

Microscopía electrónica de barrido del epitelio digestivo del grillo (*Gryllus* sp.)

por

Jollyanna Malavasi*, Francisco Ureña* y Yoshimichi Kozuka*

(Recibido para su publicación el 20 de agosto de 1980)

Abstract: An ultrastructural description of the pharynx, esophagus, crop, gizzard, gastric caeca, stomach, hind intestine and rectal sac of *Gryllus* sp. was performed under scanning electronic microscopy.

Both the pharynx and the esophagus present an epithelium formed by overlapping sheets containing several thorn-like projections. The crop shows transversal and longitudinal creases and is covered by the same type of overlapping sheets found on the pharynx and the esophagus.

The most complex fine structure was observed in the gizzard. This part shows a very irregular epithelium where four different sub units are distinguished, which together conform the characteristic units of this species.

The fine structure of the epithelium, of the stomach and gastric caeca is very homogeneous, downy, velvet-like, due to the millions of fine hairs that totally cover this zone of the tract.

The intestinal digestive epithelium is very smooth and at the large intestine level it shows some conic prominences.

Gryllus sp., (DeSaussure & Zehntner, 1893-1899), pertenece al Suborden Ensífera del Orden Saltatoria. La literatura señala para este suborden, un canal alimenticio, ligeramente sinuado, existencia de un proventrículo bien desarrollado y dos ciegos gástricos (Wille y Fuentes, 1970).

Al igual que para los otros géneros de la familia Gryllidae, no hay estudios ultraestructurales de microscopía electrónica de barrido del sistema digestivo.

Uno de los objetivos del presente trabajo, es describir la estructura fina de la pared interna del tracto gastro-intestinal de *Gryllus* sp. con microscopía electrónica de barrido, con la finalidad de correlacionar la ultraestructura del epitelio con la fisiología de la digestión en este insecto. Otro de los objetivos es el de aportar nueva información para contribuir a la clasificación de los grupos del Orden Saltatoria.

MATERIAL Y METODOS

Se colectaron individuos adultos de *Gryllus* sp. (Orden Saltatoria, Suborden Ensífera, Superfamilia Grylloidea, Familia Gryllidae), en la zona de Santa Cruz de

* Unidad de Microscopía Electrónica, Universidad de Costa Rica.

* Departamento de Fisiología, Escuela de Medicina, Universidad de Costa Rica.

Guanacaste, Costa Rica. Los sistemas digestivos de siete animales se fijaron en glutaraldehído al 2.5% en amortiguador de fosfatos a pH 7 durante dos horas a 4 C. Los tejidos fueron deshidratados mediante una serie de alcoholes, finalizando con dos pasajes en acetato de amilo puro, secados con la secadora de punto crítico Hitachi HCP-1 y colocados en soportes de aluminio sobre pintura de plata. Para eliminar la humedad restante las muestras se colocaron en un evaporador al vacío Hitachi HUS-5 durante seis horas a 10^{-6} Torr. En el mismo evaporador al vacío se cubrieron los especímenes con una película de carbón de 50 Å de grosor. La superficie del epitelio fue posteriormente cubierta con una película de oro, mediante la utilización del cubridor iónico Hitachi EIKO-IB3. Con el microscopio electrónico de barrido Hitachi HHS-2R se observaron y fotografiaron en películas Verichrome Pan las siguientes zonas del tracto digestivo: faringe, esófago, ingluvio, proventrículo, ciegos gástricos, estómago, ileum, colon y saco rectal.

RESULTADOS

Faringe y esófago: La faringe y el esófago presentan una morfología diferente en sus zonas ventral y dorsal. Dorsalmente está cubierta por un epitelio muy plegado, mientras que la parte ventral presenta pocos dobleces, de mayor tamaño y dispuestos longitudinalmente, que atraviesan el esófago, el ingluvio y finalizan en la zona de transición entre el buche y el proventrículo. El epitelio dorsal y ventral está constituido por una gran cantidad de placas que se traslapan (Figs. 1, 20). El extremo libre de las placas presenta proyecciones de diferente tamaño ($3 \mu\text{m}$ la menor y $24 \mu\text{m}$ 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 placa (Fig. 2). El epitelio de esta zona está protegido por una membrana cuticular lisa y dispuesta en forma irregular (Fig. 3).

Ingluvio (buche): Ingluvio es la parte del tracto localizada entre el esófago y la zona angosta del proventrículo, tiene forma de bolsa con la parte posterior más dilatada; su epitelio es completamente plegado longitudinal y transversalmente, a excepción de una pequeña zona ventral (Figs. 4, 5), y está totalmente cubierto por el mismo tipo de placas que existen en la faringe y esófago (Fig. 6), presentando una diferente disposición entre la zona dorsal y ventral. Ventralmente estas placas están dispuestas con los extremos libres dirigidos hacia el proventrículo, mientras que dorso-lateralmente las placas tienen sus extremos libres, orientados perpendicularmente a las placas ventrales.

Proventrículo: El proventrículo, localizado entre el ingluvio y el estómago, está compuesto por dos zonas: una anterior angosta en forma de cilindro y otra posterior dilatada, dándole en su totalidad forma de botella, (Fig. 7). La zona angosta tiene 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. 8, 9). El resto de la zona angosta presenta un epitelio compuesto por filas de cuerpos cilíndricos, cubiertos por grupos de filamentos organizados en mechones, cuya densidad y longitud aumentan progresivamente; éstos se orientan hacia la zona dilatada (Figs. 7, 8). Alternando con los cuerpos cilíndricos sobresalen unos apéndices alargados, cuyo extremo distal se torna plano y contiene una serie de proyecciones digitiformes, dando a todo el cuerpo forma de mano (Fig. 8).

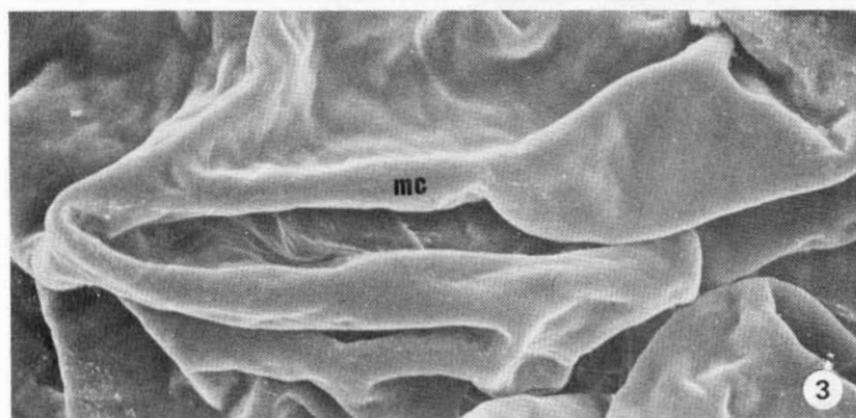
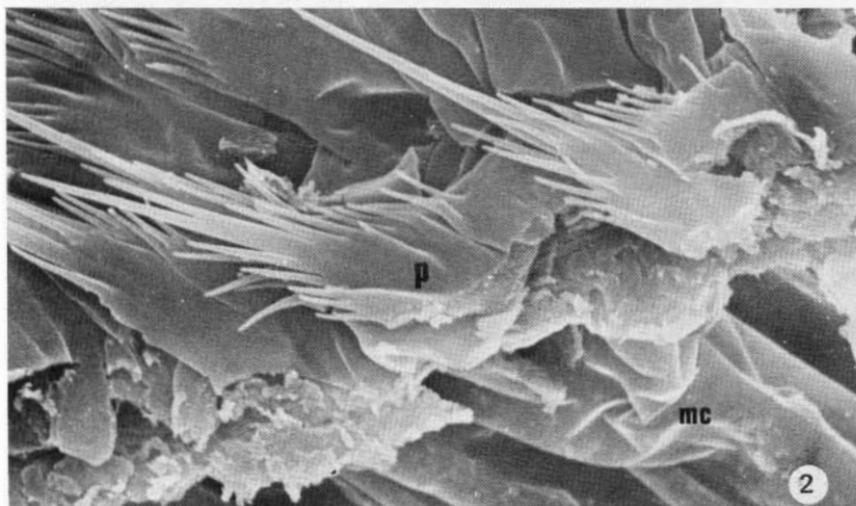
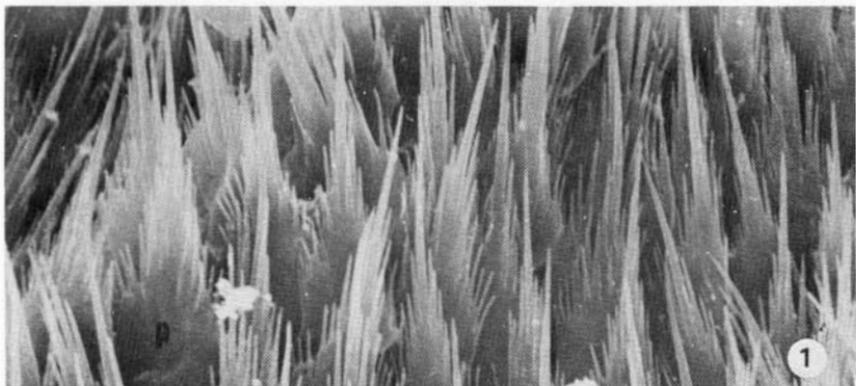


Fig. 1. Micrografía electrónica del epitelio digestivo de la faringe de *Gryllus* sp. p: placa faríngea. 600x.

Fig. 2. Micrografía electrónica del epitelio digestivo del esófago de *Gryllus* sp. p: placa esofágica; mc: membrana cuticular. 1.500x.

Fig. 3. Micrografía electrónica de la membrana cuticular de *Gryllus* sp. mc: membrana cuticular. 1.500x.

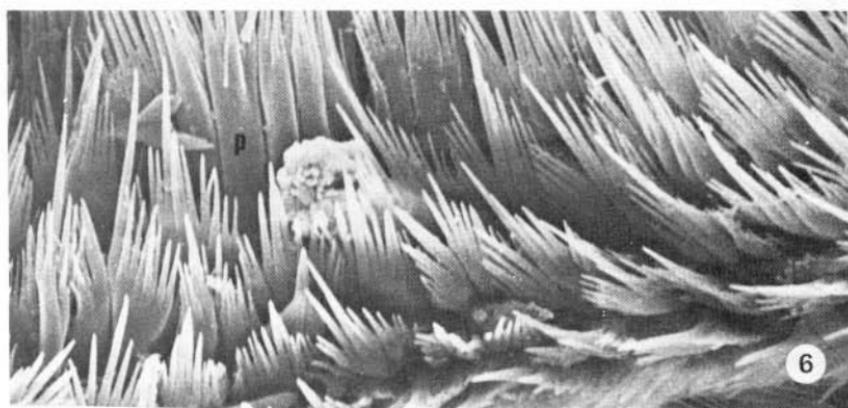
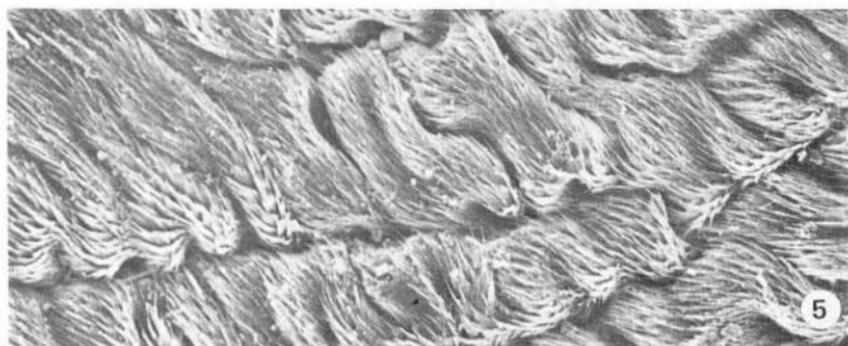
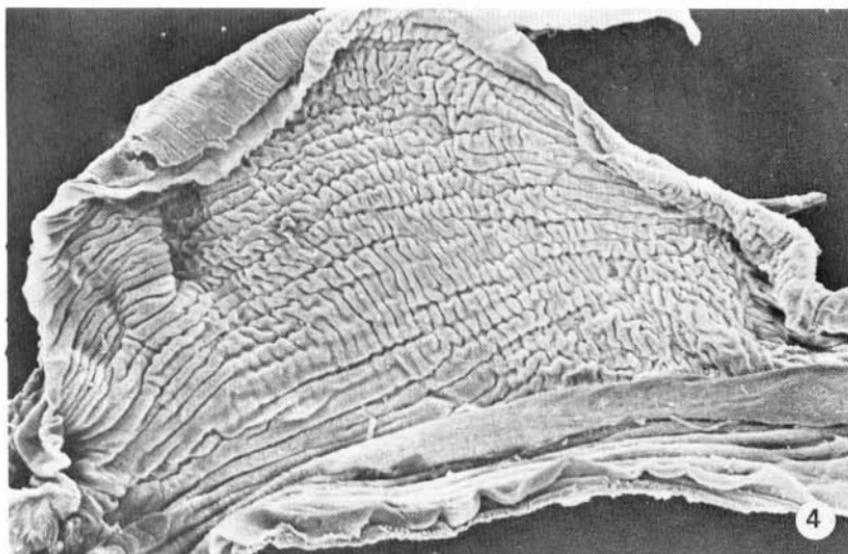
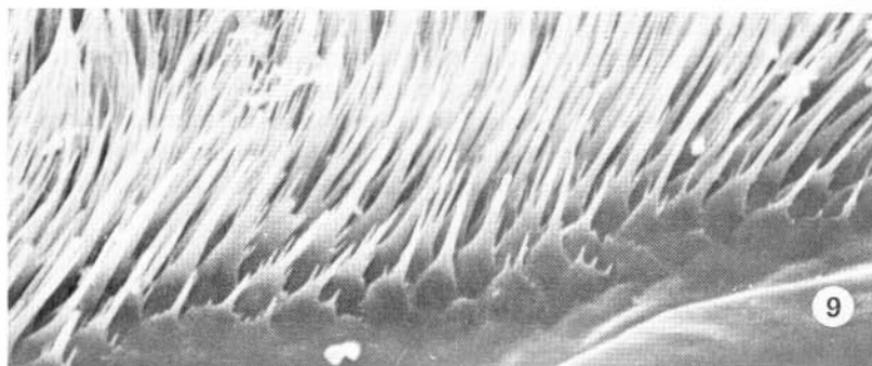
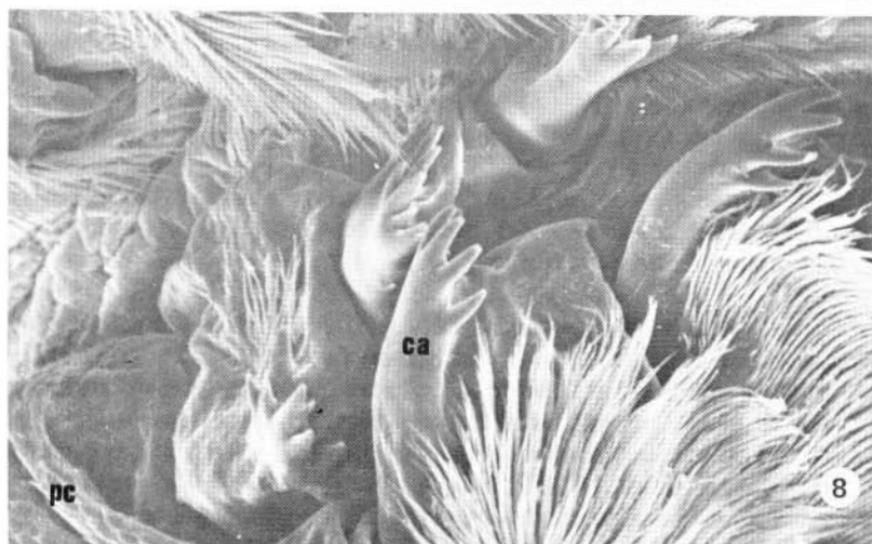
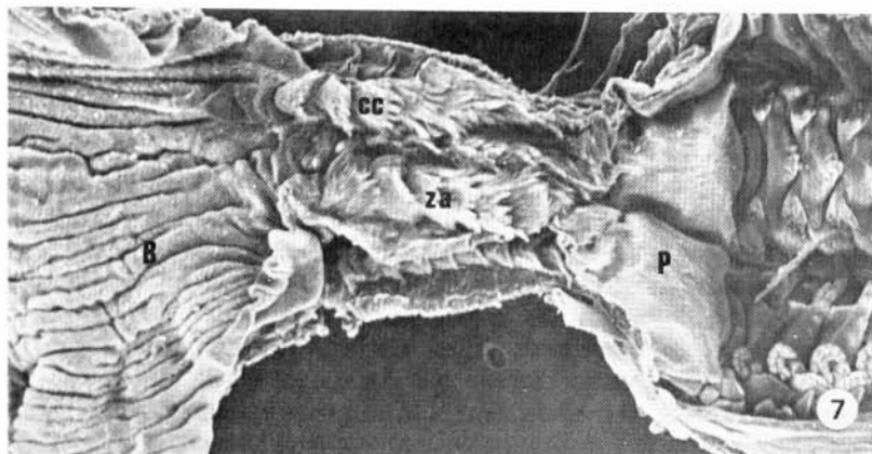


Fig. 4. Micrografía electrónica de la superficie epitelial del buche de *Gryllus* sp. 20x.

Fig. 5. Micrografía electrónica de los pliegues del epitelio digestivo del buche de *Gryllus* sp. 150x.

Fig. 6. Micrografía electrónica de las placas epiteliales de' buche de *Gryllus* sp. P: placa. 800x.



- Fig. 7. Micrografía electrónica panorámica del epitelio digestivo del buche y proventrículo de *Gryllus* sp. B: buche; za: zona angosta del proventrículo; cc: cuerpo cilíndrico; P: placa del proventrículo. 40x.
- Fig. 8. Micrografía electrónica del epitelio digestivo de la zona angosta del proventrículo de *Gryllus* sp. pc: placa convexa; ca: cuerpo alargado. 500x.
- Fig. 9. Micrografía electrónica de las placas epiteliales de la primera subunidad del proventrículo de *Gryllus* sp. 2.000x.

La zona dilatada del proventrículo inicia con un anillo de placas grandes y planas, tapizadas por un gran número de filamentos, cuyos extremos libres se dirigen hacia el estómago (Figs. 7, 10). La superficie interna, la más irregular de todo el sistema digestivo, se encuentra tapizada por unidades que se repiten (Figs. 10, 11). Cada una de estas unidades está constituida básicamente por cuatro subunidades de morfología característica.

La primer subunidad (Fig. 12a) corre a lo largo de todo el proventrículo y posee placas con una proyección principal en forma de punta y otras proyecciones más pequeñas a ambos lados (Fig. 9). Otra subunidad es poliédrica, con la base romboide circundada por pelos y el extremo libre extendido y cóncavo. La superficie de esta subunidad es la más lisa de todas, aunque en algunas zonas se observan pequeñas prominencias (Figs. 12b, c). Otra subunidad semeja un cono truncado con la base mayor libre; sobre ésta se encuentra una gran cantidad de filamentos agrupados en mechón (Fig. 12c). La cuarta subunidad es la que presenta mayor irregularidad, la constituyen dos proyecciones laterales en forma de manos, y una zona central piramidal, cuyo vértice superior termina en una estructura en forma de 6 ó 7 dedos (Fig. 11). En los lados opuestos de la estructura piramidal sobresalen dos proyecciones arqueadas, que ocupan una invaginación de los cuerpos en forma de mano (Fig. 12c, d). A ambos lados de la pirámide y muy cerca de la salida de las estructuras en forma de mano sobresale una gran cantidad de filamentos agrupados en un mechón similar al de la tercer subunidad (Figs. 11, 12d). Las pirámides se encuentran inclinadas hacia la parte posterior del proventrículo. Al comienzo del proventrículo esta última subunidad es algo diferente a las del resto de la fila (Fig. 10).

Estómago y ciegos gástricos: La superficie interna del estómago y de los ciegos gástricos presenta una ultraestructura muy homogénea (Figs. 13, 15, 20), constituida por vellosidades en forma de haces que se apoyan en compartimientos cóncavos de una membrana basal común (Figs. 13, 14). La vellosidad a su vez se subdivide en su extremo libre en otras más pequeñas (Figs. 15), que contienen las microvellosidades (Figs. 16, 10); éstas son las responsables de que la superficie del estómago y los ciegos gástricos se observe uniforme y homogéneo.

Intestino posterior: El intestino presenta un epitelio liso. La porción anterior (ileo), se caracteriza por una superficie levemente ondulada en la que se observan pequeñas prominencias cónicas agrupadas en número variable de uno a seis. Las proyecciones presentan el extremo libre orientado en sentido antero-posterior (Figs. 17, 20). El intestino grueso (colon), carece de las proyecciones existentes en el intestino delgado, es mucho más plegado y con los dobleces dispuestos transversalmente (Figs. 18, 20).

Recto: El saco rectal está tapizado por un epitelio liso, plegado, y lleno de concavidades distribuidas en forma muy irregular, dándole un aspecto cuadrículado (Figs. 19, 20).

DISCUSION

La ultraestructura del epitelio del tracto digestivo de *Gryllus* sp. es diferente a lo largo de su trayectoria. La estructura fina de la faringe, esófago e ingluvio es idéntica en este animal, pero es totalmente diferente a la de *Stilpnochlora*, *Idiarthron*, *Schistocerca* y *Taeniopoda* (Malavasi, 1980). La variada organización

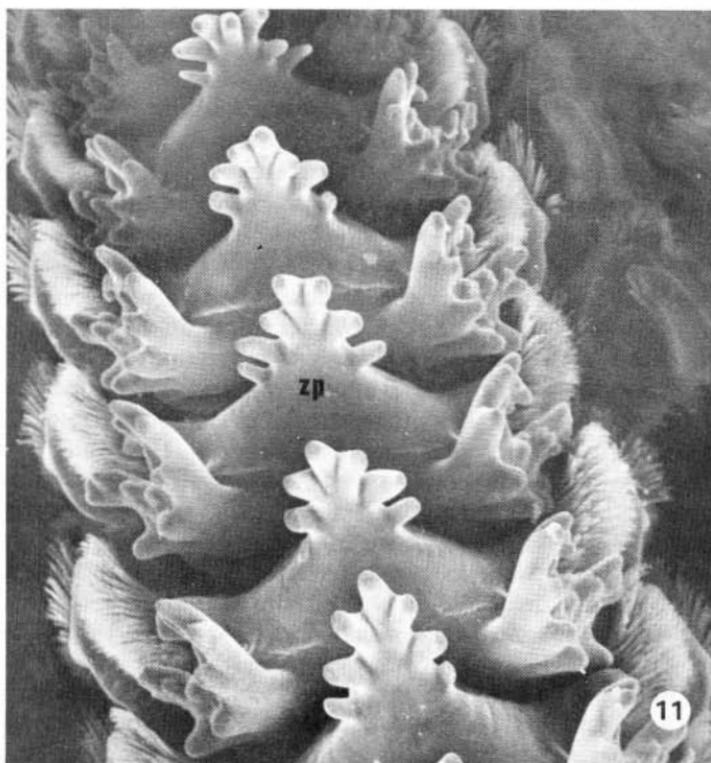
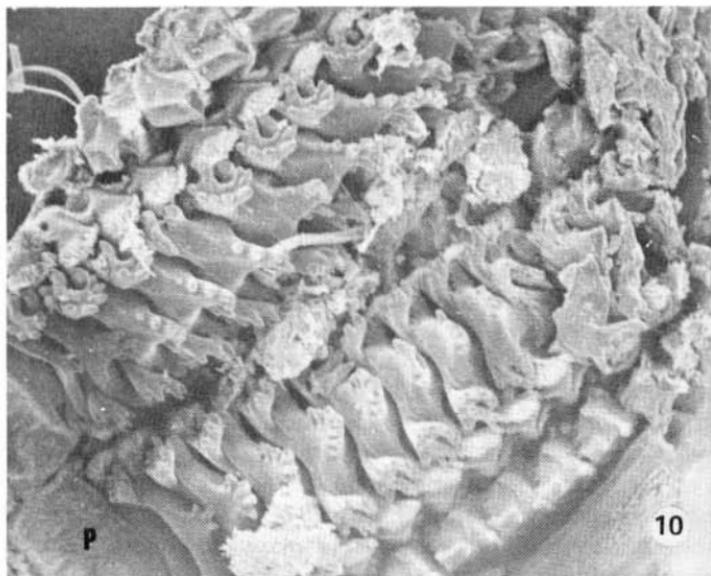


Fig. 10. Micrografía electrónica panorámica de la superficie epitelial de la zona dilatada del proventrículo. P: placa. 80x.

Fig. 11. Micrografía electrónica de una unidad epitelial del proventrículo de *Gryllus* sp. zp: zona piramidal. 120x.

ultraestructural del epitelio digestivo de estas zonas, en los diferentes géneros, tiene su justificación en la diversidad de las dietas de estos animales (Roonwal, 1953; Williams, 1954; Gangwere, 1958; Dadd, 1963; Uvarov, 1966), ya que los nutrimentos presentan diferente forma, peso, contenido de agua y otras sustancias en una misma unidad de volumen.

En la zona posterior del tracto digestivo (ileum, colon y saco rectal), el patrón ultraestructural es muy semejante en los Subórdenes Ensífera y Caelífera, (Malavasi, 1980). La semejanza en la estructura fina puede deberse a que los nutrimentos que aquí llegan han sido homogeneizados por la acción mecánica y enzimática propia de las zonas anteriores del sistema digestivo.

A nivel del ingluvio la disposición longitudinal y transversal de los pliegues epiteliales indica que además de los procesos digestivos (Evans & Payne, 1964), se almacena alimento, ya que el epitelio puede extenderse como un fuelle. Es posible que en esta zona se almacenen grandes cantidades de nutrimentos, permitiendo una acción enzimática más prolongada. La presencia de un ingluvio con gran capacidad de distensión representa un factor importante para la supervivencia de estos animales, ya que les permite ingerir grandes cantidades de alimento en tiempos muy cortos cuando se encuentran en presencia de las plantas predilectas (Dadd, 1963). Los alimentos almacenados en este ventrículo luego son homogeneizados lentamente por el proventrículo.

Las placas de la zona ventral del ingluvio deben contribuir al movimiento de la comida hacia la zona posterior del tracto digestivo, ya que todas las proyecciones están orientadas en este sentido. Las placas que se encuentran a nivel de faringe y esófago forman en conjunto una superficie continua de transporte del alimento hacia la parte posterior. La disposición de las placas de la zona dorsal del ingluvio debe favorecer el movimiento del alimento hacia la parte ventral, ya que estas placas se encuentran dispersas a 90 grados con respecto a las ventrales.

La disposición de las placas observadas en *Gryllus* sp. es la misma presente en varios géneros de los subórdenes Caelífera y Ensífera (Malavasi, 1980).

El proventrículo es la zona con la ultraestructura más compleja y llena de detalles. Las diferentes subunidades en *Gryllus* sp., tanto en la zona angosta como en la ancha deben contribuir muy eficientemente al transporte de los alimentos, ya que se encuentran orientados hacia el intestino, y representan superficies anchas de empuje. La estructura fina del proventrículo es completamente diferente a la observada en otros géneros del suborden Ensífera, (Malavasi, 1980), lo que concuerda con lo expresado por Uvarov (1966), al afirmar que la armadura del proventrículo es variable, aunque no indica a qué nivel taxonómico se hacen patentes estas diferencias. Nosotros sugerimos que, dada la riqueza en los detalles ultraestructurales del proventrículo y la facilidad para el manejo y observación de esta zona, sea ésta la indicada para el estudio taxonómico relacionado con la clasificación de las especies de un mismo género. Malavasi (1980) observó a nivel ultraestructural la presencia de válvulas cardíacas en el suborden Caelífera, estos resultados confirman los descritos por Uvarov (1966) y Blackith y Blackith (1966). En *G. assimilis* y en otros géneros del suborden Ensífera no se observaron dichas válvulas; es posible que la función desempeñada por las válvulas cardíacas en el suborden Caelífera sea cumplida por las complejas estructuras del proventrículo en los géneros del suborden Ensífera.

La ultraestructura de las placas observadas en la zona anterior de la parte angosta del proventrículo vuelve a presentarse al formarse la primera subunidad de la zona dilatada de éste, lo que respalda el hecho de que esta zona angosta forma

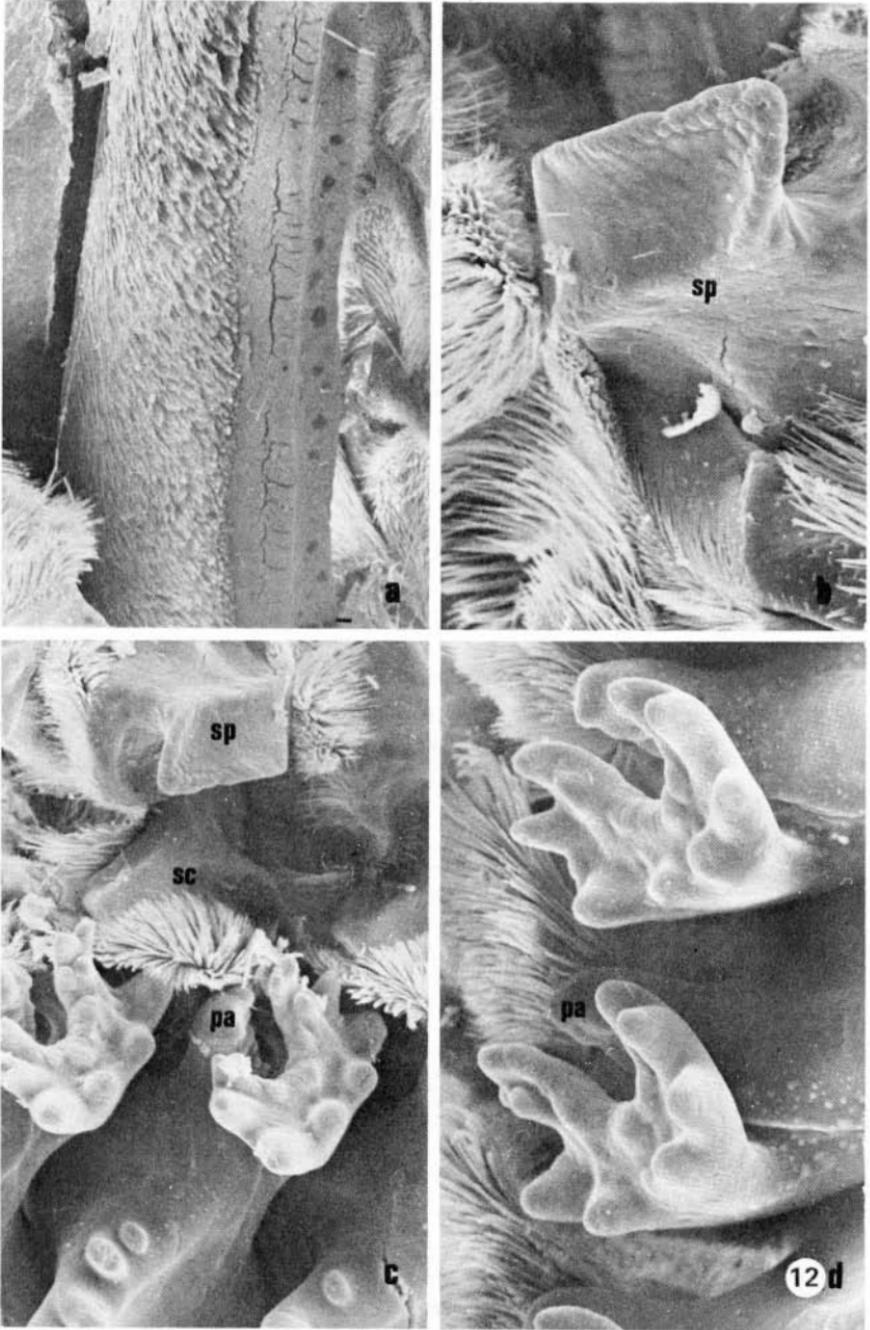


Fig.12(a-d) Micrografías electrónicas de las subunidades del proventriculo de *Gryllus* sp. sp: subunidad piramidal; sc: subunidad cónica; pa: proyección arqueada. a-c: 300x; b-d: 400x.

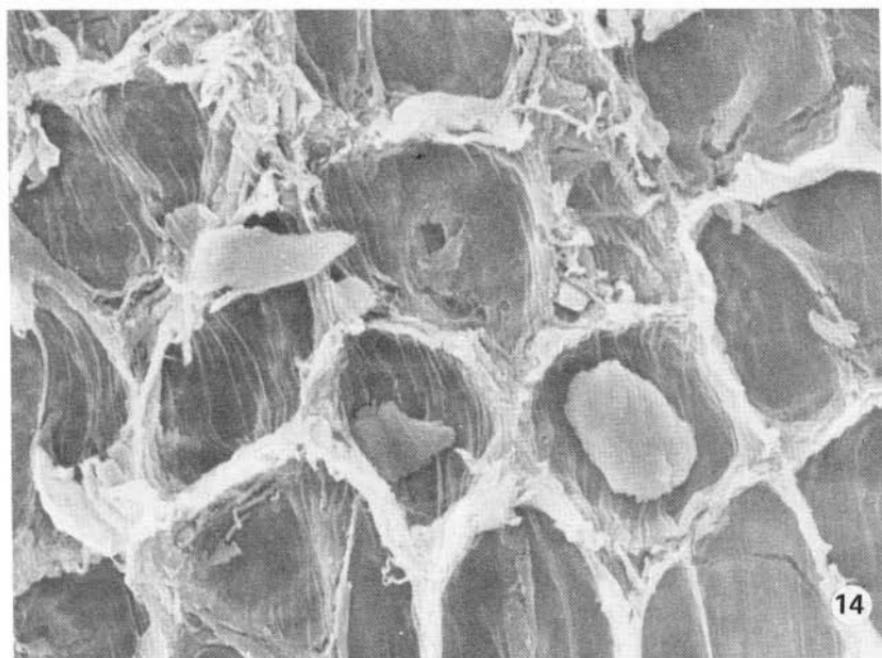
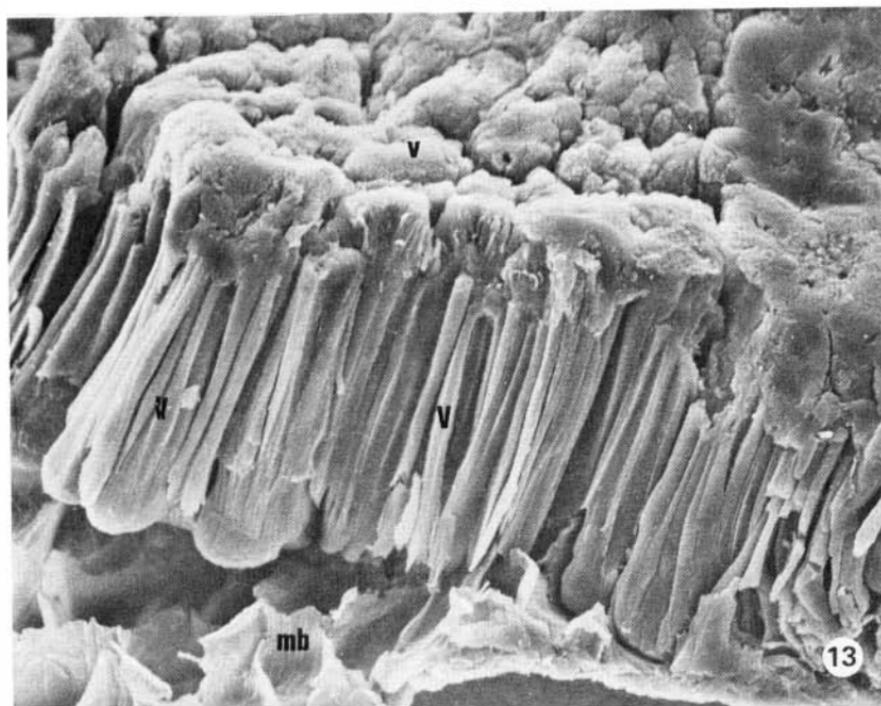


Fig. 13. Micrografía electrónica del epitelio digestivo del estómago de *Gryllus* sp. V: vellosidad mayor; v: vellosidad menor; mb: membrana basal. 600x.

Fig. 14. Micrografía electrónica de la membrana basal estomacal de *Gryllus* sp. 700x.

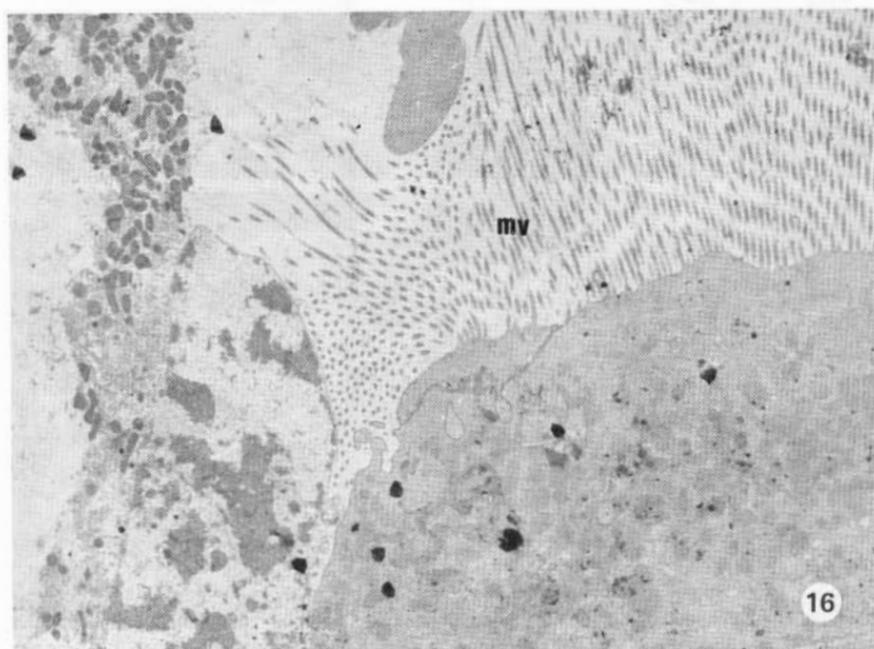
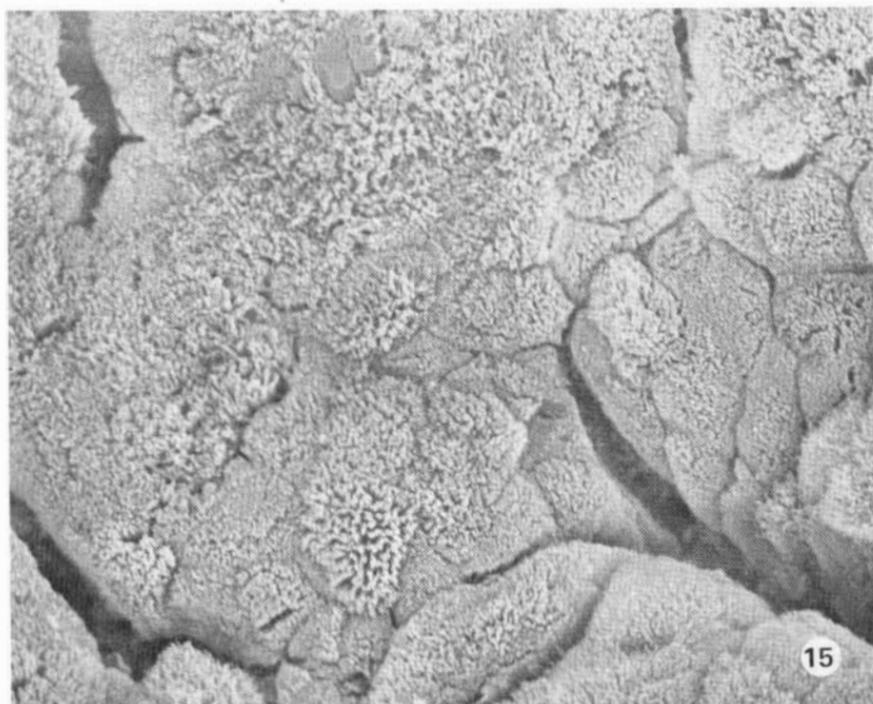


Fig. 15. Micrografía electrónica de las vellosidades epiteliales menores estomacales de *Gryllus* sp. 1.200x.

Fig. 16. Micrografía electrónica de transmisión del epitelio digestivo estomacal de *Gryllus* sp. mv: microvellosidades. 5000x.

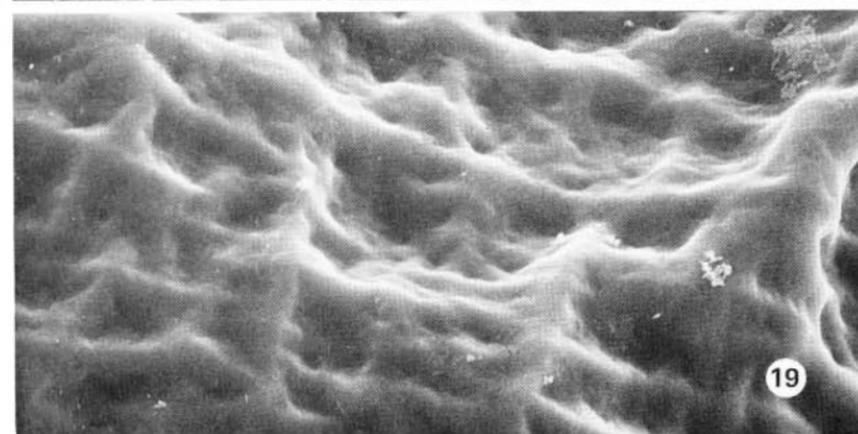
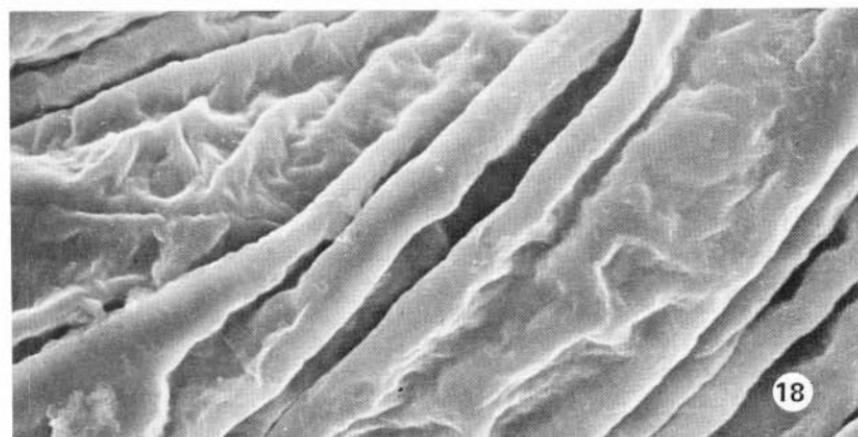
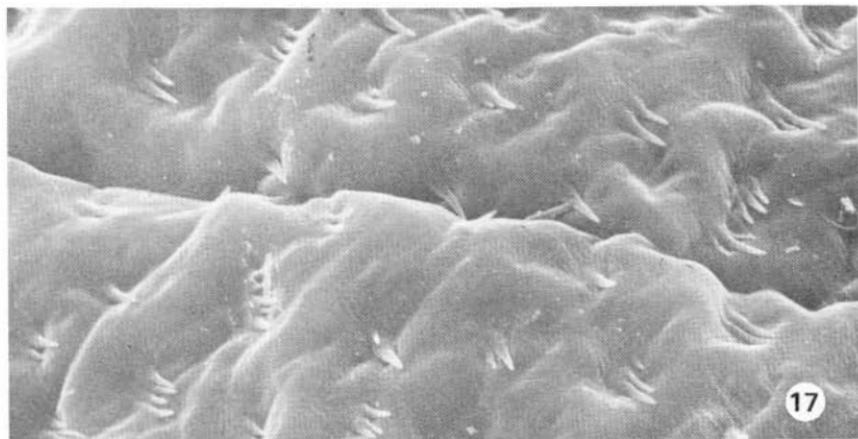


Fig. 17. Micrografía electrónica del epitelio del intestino delgado de *Gryllus* sp. 1.000x.

Fig. 18. Micrografía electrónica del epitelio digestivo del intestino grueso de *Gryllus* sp. 1.000x.

Fig. 19. Micrografía electrónica del epitelio del saco rectal de *Gryllus* sp. 1.000x.

parte del proventrículo. Las placas de la zona anterior del proventrículo de *Gryllus* sp. presentan el mismo patrón observado en *Stilpnochlora* e *Idiarthron*, Malavasi (1980) géneros pertenecientes a la superfamilia Tettigonioidea. Este hecho, junto con los detalles macroscópicos de presentar un proventrículo bien desarrollado, dos cecas gástricas y los tubos de Malpighi entrando en grupos al tracto digestivo (Wille & Fuentes, 1980), apoya la clasificación que une la super-familia Tettigonioidea y la Grylloidea en el suborden Ensífera. El hecho de que las diferentes subunidades del proventrículo de *Gryllus* sp. presenten una morfología muy diferente y algunas estén dispuestas en forma tal que al contraerse el tracto calcen en invaginaciones de otras, explica que en esta zona se mezclan, muelen y homogenizan los alimentos, preparándolos para los procesos digestivos que se llevan a cabo en el estómago.

La mayor parte de las enzimas digestivas son liberadas por el epitelio del estómago y ciegos gástricos en Orthoptera (Nenyukov & Parfent'ev, 1929; Woodruff, 1933; Hodge, 1936, 1939; Beams & Anderson, 1957; Treherne, 1958; Khan, 1963a, b, 1964; Evans & Payne, 1964; Henrich & Zebe, 1973) de tal manera que el principal proceso de la digestión y de la reabsorción de las sustancias se lleva a cabo en el estómago y ciegos gástricos; nuestra investigación concuerda con las de estos autores, ya que a nivel ultraestructural las microvellosidades fueron observadas en el epitelio del estómago y ciegos, y no en el intestino. En el caso de los mamíferos las microvellosidades, que aumentan la superficie de reabsorción se localizan en el epitelio del intestino delgado, que es la superficie absorbente más importante en estos animales (Rhodin, 1974).

Los intestinos y el saco rectal en *Gryllus* sp. presentan un epitelio muy uniforme, al igual que en los otros géneros del Orden Orthoptera. El hecho que la ultraestructura sea muy uniforme y el epitelio plegado, se debe a que a este nivel se reabsorben pocas sustancias (Uvarov, 1966), a excepción del agua y de algunos iones, lo que se lleva a cabo fundamentalmente por las papilas del saco rectal (Baccetti, 1960, 1962; Phillips, 1964 a, b; Stobbart, 1968; Berridge, 1980; Balshin & Phillips, 1971). La descripción macroscópica de la disposición de los pliegues a lo largo del tracto digestivo hecha por Uvarov (1966), coincide con nuestras observaciones. La microscopía electrónica de barrido permitió obtener una información más detallada de la constitución y límites de cada zona del tracto digestivo. Una mayor riqueza en detalles ultraestructurales y una mayor claridad sobre la funcionalidad de las células del tracto gastro-intestinal podrá obtenerse con un estudio de microscopía electrónica de transmisión de las diferentes zonas del sistema digestivo.

AGRADECIMIENTOS

Esta investigación fue realizada 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 financiada por la Vicerrectoría de Investigación de la Universidad de Costa Rica. Deseamos dejar constancia de agradecimiento a los señores Osamu Fuse y Rodolfo Bolaños por el consejo técnico recibido en el desarrollo de esta investigación.

RESUMEN

Se hace una descripción de la ultraestructura mediante la utilización de microscopía electrónica de barrido de la faringe, esófago, ingluvio, proventrículo,

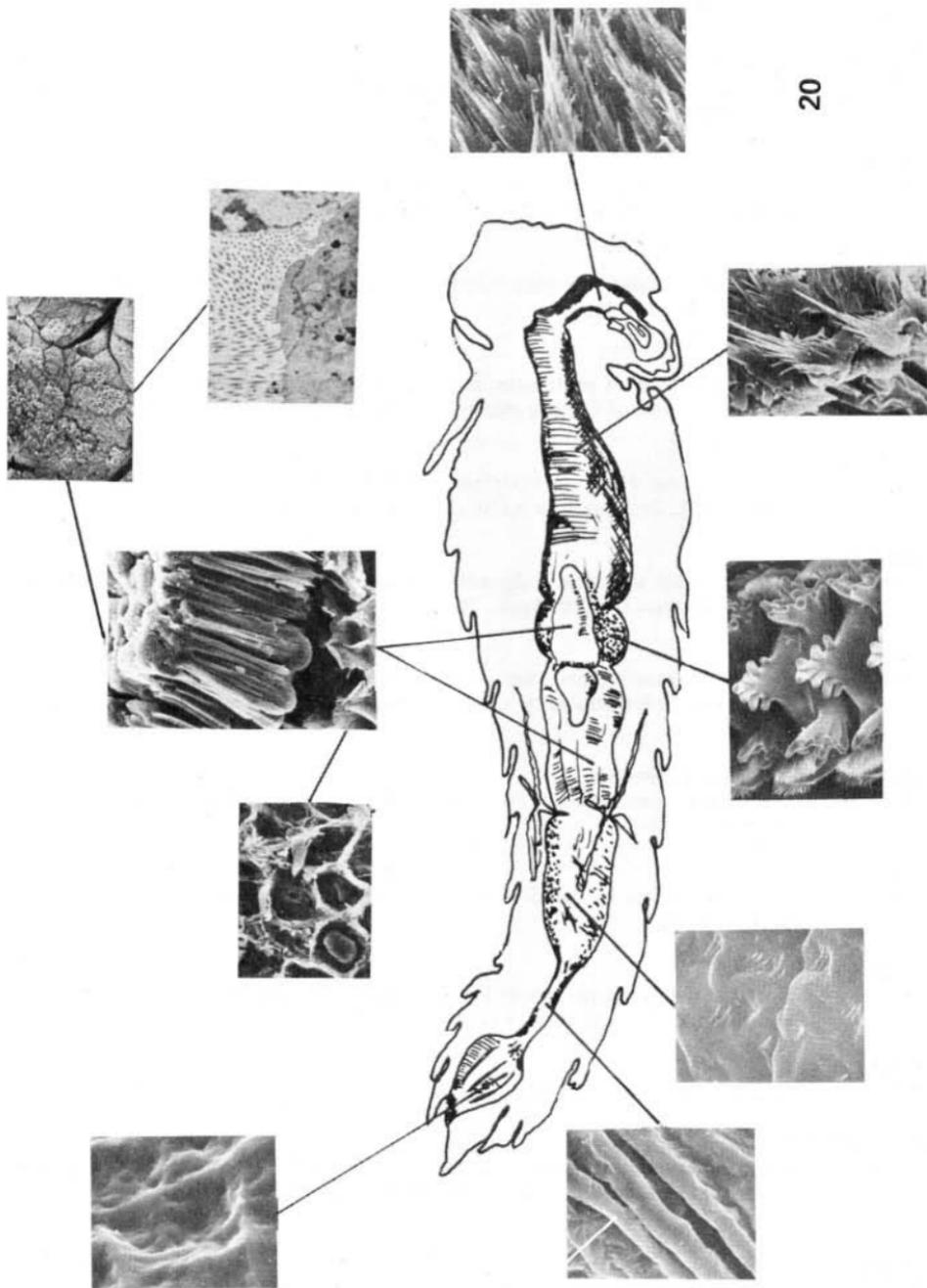
ciegos gástricos, estómago, intestino delgado, intestino grueso y saco rectal de *Gryllus* sp. La estructura fina del epitelio digestivo estudiada varía en las diferentes zonas del tracto digestivo. La faringe y el esófago presentan un epitelio constituido por placas que se traslapan y que contienen diferentes proyecciones en forma de espinas. El ingluvio posee una gran cantidad de pliegues transversales y longitudinales y se encuentra tapizado por el mismo tipo de placas observadas en la faringe y en el esófago.

La estructura fina de mayor complejidad se observó en el proventrículo; éste presenta un epitelio muy accidentado en el cual se distinguen cuatro tipos diferentes de subunidades que juntas originan las unidades características de este género.

La estructura fina del epitelio a nivel de estómago y de ciegos gástricos es muy homogénea, tiene forma de un terciopelo debido a los millones de vellosidades que tapizan la totalidad de esta zona del tracto.

REFERENCIAS

- Baccetti, B.**
1960. Ricerche sull' ultrastruttura dell' intestino degli insetti. I. L' ileo di un ortottero adulto. *Redia*, 45: 263-278.
- Baccetti, B.**
1962. Ricerche sull' ultrastruttura dell' intestino degli insetti. IV. Le papile rettali di un ortottero adulto. *Redia*, 47: 15-38.
- 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.
- Berridge, M.J.**
1970. An ultrastructural analysis of intestinal absorption. p. 135-151. *In: Insect Ultrastructure*, Ed. by A.C. Neville. Symp. Roy Entomol. Soc. London, 5 Oxford-Edinburgo. Blackwell Sci. Publ.
- Blackith, R.E., & Ruth Blackith**
1966. The anatomy and physiology of the morabine grasshoppers. I. Digestive and reproductive systems. *Australian J.*, 1(2): 141-151.
- Dadd, R.H.**
1963. Feeding behaviour and nutrition in grasshoppers and locust. *Advan. Insect. Physiol.*, 1:47-109.
- DeSaussure, H., & L. Zehntner**
1893-1899. *Biología Centrali America. Insecta. Orthoptera.* I. 432p.
- 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.



20

Gangwere, S.K.

1958. Feeding mechanism, feeding habits, and food selection in Orthoptera. Dissertation Abstr., 18(4): 1540-1541.

Henrich, D., & E. Zebe

1973. On the fine structure of the midgut cells of *Locusta migratoria* in different stages of digestion. Cytobiol., 7(3): 315-326.

Hodge, C.

1936. The anatomy and histology of the alimentary tract of the grasshopper, *Melanoplus differentialis* T.J. Morph., 59: 423-437.

Hodge, C.

1939. The anatomy and histology of the alimentary tract of *Locusta migratoria*. J. Morph., 64: 375-400.

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 moulting. Current Sci. (India), 32(4): 169.

Khan, M.A.

1964. Studies on the secretion of digestive enzymes in *Locusta migratoria* L. II. Invertase activity. Entomol. Exptl. Appl., 7(2): 125-130.

Malavasi, Jollyanna

1980. Estudio ultraestructural del tracto digestivo de *Taeniopoda*, *Schistocerca*, *Idiarthron*, *Stilpnochloa* y *Gryllus* (Orden Saltatoria) en Costa Rica. Tesis de grado.

Nenyukov, D.V., & I.A. Parfent'ev

1929. Digestive process and structure of intestine in the migratory locust. Pl. prot. Leningr., 6: 21-37.

Phillips, J.E.

- 1964a. Rectal absorption in the desert locust. *Schistocerca gregaria*. J. Exptl. Biol., 41(1): 15-38.

Phillips, J.E.

- 1964b. Rectal absorption in the desert locust, *Schistocerca gregaria* II. Sodium, potassium and chloride. J. Exptl. Biol., 4 (1): 31-67.

Rhodin, J.A.G.

1974. Histology. Oxford University Press. 803 p.

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(1): 44-58.

Stobbart, R.H.

1968. Ion movements and water transport in the rectum of the locust *Schistocerca gregaria*. J. Insect Physiol., 14(2): 269-275.

Treherne, J.E.

1958. The absorption of glucose from the alimentary canal of the locust *Schistocerca gregaria* (Forsk.). J. Exptl. Biol., 35(2): 297-306.

Uvarov, B.

1966. Grasshoppers and locust. A handbook of general Acridology. I. Cambridge, 481p.

Wille, A., & G. Fuentes

1970. Introducción al estudio de la taxonomía de los insectos (excepto Endopterygota). Publicaciones Universidad de Costa Rica. Serie Agronomía #15. 56p.

Williams, L.H.

1954. The feeding habits and food preference of Acrididae and the factors which determine them. Trans. Roy. Entom. Soc. London, 105(8): 423-454.

Woodruff, B.H.

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