

ANATOMÍA FISIOLÓGIA INSECTOS. MÚSCULOS Y MOVIMIENTO.
VERSIÓN 01.T13. WILLIAM E. DALE PHD

1. Todos los insectos requieren desplazarse o moverse en alguna etapa de su vida y aun frecuentemente, para colonizar nuevos ambientes, evadir a sus enemigos naturales y al clima poco propicio, buscar alimento y pareja.
2. Para que puedan moverse los insectos necesitan deformar su cuerpo y bien mover coordinadamente sus pata, alas u otros apéndices locomotores. Toda esta dinámica necesita la presencia de músculos organizados, que también contraen y mueven el contenido de ciertas vísceras (canal alimentario, corazón y órganos pulsátiles accesorios, túbulos de Malpighi, etc.). Los músculos organizados constituyen el sistema muscular.
3. Existen dos amplias categorías de músculos: los esqueléticos y los músculos viscerales. Cualquier músculo esta organizado en haces. Un haz es una unidad motora, en el sentido que sus componentes se contraen y relajan al mismo tiempo. músculos con varios haces musculares pueden permitir su deformación, al relajarse unos haces y contraerse otros. Un haz esta conformado por 10 a 20 fibras musculares. Cada fibra muscular contiene por miofibrillas o sarcostilos. Dentro de las miofibrillas el elemento contráctil es la asociación de filamentos de dos proteínas: la miosina y la actina, que resbalan entre si permitiendo su acortamiento o distensión.
4. Los músculos esqueléticos funcionalmente pueden ser sincrónicos (la mayoría) cuando su contracción esta ligada inmediatamente al estímulo llevado por una neurona motora. Los músculos esqueléticos asincrónicos = músculos fibrilares (la minoría: músculos del vuelo de Thysanoptera, Psocoptera, Homoptera, Heteroptera, Hymenoptera, Coleoptera; músculos del tímpano en Cicadidae) no muestran esta relación. Tienen sarcostilos grandes, hasta 5 um en diámetro y fibras musculares grandes (hasta 1800 um de diámetro en *Rutelia*, Diptera); los núcleos están distribuidos entre los sarcostilos.
5. Los músculos sincrónicos son tubulares cuando los sarcostilos se disponen, radialmente, alrededor del centro de la fibra que contiene los núcleos.
6. Una fibra muscular es una célula gigante, multinucleada, que corre de un extremo al otro de un haz muscular. La fibra esta recubierta con una

membrana o sarcolemma, que comprende la membrana celular mas una lámina basal; la membrana esta profundamente invaginada dentro de la fibra en los túbulos T ; aquellos en un mismo plano conforman el sistema tubular transversal o sistema T. El citoplasma de esta fibra es llamado sarcoplasma. El citoplasma presenta un retículo sarcoplásmico, que se relaciona con las propiedades mecánicas del músculo; en músculos de permanecen contraído por tiempo largo (extensores tibiales de langostas, por ejemplo), el reticulum esta poco desarrollado, mientras que en aquellos músculos que se contraen y relajan velozmente (en aparato estridulador de ortópteros y cigarras) el reticulum es mucho mayor abarcando hasta el 15% del volumen de la fibra. Vecino a sistema T la fibra presenta vesículas. Las fibras son multinucleadas; los núcleos tienen diferente tamaño y distribución. Embebidos dentro del sarcoplasma están los sarcostilos. Transversalmente, los sarcostilos son una gran sucesión de zonas llamados sarcómeros. Los sarcostilos, longitudinalmente y de trecho en trecho, tienen filamentos de miosina y de actina orientados. Los más gruesos son los de miosina, cuyos extremos tienen la forma de cabezas globulares; todas las moléculas en la mitad del filamento están alineadas en una dirección, mientras aquellas de la otra mitad están alineadas en la dirección opuesta. Las moléculas de miosina posiblemente rodean un núcleo helicoidal de paramiosina. Rodeando el filamento de miosina + paramiosina se ordenan varios filamentos de actina. En los músculos esqueléticos excepto los que mueven las alas y en los músculos viscerales un filamento de miosina esta rodeado por 12 filamentos de actina. En los músculos que mueven las alas un filamento de miosina esta rodeado por seis filamentos de actina. Los sarcostilos están rodeados con mitocondria llamados sarcosoma; su numero es mayor en músculos sujetos a intenso movimiento (en los músculos tubulares del vuelo de Odonata, el volumen del conjunto de sarcosomas ocupa el 40% del volumen total de la fibra). Los sarcosomas pueden estar emparejados a cada lado de la línea Z o distribuido irregularmente entre los sarcostilos. Los músculos reciben la arborización terminal del axón de una neurona motora cuyo cuerpo esta en un ganglio; el axón esta envuelto en una funda glial.

7. Vistas microscópicamente en un plano longitudinal, las fibras se caracterizan por presentar bandas transversales debido a la barrera que opone las zonas de los sarcostilos (fibras de miosina y actina) al paso de la luz. Las bandas varían de acuerdo al grado

de contracción muscular. De observarse dos sarcómeros vecinos relajados las bandas transversales son las siguientes: banda A, banda I y banda H. En el centro de la banda A esta la banda H. La banda I esta entre dos bandas A. Los sarcómeros vecinos están separados por un disco Z, al centro de la banda I. Cuando un músculo se contrae aparece la banda Cm en lugar de la banda A y la banda Cz en la parte media de la banda I.

8. Los músculos esqueléticos sincrónicos son complejos. están compuestos por cientos a miles de fibras musculares. En un extremo el músculo tiene una zona tónica, con movimientos lentos y sostenidos, con escaso retículo sarcoplásmico, con gran volumen de sarcosomas, los sarcómeros son largos. En el otro extremo el músculo tiene una zona de contracción rápida y de corta duración, con retículo sarcoplásmico grande, menor volumen de sarcosomas y sarcómeros cortos. Existen además zonas estructural y funcionalmente intermedias. Las neuronas motoras (axones) son lentos en la zona tónica y rápidos en la zona de contracción rápida.
9. Los músculos esqueléticos asincrónicos están formados por pocas fibras musculares muy grandes. Los sarcómeros son cortos, la banda I ocupa solo el 10% del total del sarcómero relajado, algunas veces el filamento de miosina se aproxima tanto al disco Z que puede adherirse a este, desapareciendo la banda I.
10. Los músculos viscerales son diferentes a los esqueléticos. Las fibras adyacentes son mantenidas por desmosomas, ausentes en los m. esqueléticos; en algunos casos las fibras pueden ramificarse y anastomosarse como sucede en la musculatura del buche de *Calliphora*. Cada fibra es uninucleada, el material contráctil consiste en filamentos de miosina y de actina, acomodados (10 a 12 de actina alrededor de uno de miosina). Existe sistema T, el retículo sarcoplásmico es poco desarrollado, los sarcosomas son pequeños y escasos. Los músculos aparecen estriados debido al orden de los filamentos; en esto se parecen a los esqueléticos. Pueden ser inervados por el sistema nervioso estomatogástrico, por neuronas motoras provenientes de la cadena ganglionar ventral o no estar inervado.
11. La contracción muscular es consecuencia de la reducción en la longitud del sarcostilo al resbalar la actina sobre la miosina en los sarcómeros. Las fibras resbalan debido al cambio en la posición de las uniones o enlaces entre las moléculas de miosina con las de actina. En la mayoría de casos la dimensión de la contracción aparentemente se limita

al ancho de la banda I que, finalmente, desaparece. Sin embargo algunos músculos pueden supercontraerse hasta reducirse a la mitad de su longitud. En contraste otros músculos tienen la capacidad de superrelajarse.

12. La contracción muscular pasa por varias etapas, que se inician con la llegada de un potencial de acción por la neurona motora. El potencial de acción llega a la unión neuro muscular. En los músculos esqueléticos y posiblemente en los viscerales la neurona produce un neurotransmisor: el L-glutamato que sale por exocitosis a la brecha sináptica. El neurotransmisor se ubica en la membrana postsináptica sobre el músculo, cambiando su permeabilidad y polaridad por el ingreso de cationes de calcio (Ca^{++}). El cambio de polaridad de negativa a positiva tiene corta duración. La contracción de la fibra muscular se debe a la excitación masiva de elevado número de terminaciones nerviosas (inervación multiterminal). Las invaginaciones del sistema T probablemente aceleran la propagación de la despolarización profundamente dentro del músculo y cerca de los sarcostilos y sarcómeros. La activación de los sarcostilos depende del calcio liberado del reticulum sarcoplásmico. Las características de la contracción muscular depende de la anatomía de la fibra muscular y del tipo de axón (rápido o lento) presente. El potencial en un axón rápido causa la liberación de una gran cantidad del neurotransmisor y la producción de un potencial post-sináptico elevado, seguido por una corta pero poderosa contracción muscular. Las contracciones tienden a fusionarse cuando la frecuencia de los estímulos supera los 20 estímulos por segundo. El resultado es una contracción suave y prolongada. Cuando el músculo esta relajado y en descanso, las uniones entre la actina y la miosina no se dan debido a la presencia de la tropomiosina que bloquea o cubre los puntos de unión de la miosina en las fibras de actina. La tropomiosina es sostenida por otra proteína la troponina cuya configuración se altera al unirse con los cationes de calcio que ingresan durante el ascendente potencial post sináptico. Esa alteración tiene efectos en el bloqueo causado por la tropomiosina, liberando los puntos de enlace entre la miosina y la actina. La combinación de los enlaces de la miosina con el ATP, ocasiona cambios con las uniones de la miosina con la actina y el deslizamiento de una fibra sobre otra. La fase de relajación se relaciona con la salida del calcio del sistema; ello a su vez se vincula con la actividad

del retículo sarcoplásmico: la duración de la contracción muscular está vinculada con la cantidad de retículo presente.

13. Además de la inervación que resulta en excitación, algunas fibras de ciertos músculos están inervadas por neuronas que inhiben su contracción. Probablemente en estas el neurotransmisor es el ácido gamma amino butírico (GABA), que cambia el grado de permeabilidad de la fibra hacia aniones de cloro. Como resultado el potencial post sináptico se hace aún más negativo, la membrana es hiperpolarizada y la tensión muscular decrece.
14. Las fibras musculares también reciben estímulos que modifican la respuesta de la fibra muscular a una excitación normal. Estas sustancias químicas han sido llamadas neuromoduladores: octopamina, serotonina y proctolina. Las células neurosecretoras que producen octopamina (células octopaminérgicas) están ubicadas en ganglios, son impares, emiten neuronas que llegan a los músculos acompañando a los axones de las neuronas motoras. La modulación ejercida por la octopamina tiene importancia en los movimientos precisos que demanda el caminar, saltar y volar.
15. Los músculos de un insecto vivo en descanso no están completamente relajados: mantienen cierto grado de tensión o tono muscular que le da forma al cuerpo y lo mantiene preparado para la locomoción. La tensión se debe a los estímulos que reciben las fibras musculares tónicas o con contracción lenta y también a tensiones que se dan en las fibras que no son el producto de estímulos neurales.
16. La locomoción es movimiento, resultado de la actividad coordinada de los músculos que mueven o hacen oscilar (adelante-atrás; arriba-abajo) los apéndices locomotores y que deforman el cuerpo. La oscilación se da por estímulos provenientes de axones rápidos, lentos e inhibidores.
17. Los músculos esqueléticos a menudo se presentan en pares antagonistas: extensor (aumento ángulo) vrs. flexor (disminución ángulo), protractor (apéndice adelante) vrs. retractor (apéndice atrás), promotor (coxa adelante) vrs. remotor (coxa atrás), adductor (coxa hacia el cuerpo) vrs. abductor (coxa fuera del cuerpo), levador (apéndice hacia arriba) vrs. depresor (apéndice hacia abajo). En otros casos el movimiento opuesto se da por la elasticidad de la cutícula. La oscilación se debe al estímulo en antifase de los pares antagónicos.
18. La mayoría de insectos terrestres se mueven caminando o corriendo. Para ello usan las patas que se mueven en una secuencia que depende de la velocidad,

manteniendo su estabilidad. Al caminar dos de las patas de un lado y una del otro conforman un triángulo de suspensión; sucesiones rápidas de estos triángulos (D1I2D3, I1D2I3, D1I2D3, etc.) permiten a los insectos avanzar o retroceder. La estabilidad se incrementa reduciendo la distancia del centro de gravedad del insecto con relación al lugar donde esta posado. La velocidad de movimiento depende de varios factores que interaccionan entre sí: temperatura del aire (mayor a mas elevada temperatura), tamaño de las patas (mayor con patas mas largas: en *Blattella* ninfas 3 cm/seg, adultos 20 cm/seg). Las patas se sujetan al sustrato con las uñas y con varias otras estructuras en el pretarso (arolia, empodia, pulvilli).

19. Algunos insectos tienen la capacidad para saltar. *Collembola* usa modificación en los apéndices abdominales (furca cuarto segmento abdominal=manubrium + rami: dens + mucron; retinaculum en segmento abdominal tres). Los elatéridos adultos saltan cuando están volteados; el salto los ayuda a enderezarse. El insecto arquea el cuerpo a nivel de la articulación entre el protorax con el mesotorax; ello separa una clavija ubicada en el margen ventral del protorax de una depresión en la parte ventral del mesotorax. El repetino regreso de la clavija a la depresión provoca el salto hacia arriba, adelante y alrededor de su eje. Varios otros insectos usan patas saltadoras para elevarse del suelo (*Locustidae*, *Tettigonidae*, *Gryllidae*, *Cercopidae*, *Cicadellidae*, *Membracidae*, *Psyllidae*, *Siphonaptera*).
20. Algunos insectos son capaces de moverse en la superficie del agua, debido a la presencia de una cutícula hidrófuga que previene el insecto se moje y use la tensión superficial del agua como soporte en su movimiento. Dentro de estos insectos están los *Collembola* y *Guerridae*. Otros insectos tienen capacidad para desplazarse en el fondo (*Odonata*, *Trichoptera*) y la masa del agua (*Diptera*, *Coleoptera*).
21. Las alas permiten a los insectos desplazarse por el aire; estas son funcionales en los adultos y sub imagos de *Ephemeroptera*, aunque están presentes en forma de rudimentos alares en muchos inmaduros (ninfas, náyades, pupas). Las alas son lóbulos achatados que salen lateralmente entre el notum y la pleura del meso y metatorax. La mayoría de insectos tiene alas membranosas, otros tienen el primer par de alas modificado (tegminas, élitros, hemiélitros); la mayoría presenta cuatro alas, otros tienen dos. La

forma básica de las alas es triangular. Existen dos regiones definidas: el remigium y el vannus. La consistencia de las alas se debe al grado de esclerotización de la membrana y a la presencia de las venas alares longitudinales y transversales. Las alas pueden presentar mecanismos de sincronización (hámuli, jugum, fíbula, frénulum) que permite que las alas suban o bajen al mismo tiempo, mejorando la eficacia del vuelo. La superficie de las alas puede estar recubierta con diminutas espinas o microtrichia, también con escamas que son pelos modificados que intervienen en la coloración, como aislantes o para facilitar la salida de feromonas (escamas aromáticas o androconia en algunas mariposas machos). Las alas se mueven arriba / abajo por la contracción/ relajación de músculos directos e indirectos del vuelo.

22. Los Diptera adultos tienen el segundo par de alas transformado en halteres o balancines. Estos tienen forma de mazo con una base, tallo y cabeza. El centro de gravedad del halter está en la cabeza, de tal manera que el plano de su oscilación durante el vuelo se conserva cuando el eje del cuerpo del insecto varía. La acción semejante a un giróscopo permite que el halter pueda percibir, debido a la presencia de grupos de sensorios capaniformes, el ángulo de deriva y así poder "corregir" el patrón del vuelo.
23. Las alas en los insectos les permiten tener vuelos adventicios y migratorios.

===