

**UNIVERSIDAD DE COSTA RICA  
FACULTAD DE CIENCIAS  
ESCUELA DE BIOLOGIA**

**ESTUDIO ULTRAESTRUCTURAL DEL TRACTO DIGESTIVO DE  
TAE NIOPODA, SCHISTOCERCA, IDIARTHRON, STILPNOCHLORA y  
GRYLLUS, (ORDEN SALTATORIA) EN COSTA RICA**

**TESIS DE GRADO**

Presentada para optar el grado de Licenciado en Biología  
con énfasis en Zoología

por

**JOLLYANNA MALAVASI GIL**

1980



UNIVERSIDAD DE COSTA RICA  
FACULTAD DE CIENCIAS  
ESCUELA DE BIOLOGIA

**ESTUDIO ULTRAESTRUCTURAL DEL TRACTO DIGESTIVO DE  
TAE NIOPODA, SCHISTOCERCA, IDIARTHRON, STILPNOCHLORA y  
GRYLLUS, (ORDEN SALTATORIA) EN COSTA RICA**

TESIS DE GRADO

Presentada para optar al grado de Licenciado en Biología  
con énfasis en Zoología

por

JOLLYANNA MALAVASI GIL

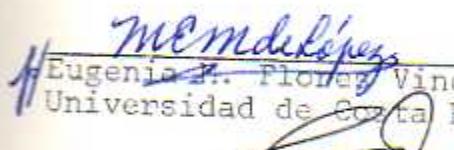
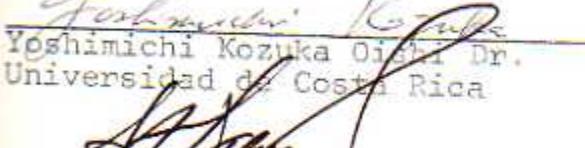
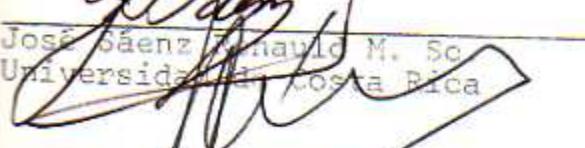
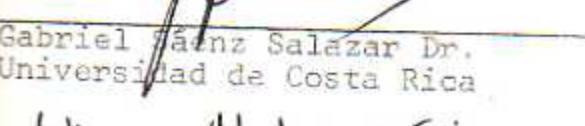
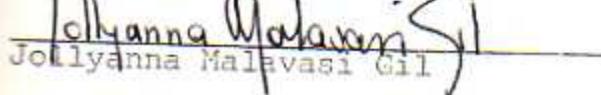
1980

ESTUDIO ULTRAESTRUCTURAL DEL TRACTO DIGESTIVO DE TAENIOPODA,  
SCHISTOCERCA, IDIARTHRON, STILPNOCHLORA Y GRYLLUS,  
(ORDEN SALTATORIA) EN COSTA RICA

TESIS

PRESENTADA EN LA  
ESCUELA DE BIOLOGIA

APROBADA:

 Eugenio M. Flores Vindas Ph. D. Universidad de Costa Rica	Directora de la Escuela de Biología
 Francisco Firmino Calderón Dr. Universidad de Costa Rica	Director de Tesis
 Yoshimichi Kozuka Oishi Dr. Universidad de Costa Rica	Miembro del Tribunal
 José Sáenz Jiménez M. Sc. Universidad de Costa Rica	Miembro del Tribunal
 Gabriel Sáenz Salazar Dr. Universidad de Costa Rica	Miembro del Tribunal
 Jollyanna Malavasi Gil	Sustentante

A mi Madre y Hermanos

### AGRADECIMIENTO

Llegué hasta aquí, pero no sola.

La sabia mano del Dr. Manuel María Murillo condujo mis primeros pasos y con esa constancia que me inculcara, pude atender la palabra acertada del Dr. Francisco Ureña. A él mi más profundo agradecimiento por haber abierto para mí los horizontes de la ciencia, a él quien con su bondadosa paciencia sigue siendo mi Maestro y Guía.

El Dr. Takahisa Tukuoka me indicó una a una las técnicas a seguir, su tono seguro me infundió firmeza en el manejo del microscopio.

El gesto siempre paterno, amable con que constantemente me tratará el Dr. Yoshimichi Kozuka, su ejemplar tesón, su exquisita sabiduría, hicieron que modelara decidida todas las enseñanzas con que mis profesores me habían ido preparando.

El Dr. Rafael Brenes vino a darme la confianza necesaria para proseguir en mi investigación.

El afán conjunto de cuantos me rodearon en el laboratorio, Iris, Rodolfo, Edwin y Damaris hicieron de mi labor la más agradable meta.

El consejo siempre oportuno del Dr. Alvaro Willie sirvió de pauta para la solución de problemas aparentemente insalvables.

Una nota de especial reconocimiento para los señores profesores miembros del Tribunal, Dra. María Eugenia Flores Vindas, Dr. José Sáenz Renauld y Dr. Gabriel Sáenz Salazar por su valiosa colaboración, decisiva para la finalidad deseada con mi trabajo.

Y un fervoroso "Arigato Gozaimashita", hago llegar desde lo más profundo de mi corazón a todos aquellas personas en Japón, honorables miembros de su Gobierno y personeros de la Agencia Japonesa de Cooperación Internacional, (JICA), que han hecho posible el Centro de Microscopía de nuestra Universidad.

Todas estas corrientes que desde diversos ángulos impulsaron mis anhelos, convergieron con la motivación inspiradora del Dr. Eugenio Sancho, quien dio la decisión que me ha conducido hasta aquí, con mi tesis concluida, la que ofrezco con todo amor a máma y mis hermanos.

INDICEPAGINA No.

INDICE DE FIGURAS.....	viii-ix-x-xi-xii
I INTRODUCCION.....	1
II REVISION DE LITERATURA.....	4
1. Morfología del tracto digestivo.....	4
2. Enzimas digestivas.....	8
3. Absorción.....	10
III MATERIAL Y METODOS.....	12
IV RESULTADOS.....	15
1. Estomodeo.....	15
1.1 Faringe y esófago.....	15
1.1a <u>Taeniopoda</u> .....	15
1.1b <u>Schistocerca</u> .....	19
1.1c <u>Idiarthron</u> .....	23
1.1d <u>Stilpnochiora</u> .....	23
1.1e <u>Gryllus</u> .....	23
1.2 Búche.....	28
1.3 Válvulas cardíacas.....	40
1.4 Proventrículo.....	40
1.4a <u>Idiarthron</u> .....	45
1.4b <u>Stilpnochiora</u> .....	55
1.4c <u>Gryllus</u> .....	67

PAGINA No.

2.	Mesenterón.....	78
2.1	Estómago y ciegos gástricos.....	78
3.	Proctodeo.....	84
V	DISCUSION.....	111
1.	Estomodeo.....	111
1.1	Faringe y esófago.....	111
1.2	Buche.....	117
1.3	Válvulas cardíacas.....	120
1.4	Proventrículo.....	123
2.	Mesenterón.....	131
2.1	Estómago y ciegos gástricos.....	131
3.	Proctodeo.....	136
3.1	Ileum.....	136
3.2	Colon.....	138
3.3	Saco rectal.....	139
VI	BIBLIOGRAFIA.....	141

## INDICE DE FIGURAS

<u>FIGURA</u>	<u>PAGINA No.</u>
1 Panorámica del epitelio digestivo del estomodeo de <u>Gryllus</u> .....	16
2 Epitelio digestivo de la faringe de <u>Taenipoda</u> .....	17
3 Epitelio digestivo del esófago de <u>Taenipoda</u> .....	18
4 Epitelio digestivo del esófago de <u>Tanipoda</u> .....	20
5 Unidades epiteliales esofágicas de <u>Schistocerca</u> .....	21
6 Unidad epitelial esofágica de <u>Schistocerca</u> .....	22
7 Placas faríngeas de <u>Idiarthron</u> .....	24
8 Placas esofágicas de <u>Idiarthron</u> ,.....	25
9 Panorámica del epitelio digestivo de la faringe de <u>Stilpnochlora</u> .....	26
10 Placas esofágicas de <u>Stilpnochlora</u> ,.....	27
11 Epitelio digestivo de la faringe de <u>Gryllus</u>	29
12 Placas esofágicas de <u>Gryllus</u> ,.....	30
13 Panorámica de la superficie epitelial del buche de <u>Gryllus</u> .....	31
14 Pliegues epiteliales del buche de <u>Gryllus</u>	32
15 Placas epiteliales del buche de <u>Gryllus</u> ..	33

<u>PAGINA</u>		<u>PAGINA No.</u>
16	Unidad epitelial del buche de <u>Schistocerca</u> .....	35
17	Pliegues epiteliales ventrales del buche <u>Schistocerca</u> .....	36
18	Pliegue epitelial ventral del buche de <u>Schistocerca</u> .....	37
19	Placas epiteliales del buche de <u>Idiarthron</u> .....	38
20	Zona posterior del buche de <u>Idiarthron</u> ....	39
21	Válvula cardíaca de <u>Taenioopoda</u> .....	41
22	Válvula cardíaca de <u>Schistocerca</u> .....	42
23	Prominencias de una placa cardíaca de <u>Schistocerca</u> .....	43
24	Placa valvular cardíaca de <u>Schistocerca</u> ..	44
25	Panorámica del buche y proventrículo de <u>Gryllus</u> .....	45
26	Zona anterior del proventrículo de <u>Idiarthron</u> .....	47
27	Cuerpo trapezoide proventricular de <u>Idiarthron</u> .....	49
28	Cuerpo proventricular de <u>Idiarthron</u> .....	50
29	Unidad en forma de "S" del proventrículo de <u>Idiarthron</u> .....	51
30	Proyecciones pélicoformes del proventrículo de <u>Idiarthron</u> .....	52
31	Unidades prismáticas y unidades en forma de "S" del proventrículo de <u>Idiarthron</u> ...	53

<u>PAGINA</u>		<u>PAGINA No.</u>
32	Unidad prismática del proventrículo de <u>Idiarthron</u> .....	54
33	Sección transversal de la zona anterior del proventrículo de <u>Stilpnochlora</u> .....	56
34	Cuerpo en forma de cuchara del proventrículo de <u>Stilpnochlora</u> .....	57
35	Sección longitudinal de la zona anterior del proventrículo de <u>Stilpnochlora</u> .....	59
36	Cuerpo en forma de cuchara del proventrículo de <u>Stilpnochlora</u> .....	59
37	Placas anteriores de la zona dilatada del proventrículo de <u>Stilpnochlora</u> .....	60
38	Epitelio digestivo de la zona posterior proventricular de <u>Stilpnochlora</u> .....	62
39	Placa en forma de quilla del proventrículo de <u>Stilpnochlora</u> .....	63
40	Hendidura en forma de labios del proventrículo de <u>Stilpnochlora</u> .....	64
41	Cuerpo en forma de cuerno del proventrículo de <u>Stilpnochlora</u> .....	65
42	Cuerpos cilíndricos y esféricos del proventrículo de <u>Stilpnochlora</u> .....	66
43	Apéndices de la zona anterior proventricular de <u>Gryllus</u> .....	68
44	Zona anterior proventricular de <u>Gryllus</u> ..	69
45	Panorámica de la zona anterior proventricular de <u>Gryllus</u> .....	70
46	Panorámica de la zona d latada del proventrículo de <u>Gryllus</u> .....	72

<u>PAGINA</u>	<u>PAGINA No.</u>
47 Unidad en forma de cinta del proventrículo de <u>Gryllus</u> .....	73
48 Placas epiteliales de la unidad en forma de cinta del proventrículo de <u>Gryllus</u> ....	74
49 Superficie interna de la zona posterior del proventrículo de <u>Gryllus</u> .....	75
50 Unidad poliédrica proventricular de <u>Gryllus</u> .....	76
51 Unidad compuesta de la zona posterior del proventrículo de <u>Gryllus</u> .....	77
52 Proyección en forma de mano de la unidad compuesta de la zona posterior del proventrículo de <u>Gryllus</u> .....	79
53 Epitelio digestivo estomacal de <u>Schistocerca</u> .....	80
54 VelloSIDADES estomacales de <u>Taeniopoda</u> ...	81
55 VelloSIDADES estomacales de <u>Taeniopoda</u> ...	82
56 MicrovelloSIDADES estomacales de <u>Taeniopoda</u> .....	83
57 Epitelio digestivo de los ciegos gástricos de <u>Taeniopoda</u> .....	85
58 Epitelio digestivo de los ciegos gástricos de <u>Schistocerca</u> .....	86
59 Epitelio digestivo estomacal de <u>Gryllus</u>	87
60 Membrana basal estomacal de <u>Gryllus</u>	88
61 Epitelio digestivo estomacal de <u>Idiarthron</u>	89

<u>PAGINA</u>		<u>PAGINA No.</u>
62	Epitelio digestivo estomacal de <u>Stilpnoch</u> lora.....	90
63	Vellosidades menores estomacales de <u>Stilpnochiora</u> .....	91
64	Epitelio del íleum de <u>Taeniopoda</u> .....	92
65	Epitelio del íleum de <u>Schistocerca</u> .....	94
66	Epitelio del íleum de <u>Idiarthron</u> .....	95
67	Epitelio del íleum de <u>Idiarthron</u> .....	96
68	Epitelio del íleum de <u>Stilpnochiora</u> .....	97
69	Epitelio del íleum de <u>Gryllus</u> .....	98
70	Zona de transición entre el íleum y el co lon de <u>Idiarthron</u> .....	99
71	Epitelio del colon de <u>Taeniopoda</u> .....	100
72	Epitelio del colon de <u>Schistocerca</u> .....	101
73	Epitelio del colon de <u>Idiarthron</u> .....	102
74	Zona de transición entre el íleum y el co lon de <u>Stilpnochiora</u> .....	103
75	Epitelio del colon de <u>Stilpnochiora</u> .....	104
76	Epitelio del colon de <u>Gryllus</u> .....	105
77	Epitelio del saco rectal de <u>Taeniopoda</u> ..	106
78	Epitelio del saco rectal de <u>Schistocerca</u> ,	107
79	Epitelio del saco rectal de <u>Idiarthron</u> ..	108
80	Epitelio del saco rectal de <u>Stilpnochiora</u>	109
81	Epitelio del saco rectal de <u>Gryllus</u> .....	110

## I INTRODUCCION

El Orden Saltatoria comprende 13.000 especies, muchas de las cuales son cosmopolitas. La clasificación de este Orden ha sufrido constante modificación debido a la complejidad del grupo. Es tendencia común de los saltamontes el presentar una gran variabilidad de tamaños y formas por influencias geográficas, (Goetz, 1970), lo que dificulta la identificación de los especímenes.

Se espera a corto plazo una revisión de la taxonomía de los Saltatoria, debido al constante avance en el conocimiento de estos insectos, ya que en la última década ha renacido el interés hacia ellos por considerarseles plagas de gran potencial destructivo de la vegetación; lo cual repercute en las zonas con cultivos de valor económico, (Roonwal, 1953; Williams, 1954; Gangwere, 1958; Dadd, 1963; Lieberman, 1968; Ghaffar y Spencer, 1971; Beirne, 1972; Iqbal y Aziz, 1974; Saenger, 1978).

Schuster (1974), en un estudio sobre la flora tropical, afirmó que los saltamontes periódicamente visitan las flores para alimentarse del polen, desplazando a los poli-

nizadores principales, lo que reduce el rendimiento en la producción de frutos.

Los saltamontes afectan negativamente la agricultura, lo que facilita el financiamiento de los proyectos de investigación relacionados con el grupo. Para el investigador constituyen un material de trabajo fascinante, ya que a pesar de su fácil manejo presentan gran complejidad estructural, fisiológica y etológica.

La taxonomía moderna señala que el Orden Saltatoria comprende los Subórdenes Caelifera y Ensífera. Los Caelifera se identifican fácilmente ya que sus antenas poseen menos de treinta segmentos y los tímpanos, cuando están presentes, se localizan uno a cada lado del primer segmento abdominal. Los Ensífera presentan antenas tan largas como el cuerpo o más, cuando excepcionalmente son cortas, las patas anteriores son de tipo fosario; los tímpanos, cuando están presentes, se localizan en las tibias anteriores, (Wille y Fuentes, 1970).

La literatura señala diferencias macroscópicas a nivel de sistema digestivo. El Suborden Caelifera tiene un canal digestivo casi recto, un proventrículo inconspicuo y seis

ciegos gástricos, cada uno compuesto por una parte anterior y una posterior más pequeña. Para el Suborden Ensífera se señala que el canal alimenticio es ligeramente sinuado, el proventrículo bien desarrollado y armado de fuertes estructuras esclerotizadas y la existencia de dos ciegos gástricos simples, (Uvarov, 1966; Wille y Fuentes, 1970).

Los objetivos de la presente investigación son:

1. Hacer una descripción detallada de la ultraestructura de los epitelios del sistema digestivo de los Subordenes Caelífera y Ensífera.
2. Establecer una correlación entre la información ultraestructural encontrada y la función de los epitelios en cuestión.
3. Discutir la información obtenida en función de la clasificación taxonómica actual, para contribuir a la sistemática en estos grupos, relevante a la separación de géneros.

## II REVISIÓN LITERATURA

### 1. Morfología del tracto digestivo

En el Orden Saltatoria los individuos presentan la cabeza ortognata o excepcionalmente prognata, con la boca ventral (De Saussure y Zehntner, 1893, 1899; Uvarov, 1966; Wille y Fuentes, 1970).

El sistema digestivo se inicia con la cavidad bucal o preoral, cuya pared anterior o epifaringe está formada por la superficie interna del clipeo y el labro, (Gangwere, 1960), estructuras ricas en receptores sensoriales (Urvoy et al., 1978; Cook, 1979; Herrera et al., 1979).

La pared superior de la cavidad está constituida por la hipofaringe o lengua, zona con numerosos cuerpos sensitivos (Jannone, 1939; Karandinkar, 1939; Misra, 1946; Rosciszewska y Fudalewiczniemczyk, 1975), y una rica inervación sensorial (Louveaux, 1975). En la base de la hipofaringe desembocan las glándulas salivales constituidas por tres tipos de células secretoras (Chauvin, 1941).

La faringe se inicia en la cavidad preoral, posee una

zona de paredes epiteliales simples, circundada por capas de músculo circular y longitudinales. Su superficie interna está plegada longitudinalmente en forma irregular. La faringe se continua con el esófago, que a su vez desemboca en el buche, donde los pliegues se tornan transversales (Bryantseva, 1951, 1953; Novikoff, 1972). El estomodeo finaliza con un proventrículo poco diferenciado en el Suborden Caelifera, mientras que el Suborden Ensífera presenta una molleja que posee una fuerte armadura esclerotizada (Judd, 1948; Wille y Fuentes, 1970).

Mediante observaciones con microscopía de luz se describe al epitelio del estómago y de los ciegos gástricos constituidos por agrupaciones de células alargadas con microvellosidades en los bordes. Estas células poseen características secretoras (Dufour, 1841; Visart, 1894; Nenyukov y Parfent'ev, 1929; Woodruff, 1933; Newell y Baxter, 1936; Pilat, 1935; Hodge, 1936, 1939, 1940; Hafez y Ibrahim, 1959).

Khan (1961) afirmó que las microvellosidades del intestino medio se desarrollan completamente en los individuos a las 24 horas de emergidos del huevo, momento en que las células logran su capacidad fisiológica normal.

Beams y Anderson (1957) y Baccetti (1961) mediante estudios con microscopía electrónica para observar el mesenterón, señalaron actividad pinocitótica y exocrina de esta zona. Henrich y Zebe (1973) aclararon a este mismo nivel aspectos de la dinámica celular, en diferentes etapas de la digestión.

Aubry (1975) reportó la presencia de células endocrinas en el estómago de los saltamontes. Posteriormente Anderson y Cochrane (1977, 1978) mediante estudios sobre la inervación estomacal establecieron una posible relación entre la fisiología endocrina del mesenterón y la rica red nerviosa de estos tejidos. Estos trabajos lograron determinar que el estómago y los ciegos gástricos son las zonas principales de digestión y absorción de nutrientes en Saltatoria y que en dichos fenómenos intervienen procesos bioquímicos y fisiológicos muy complejos.

Bordas (1898) reconoce en los Saltatoria tres zonas a nivel de intestino posterior: el íleum, el colon y el saco rectal.

Las descripciones hechas con microscopía de luz señalan un epitelio intestinal simple, fuertemente pigmentado y

protejido por una capa cuticular (Cuénot, 1895; Bordas, 1898; Jannone, 1939; Hodge, 1940; Albrech, 1956; Ibrahim, 1963).

Baccetti (1960) describe la ultraestructura de la zona cuticular y del epitelio a nivel del íleon. Afirma que las membranas citoplasmáticas están muy plegadas en el borde apical y basal de las células; a la vez indica que en estas células las mitocondrias se encuentran en gran número, además de gránulos que también se observan en la hemolinfa.

Bown (1968) demostró la presencia de autolisomas en las células epiteliales intestinales.

Klein y Applebaum (1975) comunicaron a nivel del íleon y recto una superficie cuticular rica en poros y a nivel del íleon y colon cuerpos en forma de espina. Ellos sugieren que la función de estas estructuras es la de impulsar las heces hacia el saco rectal.

A nivel de estómago y de los ciegos gástricos la masa de alimento queda envuelta por una membrana peritrófica quitinosa, (Berreta, 1935, 1937; Mercer y Day, 1952; Khan, 1961; Baines, 1978), que es renovada constantemente por delaminación del epitelio del mesenterón (Uvarov, 1956;

Clarke et al., 1977).

Brown (1937 a, c), indicó que la membrana alrededor de las peletitas de excreta persiste a través del paso por el intestino posterior.

Goodhuz (1962) señala la capacidad del codo del colon de enderezarse durante las dilataciones abdominales, sugiriendo que este movimiento permite subdividir el material fecal y la membrana peritrófica envolvente.

Uvarov (1956) afirma que los saltamontes distienden el abdomen para facilitar el tránsito de material por el trácto digestivo.

## 2. Enzimas digestivas

La caracterización de las enzimas digestivas y la determinación de sus concentraciones en las diferentes partes del sistema digestivo de los saltamontes ha sido objeto de estudio. Las enzimas son elaboradas en los epitelios digestivos y descargadas al lumen del ducto, (Khan, 1963), o sintetizadas por microorganismos propios del tracto digestivo,

(Payne y Davison, 1974; Morgan, 1975 a; McBee, 1977; Aubry, 1979).

Las carbohidratos se localizan a lo largo de todo el aparato digestivo aunque sus mayores concentraciones y actividad ocurren a la altura del estomago, especialmente en el proventrículo (Nenyukov y Parfent'ev, 1929; Swingle, 1931; Schlottke, 1937; Brown, 1937 b; Chauvin, 1946; Robinson *et al.*, 1953; Robinson, 1956; Payne, 1961; Evans y Payne, 1964; Rao, 1971; Droste y Zebe, 1974; Payne y Davison, 1974; Morgan, 1975 a, b, c, d; Verma y Prasad, 1977; Morgan, 1976; Strebler, 1977, 1978).

Las proteinas e invertasas muestran su máxima secreción y actividad en los ciegos gástricos, decreciendo en el esófago y son mínimas en el estómago (Powning *et al.*, 1951; Khan, 1953 a, b, 1964; Rao, 1971; Verma y Prasad, 1977; Strebler, 1978).

Las lipasas se encuentran abundantemente en el mesenterón e íleum (Weintraub y Tietz, 1973; Verma y Prasad, 1977; Payne, 1978).

Las mayores concentraciones de fosfatasas se registraron en los ciegos gástricos y en el estómago (Drilhon y

Busnel, 1945 a, b; Day, 1949; Sharan y Sinka, 1975; Payne, 1978).

Las peptidasas son comunes en el mesenterón, aunque se segregan a lo largo de todo el sistema digestivo (Chauvin, 1946; Khan, 1962; Rao, 1971; Verma y Prasad, 1977).

### 3. Absorción

Trehern (1967), comentó que el estomodeo de los insectos es poco permeable, enfatizando que el rol principal de esta zona es almacenar el material ingerido. Smith (1958), reportó la poca especialización de las células del intestino anterior sobre todo a nivel de la membrana citoplasmática, excluyendo la posibilidad de absorción a este nivel del sistema digestivo.

Numerosos estudios muestran que en Saltatoria la porción anterior del estómago y de los ciegos gástricos son el sitio de mayor absorción de glucosa, (Treherne, 1958; Evans y Payne, 1964; Droste y Zebe, 1974).

Balshin y Phillips (1971) determinaron que los aminoá-

cidos se absorben en el recto, mientras que Tiwari et al, (1975) demostraron que ocurre principalmente en el mesenterón y en cantidades menores en el intestino posterior.

Weintraub y Tietz (1973, 1978) señalaron que la absorción de los lípidos ocurre en el ileum.

En los saltamontes hay absorción activa de agua y electrolitos a nivel del saco rectal (Baccetti, 1962; Phillips, 1964 a, b; Stobart, 1968; Peacock, 1977; Goh y Phillips, 1978; Herrera et al, 1978; Williams et al, 1978). Neirot y Neirot (1971) reconocieron a nivel rectal una amplia canalización de espacios intercelulares epiteliales y subepiteliales, lo cual según el modelo de Phillips (1964) favorece el bombeo de agua en contra de una gradiente de concentración osmótica.

Proux (1975) y Spring et al (1978) demostraron que el transporte de iones a través de los epitelios rectales está regulado por neurosecreciones.

### III MATERIAL Y METODOS

Se colectaron individuos adultos de:

- Taeniopoda sp. (Orden Saltatoria, Suborden Caelífera, Superfamilia Acridoidea, Familia Locustidae) en Santa Ana, Costa Rica, en agosto de 1978.
- Schistocerca sp. (Orden Saltatoria, Suborden Caelífera, Superfamilia Acridoidea, Familia Locustidae) en Guápiles, Costa Rica, en el mes de febrero de 1979.
- Idiarthron sp. (Orden Saltatoria, Suborden Ensífera, Superfamilia Tettigonioidea, Familia Tettigoniidae) en Jicaral, Costa Rica, en marzo de 1979
- Stilpnochlora sp. (Orden Saltatoria, Suborden Ensífera, Superfamilia Tettigonioidea, Familia Tettigoniidae) en San José, Costa Rica, en julio de 1979.

Gryllus sp. (Orden Saltatoria, Suborden Ensífera, Superfamilia Gryilloidea, Familia Gryllidae) en Santa Cruz de Guanacaste, Costa Rica, en diciembre de 1978.

Se escogieron al azar siete saltamontes de cada género, se anestesiaron con éter y se colocaron en una caja de petri, conteniendo fijador de Glutaraldehído al 2,5%, pH 7, en amortiguador de fosfatos, de tal manera, que el líquido mojara las vísceras expuestas del animal vivo.

Se separó en cada caso el tracto digestivo completo, pasándolo a otra caja de petri con fijador fresco, donde se procedió a separar: faringe, esófago, buche, proventrículo, ciegos gástricos, estómago e intestino posterior, de acuerdo a Bords (1898), Albrech (1956) y Blackith y Blackith (1966).

Las secciones fueron cortadas longitudinalmente, exponiendo sus paredes. Los restos de material ingerido fueron expulsados mediante repetidos lavados con fijador. Los trozos se fijaron durante dos horas en Glutaraldehído al 2,5%, a 4°C. Posteriormente fueron lavados con amortiguador de fosfatos durante treinta minutos y luego fueron deshidrata-

dos mediante una serie creciente de alcoholes.

Las muestras fueron transferidas a una solución 1:1 acetato de amilo, etanol absoluto, que al cuarto de hora se sustituyó por acetato de amilo puro.

Las piezas fueron llevadas al punto crítico del CO<sub>2</sub> en una secadora Hitachi HCP-1 y seguidamente fueron montadas en soportes de aluminio empleando pintura de plata.

Para eliminar la humedad restante se mantuvieron las secciones en un evaporador al vacío Hitachi HUS-5, a 10 grados Torricelli, durante seis horas; luego se cubrieron las muestras con una película de carbón de 50 $\text{\AA}$ , para favorecer la resistencia del material al haz de electrones.

En un evaporador iónico EIKO IB3 se agregó a las superficies una película de oro.

Empleando un microscopio electrónico de barrida Hitachi HHS-2R con un voltaje de aceleración de 10, 15 y 20 kV, se observó la superficie del sistema digestivo procesado.

Para las fotografías se empleó película Verichrome Pan Kodak, (ASA 125).

IV RESULTADOS1. ESTOMODEO

## 1.1 Faringe y esófago

El epitelio de la faringe y el esófago se encuentra formando pliegues. La cantidad de dobleces es diferente entre las zonas ventral y dorsal. Ventralmente se observan pliegues longitudinales gruesos en muy poca cantidad, los que se continúan a lo largo de la faringe al buche, (Fig. 1). Los pliegues longitudinales de la zona dorsal son más finos y presentan una fuerte corrugación transversal. El epitelio dorsal y ventral presenta la siguiente ultraestructura en cada uno de los géneros.

1.1a. Taeniopoda

Presenta un epitelio sumamente plegado, (Figs. 2, 3). En la cima se observa una gran cantidad de proyecciones de forma cónica, levemente curvadas y cubiertas por una capa

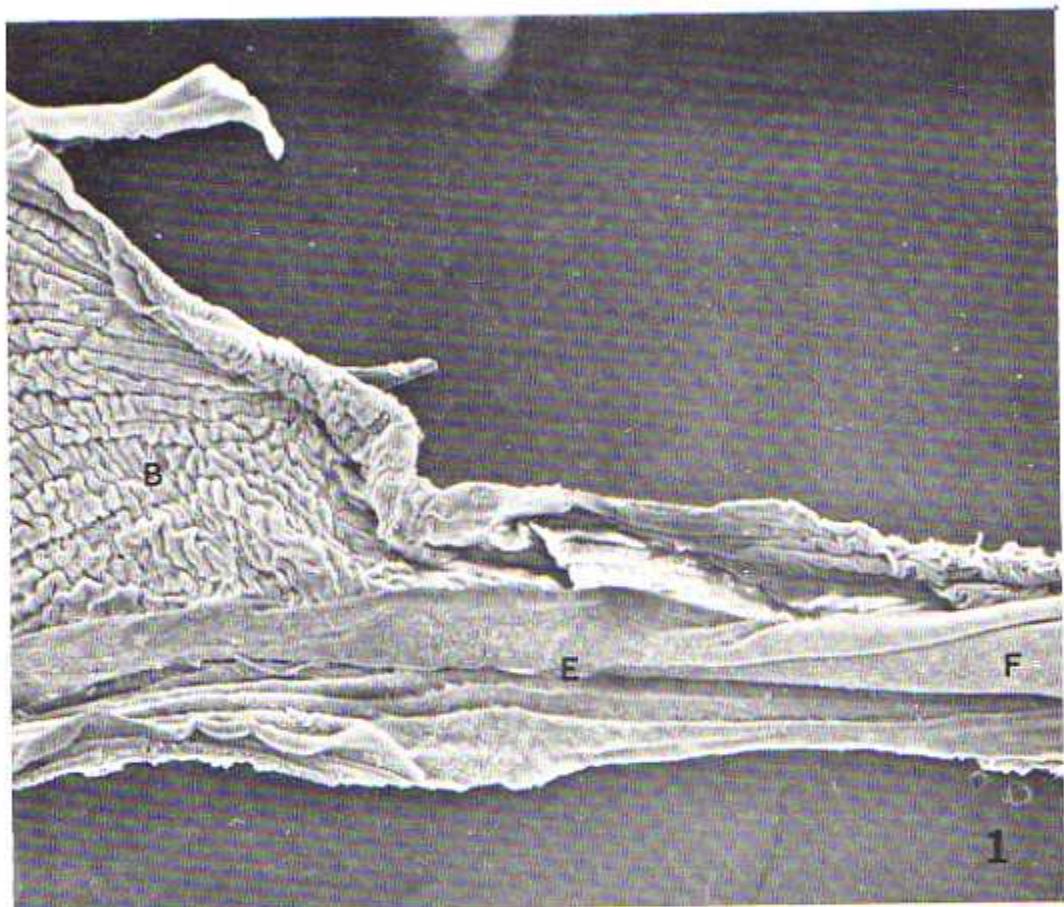


Figura 1. Micrografía electrónica panorámica del epitelio digestivo de la faringe, esófago y buche de Gryllus. F: faringe; E: esófago; B: buche. 40X.



Figura 2. Micrografía electrónica del epitelio digestivo de la faringe de Taeniopoda. Ed: epitelio desnudo. 80X.



Figura 3. Micrografía electrónica del epitelio digestivo del esófago de Taeniopoda. P<sub>c</sub>: proyección cónica. 320X.

(Figs. 5, 6).

que tienen una Longitud promedio de 43  $\mu$ m de largo, variable (1 a 7 proyecciones) y ligeramente curvadas; las dades contienen una serie de proyecciones conicas de numero constuyen una superficie con forma de mosaico. Estas unidades dividido en una gran cantidad de unidades que en conjunto presentan un epitelio sumamente pliegado y a la vez sub-

#### 1.1b Schistocerca

La vez que el epitelio tiene un pliegamiento transversal, donde la densidad de los cones disminuye drásticamente, a longitud como promedio, (Fig. 4). Existen amplias zonas el fondo del canal. Estas son más pequeñas, de 10  $\mu$ m de estas conicas, que no poseen quietina y están orientadas hacia el epitelio de la cima también se observan proyecciones medianas de 20  $\mu$ m de largo, (Figs. 2, 3, 4).

de quietina. Estas proyecciones presentan una longitud media de 20  $\mu$ m de largo, (Figs. 2, 3, 4).

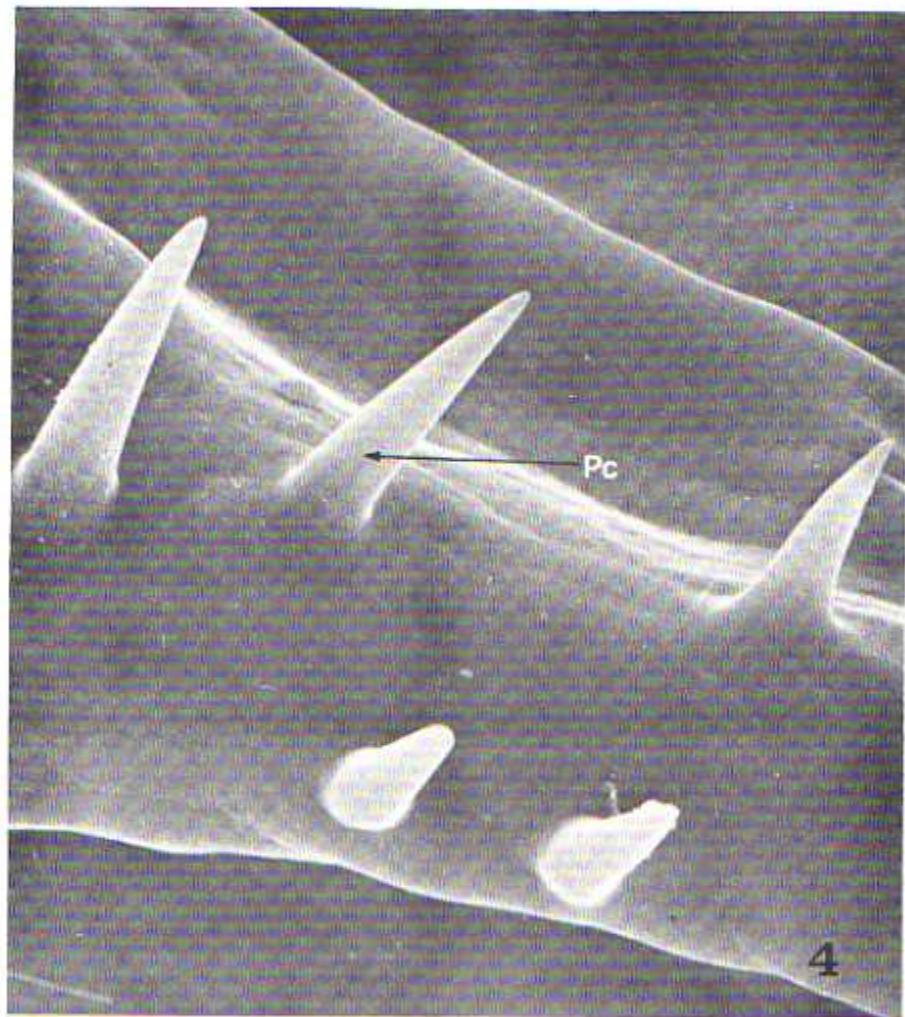


Figura 4. Micrografía electrónica del epitelio digestivo del esófago de Taeniopoda. Pc: proyección cónica.  
2.500X.

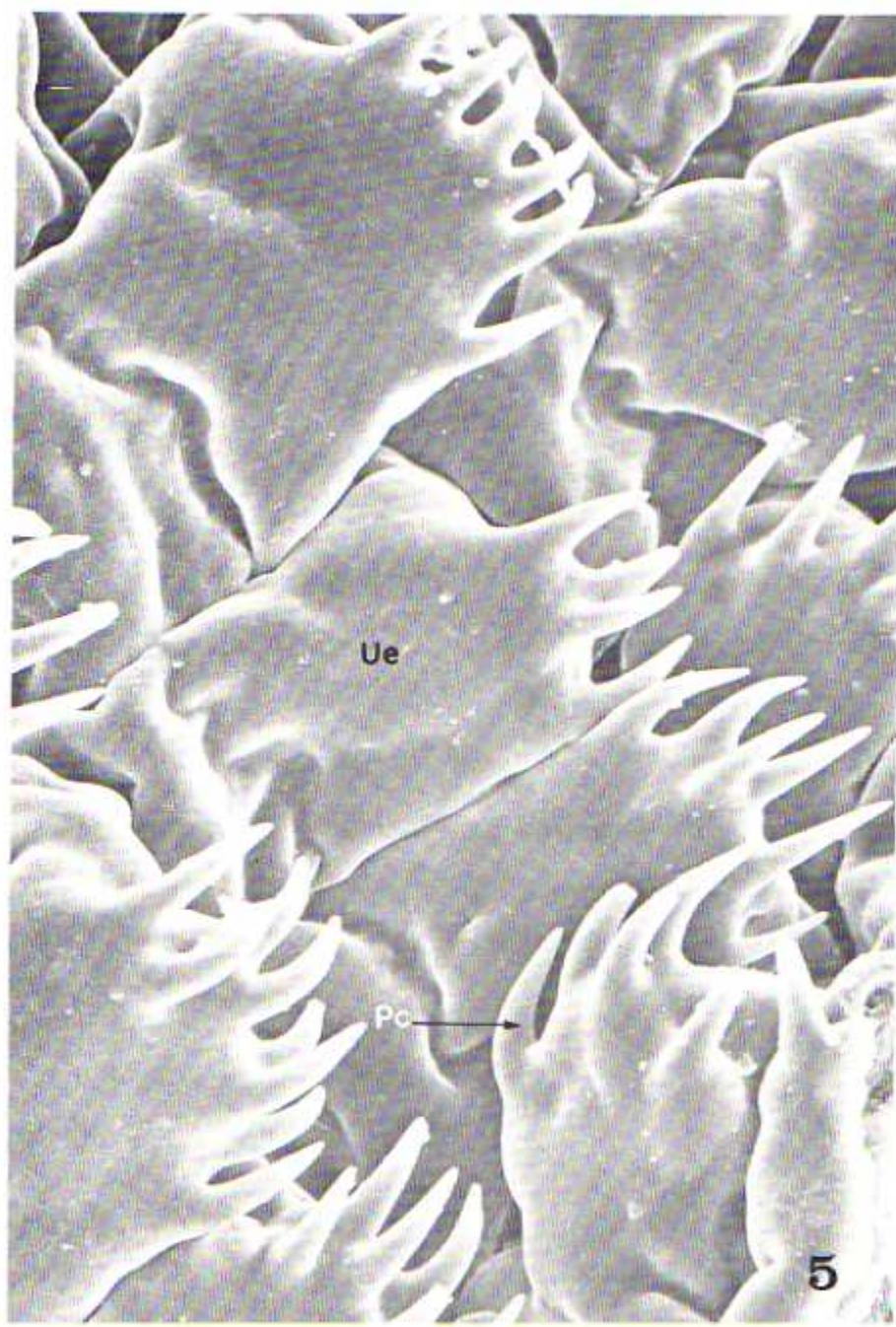


Figura 5. Micrografía electrónica del epitelio digestivo del esófago de Schistocerca. Ue: unidad epitelial; Po: proyección cónica. 470X.



Figura 6. Micrografía electrónica de una unidad epitelial del esófago de Schistocerca. 930X.

#### 1.1c Idiarthron

Posee una superficie cuya característica principal consiste en una serie de cuerpos parecidos a escamas. El extremo libre de los cuerpos con forma de escama, contiene una proyección cónica de longitud variable (de 10 a 32  $\mu\text{m}$  de largo), la cual está orientada en el sentido que sigue el material ingerido, (Figs. 7, 8).

#### 1.1d Stilpnochlora

Muestra una superficie epitelial sumamente plegada con una serie de cuerpos formando un mosaico similar al descrito en Idiarthron. Las unidades observadas en este epitelio son más redondas que las de Idiarthron y las proyecciones del extremo libre son más cortas (longitud promedio 4,5  $\mu\text{m}$  de largo), (Figs. 9, 10).

#### 1.1e Gryllus

El epitelio dorsal y ventral está constituido por una

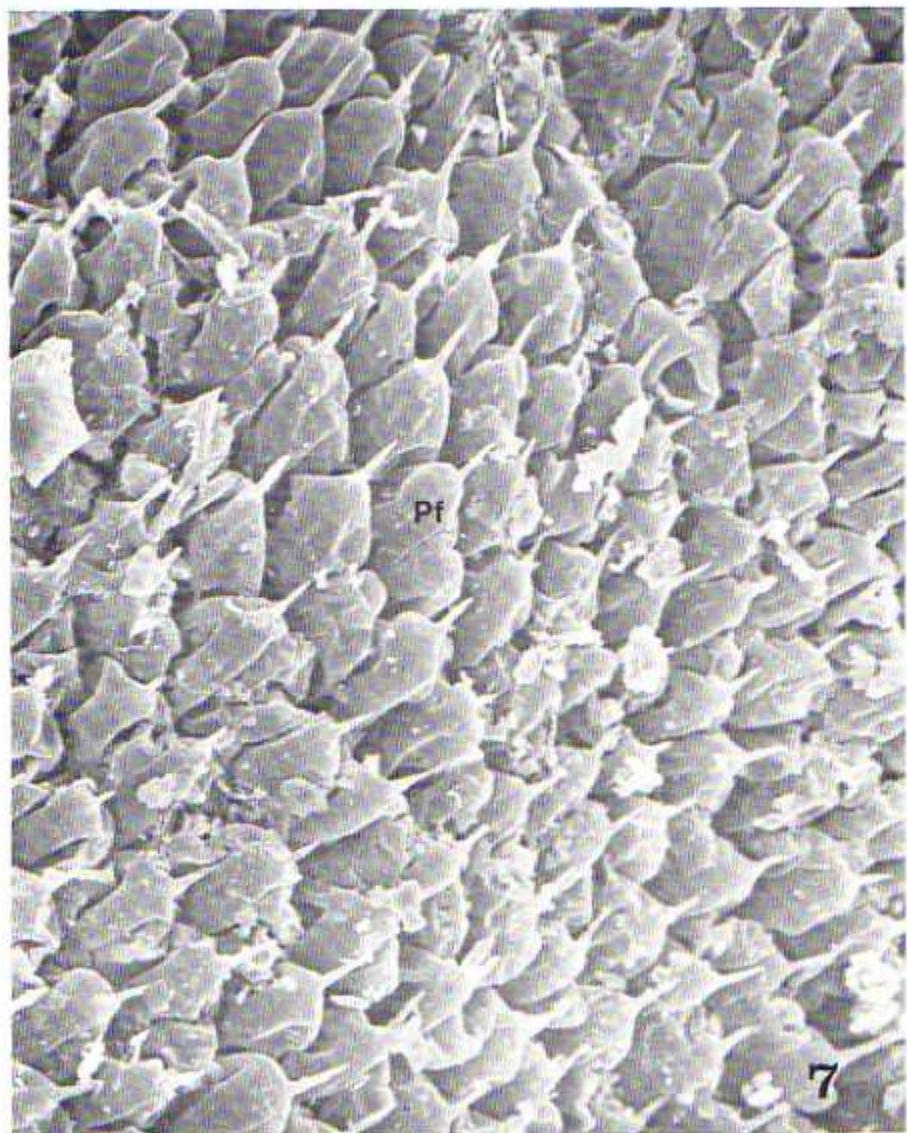


Figura 7. Micrografía electrónica del epitelio digestivo de la faringe de Idiarthron. Pf: placa faríngea. 1.300X.

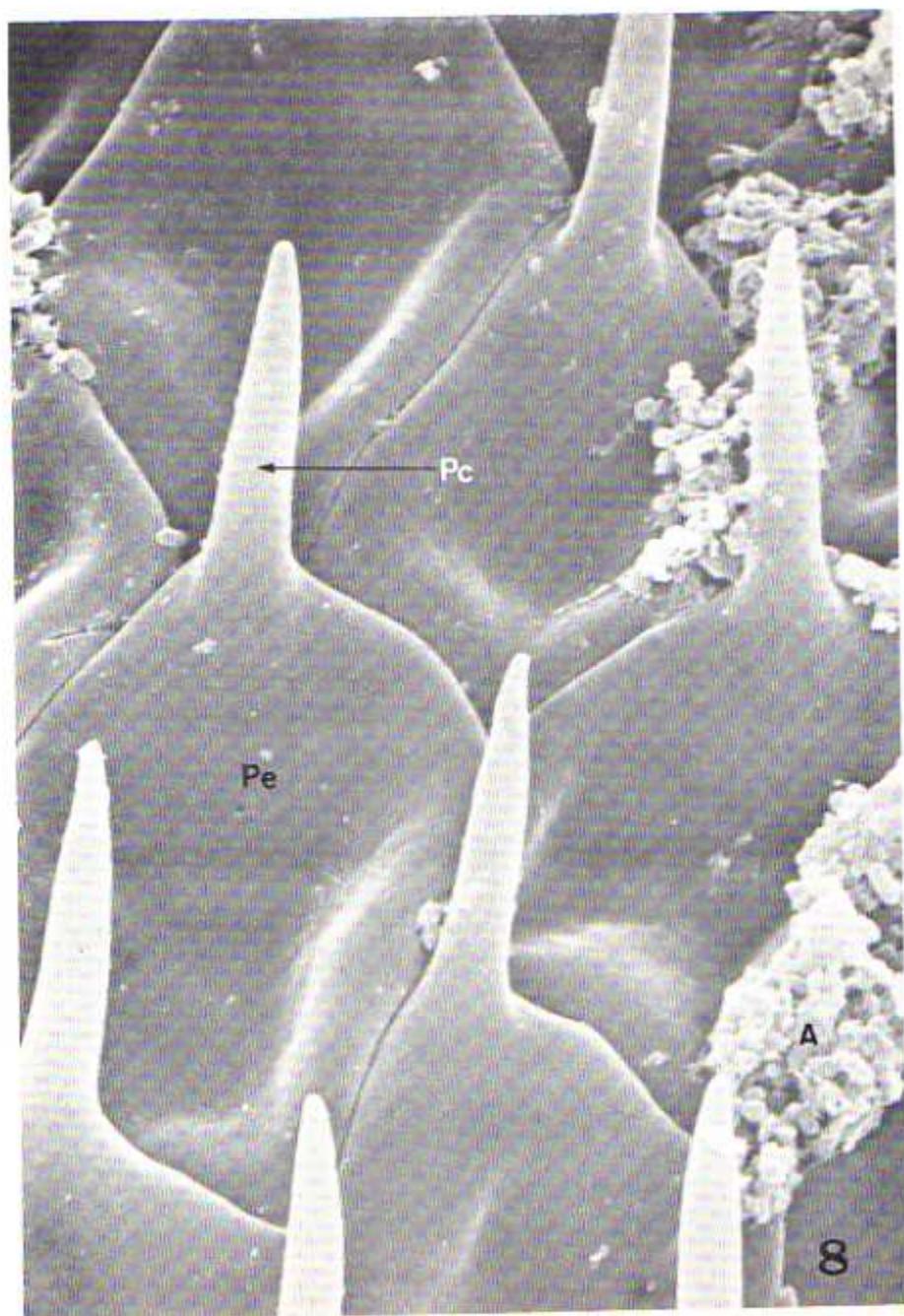


Figura 8. Micrografía electrónica de las placas esofágicas de Idiarthron. Pe: placa esofágica; Pc: proyección cónica de la placa esofágica; A: alimento. 4.700X.



Figura 9. Micrografía electrónica panorámica del epitelio digestivo de la faringe de Stilpnochlora. C: cima del pliegue; S: sima del pliegue. 60X.



Figura 10. Micrografía electrónica del epitelio digestivo del esófago de Stilpnochilora. Pe: placa esofágica.  
550X.

gran cantidad de placas que se traslapan unas con otras, (Fig. 11). El extremo libre de las placas presenta proyecciones de diferente tamaño, ( $3 \mu\text{m}$  la menor y  $26 \mu\text{m}$  de longitud la mayor), con una disposición tal que las pequeñas se encuentran en los extremos y la más grande ocupa el centro de la figura, (Figs. 11, 12).

#### 1.2 Buche

El buche es la dilatación dorsal del sistema digestivo localizada entre el esófago y la zona angosta del proventrículo en el Suborden Ensífera (Figs. 13, 14), ó las válvulas cardíacas en el Suborden Caelífera.

En el caso de Taeniopoda, Stilpnochlora y Gryllus la morfología ultraestructural del buche es igual a la observada en la faringe y el esófago, (Fig. 15).

En Schistocerca la estructura fina del epitelio de la zona dorsal del buche está formada por unidades planas, ya que han perdido la forma convexa, característica de la faringe y el esófago. Las unidades forman un mosaico y cada

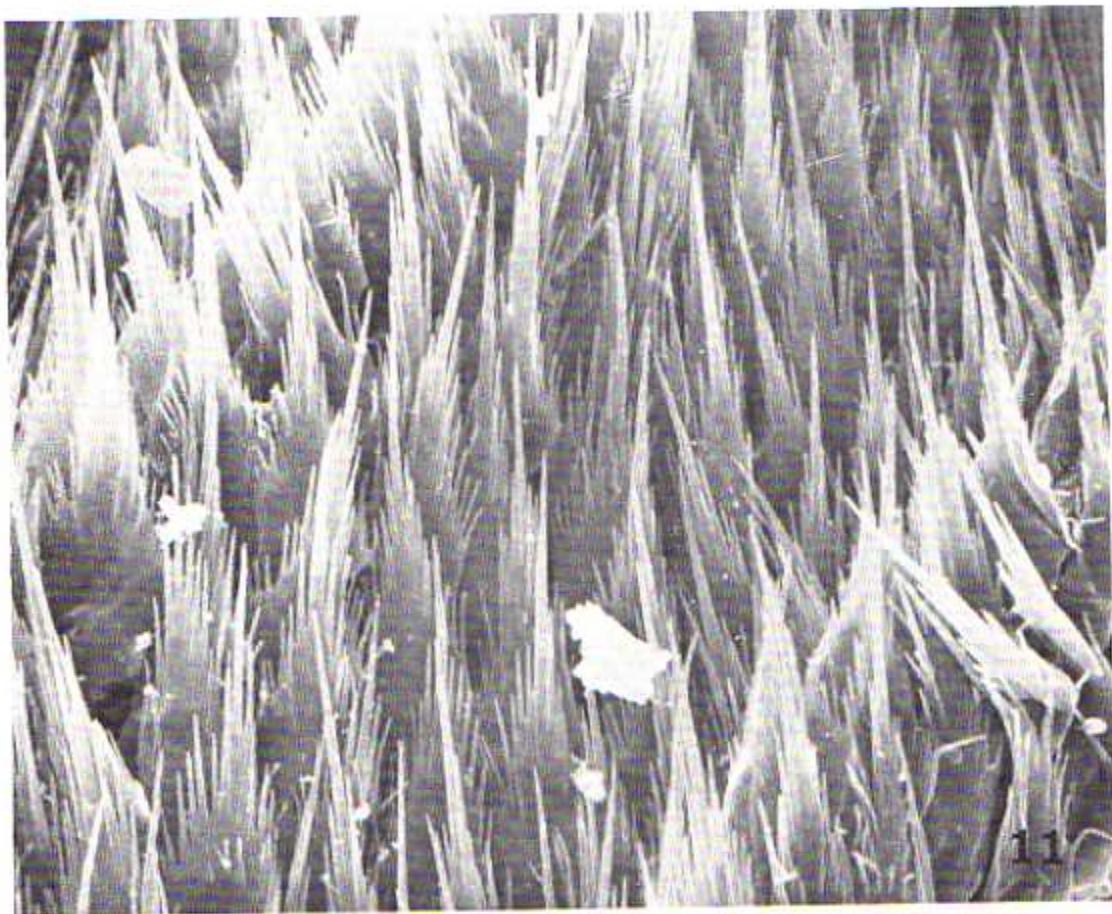


Figura 11. Micrografía electrónica del epitelio digestivo de la faringe de Gryllus. 600X.



Figura 12. Micrografía electrónica del epitelio digestivo del esófago de Gryllus. Pe: placa esofágica. 3.000X.

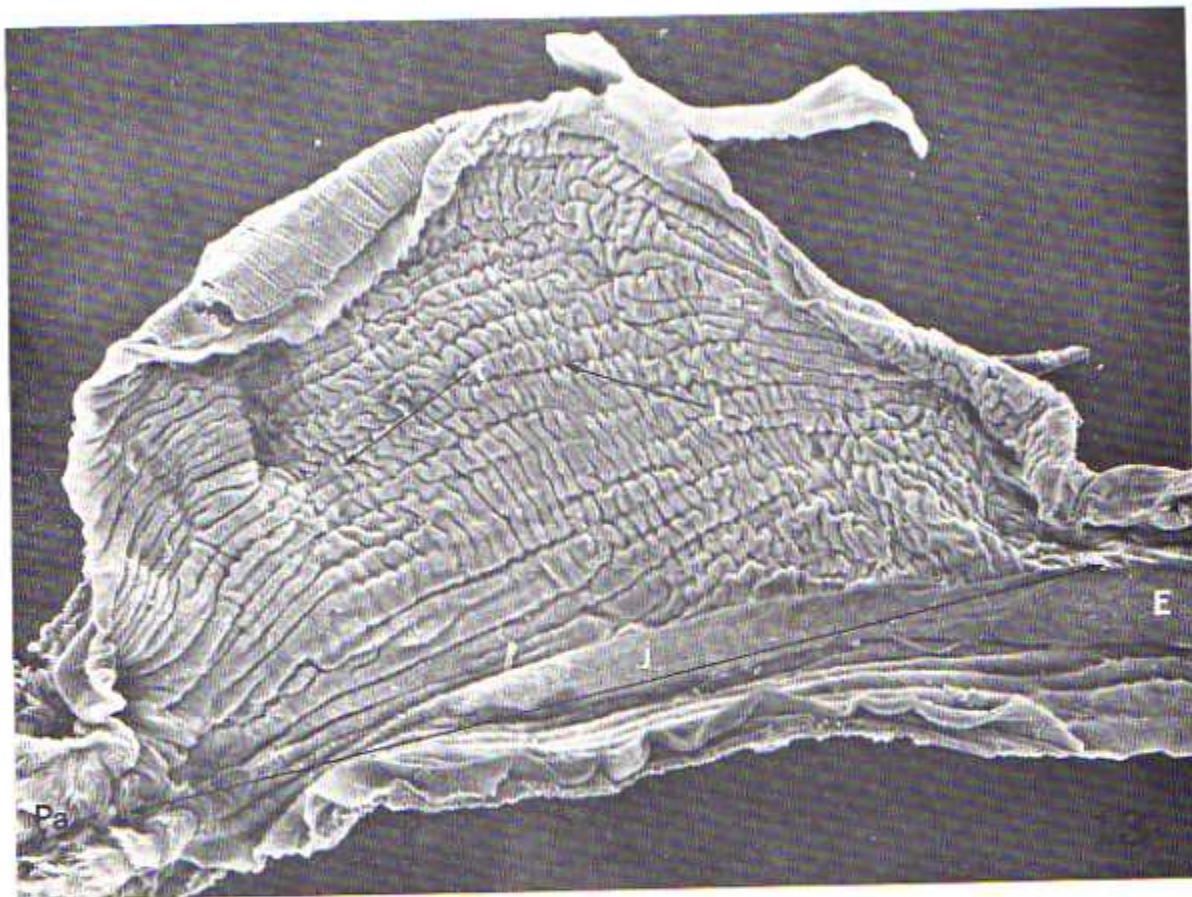


Figura 13. Micrografia electrónica panorámica de la superficie epitelial del buche de Gryllus. Pa: zona anterior del proventrículo; E: esófago; t: pliegue transversal; l: pliegue longitudinal; j: cinta de transporte. La flecha indica la longitud de la base del buche. 40X.



Figura 14. Micrografía electrónica de los pliegues del epitelio digestivo del buche de Gryllus. 200X.



15

Figura 15. Micrografía electrónica de las placas epiteliales del buche de Gryllus. 1.100X.

una posee tres proyecciones cónicas, (46  $\mu$ m de largo en promedio), de base mucho más amplia que la observada en el esófago. Estas proyecciones presentan posición horizontal, con el extremo libre dirigido hacia el proventrículo, (Fig. 16).

Ventralmente el buche posee un epitelio plegado, completamente diferente al dorsal. Este tiene proyecciones en forma de conos, ordenadas en hileras sobre las cimas de los pliegues, (Figs. 17, 18).

Idiarthron presenta a nivel de buche un epitelio constituido por el mismo tipo de placa observada en la faringe y en el esófago. A diferencia de las anteriores éstas presentan proyecciones más finas y más largas en la zona proximal (42  $\mu$ m de largo promedio), (Fig. 19). En la parte posterior del buche unas placas carecen totalmente de proyecciones y en la zona próxima al proventrículo una población muestra proyecciones cónicas muy finas y largas orientadas hacia el proventrículo, (45  $\mu$ m de longitud promedio), (Fig. 20).

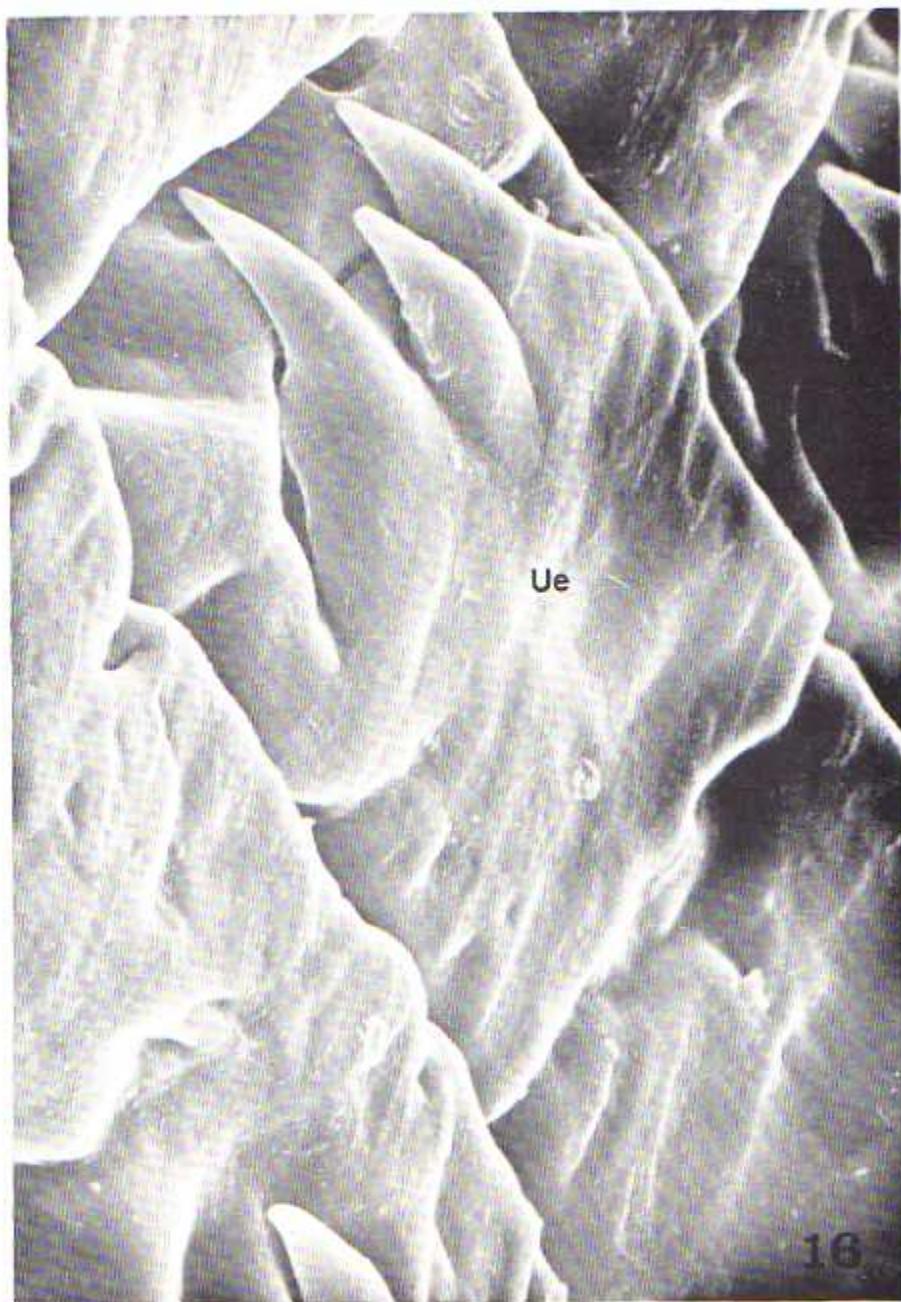
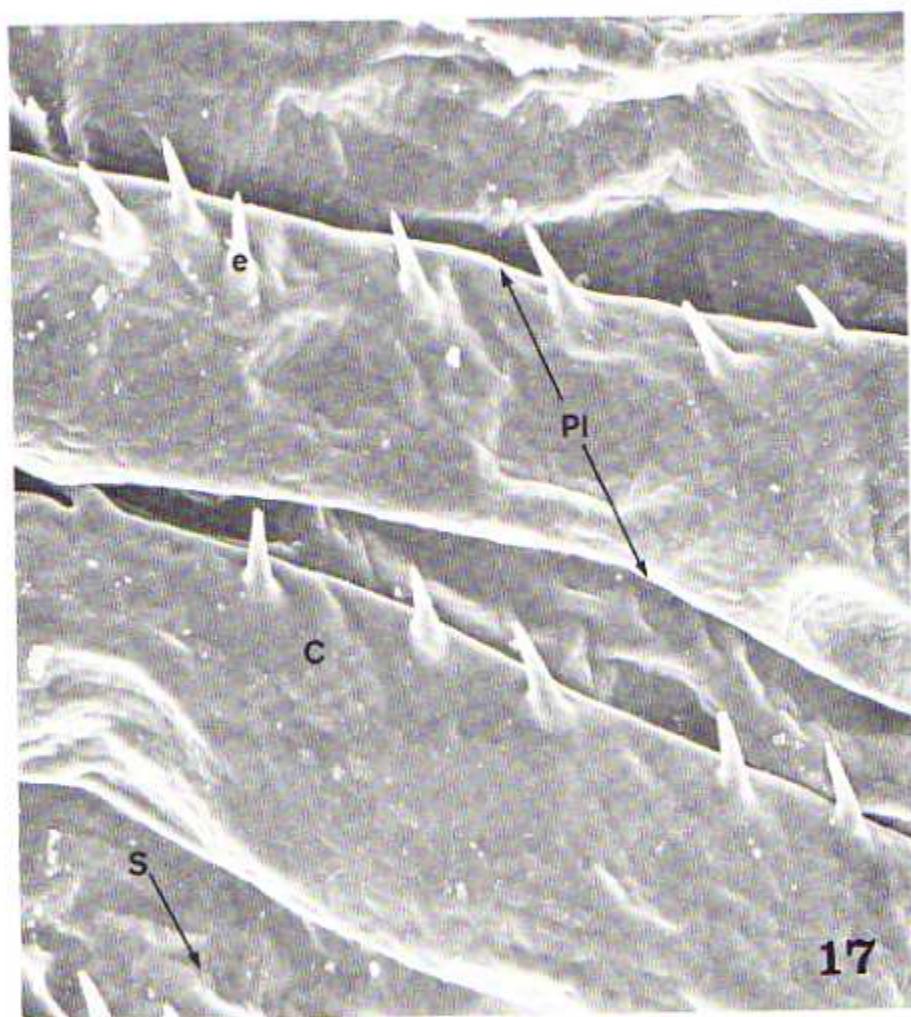
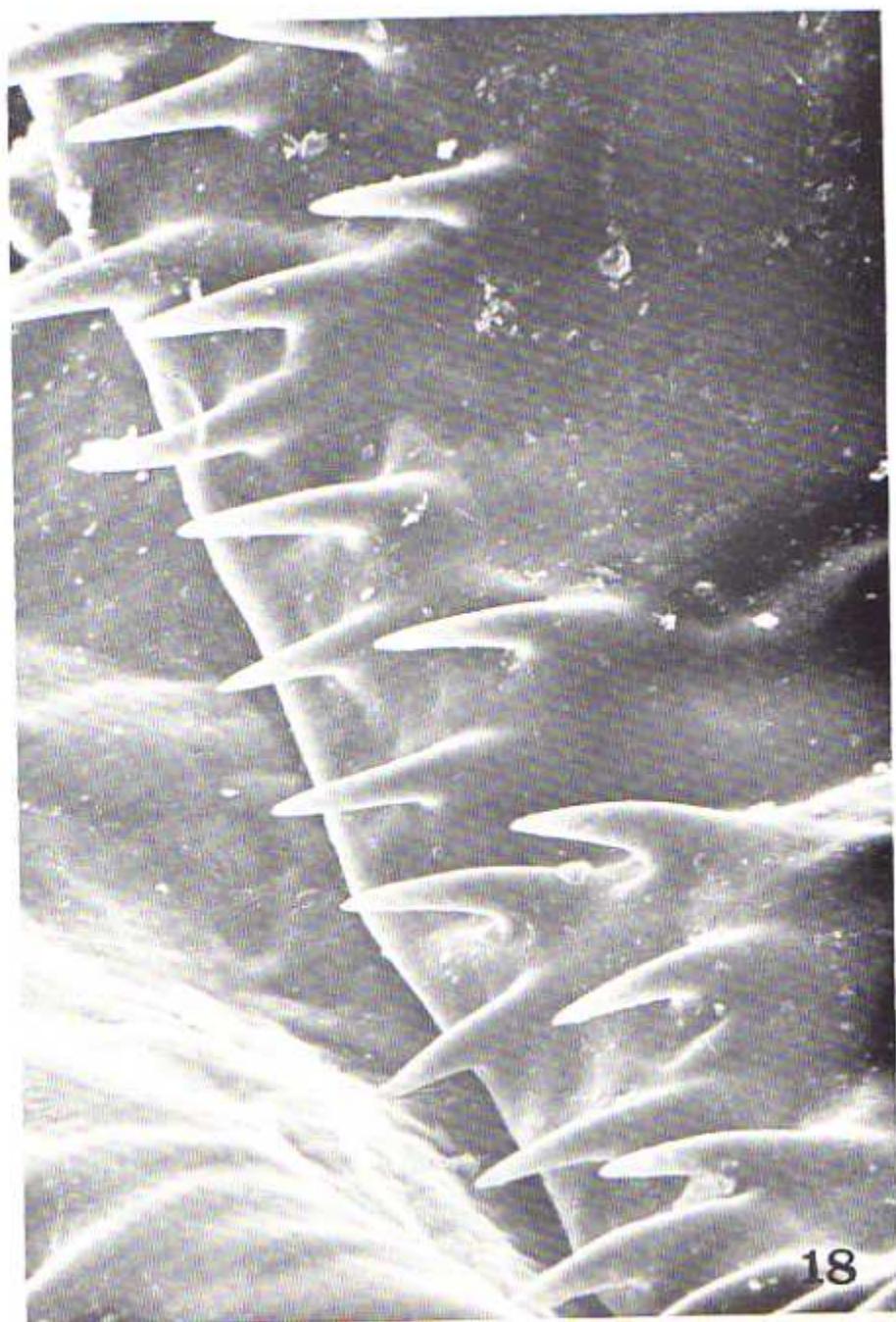


Figura 16. Micrografia electrónica de una unidad epitelial de la zona dorsal del buche de Schistocerca. Ue: unidad epitelial. 1.000X.



17

Figura 17. Micrografía electrónica de los pliegues epiteliales de la zona ventral del buche de Schistocerca.  
C: cima del pliegue; S: sima del pliegue; Pl: pliegue longitudinal; e: espina epitelial. 310X.



18

Figura 18. Micrografía electrónica del epitelio digestivo de la zona ventral del buche de Schistocerca. 650X.

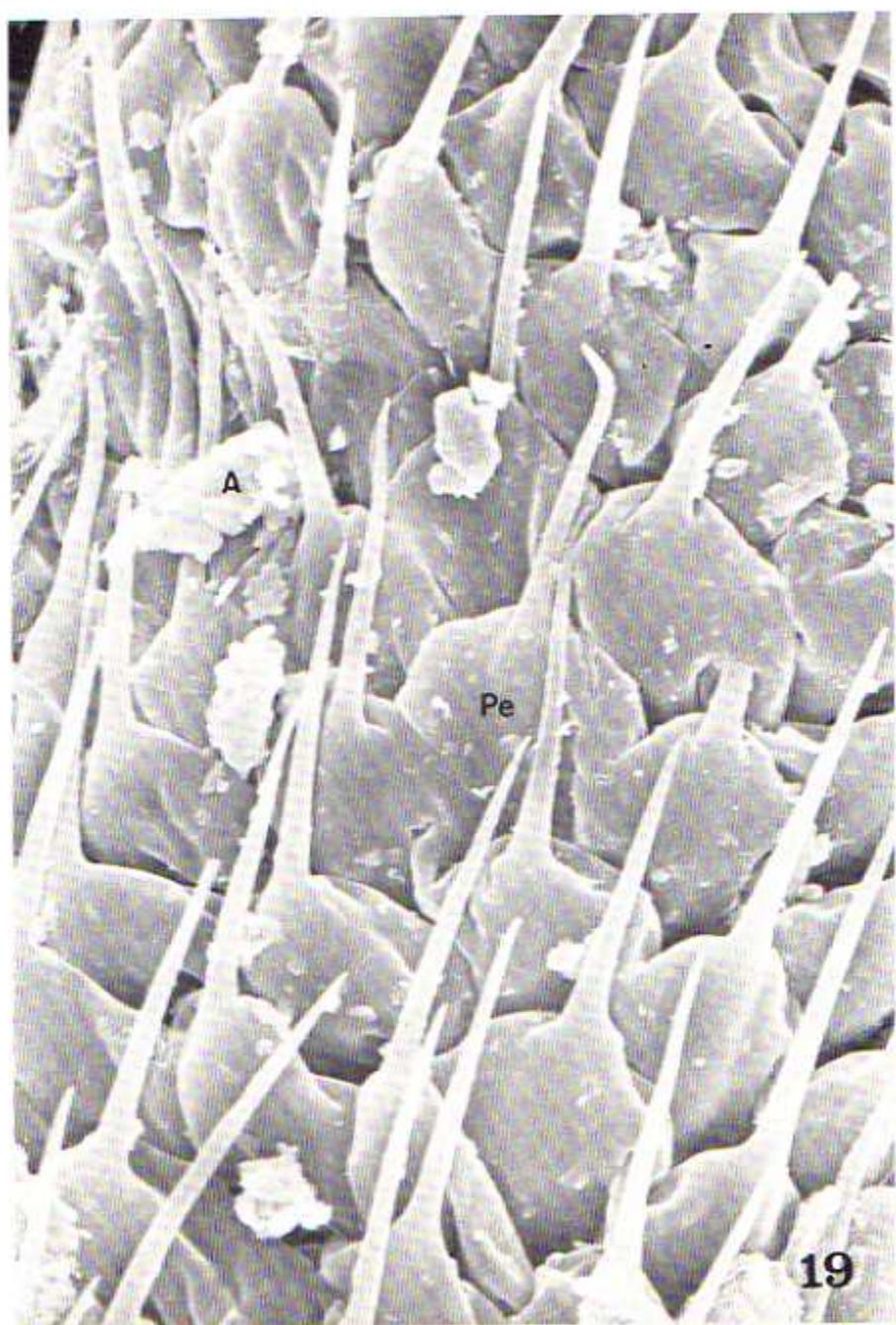


Figura 19. Micrografía electrónica de las placas epiteliales del buche de Idiarthron. Pe: placa epitelial; A: alimento. 1.600X.

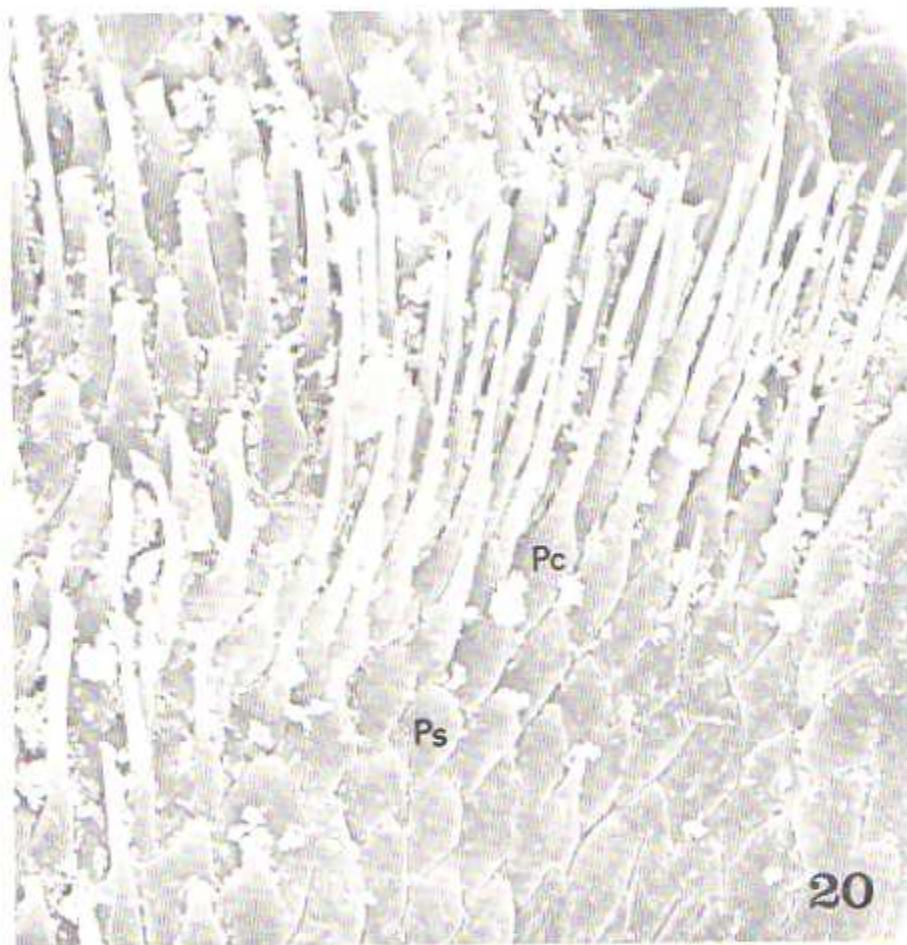


Figura 20. Micrografia electrónica de las placas epiteliales de la zona posterior del buche de Idiarthron.

Pc: placa con proyección; Ps: placa sin proyección.

950X.

### 1.3 Válvulas cardíacas

En Taeniopoda y Schistocerca se observaron grandes "válvulas cardíacas" en la zona de transición entre el buche y el estómago, (Figs. 21, 22). Cada válvula consta de una placa triangular queratinizada, en la que se diferencia una zona que contiene una gran población de pequeñas prominencias cónicas, (Fig. 23). Esta zona es en forma de "Y", (Fig. 24), y se observa muy bien definida en Schistocerca, mientras que en Taeniopoda la distribución de los cuerpos es más dispersa, (Fig. 21).

En los animales del Suborden Ensífera estudiados no se observaron válvulas cardíacas.

### 1.4 Proventrículo

El proventrículo es la parte del sistema digestivo que se localiza entre el buche y el estómago, se observó únicamente en el Suborden Caelífera. Consta de dos zonas, una anterior angosta y cilíndrica y una posterior dilatada. En su totalidad tiene una forma similar a la de una botella, (Fig. 25).



Figura 21. Micrografía electrónica panorámica de la válvula "cardiáca" de Taeniopoda. Pv: placa valvular; B: buche; E; estómago. 70X.

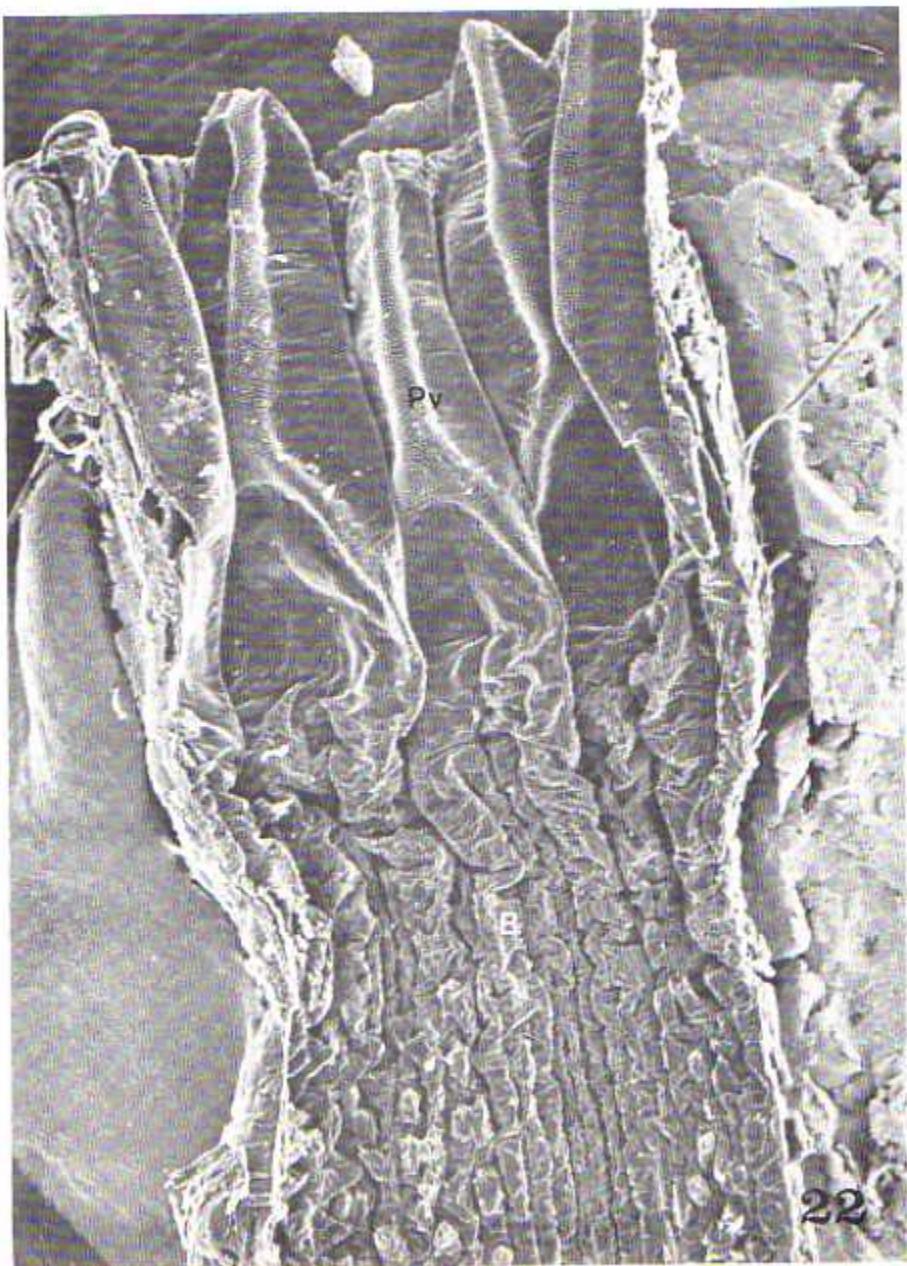


Figura 22. Micrografía electrónica panorámica de la válvula "cardiaca" de Schistocerca. Pv: placa valvular; B: buche. 50X.

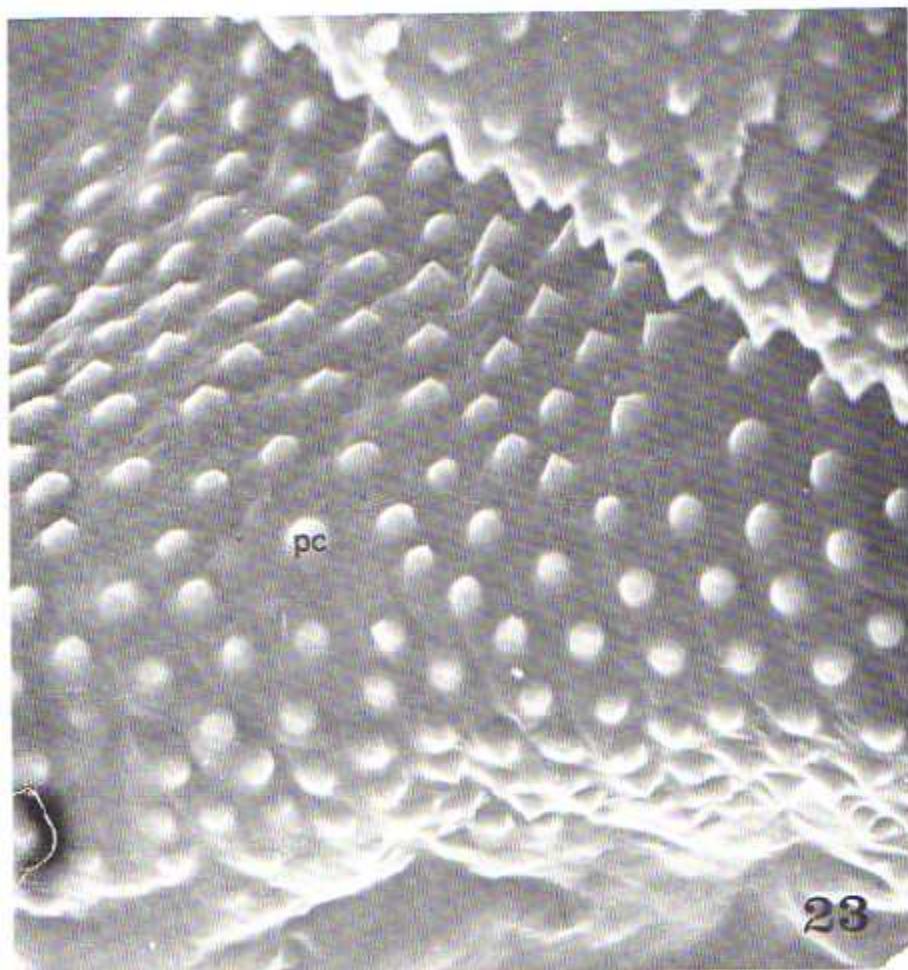
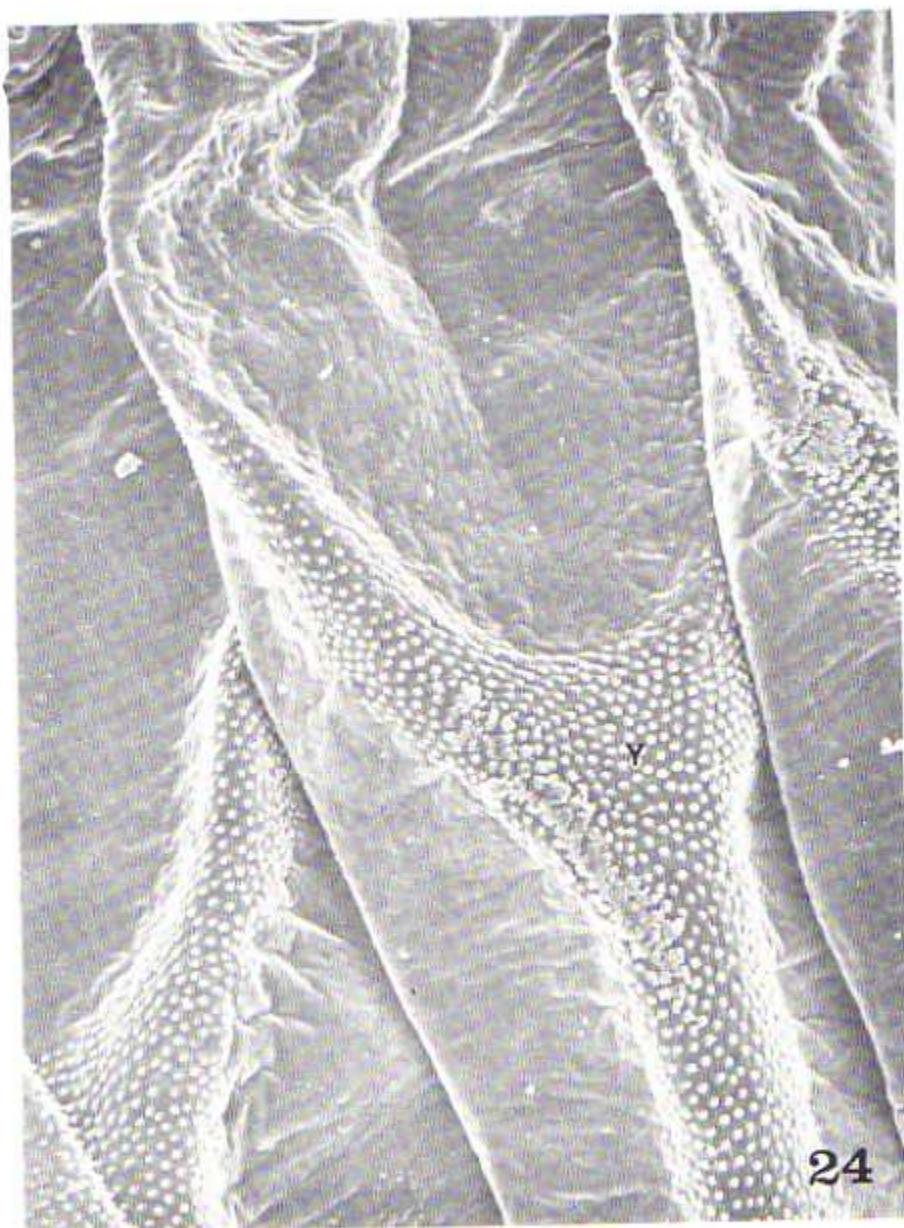


Figura 23. Micrografia electrónica de una zona de la placa valvular "cardiáca" de Schistocerca. pc: prominencia cónica. 750X.



24

Figura 24. Micrografía electrónica de una placa valvular "cardiáca" de Schistocerca. Y: agrupación en "Y" de prominencias cónicas. 150X.

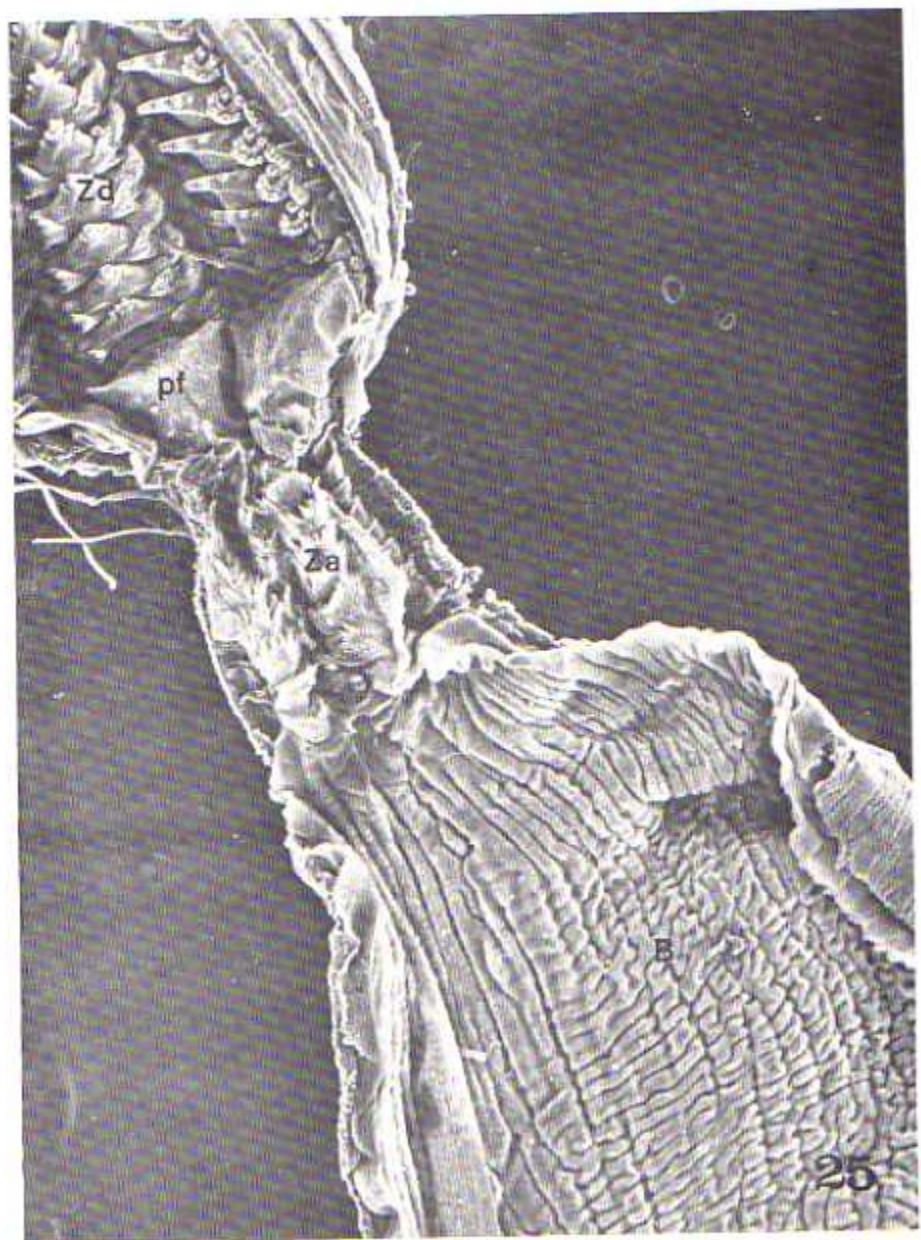


Figura 25. Micrografía electrónica panorámica del epitelio digestivo del buche y proventrículo de Gryllus. B: buche; Za: zona angosta del proventrículo; Zd: zona dilatada del proventrículo; pf: placa filamentosa. 40X.

Los sistemas digestivos de Taenipoda y Schistocerca carecen de proventrículo.

#### 1.4a Idiarthron

La parte anterior del proventrículo se inicia con un epitelio desnudo, muy corrugado; en algunas zonas se observan proyecciones en forma de espinas. Posteriormente se localizan grandes placas que contienen un borde libre que se proyecta en forma de pico y se dirige hacia la parte posterior del tracto. El pico está cubierto por conos cortos, mientras que el resto de la placa por finas proyecciones, cuya longitud aumenta en sentido posterior, (Fig. 26).

La zona posterior del proventrículo presenta un epitelio plegado muy irregular. En los valles de los pliegues ocurre una zona continua cubierta por filamentos. Sobre las cimas de los dobleces existen tres tipos de unidades que se repiten en forma de filas alternas.

Una unidad tiene forma de cuerpo trapezoide con la base mayor libre; de ésta sobresale una lámina en forma de cresta. A un costado de la unidad se proyecta un cuerpo ci-



Figura 26. Micrografía electrónica del epitelio digestivo de la zona angosta del proventrículo de *Idiarthron*.  
B: buche; Ed: epitelio desnudo; Pp: placa proventricular; f: filamentos. 90X.

líndrico que contiene, en la parte más distal, una estructura laminar, (Fig. 27).

Entre los cuerpos trapezoides se intercalan una serie de proyecciones en forma de pelo, cuyos extremos libres son dilatados, planos y contienen proyecciones cónicas en número variable, (Figs. 27, 30).

Otra de las unidades presenta una morfología muy sencilla. Tiene forma de prisma de base triangular. Una de sus caras está apoyada sobre la pared del tubo digestivo, de tal manera que una de sus aristas se dirige hacia el lumen. Estas unidades se alinean de una manera tal que muestran un borde cortante continuo. Una de las caras laterales es lisa y la otra cubierta por escamas translapadas. El borde libre de la escama posee pequeñas prominencias en forma de diente, (Figs. 31, 32). La tercera unidad tiene forma de "S". La cara superior es cóncava y sus extremos son gruesos y cortantes. Un extremo lateral presenta una proyección en forma de pico, mientras que el lado opuesto es redondeado, y en su cúspide lleva un mechón de filamentos, (Figs. 28, 29, 31). De un costado de esta unidad sobresale una lámina de borde redondeado, (Fig. 29).



Figura 27. Micrografía electrónica del cuerpo trapezoide proventricular de Idiarthron. Cr: cresta; Cc: cuerpo cilíndrico; L: lámina; f: filamentos. 170X.



28

Figura 28. Micrografía electrónica de la unidad en forma de "S" del proventrículo de Idiarthron. Ef: extremo filoso; Er: extremo redondeado; F: filamentos. 425X.



Figura 29. Micrografía electrónica de la unidad en forma de "S" del proventrículo de Idiarthron. Er: extremo redondeado; L: lámina; F: mechón de filamentos. 500X.

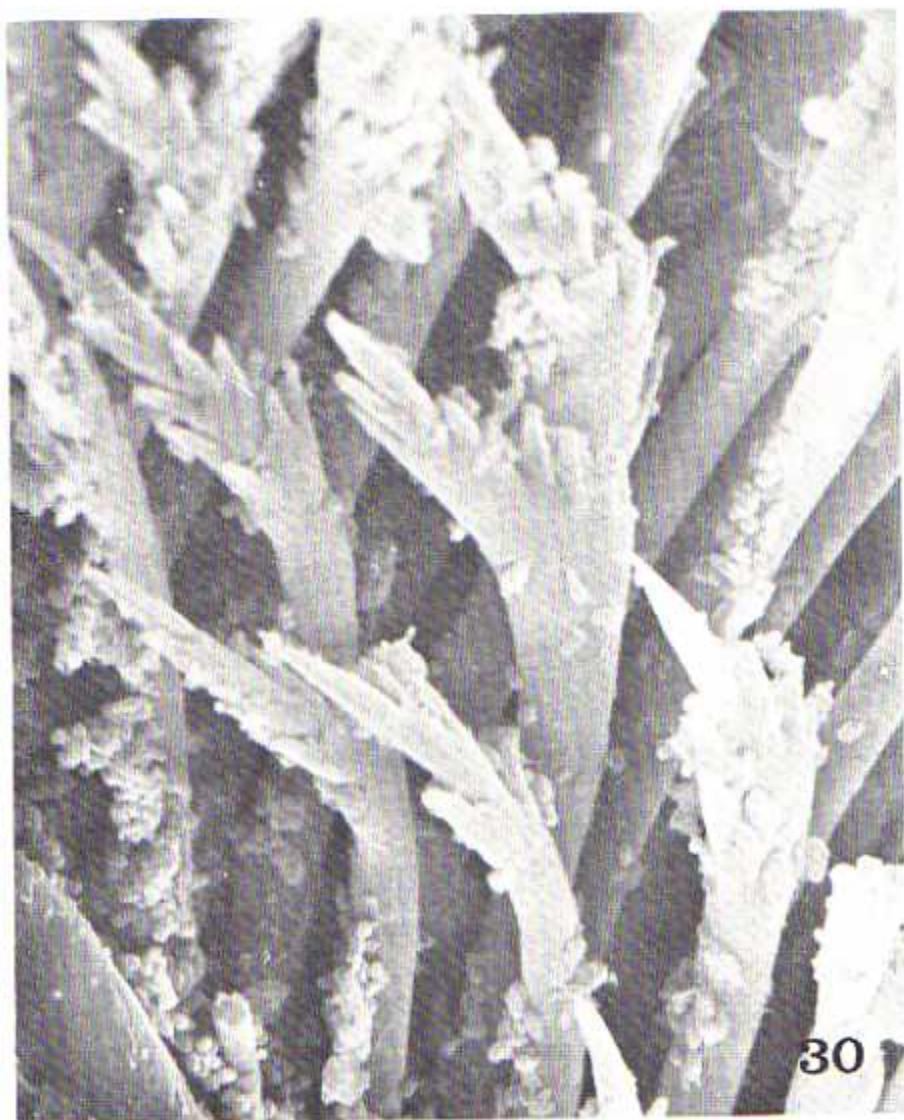


Figura 30. Micrografía electrónica de las proyecciones peliformes del proventrículo de Idiarthron. 3.400X.

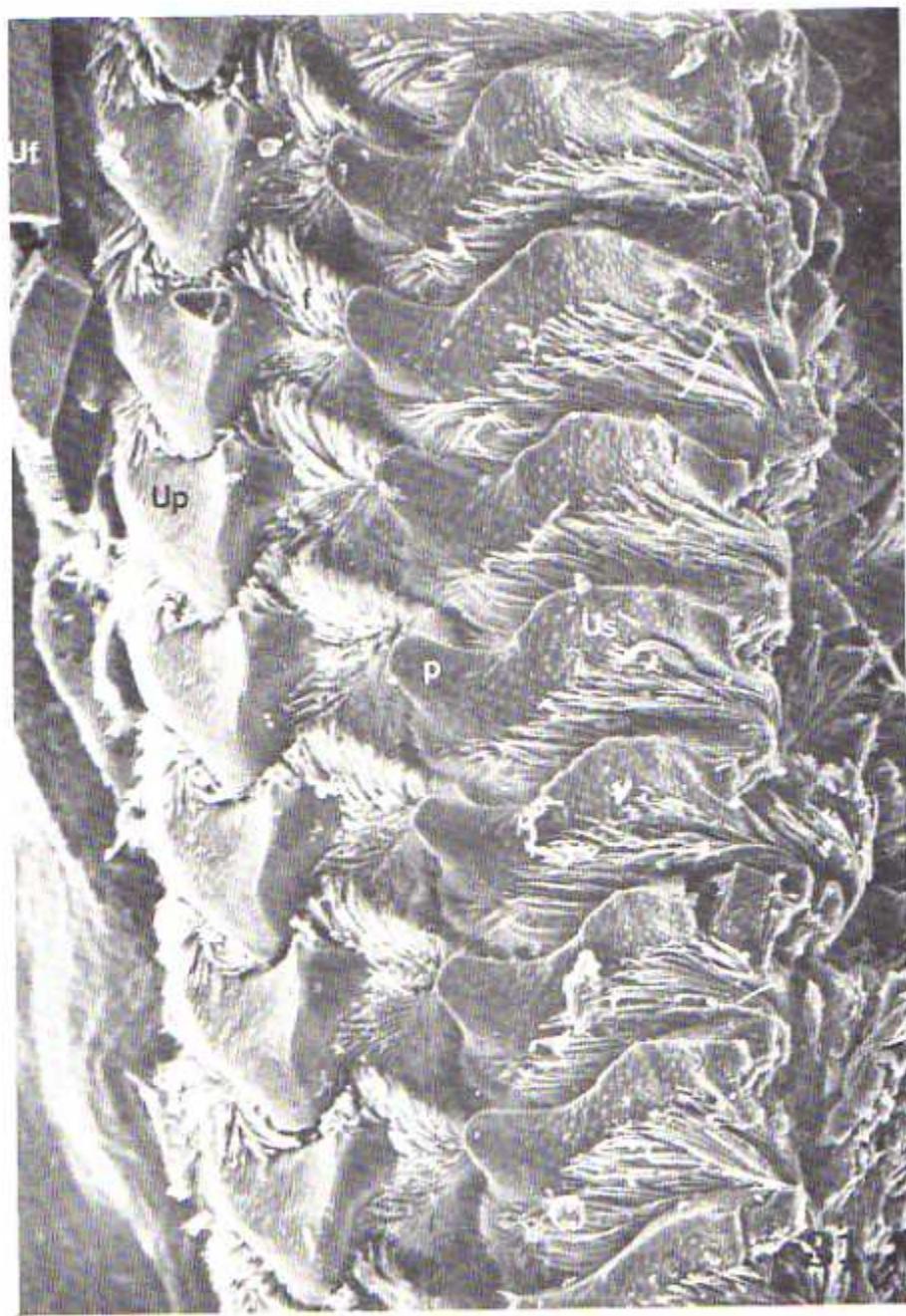


Figura 31. Micrografía electrónica del epitelio digestivo de la zona dilatada del proventrículo de Idiarthron.  
Uf: unidad filamentosa; Up: unidad prismática; Us: unidad en forma de "S"; p: pico; f: filamentos. 90X.



Figura 32. Micrografía electrónica de la unidad en forma de prisma del proventrículo de *Idiarthron*. Cl: cara lisa; E: escama; F: filamentos. 450X.

1.4b Stilpnochlora

La zona anterior del proventrículo presenta seis filas longitudinales, cada una de ellas integrada por cinco cuerpos grandes con forma de cuchara, cuyo extremo cóncavo mira hacia la parte posterior del sistema digestivo, (Figs. 33, 34). La superficie dorsal de estos cuerpos es lisa, y la ventral tiene numerosas proyecciones cónicas, algunas de las cuales proyectan finos filamentos, (Figs. 33, 34, 35, 36).

Entre las estructuras anteriormente descritas se observa un epitelio plegado, liso, sobre el que surgen grupos aislados de cuerpos digitiformes y mechones de filamentos, los que portan proyecciones menores, (Fig. 34).

La zona posterior se inicia con varias placas, alineadas y cubiertas con filamentos. Estas placas están sobre una pequeña parte de la zona dilatada del proventrículo, (Fig. 37).

Posteriormente existe una gran superficie tapizada por placas ordenadas longitudinalmente, las cuales tienen una superficie lisa fuertemente esclerotizada mirando hacia la luz del tubo y la opuesta cubierta totalmente de filamentos,



33

Figura 33. Micrografía electrónica panorámica de una sección transversal de la zona anterior del proventrículo de Stilpnochilaria. eB: epitelio del buche; Cu: cuerpo en forma de cuchara. 70X.

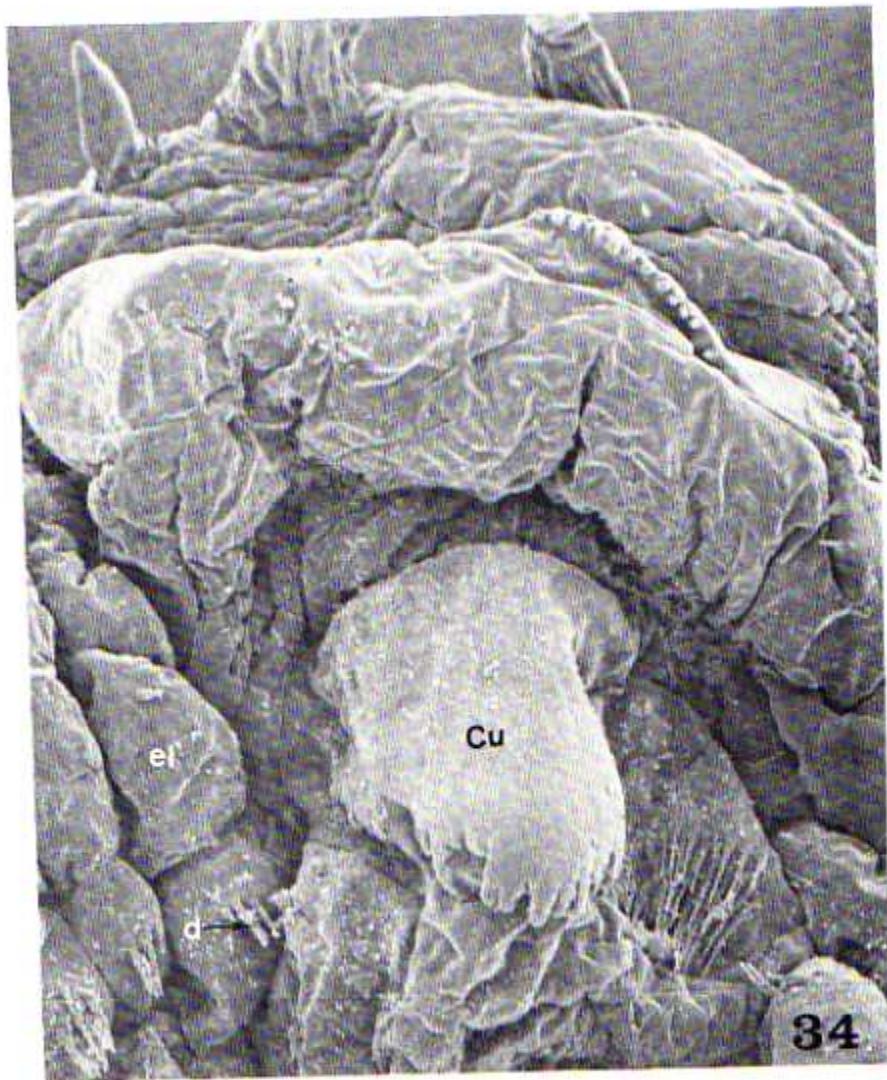


Figura 34. Micrografía electrónica de una sección transversal de la zona anterior del proventrículo de Stilpnochlora. Cu: cuerpo en forma de cuchara; ef: epitelio plegado liso; d: cuerpo digitiforme. 250X.

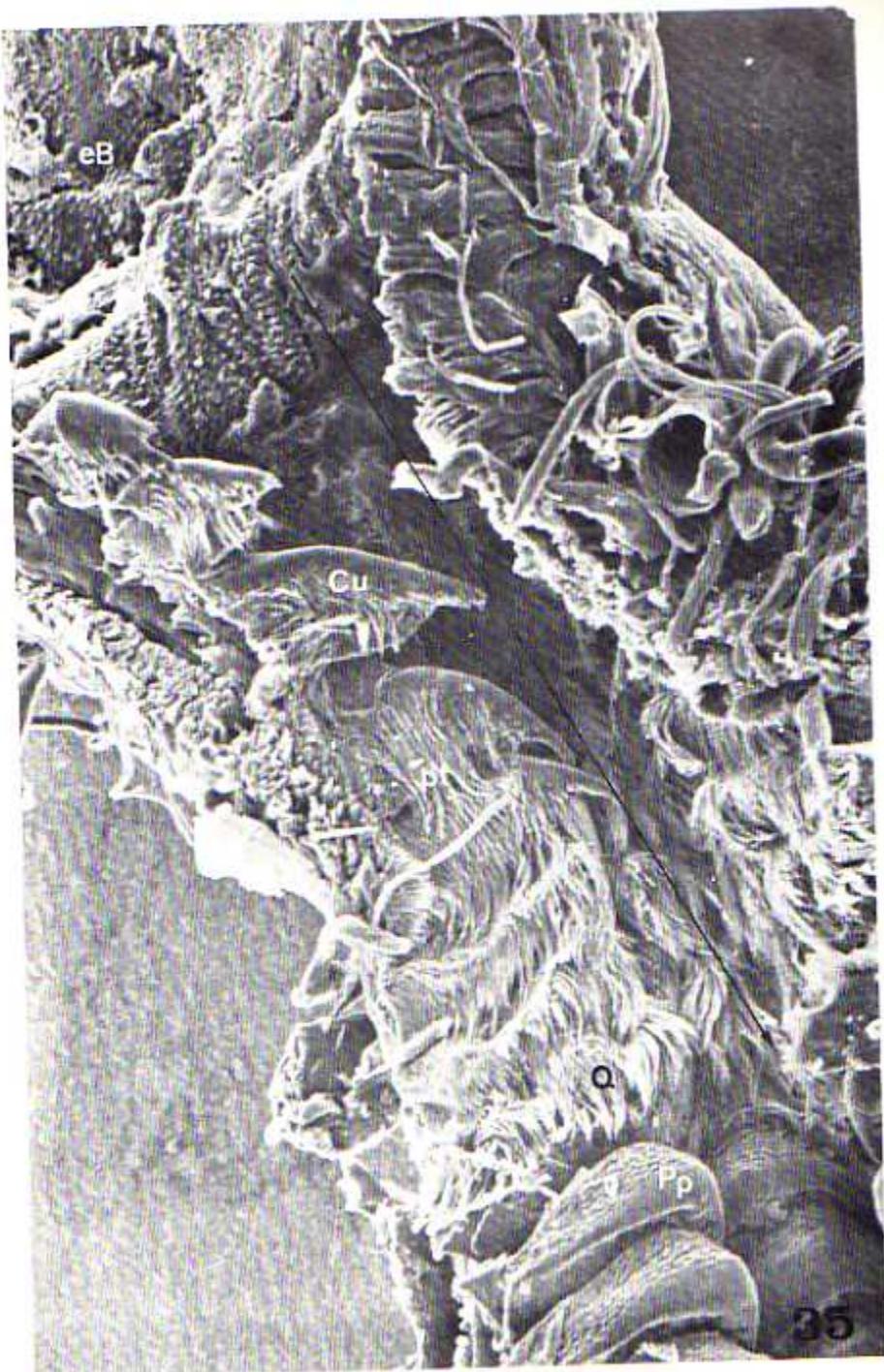


Figura 35. Micrografía electrónica panorámica de una sección longitudinal de la zona anterior del proventrículo de Stilpnochlorella. eB: epitelio del buche; Cu: cuerpo en forma de cuchara; pf: proyecciones filamentosas; Q: placa filamentosa; Pp: proventrículo posterior. La flecha indica la dirección seguida por el alimento. 100X.



Figura 36. Micrografía electrónica de una sección longitudinal de la zona anterior del proventrículo de Stilpnochlorella. Cu: cuerpo en forma de cuchara; c: proyección cónica; F: filamentos. 370X.



Figura 37. Micrografía electrónica de las placas anteriores de la zona dilatada del proventrículo de Stilpnochlorella. F: filamentos epiteliales. 170X.

(Fig. 38). La morfología de estos cuerpos se modifica gradualmente hacia la parte posterior del tracto, debido a que las placas se van cerrando sobre sí mismas como lo hace una visagra, (Fig. 38). La modificación de las placas es tal que las de la zona posterior adquieren una forma de quilla con un mechón de filamentos en la parte superior, (Fig. 38, 39). En la zona distal de esta fila de placas, la modificación es tal que termina en un delgado borde ininterrumpido, paralelo al eje mayor del tubo digestivo; éste contiene proyecciones epiteliales y hendeduras en forma de labios, (Fig. 40).

A ambos lados de los cuerpos en forma de placa se observan otros en forma de cuerno, ocupando los planos laterales de la cresta. La superficie del cono contiene una gran cantidad de proyecciones de diferente longitud, la mayor densidad de las cuales se observa lateralmente, (Figs. 38, 41). Sobre las paredes laterales de los pliegues se alinean cuerpos cilíndricos cubiertos por filamentos; el extremo libre de estos cilindros termina en forma de una pirámide triangular cubierta de conos muy pequeños. Una de las caras de la pirámide es cóncava, (Fig. 42).

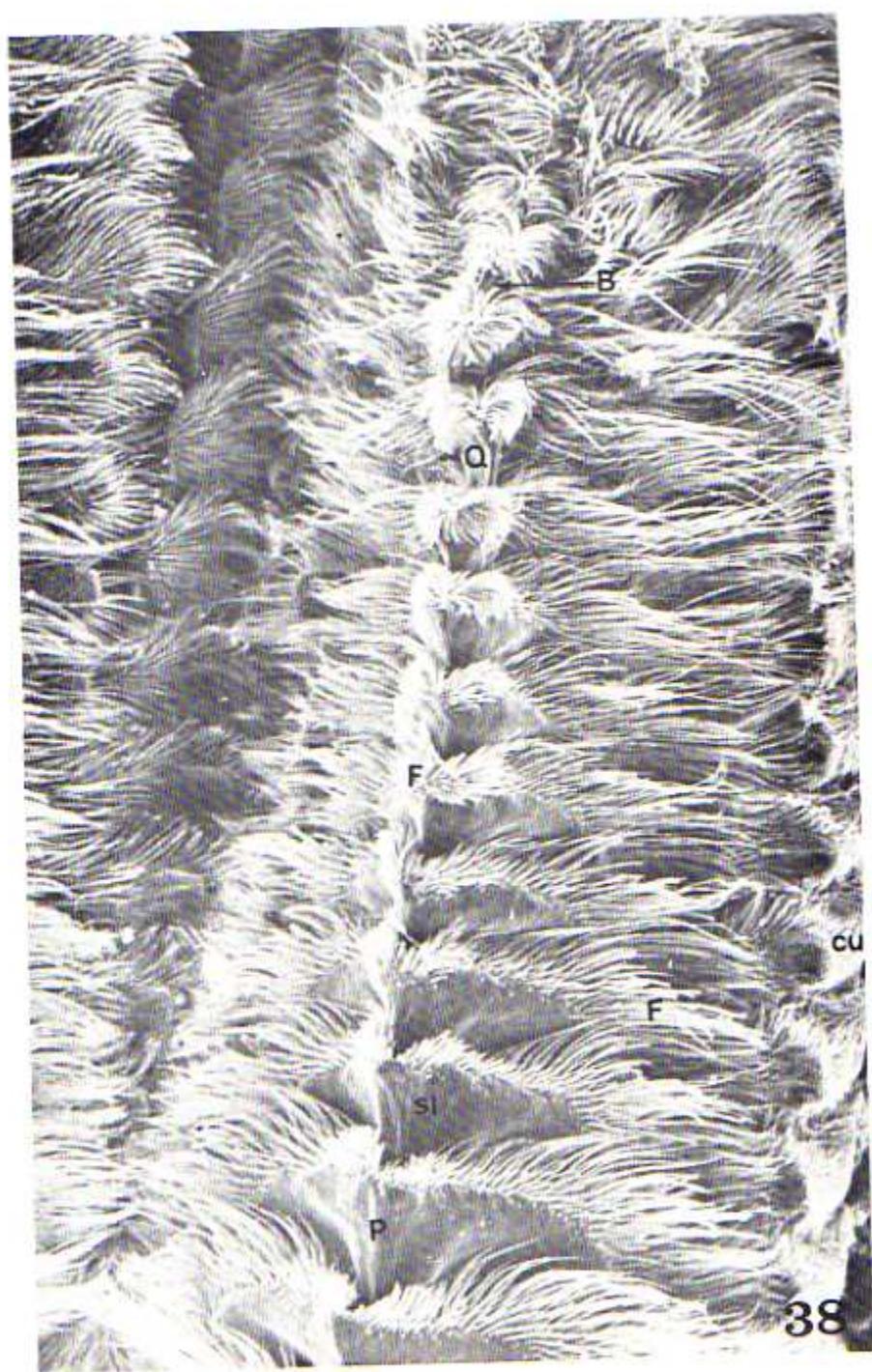


Figura 38. Micrografía electrónica del epitelio digestivo de la zona posterior del proventrículo de Stilpnochloris. P: placa; sl: superficie lisa de la placa; F: fibrillas; cu: cuerpo en forma de cuerno; Q: placa en forma de quilla; B: borde ininterrumpido. 100X.

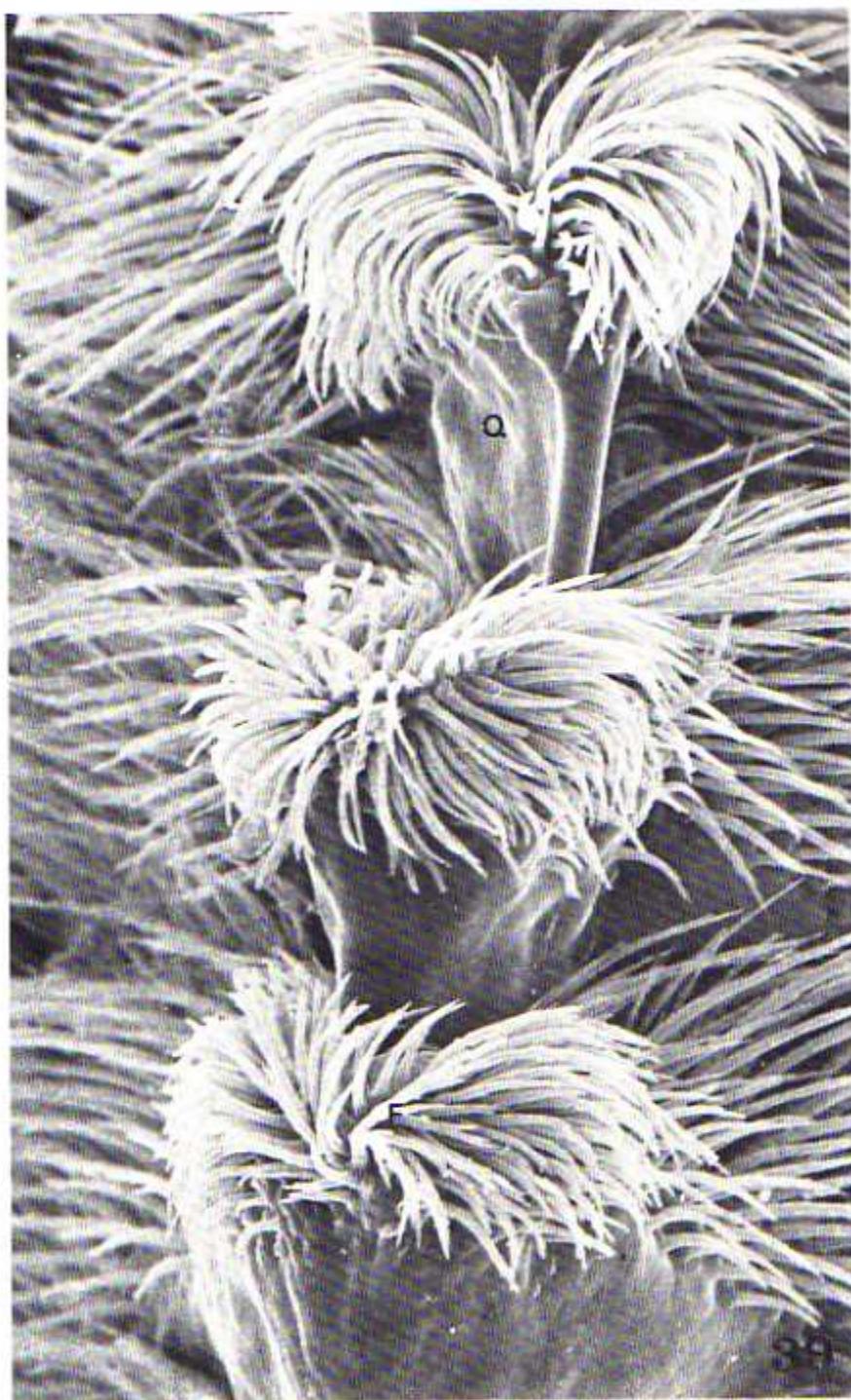


Figura 39. Micrografía electrónica del epitelio digestivo de la zona posterior del proventrículo de Stilpnochlorella. Q: placa en forma de quilla; F: mechón de filamentos. 600X.

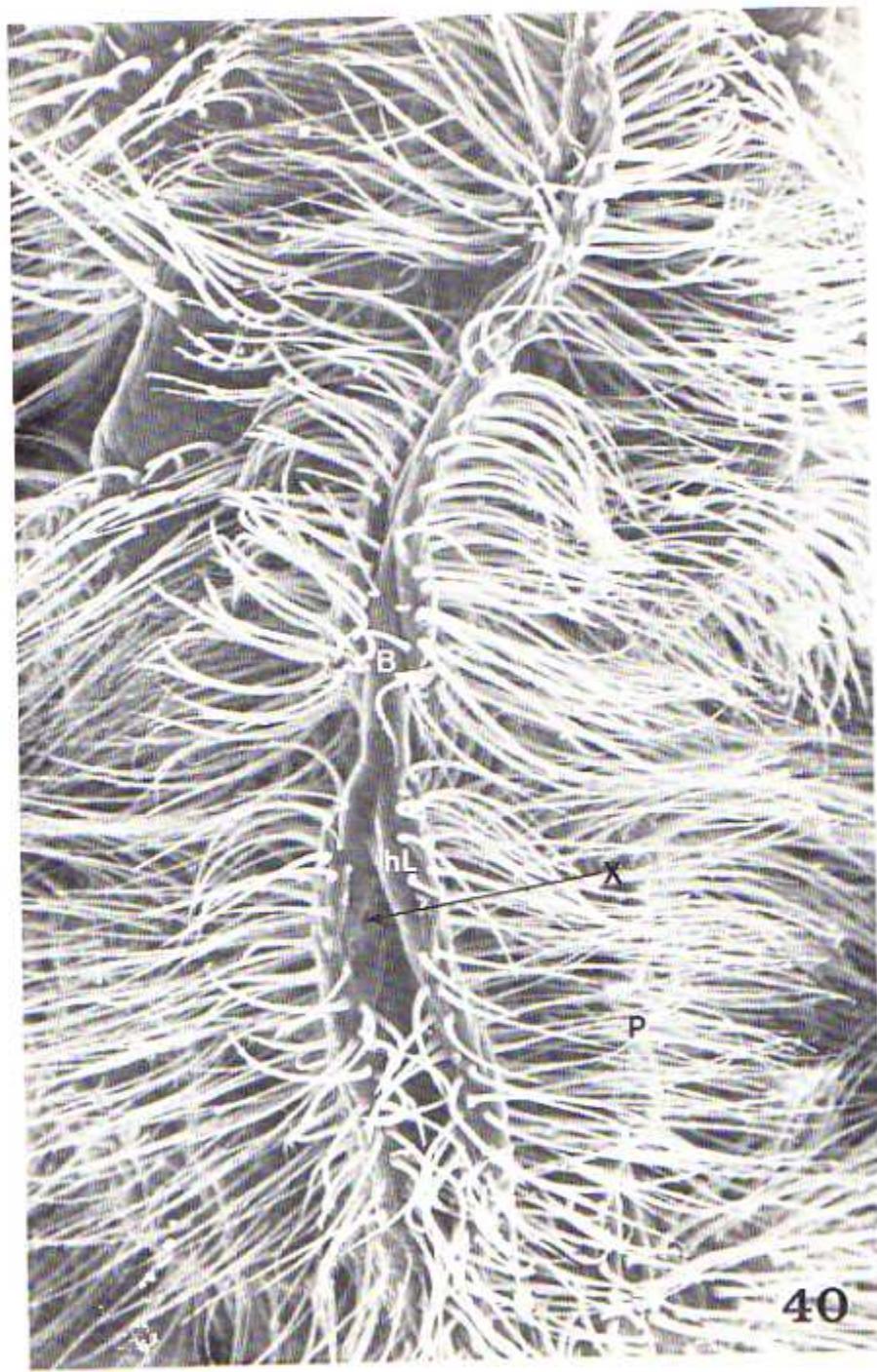


Figura 40. Micrografía electrónica del epitelio digestivo de la zona posterior del proventrículo de Stilpnochloea. B: borde epitelial ininterrumpido; hL: hendidura en forma de labios; P: proyecciones epiteliales; X: aberturas epiteliales. 2.000X.

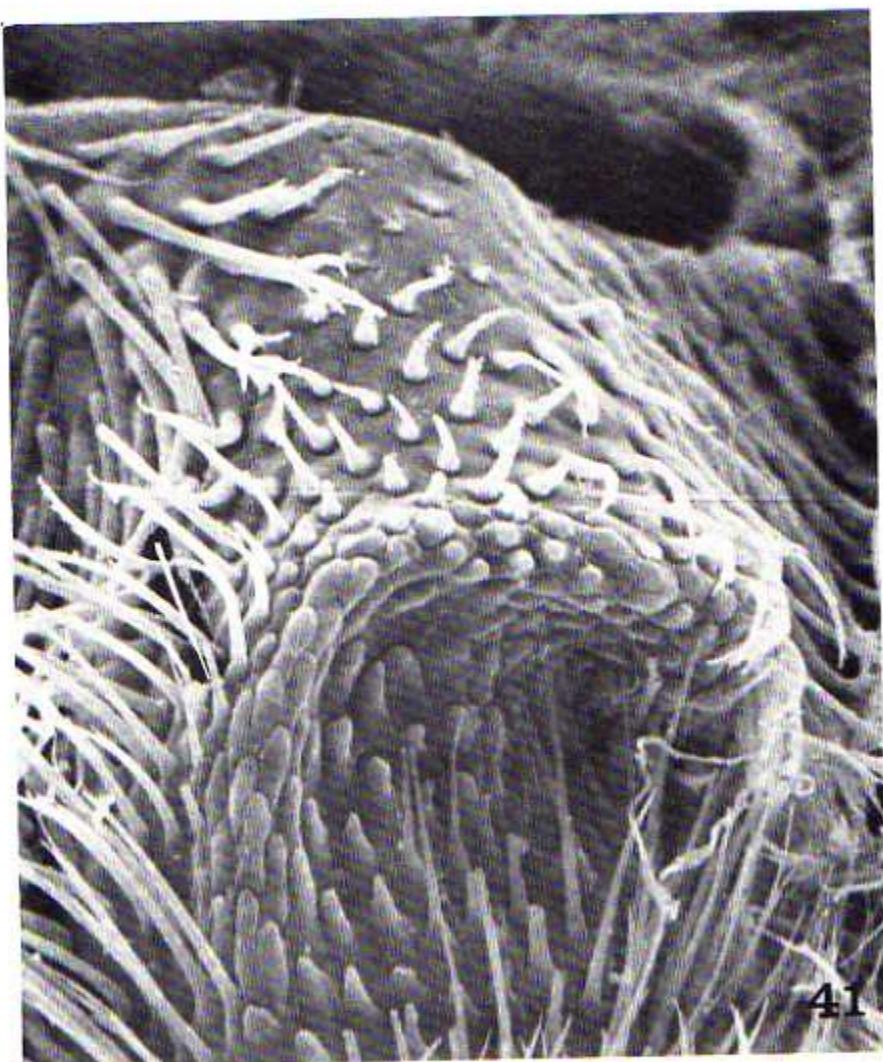


Figura 41. Micrografía electrónica del cuerpo en forma de cuerno del proventrículo posterior de Stilpnochlora.  
100X.

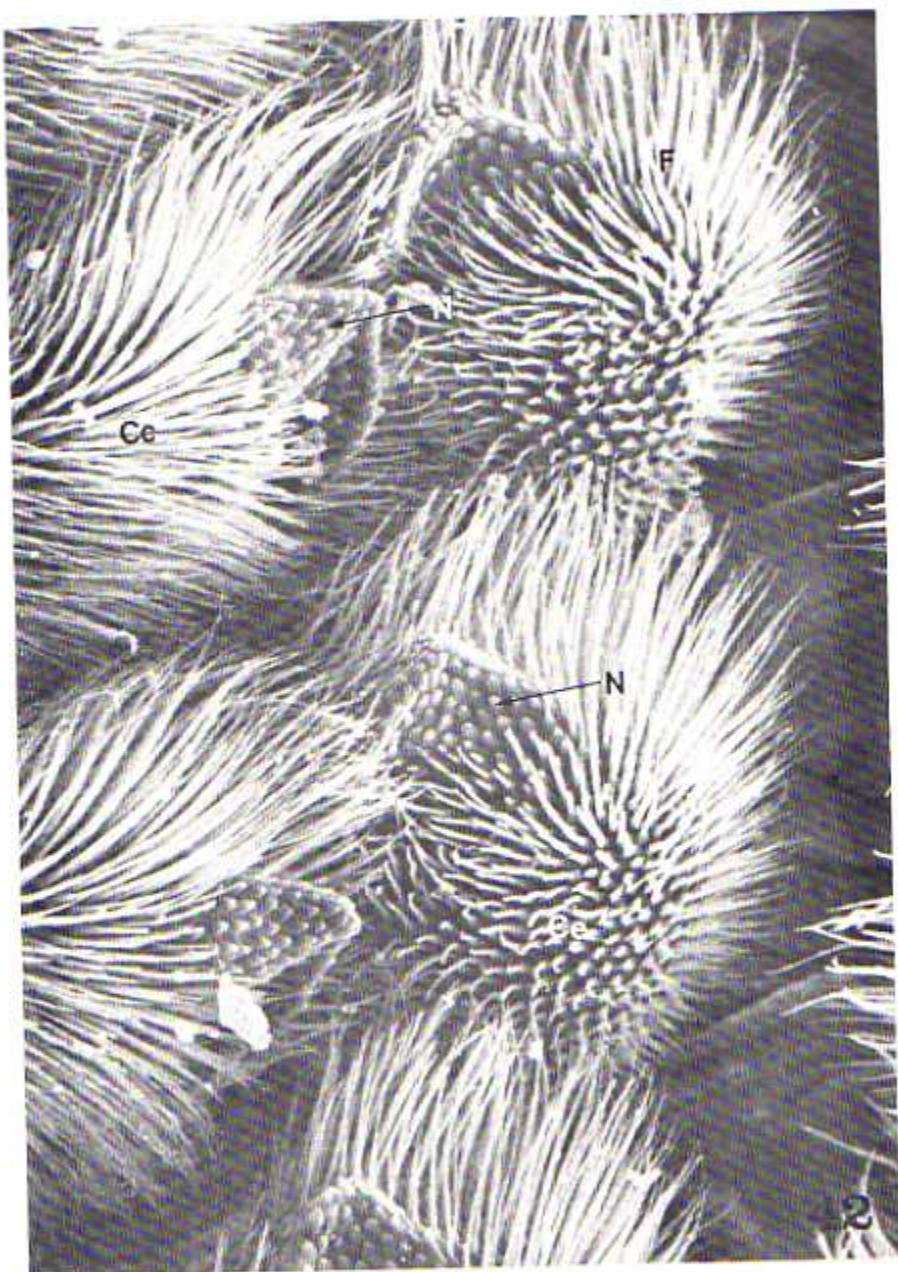


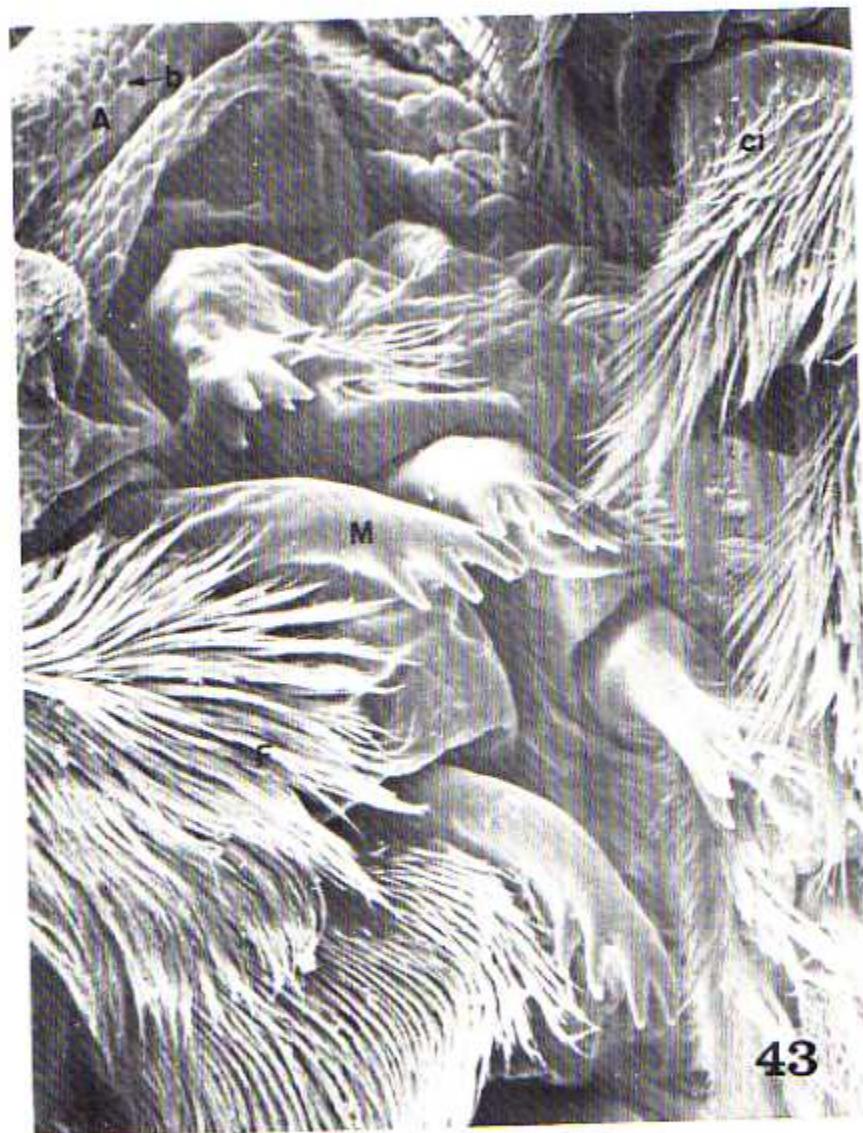
Figura 42. Micorgrafía electrónica del epitelio digestivo de la zona posterior del proventrículo de Stilpnochlorella. Cc: cuerpo cilíndrico; Ce: cuerpo esféricos; F: filamentos; N: proyecciones cónicas. 500X.

En la cima de la ondulación se encuentran en línea una serie de cuerpos esféricos, cubiertos de filamentos. En la cara libre de las esferas se observa una proyección en forma de pico, ligeramente cóncava, conteniendo en lugar de filamentos una serie de conos muy pequeños, (Fig. 42).

#### 1.4c Gryllus

La zona anterior presenta una estrecha franja circular en el extremo anterior, tapizada por un epitelio de placas convexas que poseen en su extremo libre una proyección en forma de punta, (Figs. 43, 44). Posteriormente sobresalen filas de cuerpos cilíndricos, con mechones de filamentos orientados hacia la zona dilatada, cuya densidad y longitud aumentan hacia la parte posterior, (Figs. 44, 45). Alternando con los cuerpos cilíndricos hay apéndices alargados, cuyo extremo distal se torna plano y contiene proyecciones digitiformes, dando un aspecto global de mano, (Figs. 43, 44).

La zona posterior se inicia con un anillo de placas grandes y planas, tapizadas por filamentos con el extremo



43

Figura 43. Micrografía electrónica de la superficie epitelial de la zona anterior del proventrículo de Grysillius. A: placas convexas; b: punta de la placa convexa; ci: cuerpo cilíndrico; F: mechón de filamentos; M: apéndice en forma de mano. 700X.



Figura 44. Micrograffía electrónica de la superficie epitelial de la zona anterior del proventrículo de Gryllus. ci: cuerpo cilíndrico; B: epitelio del buche; F: mechón de filamentos; M: apéndice en forma de mano; A: placas convexas. 300X.



Figura 45. Micrografía electrónica panorámica de la superficie epitelial de la zona anterior del proventrículo de Gryllus.  
ci; cuerpo cilíndrico; B: epitelio del buche; F: mechón de  
filamentos; M: apéndice en forma de mano; A: placas conve-  
xas. 120X.

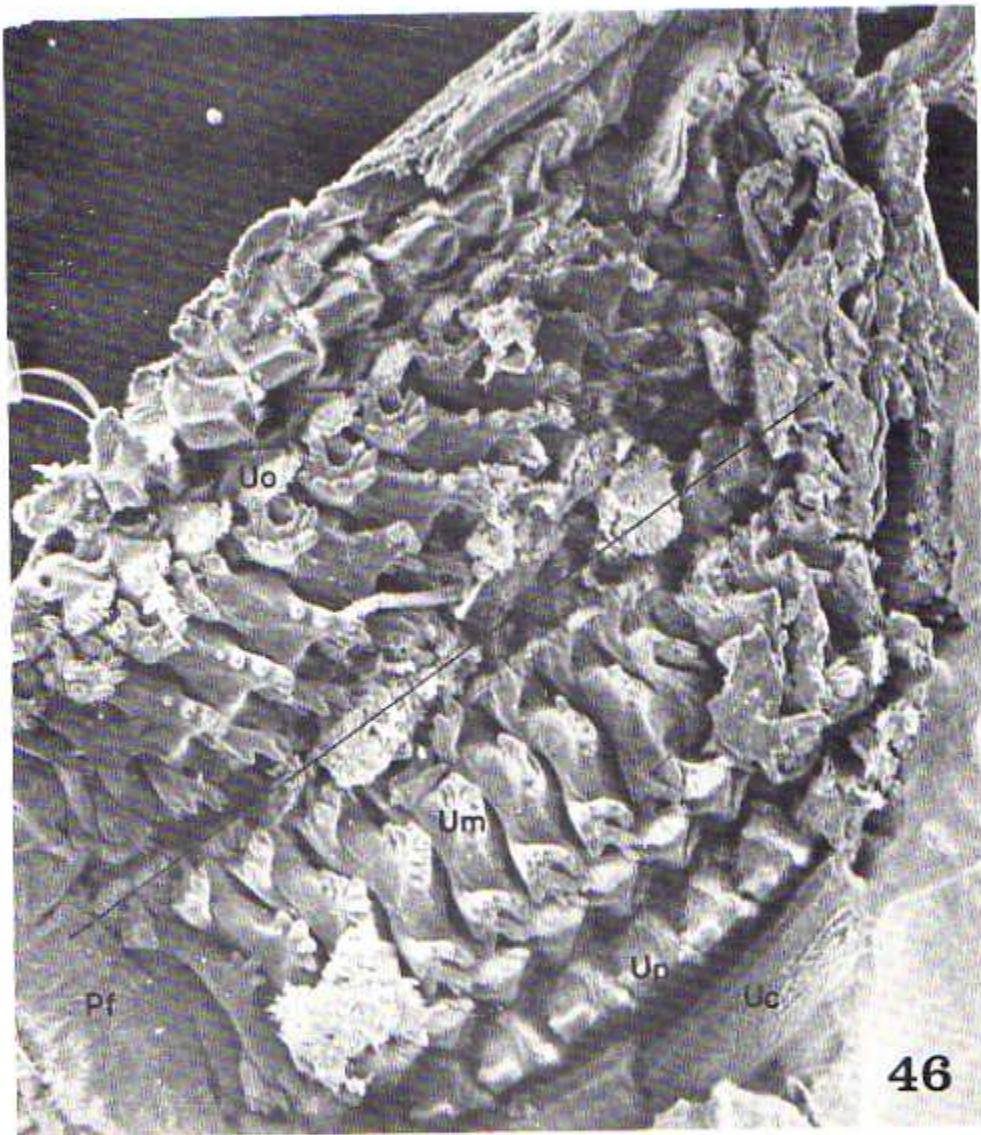
libre dirigido hacia el estómago, (Fig. 25).

Posteriormente existen cuatro unidades de morfología característica, que se repiten alternadamente tapizando la luz del ducto, (Fig. 46). La primera unidad corre a lo largo de todo el proventrículo y está formada por una serie de placas con una proyección principal cónica y otras más pequeñas a ambos lados, (Figs. 47, 48).

Otra unidad es polihédrica, de base romboidal circundada por "pelos" y el extremo libre extendido y cóncavo. La superficie de esta unidad es la más lisa de todas, aunque en algunas zonas se observan pequeñas prominencias, (Figs. 49, 50).

Otra unidad es un cono truncado de base mayor libre, sobre la que hay un mechón de filamentos, (Fig. 49).

La cuarta unidad es la más irregular. Está formada por dos proyecciones laterales en forma de manos, y una central piramidal, cuyo vértice superior termina en una estructura en forma de seis o siete dedos, (Fig. 51). En los lados opuestos a la estructura piramidal sobresalen dos proyecciones arqueadas, que ocupan una invaginación de los cuer



46

Figura 46. Micrografía electrónica panorámica de la superficie interna de la zona posterior del proventrículo de Gryllus.  
Pf: placa filamentosa; Uc: unidad en forma de cinta; Up: unidad poliédrica; Uo: unidad cónica; Um: unidad en forma de mano. La flecha indica la dirección de avance del alimento. 100X.



47

Figura 47. Micrografía electrónica de la superficie epitelial de la zona posterior del proventrículo de Gryllus.  
Up: unidad poliédrica; Uc: unidad continua en forma de cinta. 400X.

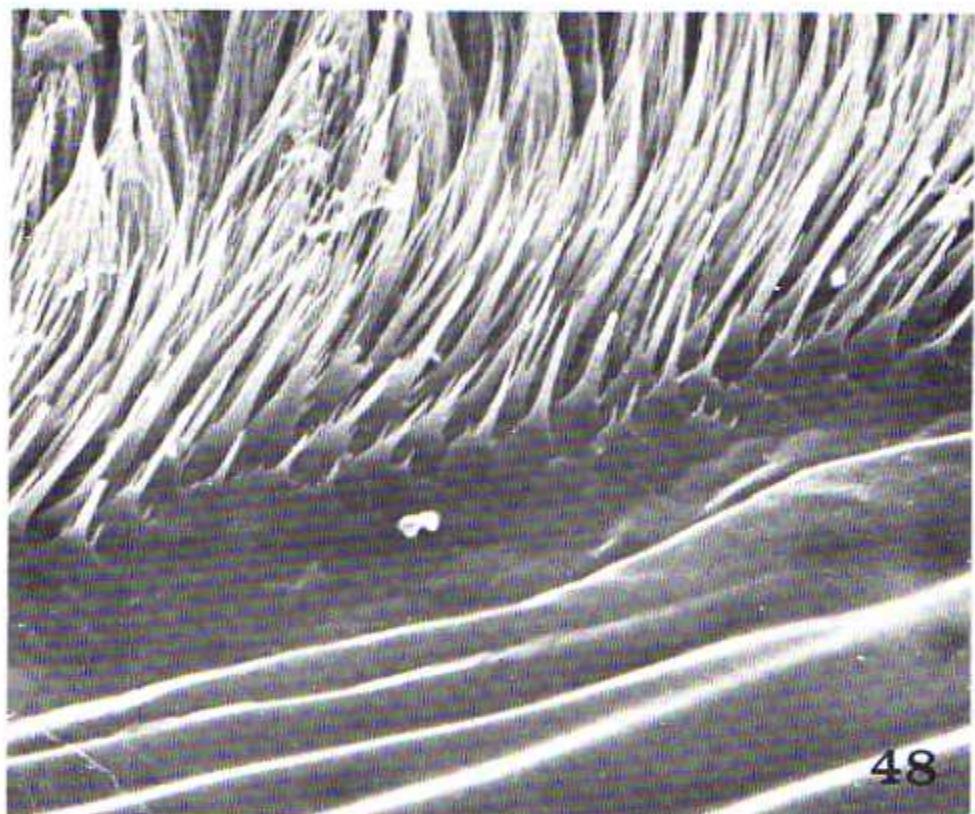


Figura 48. Micrografía electrónica de las placas epiteliales de la unidad en forma de cinta de la zona dilatada del proventrículo de *Gryllus*. 2.000X.



Figura 49. Micrografía electrónica de la superficie interna de la zona posterior del proventrículo de Gryllus.

Up: unidad poliédrica; Uo: unidad cónica; pM: proyección en forma de mano; m: proyección piramidal; pa: proyección arqueada; F: filamentos. 400X.

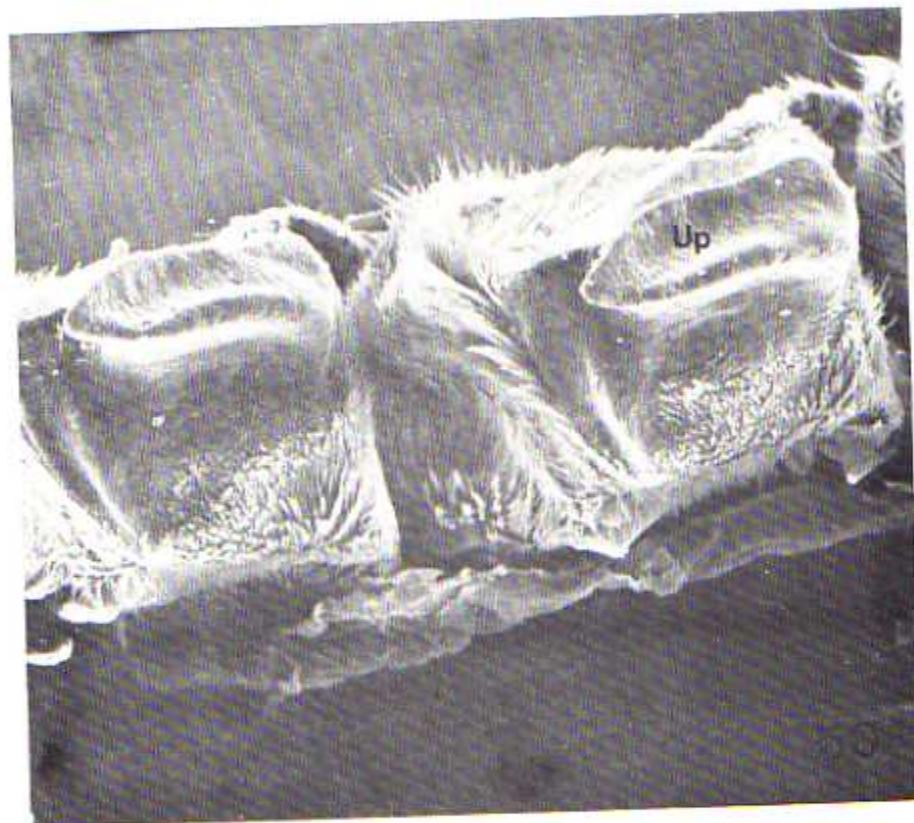


Figura 50. Micrografía electrónica de la unidad poliédrica de la zona posterior del proventrículo de Gryllus.  
Up: unidad poliédrica. 400X.

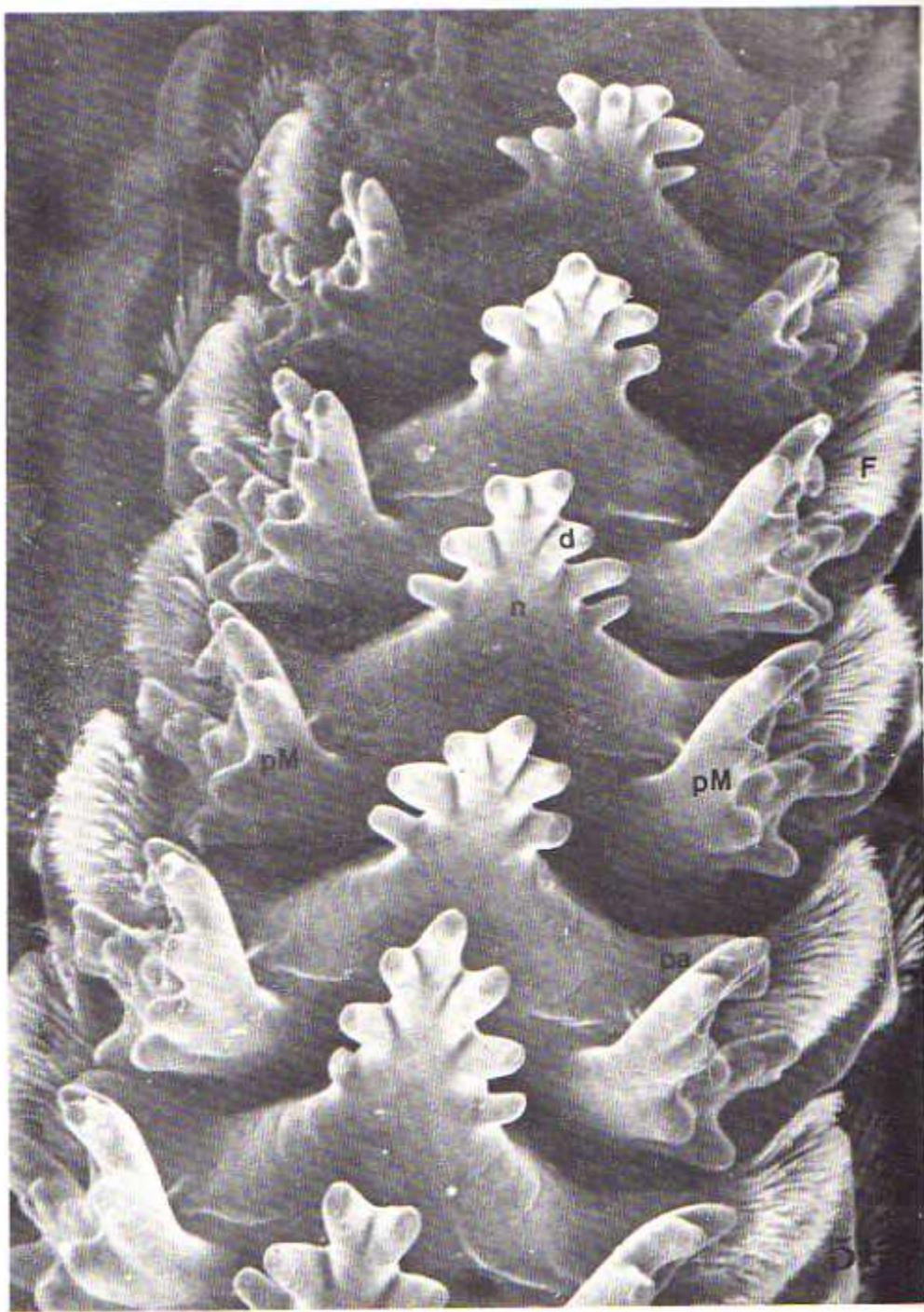


Figura 51. Micrografía electrónica de la superficie interna de la zona posterior del proventrículo de *Gryllus*. n: proyección piramidal; pM: proyección en forma de mano; d: proyección digitiforme; pa: proyección arqueada; F: filamentos. 300X.

pos en forma de mano, (Fig. 52). A ambos lados de la pirámide, muy cerca de la salida de las estructuras en forma de mano, sobresale un gran número de filamentos, (Figs. 51, 52). Las pirámides están inclinadas hacia la parte posterior del proventrículo, (Fig. 46). Al inicio del proventrículo esta unidad es algo diferente a las del resto de la fila, (Fig. 25).

## 2. MESENTERON

### 2.1 Estómago y ciegos gástricos

En el Suborden Caelífera (Taeniopoda y Schistocerca), existe un epitelio sumamente plegado a nivel del estómago y de los ciegos gástricos, el que contiene millares de vellosidades que miden un promedio de 90  $\mu\text{m}$ , (Figs. 53, 54, 55).

Las paredes de las vellosidades están formadas por un epitelio simple de células columnares portadoras de numerosas microvellosidades en su cara libre, (Fig. 56).

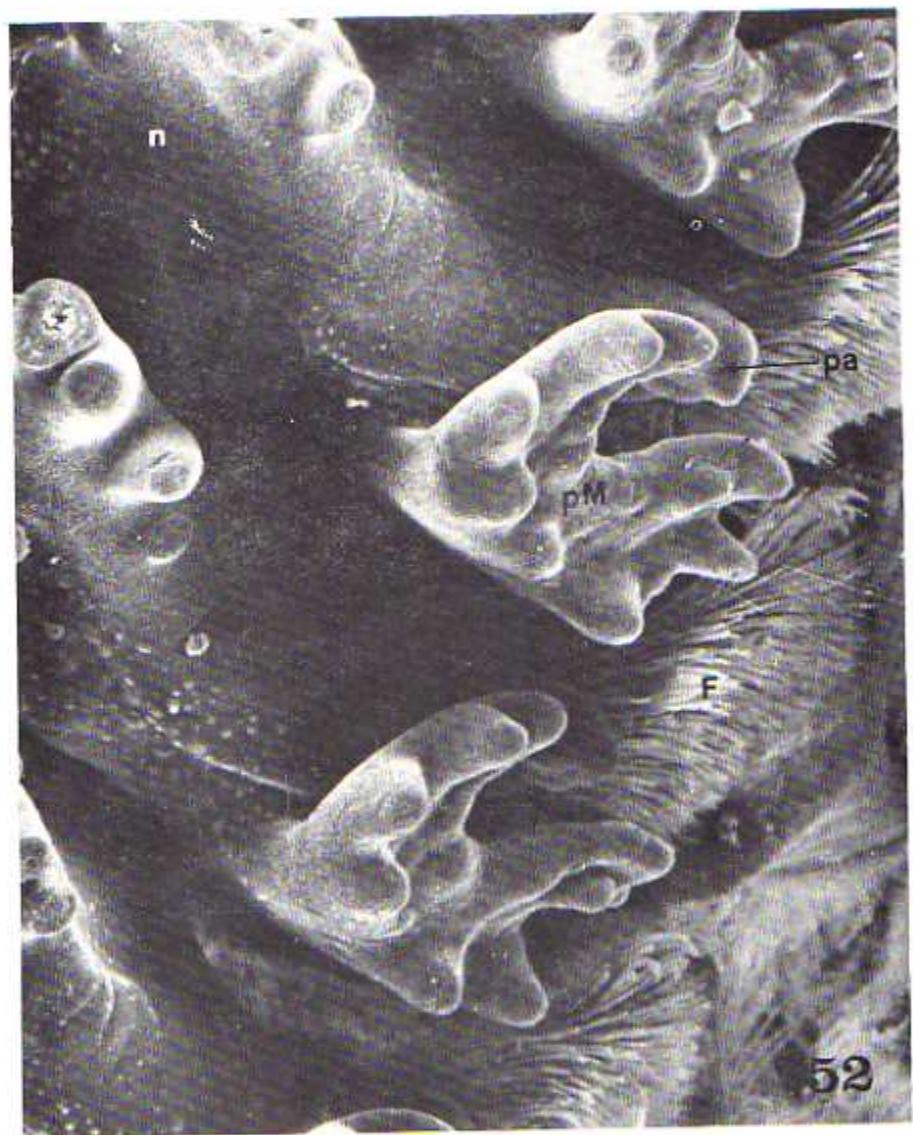


Figura 52. Micrografía electrónica de la superficie interna de la zona dilatada del proventrículo de Gryllus.  
PM: proyección en forma de mano; F: filamentos; pa:  
proyección arqueada; n: proyección piramidal. 580X.

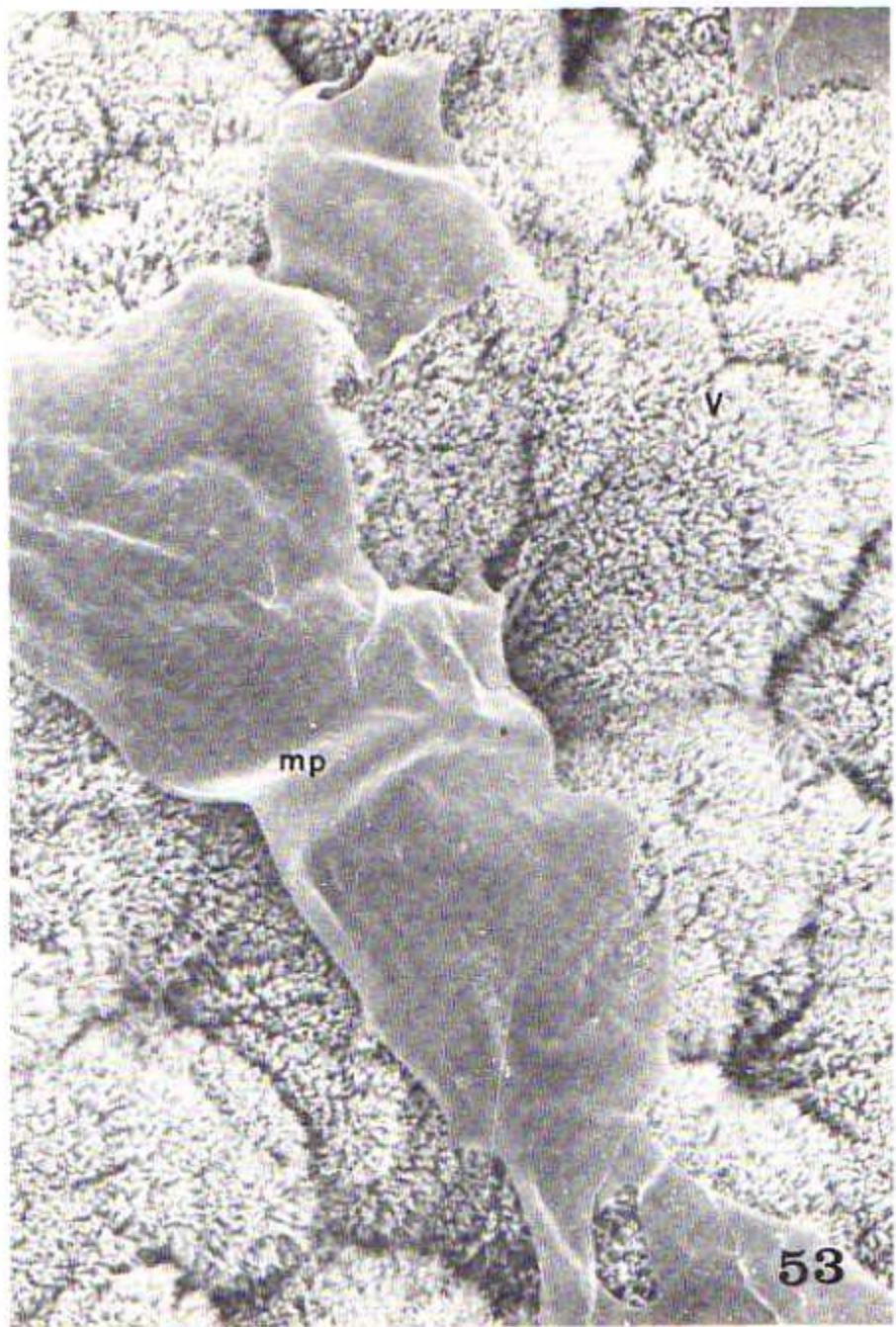


Figura 53. Micrografía electrónica del epitelio digestivo del estómago de Schistocerca. V: vellosidades; mp: membrana peritrófica. 600X.

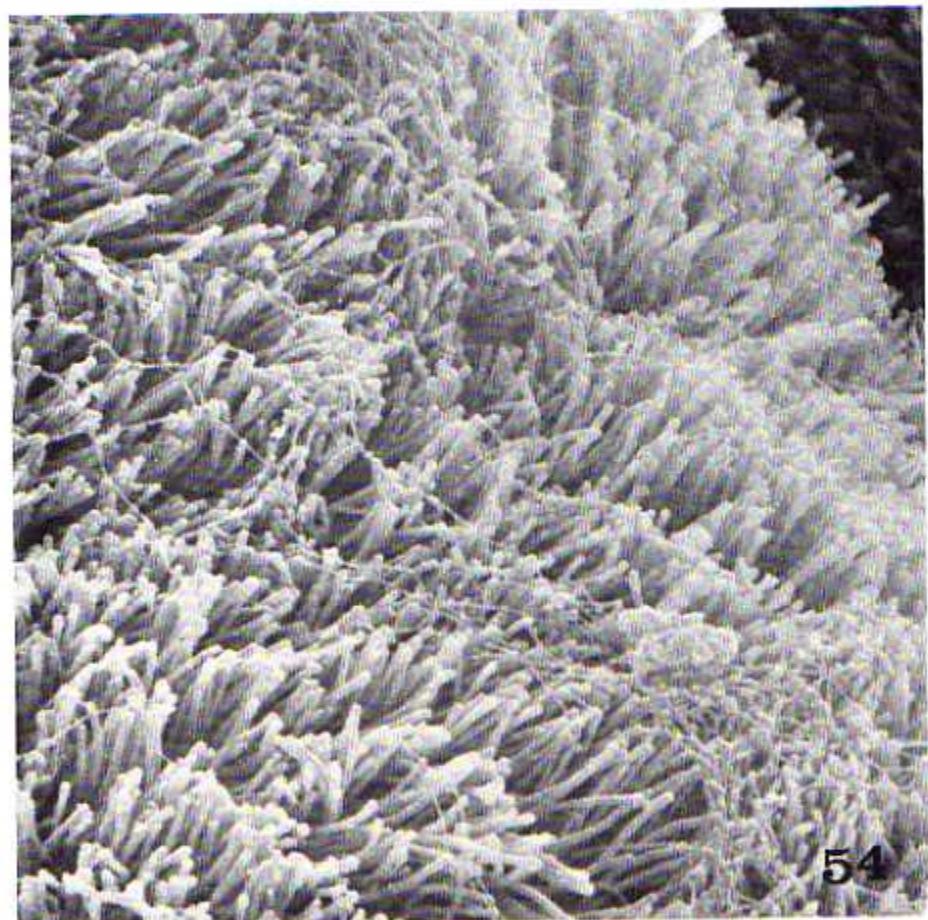


Figura 54. Micrografía electrónica de las vellosidades estomacales de Taeniopoda. 5.000X.

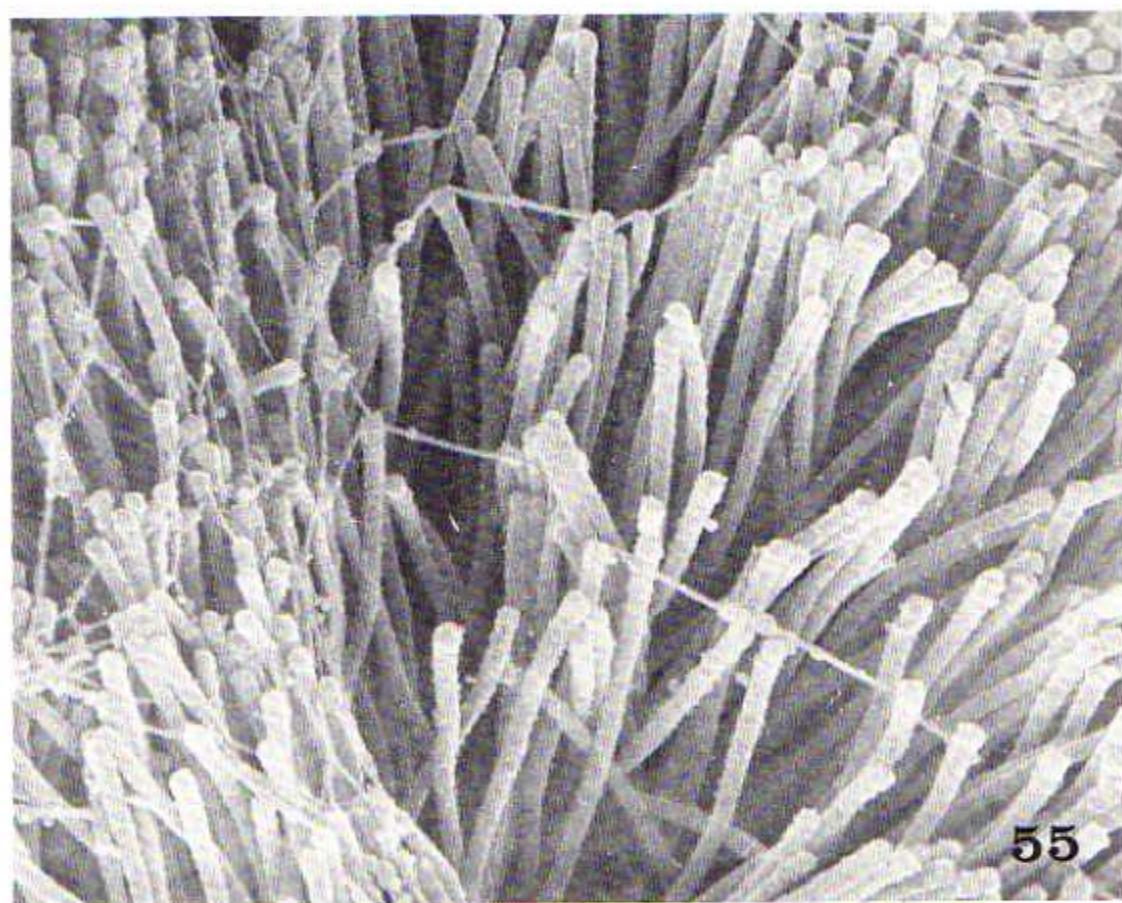


Figura 55. Micrografía electrónica de las vellosidades estomacales de Taeniopoda. 10.000X.

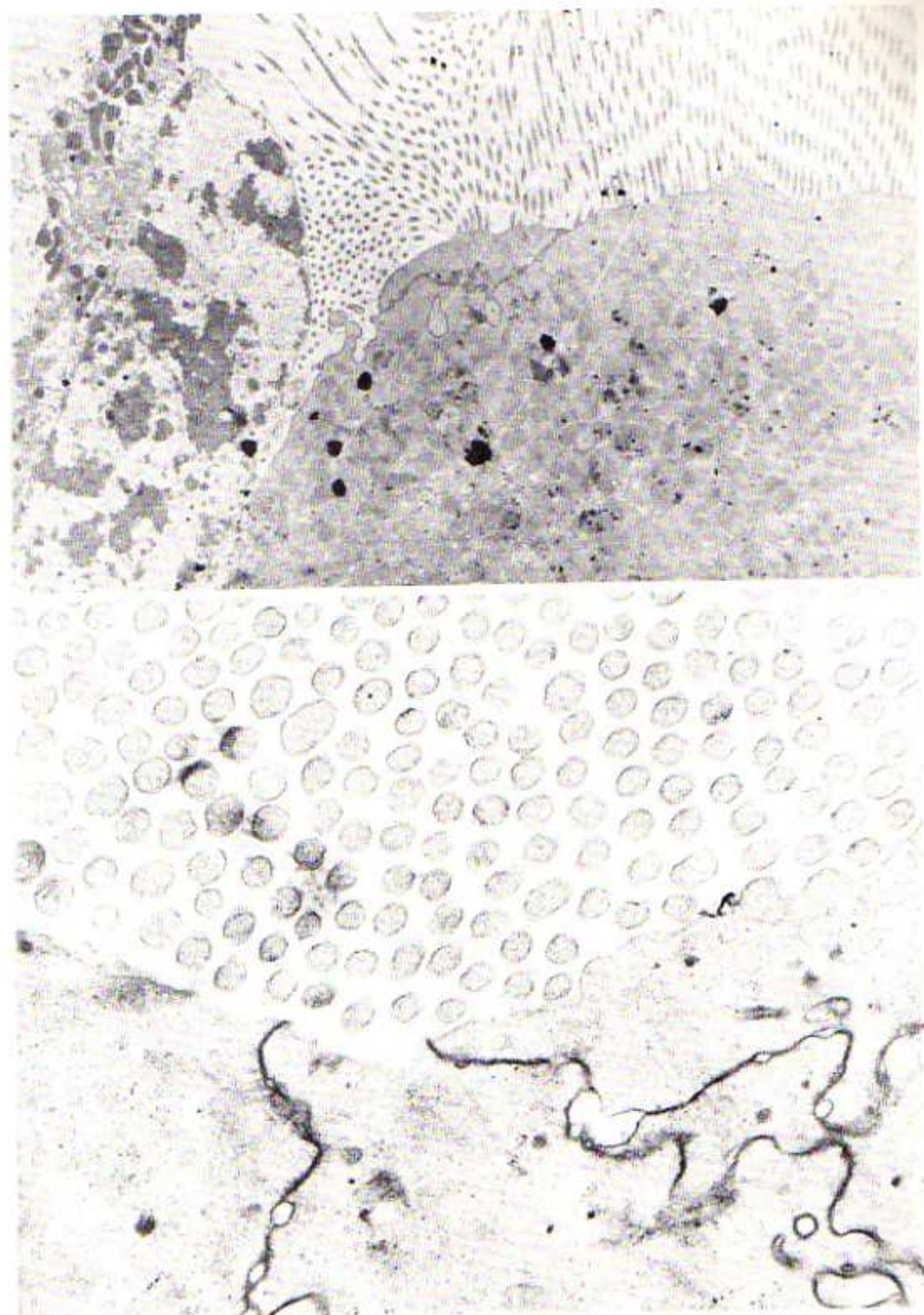


Figura 56. Micrografia electrónica de transmisión de secciones longitudinales y transversales de las microvellosidades del epitelio digestivo de Taeniopoda. a: 45.000X; b: 60.000X.

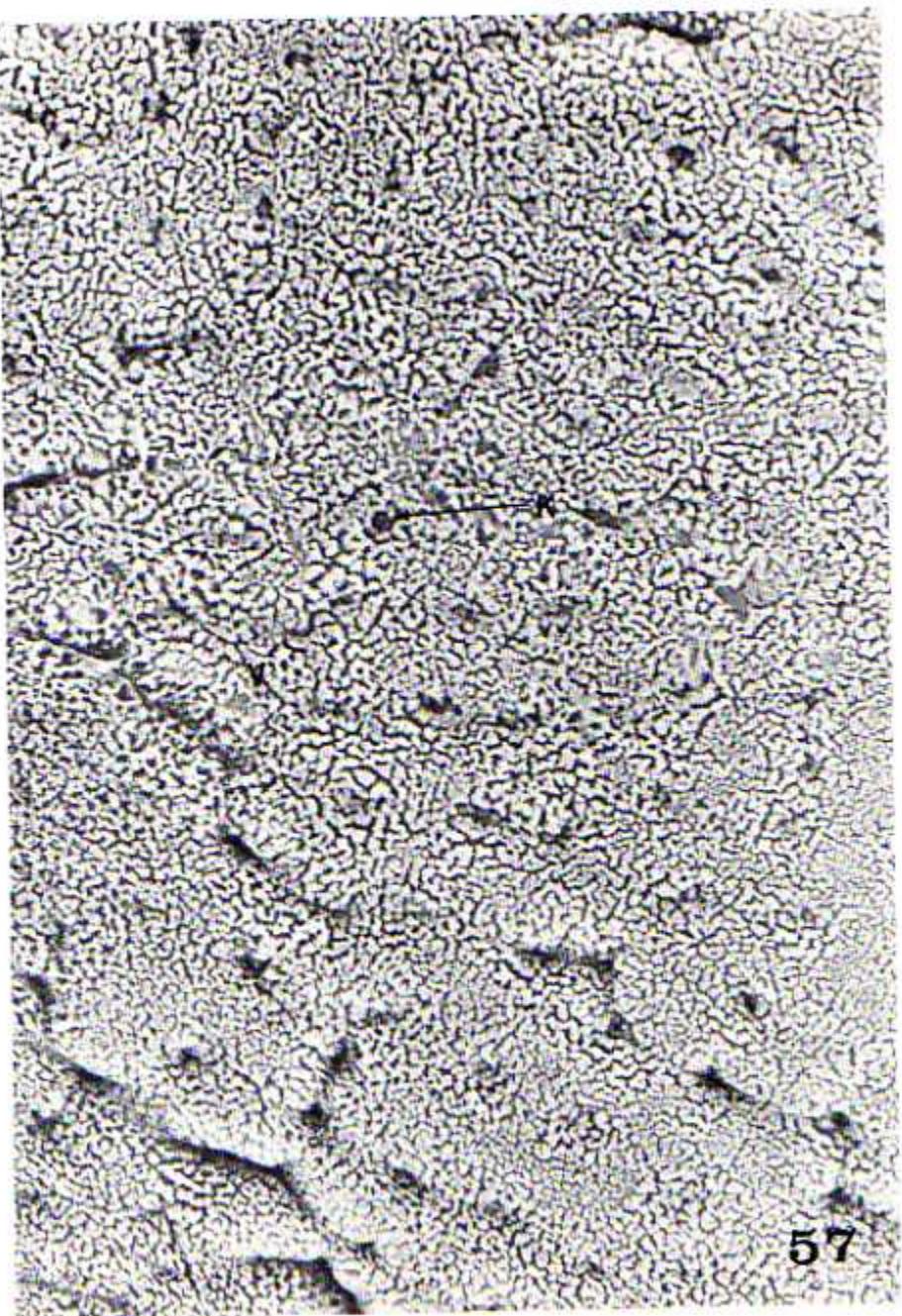
A nivel del estómago y principalmente en los ciegos se observan una gran cantidad de poros delimitados por vellosidades ordenadas en forma circular, (Figs. 57, 58).

El Suborden Ensífera, (Idiarthron, Stilpnochiora y Gryllus), presenta a nivel de estómago y ciegos un epitelio plegado con la característica de que en estos animales las vellosidades se encuentran asociadas en forma de haces, las cuales se apoyan en compartimientos cóncavos de una membrana basal común, (Figs. 59, 60, 61, 62). El extremo libre de cada vellosidad a su vez se subdivide en otras más pequeñas, cuyas células contienen las microvellosidades, (Figs. 63, 64).

En el caso de Stilpnochiora las vellosidades que forman los haces se expanden en el extremo libre, adquiriendo una forma semejante a un girasol, (Fig. 62). En la superficie de la zona ensanchada se encuentran las vellosidades más pequeñas, (Figs. 63, 64).

### 3. PROCTODEO

Los cinco géneros estudiados muestran la misma ultraestructura del epitelio a nivel de fleum, colon y saco rectal.



57

Figura 57. Micrografía electrónica panorámica del epitelio digestivo de los ciegos gástricos de Taeniopoda.  
K: poro; V: vellosidades. 400X.



Figura 58. Micrografía electrónica panorámica del epitelio digestivo de los ciegos gástricos de Schistocerca.  
K: poro; V: vellosidades. 300X.



Figura 59. Micrografía electrónica del epitelio digestivo del estómago de Gryllus. V: vellosidad mayor; v: vellosidades menores; mb: membrana basal. 900X.



Figura 60. Micrografía electrónica de la membrana basal estomacal de Gryllus. 1.700X.



Figura 61. Micrografía electrónica del epitelio digestivo del estómago de Idiarthron. V: vellosidad mayor; v: vellosidades menores. 1.200X.

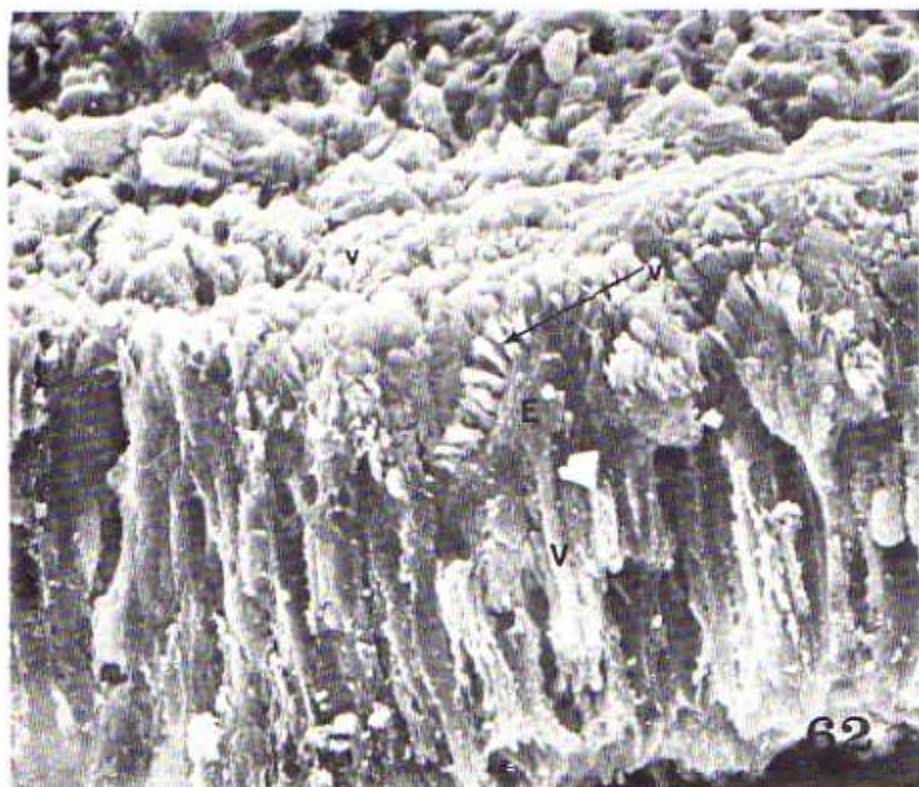


Figura 62. Micrografía electrónica del epitelio digestivo del estomágo de Stilpnochlora. V: velloSIDAD mayor; E: ex pANSIÓN de la velloSIDAD mayor; v: velloSIDADES menores.  
400X.

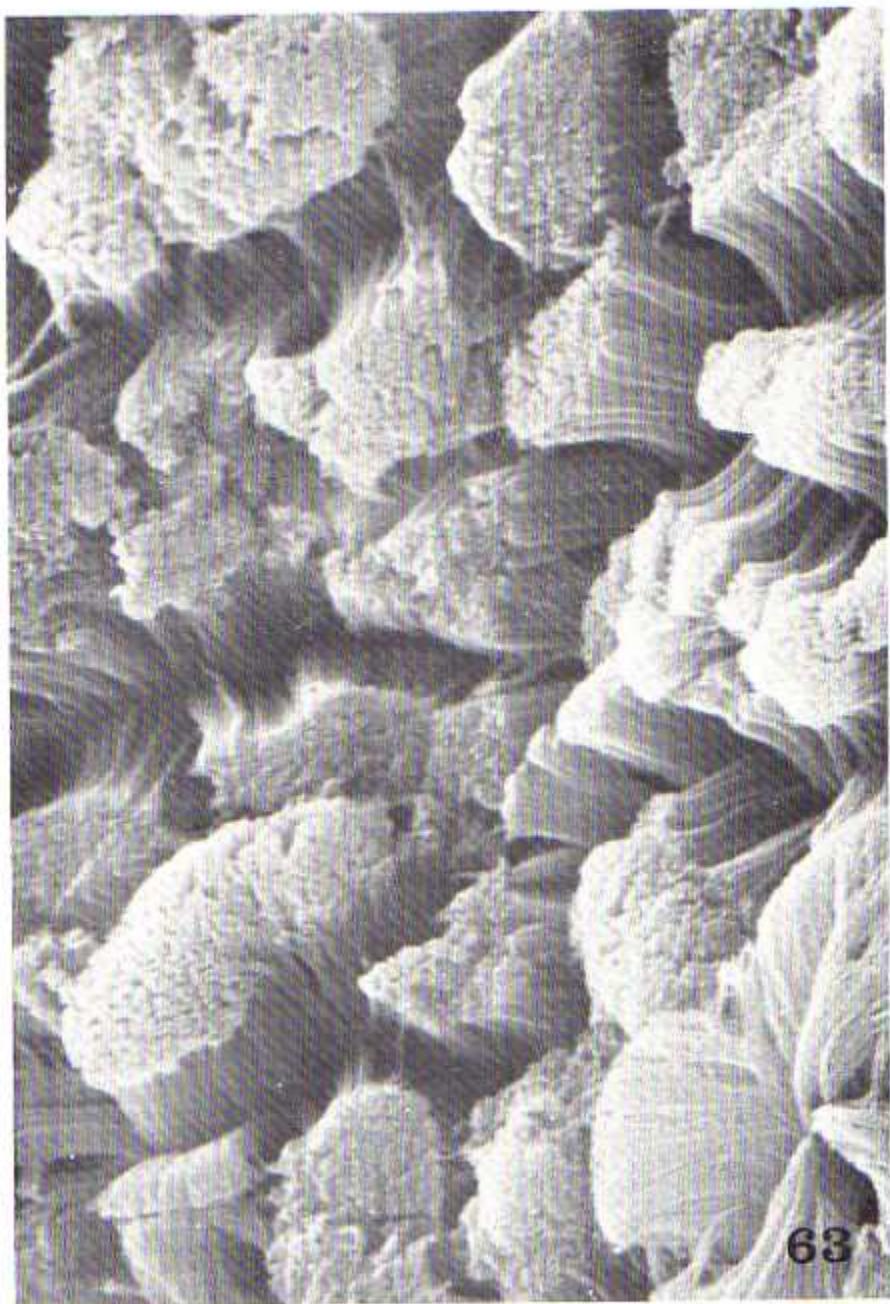


Figura 63. Micrografía electrónica de las vellosidades menores estomacales de Stilpnochlora. 1.600X.



Figura 64. Micrografía electrónica del epitelio digestivo del ileum de Taeniopoda. Pc: proyección cónica.  
5.000X.

La estructura fina del estómago cambia drásticamente al pasar al intestino sin que se pueda observar ningún tipo de epitelio de transición entre estas dos zonas.

Los epitelios del intestino son lisos y levemente ondulados. El íleon posee prominencias cónicas queratinizadas sobre las ondulaciones, en número variable de 1 a 6, (Figs. 64, 65, 66, 67, 68, 69).

En *Idiarthron* la parte distal del íleon presenta las proyecciones cónicas ordenadas en anillos transversales bien definidos, (Figs. 67, 70). En este género, en el límite entre el íleon y el colon, existe un anillo constituido por placas rectangulares lisas formando un collar, (Fig. 70).

El colon posee un epitelio muy liso que se ordena en una serie de pliegues muy irregulares y carece totalmente de las proyecciones cónicas observadas en el íleon, (Figs. 71, 72, 73, 74, 75, 76).

El saco rectal presenta gruesos pliegues longitudinales corrugados transversalmente. El epitelio rectal se caractiza por sus numerosas concavidades que le dan un aspecto cuadriculado, (Figs. 77, 78, 79, 80, 81).

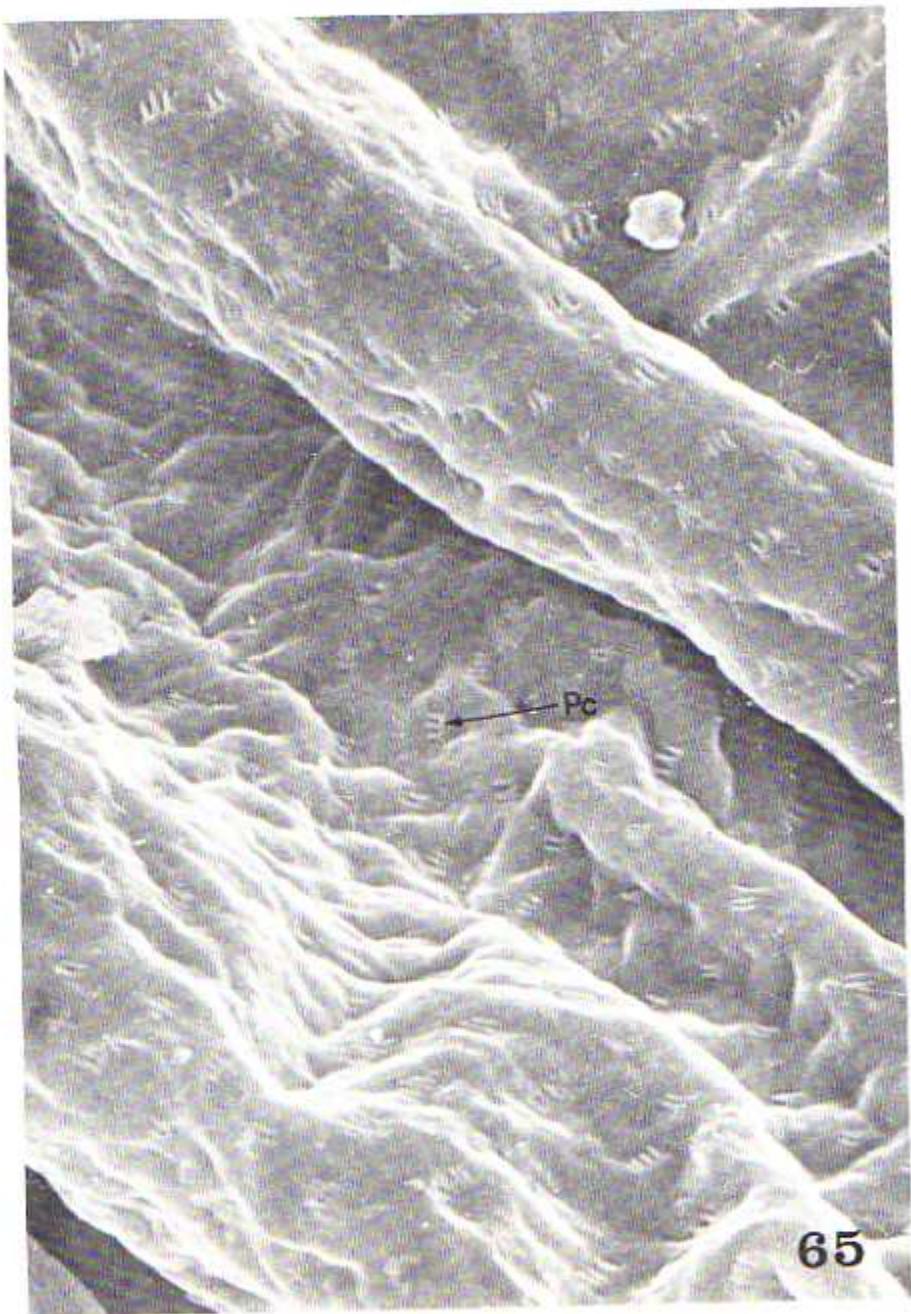


Figura 65. Micrografía electrónica de la superficie epitelial del ileum de Schistocerca. Pc: proyección cónica.  
1.000X.



Figura 66. Micrografía electrónica del epitelio digestivo de la zona anterior del ileum de *Idiarthron*. Pc: proyección cónica. 1.500X.

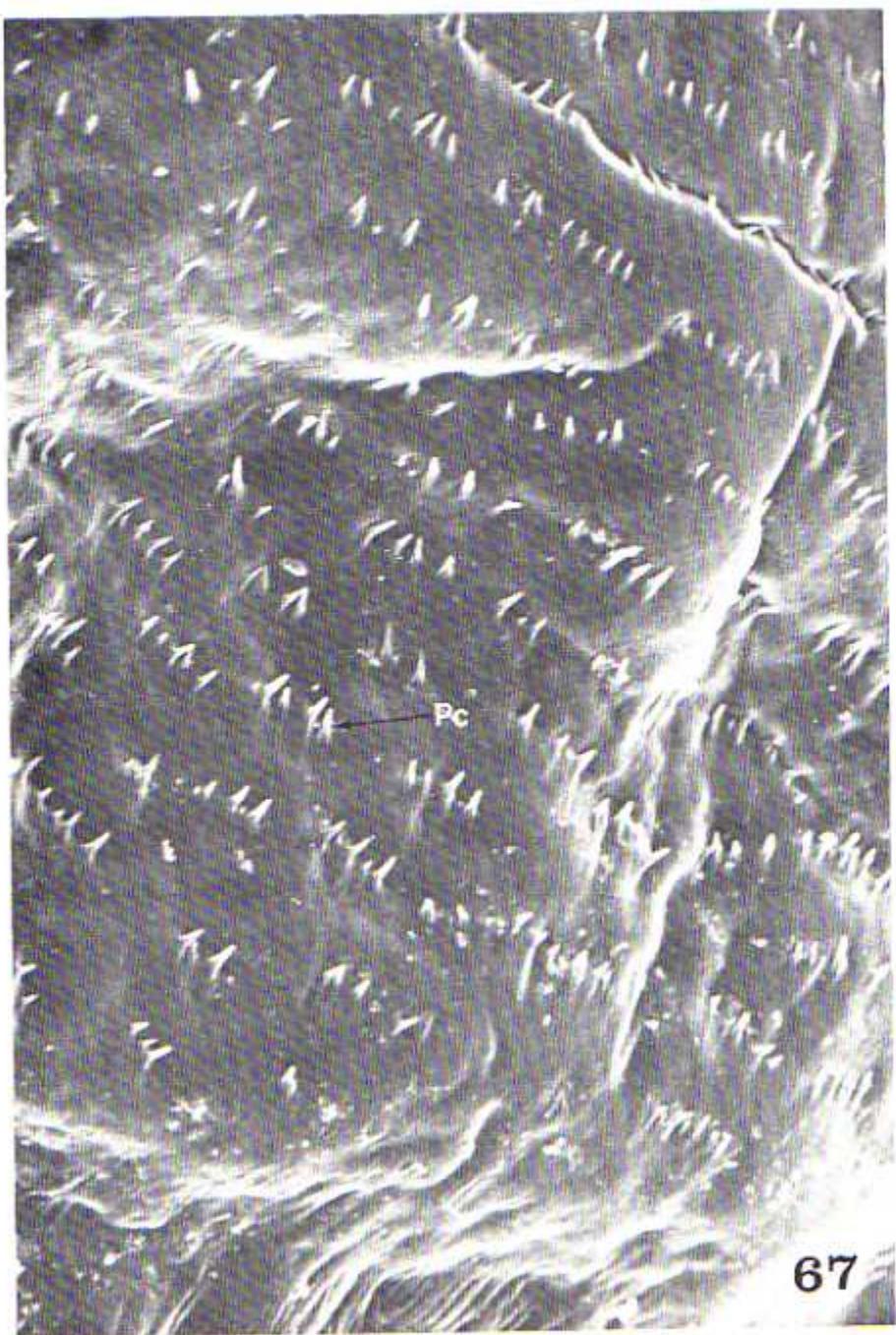


Figura 67. Micrografía electrónica del epitelio digestivo de la zona posterior del ileum de Idiarthron. Pc: proyección cónica. 1.600X.

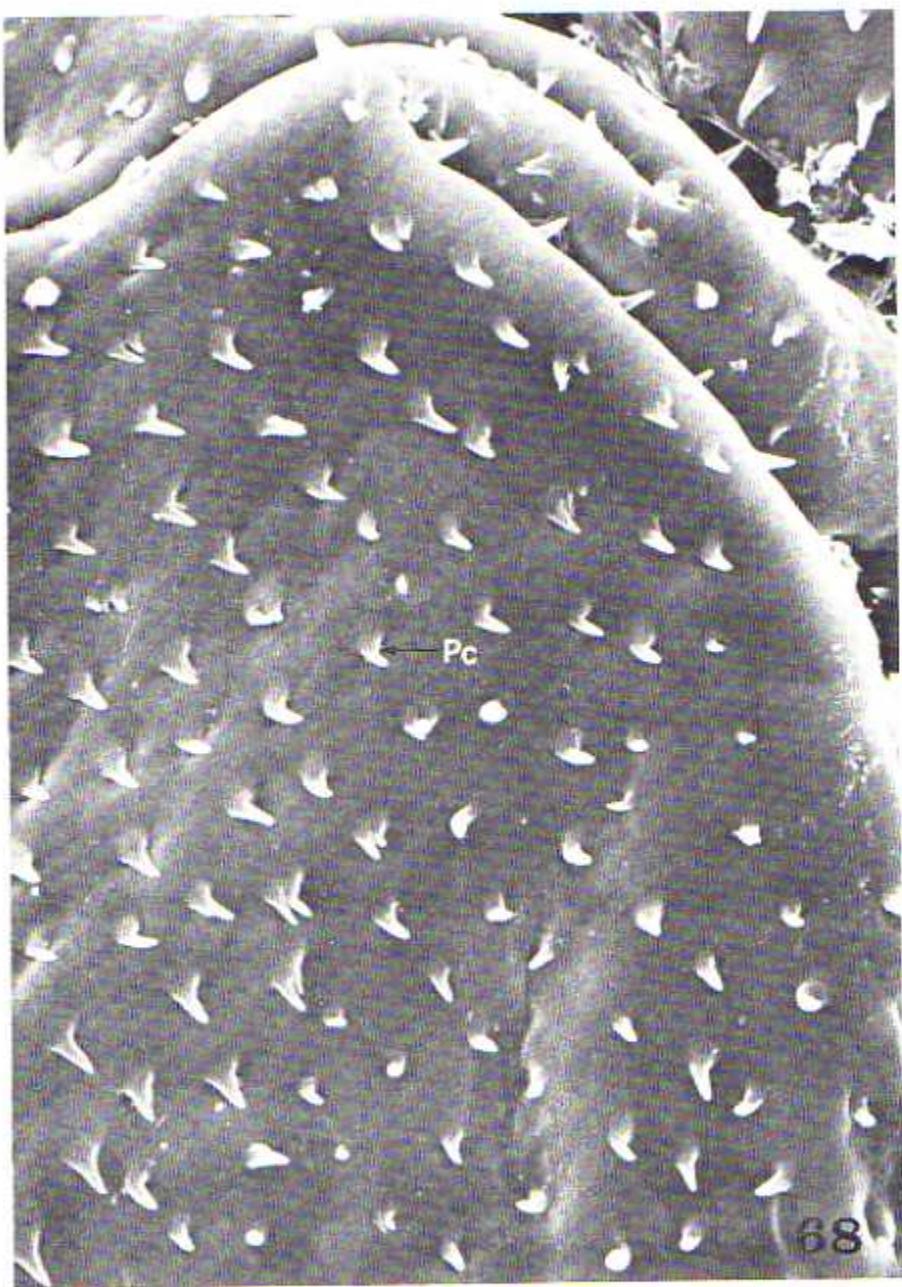
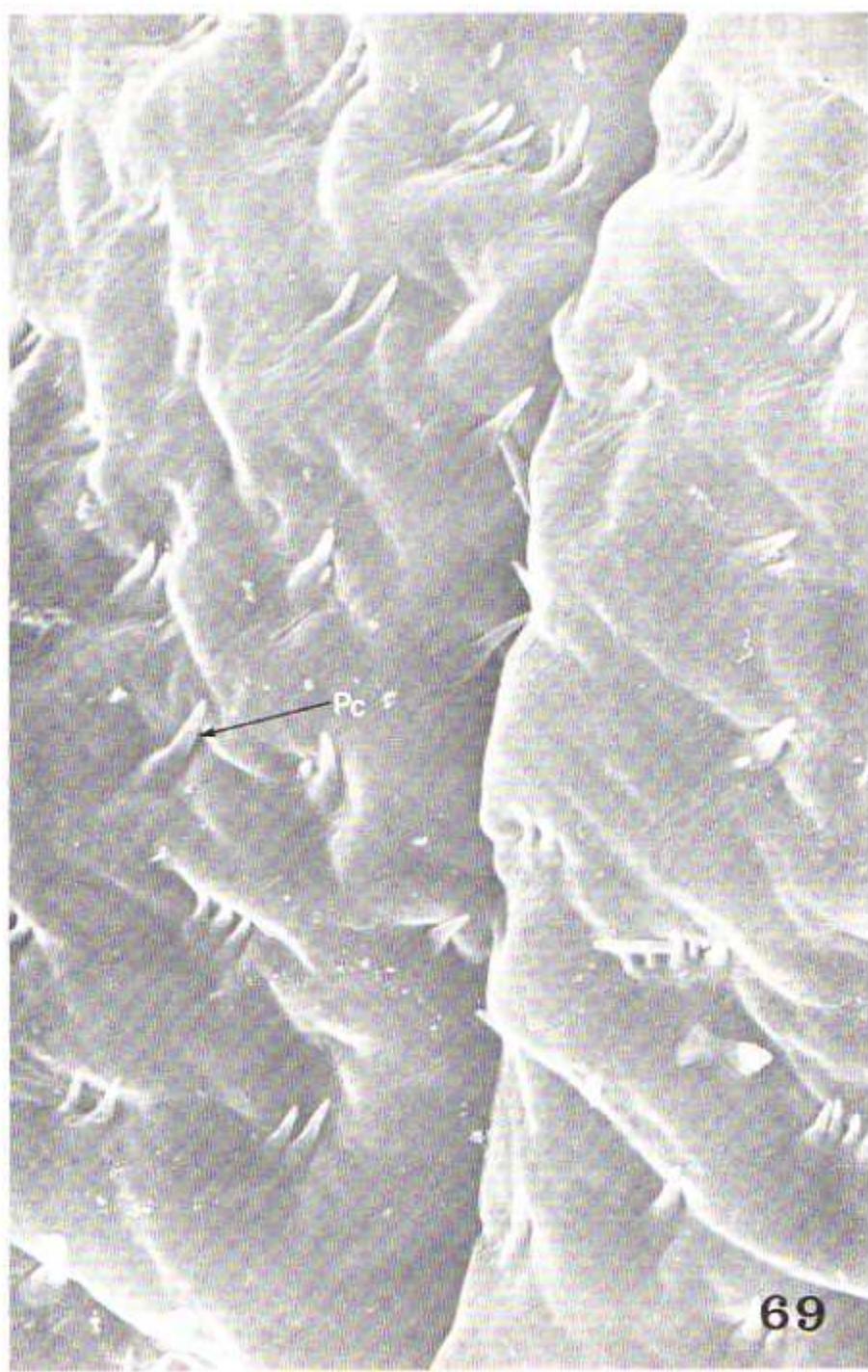


Figura 68. Micrografía electrónica del epitelio digestivo del ileum de Stilpnochilora. Pc: proyección cónica.  
2.000X.



69

Figura 69. Micrografía electrónica de la superficie epitelial del ileum de Gryllus. Pc: proyección cónica.  
1.600X.

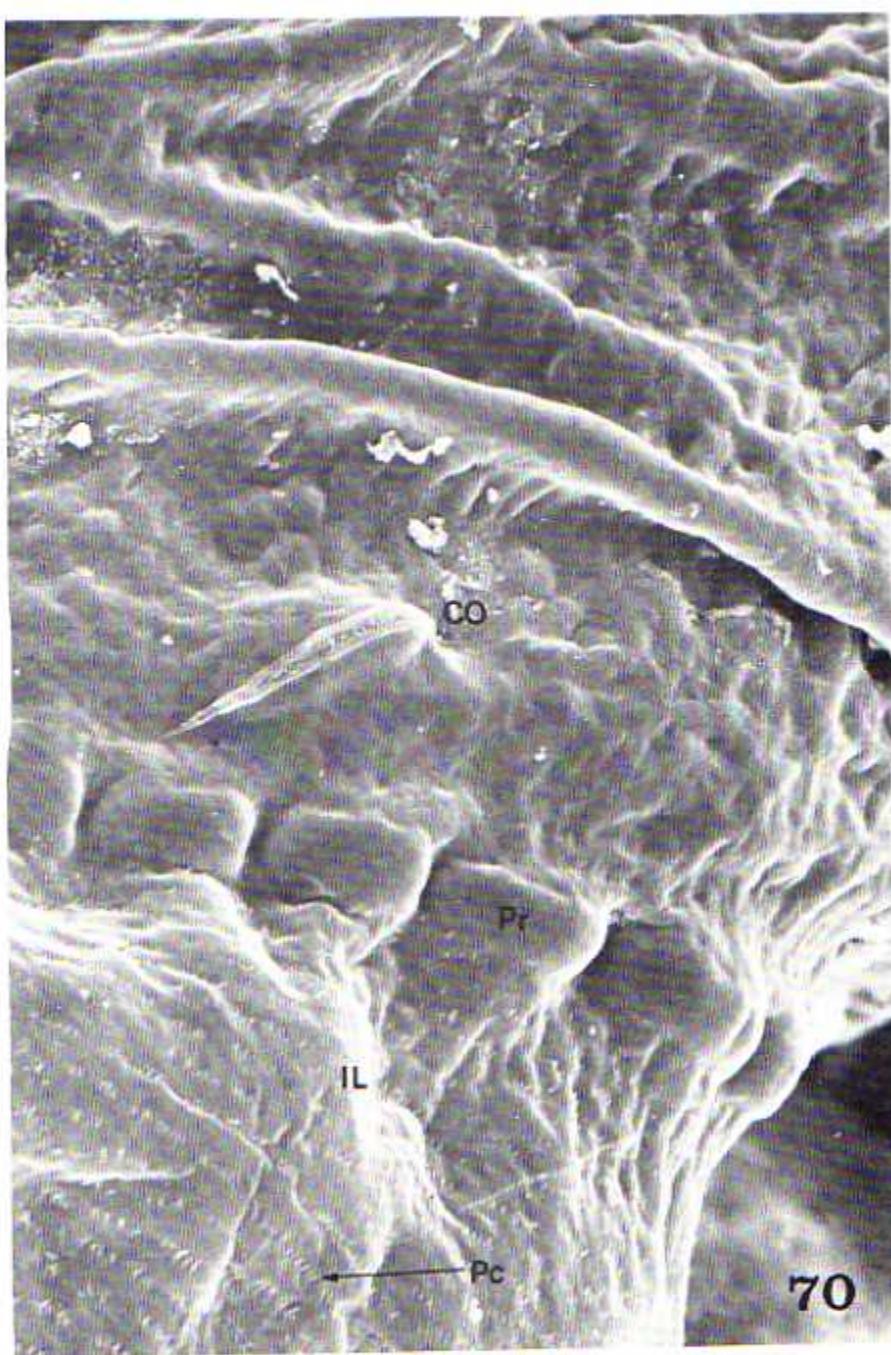


Figura 70. Micrografía electrónica de la superficie epitelial de la zona de transición entre el ileum y el colon en *Idiarthron*. IL: ileum; CO: colon; Pr: placa rectangular; Pc: proyección cónica. 500X.



71

Figura 71. Micrografía electrónica de la superficie epitelial del colon de Taeniopoda. 550X.



Figura 72. Micrografía electrónica de la superficie epitelial del colon de Schistocerca. 550X.



Figura 73. Micrografía electrónica de la superficie epitelial del colon de Idiarthron. 500X.

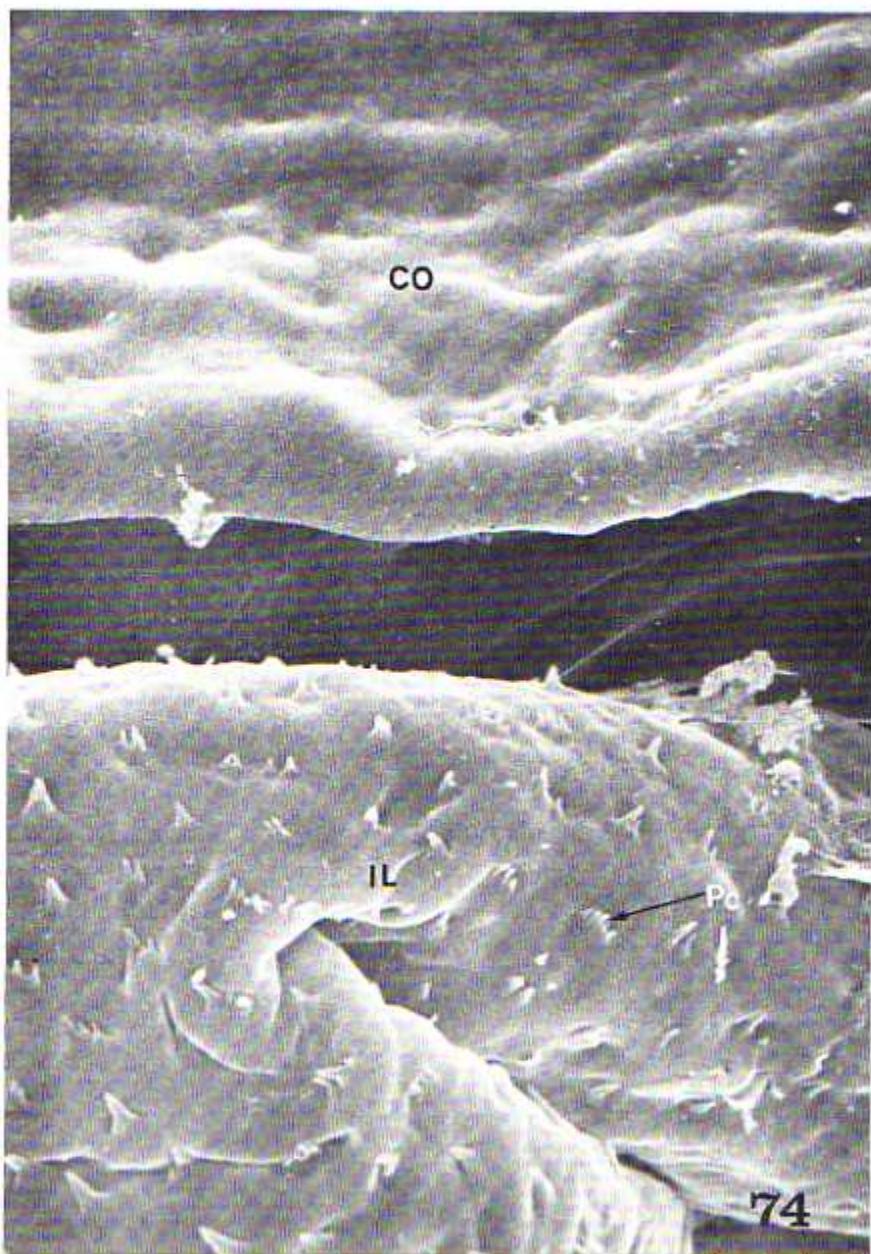


Figura 74. Micrografía electrónica de la superficie epitelial de la zona de transición entre el ileum y el colon en Stilpnochlora. IL: ileum; CO: colon; Pc: proyección cónica. 1.500X.

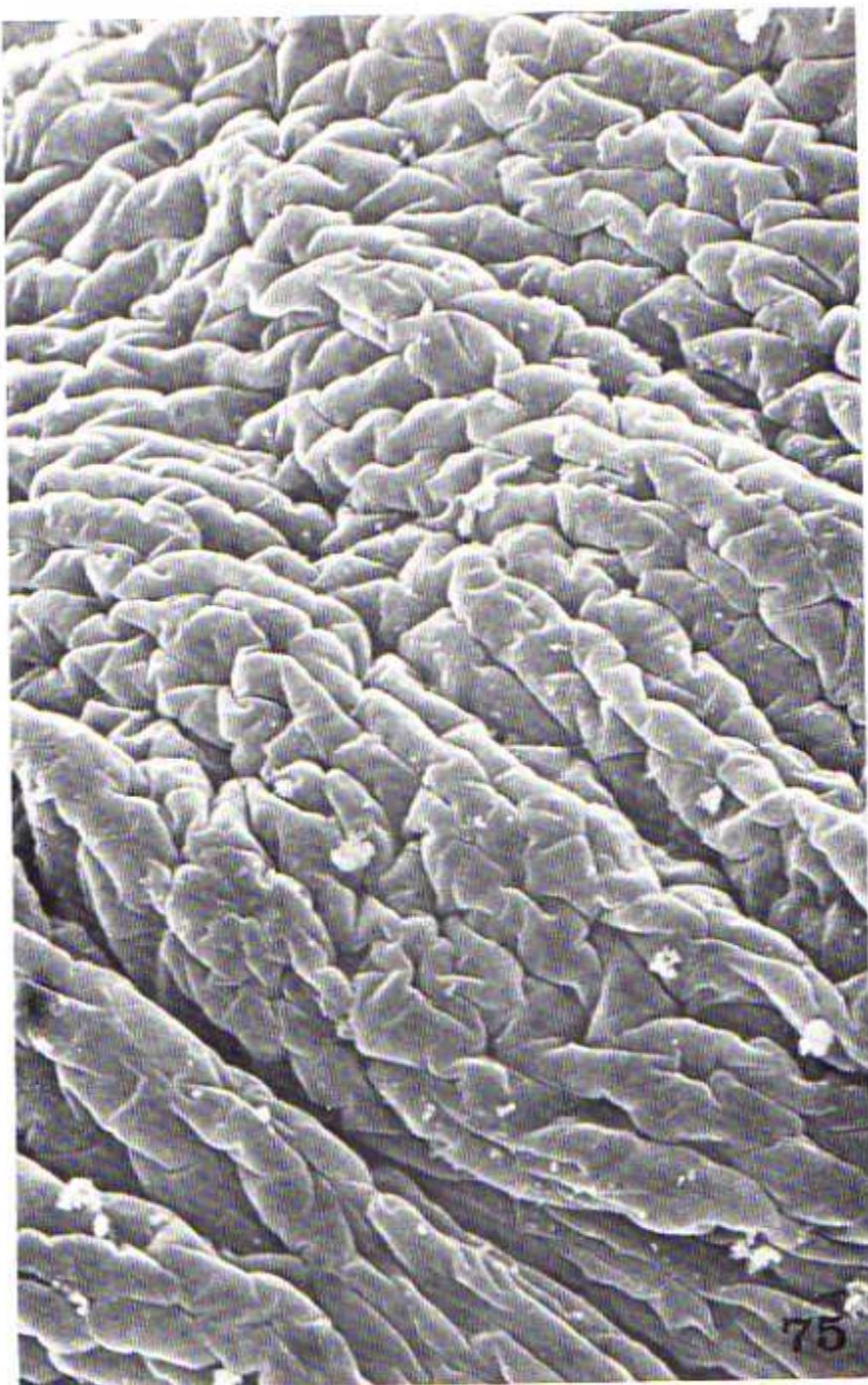


Figura 75. Micrografía electrónica de la superficie epitelial del colon de Stilpnochlora. 500X.



76

Figura 76. Micrografía electrónica de la superficie epitelial del colon de Gryllus. 800X.

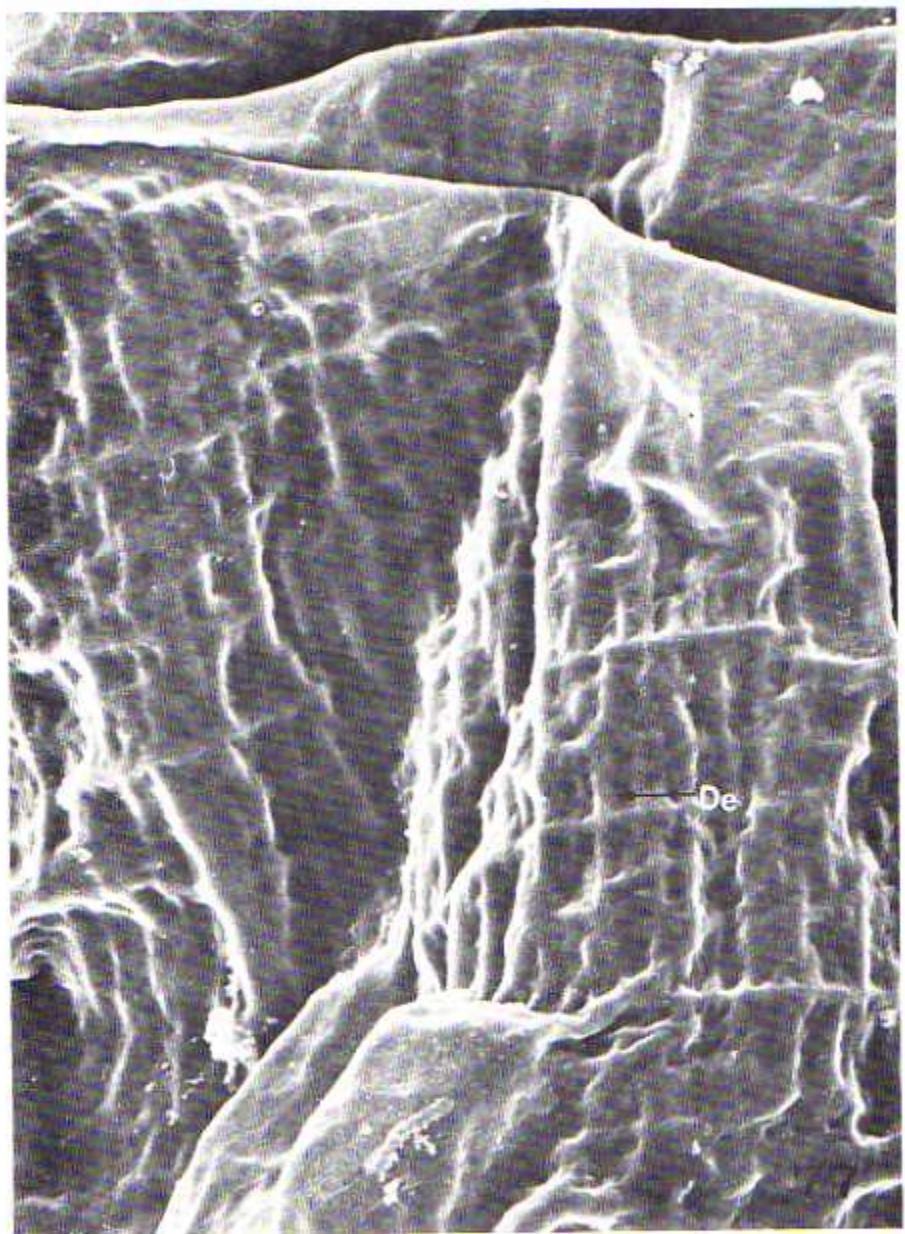


Figura 77. Micrografía electrónica del epitelio del saco rectal de Taeniopoda. De: depresión epitelial.  
1.000X.

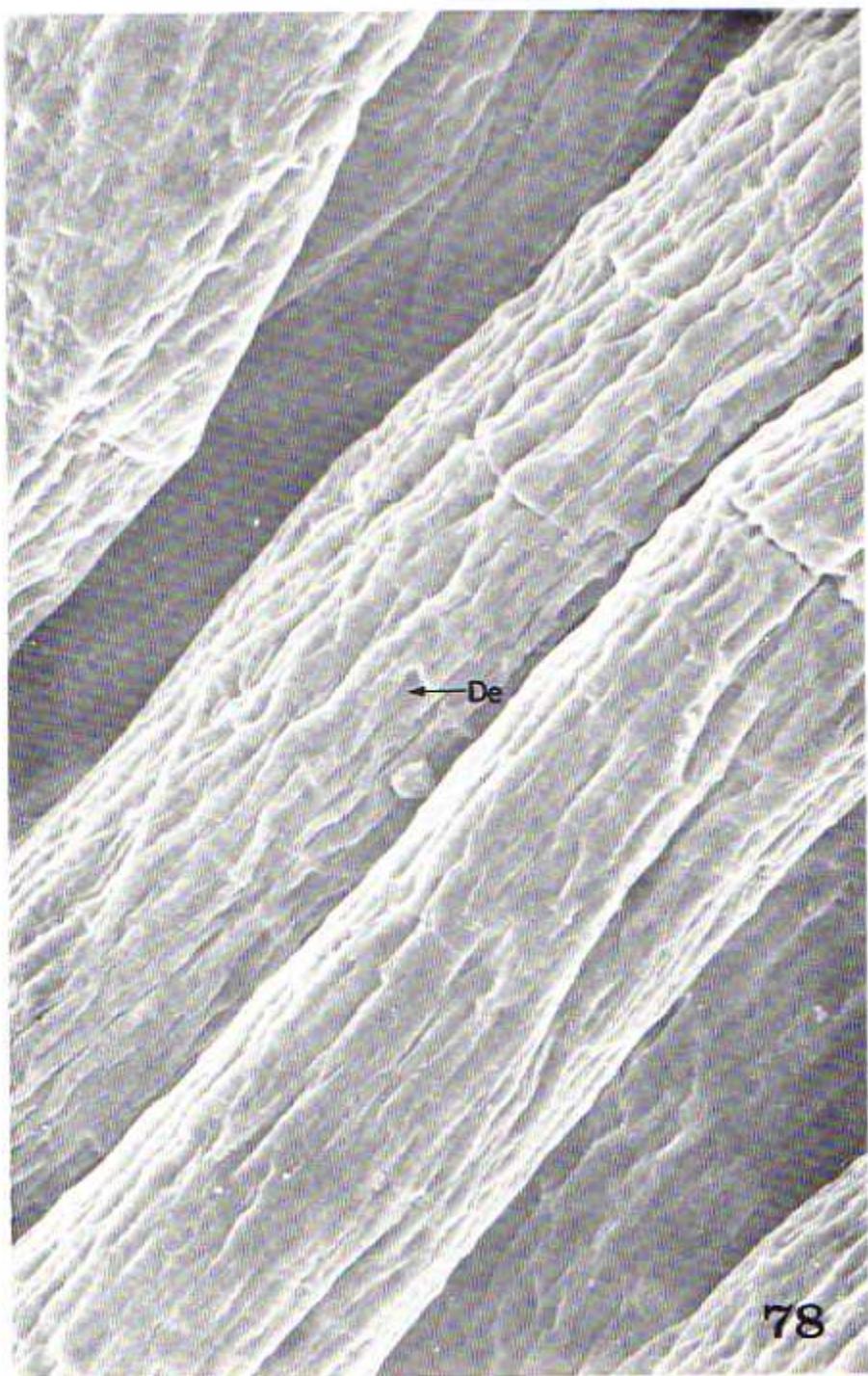


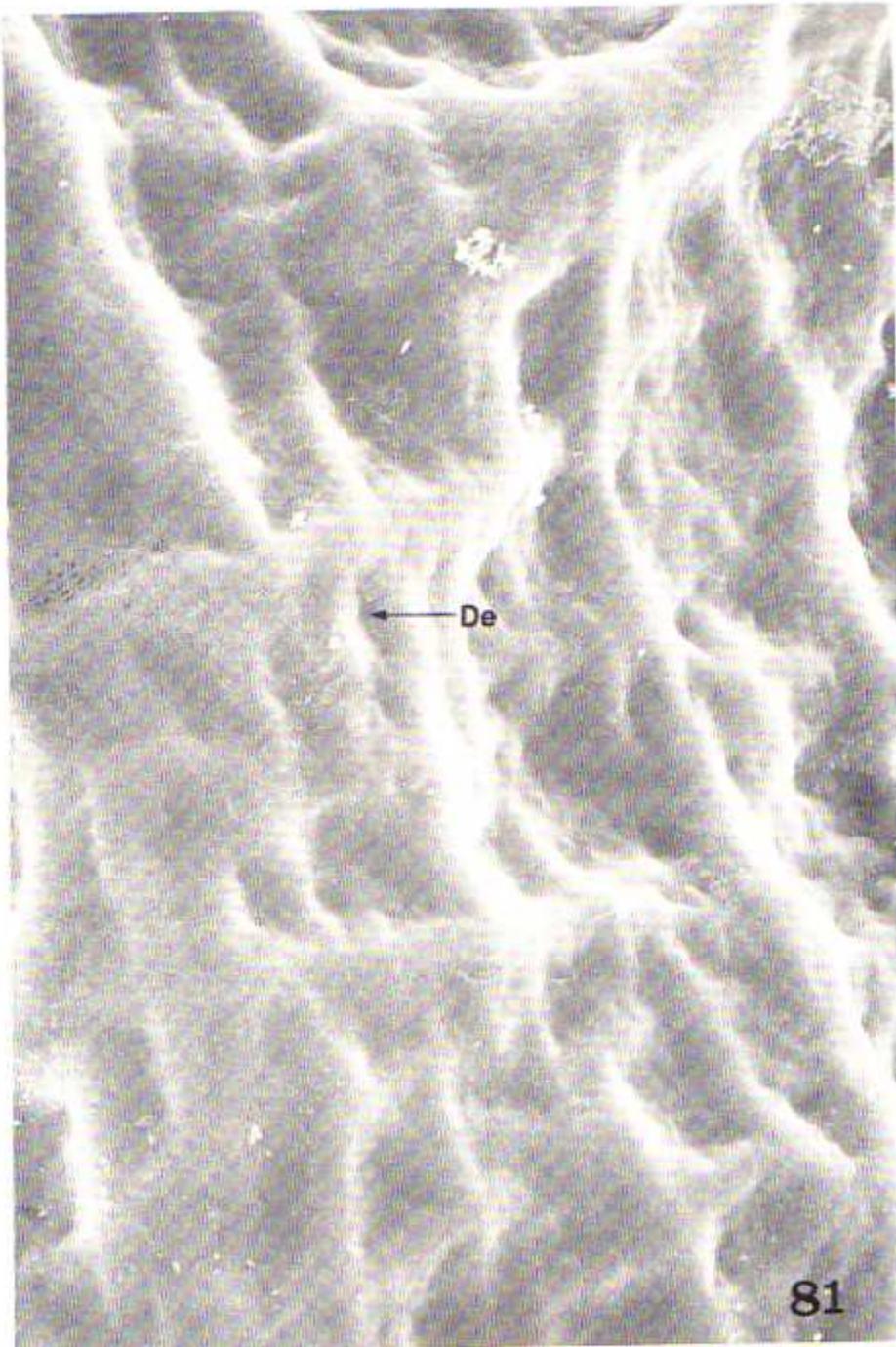
Figura 78. Micrografía electrónica de la superficie epitelial del saco rectal de Schistocerca. De: depresión epitelial. 850X.



Figura 79. Micrografía electrónica de la superficie epitelial del saco rectal de Idiarthron. De: depresión epitelial. 1.800X.



Figura 80. Micrografía electrónica de la superficie epitelial del saco rectal de Stilpnochlora. De: depresión epitelial. 1.800X.



81

Figura 81. Micrografía electrónica de la superficie epitelial del saco rectal de Gryllus. De: depresión epitelial.  
2.000X.

y DISCUSSION

Cada uno de los géneros: Taeniopoda, Schistocerca, Idiarthron, Stilpnochlora y Gryllus se caracteriza por presentar diferente morfología del epitelio digestivo.

1. ESTOMODEO1.1 Faringe y esófago

En los insectos estudiados la configuración de los epitelios de la faringe y del esófago sugiere que son zonas especializadas para el paso rápido del material ingerido hacia el buche, lo que concuerda con lo expresado por Treherne (1967) y Smith (1968).

Los resultados confirman lo reportado por Bryantseva (1951, 1953) y Novikoff (1972), quienes indican que la superficie interna de la faringe y el esófago se pliega longitudinalmente en forma irregular. Las observaciones obtenidas demuestran que los anchos pliegues longitudinales se localizan ventralmente y se continúan a lo largo de todo

el estomodeo, formando una cinta ininterrumpida, apta para transportar el material ingerido hacia zonas posteriores de almacenamiento como el buche (Treherne, 1967 y Smith, 1968), de maceración como el proventrículo, (Judd, 1948; Bryantseva, 1951, 1953; Uvarov, 1966), y de digestión y absorción como el estómago (Treherne, 1958; Evans y Payne, 1961; Drosté y Zebe, 1974; Anderson y Cochrane, 1977, 1978).

La predominancia de pliegues longitudinales y la fuerte musculatura de las paredes (Uvarov, 1966), determinan que sea una zona básicamente de paso.

Dorsalmente la faringe y el esófago presentan un epitelio finamente corrugado en pliegues transversales. Lo anterior proporciona al ducto gran capacidad de expansión, fenómeno indispensable debido a la abundante cantidad de material que los saltamontes ingieren en períodos de tiempo muy cortos y al tamaño relativamente grande de las partículas de alimento, ya que las piezas bucales desgarran y cortan grosse ramente el material vegetal, Wiggleworth (1953), Ganwere 1956; Uvarov (1960) y Novikoff (1972).

Se observó que las paredes de la faringe y el esófago de cada género, están tapizadas por gran número de pequeñas

estructuras idénticas que tienen forma de placa. Cuando el tubo digestivo está en reposo, las placas se ordenan sobrepuertas, formando un mosaico en las paredes del ducto. El hecho que el borde libre de éstas mire hacia la parte posterior del tracto origina una superficie escalonada que favorece el transporte del material ingerido hacia atrás.

En ciertas ocasiones el alimento podría intentar devolverse hacia la boca, por ejemplo a causa de una contracción muscular irregular, por un movimiento brusco del animal o por la presencia de otro material en el sistema digestivo, lo que se favorece en estos animales por su posición horizontal. Los fragmentos ingeridos al intentar retroceder podrían ser retenidos por los bordes libres de las placas, acumulándose en la base de éstas, cuando las estructuras cambian de posición.

Se sugiere que las contracciones peristálticas pueden mover las estructuras de su posición de reposo. Una onda peristáltica consta de un anillo anterior de contracción, que se continúa con una dilatación en el ducto digestivo, (Berrige, 1970). Las placas localizadas en el borde posterior del anillo de contracción levantarán sus extremos libres formando una válvula que impide que el material inge-

rido retroceda. A medida que la onda se propague hacia atrás las estructuras epiteliales volverán a su posición de reposo, lo que contribuye a desplazar el alimento hacia el buche.

Se concluye que la faringe y el esófago poseen a todo lo largo un eficiente sistema valvular formado por placas, arreglo este que no resta flexibilidad al sistema digestivo.

Los resultados concuerdan con las observaciones de Bryantseva (1951, 1953), quien describe placas localizadas en las cimas de los pliegues epiteliales de la faringe y esófago cubiertas de queratina. Las observaciones obtenidas muestran que las estructuras localizadas en las parédes y cimas de los dobleces se encuentran desprovistas de queratina. Se asume que las placas superiores forman un enrejado poco flexible que evita la caída de material no deseado en la zona comprendida entre los pliegues. La presencia de estructuras desnudas en los canales epiteliales, responde a la necesidad de presentar cuerpos flexibles, sensibles a los movimientos musculares, que participen en el manejo del alimento, empujándolo hacia atrás y rotándolo sobre sí mismo, lo que permite un contacto más íntimo con

las enzimas digestivas que se segregan en la faringe y el esófago, (Nenyukov y Parfent'ev, 1929; Swingle, 1931; Schlottke, 1937; Brown, 1937 b, c; Chauvin, 1946; Robinson et al, 1953; Robinson, 1956; Payne, 1961; Evans y Payne, 1964; Rao, 1971; Droste y Zebe, 1974; Payne y Davinson, 1974; Morgan, 1975 a, b, c, d; Verma y Prasad, 1977; Morgan, 1976; Strebler, 1977, 1978).

La presencia de numerosos órganos sensoriales, (Jannone, 1939; Karandinkar, 1939; Misra, 1946; Rosciszewska y Fudalewczniemczyk, 1975; Urvoy et al, 1978; Herrera et al, 1978), indica la posibilidad de un análisis y discriminación del material que cae en los canales. En esta zona la velocidad de transporte del alimento podría ser diferente a la del lumen del tracto digestivo, lo que permitiría la retención de ciertas sustancias para una mejor digestión; mientras que en el lumen se transportarían más rápidamente otros tipos de elementos hacia zonas específicas del sistema digestivo, para su correspondiente procesamiento.

Se podría pensar que la anterior organización evita pérdidas superfluas de energía al poseer los saltamontes un sistema semicerrado de canales, donde ocurre la digestión de cantidades específicas de alimento, determinadas por la

capacidad de trabajo del tracto y las necesidades nutritivas del animal, todo garantizado por el poder discriminativo de los órganos sensoriales.

La ultraestructura epitelial de la faringe y el esófago de los saltamontes presenta un patrón semejante en cada uno de los subórdenes. El Suborden Caelífera se caracteriza por la presencia de un epitelio de proyecciones cónicas. Taeniolopoda posee la organización epitelial más simple al proyectarse los conos directamente de la superficie de los pliegues. En Schistocerca se observa un mayor grado de complejidad en la organización, ya que varias proyecciones cónicas surgen de un abultamiento del epitelio.

Cabe pensar que la gran similitud estructural de los epitelios de Taeniolopoda y Schistocerca sea una justificación mas de que hayan agrupado a ambos géneros en la familia Locustidae.

Idiarthron y Stilpnochlora, (Superfamilia Tettigoniodea, familia Tettigoniodea), poseen una sub-unidad epitelial que en líneas generales consta de una base convexa, en cuyo extremo distal sobresale una proyección cónica. La estructura en Stilpnochlora es algo abultada y su proyección es de

igual longitud a lo largo de todo el estomodeo. La subunidad en Idiarthron es más plana y la proyección cónica puede o no estar presente, a la vez que el largo promedio de la misma varía.

Las observaciones hechas en *Gryllus*, (Superfamilia Grylloidea, familia Gryllidae), muestran una subunidad en forma de placa con proyecciones filiformes de diverso tamaño en el borde libre de la estructura.

A pesar de la diversidad de formas de las estructuras epiteliales de la faringe y esófago encontradas para el Suborden Ensífera, puede establecerse una relación entre las manifestaciones de Idiarthron y Gryllus, ya que ambos géneros poseen láminas individuales aunque el primero lleva una sola proyección y el segundo varias. Lo anterior contribuye a justificar la relación taxonómica existente entre la superfamilia Tettigonioidea y Grylloidea.

#### 1.2 Buche

El buche en el Orden Saltatoria es un ventrículo de gran tamaño, (Gupta, 1979), formado por una zona dorsal muy

dilatada y una ventral plana. La disposición transversal y longitudinal de los pliegues epiteliales hace que pueda distender sus paredes como un fuelle. Dufour (1841), Hafez e Ibrahim (1959), Blackith y Blackith (1966) y Droste y Zebe (1974) señalaron que es una zona especializada para el almacenamiento del material ingerido.

Se propone que las placas de las paredes laterales del buche ayudadas por los movimientos musculares del sistema digestivo, podrían contribuir a subir el alimento hacia las partes superiores del ventrículo, donde se retendría entre los pliegues superficiales.

Durante el período de estacionamiento de las partículas alimenticias en el buche, actúan carbohidratos, (Nenyukov y Parfent'ev, 1929; Swingle, 1931; Schlottke, 1937; Brown, 1937 b, c; Chauvin, 1946; Robinson *et al.*, 1953; Robinson, 1956; Payne, 1961; Evans y Payne, 1964; Rao, 1971; Droste y Zebe, 1974; Payne y Davinson, 1974; Morgan, 1975 a, b, c, d; Verma y Prasad, 1977; Morgan, 1976; Strebler, 1977, 1978), proteinasas e invertasas específicas, (Powning *et al.*, 1951; Khan, 1963 a, b, 1964; Rao, 1971, Verma y Prasad, 1977; Strebler, 1978). Se sugiere que la forma del buche garantiza que los líquidos extraídos duran

te la digestión y manipuleo del material vegetal, se deslizan por las paredes del ducto cayendo en la base del mismo. Al ser un ventrículo dorsal tiene la capacidad de vaciarse fácilmente, por causa de la gravedad. Los movimientos peristálticos podrían mover las placas epiteliales, lo que empujaría las partículas hacia la zona ventral. Las observaciones obtenidas muestran que la base del buche está formada por millones de placas que contribuyen al transporte del material hacia la zona posterior del tracto, ya que sus irregularidades ultraestructurales se orientan en este sentido. Una disposición similar de las placas se señala a nivel de faringe y esófago formando en conjunto una área especializada para la movilización del alimento.

Roonwal (1953), Dadd (1963), Schuster (1974) y Mitchell (1975), afirman que los Saltatoria ingieren grandes volúmenes en tiempos muy cortos. De acuerdo con Uvarov (1966), Beirne (1972), Mitchell (1975) y Saenger (1978) consideramos que, además de ser estos animales muy activos, la presencia de un buche como zona altamente especializada de almacenamiento y digestión es uno de los factores fundamentales que los capacita en la utilización eficiente de los recursos disponibles.

Uvarov (1966) señala que el desarrollo de un buche es constante en el Orden Saltatoria. Las observaciones realizadas muestran que en la disposición de los pliegues epiteliales del ventrículo en todos los géneros estudiados, existe un patrón ultraestructural común para el Suborden Ensífera y Caelífera. Ambos presentan la distribución de un tipo de placa semejante a las esofágicas.

### 1.3 Válvulas cardíacas

Blackith y Blackith (1966) y Uvarov (1966) refiriéndose al Suborden Caelífera afirmaron que en la zona posterior del proventrículo se elevan seis válvulas que denominaron "válvulas cardíacas", separando la molleja del estómago.

No encontramos evidencia de un proventrículo definido en los géneros estudiados, (Taenioopoda y Schistocerca) del Suborden Caelífera por lo que se estima que la cámara cardíaca se localiza entre la parte posterior del buche y el estómago.

En el Suborden Ensífera donde existe un proventrículo muy desarrollado, no se observaron estructuras valvulares

de tipo cardíaco entre el estomodeo y el mesenterón.

Debido a falta de estudio referente al estomodeo de los Caelífera, se carece de información literaria que explique esta gran diferencia estructural entre tractos digestivos de los Subordenes de los Saltatoria.

Las piezas cardíacas se presentan traslapadas, oponiéndose al paso del alimento. Se sugiere que un aumento en la frecuencia e intensidad de las ondas peristálticas del buche, (para el avance del alimento), podría ser el estímulo que inhibía la contracción de los músculos que mantiene cerrada la válvula cardíaca. Esto haría que las placas se separan y permitan el paso de cierta cantidad de alimento a la cámara cardíaca. Al establecerse nuevamente la contracción muscular, la válvula se cerraría, interrumpiéndose la comunicación con las zonas posteriores del estomodeo.

La presencia de material en el lumen del cardias, tenderá a dilatar este ventrículo, efecto que podría desencadenar una secuencia de fuertes contracciones musculares que pondrían en íntimo contacto las caras de las placas, teniéndose un verdadero molino triturador de alimento.

La presencia o ausencia de las válvulas "cardíacas",

en los Subórdenes del Orden Saltatoria, demuestra que cada uno siguió un camino propio para satisfacer las necesidades de un ventrículo triturador y valvular. La línea evolutiva de los Caelífera parece ser la más sencilla; ésta culminó con un conjunto de estructuras iguales y de gran tamaño, formando un anillo. Los Ensífera, por su parte, desarrollaron una cámara proventricular compleja, constituida por pequeños cuerpos moledores de formas muy variadas.

Se señala que las piezas cardíacas tienen una longitud equivalente a la de la zona ancha del proventrículo. Lo anterior podría atribuirse a que la organización estructural del cardias es altamente eficiente a pesar de su relativa sencillez. Es obvio que la cámara cardíaca ha logrado en un área menor los mismos fines funcionales cumplidos por el complicadísimo proventrículo.

1.4 Proventrículo

Es la zona del sistema digestivo de máxima complejidad y variedad ultraestructural. Jannone (1939), Judd (1948), Bryantseva (1951, 1953), Albrecht (1956), Blackith y Blackith (1966), indicaron que es un ventrículo propio de los saltamontes del Suborden Ensífera.

Los tipos de piezas que se observan en la superficie interna del proventrículo son únicos para cada género estudiado, (Idiarthron, Stilpnochlora y Gryllus).

A pesar de la heterogeneidad de formas, los arreglos de los cuerpos muestran características comunes que sugieren el cumplimiento de funciones similares.

No se ha estudiado con anterioridad ningún aspecto de

la zona angosta del proventrículo de los saltamontes. Las observaciones demuestran que la parte anterior del proventrículo posee seis filas de estructuras grandes y cóncavas, fijadas al epitelio únicamente por sus bases. El patrón ultraestructural de estos cuerpos es constante en Idiarthron, Stilpnochlora y Gryllus, a pesar de las leves diferencias propias de cada género.

Se sugiere que el diámetro relativamente pequeño de la zona anterior del proventrículo, en relación con la longitud y disposición de sus piezas, favorece la función valvular y la capacidad de empuje del alimento hacia atrás, funciones que se atribuyen a estos cuerpos. Debido a que las bases de las estructuras están bordeadas por un epitelio plegado, se piensa que las contracciones de las capas musculares de la zona, causan fácilmente el desplazamiento de las grandes piezas de su posición de reposo; esto aumentaría la eficiencia mecánica proventricular.

Otra característica de la zona angosta es la presencia de numerosas cordas. Se propone que estos filamentos cumplen la función de un fino tamiz, localizado entre las estructuras mayores.

Judd (1948), Bryantseva (1951, 1953), Uvarov (1966), Wille y Fuentes (1970) y Gupta (1979) indican que el proven trículo de los saltamontes se caracteriza por poseer una fuerte armadura de placas esclerotizadas.

Los resultados demuestran que en la zona dilatada del proventrículo, las cimas y las paredes de los pliegues epiteliales se encuentran cubiertos por filas longitudinales de estructuras de formas muy variadas. Generalmente las estructuras de una misma fila son iguales o muestran poca modificación. Las de las líneas adyacentes son totalmente diferentes. En los valles de los pliegues existe un gran número de placas, con sus extremos libres dirigidos hacia el estómago. Cabe recordar que este mismo tipo de organización se observó a nivel de faringe, esófago y buche. Existe una continuidad estructural a lo largo de todo el estomago, formando una verdadera cinta de transporte del material alimenticio hacia el estómago.

El presente estudio demuestra que la ultraestructura de las piezas de la zona dilatada del proventrículo es propia de cada género, lo que concuerda con lo expresado por Judd (1948), y Bryantseva (1951, 1953), al afirmar estos investigadores que la armadura del proventrículo es varia-

bile, aunque no indican a que nivel taxonómico se hacen patentes estas diferencias. Creo necesaria la caracterización de esta zona en los individuos de un mismo género, ya que sospecho que puedan ocurrir diferencias a niveles taxonómicos más bajos.

Bords (1898) señaló que la función del proventrículo es la de moler el alimento ingerido por el animal. El hecho de que las diferentes unidades del proventrículo presenten una morfología muy diferente y el que estén dispuestas en forma tal que al contraerse el tracto calcen en invaginaciones de otras, explica que en esta zona se mezclen, muelan y homogenicen los alimentos, favoreciendo los procesos digestivos.

Se notó que las primeras estructuras de cada fila, son algo diferentes a las posteriores, al ser de dimensiones menores y de líneas más sencillas; este hecho es más evidente en unos casos que en otros. En el proventrículo de Gryllus las primeras piezas muestran las "yemas" de las proyecciones de las placas posteriores. Lo anterior sugiere un proceso paulatino de maduración, donde las piezas más jóvenes se localizan en la parte anterior de la zona ancha del proventrículo y las más viejas en el extremo opuesto.

El macerar un alimento diferente al habitual, que podría ser más duro, con una mayor concentración de sílice, con más asperezas, etc., aumentaría la probabilidad de dañar las piezas moledoras. La posibilidad de que ocurra renovación de las estructuras de la zona, sería uno de los factores fundamentales que contribuirían a que los saltamontes, como lo indicaron Gangwere (1958), Dadd (1963), Beirne (1972) y Mitchell (1975) sean potencialmente polifagos, característica que se manifiesta en ausencia de las plantas utilizadas habitualmente como alimento.

Varios autores señalan que las mayores concentraciones y actividad de las carbohidratos se registran en la zona proventricular de los saltamontes, (Nenyukov y Parfent'ev, 1929; Swingle, 1931; Schlottke, 1937; Brown, 1937 b; Chauvin, 1946; Robinson *et al.*, 1953; Robinson, 1956; Payne, 1961; Evans y Payne, 1964; Rao, 1971; Droste y Zebe, 1974; Payne y Davinson, 1974; Morgan, 1975 a, b, c, d; Verma y Prasad, 1977; Morgan, 1976; Strebler, 1977, 1978). No se realizó en la presente investigación la identificación enzimática en los tractos digestivos de los géneros considerados. Se señala la necesidad de un estudio complementario de identificación y localización enzimáticas, ya que la lite-

ratura indica diferencias entre los distintos saltamontes, (Uvarov, 1966).

Se comprobó la existencia de hendiduras definidas y abiertas en los epitelios proventriculares. Estos sitios son posibles zonas de descarga de productos glandulares de tipo enzimático o mucoso. El tamaño relativamente grande de estos huecos en relación a las dimensiones del tracto digestivo, parece indicar que son parte de estructuras altamente especializadas, lo que hace necesaria una regulación muy sensible y oportuna de la apertura de dichos boquetes, para evitar que en ellos caigan partículas alimenticias. La respuesta verdadera acerca de la función de las hendiduras proventriculares deberá buscarse por medio de la microscopía de luz y electrónica de transmisión. La aplicación de estos métodos revelará la relación existente entre los boquetes epiteliales y los tejidos subyacentes, así como la caracterización celular de la zona.

En la parte ancha del proventrículo hay densas agrupaciones de estructuras filamentosas. Estas y el gran número de piezas de dimensiones muy pequeñas localizadas en los vales de los pliegues, podrían ser las superficies aptas para la retención momentánea de las partículas alimenticias

que provienen de la maceración proventricular. Durante dicho período se prolongaría el contacto del material ingerido con las carbohidratos y con las proteinasas e invertasas, estas últimas secretadas a nivel esofágico, (Powning *et al.*, 1951).

La presencia de un gran número de cuerpos paliformes y la vasta inervación sensorial de la zona, (Louveaux, 1975), hace sospechar que se trate de hilos sensoriales. Esto facilitaría al proventrículo en el análisis del material en paso, en cuanto a sus características físicas y químicas, lo que facilitaría grandemente el manejo del alimento.

La estructura fina de la faringe, esófago, buche, proventrículo y válvulas cardíacas difiere en cada uno de los géneros estudiados. La diversa organización ultraestructural del epitelio digestivo de estomodeo, se interpreta como grados diferentes de especialización que permiten la gran variabilidad existente en la dieta de los saltamontes, (Gangwere, 1958; Lieberman, 1968; Ghaffar y Spencer, 1971; Beirne, 1972; Schuster, 1974; Saenger, 1978), que a pesar de ser potencialmente polifagos, (Jannone, 1939; Roonwal, 1953; Dadd, 1963; Ghaffar y Spencer, 1971, Schuster, 1974), manifiestan siempre una marcada preferencia hacia tipos muy específicos de plantas (Roonwal, 1953; Williams, 1954; Iqbal y Aziz, 1974; Mitchell, 1975).

La gran especialidad en la escogencia de nutrientes se relaciona con el paulatino desarrollo de cuerpos epiteliales más eficientes para el manejo del alimento, ya que dependiendo del tipo de material ingerido, una misma unidad de volumen de éste, diferirá en cuanto a forma, peso, contenido de agua, nutrientes, etc. La diferenciación ultraestructural observada favorece una utilización más específica de los recursos alimenticios, evitando en lo posible la competencia entre los diversos géneros de saltamontes. El he-

cho de que cada género presenta una ultraestructura estomodeal, sugiere aprovechar esta característica para tener un criterio más amplio en la clasificación de los saltamontes.

Debido a que las estructuras del estomodeo son las más expuestas a las influencias ambientales, se hace necesario conocer el grado de variabilidad potencial de estos cuerpos.

Cabe señalar que existe muy poca información relacionada con la genética y la ecología de las poblaciones de los Saltatoria en Costa Rica, lo cual sería muy importante para establecer el rango de confiabilidad de las características señaladas como las de cada género.

## 2. MESENTERON

### 2.1 Estomágo y ciegos gástricos

Cada Suborden estudiado muestra un arreglo propio de los epitelios del estómago y de los ciegos gástricos. El patrón más simple es el del Suborden Caelifera, (Taeniopoda y Schistocerca), al pelgarse sus epitelios directamente en

vellosidades. Dichas vellosidades están formadas por células, cuya cara libre presenta las microvellosidades, dato que concuerda con lo expresado por Woodruff (1933), Newell y Baxter (1936), Khan (1961) y Baccetti (1961). En el Suborden Ensífera, (Idiarthron, Stilpnochlora y Gryllus), el epitelio se organiza en vellosidades mayores que se agrupan en haces. El extremo libre de cada vellosidad desarrolla otras menores, las que están formadas por células de borde en capillo. En ambos grupos el aspecto superficial del mesenterón es muy homogéneo, al estar constituido por miles de vellosidades.

Los dos tipos de organización ultraestructural se consideran resultado de líneas diferentes de evolución que lograron exitosamente satisfacer las necesidades funcionales de la zona.

La literatura señala que en los saltamontes los principales procesos digestivos ocurren en el mesenterón. Carbohidratos (Nenyukov y Parfent'ev, 1929; Swingle, 1931; Schlottke, 1937; Brown, 1937 b; Chauvin, 1946; Robinson et al., 1953; Robinson, 1956; Payne, 1961; Evans y Payne, 1964; Rao, 1971; Droste y Zebe, 1974; Payne y Davinson, 1974; Morgan, 1975 a, b, c, d; Verma y Prasad, 1977; Morgan, 1975;

Strebler, 1977, 1978), proteinasas invertasas, (Powning *et al.*, 1951; Khan, 1963 a, b, 1964; Rao, 1971; Verma y Prasad, 1977; Strebler, 1978), lipasas, (Weintraub y Tietz, 1973; Verma y Prasad, 1977; Payne, 1978), fosfatasas, (Drilhon y Busnel, 1945 a, b; Day, 1949; Naqvi, 1967; Sharan y Sinka, 1975; Payne, 1978), y peptidasas, (Chauvin, 1946; Khan, 1962; Rao, 1971; Verma y Prasad, 1977), son segregadas por las células epiteliales del estómago y de los ciegos gástricos.

Se verificó la presencia de un gran número de poros que se abren a la luz del mesenterón. De acuerdo con Beams y Anderson (1957), Baccetti (1961), Henrich y Zebe (1973) y Aubry (1975) sugerimos que se trata de las salidas glandulares por donde se excretan las enzimas digestivas y los moco protectores. Es necesario un estudio posterior con microscopía electrónica de transmisión de los tejidos del estómago y de los ciegos gástricos para especificar la función de los poros observados.

Se aporta evidencia fotográfica que apoya la idea expresada por Barrige (1970), Guyton (1971) y Rhodin (1974), según los cuales las vellosidades y microvellosidades sirven de sustrato para que las partículas de alimento se de-

tengan sobre sus superficies y allí entren en contacto con las diversas enzimas digestivas.

La ultraestructura observada a nivel del mesenterón se relaciona directamente con la gran capacidad de absorción de nutrientes señalada para esta zona, (Treherne, 1958; Evans y Payne, 1964; Droste y Zebe, 1974 y Tiwari *et al.*, 1975). El plegamiento extremo de los epitelios en vellosidades y microvellosidades logra multiplicar el área de tejido para una misma unidad de superficie. Se sospecha que el Suborden Ensífera, debido a su tipo de organización epitelial, sea el que desarrolla un mayor efecto de área en el mesenterón.

La membrana basal de los epitelios estomacales y de los ciegos gástricos muestra gran especialización.

La delgada membrana se presenta como una capa gruesa al estar fuertemente plegada. Ella forma compartimientos profundos en los que se insertan los haces epiteliales. Esta disposición estructural hace que la membrana basal sea el elemento fundamental de sostén del complejo epitelio del mesenterón, zona que como lo indica Anderson y Cochrane (1977, 1978), carece de capas consistentes de tejido conec-

tivo y muscular. La superficie interna de los compartimientos basales está marcada por los detalles topográficos ultraestructurales del epitelio que sostiene. Esta observación indica que entre ambos tejidos se establece un contacto íntimo, favoreciendo la absorción de nutrientes a través de las paredes del mesenterón, (Henrich y Zebe, 1973).

Se sugiere una tercera función de la membrana basal, ésta al penetrar profundamente entre los pliegues epiteliales, posee una ultraestructura óptima para amplificar y transmitir hacia los epitelios internos el movimiento de las contracciones de la delgadísima capa muscular del mesenterón, para la mezcla y movilización del bolo alimenticio.

Los saltamontes solucionaron así la deficiencia funcional que implicaba una pared muscular delgada, característica que respondía a la necesidad de evitar una barrera al paso de alimento hacia la hemolinfa. Logran así un sistema con gran movilidad y óptimo para la absorción de alimento.

### 3. Proctodeo

Se reconocieron las divisiones intestinales descritas por Bordas (1898) al referirse al Orden Saltatoria: íleum, colon y saco rectal.

Se comprobó que la morfología general de la tres zonas es la misma en todos los géneros estudiados. Se concluye que los Saltatoria poseen una organización ultraestructural proctodeal común. Independientemente del tipo de material ingerido, éste llega al proctodeo completamente modificado, (homogeneizado), por la acción mecánica y enzimática sufrida en las zonas anteriores del sistema digestivo. La uniformidad ultraestructural observada en el intestino tiene que estar íntimamente relacionada con lo homogéneo del material que llega a estas zonas.

#### 3.1 Ileum

Klein y Applebaum (1975) reportaron que a nivel de íleum y colon sobresalían de la superficie epitelial numerosas proyecciones cónicas. Con base a mis observaciones afirmo que los cuerpos cónicos existen en el íleum mientras

que el colon carece de ellos.

Cuénot (1895), Bordas (1898), Jannone (1909), Hodge (1940), Albrech (1956) e Ibrahim (1963), utilizando microscopía de luz y Klein y Applebaum (1975) mediante microscopía electrónica de transmisión determinaron que el epitelio intestinal está protegido por una capa de cutícula. En base a la observación anterior supongo que los conos epiteliales muestran cierta rigidez estructural que los hace más sensibles a los movimientos de las capas musculares subyacentes, que si se presentasen desnudos. Al ocurrir las contracciones musculares las estructuras se moverán fácilmente de su posición de reposo. Este movimiento podría rotar las partículas de material, favoreciendo un contacto más íntimo con las enzimas localizadas en el ileum, como las lipasas (Weintraub y Tietz, 1973; Verma y Prasad, 1977; Payne, 1978) y las peptidasas (Rao, 1971; Verma y Prasad, 1977), lográndose una digestión eficiente.

Se sugiere que la presencia de las proyecciones cónicas en el ileum proporciona una mayor superficie para la absorción, hecho importante, ya que en esta zona ocurre el paso principal de lípidos hacia la hemolinfa (Weintraub y Tietz, 1973, 1978), y en cantidades menores de aminoácidos

(Tiwari *et al.*, 1975), y azúcares (Treherne, 1958 y Droste y Zebe, 1974).

Estoy de acuerdo con lo dicho por Klein y Applebaum (1975) al considerar las proyecciones cónicas, estructuras capaces de impulsar las heces hacia el saco rectal.

Se concluye que el íleum de los saltamontes es una zona en donde ocurren los últimos procesos de digestión y absorción de nutrientes y el tránsito de paquetes relativamente grandes de material fecal hacia el colon.

### 3.2 Colon

Uvarov (1966) describió la superficie epitelial del colon en el Orden Saltatoria como una zona de pliegues en forma de "S". No hay estudios ultraestructurales referentes al colon de los saltamontes. Se sugiere que esta zona intestinal es una área de paso de las heces hacia el saco rectal. Goodhue (1962) demostró que el colon se caracteriza por su gran movilidad y que esta energía es utilizada a nivel del codo para subdividir el material fecal.

Se señala la necesidad de un estudio mediante microscopio

pía electrónica de transmisión de los tejidos del colon en busca de conocer la constitución celular y la funcionalidad de esta zona.

### 3.3 Saco rectal

El saco rectal de los saltamontes se reconoce externamente por ser una ancha dilatación distal, (Gupta, 1979), sobre la que sobresalen tres fuertes masas musculares longitudinales, (Uvarov, 1966).

Debido a su gran tamaño y fácil manejo para el investigador, esta zona ha sido utilizada como material de estudio en la búsqueda de modelos de bombeo de agua contra gradientes de concentración osmótica, (Phillips, 1964 a, b; Stobart, 1968; Peacock, 1977; Goh y Phillips, 1978; Herrera *et al*, 1978; Williams *et al*, 1978).

La forma en bolsa del recto favorece la retención de grandes volúmenes de material fecal, jugos digestivos y líquidos provenientes de los tubos de Malpighi. Esta capacidad de almacenamiento rectal favorece el contacto de las he

ces con las paredes epiteliales durante un tiempo relativamente largo, período aprovechado para la absorción de agua, electrolitos y de aminoácidos (Balshin y Phillips, 1971 y Tiwari et al., 1975).

Klein y Applebaum (1975) indicaron que la superficie rectal en los saltamontes es porosa y fuertemente cuticular. Se demostró que el epitelio es liso, con depresiones que le infieren un aspecto cuadriculado.

La presencia de numerosas depresiones en el epitelio rectal indica una gran especialización de este tejido.

Se sugiere que la evacuación en los saltamontes no es total, ya que las pequeñas cavidades pueden servir como cisternas de retención por adsorción de gotas de líquido. Esta reserva puede ser utilizada por el animal para regular constantemente la composición y concentraciones óptimas de los líquidos del organismo. Esto da al saltamontes cierta independencia del medio ambiente, siendo una de las características ultraestructurales propias del Orden que favorecería un comportamiento activo y hábitos migratorios.

VI BIBLIOGRAFIA

- Albrecht, F.  
 1956 The anatomy of the red locust, Nomadacris septemfasciata. Serv. Anti-Locust Bull. Biol., 93 : 414-416.
- Anderson, M., & D. G. Cochrane  
 1977 Studies on the midgut of the desert locust Schistocerca gregaria. I. Morphology and electrophysiology of the muscle coat. Physiol. Entomol., 2(4) : 247-253.
- Anderson, M., & D. G. Cochrane  
 1978 Studies on the mid-gut of the desert locust, Schistocerca gregaria. II. Ultrastructure of the muscle coat and its innervation. J. Morphol., 156(2) : 257-261.
- Aubry, R.  
 1975 Sur l' existence d'un type cellulaire mal connu d'allure endocrine, dans le mesenteron de Langosta migratoria. C. R. Acad. Sci., Paris, 281(1) : 1405-1407.
- Aubry, R.  
 1979 Incidence du jeune et de la presence de microorganismes dans le tube digestif sur l' activite osidasique digestive de Schistocerca gregaria. F. Acridia, 8(1) : 35-46.
- Baccetti, B.  
 1960 Ricerche sull' ultrastruttura dell' intestino degli insetti. I. L'ileo di un ortottero adulto. Redia, 45 : 263-278
- Baccetti, B.  
 1961 Ricerche sull' ultrastruttura dell' intestino degli insetti. II. La cellula epiteliale del mesentero di un ortottero, un coleottero e un dittero adulti. Redia, 46 : 157-165.

- Baccetti, B.  
 1962 Ricerche sull'ultrastruttura dell'intestino degli insetti. IV. Le papille rettali di un ortottero. *Redia*, 47 : 15-38.
- Baines, D. M.  
 1978 Observation on the peritrophic membrane of Locusta migratoria migratorioides (Raud) nymphs. *Acridia*, 7(1) : 11-21.
- Balshin, H. W., & J. E. Phillips  
 1971 Active absorption of amino acids in the rectum of the desert locust Schistocerca gregaria. *Nature*, 233 : 53-55.
- Beams, H. W., & E. Anderson  
 1957 Light and electron microscope studies on the striated border of the intestinal epithelial cells of insects. *J. Morph.*, 100 : 601-619.
- Beirne, B. P.  
 1972 Pest insect of annual crop plants in Canada. V. Orthoptera. *Mem. Entomol. Soc. Can.*, 85 : 38-57.
- Berretta, L.  
 1935 Genesi della membrana peritrofica nell'intestino degli Ortotteri. *Boll. Ist. Zool. Palermo*, 2 : 117-132.
- Berreta, L.  
 1937 La membrana peritrofica negli Ortotteri osservata in toto e origine di questa membrana. *Boll. Soc. Sci. Nat. Econ. Palermo*, 19 : 20-25.
- Berrige, M. J.  
 1970 An ultrastructural analysis of intestinal absorption; pp. 135-151. In: *Insect Ultrastructure*, Ed. by A. C. Neville. Symp. Roy. Entomol. Soc. London, 5 Oxford Edinburg: Blackwell Sci. Publ.

- Blackith, R. E. & R. Blackith  
 1966 The anatomy and physiology of the morabine grasshoppers. I. Digestive and reproductive system. Australian J., 1(2) : 141-151.
- Bords, L.  
 1898 L'appareil digestif des Orthoptères. Etudes morphologiques, histologiques et physiologiques de cet organe et son importance pour la classification des Orthoptères. Ann. Sci. Nat. Zool., 8(5) : 1-208.
- Brown, I. D.  
 1968 Electron cytochemical studies on autophagy in the gut epithelial cells of the locust, Schistocerca gregaria. Histochem. J., 1(2) : 141-151.
- Brown, A. W. A.  
 1937a A note on the chitinous nature of the peritrophic membrane of Melanoplus bivittatus. Say. J. Exp. Biol., 14 : 252-253.
- Brown, A. W. A.  
 1937b A note on the utilisation of polysaccharides by a grasshopper. Bull. Ent. Res., 28 : 333-336.
- Brown, A. W. A.  
 1937c Studies on the excreta of a grasshopper Melanoplus bivittatus. Say. J. Exp. Biol., 14 : 87-94.
- Bryantseva, I. B.  
 1951 Peculiarities of structure of the foregut in Acridoidea. Sborn. Inst. Prikl. Zool. Phytopat., 1 : 23-31.
- Bryantseva, I. B.  
 1953 Peculiarities in the structure of the foregut in acridids of the subfamily Egnatiinae (Orthoptera, Acrididae). Rev. Ent. U.R.S.S., 33 : 194-197.

- Clarke, L. G., H. R. Temple, & J. F. V. Vincent  
 1977 The effects of a chitin inhibitor Dinilin on the production of peritrophic membrane in the locust Locusta migratoria (Orthoptera, Acrididae). *J. Insect Physiol.*, 23(2) : 241-246.
- Cook, A. G.  
 1979 The ultrastructure of some sensilla on the clypeo and labrum of Locusta migratoria L. (Orthoptera). *Acridia*, 8(1) : 47-62.
- Cuénnot, L.  
 1895 Études physiologiques sur les Orthoptères. *Arch. Biol.*, 14 : 293-341.
- Chauvin, R.  
 1941 Contribution à l'étude physiologique du criquet pèlerin et du déterminisme des phénomènes grégaires. *Ann. Soc. Ent. Fr.*, 110 : 133-272.
- Chauvin, R.  
 1946 Notes sur la physiologie comparée des Orthoptères. IV Le coefficient d'utilisation digestive, le rythme d'excrétoire et le transit intestinal. *Bull. Soc. Ent. Fr.*, 50 : 24-29.
- Dadd, R. H.  
 1963 Feeding behaviour and nutrition in grasshoppers and locust. *Advan. Insect. Physiol.*, 1 : 47-109.
- Day, M. F.  
 1949 The distribution of alkaline phosphatase in insects. *Aust. J. Sci. Res. B.*, 2 : 31-41.
- De Saussure, H., & L. Zehntner  
 1893-1899 *Biologia Centrali Americana. Insecta. Orthoptera*, I. 422p.

- Drilhon, A., & R. G. Busnel  
 1945a Recherches sur le phosphatase d'insects. Bull.  
 Soc. Chim. Biol., Paris, 27 : 415-418.
- Drilhon, A., & R. G. Busnel  
 1945b Recherches sur les phosphatase d'insects et en  
 particulier des tubes de Malpighi et du tube  
 digestif. Bull Soc. Zool. Fr., 70 : 40-47.
- Droste, H. J., & E. Zebe  
 1974 Resorption und stoffwechsel von glucose im  
 darmtrakt der wanderheuschrecke, Locusta  
migratoria. J. Insect Physiol., 20(12) :  
 2385-2394.
- Dufour, L.  
 1841 Recherches anatomiques et physiologiques sur les  
 Orthoptères les Hymenoptères et les Neuroptères.  
 Mém. Acad. Sci. Paris, 7 : 265-647.
- Evans, W. A. L., & D. W. Payne  
 1964 Carbohydrases of the alimentary tract of the  
 desert locust, Schistocerca gregaria. J. Insect.  
 Physiol., 10(5) : 657-674.
- Gangwere, S. K.  
 1958 Feeding mechanism, feeding habits and food  
 selection in Orthoptera. Dissertation Abst.,  
 18(4) : 1540-1541.
- Gangwere, S. K.  
 1960 The use of the mouth parts of Orthoptera during  
 feeding. Ent. News., 71 : 193-206.
- Ghaffar, F. A., & S. R. Spencer  
 1971 Zonocerus variegatus L. (Orth., Acrididae)  
 feeding on water hyaanth. Entomol. Mon. Mag.,  
 107 (1280-1282) : 37.

- Goetz, W.  
 1970 Zur Groessenvariation un formenkreis Decticus verrucivorus (Orthoptera, Saltatoria, Tettigoniidae). Zool. Abh. (Dresden), 31 : 139-191.
- Goh, S., & Phillips, J. E.  
 1978 Dependence of prolonges water absorption by in vitro locust rectum on ion transport. J. Exp. Biol., 72 : 25-41.
- Goodwe, D.  
 1962 The effects of stomach poisons on the Desert Locust. Ph. D. thesis, London.
- Gupta, A. P.  
 1979 Arthropod Phylogeny. Van Nostrand Reinhold Company, New York. 762p.
- Guyton, A.  
 1971 Tratado de Fisiología Médica. México. Interamericana. 1084p.
- Hafez, M. & M. M. Ibrahim  
 1959 Histology of the alimentary canal of Acridia pellucida K. (Orthoptera, Acrididae). Bull. Soc. Ent. Egypte, 43 : 115-131.
- Henrich, D., & E. Zebe  
 1973 On the fine structure of the midgut cells of Locusta migratoria in different stages of digestion. (Orthoptera, Acrididae). Cytobiologie, 7(3) : 315-326.
- Herrera, L., N. López, E. Santiago, F. Ponz, & R. Jordana  
 1978 Effect of bicarbonate on chloride-dependent transmural potential and ATPase activity in the rectal wall of Schistocerca gregaria. Rev. Esp. Fisiol., 34(2) : 219-224.

- Hodge, C.  
1935 The anatomy and histology of the alimentary tract  
of the grasshopper, Melanoplus differentialis.  
Thomas. J. Morph., 59 : 423-434.
- Hodge, C.  
1939 The anatomy and histology of the alimentary tract  
of Locusta migratoria L. (Orthoptera Acrididae).  
J. Morph., 64 : 375-400.
- Hodge, C.  
1940 The anatomy and histology of the alimentary tract  
of Radenotatum carinatum var. peninsulare Rehn  
and Hebard (Orthoptera, Acrididae). J. Morph.,  
66 : 581-604.
- Ibrahim, M. M.  
1963 Anatomical and histological studies on the  
digestive tract of Chrotogonus lugubris  
(Orthoptera, Acrididae). Bull. Soc. Ent.  
Egypte, 46 : 419-427.
- Iqbal, M., & S. A. Aziz  
1974 Life-history of Spathosternum prasiniferum,  
Walker (Orthoptera). Indian J. Zool.  
2(1) : 37-43.
- Jannone, G.  
1939 Studio morfológico, anatómico e istológico del  
Dociostaurus maroccanus (Thunb.) nelle sue fasi  
transiens congregans, gregaria e solitaria.  
Boll. Lab. Ent. agr. Portici, 4 : 1-443.
- Judd, W. W.  
1948 A comparative study of the proventriculus of  
orthopteroid insects with reference to its use in  
taxonomy. Canad. J. Res., 26 : 93-161.
- Karandinkar, K. R.  
1939 External structures of the desert locust  
(Schistocerca gregaria, Forsk.). J. Univ. Bombay,  
13(5) : 56.

- Khan, M. A.
- 1961 Studies on the secretion of some digestive enzymes in certain insects with special reference to feeding. Ph. D. thesis, London.
- Khan, M. A.
- 1962 The distribution of dipeptidases activity in the digestive system of Locusta migratoria L. and Dysdercus fasciatus. Dallus. Comp. Biochem. Physiol., 6 : 169-170.
- Khan, M. A.
- 1963a The distribution of proteinase, invertase and amylase activity in various parts of alimentary canal of Locusta migratoria L. Indian J. Entomol., 25 : 200-203.
- Khan, M. A.
- 1963b The secretory cycle of invertase in the midgut and caeca tissue of Locusta migratoria L. in relation to molting. Current Sci. (India), 32(4) : 169.
- Klein, K., & S. W. Applebaum
- 1975 The surface morphology of locust hindgut cuticle (Orthoptera). J. Entomol. A., 50(1) : 31-36.
- Lieberman, J.
- 1968 Sobre algunas colecciones de tucuras de la provincia de Córdoba, Argentina (Orthoptera, Acrididae). India, 251 : 44-48.
- Louveaux, A.
- 1975 Etude de l' innervation sensorielle de l' hypopharynx de larves de Locusta migratoria R. et F. (Orthoptere, Acrididae). Insects Sociaux, 22(1) : 3-12.
- McBee, R. H.
- 1977 Fermentation in the hindgut. In : Microbial ecology of the gut. Clarke R. T. J. Academic Press. Inc. London. 185-225p.

- Mercer, E. H., & M. F. Day  
 1952 The fine structure of the peritrophic membranes  
 of certain insects. Biol. Bull., Woods Hole,  
 103 : 384-394.
- Misra, S. D.  
 1946 Studies on the somatic musculature of the desert  
 locust, Schistocerca gregaria (Forskal). I The  
 head. Indian J. Entom., 7 : 103-138.
- Mitchell, J. E.  
 1975 Variation in food preference of three grasshopper  
 species (A crididae : Orthoptera) as function of  
 food availability. Am. Midl. Nat.,  
 94(2) : 267-283.
- Morgan, M. R. J.  
 1975a A qualitative survey of the carbohydrases of the  
 alimentary tract of the migratory locust, Langosta  
migratoria (Orthoptera, Acrididae). J. Insect  
 Physiol., 21(5) : 1045-1053.
- Morgan, M. R. J.  
 1975b Initial characterisation of the gut cellobiase of  
 the african migratory locust, Locusta migratoria.  
 Insect Biochem., 5(3) : 251-264.
- Morgan, M. R. J.  
 1975c Initial characterisation of the gut lactase of the  
 African migratory locust, Locusta migratoria  
migratorioides, (Orthoptera, Acrididae). Insect  
 Biochem., 5(4) : 479-487.
- Morgan, M. R. J.  
 1975d Relationship between gut cellobiase, lactase, aryl  
 B-glucosidase, and aryl B-galactosidase activities  
 of Locusta migratoria (Orthoptera, Acrididae).  
 Insect Biochem., 5(5) : 609-617.
- Morgan, M. R. J.  
 1976 Gut carbohydrases in locust and grasshopper,  
 (Orthoptera). Acridia, 5(1) : 45-58.

- Naqvi, S. N. H.  
 1967 Quantitative determination of acid and alkaline phosphatase in different parts of the alimentary canal of desert locust Schistocerca gregaria.  
Pak. J. Sci. Ind. Res., 10(3) : 204-207.
- Neirot, C., & C. Neirot  
 1971 Ultrastructure du proctodeum chez le Thysanoure Lepismodes inquillinus Newman (Thermobia domestica Packard). I. La région antérieure (Iléon et rectum). Ultrastructure Research, 37 : 119-137.
- Nenyukov, D. V., & I. A. Parfent'ev  
 1929 Digestive process and structure of intestine in the Migratory Locust. Pl. Prot. Leningr., 6 : 21-37.
- Newell, G. E., & E. W. Baxter  
 1936 In the nature of the free cell-border of certain mid-gut epithelia. Quart. J. Micr. Sci., 79 : 123-150.
- Novikoff, M. M.  
 1972 Fundamentos de morfología comparada de los invertebrados. EUDEBA. Argentina. 465p.
- Payne, D. W.  
 1961 Digestion in Locust. Ph. D. thesis. London.
- Payne, D. W.  
 1978 The effects of activators and inhibitors on midgut esterase activity in the desert locust, Schistocerca gregaria F. Acridia, 7(3) : 197-206.
- Payne, D. W., & L. M. Davidson  
 1974 Cellulose digestion in the locust, Schistocerca gregaria (Orthoptera, Acrididae). J. Entomol., 48(2) : 213-215.

- Peacock, A. J.  
 1977 Distribution of Na-K activated ATP ase in the hindgut of two insects Schistocerca and Blaberus. Insect. Biochem., 7(4) : 393-395.
- Phillips, J. E.  
 1964a Rectal absorption in the desert locust, Schistocerca gregaria. Jour. Exptl. Biol., 41(1) : 15-38.
- Phillips, J. E.  
 1964b Rectal absorption in the desert locust, Schistocerca gregaria. II. Sodium, potassium and chloride. Jour. Exptl. Biol., 4(1) : 31-67.
- Pilat, M.  
 1935 Histological researches into the action of insecticides on the intestinal tube of insects. Bull. Ent. Res., 26 : 165-172.
- Powning, R. F., M. F. Day, & H. Irzy Riewicz  
 1951 Studies on the digestion of wool by insects. II. The properties of some insect proteinases. Aust. J. Sci. Res. B., 4 : 49-63.
- Proux, J.  
 1976 Neurosécretion protocérébral médiane et activité absorbante du rectum chez le criquet Locusta migratoria. Ann. Endocrinol. (Paris), 37(6) : 533-534.
- Rao, G. S.  
 1971 The physiology of digestion in the midgut of Poecilocerus pictus, Fabr. (Orthoptera, Acrididae). I. pH and digestive enzymes. J. Zool. Soc. India, 2(1) : 67-74.
- Rhodin, J. A. G.  
 1974 Histology. Oxford University Press. 803p.

- Robinson, D.  
 1956 The fluorimetric determination of  $\beta$ -glucosidase : its occurrence in the tissues of animals including insects. Biochem. J., 63 : 39-44.
- Robinson, D., J. N. Smith, & R. T. Williams  
 1953 Studies in detoxication. 45B glucuronidase and arylsulphatase in the crop fluid of locust. Biochem. J., 53 : 125-129.
- Roonwal, M. L.  
 1953 Food preference experiments on the desert locust Schistocerca gregaria (Forskal), in its permanent breeding grounds in Mekran. Jour. Zool. Soc. India, 5(1) : 44-58.
- Rosciszewska, M., & W. Fudalewiczniemczyk  
 1975 The peripheral nervous system of the larval of Gryllus domesticus L. (Orthoptera). II. Mouth parts. Acta Biol. Cracovser Zool., 17(1) : 19-39.
- Saenger, K.  
 1978 The relations between grasshoppers (Orth., Saltatoria) and the spatial structure of their habitats. Zool. Jahrb. Abt. Syst. Oekol. Geogr. Tiere, 104(4) : 433-488.
- Schlottke, E.  
 1937 Untersuchungen über die Verdauungsfermente von Insekten. II. Die Fermente der Laub- und Feldheuschrecken und ihre Abhängigkeit von der Lebensweise. Z. Vergl. Physiol., 24 : 422-450.
- Schuster, J. C.  
 1974 Saltatorial Orthoptera as common visitator of tropical flowers. Biotropica : 6(2) : 138-140.
- Sharan, R. K., & A. Sinka  
 1975 The occurrence of alkaline phosphatase in the mesenteron of the Gryllus testaceus (Orth., Gryllidae). Indian J. Zootomy, 16(1) : 7-10.

- Smith, D. S.  
 1968 Insect cells their structure and function.  
 Oliver and Boyd, Edinburgh. 1-372p.
- Spring, T., J. Hanrahan, & J. Phillips  
 1978 Hormonal control of chloride transport across  
 locust rectum. Can. J. Zool., 56(8) : 1879-1882.
- Stobart, R. H.  
 1968 Ion movements and water transport in the rectum  
 of the locust Schistocerca gregaria. J. Insect  
 Physiol., 14(2) : 269-275.
- Strebler, G.  
 1977 Dynamique de l'activite glycosidasique chez  
Schistocerca gregaria. C. R. Seances Soc. Biol.  
 Fil., 171(4) : 742-745.
- Strebler, G.  
 1978 Osidasic activity of the digestive enzymes of  
Schistocerca gregaria : new quantitative data.  
 Ann. Zool. Ecol. Anim., 10(1) : 85-96.
- Swingle, M.  
 1931 Notes on digestion in seven species of insects.  
 Ann. Ent. Soc. Amer., 24 : 177-180.
- Tiwari, Y. C., F. S. Poonia & P. P. Bidyasar  
 1975 Utilization of free aminocacids of food in the  
 digestive tract of the AK grasshopper  
Poecilocerus pictus, (Fabr.). I. Studies on  
 Vth instar nymphs. Folia Biol. (Crocow.),  
 23(1) : 33-38.
- Treherne, J. E.  
 1958 The absorption of glucose from the alimentary  
 canal of the locust Schistocerca gregaria  
 (Forskål). J. Exptl. Biol., 35(2) : 297-306.
- Treherne, J. E.  
 1967 Gut absorption. A. Rev. Ent., 12 : 43-58.

- Uvarov, B.  
 1966 Grasshoppers and locust. A handbook of general  
 Acridology. Cambridge. 481p.
- Urvoy, J., W. Pułalewicz, & M. Rosciszewska  
 1978 Contribution à l'étude des organes chez Gryllus  
domesticus L. (Orthoptera). Acta Biol. Cracov.  
 Ser. Zool., 21(1) : 57-67.
- Verma, P. S., & M. Prasad  
 1977 The digestive physiology of Gryllodes sigillatus  
 W. (Orth. Gryllidae). Indian J. Entomol.,  
 37(1) : 19-23.
- Visart, O.  
 1894 Contribuzione allo studio del tubo digerente  
 degli Artropodi. Ricerche istologiche e  
 fisiologiche sul tubo digerente degli Ortotteri.  
 Mem. Soc. Tosc. Sci. Nat., 13 : 20-54.
- Weintraub, H., Tietz, A.  
 1973 Triglyceride digestion and absorption in the  
 locust, Locusta migratoria. Biochem. Biophys.  
 Acta (Amst.), 306 : 31-41.
- Weintraub, H., & A. Tietz  
 1978 Lipid absorption by isolated intestinal  
 preparation. Insect. Biochem., 4 : 267-274.
- Wigglesworth, V. B.  
 1953 The principles of insect Physiology. London  
 Methuen Co. Ltd. 546p.
- Wille, A., & G. Fuentes  
 1970 Introducción al estudio de la taxonomía de los in-  
 sectos (excepto Endopterygota). Publicaciones U-  
 niversidad de Costa Rica. Serie Agronomía #15.  
 56p.

- Williams, L. H.  
1954 The feeding habits and food preferences of  
Acrididae and the factors which determine them.  
Trans. Roy. Ent. Soc. London, 105(3) : 423-454.
- Williams, D., J. E. Phillips, W. T. Prince, & N. Meredith  
1978 The source of short circuit current across  
locust rectum. J. Exp. Biol., 77 : 107-122.
- Woodruff, B. H.  
1933 Studies of the epithelium lining the caeca and  
mid-gut in the grasshopper. J. Morph.,  
55 : 53-79.



