

UNIVERSIDAD AUTONOMA DE NUEVO LEON
FACULTAD DE AGRONOMIA



"LA HORMONA JUVENIL EN LA FISIOLÓGIA
DE LOS INSECTOS"

EXAMEN PRACTICO
QUE PARA OBTENER EL TITULO DE
INGENIERO AGRONOMO

PRESENTA

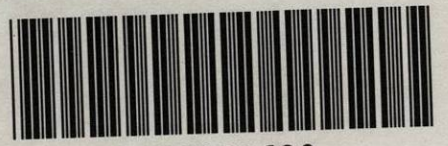
FRANCISCO JAVIER SANCHEZ HERRERA

MARIN, N. L.

ABRIL DE 1985



C.1



1080063680

UNIVERSIDAD AUTONOMA DE NUEVO LEON

FACULTAD DE AGRONOMIA

A MIS PADRES:

Con gran cariño y respeto, por su decidido apoyo
para la realización de



A MI ESPOSA:

Con gran amor y respeto, por su constante apoyo y
apoyo a hecho posible la realización de este trabajo de
tesis.

" LA HORMONA JUVENIL EN LA FISIOLOGIA
DE LOS INSECTOS "

EXAMEN PRACTICO

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE
INGENIERO AGRONOMO

PRESENTA

FRANCISCO JAVIER SANCHEZ HERRERA

Marin, N.L.

Abril de 1985.

6526

QL495
52

040.595

1

9



Biblioteca Central
Maena Solidaridad

F. Tesu



FONDO
TESIS LICENCIATURA

DEDICATORIA

A MIS PADRES:

Con gran cariño y respeto, por su decidido apoyo para la realización de esta meta.

A MI ESPOSA:

Con gran amor y respeto, que con su entusiasmo y apoyo a hecho posible la realización de mis inquietudes.

A MIS HERMANOS:

ROSALINDA

GLORIA

DORA ALICIA

MARTIN OMAR

JESUS ALEJANDRO

I N D I C E

REVISION DE LITERATURA

	PAG.
1.- INTRODUCCION	1
2.- CONTROL NEUROENDOCRINO DEL CRECIMIENTO Y EL DESARROLLO.	3
2.1.- Células neurosecretoras y los corpora cardíaca..	4
2.2.- Las glándulas torácicas.....	5
2.3.- El corpus allatum.....	5
3.- LOS EFECTOS DIRECTOS DE LA HORMONA JUVENIL.....	6
3.1.- La inhibición de la metamorfosis.....	8
3.2.- Los efectos de la HJ sobre el crecimiento y la morfogénesis de los organos internos.....	11
3.3.- La influencia sobre las células foliculares del ovario.....	12
3.4.- La influencia sobre la reproducción.....	12
3.5.- La influencia sobre las glándulas accesorias del sexo.....	14
3.6.- La influencia sobre el polimorfismo.....	14
3.7.- Los efectos sobre la regeneración.....	16
3.8.- Los efectos sobre el crecimiento en los tumores y otras alteraciones en la histogénesis.....	16
4.- LOS EFECTOS INDIRECTOS DE LA HJ.....	17
4.1.- El efecto sobre la muda.....	17
4.2.- El efecto sobre la maduración de las glándulas en orugas.....	17

4.3.- El efecto sobre los instintos.....	17
4.4.- El efecto sobre la proteína y el metabolismo...	18
4.5.- Los efectos sobre la proteína y el metabolismo del nitrógeno.....	18
4.6.- La influencia sobre el cuerpo graso.....	19
4.7.- La influencia sobre los enocitos.....	19
4.8.- El efecto sobre el balance del agua.....	19
4.9.- El efecto sobre el cambio del color.....	19
4.10.- El efecto sobre la mitocondria.....	20
4.11.- El efecto sobre la producción de feromonas....	20
5.- CONTROL DE LA PRODUCCION DE LA HJ.....	22
5.1.- Los cambios de actividad del corpora allata du- rante el estadio.....	22
5.2.- La actividad del corpora allata durante el desa- rrollo postembriónico.....	23
5.3.- La actividad secretoria de los corpora allata en el último estadio larval.....	23
5.4.- Hipertrofia de los corpora allata.....	24
5.5.- Efectos del corpora allata implantado sobre el receptor.....	24
5.6.- Factores externos que controlan la actividad de los corpora allata.....	25
5.7.- Factores internos que controlan la actividad de los corpora allata.....	25
5.8.- El control de la función de los corpora allata.	26
5.9.- La relación de la producción de la HJ sobre el volumen de la glándula.....	26

6.- MODO DE ACCION DE LA HJ.....	27
7.- CARACTERISTICAS QUIMICAS DE LA HJ.....	30
8.- LA HJ DE CECROPIA SP. RECURSOR DE UNA NUEVA EPOCA EN EL CONTROL DE INSECTOS.....	32
8.1.- Las perspectivas para una "tercera generación" como agentes en el control de plagas.....	32
9.- BIBLIOGRAFIA.....	36

INTRODUCCION

Las propiedades funcionales básicas de los organismos vivientes son el crecimiento, la reproducción y la irritabilidad. La fisiología es el campo que trata de estos procesos biológicos en los organismos.

Los estudios sobre la ecología y la nocividad de los insectos son cada vez más esenciales, salta a la vista un perfecto conocimiento de los procesos biológicos en los insectos y que resulta esencial para avanzar en el conocimiento y control de los mismos.

El control del crecimiento y la metamorfosis por el sistema neuroendocrino de los insectos ha proporcionado uno de los problemas más apasionantes para los fisiólogos desde el descubrimiento de Kopec en las primeras décadas de este siglo.

El crecimiento y la muda de los insectos inmaduros están regulados por tres grupos de hormonas: (a) Las hormonas cerebrales que son secretadas por células neurosecretoras en el protocerebro y activan a las glándulas torácicas (b) La ecdisona que es secretada por las glándulas protorácicas y que provoca la muda en los insectos y (c) La hormona juvenil (HJ) que es producida por el corpora allata provocando que las células epidermales secreten la clase de cutícula propia de cada muda.

Cuando la células epidermales de insectos holometábolos son estimuladas por la ecdisona en presencia de altas concentraciones de HJ, se secreta la cutícula larval mientras que en presencia de

concentraciones bajas ó en ausencia de HJ se secreta la cutícula pupal ó la adulta.

La muda está controlada por la liberación de hormona juvenil. En resúmen la ecdisona estimula las actividades necesarias para la muda, mientras que la hormona juvenil determina el tipo de actividad que debe ocurrir en respuesta a la ecdisona.

2.- CONTROL NEUROENDOCRINO DEL CRECIMIENTO Y EL DESARROLLO.

Para un mejor conocimiento del desarrollo y crecimiento en los insectos es necesario revisar las principales características del sistema neuroendocrino y las cuatro partes principales que lo componen como son:

- a) Grupos de células neurosecretoras en el cerebro, cuyas secreciones pasan a lo largo de los axones a
- b) Los corpora cardiaca que constituyen un órgano neurohemal asociado con el vaso sanguíneo dorsal; a través de este órgano las secreciones del cerebro pasan a la corriente sanguínea para ejercer una influencia activadora sobre
- c) Las glándulas torácicas; que secretan la hormona de la muda ó ecdisona, que inicia el ciclo de crecimiento.
- d) El último componente importante del complejo es el corpus allatum estrechamente asociado con el corpora cardiaca. la actividad de esta glándula está bajo el control del cerebro y produce la hormona juvenil.

En resumen, el crecimiento y desarrollo general de los insectos está controlado por la actividad cíclica de las células neurosecretoras del cerebro.

La hormona producida, activa la glándula torácica, que segrega la hormona de la muda para inducir una sucesión de mudas. Durante los primeros estados la actividad del corpus allatum asegura la aparición de caracteres juveniles con el descanso de la actividad y el correspondiente declinar de la concentración de hormona juvenil. aparecen los caracteres de pupa y eventualmente de adulto.

2.1.- Las células neurosecretoras y los corpora cardiaca.

Las células neurosecretoras están situadas en la sección media dorsal del cerebro; en ciertos puntos de su ciclo de actividad, los cuerpos celulares contienen una acumulación de material de secreción en forma de pequeños granulos con propiedades de tinción. Este material puede detectarse también en los axones, que se dirigen a los corpora cardiaca y si se ligan ó cortan los axones se acumula el material neurosecretor por encima del punto de interferencia, sugiriendo éste que los granulos son transportados desde el cuerpo celular al corpus cardiacum a lo largo de los axones. A la vez que el material neurosecretor se acumula al nivel de los axones ligados, desaparece la reserva de dicho material, que está presente por lo general en los corpora cardiaca y parece que éste órgano se ocupa principalmente del almacenaje y liberación de la hormona cerebral.

El papel de la hormona cerebral en la muda fué demostrado por Kopec, quien probó que cuando suprimía el cerebro de larvas de Limantria dispar diez días ó más después de su última muda larvaria, tenía lugar la pupación y se formaban pupas y adultos descerebrados pero normales por lo demás. Sin embargo, si la extirpación se realizaba antes de los diez días posteriores a la última muda las orugas no pupaban aunque continuaban viviendo durante un largo tiempo. Las larvas ligadas por detrás del tórax pupaban si la ligadura se colocaba después del décimo día pero si se hacía antes, solo entraba en pupación la mitad anterior, con ésto se demostró que en la inducción de la muda estaba implicado un factor transportado por la sangre.

2.2.- Las glándulas torácicas.

Con el tiempo se hizo aparente que no era solo la liberación de una hormona del cerebro por los corpora cardiaca lo que causa ba la muda. Se descubrió más tarde que estaba implicado un proce so de dos etapas ejerciendo su efecto sobre la glándula torácica, la hormona del cerebro y este a su vez, produciendo una hormona de la muda ó ecdisona.

2.3.- El corpus allatum

El corpus allatum es un tejido compacto compuesto de grupos densos de células glandulares; en la condición activa las células son ricas en citoplasma, y contienen agregaciones de gránulos glucoprotéicos. Durante la fase de reposo disminuye el volúmen citoplásmico y las membranas celulares tienden a plegarse profun damente.

El corpora allata, también llamado cuerpo colateral ó cuerpo alado, a pesar de no ser de origen nervioso, está unido al ganglio esofágico, puede localizarse sobre la superficie dorsal externa del estomodeo (intestino anterior).

El corpora allata previene la actividad de la metamorfosis lo cual fué observado primeramente por Wigglesworth (1935) en el torrente sanguíneo de la chinche Rhodnius prolixus.

El corpora allata tiene como función, secretar la hormona juvenil ó neotenina pasando ésta por la corriente sanguínea. Cuan do la hormona está presente en el momento de la muda, se manifies tan caracteres juveniles ó larvarios, mientras que en su ausencia hacen su aparición las características de adulto. Es decir que la

presencia de la hormona juvenil interfiere ó retarda el desarrollo metamórfico de los insectos.

Todavía no se ha exclarecido del todo el mecanismo por el que el corpus allatum controla la secreción de la hormona juvenil.

Su actividad parece ser baja justo antes de la muda larvaria elevándose a un máximo en el momento siguiente de la muda; queda completamente inactiva tras la muda pupal en el gusano de seda. La influencia limitante sobre el corpus allatum es ejercida por centros del cerebro.

Los corpora allata son conocidos en todos los grupos de insectos con alas. Algunas diferencias típicas de los corpora allata se pueden distinguir sobre la estructura básica, posición en relación con otras glándulas endocrinas y sus consideraciones filogenéticas. El más simple y conocido tipo de corpora allata fué visto en Thysanura y los insectos de la caña.

Sobre la base de la estructura histológica, se pueden distinguir cuatro tipos de corpora allata:

- a) El tipo epitelial vesicular; contenido en una cavidad central (como en Aeschna), tejido conectivo (como en Fapyx) ó laminillas concéntricas (como en Phasmidae)

Este es el tipo filogenético original, observado en los corpora allata de origen actodernal.

- b) El tipo pseudolimfoidal; formado por pequeñas células con reducido citoplasma profundamente manchado, semejante a el tejido limfoidal en vertebrados. Los corpora allata de este tipo son

observados en Ephemerida y Odonata.

- c) El tipo de célula pequeña; tal vez el más común, es observado en Blattoptera, Orthoptera, Hemiptera, Coleoptera, etc. está formado por numerosas y pequeñas células ajustadas irregularmente en las lagunas intercelulares el cual, acumula secreción durante los períodos de actividad.
- d) El tipo de célula grande; filogeneticamente el más avanzado ocurriendo en Panorpata, Hymenoptera, Lepidoptera y en muchos Diptera. La glándula consiste de pocas células grandes con núcleo grande frecuentemente distribuidos uniformemente en el cromosoma.

3.- LOS EFECTOS DIRECTOS DE LA HORMONA JUVENIL.

Después de que Wigglesworth (1935-1936) descubrió la hormona juvenil y demostró que inhibe la metamorfosis y activa las células foliculares del ovario, se describieron numerosas observaciones de varios efectos ocasionados por la hormona de los corpora allata, ésta hormona actúa en forma análoga sobre diferentes estructuras y funciones en el organismo del insecto; sobre varios procesos bioquímicos y sobre la composición de éstos.

La presencia de caracteres juveniles en los insectos depende de la presencia continua de hormona juvenil, la cual actúa sobre las células impidiendo que estas maduren, El efecto más visible de la hormona juvenil es sobre las células epidermales, pero también afecta el desarrollo de los órganos internos, incluyendo el sistema nervioso central, las gonodas y el intestino medio previniendo la maduración y la metamorfosis. La hormona juvenil también bloquea la maduración de los discos imaginales que son los primordios de muchas estructuras intergumentarias del adulto.

3.1.- La inhibición de la metamorfosis.

La implantación de los corpora allata activos, empezando el último estado larvario, previene ó regula parcialmente ó completamente la metamorfosis y los resultados del estado larvario son en formas de adultos ó larvas gigantes.

El control de la metamorfosis por la hormona juvenil fué primeramente demostrada en Rhodnius. Este insecto tiene cinco estadios ninfales de apariencia similar, pero cuando muda la ninfa (quinto estadio) tiene lugar una marcada metamorfosis que dará lu-

gar al adulto alado y sexualmente maduro.

Las ninfas decapitadas poco tiempo después de que se han alimentado, no continúan su crecimiento ni presentan formación de cutícula nueva; sin embargo, si la decapitación se hace una semana ó más después de que se han alimentado se completa el crecimiento y hay formación de otra cutícula aunque los insectos no pueden desprenderse de la exuvia.

Esto indica que hay un período crítico, durante el cual la hormona de la muda empieza a ser secretada ó las glándulas protorácicas empiezan a ser activadas a un nivel crítico hasta completar la formación de la nueva cutícula.

Si la cabeza de Rhodnius se corta de manera que se pueda remover el cerebro, pero dejando intacto el corpora allata no se presenta la metamorfosis precoz. Si el corpora allata de ninfas de tercero y cuatro estadio se implanta dentro del abdomen de una ninfa de quinto estadio, ésta última, muda para dar lugar a una ninfa gigante de sexto estadio en lugar de mudar a adulto. Sin embargo no se tiene el mismo efecto usando el corpora allata de una ninfa de quinto estadio.

Así el corpora allata es claramente la fuente de la hormona juvenil. En el quinto estadio ninfal el corpora allata deja de secretar la hormona juvenil y tiene lugar la metamorfosis.

Este mecanismo de control opera en todos los insectos.

Varios investigadores han producido insectos gigantes por trasplantes del corpora allata. En otro estudio se removió el

corpora allata de larvas jóvenes del gusano de seda y esto ocasionó que se desarrollaran pupas pequeñas de las cuales emergieron adultos diminutos que fueron capaces de desarrollar huevecillos.

En los insectos de las ordenes más evolucionadas tales como Hymenoptera y Lepidoptera que presentan metamorfosis completa, se ha visto que con un nivel alto de hormona juvenil se retiene la forma pupal y la ausencia de ésta hormona ocasiona que se desarrollen caracteres adultos. Si se remueve el corpora allata de una larva del último estadio de una abeja ó de una mariposa se produce un estado intermedio entre la pupa y el adulto ó sea que hay un salto del estado larval al adulto con omisión parcial del estado pupal.

La HJ actúa sobre las células epidermales. Algunas veces cuando se implanta un corpora allata solo una pequeña región de cutícula larval aparece sobre las células epidermales, mientras que el resto del insecto tiene la apariencia de adulto normal. Esto indica que la hormona actúa directa ó indirectamente sobre el sistema genético de las células permitiendo que se manifiesten las actividades genéticas reponsables de los caracteres larvales y suprimiendo aquellas reponsables de los caracteres adultos. En el desarrollo normal, la secreción de hormona juvenil tiene lugar en el momento apropiado para que pueda ocurrir la metamorfosis. El tiempo de este control parece ser responsabilidad del cerebro, aunque se desconocen los detalles del mecanismo, Los genes reponsables para el estado pupal, entran en acción debido a una concentración baja de hormona juvenil, actuando en presencia de la ecdisona. Una vez que el insecto ha pasado al estado adulto ya no vuel

ve a mudar, debido a que las glándulas protorácicas se segregan y desaparecen tan pronto como termina la metamorfosis.

Si el insecto adulto es inducido a formar una nueva cutícula experimentalmente, por medio de la inyección de ecdisona, ésta cutícula será de tipo adulto, pero si al mismo tiempo se implanta un corpora allata activo. ciertas áreas del integumento adquieren nuevamente caracteres larvales. No a sido posible ocasionar una revisión de la metamorfosis en el insecto completo, pero se han producido áreas larvales en Hemiptera (Rhodnius y Oncopeltus) en Dermaptera (Labidura) y en fragmentos de cutícula implantados de Lepidoptera (Galleria). En esos insectos adultos pueden ser reactivados hasta cierto punto los genes larvales.

3.2.- Los efectos de la hormona juvenil sobre el crecimiento y la morfoqénesis de los órganos internos.

Estudiados por Sehnal (1965-1968) en Galleria mellonella, en completo acuerdo con este efecto sobre superficies estructurales establecidas.

La castración de hembras en el último estado larval afecta la maduración por degeneración de los músculos (Chudakova, 1984). En el último estado larval la acción de la hormona es la misma como en los demás insectos (novak, 1973). Este es solamente uno de los muchos efectos de la hormona juvenil. La hipótesis más feaciente puede ser que la presencia de la hormona actúa como una señal para la acción de los nervios, causando degeneración en los músculos del vuelo. La intervención de los nervios de las alas es evidente puesto que removiéndolos ó inmovilizándolos también causa la degeneración de los músculos del vuelo ó la inhibición de su maduración (Chudakova y Bochorova-Messener 1968)

La presencia de la hormona juvenil; produce diferenciación de los tejidos en los caracteres larvarios, y los grupos de células destinados a formar caracteres de adulto, los discos imaginales permanecen en forma embrionica cuando cesa la secreción de los corpora allata,, encausando la metamorfosis, el crecimiento y procediendo a la diferenciación de los discos imaginales.

3.3.- La influencia sobre las células foliculares del ovario. La influencia de la hormona del corpora allata sobre el desarrollo de los huevos en el ovario fué observada en primera instancia por Wigglesworth (1935-1936). El observó que la presencia de un corpora allata activo es absolutamente indispensable en Rhodnius para la maduración de los huevos fuera de ciertos estados del desarrollo, lo cual llega a activar las células foliculares del ovario.

La supresión del crecimiento de los huevos en ciertos estados, es debido a la degeneración de las células foliculares, este efecto puede prevenirse por la simultánea implantación de un corpora allata activo de otra especie.

3.4.- La influencia sobre la reproducción.

El control endocrino de la reproducción fué descrito por numerosos investigadores y revisado por Doane (1962) Highnam (1963) y por Nayar (1964). El control nervioso de la maduración de los huevos por neuronas específicas a través del cordón nervioso ventral. fué demostrado por Engelman (1964) en hembras fecundadas de la cucara vivípara, Leucophea maderae.

Estas neuronas están supuestamente inhibiendo el corpora allata

por influencias de regiones específicas del cerebro, y el ganglio subesofágico.

Actualmente está bien establecido que los corpora allata de muchos insectos segregan una hormona que rige la disposición de la yema en los huevos en desarrollo. La extirpación de los corpora allata impide la maduración de los huevos; la disposición de la yema está relacionada con los cambios en las células de los corpora allata.

Frecuentemente, el apareamiento proporciona el estímulo que libera las hormonas que gobiernan la vitelogenénesis. En cambio en Schistocerca, hembras mantenidas en ausencia de machos producen huevos solamente muy despacio y poseen grandes cantidades de material neurosecretor en el cerebro y corpora cardiaca.

En cambio hembras similares que han copulado liberan su material neurosecretor y los oocitos maduran muy rápidamente.

La simple presencia de machos, aún sin cópula, también aumenta la proporción de maduración de los huevos; este fenómeno está mediatizado por el sistema neurosecretor. La presencia de machos como distinta a la copulación da por resultado un aumento de actividad locomotora entre las hembras. Este fenómeno ocurre como respuesta a una secreción olorosa liberada por los machos. Dado que el refuerzo de actividad por sí mismo conduce a la liberación de los materiales neurosecretados y a la maduración de los huevos, puede ser que el encadenamiento de hechos sea este:

- a) Liberación de una feromona por el macho;
- b) Aumento de actividad locomotora en la hembra;
- c) Liberación de material neurosecretado;
- d) Activación de los corpora allata;
- e) Maduración de los huevos;

No hay datos específicos que relacionen casualmente estos hechos. En cualquier caso, bajo las condiciones naturales de campo, la copulación también desencadenará la liberación de los materiales.

3.5.- La influencia sobre las glándulas accesorias del sexo.

La necesidad de la hormona juvenil para el funcionamiento de las glándulas accesorias en machos Rhodnius prolixus fué observado por Wigglesworth (1936) en su primer escrito sobre la hormona del corpora allata.

Desde entonces hay una relación similar de la hormona juvenil sobre las glándulas accesorias lo cual fué observado en muchas otras especies de insectos, no solamente en machos, pero en algunos casos también en hembras. Por ejemplo las glándulas accesorias en hembras Calliphora erythrocephala alcanzan un promedio de 2.5 mm de longitud, pero en hembras extirpadas del corpora allata no superan los 1.7 mm. El efecto de la extirpación de los corpora allata en Callifora machos es menos visible: aquí la longitud normal de las glándulas accesorias es de 1.8 mm, pero alcanzan solamente 0.91 mm. siguiendo la extirpación de los corpora allata.

3.6.- La influencia sobre el polimorfismo.

Varios de los tipos de polimorfismo en insectos están estrechamente

mente relacionados con la hormona juvenil;

- a) El mecanismo de la casta en los insectos sociales tiene una relación con la actividad de la hormona juvenil como por ejemplo en hormigas (Brian 1959) y termitas (Kaiser, 1955; Lücher 1961)..
- b) Fase de polimorfismo en langostas. La influencia de la hormona juvenil en el desarrollo de Locusta y Schistocera fué bien estudiado por Staal (1959-1961) L.Joly (1960). Sus descubrimientos señalan la complicada relación de la hormona juvenil sobre la fase. La implantación de un corpora allata activo en el estado larval joven, induce la típica coloración verde de la "fase solitaria" cuando en condiciones ambientales el cual se puede producir en la fase gregaria. La existencia de un factor volátil posiblemente actúa en forma directa sobre las antenas. Esta sustancia acelera la *maduración sexual de las langostas* adultos en los machos.
- c) Polimorfismo estacional en afidos.

Este tipo de polimorfismo es muy complicado se encuentra en afidos. En donde hay una alteración de formas con una preponderancia de las generaciones partenogenéticas. Es decir los afidos partenogenéticos alados, se obtienen por hacinamiento (los llamados "efectos en grupo") mientras que las formas sin alas se obtienen al crecer en solitario. La forma del cuerpo se encuentra influenciado por factores, posiblemente de naturaleza química, que actúan sobre los sistemas morfogenéticos latentes. En alguna forma se pueden comparar los fenómenos de metamorfosis.

d) Polimorfismo del ala en bichos.

El polimorfismo del ala ó el suceso que ocurre en el grado de desarrollo del ala en las mismas especies en el fenómeno del extender las alas en Hemiptera. En donde hay un control hormonal en este tipo de polimorfismo.

e) Dimorfismo sexual de ala en Lampyridae.

La implantación de varios corpora allata induce uno ó dos mudas larvarias superfluas en las hembras, sin la inducción del desarrollo en el ala. La ausencia de alas en las hembras junto con otros caracteres neotécnicos es evidentemente de origen filogenético prematuro y es incapaz la modificación fenotípica.

3.7.- Los efectos sobre la regeneración.

Pflugfelder (1939) observó una marcada disminución en la habilidad de regeneración en Carausius morosus después de la extirpación de los corpora allata.

La duración en el proceso de la muda es solamente afectado cuando fué implicado el tejido del músculo afectando una mayor cantidad de tejido en un período más largo en la intermuda. Sin embargo, - cuando la regeneración fué restringida a estructuras epidermales, no se observaron cambios en el ciclo de la muda.

3.8.- Los efectos sobre el crecimiento en los tumores y otras alteraciones en la histogénesis.

En adición de los efectos morfológicos, mencionados la hormona juvenil tiene una profunda influencia sobre la histogénesis.

4.- LOS EFECTOS INDIRECTOS DE LA HORMONA JUVENIL.

Hay que tener cuidado para distinguir los efectos directos de la hormona, como un agente químico entre los efectos indirectos, como la consecuencia de los cambios producidos por la acción directa de la hormona en varias partes del organismo del insecto a través de la mediación de los sistemas nervioso y circulatorio y otros mecanismos correlacionados.

4.1.- El efecto sobre la muda.

El proceso de la muda es influenciado directamente por la hormona de la glándula protorácica (HM), sin embargo se han observado los efectos indirectos de la hormona juvenil prolongando la acción de la glándula protorácica la que es normalmente histolizada durante ó después de la metamorfosis.

4.2.- El efecto sobre la maduración de las glándulas en las orugas.

Este efecto indirecto es bien conocido en larvas de Lepidopteros. Las glándulas labiales son casi inactivas durante el primero y penúltimo estado larvario mientras se produce una gran cantidad de material sedoso para el hilado del capullo en la última fase larvaria. La acción de la glándula está conectada con la presencia de la HJ. La hormona no siempre afecta directamente la maduración de las glándulas pero afecta su morfogénesis en un trayecto muy general.

4.3.- El efecto sobre los instintos.

La acción de la HJ sobre el hilado del capullo en Galleria mello

nella se puede describir también como un caso especial que afecta el instinto.

La larva de esta especie del hilado de un capullo es siempre diferente después de las mudas larvarias.

4.4.- El efecto sobre el metabolismo total. (consumo del oxígeno).

Sobre éste efecto indirecto Pflugfelder sugirió en sus investigaciones que con la implantación y extirpación del corpora allata en Carausius morosus, la HJ es un factor que generalmente favorece el metabolismo. Thomsen, E. y Hamburger en 1955 llevaron a cabo experimentos con hembras castradas, aparentemente el efecto sobre el metabolismo puede ser directo como suponía Pflugfelder (1952) ellos concluyeron que es un efecto indirecto, causado por el consumo de oxígeno en el desarrollo de los ovarios.

El efecto indirecto de la HJ sobre el consumo del oxígeno depende del incremento de una mayor actividad metabólica sobre los tejidos. El efecto indirecto de la HJ parece probable que entre en la síntesis de las proteínas.

4.5.- Los efectos sobre la proteína y el metabolismo del nitrógeno.

Uno de los primeros escritos sobre los efectos del corpora allata en el metabolismo del nitrógeno fué publicado por L'Hélias (1956) quien observó la acumulación de aminoácidos en los tejidos de Dixippus morosus.

4.6.- La influencia sobre el cuerpo graso.

Los efectos de la HJ son claramente indirectos, causados por los diferentes requerimientos en la diferenciación de los tejidos.

La acción de la hormona consiste en la activación de los folículos del ovario, es mayor en el cuerpo graso, así se pueden atraer las sustancias de reserva, no solamente de la hemolinfa sino también de la gordura (en conformidad con éstas funciones, como un depósito de sustancia de reserva).

4.7.- La influencia sobre los encitos.

Disminución en el volúmen de los encitos y en el tamaño de su núcleo con la asociación de pisinosis en *Drosophila*. En respuesta a la extirpación de la glándula.

4.8.- El efecto sobre el balance del agua.

El efecto indirecto de la HJ es particularmente evidente en hembras castradas, en donde los resultados de la retención de los corpora allata, se observa un considerable aumento en la cantidad de hemolinfa, asociado con una considerable distensión del abdomen.

4.9.- El efecto sobre el cambio de color.

Algunos de estos efectos en el cambio del color son obiamente de origen morfogenético, tal como sucede en la coloración verde de la fase de "solitario" de la langosta migratoria. Otros efectos son sin duda producto de neurohormonas. Hay sin embargo otros cambios los cuales pueden ser atribuidos a la HJ tal como en aquellos insectos de la caña extirpados del corpora allata, provocando la

coloración. El cambio de color se debe supuestamente a la acumulación de ácido úrico en el tejido, junto con una disminución en el contenido de purina, peptina y melanina.

4.10.- El efecto sobre la mitocondria.

La hormona juvenil no tiene efecto sobre las células imaginales, pero puede actuar sobre las células estructurales de la larva, esto parece ser que también indica la necesidad en las diferencias entre la mitocondria de un músculo alar normal y la extirpación del corpora allata en Locusta migratoria.

4.11.- El efecto sobre la producción de feromonas.

Esto fué observado por Loner (1961-1962), en el que la HJ controla la maduración sexual y los correspondientes cambios en la coloración y en la conducta del apareamiento de la langosta macho Schistocerca gregaria. La maduración de los machos adultos en la base gregaria de ésta especie, tiene tres aspectos: cambio de color café claro gris y blanco de la muda fresca del adulto a el amarillo de la especie madura; específicamente en el modelo de conducta sexual; y la producción por las células epidermales de una feromona que acelera el proceso de maduración en los machos jóvenes de forma adulta con la presencia de la especie madura; por un efecto olfatorio sobre sus partes reseptoras. Por lo antes dicho, existe en varias especies de insectos una gran variedad de sustancias químicas producidas por las glándulas dérmicas, que ejercen una notable influencia sobre los miembros de la misma especie.

Cuando tales secreciones son utilizadas dentro de las mismas especies, reciben el nombre de feromonas u "hormonas sociales", dado que

hay un cierto paralelismo entre la acción de las hormonas dentro del cuerpo del individuo.

Las feromonas, actúan estimulando los órganos sensoriales de otros miembros de la especie y sirven para comunicar, alarmas, estimular la agregación ó actuar como rastreadoras. Son utilizadas como atrayentes ó exitantes sexuales para ambos sexos, especialmente para las hembras. La misma secreción (por ejemplo, el ácido fórmico en las hormigas) puede servir como veneno, como repelente de los enemigos y como feromona de comunicación social. La jalea real de la abeja puede ser utilizada para varios fines.

Los efectos sensoriales de las feromonas, pueden conducir a la estimulación del sistema endocrino de los insectos, e indirectamente producir cambios en el comportamiento ó en el crecimiento por acción hormonal.

Puede ser que las diferencias de castas en las termitas esté controlada solamente por dos feromonas: la feromona liberada por la casta reproductora puede ser la propia hormona juvenil, mientras que un inhibir del corpora allata puede estar producido por los soldados.

Las feromonas de casta de hormigas y termitas tienen un efecto fisiológico que se puede comparar perfectamente con el que produce la hormona juvenil, es decir, activa la liberación de una de las multiples formas de un organismo polimórfico. Se desconoce la naturaleza química de las feromonas de casta, pero el hecho de que la hormona juvenil y varias feromonas sean terpenoides, sugiere que esta clase de compuestos debe tener un significado especial en la regulación del metabolismo.

5.- CONTROL DE LA PRODUCCION DE LA HORMONA JUVENIL.

La actividad de los corpora allata puede ser estimulada más directamente, por el tamaño y la apariencia histológica de la glándula, ó directamente, por los efectos de ésta sobre el receptor después de la transplatación. Cada uno de estos métodos tienen sus ventajas y sus desventajas.

Hay varios ejemplos del crecimiento en el volumen, y pueden ser normales y patológicos, los cuales no se conectaron con un correspondiente incremento en la producción de la hormona. Por ejemplo, la glándula se incrementa en tamaño de un estadio al siguiente y su incremento no está conectado con un aumento en la actividad por unidad de volumen. Esto puede ser estimado por la comparación del tamaño de la glándula en dos ecdisis consecutivas. Igualmente se observa un aumento después de la castración en hembras adultas, esto probablemente no se deba a un incremento en la actividad secretoria de la glándula, pero se limita suprimiendo la secrección de la hemolinfa.

El incremento en el volumen se debe a la actividad secretoria de los corpora allata, mismo que se puede estimar aproximadamente como la diferencia entre el incremento total en el volumen de la glándula, y el incremento, debido al crecimiento de los corpora allata en un momento dado.

5.1.- Los cambios de actividad en los corpora allata durante el estadio.

Practicamente en todos los experimentos histológicos y morfológicos, se llega a la conclusión de que los corpora allata son

inactivos al inicio de cada estadio, y que la hemolinfa no contiene una cantidad efectiva de HJ durante ese tiempo. El mayor incremento gradual de la hormona y el máximo volumen de los corpora allata, es usualmente observado en la segunda mitad del período intermuda. La producción de la hormona cesa cuando se desarrolla el proceso de la muda y como resultado lógico, baja ésta concentración en la hemolinfa.

5.2.- La actividad del corpora allata durante el desarrollo postembrionario.

La producción de la HJ se inicia al final del período de embriogénesis, después de que los corpora allata se formaron del todo. La actividad secretoria de la glándula continúa el desarrollo larval con temporal interrupción en cada una de las ecdisis. Por lo tanto, es necesario un cierto tiempo al inicio de cada uno de los estadios antes de que la hormona sea otra vez activada en su presentación activa. Esta hormona no es activada del todo en el último estadio larval en hemimetábola, ó en el estadio larval y pupal en holometabola. La producción de la hormona continúa en los insectos adultos.

5.3.- La actividad secretoria de los corpora allata en el último estadio larval.

Piepho (1951), formuló la hipótesis, de que la presencia de la HJ en el último estadio larval de Galleria (holometabola) es una condición necesaria para el desarrollo de la pupa: en la ausencia completa de HJ, puede ocurrir la diferenciación de adulto.

Por lo tanto los corpora allata continúan la producción de la HJ en el último estadio larval, lo cual fué visto por Novak y Cervenkova (1959) Ellos implantaron los corpora allata del último estadio ninfal inmediatamente después de la muda, y durante diferente tiempo del período de la intermuda, y en la mayoría de los casos, ellos obtuvieron efectos rejuvenecedores de extensa varia ción.

5.4.- Hipertrofia de los corpora allata.

La castración de hembras Calliphora erythrocephala en poco tiempo después de la muda imaginal tienen como resultado la hipertrofia de sus corpora allata. La más probable explicación de éste fenómeno, es que en la ausencia de los ovarios, la HJ no es trasladada por la hemolinfa. Cuando la concentración de la hormona se excede en el interior de las células glandulares, la difusión de la hormona en la hemolinfa aún es inhibida. Esto trae como consecuencia la acumulación en la glándula, causando esto, un exceso de crecimiento y una subsecuente disminución en la actividad secre toria.

5.5.- Efectos del corpora allata implantado sobre el receptor.

La implantación de un corpora allata activo, causa una degeneración más o menos completa de la glándula receptora. ;

Engelmann (1965), sugirió que los corpora allata, son en primera instancia activados por un aumento igual (a un grado pequeño) en la proteína de la sangre, y luego por maduración. El incremento en la actividad de los corpora allata, asociado con la maduración de los huevos, puede ser atribuidos a una disminución igual de la

HJ en la hemolinfa, causada por la reducción de comida en ese momento.

5.6.- Factores externos que controlan la actividad de los corpora allata.

Wigglesworth (1952), analizó los efectos de los factores externos sobre el desarrollo en Rohdnius prolixus.

Exponiendo las ninfas del cuarto estadio larval a temperaturas de 35°C máximo causando una extensión del período intermuda y el desarrollo de algunos adultos en el quinto estadio. A bajas temperaturas aproximadamente 20°C mínimo, el desarrollo del período intermuda se prolongó más que a altas temperaturas, pero el resultado en el quinto estadio ninfal son algunas que otras juveniles.

Los resultados pueden desde luego ser explicados como los efectos sobre la acción de la HJ en los tejidos. Una reducción en la concentración del oxígeno (abajo de los 5°C), que produce un efecto similar a alta temperatura.

5.7.- Factores internos que controlan la actividad de los corpora allata.

Los efectos de la interrupción de los nervios del corpora allata, trae como resultado la hinchazón de los corpora allata. Efectos similares se obtuvieron por la destrucción de partes específicas del protocerebro.

La ausencia de la HJ en las hembras causa la ooteca, y en el último estadio larval causa la inhibición de los nervios.

5.8.- El control de la función de los corpora allata.

La existencia de un fino nervio, conectando los corpora allata con el ganglio subesofágico, fué demostrado por varios investigadores. Cuando este nervio es ligado se acumula material neurosecretor sobre los lados de ligadura del corpora allata. En donde se observan tres formas de control de la actividad de los corpora allata.

- a) Control nervioso, debido a un caracter inhibitorio en algunas especies de insectos.
- b) Efecto local de granulos neurosecretorios de las células neurosecretorias del cerebro, conectando los corpora allata por la vía de los nervios allata.
- c) Activación humoral por la hormona del cerebro, correspondiendo a la activación de la especie.

5.9.- La relación de la producción de la HJ sobre el volúmen de la glándula.

La concentración de la hormona en la hemolinfa depende de los siguientes factores:

- 1) La cantidad de hormona producida en una unidad de tiempo.
- 2) El volúmen de la hemolinfa y, en proporción directa a esto, el volúmen del cuerpo.
- 3) La cantidad de hormona consumida en el cuerpo.
- 4) La cantidad de hormona removida en la hemolinfa por los tubos de malpighian (y tal vez por otros órganos), en la unidad de tiempo.
- 5) Volúmen de la superficie parecida al de la glándula.

6.- MODO DE ACCION DE LA HORMONA JUVENIL

Para explicar el modo de acción de la HJ, se formularon varias teorías, algunas de ellas obviamente contradictorias. Conforme con la idea original de Wigglesworth (1936). El supuso que el grado de diferenciación logrado por determinado ejemplar, después de la implantación de los corpora allata, es el producto de la competencia entre dos procesos simultáneos: La diferenciación de las estructuras imaginales, y la muda.

La diferenciación, es posible solamente en el período entre el momento de la separación de la cutícula vieja y la deposición de la nueva. Se pensó que el efecto de la HJ, dependía de la aceleración en el proceso de la muda, así que la nueva cutícula depositada prematuramente pudo inhibir la futura diferenciación. Sobre estas bases, Wigglesworth originalmente usó el termino de "hormona inhibitoria", por la secreción de los corpora allata.

Wigglesworth (1940) reemplazó esta teoría, con la hipótesis de dos sistemas alternativos de enzimas en el interior de cada célula epidermal, larval e imaginal. Se supuso que el sistema larval dependía de la presencia de HJ, y el sistema imaginal funcionaba en la ausencia de HJ. El término de "hormona inhibitoria", posteriormente fué cambiado por el de "hormona juvenil" (Wigglesworth, 1940), ó a "neotenina" (Wigglesworth 1954). La hipótesis de polimorfismo por otro lado, se basó sobre este concepto.

Posteriormente numerosos investigadores enfatizaron los positivos efectos de la HJ sobre el metabolismo total como fué observado en sus experimentos. Esta línea fué más tarde continuada por

E. Thomsen (1949-1955) y otros, quienes observaron un efecto de la HJ sobre el metabolismo.

Para prevenir las evidentes contradicciones, fué creada la hipótesis de dos hormonas diferentes del corpora allata, una de ellas siendo identificada con la HJ de Wigglesworth, y supuso afectaba solamente el desarrollo normal. La otra, una hormona gonadotrópica, que asumía la actividad de los ovarios foliculares y afectaba el metabolismo. Sin embargo, no se evidenció la validez en contra del concepto original de Wigglesworth, de que los corpora allata producen una sola hormona.

Sobre las bases de un factor gradiente, como un factor que está condicionando la HJ independiente del crecimiento de las partes imaginales del cuerpo, teoría que fué discutida más tarde, una hipótesis sobre el modo de acción de la HJ fué sugerida por Novák. Esta, parece resolver las contradicciones mencionadas en los resultados experimentales y para sintetizar más fácilmente lo inspeccionado. De acuerdo con esta teoría, la HJ produce este efecto, para tomar el lugar del factor gradiente en estas partes del cuerpo, las cuales se pierden en el curso del desarrollo larval, tales partes son, los ovarios foliculares en las hembras adultas, y un número de otros tejidos en particulares tiempos durante el desarrollo. El efecto de la HJ parece depender de la síntesis de la proteína, así como de otras funciones en las partes larvales del cuerpo. Este efecto sobre el consumo de oxígeno es indirecto, originando un incremento en la cantidad de metabolización de tejidos (estructurales larvales, ovarios foliculares). El resultado negativo sobre el consumo de oxígeno, producido por la implantación

de los corpora allata en hembras castradas, parece mostrar que la HJ, no tuvo un efecto directo sobre las partes imaginales del cuerpo. Esta cuestión sin embargo, necesita una futura evidencia experimental.

7.- LAS CARACTERISTICAS QUIMICAS DE LA HORMONA JUVENIL

El primer extracto activo de la HJ, fué preparado por Williams (1956) en abdómenes de machos adultos Hylaphora cecropia. Del extracto de éste tejido, él obtuvo un aceite de color amarillento, rico en hormona juvenil; este material, ha servido como origen para el aislamiento de la hormona, que ha sido identificada como una mezcla de terpenoides. Hay sustancias similares muy repartidas en otros animales y vegetales, siendo la más conocida el metabolito "farnesol", que tiene una acción de hormona juvenil más débil.

El extracto del Cecropia macho, fué identificada por la fórmula química: methyl-10- epoxy-7-ethyl-3,11-dimethyl 26-tridecadienoate.

La HJ juega varios papeles durante la vida de un insecto. Durante la metamorfosis la presencia de ésta, opone la diferenciación del adulto. Así las concentraciones relativas de HJ y HM - (ecdisona) determinan la muda natural del insecto. La muda de un insecto de larva a pupal ó del estado pupal al adulto, la HJ puede estar ausente. Los efectos profundos de la HJ sobre los insectos está presente en mal momento durante la metamorfosis, haciendo esto que la sustancia sea una llave en la búsqueda para una "tercera generación" de pesticidas.

A raíz de que fué identificada químicamente la HJ en Cecropia, este descubrimiento fué seguido por la identificación del análogo 7-methyl, como otra natural hormona juvenil. Posteriormente fueron sintetizados muchos terpenoides sintéticos y se observó que ejer-

cen sobre los insectos, variación en los grados morfogénéticos, gametogénéticos y rompiendo la actividad de la diapausa.

El conocimiento y la información de la HJ y AHJ, son vitales prerequisites para el lanzamiento de extensivos programas de desarrollo en los que la HJ y los AHJ, sean puestos en práctica en el medio ambiente. Los ensayos con los AHJ dirigidos al campo. tienen que ser bastante prometedores para que sean considerados de uso práctico, como AHJ selectivos, no persistentes ó residuales, y como agentes químicos efectivos para asegurar el manejo de las especies de insectos que destruyen los alimentos y cosechas ó amenazan la salud y el bienestar de los humanos y los animales. Las perspectivas para la aplicación de AHJ, como parte de programas de control integrados, son también alentadores.

8.- LA HORMONA JUVENIL DE CECROPIA Sp PRECURSOR DE UNA NUEVA EPOCA EN EL CONTROL DE INSECTOS.

La existencia de la HJ en los insectos fué totalmente bien establecida por los esfuerzos prematuros, por numerosos investigadores. La posibilidad de que la HJ y sus análogos sintéticos, sean practicados en forma potencial en el control de poblaciones de insectos, fué en primera instancia reconocido por el profesor Carroll Williams, en el año de 1956.

Siguiendo su descubrimiento, de que el abdomen del adulto macho *Hylaphora cecropia*, era una fuente rica de HJ, él se propuso activar las sustancias de la HJ como agentes poderosos de una "tercera generación" en el control de insectos.

8.1.- Las perspectivas para una "tercera generación" como agentes en el control de plagas.

Después de conocer los detalles de la estructura de la HJ en *cecropia*, existen las divergentes opiniones concernientes a la HJ como insectisida, Debido a que la HJ es una sustancia natural, en donde algunos contenidos de la hormona, se espera que puedan ser ecológicamente inofensivos, y que los insectos puedan encontrarlo duro para desarrollar una resistencia ó insensibilidad a su propio producto secretorio.

Sin embargo, otras personas piensan que la específica HJ natural, puede causar más daño que beneficio y por otra parte, que la prolongación de la voracidad en el estado larval de una plaga, no es exactamente un objetivo deseable.

Todos estos panoramas simplistas encierran un meollo de verdad. Obviamente, el uso de la HJ pura, puede ser contemplada solamente para restringidos propósitos, y que la hormona probablemente empleada, tenga que ser aplicada en mayor concentración que la biológica.

En la medida en que se presentaron una diversidad de estructuras externas, parecidas a la actividad de la HJ, sobrevino una maravillosa frecuencia de postulados de la HJ natural de los insectos, otros también en Lepidoptera, en lo que se pudo tener una estructura rejuvenecedora.

Los imitativos de la HJ, posiblemente sean la medida más específica, son sustancias antinaturales de los más convencionales pesticidas químicos.

La búsqueda de varios tipos de agentes químicos en el control de insectos es alentador y de un profundo beneficio. También se tiene que reconocer que sus aplicaciones efectivas requerirán de una grata idea de perspicacia. La demostración por Siddal y Slade (1971), de que la hormona está desprovista de alguna grave toxicidad en ratones es tranquilizador, pensando que en cierto tiempo y cuando las pruebas de laboratorio puedan garantizar la seguridad de que dentro de algunos años la hormona, el hombre y su medio ambiente sean tranquilos.

Muchas de las probables sustancias de la HJ son epóxidos y así pertenecen a la clase de agentes del alquil. Recientes experimentos con tendencia a la consanguinidad, en ratones tienen indicación de epóxidos carcinogénicos alifáticos que pueden perder

su terrible atributo por algunas pequeñas alteraciones de su estructura química.

Aún ahora, poco se conoce acerca del desarrollo bioquímico del insecto, incluyendo el desarrollo endocrínógeno, ó los efectos de agentes morfogenéticos como cruciales eventos reguladores de la vida de un insecto. Aquí se abre un campo fértil para futuras investigaciones, y se cree que esto, es más oportuno en el terreno de la viabilidad para seguir adelante con las minuciosas investigaciones del desarrollo y comportamiento de algunos de los más importantes insectos nocivos para las cosechas y el hombre. Es inegable, que ésto demanda trabajo, y la biosíntesis de la HJ ó el modo de acción de ésta, nos pueda permitir el razonable diseño de la inhibición del metabolismo.

En otros campos, así como en éste, la humanidad se esfuerza con el poder de la tecnología de la ciencia poniéndole fin a la era del liberalismo en el control de insectos. Sobre esto, los agentes en el control de insectos, serán meticulosamente estudiados a fondo por su potencial peligro. A la vulnerable biósfera de nuestro planeta y a todas las inofensivas criaturas que integran su población, No será fácil dar un juicio del balance entre el tangible rango corto en los beneficios, y el posible rango largo al exponerse.

Las investigaciones científicas más que nada nos ayudarán a resolver esta dicotomía en la que tenemos que ser cautelosos y concientes. Empezando por el amplio concepto de "tercera generación" de los insecticidas, las investigaciones pueden emparejar los revolucionarios avances hechos en bioquímica y en biología

molecular, y estar en una buena posición para extendernos a la creación de nuevos agentes de control, que satisfagan las demandas con respecto al aumento específico de los inocuos biodegradantes y la inegable toxicidad para triunfar sobre los organismos. Por cierto, hasta ahora apenas salen a la superficie muchas de las opciones que tienen que ser escudriñadas.

Uno no puede predecir en que situación variarían los nuevos agentes de control químico, que van a ser en un futuro integrados dentro de un esquema, la mayoría de los insectos, inevitablemente se adaptan a los nuevos métodos y estrategias que el ingenio de la humanidad tiene como nuevos dispositivos. Mientras ésta evolutiva compita, se producirá algún drama fascinante, con esto, no parece ser probable que el hombre pueda perder su partida, en ésta perenne lucha. A la vuelta de la esquina siempre surgen otros indicios de desastres ecológicos, formulando un huésped enteramente de nuevos y enormes problemas para la humanidad, lo cual menos podrá aceptar psicológicamente y filosóficamente.

Por lo menos esperamos estar a la altura de lo ya establecido, para desafiar y hacerle frente y contener el peligro que amenaza nuestra supervivencia.

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

- Bursel E. 1970. Introducción ala Fisiología de los insectos. Editorial Alhambra, S.A. Primera Ed. Española 1974. pp. 272.290.
- Coronado Ricardo. Marquez Antonio. 1975. Introducción a la Entomología, Morfología y Taxonomía de los Insectos. Editorial Limusa, p. 103.
- Davey G.K. 1965. Reproduction in the Insects. W.H. Freeman and Company, San francisco. pp. 75-78, 80.
- Gilbert Lawrence. 1974. Physiology of Growt and Developmen: Endocrine Aspects. En: The Physiology of Insecta. Vol. I (Ed. por M. Rockstein) Academic Press, p. 213.
- Gilmour Darcy 1968. Metabolismo de los Insectos. Primera Edición Española, 1-68. Editorial Alhambra, S.A. pp. 194-195.
- Gilmour Darcy. 1961. The Biochemistry of Insects. Edición, Published by Academic Press, Inc. (London). p. 294.
- Landeros Cázares Celina. Cibrian Tobar Jban. 1983. Practicas de Fisiología de Insectos. Colegio de Postgraduados. pp. 75-76.
- Meller Andres. 1972. Cecropia Juvenile Hormone Harbinger of a new age in Pest Control. En: Insect Juvenile Hormones. Chemistry and Action (Ed. por Julius J. Menn y Morton Beroza) Academic Press, Nuew York and London pp. 317, 332-334.

Novak A. J. V. 1975. *Insect Hormones, Second English Edition*
Champan and Hall London. pp. 120, 124, 129, 131,
134-138, 140, 142-143, 145-146, 148-169.

Trost Barry. 1972. *The Origen of Juvenile Hormone Chemistry. En:*
Insect Juvenile Hormones Chemistry and Action (Ed. por
Julius J. Menn y Morton Beroza) Academic Press, New
York and London p. 218.

Wiggiesworth B.V. 1974. *Fisiología de los Insectos, Editorial -*
Acriba, Traducido de la Séptima Edición Inglesa. Titu-
lo Original: Insect Physiology. Editorial: CHapman and
Hall London. pp. 96-97, 99-100, 149-150.

