

Estudio ultraestructural del epitelio digestivo de *Taeniopoda* y *Schistocerca* (Saltatoria)

por

Jollyanna Malavasi*, Francisco Ureña* y Yoshimichi Kozuka*.

(Recibido para su publicación el 5 de diciembre de 1980)

Abstract: Surface ultrastructures of the digestive tracts of *Taeniopoda* and *Schistocerca* were studied by scanning electron microscopy and the surface of the pharynx, esophagus, crop, cardiac valve, stomach, ileum, colon and rectum are described. Clear structural differences were observed in each part of the digestive tracts in the two genera. The epithelial cell of the pharynx and esophagus showed well developed infolding and conical projections in both genera, however, the epithelial cell structure of *Schistocerca* is much more convex. In *Schistocerca* the overall structure is more mosaic-like, with three conical projections for each unit. In both genera the transitional zone between the crop and the stomach is formed by well developed triangles and the stomach and caecum have abundant infoldings and microvilli. The ileum shows abundant cone-shaped projections; the colon and rectal sac are smooth.

El orden Saltatoria comprende más de 23.000 especies, muchas de ellas cosmopolitas y plagas de gran importancia agrícola. La taxonomía actual asigna a este orden los subórdenes Caelífera y Ensífera. La literatura señala diferencias macroscópicas a nivel del canal digestivo: en Caelífera es casi recto, con proventrículo inconspicuo y seis ciegos gástricos; mientras que Ensífera se caracteriza por un canal alimenticio ligeramente sinuoso, con proventrículo desarrollado y dos ciegos gástricos.

Los objetivos del presente trabajo son describir con microscopía electrónica de barrido la ultraestructura de los epitelios del tracto gastro-intestinal de *Taeniopoda* y *Schistocerca*, del suborden Caelífera y correlacionarla con la información ultraestructural encontrada en *Gryllus* del suborden Ensífera, con el fin de comparar características distintivas que permitan una mejor separación de los géneros correspondientes. Se discute la estructura fina del epitelio en función de la fisiología de la digestión en estos insectos.

MATERIAL Y METODOS

Fueron colectados individuos adultos de *Taeniopoda* y *Schistocerca* (Saltatoria, Caelífera, Acridoidea, Locustidae), en las provincias de Guanacaste, San José y Limón, Costa Rica.

* Departamento de Fisiología, Escuela de Medicina y Unidad de Microscopía Electrónica, Universidad de Costa Rica.

Los sistemas digestivos de diez individuos de cada género fueron fijados en glutaraldehído al 2,5%, en amortiguador de fosfatos, pH 7, durante 2 horas a 4C y deshidratados mediante una serie de alcohol etílico, finalizando con los pasajes en acetato de amilo puro. Las piezas fueron secadas en una secadora de punto crítico Hitachi HCP-1 y colocadas sobre soportes de aluminio, sostenidas por un epoxy de plata mantenidas en un evaporador al vacío, Hitachi HUS-5 durante 6 horas a 10^{-6} Torr. Luego fueron cubiertas con una película de carbón de 50 Å de grosor. Mediante un cubridor iónico Hitachi EIKO-1 B3 fue agregada una película de oro a la superficie de los epitelios. Empleando un microscopio electrónico de barrido Hitachi HHS-2R fueron observadas y fotografiadas en película Verichrome Pan las siguientes zonas del tracto digestivo: faringe, esófago, ingluvio, válvulas cardíacas, ciegos gástricos, estómago, ileum, colon y saco rectal.

RESULTADOS

Faringe y esófago: En *Taeniopoda* el epitelio es sumamente plegado; en las cimas hay una gran cantidad de proyecciones cónicas (20µm de longitud promedio), levemente curvas (Figs. 1,2). En las paredes y simas los cuerpos cónicos (10µm de longitud promedio), se orientan hacia el fondo del canal (Fig. 5). Se observaron amplias zonas donde la densidad de los conos disminuye drásticamente, a la vez que el epitelio sufre un plegamiento marcadamente transversal (Fig. 1). En *Schistocerca* el epitelio forma unidades irregulares y convexas, que en conjunto constituyen una superficie en forma de mosaico. En la parte distal de cada unidad se agrupan de una a siete proyecciones cónicas con el extremo libre orientado hacia la zona posterior del tracto digestivo (Fig. 3).

Ingluvio: Se considera ingluvio a la dilatación dorsal del sistema digestivo entre el esófago y las válvulas cardíacas. En *Taeniopoda* la morfología ultraestructural es semejante a la de faringe y esófago (Fig. 4). En *Schistocerca* la estructura final del epitelio de la zona dorsal del ingluvio está compuesta por unidades planas dispuestas en un arreglo en mosaico; cada una posee tres proyecciones cónicas, la más pequeña ocupa la posición central. La base de los conos es más amplia que la de los esofágicos (Fig. 6). Ventralmente el epitelio se pliega longitudinalmente, con cuerpos cónicos ordenados en hileras sobre las cimas de los dobleces (Fig. 7).

Válvula cardíaca: Se observan grandes válvulas cardíacas entre el ingluvio y el estómago (Figs. 8,9). Cada válvula consta de placas triangulares queratinizadas, en las que se diferencia un área cubierta por pequeñas prominencias cónicas (Fig. 10). Esta zona tiene forma de "Y" y es más definida en *Schistocerca* (Fig. 9), que en *Taeniopoda*, donde la distribución de los cuerpos es más dispersa (Fig. 8).

Estómago y ciegos gástricos: El mesenterón en ambos géneros presenta vellosidades formadas por células epiteliales portadoras de numerosas microvellosidades (Figs. 11 y 12). Se observan muchos poros circulares rodeados por microvellosidades en los ciegos gástricos de *Taeniopoda* y longitudinales en *Schistocerca* (Figs. 13,14).

Proctodeo: *Taeniopoda* y *Schistocerca* presentan la misma ultraestructura epitelial a nivel proctodeal. En el ileum, sobre las cimas de los dobleces, sobresalen de una a seis proyecciones cónicas (Figs. 15,16). El epitelio del colon se pliega

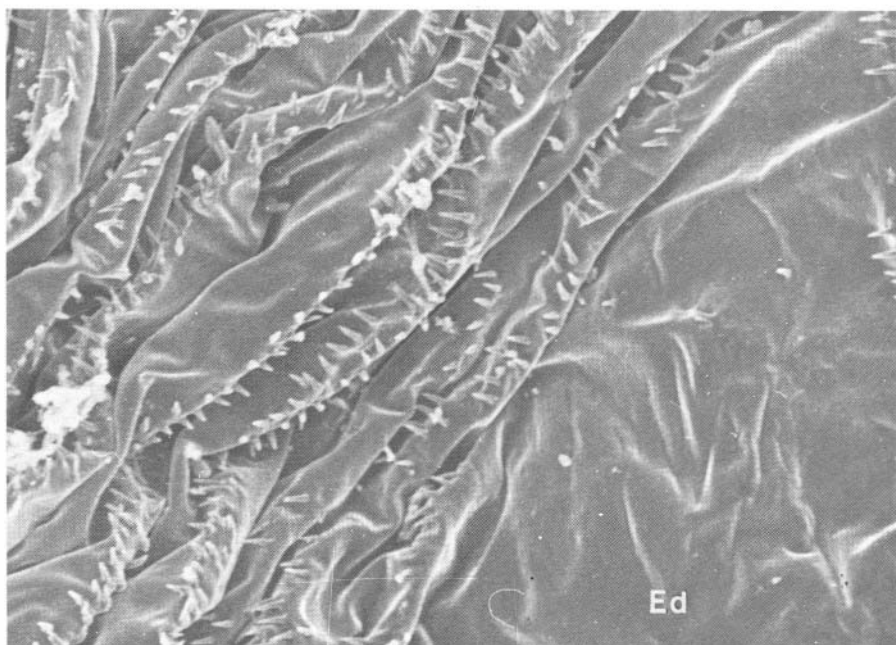


Fig. 1. Micrografía electrónica del epitelio digestivo de la faringe de *Taeniopoda*. Ed: epitelio desnudo. 80x.

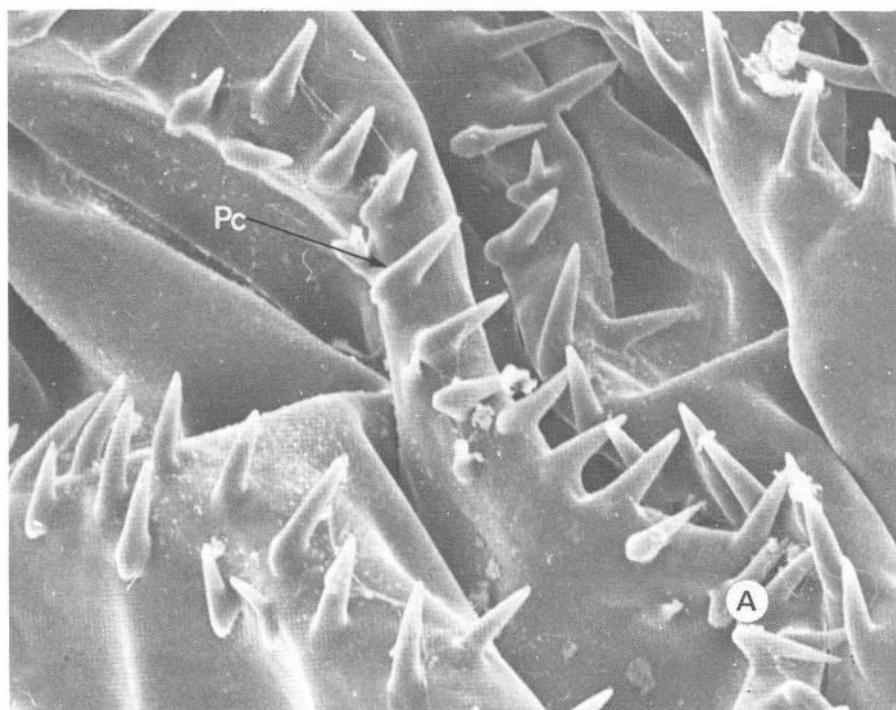


Fig. 2. Micrografía electrónica del epitelio digestivo del esófago de *Taeniopoda*. Pc: proyección cónica; A: Alimento. 320x.

irregularmente y es desnudo (Figs. 17,18). El saco rectal comprende gruesos pliegos longitudinales, corrugados transversalmente, formados por un epitelio con numerosas concavidades que le dan aspecto cuadrículado (Figs. 19,20).

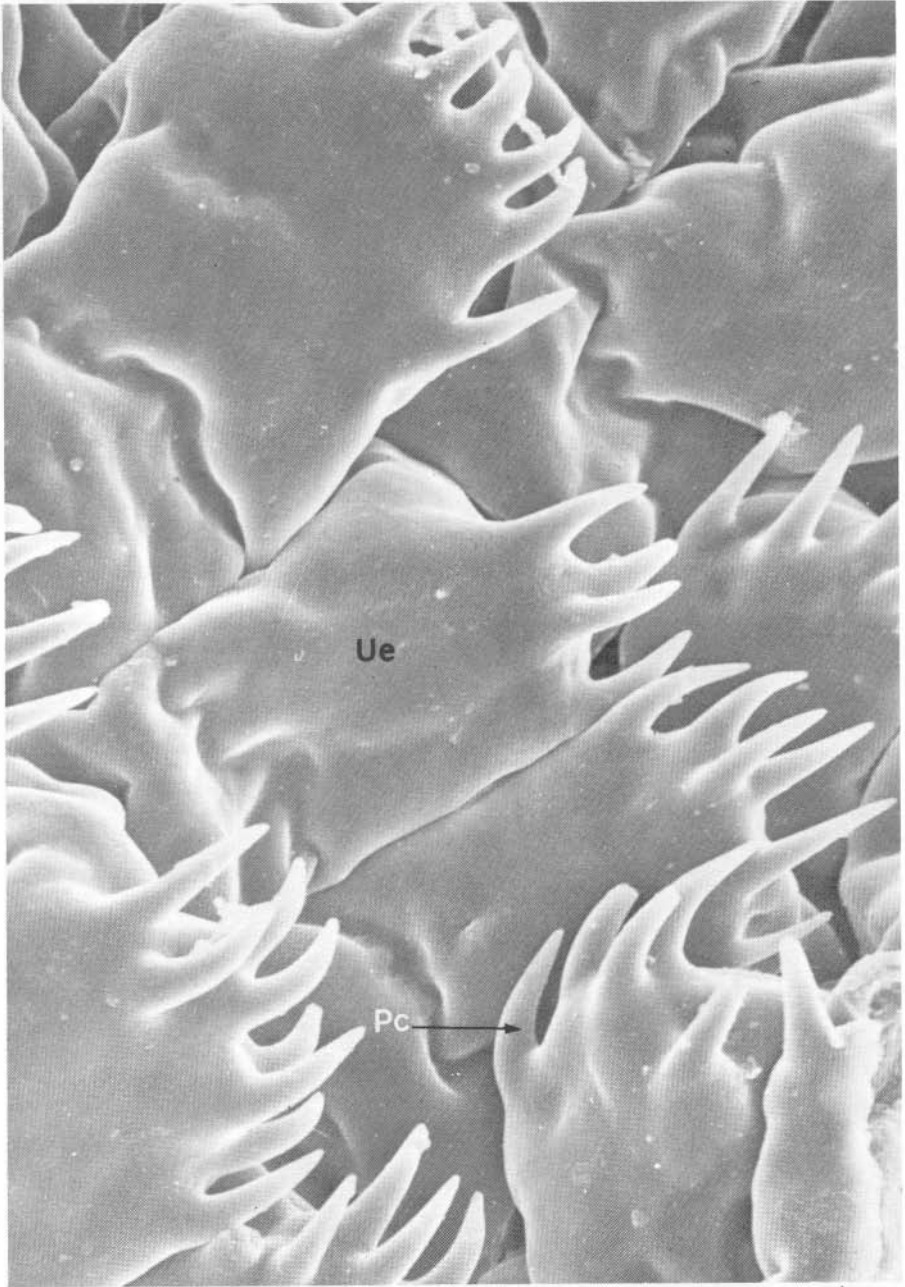


Fig. 3.

Micrografía electrónica del epitelio digestivo del esófago de *Schistocerca*. Ue: unidad epitelial; Pc: proyección cónica. 470x.

DISCUSION

Faringe y esófago: En estas zonas la topografía es continua. Nuestros resultados indican que la presencia de proyecciones cónicas es la característica común más evidente entre los dos géneros estudiados. Un arreglo epitelial muy diferente se observa en *Idiarthron*, *Stilpnochloa*, (Malavasi, 1980) y *Gryllus* (Malavasi *et al.*, 1981), por lo que concluimos que a este nivel existen diferencias ultraestructurales marcadas entre los miembros de los diferentes subórdenes.

El orden y la disposición de los dobleces y de las proyecciones libres sugieren que estas son áreas aptas para el paso rápido del material ingerido, lo que reafirma lo expresado por Treherne (1967) y Smith (1968), además posiblemente impiden el retroceso del alimento. Un arreglo similar de las piezas epiteliales fue observada en *Gryllus* por Malavasi (1980) y Malavasi *et al.* (1981).

Nuestros resultados no concuerdan con los reportados por Bryantseva (1951, 1953) y por Novikoff (1972), quienes indican que las superficies internas de la faringe y esófago se pliega longitudinalmente en forma irregular. Nuestras observaciones demuestran que los pliegues longitudinales se localizan ventralmente y se continúan a lo largo de todo el estomodeo, formando una cinta ininterrumpida para facilitar el transporte de alimento hacia las zonas posteriores; dorsalmente el epitelio es finamente corrugado transversalmente, lo que proporciona al ducto gran capacidad de expansión.

Ingluvio: Al igual que en *Gryllus* (Malavasi, 1980; Malavasi *et al.*, 1981), el epitelio del ingluvio es corrugado longitudinal y transversalmente en la zona dorso-lateral. Esta disposición de los pliegues hace que pueda distender sus paredes como un fuelle, lo que concuerda con Dufour (1841), Hafez e Ibrahim (1959), Blackith y Blackith (1961) y Droste y Zebe (1974), quienes indican que es una zona especializada para el almacenamiento de material ingerido. El arreglo de las irregularidades ultraestructurales en la zona ventral del ingluvio indica que pueden contribuir al transporte de los materiales en proceso de digestión, mientras que la disposición dorsal permite retener el alimento, favoreciendo la acción enzimática (Chauvin, 1946; Powning *et al.*, 1951; Robinson *et al.*, 1953; Khan, 1963a, 1963b; Evans y Payne, 1964; Rao, 1971; Morgan, 1975a, 1975b, 1975c, 1975d; 1976; Verma y Prasad, 1977; Strebler, 1977).

De acuerdo con Roonwal (1953), Dadd (1963), Uvarov (1966), Beirne (1972), Schuster (1974), Mitchell (1975) y Saenger (1978) afirmamos que *Saltatoria* ingiere grandes volúmenes en muy corto tiempo y consideramos que la presencia de un ingluvio 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.

Válvula cardíaca: Blackith y Blackith (1966) y Uvarov (1966) refiriéndose a los Caelifera afirmaron que en la zona posterior del proventrículo se elevan seis válvulas denominadas "cardíacas", separando el proventrículo del estómago. No encontramos evidencia de un proventrículo definido en los géneros aquí estudiados, por lo que sugerimos que en ellos la cámara cardíaca se localiza entre la parte posterior del ingluvio y el estómago. Las piezas cardíacas se presentan traslapadas, impidiendo el paso del alimento. Sugerimos que un aumento en la frecuencia e intensidad de las ondas peristálticas del ingluvio podría ser el estímulo que inhiba la contracción de los músculos que mantienen cerrada la válvula cardíaca; esto haría

que las placas se separen y permitan el paso de cierta cantidad de alimento a la cámara. 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 contacto las caras de las placas, teniéndose un molino triturador de alimento.

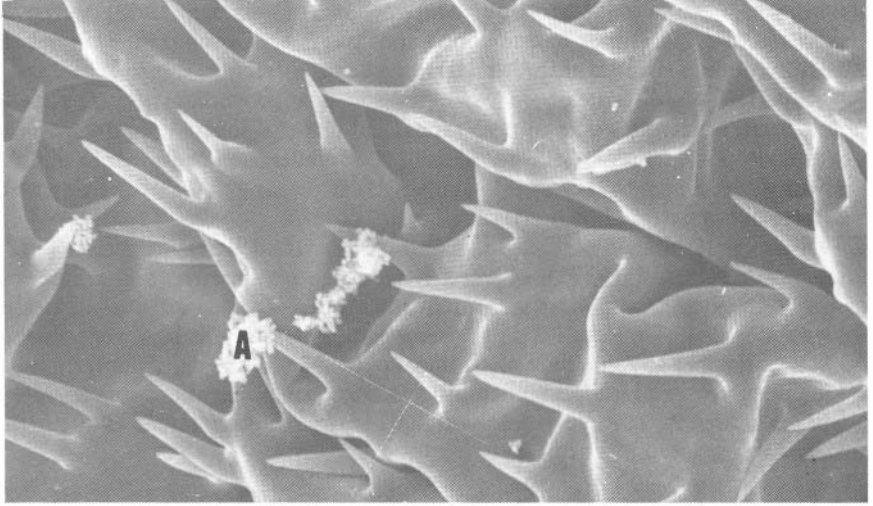


Fig. 4. Micrografía electrónica del epitelio digestivo del ingluvio de *Taeniopoda*. 320x.

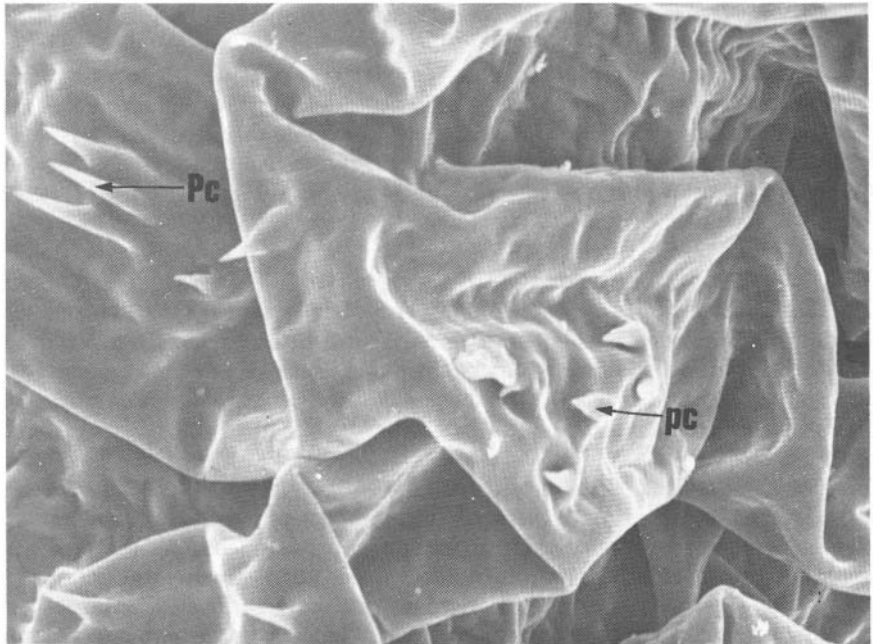


Fig. 5. Micrografía electrónica del epitelio digestivo del esófago de *Taeniopoda*. Pc: proyección cónica mayor; pc: proyección cónica menor. 320 x.

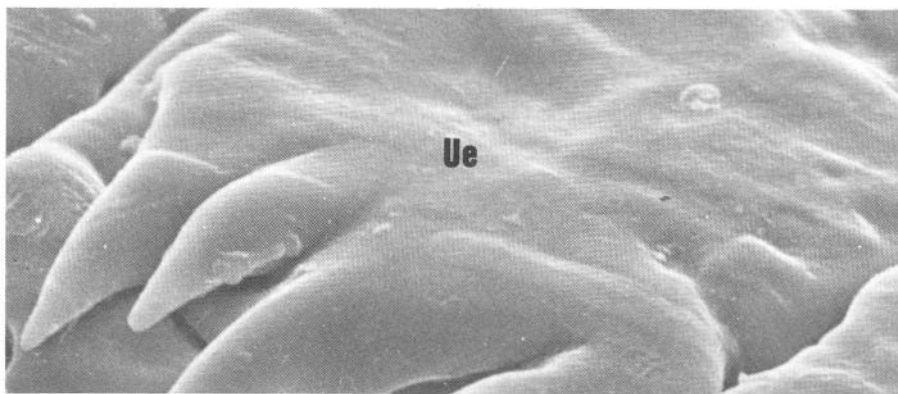


Fig. 6. Micrografía electrónica de una unidad epitelial de la zona dorsal del ingluvio de *Schistocerca*. Ue: unidad epitelial. 1.000x.

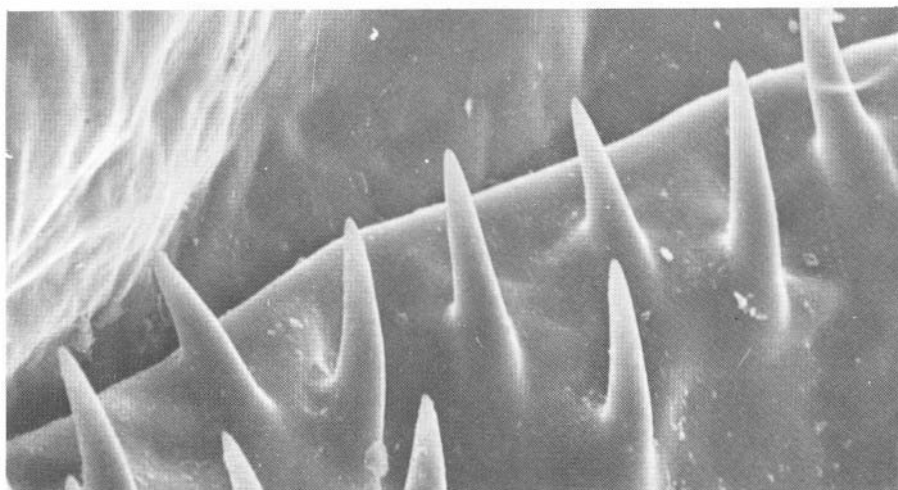


Fig. 7. Micrografía electrónica del epitelio digestivo de la zona ventral del ingluvio de *Schistocerca*. 650x.

La presencia o no de válvula cardíaca en los individuos de los subórdenes de *Saltatoria* podría indicar que cada grupo siguió un camino propio para satisfacer las necesidades de un ventrículo valvular y triturador. En los *Caelifera* esta hipótesis parece ser la más sencilla, al culminar con un conjunto de estructuras iguales y de gran tamaño formando un anillo. Los *Ensifera* por su parte desarrollaron una cámara proventricular compleja, constituida por pequeños cuerpos moledores de forma muy variada (Malavasi, 1980; Malavasi *et al.*, 1981). Se señala que las piezas cardíacas tienen una longitud equivalente a la zona posterior del proventrículo (Malavasi, 1980). Sugerimos que la cámara cardíaca ha logrado en un volumen menor los mismos fines funcionales cumplidos por el complicado proventrículo de los *Ensifera*.

Estómago y ciegos gástricos: La ultraestructura mesentérica de *Taeniopoda* y *Schistocerca* es similar. Contiene vellosidades formadas por células con microvellosidades, observación que concuerda con lo expresado por Woodruff,

(1933) y Khan (1961). Verificamos la presencia de un gran número de poros, redondos en *Taeniopoda* y alargados en *Schistocerca*, que se abren a la luz del estómago y de los ciegos gástricos. De acuerdo con Beams y Anderson (1957), Baccetti (1961), Henrich y Zebe (1973), Aubry (1979) y Howell *et al.* (1978), sugerimos que estos poros son las salidas glandulares por donde se excretan enzimas digestivas y mocos protectores.

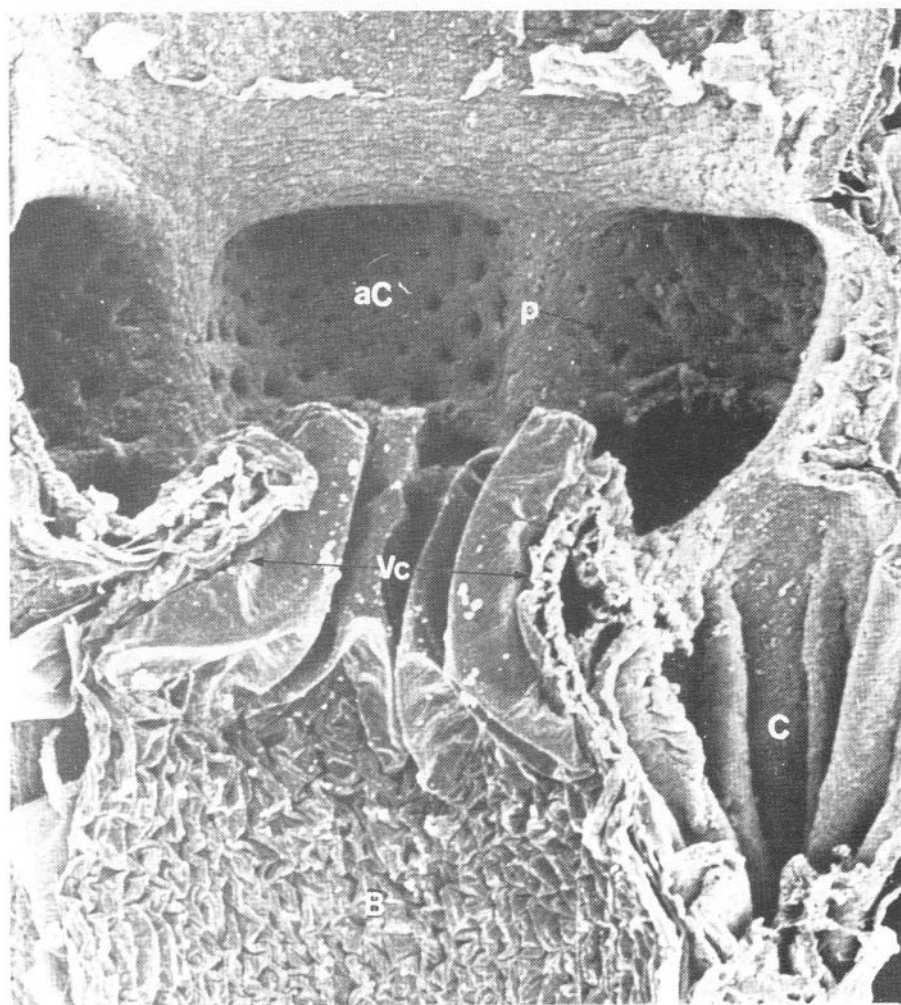


Fig. 8. Micrografía electrónica panorámica del epitelio digestivo del ingluvio, válvulas cardíacas, ciegos gástricos y estómago de *Taeniopoda*. B: ingluvio; C: ciego gástrico; aC: apertura del ciego gástrico; p: poro secretor; Vc: válvula cardíaca; E: estómago. 40x.

Proctodeo: Se reconocieron las divisiones intestinales descritas por Bords (1898) al referirse a Orthoptera: ileum, colon y saco rectal. La morfología ultraestructural de cada zona es la misma en *Taeniopoda* y *Schistocerca*. Resultados similares fueron observados por Malavasi (1980) en *Idiarthron*, *Stilpnochlora* y *Gryllus*, por lo que sugerimos que Saltatoria posee una organización común de la

superficie proctodeal. La uniformidad ultraestructural posiblemente esté relacionada con lo homogéneo del material que llega al intestino, debido a las modificaciones mecánicas y enzimáticas en las zonas anteriores del tracto digestivo.

Nuestras observaciones ultraestructurales no concuerdan con las de Klein y Applebaum (1975), quienes reportaron que a nivel de ileum y colon sobresalen de la superficie epitelial numerosas proyecciones cónicas; nuestras observaciones confirman la existencia de los cuerpos cónicos solamente a nivel de ileum. Sugerimos que la presencia de conos en el ileum proporciona una mayor superficie de absorción, hecho importante ya que en esta zona ocurre el paso hacia la hemolinfa de lípidos (Weintraub y Tietz, 1973, 1978), aminoácidos (Tiwari *et al.*, 1975) y azúcares (Treheime, 1958; Droste y Zebe, 1974). En relación con la forma, disposición y distribución de los cuerpos cónicos, concordamos con lo dicho por Klein y Applebaum (1975), quienes consideraron a estas estructuras capaces de impulsar las heces hacia el saco rectal.

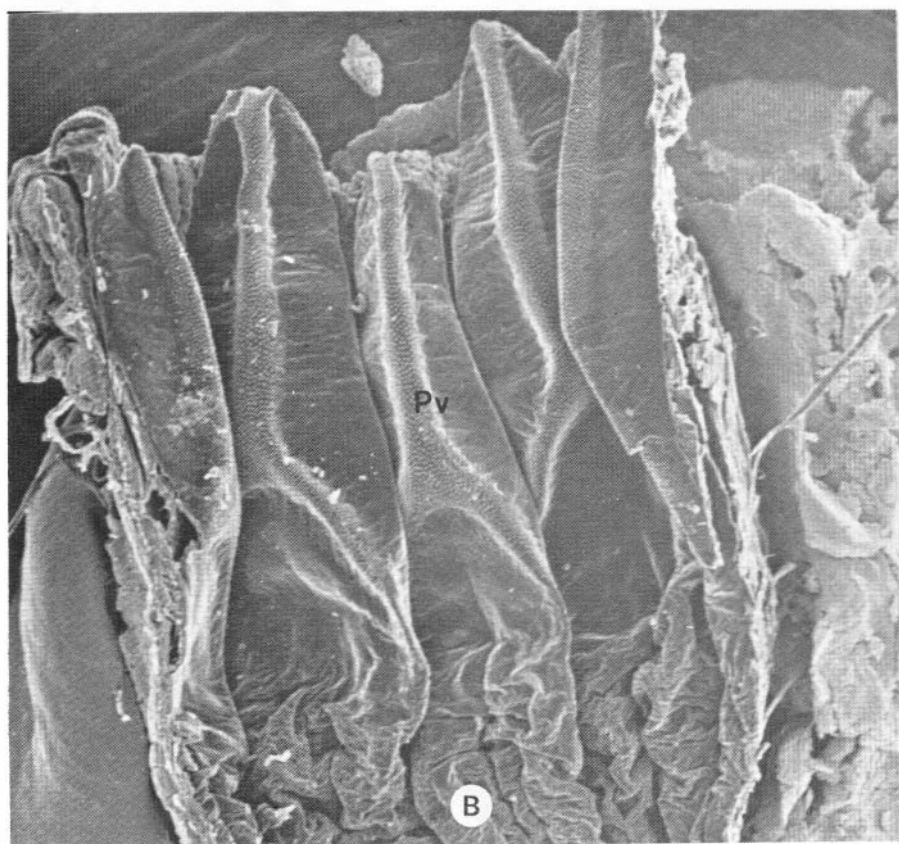


Fig. 9. Micrografía electrónica panorámica de la válvula cardíaca de *Schistocerca*. Pv: placa valvular; B: ingluvio. 50x.

Uvarov (1966) describió la superficie epitelial del colon en *Saltatoria* como una zona de pliegues en forma de "S". No hay estudios ultraestructurales referentes a esta área de los saltamontes. Nuestras observaciones señalan un epitelio muy liso y plegado en forma irregular. Sugerimos que esta zona es básicamente para el paso de

las heces hacia el saco rectal. Goodwe (1962) demostró que el colon se caracteriza por su movilidad y que esta energía es utilizada a nivel del codo para subdividir el material fecal.

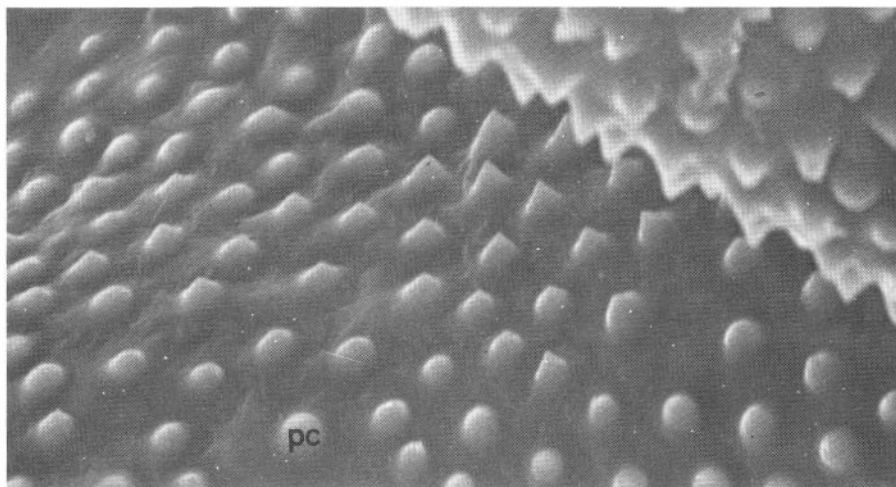


Fig. 10. Micrografía electrónica de una zona de la placa valvular "cardíaca" de *Schistocerca*. pc: prominencia cónica, 750x.

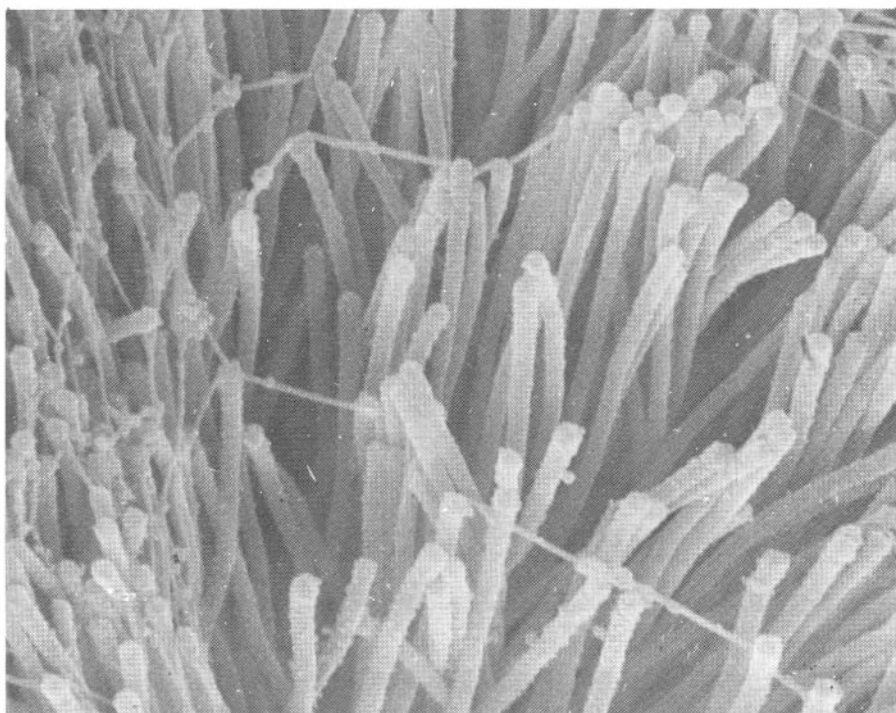


Fig. 11. Micrografía electrónica de las vellosidades estomacales de *Taeniopoda*, 10.000 x.

El saco rectal de los saltamontes se reconoce externamente por su ancha dilatación distal (Gupta, 1979), sobre la que sobresalen tres masas musculares longitudinales (Uvarov, 1966). La forma en bolsa del recto favorece la retención de grandes volúmenes de materia fecal, jugos digestivos y líquidos provenientes de los tubos de Malpighi. Esta capacidad de almacenamiento rectal favorece el contacto de las heces con las paredes epiteliales durante un tiempo relativamente largo, período aprovechado para la absorción de agua, electrolitos (Treherne, 1967; Smith, 1968) y de aminoácidos (Balshin y Phillips, 1971; Tiwari *et al.*, 1975).

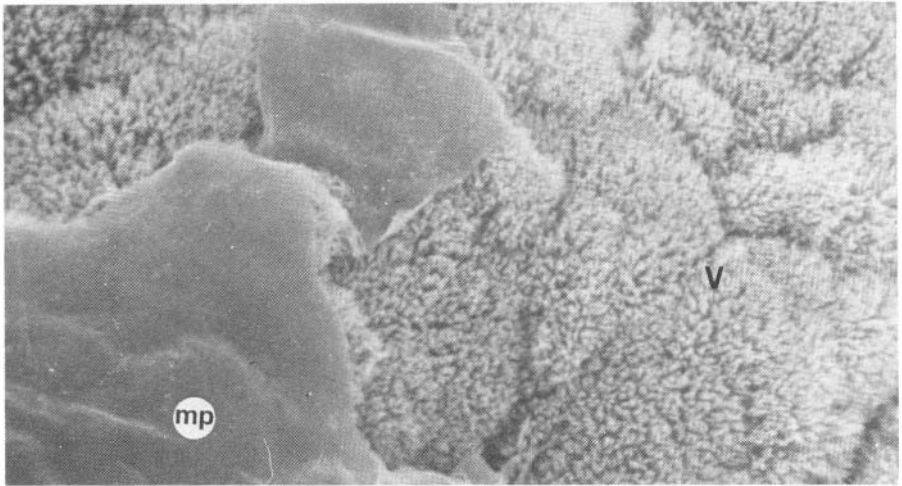


Fig. 12. Micrografía electrónica del epitelio digestivo del estómago del *Schistocerca*. V: vellosidades; mp: membrana peritrófica. 600x.

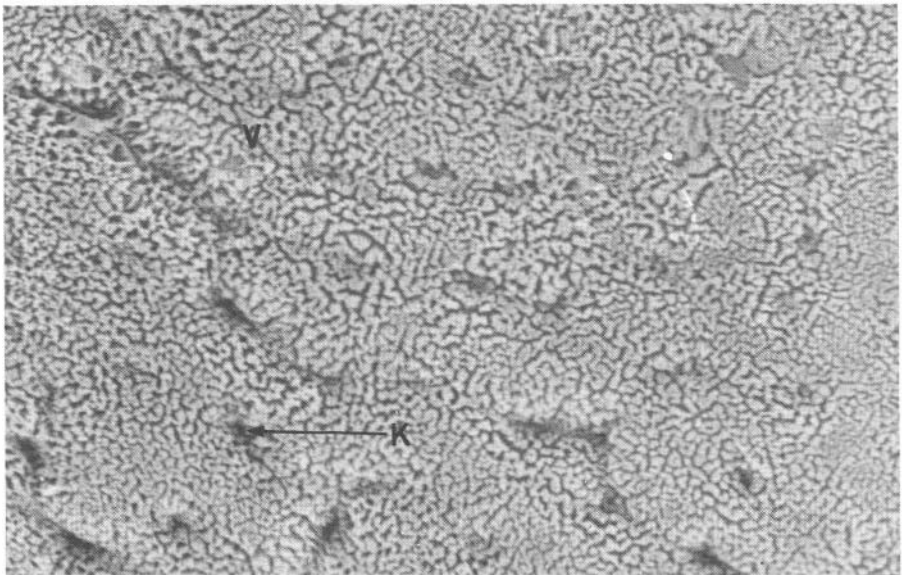


Fig. 13. Micrografía electrónica panorámica del epitelio digestivo de los ciegos gástricos de *Taeniopoda*. V: vellosidades; K: poro, 400x.

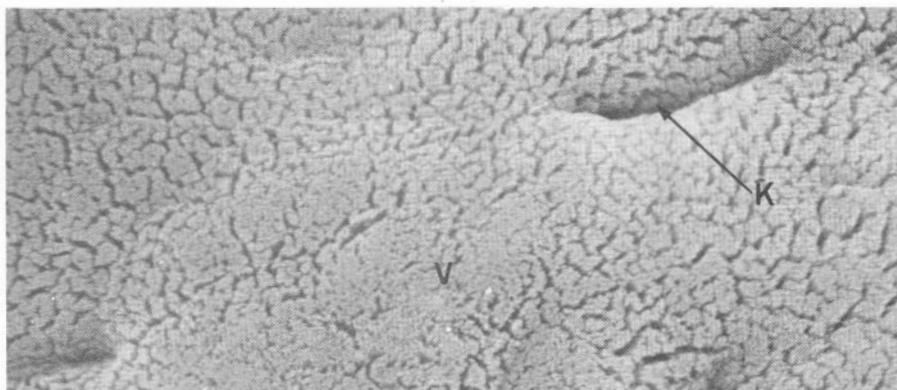


Fig. 14. Micrografía electrónica panorámica del epitelio digestivo de los ciegos gástricos de *Schistocerca*. V: vellosidades; K: poro. 300x.

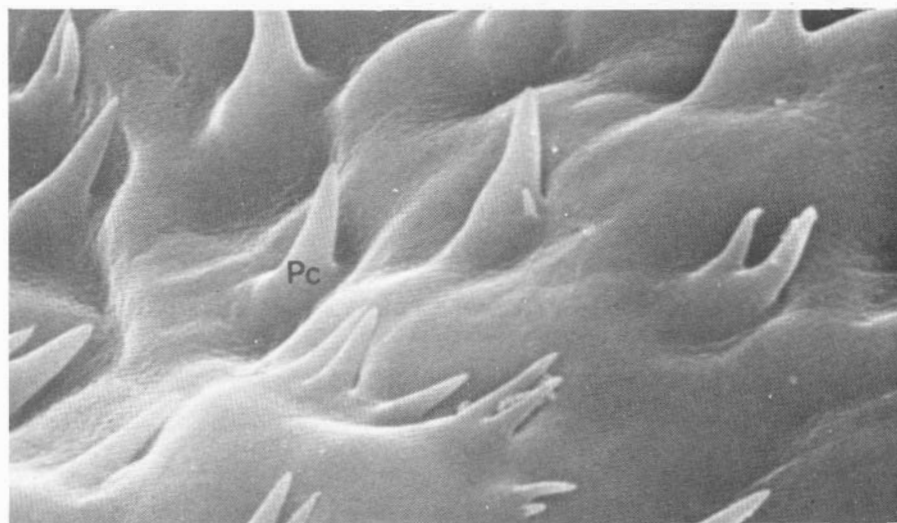


Fig. 15. Micrografía electrónica del epitelio digestivo del ileum de *Taeniopoda*. Pc: proyección cónica. 5.000x.

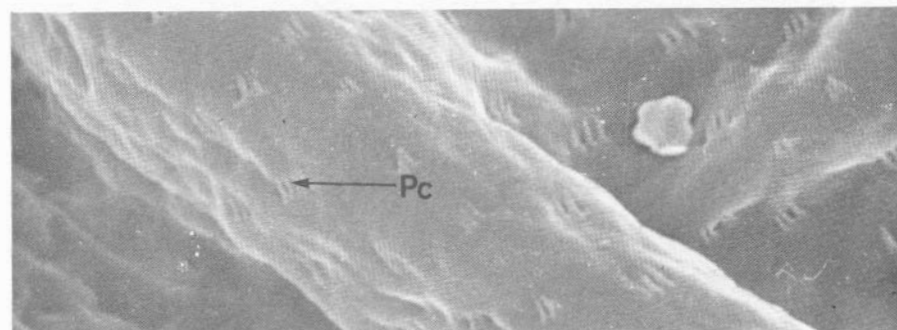


Fig. 16. Micrografía electrónica de la superficie epitelial del ileum de *Schistocerca*. Pc: proyección cónica. 1.000x.

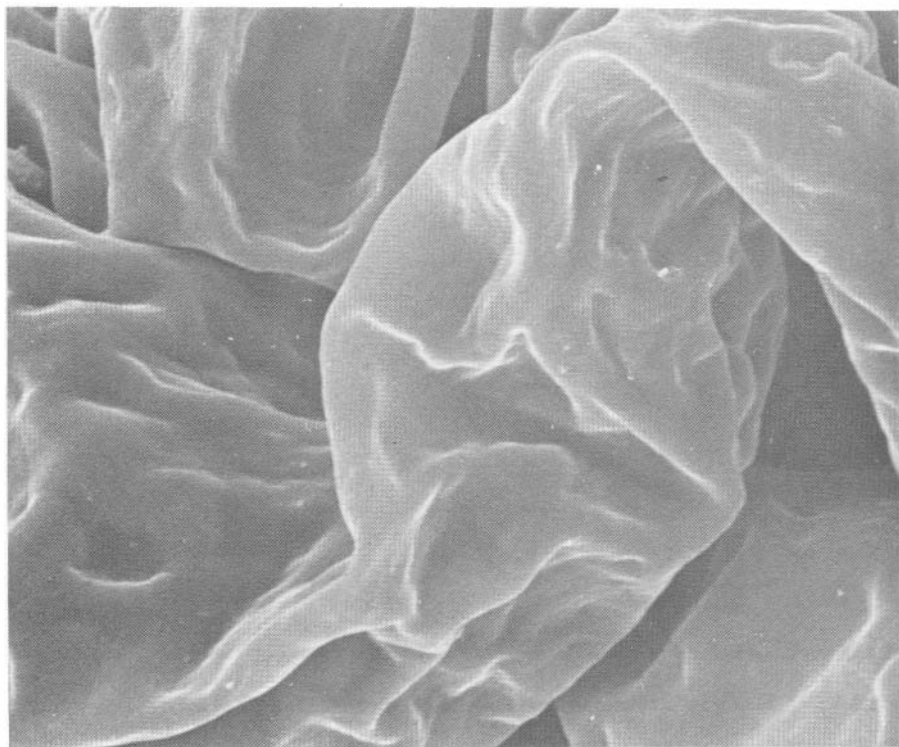


Fig. 17. Micrografía electrónica de la superficie epitelial del colon de *Taeniopoda*. 800x.

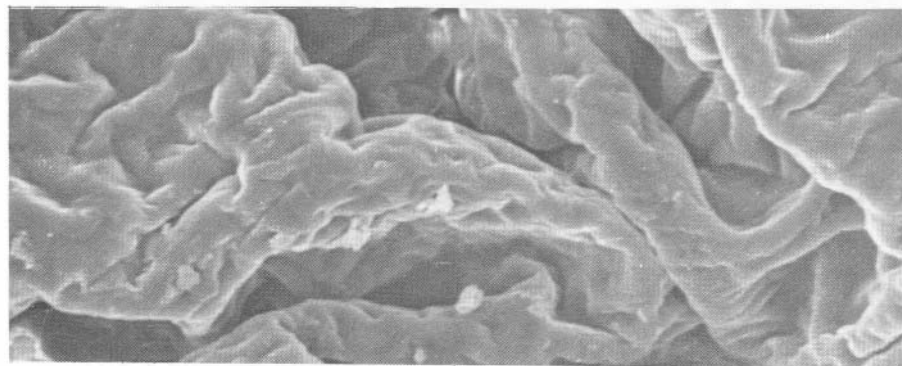


Fig. 18. Micrografía electrónica de la superficie epitelial del colon de *Schistocerca*. 600x.

AGRADECIMIENTOS

Esta investigación se hizo en la Unidad de Microscopía Electrónica de la Universidad de Costa Rica, establecida con el apoyo de la Agencia Japonesa de Cooperación Internacional (JICA) del Gobierno del Japón, y financiado por la Vicerrectoría de Investigación de la Universidad de Costa Rica.

Agradecemos a la señora Damaris Orocú y a la señorita Xinia Valverde, por su magnífico trabajo secretarial.

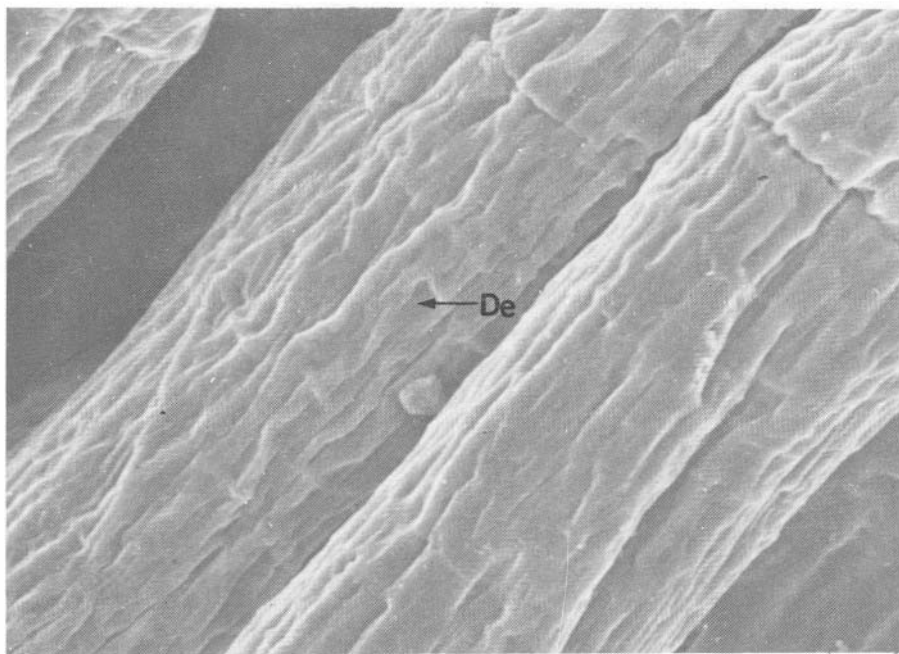


Fig. 19. Micrografía electrónica del epitelio del saco rectal de *Taeniopoda*. De: depresión epitelial. 1.000x.

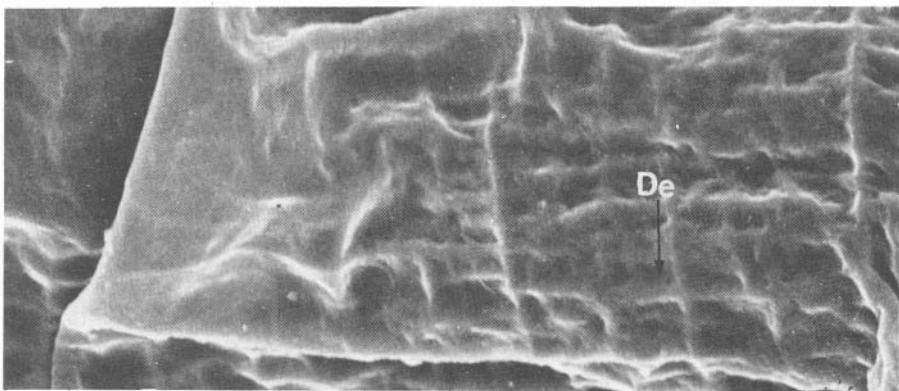


Fig. 20. Micrografía electrónica de la superficie epitelial del saco rectal de *Schistocerca*. De: depresión epitelial. 800x.

RESUMEN

Mediante microscopía electrónica de barrido, se describe la ultraestructura de la superficie apical del epitelio de la mucosa del tracto digestivo de *Taeniopoda* y *Schistocerca*, a nivel de: faringe, esófago, ingluvio (buche), válvula cardíaca, ciegos gástricos, estómago, ileum, colon y saco rectal.

Se observó diferencias entre las zonas del sistema digestivo en un mismo género, a la vez que también existen diferencias ultraestructurales de los tractos

digestivos en los dos géneros estudiados. *Taeniopoda* presenta un epitelio sumamente plegado a nivel de faringe y esófago, en donde se observan proyecciones de forma cónica. Una morfología similar se observó en *Schistocerca*, aunque en este género el epitelio está formado por unidades irregulares y convexas. La morfología ultraestructural del ingluvio de *Taeniopoda* es la misma observada en la faringe y el esófago, mientras que en *Schistocerca* el epitelio está formado por unidades planas con tres proyecciones cónicas en cada una, que en conjunto constituyen un mosaico. Se observaron válvulas cardíacas en los dos géneros en la zona de transición entre el ingluvio y el estómago. Estas válvulas tienen forma de placas triangulares pobladas de prominencias cónicas. La ultraestructura del epitelio del estómago y de los ciegos gástricos es similar en los géneros estudiados; en estas zonas el epitelio es sumamente plegado y contiene millares de vellosidades y microvellosidades.

En los dos géneros, el epitelio del ileum tiene pequeñas prominencias cónicas, mientras que el del colon y saco rectal es liso.

REFERENCIAS

- 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: 35-46.
- Baccetti, B.**
1961. Ricerche sull' ultrastruttura dell' intestino degli insetti. II. La celula epiteliale del mesentero di un ortottero, un coleottero e un dittero adulti. *Redia*, 46: 157-165.
- 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 insects of animal crop plants in Canada. V. Orthoptera. *Mem. Ent. Soc. Can.*, 85: 38-57.
- Blackith, R.E., & R. Blackith**
1966. The anatomy and physiology of the morabine grasshoppers. I. Digestive and reproductive system. *Aust. J. Zool.*, 14: 31-48.
- Bords, L.**
1898. L' appareil digestif des Orthopteres. Etudes morphologiques, histologiques et physiologiques de cet organe et son importance pour la classification des Orthopteres. *Ann. Sci. Nat. Zool.*, 8: 1-208.
- 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.
- Chauvin, R.**
1941. Contribution a l' étude physiologique du criquet pélerin et du déterminisme des phénomènes grégaires. *Ann. Soc. Ent. Fr.*, 110: 133-272.

- Dadd, R.H.**
1963. Feeding behaviour and nutrition in grasshoppers and locusts. *Advan. Insect Physiol.*, 1: 47-109.
- Droste, H.J., & E. Zebe**
1974. Resorption und stoffwechsel von glucose im darmltrakt der wanderheuschrecke, *Locusta migratoria* J. *Insect Physiol.*, 20: 12: 2385-2394.
- Dufour, L.**
1841. Recherches anatomiques et physiologiques sur les Orthopteres les Hymenopteres et Neuropteres. *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: 657-674.
- 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. New York. 762p.
- 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: 315-326.
- Howell, V.D., J.T. Doyen & P.R. Ehrlich**
1978. *Introduction to insect biology and diversity*. McGraw Hill. New York. 564p.
- 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.**
1963a. The distribution of proteinase, invertase and amylase activity in various parts of alimentary canal of *Locusta migratoria*. *L. Indian J. Ent.*, 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 moulting. *Current Sci. (India)*, 32: 169.
- Klein, K., & S.W. Applebaum**
1975. The surface morphology of locust hindgut cuticle (Orthoptera) *J. Ent. Aust.*, 50: 31-36.
- Malavasi, Jollyanna**
1980. Estudio ultraestructural del tracto digestivo de *Taeniopoda*, *Schistocerca*, *Idiarthron*, *Stilpnochlora* y *Gryllus*, (Orden Saltatoria) en Costa Rica. Tesis de grado.
- Malavasi, Jollyanna, F. Ureña, & Y. Kozuka**
1981. Microscopía electrónica de barrido del epitelio digestivo del grillo (*Gryllus* sp.), *Rev. Biol. Trop.* (En prensa).
- Mitchell, J.E.**
1975. Variation in food preference of three grasshopper species (Acrididae: Orthoptera), as function of food availability. *Amer. Midl. Nat.*, 94: 267-283.

Morgan, M.R.J.

- 1975a. A qualitative survey of the carbohydrase of the alimentary tract of the migratory locust *Langosta migratoria* (Orthoptera, Acrididae). *J. Insect Physiol.*, 21: 1045-1053.

Morgan, M.R.J.

- 1975b. Initial characterisation of the gut cellobiase of the African migratory locust, *Locusta migratoria*. *Insect Biochem.*, 5: 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: 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: 609-617.

Morgan, M.R.J.

1976. Gut carbohydrases in locust and grasshopper (Orthoptera). *Acridia*, 5: 45-58.

Novikoff, M.M.

1972. Fundamentos de morfología comparada de los invertebrados. EUDEBA. Argentina. 465p.

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.

Rao, G.S.

1971. The physiology of digestion in the midgut of *Poecilocus pictus*. Fabr. (Orthoptera, Acrididae). I. pH and digestive enzymes. *J. Zool. Soc. India*, 2: 67-74.

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* (Forsk.) in its permanent breeding grounds in Mekran. *J. Zool. Soc. India*, 5: 44-58.

Saenger, K.

1978. The relations between grasshoppers (Orth., Saltatoria) and the spatial structure of their habitats. *Zool. Jahrb. Abt. Syst. Oekol. Geogr. Tiere*, 104: 433-488.

Schuster, J.C.

1974. Saltatorial Orthoptera as common visitors of tropical flowers. *Biotropica*, 6: 138-140.

Smith, D.S.

1968. *Insect cells, their structure and function*. Oliver and Boyd, Edinburgh. 372 p.

Stebler, G.

1977. Osidasic activity of the digestive enzymes of *Schistocerca gregaria*: new quantitative data. *Ann. Zool. Ecol. Anim.*, 10: 85-96.

Tiwari, Y.C., F.S. Poonia, & P.P. Bidyasar

1975. Utilization of free aminoacids of food in the digestive tract of the AK grasshopper *Poecilocus pictus*, (Fabr.). I. Studies on Vth instar nymphs. *Folia Biol. (Cracow)*, 23: 33-38.

Treherne, J.E.

1958. The absorption of glucose from the alimentary canal of the locust *Schistocerca gregaria* (Forsk.) J. Exptl. Biol., 35: 297-306.

Treherne, J.E.

1967. Gut Absorption. Annu. Rev. Ent., 12: 43-58.

Uvarov, B.

1966. Grasshoppers and locusts. A handbook of general Acridology. Cambridge. 481 p.

Verma, P.S., & M. Prasad

1977. The digestive physiology of *Gryllodes sigillatus* W. (Orth. Gryllidae). Indian J. Ent., 37: 19-23.

Weintraub, H., & A. Tietz

1973. Triglyceride digestion and absorption in the locust, *Locusta migratoria*. Biochem. Biophys. Acta, 306: 31-41.

Weintraub, H., & A. Tietz

1978. Lipid absorption by insulated intestinal preparation. Insect Biochem., 4: 267-274.

Woodruff, B.H.

1933. Studies of the epithelium lining the caeca and mid-gut in the grasshopper. J. Morph., 55: 53-79.