

Poco ruido y muchas nueces:

las pupas y su impresionante capacidad para cambiar sigilosamente

Zyanya Mayoral Peña,
Jesús García Salazar y
Rodolfo Bernal Gamboa

Imagínate despertar un día con alas, antenas y una forma distinta a la de tu nacimiento. En el mundo de los insectos, este cambio radical no es ciencia ficción, es biología. Se llama *metamorfosis*, y es uno de los espectáculos más asombrosos de la naturaleza. Orugas se convierten en mariposa, y larvas pasan a ser escarabajos de armaduras brillantes, este proceso de transformación revela las estrategias evolutivas de los insectos. Sin embargo, existen diferentes formas de metamorfosis, por lo que, para fines de este artículo profundizaremos en la hemimetábola y la holometábola, que varían en complejidad y grado de cambio (Figura 1).

La metamorfosis es un proceso biológico en el que un organismo cambia de forma, fisiología y comportamiento a lo largo de su desarrollo.

Va desde huevo, etapas inmaduras hasta alcanzar su forma adulta. Insectos, como los plecópteros (libélulas o chapulines), viven una metamorfosis hemimetábola o incompleta, con juveniles parecidos al adulto, pero sin alas ni capacidad reproductiva.

Por su parte, los verdaderos transformistas son las mariposas, escarabajos, moscas y abejas, que pertenecen a los insectos holometábolos. Estos atraviesan cuatro etapas (huevo, larva, pupa y adulto) y en cada una cambian radicalmente de estructura y estilo de vida. En este caso la forma de las larvas o gusanos es muy distinta a la de los adultos. Esta estrategia ha sido tan exitosa que sigue presente en la mayoría de los insectos. De todas estas fases, en la que profundizaremos es en la *fase pupal*, ya que ahí es donde todo se transforma.

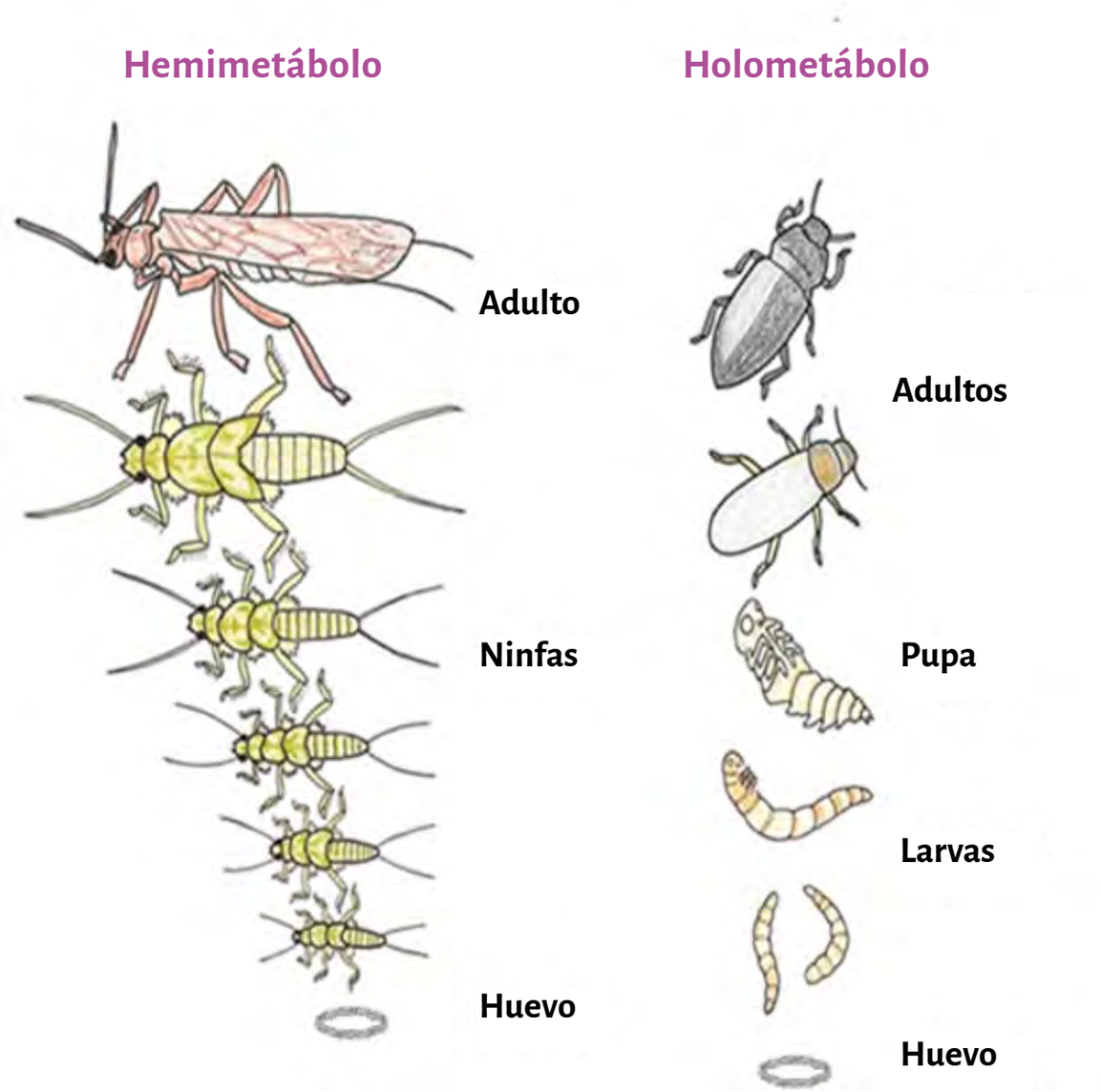


Figura 1. Comparativo de metamorfosis hemimetábola y holometábola. Dibujo de Javier Payro Peña (modificado de Villar-Argaiz *et al*., 2021).

Antes de transformarse en adultos, las larvas buscan un lugar protegido, ya sea bajo tierra, entre las ramas de los árboles o en materia orgánica en descomposición. Lo anterior favorece la construcción de una pupa en silencio y resguardo, donde ocurrirá la metamorfosis. Aunque existen variaciones estructurales que dependen de la especie, ¡en las pupas, el insecto se reinventa por completo! Las *pupas exaratas* son comunes en los escarabajos y, de manera general, se caracterizan porque tienen apéndices libres —o separadas— del cuerpo, y se observan en ellas estructuras adultas como patas y antenas; lo cual les permite cierta capacidad de movimiento (Figura 2).

Las *obtectas* son típicas de las mariposas y polillas, las cuales tienen sus cuerpos firmemente encapsulados, de hecho, sus extremidades están pegadas al cuerpo, son visibles las alas, y son protegidas por un capullo, por lo que su capacidad de movimiento se ve limitada (Figura 2). Los capullos o envoltura externa pueden ser de seda, restos vegetales u otros materiales.

Finalmente, las más discretas son las *coarctatas* que encierran a las larvas dentro del último exoesqueleto larval endurecido llamado *pupario*, como en el caso de las moscas donde la larva se contrae y forma una cápsula rígida que oculta completamente los cambios internos (Figura 2).

¡Cada una de estas formas es una solución evolutiva para proteger al insecto en su momento más vulnerable!

Dentro de las pupas se despliega un verdadero laboratorio biológico en ebullición. Allí, las reservas energéticas acumuladas durante la fase larval alimentan al metabolismo interno que no se detiene. Hormonas clave como la ecdisona y la hormona juvenil orquestan esta metamorfosis, activando procesos como la *apoptosis*, que interviene en la degradación de tejidos larvales como músculos, órganos digestivos y partes del sistema nervioso para dar paso a nuevas estructuras.

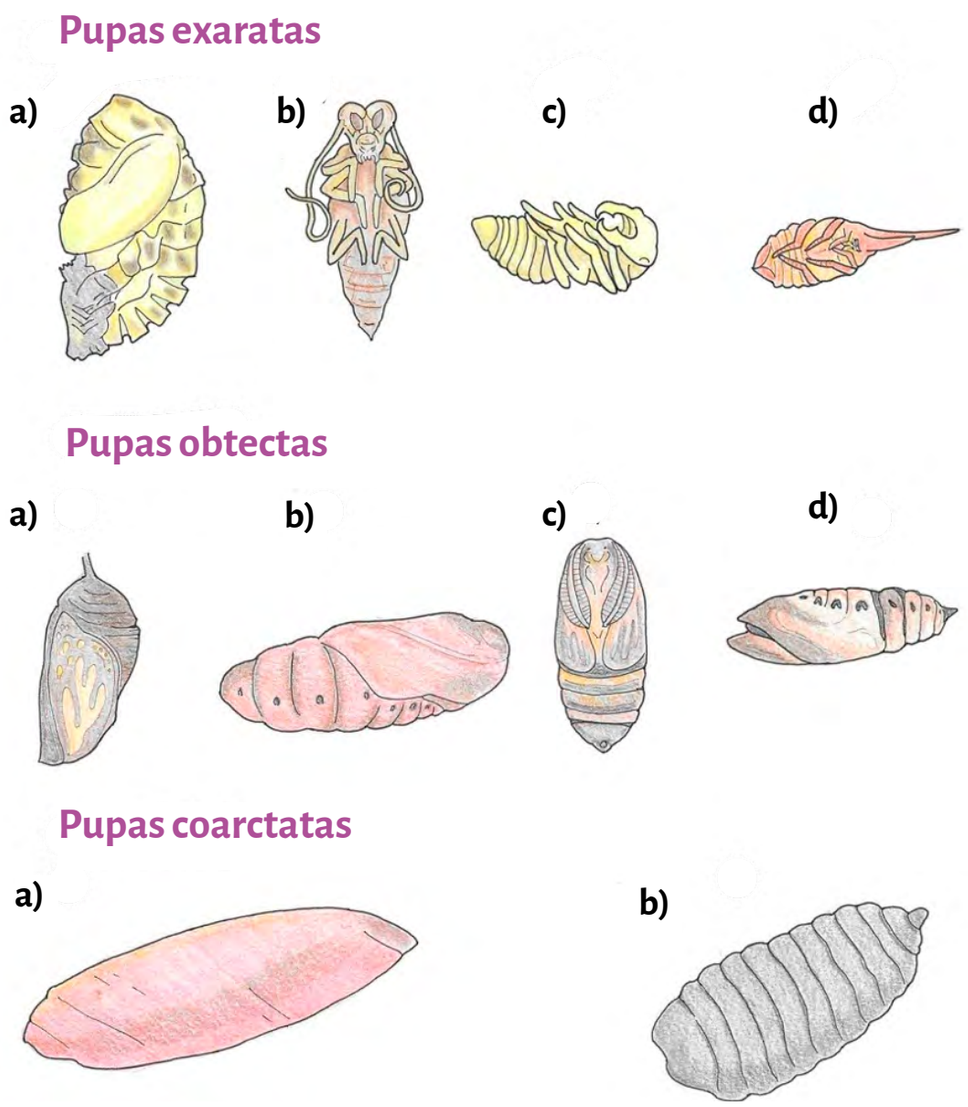


Figura 2. Diferentes pupas de insectos, pupas exaratas: a) *Harmonia axyridis*, b) *Batocera rufomaculata*, c) *Lucanus cervus* y d) *Dynastes hercules*. Pupas obtectas: a) *Danaus plexippus*, b) *Spodoptera ornithogalli*, c) *Hyalophora cecropia* y d) *Hyles euphorbiae*. Pupas coarctatas: a) *Musca domestica* y b) *Hermetia illucens*. Dibujo de Javier Payro Peña.

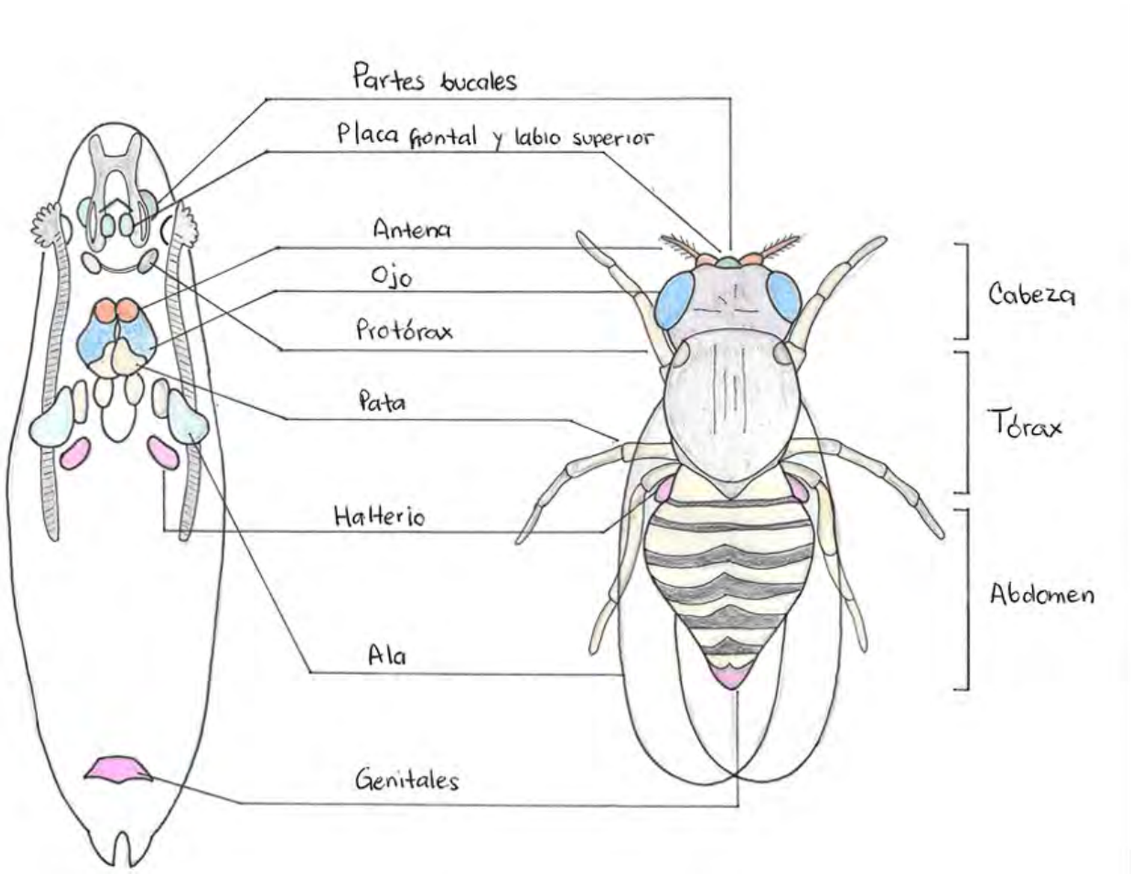
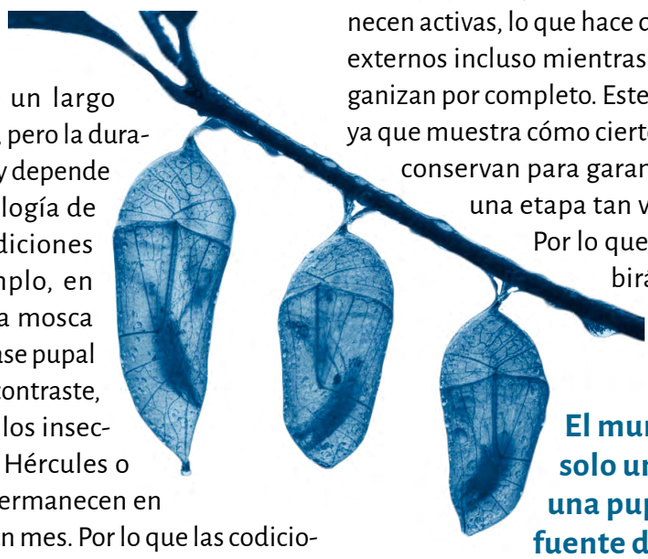


Figura 3. Discos imaginales que dan lugar a estructuras del adulto en *Drosophila melanoganster*. Dibujo de Javier Payro Peña (modificado de Aldaz & Escudero, 2010).

Al mismo tiempo, entran en acción los discos imaginales, que son grupos celulares que, aunque ya estaban presentes en la larva, despiertan en esta etapa como arquitectos del cuerpo adulto (Figura 3). Cada disco tiene instrucciones genéticas específicas para dar lugar a las alas, patas, antenas, gónadas y otras partes de los insectos (Figura 3).

Así, en un delicado equilibrio de destrucción y reconstrucción, la pupa se convierte en el escenario de la metamorfosis.



Parece que todos esos cambios requieren de un largo tiempo para concretarse, pero la duración varía entre especies y depende de factores como la biología de cada insecto y las condiciones ambientales. Por ejemplo, en temperaturas cálidas, la mosca doméstica completa su fase pupal en tan solo 3 a 6 días. En contraste, gigantes del mundo de los insectos como el escarabajo Hércules o el escarabajo elefante permanecen en estado de pupa más de un mes. Por lo que las codiciones del entorno también juegan un papel relevante para las pupas.

Aprendizaje desde el interior

A pesar de todas las transformaciones que se llevan a cabo en el interior de las pupas, se conserva su capacidad para reaccionar ante el ambiente y así aumentar sus probabilidades de sobrevivir. Detectar señales del entorno y emitir una respuesta coordinada no es trivial, especialmente al considerar que el sistema nervioso en esta etapa sufre una transformación significativa. Y esto es posible porque no todos los tejidos nerviosos se degradan al mismo tiempo.

En las pupas, algunas conexiones neuronales permanecen activas, lo que hace que respondan a estímulos externos incluso mientras otras estructuras se reorganizan por completo. Este fenómeno es interesante, ya que muestra cómo ciertos mecanismos básicos se conservan para garantizar la supervivencia en una etapa tan vulnerable del desarrollo. Por lo que a continuación se describirán algunas de las señales que pueden ser detectadas en estado de pupa.

El mundo exterior no es solo una amenaza, para una pupa es también una fuente de información que tiene que integrar.

Por lo que detectar las señales del entorno es esencial para sobrevivir y emerger en el momento justo. Entre los factores clave que monitorea, dos destacan por su influencia directa en el desarrollo: la temperatura y la luz. La temperatura en las pupas actúa como un termostato natural así que cuando el ambiente es cálido, la metamorfosis se acelera; si es frío, se hace lenta. Las pupas detectan cambios térmicos y adaptan su metabolismo en consecuencia, y así es cómo regulan activamente el ritmo de su transformación. En el caso de la luz, las pupas cuentan con fotorreceptores cutáneos que les permiten captar información lumínica: intensidad, duración de la fuente de luz y longitudes de onda. Gracias a esto, pueden sincronizar sus ritmos internos con los ciclos de luz y oscuridad, algo fundamental para la emergencia de los adultos. Ya que la salida de un adulto en un día frío o en una estación poco favorable significa la muerte.



La longitud de onda de la luz también es un factor relevante, ya que ciertos rangos del espectro inciden en la fisiología de las pupas. En moscas y escarabajos, por ejemplo, la exposición a luz azul resulta letal, posiblemente porque interfiere con procesos metabólicos esenciales durante esta etapa. Curiosamente, el efecto de la luz en las pupas se detecta por el impacto que tiene en su biología, y porque también influye en su comportamiento, pues tienden a moverse en respuesta a la presencia de ciertas longitudes lumínicas. Lo que sugiere que los receptores cutáneos de las pupas las detectan, sino que desencadenan respuestas activas como el movimiento.

¡Todo lo anterior indica que la pupa está en constante diálogo con el entorno!

Dentro de las capacidades de las pupas para protegerse, destaca la detección del movimiento. La estimulación mecánica activa receptores especializados en la superficie de la pupa. Esta sensibilidad le permite detectar movimientos en el entorno, una señal que significa que algo se aproxima, tal vez un depredador. Reconocer esa amenaza a tiempo marca la diferencia entre completar la metamorfosis o convertirse en alimento.

En pupas de escarabajos como las *Zophobas* se ha reportado que, al ser estimuladas, ejecutan una secuencia de movimientos reflejos que incluyen giros abdominales, flexiones laterales, vibraciones rápidas y ondulaciones complejas.

Estos movimientos no son aleatorios ya que su duración, intensidad y combinación varían, lo que sugiere un alto grado de sensibilidad y flexibilidad ante distintas amenazas. Por lo que, si bien las pupas no pueden escapar corriendo, estas respuestas son efectivas para confundir al atacante o dificultar su agarre, dándole a la pupa una mejor oportunidad de sobrevivir. Lo mencionado previamente resalta que las pupas reconocen señales visuales, táctiles e incluso térmicas; sin embargo, aún falta estudiar sus respuestas ante estímulos químicos o sonoros.

Su capacidad sensorial es solo una parte, también resulta interesante saber qué pasa con la integración de la información en su sistema nervioso. Incluso vale la pena preguntar ¿pueden aprender o recordar?

La posibilidad de que una pupa aprenda y recuerde un estímulo previamente experimentado no solo es intrigante, sino que representaría una verdadera ventaja para el organismo.

Existen hallazgos que señalan que en esta etapa hay indicios de actividad cognitiva. Por ejemplo, Bernal Gamboa *et al*. (2021) observaron que las pupas del escarabajo de la harina respondían inicialmente con contracciones abdominales ante estímulos como luz o vibración, pero que esta respuesta disminuía con la repetición, un fenómeno conocido como habituación (por ejemplo, los estímulos eran conocidos para la pupa). Los autores también reportaron que, tras un periodo de reposo o un cambio en el tipo de estímulo, las pupas recuperaban su respuesta, descartando que la disminución se debiera a fatiga o adaptación sensorial.

Dichos resultados indican que las pupas durante la habituación no dejan de responder por agotamiento o daño, sino porque han aprendido que pueden ignorar los estímulos debido a que no son peligrosos. Estos resultados evidencian que, incluso en esta etapa.

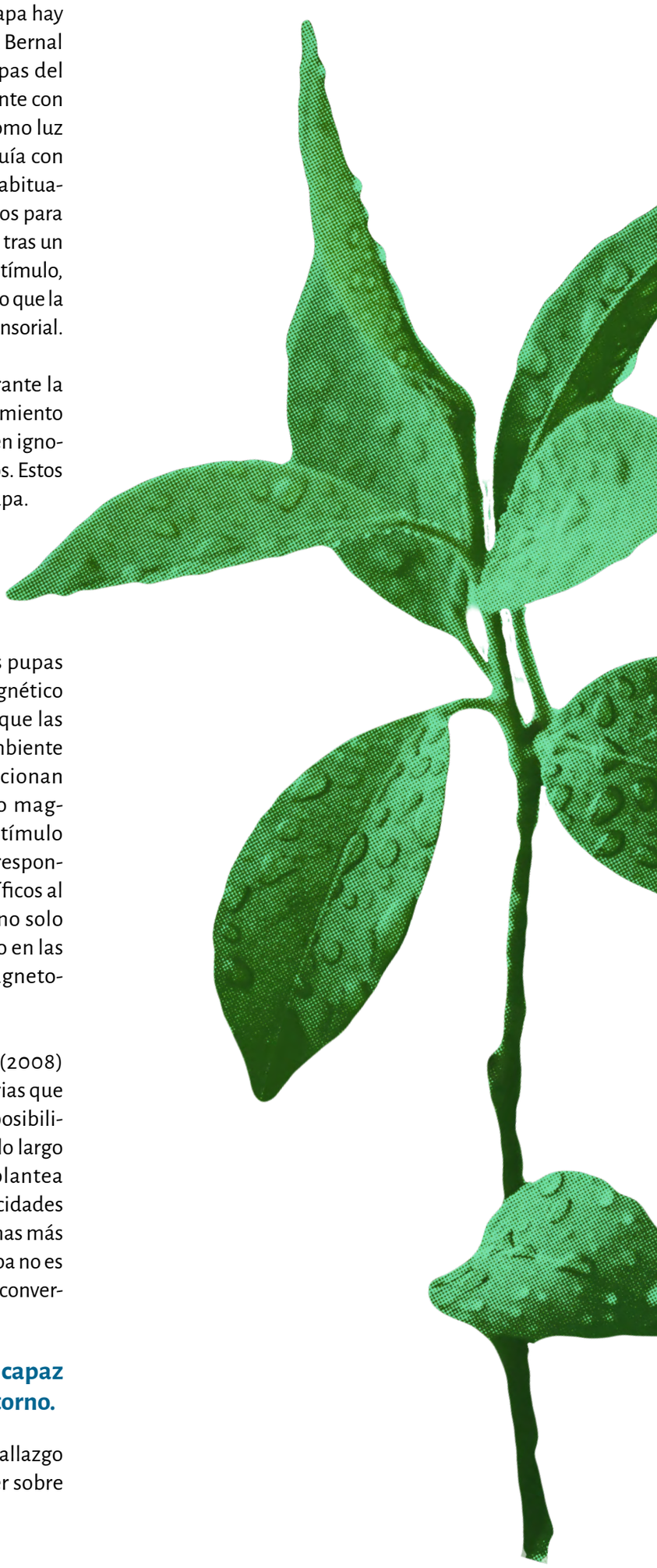
¡Las pupas tienen mecanismos básicos de aprendizaje!

Pero eso no es todo. En la misma especie de insecto, Vácha (2007) reportó que las pupas aprenden a asociar cambios en el campo magnético con estímulos negativos, lo que demuestra que las pupas son capaces de asociar eventos en el ambiente (aprendizaje asociativo). Aunque no reaccionan espontáneamente a la rotación del campo magnético, tras ser entrenadas mediante un estímulo térmico asociado a dicho cambio, las pupas respondieron con movimientos abdominales específicos al campo magnético por sí solo. Este hallazgo no solo revela la existencia de aprendizaje asociativo en las pupas, sino que también sugiere que la magnetorrecepción está presente.

En cuanto a la memoria, Blackiston *et al*. (2008) reportaron que en mariposas ¡existen memorias que sobreviven a la metamorfosis!, lo cual abre posibilidades sobre la continuidad del aprendizaje a lo largo de etapas del desarrollo de los insectos y plantea nuevas oportunidades para estudiar las capacidades cognitivas de las pupas. Aunque aún hay muchas más preguntas que respuestas, está claro que la pupa no es simplemente una etapa de espera pasiva para convertirse en adulto.

Es el estadio de un organismo activo, capaz de percibir, integrar y responder al entorno.

Un terreno fértil para la ciencia, donde cada hallazgo nos obliga a replantear lo que creíamos saber sobre esta asombrosa etapa del desarrollo.





Desde una perspectiva ecológica, la fase pupal es una jugada maestra de la evolución. Durante esta etapa, los insectos logran algo fundamental, separar funciones vitales que de otro modo entrarían en conflicto. Por lo que antes de pupar, las larvas, se dedican a alimentarse y almacenar energía. Luego, la fase de pupa permite la transformación interna que da paso a los adultos, los cuales tienen la capacidad de dispersarse, reproducirse y colonizar nuevos territorios. Esta división de tareas reduce la competencia por los recursos entre miembros de la misma especie. Al ocupar nichos ecológicos distintos, larvas y adultos no se disputan los mismos recursos. Este reparto de funciones permite la innovación evolutiva. Como las mutaciones que impactan una etapa no interfieren directamente a las demás, la selección natural tiene un margen de acción más amplio.

Gracias a esto, los insectos holometábolos han desarrollado diferentes tipos de adaptaciones especializadas como, por ejemplo, alas aerodinámicas, piezas bucales transformadas en tubos o ganchos, ojos compuestos, antenas hipersensibles e incluso mecanismos de camuflaje. Y sí, las pupas también saben esconderse. Algunas crisálidas imitan hojas secas, ramas o incluso excremento de aves. El escarabajo tigre, por ejemplo, construye un capullo subterráneo usando partículas del suelo, que imita a la perfección el entorno. Así, pasa inadvertido ante los ojos de aves hambrientas. Pero su estrategia no termina en el camuflaje, no solo saben esconderse, ¡las pupas también engañan! Kojima *et al*. (2012) mostraron que las pupas del escarabajo *Trypoxylus dichotomus* tienen un as bajo la manga: emiten vibraciones que engañan a las larvas cercanas, obligándolas a quedarse quietas. Así evitan ser aplastadas en su frágil refugio. Este truco aprovecha un reflejo defensivo ancestral y revela cómo, incluso en estado inmóvil, las pupas son capaces de manipular a otros con señales vibratorias.

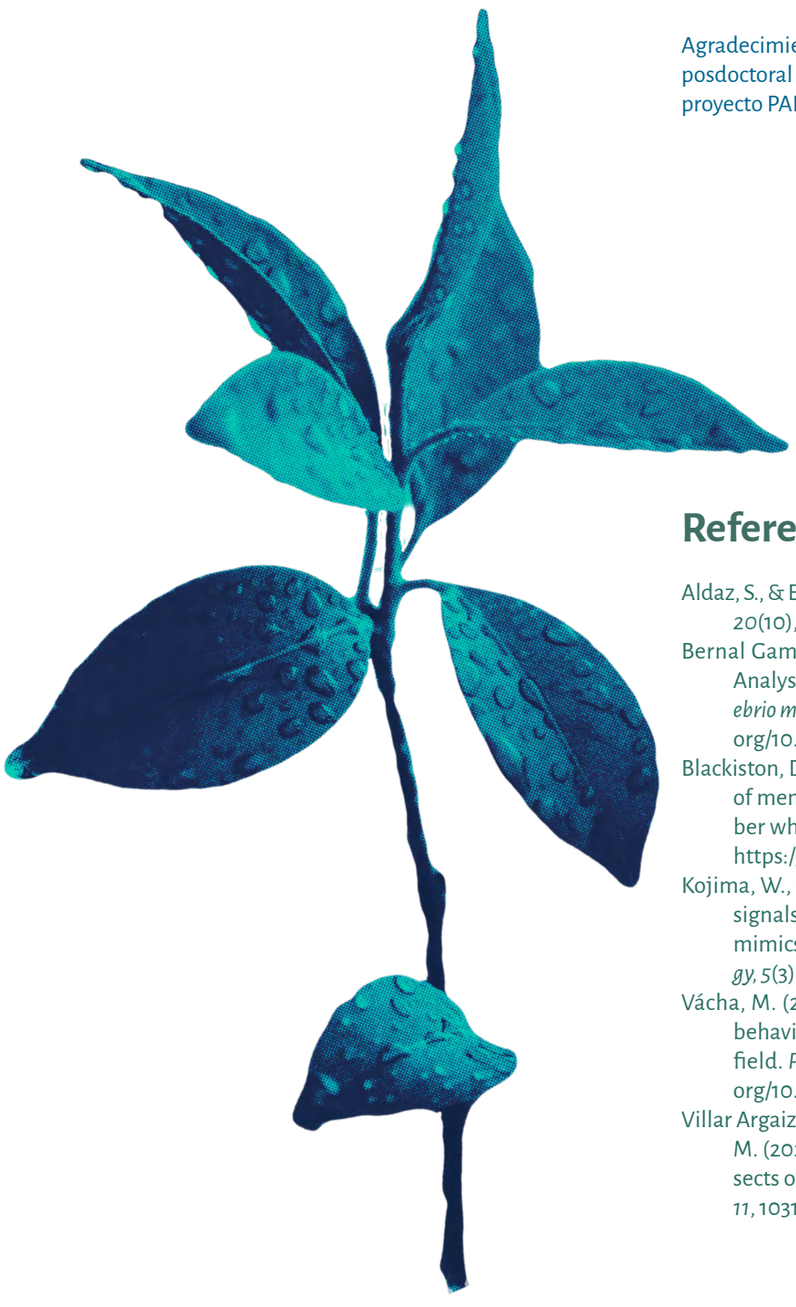
Por lo que, las pupas lejos de ser un simple puente entre larva y adulto son un trampolín evolutivo que ha llevado a estos organismos a conquistar casi todos los rincones del planeta.

Conclusiones

El mundo de los insectos, incluso el aparente silencio de las pupas, esconde maravillas. La fase pupal, tan inmóvil en apariencia, es en realidad un caldero de transformación biológica y sofisticación sensorial. Es importante estudiar cómo perciben el mundo durante esta etapa ya que nos abre una ventana a los mecanismos que sustentan la metamorfosis, uno de los logros evolutivos más asombrosos.

Cada nuevo hallazgo nos recuerda que, incluso en la aparente quietud, los cuerpos cambian, los estímulos son percibidos, la lucha por sobrevivir continúa y la preparación para emerger nunca se detiene.

Por ello, se invita a todos los interesados a desarrollar investigaciones que permitan comprender lo que ocurre en una pupa, tanto para apreciar la complejidad de los insectos, como para ampliar nuestra visión sobre cómo la vida se reinventa a cada instante, incluso en los cuerpos más pequeños del planeta.



Agradecimientos: Por el apoyo recibido a través de la beca posdoctoral Elisa Acuña y a la UNAM/DGAPA a través del proyecto PAPIIT IN305824.

Referencias

Aldaz, S., & Escudero, L. M. (2010). Imaginal discs. *Current Biology, 20*(10), R429-R431.

Bernal Gamboa, R., García Salazar, J. & Gámez, A. M. (2021). Analysis of habituation learning in mealworm pupae (*Tenebrio molitor*). *Frontiers in Psychology*, 12, 745866. https://doi.org/10.3389/fpsyg.2021.745866

Blackiston, D. J., Silva Casey, E. & Weiss, M. R. (2008). Retention of memory through metamorphosis: Can a moth remember what it learned as a caterpillar? *PLoS ONE*, 3(3), e1736. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0001736

Kojima, W., Ishikawa, Y. & Takanashi, T. (2012). Pupal vibratory signals of a group-living beetle that deter larvae: Are they mimics of predator cues? *Communicative & Integrative Biology*, 5(3), 262-264. https://doi.org/10.4161/cib.19886

Vácha, M. (2007). Tenebrio beetle pupae show a conditioned behavioural response to pulse rotations of a geomagnetic field. *Physiological Entomology*, 32(4), 363-369. https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.2007.00583.x

Villar Argaiz, M., López Rodríguez, M. J. & Tierno de Figueroa, J. M. (2021). Divergent nucleic acid allocation in juvenile insects of different metamorphosis modes. *Scientific Reports*, 11, 10313. https://doi.org/10.1038/s41598-021-89736-w