatomía de Cossus cossus (lepidóptera). Este consiste en un par de cuerpos u órganos cercanamente - asociados con la aorta y formando parte de sus paredes. En grupos superiores como lepidópteros, coleópteros y algunos - dípteros, estos cuerpos se encuentran separados de la aorta, inmediatamente detrás del cerebro, entre el final anterior de la vena dorsal y el cerebro, frente al cuerpo alato con el que se encuentra conectado por el nervio alato. En díp-

teros (cyclorrapha) se le encuentran formando parte de la glándula anillo en la parte media baja de ésta, caracterizado por el pequeño tamaño de las células y por la fusión en el medio con el ganglio hipocerebral y a los lados con las paredes de la glándula anillo.

Cada órgano o cuerpo cardíaco contiene las terminaciones de los axones de las células neurosecretoras del cerebro y otros axones se recorren hasta el cuerpo alato, o sea el cordón nervioso interno del cuerpo cardíaco y el cordón nervioso externo del mismo cuerpo.

Wigglesworth (1972) menciona la distinción de tres elementos en el cuerpo cardíaco:

- i) Las terminaciones bulbosas de los axones de las células neurosecretoras del cerebro llenas de gránulos.
- ii) Células intrínsecas aparentemente de nervios naturales con procesos como de axón conteniendo bastantes gránulos pálidos.
- iii) Células insterticiales glial que envuelven a los elementos nerviosos con vacuolas citoplasmáticas que constituyen parte del sistema estomogástrico.

Las células intrínsecas poseen largas proyecciones citoplasmáticas que se extienden hacia la periferia de los

órganos y que probablemente sirvan para la liberación de -- las secreciones en la hemolinfa. (Chapman, 1976).

Estos son órganos que reciben secreciones cerebrales a través de sus conexiones nerviosas, (axones de las células neurosecretoras del cerebro) y probablemente los liberan tal cual o producen un producto neurosecretorio propio. Se ha sugerido en Periplaneta sp. que ese producto neurosecretado por el cerebro, no todo es liberado en la hemolinfa. (Wiggles Worth, 1972).

Es de notarse que la composición del cuerpo cardíaco es de una parte nerviosa y otra glandular, difiriendo a primera vista del cuerpo alato y de todos los gánglios nerviosos por color blanco-leche que le infiere brillantes, recordando a las células neurosecretoras. Este cuerpo cardíaco se halla ausente en collembola. (Novak, 1975)

Novak (1975) cita a Johannsson (1958) en donde éste asume que el cuerpo cardíaco posee dos funciones básicas que el almacenaje y mezcla de los diferentes grupos y tipos de productos de las células neurosecretoras y en adición la producción de sus propias hormonas. Una similar sugerencia fué hecha por Gamerson (1953) citado por Novak (1975) quien mostró que el cuerpo cardíaco produce una especial sustancia activa (ortodifenol) que es completamente diferente a

las neurosecreciones y que activa los latidos cardíacos y los movimientos peristálticos, pero tal conclusión ha sido rechazada por Altmann en (1956) citado por Chapman (1975) - quien estudió los efectos motríficos de los extractos del cuerpo cardíaco de Iphitia limbata sobre los peristaltismos intestinales de Aspongopus janus y sus cromatográficos efectos sobre los rojos pigmentos de las células neurosecretoras de estas especies no tienen tales efectos.

Hallazgos más recientes no han permitido dudar de la intrínseca actividad endócrina en su glandular y neurosecretoria actividad, así como tampoco de su neurohemo función por las células neurosecretorias del cerebro y estas funciones son probablemente mediadas por más de una sustancia activa. Además de activadores hormonales, están fundadas sus actividades según otros autores por las siguientes sustancias:

- . Polipéptidos: Con actividades motríficas y cromatoforotrópicas.
- . Extractos neurohemales y componentes glandulares.
- . Sustancias que afectan la función nerviosa.
- . Sustancias con efectos ambiguos; diuréticos y antidiuréticos sobre el metabolismo del agua.
- . Sustancias farmacodinámicas como serotín, ortodifenol, etc.

De aquí se deduce la importancia de promover la investigación para identificar todas las sustancias y determinar su espectro de actividad.

Según Wigglesworth (1972) un número de actividades fisiológicas pueden ser estimuladas por extractos del cuerpo cardíaco conteniendo quizá la secreción neuroglandular de las células intrínsecas.

En Periplaneta sp. y Calliphora sp. la sustancia activa dará lugar a las concentraciones de cromatóforos de los crustáceos. El extracto de la larva de Corethra sp. inducirá la expansión de los melanoforos extendiéndose sobre los sacos de aire. Un extracto salino de Periplaneta sp. de su cuerpo cardíaco dará lugar a la aceleración de los latidos cardíacos e incrementará la amplitud. Este factor que con seguridad proviene de las células intrínsecas del cuerpo cardíaco parecidas a un péptido o una proteína, ésta no actúa directamente sobre el corazón pero sí sobre las células pericardíacas causando que produzcan un principio activo similar a serotín. El mismo tipo de acción es ejercida sobre el intestino de la cucaracha y un extracto del cuerpo cardíaco de Periplaneta sp. inoculado en mismas especies provoca un levantamiento en el trehalose sanguíneo con una disminución en glucógeno en el cuerpo graso y el sistema nervioso central pero un levantamiento de glucógeno san-

guíneo.

Metcalf (1978) resume al cuerpo cardíaco como estructuras que ocurren en los ptetygotas, descansando en cualquier lado de la aorta, atrás del cerebro y conectadas al protocerebro por fibras nerviosas. Las neurohormonas del cerebro se acumulan en estos órganos siendo luego liberadas en la sangre o hemolinfa.

2.2.3 La glándula protorácica ó torácica

Novak (1975) reporta que la primera descripción exacta de esta glándula fué realizada por Lyonett en 1762. Varios estudios morfológicos comparativos han aparecido hasta la fecha de diferentes géneros de insectos, encontrándose variaciones en la forma de estas glándulas; si bien sus características comunes son, ser un par de estructuras glandulares localizadas en el área ventral lateral del protórax (extendidos hasta el mesotórax en algunas especies) y en algunas especies son parcialmente fucionadas en la línea media, estando frecuentemente cercanamente conectadas con las principales ramas traqueales laterales cerca de los espiráculos protorácicos.

Bursell (1970) menciona que estas glándulas se originan de invaginaciones en el ectodermo de la región de la

cabeza pero éstas toman diferentes posiciones y asumen diferentes formas en los variados insectos. En algunos estas glándulas aparecen compactas en la cabeza, en otros vienen asociados con el cuerpo cardíaco, o con el cuerpo alato o con ambos en el complejo de la glándula anillo o anillo de Weisman, en algunos más éstas vienen justamente asociados con el sistema traqueal.

Wigglesworth (1972) menciona que en los insectos de los órdenes como Thysanura, Ephemeroptera, Odonata, Isoptera y Dermáptera, los vestigios son compactas estructuras en la parte baja de la cabeza y son llamadas glándulas ventrales. En Blattidae (Ortóptera), Coleóptera, Lepidóptera e Hymenoptera, las células son transportadas hacia atrás -- dentro del tórax, tal vez por el crecimiento de las glándulas salivales y aquí forman una cadena abierta y suelta de células o como un encaje de malla. En las larvas de Cycloptera de dípteros, estas glándulas están funcionadas con la glándula anillo que circundada la aorta justo por detrás del cerebro, siendo esta glándula una estructura compuesta o mixta.

Novak (1975) menciona que en Rhodnius sp. ellas no están formando órganos independientes compactos, sino cadenas de células en pares dentro del cuerpo graso. En las cucarachas, éstas están fijadas en la cavidad del cuerpo por

una o más fibras musculares y por un nervio anillo del protórax o menos cerca del ganglio subesofágico.

Bursell (1970) dice que sin embargo su posición - cuando las células de la glándula están bajo la influencia de la hormona del cerebro, ellas entran a un ciclo de actividad involucrando un crecimiento del tamaño del núcleo el cual con frecuencia es extensivamente lobulado y un incremento en la cantidad de material basofílico se presenta en el citoplasma. En reposo las células de la glándula presentan sus núcleos chicos y ovales, mientras que en actividad por la influencia de la hormona cerebral aumentan de tamaño y el número de mitocondrias alrededor del núcleo se incrementa y el retículo endoplasmático se torna más extenso; ésto debido a que la síntesis del DNA toma lugar en el núcleo subsecuentemente pasa al interior del citoplasma donde ocurren la síntesis de proteínas; ésto refleja la síntesis de enzimas comprometidas en la producción de su secreción hormonal que es la ecdisona. Al final del ciclo el núcleo regresa a su tamaño original. Estas glándulas sólo son activas durante los procesos de muda, pues al llegar el insecto al estado imago, degeneran a los 10 ó 12 días de haber alcanzado tal estado, pero persisten a lo largo de toda la vida de los Apterigotas o sea que la degeneración es exclusiva de Pterygota. Además Bursell (1970) menciona que experimentalmente el crecimiento de las células de la glándula

torácica al entrar en actividad no ha sido precisado, pero - seguro ésto muestra que se encuentran involucradas la síntesis de proteínas junto con una variedad de mucoproteínas, - glicoproteínas y otras sustancias con las cuales las hormo-- nas parecen estar asociadas.

La hormona ha sido aislada en forma cristalina con una producción de 5 mgr. de 100 kg. de larvas del gusano de seda. Clasificada como un esteroide muy parecido a la molécula de colesterol identificada como 2,3,14,22,25. Penta- - hidroxí A-7 colestone y cuya fórmula estructural se muestra más adelante; una cantidad de 7.5 mgr. de este material puri ficado es capaz de inducir la formación del puparium en el - aislamiento de la larva de Moscarda sp.

Los primero efectos de la liberación de hormona mu- tante desde las glándulas torácicas, es una activación de to das las células que están involucradas en los procesos de - crecimiento y mutación, muy notablemente las células de la - epidermis. Esto incluye un alargamiento del núcleo, una mo- vilización de ribonucleoproteínas y un incremento en el ran- go de síntesis de proteínas o sea un incremento en el número de mitocondrias que deben en sí mismas involucran una síntesis substancial de sus proteínas y componentes lípidos.

Los mecanismos por los que esta activación de esta maquinaria sintética se realiza, son aún inciertos, pero recientes observaciones sugieren de una acción directa del material genético quizá involucrado. Esto ha sido demostrado a los 10 minutos de la aplicación de una hormona mutante en cantidades correspondientes a casi 10 moléculas por grupo - haploide de cromosomas, siendo posible distinguir la aparición de "hinchamientos en los cromosomas" donde se supone radica la información genética para la síntesis de proteínas o enzimas relacionadas con la muda, a esta hinchazón se le denomina "puff" y es muy evidente en cromosomas grandes de las glándulas salivales reflejando la activación de genes particulares que provocan la aparición de enzimas en el citoplasma celular causando una desviación en la pauta metabólica tal como la promoción de la información requerida por los componentes para los procesos de crecimiento y muda.

Wigglesworth (1972) dice que luego de la activación de la glándula por la hormona cerebral, es secretada la hormona de la muda, ésta es en cada ciclo de muda, recuperando las células su tamaño original, por una fase de regresión e inactivación la cual será total al alcanzar el estado adulto, esto en Pterygota, puesto que en Apteriygota persisten activas cíclicamente durante toda su vida.

En la figura (2) se presenta un esquema de las --
glándulas protorácicas en cuatro órdenes de insectos. --
(Ver apéndice).

2.2.4 La glándula ventral.

Novak (1975) comenta que algunos autores llaman a estas glándulas como cabezas glandulares o glándulas tenta_torias que fueron primeramente encontradas por Pflugfelder en 1947 en la parte ventral posterior de la cabeza en phas_midae (ortóptera). Una cualidad muy importante de estas - glándulas es que degeneran al final de la metamorfosis o - en los primeros días después de alcanzar el estado adulto como le sucede a la glándula protorácica. Comenta Novak - que la influencia de la glándula ventral en procesos de mu_da fué mostrada por Strich Halbwachs entre 1954 y 1958 al implantar una glándula madura en los principios del cuarto y quinto instar larval causando una aceleración en los pro_cesos de muda.

Según Novak (1975) un ciclo de actividad secreto_ria fué descrito por Pflugfelder entre 1947 y 1958 en Ca--rausius sp. donde las gotas de secreción aparecen cercana_mente conectadas con el núcleo durante y por unos pocos - días después de la ecdicis. Este período es abundante en secreción seguida de una fase de exudación. Entre el ter_cero y séptimo día del período de intermuda, el núcleo y -

el citoplasma crecen rápidamente, sobre el octavo y noveno día, éstas son de variadas dimensiones celulares resultando en abundantes agregados celulares entre el décimo y onceavo día. La ecdicis tiene lugar sobre el doceavo día asociado con la fuerte actividad secretoria. Similares observaciones han sido encontradas en odonata, termitas y otros hemimetabolos. Las observaciones de varios autores en cuando al tipo de secreción han concluido que es una sustancia de naturaleza protéica y no produce hormona mutante pero si participa en la síntesis de ésta según Cassier y Fain Mauriel (1968) citados por Novak.

2.2.5 El cuerpo alato

Novak (1975) menciona que probablemente la primera descripción de este cuerpo en los insectos fué hecha por Müller en 1828 sobre Blatta orientalis quien le atribuyó funciones nerviosas siendo ésto aceptado por antiguos autores, pero Nabert en 1913 esclarece la actividad endócrina de este cuerpo.

El cuerpo alato es conocido en todos los insectos voladores en los que se le encuentra bastante evolucionado, no así en los apterygotas donde es muy primitivo. Severas diferencias pueden ser observadas sobre las bases de su estructura, posiciones, relación con otras glándulas endócrinas

nas y consideraciones filogenéticas.

Wigglesworth (1972) los define como cuerpos glándulares estrechamente asociados con el cuerpo cardíaco que - cuando son activos forman densos racimos celulares granulares que pueden localizarse detrás del cerebro surgiendo por brotaduras de células epidérmicas entre los segmentos mandibulares y maxilares, para luego aparecer separadas de la pared del cuerpo y formando un profundo cuerpo decolorado; en fasmidios su origen ectodérmico es aún aparente en forma de ampolla rodeado por una vacuola central. En hemípteros, la fusión tiene lugar dorsalmente bajo la aorta formando un cuerpo simple o arriba de la aorta como en tabanidae (dípteros). En Lepidóptera forman racimos que están sueltos. En Colembolla no están presentes. Un tipo especial de fusión se presenta en cyclorrapha (dípteros) en donde se encuentra integrada a la glándula anillo.

El cuerpo alato se encuentra intervado por el nervio que atraviesa al cuerpo cardíaco, el mismo que transporta fibras desde las células neurosecretoras del cerebro. - Chapman (1976) menciona de la existencia de un fino nervio que conecta todo el cuerpo alato al gánglio subesofágico.

Novak (1975) dice que existen cambios cíclicos en el cuerpo alato en cada instar larval, así como en el adulto. El cambio en tamaño es una manifestación de su activi-

dad cíclica, siendo el menor tamaño en los principios de cada instar larval e incrementándolo gradualmente hasta llegar a un máximo cerca de lamitad del período de intermuda. El incremento del cuerpo alato en cada instar larval tiene dos componentes:

- i) Un incremento debido a la actividad secretora
- ii) Un crecimiento de la glándula por sí misma

En el adulto un claro incremento en el tamaño de la glándula comienza 3 ó 4 días antes de la muda a inmago y continúa por todo el período de oviposición (desde el octavo al terceavo día) pudiendo alcanzar un tamaño hasta 30 veces mayor que el alcanzado en la última muda larval. Es sabido que las células del cuerpo alato son de corta vida.

Este cuerpo es el encargado de la secreción de la hormona juvenil que mantiene los caracteres larvales en el insecto joven, asegura la deposición de la yema en el desarrollo del huevo, induce el tipo de comportamiento apropiado al del tipo de crecimiento o actividad reproductiva siguiente como los cambios del color en la maduración sexual, polimorfismo en las termitas y áfidos.

Metcalf (1978) resume el cuerpo alato como órganos pareo que se encuentran asociados con el cuerpo cardíaco. Algunas veces estos cuerpos se encuentran fusionados como

en Hemíptera. Ellos producen la hormona juvenil que evita la aparición de los caracteres adultos durante el desarrollo por lo que se opone a la acción de la hormona de la muda, volviéndose inactivos al llegar al último estado inmaduro en el desarrollo del insecto.

2.2.6 La glándula anillo o glándula de Weisman

Novak (1975) señala este órgano endócrino como un caso especial que combina la fuente de tres hormonas en la metamorfosis y ocurre comúnmente en los dípteros superiores.

El primero en descubrirlo según Novak, fué Weisman en el año de 1864 en Calliphora vomitoria y el primero en sugerir su carácter endócrino fué Hadorn en 1937 aunque los experimentos de Fraenkel de 1934 a 1937 fueron los que demostraron su función, en esos artículos se le confiere -- asumir un importante papel en la metamorfosis. Pero Burtt 1938, postula que más bien ejerce una influencia de oposición o sea inhibitoria sobre la metamorfosis y él identificó esta glándula con el cuerpo cardíaco.

Novak cita a B. Scharrer y Hadorn (1938) quien dice que fueron los primeros en sugerir a la glándula como -- una estructura compuesta, constituida por ambos cuerpos o --

sea el alato y el cardíaco. Su estructura fué estudiada -- por E. Thomsen en el año de 1941 sobre Calliphora sp. identificando las porciones laterales de la glándula formada -- por grandes células glandulares con las glándulas pericar-- diales, mostrándose que éstas se desintegran durante la me-- tamorfosis. El también descubrió que el ganglio hipocere-- bral está asociado con esta estructura compuesta. La glán-- dula anillo se conecta al cerebro por un par de nervios y -- también tiene una conección con el nervio recurrente. En -- nematocera tiene completamente separadas las glándulas y -- cuerpos componentes de esta glándula.

Novak (1975) menciona los cuatro componentes de la glándula anillo :

- i) Un cuerpo alato con células pequeñas situado en el -- dorso medio del anillo frecuentemente cubiertas por -- largas células en las porciones laterales.
- ii) Glándulas peritraqueales o pericardiales formadas por -- largas células glandulares en la porción lateral del -- anillo.
- iii) Un cuerpo cardíaco en la parte ventral media del ani-- llo con sólo un par de nervios del cuerpo cardíaco -- formado por la coalescencia del nervio interno y exter -- no antes de introducirse al anillo, fusionándose con

el nervio recurrente en algunas especies.

- iv) El gánglio hipocerebral compuesto de células ganglionares transparentes y estrechamente conectadas con el cuerpo cardíaco.

En la figura (3) se muestra un esquema de la glándula anillo o glándula de Weisman en Drosophila melanogaster del tercer instar larval. (Ver apéndice)

2.2.7 La hormona juvenil

Williams (1958) menciona que en 1933 el biólogo -- británico V.B. Wigglesworth realizó un experimento, el cual consistió en decapitar larvas de Rhodnius sp. (Hemíptero), obteniendo resultados sorprendentes, pues un considerable número de los decapitados, larvas prematuras, que prontamente sufrieron metamorfosis resultaron adultos miniatura. El pensó que había encontrado una hormona juvenil la cual bloqueaba la metamorfosis de una larva hasta que ha alcanzado su completo desarrollo y ubicó su origen en la cabeza, por lo que realizó estudios microscópicos concluyendo que el diminuto racimo de células justo detrás del cerebro presentada en par, era el origen de tal hormona, siendo tales racimos el cuerpo alato.

El francés Jean Bounhiol citado por Carroll (1958)

desarrolló una técnica de extracción quirúrgica del cuerpo alato del gusano de seda, obteniendo variados resultados ta les como que a los gusanos que se les extirpó el cuerpo alato se les acortó su ciclo de vida e hilaron un capullo mi--niatura, cambiaron a diminutas crisalidas y finalmente emergieron como diminutos adultos. Pero si por el contrario se involucrara el cuerpo alato activo de una larva joven sobre una larva más vieja, ésta pospondría su metamorfosis un --instar larval y eventualmente produciría un adulto gigante.

Williams (1958) realizó un experimento de inoculación del cuerpo alato de larvas jóvenes del gusano de seda sobre crisalidas, obteniendo una monstruosidad que tenía estructuras morfológicas de larva, crisálida y adulto, por lo que se intuyó que la actividad del cuerpo alato en la pro--ducción de la hormona juvenil declinó justo antes de pupar y desapareció inmediatamente después, pero curiosamente antes de emerger el adulto aumenta considerablemente la actividad del cuerpo alato.

Posteriormente realizó un experimento de inyección del contenido del gusano de seda de un adulto decapitado sobre una larva de último instar, ocasionando que pospusiera su pupación, demostrando ésto el contenido de hormona juvenil en el adulto y en el abdomen, por lo que éste es el depósito de la secreción producida por el cuerpo alato al rea

nudar su actividad al alcanzar el estado adulto durante un período de varias semanas recogiendo gran cantidad de la -- hormona. Por una razón desconocida, solo en el abdómen de la polilla macho se almacena la hormona, no sucediendo esto en las hembras.

La inhibición de la metamorfosis al aplicar el extracto de una polilla adulta sobre larvas jóvenes, deja entrever la utilidad del empleo de este proceso en el control de plagas, siendo el insecticida óptimo por no crear resistencia y no contaminar, siendo quizá su único inconveniente que no sea selectivo, puesto que el extracto del abdómen de Cecropia sp. (Lepidóptera) mostró ser activo sobre una gran variedad de otras especies y órdenes de insectos inhibiendo la metamorfosis por lo que los animales pronto mueren sin alcanzar su completo desarrollo.

Bursell (1975) menciona que el desarrollo de convenientes técnicos de ensayo, facilitan la separación y purificación de materiales activos. La actividad de la hormona juvenil se descubrió al estar asociada con terpenos de cadena abierta, siendo identificado el principio activo en un principio como farnesol que es un aldehído derivado del farnesal; recientemente se ha identificado al principio activo de Hyalophora sp. (Lepidóptera) que, es:

metil, trans, trans, cis, 10, epoxi, 7 etil, 3-II dimetil, 2-6 tridecadienoato.

El efecto de la hormona juvenil en el desarrollo - de los insectos es para asegurar la producción de la larva o de los caracteres juveniles. Esto ha sido convenientemente demostrado por experimentos en que la fuente de la hormona en larvas jóvenes del gusano de seda ha sido removida. En la ausencia del cuerpo alato y de ahí de la hormona juvenil, la larva muda precózmente a pupas de pequeñas dimensiones pesando no más de 2.5 mg. mientras que el peso normal - sería de 1.25 gr. El modo de acción de la hormona no ha sido aún determinado, pero puede implicar un efecto directo - sobre el sistema genético quienes activan el total del sistema, éstos están asociados con la formación de las caracteristicas larvales y al mismo tiempo suprimiendo la actividad de éstas, que son los responsables de la formación definitiva de los rasgos de la pupa y del adulto, los efectos - parecen ser graduados en el sentido aquél del éxito final, dependiendo de la precisa concentración de la hormona juvenil durante el período crítico.

Si la concentración es alta a lo largo de la fase activa, las características inmaduras son completamente realizadas; si la concentración está bajando o si la concentración alta no está presente durante el ciclo de actividad, -

entonces una condición intermedia entre la forma inmadura y adulto puede ser producida; mientras que si la concentración permanece bajo a lo largo de la fase activa de crecimiento, sus características larvales son completamente suprimidas y aquellas partes del sistema genético que son responsables de la formación de los caracteres adultos, les son concedidos en su plena expresión.

Un muy importante aspecto de la actividad de la hormona juvenil, es el mantenimiento de la integridad de la glándula torácica. Esta glándula de hecho está considerada como un carácter inmaduro, puesto que es el origen de la hormona juvenil que produce aquellas garantías de la continuación del crecimiento y la mutación que es esencialmente un proceso juvenil; sin un substituto de la hormona juvenil, este proceso se verá inevitablemente detenido. En la presencia de la hormona juvenil, la glándula torácica llegará al final de este ciclo de actividad y comenzará una fase inactiva para prepararse para el siguiente ciclo, pero si la glándula torácica pasa a lo largo del ciclo en ausencia de la hormona juvenil, entonces las glándulas se paralizarán completamente dentro de las 24 horas del final de la muda, en Rhodnius sp. por ejemplo, el núcleo de la glándula torácica puede observarse estar padeciendo cromatolisis y 48 horas después está completamente disperso, originando la desaparición de la glándula torácica y el consecuente cese

del crecimiento y muda, estando el cuerpo alato libre para reasumir la actividad en el control de la reproducción más que en el desarrollo.

Los mecanismos por lo que la secreción de la hormona juvenil por el cuerpo alato es controlada, no han sido enteramente delucidados. Esta actividad aparenta ser baja justo antes de la muda larval, ascendiendo a la cúspide justo después de la muda, volviendo a ser completamente inactiva después de la muda pupal en el gusano de seda.

Sobre las bases de los resultados, según aparece el crecimiento y el desarrollo de los insectos, puede ser interpretado en términos de una interacción entre el sistema genético fundamentalmente y dos hormonas, la de la muda y la juvenil.

En la figura (4) se presenta un esquema del sistema endocrino en dos especies de Collembola (Ver apéndice).

2.3 Dispersión de las Hormonas

Las hormonas producidas en las células neurosecretoras pasan a lo largo del axón de estas células como resultado del intraflujo axonal del citoplasma, posiblemente a lo largo de minúsculos tubos que recorren a lo largo del axón. En este camino quizá pasan directamente a sus órga--

nos objetivo o quizá sean segregados directamente a la sangre. (Chapman 1976).

Johnson en 1962 (citado por Chapman, 1976), dice - que la transferencia directa a lo largo de los axones, probablemente ocurre en Aphis sp. (Homóptera), donde dos largas células neurosecretoras en el protocerebro tienen extensas ramas de axones que pasan a varias partes del cuerpo. - Similares axones neurosecretorios pasan desde el cuerpo cardíaco por las células neurosecretoras del cerebro, también implica el transporte de hormonas a lo largo de axones de las células.

Cuando las hormonas son segregadas dentro de la -- sangre, órganos neurohemolinfícos pueden o no quizá estar involucrados, por ejemplo el cuerpo cardíaco sirve para la segregación y algunas veces para el almacenamiento de hormonas cerebrales y la posición de este órgano adyacente a la aorta, quizá facilite la dispersión de la hormona. Por -- otro lado en Nebria sp. (Coleóptero) algunos axones neurosecretorios están en el final del cerebro próximos al frente - final de la aorta, de modo que sus secreciones son dispersadas fuera de la intervención del cuerpo cardíaco. Similarmente en Rhodnius sp. la hormona diurética que es producida en células neurosecretoras del ganglio ventral, pasa fuera a lo largo de los axones y éstos son segregados dentro de -

la sangre por cortas y numerosas ramas laterales, teniendo estas ramas terminaciones hinchadas y el gran número de terminaciones facilita la rápida segregación de la hormona. - En Calliphora sp. las áreas a que las hormonas son confinadas a ser segregadas es dentro de la sangre o en tejidos adyacentes a la sinapsis. Estas áreas tienen racimos de pequeñas vesículas y denso material de electrones cerca de la membrana plasmática, donde un punto de ésta es separado de la sangre, sólo por una membrana basal o donde ésta es adyacente a la membrana plasmática de otras células, las vesículas son mucho más pequeñas que los gránulos neurosecretorios con que están asociados y quizá derivan de ellos, de modo que ellos contengan las hormonas. Tales racimos de vesículas han sido observados dentro y en la periferia del cuerpo cardíaco, en los axones que corren desde el cuerpo cardíaco al cuerpo alato y en axones que corren desde el cuerpo cardíaco al cuerpo alato y en axones en las paredes del corazón. Esto sugiere que algunos de los sitios de segregación son permanentes, mientras que otros solo son transitorios. El mecanismo de segregación de la hormona en ese punto no es convenido. Los axones de células neurosecretoras en algunos animales, son conocidos como conductores de impulsos nerviosos y es probable aplicarlo a células neurosecretoras del cerebro. Esto sugiere que el arribo de un impulso nervioso motiva la segregación o liberación de cualquier vesícula que contenga la hormona que esté adyacente a

la membrana plasmática, en muchos de los mismos caminos que un impulso nervioso primario libera vesículas conteniendo - acetilcolina en la sinapsis.

Chapman (1976) cita a Smith y Smith (1970) quienes - piensan que en el cuerpo cardíaco de Carausius sp. la neuro secreción es realizada directamente desde las gotitas o grá nulos neurosecretores. Estas (os) son sujetos por la mem-- brana y se supone que ésta viene en contacto y fusionada - con las membranas plasmáticas de las células, de modo que - el contenido de las gotitas está disparado dentro de los es pacios intracelulares.

Hormonas de la glándula protorácica y del cuerpo ala to son producidas en células glandulares y descargadas di-- rectamente dentro de la sangre, Whitten (1971) (citado por Chapman (1976) sugiere que algunas hormonas quizá son trans portadas desde sus órganos de origen a los órganos objeti-- vos o en los sitios de segregación de tejido conectivo por medio de canales. Estos son por ejemplo canales en la mem brana basal de la glándula anillo que se conecta con otros canales en el tejido conectivo, así la secreción es acarrea da directamente desde la glándula anillo hasta el corazón y también dentro de la sangre a un punto donde ellas son fá-- cilmente dispensables.

2.4 Modo de Acción de la Hormona

Chapman (1972) menciona que la manera en que las hormonas producen sus efectos, no está bien definida. Las rápidas acumulaciones de ecdisona en el núcleo de las células epidermales, muestra que es probable que actúa directamente sobre éste. En los cromosomas gigantes de larvas de dípteros, se presentan características hinchazones, que parecen indicar la actividad de genes particulares (éstos -- son los "puffs"). Cuando la larva de Chironomus sp. muda a pupa, una nueva hinchazón aparece sobre una cromosoma y en otro desaparece.

La inyección de ecdisona dentro de una larva, entre las mudas, tiene el mismo efecto: el primero hinchamiento aparece dentro de los 15 minutos posteriores a la inyección y alcanzando un máximo de casi dos horas. Un poco más tarde un segundo hinchamiento se forma y dos o tres días después otra característica hinchazón aparece. Esto sugiere que los cambios bioquímicos de la actividad en las células al tiempo de mudar, quizá sean causadas por diferentes activaciones o superaciones de diferentes grupos de genes por la ecdisona.

Bajo condiciones normales los genes no son activados para producir RNA porque su actividad es inhibida por

represores, posiblemente la histona del DNA con quien los genes están asociados. El efecto de la hormona es libre - del efecto de represión del gene, así que los específicos RNA mensajeros son producidos, esto pasa dentro del cito-- plasma y sigue la síntesis de proteínas.

La liberación de los genes desde la represión, quizá sea el resultado de la acción de hormonas con el repre-- sor ó quizá resulta indirectamente de los cambios del me-- dio ambiente dentro del núcleo. Posiblemente la hormona - modifique la actividad de la bomba de sodio que controla - el ratio de sodio/potasio en el nucleoplasma y de cambios en el modelo de "puffs", siendo el responsable de las alte-- raciones en el ratio. No toda la actividad genética que - sigue a la actividad de la ecdisona, resultadn de tan di-- recta acción. Algunos de los "puffs" que aparecen des-- pués en el modelo de "puffing" que es el resultado de la - acción de la hormona, no son específicos de los períodos - de muda, y la actividad de estos genes depende de la sínte-- sis de proteínas que sigue de la activación de los prime-- ros genes.

Clever (1965), Karlson y Sekeris (1966), Kroeger y Lessi (1966) expuestos por Chapman (1976) mencionan que la posible secuencia de eventos sea de la siguiente manera :

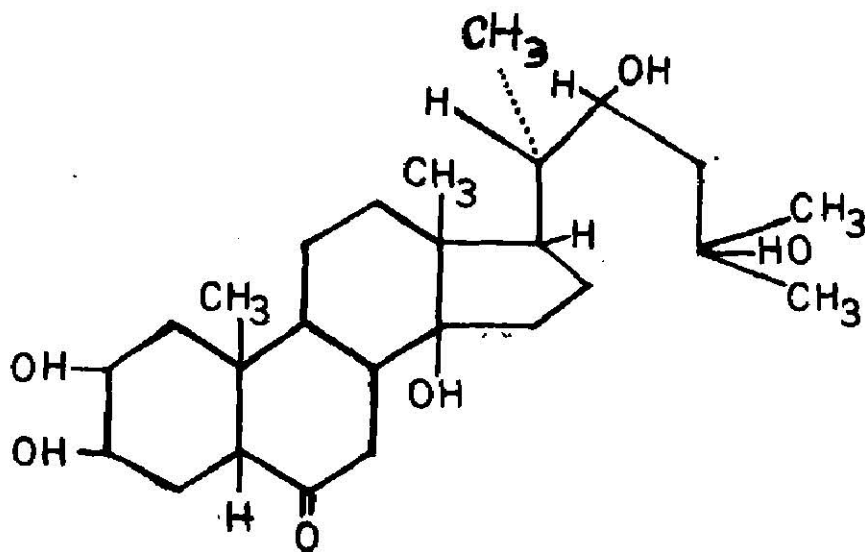
Ecdisona \rightarrow δ \rightarrow activación de genes específicos. \rightarrow RNAm \rightarrow síntesis de -
proteínas.

\rightarrow δ \rightarrow Adicional activación de genes.

2.5 Estructuras de las Hormonas

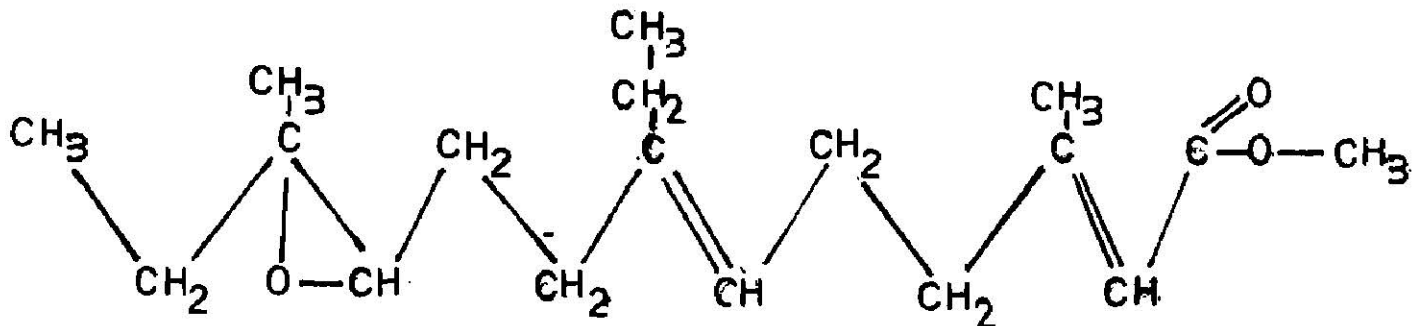
Chapman (1972) dice que se cree que las hormonas del cerebro sean un lípido y otros piensan que es un péptido como lo han sugerido Gersch (1972), Unger (1957) y Fischer (1957) (citados por Novak 1975).

Según Novak (1975) la ecdisona es un esteroide de fórmula estructural :



La hormona ecdisona extraída de Bombix sp. puede -- ser separada dentro de 5 fracciones diferentes y cada una -- es activa en promover la muda. Los insectos son incapaces de sintetizar esteroides y la ecdisona probablemente se deriva del colesterol o algunos parientes esteroides obtenidos con la alimentación.

Hay varias sustancias que producen los mismos efectos que la hormona juvenil, siendo el más conocido el terpeno farnesol. Esta se encuentra presente en los insectos y parece posible que la hormona juvenil se derive de éste. -- Su fórmula estructural es :



2.6 Las funciones de las Hormonas

Las hormonas poseen muchas y complejas funciones, a continuación se mencionan las más importantes según Chapman (1976)

2.6.1 Crecimiento y muda

El crecimiento y la muda están ampliamente limitados por la rigidez de la cutícula que debe ser quitada de --

tiempo en tiempo si el crecimiento continúa. De aquí que la muda y el crecimiento deben ser cercanamente relatados y considerados en conjunto.

Antes de mudar las células epidérmicas y células de otros tejidos tales como los músculos, se activaran; sus núcleos se alargan, el RNA en el citoplasma aumenta, al igual que el número y tamaño de las mitocondrias. Estos cambios son producidos y coordinados por todo el cuerpo, por una hormona que al mismo tiempo activa las células para que así estén listas para dividirse. Sean o no, ellas hacen divisiones independientes sobre la cercanía de las células; la hormona no es la causante de que la célula se divida.

Muchos de los trabajos en este campo han sido efectuados sobre Rhodnius sp. Este insecto normalmente tiene una particular sustento sanguíneo en cada instar, como resultado es muy grande la distensión del abdómen. Los cambios descritos anteriormente principian en las células dentro de 6 horas después de alimentarse y la muda sigue cerca de los 15 días después. Los cambios son iniciados por una secreción de las células neurosecretoras medias que pasan al cuerpo cardíaco y se liberan dentro de la sangre. La secreción estimula a la glándula protorácica a producir la hormona mutante que inicia los cambios en las células comprometidas con la ecdicis. El factor cerebral no tiene nin

gún efecto disparador sobre la glándula protorácica, pero - su continua presencia es necesaria por dos o tres días para la continua actividad de las glándulas y es posible que contribuya con algún componente esencial a la ecdisona. El período en que la hormona cerebral es necesaria, es conocido como un período crítico y si es removida durante este período, como por decapitación, resulta en un fracaso de la muda y la decapitación después del período crítico, no logra in-
hibir la muda.

En Rhodnius sp. la iniciación de la secreción del - factor cerebral es iniciada por la distención del abdomen - como un resultado de la alimentación. La distención estimu-
la receptores en las paredes del abdomen y éstas estimulan las células neurosecretoras vía el cordón nervioso. Al mismo tiempo impulsos, a la razón de casi 3 por segundo, pasan previamente bajo el nervio silencioso al cuerpo cardíaco y posiblemente primero a la liberación del material neurose-
cretorio.

En otros insectos que comen continuamente, la posi-
ción parece ser algo diferente. En locusta sp. por ejem- - plo, alargados receptores en la pared faríngea, son estimu-
lados durante la alimentación y primeramente a la segrega-
ción de la hormona cerebral. Esto ocurre durante todo el - instar, pero la producción de la hormona mutante no es ini-

ciada, porque la glándula protorácica está relativamente insensible y porque la hormona cerebral es utilizada en los procesos metabólicos.

Hacia el final del instar del insecto, éste para de alimentarse pero los movimientos intestinales continúan - - obligadamente, primero para el vaciamiento y entonces a medida que el tiempo de la muda se acerca, hay la deglución - de aire; de aquí esto es un continuo libramiento de neurose creciones, pero la hipótesis sugiere que ésta no es ahora - utilizada en el metabolismo de productos de la digestión, - ya que la alimentación ha cesado. De aquí la acumulación - de hormonas cerebrales y llegando a una concentración bas-- tante alta que estimula las glándulas protorácicas tanto - que inducen la muda, esto lo menciona Clarke y Largley -- (1963) citados por Chapman (1972).

2.6.2. Diapausa

La falta de crecimiento en ausencia de hormonas sugiere diapausa que de hecho resulta por la falta de actividad endócrina del cerebro. La palomilla Hyalophora sp. tiene una diapausa pupal que resulta de la falta de secreción de las células neurosecretoras medias, de modo que no se - produce ecdisona conduce a la renovación del crecimiento y a la emergencia de una polilla adulta.

La palomilla "esfinge lima" Mimas sp. (Lepidóptero) tiene una diapausa pupal controlada por las glándulas proto-rácicas por los mismos caminos que Hyalophora sp., pero en estas especies del cuerpo alato está activo durante las -- tres primeras semanas de la diapausa. Highnman (1958) cita do por Chapman en (1972) sugiere que durante este período - el cuerpo alato está segregando una hormona inductora de - diapausa, y otros autores creen que la diapausa en varias - larvas de insectos, se deben a la actividad mantenida por - la presencia de una hormona secretada por el cuerpo alato, esta hormona tal vez inhibe la secreción de hormonas del ce rebro.

Gilberto (1964) citado por Chapman (1972) dice que la diapausa no depende de la ausencia de hormonas cerebra-- les, la diapausa en los huevos de Bombix sp. depende de las condiciones de temperatura y luz durante el período de incu bación de la generación. Esta condición actúa vía al cere bro, ultimando e inhibiendo las células neurosecretoras en el gánglio subesofágico de los padres femeninos.

Si las células son estimuladas, ellas producen una hormona que es excretada en la sangre e influyendo sobre -- los huevos en el ovario para que cuando sean ovipositados, entren en diapausa. Uno de los efectos de la hormona es el de facilitar el paso del azúcar en la sangre dentro de los ovarios, así que los huevos diapausicos llevan una fuerte -

reserva de glicógeno. Chasegawa y Yamashita en 1965, (citados por Chapman en 1972), aseguran que en la ausencia de la hormona, los huevos no poseen diapausa.

La diapausa en insectos adultos se manifiesta así - misma como una falta de madurez; ésto resulta de la inactivación del cuerpo alato que es normalmente el responsable - de la madurez.

2.6.3 Metamorfosis

Cuando un insecto hemimetábolo muda, éste lo hace a otra forma esencialmente similar a la ninfa o puede pasar - por un más completo cambio de forma del cuerpo, usualmente asociado con el desarrollo de las ninfas, apareciendo el insecto adulto.

Wigglesworth (1972) considera que el progresivo desarrollo de las características ninfales y la metamorfosis final al adulto, como dos tipos distintos de diferenciación. La primera solo tiene lugar en presencia de la hormona juvenil que es normalmente secretada a todo lo largo de los instares ninfales excepto en el último y que es responsable de la retención de los caracteres ninfales. La diferenciación de los caracteres ninfales ocurren con cierta fuerza de modo que siguen ocurriendo cambios en sucesivas mudas y éstas son controladas por el tiempo y la cantidad de hormonas mu-

tantes segregadas.

Otras fuentes piensan que el desarrollo de los esta
díos es el resultado de una progresiva disminución en la -
hormona juvenil. No obstante el cuerpo alato crece en tamañ
o a lo largo del desarrollo ninfal, ellos lo hacen más len
to que el cuerpo como un todo. Esto sugiere que la concen-
tración de la hormona juvenil debe ser más baja en los últi
mos instares larvales que en los primeros.

Wigglesworth (1972) menciona que el adulto es fundamen
talmente diferente al desarrollo larval, en que la muda
tiene lugar en la ausencia de la hormona juvenil. Es por -
ésto que se cree que el efecto de la hormona juvenil es de
modificar la reacción de las células objetivo de la hormona
mutante.

En holometábolos la posición es bastante similar, -
excepto que una intermedia concentración de hormona juvenil
lleva a una activación del primer grupo de genes que produ-
cen las características pupales. El final de la muda al -
adulto tiene lugar en la ausencia de toda hormona juvenil,
pero no es conocido porque el cuerpo alato no produce hormona
s en este tiempo. Ellos no son autónomos y permite que -
se pueda mostrar experimentalmente que ellos producen hormona
juvenil para un definido número de muda y luego se detienen.

El cuerpo alato del adulto también produce hormona juvenil y es solo durante el último instar larval que nada es producido. Esto sugiere que el sistema nervioso ejerce una influencia de restricción sobre el cuerpo alato, mientras que en otros tiempos ellos son estimulados por secreciones del cerebro.

Novak (1975) piensa que la hormona juvenil nunca está completamente ausente, pero los tejidos larvales sólo crecen cuando la concentración de hormona juvenil se excede de un cierto valor. El cuerpo alato pasa por ciclos de desarrollo en cada instar y progresivos decrecimientos en relación al tamaño, la crítica concentración es alcanzada progresivamente después de cada instar. Esto permite más tiempo para el desarrollo de tejidos del adulto que crecen en ausencia de la hormona juvenil, pero menor tiempo para el desarrollo de tejidos larvales. Finalmente es alcanzado un estado en que la concentración de la hormona no alcanza el nivel crítico, de modo que solo tejidos adultos se desarrollan y a la siguiente muda la metamorfosis ocurre. Sobre esta hipótesis el cuerpo alato no deja de producir hormona juvenil en el último instar larval.

Si el cuerpo alato es removido durante el período crítico, de modo que no se produzca nada de hormona juvenil el insecto sufrirá una metamorfosis precóz a la siguiente -

muda. El grado de perfección de la formación de las estructuras de adulto, depende de algún grado de la competencia de los tejidos a producir en ese tiempo. En Rhodnius sp. no se llegan a formar las alas en adultos precoces porque ellos contienen demasiado pocas células al producir la extensión de las alas. Otros órganos varían en su habilidad de formar estructuras en adultos precoces.

2.6.4 Polimorfismo

Wigglesworth (1972) citado por Chapman (1976) sugiere que larvas, pupas y adultos representan diferentes formas de un organismo polifórmico y ese poliformismo en insectos adultos quizá sean de igual manera determinado por diferencias en balances hormonales. El desbalance de las hormonas puede aparecer en dos caminos, en cualquiera de los dos la influencia de la hormona juvenil quizá se excede, en cuyo caso los caracteres juveniles persistirán en el adulto. La influencia de la hormona juvenil quizá se inhibe, acarreando un precoz desarrollo de caracteres adultos en estado larval; en particular frecuentemente resulta del fracaso del completo desarrollo de los rudimentos alares. Este es el caso de Gryllus campestris (orthoptera) donde las alas cortas son el resultado de una leve predominancia de la hormona juvenil en los subsecuentes estados. En experimentos ajustando el nivel hormonal a fa--

vor de la ecdisona, se acarreó el desarrollo de toda la forma del ala. El balance hormonal quizá se disturbe por la variedad de factores externos. En áfidos formas aladas y apteras en estados adultos son presentes, las formas que por ahora tienen aspecto más juvenil son las apteras con mayor esclerotización del tórax y menos órganos de los sentidos sobre la cabeza. Esta apariencia y la carencia de las alas es el resultado de un exceso de hormona juvenil.

Wigglesworth (1972) fundamenta que las bajas temperaturas desbaratan el balance hormonal ligeramente a favor de la hormona juvenil, mientras que altas temperaturas escazamente favorecen a la ecdisona. Si Rhodnius sp. es incubado a bajas temperaturas, los caracteres juveniles persisten en el adulto mientras que en altas temperaturas aparece levemente proteteli (adulto que presenta rudimentos alares).

2.6.5 Maduración del oocito.

Chapman (1972) menciona que en la mayoría de los insectos el cuerpo alato participa en gran parte en controlar el normal desarrollo del oocito. Generalmente el cuerpo alato es activado por una secreción desde las medias células neurosecretoras y la hormona que ellas segregan resulta colocada en la yema de los oocitos. Varios estímulos actúan vía el sistema nervioso central controlando la secreción de las medias células neurosecretoras del cerebro, --

mientras que el cuerpo alato solo inicia su actividad cuando factores como la duración del día, temperatura y el estado de nutrición del insecto son adecuados. En Schistocerca sp. las células neurosecretoras son estimuladas por copulación al aparecer la feromona masculina o simplemente por cumplir su actividad. En Aedes sp. la distensión del intestino como resultado de alimentarse, actúa como un estímulo. Algunas veces como quiera que sea, la actividad del cuerpo alato es restringida, en los vivíparos al remover esta restricción como al cortar el nervio al cuerpo alato, es suficiente para inducir la secreción. El efecto de la hormona del cuerpo alato, no es simplemente el promover el desarrollo de proteínas en la hemolinfa y así hacerse aprovechables para la formación de la yema. En Schistocerca sp. en hembras, desde que el cuerpo alato ha sido removido, no ocurre la formación de la yema, aún cuando ahí es abundante la proteína de la hemolinfa. Esto sugiere que la hormona del cuerpo alato actúa directamente sobre el oocito ó folículos celulares controlan el movimiento de proteínas dentro del oocito. Mientras que procede la depositación de la yema, el cuerpo alato se torna inactivo de nuevo, esto se hace necesario, de otra manera la segunda generación de oocitos empezará a madurar antes de que el primero sea puesto. No se conoce que controla esos cambios en la actividad del cuerpo alato. En Iphita sp. es posible que ellas sean

inhibidas por una hormona cuando se completa el desarrollo del oocito, pero en otras especies ésto no ocurre y las células neurosecretoras que controlan el cuerpo alato, son probablemente restringidas por el sistema nervioso. En *Diplóptera* y en algunas otras cucarachas, los huevos son retenidos en el útero durante el desarrollo embiónico. La pared del saco incubador es alargado por la ooteca y los receptores en la pared son estimulados. Este actúa vía el sistema nervioso central a inhibir el cuerpo alato, así no es producida la hormona y no maduran los oocitos. Durante la gestación los receptores en la pared del saco incubador o el sistema nervioso central, aparecen levemente adaptados a la estimulación por la ooteca, tanto que por el tiempo de parto, la inhibición del cuerpo alato está siendo completada y más oocitos inician su maduración. De esta forma ciclos de desarrollo de los oocitos son producidos, los más posibles en intervalos cortos.

Es posible que la hormona involucrada en el control del desarrollo de los oocitos, sea la misma hormona juvenil. Sólo en la determinación de castas de Kaloterme sp. aparecen ser dos hormonas separadas necesarias al dar cuenta del desarrollo observado, pero aún en este caso es posible que sólo diferencias en la concentración de una particular hormona sea involucrada.

2.6.6 Funciones metabólicas

Chapman (1976) dice que la acción de las hormonas es frecuentemente asociada con un ascenso en el consumo de oxígeno debido a incrementos en la síntesis y posiblemente en algunos casos a un efecto directo sobre la fosforilación oxidativa. La hormona del cuerpo alato frecuentemente tienen un efecto estimulante sobre el metabolismo basal. Se piensa también que los efectos de la hormona mutante quizá estimulan proteínas específicas metabólicas y en algunos casos se conoce que afectan directamente el metabolismo de -- hormonas. En Calliphora y en larvas de Tenebrio hay un incremento en la actividad de proteasa en el intestino medio después de alimentarse, la producción de proteasa viene directamente influida por una hormona de las células medias neurosecretoras del cerebro; la hormona es segregada por la ingestión de proteínas y también le da más facilidad al metabolismo de las proteínas.

En Schistocerca sp. una hormona de las células medias neurosecretoras del cerebro, secretan vía el cuerpo cardíaco una hormona que controla el nivel de proteínas en la hemolinfa. En la presencia de hormonas, las proteínas son producidas por los aminoácidos en la hemolinfa y la concentración de proteínas aumenta; en la ausencia de hormonas la concentración de proteínas baja. En Locusta sp. algunas

síntesis de proteínas ocurren plenamente en la ausencia de hormonas, lo que sugiere que hay genes involucrados en tal síntesis la cual es normalmente activada, aunque ampliamente inhibidos por la realimentación de sus productos metabólicos. Segregaciones de hormonas desde el cuerpo cardíaco, suspenden esta inhibición de modo que la síntesis se realiza en muy altas tasas.

2.6.7 Color y cambios del color

Nikerson (1956) citado por Chapman (1972) menciona que existen ninfas de langostas amarillas o verdes en forma solitaria con relativamente poca superinposición paterna y en formas gregarias con un amarillo básico y un extensivo negro paterno, por lo que pensó que el color es controlado o gobernado por dos hormonas, una responsable de los colores básicos produciendo el tono amarillo cuando son altas las concentraciones y dando tonos verdes cuando las concentraciones son bajas y la otra hormona es la proveniente de la información genética de los padres; la cantidad de pigmento negro aumenta con la concentración de la hormona, de aquí la forma verde solitaria resulta de una alta concentración de hormonas básicas y de baja concentración de hormonas paternas.

Ellis y Carlisle (1961) citados por Chapman (1972) mencionan que se ha demostrado que el cuerpo alato y la --

glándula protorácica están involucradas en la diferenciación de los colores, por ejemplo; se removieron las partes de la glándula protorácica de una ninfa solitaria de cuarto instar, resultado en el quinto instar ninfas con extensas áreas negras sobre un amarillo crema básico. Esto sugiere que la glándula protorácica gobierna el metabolismo de pigmentos y controla cambios en el balance con otras hormonas como se ha sugerido anteriormente. Otros insectos muestran diferencias cercanas por ejemplo; ninfas de Acrida sp. (Ortóptera) es de color verde en un ambiente húmedo, pero café en un ambiente seco, siendo estas diferencias controladas por el cuerpo alato.

Según Chapman (1976) los cambios fisiológicos del color quizá sean debidos a la actividad hormonal, por ejemplo; especímenes cafés en insectos palo Carausius sp. aparecen negros en la noche reasumiendo su color café durante el día. Los cambios resultan del movimiento de los gránulos pigmentados en las células epidérmicas y en particular del movimiento de extensos gránulos negros-cafés. En la luz estos pigmentos son concentrados en la parte baja de las células, luego en la obscuridad se trasladadas hacia arriba cerca de la superficie, arriba de los pigmentos amarillo-naranja que se mantienen en la mitad de la célula, ocasionando que el insecto aparezca obscurecido. Estos cambios son controlados por células neurosecretoras en el tritocerebro cuyas

secreciones pasan a través del cordón nervioso para ser liberadas en la hemolinfa y mucha de la secreción es liberada en el gánglio subesofágico. El cuerpo alato también segrega una sustancia causante de moderada pigmentación migratoria con el desarrollo de coloraciones intermedias. Estas sustancias probablemente derivan de secreciones cerebrales.

2.6.8 Balance del agua.

Chapman (1972) menciona que existe la evidencia de que la excreción de agua está controlada por una hormona, - inmediatamente después que Rhodnius sp. se ha alimentado - con sangre, excreta una gran cantidad de agua mientras que la comida es concentrada y fundamenta la actividad excretora de los tubos de Malphigi, ésto es controlado por una hormona que proviene desde la masa ganglionar del mesotórax. La diuresis principia a los tres minutos de que el insecto se ha alimentado y el rápido transporte de la hormona necesaria es producido por un incremento en la tasa de sangre - circulante debido a una fuerte concentración en el intestino.

Según Highnaw (1965) citado por Chapman (1972) dice que esta secreción es estimulada vía el cordón nervioso central y de ahí a los órganos interpretadores en el gánglio - abdominal sensibles a los contenidos de agua de la hemolin-

fa. Hay también una evidencia de una hormona diurética producida por las células neurosecretoras en Iphita sp., Blaberus sp., Periplaneta sp., Carausius sp. y Schistocerca sp., no obstante es posible que estos efectos sean sólo aparentes, resultado de los efectos hormonales sobre otros procesos metabólicos.

Delphin (1965) citado por Chapman (1972) dice que hay una evidencia de una hormona antidiurética en algunos insectos. Así en Schistocerca sp. algunas de las células neurosecretoras del ganglio abdominal descargan sus secreciones bajo condiciones de pérdida de agua y hormonas antidiuréticas son también reportadas en Iphita sp., Periplaneta sp. y Blaberus sp. La segregación de la hormona diurética en Rhodnius sp., Anisotarsus sp. y Periplaneta sp. aparenta ser controlada por sensitiva información que es enviada desde el cerebro.

2.6.9 Control neuroendócrino de la reproducción

Según Bursell (1970) la reanudación de la actividad por el cuerpo alato que ejecuta el cumplimiento del desarrollo, muestra ser la pieza principal en el control de la reproducción; y sus secreciones juegan un papel muy importante en los machos con particular referencia a la actividad de glándulas accesorias y la formación de espermátóforos.

Estas son indicaciones que el material secretado -- por el cuerpo alato puede servir a una función más esencial como mensajero química. Esto es sugerido por la estrecha - relación que han establecido entre actividades ováricas y - el volúmen del cuerpo alato. Lo que indica actualmente que esta glándula puede ser accesorio al material crudo para la formación de la yema y también por el hecho de remover el - ovario han demostrado causar hipertrofia del cuerpo alato - de varias especies, como si el material que quisiera normalmente ser usado por el desarrollo del oocito, tiende bajo - estas cinrcunstancias a ser retenida por la glándula endó-- crina.

En muchos insectos el desarrollo de los ovarios es- tá estrechamente vinculado con el estado nutricional, como una fuente espectante de observar las demandas del desarro- llo del oocito; pasaría como reservorio alimenticio; en au- sencia de alimento el desarrollo del oocito, puede en realidad ser suprimido completamente. En este efecto el cuerpo alato estuvo firmemente implicado, puesto que la actividad se la glándula misma pudo ser mostrado que es gobernada por estados nutricionales y si la actividad del cuerpo alato es tá implantada dentro de insectos hambrientos el desarrollo ovárico principia.

A P E N D I C E

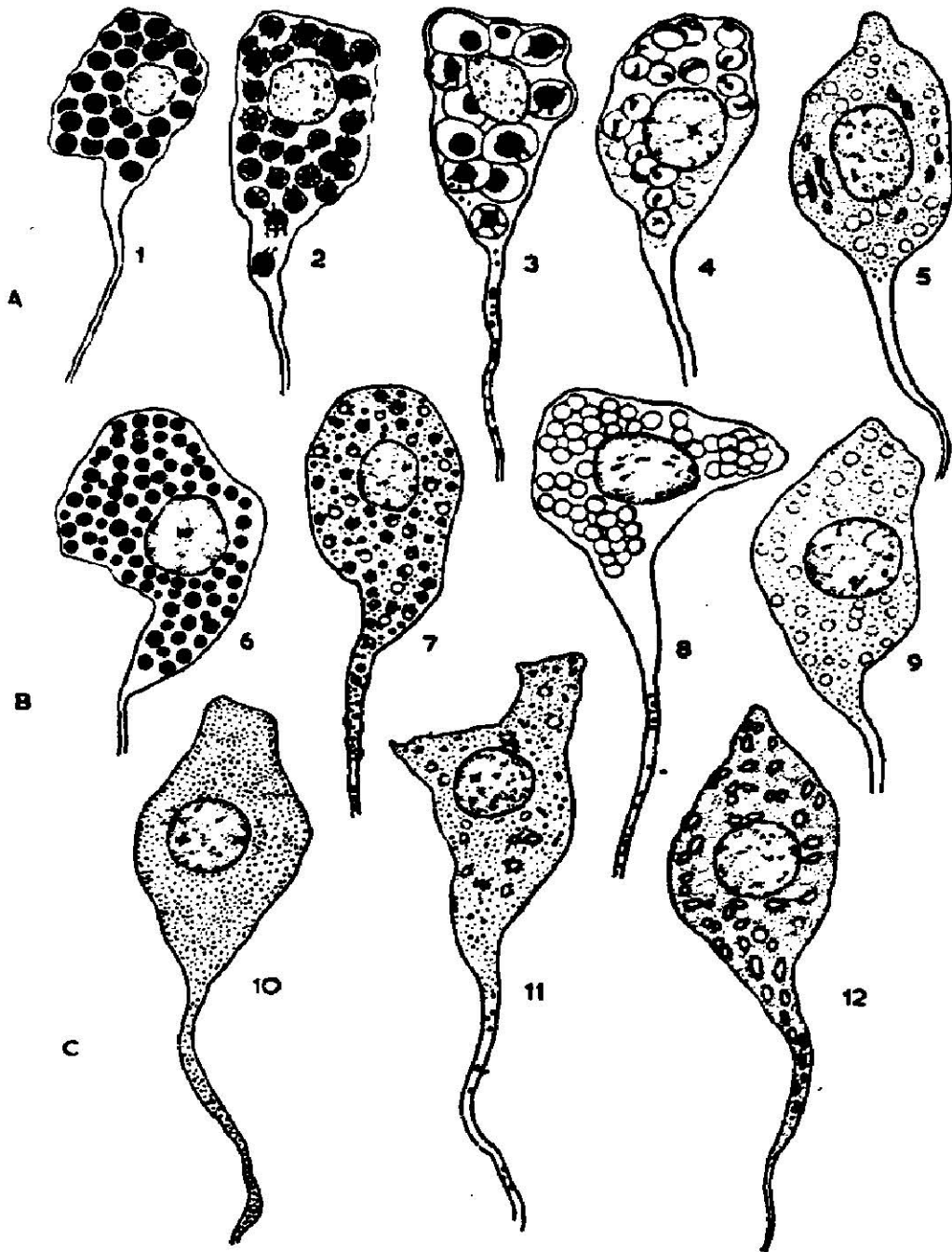


FIG. 1. Esquema de los cambios en el desarrollo de tres tipos de células neurosecretoras de los pares in tercerebrales en Lampyris noctiluca. A, cns con largos gránulos; B, cns con gránulas de mediano tamaño; C, cns con finos gránulos. (Antes J. - Jaisse. 1966).

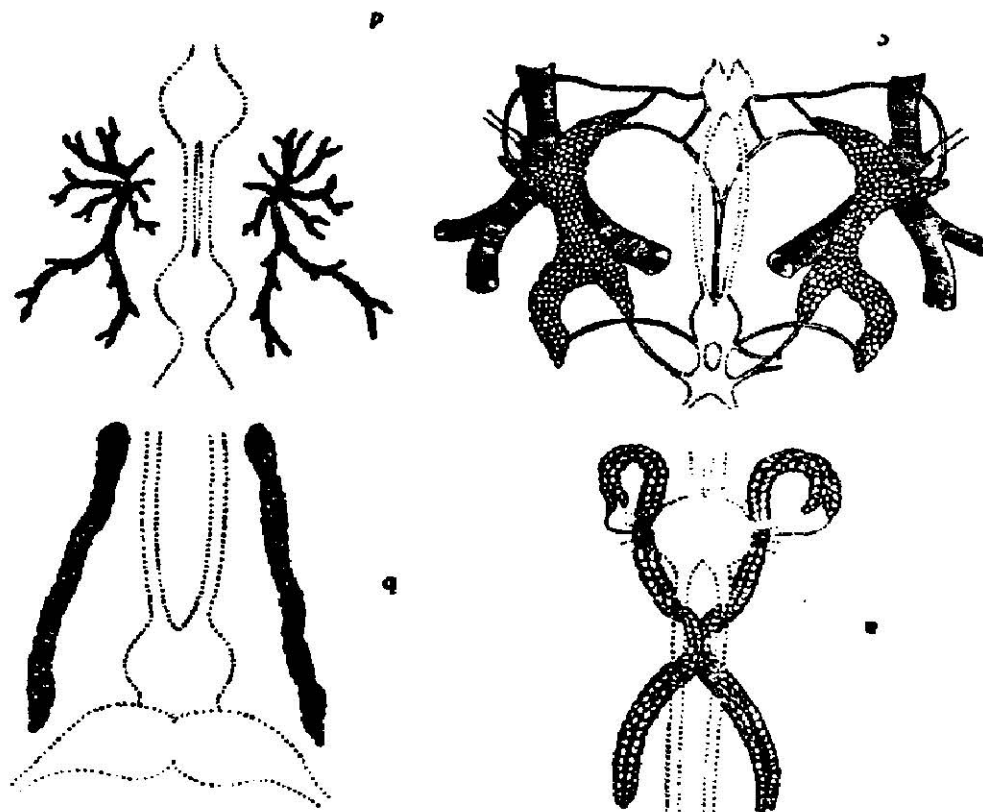


FIG. 2. Esquema de las glándulas protorácicas en cuatro órdenes de insectos; (a) Orthóptera, (b) Hemiptera, (c) Lepidóptera, (d) Himenóptera.

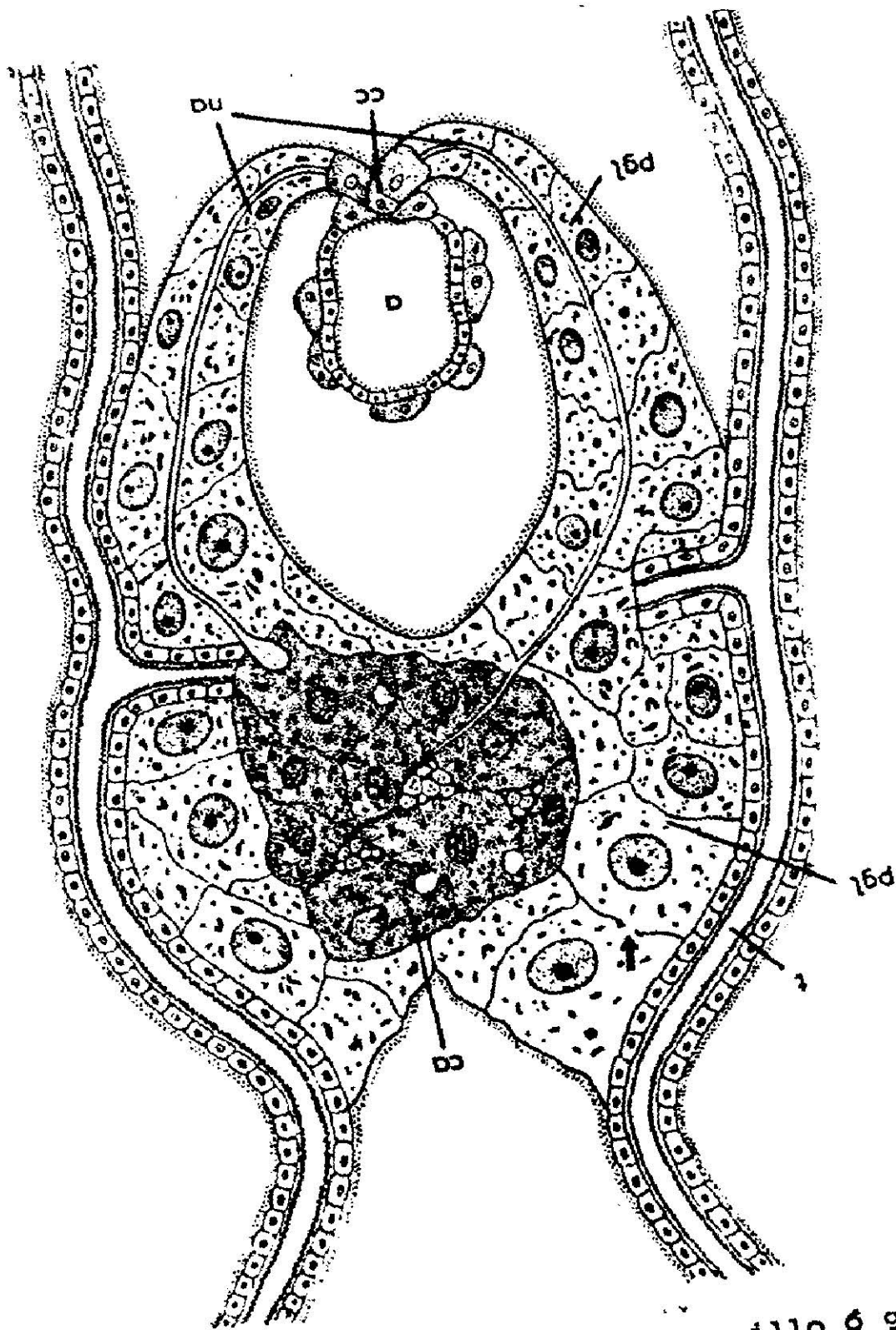


FIG. 3. Esquema de la glándula anillo ó glándula de Weismann de Drosophila melanogaster del tercer instar larval. (Antes King et al., 1966) ca-cuerpo alato, t-tráquea, pgl-células de la glándula peritraqueal, a-aorta, na-axones del nervio alato, cc-cuerpo caudal.

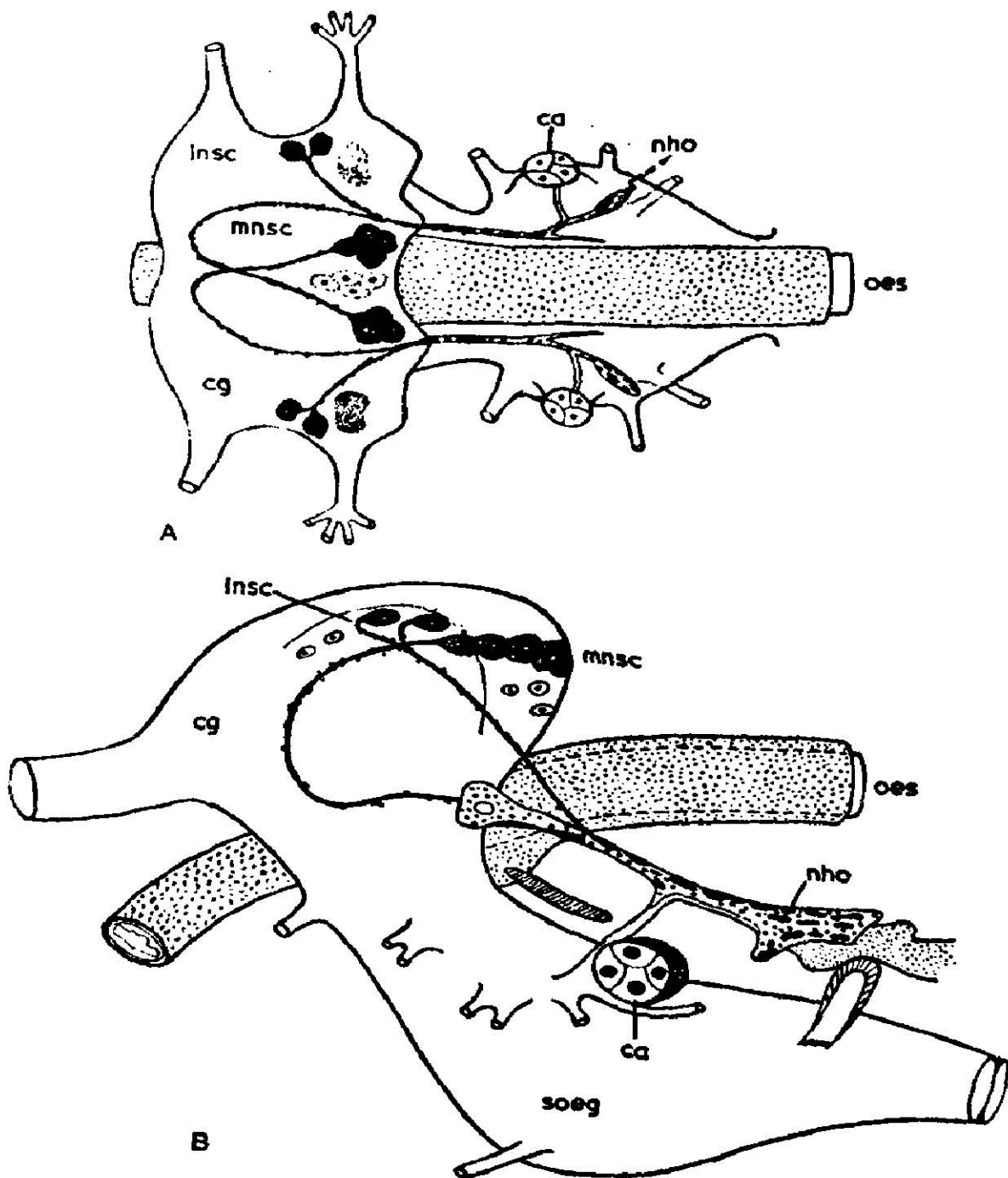


FIG. 4. Esquema del sistema endócrino en dos especies de Collembola. A, vista dorsal, en Bourlettiella radula; B, vista lateral, en Orchesella Kervillei. (Antes Cassagnau y Juberthie, 1967, 1968, modificado). Insc-células neurosecretoras laterales, mns-células neurosecretoras medias, cg-gánglio cerebral, ca-cuerpo alato, nho-órganos neurohemos, oes-esófago, soeg-gánglio subesofágico.

B I B L I O G R A F I A

- BURSELL, E. 1970. An Introduction to Insect Phisiology. Academic Press. London. p.p. 208-220.
- CHAPMAN, R.F. 1976. The Insects Structure and Function. Else vienen. New York. p.p. 692-715.
- DURAN P., H.A. 1981. Apuntes de Introducci3n a la Entomologia. Facultad de Agronomfa U.A.N.L. p.p. 75.
- METCALF, C.L. Y W.P. FLINT. 1978. Insectos Utiles e Insectos Destructivos, sus costumbres y su control. 4a. Edici3n. Cfa. Edito. Continental. M3xico, D.F. -- p.p. 144149.
- NOVAK, U.J.A. 1975. Insect Hormones. 2a. Edici3n. Chap-- man and Hall. London. p.p. 49-120
- WIGGLESWORTH, V.B. 1972. The principles of Insect Phisio-logy. 7a. Edici3n. English Language Book Society y Chapman and Hall. p.p. 65-93.

WIGGLESWORTH, V.B. 1972. Principios de la Fisiología de los Insectos. Acriba. Zaragoza, España. p. 96-100 y - 147-150. Traducción de Dr. Mariano Illero Martin.

WILLIAMS, C.M. 1958. Juvenile Hormone. The Insects. - - (Eisner, T. and Wilson E.O., eds). Cientific American-- can, W.H. Freeman & Company. San Francisco, U.S.A. p.p. 57-62.

LITERATURA NO CITADA

- BEAMENT, J.W.L., Treherne, J.E. y B.V. Wigglesworth. 1970.
Advances in Insect Phisiology. Vol. 7 Academic
Press. London and New York.
- ELZINGA, J.R. 1978. Fundamentals of Entomology. Prentice
Hall Inc. Englewood Cliff. New Jersey. p. 73-75
- HORN, J.D. 1976. Biology of Insects W.B. Saunders Company.
Filadelfia, Londres y Toronto. p. 256.
- IMMS, A.D. 1976. Out Lines of Entomology. 5a. Edición.
Chapman and Hall Ltd. London p. 86-88.
- LITTLE, V.A. 1972. General and Applied Entomology. Harper
and Row. London p. 54-55.
- VILLE, A.C. 1968. Biología. 5a. Edición. Interamericana
s.a. México, D.F. p. 231

