

Evolución de la metamorfosis completa de los insectos, formidable generadora de biodiversidad

Xavier Bellés, Institut de Biología Evolutiva, CSIC-Universitat Pompeu Fabra, Barcelona. xavier.Bellés@ibe.upf.csic.es

En la bellísima frase que cierra el *Origen de las especies*, Charles Darwin concluye que “a partir de un comienzo tan sencillo han evolucionado, y siguen evolucionando, innumerables formas a cuál más bella y más maravillosa”. Es muy posible que cuando Darwin escribió sobre esas “*endless forms most beautiful and most wonderful*” estuviese pensando en los insectos. En primer lugar, porque Darwin nos confiesa su pasión por los insectos (sobre todo por los coleópteros) en diversas ocasiones, ya sea en su autobiografía, o en su narración del viaje del Beagle. En segundo lugar, porque si hay algún grupo del que se pueda decir que contiene innumerables formas, ese es el de los insectos.

Sabemos que se conocen aproximadamente un millón de especies de inse-

tos, lo que representa el 80% del total de especies animales actuales registradas en nuestro planeta. Pero también sabemos que aún hay muchos más insectos por descubrir, hasta entre 10 y 30 millones según las estimaciones más solventes, y de hecho cada año se describen unas 7.000 especies nuevas, y el ritmo es sostenido. Las razones de este extraordinario éxito evolutivo pueden resumirse en la maravillosa estructura del exoesqueleto (que no sólo da forma y sostén a los tejidos blandos, sino que también proporciona protección y minimiza la pérdida de líquidos), en la pequeña talla y el potencial reproductivo, y en la metamorfosis como generadora de biodiversidad. El 90% de las especies de insectos experimenta algún tipo de metamorfosis, lo que da cuenta de la influencia de ese proceso en el éxito del grupo.

Dos tipos principales de metamorfosis

Desde los detallados estudios de Jan Swammerdam en el siglo XVII, clasificamos la metamorfosis de los insectos en dos tipos básicos: hemimetábola, o metamorfosis simple, y holometábola, o metamorfosis completa. Los hemimetábolos y los holometábolos fueron precedidos por los ametábolos, es decir, insectos sin metamorfosis (Figura 1). Los ametábolos tienen un desarrollo directo; el individuo juvenil, al que llamamos ninfa, es similar al adulto, crece hasta alcanzar la maduración del aparato reproductor, y empieza a reproducirse, aunque sigue mudando en lo que sería la fase adulta. Los ametábolos están representados por los arqueognatos, o pececillos de cobre, y los zigentomos, como los pececillos de plata, que juntos representan unas 900 especies. En los hemimetábolos, el juvenil también es llamado ninfa y es similar al adulto, crece hasta alcanzar un tamaño crítico tras lo cual se transforma en un adulto con sistema reproductor y alas funcionales, y deja de mudar. Los hemimetábolos inclu-

yen los paleópteros (libélulas y efémeras, con algo más de 10.000 especies descritas en total), polineópteros (como plecópteros, langostas, grillos, mantis, cucarachas, termitas, entre otros grupos, con un total de unas 40.000 especies) y paraneópteros (trips, chinches de campo, pulgones, moscas blancas, pulgas, entre otros, con casi 90.000 especies). En los holometábolos, los juveniles, que denominamos larvas, son diferentes del adulto, crecen hasta alcan-

zar un tamaño crítico, mudan a una fase denominada pupa y después a adulto, tras lo cual dejan de mudar. Los holometábolos constituyen el grupo monofilético de los endopterigotos, que comprende un total de casi 900.000 especies, que incluyen cuatro grandes ordenes:

Desde los detallados estudios de Jan Swammerdam en el siglo XVII, clasificamos la metamorfosis de los insectos en dos tipos básicos: hemimetábola, o metamorfosis simple, y holometábola, o metamorfosis completa

menes: himenópteros (abejas, abejorros, avispas y hormigas, entre otros), lepidópteros (mariposas y polillas), dípteros (moscas y mosquitos) y coleópteros (Bellés, 2020) (Figura 1). La diversidad específica extraordinariamente mayor de los insectos holometábolos respecto a los hemimetábolos y ametábolos ya sugiere el éxito evolutivo propiciado por la metamorfosis completa.

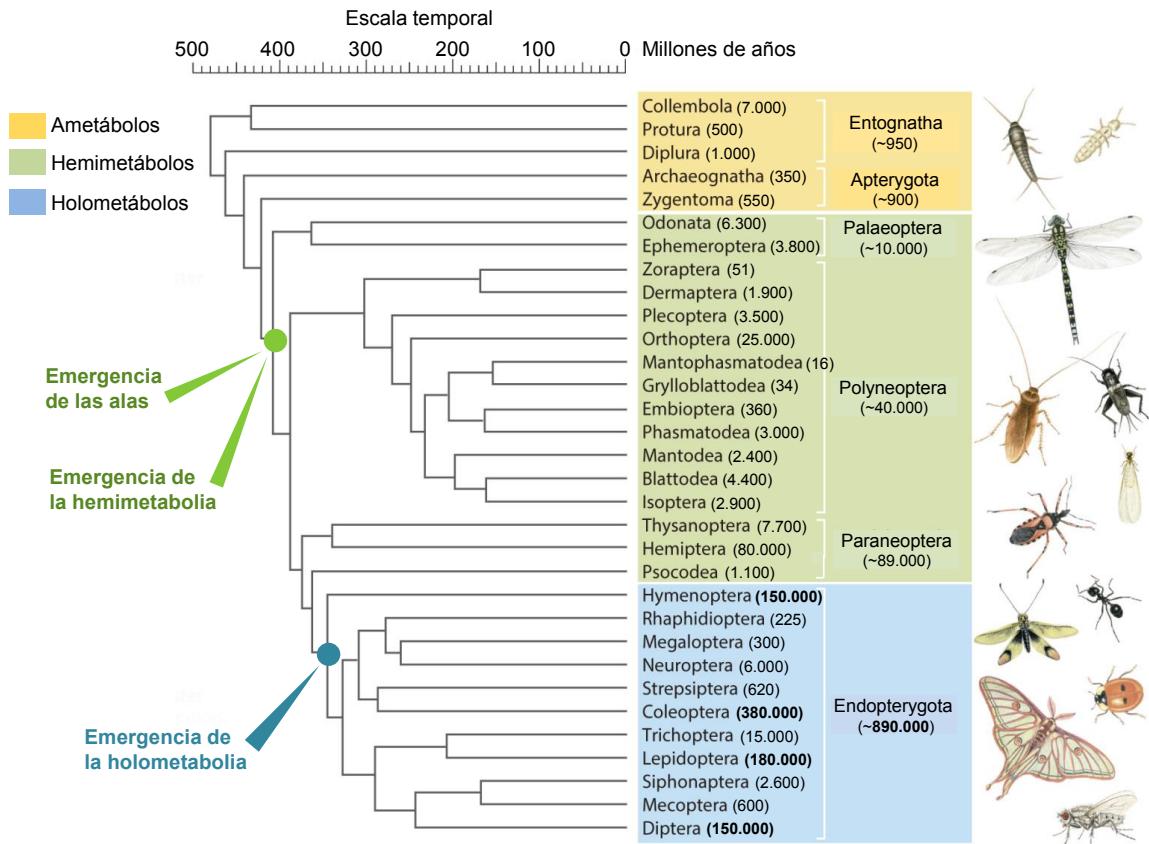


Figura 1: Cladogénesis de los principales grupos de insectos en un contexto cronológico. La topología se basa en la reconstrucción filogenética propuesta por Misof y colaboradores en 2014. Se indican los modos de desarrollo ametábolo, hemimetábolo y holometábolo, y la aparición de las alas, la hemimetabolía y la holometabolía. También se indica el número aproximado de especies actuales descritas en cada grupo.

La innovación de las alas, la interrupción de las mudas y la emergencia de la hemimetabolía

El registro fósil y los análisis filogenéticos (Figura 1) indican que los hemimetábolos

surgieron hace unos 400 millones de años, a principios-mediados del Devónico. La metamorfosis hemimetábola se originó en la misma época que la aparición de las alas, lo cual no parece ser una coincidencia, sino más bien una consecuencia de la adquisi-

ción de alas membranosas voladoras. La ninfa de los insectos hemimetábolos es similar al adulto, y crece a través de las sucesivas mudas. En este sentido es similar a la ninfa de los ametábolos, pero a diferencia de éstos, los hemimetábolos dejan de mudar al alcanzar el estado adulto, lo cual representa una genuina innovación evolutiva (datos recopilados en Bellés, 2020). Probablemente, dicha innovación tiene relación con la formación de las alas voladoras durante la metamorfosis, ya que el proceso mecánico de la muda de una frágil ala membranosa adulta pone en riesgo su integridad.

En las ninfas, los primordios alares se exteriorizan más o menos pronto según los grupos. En algunos, como en diversos ortópteros, los primordios alares pueden observarse externamente ya desde el primer estadio ninfal. Sin embargo, en la mayor parte de los hemimetábolos aparecen tras unas cuantas mudas, a menudo en el primer tercio del periodo ninfal, como sucede en muchas efémeras, libélulas, chinches de campo o piojos de los libros. En cualquier caso, a lo largo de los grupos de hemimetábolos se observa una tendencia a retardar la exteriorización de los primordios alares.

Mecanismos asociados a la emergencia de la hemimetabolía

Las mudas que se suceden durante el desarrollo juvenil están determinadas por

la hormona de muda, generalmente la 20-hidroxiecdisona (20E). Otra hormona importante es la hormona juvenil (JH), que en insectos ametábolos tiene un papel esencial en la reproducción al estimular la producción de vitelogeninas. En insectos hemimetábolos la 20E sigue regulando las mudas, pero la JH, además de conservar el papel vitelogénico ancestral en muchas especies, adquiere propiedades represoras de la metamorfosis. El mecanismo molecular que subyace a la acción hormonal es bastante simple. Durante el periodo juvenil, la JH induce la expresión del gen *Krüppel homolog 1* (*Kr-h1*). La inducción se produce a través del receptor de la JH, un dímero formado por las proteínas Methoprene tolerant (Met) y Taiman (Tai). A su vez, *Kr-h1* reprime la expresión del gen *E93*, cuyo producto génico es el desencadenante de la metamorfosis. La expresión de *E93* es dependiente de la 20E, cuyo receptor es un dímero formado por las proteínas Ecdysone receptor (EcR) y Ultraspiracle (USP). De ese modo, la secreción de JH y la producción consiguiente de *Kr-h1* durante el periodo juvenil mantienen la represión de *E93*, lo que impide la metamorfosis. Ello asegura que el insecto crezca hasta un tamaño crítico óptimo para transformarse en un adulto funcional. Durante el último estadio ninfal prácticamente desaparece la JH, con lo que cesa la producción de *Kr-h1*, se activa *E93* y, en consecuencia, se inicia la morfogénesis

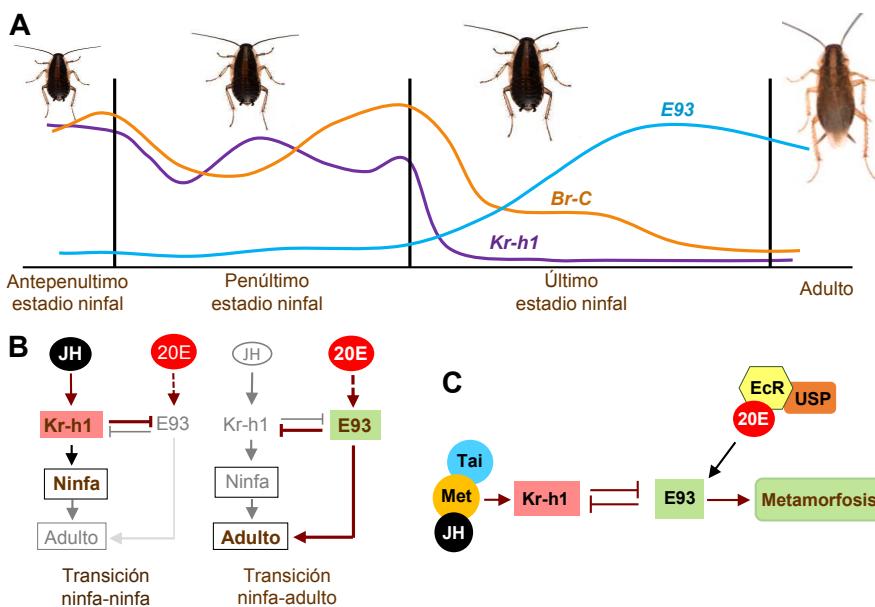


Figura 2: La vía MEKRE93 en hemimetábolos, ejemplificada por la cucaracha *Blattella germanica*. A) Perfiles de expresión de los genes *Kr-h1*, represor de la metamorfosis, *E93*, promotor de la misma, y *Br-C* promotor del crecimiento de los primordios alares durante el período juvenil. La expresión de *Kr-h1* es inducida por la hormona juvenil (JH), que tiene un perfil de producción similar (no mostrado) al de expresión de *Kr-h1*. B) Interacciones entre *Kr-h1* y *E93* en las transiciones ninfa-ninfa, y ninfa-adulto. C) La vía MEKRE93 en hemimetábolos. En las transiciones ninfa-ninfa, la JH induce la expresión de *Kr-h1*, a su vez, la proteína *Kr-h1* reprime la expresión de *E93* con lo que no se produce la metamorfosis. La caída de la producción de JH en el último estadio ninfal interrumpe la expresión de *Kr-h1* lo que provoca una importante expresión de *E93* (cuya proteína *E93* reprime a su vez la expresión de *Kr-h1*), desencadenándose la metamorfosis. Modificado de Bellés y Santos (2014).

adulta. Es lo que se conoce como la vía MEKRE93 (Bellés and Santos, 2014) (Figura 2). Un papel adicional de *E93*, además de desencadenar la metamorfosis (Ureña et al., 2014), es promover la destrucción

de la glándula protoráctica, que produce la hormona de muda (datos recopilados en Bellés, 2020). De ese modo se consigue que no haya más mudas después de la transformación en adulto.

La innovación de la larva y la emergencia de la holometabolía

La holometabolía emergió con los endopterigotos, hace unos 370 millones de años, hacia finales del Devónico (Figura 1). En los holometábolos el embrión da lugar a la larva, la cual, a diferencia de la ninfa hemimetábola, es morfológicamente distinta respecto al adulto. El desarrollo postembionario pasa por una serie de estadios larvarios hasta alcanzar un tamaño crítico, tras lo cual sigue una fase de pupa, que implica una transformación morfológica que le acerca al plan corporal del adulto, y finalmente la fase adulta.

La innovación evolutiva más importante aquí es la larva, que no tiene ya primordios alares externos en ninguno de los estadios juveniles. En lugar de esto, los primordios alares se localizan internamente como grupos discretos de células precursoras imaginarias, que se forman en la etapa embrionaria.

Si en la evolución de los hemimetábolos la tendencia observada es retardar la exteriorización de los primordios alares a lo largo del período ninfal, en los holometábolos los primordios alares ya no se manifiestan externamente en ningún estadio larvario

Si en la evolución de los hemimetábolos la tendencia observada es retardar la exteriorización de los primordios alares a lo largo del período ninfal, en los holometábolos los primordios alares ya no se manifiestan externamente en ningún estadio larvario. Así pues, la ventaja selectiva de minimizar problemas mecánicos al mudar se optimiza considerablemente. La internalización de los primordios alares es un carácter común a todos los endopterigotos, y debería estar presente en su último ancestro común. A partir de ahí, en los diferentes linajes que darían lugar a los distintos órdenes, se produciría la separación en el embrión de células precursoras imaginarias de otros órganos, como ojos, patas, antenas, genitalia, etc.

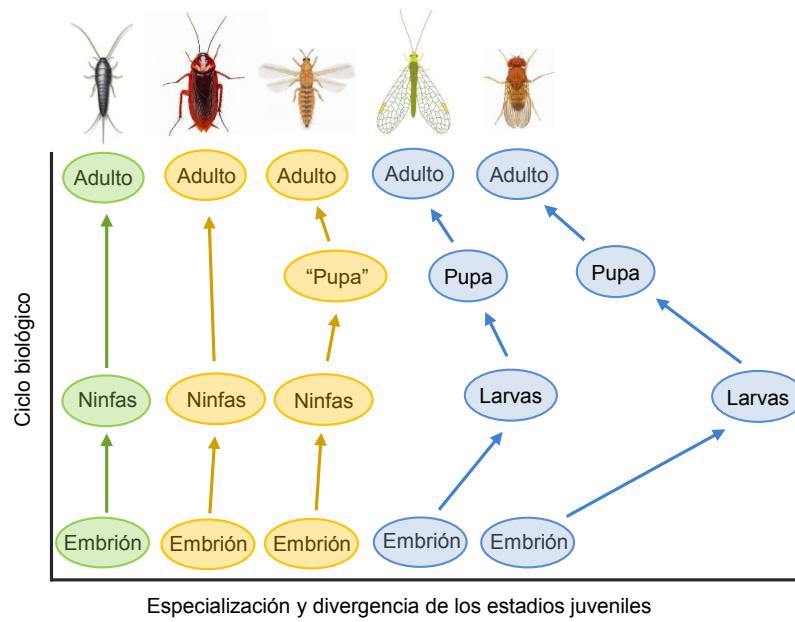
En los linajes menos modificados, como el de los neurópteros, las diferencias externas de la larva respecto al adulto esencialmente consisten en la ausencia de primordios alares externos y en tener

los ojos simples en lugar de compuestos. En los grupos más modificados, como los dípteros ciclorrafos, es decir, las moscas, prácticamente todas las estructuras del adulto se forman a partir de las células precursoras imaginarias correspondientes. La única excepción es la epidermis abdominal, que se genera a partir de histoblastos. Como en otros endopterigotos, las células precursoras imaginarias de las moscas se localizan aparte durante el desarrollo embrionario, pero durante los estadios larvarios se agrupan en estructuras compactas, que se denominan discos imaginarios. *Drosophila melanogaster*, la mosca

mejor estudiada, tiene 19 discos imaginarios, nueve dobles para todos los órganos simétricos, y uno asimétrico para la genitalia (Held, 2002).

De ese modo, la morfología general de la larva es más o menos diferente respecto a la del adulto según cual sea el linaje dentro de los endopterigotos. Entre las poco modificadas crisopas, dentro de los neurópteros, y las extremadamente modificadas moscas, dentro de los dípteros, se observan los diferentes grados de divergencia de la larva respecto al adulto (Figura 3).

Figura 3: Diagrama que muestra la relación entre el tipo de desarrollo postembrionario y la mayor especialización y divergencia de la morfología ancestral de los juveniles. El color verde representa el tipo ametábolo (representado por un pececillo de plata), el naranja el tipo hemimetábolo (representado por una cucaracha y por un trips como ejemplo de paraneóptero con estadios quiescentes de tipo pupal), y el azul el tipo holometábolo (representado por un grupo poco modificado como las crisopas, y uno muy modificado como las moscas). Modificado de Bellés (2020).



El desarrollo del cerebro se asocia al estilo de vida

Los diferentes grados de divergencia morfológica que vemos en la larva (Figura 3) tienen un paralelo en la estructura del cerebro. En general, las ninfas tienen una morfología, comportamiento y estilo de vida similares al adulto correspondiente. Consecuentemente, la estructura del cerebro del primer estadio ninfal es muy similar a la del adulto, como se ha visto en la langosta *Schistocerca gregaria*. En cambio, la morfología y estilo de vida de la larva de los holometábolos casi siempre difiere respecto al adulto. No sorprende, pues, que el cerebro de una larva terrestre minadora sea diferente del cerebro del adulto volador de la misma especie, en particular el complejo central cerebral, que es el principal responsable de la orientación espacial. En la fase adulta, la estructura del complejo central está conservada entre especies, como se ha visto en el hemimetábolo *S. gregaria*, y en dos holometábolos, el escarabajo de la harina *Tribolium castaneum* y la mosca *D. melanogaster*. Sin embargo, el complejo central no solo difiere entre la larva y el adulto de la misma especie, sino entre larvas de diferentes especies. Así, mientras que en el primer estadio ninfal de *S. gregaria* el complejo central es funcional y tiene la misma estructura que en el adulto, en el primer estadio larvario de *T. castaneum* es

funcional, pero tiene una estructura equivalente a la del embrión de *S. gregaria* en un 60% de desarrollo. En el primer estadio larvario de *D. melanogaster*, el complejo central no es funcional y se asemeja al del embrión de *S. gregaria* en un 45-50% de desarrollo. En los dos holometábolos la estructura al final de la embriogénesis y primer estadio larvario es diferente, pero en ambos casos la estructura adulta se alcanza en la fase de pupa. Así, la velocidad de desarrollo del complejo central no es la misma en *T. castaneum* y en *D. melanogaster*, pero, además, el orden de los procesos de desarrollo difiere en diversos detalles en ambas (Farnworth et al., 2020).

La pupa, un puente entre la larva y el adulto

La pupa es una consecuencia de la innovación de la larva, y de su divergencia morfológica más o menos acusada respecto al plan corporal adulto. Así, hace las funciones de puente entre la larva y el adulto, aunque su morfología es más próxima a este último. De hecho, la formación de la pupa implica una verdadera metamorfosis durante la cual las células precursoras imaginales se diferencian en tejido imaginal y forman las estructuras adultas. La transformación en pupa es más o menos acusada en función de que la larva sea más o menos diferente respecto al adulto, pero incluso en los

La pupa es una consecuencia de la innovación de la larva, y de su divergencia morfológica más o menos acusada respecto al plan corporal adulto. Así, hace las funciones de puente entre la larva y el adulto, aunque su morfología es mucho más próxima a este último

holometábolos menos modificados como los neurópteros, la fase pupal implica una remodelación importante de los tejidos, tanto externos como internos (Zhao et al., 2022).

La transformación de larva a pupa no solamente afecta a la morfología externa, como las alas, los ojos, los apéndices y el exosqueleto en general, sino también la anatomía interna. Así, se remodelan más o menos drásticamente todos los sistemas internos, desde el cuerpo graso a los sistemas traqueal, digestivo y reproductivo. También tiene lugar la estructuración del sistema nervioso central adulto, incluido el cerebro y su complejo central, comentado en el apartado anterior (Farnsworth et al., 2020).

No es sorprendente que la fase de pupa, que conlleva procesos extensivos de destrucción y formación de tejidos, sea quiescente. Solo algunos grupos poco modificados, como los megalópteros, tienen la pupa móvil, que es acuática en este

caso. Cabe señalar que algunos grupos de paraneópteros, como trips, cochinillas y moscas blancas, presentan también fases quiescentes preadultas que experimentan destrucción masiva de tejidos y morfogénesis extensiva. Estas fases de hemimetábolos (mal llamadas “prepupas” y “pupas”) demuestran que este tipo de estadio quiescente, que conlleva una significativa remodelación morfológica, ha evolucionado de manera independiente fuera de los endopterigotos.

Regulación de la metamorfosis holometábola. Cambios endocrinos

En los insectos holometábolos la metamorfosis se desarrolla en dos transiciones, la de larva a pupa y la de pupa a adulto. En esencia, la vía MEKRE93 también está en la base de la regulación endocrina de la metamorfosis holometábola (Bellés, 2019), pues la JH y Kr-h1 mantienen la fase de larva, mientras que E93 desencadena la morfogénesis adulta. Sin embargo, la transición larva-pupa viene determina-

da por el factor Broad-complex (Br-C). Así, en insectos holometábolos, E93 especifica la fase adulta (Ureña et al., 2014) y Br-C la fase pupal (Karim et al., 1993) (Figura 4). Se ha conjecturado que debería haber un factor que especifique la fase de larva, y que éste podría ser Chinmo (de

"Chronologically inappropriate morphogenesis") (Truman y Riddiford, 2022). Ello se basa en que la eliminación de Chinmo promueve síntomas de metamorfosis prematura en *D. melanogaster*. Sin embargo, se precisarían más estudios detallados en modelos holometábolos y hemimetábolos.

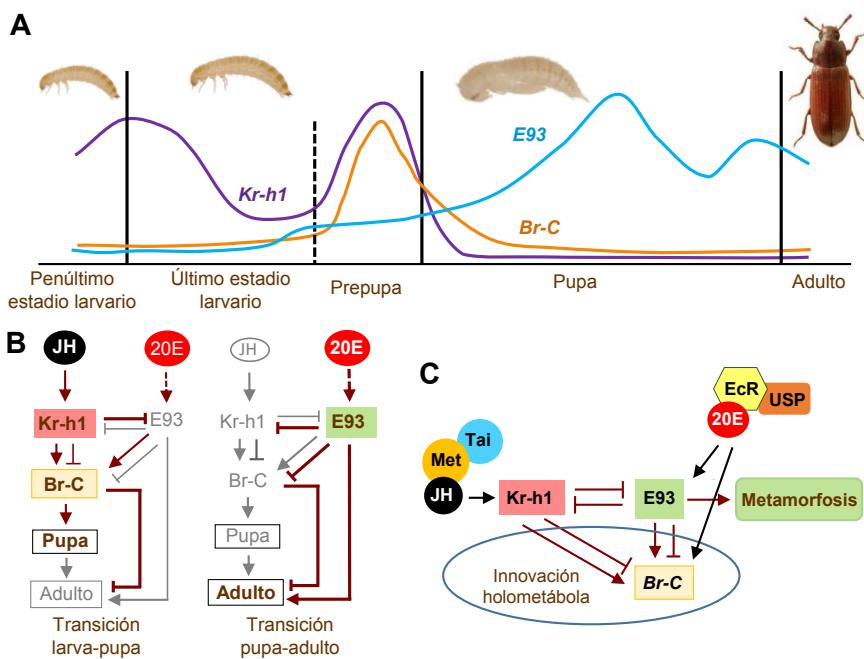


Figura 4: La vía MEKRE93 en holometábolos, ejemplificada por el escarabajo de la harina *Tribolium castaneum*. A) Perfiles de expresión de los genes *Kr-h1*, represor de la metamorfosis, *E93*, promotor de la misma, y *Br-C* promotor de la formación de la pupa. La expresión de *Kr-h1* es inducida por la hormona juvenil (JH) también en holometábolos. B) Interacciones entre *Kr-h1*, *E93* y *Br-C* en la formación de la pupa y en la del adulto. C) La vía MEKRE93 en holometábolos. La acción inductora de la JH sobre la expresión de *Kr-h1*, la acción represora de *Kr-h1* sobre *E93*, y la acción promotora de la metamorfosis de *E93* están conservadas en holometábolos (véase la figura 2). La principal diferencia respecto al modo hemimetábolo es la regulación de *Br-C*, que en los hemimetábolos desencadena la formación de la pupa, y que incluye interacciones *Kr-h1-Br-C* y *E93-Br-C* represoras e inductoras según el momento fisiológico. Modificado de Bellés (2019).

los antes de concluir cual es exactamente el papel de Chinmo en la metamorfosis.

La regulación de Br-C en holometábolos es compleja. Durante las fases larvarias, Kr-h1 reprime la expresión de *Br-C*, pero con la disminución de Kr-h1 al final del último estadio larvario, se inicia un pico de expresión de *Br-C* y un ligero incremento de la de *E93*. En la prepupa, la expresión de *Kr-h1* incrementa transitoriamente, lo que induce un gran pico de expresión de *Br-C* (a la vez que reprime la expresión de *E93*, con lo que se inhibe la morfogénesis adulta), que desencadena la fase pupal. En la pupa cae la expresión de *Kr-h1* y de *Br-C*, con lo que incrementa la de *E93* y se produce la formación del adulto (datos recopilados en Bellés, 2020) (Figura 4).

Mecanismos asociados a la emergencia de la holometabolía

La emergencia de la holometabolía requiere que se produzcan cambios en la embriogénesis que den lugar a la formación de una larva en lugar de una ninfa. Una clave importante para entender esos cambios sería discernir los mecanismos de formación y exteriorización de los primordios alares en el embrión hemimetáboro y compararlos con los mecanismos de formación y segregación interna de las células precursoras de las alas imaginarias en el embrión holometáboro. Se conoce

al detalle como sucede lo segundo en la mosca *D. melanogaster* (Held, 2002), pero se conoce muy poco de lo que sucede en otros holometábolos y aún menos en hemimetábolos.

Recientemente, se ha descrito que los insectos hemimetábolos presentan niveles muy altos de transcripto *E93* al inicio de la embriogénesis. En cambio, esos niveles son muy bajos en el embrión holometáboro (Fernandez-Nicolas et al., 2023). Esta diferencia sugiere que la reducción de los niveles de *E93* a principio de la embriogénesis puede haber sido un paso clave para la emergencia de la holometabolía. Recordemos que *E93* es el especificador de la morfogénesis adulta, y que las ninfas de los hemimetábolos tienen ya un plan corporal adulto.

En cuanto al desarrollo postembionario, como ya se ha dicho, la transformación en pupa, aparte de la acción de la 20E que desencadena la muda correspondiente, viene determinada por *Br-C*. En los insectos hemimetábolos, el gen *Br-C*, estimulado por la JH, se expresa durante todo el período ninfal y promueve el crecimiento de los primordios alares. En cambio, la JH inhibe la expresión de *Br-C* en la larva holometábola, inhibición que se interrumpe con la reducción de los niveles de JH en la prepupa. Así, entre otras modificaciones de regulación endocrina,

la innovación de la holometabolía habría precisado de un cambio de sensibilidad del gen *Br-C* a la JH, y una ampliación de las funciones de *Br-C* de regular el crecimiento de los primordios alares a promover la morfogénesis global de la pupa (Huang et al., 2013).

Homologías y evolución de la metamorfosis completa

La evolución de la metamorfosis completa se ha interpretado sobre la base de las homologías entre la ninfa hemimetábolia y la larva y la pupa holometábolas. Hoy en día coexisten dos teorías. Una está basada en el trabajo de Hinton (1963), que postula que el periodo larvario y pupal de los holometábolos derivaría directamente del período ninfal de los hemimetábolos, de modo que la última fase ninfal sería homóloga a la pupa. En cambio, Truman y Riddiford (1999) proponen que el período larvario sería homólogo a la proninfa de los hemimetábolos, una enigmática fase, libre o no, al final de la embriogénesis. La controversia sobre ambas teorías dura hasta hoy (datos recopilados en Bellés, 2020).

Estudios transcriptómicos recientes (Zhou et al., 2024) apuntan a que el transcriptoma de la larva difiere tanto del de la ninfa hemimetábolia como de los de la prepupa y pupa holometábolas, mientras que estas últimas serían bastante simila-

La conservación de la vía MEKRE93 en hemimetábolos y holometábolos apoya la idea de que la última fase ninfal sería homóloga a la pupa

res entre sí. Ciertamente, los transcriptomas de larvas aparecen muy alejados de los de ninfas, lo cual no es sorprendente por cuanto las respectivas morfologías son muy distintas. Tampoco sorprende la similitud entre ninfas y prepupas y pupas, por cuanto es durante ambos procesos que se produce la formación y maduración del adulto. Desafortunadamente, el estudio no incluye lo que sería la proninfa hemimetábolia, lo que no permite abordar la posible homología larva-proninfa postulada por Truman y Riddiford (1999).

Por lo demás, la conservación de la vía MEKRE93 en hemimetábolos y holometábolos apoya la idea de que la última fase ninfal sería homóloga a la pupa (Bellés y Santos, 2014), mientras que la estructura diferente del cerebro de la larva en diferentes grupos de holometábolos (Farnsworth et al., 2020) hace poco verosímil la homología de la larva holometábolia con la proninfa (recordemos que la proninfa es un estadio que se situaría al final de la embriogénesis hemimetábolia,

cuento el complejo central cerebral tiene ya estructura adulta). En definitiva, los datos más recientes tienden a favorecer las ideas de Hinton.

En resumen, la información disponible sugiere que la innovación de la holometabolía habría sido impulsada por la presión selectiva de internalizar los primordios alares ya desde el embrión, lo que habría propiciado cambios importantes en la embrionación, incluyendo en particular la separación de un conjunto de células precursoras imaginarias del ala. De ese modo, emergería un primer estadio larvario que sería similar al adulto, pero sin primordios alares externos. Así debía ser el último ancestro común de los endopterigotos y holometábolos. Progresivamente, y en diferentes linajes, se internalizarían como células precursoras imaginarias las correspondientes a otros órganos, hasta llegar al extremo de las moscas, en que todo el adulto excepto el abdomen se forma a partir de dichas células, encapsuladas en discos imaginarios. Al ir asegurando internamente el kit de herramientas necesario para formar un adulto, la larva podría hacer, por decirlo coloquialmente, lo que quisiera con su cuerpo, desde adoptar la morfología vermiforme de un minador, a la articulada y ganchuda de un hiperparásito. De hecho, la fase de larva constituiría una entidad ampliamente independiente sobre la que podría actuar específicamente la selección

natural, con el resultado de la adquisición de nuevas morfologías y comportamientos. Ello implicaría también cambios ad hoc en el desarrollo del sistema nervioso, en general, y del complejo central en particular (Farnsworth et al., 2020).

La lógica de la metamorfosis completa

Los libros de texto insisten en que la mayor ventaja de la metamorfosis completa consiste en que las larvas tienen un modo de vida distinto al del adulto, y explotan unos recursos diferentes, de manera que esas dos fases no compiten entre sí. Eso es cierto en muchos casos, pero no siempre. Si, dentro de los holometábolos, consideramos los coleópteros crisomélidos, vemos que tanto las larvas como los adultos son terrestres y en muchas especies ambas fases son fitófagas y comparten las mismas plantas nutricias. Sin embargo, los crisomélidos, con unos 2.100 géneros y unas 32.500 especies descritas, han tenido un gran éxito evolutivo. En cambio, si tomamos como ejemplo los plecópteros, dentro de los hemimetábolos, vemos que las ninas son acuáticas y tienen un estilo de vida muy diferente al de los adultos, que son aéreos. No obstante, su éxito no ha sido clamoroso: unas 3.400 especies en cerca de 300 géneros. Seguramente, pues, la holometabolía ha representado otras ventajas además de eventualmente minimizar la competencia entre los juveniles y el adulto.

Figura 5: La lógica de la metamorfosis completa. La larva, al ser un módulo ampliamente independiente, capaz de formar partes del adulto a partir de células precursoras imaginarias preservadas internamente, tiene mayor capacidad de evolucionar que la ninfa. El incremento de la evolucionabilidad facilita innovaciones morfológicas, las cuales pueden permitir acceder a nuevos recursos, con lo que se puede optimizar el metabolismo y acortar el ciclo vital. La mayor evolucionabilidad puede también optimizar el control del desarrollo.

```

graph LR
    A[Internalización de las alas] --> B[Internalización de otros órganos]
    B --> C[Larva modular]
    C --> D[Incremento de la evolucionabilidad]
    
    C --> E[Diversificación morfológica]
    C --> F[Explotación de nuevos recursos a menudo diferentes de los explotados por el adulto]
    C --> G[Optimización de los mecanismos de control del desarrollo]
    
    F --> H[Optimización metabólica]
    F --> I[Acortamiento del ciclo vital]
  
```

En un plano más general, es probable que el factor que ha impulsado en mayor medida el éxito de los holometábolos haya sido la evolucionabilidad de la larva. A diferencia de la ninfa, constreñida en su plan corporal adulto, la larva lleva consigo las piezas con que construir un adulto, lo que la libera de restricciones de forma y le confiere mayor evolucionabilidad. A partir de ahí, la diversificación de los holometábolos puede explicarse en gran medida por modificaciones morfológicas adaptativas. Un buen ejemplo es la especialización de las piezas bucales que siguió al aumento de la diversidad vegetal disponible a partir del Devónico (Nel et al., 2018). La mejor accesibilidad a nuevos y mejores recursos alimenticios podría, a su vez, resultar en optimizacio-

nes metabólicas, mayores tasas de crecimiento y acortamiento del ciclo de vida (Manthey et al., 2024). La holometabolia también podría haber facilitado mecanismos más precisos y efectivos para regular los procesos de desarrollo, aún a costa de perder flexibilidad. Ejemplos extremos los proporcionan las moscas como *D. melanogaster*, que presentan un desarrollo extraordinariamente rápido (10 días desde huevo hasta adulto a 25°C), pero a través de un número de estadios larvarios, tres, que es inflexible (Figura 5). Todo este potencial para evolucionar propiciado por la metamorfosis explicaría que los insectos, en particular los holometábolos, hayan desarrollado “innumerables formas, a cuál más bella y más maravillosa”.

Referencias bibliográficas

- Bellés, X. 2020. Insect metamorphosis. From natural history to regulation of development and evolution. Academic Press, London.
- Bellés, X. 2019. Krüppel homolog 1 and E93: The doorkeeper and the key to insect metamorphosis. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology* 103, e21609. <https://doi.org/10.1002/arch.21609>
- Bellés, X. y Santos, C.G. 2014. The MEKRE93 (Methoprene tolerant-Krüppel homolog 1-E93) pathway in the regulation of insect metamorphosis, and the homology of the pupal stage. *Insect Biochemistry and Molecular Biology. Mol. Biol.* 52, 60–68.
- Farnsworth, M.S. et al. 2020. Sequence heterochrony led to a gain of functionality in an immature stage of the central complex: A fly-beetle insight. *PLoS Biology* 18, e3000881.
- Fernandez-Nicolas, A., Machaj, G., Ventos-Alfonso, A. et al. 2023. Reduction of embryonic E93 expression as a hypothetical driver of the evolution of insect metamorphosis. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 120, e221664012.
- Held, L.I. 2002. Imaginal discs: The genetic and cellular logic of pattern formation. Cambridge University Press, Cambridge.
- Huang, J.-H., Lozano, J., Bellés, X. 2013. Broad-complex functions in postembryonic development of the cockroach *Blattella germanica* shed new light on the evolution of insect metamorphosis. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - General Subjects* 1830, 2178–2187.
- Karim, F.D., Guild, G.M., Thummel, C.S. 1993. The *Drosophila* Broad-Complex plays a key role in controlling ecdysone-regulated gene expression at the onset of metamorphosis. *Development* 118, 977–988.
- Manthey, C., Metcalf, C.J.E., Monaghan, M. et al. 2024. Rapid growth and the evolution of complete metamorphosis in insects. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 121, e2402980121.
- Nel, P., Bertrand, S., Nel, A. 2018. Diversification of insects since the Devonian: a new approach based on morphological disparity of mouthparts. *Scientific Reports* 8, 3516.
- Truman, J.W. y Riddiford, L.M. 2022. *Chinmo* is the larval member of the molecular trinity that directs *Drosophila* metamorphosis. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 119, e2201071119.
- Truman, J.W. y Riddiford, L.M., 1999. The origins of insect metamorphosis. *Nature* 401, 447–452. <https://doi.org/10.1038/46737>
- Ureña, E., Manjón, C., Franch-Marro, X. et al. 2014. Transcription factor E93 specifies adult metamorphosis in hemimetabolous and holometabolous insects. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 111, 7024–7029.
- Zhao, C., Wang, M., Gao, C. et al. 2022. Evolution of holometaboly revealed by developmental transformation of internal thoracic structures in a green lacewing *Chrysopa pallens* (Neuroptera: Chrysopidae). *Insect Science* 29, 767–782.
- Zhou, H., Shu, R., Zhang, C. et al. 2024. Developmental correspondence of juvenile stages across the locust, harlequin ladybird, and diamondback moth. *iScience* 27, 110898.