

**ESTUDIO DE LA ANATOMIA E HISTOLOGIA DEL TUBO
DIGESTIVO DE *DENDROCTONUS ADJUNCTUS* BLANDFORD
(COLEOPTERA: SCOLYTIDAE)**

**Gerardo Zúñiga-Bermúdez, Marina González-Herrera,
Héctor Fernández-Arias* y Ramón Cisneros Barrios**

Depto. de Zoología y Depto. de Morfología*

Esc. Nacional de Ciencias Biológicas-IPN

Prol. de Carpio y Plan de Ayala s/n, 11340 México D.F. MEXICO.

RESUMEN

En el presente trabajo se describe la anatomía e histología del sistema digestivo de *Dendroctonus adjunctus* Blandford (Coleoptera: Scolytidae). Los resultados muestran que el sistema digestivo de la especie presenta características no encontradas en otros escolítidos como son: la presencia de cerdas esofágicas, la división del buche en dos zonas, la división del proventrículo en tres zonas debido a la estructura del armario, los diferentes aspectos celulares encontrados desde la válvula ventricular hasta el mesenterón, la relación estrecha que guardan los túbulos de Malpighi con el mesenterón, el cuerpo graso e ileon, y la posición de los ciegos gástricos al final del mesenterón.

Palabras Clave: Coleoptera, Scolytidae, *Dendroctonus adjunctus*, sistema digestivo, histología.

ABSTRACT

The results of this study shows that in *Dendroctonus adjunctus*, the alimentary canal has characteristics not found in other scolytids. We observed oesophageal bristle, the crop is divided in two zones, the structure of the armarium results in that proventriculus being separated in three zones, the diverse cellular aspects located from the ventricular valve to the midgut, the close relationship among the malpighian tubules with midgut, fat body, ileum and the gastric caeca at the posterior midgut.

Key Words: Coleoptera, Scolytidae, *Dendroctonus adjunctus*, Bark Beetle, alimentary canal, histology.

INTRODUCCION

Las especies de la familia Scolytidae son insectos barrenadores y defoliadores que tienen gran importancia forestal debido a las pérdidas económicas que ocasionan a este sector.

Los estudios anatómicos e histológicos del tubo digestivo de los escolítidos son escasos. Thomas (1967) comparó con fines de separación taxonómica la distribución y los tipos de ciegos gástricos de 83 especies pertenecientes a 27 géneros, Balogun (1969) estudió las enzimas del canal alimenticio de *Ips cembrae* Heer, Schneider y Rudinsky (1969a) localizaron el sitio donde se produce la

feromona de agregación en las hembras de *Trypodendron lineatum* Olivier y establecieron la relación entre la producción de la feromona con la ingestión del alimento, Schneider y Rudinsky (1969b) documentaron los cambios anatómicos e histológicos en los órganos internos del tubo digestivo de *Trypodendron lineatum*, *Gnathotrichus retusus* Leconte y *G. sulcatus* Leconte, su asociación con el metabolismo y la longevidad del adulto, Baker y Estrin (1974) describieron la histología del canal alimentario de *Scolytus multistriatus* Marsham. En el género *Dendroctonus* Erichson los trabajos de este tipo son nulos, a pesar de la importancia que tiene el tubo digestivo en el proceso de desintoxicación del insecto. En el presente trabajo se describe la anatomía e histología del sistema digestivo de *D. adjunctus* Blandford.

MATERIALES Y METODOS

Los insectos vivos se colectaron de la corteza de los árboles de pino, en un bosque de pino-encino-abeto que se localiza entre los 19° 14' 08" N y 98° 58' 04" E a 2950 m en el municipio de Juchitepec, estado de México (México). La determinación taxonómica se realizó a partir del número cromosómico (Salinas-Moreno *et al.*, 1994).

Un total de 30 organismos se disecaron en solución Ringer para obtener el tubo digestivo y hacer la descripción anatómica e histológica correspondiente. Las medidas anatómicas se tomaron con un ocular micrométrico y los valores que se presentan en resultados son promedios aritméticos.

Fragmentos del tubo digestivo se fijaron por separado a 4°C en tres soluciones diferentes: Bouin, formaldehído al 10% en solución reguladora de fosfatos pH 7.4 y Zenker. Se incluyeron en parafina y se obtuvieron cortes de 8 micras, que se tiñeron con hematoxilina-eosina, Papanicolau y tricrómica de Masson. Se investigó la presencia de carbohidratos con las técnicas histoquímicas de PAS, azul alciano, PAS-azul alciano, azul alciano-amarillo alciano y Sylven (AFIP, 1968).

RESULTADOS

Anatomía. El estomodeo de *Dendroctonus adjunctus* se inicia en la cavidad oral, provista de un par de mandíbulas grandes, fuertes y completamente esclerosadas y por un par de maxilas cuyo borde está rodeado por cerdas de quitina duras y gruesas.

En seguida, se localiza la faringe que mide 0.56 mm de largo y 0.15 mm de ancho. El esófago es más corto y ancho que la faringe (0.32 x 0.25 mm). El buche mide 0.54 mm de longitud y 0.47 mm de ancho y cuando contiene alimento presenta una burbuja de aire. El proventrículo mide 0.60 mm de longitud

x 0.69 mm de ancho y presenta 8 placas quitinosas, longitudinales (Fig. 1).

El mesenterón se divide en dos porciones: una porción corta y ancha, de 1.35 mm de longitud y 1.25 mm de ancho, que contiene 2 burbujas de aire; y otra porción larga y angosta de 5.28 mm de longitud. Al final del órgano se localizan los ciegos gástricos, de forma alargada y en número aproximado de 20, formando una banda alrededor del mismo (Fig. 1)

El proctodeo tiene una longitud total de 4.62 mm. Principia en el píloro con un diámetro de 0.23 mm, se continua con el leon (0.19 mm de diámetro) y termina en el recto que tiene un diámetro de 0.31 mm. A pesar de tener anchos diferentes las diferencias anatómicas entre ellos es poco clara. El píloro se distingue porque en él se insertan tres pares de túbulos de Malpighi, dos en sus paredes laterales y uno ventralmente.

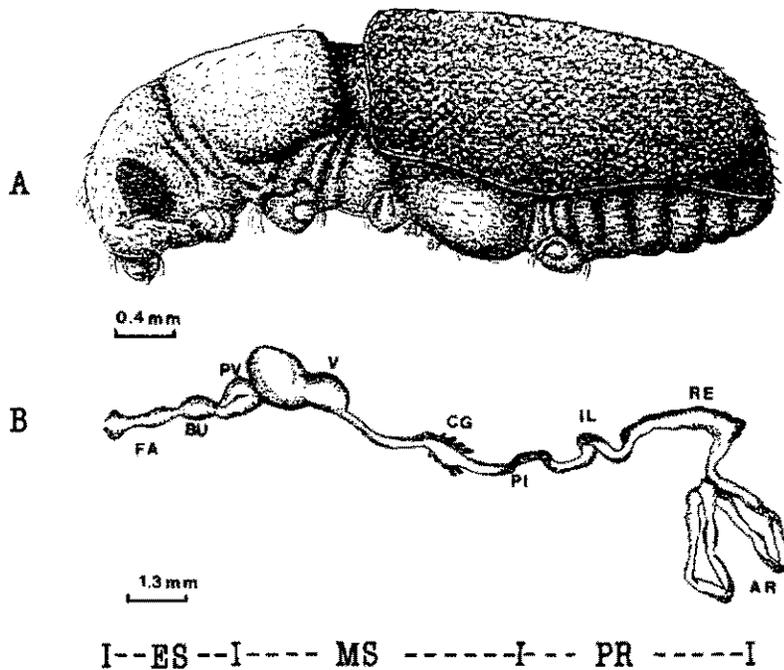


Figura 1

A). *Dendroctonus adjunctus*. B) Vista del tubo digestivo. (ES) Estomodeo, (M) Mesenterón, (PR) Proctodeo, (F) Faringe, (B) Buche, (PV) Proventrículo, (CG) Ciegos gástricos, (PI) Píloro, (IL) Íleo, (RE) Recto. (AR) Aparato reproductor 1X.

Histología. La pared del tubo digestivo de *Dendroctonus adjunctus* está formada por: un epitelio, una capa de tejido conjuntivo subepitelial y una capa muscular. El estomodeo y proctodeo presentan un epitelio con una íntima cuticular, mientras que el mesenterón uno con chapa estriada. La íntima cuticular la componen la subcutícula, que es basófila con finas ramificaciones que se dirigen a la endocutícula, acidófila. La exocutícula más acidófila y homogénea y la epicutícula amarillenta que puede presentar espinas o placas según el órgano observado. Las técnicas histoquímicas aplicadas indican que la subcutícula contiene mucinas ácidas y que entre la exo y la epicutícula hay una línea fina PAS positiva (Fig. 2).

El tejido conjuntivo es escaso a lo largo del tubo digestivo. El tejido muscular puede formar dos capas, una interna oblicua en contacto con tejido conjuntivo y una externa circular o bien presentarse en una sola capa.

La estructura general antes descrita, sufre variaciones según el órgano que se observa.

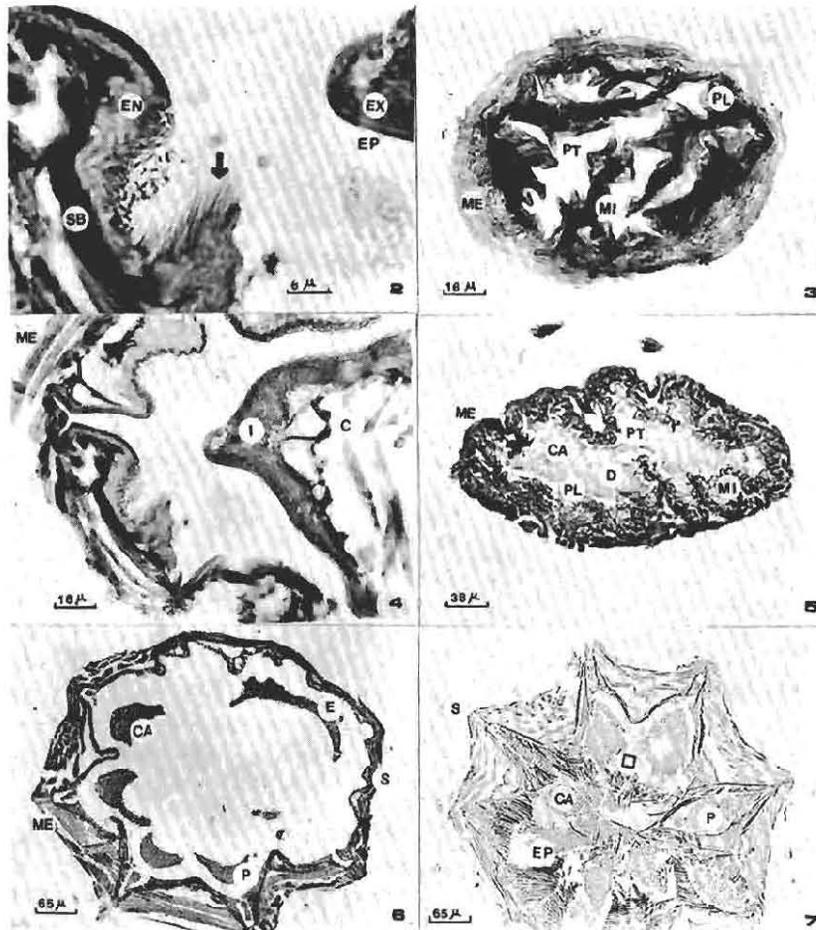
Estomodeo. La faringe presenta pliegues longitudinales y transversales revestidos de un epitelio plano; la íntima cuticular es delgada y sin ornamentaciones, el tejido conjuntivo subepitelial es escaso. La capa muscular interna ocupa la parte central de los pliegues longitudinales y la externa está formada por tres hileras de células (Fig. 3).

La organización histológica del esófago es semejante a la faringe, pero el número de pliegues es menor y la íntima cuticular presenta espinas (Fig. 4).

En el buche se distinguen dos regiones: la anterior que tiene pliegues longitudinales y transversales y la posterior con escasos pliegues longitudinales. En ambas zonas el epitelio está formado por células planas. La íntima cuticular es delgada con espinas largas. Las capas musculares se presentan igual que en la faringe. En la luz del órgano se observan restos de alimento y quitina (Fig. 5).

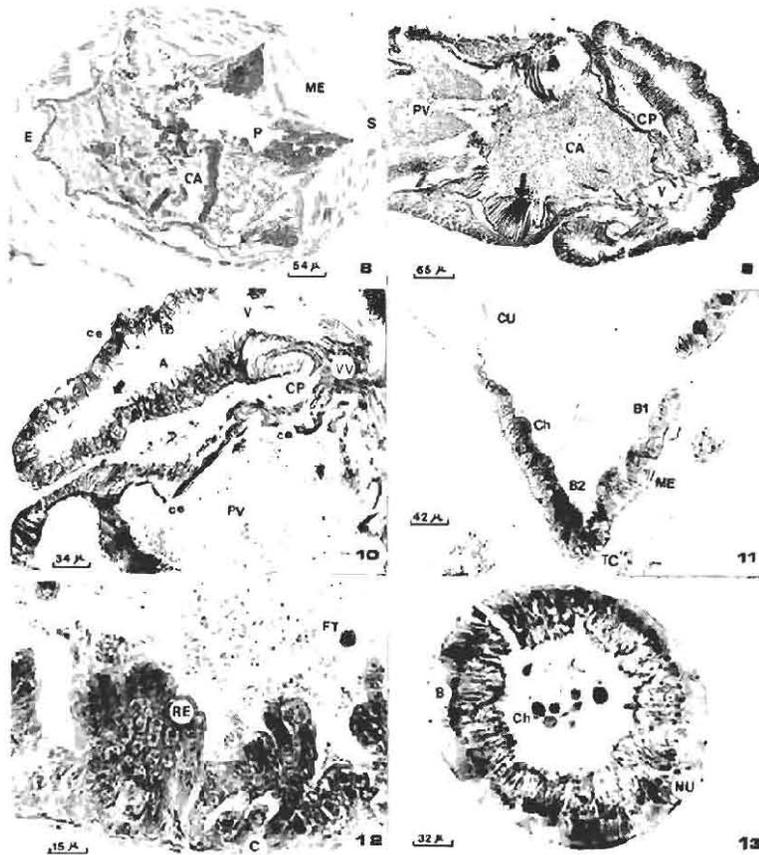
Proventrículo. Lo componen tres regiones: proximal, media y distal. En las tres regiones el epitelio es plano. La mitad de la pared interna de la región proximal es delgada, con pliegues amplios y espinas cónicas; en la otra, la íntima cuticular forma placas delgadas y la capa muscular circular es más gruesa. Entre los pliegues y las placas se observan surcos cuya parte profunda no está esclerosada (Fig. 6).

En la región media la pared interna presenta ocho placas que constituyen el armario, sobre ellas la epicutícula se organiza en lamelas paralelas entre sí, algunas de las cuales se desprenden hacia la luz del tubo. En la región distal se observa sobre sus paredes un número menor de placas no bien diferenciadas y espinas (Figs. 7, 8).



Figuras 2-7

Dendroctonus adjunctus. Cortes transversales. 2) Pared del tubo digestivo, 100X, Téc. H-E. 3) Faringe, 10X, Téc. Tricrómica de Masson. 4) Esófago, 40X, Téc. H-E. 5) Buche, 10X, Téc. Tricrómica de Masson. 6) Región proximal del proventriculo, 10X, Téc. H-E. 7) Región media del proventriculo, 10X, Téc. PAS-Azul Alciano. (SB) Subcutícula, (EN) Endocutícula, (EX) Exocutícula, (EP) Epicutícula, (→) Cerdas de la Epicutícula, (PL) Pliegues longitudinales, (PT) Pliegues transversales, (MI) Muscular interna, (ME) Muscular externa, (C) Células epiteliales planas, (I) Íntima cuticular con espinas, (D) Espinas, (CA) Contenido alimenticio, (E) Epitelio, (S) Surcos, (P) Placas, (□) Placas desprendidas.



Figuras 8-13

Dendroctonus adjunctus. 8) Corte transversal, región distal, 20X, Téc. PAS-Azul Alciano. (9) Corte longitudinal, válvula ventricular, 10X, Téc. Tricrómica de Masson. 10) Corte longitudinal, válvula ventricular, 40X, Téc Tricrómica. 11) Corte transversal, mesenterón porción ancha, 10X, Téc Papanicolau. 12) Corte transversal, mesenterón porción ancha, 50X, Téc Papanicolau. 13) Corte transversal, mesenterón porción angosta, 20X, Téc Tricrómica de Masson. (P) Placas, (E) Epitelio, (ME) Muscular externa, (S) Surcos, (CA) Contenido alimenticio, (CP) Células Pálidas, (→) Desprendimiento de lamelas, (PV) Proventrículo, (ce) Cambios en el epitelio, (VV) Válvula, (CP) Células cilíndricas pálidas, (A) Células tipo A, (→) Desprendimiento de porciones de citoplasma apical, (B1 y B2) Subtipos de epitelio cilíndrico, (CU) Epitelio cúbico, (TC) Tejido conjuntivo, (ME) Muscular externa, (Ch) Chapa estriada, (C) Células basales, (RE) Regeneración epitelial, (B) Epitelio cilíndrico, (NU) Nucleos centrales, (FT) Fragmentos citoplasmáticos.

La región distal se proyecta hacia el mesenterón dando origen a la válvula ventricular o estomodeal (Fig. 9). El epitelio que reviste a la válvula sufre cambios graduales: la íntima cuticular desaparece paulatinamente de modo que en cierta parte de la válvula solamente se aprecian la endocutícula y la exocutícula. Las células epiteliales inicialmente planas se hacen cúbicas y finalmente cilíndricas. A ambos lados de la válvula existe un grupo de células cilíndricas sin chapa estriada y con el citoplasma claro y núcleo ovoide (Fig. 10).

Mesenterón o ventrículo: se divide en una porción ancha y una angosta. Al inicio y al final de su porción ancha hay epitelio cilíndrico, mientras que en la parte media de esta porción el epitelio se alterna con epitelio cúbico.

El epitelio cilíndrico de la porción ancha está constituido por cuatro tipos celulares: a) células cilíndricas globosas, pálidas y con el citoplasma apical voluminoso. Abundantes en la parte inicial (Fig. 10). B) células cilíndricas basófilas con chapa estriada. Algunas de citoplasma homogéneo con finas granulaciones supranucleares PAS positivas y otras con una mayor basofilia en la parte apical que en la basal. Frecuentes a lo largo de toda la porción (Fig. 11). C) células basales pequeñas y basófilas y d) células regenerativas de diversa altura, agrupadas en nidos celulares (Fig. 12). Estos dos últimos tipos celulares son característicos de la parte final de esta porción.

De un número considerable de células globosas cilíndricas se desprende la porción apical y en la luz del órgano se aprecian fragmentos citoplasmáticos, células completas e incluso pequeños grupos de ellas (Fig. 12). La capa muscular circular es delgada.

En la porción angosta se presentan dos zonas: la anterior, con pliegues y un epitelio semejante al descrito para la porción ancha y la posterior revestida por un epitelio cilíndrico simple cuyas células tienen núcleos redondeados y casi centrales. En ocasiones la capa epitelial parece estar desintegrándose parcialmente (Fig. 13).

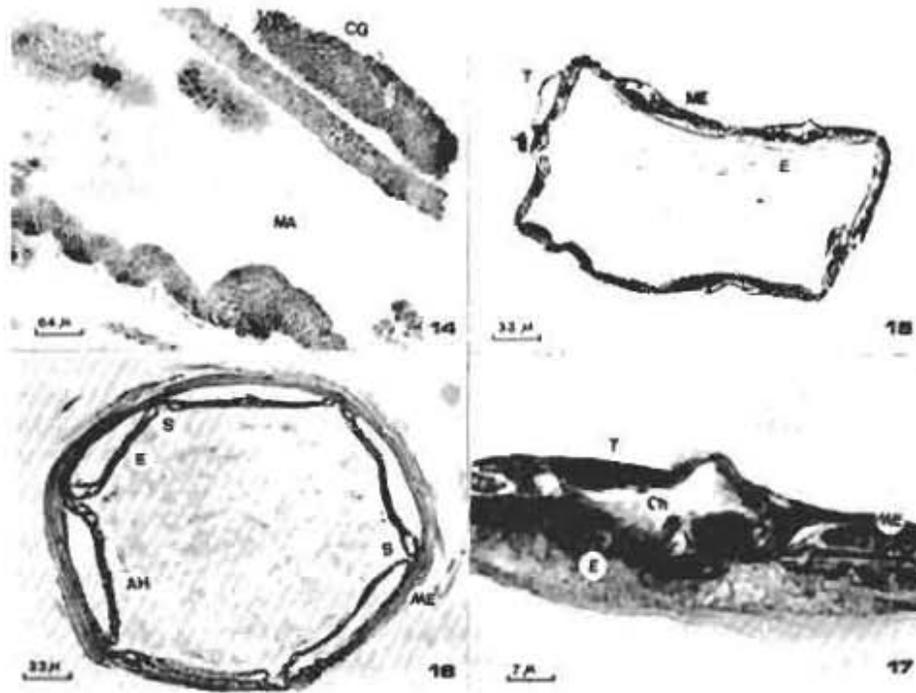
El epitelio de los ciegos gástricos es semejante al de la zona anterior de la porción angosta del mesenterón, aunque de menor altura (Fig. 14). La capa muscular es semejante a la de la porción ancha.

Proctodeo. No fue posible hacer la descripción histológica del píloro, a pesar de que se le identificó anatómicamente, debido a que es una zona muy reducida.

El íleon presenta en su pared interna pliegues de diferente altura revestidos por un epitelio plano y una íntima cuticular muy delgada. En su parte externa el órgano está rodeado por una capa de músculo circular que se ve interrumpida por la presencia de los túbulos de Malpighi. Hacia la porción final del órgano desaparecen los pliegues (Fig. 15).

El recto en su interior muestra seis almohadillas formadas por un epitelio plano y una íntima delgada, y la capa muscular circular está formada por 4 hileras de células. (Fig. 16).

Los túbulos de Malpighi se asocian estrechamente a la porción ancha del mesenterón y al íleon, pueden además estar vinculados con el cuerpo graso o bien estar completamente separados de la pared del tubo digestivo. Están formados por 3 o 4 células planas con núcleo y nucléolos grandes; su citoplasma es granular y basófilo en la base, y muestran una chapa estriada PAS negativa (Fig. 17). En los túbulos separados del tubo digestivo las células son altas y acidófilas, en la luz de los mismos se presenta algún tipo de material.



Figuras 14-17

Dendroctonus adjunctus. Cortes transversales. 14) Ciegos gástricos, 10X, Téc. H-E. 15) Íleon y Sistema criptonefridial, 10X, Téc. Papanicolau. 16) Recto, 10X, Téc. Papanicolau. 17) Sistema criptonefridial, 100X, Téc. Papanicolau. (CG) Ciegos gástricos, (MA) Mesenterón porción angosta, (E) Epitelio, (ME) Muscular externa, (T) Túbulos de Malpighi, (AH) Almohadilla rectal, (S) Surcos, (Ch) Chapa estriada.

DISCUSION Y CONCLUSIONES

Dos cuestiones importantes en *Dendroctonus adjunctus* son la diferenciación del esófago y la faringe, la cual al parecer no siempre se presenta en otros escolítidos (Baker y Estrin, 1974) y la existencia de una capa muscular interna de curso oblicuo, cuya dirección es diferente a la observada en otros coleópteros (Berberet y Helms, 1972; López-Guerrero y Morón, 1990).

El plegamiento transversal y longitudinal de las paredes del esófago de *Dendroctonus adjunctus*, la presencia de espinas y partículas PAS positivas en su luz, coinciden con lo observado en otros géneros de la familia Scolytidae (Baker, 1968), lo que sugiere que su función no es únicamente el traslado de alimento, sino también la disgregación y digestión parcial del mismo.

La división histológica del buche en dos zonas en la especie en estudio, es diferente a la observada en los escolítidos *Trypodendron lineatum*, *Gnathotrichus retusus*, *G. Sulcatus* y *Scolytus multistriatus*, quienes no la presentan (Schneider y Rudinsky, 1969b, Baker y Estrin, 1974).

Snodgrass (1935) y Chapman (1971) señalan, que una porción semejante en morfología a la que aquí se describe como zona anterior del buche, corresponde al buche en sí y que los pliegues de sus paredes se observan sólo cuando el órgano esta vacío. No obstante en este estudio se observó, que a pesar de que esta zona contiene alimento, siempre hay pliegues que son diferentes de los que tiene la zona posterior.

La presencia de espinas en la zona anterior y la de finas partículas, restos de paredes celulares y material PAS positivo en la luz del buche de *Dendroctonus adjunctus*, así como la presencia de peptidasas, proteasas, lipasas, glucidasas y sobre todo carbohidrasas encontradas en otros escolítidos (Parkin, 1940; Curtois et al., 1961; Balogun, 1969), parecen dar evidencia a favor de la hipótesis que señala que el buche, además de ser un reservorio de alimento puede ser el sitio donde se inicia la digestión (Chapman, 1971).

Sin embargo, otras opiniones señalan, que las secreciones digestivas pueden provenir de las glándulas salivales o del intestino a través de un proceso de regurgitación; o bien que al menos a este nivel del tubo digestivo, los restos de las paredes celulares pueden ser resultado de la trituración y maceración que comienzan en la boca y no el de una digestión (Chapman, 1971).

Con respecto a la observación de burbujas en el buche de *Dendroctonus adjunctus*, en otros escolítidos se han dado algunas interpretaciones controvertidas acerca de su existencia, señalándose que son el resultado de que el organismo toma aire antes de iniciar el vuelo (Chapman, 1956), de que son respuesta a estímulos de fotorrecepción o presión atmosférica (Bennett y Borden,

1971) o bien que son consecuencia de la actividad metabólica desarrollada durante el vuelo (Schneider y Rudinsky, 1969b).

El proventrículo bien desarrollado de *Dendroctonus adjunctus*, sugiere que tiene una función trituradora que propicia la regeneración continua de la íntima cuticular. Las largas cerdas quitinosas en la parte posterior indican una función filtradora o selectiva de los alimentos que pasan al mesenterón. Estos procesos son comunes y se conocen ya en otros insectos (Leake, 1975).

Asimismo, la existencia de surcos que atraviesan la capa muscular en *Dendroctonus adjunctus*, plantea un posible paso de sustancias de la luz del órgano hacia la cavidad o directamente a la hemolinfa; canales similares se han descrito en otros insectos (Snodgrass, 1935), sin embargo, no existen evidencias respecto a su función.

Las células cilíndricas de citoplasma claro y núcleo ovoide que se observan en *Dendroctonus adjunctus*, corresponden a las que se propone como secretoras de la membrana peritrófica en *Phyllophaga anxia* (Berberet y Helms, 1972), no obstante, de que en el tubo digestivo de la especie en estudio no se encontró dicha membrana.

Chapman (1971) señala, al respecto, que el origen de la membrana peritrófica se da por delaminación de la superficie del mesenterón pero otros autores consideran, que la aparición de esta membrana se presenta por secreción de las células del mesenterón después de la ingestión de alimento (Berberet y Helms, 1972; Schneider y Rudinsky, 1969b; Terra 1990)

La estructura epitelial del mesenterón en *Dendroctonus adjunctus* indica que es una zona donde se realizan los procesos de digestión, absorción y secreción. Asimismo, los diferentes tipos de células epiteliales sugieren que la secreción puede realizarse por tres mecanismos: holócrino, apócrino y merócrino; a diferencia de lo informado para otros escolítidos en los cuales sólo se conoce el primero de ellos (Schneider y Rudinsky, 1969b).

Queda por investigar, con respecto a la regeneración del epitelio del mesenterón, si las células exfoliadas y observadas en el presente estudio, son resultado de una secreción holócrina o bien de procesos degenerativos normales que conducen a la renovación epitelial. Independientemente de ello, las células pequeñas basales observadas en *Dendroctonus adjunctus*, corresponden al tipo de células indiferenciadas y por lo tanto regenerativas. Además, tal y como ocurre en otros coleópteros como *Dytiscus marginalis* L. e *Hydrophilus piceus* L. existen grupos o nidos a partir de los cuales es posible la regeneración epitelial (Snodgrass, 1935).

Asimismo, se ignora, la relación estructura-función de las células globulares basófilas y de las células cúbicas con chapa estriada del mesenterón de *Dendroctonus adjunctus*.

La anatomía de los ciegos gástricos de *Dendroctonus adjunctus* concuerda con lo encontrado para esta misma especie por Thomas, (1967) y las características histológicas del epitelio con las comunicadas para las larvas de *Oryctes nasicornis* L. (Bayon, 1981). Dado que en algunos ciegos gástricos de *D. adjunctus* se encontró material alimenticio y que éstos además presentan una chapa estriada bien desarrollada, se considera que se trata de estructuras con una amplia superficie de absorción.

El íleon largo y delgado de *Dendroctonus adjunctus* es diferente al encontrado en otros coleópteros, donde se describe como corto o bien como un órgano indiferenciado (Chapman, 1971).

Las células epiteliales cuboidales del íleon de *Dendroctonus adjunctus*, no corresponden al aspecto de células secretoras especializadas. Asimismo, la estructura y las características histoquímicas de la íntima cuticular, no diferentes de las encontradas en otros órganos, indican que es poco probable que el íleon de la especie en estudio esté asociado con la secreción de feromonas, como ha sido sugerido para otros escolítidos (Zethner-Moller y Rudinsky, 1967; Schneider y Rudinsky, 1969a).

La presencia de almohadillas en el recto de *Dendroctonus adjunctus* indica, que en este sitio se realiza un proceso de absorción de agua y sales, pero a diferencia de lo encontrado en otros insectos (Chapman, 1971), su epitelio no es cilíndrico sino plano simple, cubierto por una epicutícula fina. Raccaud (1980) señala que la íntima cuticular en el recto es relativamente permeable y le atribuye la función de un tamiz molecular. Finalmente, la musculatura circular estriada bien desarrollada de *D. adjunctus* permite la formación y el transporte de las heces.

La observación de que los túbulos de Malpighi se encuentran cercanos a la pared epitelial desde el mesenterón en *Dendroctonus adjunctus*, coincide con lo comunicado para otros coleópteros y lepidópteros (Snodgrass, 1935). La asociación de los túbulos de Malpighi con la pared del proctodeo en la región del íleo, el recto y el cuerpo graso del mesenterón en *D. adjunctus*, plantean la posible existencia de esta asociación en otras regiones del tubo digestivo y no solamente a nivel del recto.

AGRADECIMIENTOS

A las siguientes personas por las sugerencias dadas para mejorar la calidad del manuscrito: Imelda Martínez, Pedro Reyes, Isabel Bassols, Oscar J. Polaco, Miguel Angel Morón y Peter Puig. El trabajo se desarrollo dentro del proyecto titulado "Análisis de la Estructura Genética del descortezador *Dendroctonus adjunctus* Blandford (Coleoptera: Scolytidae) en la CICYTEC-IPN" (DEPI-IPN, 921203).

LITERATURA CITADA

- Armed Forces Institute of Pathology (AFIP), 1968. *Manual of histologic staining methods*. McGraw Hill, New York and London, 260 pp.
- Baker, W. V. 1968. The gross structure and histology of the adult and larval gut of *Pentalobus barbatus* (Coleoptera: Passalidae). *Can. Ent.* 100: 1080-1090.
- Baker, W. V. & C. L. Estrin, 1974. The alimentary canal of *scolytus multistriatus* (Coleoptera: Scolytidae). A histological study. *Can. Ent.* 106 (7): 673-686.
- Balogun, R. A. 1969. Digestive enzymes of the alimentary canal of the larch bark beetle *Ips cembrae* Heer. *Comp. Biochem. Physiol.* 29: 1267-1270.
- Bayon, C. 1981. Ultrastructure de l'épithélium intestinal et flore pariétale chez la larve xylophage *D'Oryctes nasicornis* L. (Coleoptera: Scarabaeidae). *Int. J. Insect Morphol. and Embryol.* 10 (5/6): 359-371.
- Bennett, R. B. & J. H. Borden, 1971. Flight arrestment of tethered *Dendroctonus pseudotsuga* and *Trypodendron lineatum* (Coleoptera: Scolytidae) in response to olfactory stimuli. *Ann. Ent. Soc. Am.* 64: 1273-1286.
- Berberet, R. C. & T. J. Helms, 1972. Comparative anatomy and histology of selected systems in larval and adult *Phyllophaga anxia* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Ann. Ent. Soc. Am.* 65 (5): 1026-1053.
- Chapman, J. A. 1956. Flight-muscle changes during adult life in a scolytid beetle. *Nature* 177 (4521): 1183.
- Chapman, R. F. 1971. *The insects. structure and function*. The English Universities Press. London, 819 pp.
- Courtois, J. E., C. Chararas M. Débris, 1961. Recherches préliminaires sur les glucidases présentes dans un coléoptère xylophage *Ips typographus*. *Bull. Soc. Chem. Biol.* 43 (5/6): 698.
- Leake, L. D. 1975. *Comparative histology*. Academic Press, London, 738 pp.
- López-Guerrero, Y. y M. A. Morón, 1990. Estudio morfológico e histológico del aparato digestivo larvario de *Dynastes hyllus*. Chev. (Coleoptera: Melolonthidae, Dynastinae). *Folia Entomol. Mex.* 79: 65-83.
- Parkin, E. A. 1940. The digestive enzymes of some wood-boring beetle larvae. *J. Experiment. Biol.* 17: 364-377.
- Raccaud, J.S. 1980. *Les insectes, physiologie, développement*. Masson. Paris, 210 pp.
- Salinas-Moreno, Y., G. Zúñiga-Bermúdez & R. Cisneros-Barrios, 1994. Chromosomal variations in mexican populations of the genus *Dendroctonus* (Coleoptera: Scolytidae). *Southwest. Nat.* 39:283-286
- Schneider, I. & J. A. Rudinsky, 1969a. The site of pheromone production in *Trypodendron lineatum* (Coleoptera: Scolytidae): bioassay and histological studies of the hindgut. *Can. Ent.* 101 (8): 1181-1186.
- Schneider, I., J. A. Rudinsky, 1969b. Anatomical and histological changes in internal organs of adult *Trypodendron lineatum*, *Gnathotrichus retusus* and *Gnathotrichus sulcatus* (Coleoptera: Scolytidae). *Ann. Ent. Soc. Am.* 62 (5): 995-1003.
- Snodgrass, R. E. 1935. *Principles of insect morphology*. Mc Graw Hill, New York and London, 420 pp.

- Terra, W.R. 1990. Evolution of digestive systems of insects. *Ann. Rev. Entomol.* 35: 181-200.
- Thomas, J.B. 1967. A comparative study of gastric caeca in adult and larval stages of bark beetles (Coleoptera: Scolytidae). *Proc. Ent. Soc. Ont.* 97: 71-90.
- Zethner-Moller, O. & J. A. Rudinsky, 1967. Studies on the site of sex pheromone production in *Dendroctonus pseudotsugae* (Coleoptera: Scolytidae). *Ann. Ent. Soc. Am.* 60: 575-582.

Aceptado: 9 diciembre 1994