

Estudio del comportamiento de *Trogoderma granarium* Everts (Coleoptera: Dermestidae) en diapausa debida a la ausencia de alimento

R. REBOLLEDO y M. ARROYO

Se dispusieron 120 larvas de *Trogoderma granarium* divididas en tres grupos diferenciados por edad (larvas de primer, tercer y quinto estadios) de 40 larvas cada uno y puestas en cajas plásticas de poliespan y sin alimento. Luego fueron depositadas en el insectario de la ETS Ingenieros Agrónomos de la Univ. Politécnica de Madrid, con el fin de que la diapausa sea debida exclusivamente a la falta de alimento.

Los resultados muestran que en el caso de las larvas de primer estadio sólo mudaron unas 8 veces no llegando ninguna viva al final del estudio, mientras que las larvas de tercer estadio continuaron mudando (26 mudas) mientras duró el ensayo. Sin embargo, las larvas de últimos estadios siguieron su desarrollo hasta adulto.

M. REBOLLEDO. Facultad de Ciencias Agropecuarias; Universidad de La Frontera, Casilla 54D, Temuco, Chile.

M. ARROYO. ETS Ingenieros Agrónomos, Universidad Politécnica de Madrid.

Palabras clave: *Trogoderma granarium*, diapausa.

INTRODUCCION

El crecimiento y desarrollo en los insectos en general puede verse temporalmente detenido en cualquier estado de su ciclo, debido a condiciones adversas de muy variado origen; bajas temperaturas, sequedad, inanición, falta de vitaminas u otras sustancias esenciales. Sin embargo, muchos insectos, particularmente en climas benignos entran periódicamente en un estado de detención del crecimiento, que no desaparece fácilmente aún cuando las condiciones ambientales sean favorables, este estado de reposo es llamado *diapausa* (WIGGLESWORTH, 1978; CHAPMAN, 1982; RICHARDS y DAVIES, 1983; HAPP, 1984). Este fenómeno de diapausa puede ocurrir en los diferentes estados de desarrollo de los insectos, en el huevo recién puesto, o en el que ya se ha formado la banda germinal, o bien, en el

huevo totalmente desarrollado, en cualquiera de los estadios larvarios, o en el estado de pupa, inclusive en el adulto, especialmente en la hembra, aún más, en el adulto puede darse lo que se ha llamado «diapausa reproductiva» durante la cual los órganos reproductivos permanecen no funcionales.

Este estado de diapausa es más una forma de adaptación para la supervivencia en las épocas desfavorables; los estímulos de inducción de la diapausa están estrechamente relacionados con las estaciones del año, la caída de las temperaturas, mala calidad del alimento al final del verano, pero el más importante de todos parece ser el número de horas luz al día (WIGGLESWORTH, 1978; ZASLAVSKI, 1988; RICHARDS y DAVIES, 1983; DAVIES, 1991).

Según PHILLIPS (1976) normalmente se distingue en los insectos entre diapausa *obligatoria* y diapausa *facultativa*. La pri-

mera se da en especies univoltinas (con una sola generación al año). Todos los individuos entran en diapausa independientemente de las condiciones ambientales. La diapausa facultativa, por el contrario, se da en especies polivoltinas (2 o más generaciones en el año) como es el caso de *T. granarium*, y se produce en la naturaleza únicamente en las generaciones que se encuentran en condiciones desfavorables.

De acuerdo a su reacción frente a la longitud del día PHILIPS (1976); HOY (1978); TAUBER y TAUBER (1978), los insectos con diapausa facultativa pueden clasificarse como formas de día largo y de día corto. En los primeros el desarrollo es continuo en los fotoperíodos largos, y no sobreviene la diapausa en el ciclo vital. En los insectos de día corto, los días largos inducen la diapausa y el desarrollo es continuo sólo en los días cortos. Al respecto *Trogoderma granarium* según HINTON (1945); KHALEFA (1960); SOHI (1986) y ZASLAVSKI (1988) es una especie que presenta fototropismo negativo especialmente al estado de larva, por lo que esta condición de día largo y día corto tan importante en otras especies no le afecta. Sin embargo, SOHI (1986) señala que cuando *T. granarium* se encuentra sin alimento; la sola posible presencia de éste hace que la respuesta negativa frente a la luz no sea tan marcada.

No obstante lo anterior, según YINON y SHULOV (1966) altas temperaturas contrarrestan el efecto de fototropismo negativo en *Trogoderma granarium*. Por su parte, KARNAVAR (1981) vio que la larva presenta alta actividad frente a la luz violeta (40 μm) y a la luz verde (560 μm).

Durante la diapausa hay una considerable disminución de la tasa metabólica con un muy bajo consumo de oxígeno, cese completo del desarrollo, adopción de mecanismos para incrementar la resistencia al frío (incluye la producción de altas concentraciones de glicerol en la hemolinfa), o resistencia a la desecación, previa formación de reservas de proteínas y grasa, y a su vez, desarrollo de resistencia a infecciones y sus-

tancias que de otro modo resultarían letales para el insecto sin diapausa (WIGGLESWORTH, 1978; CHAPMAN, 1982; RICHARDS y DAVIES, 1983). Algunos insectos adultos, como la langosta *Nomadacris septemfasciata* permanecen activos durante la diapausa, pero, otros como *Leptinotarsa decemlineata* se entierran en el suelo y se tornan inactivos. Otros como muchos coccinélidos incluso pueden emigrar a áreas de hibernación (PHILLIPS, 1976).

Según WIGGLESWORTH (1978) y RICHARDS y DAVIES (1983) la causa inmediata de la diapausa postembrionaria probablemente sea debida a la ausencia de una hormona del crecimiento y de la muda; WIGGLESWORTH (1978) señala además que si se implanta el cerebro de una pupa del lepidóptero *Hyalophora* que haya terminado la diapausa, en una pupa que aún permanezca en diapausa, esta última iniciará su desarrollo. Al respecto, GUPTA *et al.* (1979) vieron que la larva de último estadio de *T. granarium* presenta dos tipos de células neurosecretoras que terminan en el cuerpo cardíaco y cuerpo alado, y mientras haya diapausa la actividad de las células neurosecretoras declina manteniéndose la actividad del cuerpo alado; cuando termina la diapausa, las células neurosecretoras recuperan su actividad reduciéndose la del cuerpo alado.

Bajo condiciones adversas de nutrición el número de intermudas larvianas en algunos coleópteros y lepidópteros puede verse aumentado en gran medida aunque el crecimiento en tamaño sea reducido, incluso pueda decrecer, como es el caso de las mudas regresivas de *Trogoderma granarium*, *T. glabrum* (BECK, 1973; RICHARDS y DAVIES, 1983).

Trogoderma granarium entra en «diapausa facultativa» cuando las temperaturas ambientales bajan de 21 °C, reiniciando su desarrollo cuando superen nuevamente ese umbral térmico (HILL, 1987a, 1987b y 1990). Según HARRIS (1984) la diapausa en *Trogoderma granarium* comienza a 25 °C. Sin embargo, NAIR y DESAI (1972) y STANLEY (1980) citan que la diapausa en el esca-

rabajo khapra comienza a partir de temperaturas iguales o inferiores a 30 °C. BURGÉS (1962) sometió a *T. granarium* a diferentes temperaturas y vio que cuando hacía bruscos aumentos de la misma, rompía bruscamente la diapausa concluyendo que es una diapausa poco habitual; el mismo BURGÉS (1963) señala que la diapausa en *T. granarium* puede deberse además de a la temperatura, a exceso poblacional, así la diapausa es frecuente cuando se da una elevada densidad poblacional, y a la vez, la acumulación de heces también puede inducir la diapausa, concluyendo además, que la humedad relativa es muy difícil de evaluar; NAIR (1974) considera también que la diapausa dada por densidad dependiente es causada por la presencia de pelets fecales del mismo insecto. NAIR y DESAI (1972) señalan que dietas subóptimas también inducen la diapausa en *T. granarium*.

Según NAIR y DESAI (1972) y HOY (1978) la diapausa facultativa de *T. granarium* es un carácter poligénico basado en los progresos de «diapausa y no diapausa» dados por los fenómenos de diapausa por densidad dependiente y la diapausa debido a la densidad independiente; así cuando la causa fue debida a la densidad dependiente en poblaciones que eran de densidad independiente esta fue totalmente eliminada por selección, de esta manera ellos demostraron que en el proceso de la diapausa está envuelto más de un gen, así ellos concluyen que la diapausa densidad dependiente está asociada a un gen recesivo, y que la diapausa densidad independiente lo está a un gen dominante.

Según BURGÉS (1963); NAIR y DESAI (1972); KARNAVAR (1983); AGGARWAL *et al.* (1983) y BAKER Y LOSCHIAVA (1987) *T. granarium* además de entrar en diapausa por las bajas temperaturas, la larva presenta una extraordinaria resistencia al hambre, entrando en diapausa facultativa cuando existe escasez o ausencia total de alimento, aunque la temperatura de desarrollo sea la adecuada en ese momento, para lo cual deambula en búsqueda de cualquier oquedad u orificio

que pueda servirle de refugio, la larva en este estado puede desplazarse en búsqueda de alimento y reiniciar su diapausa.

Según RAMARIVAN *et al.* (1966); HICKIN (1985) y CAB y EPPON (1992) *T. granarium* es particularmente peligroso en este estado de diapausa por ser muy difícil de matar con insecticidas de contacto o fumigantes, y a su vez, RAMARIVAN *et al.* (1966) y LE TORCH (1983) señalan que el escarabajo khapra es una importante plaga porque además en este estado fisiológico es capaz de soportar condiciones anaeróbicas. A su vez, NAVARRO y DÍAS (1987) vieron que larvas en diapausa de *T. granarium* se muestran altamente tolerantes a concentraciones de 75, 90 y 99% de dióxido de carbono, y que para matar la población sólo lo consiguieron cuando elevaron la temperatura hasta los 37 °C.

Según WIGGLESWORTH (1964); FREIDLANDER (1976); KARNAVAR (1983) y HILL (1990) *T. granarium* en ausencia de alimento puede sobrevivir desde un par de meses a varios años, y que a su vez, presenta numerosas mudas mientras permanece en diapausa por este efecto. Así WIGGLESWORTH (1964) y EVANS (1977) citan el caso de larvas que al comienzo del ensayo medían 8 mm de longitud y que, guardadas sin alimento, fueron mudando regularmente hasta que al cabo de cinco años habían quedado reducidas al tamaño de las larvas recién salidas del huevo (1 mm); redujeron en 600 veces su tamaño y peso originales.

KARNAVAR (1983) por otro lado mantuvo larvas en diapausa por espacio de tres años sin alimento, y cuando les suministró alimento vio que los adultos emergidos de las larvas que estuvieron en diapausa ovipusieron 96 huevos, mientras aquellos adultos cuyas larvas no estuvieron en diapausa sólo pusieron 53 huevos. SAXINA *et al.* (1981) encontraron un efecto similar, es decir, los adultos que provenían de larvas en diapausa ovipusieron 91 huevos contra 55-56 huevos de hembras provenientes de larvas sin diapausa, concluyendo que este aumento de la fecundidad permite al insecto

to compensar el retraso poblacional causado por la diapausa.

Por otro lado, GOTH *et al.* (1984) vieron que los machos que proceden de larvas que han estado en diapausa mostraron menor respuesta a la feromona de la hembra, siendo más reducida esta respuesta cuanto más tiempo permanecían las larvas en diapausa. AGGARWAL *et al.* (1983) vieron además que la edad de la larva es un factor importante en la diapausa, debido a la mayor facilidad que tienen las larvas de más edad en acumular en menor tiempo el alimento necesario en el momento de la inducción de la diapausa. Así, KARNAVAR y NAIR (1969) vieron que en el cuerpo graso de larvas de quinto estadio se dan importantes acumulaciones de proteínas, grasas y glucógeno, que son los que proveen al insecto de la energía necesaria para cuando la larva no tenga alimento.

Según BECK (1973); BAKER y LOSCHIAVA (1987) y BAKER y BRY (1987) este comportamiento de crecimiento retrogresivo (disminución del tamaño) con sucesivos número de mudas se da también en *Trogoderma glabrum*, y en *Attagenus unicolor*, que según BAKER (1977) se caracteriza por presentar una respiración reducida pero con alimentación intermitente. Sin embargo BURGESS (1960) considera que cuando *Trogoderma granarium* va a efectuar una muda en condiciones de diapausa aumenta mucho el consumo de oxígeno al igual que las reservas alimenticias.

Según BAKER y LOSCHIAVA (1987) y BELL (1994) el hecho de que las larvas de *T. granarium* se encuentren en diapausa, debida a la escasez o ausencia total de alimento, y que mientras permanezcan en esta condición puedan alimentarse de manera intermitente, así como también moverse y presentar un número considerable de mudas larvarias, hace que los autores señalados prefieran hablar de «*diapauselike*» «*como en diapausa*» debido a que las mudas retrogresivas como única respuesta a la falta de alimento no sea considerada por estos autores como «*diapausa*».

MATERIALES Y METODOS

Para inducir al insecto a entrar en diapausa, se dispusieron 120 larvas divididas en tres grupos diferenciados por edad (larvas de primer, tercer y quinto estadios), de 40 larvas cada uno, y puestos en cajas de crianza plásticas, en cuyo fondo se agregaban trozos de poliespan con el fin de que los insectos pudiesen encondarse dentro de ellos. Luego eran puestos dentro del insectario de la Cátedra de Entomología de la ETS Ingenieros Agrónomos de la Universidad Politécnica de Madrid con el fin de que la diapausa sea exclusivamente debida a la ausencia total de alimento y no a otras posibles causas como bajas temperaturas.

Las larvas eran revisadas semanalmente, anotándose principalmente el número de mudas y cualquier otro posible comportamiento que pudiese detectarse. Posteriormente y debido a los resultados obtenidos se cogieron otras 200 larvas, pero esta vez, las larvas eran exclusivamente de últimos estadios larvales, las que se subdividieron en dos grupos de 100 larvas cada uno y puestas en placa petri, a un grupo se les suministró alimento (trigo) y el restante sin alimento y sin poliespan con el fin de que la diapausa fuera debida exclusivamente a la ausencia total de alimento. Ambos grupos fueron puestos dentro del insectario.

Finalmente los adultos obtenidos en ambos grupos fueron pesados en una balanza analítica modelo Metter H10. Los análisis estadísticos realizados consistieron en comparar las medias mediante el test «*F*» de análisis de la varianza al 5% previa comprobación de la normalidad mediante el test de *Kolmogorov-Smirnoff sobre residuos* y para comprobar la homocedasticidad se aplicó el test de *Bartlett*.

RESULTADOS Y DISCUSION

Los resultados obtenidos muestran que en el caso de las larvas de primer estadio mudaron unas ocho veces, pero que ninguna

llegó viva al final del estudio (3 meses), mientras que las larvas de tercer estadio mudaron repetidas veces, que en término medio se contaron 27 mudas, es decir, una muda entre 9 y 12 días; esta es una de las importantes diferencias con la diapausa ocurrida por las bajas temperaturas en la cual las larvas no mudan. Esta respuestas de numerosas mudas en ausencia total de alimento lo citan para *Trogoderma granarium* WIGGLESWORTH (1964); KARNAVAR (1983); HILL (1990) y BELL (1994) como una estrategia de sobrevivencia que le permite al insecto vivir desde un par de meses a varios años con una consecuente e importante pérdida de peso corporal. La mortalidad dada en las larvas de primer estadio es debida a que según AGGARWAL *et al.* (1983) las larvas de menor edad no han tenido el tiempo necesario para acumular el alimento que les permitirá sobrevivir mientras permanezcan en diapausa.

Las larvas de quinto, tercer y primer estadios una vez puestas en el poliespan comenzaron inmediatamente a excavar galerías, pareciendo que éstas se alimentaran del mismo, lo cual se comprobaba por el constante aserrín que dejaban en el fondo del frasco donde estaban contenidas; también era frecuente encontrar las larvas reunidas al final de cada galería a la par que iban mudando.

Con respecto a las larvas de quinto estadio ocurrió algo inesperado, es decir, en lugar de entrar en diapausa debido a la ausencia de alimento, estas larvas puparon y luego se transformaron en adultos, lo cual está reflejado en la Figura 1. Posteriormente a estos adultos se les hizo un seguimiento de la ovoposición de las hembras representado en la Figura 2 en la que se ven diferencias significativas de las hembras mantenidas en poliespan con respecto a las hembras que no tuvieron restricción alimenticia, lo cual

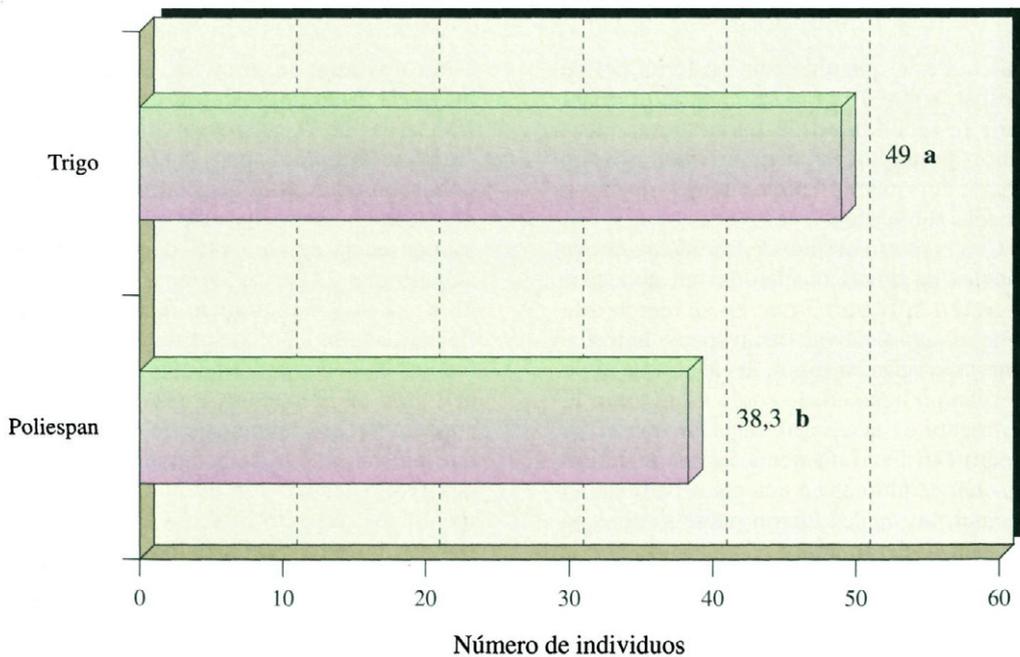


Fig. 1.—Número de adultos de *Trogoderma granarium* emergidos en trigo versus los emergidos en poliespan

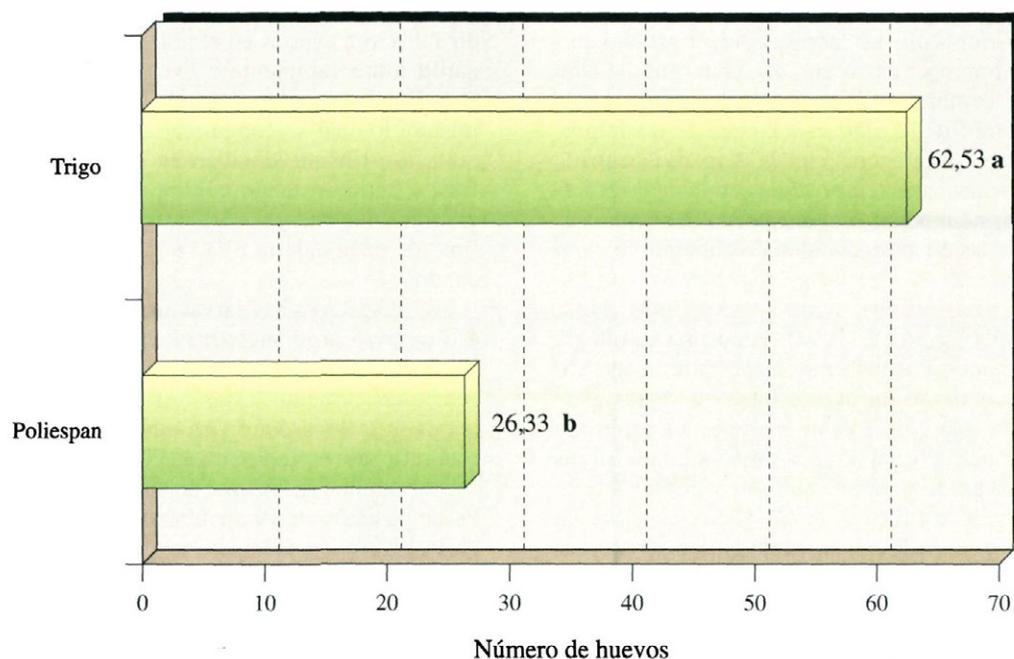


Fig. 2.—Oviposición de hembras de *Trogoderma granarium* cuyas larvas fueron puestas en trigo y poliespan.

quiere decir, que un efecto posterior del poliespan sobre *T. granarium* sería el disminuir la fecundidad de las hembras aún a pesar de que dichas hembras fueron fecundadas con machos provenientes de larvas criadas sobre trigo.

Con respecto al peso de los adultos provenientes de larvas mantenidas en poliespan, se ve en la Figura 3 que no se dieron diferencias significativas con respecto al testigo (larvas criadas en trigo), es decir, que el poliespan no tiene efecto sobre este factor. Finalmente es necesario destacar que el Dr. Pedro Del Estal mantenía larvas de *T. granarium* de últimos en una placa petri sin alimentar, las cuales fueron puestas sobre poliespan y dieron como resultado de que un 10% de ellas llegaron a adultos sin más alimento que el poliespan, por lo que el insecto de alguna manera parece ser capaz de aprovechar algún nutriente a partir de ese substrato.

No obstante lo anterior, el día 15 de mayo de 1994 se pusieron dos grupos de 100 larvas de *T. granarium* de últimos estadios en dos placas petri sin alimento y sin poliespan dentro del insectario para que la diapausa pudiera achacarse exclusivamente a la ausencia de alimento, dando como resultado que 23 larvas de una placa petri y 28 de la otra siguieron su desarrollo hasta llegar a adulto aún a pesar de no existir alimento, es decir, la larva que está próxima al estado de prepupa es capaz de continuar su desarrollo a expensas de las reservas que ha sido capaz de acumular durante su desarrollo larval, aún en ausencia de alimento. Al respecto FUKUDA (1940) citado por JOLY (1968) trabajando con larvas de *Bombix mori* vio que algunas larvas de cuarto estadio que quedaron sin alimento fueron capaces de completar su desarrollo hasta adultos, aunque algo más pequeños, mientras que otras en la misma condición

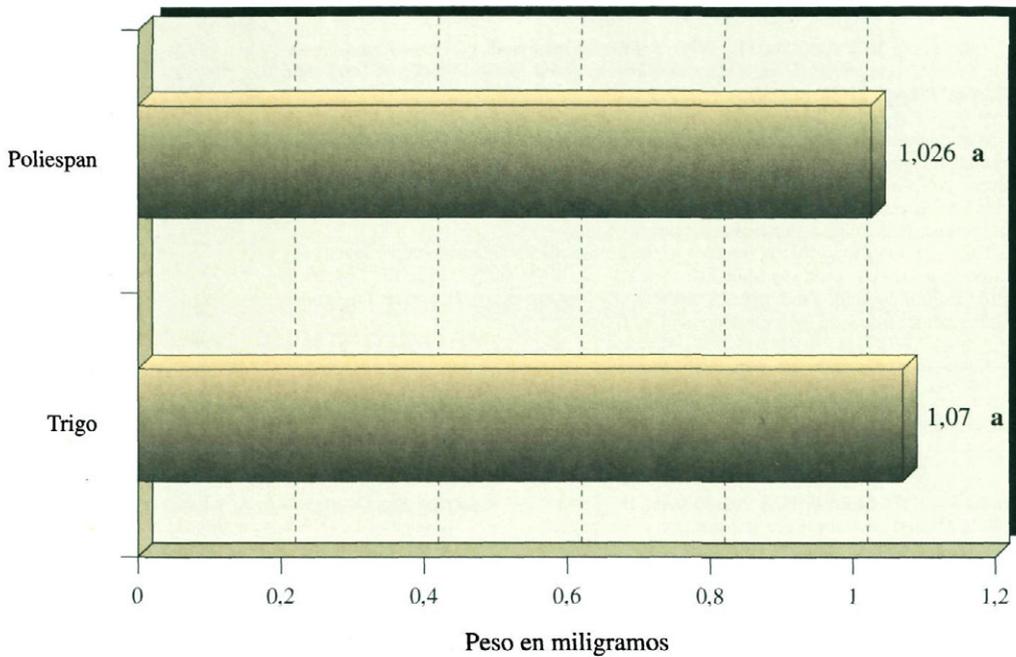


Fig. 3.—Peso de adultos de *T. granarium* cuyas larvas fueron puestas en trigo y poliespan.

no consiguieron llegar hasta el estado de adulto. De allí que el autor antes mencionado consideró un período que llamó de «Alimentación obligatoria», es decir, aquella cantidad crítica de alimento que necesita el insecto para poder continuar su desarrollo a estados más avanzados como son la pupa y el adulto; ello quiere decir que si el insecto se ve enfrentado posteriormente a ese período de restricciones alimenticias podrá completar su desarrollo hasta adulto, a pesar de ello.

CONCLUSIONES

T. granarium en condiciones de diapausa sobre poliespan presentó numerosas mudas, sobreviviendo a esta condición solamente las larvas de los últimos estadios, con la excepción de aquellas larvas de quinto estadio que estaban muy próximas a la prepupa, continuaron su desarrollo hasta adulto, esto último estaría indicando que estas larvas de últimos estadios son capaces de continuar su desarrollo en ausencia de alimento.

ABSTRACT

REBOLLEDO, R. y ARROYO, M., 1995: Studies of behaviour of *Trogoderma granarium* everts (coleoptera: dermestidae) in diapause owed to the absence of food. *Bol. San. Veg. Plagas*, 21(3): 319-327.

Was disposed of 120 larvae of *Trogoderma granarium* divided in three groups differentiated by age (larvae of first, third and fifth stadium) of 40 larvae each one and in plastics boxes with poliespan and without food. Then was deposited in the insectarium of the ETS Ingenieros Agrónomos of Polytechnic University of Madrid, with the end of that it diapause is owed exclusively to it needs of food.

They resulted shows that in the case of the larvae of first stadium they moved only 8 times not arrived whatever long live to the final of the study, while the larvae of third stadium continued moving (26 changes) During the essay. However, the larvae of last stadium followed their development until mature.

Key words: *Trogoderma granarium*, diapause.

REFERENCIAS

- AGGARWAL, V.; SAXINA, D. y AGGARWAL, H., 1983: Role of food and larval age in induction of diapause in *Trogoderma granarium* Everts. *Journal of Entomol. Research*, 5(1): 39-42.
- BAKER, J., 1977: Growth and retrogression in larvae of *Trogoderma glabrum* (Coleoptera: Dermestidae) 4. Development Characteristics and adaptative functions. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 70: 299-302.
- BAKER, J. y LOSCHIAVA, S., 1987: Nutritional Ecology of Stored-Product Insects. In: Slanky, F. and Rodríguez, J. *Nutritional Ecology of Insects, Mites, Spiders and Related Invertebrates*. John Wiley & Sons. New York. 321-344 pp.
- BAKER, J. y BRY, R., 1987: Nutritional of Wool-and Feer-Feeding Insects. In: Slanky, F. and Rodríguez, J. *Nutritional Ecology of Insects, Mites, Spiders and Related Invertebrates*. John Wiley & Sons. New York. 971-982 pp.
- BECK, S., 1973: Growth and retrogression in larvae of *Trogoderma glabrum* (Coleoptera: Dermestidae) 4. Developmental Characteristics and adaptative functions. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 66: 895-900.
- BELL, C., 1994: A Review of Diapause in Stored-product Insects. *J. Stored Prod. Res.*, 30(2): 99-120.
- BURGES, H., 1962: Studies on the dermestid beetle *Trogoderma granarium* Everts V. Reactions of diapause larvae to temperature. *Bull. ent. Res.*, 3: 1.
- BURGES, H., 1963: Studies on the dermestid beetle *Trogoderma granarium* VI Factors inducing diapause. *Bull. ent. Res.*, 54: 571-587.
- CAB INTERNATIONAL AND EUROPEAN AND MEDITERRANEAN PLANT PROTECTION, 1992: *Trogoderma granarium* Everts Quarantine Pests for Europe. UK & University Press Cambridge. 334-340 pp.
- CHAPMAN, R., 1982: *The insects structure and function*. Third Edition. Hodder and Stoughton Ltd. 919 pp.
- DAVIES, R., 1991: *Introducción a la entomología*. Mundi Prensa, Madrid. 449 pp.
- EVANS, G., 1977: *The life of beetles*. Alden Press. Great Britain. 232 pp.
- FREIDLANDER, C., 1976: *The biology of insects*. Anchor Press Ltd. Great Britain. 189 pp.
- GOTHI, K.; TAMHANKAR, A. y RAHAKAR, G., 1984: Influence of larval diapause on male response to female sex pheromone in *Trogoderma granarium* Everts (Coleoptera: Dermestidae). *J. Stored Prod. Res.*, 20(2): 65-69.
- GUPTA, S.; BHARGAVA, S. y HARGAWAL, H., 1979: Neuroendocrine system of the larvae of *Trogoderma granarium*. *Entomol.*, 4(2): 209-211.
- HAPP, G., 1984: Development and reproduction. In: Evans, H. *Insect Biology a Textbook of Entomology*. Addison-Wesley Publishing Company California. 93-113 pp.
- HARRIS, D., 1984: The Khapra beetle *Trogoderma granarium* Everts (Coleoptera: Dermestidae) Entomology Circular Division of Plant Industry Florida, Department of Agriculture & Consumer Services n.º 262, 2 pp.
- HICKIN, N., 1985: *Pest animals in Buildings: A World Review*. The Pitman Press. Great Britain. 385 pp.
- HILL, D., 1987a: *Agricultural insect pests of temperature regions and their control*. Cambridge University Press. Londo. 659 pp.
- HILL, D., 1987b: *Agricultural insect Pest of the Tropics and their control*. Second Edition. Alden Press. Great Britain. 756 pp.
- HILL, D., 1990: *Pests of stored products and their control*. Belhaven Press. London. 274 pp.
- HINTON, H., 1945: *A monograph of the beetles associated with stored products*. British Museum Vol. I. Jarrolds and Sons Ltd. London. 443 pp.
- HOY, M., 1978: Variability in Diapause attributes of insects and mites. Some Evolutionary and Practical Implications. In: Dingle, H. *Evolution of Insect Migration and Diapause*. Springer-Verlag. New York. 101-126 pp.
- JOLY, P., 1967: *Endocrinologie des insectes*. Masson et Cie Editeurs, Paris. 344 pp.
- KARNAVAR, G. y NAIR, K., 1969: Observations on the citology and cytochemistry of the fat body of normal diapausing larvae of *Trogoderma granarium* Everts (Col.: Dermestidae). *Journal of Animal Morphology and Phisiology*, 15(1/2): 153-161.

- KARNAVAR, G., 1983: Influence environmental factors on the development of noxious insect: *Trogoderma granarium* an its control by synthetic hormones: *Memoires de la Societé d'Histoire Naturelle de l'Afrique*, n.º 13, 217-225 pp.
- KHALEFA, A., 1960: An open-air under ground grain storage in the Sudan. *Bull. Soc. Ent. Egypt*, **44**: 129-142.
- LE TORC'H, J., 1983: Etude en Laboratoire de la sensibilité à l'anhydride carbonique et a l'azote de plusieurs espèces d'insectes des denrées stockées en vue d'une application á la desinsectation des stocks. *Agronomic*, **3**(5): 399-486.
- NAIR, K. y DESAI, 1972: Some new findings on factors inducing diapause in *Trogoderma granarium* Everts (Coleoptera: Dermestidae). *J. Stored Prod. Res.*, **8**: 27-54.
- NAIR, K., 1974: Studies on the diapause of *Trogoderma granarium* effect of juvenile hormone analogues on growth and metamorfosis. *Journal of Insect Physiology*, **20**(2): 231-244.
- NAVARRO, S. y DÍAS, N., 1987: Effect of carbon dioxide on active and quiescent ñarvae of *Trogoderma granarium* at three temperatures in progres Report for the year 1984/85 of the stored product, Israel, Ministry of Agriculture. 48-56 pp.
- PHILLIPS, J., 1976: *Fisiología Ecológica*. Blume Ediciones. Madrid. 248 pp.
- RAMAVIRAN, J.; KRIS, H.; NAMURTHY, K. y PINGALE, S., 1966: Studies on preservation of food grain in Rural Storage. Part I. Rural Storage of food grains. *Bull. Grain Technol.*, **4**(4): 117-194.
- RICHARDS, O. y DAVIES, R., 1983: *Tratado de Entomología IMMS: Structura, Fisiología y Desarrollo* Vol. I, Omega S.A. Barcelona. 438 pp.
- SAXINA, D.; AGGARWAL, V. y AGGARWAL, H., 1981: Reproductive potentials of *Trogoderma granarium* Everts during diapause. *Current Science*, **50**(9): 424-425.
- SOHI, G., 1986: Influence of food on the phototatic response of the larvae of *Trogoderma granarium* Everts (Coleoptera: Dermestidae). *Indian Journal of Ecology*, **13**(1): 179-182.
- STANLEY, D., 1980: *Insect Photoperiodism*. Second Edition. Academic Press. New York. 387 pp.
- TAUBER, M. y TAUBER, C., 1978: Evolution of Phenological strategies in Insects: A comparative Approach with Ecophysiological and Genetic Consideration. In: Digle, H. *Evolution of Insect Migration and Diapause*. Springer-Verlag. New York. 53-71 pp.
- WIGGLESWORTH, V., 1964: *La vida de los insectos*. Ediciones Destino. Barcelona. 396 pp.
- WIGGLESWORTH, V., 1978: *Fisiología de los insectos*. Acribia Zaragoza. 155 pp.
- YINON, U. y SHULOV, A., 1966: Some factors influencing phototactic response of adult *Trogoderma granarium* Everts (Coleoptera: Dermestidae). *J. Stored Prod. Res.*, **2**(1): 57-67.
- ZALAVSKI, V., 1988: *Insect Development Phoptoperiodic and Temperature Control*. Springer-Verlag. New York. 187 pp.

(Aceptado para su publicación: 18 octubre 1994)