



Universidad Nacional Autónoma de México

FACULTAD DE CIENCIAS

Análisis Morfológico e Histológico Comparativo del Aparato Digestivo Larval de Cinco Especies de Coleópteros Saproxilófilos Montícolas del Estado de Hidalgo, México

T E S I S
Que para obtener el título de:
B I O L O G O
p r e s e n t a :
Alejandro Morón Ríos



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis está protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

INDICE.

Agradecimientos

Resumen

Introducción..... 1

Antecedentes..... 9

Método..... 11

Resultados..... 13

Discusión..... 54

Conclusiones..... 75

Bibliografía..... 76

RESUMEN.

En el presente trabajo se compara la morfología externa y la histología del aparato digestivo larval de Derobrachus apterus (Cerambycidae); Heliscus tropicus (Passalidae); Parisolea pallida (Melolonthidae); y de dos especies de los géneros Zopherus (Tenebrionidae) y Parallelostethus (Elateridae).

Estas especies constituyen parte de la fauna de un bosque mesófilo que viven asociadas a troncos caídos en Tlanchinol, Hidalgo, México.

Cada una de las especies estudiadas presenta distintas adaptaciones en su aparato digestivo que le permiten aprovechar los nutrientes de la madera; D. apterus muestra un mesenterón muy largo, probablemente produce celulasas y no tiene estructuras especializadas para alojar simbioses. En H. tropicus es notable la gran cantidad de nidos regenerativos en el mesenterón, la presencia de glándulas rectales y su corto ciclo de vida. Parisolea pallida es la especie con mayor grado de especialización en el aparato digestivo, muestra tres anillos de ciegos gástricos en el mesenterón, los que aumentan la superficie de absorción, presenta un órgano conocido como cámara de fermentación para la absorción y retención de simbioses. Las características más notables del intestino de Zopherus sp. son las tres ámpulas en el proctodeo cuya probable función sea la retención del alimento para la extracción de agua y pequeñas moléculas; también es notable la ausencia de estructuras especializadas para el alojamiento de simbioses. Parallelostethus sp. es un depredador, el epitelio del mesenterón

es semejante al de H. tropicus y la estructura del proctodeo sugiere la existencia de algún mecanismo para la reabsorción de agua.

Los resultados obtenidos sugieren que las especies saproxilófagas más especializadas de las cinco estudiadas son P. pallida y H. tropicus mientras que las menos especializadas son D. apterus y Zopherus sp.

INTRODUCCION.

I.I Generalidades sobre el aparato digestivo de los insectos.

El aparato digestivo de los insectos varía en su morfología de acuerdo al tipo de alimentación y a las fases de desarrollo del organismo, generalmente se observan tres regiones bien diferenciadas, que en un sentido anteroposterior son: el Estomodeo o intestino anterior; el Mesenterón o intestino medio y el Proctodeo, o intestino posterior. A continuación se describen de forma general cada una de éstas regiones.

El Estomodeo es la parte más anterior del aparato digestivo, por lo general se presenta como un tubo delgado y recto que comienza en la cavidad bucal y termina en un proventrículo o esfínter cárdico, donde se une al intestino medio.

La histología del estomodeo es relativamente simple, presenta generalmente un epitelio monoestratificado, cubierto por una capa de quitina de espesor y ornamentación variable, llamada íntima, bajo éste tejido se localiza la membrana basal, a continuación se observan dos capas de músculo estriado, una longitudinal interna y una circular externa.

El intestino anterior se ha dividido en: faringe, esófago, buche y un esfínter cárdico o proventrículo; la faringe y el esófago por lo general están poco diferenciados y funcionan como un simple conducto, que se continua en una estructura ensanchada y globosa, que en ocasiones llega a formar un divertículo unido

por un delgado conducto al resto del estomodeo y cuya función primordial en cualquier caso es el almacenamiento de comida, ésta estructura es el buche. A continuación del buche se observa un engrosamiento llamado proventrículo o esfínter cárdico, que puede ser simplemente un esfínter que regula el paso de alimento al mesenterón o en algunas especies ésta zona se modifica para funcionar como una cámara de trituración, una "bomba de succión" o un sitio de predigestión del alimento. El epitelio del estomodeo se interna en la región anterior del mesenterón y se pliega sobre si mismo para transformarse gradualmente en el epitelio del intestino medio. El mesenterón es la región intermedia del aparato digestivo, su forma por lo general es cilíndrica, pero su diámetro aumenta cuando se encuentra lleno de alimento, en ésta zona se lleva a cabo la mayor parte de la digestión del alimento y también la absorción. La histología de ésta región muestra un epitelio formado por células columnares cilíndricas con borde estriado que en algunas especies alternan con células caliciformes, éste tejido no se encuentra cubierto por una capa de quitina, en su lugar se aprecia una fina membrana de composición quitinoproteica, denominada membrana peritrófica, bajo el epitelio se localiza la membrana basal e inmediatamente después aparece una cubierta de músculo estriado formado por dos capas, una interna de disposición circular y una externa de disposición longitudinal. La membrana peritrófica se genera en dos formas; en algunas especies las células del mesenterón la secretan en conjunto, cada vez que pasa alimento; en otras especies, las células localizadas a los lados del plegamiento formado por el epitelio del estomodeo, son las encargadas de

secretar a ésta membrana. La membrana peritrófica es permeable a los jugos digestivos, a los productos de la digestión y protege al epitelio de una posible abrasión por el alimento ingerido. El epitelio de ésta región secreta enzimas diversas, según sea la dieta de la especie; los procesos de secreción pueden ser de dos tipos; secreción holócrina o merócrina. En el primero de ellos la célula se desintegra totalmente al momento de secretar, mientras que en la secreción merócrina, la célula expulsa por la región apical una vacuola de tamaño variable, alterandose momentaneamente el borde celular, pero éste se restablece de inmediato y la célula permanece inalterada. Estos tipos de secreción pueden encontrarse en una misma especie o pueden presentarse solo uno de los dos, los productos secretados son enzimas que varían de acuerdo a la alimentación del insecto. Entre el epitelio del mesenterón se localizan acúmulos de células, a los que se les llama criptas regenerativas o nidos de regeneración, en éstos lugares hay una continua división celular, las células resultantes de éstas divisiones reemplazarán a aquellas que se destruyen durante la secreción o que dejan de ser funcionales; los nidos o criptas se encuentran distribuidos en todo el intestino medio. En algunas especies, el mesenterón presenta estructuras anexas a las que se les llama divertículos, criptas o ciegos gástricos, éstas estructuras son proyecciones de forma y tamaño variable formadas por el tejido del mesenterón, histológicamente difieren en la forma de las células epiteliales que aquí son aplanadas y también en la cubierta muscular que es muy tenue; el número y localización de éstas estructuras varía

según la especie. Los divertículos albergan en la mayoría de las especies a microorganismos simbiotes que pueden ser bacterias, hongos, levaduras o protozoarios, éstos organismos aportan al insecto vitaminas, nitrógeno y azúcares, en algunas especies su presencia es indispensable para la digestión del alimento, y también llegan a formar parte de la dieta del organismo.

El mesenterón termina en el punto donde se unen al aparato digestivo los tubos de Malpighi, en ésta zona se localiza el esfínter pilórico que regula el paso del contenido intestinal del mesenterón al proctodeo, y aquí comienza el intestino posterior. El proctodeo es un tubo que varía grandemente en longitud y conformación según la especie, se ha dividido en tres regiones que son: ileon, colon y recto.

Histológicamente el proctodeo está formado por un epitelio cúbico monoestratificado, cubierto por una íntima de espesor y ornamentación variable según la especie, bajo el epitelio se localiza la membrana basal e inmediatamente después se presenta una capa de musculo estriado dispuesto longitudinalmente, seguida de una capa con disposición circular.

En el intestino posterior de algunos insectos se lleva a cabo la absorción de nutrientes, aun cuando no ocurre totalmente ahí, éste proceso se efectua en el ileon, y en la mayoría de las especies aparte de la absorción de nutrientes, el proctodeo está involucrado en la reabsorción de agua.

Externamente la diferenciación entre las tres regiones que forman al proctodeo puede ser poco evidente, pero de manera general el ileon corresponde a la región más anterior inmediata al punto de inserción de los tubos de Malpighi, el colon se localiza en la

parte media e inmediata al recto, éste último desemboca en el ano. En algunas especies se observan grupos de células epiteliales de forma alargada dispuestas a intervalos regulares en pliegues longitudinales, en la región del recto, a éstos se les ha denominado glándulas rectales, cuya función al parecer es permitir la distensión del tejido en este punto, y también participan en la reabsorción de agua.

I. II El Aparato Digestivo de los Insectos Saproxilófagos.

La alimentación de algunos ordenes de insectos está basada en la obtención de nutrientes a partir de materia vegetal como troncos, ramas y follaje en diversos grados de descomposición, éste tipo de alimentación implica una serie de especializaciones en el aparato digestivo que tienden a proporcionar los elementos morfofisiológicos y bioquímicos que permiten la degradación de la celulosa en azúcares asimilables y la obtención de nutrientes esenciales, éstas especializaciones pueden ser intrínsecas al organismo, como la producción de enzimas celulolíticas en el mesenterón, pero también pueden presentarse proyecciones alargadas y digitiformes de la pared del mesenterón que forman divertículos o ciegos gástricos en donde pueden existir de manera conjunta o separada bacterias, levaduras, hongos y protozoarios capaces de degradar celulosa y producir otros metabolitos que el insecto utiliza; en éstas proyecciones se almacena temporalmente el alimento constituyendo un sustrato adecuado para el crecimiento de los microorganismos mencionados; en el mesenteron de algunas especies existen estructuras de forma papilar que exclusivamente albergan hongos en su interior, y por tal motivo

són llamadas micetosomas.

Las estructuras que albergan simbiosis como las descritas, se presentan también en algunas especies en la región comprendida entre el ileon y el colon, en éste caso se trata de una estructura de forma irregular que se asemeja a una bolsa o saco y se le ha denominado cámara de fermentación, en éste lugar se almacena temporalmente el alimento proveniente del mesenterón, que sirve como un medio de cultivo para los microorganismos ya señalados. Los simbiosis pueden producir algunos metabolitos que el insecto necesita, además de tener la capacidad de digerir sustancias que el insecto no puede degradar, en algunas especies después de que el alimento permanece cierto tiempo en ésta estructura, es regurgitado hacia el mesenterón donde se digiere y asimila. En otras especies no existe regurgitación y la asimilación de nutrientes se lleva a cabo a través de las paredes de la cámara de fermentación. En la mayoría de los insectos saprófagos o saproxilófagos, los simbiosis desempeñan un papel muy importante en la alimentación del insecto, ya que pueden secretar celulasas, fijar nitrógeno, aportar vitaminas o bien ellos mismos formar parte de la dieta del insecto (Wigglesworth, 1977).

Por otra parte la fauna de insectos que se desarrolla en los troncos y tocones de árboles muertos, cambia de acuerdo a las condiciones físicas y químicas de la madera de éstos, así se establece una sucesión en la que los grupos pioneros son por lo general familias de Coleópteros como: Cerambycidae, Scolytidae, Anobiidae, Bostrichidae, Tenebrionidae, Curculionidae y también algunos representantes de Hymenoptera, Lepidoptera, Isoptera y

Dyctioptera, que tienen la capacidad de barrenar los troncos recién caídos y pueden ovopositar en la superficie de la corteza, bajo ella o dentro de la madera, al eclosionar las larvas, éstas comienzan a barrenar la madera o bien continúan perforando galerías a través de las cuales se facilita la entrada de hongos y bacterias que contribuyen a la destrucción del tronco.

Una vez que la madera ha comenzado a degradarse tornándose más blanda y húmeda, otras familias de insectos en su mayoría del orden Coleoptera, entre las que destacan Lucanidae, Passalidae, Melolonthidae y Elateridae se establecen en el tronco, las larvas de las tres primeras familias se alimentan de la madera y de los hongos y bacterias asociados a ella, durante su desarrollo van perforando galerías y reduciendo la madera a aserrín.

Otras larvas como las de la familia Elateridae no son xilófagas sino que se alimentan de las larvas antes descritas y utilizan la madera y las galerías existentes como un refugio.

Como ya se indicó la fauna de insectos que se desarrolla en los troncos de árboles caídos está formada en su mayor parte por larvas de Coleopteros de diferentes familias que completan su desarrollo dentro de los troncos, acelerando los procesos de degradación de los tejidos xilosos y facilitando su reincorporación al suelo, por ejemplo, se ha calculado que durante el desarrollo larval de Plusiotis adelaida Hope (Coleoptera: Melolonthidae) se degradan a nivel poblacional en un mes 5 Kg de madera de pino por ha (Morón, 1985); por lo anterior resulta evidente la enorme importancia de éstos insectos

en los ecosistemas forestales. Cuando el desarrollo larval de éstos insectos termina, la mayoría de ellos abandonan los troncos y cambian su hábitat y régimen alimentario.

La descripción y análisis de la sucesión ecológica en los troncos caídos ha sido tratada por Graham,(1925);Savely,(1939);Howden and Vogt,(1951) en los bosques de Estados Unidos; por Mamaev, (1960) y Dajoz, (1978) para los bosques de Europa y por Vuattoux,(1968) para la sabana de Africa.

En el presente trabajo se describe la morfología e histología del aparato digestivo larval de cinco especies de Coleópteros saproxilófilos que son: Derobrachus apterus Bates (Cerambycidae);Heliscus tropicus Fercheron (Passalidae); Zopherus sp.(Tenebrionidae); Parisolea pallida Candeze (Melolonthidae:Rutelinae) y Parallelostethus sp.(Elateridae) Así mismo se compara y analiza la morfología e histología del aparato digestivo larval de las cinco especies mencionadas.

ANTECEDENTES.

El aparato digestivo de los insectos que nos ocupan no ha sido estudiado previamente, sin embargo, diversos autores han realizado estudios similares al presente con especies europeas o norteamericanas pertenecientes a las mismas familias de Coleópteros. En la familia Cerambycidae se ha estudiado la

morfología externa y la histología del aparato digestivo de la larva de Acanthocinus aedilis L. (Kontkanen, 1932) en el norte de Europa; de larvas de último estado de seis especies representantes de las subfamilias Prioninae, Lepturinae, Disteniinae, Aseminae, Cerambycinae y Laminae (Semenova y Danilevsky, 1977) en la URSS; de la región proventricular de larvas de Tetraopes tetraopthalmus Forst. (Judd, 1949) en EUA y de la larva de Ergates faber (Dajoz, 1970) en Francia. Entre los estudios de tipo fisiológico y bioquímico encontramos los realizados con los estados inmaduros de Macrotoma palmata y Xystrocerca globosa (Mansour and Mansour-Beck, 1933) en Egipto, en la larva de Rhagium bifasciatum (Gautier, 1966) en Francia, en las larvas de E. faber y Cryocephalus rusticus (Chararas, 1981) en Francia; el aislamiento de dos levaduras del intestino de Phoracantha semipunctata (Chararas y Pignal, 1981) en Africa y la caracterización de celulasas del epitelio intestinal de P. semipunctata (Chararas y Chipoulet, 1983) en Australia.

Los estudios del tema en la familia Passalidae han sido realizados en la larva y el adulto de Passalus cornutus Fab. (Lewis, 1926) y (Patterson, 1937) en EUA y en la larva de Pentalobus barbatus (Baker, 1968) en Africa. La familia Tenebrionidae ha recibido poca atención en el aspecto que nos ocupa, solamente se ha investigado la larva y el adulto del escarabajo de la harina Tribolium castaneum Herbst. (Ameen y Rahaman, 1973) y la única especie xilófaga hasta ahora estudiada ha sido el adulto de Meracantha contracta Beauv. (Miller, 1931) en EUA.

Las investigaciones sobre la morfología e histología referentes a las familias Melolonthidae y Scarabaeidae se han desarrollado con larvas representantes de las subfamilias Melolonthinae, Rutelinae, Dynastinae y Cetoninae para conocer el número y disposición de los ciegos gástricos (Rapp, 1947) en EUA; los estudios de tipo histológico se han desarrollado con los estados inmaduros de las subfamilias Pleocominae, Glaphyrinae y Melolonthinae, (Areekul, 1955) en EUA, con el adulto de Phyllophaga gracilis Burm. (Fletcher, 1930) en EUA; con la larva y el adulto de Phyllophaga auxia (Berberet and Helms, 1972) en EUA; con el adulto de Coprophanaeus lancifer L. (Edmonds, 1974) en Brasil y con el adulto de Diplotaxis liberta (Jones, 1940) en EUA. La ultraestructura del aparato digestivo se ha estudiado en algunas especies, como en el adulto de Protaetia acuminata F. (Cheung y Low, 1975) en Asia y con la larva de Oryctes nasicornis (Bayon, 1980) en Francia. En cuanto a la producción y utilización de enzimas celulolíticas, se puede citar el trabajo realizado con las larvas de Geotrupes stercorarius L. y Oryctes nasicornis L. (Piavaux y Desière, 1974) en Francia. Finalmente el aparato digestivo del adulto de Popillia japonica Newm. ha sido estudiado desde el punto de vista histológico y bioquímico (Swingle, 1930) en EUA.

La familia Elateridae se ha trabajado poco hasta la fecha y sólo se ha descrito y comparado el aparato digestivo larval de nueve especies con diferentes hábitos alimentarios (Semenova, 1976) en la URSS, y el del estado adulto de la especie fitófaga Asaphes memnonius Hbst. (Bigham, 1931) en EUA. En aspectos de

alimentación se han probado las preferencias alimentarias de larvas de las subfamilias Lepturoidinae, Elaterinae y Pyrophorinae (Zacharuck, 1963) en Gran Bretaña.

Finalmente algunos trabajos sobre regiones particulares del intestino, contribuyen a un mejor conocimiento de su estructura y función en las especies estudiadas, tal es el caso de la investigación sobre el proventrículo de los Coleoptera (Adephaga) (Balfour-Browne, 1944) y el trabajo referente al recto de los insectos (Ramsay, 1971).

METODO.

El presente trabajo se llevó a cabo con larvas de los últimos estados de desarrollo de Coleópteros saproxilófagos, de los siguientes géneros y especies: Heliscus tropicus Percheron (Passalidae), Derobrachus apterus Bates (Cerambycidae), Parisolea pallida Candeze (Melolonthidae), Zopherus sp. (Tenebrionidae) y Parallelostethus sp. (Elateridae).

El material estudiado fue colectado en el bosque mesófilo de Tlanchinol, Hidalgo, en troncos caídos de Quercus sartorii y Liquidambar styraciflua en diversos estados de descomposición. Las larvas obtenidas se mantuvieron vivas en cajas de Petri y en botes de plástico con fragmentos de madera del tronco en el que se encontraban. Antes de la disección se midió la longitud de la larva, luego se anestesió con acetato de etilo e inmediatamente se procedió a la disección practicando cortes a nivel pleural en sentido postero-anterior a ambos lados del cuerpo hasta la cápsula cefálica, una vez levantados los tejidos de la región

ventral el aparato digestivo, quedó expuesto y se procedió a medirlo y dibujarlo anotando la longitud y diámetro de cada región.

Posteriormente el aparato digestivo se fijó en formol al 10% y antes de deshidratar se seccionó en cinco partes correspondiendo a las siguientes regiones: 1) estomodeo hasta la unión de éste con el mesenterón; 2) mesenterón medio; 3) unión entre mesenterón y proctodeo; 4) proctodeo anterior (íleon-colon posterior); 5) proctodeo posterior hasta el recto (colon posterior-recto).

A continuación el tejido se lavó en agua destilada y se deshidrató en alcoholes graduales hasta xilol (30 minutos por alcohol), después fue embebido en parafina, cambiándose tres veces correspondiendo cada cambio a una parafina de mayor punto de fusión, de tal manera que los puntos de fusión de las parafinas van de 52 a 60 C, incluyéndose el material en la última de ellas (P.F. 601C). El tejido así incluido se cortó con microtomo de rotación, a siete micras de espesor, posteriormente los cortes se tñeron con hematoxilina y eosina alcohólica para montarse finalmente en resina sintética. Las fotografías fueron tomadas con un fotomicroscopio Zeiss a 6.3X y 16X.

Las ilustraciones del aparato digestivo se muestran en vista ventral; las figuras 1 y 3 representan al intestino "in situ" y las figuras 2,4 y 5 lo presentan extendido.

RESULTADOS.

Derobrachus apterus Bates (Cerambycidae).

Morfología Externa. (Fig.1).

La longitud total de la larva de ésta especie fue de 9.5 ± 0.5 cm. y la longitud del aparato digestivo " in situ " fue de 9 ± 0.5 cm., al extenderlo su longitud alcanza los 28 ± 0.3 cm.

El aparato digestivo varía mucho en cada región, el estomodeo es un tubo angosto y recto que se comunica en su extremo posterior con el mesenterón, ésta porción es considerablemente larga en ésta especie y se diferencia en una estructura anterior de gran diámetro y volumen, distalmente el diámetro disminuye y en la región media el intestino se dobla dos veces sobre sí mismo para continuar de forma recta hacia la última región, que es el proctodeo. El comienzo del intestino posterior se denomina piloro y ahí se localiza la unión de 6 tubos de Malpighi, que se encuentran fusionados en su base, de manera, que forman dos grupos de tres tubos cada uno (Fig.1A).

Inmediatamente a lo anterior se encuentra un tramo corto y delgado que corresponde al ileon, éste se une a una zona de mayor diámetro, que es el colon anterior, posteriormente se dobla de nuevo en dirección posterior, en éste punto, el diámetro disminuye, de tal forma que el intestino se observa como un tubo muy delgado. El colon posterior que desemboca en el recto, es una región de mayor diámetro que la precedente y comunica al exterior a través del ano.

La longitud y diámetro de las regiones antes mencionadas de ésta especie y de las restantes se muestra en la tabla 1.

Histología.

Estomodeo.- Esta región se encuentra formada por un epitelio simple plano cubierto por una gruesa capa de íntima no ornamentada, éste conjunto forma fuertes pliegues dirigidos hacia la luz del tubo; el recubrimiento muscular externo al epitelio, está constituido por músculo estriado dispuesto longitudinalmente, ésta capa es de poco espesor y no se observan fibras musculares en disposición circular. La histología de ésta porción del intestino se mantiene uniforme en todo su trayecto (Fig. 6).

Región del Cardias.- En éste punto se localiza la unión entre el estomodeo y el mesenterón; la transición entre el epitelio de ambas regiones, es gradual, en éste punto la capa de músculo circular que rodea al estomodeo aumenta notablemente, el epitelio es del mismo tipo que en la región precedente y la íntima aumenta de espesor; la porción del mesenteron que se observa, presenta un epitelio formado por células columnares de tipo secretor, con contornos poco definidos, en la base de éstas células se observa una delgada lámina basal, seguida de una capa muscular tenue constituida por músculo estriado en disposición circular (Fig.7).

Mesenterón.- La estructura de ésta región celular se caracteriza por un epitelio monoestratificado, de tipo secretor, formado por células columnares, con núcleo fuertemente basófilo, bordes indefinidos, y no cubiertas por íntima; en la región proximal a éstas células se localiza una capa delgada de lámina basal, bajo la que se sitúa una capa de músculo estriado dispuesta circularmente, externa a ella, en algunos puntos, se aprecian fibras aisladas del mismo tipo celular pero con disposición

longitudinal (Fig.8). A lo largo de ésta región se observan entre las células epiteliales algunos nidos de regeneración.

Región Pilórica.- En el nivel de unión entre el mesenterón y el proctodeo se localiza la inserción de los tubos de Malpighi, que en ésta especie son 6, pero poco antes de unirse al intestino (Fig.9) se fusionan en dos grupos de tres, de tal manera que al desembocar al píloro, forman un conducto único (Fig.10). En este nivel las células epiteliales disminuyen notablemente de altura y sus límites celulares no se distinguen bien. Mas adelante en dirección al proctodeo y justo al nivel de la válvula pilórica, el epitelio cambia de cilíndrico a cúbico cubierto con íntima.

Proctodeo.- El colon proximal se encuentra delineado por dos capas de músculo estriado, la mas externa se dispone longitudinalmente, de manera desigual sobre la segunda capa que presenta disposición circular. El epitelio es de tipo cúbico e irregular, las células muestran citoplasma granular con núcleo grande central y borde celular bien definido, sobre ésta capa celular se encuentra una cubierta de íntima que se proyecta en algunos puntos hacia el lumen, forma grandes proyecciones sobre las que se localizan espinas largas y finas. (Fig.11). El colon posterior (Fig.12) muestra un cambio en el epitelio y en su íntima, el epitelio se torna cúbico regular, las células presentan un citoplasma hialino, la capa de íntima se adelgaza notablemente y se uniformiza, pierde los pliegues y las espinas, la membrana basal es muy evidente, la musculatura de disposición circular subyacente, es de mayor grosor y se observan algunas capas de músculos estriados longitudinales, externas a la capa

circular, distribuidas irregularmente.

En el comienzo del recto (Fig.13), el diámetro del intestino se estrecha notablemente, la cubierta de músculos circulares se engrosa y la capa muscular longitudinal casi desaparece, el epitelio es de tipo plano, recubierto por una íntima gruesa en la que se observa claramente la naturaleza fibrilar de la íntima secundaria.

El epitelio y la íntima se encuentran fuertemente plegados, formando seis pliegues, dirigidos hacia la luz intestinal. Posteriormente en la región del recto, el espesor de las capas musculares cambia, el músculo longitudinal forma grandes bandas sobre la capa de músculo circular que envuelve al epitelio, éste es de tipo cúbico y se observan en algunos puntos, gran cantidad de células agrupadas que se asemejan a nidos de regeneración, la íntima que lo recubre es uniforme y más delgada que en la zona anterior, en conjunto el epitelio y su íntima forman ligeros abultamientos y pequeños pliegues en algunos puntos de ésta región.

Heliscus tropicus Percheron (Passalidae). Morfología Externa (Fig. 4).

La longitud de la larva de ésta especie fue de 2.4 ± 0.5 cm., la del tubo digestivo "in situ" de 2.4 ± 0.5 cm. y cuando se extiende llega a 3.1 ± 0.5 cm.

El aparato digestivo de ésta especie muestra una clara diferenciación entre las tres regiones que lo forman. El estomodeo es un simple tubo recto que en su porción distal se ensancha levemente para formar un pequeño proventrículo; ésta estructura desemboca en el mesenterón. La región es de mayor diámetro que la

precedente, no se observa ning^o plegamiento en toda su longitud y se aprecian una gran cantidad de "pápulas"; también presenta dos divertículos grandes, uno se localiza anteriormente y en posición dorsal, mientras el segundo se ubica ventralmente poco antes de la unión de los tubos de Malpighi.

El intestino medio sigue un curso recto y su diámetro se mantiene uniforme hasta antes de la región pilórica, en donde forma una estructura semejante a un embudo. En éste punto se unen separadamente los tubos de Malpighi, que en ésta especie son 4; aquí se inicia el proctodeo, este segmento del intestino es corto y se distinguen en él dos regiones, el colon y el recto. El colon se sitúa inmediatamente después del píloro, su forma y diámetro es irregular y en su porción final se observa un cambio de textura que indica el inicio del recto. Esta última porción del intestino es de forma irregular y de apariencia musculosa.

Estomodeo. Histología. (Fig.15). El epitelio de ésta zona es de tipo simple plano, cubierto de una capa de íntima delgada y orlada con una gran cantidad de espinas muy finas; el epitelio se pliega hacia el lumen y en la región externa correspondiente a cada plegamiento se localizan bandas de músculo estriado longitudinal, externa a ellas se dispone una gruesa capa de músculo circular.

Región del Cardias (Fig.16).- El epitelio del estomodeo se observa uniforme hasta éste punto, aquí la íntima carece de espinas y su espesor es similar a la región anterior. En ésta zona se aprecia una transición de epitelio simple a epitelio de tipo secretor carente de íntima; de igual manera la musculatura

aumenta de grosor y la capa longitudinal pasa a la región mas externa, de tal forma que la musculatura circular queda en contacto con el epitelio y su espesor aumenta. Mesenterón.— En esta región se observa una gran cantidad de nidos regenerativos que externamente se aprecian como máculas blanquecinas (Fig.17), están situadas en la base del epitelio y colocadas entre éste, atraviesan la capa muscular y las células que lo forman están dispuestas helicoidalmente. El epitelio es de tipo columnar secretor formado por células cilíndricas alargadas con núcleo fuertemente basófilo de posición basal, el citoplasma en su porción distal es fuertemente basófilo y vacuolado, en el ápice del mismo se observan algunas estructuras globosas que pueden interpretarse como vacuolas secretoras. El estrato celular carece de íntima en todo el intestino medio. La capa muscular está formada por músculo circular interno y algunas fibras de disposición longitudinal externas a la primera (Fig.18). Los divertículos mayores (Fig.19) situados en el extremo anterior y posterior de ésta porción del intestino muestran la misma histología que el resto del mesenterón, solo la capa de músculo circular se observa de mayor espesor. En la región pilórica se unen separadamente los cuatro tubos de Malpighi; (Fig.20), a éste nivel el epitelio cambia gradualmente de tipo columnar a cúbico, las células secretoras disminuyen de tamaño y comienzan a sustituirse por células de tipo cúbico. La válvula pilórica está formada por células de tamaño medio y forma irregular cuyos límites no se distinguen claramente; su núcleo es pequeño y central, el citoplasma aparece hialino. Esta capa celular se dobla hacia la pared del intestino en el punto de unión de los

tubos de Malpighi dejando un espacio en forma de cáliz. Bajo el estrato epitelial se encuentra un gran espacio relleno de un material laxo y fibroso; subyaciendo a éste último se localiza una capa de músculos circulares. La porción inmediata posterior a la válvula pilórica, se caracteriza por un epitelio cúbico irregular formado por células pequeñas de núcleo esférico y central, el citoplasma fuertemente basófilo se tiñe uniformemente. La íntima que recubre al epitelio es delgada con gran cantidad de espinas pequeñas, fuertes y prominentes; la musculatura circular subyace al epitelio, consta de cuatro bandas mientras que las fibras longitudinales solo tienen una fibra de espesor. (Fig.21).

Colon Anterior.- (Fig.22). Esta porción del proctodeo está formada por un epitelio cúbico irregular con una fina capa de íntima no ornamentada, las células epiteliales están espaciadas y muestran un citoplasma hialino con núcleo basófilo excéntrico, éste tejido se pliega fuertemente reduciendo de manera notable la luz intestinal, bajo el se localiza una abundante capa de material fibrilar parecido al tejido conectivo. La musculatura está fuertemente desarrollada, se observan músculos longitudinales por debajo del epitelio, a continuación se dispone una capa de musculos circulares y finalmente se distingue otra de musculos longitudinales.

Colon Posterior.- (Fig.23). Hacia la región posterior la histología del colon cambia de nuevo, la cubierta muscular disminuye notablemente de espesor, la capa circular es más delgada en comparación con la región precedente, la longitudinal

externa apenas es evidente en algunos puntos.

El epitelio es de tipo casi cilíndrico, las células que lo forman presentan un citoplasma que se tiñe de manera uniforme y presenta un núcleo pequeño y excéntrico; la íntima es muy tenue y en conjunto el epitelio forma pequeños pliegues.

Recto.-(Fig.24). En ésta última parte del intestino, el epitelio se encuentra fuertemente plegado formando papilas que se proyectan hacia la luz del tubo, ocupando la mayor parte del mismo, las papilas están formadas por un eje representado por la lámina basal, a cada lado del mismo se disponen células de forma casi cilíndrica cuyos límites son claros, el núcleo está en posición basal muy cercano a la lámina basal; el citoplasma muestra algunas estrías longitudinales y se tiñe de manera uniforme. Todo el estrato celular está recubierto por una delgada capa de íntima no ornamentada.

En la base de cada papila se observa un pequeño espacio con algunas fibras que no se definen con claridad. La capa de músculos circulares tiene un espesor de una o dos bandas; la capa de músculos longitudinales no se dispone uniformemente alrededor de la capa de músculo circular y se localiza en dos o tres paquetes de una o dos fibras de espesor.

Zopherus sp. (Tenebrionidae). Morfología Externa. (Fig.3).

La longitud total de la larva fue de 2.6 ± 0.5 cm., el aparato digestivo "in situ" mide 2.5 ± 0.5 cm., cuando se extiende totalmente alcanza 3.8 ± 0.5 cm..

El estomodeo es un tubo angosto y recto que no muestra ninguna diferenciación, en su porción distal se ensancha levemente para formar una pequeña ámpula que representa el buche. Esta última

estructura se encuentra rodeada por nueve proyecciones cortas y redondas que corresponden a los ciegos del mesenteron, en ésta región no se diferencia ninguna otra estructura, solamente cerca de la mitad de su longitud se aprecia un pequeño doblez.

El intestino medio es uniforme en su trayectoria, diámetro y volumen, en su porción terminal se inicia la región pilórica, aquí se insertan seis tubos de Malpighi y a partir de éste punto comienza el proctodeo.

El intestino posterior se inicia con una ampula piriforme que termina en un esfínter muscular, éste une y delimita la porción anterior de una segunda ampolla, de menor diámetro que la precedente y análogamente se encuentra limitada en su región posterior por un esfínter, éstas dos estructuras forman el colon anterior. El colon posterior está constituido por un tubo estrecho y curvado que comunica con una pequeña ampula, ésta se continua en un tramo intestinal angosto que se dobla por debajo del colon anterior y se une a la porción final de intestino que es el recto.

Estomodeo. Histología. (Fig.25). El epitelio es de tipo cúbico, está recubierto por una capa de íntima no ornamentada que junto con el epitelio forma pliegues que se proyectan hacia la luz del tubo; la capa muscular que rodea al conjunto está dispuesta en forma circular.

Región del Cardias.- En el punto de unión entre el estomodeo y el mesenterón se observa una transición en el epitelio que paulatinamente se vuelve de tipo secretor, la musculatura circular disminuye de espesor y la de tipo longitudinal se hace más

evidente. La íntima disminuye hacia el mesenteron y el epitelio en ésta última zona carece por completo de ésta cubierta quitinosa. El epitelio en la válvula cárdica está formado por células alargadas de forma irregular con núcleo pequeño y central, citoplasma fibrilar, la porción apical tiene proyecciones filamentosas que dan la impresion de ser secreciones. En el punto donde el epitelio se dobla hacia la región anterior para formar la pared del mesenterón anterior, se observa sobre el estrato celular una fina capa membranosa que se puede relacionar con la membrana peritrófica.

Mesenteron.- El epitelio en ésta región del intestino es de tipo secretor, las células que lo componen son cilíndrico-alargadas, con núcleo ovoide central y citoplasma basófilo, en su mayoría se observan en distintas fases de secreción. En la región basal del epitelio se observa una fina capa de membrana basal, debajo de ella se localiza una capa de músculos longitudinales y en algunas zonas donde el epitelio se pliega, se encuentran bajo éstos pliegues algunas fibras de músculos circulares (Fig.26). En la zona mas anterior del mesenterón resaltan los ciegos gástricos cuyo epitelio y músculo es igual al ya descrito, el espacio central de éstas estructuras se encuentra lleno de pequeñas esferas que se pueden interpretar como gotas de secreción.

Región Pilórica. (Fig.27). El epitelio es diferente del antes descrito, está constituido por células cilíndricas muy alargadas, los bordes celulares están poco definidos, el citoplasma aparece surcado por finas proyecciones que en conjunto se asemejan a una red, el núcleo celular es pequeño fuertemente basófilo y de posición central. En la zona descrita se observa una capa de

íntima no ornamentada y el estrato epitelial presenta una interrupción en el punto donde se une cada tubo de Malpighi. La musculatura está pobremente representada por una capa fina de músculos circulares y escasas bandas de músculos longitudinales.

Colon. (Fig. 28). Esta porción del proctodeo muestra tres ámpulas como ya se indicó en la sección de morfología externa; cada una de ellas es histológicamente similar. El epitelio es de tipo cúbico, cubierto por una capa de íntima no ornamentada de regular espesor, los bordes celulares están bien definidos, las células presentan un núcleo ovoide de posición central, la musculatura que rodea al epitelio está formada predominantemente por una capa de músculos circulares externa y algunos paquetes longitudinales internos, la capa de musculatura circular es muy notable en los puntos de unión entre ámpulas, donde se forma un esfínter, en el resto de la estructura la cubierta muscular es muy tenue. El epitelio está plegado a lo largo de ésta región, longitudinalmente todo el tejido se dobla sobre sí en los puntos de unión entre ámpulas, lo que resulta en una imagen como la que se muestra en la figura 28.

Recto. (Fig.29). En ésta última parte del proctodeo, la luz intestinal se ensancha notablemente y el epitelio que la conforma es de tipo cúbico, las células se caracterizan por un núcleo fuertemente basófilo de posición central, un citoplasma que se tiñe de manera uniforme y los bordes celulares se distinguen claramente. La capa de íntima está presente; es de espesor regular y no muestra ornamentación. La capa de músculos circulares interna es de espesor uniforme, mientras que la capa de músculos longitudinales externa solo se aprecia en algunos puntos.

Parisolea pallida Candeze. (Melolonthidae).

Morfología Externa (Fig. 5).

Las larvas de ésta especie alcanzan una longitud de 2.9 ± 0.1 cm.. El aparato digestivo "in situ" mide 2.9 ± 0.1 cm. y al extenderlo completamente 4.5 ± 0.3 cm..

Las regiones que componen el tubo digestivo son notablemente diferentes, el estomodeo es corto e indiferenciado, se aprecia como un pequeño tubo que distalmente se ensancha y forma la región proventricular, ésta última está rodeada por los ciegos anteriores del mesenteron. El mesenteron presenta un aspecto irregular, su diámetro es más o menos uniforme y destacan en la porción anterior, media y posterior unas proyecciones digitiformes que corresponden a los ciegos gástricos; después del último anillo de ciegos gástricos se localiza la inserción de los tubos de Malpighi, que en ésta especie son cuatro. Los tubos de Malpighi indican el comienzo del proctodeo, a éste nivel el intestino adopta una forma de embudo y disminuye de diámetro, ésta sección corresponde a la región del píloro; inmediatamente después se ubica el colon, ésta región es un tubo recto que aproximadamente a la mitad de su longitud muestra una estructura de gran diámetro y forma irregular a la que se le denomina cámara de fermentación. Posteriormente el colon continúa como un tubo recto y angosto que termina en una breve constricción, después de la cual se localiza el recto.

Estomodeo. Histología. (Fig. 30). Externamente se localiza una gruesa capa de músculos estriados dispuestos circularmente, bajo ésta se encuentran algunas bandas musculares de disposición longitudinal, a continuación de las capas musculares se dispone

el tejido epitelial, que es de tipo simple plano, sus células presentan un núcleo alargado, el citoplasma se tiñe de manera uniforme y los límites celulares están pobremente definidos. El epitelio está cubierto por una delgada capa de íntima primaria ornamentada con pequeñas espinas, mientras que la íntima secundaria es fibrilar; en conjunto el epitelio forma seis pliegues que se orientan hacia la luz del tubo. En la región distal del cárdias (Fig.31) la capa de íntima disminuye de espesor y carece de ornamentación, la musculatura circular se adelgaza y el epitelio simple plano cambia a epitelio de tipo columnar secretor descubierto de íntima.

Mesenteron. (Fig.32). El epitelio en ésta región es de tipo columnar secretor, las células que lo forman son alargadas con núcleo basal, citoplasma vacuolado, principalmente en la porción proximal, el borde apical de la célula es estriado y los límites celulares no son evidentes. Entre el epitelio se aprecian nidos de regeneración celular; bajo éste se presenta una fina capa de músculo circular, la musculatura longitudinal es muy poco evidente y de posición externa a la anterior. En los ciegos gástricos (Fig.33) el epitelio y la capa muscular son muy parecidos al del mesenteron, solo se diferencia el epitelio por presentar células muy alargadas y sin borde estriado.

Cámara de Fermentación. (Fig.34). En ésta estructura la capa muscular es muy delgada y está formada principalmente por algunas bandas de músculos longitudinales y la capa de músculos circulares está poco desarrollada; el epitelio es de tipo cúbico y carece de íntima, las células que lo forman tienen un núcleo

central, que se tiñe en forma heterogénea, el citoplasma está vacuolado, se tiñe escasamente y hacia la región apical se aprecian algunas proyecciones de forma irregular. Entre el epitelio es notable la presencia de algunas estructuras con forma de roseta; éstas formaciones presentan una región central clara, semejante a la íntima de otras regiones, alrededor de éste eje se dispone una gran cantidad de filamentos fuertemente basófilos de naturaleza acelular.

Colon Posterior. (Fig.35). En éste nivel del proctodeo la capa de músculo circular se engrosa notablemente, el epitelio es cuboidal e irregular, las células epiteliales muestran un núcleo ovoide, fuertemente basófilo y su citoplasma, también basófilo se tiñe en forma homogénea; el epitelio está cubierto por una capa de íntima secundaria de apariencia fibrilar y una primaria muy delgada que se encuentra ornamentada con pequeñas espinas cónicas.

Recto. (Fig.36). En la porción final del intestino la musculatura circular es gruesa, la capa de músculos longitudinales es externa a la anterior y está representada por bandas delgadas muy dispersas. El epitelio es similar al del colon posterior pero aquí forma ligeros plegamientos, entre los que se observan algunas zonas con gran cantidad de tejido conectivo; en conjunto el epitelio está cubierto por una capa de íntima no ornamentada de aspecto fibrilar.

Parallelostethus sp. (Elateridae).

Morfología Externa. (Fig.2).

La larva de ésta especie tiene una longitud total de 5.1 ± 0.2 cm. La longitud del aparato digestivo "in situ" es de 4.5 ± 0.2 cm., ésta aumenta al extenderlo totalmente y llega a 5.5 ± 0.2 cm.

El tubo digestivo de ésta especie es delgado, recto y muestra poca diferenciación entre las regiones que lo forman. El estomodeo es un tubo recto que en su porción distal se ensancha para formar el mesenterón, ésta región es de diámetro y aspecto uniforme, hacia la zona del piloro se angosta y poco antes de la unión de los tubos de Malpighi, se observa una gran cantidad de pápulas que desaparecen poco antes de la inserción de los tubos de Malpighi, que en ésta especie son cuatro. El proctodeo es un tubo angosto y sinuoso que se pliega sobre si mismo en dos ocasiones, antes de desembocar en el ano. Se puede dividir en ileon, colon y recto. La primera se situa inmediatamente después de la válvula pilórica, tiene forma de embudo y termina en una breve constricción, a partir de la cual se inicia el colon. Esta segunda porción muestra un pequeño tramo liso, después se presenta una región con gran cantidad de proyecciones cortas y redondeadas, entre las que se deslizan parte de los tubos de Malpighi; hacia el último tercio del proctodeo termina ésta zona, el diámetro disminuye levemente y comienza el recto que es un tubo delgado de apariencia uniforme que finaliza en el ano.

Estomodeo. Histología. (Fig. 37). En ésta región la capa de músculo circular es continua y de espesor regular, la musculatura longitudinal se encuentra bajo la capa de músculos circulares, solo se presenta en cuatro puntos alrededor del intestino. El epitelio es de tipo simple plano, cubierto por una gruesa capa de íntima en la que se aprecian claramente dos zona, la íntima primaria cuyo aspecto es fibrilar y una fina capa de íntima secundaria que forman algunas proyecciones arboriformes dirigidas hacia el lumen intestinal.

Región del Cárdias. (Fig.38). En éste punto se situa el comienzo del mesenterón, el epitelio cambia de tipo simple plano cubierto por íntima, a un epitelio de tipo secretor desprovisto de íntima; la capa de músculos circulares se observa engrosada en la última porción del estomodeo, que en la figura se aprecia al centro y contrasta con la correspondiente al mesenterón, la cual es mas delgada; los músculos dispuestos longitudinalmente se continúan bajo la capa de músculos circulares y se distribuyen irregularmente.

Mesenterón. (Fig.39). El epitelio en ésta zona es de tipo columnar secretor, las células que lo forman son delgadas, altas y sus límites no son claros, tienen un núcleo basófilo subcentral, en su extremo apical se observan gran cantidad de gotas de secreción en proceso de separación del citoplasma o ya separadas totalmente en la luz del tubo. Las células aparecen agrupadas y bajo cada grupo se presenta un nido de regeneración que no atraviesa la capa muscular, ésta última está formada por una capa muscular, circular delgada y continua en contacto con el epitelio, externamente se observan pequeños paquetes musculares con disposición longitudinal.

Región Pilórica. En éste punto se ubica la unión de los tubos de Malpighi y se localiza la válvula pilórica (Fig.40); en el estrato celular se observa un cambio de epitelio secretor a epitelio de tipo simple cúbico cubierto con íntima. En el sitio de unión de los tubos de Malpighi al intestino, el epitelio se interrumpe y forma la válvula pilórica que presenta células alargadas, delgadas con núcleo central pequeño y su citoplasma se tiñe heterogeneamente; suprayaciendo a la capa celular se

encuentra una gruesa íntima de aspecto hialino. En éste lugar la musculatura está poco desarrollada y está formada por una capa de músculos circulares.

Proctodeo. (Fig.41). Como ya se indicó en la sección de morfología externa; en el colon se localiza una zona que presenta gran cantidad de proyecciones, el epitelio en ésta región es de tipo cilíndrico, las células son alargadas y angostas, muestran un núcleo basófilo y oval en posición casi central, el citoplasma aparece teñido uniformemente, los límites celulares se aprecian con claridad; el epitelio está cubierto por una capa de íntima no ornamentada; ésta cubierta se proyecta en algunos puntos hacia el lumen intestinal, las proyecciones varían en longitud y tienen una apariencia vermiforme. En conjunto el epitelio se encuentra suavemente plegado, bajo el se localiza una capa delgada de músculos circulares y externa a ella se ubican algunos paquetes de músculos longitudinales.

La última porción del proctodeo (Fig.42), que corresponde al recto, muestra un epitelio de tipo cúbico desprovisto de íntima, las células que lo forman presentan un núcleo central ovoide, su citoplasma se observa ligeramente vacuolado; en general todo el epitelio se encuentra fuertemente plegado, las capas musculares presentan la misma disposición y espesor que en la región precedente.

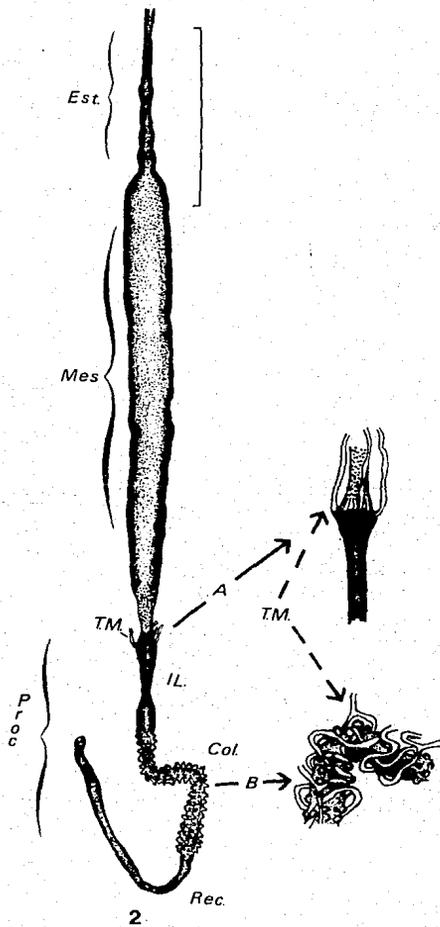
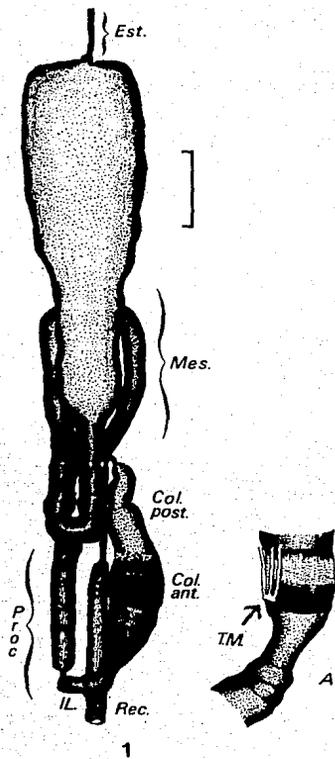
Cuadro 1. Cuadro comparativo donde se muestra la relación entre la longitud y el diámetro en el aparato digestivo de las especies estudiadas.

ESPECIE	REGION	LONGITUD(cm)	DIAMETRO (cm)	% con respecto a Longitud total del la longitud total ap. digestivo(cm)	
<i>Derobrachus apterus</i>	Estomodeo	0.7	0.13	3.2	21.5
	Mesenteron	14.1	0.40	65.5	
	Piloro	0.45	0.10	31.3	
	Colon Anterior	2.9	0.35		
	Colon Posterior	1.4	0.10		
	Recto	2.0	0.35		
<i>Heliscus tropicus</i>	Estomodeo	0.33	0.05	10.4	31.5
	Mesenteron	2.04	0.31	64.7	
	Proctodeo	0.78	0.12	24.7	
<i>Zopherus sp.</i>	Estomodeo	0.26	0.04	5.3	4.89
	Mesenteron	1.76	0.18	35.9	
	Colon Anterior	1.11	0.11	58.6	
	Colon Posterior	0.95	0.08		
	Recto	0.81	0.10		
<i>Parisolea pallida</i>	Estomodeo	0.40	0.05	8.6	4.6
	Mesenteron	2	0.30	43.4	
	Colon	0.70	0.10	47.8	
	Camara de Fermentación	0.70	0.50		
	Recto	0.80	0.15		
<i>Parallelostethus sp.</i>	Estomodeo	0.6	0.04	10.1	5.9
	Mesenteron	3.0	0.15	50.8	
	Proctodeo	2.31	0.06	39.1	

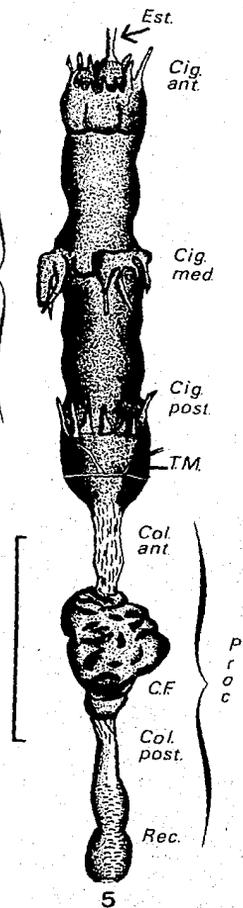
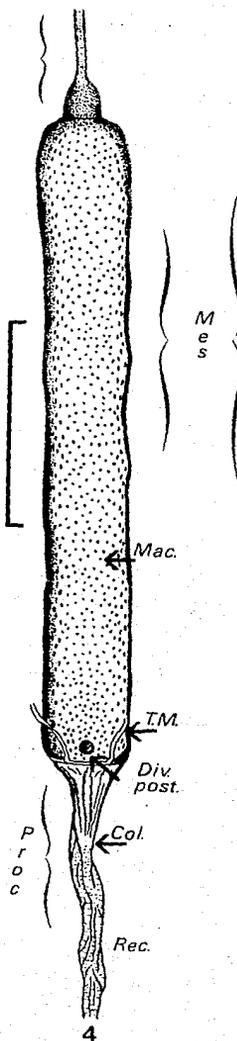
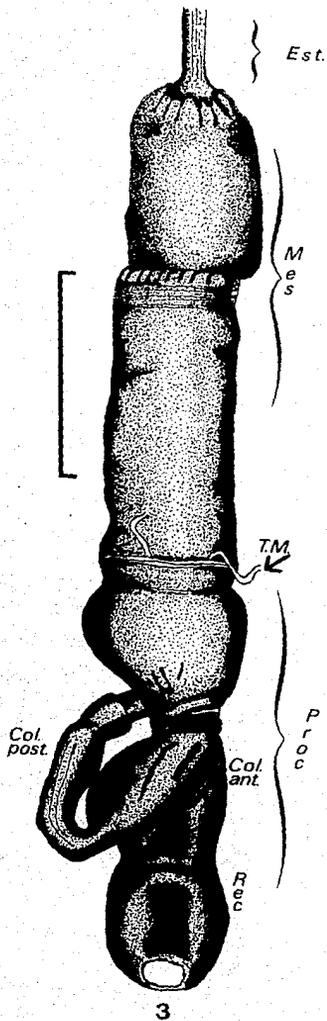
ABREVIATURAS USADAS EN LAS FIGURAS 1 - 5.

- Cig. Ant.- Ciegos anteriores.
- C. F.- Cámara de Fermentación.
- C. Med.- Ciegos medios.
- C. Post.- Ciegos Posteriores.
- Col.- Colon.
- Col. Ant.- Colon Anterior.
- Col. Post.- Colon Posterior.
- Div. Post.- Divertículo Posterior.
- Est.- Estomodeo.
- IL.- Ileon.
- Mac.- Máculas.
- Mes.- Mesenterón.
- Proc.- Proctodeo.
- Rec.- Recto.
- T. M.- Tubos de Malpighi.

Figuras 1-2. 1) Aparato Digestivo de Derobrachus apterus (Cerambycidae).A. Detalle de la inserción de los tubos de Malpighi. 2) Aparato digestivo de Parallelostethus sp. (Elateridae).A. Detalle de la inserción de los tubos de Malpighi.B. Detalle de la anastomosis de los tubos de Malpighi a nivel del colon. Línea equivalente a un centímetro.



Figuras 3-5. 3) Aparato Digestivo de Zopherus
sp.(Tenebrionidae). 4) Aparato Digestivo de Heliscus
tropicus (Passalidae). 5) Aparato Digestivo de Parisolea
pallida (Melolonthidae). Todos los esquemas en vista ventral.
Línea equivalente a un centímetro.



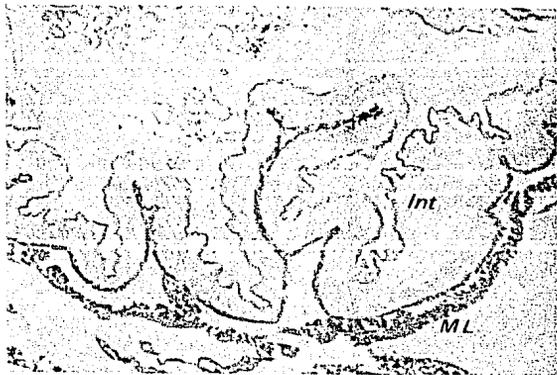


Fig. 6. Corte transversal de la región faríngea de D. apterus. X 160. Int. Intima. M.L. Músculo Longitudinal.

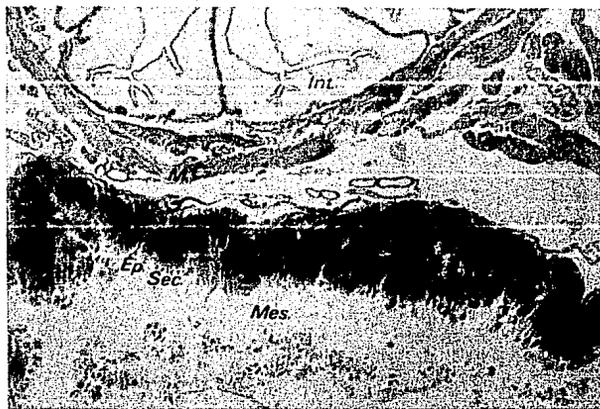


Fig. 7. Corte transversal de la región del cárdias de D. apterus. X 120. Int. Intima. M.C. Músculo Circular. Mes. Mesenterón. Ep. sec. Epitelio secretor.

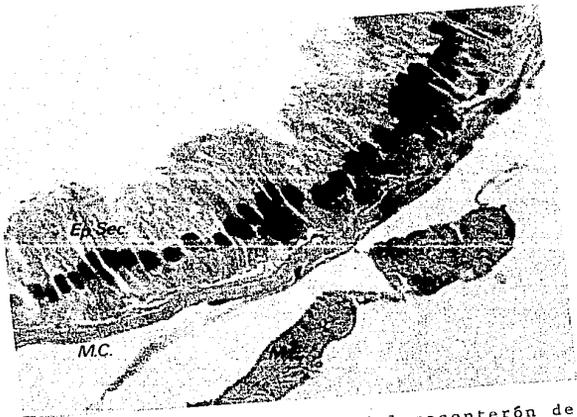


FIG. 8. Corte transversal del mesenterón de D. apterus. X 400. Ep. sec. Epitelio secretor. M.C. Músculo Circular. M.L. Músculo Longitudinal.



Fig. 9. Corte transversal a nivel de la válvula pilórica de D. apterus. X 126. Ep. sec. Epitélio secretor. M.C. Músculo Circular. M.L. Músculo Longitudinal.

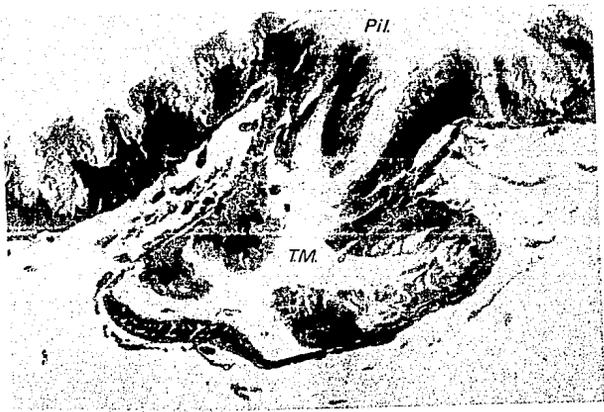


Fig. 10. Corte transversal de la unión de los tubos de Malpighi al intestino de D. apterus. X 126. Pil. Píloro. T.M. Tubos de Malpighi.

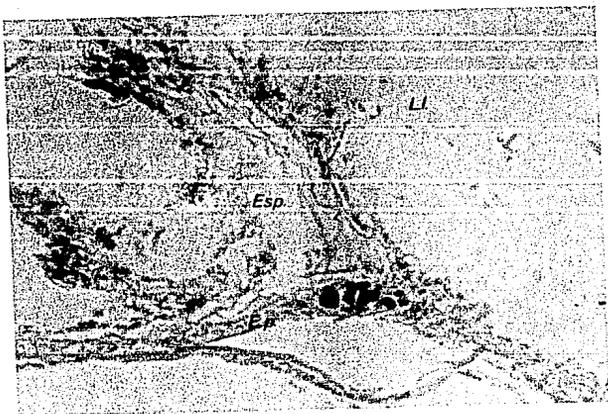


Fig. 11. Corte transversal a nivel del colon proximal de D. apterus. X 320. Ep. Epitelio. Esp. Espina. L.I. Luz Intestinal.

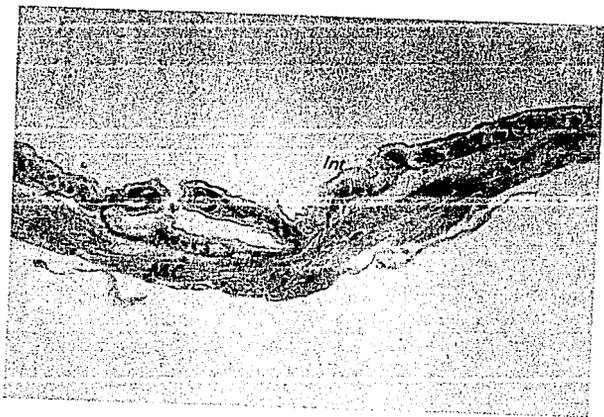


Fig. 12. Corte transversal a nivel del colon posterior de D. apterus. X 200. Ep. cub. Epitelio cúbico. Int. Intima. M.C. Músculo Circular.

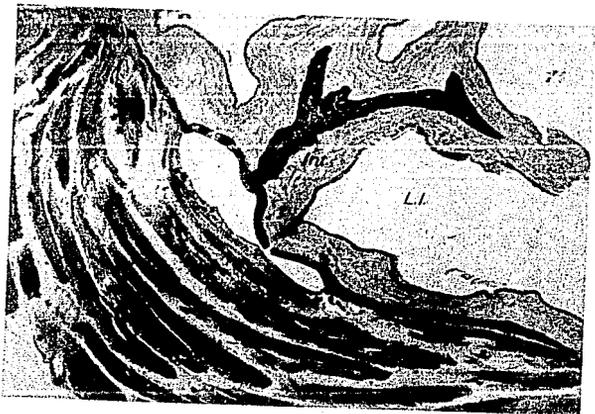


Fig. 13. Corte transversal del recto de D. apterus. X 200. Int. Intima. L.I. Luz Intestinal. M.C. Músculo Circular.



Fig. 14. Corte transversal de la porción final del recto de D. apterus. X 200. Ep. Epitelio. Int. Intima. M.L. Músculo Longitudinal.



Fig. 15. Corte transversal de la faringe de H. tropicus. X 256. Esp. Espinas. M.C. Músculo Circular. M.L. Músculo Longitudinal.

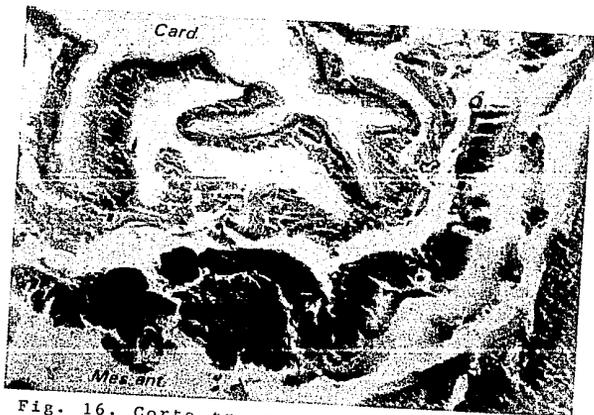


Fig. 16. Corte transversal de la válvula cárdica de *H. tropicus*. X 200. Card. Cárdias. Mes. Ant. Mesenteron Anterior.



Fig. 17. Corte transversal del mesenterón de *H. tropicus*. X 200. Ep. sec. Epitelio secretor. M.C. Músculo Circular. M.L. Músculo Longitudinal. N.R. Nido de Regeneración.

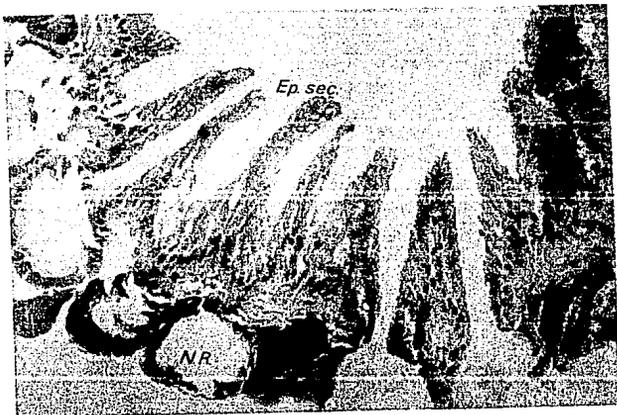


Fig. 18. Corte transversal del mesenterón de H. tropicus. X 256. Ep. sec. Epitelio secretor. N.R. Nido de Regeneración.

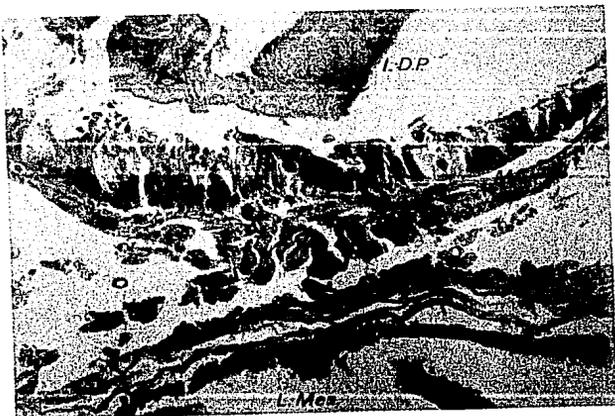


Fig. 19. Corte transversal del divertículo gástrico posterior de H. tropicus. X 200. L.D.P. Luz del Divertículo Posterior. L. Mes. Luz del Mesenterón. M.C. Músculo Circular.



Fig. 20. Corte transversal de la región del píloro de *H. tropicus*. X 256. Ep. Epitelio. Pil. Píloro. T.M. Tubo de Malpighi.

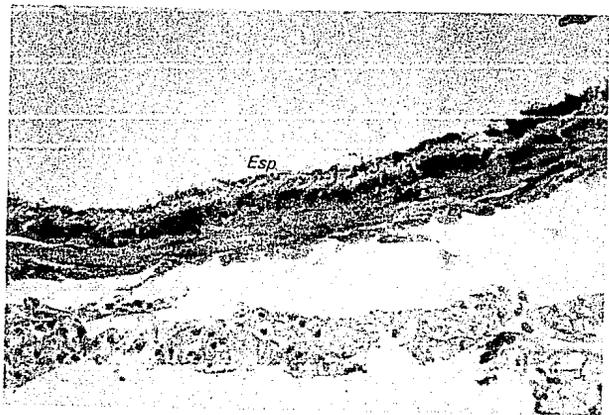


Fig. 21. Corte transversal de la región posterior del píloro de *H. tropicus*. X 200. Esp. Espinas. M.C. Músculo Circular.

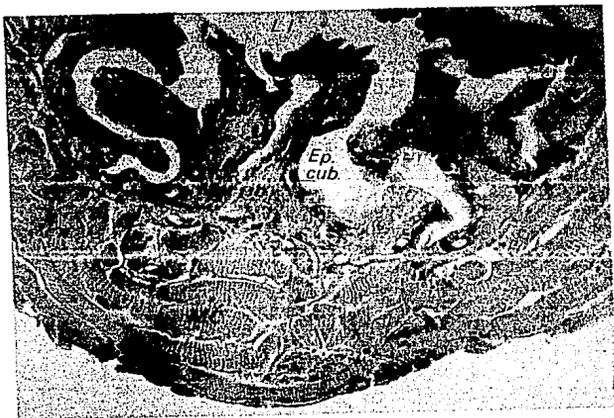


Fig. 22. Corte transversal del colon anterior de *H. tropicus*. X 200. Ep. cub. Epitelio cuboidal. L.I. Luz Intestinal. Mat. fib. Material fibrilar. M.C. Músculo Circular.

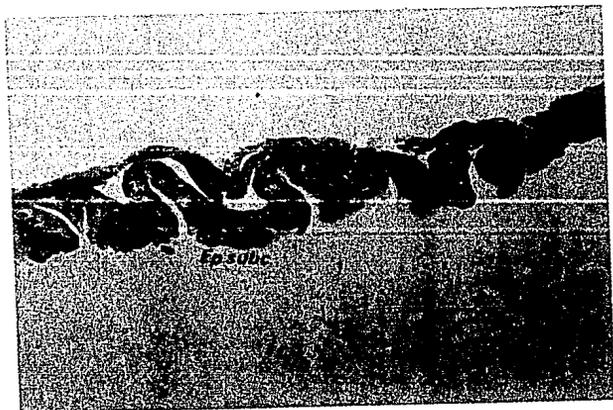


Fig. 23. Corte transversal del colon posterior de *H. tropicus*. X 200. Ep. subc. Epitelio subcilíndrico.

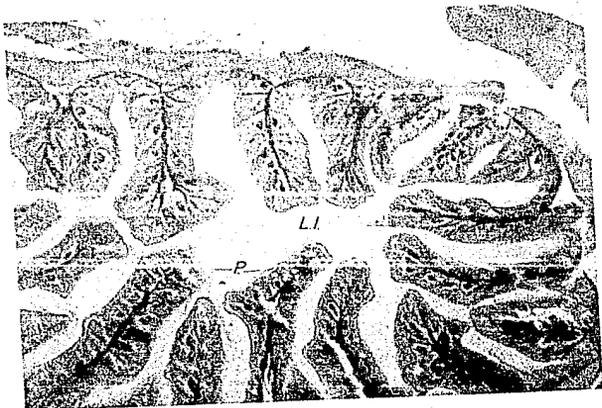


Fig. 24. Corte transversal del recto de *H. tropicus*. X 200. L.I. Luz Intestinal. P. Papilas.

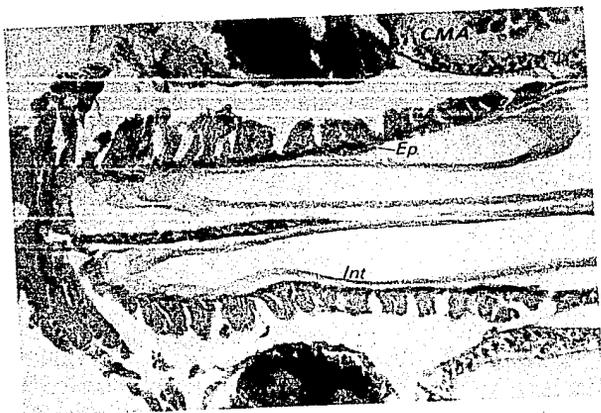


Fig. 25. Corte longitudinal del estomodeo de *Zopherus* sp. X 200. C.M.A. Ciegos del Mesenterón Anterior. Ep. Epitelio. Int. Intima.

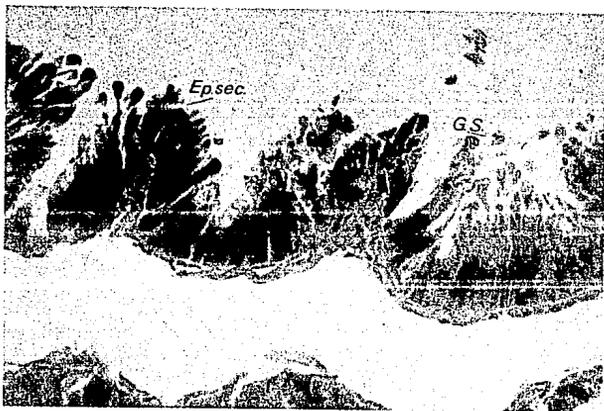


Fig. 26. Corte transversal del mesenterón de *Zopherus* sp. X 256. Ep. sec. Epitelio secretor. G.S. Gotas de Secreción.

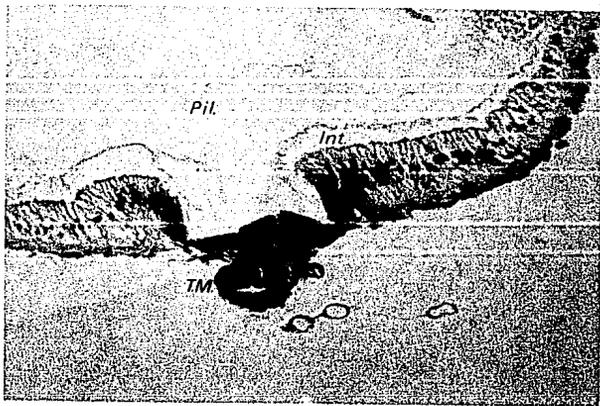


Fig.27. Corte transversal de la región pilórica de *Zopherus* sp. X 200. Int. Intima. Pil. Píloro T.M. Tubo de Malpighi.

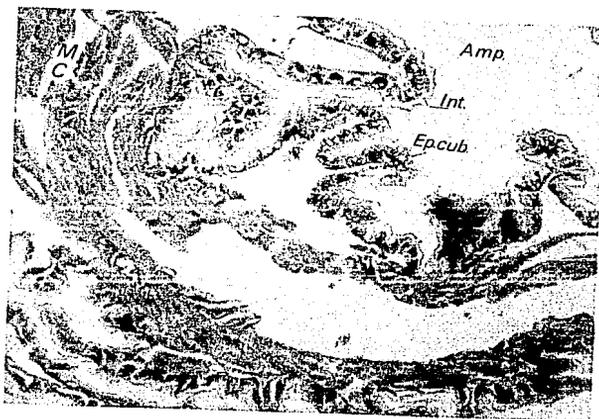


Fig. 28. Corte transversal del colon de Zopherus sp. X 200. Amp. Ampula Ep. cub. Epitelio cúbico. Int. Intima. M. C. Músculo Circular.

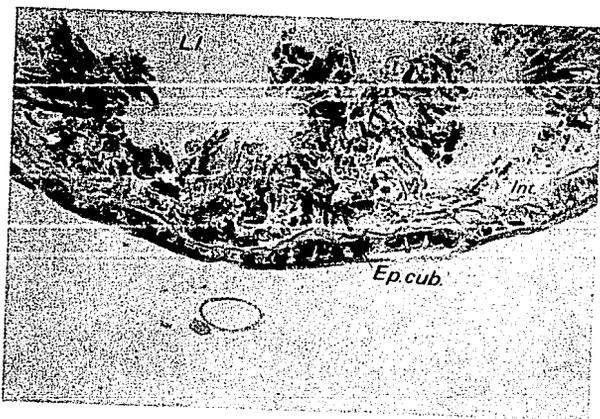


Fig. 29. Corte transversal del recto de Zopherus sp. X 200. Ep. cub. Epitelio cúbico. L. I. Luz Intestinal.

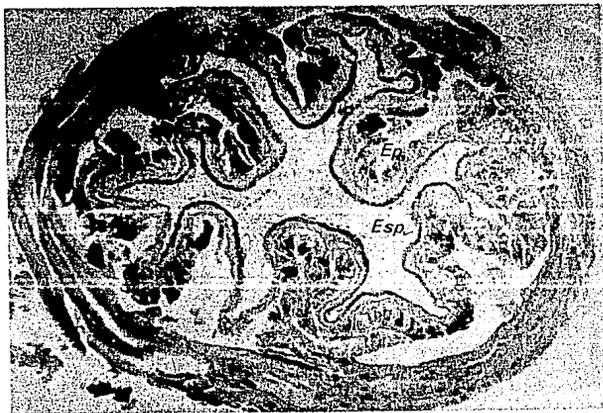


Fig. 30. Corte transversal del estomodeo de Parisolea pallida. X 200. Ep. Epitelio.
Esp. Espinas.

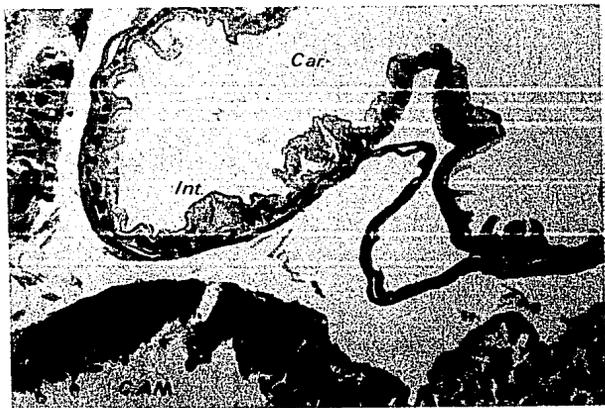


Fig. 31. Corte transversal de la unión entre mesenterón y estomodeo de P. pallida. X 200.
Car. Cardias. C.A.M. Ciego Anterior del Mesenterón.
Int. Intima.

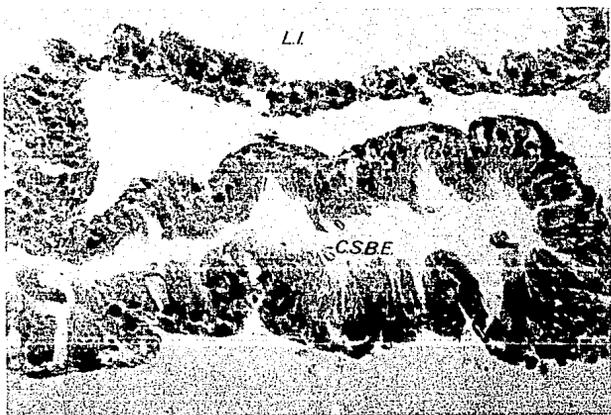


Fig. 32. Corte transversal del mesenterón de P. pallida. X 256. C.S.B.E. Células Secretoras con Borde Estriado. L.I. Luz Intestinal.



Fig. 33. Corte transversal de un ciego del mesenterón de P. pallida. X 256. Ep. sec. Epitelio secretor. N. Núcleos.

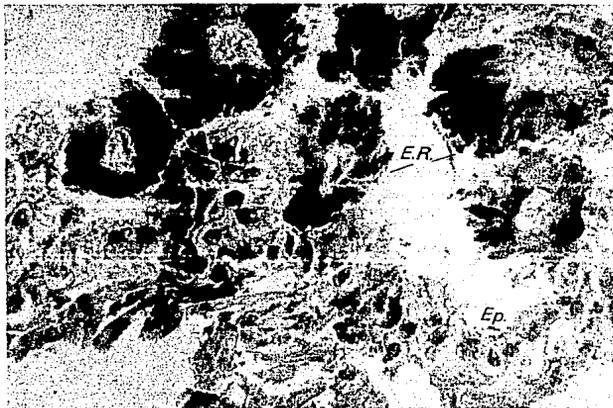


Fig. 34. Corte transversal de la cámara de fermentación de P. pallida. X 256. Ep. Epitelio. E.R. Estructuras Rosetiformes.

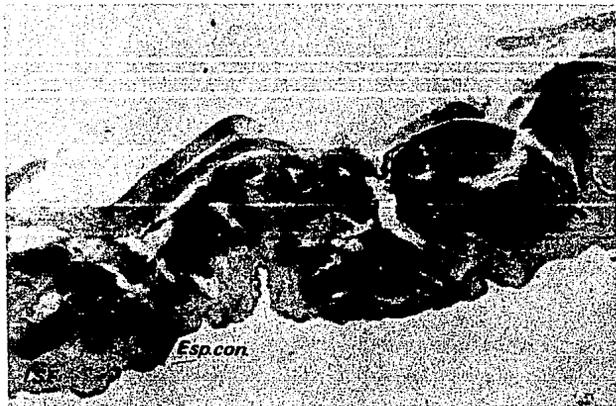


Fig. 35. Corte transversal del colon posterior de P. pallida. X 320. Esp. con. Espinas cónicas. I.P.F. Intima Primaria Fibrilar.

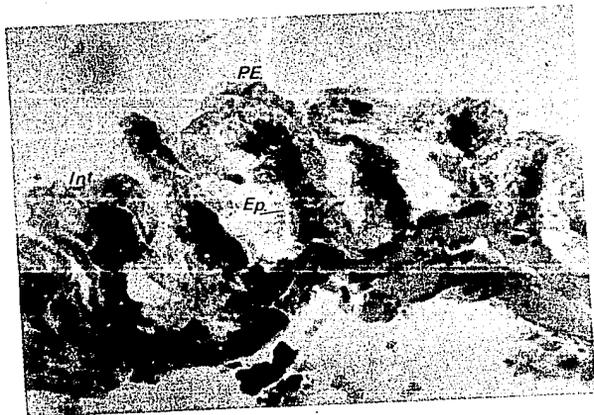


Fig. 36. Corte transversal del recto de P. pallida. X 320.

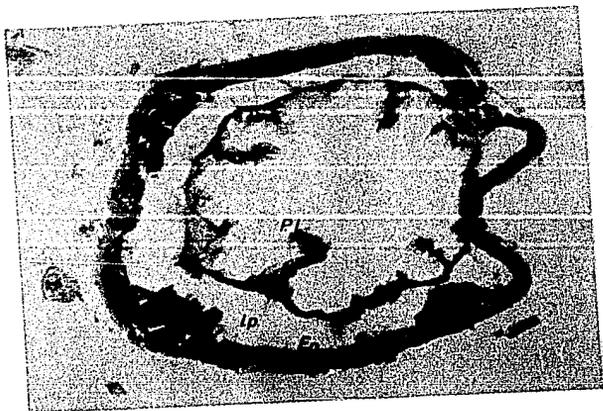


Fig. 37. Corte transversal del estomodeo de Parallelostethus sp. X 256. Ep. Epitelio. I.p. Intima primaria. P.I. Proyección de la Intima.

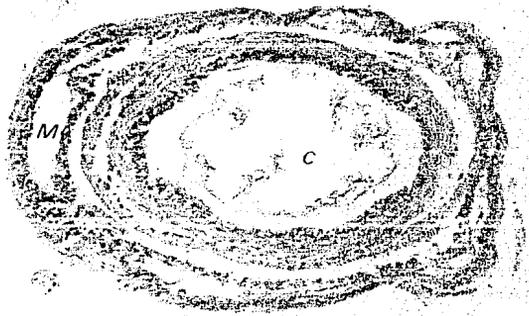


Fig. 38. Corte transversal de la región del cárdias de Parallelostethus sp. X 200.
C. Cardias. M. Mesenterón.

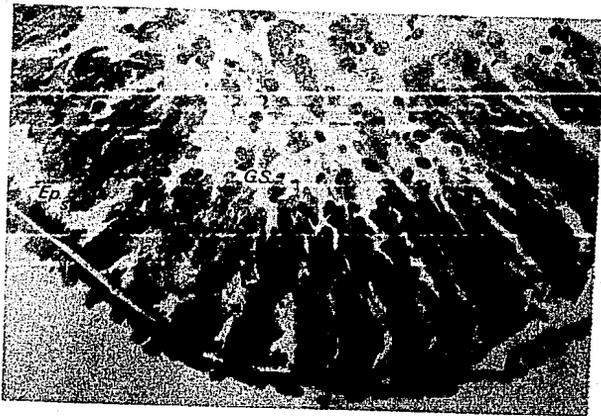


Fig. 39. Corte transversal del mesenterón de Parallelostethus sp. X 200. Ep. sec. Epitelio
secretor. G.S. Gotas de Secreción. N.R. Nido
de Regeneración.

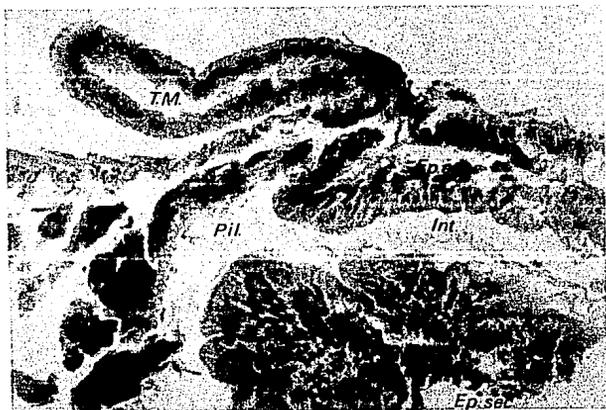


Fig. 40. Corte transversal de la válvula pilórica de Parallelostethus sp. X 200. Ep. cub. Epitelio cúbico. Ep.sec. Epitelio secretor. Int. Intima. Pil. Píloro.

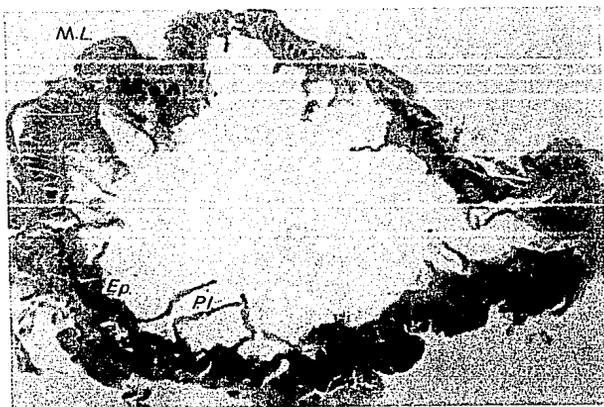


Fig. 41. Corte transversal del colon de Parallelostethus sp. X 200. Ep. Epitelio. M.L. Músculo Longitudinal. P.I. Proyecciones de la Intima.



Fig. 42. Corte transversal del recto de Parallelostethus sp. X 200. Ep. cub. Epitelio cúbico. P.E. Plegamiento Epitelial.

DISCUSION.

El aparato digestivo de las especies estudiadas presenta las tres regiones características del intestino de los insectos, la morfología externa y la histología de cada región muestran algunas modificaciones que pueden asociarse con sus diferentes hábitos alimentarios. El estomodeo o intestino anterior, con origen ectodérmico, tiene como función principal la conducción del alimento entre la boca y el mesenterón, así como la digestión parcial del alimento en algunos insectos. En las especies estudiadas, (Figs. 1-5 Est.) se observa como un conducto estrecho y recto en el que no existe una clara distinción entre la faringe y el esófago, el buche está apenas desarrollado y se presenta como un ligero abultamiento hacia el final del estomodeo, la porción terminal de éste es el proventriculo que no se observa externamente, ésta estructura se proyecta internamente en el mesenterón y se dobla sobre sí misma para continuar como parte del mesenterón anterior, la zona de unión entre éstas dos regiones recibe el nombre de válvula esofágica, válvula cárdica o región del cardias.

En términos generales, la longitud del estomodeo nunca representa más del 10% del tubo digestivo, solo en dos de las especies estudiadas alcanza éste porcentaje (ver cuadro 1). En otras especies de las mismas familias estudiadas se presenta una situación similar a la descrita, en ninguno de los casos, ya sea en larvas o en adultos, el estomodeo representa mas de 1/4 de la longitud total del aparato digestivo (Benham, 1970) (Cerambycidae); (Areekul, 1957) (Scarabaeidae); (Bigham, 1931) (Elateridae); (Patterson, 1937) (Passalidae). La histología de la

región faríngea y esofágica es muy similar, el epitelio es de tipo simple, plano a cúbico, de función estructural, y la musculatura de disposición circular predomina sobre las fibras musculares longitudinales.

En D. apterus (Fig.6); H. tropicus (Fig.15); P. pallida (Fig.30) y Zopherus sp.(Fig.25) el epitelio y la íntima están plegados, proyectándose hacia la luz del tubo, lo que denota la capacidad de expansión en ésta parte del intestino. Por el contrario Parallelostethus sp. (Fig.37) no muestra plegamientos en la región faríngea o esofágica, solo se observan algunas proyecciones arboriformes en la capa de íntima primaria. Bigham (1931) al estudiar el imago del elatérico Asaphes memnonius encuentra que el epitelio de la zona en discusión muestra plegamientos y la íntima primaria del buche está ornamentada con espinas lo que difiere marcadamente de la morfología de Parallelostethus, éstas diferencias probablemente se pueden asociar al tipo de alimentación y a los estados de desarrollo de cada especie.

Heliscus tropicus y Parisolea pallida muestran en la zona faríngea una íntima primaria ornamentada con proyecciones pequeñas y finas parecidas a espinas que desaparecen a nivel de la región del cárdias; las otras especies analizadas no presentan éste tipo de ornamentación. La ornamentación de la íntima primaria con espinas o proyecciones parece ser una característica constante en los adultos de Passalidae (Patterson, op.cit.), (Lewis, 1926), (Baker, 1968), pero no en sus estados inmaduros ya que mientras la larva de P. cornutus presenta ésta característica (Patterson, 1937), la

de Pentalobus barbatus carece de ella.

Entre los Scarabaeidae y Melolonthidae los estados inmaduros de Pleocoma y Dichelonyx muestran las espinas quitinosas referidas (Areekul, op. cit.), así como los adultos de Phanaeus (Becton, 1930), Coprophanaeus (Edmonds, 1974), Phyllophaga (Fletcher, 1930); Diplotaxis (Jones, 1940); Popillia (Swingle, 1950). Contrariamente los estados inmaduros de Lichnante, Polyphylla (Areekul, 1957) y Phyllophaga anxia (Berberet and Helms, 1972) están desprovistos de la ornamentación mencionada.

Las larvas y adultos de Cerambycidae, al igual que en las familias anteriores pueden tener espinas en la íntima primaria o carecer de ellas. En la primera condición encontramos al adulto de Tetraopes tetraophtalmus que presenta pequeñas proyecciones en la porción posterior del estomodeo y del buche (Judd, 1949). Las larvas de Acanthocinus aedilis también muestran ésta característica pero solo en la región anterior al buche (Kontkanen, 1932). Los estados inmaduros de las especies con un buche muy desarrollado se caracterizan por poseer espinas quitinosas grandes y fuertes en ésta región, como es el caso de Macrotoma palmata (Mansour and Mansour-Beck, 1934), Stromatium barbatum (Semenova y Danilevsky, 1977). La ausencia de espinas quitinosas se ha observado en las larvas de Distenia gracilis, Leptura dubia y Saperda scalaris (Semenova y Danilevsky, op. cit.). En la familia Tenebrionidae el adulto de Meracantha contracta presenta pequeñas espinas quitinosas en toda la íntima del estomodeo (Miller, 1931), mientras que la larva de Tribolium castaneum solo posee espinas de tipo ancho y corto en la región

esofágica (Ameen and Rahman,1973). La presencia de espinas en la íntima primaria de Elateridae solo se ha referido en el adulto de Asaphes memnonius que muestra escasas proyecciones largas solamente en la porción del buche (Bigham,1931).

En términos generales las espinas o proyecciones de la íntima primaria del estomodeo son una característica muy variable en las familias estudiadas y su localización está restringida ya sea a la zona de la faringe o del esófago.

La función de éstas estructuras no es clara salvo cuando el buche y proventrículo están muy desarrollados y tienen asociadas espinas fuertes y gruesas que actúan como un mecanismo triturador de alimentos, como es el caso de algunos Cerambicidos (Semenova y Danilevsky, 1977), (Mansour and Mansour-Beck,1934).

Posteriormente al esófago se localiza el buche, ésta estructura se encuentra pobremente desarrollada en las especies estudiadas e histológicamente es similar a la región precedente; inmediatamente después del buche se encuentra el proventrículo, donde se localiza la válvula esofágica cuya función es regular el paso del alimento hacia el mesenterón, así como evitar el regreso del mismo. Para realizar éste proceso, la capa de íntima que recubre al estomodeo en su porción final forma fuertes pliegues que reducen el espacio libre del intestino, éstos pliegues pueden llegar a sobreponerse de manera similar a las laminillas de un diafragma fotográfico, cuando la capa de músculos circulares se contrae, cerrando de ésta manera, el paso entre el estomodeo y el mesenterón. La histología de ésta zona se caracteriza por un aumento de espesor en las fibras musculares de disposición

circular y el estrato epitelial se encuentra fuertemente plegado junto con las capas de íntima, posteriormente, en dirección del mesenterón, el epitelio cambia gradualmente de tipo simple plano o cúbico, a un epitelio monoestratificado con células alargadas de tipo columnar y de función secretora, la capa de íntima desaparece gradualmente de tal manera que en el mesenterón el estrato epitelial carece por completo de ésta estructura quitinosa (Fig.7;Fig.16; Fig.25; Fig.31).

El patrón de plegamiento del epitelio y la íntima, descrito para la región de la válvula esofágica, es similar en todas las especies estudiadas, menos en Parallelostethus sp.; en ésta especie la íntima secundaria es muy gruesa (Fig.38) y probablemente contribuye a evitar el paso de alimento, junto con las proyecciones arboriformes de la íntima primaria, de tal manera, que al contraerse la capa de músculo circular las proyecciones descritas se entrelazan y se cierre por completo el paso entre estomodeo y mesenterón.

El tipo de válvula esofágica en otros elatéridos, como en el adulto de Asaphes memnonius (Bigham,1931), es más parecido al de las otras especies que al de Parallelostethus.

En las otras larvas estudiadas la válvula cárdica es muy similar a la encontrada en especies afines (Patterson,1937); (Judd,1949); (Areekul, 1957) y en ninguno de los ejemplares se encontraron estructuras quitinosas que se correlacionen con funciones de trituración o masticación.

Mesenterón.-

El mesenterón, de origen endodérmico, tiene entre sus principales funciones la digestión y absorción del alimento. En

las especies estudiadas se observa una considerable variación en su apariencia externa y tamaño (Tabla 1).

Al consultar la tabla 1 se observa que al mesenterón de D. apterus corresponde el mayor porcentaje de la longitud total del tubo digestivo de las cinco especies consideradas. Externamente el intestino medio de la especie en cuestión no presenta ningún tipo de divertículo o micetosomas como ocurre en otras especies (Dajoz, 1980), (Semenova y Danilevsky, 1977).

La notable diferenciación externa en dos zonas no se correlaciona con algún tipo de cambio en la histología, ya que el estrato celular es uniforme en toda la longitud del mesenterón; éstas características sugieren que en ésta porción del intestino ocurre la digestión y asimilación del alimento. Las imágenes de las células secretoras sugieren un tipo de secreción merócrina, lo que probablemente se relacione con la baja cantidad de nidos de regeneración, ya que las células no serían sustituidas con mucha frecuencia.

Aun cuando no se realizaron pruebas específicas para detectar enzimas, es posible suponer la presencia de algún tipo de celulasa, basándose en las evidencias encontradas en otras especies que habitan y se alimentan en condiciones similares a D. apterus, como es el caso de Macrotoma palmata, Cerambyx cerdo e Hylotrupes bajulus que secretan celulasas en ausencia de microorganismos (Mansour and Mansour-Beck, 1934); además se ha aislado del epitelio mesentérico de Phoracantha semipunctata una celulasa (endo 1-B-4-glucanasa) y se ha demostrado la incapacidad de algunas levaduras para la degradación de celulosa (Chararas y

Chipoulet, 1983).

Estos hechos apoyan la posibilidad de síntesis de celulasas en el epitelio mesentérico de la especie en cuestión, así mismo la gran longitud del mesenterón puede ser una evidencia de que el alimento transite lentamente y permanezca mucho tiempo en ésta porción; como ocurre en la larva de Ergates faber en donde el alimento tarda 48 horas en recorrer todo el intestino (Chararas, 1981). Sin embargo, no se puede afirmar categóricamente que exista producción de celulasas en la especie estudiada.

El mesenterón de Parisolea pallida se caracteriza por presentar tres anillos de ciegos gástricos en posición anterior, media y posterior, que varían ligeramente de tamaño. De las cinco especies consideradas ésta es la única que muestra éste tipo de estructuras. La longitud del mesenterón representa el 43% de la longitud total del tubo digestivo (Cuadro 1), no obstante, los ciegos gástricos aumentan la superficie total de la región, ésta adaptación permite una disminución de la longitud del tubo. Esta tendencia se ha observado en las familias Scarabaeidae y Melolonthidae, donde a una mayor longitud del aparato digestivo corresponde menor número de ciegos y el aumento en la cantidad de ciegos gástricos coincide con una mayor especialización (Rapp, 1947), (Areekul, 1957). El epitelio del intestino medio y de los ciegos gástricos está especializado en la secreción y la absorción, el tipo de secreción es holócrino al parecer. Algunas células en ambas regiones muestran un borde estriado y se sitúan entre otras que se observan en fase de secreción.

La función atribuida al mesenterón en otros representantes de ésta familia, como Oryctes, es la absorción de algunas

substancias y la elaboración de enzimas digestivas, las células de los ciegos poseen diferentes funciones, en los ciegos anteriores se elaboran substancias, en los medios y posteriores se regula el intercambio iónico y se secreta potasio (Bayon,1981). En la larva estudiada es probable que ocurran procesos similares ya que la histología es similar a la de los estados inmaduros de Oryctes nasicornis. El mesenterón de H. tropicus representa el 64% de la longitud total del aparato digestivo (Cuadro 1); la morfología externa de ésta región es similar a la de P. barbatus (Baker,1968) y a la de Passalus cornutus (Patterson,1937). Consiste de un tubo recto que externamente presenta dos divertículos como única diferenciación, uno se localiza en la porción anterior dorsal y el otro en el último tercio cerca de la región pilórica, en posición ventral, también es notable una gran cantidad de máculas pequeñas de color blanquecino (Fig.4 Mes), éstas corresponden a zonas de epitelio con gran cantidad de nidos de regeneración. Histológicamente, los divertículos no muestran diferencia alguna con el resto del epitelio; éste es de tipo secretor holócrino, las células que lo forman se observan en diferentes momentos de "maduración", las células "maduras" tienen su extremo apical globoso y son de mayor tamaño que las "inmaduras", éstas son más pequeñas y el citoplasma distal se observa poco vacuolado, al lado de ellas se aprecian algunos espacios que se corresponden con los nidos de regeneración (Fig.18); ésta distribución sugiere que las células pasan por varios estados de "maduración", durante los cuales las células aumentan de tamaño hasta que secretan su

contenido y probablemente se desintegran.

La forma de los nidos de regeneración se parece a los observados en Parallellothetus y otras larvas de Elateridae, en las que se ha sugerido que el reemplazo celular ocurre con poca frecuencia y en cada ocasión se sustituye una gran porción del epitelio (Semenova, 1976); éste mismo fenómeno parece ocurrir en las larvas de H. tropicus, sin embargo hasta el momento no se puede decir si la secreción es continua o no.

La función del epitelio mesentérico es claramente secretora y de absorción, el último proceso lo realizan algunas células con borde estriado y es probable que las secretoras también participen, pero en menor proporción.

De las especies estudiadas, H. tropicus es la que presenta mayor número de nidos de regeneración y la única en donde éstos sobresalen de la cubierta muscular, lo que le confiere un aspecto papilar al mesenterón.

La larva de Zopherus sp. presenta la menor longitud del mesenterón en las cinco larvas estudiadas (Cuadro 1); la diferenciación principal del intestino medio consiste en nueve pequeños divertículos anteriores, cuya histología es similar a la del resto del mesenterón, y consiste en células secretoras alargadas, la luz de éstos divertículos se observa llena de gotas de secreción. Las células de la región media es casi seguro que tienen función secretora de tipo merócrino (Fig. 26). También se encuentran células más cortas con borde estriado que probablemente se encarguen de la absorción de nutrientes.

En ésta especie los nidos de regeneración son muy escasos y se localizan entre el epitelio secretor, ésta condición es muy

parecida a la encontrada en la larva de D. apterus y en la larva de Tribolium castaneum (Ameen and Rahaman, 1973).

En el inicio del mesenterón, exactamente donde la pared del intestino se dobla anteriormente para formar los divertículos, se localiza un grupo de células alargadas con citoplasma hialino que al parecer son las responsables de la secreción de la membrana peritrófica, ésta apenas se percibe como una capa membranosa que no se tiñe (Fig.25). En otras partes del mesenterón no se observa, probablemente por el tratamiento previo a la inclusión de la pieza.

Por los datos antes señalados, la función principal de ésta porción del intestino es la digestión del alimento y la absorción de algunos de los productos resultantes.

El intestino medio de Parallelostethus sp. representa el 50.8% de la longitud total del tubo digestivo (Cuadro 1), externamente no presenta ninguna diferenciación como ciegos o divertículos. El epitelio está formado por células secretoras, cuyo tipo de secreción parece ser holócrino; como se indicó con anterioridad las células se encuentran formando grupos, y bajo cada uno se ubica un nido de regeneración, ésta disposición es muy similar a la encontrada en las larvas estudiadas por Semenova (1976), quien sugiere que las células "jóvenes" que van a reemplazar a las destruidas tienen en principio una función de absorción y posteriormente se vuelven secretoras; en la larva estudiada parece ocurrir un fenómeno idéntico. En comparación con las otras especies, el mesenterón de Parallelostethus tiene semejanza con el de H. tropicus en el tipo de nidos de regeneración.

La membrana peritrófica no se observó en las especies estudiadas, probablemente por el tratamiento previo a la inclusión de las piezas en algunos casos y también debido a la presencia de restos de alimento en algunos ejemplares lo que impide detectar ésta membrana.

Proctodeo.-

La región final del intestino se inicia en el punto de unión de los tubos de Malpighi y finaliza en el ano, la función de ésta porción varía un tanto según el tipo de alimentación y hábitat del insecto. En general, a éste nivel se lleva a cabo la reabsorción de agua y de iones inorgánicos.

Derobruchus apterus presenta un intestino posterior dividido en tres regiones, como se indicó con anterioridad, representa el 31.3% de la longitud total del aparato digestivo (Cuadro 1). Esta especie posee seis tubos de Malpighi al igual que las larvas de Prionus laticollis (Benham, 1970); Acanthocinus aedilis (Kontkanen, 1932); Ergates faber (Chararas, 1981) y las especies estudiadas por Semenova y Danilevsky (1977); pero a diferencia de todas ellas los tubos de Malpighi no forman un complejo criptonefridial con el proctodeo.

La histología de cada una de las regiones que conforman al intestino posterior, sugiere una diferenciación funcional, así se observa que el colon está resguardado por un par de válvulas, anteriormente por la válvula pilórica y posteriormente por una notable disminución del diámetro intestinal que señala el inicio del recto y funciona como un esfínter. El colon proximal muestra elaboradas proyecciones de la íntima que retienen las partículas de alimento y probablemente pueden llegar a sustentar bacterias

(Fig.11), en el colon distal la cubierta quitinosa es tenue y las células muestran un citoplasma hialino (Fig,12), por éstas características, es probable que se lleven a cabo procesos de absorción de pequeñas moléculas y iones, por medio de la retención temporal del alimento que pasa hacia el recto poco a poco. Posteriormente el ingreso al recto ocurre por un canal angosto, que seguramente regula el vaciado del colon. La región terminal del recto conduce los desechos al exterior y probablemente reabsorbe agua. Semenova y Danilevsky (1977) sugieren que el proctodeo largo y plegado es una adaptación al medio seco, que es característica de las especies que se desarrollan en madera con muy bajo contenido de humedad.

El intestino posterior de Parisolea pallida representa el 47.8 % de la longitud del intestino; de las cinco especies estudiadas ocupa el segundo lugar con respecto a longitud del intestino posterior. Externamente se diferencian tres regiones que histológicamente también difieren como ya se mencionó en la sección de resultados, éstas divisiones son el píloro, el colon y el recto, resultando el colon la estructura mas sobresaliente de las tres.

En el píloro se unen por separado cuatro tubos de Malpighi, la forma de unión varía en relación con otras larvas de la familia Melolonthidae como Phyllophaga anxia (Berberet and Helms, 1972); Polyphylla (Areekul, 1957) y Oryctes (Gressitt en Areekul, op.cit.), en donde dos de los tubos se unen conjuntamente al intestino. Otras especies de Lamellicornia como el adulto de Diplotaxis liberta (Jones, 1940), el adulto de Phyllophaga

gracilis (Fletcher, 1930), el adulto de Coprophanæus lancifer (Edmonds, 1974) y las larvas de Pleocoma, Dichelonyx y Lichnante (Areekul, op.cit.) también tienen cuatro tubos de Malpighi.

En el inicio del colon se presentan células cuboidales cubiertas con íntima, que en conjunto forman pliegues dirigidos hacia la luz del tubo, de tal manera que constituyen una válvula previa a la entrada de la cámara de fermentación. La cámara de fermentación constituye la zona más especializada del proctodeo, su histología es similar a la del colon en cuanto al tipo celular, pero la íntima forma unas estructuras "rosetiformes" (Fig.34), cuyo eje es celular y los filamentos son de naturaleza quitinosa, todo el interior de la estructura se encuentra revestido con éstas proyecciones, su función es la retención de partículas alimenticias; asociados a los filamentos, existen grandes cantidades de bacterias que al parecer tienen una fuerte actividad fermentativa y probablemente tengan la capacidad de degradar celulosa (Bayon, 1980), (Avila, com.pers.).

En la cámara de fermentación de Oryctes se ha observado que el alimento permanece mayor tiempo que en las restantes, aquí se mezcla y ocurre la absorción de pequeñas moléculas orgánicas (Bayon, 1971, 1981).

Histológicamente la estructura de ésta cámara es similar a la descrita en otras especies, como en las larvas de Polyphylla y Dichelonyx (Areekul, 1957), la larva y el adulto de Phyllophaga anxia (Berberet and Helms, 1972), el adulto de Diplotaxis liberta (Jones, 1940), el adulto de Phyllophaga gracilis (Fletcher, 1930) y las larvas de Potosia, Melolontha y Phyllopertha (Bayon, op.cit.). En la región subsiguiente a la cámara de fermentación, denominada

colon posterior, la íntima se encuentra ornamentada con espinas cónicas que se asemejan mucho a las encontradas en la misma porción del intestino de Oryctes nasicornis por Bayon (1971), quien las denomina sedas articuladas y las considera como receptores encargados de regular el tránsito intestinal; en la especie estudiada es probable que la función sea la misma.

Finalmente en la histología del recto, destaca el plegamiento del epitelio y la presencia de algunas zonas con gran cantidad de tejido conectivo, éstas características y las de la región precedente indican una probable reabsorción de agua del alimento como ocurre en la larva de Oryctes nasicornis (Bayon, *op.cit.*).

El intestino posterior de H. tropicus es el más pequeño de las cinco especies estudiadas, representa solo el 24.7 % de la longitud total del intestino (Cuadro 1).

Externamente son evidentes dos regiones, el colon y el recto, previamente a éstas en la región pilórica se unen separadamente cuatro tubos de Malpighi; histológicamente a nivel de la válvula pilórica destaca el gran espacio relleno de material fibrilar bajo el epitelio; desde el punto de vista funcional, es posible que esté relacionado con una activa reabsorción de agua.

Inmediatamente después de la válvula pilórica (Fig.21), el diámetro intestinal aumenta y es notable el grosor de la cubierta muscular, el cambio de epitelio y la presencia de íntima ornamentada con pequeñas espinas, semejantes a las observadas en P. barbatus (Baker, 1968), cuya función probable es evitar el regreso del alimento y detener algunas partículas del mismo. Posteriormente a la región pilórica se localiza el colon, ésta

parte del proctodeo se ha dividido en anterior y posterior, con base en su histología. La región del colon anterior (Fig.22) muestra la estructura típica de una válvula o esfínter en donde destaca una gruesa cubierta muscular y un epitelio fuertemente plegado que casi oblitera la luz del tubo, probablemente el tránsito del alimento en ésta región sea lento y gradual, asimismo las características del epitelio denotan que tal vez ocurre absorción de algunas sustancias. La función valvular de ésta porción probablemente evite el regreso del alimento, una vez que éste se encuentra en el tramo colon posterior-recto y permite que el contenido intestinal se retenga por algún tiempo en la zona anterior al colon. En el colon posterior y el recto la histología cambia como se señaló en los resultados y en ésta última región el plegamiento del epitelio asociado al tipo celular, forma la estructura conocida como glándula rectal.

Las glándulas rectales son estructuras encargadas de reabsorber agua del alimento y han sido estudiadas con detalle en Periplaneta, Schistocerca y Calliphora (Ramsay, 1971).

La histología de la zona en discusión es notablemente diferente a la encontrada en el adulto y la larva de Pentalobus barbatus (Baker, 1968).

El proctodeo de Zopherus sp. es el mas largo de las especies estudiadas, representa el 58.6% de la longitud total del aparato digestivo, externamente se diferencia el colon, dividido en anterior y posterior, y el recto. En el inicio del proctodeo se localizan seis tubos de Malpighi que se insertan separadamente al intestino. El mismo número de tubos de Malpighi se ha encontrado en la larva de T. castaneum (Ameen and Rahaman, 1973) y el adulto

de Meracantha contracta (Miller, 1931). La histología observada en la válvula pilórica cambia hacia el colon, en ésta porción se presenta un juego de válvulas o esfínteres que delimitan cada una de las ampollas del colon anterior, la función probable de éstas estructuras es la retención del alimento para extraer agua y algunas otras sustancias. Cabe destacar que la íntima de éstas regiones no muestra ningún tipo de proyecciones que pudiera asociarse a la retención de partículas alimenticias. El colon posterior y el recto mantienen el mismo tipo de epitelio que la región precedente, por lo que resulta probable que aquí continúen los procesos de absorción. A diferencia de la larva de T. castaneum y el adulto de M. contracta que tienen un complejo criptonefridial en el recto (Ameen and Rahaman, 1973), (Miller, 1931), la especie estudiada no lo presenta. El proctodeo de Parallellostethus sp. representa el 39.1% del total del aparato digestivo. El intestino posterior comienza con la válvula pilórica donde desembocan separadamente cuatro tubos de Malpighi; posteriormente se distinguen tres regiones que son el ileon, el colon y el recto; histológicamente se aprecian claras diferencias de epitelio entre las dos últimas. El colon presenta gran cantidad de proyecciones redondeadas entre las que se deslizan los tubos de Malpighi (Fig. 2B), sin embargo ésta disposición no forma un complejo criptonefridial, ya que al observar la histología de ésta región no se aprecia ninguna unión entre los tubos de Malpighi y el intestino. Sin embargo, es probable que exista alguna relación fisiológica entre ambos. El tipo celular de ésta zona parece indicar que probablemente ocurre absorción de sustancias; las proyecciones redondeadas

están formadas por el mismo tipo de epitelio, únicamente la longitud de las células es un poco menor en éstos puntos. Los pliegues vermiformes de la íntima son muy similares a los observados al nivel del estomodeo y su función es desconocida. En el recto se observa una disposición epitelial que recuerda la estructura de las glándulas rectales en Heliscus, probablemente en ésta región se realice la reabsorción de agua, pero no a través del mecanismo de glándula rectal.

Como se indicó en un principio las larvas objeto de este trabajo son saproxilófagas, específicamente las larvas de D. apterus, H. tropicus y Zopherus sp. se les considera xilófagas, mientras que P. pallida es saproxilófaga y Parallelostethus es depredador.

La presencia de éstas larvas en los troncos caídos depende del grado de descomposición de la madera. Siguiendo el criterio de (Dajoz, 1978) en los árboles caídos se distinguen por lo general entre cuatro y cinco estados sucesionales con faunas características para cada uno, de ésta forma la especie estudiada de Cerambycidae se encontró en el duramen de troncos de Quercus sartorii en el segundo estado de descomposición. Las larvas de H. tropicus y Zopherus se localizaron tanto en troncos de Quercus sartorii y Liquidambar styraciflua, en un tercero o cuarto estado de descomposición, alojándose en la zona de la álbura. Las larvas de Parallelostethus se encontraron en troncos similares al anterior y la especie de melolóntido se presentó siempre en la parte inferior y más húmeda de los troncos de Q. sartorii, en los últimos estados de descomposición. El establecimiento de las especies en diferentes momentos del ciclo de degradación de los troncos responde básicamente a la disponibilidad de los

nutrientes esenciales para el desarrollo de los estados inmaduros; ya que ha sido comprobado por diversos autores que la cantidad y disponibilidad de algunas macromoléculas, como los azúcares, varía con el grado de descomposición de la madera. Generalmente conforme la degradación avanza, la cantidad de celulosa, pentosa y lignina disminuye, y la solubilidad de la madera aumenta. Las causas de éstos fenómenos son la acción conjugada de la actividad de los insectos y microorganismos sobre la madera (Dajoz, op.cit.). Las modificaciones mencionadas son, como se indicó, el resultado de la actividad alimentaria de los insectos, que a su vez depende de su capacidad mecánica (fuerza mandibular) y digestiva (equipo enzimático, adaptaciones morfológicas), para aprovechar el recurso. Cada una de las especies consideradas presenta un tipo diferente de adaptación en su aparato digestivo, D. apterus tiene un mesenterón muy largo, carece de estructuras especializadas para alojar simbioses y es muy posible que el epitelio mesentérico produzca celulasas o hemicelulasas, como en Derobrachus brunneus donde se ha detectado actividad celolítica (Savely, 1939); en otros cerambícidos también se ha probado la presencia de celulasas producidas por el organismo (Chararas, 1980, 1981). La estructura del proctodeo está especializada en reabsorber agua, pero también es posible que exista una incipiente asociación con bacterias celolíticas, sin embargo, hasta el momento no se han realizado estudios sobre el particular.

Los datos anteriores junto con las condiciones de la madera en que se le ha encontrado permiten suponer que la calidad del

alimento ingerido por D. apterus es pobre, lo que puede contribuir a que su ciclo de vida sea muy largo. En Hylotrupes bajulus se ha observado una correlación directa entre el desarrollo de la larva y la cantidad de proteínas en la dieta (Dajoz, 1980); en el cerambícido estudiado el ciclo de vida dura aproximadamente entre tres y cuatro años (Terrón, com.pers.), y es el más largo de las especies analizadas.

La larva de Heliscus tropicus presenta un mesenterón con gran cantidad de nidos de regeneración, posee dos divertículos de función incierta y en el recto se localizan glándulas rectales; estas características sugieren que existe una gran actividad de recambio en el epitelio mesentérico, lo que conduce a pensar en una alta tasa de actividad metabólica y por tanto permite suponer que la calidad del alimento es elevada. En condiciones de laboratorio se ha observado que las larvas alimentadas con madera del tronco donde se encontraban, aun cuando ésta estuviera finamente molida, tienen una tasa de mortalidad alta y su desarrollo llega a retardarse hasta seis meses, mientras que las larvas alimentadas con las excretas de adultos de su propia especie o de otra mezcladas con el aserrín de las galerías se desarrollan normalmente (Castillo, M.L., com.pers.). Además, el ciclo de vida de ésta especie, de huevo a adulto, se realiza en 120 días (Valenzuela, 1986), por lo cual es el más corto de las especies estudiadas. Es posible suponer que el alimento ingerido por las larvas de H. tropicus sea enriquecido al pasar por el intestino del adulto, o bien ocurre una predigestión del mismo que facilita su digestión y asimilación.

La presencia de glándulas rectales evidencia un aprovechamiento

máximo del contenido de agua del alimento y a la vez la retención de otros metabolitos asociados al transporte del agua.

Parisolca pallida muestra dos características de enorme importancia adaptativa que son los ciegos gástricos y la cámara de fermentación, la primera le permite aumentar la superficie de absorción, y la segunda es una estructura altamente especializada para alojar simbioses, éstos le aportan una parte importante del suministro de nutrientes esenciales. Por las características señaladas, se puede pensar que el crecimiento de ésta especie no está limitado por factores nutricionales y su ciclo de vida tiene una duración de aproximadamente dos años. (Morón, M.A., 1983).

El intestino de Zopherus sp. se caracteriza por un proctodeo muy largo, como ya se indicó, que junto con la estructura del mesenterón permiten suponer que el tránsito intestinal es lento y la absorción de nutrientes se lleva a cabo tanto en el mesenterón como en la porción anterior del proctodeo. Sin embargo no existen datos de tipo fisiológico o ultraestructural acerca del intestino de ésta especie u otra afín. Algunas observaciones realizadas por el autor pueden apoyar la idea de que el proctodeo tenga particular importancia en el equilibrio hídrico, ya que se han encontrado larvas de ésta especie en troncos con gran cantidad de agua y en las últimas fases del proceso de degradación.

La duración del ciclo de vida de las especies de Zopherus es desconocida.

La larva de Parallelostethus sp. presenta características distintivas de las demás, atribuibles a un régimen alimentario

basado en tejidos animales vivos; cabe mencionar que no se han realizado estudios detallados sobre el intestino de los miembros de ésta familia, por lo que no se dispone de información de tipo fisiológico. La duración de su ciclo vital se desconoce.

CONCLUSIONES.

De los datos expuestos con anterioridad podemos decir que, las cinco especies estudiadas muestran diferentes adaptaciones para el consumo de madera en proceso de descomposición, que en terminos generales se considera poco nutritiva con 0.24 a 0.47 % de nitrógeno orgánico (Kelner-Pillaut, 1967), éstas son:

- La presencia de un intestino medio muy largo para aumentar la superficie de absorción en Derobrachus apterus.
- La presencia de ciegos gástricos que aumentan la superficie de absorción y una estructura especializada para el alojamiento de simbioses, consistente en la cámara de fermentación, característica de Parisolea pallida.
- Un intestino posterior muy desarrollado y especializado en Zopherus sp.

Las características histológicas encontradas en la larva de Parallelostethus sp. no difieren substancialmente de las especies saproxilófagas.

El mayor grado de especialización entre las especies estudiadas lo encontramos en Parisolea pallida y Heliscus tropicus, mientras que Derobrachus apterus y Zopherus sp. son los menos especializados.

Finalmente se considera que es necesaria una mayor investigación de la biología de cada una de las especies estudiadas, así como de de los procesos fisiológicos y bioquímicos de la alimentación.

LITERATURA CONSULTADA.

- AMEEN, M and RAHAMAN, M. 1973. Larval and Adult Digestive Tracts of Tribolium castaneum (Herbst) (Coleoptera: Tenebrionidae). Int. J. Insect Morphol. & Embriol. 2 (2):137-152.
- AREEKUL, S. 1957. The Comparative Larval Anatomy of Several Genera of Scarabaeidae. Ann. Ent. Soc. Am. Vol. 50: 562-577.
- BAKER, W. 1968. The Gross Structure and Histology of the Adult and Larval Gut of Pentalobus barbatus (Coleoptera: Passalidae). Can. Ent. 100: 1080-1090.
- BALFOUR-BROWN, F. 1944. The Proventriculus of the Coleoptera (Adephaga) and other Insects-A study in Evolution. J. Roy. Microscop. Soc. 64: 68-117.
- BAYON, C. 1971. La Cuticule Proctodéale de la Larve D Oryctes nasicornis L. (Coléoptères Scarabéides). Etude Au Microscope Electronique a Balayage. Jour. de Microscop. Vol. 11, no. 3: 353-370.
- BAYON, C. 1980. Transit des Aliments et Fermentations Continues dans le tube digestif d'une larve xylophage d'insecte: Oryctes nasicornis (Coleoptera: Scarabaeidae). C. R. Acad. Sc. Paris, t. 290 Série D: 1145-1148.
- BAYON, C. 1981. Ultrastructure de Lepithelium intestinal et Flore Parietal Chez la Larve Xylophage D Oryctes nasicornis L. (Coleoptera: Scarabaeidae). Int. J. Insect Morphol. & Embriol., Vol. 10, no. 5/6: 359-371.
- BENHAM, G. 1970. Gross Morphology and Transformation of the Digestive Tract of Prionus laticollis (Coleoptera: Cerambycidae). Ann. Ent. Soc. Amer. Vol. 63 (5): 1413-1419.
- BERBERET, R. and HELMS, T. 1972. Comparative Anatomy and Histology of Selected Systems in Larval and Adult Phyllophaga anxia (Coleoptera: Scarabaeidae). Ann. Ent. Soc. Amer. Vol. 65 (5): 1026-1053.
- BIGHAM, J. 1931. The Alimentary Canal of Asaphes memnonius Hbst. Ohio J. Sci. Vol. 31 no. 5: 386-395.
- CHAPMAN, R. 1978. The Insects-Structure and Function-. Hodder and Stoughton. London, G.B. 819 p.
- CHARARAS, C. 1980. Ecophysiologie Des Insectes Parasites Des Forêts. Edité par L'Auteur. Paris, France. 297 p.
- CHARARAS, C. 1981. Etude du Comportement Nutritionnel et de la Digestion chez Certains Cerambycidae Xylophages. Marer. Org. 16, (3,4): 207-264.

- CHARARAS, C. et PIGNAL, M. 1981. Etude du Role de Deux Levures isolées dans le Tube Digestif de Phoracantha semipunctata, Coléoptera Cerambycidae Xylophage Spécifique des Eucalyptus. C. R. Acad. Sci. Paris, t. 292, no. 1 Série III:109-112.
- CHARARAS, C. et CHIPOULET, J. 1983. Studies on the Digestion of Cellulose by the larva of the Eucalyptus borer, Phoracantha semipunctata (Coleoptera: Cerambycidae). Aust. J. Biol. Sci., Vol. 36:223-233.
- CHEUNG, W. and LOW, K. 1975. Ultrastructural and Functional Differentiation of the Midgut of the Sugar Cane Beetle, Protaetia acuminata (F.) (Coleoptera: Cetoniidae). Int. J. Insect Morphol. & Embriol. 4 (4): 349-361.
- DAJOZ, R. 1970. Quelques Caracteres Morphologiques et Anatomiques de la Larve D Ergates faber (Col. Cerambycidae). Ann. Soc. Ent. Fr. (N.S.), 6 (2): 417-423.
- DAJOZ, R. 1978. Los Insectos Xilófagos y su Papel en la Degradación de la Madera Muerta. EN: Ecología Forestal. P. Pesson (Ed.). Mundiprensa. Madrid, España. pp. 267-315.
- DAJOZ, R. 1980. Ecologie des Insectes Forestiers. Gauthier-Villars. Paris, France. 489 p.
- EDMONDS, W. 1974. Internal Anatomy of Coprophanaeus lancifer (L.) (Coleoptera: Scarabaeidae). Int. J. Insect Morphol. & Embriol. 3 (2): 257-272.
- FLETCHER, F. 1930. The Alimentary Canal of Phyllophaga gracilis Burm. Ohio J. Sci. 30 (2): 109-117.
- GAUTIER, J. 1966. Contribution a L Etude Histochimique de L Appareil Digestif de Rhagium bifasciatum (Col. Cerambycidae). Ann. Soc. Ent. Fr. (n. s.), II (2): 457-467.
- GRAHAM, S. 1925. The Felled Tree Trunk as an Ecological Unit. Ecology Vol. VI, no. 4: 397-411.
- HOWDEN, H. and VOGT, G. 1951. Insect Communities of Standing Dead Pine (Pinus virginiana Mill.). Ann. Ent. Soc. Amer. Vol. 44: 581-595.
- JEWETT, H. H. 1946. Identification of Some Larval Elateridae Found in Kentucky. Kent. Agric. Exp. Sta. Bull. 489.
- JONES, C. 1940. The Alimentary Canal of Diplotaxis liberta Germ. (Scarabaeidae: Coleoptera). Ohio J. Sci. Vol. 40 No. 2: 94-103.
- JUDD, W. 1949. The Proventricular Region of Tetraopes tetraopthalmus Forst. (Coleoptera: Cerambycidae). Can. Jour. Research Vol. 27 Sec. D.: 195-199.

KELNER-PILLAULT, S. 1967. Etude Ecologique du Peuplement Entomologique des Terreaux d'arbres Creux. Ann. Sc. Nat. Zool. 9 (12): 1-228.

KONTKANEN, P. 1932. On The Larval Digestive Tract of Acanthocinus aedilis L. (Col. Cerambycidae). Ann. Bot. Soc. Zool.-Bot. Fenn. "Vanamo" 12 (4): 91-98.

LEWIS, H. 1926. The Alimentary Canal of Passalus. Ohio J. Sci. Vol. 26: 11-24.

LINSLEY, E. 1959. Ecology of Cerambycidae. Annual Rev. Ent. Vol. 4: 99-138.

MANSOUR, K. and MANSOUR-BEK, J. 1934. On the Digestion of Wood by Insects. Brit. J. Exp. Biol. Vol. 11: 243-256.

MILLER, W. 1931. The Alimentary Canal of Meracantha contracta Beauv. (Tenebrionidae). Ohio J. Sci. Vol. 31, No. 3: 143-156.

MORON, M. A. 1983. A Revision of the Subtribe Heterosternina (Col. Melolonthidae: Rutelinae). Fol. Ent. Mex. no. 55: 31 - 101.

MORON, M. A. 1985. Observaciones sobre la Biología de dos Especies de Rutelinos Saproxilófagos en la Sierra de Hidalgo, México. (Coleoptera: Melolonthidae: Rutelinae). Fol. Ent. Mex. no. 64: 41-53.

PATTERSON, M. T. 1937. The Cellular Structure of Digestive Tract of the Beetle Passalus cornutus Fabricius. Ann. Ent. Soc. Amer. Vol. 30: 619-640.

PIAUAUX, A. et Desiere, M. 1974. B-Glycanases Du Tube Digestif de Deux Coléoptères Lamellicornes: Geotrupes stercorarius (L.) (Geotrupidae) et Oryctes nasicornis (L.) (Scarabaeidae). Bull. Ecol. Vol. 1: 1-6.

RAMSAY, J. A. 1971. Insect Rectum. Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. B. Vol. 262: 251-260.

RAPP, W. F. 1947. The Number of Gastric Caeca in Some Larval Scarabaeoidea. Can. Ent. Vol. 79: 145-147.

SAVELY, H. E. 1939. Ecological Relations of Certain Animals in Dead Pine and Oak Logs. Ecol. Monog. Vol. 9 no. 3: 321-385.

SEMENOVA, L. M. 1976. Morpho-Ecological Characteristics of the Digestive System of Click Beetle Larve (Elateridae, Coleoptera) with Various Kinds of Nutrition. Dokl. Akad. Nauk. SSSR, 231 (2): 467-470.

SEMENOVA, L. M. y DANILEVSKY, M. L. 1977. Structure of Digestive System in Larvae of Longhorn Beetles (Coleoptera, Cerambycidae). Zool. Zh. 56 (8): 1168-1174. En Ruso.

SNODGRASS, R.E. 1935. Principles of Insect Morphology. McGraw-Hill Book Co. New York, USA. 667 p.

SWINGLE, M. 1930. Anatomy and Physiology of the Digestive Tract of the Japanese Beetle. Jour. Agric. Res. Vol. 41, no. 3: 181-196.

UMEYA, K. 1960. A Comparative Morphology of the Alimentary Tract in the Adults of Lamellicorn-Beetles (Coleoptera). Mem. Fac. Agr. Hokkaido Univ. Vol. 3 (4): 60-113. En Japonés.

VALENZUELA, G.J. 1986. Life Cycle of the Subsocial Beetle Heliscus tropicus (Coleoptera: Passalidae) in a tropical locality in Southern México. Fol. Ent. Mex. no. 68: 41-51.

WIGGLESWORTH, V.B. 1977. The Principles of Insect Physiology. E.L.B.S.- Chapman and Hall, G.B. 827 p.

ZACHARUK, R.Y. 1963. Comparative Food Preferences of Soil, Sand and Wood Inhabiting Wireworms. Bull. Ent. Res. Vol. 54 (Part.2): 161-165.