

Anatómiai , szövettani és hisztokémiai
vizsgálatok Orthopterák bélcsatornáján

Fischer Ernő

1964



Diss. B 146



T a r t a l o m

Bevezetés.....	2.
Vizsgálati anyag és módszerek.....	3.
Az Orthopterák szájszervei.....	7.
Az Orthopterák nyálmirigyei.....	17.
Az Orthopterák bélcsatornájának anatómiája és szövettana.	
Előbél.....	19.
Középbél.....	30.
Utóbél.....	39.
Malpighi-edények.....	48.
A bélcsatorna hossza.....	53.
Az Orthopterák bélcsatornájának beidegzése.....	58.
Az Orthopterák bélcsatornájának jellemzői és típusai.....	71.
Az Orthopterák bélcsatornájának secretios tevékenysége....	77.
Az Orthopterák bélcsatornájának resorptios tevékenysége...	82.
Az Orthopterák Malpighi-edényeinek funkciója.....	91.
Az Orthopterák bélcsatornájának és Malpighi-edényeinek eredete.....	94.
Összefoglalás.....	98.
Irodalom....	101.

B e v e z e t é s

Az 1962-ben megírt szakdolgozatomban, melynek címe "Az Orthopterák emésztőszerveinek összehasonlító anatómiája és szövettana" volt, összefoglaltam 4 pontban az Orthoptera-bél anatómiájának és fiziológiájának legtitiztatatlanabb kérdéseit.

1/ A bélcsatorna resorptios tevékenységének helye, mechanizmusa és tényezői.

2/ A Malpighi-edények eredete és az emésztési illetőleg resorptios folyamatokban játszott szerepe.

3/ A bélcsatorna beidegzésének finomabb szerkezete.

4/ A bél peristalticus, secretios és resorpciós működésének idegi illetve humorális szabályozása.

A szakdolgozat megírása óta eltelt időben amellet, hogy az összehasonlító anatómiai és szövettani vizsgálatokat több fajra kiterjesztettem és újabb korszerű irodalmi adatokat dolgoztam fel, főleg hisztokémiai jellegű kutatási módszerekkel próbáltam a felmerült kérdések megoldásához adatokat szolgáltatni. A bél szénhidrát resorptiójának a helyét a glikogén és a savanyu foszfataz tartalmának, a Malpighi-edények eredetének és a bél secretios tevékenységének kérdését a DNS és RNS lokalizációjának, a humorális szabályozás kérdését pedig a stomatogastricus ducok neurosecretios aktivitásának vizsgálatával igyekeztem megközelíteni.

A fenti témából 3 tudományos közleményem jelent meg /Fischer 1962, 1963a, 1963b/ egy pedig sajtó alatt van /Fischer, 1964/.

Vizsgálati anyag és módszerek

A különböző rendszerezők más és más értelemben használják az Orthoptera szót, mint rendszertani fogalmat. Munkámban a Dudich-féle rendszerből indultam ki, amely az Orthopterek rendjét a következőképpen tagolja:

1.alrend Blattidea

2.alrend Mantidea

3.alrend Phasmidea

4.alrend Saltatoria

a/ család Acrididae

b/ család Locustidae

c/ család Achetidae

A felsorolt alrendek és családok legalább egy vagy több fajának emésztőszerveit tanulmányoztam. A vizsgált fajok a következők:

Blattidea

1. *Bletta orientalis*
2. *Phyllodromia germanica*

Mantidea

3. *Mantis religiosa*

Phasmidea

4. *Dixippus morosus*

Acrididae

5. *Oedipoda coerulescens*
6. *Stenobothrus lineatus*
7. *Acrida hungarica*
8. *Gomphocerippus* sp.
9. *Calliptamus italicus*

Locustidae

10. *Decticus verrucivorus*
11. *Platycelis affinis*
12. *Phaneroptera falcata*
13. *Tettigonia viridissima*
14. *Saga pedo*
15. *Pholidoptera* sp.

Achetidae

16. *Gryllus campestris*
17. *Acheta desertus*
18. *Gryllotalpa gryllotalpa*
19. *Myrmecophila acervorum*

A fentiekén kívül számos fajról irodalmi adatok állnak rendelkezésemre.

Az állatok megölésére edetéttert használtam. Az anatómiai vizsgálatokat részben rovar Ringerbe helyezett, részben pedig 4%-os formalinban rögzített bélcsatornákon végeztem el binokuláris sztereo-mikroszkóp segítségével. A Ringer oldatot G.Mothes /1960/ leírása alapján készítettem el.

A Ringerben a bélcsatorna és a Malpighi-edények perisztaltikáját is megfigyeltem.

A szövettani vizsgálatokhoz metszetsorozatokat készítettem. Rögzítésre 10%-os formalint Buin, Susa, Helly és Maximov-féle keveréket használtam. A parafinba, illetőleg Péterfi módszere alapján beágyazott bél-részekből 5-8 mikron vastag metszeteket készítettem. Az elő- és utóbél belsejét borító kitinintima a proventriculus kivételével nem olyan kemény,

hogy a metszést akadályozta volna. A proventriculust diaphanolban /~~kl~~óródioxiecsav/ puhítottam.

Festésre a G. Haug /1952/ által is jónak tartott Delafield-féle hematoxin - eozin vált be a legjobban. A többi hematoxin oldat úgy tulfesti a készítményeket, elsősorban a középbél és a coecumok hámsejtjeit, hogy azok differenciálás után sem adnak tiszta, éles képet. A timsós kármin - pikrinsav festés a finomabb részletek feltüntetésére nem alkalmas. Részletekben gazdag képet adott a Heidenhain-féle vashematoxin.

A stomatogastricus idegrendszer egyes elemeinek festésére az Ehlich-Schabadasch féle supravitalis metilénkék festést alkalmaztam. Az eredmények jobbnak bizonyultak, ha a festéket az elbódított állat testüregébe fecskendeztem, és csak néhány perc múlva kezdtem el a bél kipreparálását. A stomatogastricus idegrendszer ducait a neurosecretió tanulmányozása céljából Bonin-fixálás után a Gömöri-féle krómhematoxin-floxin módszerrel festettem.

A begy és a középbél 10%-os formalinban kifeszítve rögzített totálpreparátumainak ezüstnitrátos impregnációjával is próbálkoztam, azonban az idegrostok és végződéseik impregnációja eddig nem sikerült.

Egyes kérdések megoldása érdekében hisztokémiai módszerekhez folyamodtam.

A DNS és RNS együttes kimutatására Taft-féle metilzöld-pironin festést alkalmaztam. A DNS lokalizációját a metilzöld festésen kívül Feulgen reakcióval vizsgáltam. A Schirf reagens Lille leírása alapján készült.

A pironin specifikitását ribonukleázzal emésztett kontroll-metszeteken ellenőriztem. A ribonukleáz oldatot Brachet módszere alapján szarvasharha pancreasból készítettem.

A glikogént PAS-reakcióval, Best-kármin festéssel és amilázzal emésztett kontroll metszetek segítségével mutattam ki. A bélcsatorna és a Malpighi-edények hámsejtjeiben talált glikogén rögöcskének az "Alcohol flucht" következtében létrejött lokalizáció eltolódását jelentéktelennek tartom.

A nukleinsavak és a glikogén kimutatását Carnoy-keverékben fixált bélcsatornákon végeztem el.

A savanyu foszfataz kimutatására a Gömöri-módszert és Vadász /1963/ nem stabilizált diazómiumsós módszerét alkalmaztam. Az utóbbi kimutatást 12 óráig 4%-os hideg, neutrális formalinban rögzített 10-15 mikron vastag fogyasztott metszeteken végeztem el. A metszeteket 5 pH-n 15-45 percig inkubáltam.

Az Orthopterák szájszervei

Az Orthopteráknak tipikus rágó szájszervük van. Három részből áll: mandibula, maxilla, és labium.

A mandibula zömök, kemény kitinnel borított szerv. Medián felszine két eltérő funkciójú részre, az élre /incisor area/, és a rágófelszínre /molar area/ tagolódik. A moláris zóna fölött kitinszőrök sora található, máshol a felület általában sima. A fej vázához az anterior és posterior articulatio segítségével kapcsolódik. E két ízület révén a jobb és bal rágó distalis része a median siktól távolodhat és közeledhet az ízületi tengelyen való elfordulás következtében. Működésük tehát harapófogószerű.

A rágók alakja és mérete szoros kapcsolatban áll a táplálkozási móddal és a táplálék minőségével. A ragadozóknak általában hosszabb, karcsubb rágóik vannak. A rágók alakját jól kifejezi a szélességnek hosszúsághoz viszonyított százalékos értéke. Ez az általam vizsgált fajoknál a következőképpen alakult:

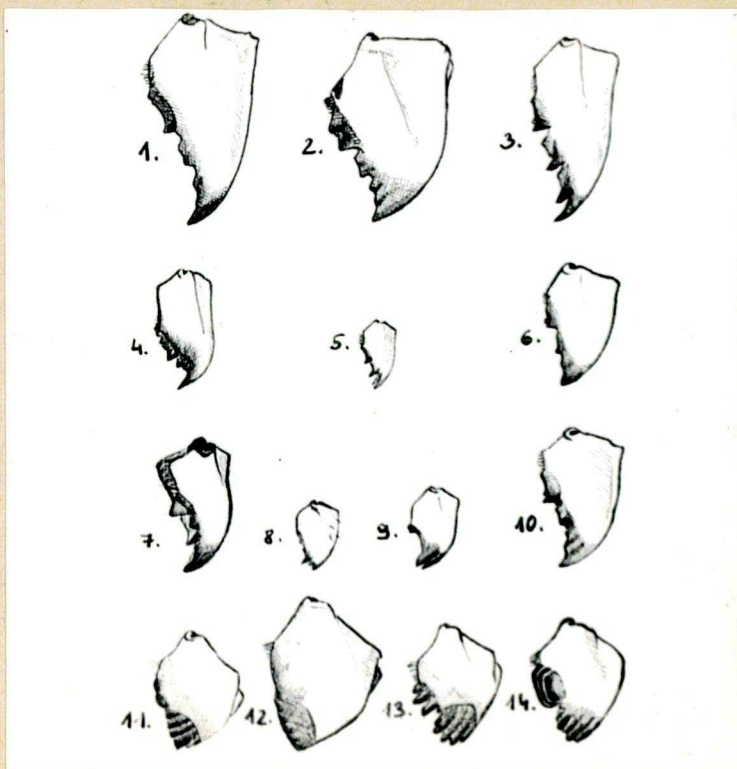
<i>Tettigonia viridissima</i>	48,0 %
<i>Decticus verrucivorus</i>	50,9 "
<i>Saga serrata</i>	53,3 "
<i>Pholidoptera</i> sp.	58,8 "
<i>Gryllotalpa gryllotalpa</i>	58,8 %
<i>Mantis religiosa</i>	60,0 "
<i>Platycelis affinis</i>	62,0 "
<i>Phaneroptera falcata</i>	62,5 "
<i>Blatta orientalis</i>	66,6 "

<i>Gryllus campestris</i>	66,6 %
<i>Stenobothrus lineatus</i>	70,0 "
<i>Oedipoda coerulescens</i>	70,0 "
<i>Acrida hungarica</i>	71,0 "
<i>Gomphocerippus sp.</i>	71,4 "

A felsoroltak alapján megállapítható, hogy a teljesen vagy túlnyomórészt ragadozó táplálkozási fajoknál a megadott érték általában 60 % alatt van. Érdekes, hogy a rangsorban nem az abszolút ragadozó *Mantis religiosa* vagy a *Saga serrata* vezet, hanem a növényi táplálékot is fogyasztó *Tettigonia viridissima* és a *Decticus verrucivorus*. /A *D. verrucivorus*-ról Nagy Barnabás kísérletei során megállapította, hogy egyharmadrész növényi és kétharmadrész állati eredetű táplálékot fogyaszt./ Ennek oka abban rejlik, hogy az utóbbiak áldozataik megnagradására a hosszú, karcsu, hegyes rágójukat használják, míg az előbbieket rágóikkal csak a lábakkal fogvatartott áldozataikat darabolják fel.

A 60 és 70 %-os érték között általában a vegyes táplálkozási fajokat találjuk, míg a kimondottan phytophág Acrididaeak rágóinak szélessége a hosszúság 70 %-át is gyakran meghaladja. Jellemző különbség van a phyto- és sarcophag Orthopterák széttárt rágóinak nyílásszöge között is. A ragadozó Tettigonidaeak, Saginaek, Decticiidaeak és Raphidophoridaek rágóinak nyílásszöge 90° körül van, míg a növényevő fajoknál jóval kisebb. /M.Beier./

Néhány szerző /pl.: A.Stenger/ a rágó hosszúságát a fej hosszúságának arányában is kifejezi a ragadozó vagy növényevő jelleg igazolására. A.Stenger(1944) megállapítja, hogy



1. ábra. Néhány Orthoptera faj rágója.

1. *Decticus verrucivorus*
2. *Gryllus campestris*
3. *Tettigonia viridissima*
4. *Saga pedo*
5. *Phaneroptera falcata*
6. *Platycelis affinis*
7. *Gryllotalpa gryllotalpa*
8. *Blatta orientalis*
9. *Mantis religiosa*
10. *Pholidoptera* sp.
11. *Stenobothrus lineatus*
12. *Acrida hungarica*
13. *Oedipoda coerulescens*
14. *Gomphocerippus* sp.

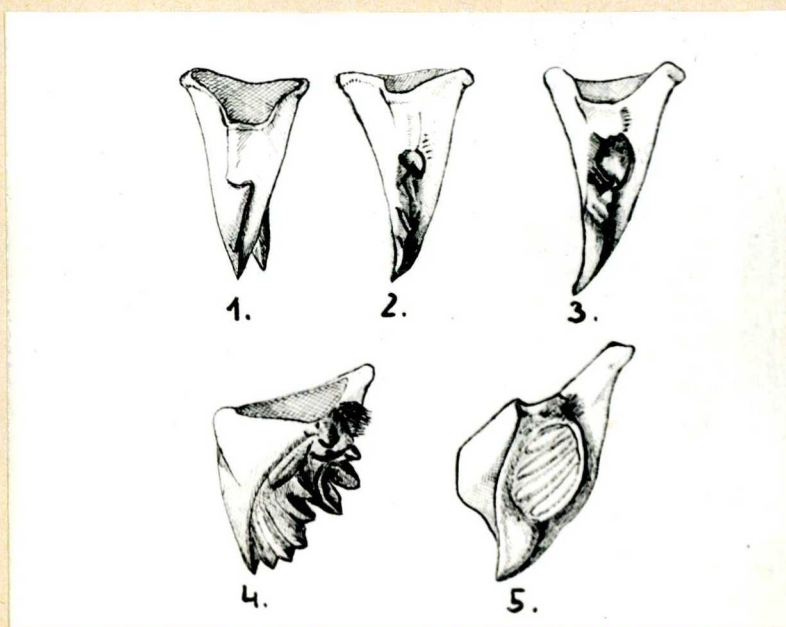
a *Saga serrata* rágója a fejhossz egyharmada, a *Decticus verrucivorus*-nál pedig majdnem a fejhossz fele. Ez az arány azonban nem tekinthető a növényevő vagy ragadozó jelleg bizonyítására alkalmas számnak, mert csak részben függ a táplálék minőségétől, a fej alkata viszont nagymértékben befolyásolhatja értékét és pl. az *Acridánál*, *Sagánál* vagy *Gryllotalpánál* meglehetősen eredményt ad.

Az incisor és molar area mérete, aránya és alkata az egyes fajokra jellemző és a táplálkozásmóddal szoros kapcsolatban van. A *Mantis religiosa* rágójának molaris areáját például csak egy, az incisor areára merőleges kitinléc alkotja. A rágófelület tehát teljesen hiányzik. Az incisor area viszonylag elég hosszú és két kampós fogban végződik. E kampós fogak az áldozat széttépését kiválóan lehetővé teszik.

A *Saga serrata* rágójának molaris areája is kis kiterjedésű, csupán egy kétcsucsu harántlécből áll. Az incisor area enyhén fogazott és kampósan végződik. A *Locusta viridissima*, *Decticus verrucivorus*, *Pholidoptera* és a *Platyce-lis affinis*, tehát a főleg ragadozó, kisebbrészt növényi táplálékot fogyasztó szöcskefajok rágója azonos típusú. Ezeknél a molaris area négycsucsu rágófelszint képez. Az incisor area sima vagy gyengén fogazott él, amely enyhén kampósan végződik.

A *Phaneroptera falcata* túlnyomórészt növényi táplálékot fogyasztó szöcske. Ennek megfelelően rágója molaris részének viszonylagos felülete tovább nő. A ragadozó jelleg az incisor részen is eltűnik. A sima vagy gyengén fogazott kampós él helyett itt erősebben fogazott peremet találunk.

A legtipikusabb széles molaris rágófelülettel rendel-



2. ábra. Az Orthopterák rágóinak típusai.

Ragadozó:

1. *Mantis religiosa*
2. *Saga pedo*
3. *Decticus verrucivorus*

Növényevő:

4. *Oedipoda coerulescens*
5. *Acrida hungarica*

Az 1. és 2. faj rágója az áldozat széttépésére,
a 3. az áldozat megragadására szolgál.

A 4. faj rágója levélevő, az 5. füevő típusu
/ Isely, 1944. /.

kező phytophag rágótípust az Acridoidaeknél figyelhetjük meg. Mint azonban Isely /1944/ megállapítja, a levélevő és füevő fajok rágója jellegzetes különbséget mutat. Így a levélevő Catantopinaeknél az él és molaris rágófelület is erősen fogazott. A füevő Acrididaek rágójának moláris felszíne széles, redős, incisor aerája viszont sima élű. Ezek szerint az általam vizsgált fajok közül az *Acrida hungaricának* tipikus füevő rágója van, míg az *Oedipoda* rágója a levélevő típusba sorolható.

A *Gryllus campestris*, *Gryllotalpa gryllotalpa* és *Blatta orientalis* rágói a növényevő és ragadozó típus közti átmenetnek felelnek meg és leginkább a vegyes táplálkozású szöcskék rágójára emlékeztetnek. A *Gryllotalpa gryllotalpa*-nál kissé inkább a ragadozó, a másik két fajnál pedig inkább a növényevő sajátosságok kerülnek előtérbe, és ez a táplálék minőségével összhangban áll.

A rágókat a hatalmas *musculus adductor mandibulae* zárják. Ezek mindig két elkülönült részből állnak. Az egyik nyaláb a vertexen, occiputon és postocciputon, a másik rostjai pedig a genan és a postgenan erednek. A *Tettigoniidáknál* még egy harmadik kis izomköteg is elkülönül. Az adductor 2 része általában egyformán erős, a *Gryllidáknál* és *Gryllotalpidáknál* viszont a 2. köteg jelentősen megnövekszik és eredési felszíne a vertex oldalára is kiterjed. /M.Beier/

Az adductorok antagonistái a jóval kisebb abductorok. A rágó izmai beidegzésüket a garat alattiduc első /mandibuláris/ részéből nyerik.

A maxilla törésze a cardóból és stipesből áll. A stipesről a lacinia /lobus internus/, a galea /lobus externus/ és

a palpus maxillaris ered. A lacinia rendszerint kemény kitinű és három fogban végződik. A galeae viszont szélesebb lekerekített rész. A palpus maxillaris 5 izü, érzékszervekkel sűrűn ellátott tapogató. Egyes fajoknál pl. a Dolichopodáknál az utolsó izérol egy rész lefűződik és a tapogató így 6 izűnek látszik. /M.Beier/. Az állkapcsok a ragadozóknál hosszabbak és karcsubbak, mint a növényevőknél.

Izmaik Albrecht szerint a Locusta migratoriánál a következők:

promotor cardo
adductor "
adductor stipes
cranial flexor laciniae
stipital " "
flexor galeae
levator palpus maxillaris
depressor " "
palpus maxillaris izmai

S.Pringle a Periplaneta americana palpus maxillarisának izmait részletesen leírja. Ezek a következők:

levator palpus maxillaris
depressor " "
2. iz retractora
3. iz "
4. iz flexora
5. iz "

A felsorolt izmok idegeiket a suboesophagealis ganglion maxillaris ducából kapják.

A labium a jobb és bal 2. maxilla összenövése révén kialakult szájszerv. Tőrésze a submentumból és mentumból áll.

Függelékei a glossa, paraglossa, és a palpus labialis. Az Acrididáknál a glossák egészen kicsik, redukáltak, vagy teljesen hiányzanak, a paraglossák viszont szélesek, lebenyszerűek. A többi Orthopteránál általában a glossák fejlettebbek, a paraglossák viszont keskenyebbek. A palpus labialis rendszeren három izból áll. A Strenger szerint a Saga serratanál 4 izű. Az 1. izről a benne lévő izmok eredése alapján megállapítja, hogy nem a mentumnak egy levált része, hanem valódi iz. A 2. és 3. iz viszont egymáshoz viszonyítva nem mozgatható e fajnál.

A labium izmai a *Locusta migratoria*-nál /Albrecht/ a következők:

proximal retractor labrae
distal " "
flexor paraglossae
salivarium izmai /3 pár/
levator palpus labialis
depressor palpus labialis
palpus labialis izmai

A *Periplaneta americana* palpus labialisának izmai /S.Pringle/:

levator palpus labialis
depressor " "
2. iz retractora
3. iz promotora
3. iz flexora

A labium motoricus és sensoricus idegei a suboesophagealis ganglion labialis dúcából erednek.

A szájszervek Albrecht által leírt *Locusta migratoria* izmait az *Oedipoda caerulescens*-nél azonos számban és felépí-

tésben megtaláltam.

Érdekes, hogy egyes földben élő Ensiferáknál, melyeknél a szájszervek a földmunkában jelentős szerepet játszanak, különösen a rágók rendkívül hosszúak és fejlettek. A rágók megnyulását az ujjélandi *Hemideina* és *Carcinopsis* és a madagaszkári *Spizapterus* fajoknál a többi szájszerv erős megnyulása is követi. /M.Beier/. A mandidula nyulványokat is viselhet. Extremén fejlett szarvszerű mandibulanyulványa van a *Dicranostomus*nak /Dél-Amerika/ és a *Libanasa* fajok himjeinek /Dél-Afrika/. A *Listroscelis atratán* viszont csak a bal mandibulája visel egy befelé görbülő nyulványt.

A szájszervek a táplálék megszerzésében és mechanikai felaprításában játszanak szerepet.

Meg kell még jegyezni, hogy a szájszerveket elől egy széles bőrredő, a labrum fedi be. Alsó része a clypeus. Három pár izma van /Albrecht/:

compressor labrae

anterior retractor labrae

posterior " "

Caudalis végén a lágykitinü epipharynxba megy át, mely a garatban folytatódik.

A labralis ideg a frontalis connectivummal közösen a tritocerebrumból ered.

A szájüreg szervei közül a hyopopharynx érdemel még említést. Lágykitinü nyelvyszerű képződmény, melynek hátsó fala a labiummal egy redőt képez. E redőben található a salivarium, vagy nyáltasak, amely 3 izompár által mozgatható. Magát a hypopharynxot pedig két izompár a hyopopharynx retractora és a szájszöglet retractora /Albrecht/ nyelvyszerűen mozgatja.

A labrum és hyopopharynx a szájüreg páratlan és nem végtag eredetű szervei.

Végül a szájszervekről még meg kell jegyezni, hogy a táplálkozás szempontjából rendkívül fontos vegyi érzékszerveket hordozzák.

Az Orthopterák nyálmirigyei

A nyálmirigyek páros fürtszerű mirigyek, melyek különböző számú és méretű, lazán elrendezett fürtecskéből állnak. Dermális eredetűek. Anatómiai vizsgálatukkal részletesen nem foglalkoztam, s így leírásuknál elsősorban N. Cholodkovsky, A. Lebedeff, M.F. Day és M. Beier által közölt adatokra hivatkozom.

A nyálmirigyek az Orthopterák közül az Acrididák csoportjánál a leggyengébben fejlettek, míg a Blattoideáknál, Mantoideáknál, Locustidáknál és Achetidáknál gyakran hatalmasak, az egész toron végighuzódnak. A mirigyek kivezető csatornácskái a páros nyálcsatornába vezetnek. A két nyálcsatorna egyesülve a közös nyáljáráttal torkollik a labium és hyopopharynx között lévő salivariumba, melyen keresztül váladékukat kiürítik. A két nyálvezeték caudalisan folytatódik és végük reservoirrá szélesedik. A Gryllidáknál a kétoldali candelin vezeték egyesül és így a reservoir páratlan. Az Acrididáknál a nyálvezetők caudális része és a reservoir hiányzik.

A nyálmirigyek szövettani szerkezete a különböző fajoknál meglehetősen egységes. A *Gryllus campestris* és a *Gryllotalpa gryllotalpa* nyálmirigyeinek szövettani szerkezetét vizsgáltam. Felépítésük teljesen egyezik a *Blatta orientalis* és a *Periplaneta americana* nyálmirigyeivel, melyekről A. Lebedeff illetve M.F. Day közölt adatokat.

A lebenykék /acini/ két sejttípusból épülnek fel. A periférikus sejtek kisebbek és központi üregük van, melyből vékony

csatornácska vezet a lebenykék közepén eredő nyálutakba. A centrális sejtek nagyok, citoplazmájukban sok a váladékkal telt vakuolum, ami által a plazma jellegzetesen hálózatos, habos szerkezetűnek látszik. A fiatalabb, kisebb centrális sejtekben még nincsenek secretummal telt vakuolumok.

A nyálutak egyrétegű köb; illetőleg hengerhámmal bélelt csövek.

A. Lebedeff szerint az acinusok periferikus sejtjei enzimeket, a centrális sejtek pedig muciózus váladékot termelnek, sőt a kivezető járatok hámsejtjei is résztvesznek a nyálképzésben amennyiben vizet és vízben oldott sókat választanak el.

F. Day cáfolja A. Lebedeff nézeteit. Szerinte a periferikus sejtek /ductule-containing cells/ és a centrális sejtek /zymogenic cells/ együttesen termelik az amilázt és a muciózus váladékot. A periferikus sejtek által termelt váladék átjut a centrális sejtekbe, ahonnan a nyálutakba kerül.

Kupffernak és Hofernak a nyálmirigyek beidegzésére vonatkozó adatait A. Lebedeff tévesnek tartja. Szerinte a secretiós granulumokat vélték idegvégződésekknek, idegrostokként pedig kötőszöveti rostokat irtak le.

Day és Powning /1949/ metilénkéssel az acinusok bőséges idegellátását tudták kimutatni. A Boeke technikával intercelluláris idegrostokat és a periferikus sejteken idegvégződéseket találtak. Vizsgálataik szerint a nervus recurrens átvágása után a nyálmirigyek mérete csökken és sekretiós tevékenységük megszűnik.

Az Orthopterák bélcsatornájának anatómiája és szövettana

E l ő b é l

/stomodaeum, prointestinum/

Az Orthopterák előbele mindig tekintélyes hosszúságu jól tagolt bélszakasz. Ectodermális eredetű és belsejét többé-kevésbé fejlett kitinintima borítja. Izomzata belső hosszanti és külső gyűrűs rétegből áll. Ezen kívül Visart egy külső hosszanti izomrétegről /Una zona musculi longitudinali externa/ is beszél tévesen.

Részei:

Szájüreg /cavum oris/

Elöl és oldalt a páros szájszervek alul a hypo-, felül az epipharynx határolja, hátul a rá merőleges garatba megy át.

Garat /pharynx/

Izmos falu bélszakasz, mely a szájüreggel együtt a nyelés szerve. Erős gyűrűs izmok által szűkíthető, a tentoriumról és a fej feléről eredő izmok segítségével pedig tágítható. A szájüreg~~et~~ és garatot tágító izmok Albrecht szerint a Locusta migratoriánál a következők:

anterior dilatator cibarium			2 db
dorsal	"	pharynx	3 db
lateral	"	"	2 db
ventral	"	buccal cavity	1 db
"	"	pharynx	3 db
anterior	"	crop	1 db

Nyelőcső /oesophagus/

Hosszu cső, amely az Orthopteráknál mindig a széles beggyé tágul.

Begy /ingluvies/

A nyelőcső és begy belseje lágy dudoros, fogazott, vagy kitinszőrös intimával borított. Az intimán kívül az ectodermális köb-, vagy a vastagabb kitinű helyeken hengerhámsejtek találhatók, melyek a basalis membránon ülnek. Az epithelsejtek pigment szemcséket tartalmazhatnak. A basalis membránon kívül a hosszanti, majd a gyűrűs izmos rétege következik, melyek együttesen jól fejlett muscularis zónát képeznek. A *Blatta orientalis* begyének ezüstnitráttal impregnált készítményein az izomzat harántcsikolatán kívül megfigyelhető a gyűrűs izomzat hálózatos jellege. A vastag gyűrűs izmokról helyenként vékonyabb, néhány miofibrillát tartalmazó rostocskák válnak le, és a szomszédos gyűrűs rosttal olvadnak egybe. A hosszanti izomzatban hasonló szerkezetet nem sikerült megfigyelni. Az izomrostokat sokszor vékony tracheolák hosszan kísérik. Az izomréteget kívülről laza, tracheákkal behálózott kötőszöveti burok fedi.

A begy mérete és alakja változatos. Az *Acrididaek*nél a begy egyszerű tág cső, a nyelőcsőnek tágasabb folytatása. Belsejének szerkezete azonban legalábbis az *Oedipoda caerulescens*nél jelentős tagoltságot ér el. Az orális részben gyűrűs kitinlécek tagolják a felületet. Caudalis irányban ezeket hosszanti, kitindudorokkal ellátott hámvédők sora váltja fel. A középbél felé haladva a gyűrűs izomréteg is jelentős vastagságot ér el. A begy hátsó szakaszának ilyen mértékű fejlettsége bizonyára összefüggésben van a proventriculus hiányával.

A *Blattideák*, *Mantideák*, *Phasmidák* és *Locustidák* begye tágüregű, minden irányban egyenletesen kiöblösödő. A *Grylloidaek*nél az embrionálisan ventrálisan kiöblösödő begy az onto-

genia során 180° -os fordulat következtében kerül a dorsalis oldalra /Ander, 1939/. A fordulat balról jobbra történik ami a Gryllidáknál és főleg a Gryllotalpidáknál az imágó tracheáinak és viscerális idegeinek lefutásából könnyen megállapítható. A begy jobboldala a test bal oldalának tracheáival lesz ellátva és fordítva.

A begy funkciója sokirányú lehet. Az Orthopteráknál a nyállal keveredett táplálék jut a begybe, de a középbeli emésztőnedvei is bejuthatnak ide. Így a begy az emésztésben jelentős szerepet játszik. A Periplanetánál kimutatták, hogy a begyből zsírok és olajok szívódhatnak fel. Ki?

A fentieken kívül szerepe lehet még a levegő tárolásában és vedléskor erősen felfújódva a régi kitinburok felrepszésében.

A begy a mögötte fekvő proventriculushoz legtöbbször széles alappal kapcsolódik. A Gryllotalpa gryllotalpánál és sok más Achetidaenél azonban a begy és rágógyomor között a keskeny collum proventriculi teremti meg a kapcsolatot. A Gryllotalpánál a collum proventriculi belsejében 6 hosszanti sorban rendezetten kitin dudorok figyelhetők meg /Fischer, 1962./

Rágógyomor /proventriculus/

Fejlettsége és funkciója a különböző rovarrendeknél, sőt az Orthopterák rendjén belül is nagyon változatos lehet. Általában fejlett gyűrűs izomzattal és lágy vagy kemény kitin-fogakkal, szőrökkel vagy párnákkal ellátott szerv.

A Blattideák közül H. Eidmann munkája alapján a Blatta orientális proventriculusa a legismertebb. Eidmann megállapította, hogy a proventriculus külsőleg harang alakú szerv,

mely tágabb nyílásával a begy felé tekint. Caudális irányban gyorsan szűkül és a középbél felé a valvula cardiaceban folytatódik, amely külsőleg nem látható.

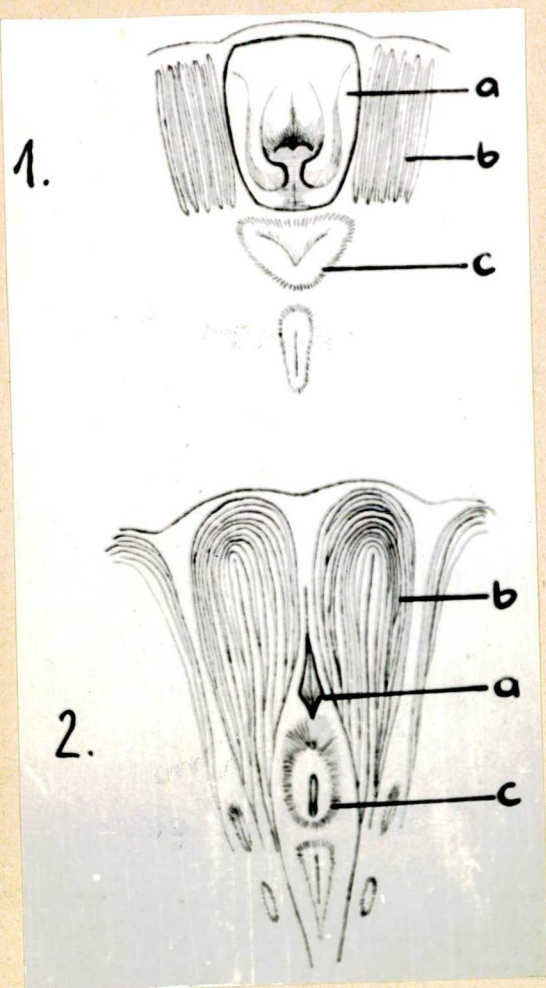
Átmérője ivarérett nőstényeknél 3-3,5 mm alul 0,5 mm. Hossza 2 mm. A himeknél valamivel kisebb. Falának három rétege: a cuticula az epithel és a muscularis erősen megvastagodott.

A cuticula a rágógyomor fogain erősen fejlett és két rétegre tagolódik: a felső kemény, sárga, és az alsó lágy lemezes rétegre. A fogakon a sárga réteg dominál és 200 mikront is elérhet a vastagsága.

Az epidermisz hengeralaku sejtekből áll. A sejtek hosszúsága az intima vastagságával egyenesen arányos. Az epithel maximális vastagsága 120 mikron lehet. Eidmann az epithelsejtekben radiális fibrillastruktúrát mutatott ki. Az epithel alatt gazdag kötőszöveti állományt talált, melyet a tracheák ~~kel~~ sűrűn behálózna. Az epithelsejtek alatt bazális membrán nincsen.

A gyűrűs izomréteg 360 mikron vastag is lehet. Rosjtai zárt gyűrűk, melyek keresztmetszetben az egymáshoz préseltség következtében szögletesek. Egy rost szélessége 27 és 36 mikron között változhat, holott a begyben csak 16 és 20 mikron közötti ez a méret.

A hosszanti izmok a begy izmainak közvetlen folytatásai, melyek a valvula cardiaca-ra is áttérjednek. A hosszanti izmok másik csoportja a proventriculus begy felé eső peremén ered, és hátsó részének falán tapad. Ezen izmok a gyűrűs izmok compressor hatásával szemben a proventriculust nyitják, vagyis a proventriculus dilatátorai. Az izomrostok az epidermiszsejtek között közvetlenül a cuticulán tapadnak.



3. ábra.

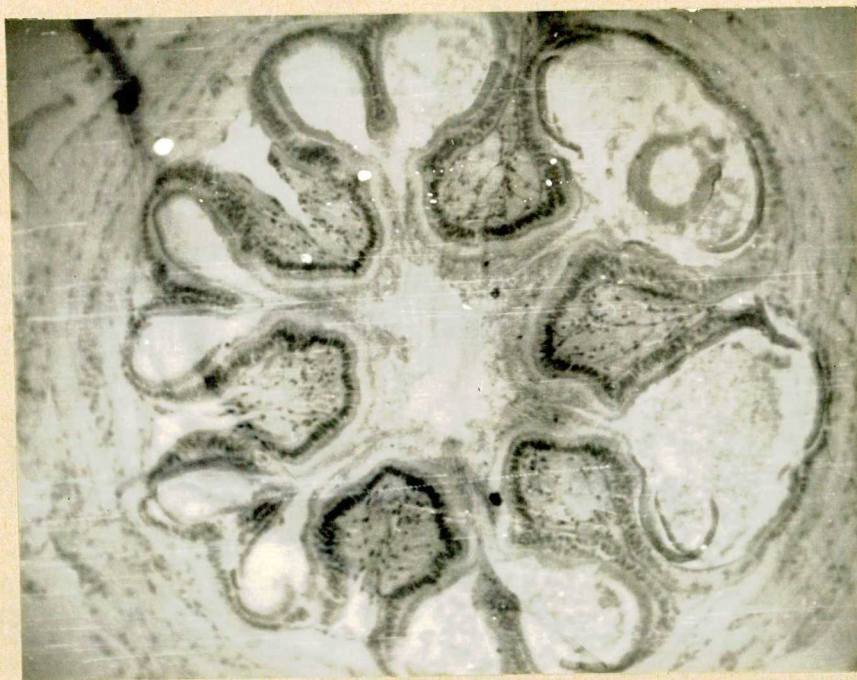
1. A *Blatta orientalis* proventriculusának szerkezete.

2. A *Mantis religiosa* proventriculusának szerkezete.

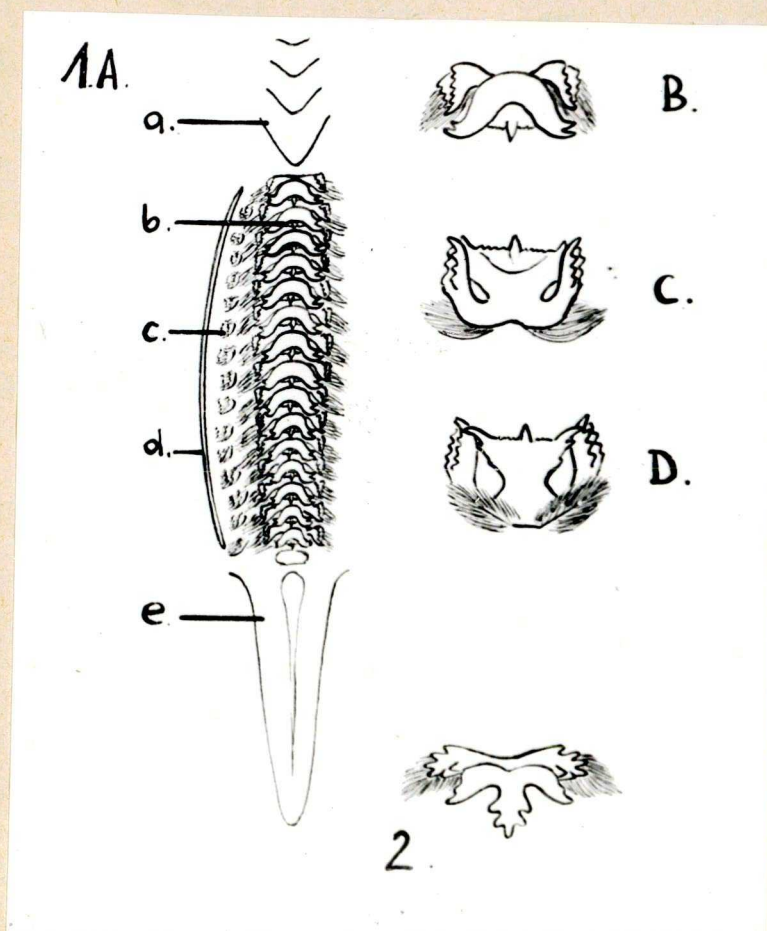
a. fog

b. kitinlécek

c. kitinszőrös párna



4. ábra. A *Mantis religiosa* proventriculus posteriorának keresztmetszete. / Hematoxilin-eozin /



5. ábra.

1A. A *Gryllotalpa gryllotalpa* proventriculusának szerkezete.

a. a rágógyomor bejáratánál lévő zárókup

b. fog

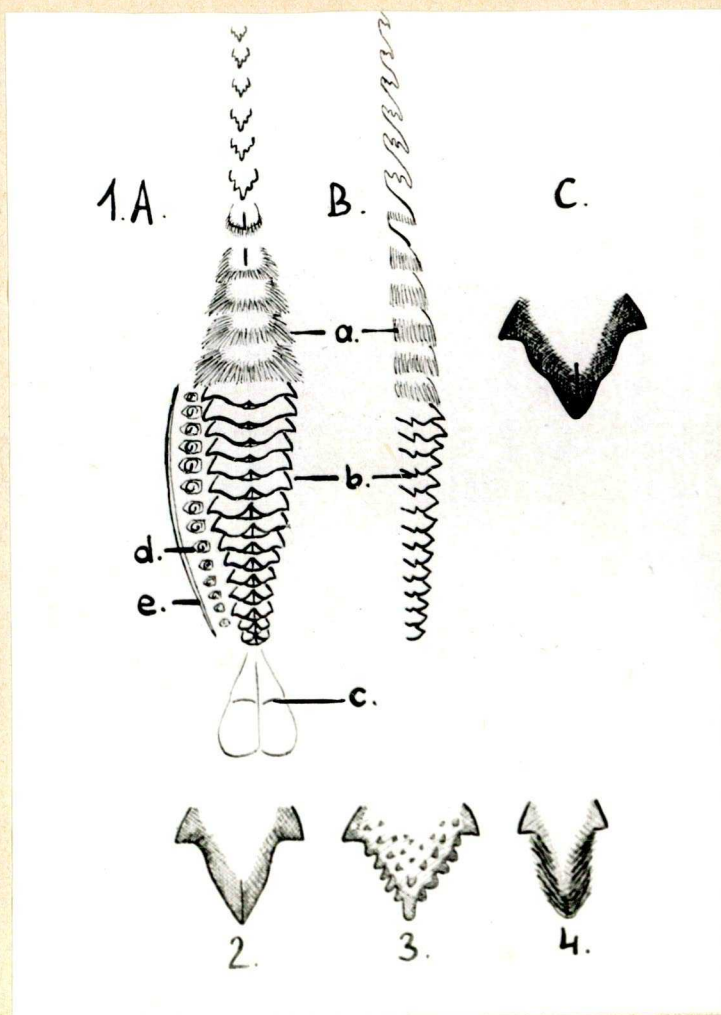
c. kitinszőrös párna

d. kitinléc

e. caudalis lebeny

B, C és D a proventriculus foga felülnézetben, előlről és hátulról.

2. A *Gryllus campestris* proventriculusának foga.



6. ábra .

1A. A *Decticus verrucivorus* proventriculusának szerkezete felülnézetben.

B. U. a. oldalnézetben.

a. kitinszőrös párna

b. kitinfog

c. caudalis lebeny

d. kitinszőrös kup

e. kitinléc

C. A *Decticus verrucivorus* proventriculusának egy foga.

2.A *Pholidoptera* sp. rágógyomrának egy foga.

3.A *Platycelis affinis* rágógyomrának egy foga.

4.A *Phaneroptera falcata* rágógyomrának foga.

A proventriculus anatómiailag és physiologiailag két részre prov. anteriorra és prov posteriorra tagolódik. A proventriculus anteriorban hat kemény fog található, melyek alaktanilag két csoportra oszthatók. Három fog a ragadozó madarak csőrére emlékeztet, három pedig tompa végű. Egymáshoz illesztve nem zárnak pontosan. A fogak felszine vedlés után dudoros, később sima. A fogak közt 3-3 fő, ezek között pedig még számos kisebb kitinléc található, A lécek és köztük lévő lágy kitinü barázdák szerepe, mint már Wilde is megállapította a fogak közelítésének és távolításának lehetővé tétele.

A proventriculus posteriorban elől hat nagyobb, hátul hat kisebb lágy kitinszőrös párna található, melyek közt a proventriculus anterior középső főlécének folytatása húzódik végig.

Eidmann a rágógyomor fiziologiájára vonatkozóan megállapította, hogy a proventriculus antreior rágó, a posterior pedig záró funkciót végez. Először a táplálék a begyből zárt proventriculus posterior mellett a proventriculus anteriorba jut, ahol a fogak elaposan felapritják. Ezután a táplálék visszakerül a begybe, ahol az emésztőnedvek intenzívebben hatnak rá. Végül az így felapritott és megpuhitott táplálék újabb rágás nélkül a nyitott proventriculuson keresztül a közép-bélbe juthat.

A begynek és rágógyomornak levedlett intimája is itt aprózódik fel, és a bélcsatornán keresztül távozik.

A Mantis religiosa proventriculusának belső anatómiai szerkezete a Blattáéhoz nagyon hasonló, csak fejlettségében van jelentős eltérés. A proventriculus anteriorban a Blattával megegyező szimetriaviszonyban 6 kis, rágó funkcióra valószínű-

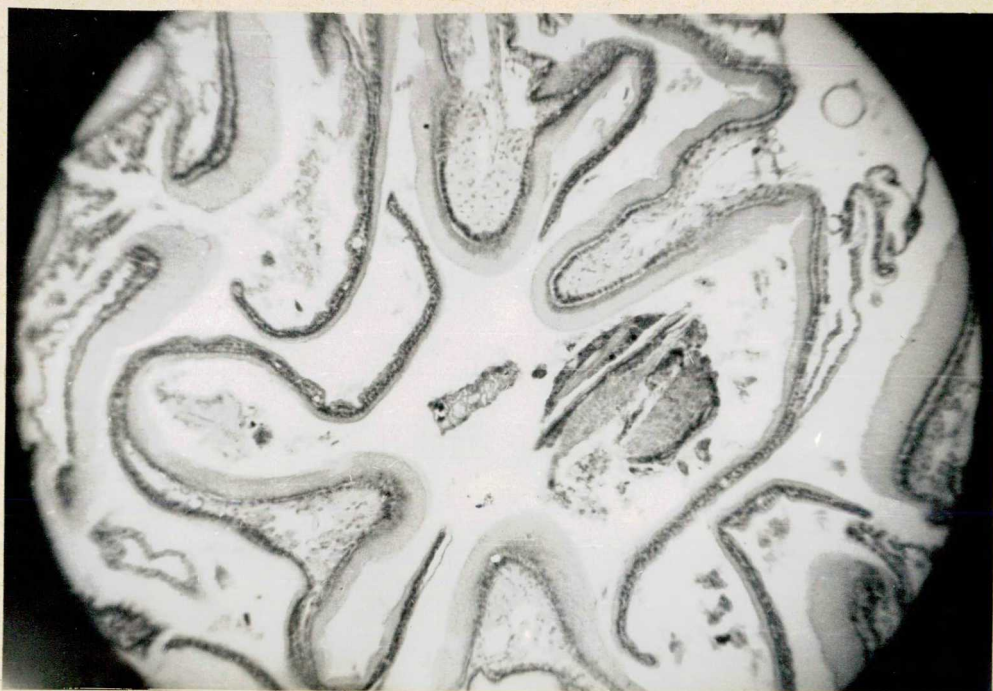
leg képtelen fogat találunk. A fogak mögött a két sorban elhelyezkedő 6 + 6 kitinszőrös párna itt is megtalálható. A fogak és kitinszőrös párnákközi kitinléc rendszer viszont a Blattaénál jelentősebb fejlettségre tett szert. Az anatómiai szerkezet arra utal, hogy a Mantis rágógyomra legfeljebb záró funkciót végző szerv, bár izomzata is elég gyenge, úgyhogy a begytől külsőleg nem is különül el.

Az Acrididaeknek és a Caransiusnak anatómiailag elkülönülő rágógyomruk nincs. A begy alsó szakaszának vastagabb izomzata és kitindurós redői bizonyos mértékig emlékeztetnek a többi Orthoptera proventriculusára.

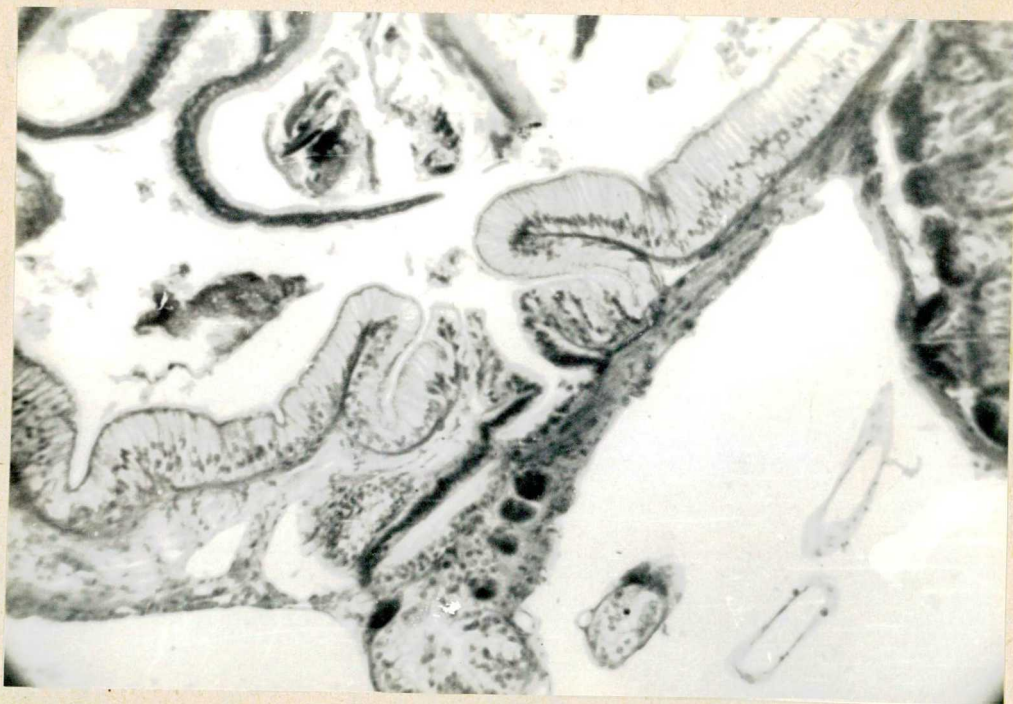
Az Achetidaek közül a Gryllotalpa gryllotalpa rágógyomrát vizsgáltam a legbehatóbban. /Fischer, 1962/.

Proventriculálásának bejáratánál 6 hosszanti sorban 4-4 caudalis irányban egyre nagyobbodó lágy kitinkup ül. Ezek a gyűrűs izomzat összehúzódása következtében egymáshoz préselődve zárókészülékként működhetnek. A proventriculus belsejében ugyancsak 6 hosszanti sorban bonyolult formájú fogak találhatók, melyek keménységüknél fogva alkalmasak rágó, aprító tevékenységre. Minden sorban 17-18 fog van. Méretük a középbél irányába haladva csökken, az utolsó 3-4 db pedig egészen lágy. Itt ismét inkább a záró funkció dominálhat /cardiaca sphincter/. A fogak sorát kétoldalt kitinszőrös kupok kísérik, ezeket pedig a szomszédos hasonló sortól egy-egy kitinléc választja el. A rágógyomor gyűrűs izomzata rendkívül fejlett.

A leírt felépítéshez nagyon hasonló a Gryllus campestris rágógyomra is, csupán a fogak alakjában van jelentéktelen eltérés.



7. ábra. A Gryllotalpa g. 4+2 cardiacalis lebenye.
/ Hematoxinilin-eozin festés /



8. ábra. A Gryllotalpa g. bokorszerű szervének tor-
kollása az utóbél I. szakaszába.
/ Hematoxinilin-eozin festés /

Az általam vizsgált Locustidaek proventriculálásának alapvető anatómiai szerkezete szintén egyezik a Gryllotalpa gryllotalpával, de a fogak alakjában számában és méretében már jelentősebb az eltérés. Ki kell emelnem azt a tényt, hogy a főleg növényevő Phaneroptera falcata rágógyomra gyenge, és fogai teljesen lágyak, kitinszőröket viselnek. Ezért a proventriculus rágó funkcióra alkalmatlan.

Ezen tény alapján és abból, hogy a phytop ág Acrididaeknél a proventriculus hiányzik megállapítható, hogy a növényevés nem feltétlenül feltételezi a proventriculus rágó funkcióját, hiszen a mandibula nagy moláris őrlő felülete az aprító tevékenységet elvégzi. A ragadozó Orthopterák rágógyomra viszont rendszerint eléggé fejlett kivéve a Mantis religiosát.

A proventriculusról a középbélbe rövid hengeralku lebeny, a valvula cardiaca /oesophageal invaginatio/ nyulik. A valvula cardiacáról rendszerint hat elkülönült lebeny ered, melyek tovább haladnak caudalis irányban. A 6 lebeny közül mint M.Beier megállapítja, gyakran néhány eltérő alaku, vagy méretű és így a lebenyek bilaterális szimmetriát mutatnak. Érdekes, hogy ugyanakkor Beier megállapítja azt is, hogy a Gryllotalpa gryllotalpának csak négy cardiacalis lebenye van. Vizsgálataim során kiderült, hogy ez a megállapítás téves. A 4 viszonylag hosszú lebeny mellett ugyanis még két egészen rövid kétkaréjú lebeny is található a G. gryllotalpa valvula cardiacáján.

A Blattidaeknek cardiacalis lebenyei nincsenek.

Középbél

/mesenteron, mesointestinum/

Endodermális eredetű bélszakasz

Anatómiája

A középbél anatómiailag az Orthopteráknál két részre tagolható: coecumokra és a tulajdonképpeni középbélre, melyek szövettani szerkezete hasonló. A vakbelek hámja gyakran redőzött, ami a felületet nagymértékben növeli. A redők száma 1 és 8 között lehet. A redők az Acridideaknál és ~~Gryllidáknál~~ elcsonyak, a Blattidáknál és Mantidáknál jelentéktelenek, és csak bizonyos Locustidáknál érnek el jelentős magasságot, úgyhogy a vakbelet több üregre tagolják.

A Blattidák középbéle elég hosszú, egyenletesen vastag cső. Ovális végén 8 db egyszerű, vékony, csőszerű vakbelet visel.

A Mantis religiosa középbéle a Blattidákkal azonos anatómiai strukturájú csak jóval rövidebb. Az Acridideak egyenes, vastag, rövid középbélén rendszerint 6 kétágú, órális és caudális irányba tekintő coecuma van.

A caudalis ágat "appendixnek" is szokták nevezni. Az Acrididáknál kivételképpen a Tridactylusnak csak 4, a Rapipetryxnek pedig csak 2 vakbéle van. Az utóbbinál a két vakbél a középbél laterális kiöblösödése /Beier, 1955./

A Locustidák és Achetidák általában két vakbéllel rendelkeznek. Graber /1875/ ezért digastriáknak nevezte őket.

A Locustidáknál a két coecum dorsalis és ventralis elhelyezkedésű, mert a középbél fal háti, és hasi kiöblösödéseként jönnek létre.

A vakbelek rendszerint kicsik és szabadok. Néha alapjukon összenőhetnek /Raphidophoridák/. A dorsalis vakbél néha két

lebenyű /Pristocentrophilus, Troglophilus stb./. Néha a ventralis redukálódik /Hadenococcus/. A növényevőknél gyakran appendix-szerű függelékkel viselnek. A Locutidák közébe egyébként hosszú, kanyargós lefutású.

A Gryllidáknál az eredetileg dorsalis és ventralis vakbél az előbél csavarodásával kapcsolatban elfordul. A dorsalis jobbra a ventralis a bal oldalra kerül /Beier/.

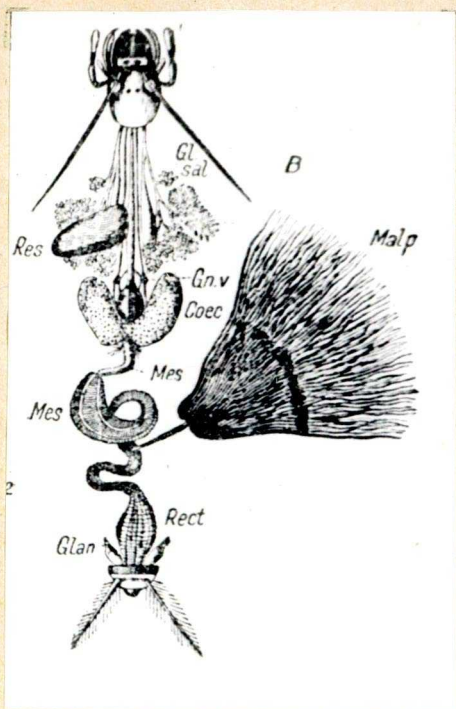
A Gryllidák közül az Oecanthusnál a jobb vakbélben található csak appendix. A Brachytrupes és Gymnogryllus vakbeleiben dióyszerű mirigyes kinövések találhatók. A Gryllotalpidáknál a vakbelek egyszerűek, néha caudalis végükön kissé kiöblösödnek.

A Carausius morosus középbélének nincsenek coecumai.

Részletesen kell foglalkoznom a Grylloideák középbélével, mert a G. gryllotalpa bélcsatornájának alaposabb vizsgálata meggyőzött arról, hogy az alapvetően téves leírásban szerepel az irodalomban.

M.Beier pl. a Gryllideák középbéléről a következőket írja:

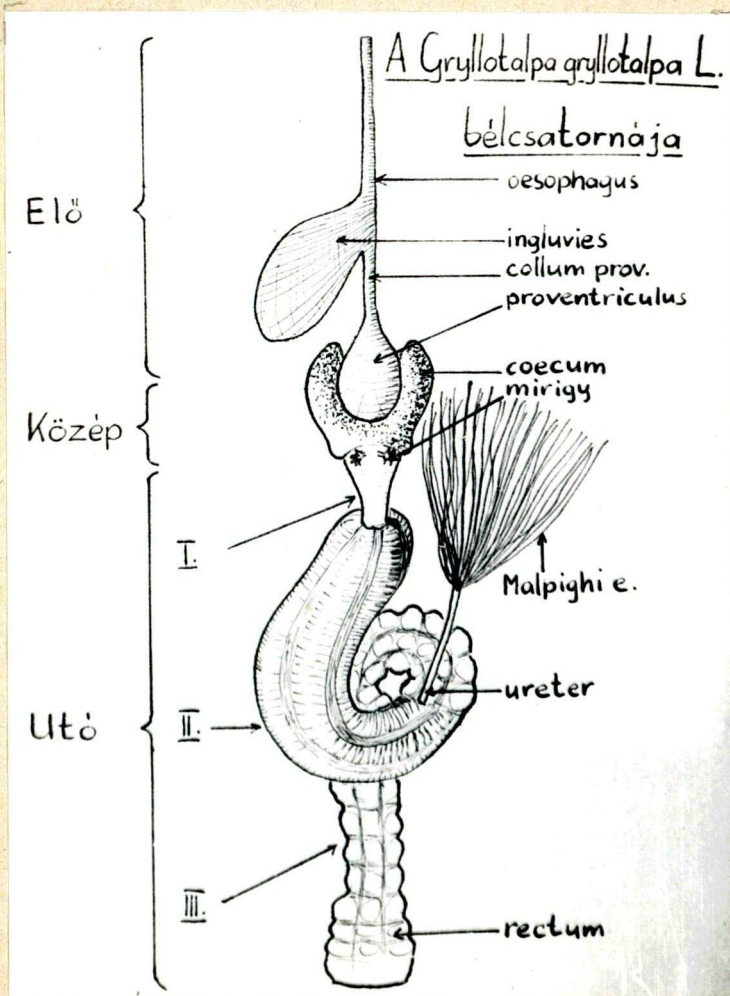
"Er hat meist eine durchgehend einheitliche Struktur und gliedert sich nur bei den Grylloideen mit Ausnahme der Myrmecophilinen in zwei histologisch differente, durch eine sphinkterartige Einschnürung voreinander getrennte Abschnitte, deren hinterer erweitert ist und sich durch seinen schon äusserlich in Form dreier Tuberkellängsreihen erkennbaren Drüsenreichtum sowie durch reichliche Zottenbildung in Innern auszeichnet." Ezen szöveg illusztrációjaként M.Beier közli a Nemobius sylvestris Bosc. L. Bordástól /1896/ átvett bélcsatorna rajzát, amely a középbélet a coecumokon kívül két



13. ábra.

A *Gryllotalpa gryllotalpa*
bélcsatornája.

A. Svanvics /1949/



B. Fischer
/1962/

részre tagolja. K. Harz ugyanezt az álláspontot vallja, sőt B.N. Svanvics könyvében a *G. gryllotalpa* L. bélcsatornájának rajza is szerepel a Nemobiuséhoz hasonló beosztással.

Anatómiai és szövettani vizsgálataim alapján kiderült, hogy a fenti leírás téves. A *G. gryllotalpa* pánál a középbél rendkívül rövid. Kizárólag a coecumokra és az azokat összekötő egészen rövid bélszakaszra korlátozódik. Azon bélrészek amelyeket M.Beier, K.Harz és B.N.Sanvics a középbél I. és II. szakaszának tartanak, tipikus utóbél részek, melyek leírására az utóbélnél térek ki. A fenti szerzők adatai valószínűleg zömmel L.Bordástól származnak, aki 1896-ban megjelent művében foglalkozott az Orthopterák bélcsatornájának anatómiájával.

A *G. gryllotalpa* bélcsatornájára vonatkozóan J.Frenzel, J. Eberli /1892/ L.Cuenot /1895/ és A.Sayce /1899/ nézete is az, hogy a középbél csak a coecumokra szorítkozik.

Az irodalomban azonban Bordas /1898/ és Graber /1896/ téves véleménye terjedt el.

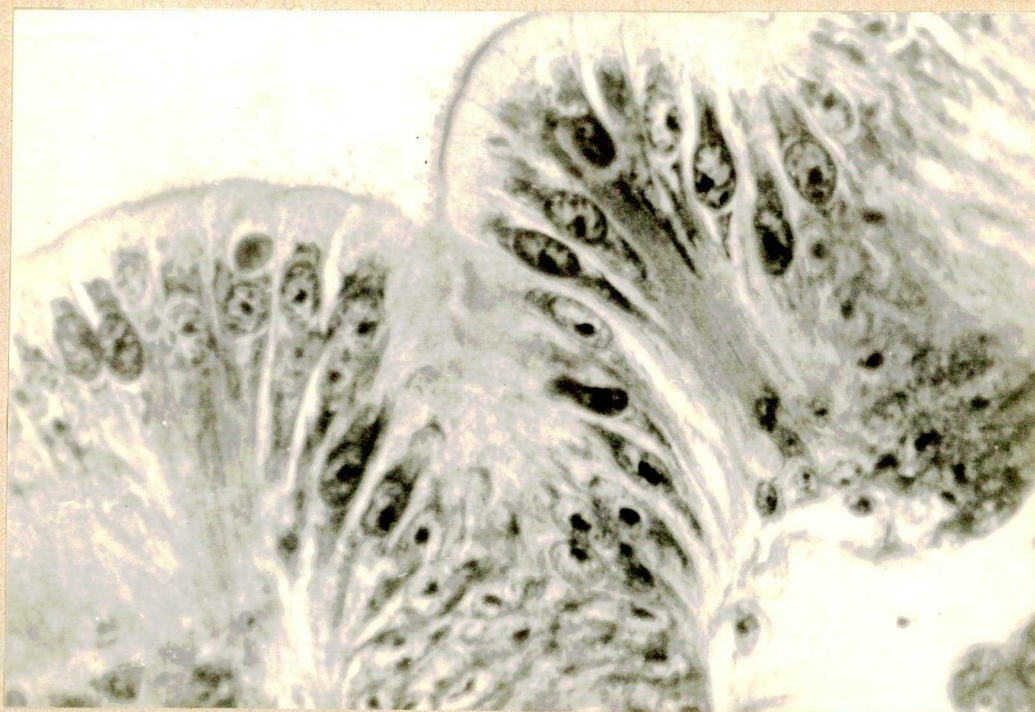
A *Gryllus campestris*nek és az *Acheta domestica*nak a középbéle a vakbelek után is folytatódik rövid szakaszon és a *Gryllotalpa*tól eltérően van peritrophicus membránjuk is /Fischer, 1963b/.

A középbél histológiája

A középbélepithel rendszerint hosszú, keskeny hengerhámsejtekből áll. Alapjuknál a basalis hártya feszül ki. A hámsejtek bél ürege felőli felszínét gyakran sajátos vastag szegély borítja. E szegélynek két fajtáját írták le a rovaroknál. Az egyik apró szemcsékből áll, a másik egymástól



9. ábra. Az *Oedipoda coerulescens* coecumának hámlebenye. / Kármin-pikrinsav festés /



10. ábra. A *Gryllotalpa gryllotalpa* coecumának hámja. / Heidenhain-féle vashematoxilin festés /

független pálcikákból /Wigglesworth/. Ezzel szemben H. Weber csak az utóbbiról, az un. rhabdoriumról beszél. A rhabdorium szerepe szerinte a resorptiós felület növelése, míg a secretio vagy a pálcikák között, vagy a rhabdorium szétroncsolása után történik. A vizsgált Orthopterák középbelének hámsejtjein általában tipikus rhabdoriumot találtam?

A basalis membrán erőteljes PAS pozitívást mutat, ami arra utal, hogy felépítésében a poliszaccharidok jelentős szerepet játszanak. A rhabdorium PAS pozitivitása gyengébb /Fischer, 1964/

A hámsejtek plazmája néha homogén, máskor vakuolumokban gazdag és többnyire erősen basophil. A *Blatta orientalis* középbelének metilzöld-pyroninos festése /Fischer, 1964/ során kiderült, hogy a basophilia a magas ribonukleinsav tartalom következménye. A plazma pyroninophilája a coecumokban erőteljes, a középbélben, különösen annak hátsó szakaszán gyengébb. A pyroninophilia közvetlenül a sejtmag alatt a legjelentősebb. A sejtmag alatti pyroninophil plazma a nucleus alsó, többnyire homorú felszínébe szinte benyomul. A sejtek apikális fele is pyroninophil, ami azonban részben aspecifikus festődés eredménye. A ribonukleázzal emésztett készítményekben a sejtek apikális felét sokszor apró, gömbölyű, piros cseppecskék töltik meg. A pyroninophil cseppecskékre gyenge PAS pozitívítás is jellemző. A coecumokban sok, a középbélben sokkal kevesebb a gyengén pyroninophil és PAS pozitív cseppecskéket tartalmazó sejt.

A hámsejtek magja a sejt közepén helyezkedik el. A magok nagyok és oválisak, kromatinszemcséik aprók és egyenletesen

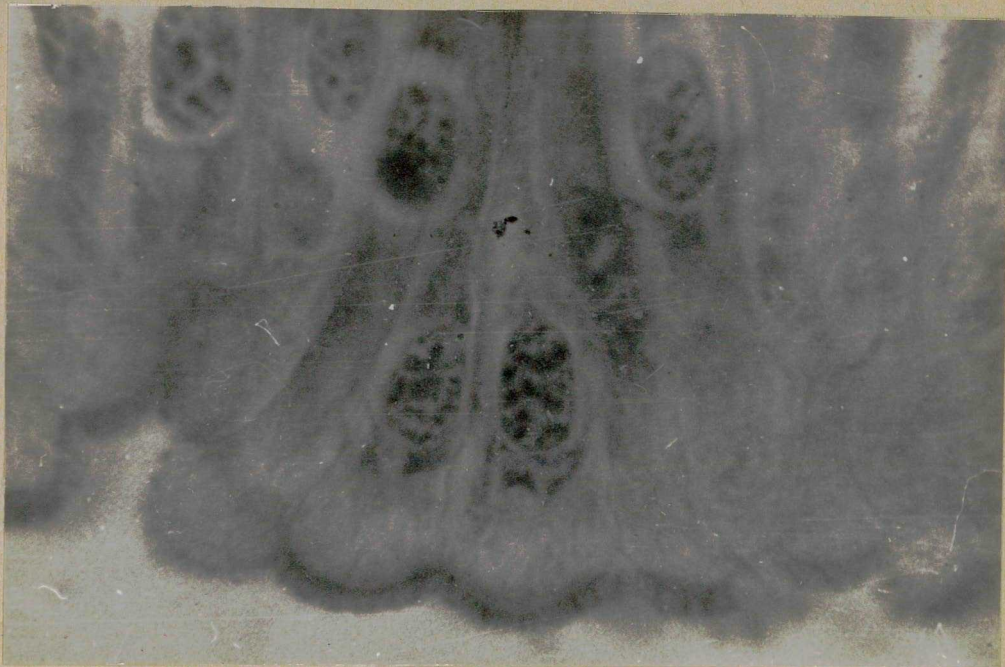
oszlanak el. Feulgen reakcióval kimutatható, hogy DNS tartalmuk csekély /Fischer, 1964/. A nucleolus nagy, pyroninophilus kiliája erőteljes. A magvakban egy nucleolus van.

A középbél és a vakbelek hámjának regenerációja a regenerációs fészkekben történik. A regenerációs fészkek differenciálatlan sejtek csoportjai. A sejtek magja DNS-ben, plazmájuk RNS-ben gazdag /Fischer, 1964/. A regenerációs fészkek a coecumokban sűrűn, a középbélben ritkábban helyezkednek el, amiből arra következtethetünk, hogy a sejtek elhasználódási folyamata gyorsabb és a regeneráció intenzívebb a coecumokban. A regenerációs fészkek sejtjei között gyakoriak a mitotikus osztódási formák.

A középbél epithelrétegén kívül a gyűrűs, majd a hosszanti izomréteg helyezkedik el. Az izomhálózat nyílásain az epithelt csak a basalis membrán és a vékony kötőszöveti réteg borítja. Mindkét izomréteg harántcsikolt izomrostokból épül fel. A kötőszöveti burok mászetekben ritkán tanulmányozható, totálpreparátumokon azonban methylenkékkel supravitalisan festve a nyulványos kötőszöveti sejtek és tracheavégsejtek hálózata jól megfigyelhető.

G.F.Meyer /1955/ vizsgálta a fenti módszerrel behatóbban a rovarok kötőszövetét. Megfigyelése szerint a kötőszövet a rovaroknál is jelentős mennyiségű.

Ochse /1946/ a Sialis kötőszövetét agrophilnek találta és kvantitatíven kevésnek vélte. G.F. Meyer /1955/ szerint ezen megállapítás vagy avval magyarázható, hogy a Gömöry-féle impregnatio nem fest minden kötőszövetet, vagy azzal, hogy a Sialisnál a kötőszövet jóval gyengébben fejlett, mint a



11. ábra. A Gryllotalpa gryllotalpa coecumának hámja.
/ Hematoxilin-eozin festés /



12. ábra. A Gryllotalpa gryllotalpa utóbelének I. szakasza.
/ Hematoxilin-eozin /

Blattánál vagy Carausiusnál. Vizsgálatai alapján a rovarok kötőszöveti rostjait a gerincesek elasticus rostjaihoz hasonlóknak tartja, de a rostok sejtes elemekkel való kapcsolatát nem sikerült kimutatnia.

Wigglesworth /1956/ a Rhodinus prolixuson /Hemiptera/ végzett vizsgálatai alapján megállapította, hogy kötőszöve sejtkekből és mucopolisaccharid membránokból áll. Szerinte a mechanikailag gyenge PAS pozitív membránok nem egyeznek a gerincesek egyik kötőszöveti rosttípusával sem.

A középbélben lévő táplálékot rendszerint a peritrophicus membrán burkolja körül. Szerepére vonatkozó legáltalánosabb vélemény a középbél hámsejtjeinek védelme. A vizsgált fajok közül csak a *G. gryllotalpánál* hiányzik /Fischer, 1962/. Ez a tény összhangban van Cuenot L. /1895/ megállapításával. Cuenot a peritrophicus membrán hiányát azzal magyarázza, hogy a középbél rövid és a valvula cardiacáról lenyuló 4 lebeny, melyek az utóbélig nyulnak, a középbél hámját megvédik a béltartalom mechanikai roncsoló hatásától. Vizsgálataim ezt a véleményt igazolják.

A peritrophicus membrán Wigglesworth /1955/ szerint a kitin kutikula alsó rétegéhez hasonló komponensekből áll. Alapváza kitin, melybe proteinek rakódnak le. Képzésének két típusát írja le az irodalom:

I. típus.

Az Orthopterák közül a Phasmideákra és Acridideákra jellemző. A rhabdioriummal borított középbélhámsejtek vékony lemezeket képeznek. E lemezeket a sejtek által termelt secretum felemeli és leválasztja. A periphtrophicus membrán több vékony rétegből áll.

II. típus

A második típusu peritrophicus membrán csak egy rétegű. Ennek anyagát viszkózus formában a középbél elülső részének sejtjei termelik. Ezt a képlékeny anyagot az oesophagealinvaginatio és középbél fala közt. kipréselik és közben megszilárdulva kialakul a csőalakú membrán. Az Orthopteráknál ezt a típust tiszta formában még nem mutatták ki, a Blattánál viszont a két típus kombinációja fordul elő. A II. típus által képzett membránhoz a középbél hátsó részében I. típus által képzett lemezek csatlakozhatnak.

Érdekes, hogy az Acridiumnál a peritrophicus membrán a vakbelekbe is bocsájt ujjszerű nyulványokat, holott egyébként a coecumokba nem szokott behatolni /Wigglesworth, 1955/.

Végül megemlítem, hogy H. Henson /1946/ fejlődéstani alapon a középbélet három részre tagolja: pro-enteron, mesenteron, met-enteron.

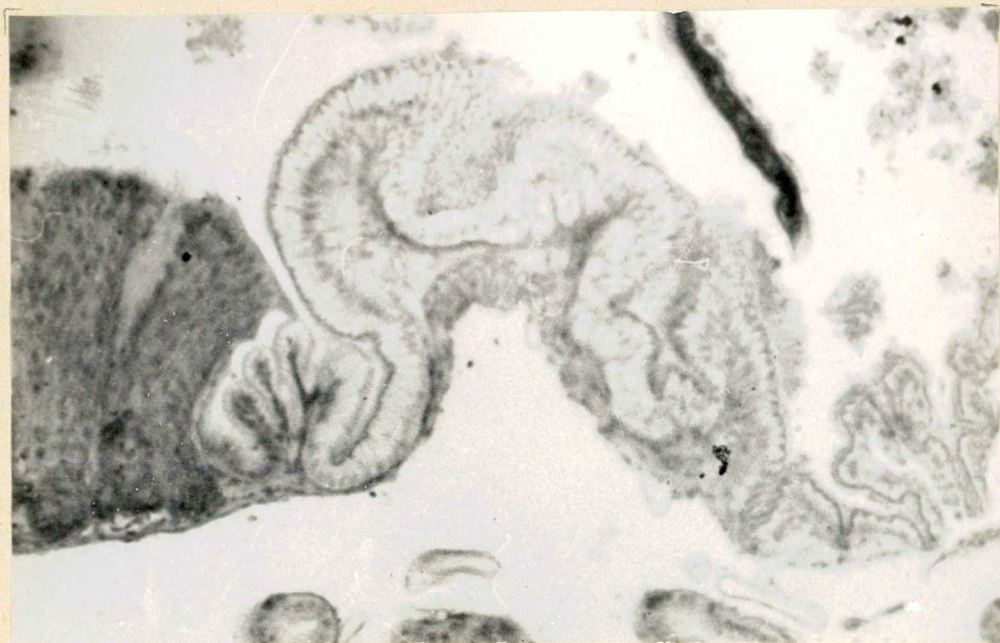
U t ó b é l

/ Proctodaeum, postintestinum/

Ectodermalis eredetű bélszakasz, melynek kitinintimája rendszerint nem olyan fejlett mint az előbélé. A basalis membránon elhelyezkedő epithelsejteket kívülről a gyűrűs izomrostok veszik körül. A bél felszínén a hosszanti izmok helyezkednek el rendszerint 6 kötegben. Visart a két izomréteget tévesen felcseréli. Ezen izomzaton kívül a rectumot a testfallal dilatátorok kötik össze.

A közép- és utóbél határa

A közép- és utóbél sokszor már anatómiailag is könnyen elkülöníthető, azonban ha ez nehézségbe ütközik akkor szövet-



16. ábra. A Gryllotalpa gryllotalpa közép- és utóbélének határa. / Hematoxylin-eozin /



17. ábra. A Gryllotalpa gryllotalpa hátsó imaginális gyűrűje. / Hematoxylin-eozin /

tanilag bármikor megállapíthatjuk a határ helyét. Az utóbél hámja ugyanis morfológiailag annyira eltér a középbéleletheztől, hogy a kettőt nem lehet összetéveszteni. A legfontosabb különbségek a következők:

1. Az utóbélben nincsenek regenerációs fészkek.
2. Az utóbél hámját kitinintima borítja.
3. Az utóbél hámján sohasem találunk rhabdriumot és secretios elváltozásokat.
4. Az utóbél hámsejtjeinek plazmája nem mutat basophiliát.

A fenti jellegzetességek okozzák azt, hogy a *Gnaptor spinimanus* Pall. Gorka /1901/ által, vagy az *Apis mellifica* L. Abonyi /1903/ által közölt közép-utóbél határ rajza nagymértékben emlékeztet pl. a *G. gryllotalpa* L. vagy a *Decticus verrucivorus* L. /Fischer, 1963b/ hasonló bélterületének szövettani képeire. E terület elhelyezkedése és a kb. ide torkolló Malpighi-edények pontos eredési helyének megállapítása mégis sok vitára adott alkalmat, mert a tipikus közép- és utóbélsejtek között kifejezett morfológiai karakterrel nem rendelkező sejtek vannak. Henson /1946/ hátsó imaginális gyűrűnek /posterior imaginal ring/ nevezi a bélcsatornának ezt a differenciálatlan sejtekből álló területét. Szerinte az elő és középbél között a hátsó imaginális gyűrűhöz hasonló elülső imaginális gyűrű /anterior imaginal ring/ található.

A *Blatta orientalis*on végzett hisztokémiai vizsgálataim alapján megállapíthatom /Fischer 1964/, hogy a hátsó imaginális gyűrű sejtjeinek cytoplasmája RNS-ben gazdag és gyakoriak benne a mitotikusan osztódó sejtek.

A G.gryllotalpánál a legújabb irodalom is /M.Beier, K.Harz, N.B.Svanvics/ a Malpighi-edények közös kivezetőjének az uréternek betorkollási helyét jelöli a közép- és utóbél határáként, holott mint szövettani vizsgálataim minden kétséget kizáróan kiderítették a közép és utóbél határa közvetlenül a vakbelek mögött van. /Fischer, 1962/.

Az utóbél felépítése

Az Orthopterák utóbele általában két részre tagolódik, a vastagbélre és a végbélre. A két szakaszt a bél izmosabb befűződött része különíti el egymástól. Ennek alapján egyesek a proctodaeumnak három szakaszáról, az ileumról, colonról és rectumról beszélnek. Ezeket, vertebratáktól átvett neveket természetesen csak azon megszorításokkal fogadhatjuk el, hogy a hasonló nevek nem jelentenek a gerincesek bélcsatornájának megfelelő részeivel anatómiai és funkcionális hasonlóságot.

Az utóbél elején figyelhető meg a valvula pylorica, amely a közép- és utóbélet sphincterszerű záródása révén el tudja különíteni. E mögött az utóbél hámja, amely hengerhámsejtekből vagy köbhámsejtekből áll, általában erősen hullámos. A hámot befedő kutikula vékony és vizáteresztő /Wigglesworth 1955/. A kutikula felszíne sok fajnál sima felületű, másoknál szemölcszerű kidudorodásokat visel.

Egyes fajoknál lárvális korban /Blatta/, sőt az Achetidaeek imágóinál is, az utóbél első felében erős kitin sertékkal fedett kutikula látható.

Az utóbél hámsejtjeinek magja nagy, cytoplasmájuk pyroninophilája gyenge. Néhány sejt magjában pyroninophil nucleolust nem találtam, helyette a mag közepén nagyobb Feulgen pozitív rögöcske volt látható. /Fischer, 1964/.



20. ábra. Az *Oedipoda coerulescens* rectalis papillájának részlete. / Hematoxin-eozin /



21. ábra. A *Blatta orientalis* rectuma. / Hematoxin-eozin /

A bél utolsó szakasza a rectum. Epiteksejtjei néha szélsőségesen hosszúra nyultak /Blatta/ más fajoknál alacsonyabbak /Oedipoda/ vagy egészen laposak /Decticus/, de majdnem mindig hat hosszanti redőbe tömörülnek. Intimájuk vékony, és gyakran a hámsejtekről leválik. E tracheákkal dusan ellátott hámredők a rectalis papillák.

Judd /1945/ szerint a rectalis papillák sejtjeiben két sejtmag található, melyek közül az egyik nagy a másik pedig kicsi.

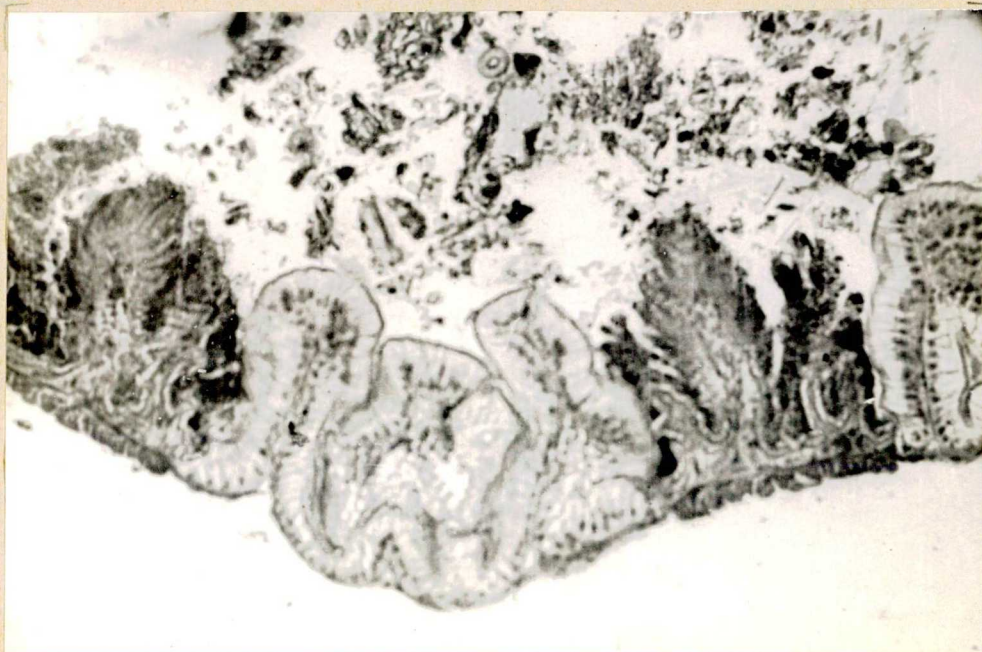
Az Oedipoda coerulescensnél a két mag mindig jól látszik. A macronucleus a sejt alsó harmadában a microculeus pedig a sejt felső részében foglal helyet. A Blatta orientalisnál a nagy mag hosszúra megnyúlt, a kis mag viszont csak elvéve és határozatlanul mutatható ki. A Mantisnál és Decticusnál, ahol alacsony hámsejtű rectalis papillákat találtam, a kis magot szintén nem tudtam határozottan megtalálni.

Az Orthoptera-knál kimutatták, hogy a béltartalom a rectumon való áthaladás közben erősen besűrűsödik. Ennek alapján a rectalis papillákat víz resorbtíós szerkezetnek tartják. /Wigglesworth, 1933/.

A rectalis papillák metilzöld-pyroninos festés esetén jellegzetes képet mutatnak. Csak a papillák laterális sejtjeinek cytoplasmájában mutatható ki RNS. A pyroninophil és a festetlen sejtek közötti határ éles /Fischer, 1964/.

A Blatta rectalis papilláinak sejtmagvaiban általában két nucleolus látható. Mindkettő egy központi RNS és azt kétoldalt kísérő DNS rögöcskéből áll /Fischer, 1964/.

A rectalis papillák között a rectalis ampullák találhatóak. Ezekben a bélfal vékony. Mögöttük vannak a proctodaeum



18. ábra. A Gryllotalpa gryllotalpa utóbelének II. szakasza. / Hematoxilin-eozin /



19. ábra. A Gryllotalpa gryllotalpa utóbelének III. szakasza. / Hematoxilin-eozin /

hosszanti izomnyalábjai.

A rectumnak saját belső gyűrűs és külső hosszanti izmain kívül a testfalról eredő dilatatorai is vannak. Ezek **Albrecht** szerint a *Locusta migratoriánál* a következők:

Ventral dilatator rectum /9. szelvényben/

Dorsal " " /10. " /

Lateral " " /10. " /

Dorsal " anus /11. " /

Lateral " " /11. " /

Az *Achetidák* proctodaeuma a fentitől eltérő típusu.

A *Gryllotalpa gryllotalpán* végzett vizsgálataim alapján megállapíthatom, hogy annak utóbele anatómiailag és szövettanilag jól elkülöníthetően három részre tagolódik /Fischer, 1962/.

Az első rész rövid, vékony, lefelé egyre keskenyedő, de egyre vastagabb gyűrűs izomzattal rendelkező bélszakasz, amelynek caudalis vége sphincterszerű feladatot lát el. A valvula pylorica magas hámsejtjei mögött itt laposabb vastag kutikulával borított hámsejtek találhatók. A kutikula felszínét kitinserték, illetve pikkelyek borítják. A hám a gyűrűs izomzat összehúzódási mértékétől függően jól redőzött. E bélszakasz alján a gyűrűs izmok teljes összehúzódása esetén a betürodő hám teljesen elzárhatja a bél üregét. A hosszanti izmok a gyűrűs izomzat alatt helyezkednek el.

Az utóbél második szakasza erősen kitágult terjedelmes rész. Belső felületén felül körben fogazott kitines kupok nyulnak a bél ürege felé. Ezek lejjebb csak két hosszanti sorban maradnak meg. A két hosszanti kupsorhoz e bélrész felső harmadában még két sertékkal borított dudorsor csatlakozhat. E kitinfogas kupok szerepe megítélésem szerint a béltartalom

keverése, illetve a peristaltica hatékonyabbá tétele.

A kitinfogas kupok között erősen redőzött, vékony kutikulával borított hám található.

A hámon kívül a gyűrűs, majd 6 hosszanti kötegbe rendezetten a hosszanti izmok helyezkednek el. Az utóbbiak az utóbél harmadik szakasza izmainak közvetlen folytatásai.

Nagymértékű bizonyos szempontból a hasonlóság a Grylotalpa ezen bélrésze és a többi Orthoptera utóbelének első szakasza között. A redőzött, vékony kitinű hám és a lárvakorban más fajoknál is előforduló hosszú kitin függelékek olyan anatómiai hasonlóságok, amelyekből funkcionális hasonlóságokra következtethetünk.

A Grylotalpa grylotalpa utóbelének II. és III. szakaszának határán önti tartalmát a bélbe a Malpighi edények közös kivezető csöve az ureter.

A Grylotalpa grylotalpa utóbele III. szakaszának belsőjében kitinfogas kupok már nincsenek. Helyette erősen redőzött vékony kitinnel borított hám béleli. A hám a külső hosszanti és a belső haránt-irányú izomrostok laza hálózatainak nyílásain kiöblösödik., és magas hangeralaku sejtekből áll. A rectalis papillák és ampullák a Grylotalpa utóbelében hiányzanak!

A Gryllus campestris és az Acheta desertus utóbele annyiban különbözik a Grylotalpáétól, hogy az utóbél II. szakaszának kitin sertéi elágazók és valódi rectumuk van /Fischer, 1963b/.

Végül még megemlítem Miallnak és Dennynek az elő- és utóbél szimmetriaviszonyaira vonatkozó teoriáját.

E két ectodermális bélrészen ugyanis nagyon gyakori a hatos szimmetria. Ilyen szimmetria figyelhető meg például az oesopha-

hagusban, ahol a hám gyakran 6 hosszanti redőt képez. A pro-ventriculus hatos szimmetriaviszonyok szerinti felépítését az Orthopterák vonatkozásában már leírtam. A valvula cardiacaról is hat lebeny nyulik a középbél felé. A Malpighi edények gyakran szintén hat kötegbe rendeződve torkollanak a bél felé hat kiöblösödésébe. A rectalis papillák és ampullák, sőt az utóbél hosszanti izmai is hatos szimmetriaviszonyokat mutatnak.

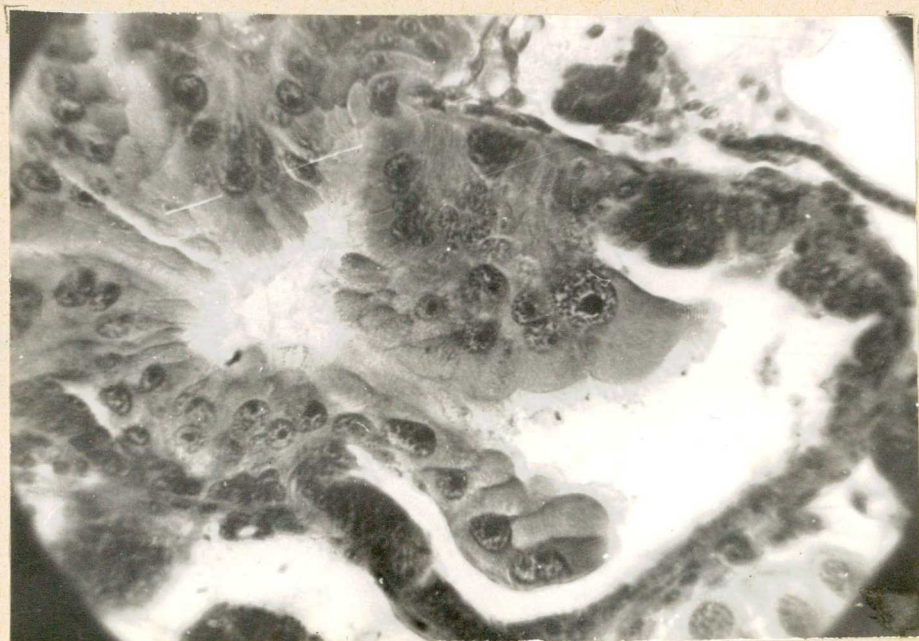
Az említett kutatók a fenti viszonyokat az Arthropodák exoskeletonjának 6 hipotetikus elemével /2 tergít, 2 sternit, 2 plenrit/ hozzák összefüggésbe.

Az Orthopterák meglehetősen szabályos és ősi szimmetriaviszonyai támogatják az elméletet.

M a l p i g h i - e d é n y e k

Az Orthopteráknál a Malpighi-edények száma sok, sokszor 100 fölött van /Docisotaurus maroccanus 120-130, Melanoplus differentialis 190-300/. Az Acrididáknál rendszeren 12, néha pedig 6 köteggé egyesülve torkollanak a bélbe. A Tettigoniidáknál, Stenopelmatidáknál és Gryllacridiáknál szintén 6 köteg van, melyek gyűjtőampullái gyakran párosan helyezkednek el. A Rhaphidophoridáknál a kötegszám 4-re, vagy 3-ra redukálódhat /Beier 1955/. Ander /1939/ szerint a Heteromallusnál csak 2 köteg van. A Gryllidáknál és Gryllotalpidáknál viszont az összes Malpighi edény egyesülve, az uréter révén egy helyen torkollik a bélbe. Az ureter felső kiöblösödő része, amely a Malpighi-edényeket közvetlenül felveszi, a vesicukurinaria.

Szólnom kell azokról a bokorszerű szervekről, melyek a Gryllotalpa gryllotalpánál dorsalisán és ventralisan két-két



14. ábra. A *Gryllus campestris* vesicula urinaria és uretere. / Hematoxin-eozin /



15. ábra. A *Decticus verrucivorus* Malpighi-edényeinek torkolati szakasza. / Hematoxin-eozin /



csatornába egyesülve torkollanak az utóbél elejébe. Sayce /1899/ ezeket "arborescent organ" néven említi. A bokorszerű szervekről M. Beier /1955/ a következőket írja: "Sehr eigenartige Verhältnisse zeigen schliesslich die Gryllotalpiden, deren Divertikel zwar einfach sind, bei denen aber zwischen diesen zahlreiche feine, verzweigte, zu 4 Bündeln zusammengefasste DrüsenSchläuche jederseits mit zwei gemeinsamen Ausführungsgängen selbständig in den Darm münden. Bei den von Karny /1924/ bei verschiedenen Phyllophorinen Mecopodinen und Pseudophyllinen für tubulöse Verdauungsdrüsen /"Vasa peculiararia"/ gehaltenen dünnen DrüsenSchläuchen handelt es sich jedoch um die blinden Enden der Malpighischen Gefässe, die sich bei diesen Formen mehrmals um die Darmdivertikel winden können, ohne natürlich in sie zu münden". Ezzel kapcsolatban meg kell állapítanom, hogy a fent említett bokorszerű mirigyek a Gryllotalpa gryllotalpánál kétségtelenül beletorkollanak a bélbe. Szöveti szerkezetük és methylenkékkel való festődésük alapján Malpighi-edényeknek tekintendők. Erre utal továbbá az a tény is, hogy a közép és utóbél határához közel torkollanak a bélbe ott, ahol a Malpighi edények általában egyébként is végződnek. Igaz ugyan, hogy a torkolat itt kissé az utóbél felé tolódott el, de a kivezető cső tövénél a középbél hámsejtjeire emlékeztető sejtek és elég nagy regenerációs fészkek találhatók. Valószínűleg tehát arról van szó, hogy az eredetileg a középbél alsó részébe torkolló szervek a fejlődés során a középbél kis hámdarabkájával együtt lejjebb vándoroltak, és az eredeti középbeli torkollási helyükkel való összefüggésüket csak egy

keskeny nyéllel tartották meg, amire az entomiai viszonyok utalnak.

A Malpighi edény jelleg mellett szól az a tény is, hogy hasonló bokorszerű Malpighi-edények más fajoknál is /Galleria mellonella/ előfordulnak /B.N.Svanvics, 1941/.

A Carausius morosus Malpighi-edényei három eltérő típusba sorolhatók /Ramsay, 1955 és Savage, 1962/. Az első típusba tartozók a középbél hátsó harmadában erednek. Ezeket Savage /1962/ "appendices of the midgut"-nak nevezte el. A Malpighi-edények másik két csoportja a középbél és az utóbél határán ered. ^{Ezek részben} ~~Az előbbieket~~ a középbél irányába haladnak, majd visszakanyarodnak és a rectum előtt végződnek /Savage: excretory tubules, Ramsay: superior tubules/. Végül a 3 csoportba tartozók az utóbél felé haladnak és a rectumnál visszahajlanak /Savage: calciferous tubules, Ramsay: inferior tubules/.

A Malpighi-edények egyrétegű köbhámja mirigyhám jellegű. Gyakran figyelhetők meg secretios elváltozások. A sejtek PAS pozitív alapi hártván nyugszanak, apikális felszínüket rhabdorium fedi. A cytoplasma pyroninophiliája gyenge, a mag DNS állománya aprón és egyenletesen szemcsézett, a nucleolus pyroniophil /Fischer, 1964/.

A leírt típusokon kívül kisebb átmérőjű, kisebb sejtű Malpighi-edények is találhatók egyes fejlődési alakok szervezetében. Henson /1946/ ezeket másodlagos /secondary/ vagy imaginális Malpighi-edényeknek nevezi a fent leírt elsődleges /primary/ vagy lárvális edényekkel szemben.

A Blatta imaginális Malpighi-edényeinek cytoplazmája erősen pyroninophil, nucleusuk DNS-ben gazdag az imaginális vedlés-kor /Fischer, 1964/. Sejtjei között mitotikus formák is talál-

hatók.

A Malpighi edényeknek néhány spirálisan futó harántcsikolt izomrostból álló muscularis rétegük van.

Sokáig általánosan elfogadott volt, hogy a rovarok Malpighi-edényei az utóbél kinövésai és ectodermális eredetűek. Sok morfológiai leírás azonban egyes rovarfajokra vonatkozóan megállapítja, hogy a Malpighi-edények a középbélhez tartoznak.

Ilyen megfigyelésekről számol be Pantel a *Thrixion*, List az *Ortheria*, Beaugard a *Vesicantia*, Van Geuchten a *Ptychoptera*, Van Lidth de Jende a *Melalontha*, Oryctes és *Cetonia*, Abonyi és Petersen az *Apis*, Vorhies a *Platyphylax* és Gorka a *Gnaptor* és a *Necrophorus* vizsgálata alapján /Gorka, 1913./ A *Dectiens verrucivorus*, az *Oedipoda coerulescens* és a *Blatta orientalis* vizsgálata alapján megállapíthatom, hogy a közép- és utóbél határa a Malpighi-edények torkollási helye mögött van. A Malpighi-edények tehát ezeknél a fajoknál is a középbélhez tartoznak.

A Malpighi-edények középbéli eredetének egyik legjelentősebb ellenérve az, hogy egyes fajoknál azok valóban a középbélből teljesen függetlenül az utóbélbe torkollanak. A *Grylloideák*-nál például teljes biztonsággal megállapítható, hogy a Malpighi-edényeket befogadó ureter teljes egészében az utóbél kinövése, tehát ectodermális eredetű. Ezt meggyőzően igazolja Nusbaum és Fulinski /1909/ a *Gryllotalpa* fejlődésével foglalkozó munkája is. M. Ibrahim /1960/ a *Tachicines* Malpighi-edényeit befogadó négy bélkiöblösödésről szintén megállapította azok ectodermális eredetét.

A *Gryllotalpa gryllotalpa*, a *Gryllus campestris* és az *Acheta desertus* ureterének és Malpighi-edényeinek szövettani vizsgálata alapján magam is megállapítottam az ureter utóbéli eredetét. Az ureter felső végén, a Malpighi edényeket közvetlenül befogadó vesicula urinaria sejtjei azonban tipikus középbéli sejtek. Erről tanuskodik a felületüket bevonó rhabdrium, a regenerációs fészkekre emlékeztető meghalmazok, a kitin intima hiánya, a sejtek alakja, továbbá az, hogy az ureter és a vesicula urinaria határa olyan mint a közép- utóbél határ /Fischer, 1963b/.

A *Carausius morosus* "appendices of the midgut"-nak nevezett Malpighi-edényeknek középbéli eredéséhez nem fér kétség.

Wéber /1949/ összefoglaló munkájában a rovarok Malpighi-edényeit az ectodermális utóbél függelékeiként írja le. Ezzel szemben a fentiek alapján megállapíthatom, hogy az Orthopterák Malpighi-edényei az endodermális középbélhez tartoznak /Fischer, 1963b/.

A bélcsatorna hossza

A bélcsatorna hosszát a kiboncolt és fiziológias oldatba helyezett bélcsatornákon postvitalisan mértem egy-egy faj sok egyedén, és a hosszúság átlagértékeit állapítottam meg.

Az általam vizsgált fajok közül utólag a *Blatta orientalis*-ra vonatkozóan Bei-Bienko könyvében is találtam adatokat. Adatait összehasonlítva saját méréseim értékeivel a következő táblázatban közlöm:

	Bei-Bienko adatai	Saját adataim
Bél és testhossz aránya	2,5 : 1	2,6 : 1
Előbél a bélhossz százalékában	40 %	39,3 %
Középbél " "	24 %	26,6 %
Utóbél " "	36 %	34,1 %

Megjegyzem, hogy saját adataim csak a kifejlett nőstényekre vonatkoznak.

Az alábbi táblázatban az általam vizsgált fajok nőstény imágóinak bél- testhossz arányát közlöm:

Faj	Táplálkozás	Arány
<i>Blatta orientalis</i> L.	Omnivora	2,60 : 1
<i>Mantis religiosa</i> L.	Sarcophaga	1,45 : 1
<i>Oedipoda caerulescens</i> L.	Phytophaga	1,29 : 1
<i>Stenobothrus lineatus</i> Penz	"	1,31 : 1
<i>Decticus verrucivorus</i> L.	Sarco-phytophaga	1,87 : 1
<i>Platycelis affinis</i> Fieb.	" "	1,81 : 1
<i>Pholidoptera</i> sp.	" "	2,08 : 1
<i>Phaneroptera falcata</i> Poda.	Phytophaga	2,08 : 1
<i>Gryllotalpa gryllotalpa</i> L.	Sarco-phytophaga	2,27 : 1

Érdekes a fenti adatokat Gorkának a Coleopterák bélcsatornáján nyert adataival összehasonlítani.

Nála a vizsgált fajok bél-testhossz arányának minimuma 1,72:1, maximuma pedig 7,90 : 1 volt! Az általam vizsgált Orthopteráknál viszont a maximum 2,60 : 1. A két maximális érték közti óriási különbség a következő okokra vezethető vissza:

1. Az Orthopterák coecumai a bél hosszát nem, de aktív felületét erősen növelik. A Coleopteráknál viszont a vakbelek ritkábbak és kisebb jelentőségűek.

2. Az általam vizsgált Orthopterák közt hiányzanak, de egyébként is ritkák azok a táplálkozási specializálódások, amelyek a Coleopteráknál gyakran hosszú bélcsatornát eredményeznek /coprophaga, stb./

Közismert, tény szerint a phytophag táplálkozás a sarcophaghoz viszonyítva hosszabb bélcsatornával jár. Gorka szerint a coprophag /bélhárvó/ táplálkozás különösen hosszú bélcsatornát eredményez.

A fenti törvényszerűségek érvényesülése az Orthopteráknál látszólag háttérbe szorul, hiszen a phytophag Acrididák bélcsatornája a legrövidebb. A tények elemzése során azonban kiderül, hogy az említett általános törvények az Orthopterákra is érvényesek.

E törvényszerűségek érvényesülése itt elsősorban az egyes alkat-típusokon belül jut kifejezésre.

A Blatta és Mantis azonos alkatu bélcsatornái közül például a sarcophag Mantis relatív bélhossza jóval kisebb. /Ennek oka a sarcophag táplálkozásmódon kívül a test jelentős hosszúságában is kereshető/.

A Locustidák közül a phytophag Phaneroptera falcata relatív bélhossza /az egyik Pholidoptera fajjal együtt/ a legnagyobb.

Érdekes, hogy az abszolút phytophag Acrididák bélcsatornája az Orthopterák között a legrövidebb. Itt a phytophag jelleg nem a bél hosszában, hanem a caecumok fejlettségében jelentkezik?

Az elő- közép- és utóbélnek a bélcsatorna hosszához viszonyított aránya is jellemző és a táplálék minőségével összefüggésben álló érték.

Ez az arány az általam vizsgált Orthopterák nőstény imégóinál a következők:

Faj	Előbél	Középbél	Utóbél
<i>Blatta orientalis</i> L.	39,3	26,6	34,1
<i>Mantis religiosa</i> L.	64,3	13,2	22,5
<i>Oedipoda cserulescens</i> L.	37,0	22,0	41,0
<i>Stenobothrus lineatus</i> Panz	39,2	18,7	42,1
<i>Dixippus morosus</i>	42,8	30,3	26,8
<i>Decticus verrucivorus</i> L.	35,3	38,0	26,7
<i>Platycelis affinis</i> Fieb	44,5	29,2	26,3
<i>Pholidoptera</i> sp.	38,3	35,0	26,7
<i>Phaneroptera falcata</i> Poda	31,4	47,6	21,0
<i>Gryllotalpa gryllotalpa</i> L.	38,0	2,0	60,0

A fenti adatok közül szembetűnő a *Mantis religiosa* előbélének feltűnő hossza és a középbélének rövidsége. Az előbbi a tor és ennek következtében a nyelőcső megnyulásának következménye, és emésztésphysiológiai szempontból jelentéktelen tényező, míg az utóbbi jelenség a sarcophag táplálkozásmóddal hozható összefüggésbe.

Leghosszabb a *Phaneroptera falcata* relatív középbélhossza, ami nyilvánvalóan a Lucistidák között ritka phytophag táplálkozás következménye.

Érdekesek a *Gryllotalpa gryllotalpa* bélcsatornájának sajátos arányai, amelyek bélcsatornájuk különleges alkatával és funkcionális tagolódásával magyarázhatók.

Ha fenti 10 faj elő- közép- és utóbél arányának átlagát kiszámítjuk, a következő lesz az eredmény:

előbél	41,0 %
középbél	26,2 %
utóbél	32,7 %

Az előbél terjedelmessége egyrészt a toron végighuzódó nyelőcső hosszával, tehát a test alakjával kapcsolatban álló emésztésélettani szempontból jelentéktelen tényezővel, másrészt a begy nagyságával magyarázható. A közbél viszonylagos rövideségét a coecumok ellensúlyozzák. Az utóbél jelentős hosszúságának feltehetőleg az a magyarázata, hogy az emésztési és felszívódásos folyamatokban jelentős szerepet játszik.

Az Orthopterák bélcsatornájának beidegzése

Míg az Orthopterák bél-beidegzésének általános képéről elég pontosak az ismereteink, addig a finomabb mikrostuktura ismerete elég bizonytalan. Az e kérdéssel foglalkozó irodalom adatai sokszor határozatlanok, nem teljesek és néha ellentmondásosak. Az innervatio biztosebb ismeretének hiánya összefügg a vizsgálati módszer tökéletlenségével. A szerzők többsége szerint az arany- és ezüstimpregnációs eljárások a roverbél esetében használhatatlanok. /G.F.Meyer, J.Orlov/ és ezért főleg a supravitalis methylenkék festés Ehrlich-Schaubadasch-féle módszerét alkalmazták. E módszer pedig, mint azt Ábrahám A. megállapítja "A véregek beidegzése" című munkájában, a finomabb struktúra feltüntetésére alkalmatlan: "Egyébként az elmondottakon kívül az összes képek minden hozzáértő szakembert maradék nélkül meggyőznek arról, hogy a vitalis methylenkék a főbb idegkapcsolatok kiderítésére tökéletesen alkalmatlanok."

Saját vizsgálataim eddig jobb módszer hiányában a methylenkével festett idegek binokuláris sztereomikroszkóp segítségével kis nagyítással történő vizsgálatára korlátozódtak. E festési módszer eredményeinek elbírálásakor nagyon óvatosnak kell lennünk, mert a methylenkék az idegrostok, idegsejtek és idegvégződés mellett gyakran az izmokat, tracheavégsejteket és a kötőszövetet is festi, ami téves következtetés levonására vezethet.

Az elő és középbél a stomatogastricus rendszer felől nyeri beidegzését. E rendszer az embrionális fejlődés folyamán a stomodaeum dorsalis falából képződik és később az aggyal összeköttetésbe lép. /V.B.Wigglesworth, /1955/ H.Weber, /1949/

M.Ibrahim /1960//.

Páratlan és páros részre tagolódik.

Első duca a ganglion frontale, amely medián helyzetű és páratlan. Egy jobb és bal frontalis connectivum révén a tritocerebrummal áll kapcsolatban.

A frontalis ganglionból caudalisan a nyelőcső fölött húzódó nervus recurrens ered, amely a hypocerebralis ganglionban végződik. E.Bickley a rovarok stomatogastrius idegrendszerével kapcsolatos nomenclaturát összegyűjtötte és a különböző részek nevének synonymáit közölte. Szerinte a nervus recurrens a különböző művekben sympathicus, stomatogastrius és gastricus ideg néven is szerepel. A hypocerebralis ganglion synonymái: occipitalis, pharyngealis, oesophagealis, subcerebralis és anterior visceralis duc.

A hypocerebralis ganglion mellett fekszik az általában páros, de az egyedfejlődés kezdetén /Baden 1936/ és a Gryllotalpánál kifejezetten is páratlan /H.Weber/ corpora cardiaca, amely a háti véredényt idegzi be és ezzel együtt a cardio-aorticus rendszert alkotja. E mellett incretiós tevékenységet is végez /De Lerma 1938, B.Hanström 1940/, A protocerebrummal a nervus corpora cardiaca I. és II. révén, továbbá a mögötte fekvő páros corpora allataival és a hypocerebralis ganglionnal áll idegi összeköttetésben /B. Hanström 1940, H.B.Füller 1960/.

A hypocerebralis ganglionból caudalisan az általában páros nervus ventricularis /Synonymái: oesophagealis, ventricularis, gastricus, sympathicus és vagus ideg/ halad a proventriculus előtt laterálisan elhelyezkedő két ganglion ventriculare /Synonymái: ingluvialis, visceralis, stomaticus, splanchnicus és vagus duc/ felé.

Sajátos szimmetriaviszonyokat találunk a Grylloideáknál. A bal nervus ventricularis közvetlenül a hypocerebralis ganglion mögött az oesophagust jobbra megkerüli és ventralison a jobboldali ventricularis ganglionhoz fut. A jobboldali nervus ventricularis pedig a bal ganglion ventriculareba torkollik. E sajátos viszonyok az oesophagus és a begy embrionális kori csapárodásával magyarázhatók /Ander, 1939./, amit a tracheák lefutása is bizonyít.

Szólnom kell még a Blatta, a Mantis és a Carausius ventricularis idegéről, amely páratlan, az oesophagus dorsalis median síkjában halad hátrafelé, és csak a begy felső harmadán fekvő ducban /ingluvialis duc/ ágazik ketté.

Az Orthopterák stomatogastricus idegrendszerének kialakulását Baden /1936/ a Melanoplus differentialisnál, Roonwal /1937/ pedig a Locusta migratoriánál vizsgálta részletesen. Vizsgálataik szerint a stomodaeum dorzális ectodermális falából három ducor nő ki. Az elsőből fejlődik ki a frontalis ganglion, amely a labrum proximalis margójának közelében fekszik. A második ducor a hypocerebralis ganglion és a páros corpora cardiaca az utolsó pedig a ventricularis ganglion kezdeménye.

Ezután hamarosan megjelenik a páros fronto-labiális gyökér, amellyel a frontalis duc a tritocerebrumhoz kapcsolódik és a nervus recurrens, amely az egyes duckezdeményeket köti össze. Később a középső duckezdemény posterior részéről leválk a jobb és baloldali corpora cardiaca, az utolsó duckezdemény és a recurrens ideg hátsó szakaszának kettéválása révén pedig kialakul a páros ventriculáris duc.

A fent leirt ducok és idegek saját területük szerveit látják el vékony idegekkel, melyek motoricus és sensoricus

rostokat egyaránt tartalmaznak. Az idegeket plazmodium jellegű kötőszöveti burok, a perineurium borítja. Ezen idegek a bél falának kötőszövetében gazdagon elágazva a fonadékot, plexust képeznek.

Az idegfonadék területén szétszórtnak idegsejtek is vannak. Ezekről a sejtekről Zawarzinnek a *Periplaneta americanán* és Orlovnak az *Oryctes nascicornison* végzett vizsgálatai alapján megállapítható, hogy sejttestük mindig valamely ideg hüvelye alatt fekszik.

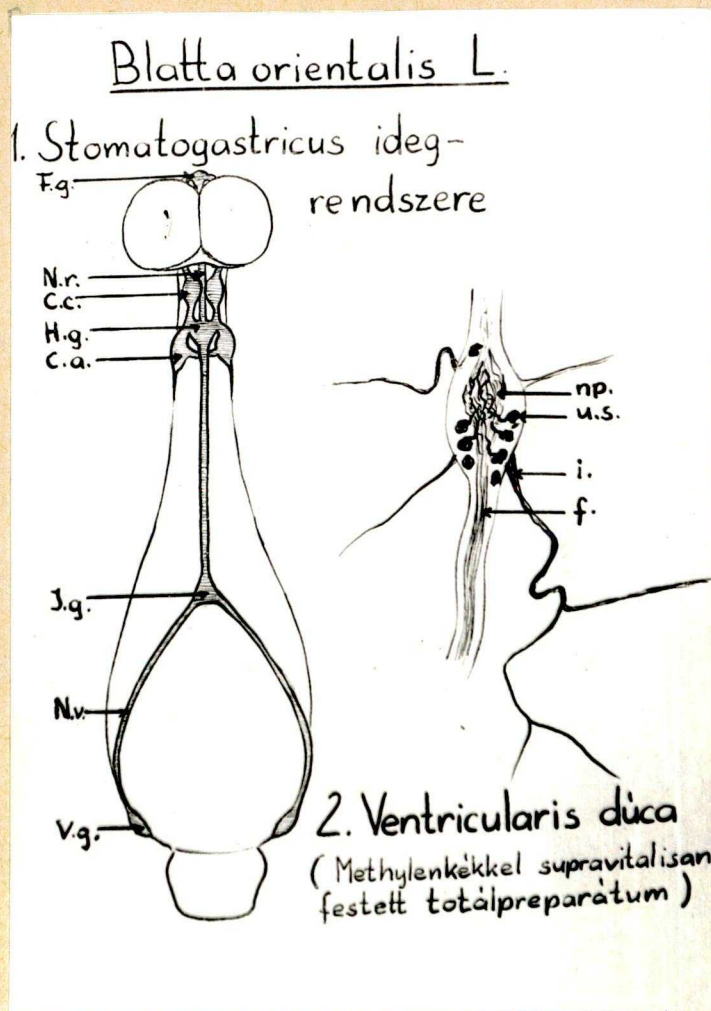
A ganglion frontale a geratot idegzi be és mint a *Dytiscus*-nál kimutatták a nyelési központot tartalmazza. Roncsolása után a nyelés lehetetlenné válik.

A nervus recurrens, a hypocerebralis ganglion és a nervus ventricularis oldalidegei az oesophagust és az ingluviest hálózják be.

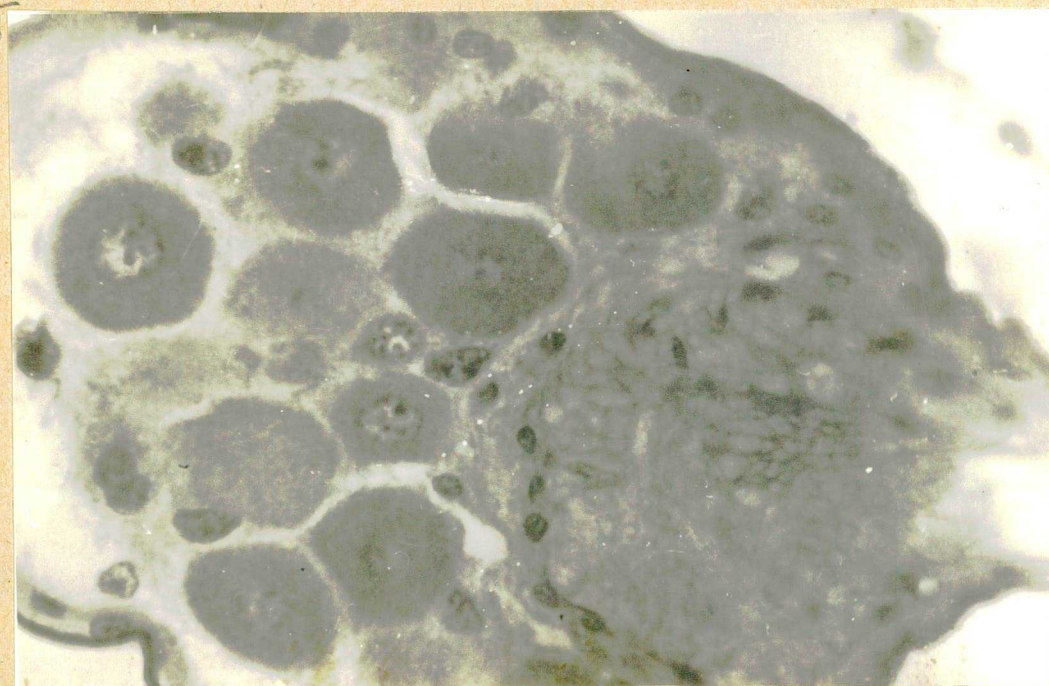
A ganglion ventriculareből származó idegek pedig főleg a proventriculus izomzatában ágaznak el, továbbá a középbélre és vakbélekre terjednek át.

Meg kell jegyezni, hogy az eddigi vizsgálatoknak a rovarok középbelén csak az izmok beidegzését sikerült kimutatni. M.F.Day és R.F. Powning /1949/ a *Blattellán* végzett kutatásaik alapján megállapították, hogy a középbél hámjának secretios és regenerációs tevékenységet végző sejtjei e fajnál nincsenek innerválva. Ez természetesen nem jelenti megállapításuk szerint, az idegrendszertől való teljes függetlenségüket. A hámsejtek működésének közvetlen irányítását valószínűleg eddig ismeretlen hatóanyagok végzik.

Az utó- és végbél már nem a stomatogastricus rendszerből, hanem az utolsó ventralis duc felől nyeri beidegzését. Ezért az utolsó potrohducot, amely egyebek mellett a szaporító szer-



22. ábra.



23. ábra. A Gryllus campestris frontalis gangliona.
/ Hematoxilin-eozin /

veket és a bélcsatorna hátsó részét idegzi be caudalis sympathicus systemának is szokták nevezni /Wigglesworth, Weber/.

A stomatogastricus idegrendszer ducsinak finomabb hystologiai strukturáját és physiológiáját, illetően elég kevés hiteles adat áll rendelkezésre.

Tény az, hogy a ganglionokban a periphericus elhelyezkedésű ducsejteken /A ducokban fekvő idegsejteket nevezem ducsejteknek. Egyébként az idegsejt és ducsejt fogalma azonos/ kívül rendszerint jelentős mennyiségű centrális elhelyezkedésű idegrostköteg található. G.F.Meyer a *Lithobius forficatus* központi idegrendszerének vizsgálata során az idegrostkötegekről megállapította, hogy bennük sehol sem láthatók az Apáthy és Bethe-féle hálózathoz hasonló strukturák. A fibrillákon a fehérjedenaturálódás következtében létrejött csomósodások még nem jelentenek hálózatképződést. Ezzel tulajdonképpen a rovarok vonatkozásában hozzájárult a fibrilláris continuitas tanának cáfolatához.

A különböző sympathicus ganglionok sejtes elemeivel kapcsolatban megállapítható, hogy Orlov az *Oryctes* ganglion frontalejében unipolaris motoricus ducsejteket talált.

G.F. Meyer a *Blatta hypocerebralis* ganglionában sensibilis természetű multipolaris sejteket mutatott ki. Zawarzin szerint viszont a *Periplaneta americana* g. oesophageumából kilépő rostok a begy izmait motoricusan idegzik be. Ugyancsak a Blattáról állapították meg, hogy a begy első harmadán fekvő ingluvialis duc multipolaris elemeket, a proventriculus előtt fekvő ganglion ventriculárek pedig unipolaris ganglionsejteket tartalmaznak. Az előbbi duc idegrostkötegeinek mennyisége kevés és multipolarisai sensoricus természetűek, míg az utóbbiak nagy mennyiségű

idegrostot tartalmaznak és unipolárisai a proventriculus gyűrűs izomzatának motoricus innervatiojáért felelősek. /F.G.Meyer./

A *Blatta orientalis* ganglion ventricularejének unipoláris ganglionsejtjeit és centrális elhelyezkedésű rostjait magam is kimutattam vitalis methylenkék festéssel.

A stomatogastrius ducokból készített hematoxin festésű szövettani preparátumaimban az egyes idegsejtek multi- vagy unipoláris jellegét nem lehetett megállapítani.

A neuronok felépítésére vonatkozóan megállapítható, hogy rostjaik eléggé általános vélemény szerint velőhüvely nélküliek, ugyanis az ozmiumtetroxiddal feketedő állomány hiányzik. Az axonok mint a központban mint a peripherián szubmikroszkópos vastagságú lipoprotein réteggel borítottak. A lipoprotein rétegen kívül a mesodermális eredetű megtartalmu neurilemma réteg található /Wigglesworth/.

G.F.Meyer szerint a gerincteleneknél-és így a rovaroknál is-gyakorik a monofibrilláris rostok. A bélcsetorna tripoláris sejtjeinek nyulványai azonban polyfibrillárisak. Sajnos G.F. Meyer az ideg, rost, axon és nyulvány kifejezéseket olyan keverten használja, hogy e kérdésben nem látható világosan az álláspontja /Ábrahám et Minker, 1958/

Abból, hogy az idegsejtek teste methylenkével rendszerint homogénen festődik és bennük fibrilláris állomány nem mutatható ki, ezen kívül elektronmikroszkópos vizsgálatai alapján F.G.Meyer a neurofibrillák létének tagadásáig jutott el. G.F. Meyernek ilyen "hirtelen és merész következtetésével" azonban nem értünk egyet. /Ábrahám et Minker/

Annek, hogy az introcellularis fibrillák ritkán látszanak a gerinctelenek idegsejtjeiben, valószínűleg nem a fibrillák hiánya, hanem azok nehéz festhetősége az oka /Ábrahám et Minker/.

A rovarok idegrostjainak jellemző képződményei a varikozitások. G.F.Meyer szerint még eldöntetlen kérdés, hogy vitális képződmények-e vagy műtermékek. Fernandez-Moran /1952/ továbbá Wédell és Zander /1950/ fáziskontrasztmikroszkóppal végzett vizsgálataik alapján vitális képződményeknek tartják.

Ezzel szemben G.F.Meyer a Squilla polyfibrilláris rostjain postvitalison az exoplezmából varkozitások kialakulását tudta megfigyelni, és így azokat műtermékeknek tekinti. Megfigyelése szerint a fibrillák a varikozitásokon anastomizálás nélkül haladnak át, fixális hatására azonban hálózatos képződmények jöhetnek bennük létre.

G.F.Meyer az Insecták stomatogastricus idegrendszerének multipoláris sensoricus sejtjeit a következőképpen csoportosítja:

1. Sensoricus sejtek szabad idegvégződésekkel. Ezt a típust Orlov írta le a Coleopterák bélcsatornáján, azonban a Cerausiusnál és Blattánál is kimutathatók. Magam a Blatta, Mantis és Platycelis bélcsatornáján figyeltem meg hasonlókat. E típusban gyakoriak a tripolárisok, melyek a kötőszövetben fekszenek, és nyulványaik is csak ritkán hagyják el azt. Proprioceptív működésű sejtek, melyek a kötőszövet pillanatnyi feszültségi állapotát fogják fel.

A Blatta bélcsatornáján leginkább tipikus multipoláris elemek találhatók. Ezeknek 3 típusa ismert:

- a/ Kicsi, az Orlov féle sejtekkel egyező és izomrostokkal kapcsolatban álló sejtek.
- b/ Nagy, gyakran idegek között fekvő sejtek, melyek feltehetőleg az ingerület továbbításában játszanak szerepet.

c/ Idegfonsadékbén fekvő multipolárisok, melyek az Auerbach féle plexus idegsejtjeire emlékeztetnek. Sejtjei és a sejtmagvak is nagyok.

2/ Stomatogastricus ganglionok multipolaris sejtjei. E típust is Orlov írta le. Sensoricus működésű sejtek.

Megemlítem még, hogy Orlov a rovarbél érző sejtjeinek osztályozásánál a Zawarzin féle felosztást követi és így I. és II. típusu sejtekről beszél.

Az I. típusu sejtek tipikus bipolárisok, melyek pontosan lokalizáltak /érzékszőrök, kémiai érzékszervek alapjánál stb./ fordulnak elő. A bélcsatornára nem jellemzők. A II. típusu sejtek bi- vagy multipolárisok, melyek rostjai elágazva idegvégződéseket képeznek. Ilyen sejtek jelentős mennyiségben találhatók a rovarok bélcsatornáján.

A fentiekben kívül a már említett unipolaris motoricus sejtek jellemzők még a rovarok stomatogastricus rendszerére.

Nagyon problematikus tárgy a rovarbél idegvégződéseinek kérdése. J.Orlov szerint a bél izomrostjain motoricus és sensoricus, a kötőszövetben pedig csak sensoricus idegvégzódések találhatók. Zawarzin ezeken kívül a *Periplaneta americana* előbelének epithelsejtjei közt is talált idegvégződéseket. Szerinte a faj oesophagusának idegsejtjei mind a II. típusba tartoznak, amelyek a kötőszöveten kívül az ideghüvelyeken és hámsejtek közt képeznek sensibilis idegvégződéseket.

Az izomrostok motoricus idegvégzódései Orlov és több más kutató szerint a Doyer-féle ~~halmozott~~ típusába tartoznak. Orlov az Oryctesen végzett vizsgálatai alapján a végzódések szerkezetét nagy méretükre és éles képükre való tekintettel részletesen leírta. Megfigyelései szerint az izmokhoz futó idegrostok kötőszöveti hüvelyük elvesztése után a sarcolemmán átnyomulnak és

a hypolemmálisan fekvő sajátos protoplazma felhalmozódásokban elágazva finom ágacskák formájában végződnek. Az ágakon levő vastagodások fürtszerűvé teszik a képet. A preparátumokban alauncerminnal történő utánfestés esetén - mint írja - a Doyer-féle halmok protoplazmájának magvai is jól láthatóvá válnak.

Más irodalmi adatokban hasonló idegvégzódések előfordulására vonatkozóan elég ellentétesek az állítások.

Marcu például, aki a *Musca domestica*, *Sarcophaga carnaria*, *Geotrupes stercorarius* és az *Anaplotrupes silvaticus*, az Orthopterák közül pedig a *Phyllodromia germanica* izmait Golgi és Cajal módszerrel impregnálta az első négy fajnál talált állítólag Doyer-féle halmokat, az utolsónál viszont nem.

Az általa megfigyelt "Doyer-féle halmok" leírása azonban nagymértékben különbözik az Orlov féle leírástól. Ezt ő is belátja, és ezért a következőket írja: "...die Doyereischen Hügel keine Endplatten im eigenlichen Sinne des Wortes darstellen, sonder nur flächenförmig ausgebreitete baumartige Endverzweigungen." Ezért a továbbiakban e képződményeket nem is Doyer-féle halmoknak hanem kónikus képződményeknek /"kónischen gebilde"/ nevezi. E képződmények úgy jönnek létre, hogy az állítólagos idegrost egy pontból kiindulva sűrűn elágazik. Magveket a kónikus képződmények területén nem talált, bár feltételezi, hogy vannak, de mint írja a rostok erős impregnációja következtében nem látszanak.

Marcu leírása és a cikkében közölt ábrák azonban az idegi struktúrákra cseppet sem emlékeztetnek. G.F.Meyer a *Musca* és *Calliphora* repülőizmainak vizsgálata során tett megfigyelései alapján kétségbe is vonja a kónikus képződmények idegi eredetét

és tracheolaris strukturáknak tartja azokat: "Es handelt sich also nicht um die Nervenversorgung eines Muskels über Doyeresche Endplatten mit Kernen, sondern um dessen Tracheolenversorgung. Marcus ergebnisse beruhen auf dieser Verwechslung. Das Cajalsche Verfahren ist, wie ich schon in einer früheren Arbeit ausgeprüft habe, in der Laga, Tracheolen zu imprägnieren." G.F.Meyer ezen állítását valószínűnek tartom, mert a Blatta begyének ezüstnitrátos impregnációja esetén azt tapasztaltam, hogy az idegek nem vagy csak helyenként és gyengén, a tracheolák viszont sokszor élesen impregnálódnak.

A fentiek és egyéb megfigyelések alapján G.F.Meyer kétségbe vonja a Doyer-féle helmok létezését. Nem tartja elfogadhatónak, hogy a rovaroknál ilyen bonyolult, a gerincesekével analóg terminalis apparatusok forduljanak elő. A Doyer-féle helmok Montalenti /1927/ és Orlov /1924/ féle leírását is téves eredménynek tartja. A leírásukban szereplő "Sohlenkern"-re vonatkozóan pedig azt állítja, hogy az nem meg, hanem az axon varikozitása.

G.F.Meyer szerint a rovarok izmainak motoricus idegvégződéseinek nagyrészt a Krüger /1952/ által leírt és "terminaisons en grappe"-nak nevezett fürtszerű végződés típusába tartoznak. Azonban a viszonylag bonyolult és az egyszerű fonálszerű elágazásmentes végződés közt mindenféle átmenet megtalálható.

A bélcsatorna bizonyos területei a vázizmoknál jelentősebb motoricus innervációval rendelkeznek. Például a Blatta proventriculusa, pylorusa és rectuma dúsan innervált. A középbélben és begyben finom elágazásmentes rostok fekszenek rá az izmokra és hosszen kísérik őket. Motoricus vagy sensori-

cus jellegük bizonytalan. /G.F.Meyer./

A Malpighi-edények innervációját még nem tudták kimutatni, csupán a Lithobius Malpighi edényeinek tövén legő ampullákban találtak idegeket.

A rovarbél azon területein ahol az izomrostok hálózott alkotnak, általában szintén nem találtak idegvégződéseket. Ezért sokan feltételezik, hogy itt az izomrostok rendelkeznek ingervezető képességgel.

A sensoricus idegvégzódéseket a G.F. Meyer által felsorolt multipolárisok, illetve a Zawarzin féle II. típusú sejtek dendritjeinek elágazásai alkotják. Ezek az izomrostok felszínén vagy a kötőszövetben finom varikozus rostok alakjában rendszerint elágazva szabad idegvégződéseket képeznek. Ezen egyszerű sensoricus végzódéseken kívül J.Orlov az Oryctes és Melalontha bélcsatornáján számos különböző egymástól nehezen elkülöníthető végződést írt le. Szerinte a legbonyolultabb sensoricus idegvégződés-típus az izomrostot hüvelyszerűen fogja körül.

Az idegvégzódések felépítését ujabban Hámori J./1961, 1963/ eredményesen vizsgálta bizonyos rovarok vázizmain fény- és elektronmikroszkópos módszerekkel.

Megállapítja, hogy a rovarok izmainak idegvégzódései általában két típusba sorolhatók. Az egyik típus a "non end-plate" amely az izomrostok felületén gazdagon elágazik. A másik típus az "end-plate". Az utóbbi felépítésére jellemző, hogy az axon és az izomrost közötti tényleges kapcsolatok az izomrost ékalaku nyulványai teremtik meg.

A rovarok bélcsatornájának humorális szabályozására vonatkozóan még nagyon kevés irodalmi adat áll rendelkezésre.

E.Krichner /1960/ extrahált neurosecretummal a *Corethra* és a *Periplaneta americana* belének ritmikus kontrakcióját tudta előidézni. A perisztaltika irányításánál is sokkal problematikusabb a középbél secretiós tevékenységének szabályozása. Mivel a középbél hámjának innervációját eddig nem tudták kimutatni feltehető, hogy a humorális tényezők itt domináló szerepet játszanak. Erre utalnak Aros B. és Vigh B /1961/ vizsgálatai is, akik a földigiliszta bélcsatornájának idegsejtjeiben intenzív neurosecretiós aktivitást mutattak ki. H.B.Fuller /1960/ a *Blatta orientalis* és a *Periplaneta americana* stomatogastricus ducsiban neurosecretorios idegsejteket nem talált. Megállapította, hogy a corpora cardiacából a hypocerebrális ganglionba neurosecretum cseppecskékkel telt idegrostok lépnek át, amelyek a nervus ventricularisban tovább követhetők.

A *Gryllus campestris* és a *Gryllotalpa gryllotalpa* stomatogastricus ducsin végzett vizsgálataim megerősítik H.B.Fuller adatait. A corpora allatából a hypocerebrális ganglionba vezető idegben a neurosecretorios rostok jól láthatók. A stomatogastricus idegrendszer más területein jelentős neurosecretorios aktivitást nem tapasztaltam.

A stomatogastricus idegrendszer és a neurosecretorios systema kapcsolatának funkcionális jelentősége még ismeretlen.

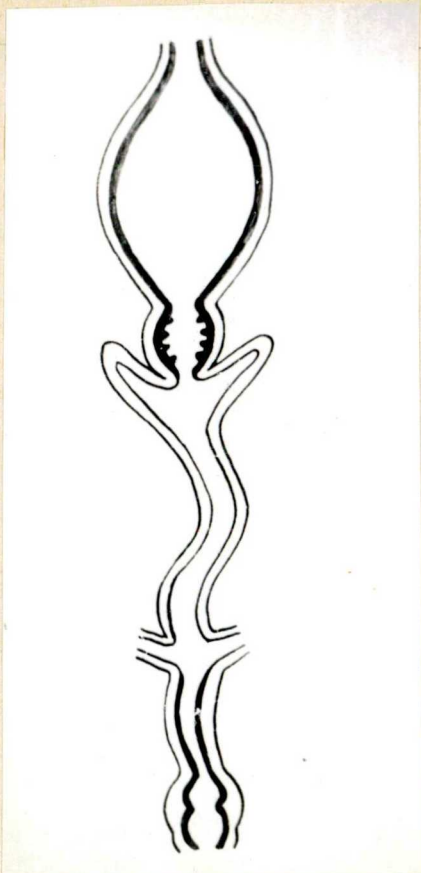
Az Orthopterák bélcsatornájának jellemzői és típusai

Wigglesworth /1955/ könyvében a rovarok bélcsatornájának 8 típusáról közöl ábrákat. A 8 közül a második az Orthopterák belének típusa, de hasonló bélcsatornájuk van szerinte az Odonetáknak, Hymenopteráknak és sok Coleopteráknak.

Vizsgálataim alapján megállapítható, hogy Wigglesworth az Orthopterák bélcsatornájának legfontosabb jellemzőit valóban jól összefoglalja. E szerint az Orthopterák előbelére az ingluvies és a kitinfüggelékkel bélelt proventriculus jellemző. A középbél legfontosabb anatómiai sajátossága az, hogy coecumokat visel, és a végébe Malpighi-edények torkollanak. Az utóbél hátul rectummá tágul.

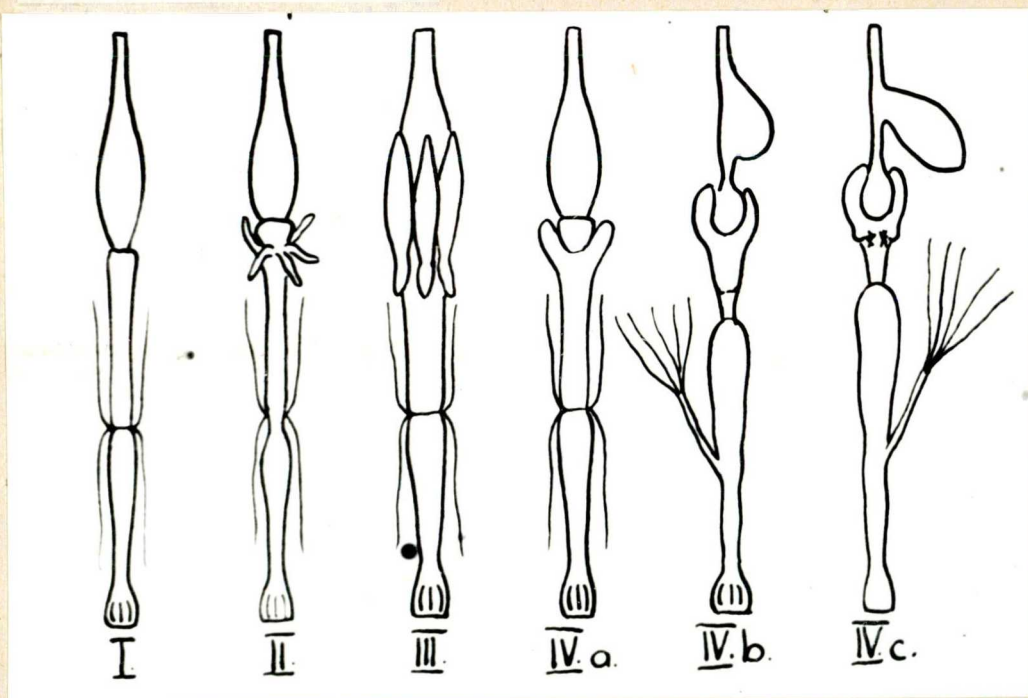
Tóth /1941/ a Collembolák bélcsatornájáról szóló munkájának összefoglalásként felsorolja, azok bélcsatornájának primitív jellegét mutató sajátosságokat. Tanulságos az Orthopteráknál megfigyelteteket e jellegekkel összehasonlítani.

Jelleg	Collembolák primitív jellege	Orthopterák
Nyálmirigyek	-	+
Ingluvies	-	+
Proventriculus	-	+ -
Előbéli kitinfüggelékek	-	+
Coecumok	-	+ -
Regeneratios fészkek	-	+
Középbéli hámsejtek különbözősége	-	-
Symbionta tartó szerv	-	-
Malpighi-edény	-	+
Szűrőkamra	-	-



24. ábra. Az Orthopterák bélcsatornája Wigglesworth szerint.

25. ábra. Az Orthopterák bélcsatorna típusai.



I. Acoeca.

II. Octocoeca.

III. Hexocoeca.

IV.a. Bicoeca, Decticus.

b. " Gryllus.

c. " Gryllotalpa.

Jelleg	Collembolák primitiv jellege	Orthopterák
Utóbéli kitinfüggelékek	+	+ -
Rectalis papillák és ampullák	-	+ -

Amint az összehasonlításból láthatjuk az Orthopterák bélcsatornája a Collembolákhoz viszonyítva sok vonatkozásban progresszív, a differenciáltabb rovarokhoz viszonyítva pedig több primitív sajátossággal rendelkezik.

Az Orthopterák bélcsatornája azonban nem egységes szerkezetű. Négy típus különíthető el. Az egyes típusokat legkönnyebben a coecumok számával jellemezhetjük.

I. típus Acoeca

Ebbe a típusba a tanulmányozott fajok közül a *Carsus morosus* tartozik. Jellemzői a következők:

A begy minden irányba egyenletesen táguló, orsó alakú szerv.

Proventriculus nincs.

Coecumok nincsenek.

Malpighi-edények a középbél hátsó harmadából is erednek.

Utóbélük rectumban végződik.

A nervus ventricularis az ingluvialis ducban ágazik ketté.

A coecumok és a proventriculus hiánya miatt ez a típus tekinthető a legprimitívebbnek az Orthopterák között. A Wigglesworth /1955/ által közölt 8 típus közül az elsőbe tartozik, amely szerinte az ősi jellegű rovarokra és egyes rovarlárvákra jellemző.

II. típus Octocoeca

A vizsgált Blattidaek és a Mantis religiosa bélcsatornája tartozik ide. Jellemzői:

A begy orsó alakú.

A proventriculusban 6 kitinfog van. A Blatta proventriculusa erősen, a Mantisé gyengén fejlett.

A coecumok száma 8.

Az utóbél rectumban végződik.

A nervus ventricularis az ingluviális ductban ágazik ketté.

III. típus Hexocoeca

Az Acrididaek jellegzetes bélcsatorna típusa.

Jellemzői:

A begy orsószerű.

Proventriculus nincs.

Hat coecumuk van, amelyeken rendszerint caudalis irányú "appendix" található. Kivételesen a coecumok száma csak 4 vagy 2 is lehet.

Az utóbbi esetben a coecumok mindig a középbél laterális függelékei.

Az utóbél rectumban végződik.

A nervus ventricularis páros.

IV. típus Bicoeca

Ebbe a csoportba tartoznak a Locustidaek és az Achetidaek. Közös jellegzetességük a hasonló proventriculus, amely 6 sorban soronként több fogat visel, és a két coecum. A coecumok a középbél dorsalis és ventralis függelékei, amelyek legfeljebb másodlagosan, 90°-os fordulat következ-

tében kerülnek oldalra. A nervus ventricularis páros.

A IV. típuson belül 3 altípus különíthető el:

1. altípus. A Locustidaeekre jellemző.

A begy orsóalaku.

A középbél viszonylag hosszú.

A Malpighi-edények a közép- és utóbél határán torkollanak a bélbe.

Az utóbél rectumban végződik.

2. altípus. Jellegzetes képviselői a Gryllus campestris és az Acheta desertus.

A begy dorsalis elhelyezkedésű zsákszerű szerv.

A nyelőcsővel széles alapon függ össze.

A középbél rövid.

Az utóbél 3 jól elkülöníthető szakaszra tagolódik és rectumban végződik.

A Malpighi-edények az ureter közvetítésével az utóbél II. és III. szakaszának határán torkollanak a bélbe.

3. altípus. Ebbe az altípusba tartozik a Gryllotalpa gryllotalpa bélcsatornája.

A begy dorsalis elhelyezkedésű zsákszerű szerv.

A nyelőcsővel keskeny alapon függ össze.

A középbél a coecumokra korlátozódik.

Az utóbél 3 jól elkülöníthető szakaszra tagolódik. Valódi rectum nincs.

Az utóbél elejébe 4 bokorszerű szerv torkollik.

A Malpighi-edények az ureter közvetítésével az utóbél II. és III. szakaszának határán torkollanak a bélbe.

A bélcsatorna típusa elsősorban öröklött és nem a táplálék minőségéhez való alkalmazkodás során létrejött sajátosság. Ezt bizonyítja, hogy azonos típuson belül különböző táplálkozású fajok vannak /Blatta- Mantis; Decticus - Phaneroptera/ továbbá, hogy hasonló táplálkozású fajok bélcsatornájának egészen eltérő szerkezete lehet /Oedipoda-Carausius-Phaneroptera/.

A bélcsatorna strukturájának a Dudich féle rendszerrel történő összehasonlítása két ellentmondást vet fel.

1. A hasonló bélcsatornával rendelkező Blatta és Mantis az Orthopterák rendjén belül két külön alrendbe tartozik.

2. Az Acrididaeket a teljesen eltérő bél-típusú Locustidaekkel és az Achetidaekkel közös alrendbe /Saltatoria/ sorolja.

Kevesebb ilyen szempontból az ellentmondás Ramme /1961/ rendszerében, aki a Blattidaekat, Mantidaekat, Tettigonidaeket és a Gryllidaekat egyenértékű családokként tárgyalja.

Érdekesen oldja meg a kérdést Harz /1957/ rendszere. Harz a Blattoideakat és a Mantoideakat közös öregrendbe foglalja, a Saltatoriák rendjén belül pedig az Acrididaeket a Caeliferák, a Tettigonioidaeket és a Grylloideakat pedig az Ensiferák alrendjébe választja szét.

A bélcsatorna vizsgálata során tapasztalt Blatta-Mantis hasonlóság és az Acrididaek és Locustidaek különbözősége ebben a rendszerben tükröződik a legjobban.

Az Orthopterák bélcsatornájának secretios tevékenysége

Az Orthopterák emésztőnedve a nyál és a középbéli váladék. A nyálmirigyek secretios tevékenységét nem vizsgáltam, a rá vonatkozó irodalmi adatokat már megemlítettem.

A középbél secretios tevékenységére vonatkozóan általánosan elfogadott vélemény, hogy apokrin, merokrin és holokrin secretios típus egyaránt előfordul /Weber, 1949/ Wigglesworth 1955/. A secretióban a középbél minden sejtje résztvehet a regenerációs fészkek kivételével. A középbél sejtjei az eddigi vizsgálatok szerint egyneműek, csupán funkcionális állapotukban és a secretio típusában lehetnek különbségek,

Sok irodalmi adat szerint azonos sejtekben meg végbe a secretio és a resorptio a legtöbb rovarnál /Wigglesworth 1955/. Gresson /1934/ a Periplaneta középbelének sejtjein a secretios és a resorptios tevékenység alternálását figyelte meg. Gyakori az a nézet is, hogy a regenerációs fészkek közelében elhelyezkedő fiatalabb sejtek feladata a resorptio, a regenerációs fészkektől távolabb lévők pedig a secretiot végzik /Fischer, 1963b/, továbbá az, hogy az intenzív secretio idején a resorptios tevékenység csökken vagy szünetel. Gyakran tapasztalható, hogy a középbél egyes sejtjei legömbölyödnek és magjukkal együtt kilózkodnak a lumenbe. Egyes szerzők szerint ez nem holokrin secretio, hanem kóros, rendellenes tünet. /Wigglesworth, 1955/.

Megfigyeléseim szerint a hámról leváló sejtek nucleusában hematoxin festéssel és Feulgen reakcióval egyaránt

hyperkromázia mutatható ki. Gytoplasmájukban gyakran gyengén pyroninophil és PAS pozitív secretum cseppek láthatók /Fischer, 1964/. A secretionnak ez a típusa nagyon gyakori az Oedipodánál, sokkal ritkább a Blatta bélcsatornájában.

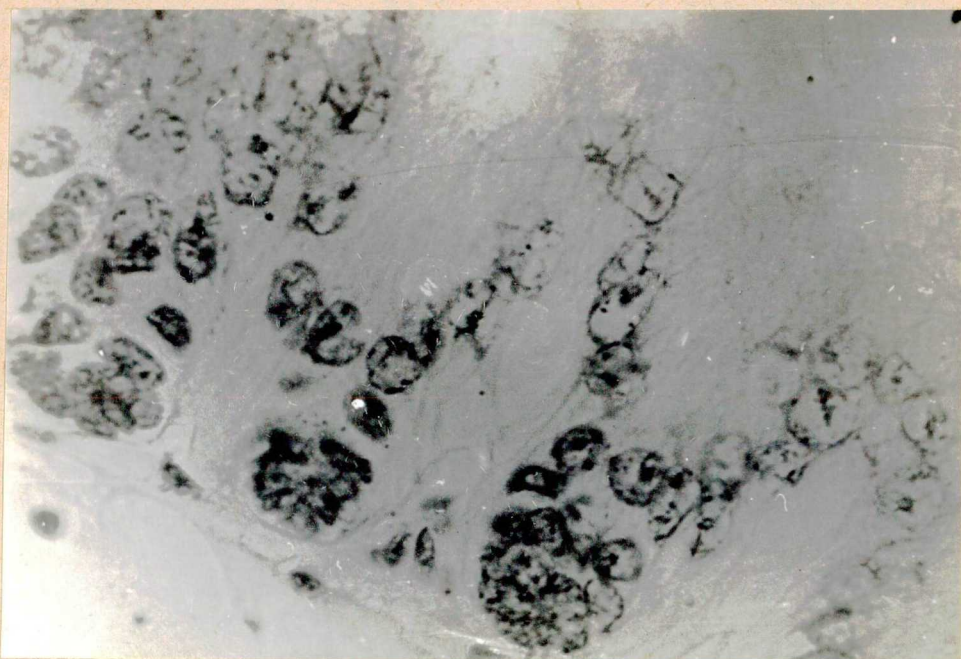
Az Orthopteráknál rendszeres táplálkozás esetén a merokrin, hosszabb éhezés utáni bő táplálkozás ~~korán~~ pedig a holokrin secretiós típus dominál /Wigglesworth, 1955/. Az intenzív secretio helyein a rhabdorium szétroncsolódik.

Gresson /1934/ szerint a Periplanetanál nem változik meg a sejtmag szerkezete a secretio során, a basalis régió mitochondriumi viszont jelentős szerepet játszanak a secretum képzésében. Az Acridiumnál a mag erősen festődő granulákat /Chromidiákat/ ad le, amelyek a lumen felé vándorolnak /Wigglesworth, 1955/.

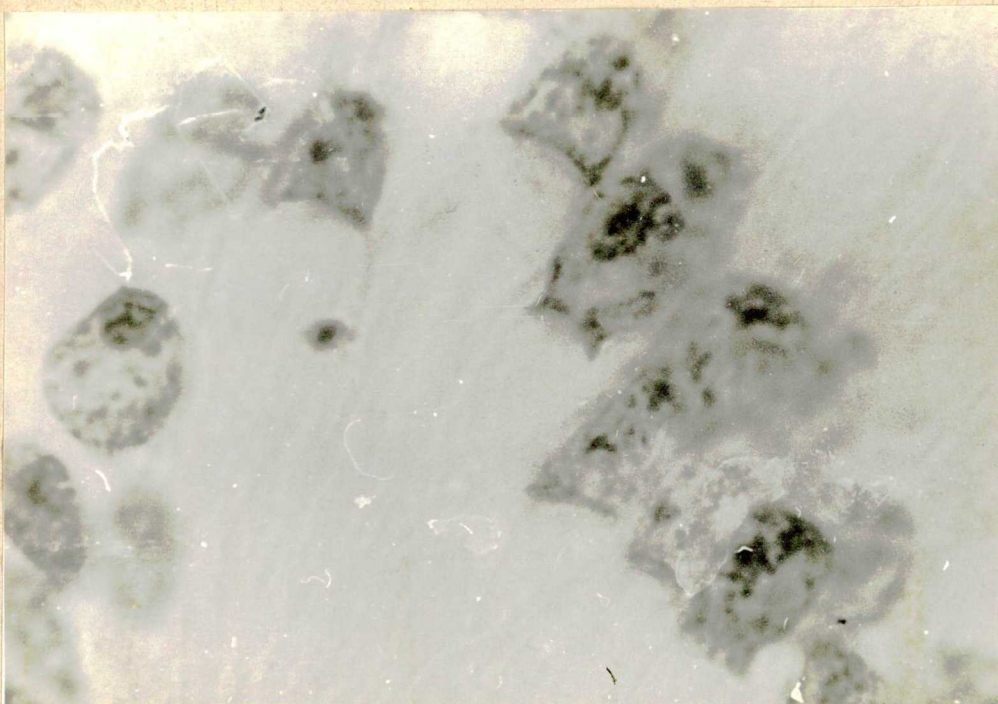
A Blatta secretios sejteinek DNS-tartalmát vizsgálva azt tapasztaltam, hogy az idősebb sejtek magvaiban a Feulgen-pozitivitás csökken, és a DNS szemcsék ritkább eloszlásuakká válnak. A sejtek apikális részén néha extranuclearis DNS szemcsék is vannak, amelyek valószínűleg cromatolysis eredményeként jutnak ki a nucleusból /Fischer, 1964/.

A Gryllotalpa gryllotalpa coecumaiban Heidenhain-féle vashematoxin festéssel fejlett ergastoplasmát találtam a sejtmagvak alatt és kisebb mértékben fölöttük. A sejtek széle ergastoplasmától mentes.

A Blatta orientalis coecumainak pyronin-festése hasonló viszonyokat mutatott. A sejtmag alatt mutatkozott a legintenzívebb pyroninophilia, ami magas RNS koncentrációra utal. A sejtmag feletti plazmarész szintén erősen pyroninophil /Fischer, 1964/.



26. ábra. A *Blatta orientalis* középbelének hámja.
/ Feulgen-reakció /



27. ábra. A *Blatta orientalis* középbel-hámjának sejtmagvai. / Feulgen-reakció /



28. ábra. A *Blatta orientalis* coecumának hámja.
/ Metilzöld-pironin /
A nucleusok alatt erősen pironinofil
zóna látható.

Jellegzetes a sejtmag alatti pyroninophil plasma és ^anucleus szoros morfológiai kapcsolata, melyet már a középbél histológiájánál leírtam.

Bizonyos secretum cseppek a pyronin-festéssel és a PAS-reakcióval szemben is gyenge pozitivitást mutatnak. A Blatta coecumaiban nagyon sok, a középbélben viszont kevés az ilyen secretum cseppecskéket tartalmazó sejt, amiből arra következtethetünk, hogy a coecumokban intenzívebb a secretió. Ezt bizonyítja az is, hogy regenerációs fészkei nagyobbak és sűrűbb elhelyezkedésűek, sejtjeinek pyroninophil~~ia~~ája pedig erőteljesebb mint a középbélé /Fischer, 1964/.

Végül megemlítem, hogy Gorka /1913/ vizsgálatai szerint a Malpighi-edények váladéka is jelentős szerepet játszik a Coleopterák emésztésében. Ezt a kérdést részletesebben a Malpighi-edények funkciójánál tárgyalom.

Az Orthopterák bélcsatornájának resorptios tevékenysége

A rovarok bélcsatornájának felszívó tevékenységét számos szerző sokféle fiziológiai és hisztológiai módszerrel vizsgálta. Sokan a bélhámsejtekben a különböző szerves és szervetlen anyagok akkumulációjának vizsgálata alapján következtettek az absorptios tevékenységre; ugyanis megfigyelték, hogy éheztetett állatok etetése után bizonyos bélhámsejtekben egyes anyagok gyorsan felhalmozódnak /Roeder, 1953/. Jelenleg azonban még ismeretlen, hogy az akkumuláció mértéke és az absorptio intenzitása között milyen összefüggés áll fenn.

A fiziológiai vizsgálatok közül jelentősebbek azok amelyek a testfolyadékban, illetőleg az in vitro túlélő Bélcsatornát körülvevő fiziológiás oldatban vizsgálták a felszívott tápanyagok megjelenését. Evvel a módszerrel azonban a különböző bél-részek resorptios intenzitását nem lehet megismerni. Kisebb azoknak a vizsgálatoknak a száma, amelyek az utóbbi módszert elkülönített elő-, közép- vagy utóbélben alkalmazták /Ramsay, 1958/. Döntő eredményre ezek sem vezettek, mert a mesterséges környezetbe helyezett bél hámsejtjeinek fiziológiai funkciója és permeabilitása jelentős mértékben megváltozhat.

A fenti és más módszerekkel nyert adatok alapján a legtöbb szerző megállapítja a középbél felszívó tevékenységét, de néhányan az utóbél, sőt elvétve a begy felszívó funkciójáról is említést tesznek egyes rovarfajoknál.

Az utóbbi években Treherne /1957, 1958 a, b, c/ korszerű módszerekkel nagyon részletesen vizsgálta a *Schistocerca gregaria* és a *Periplaneta americana* bélcsatornájának

resorptios tevékenységét. A kiéheztetett állatok bélcsatornájába meghatározott összetételű tápfolyadékot juttatott a szájon vagy a végbélen át. Az experimentális folyadék C^{14} -el jelzett glukózt /vagy más felszívásra alkalmas tápanyagot/ és azorubin-S festéket tartalmazott. Az azorubin-s a bélcsatornából nem szívódik fel. Bizonyos idő elteltével a bélcsatorna különböző részeiben lévő C^{14} és az azorubin-S arányának megállapításával következtetett a resorptio intenzitására és ezek alapján a coecumokat tartja a legfontosabb resorptios szerveknek.

Trekerne vizsgálataival kapcsolatban azonban meggondolandók a következők:

1. A kiéheztetett állatok bélcsatornája máskögyan viselkedik a kész, felszívásra alkalmas tápanyagokkal szemben, mint a rendszeresen táplált állatoké a megemésztendő táplálékkal szemben. Több szerző véleménye alapján az intenziv secretios fázisban lévő középbéli hámsejtek resorptios tevékenysége csökkent, vagy teljesen leáll /Gresson, 1934/.

2. Treherne, bár az értékelésnél nem említi egészen más eredményt kapott amikor az experimentális folyadékot a szájnyílás felől, és mást amikor a végbél felől juttatta a bélcsatornába. Az első esetben a felszívást jelző görbe a coecumok után a középbélben és az utóbélben tovább emelkedik, az utóbbi esetben a coecumok területén a görbe erősen fel-szökik, a közép és utóbél területén pedig rohamosan süllyed /Treherne, 1958a/. A fiziológias körülményeknek inkább megfelelő első esetet a felszívó tevékenység értékelésekor feltétlenül figyelembe kellett volna venni.

3. Amennyiben elfogadjuk azt az állítást, hogy a coecumok képesek a legintenzívebb resorptióra, akkor is kétséges, hogy a tápanyagok legnagyobb mennyisége ténylegesen itt szívódik fel. A bél anatómiai szerkezetének ismeretében arra lehet következtetni, hogy a coecumokba a megemésztett tápanyagoknak csak egy része juthat be.

Egészen más megvilágításba helyezik a resorptio kérdését Gorka /1913/ és Ramsay /1958/ kutatásai. Mindketten a Malpighi-edények és a bélcsatorna funkciójának kapcsolatát vizsgálva jutottak arra az eredményre, hogy az utóbél fontos resorptios szerv. Ramsay /1958/ a *Dixippus morosus* izolált elő-, közép- és utóbélét körülvető Ringer-oldatból kromatográfiás módszerrel kimutatta, hogy a glukóz, az aminosavak közül pedig a glicin az utóbélből nagy mennyiségben szívódik fel.

A rectum szerepére vonatkozóan Wigglesworth /1933/ végzett vizsgálatokat. A rectalis papillákat vizresorptios szerveknek tartja.

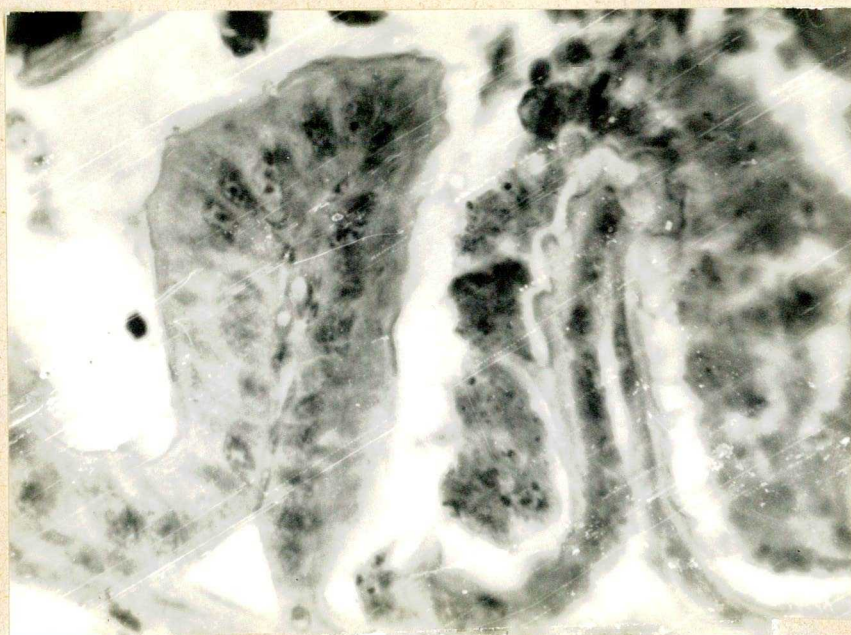
A szénhidrát felszívódás helyére vonatkozó vizsgálatok többsége szerint a glukóz a középbélből és a coecumokból resorbeálódik /Treherne, 1958/ Roeder, 1953/. Howerer vizsgálatai szerint a csótány begyéből is szívódhatnak fel szénhidrátok, azonban ezt Stanford /1918/ és Abott /1926/ téves eredmények minősíti. Az utóbél szénhidrát resorptios szerepére vonatkozóan is vannak adatok /Ramsay, 1958/.

Saját vizsgálataimmal 7 Orthoptera faj /*Gryllotalpa gryllotalpa*, *Gryllus campestris*, *Acheta desertus*, *Mantis religiosa*, *Phaneroptera falcata*, *Blatta orientalis*, *Oedipoda coerulescens*/ bélhámsejtjeinek glikogén tartalmát mutattam



A.

B.



29. ábra. A *Gryllotalpa gryllotalpa* utóbelének II. szakasza.

A. Hematoxin-eozin festés.

B. Best-karmin hematoxin festés. / A hámsejtek citoplazmája sötét a felhalmozott glikogéntől./

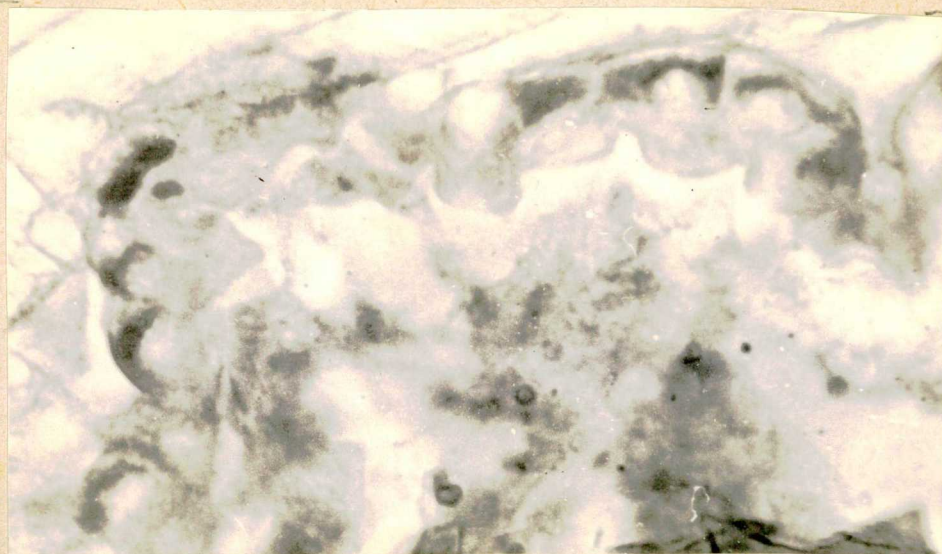


A.

B.



C.



30. ábra. A *Blatta orientalis* középbele /A./, Malpighi-edénye /B./ és utóbele /C./.
/ PAS-reakció /

ki /Fischer, 1963a, 1964/. Általában az elő-, közép- és utóbélben egyaránt találtam glikogént. A begy sejtjeiben csak elvétve, az oesophageal invaginatióban gyakrabban vannak glikogén szemcsék.

A középbél sejtjeiben rendszerint jelentős mennyiségű glikogén található, főleg a regenerációs fészkek fölötti fiatal sejtekben. A coecumok sejtjeinek glikogén tartalmában az egyes fajok között jelentős különbségek vannak. A Blattánál erősen, a Gryllusnál és az Achetánál gyengén pozitív, a többi faj coecumaiban pedig negatív eredményt kaptam.

Az utóbél sejtjeiben minden esetben találtam glikogént. Különösen sok glikogén volt az utóbél elejének és a rectum előtti részének sejtjeiben, a Grylloideáknál pedig az utóbél II. szakaszában.

Megjegyzem, hogy a vizsgálatokat szeptemberben és októberben végeztem. Legnagyobb volt a bélosatorna és a zsirtetek glikogén tartalma az áttelelés előtt álló fajokban /Gryllotalpa, Gryllus, Acheta/. Kevesebb glikogént találtam az egész év folyamán rendszeresen táplálkozó Blatta szervezetében, végül legkevesebb volt a glikogén mennyisége a fő életciklusukat befejezett rovarok /Mantis, Phaneroptera, Oedipoda/ vizsgált szerveiben.

Petrunkewitch /1900/ megállapította, hogy a Blatta begyéből zsir szívódhat fel. Ezt a megállapítást Stenmel /1913/, Abott /1926/, Stanford /1918/ és Scharrer /1947/ vizsgálatai is megerősítették. Abott /1926/ kísérletei szerint a Periplaneta begyének sejtjei a zsirt változatlanul, lebontás nélkül is fel tudják venni.

Scharrer /1947/ néhány csótány faj coecumainak és középbelének zsirresorptios tevékenységét állapította meg.

A középbel zsirresorptiojáról Stanford /1918/ is beszámolt. A zsirokknak az utóbélből történő felszívódására vonatkozóan csak a Hymenopterák köréből találtam adatokat /Stober, 1927/.

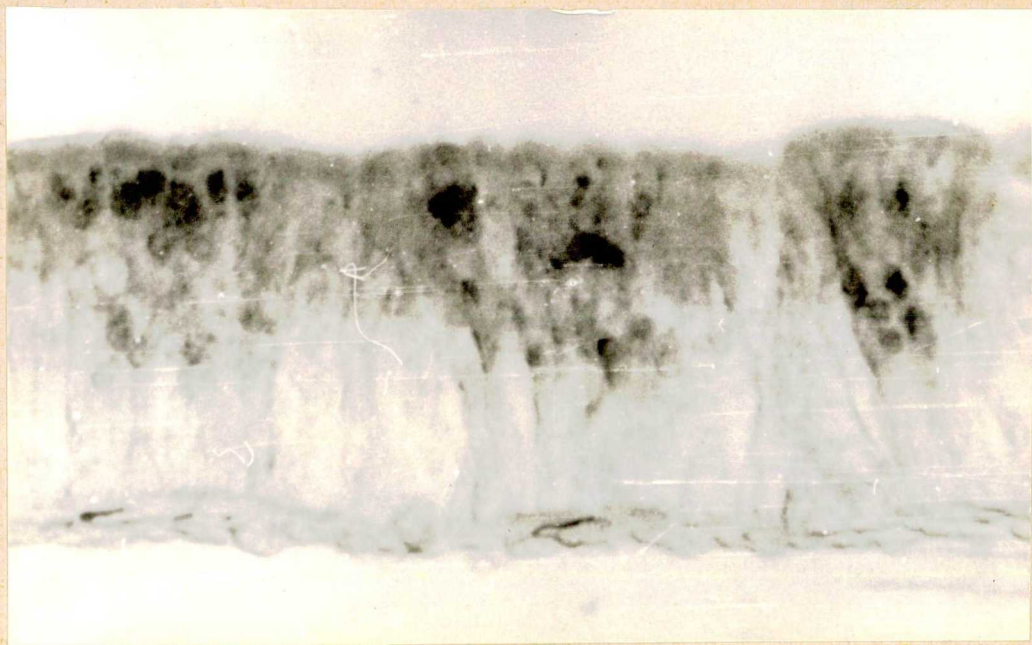
A fehérjék és az aminosavak resorptioját kevesen vizsgálták /Roeder, 1953/. Ramsay /1958/ szerint az aminosavak többségét a középbel, a glicint pedig az utóbél resorbeálja legintenzívebben.

A rectalis papillák vizresorptios szervekként ismertek /Wigglesworth, 1933/, de Pattron és Craig /1939/ szerint a Tenebrio lárvánál aminosavakat is vesznek fel.

A resorptios felületek enzimgazdagságáról többek között foszfatáztartalmáról sok irodalmi adat számol be /Törő és Pósalaky, 1962/. Magam a Blatta orientalis bélcsatornájának savanyu foszfatáz tartalmát vizsgáltam. /Fischer, 1964/.

A felhasznált két módszer közül a Gömöri-módszerrel a sejtmagvak minden esetben festődtek, az azofestékes módszer viszont a magvakban negatív eredményt adott. A bélcsatorna hámja teljes hosszában tartalmazza savanyu foszfatázt, A legintenzívebb a középbel és a vakbelek reakciója, ahol az enzim a sejtek apikális felében lokalizálódik. A hámról levált secretumcseppecskékben nem tapasztaltam savanyu foszfatáz enzim aktivitást.

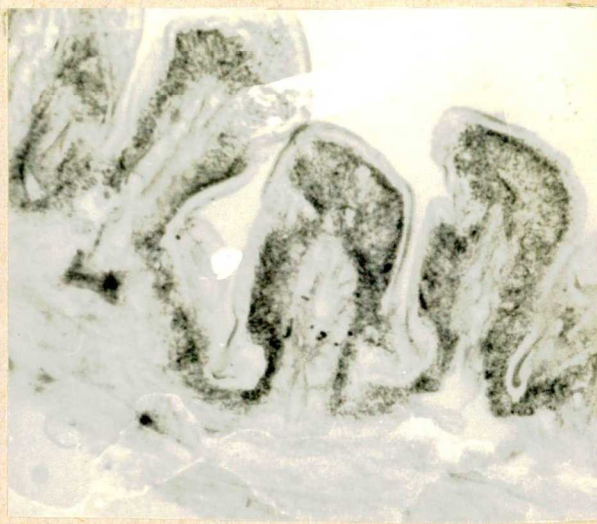
Az elő- és utóbél hámjában valamivel hosszabb inkubációs idővel szintén erőteljes enzim aktivitás mutatható ki. Az enzim jelenlétét jelző színreakció szemcsézett és az egész cytoplazmára kiterjed. A rectalis papillák sejtjeiben a



A.



B.



C.

31. ábra. A *Blatta orientalis* középbelének /A./, utóbelének /B./ és begyének /C./ fala.
/ Savanyu foszfatáz kimutatása Vadász módszerével /

legjelentéktelenebb az enzim mennyisége. Itt csupán a sejtek epikális peremén mutatkozik gyenge festődés.

A savanyu foszfatáz elő-, közép- és utóbélben tapasztalt aktivitását funkcionális szempontból értékelni meglehetősen nehéz. A foszfatáz enzimek a foszfátésztereket hasítják és rendkívül sokféle életfolyamatban vesznek részt. Szerepet játszhajnak a tápanyagok lebontásának utolsó fázisában, a felszívódásban, az intermedier anyagcserében, az autolitikus folyamatban, sőt Jao /1950/ szerint a kitin képzésében is. Nem tartom azonban valószínűnek, hogy az elő-, és utóbél savanyu foszfatáz tartalma kizárólag a kitin képzésében vesz részt.

Az elmondottak alapján valószínűnek látszik, hogy az egész bélcsatorna, tehát az elő-, közép- és utóbél is rendelkezik bizonyos resorptios potenciával. Treherne vizsgálatai alapján elfogadhatjuk azt, hogy a "nyugvó" vakbelek és középbél hámjának resorptios potenciája a legnagyobb. Az intenzív secretio és a vakbelek anatómiai helyzete azonban valószínűleg gátolja a teljes resorptios potencia kibontakozását, és ennek következtében legalábbis a szénhidrátok felszívásában jelentős szerep jut az utóbélnek /Fischer, 1964/.

Az Orthopterák Malpighi-edényeinek funkciója

A Malpighi-edények kiválasztószervek. A kiválasztó tevékenység mechanizmusát az utóbbi években Ramsay /1953, 1954, 1955a,b, 1956, 1958/ részletesen tanulmányozta a *Dixippus morosuson*. 6 féle aminosavval és 3 cukorral végzett vizsgálatai alapján megállapította, hogy amennyiben az aminosavak és a cukrok koncentrációja a testfolyadékban bizonyos szintet meghalad, úgy ezek az anyagok megjelennek a Malpighi-edények lumenében. A Malpighi-edények tehát a szervezet számára hasznos anyagokat is választhatnak ki. Véleménye szerint a rovarok Malpighi-edényei a gerincesek glomerulusaihoz hasonlóan passzív filtráció útján végzik a kiválasztást, a reabsorptio helye pedig az utóbél, illetve a rectum.

Szövettani és hisztokémiai vizsgálataim során a Malpighi-edények sejtjeiben gyakran találtam glikogént. Minden esetben jelentékeny volt a cytoplasma savanyu foszfatáz tartalma, pyroninophiliája azonban többnyire gyenge /Fischer, 1964/. A Malpighi-edények sejtjeinek glikogén és savanyu foszfatáz tartalma, a morfológiai sajátosságok közül pedig a rhabdrium alapján arra következtethetünk, hogy a Malpighi-edények nem csak passzív diffúziós excretiora képesek, hanem bonyolult anyagátalakítási folyamatokat is végeznek. A gyakran előforduló merokrin secretios elváltozások alapján a secretiós funkció is valószínű.

Nagyon érdekesek Gorka /1913/ vizsgálatai, aki a *Gnaptor* és a *Necrophorus* Malpighi-edényeinek váladékában

szénhidrátokat és zsírokat bontó enzimeket tudott kimutatni, proteolitikus enzimeket viszont nem talált. Ezek szerint a Malpighi-edények az emésztésben is fontos szerepet játszanak.

Nincs tudomásom arról, hogy a Malpighi-edények emésztő funkcióját más is megállapította volna. Saját szövettani és hisztokémiai vizsgálataim eredményei nincsenek ellentétben Gorka megállapításával.

Teljesen ismeretlen a Gryllotalpa gryllotalpa bokorszerű szerveinek /arborescent organ/ funkciója. Felépítésük alapján Malpighi-edényeknek tekinthetők, Karny /1924/ szerint emésztőmirigyek. Gorkának a Malpighi-edények működésére vonatkozó tanulmányát ismerve talán a legmegfelelőbb választ akkor adjuk meg, ha mindkét véleményt elfogadjuk. Feltévésem szerint tehát olyan Malpighi-edényekről van itt szó, amelyek működésében az emésztő funkciók dominálnak.

Gorka /1913/ vizsgálatai szerint a középbél is résztvehet a bomlástermékek excretiójában. Stendel /1913/ a Periplaneta coecumainak excretios tevékenységét állapította meg. Állítását arra alapozta, hogy a coecumok sejtjeiben vas jelent meg miután a testüregbe vastartalmu oldatot fecskendezett. Saját vizsgálataim során /Fischer, 1963a/, melyeket a Blatta coecumain végeztem, sokszor meglepően "excretios lokalizációju" glikogén szemcséket találtam a sejtek apikális peremén és a chabdorium pálcikái között. A "glikogén excretio" kérdésében azonban csak további tanulmányok dönthetnek.

Az elmondottak alapján arra következtethetünk, hogy a Malpighi-edények és a középbél illetve a coecumok funkciója között nem lehet éles határt vonni. A Malpighi-edények fő tevékenysége az excretio~~x~~, de secretiot is végezhetnek, a coecumok és a középbél hámja pedig esetenként szerepet játszhat az excretióban is.

Az Orthopterák bélcsatornájának és Malpighi-edényeinek eredete

Közismert, hogy a rovarok elő- és utóbele ectodermális, középbél pedig endodermális eredetű. Egyes esetekben, például a Grylloideáknál azonban az irodalmi adatok alapján tisztázatlan a közép- és utóbél helye és ezzel együtt természetesen a bél bizonyos területének eredete is.

Graber /1891/ és Bordas /1902/ a Grylloideák közép- és utóbelének határát az ureter eredési helyénél vélték felfedezni, és azóta ezt az adatot a szinte minden összefoglaló mű átveszi /Beier, 1950; Harz, 1957; Svanvics, 1949/. Ezzel szemben Frenzel, Eberli /1892/, Cuenot /1895/ és Sayce /1899/ a Gryllotalpa gryllotalpa közép- és utóbelének határát közvetlenül a vakbelek mögött jelölték meg. Stenmel /1913/ megemlítette mind a két nézetet, de egyik mellett sem foglalt állást.

A két ellentétes vélemény eredményeként a jellegzetes bél-szerkezet kialakulásának magyarázatára kétféle elmélet született.

A metamorphosis elmélet hívei szerint az ureter előtti bélszakasz a középbél metamorphosisa útján jött létre, tehát középbéli eredetű. Azok a kutatók viszont, akik a megjelölt kritikus bélrészt proctodaealis eredetűnek tartják a Grylloidea bél kialakulását a középbél redukciójával magyarázzák.

Vizsgálataim alapján a morfológiai adatok teljes mérték-

ben a redukciós elméletet igazolják /Fischer, 1962, 1963b/. Ezek szerint a *Gryllotalpa gryllotalpa* közép- és utóbélnek határa nem az ureter eredési helyénél, hanem közvetlenül a coecumok mögött van, és nem a középbél tagolódik két eltérő felépítésű részre, hanem az utóbélnek van 3 jól elkülöníthető szakasza.

A *Gryllotalpa gryllotalpa* bélcsatornájának a *Gryllus campestris* és az *Acheta desertus* belével történő összehasonlítása során tapasztalt tények is sokkal könnyebben magyarázhatók a középbél redukciójának elméletével. Az utóbbi két fajnál ugyanis a középbél nem korlátozódik a vakbelekre, hanem viszonylag jelentős hosszúságban azok mögött is folytatódik, és csak ezután következik *Gryllotalpa*-éhoz hasonló felépítésű utóbél. A középbél redukciója tehát itt sokkal kisebb mértékű mint a *Gryllotalpa*-nál.

Felmerül tehát a kérdés, hogy a másik elmélet hívei mire alapozták a középbél metamorphosisának gondolatát? Véleményem szerint az ellentmondó összehasonlító morfológiai adatok miatt legfeljebb döntő ontogenetikai bizonyítékok adhatnak létjogosultságot a metamorphosis elméletének.

Graber /1891/, aki a metamorphosis-elmélet egyik megalkotója a *Gryllotalpa gryllotalpa* bélcsatornáját teljes egészében, tehát a szerint szövettanilag három részre tagolódó "középbelet" is ectodermális eredetűnek tartotta! Hasonló véleményen volt Heymons /1895/ és Korotneff /1894/ is.

Nusbaum és Fulinski /1909/ viszont bebizonyították azt, hogy ennél a fajnál is megjelennek a stomo- és proc-

todaeum proximális végén az endoderma felhalmozódások, tehát az endoderma is résztvesz a bél képzésében. Eredményeikből azonban egyáltalán nem következik az, hogy az ureter torkol-lása előtti bélrész is endodermális eredetű, azaz valóban középbél lenne.

Ezek alapján a metamorphosis elméletet tudományosan megala-pozatlan feltevésnek tartom.

Sokáig uralkodó nézet volt a rovarok Malpighi-edénye-inek ectodermális eredete /Weber, 1949/. Az ontogenetikai leírások többsége ugyanis azt állítja, hogy a Malpighi-edé-nyek a proctodaeum kiöblösödéseiből nőnek ki /Ibrahim, 1960/. A morfológiai tények tömege /Gorka, 1913; Fischer, 1963b/ viszont a Malpighi-edények ectodermális eredete ellen szól. Az Orthopterák Malpighi-edényeinek vizsgálata alapján is megállapítható, hogy azok a középbél függelékei /Fischer, 1963b/.

Henson /1932, 1944, 1946/ a Blatta orientelison és más fa-jokon végzett vizsgálatai során ontogenetikailag is kimutat-ta a Malpighi-edények endodermális eredetét. Szerinte az elsődleges vagy lárvális Malpighi-edények közvetlenül az endoderma-kezdemenyekből fejlődnek. A később kialakuló másodlagos vagy imaginális Malpighi-edényeket a közép- és utóbél határán lévő imaginális gyűrű /hátsó imaginális gyűrű/ hozza létre.

Az imaginális gyűrű differenciálatlan blastoporussejtekből áll, amelyek reaktivációjuk révén befelé az endodermális met-enteront és a másodlagos Malpighi-edényeket képezik, hátrafelé pedig az ektodermális utóbelet gyarapítják.

Henson elméletét ujabban Savage /1956, 1962/ vizsgálatai is igazolják. Savage /1962/ az Orthopterák közül a *Schistocerca gregaria* és a *Carausius morosus* Malpighi-edényeinek endodermális ~~sz~~ eredetét mutatta ki.

Bahadur /1963/ a Heteropterák ileumának eredetét kutatva a következőket írja: "Most of the workens in Heteroptera had regarded the vesicle as the ileum and the Malpighian tubules to be ectodermal, until Henson /1932,44,46/ arqued that the latter ar endodermal". A Malpighi-edények endodermális eredetének elméletét tehát ő is elfogadja.

A *Blatta orientalis*on végzett vizsgálataim során a hátsó imaginális gyűrű és a másodlagos Malpighi-edények sejtjeit erősen pyroninophilnek találtam /Fischer, 1964/. E területek magas RNS koncentrációja csak Henson elméletével magyarázható meg elfogadhatóan.

Ö s s z e f o g l a l á s

Az Orthopterák bélcsatornájának anatómiai, szövettani és hisztokémiai vizsgálatai alapján a következők állapíthatók meg:

1. A szájszervek közül a rágók szélességének a hosszúságukhoz viszonyított százalékos értéke, továbbá az incisor és a molar areájuk alkata tükrözi legjobban a táplálkozás-módot.

2. A Gryllotalpa gryllotalpa bélcsatornájáról sok téves adat szerepel az irodalomban. Ezekkel szemben megállapíthatom, hogy:

a/ A középbél és az utóbél határa nem az ureter betorkollási helyénél van, hanem közvetlenül a vakbelek mögött.

b/ A középbél a vakbelekre korlátozódik.

c/ A valvula cardiacáról 6 lebeny ered.

d/ Az utóbél elejébe torkolló bokorszerű szervek felépítése a Malpighi-edényekre emlékeztet.

e/ Az utóbél három anatómiailag és szövettanilag jól elkülöníthető részre tagolódik.

f/ Valódi rectum nincsen.

3. A Malpighi-edények a középbélhez tartoznak.

4. Az Orthopterák bélcsatornája 4 típusba sorolható.

a/ Legprimitívabb a Carausius morosus bélcsatornája.

b/ A Mantis religiosa bélcsatornája a Blattidaekkal azonos típusú.

c/ Az Acrididaek bélcsatornájának felépítése teljesen eltér a többi Saltatoriától.

d/ A Bicoeca típus három altípusa fejlődéstani sorozatot alkot.

5. A bélcsatorna típusát a táplálkozás módja nem változtatja meg. A táplálék minősége az egyes típusokon belül hoz létre eltéréseket.

6. A stomatogastricus idegrendszerben Gömöri-pozitív anyag csak a hypocerebralis gangliont a corpora caodiacaval összekötő idegben és az oesophagealis ideg elülső részében mutatható ki.

7. A coecumokban intenzívebb a secretios tevékenység mint a középbél egyéb részeiben.

8. A középbél és a vakbelek hámsejtjeinek DNS állománya az idős sejtekben fellazul és Feulgen pozitivitása csökken, ritkábban hiperkromatikus elváltozást mutathat.

9. A középbél hámsejtjeinek magja alatt és fölött fejlett ergastoplasma, illetőleg nagy mennyiségű RNS mutatható ki. A mag alatti RNS-ben gazdag plasma a nucleussal szoros anatómiai kapcsolatban áll.

10. Jelentős mennyiségű glikogén található a közép és az utóbél hámjában, kevesebb glikogént tartalmaznak a Malpighi-edények és az előbél sejtjei.

11. Valószínűleg az egész bélcsatorna rendelkezik potenciálisan resorptios képességgel, ami főleg a középbélben és az utóbélben realizálódik.

12. A Malpighi-edények képesek bonyolult anyagcsere-folyamatok lebonyolítására is passzív diffúziós kiválasztó

tevékenységükön kívül.

13. A Malpighi-edények és a középbél funkciója között nincsen éles határ.

14. A morfológiai és hisztokémiai vizsgálatok egyaránt Henson elméletét igazolják.

15. A Grylloideak bélcsatornája a középbél redukciója és az utóbél erősebb differenciálódása révén keletkezett.

Irodalom

- Abonyi S.: A házi méh bélcsövének alak és élettani leírása.
Állattani Közl. II. 137-168. 1903.
- Abbott, R. L.: Contributions to the physiology of digestion
in the Australian roach, *Periplaneta australasiae*.
Exp. Zool. 44. 219-253. 1926.
- Albrecht, F. O.: The Anatomy of the Migratory Locust.
118 pp., London, 1953.
- Ander, K.: Vergleichend-anatomische und phylogenetische Studien
über die Ensifera.
Opusc. ent. Suppl. 2. 306.S. 1939.
- Aros, B., Vigh, E.: Neurosecretory activity of the central
and peripheral nervous system in the earthworm.
Acta Biol. Hung. 12. 169-185. 1961.
- Ábrahám A.: A csigák bélcsatornájának mikroszkopikus beideg-
zése.
Mat. Term. Tud. Ért. 58. 536-550. 1939.
- Ábrahám A. és Minker E.: Az orvosi pióca / *Hirudo med. L.* /
bélcsatornájának beidegzése.
MTA Biol. Csop. Közl. 2. 139-155. 1958.
- Bahadur, J.: On the so-called "Ileum" of Heteroptera.
Zool. Anzeiger, 170. 354-364. 1963.
- Barekné, Baranyi I.: Adatok a *Dugesia lugubris* hisztokémi-
ájához.
Biol. Közl. VII. 61-67. 1959.
- Barekné, Baranyi I.: Histchemiai vizsgálatok hármásbélű ör-
vényféreg fajokon.
Biol. Közl. IX. 163-166. 1961.
- Bei-Bienko: Tarakanovüe.
Moszkva, Akadémiai Kiadó. 1950.
- Beier, M.: Embioidea und Orthopteroida.
Leipzig, Geest-Portig. 1955.
- Bickley, W. E. On the stomodeal nervous system of Insects.
Ann. ent. Soc. Amer. 35. 343-354. 1942.
- Bordas, L.: Les tubes de Malpighi des Orthopteres.
C. R. Ac. Sc. Paris 142. 46-48. 1897.

Bordas, L.: L' appareil digestif des Orthopteres.

Ann. Sci. nat. Paris. 5. 1-208. 1898.

Cholodowski, N. A.: Zur Kenntniss der Speicheldrüsen von *Gryllus domesticus* L.

Allg. Z. Ent. 6. 177-178. 1901.

Coupland, R. E.: Observations on the normal histology and histochemistry of the fat body of the locust /*Schistocerca gregaria*/

Exp. Biol. XXXIV. 2. 290-296. 1957.

Crampton, G. C.: Comparative study of the Maxillae of the Acridiidae, Phasmidae and Phylliidae.

Psyche. 23. 83-87. 1916.

Cuenot, L.: Etudes physiologiques sur les Orthopteres.

Arch. Biol. 14. 293-341. 1895.

Cuenot, L.: Peritrophische Membran, Verdauung und Absorption bei Orthopteren.

Arch. Zool. 1898.

Day, M. F. and Powning R. F.: A study of the process of digestion insects.

Aust. J. Sci. Res. 2. 175-215. 1949.

Day, M. F.: The mechanism of sekretion by the salivary gland of the cockroach, *Periplaneta americana* L.

Aust. J. Sci. Res. 4. 2. 1950.

Deegener, P.: Die Entwicklung des Darmkanals der Insekten während der Metamorphose.

Zool. Jahrb. Morph. 20. 499-676. 1904.

Duhr Benno: Über den chemischen Sinn, die Darmperistaltik und die Bildung der peritrophischen Membran der Corethralarve.

Zool. Jahrb. Physiol. 65. 315-333. 1955.

Eberli, J.: Untersuchungen an Verdauungstrakten von *Gryllotalpa vulgaris*.

Vierteljahresschr. d. Naturf. Ges. Zürich, 37. 167-212. 1892.

Eidmann, H.: Untersuchungen über die Morph. u. Phys. des Kaumagens von *Periplaneta orientalis* L.

Z. Wiss. Zool. 122. 1923.

Fischer E.: Adatok a *Gryllotalpa gryllotalpa* L. bélcsatorna-

nájáról.

Pécsi Ped. Főisk. Évk. 417-439. 1962.

Fischer E.: Az Orthopterák emésztőszerveinek összehasonlító anatómiája és szövettana.

/ A Szegegi Tudományegyetemre beadott szakdolgozat / 1962.

Fischer E.: Az Orthopterák szénhidrát anyagcseréjének néhány kérdése a glikogén lokalizáció vizsgálata alapján.

Pécsi Tanárképző Főisk. Tud. Közl. 333-346. 1963.a.

Fischer E.: Morphogenetikai problémák a Grylloideák bélcsatornájának és Malpighi-edényeinek felépítésében.

Pécsi Tanárképző Főisk. Tud. Közl. 323-331. 1963.b.

Fischer E.: Hisztokémiai vizsgálatok a *Blatta orientalis* bélcsatornáján és Malpighi-edényein.

Kézirat. 1964.

Frenzel, J.: Einiges über den Mitteldarm der Insekten, sowie über Epithelregeneration.

Arch. f. mikr. Anat. 26. 229-306. 1886.

Füller, H. B.: Morphologische Untersuchungen über die neurosekretorischen Verhältnisse in Zentralnervensystem von Blattiden und Culiciden.

Zool. Jb. Physiol. 69. 223-250. 1960.

Gersch, M.: Untersuchungen über Auslösung und Steuerung der Darmbewegungen bei der Larve *Chaoborus* /*Corethra*/.

Biol. Zbl. 74. 603-628. 1955.

Gorka S.: Adatok a Coleopterák táplálócsövének morfológiai és physiológiai ismeretéhez.

Budapest, 1901.

Gorka S.: Anatómiai és élettani adatok a bogarak Malpighi-edényeinek működésének megítéléséhez.

Budapest, 1913.

Graber, V.: Beiträge z. vergl. Embryologie der Insekten.

Denkschr. Akad. Wien, 58. 803-866. 1892.

Gresson, R. A.: Zytologic des Mitteldarms *Periplaneta*.

Quart. J. micr. Sci. 77. 313-334. 1934.

Hanström, B.: Inkretorische Organe, Sinnesorgane und Nervensystem des Kopfes einiger niedriger Insektenordnungen.

Kungl. Svensk. Vet. Ak. 18. 265. 1940.

- Harz, K.: Die Geradeflüger Mitteleuropas.
Fischer, Jena. 1957.
- Hámori J.: Elektron microscope studies on neuromuscular junctions of end-plate type in insects.
Acta Biol. Hung. XIV. 231-245. 1963.
- Henson, H.: The development of the Malpighian tubules of *Blatta orientalis*.
Proc. R. ent. Soc. London, 19. 73-91. ~~XXXX~~.1944.
- Henson, H.: The theoretical Aspect of Insect Metamorphosis.
Biol. Revs. 21. 1-14. 1946.
- Heymons, R.: Über d. Bildung u. d. Bau d. Darmkanals bei niederen Insekten.
Ges. Naturf. Berlin, 7. 111-119. 1897.
- Hodge, C.: The anatomy and histology of the alimentary tract of *Locusta migratoria* L.
J. Morphol. 64. 375-400. 1939.
- Haug, G.: Morphologische und histophysiologische untersuchungen an den Verdauungsorganen der Mallophagen und Anopluren.
Zool. Jb. Anat. 72. 302-344. 1952.
- Ibrahim, M. M.: Grundzüge der Organbildung im Embryo von Tachycines /Saltatoria/.
Zool. Jahrb. Anat, 76. 541-594. 1958.
- Judd, W. W.: A comparative study of the proventriculus of Orthopteroid Insects With reference to its use in Taxonomy.
Canad. J. Research. 26. 93-161. 1948.
- Kiszely-Barka: Gyakorlati mikrotechnika és hisztokémia.
Medicina, Budapest, 1958.
- Korotneff, A.: Die Embryologie der Gryllotalpa.
Z. wiss. Zool. 41. 570-604. 1885.
- Kovách, A.: A kísérleti orvostudomány vizsgáló módszerei. V.
Akad. Kiadó. 1959.
- Krichner, E.: Untersuchungen über neurohormonale Faktoren bei *Melalontha vulgaris*.
Zool. Jb. Phys. 69. 43-62. 1960.
- Lazarenko, T.: Die morphologische Bedeutung der Blut und Bindegewebelemente der Insekten.

- Z. f. mikrosk. anat. Forschg. 3. 1925.
- Lebedeff, A.: Über d. Speicheldrüsen d. Küchenschabe.
Arb. Naturf. Ges. Kasan, 33. 1899.
- Ludwig, E. und Richterich, H.: Morphologische und histochemische Untersuchungen am Stäbchensaum der Darmepithelzelle.
Acta Anatomica XXI. 2. 168-196. 1954.
- Marcu, O.: Nervenendigungen an der Muskelfasern der Insekten.
Anat. Anz. 67. 369-380. 1929.
- Metchnikoff, S.: Über die Absorption Eisens im Verdauungskanal von *Blatta orientalis*.
Bull. Akad. Wiss. St. Petersburg. 4. 1896.
- Meyer, G. F.: Vergleichende Untersuchungen mit der supravitalen Methylenblaufärbung am Nervensystem wirbelloser Tiere.
Zool. Jahrb. Anat. 74. 339-400. 1955.
- Miall, L. C. and Denny, A.: The Structure and Life, History of the Cockroach. London, 1886.
- Nagy B.: Untersuchungen über den Nahrungsbedarf der Imagines von *Dociostaurus crucigerus brevicollis* Eversm. und *Oedipoda coerulescens* L.
Ann. Biol. Univ. Debrecen 1. 1950.
- Nagy B.: Beiträge zur Kenntniss des Nahrungsbedarfes von *Decticus verrucivorus*.
Ann. Biol. Univ. Debrecen, 1950.
- Nussbaum, J. u. Fulinski, B.: Über die Bildung der Mitteldarmanlage bei *Phyllodromia* /*Blatta*/ *germanica*.
Zool. Anz. 30. 362-381. 1906.
- Orlov, J.: Die Innervation des Darmes der Insekten.
Z. f. Zool. 122. 1924.
- Petrunkewitsch, H.: Die Verdauungsorgane von *Periplaneta orientalis* u. *Blatta germanica*.
Zool. Jb. Anat. 13. 171-190. 1900.
- Pringle, J.W.S.: Proprioception in Insects. I.
J. Exp. Biol. 15. 101-113. 1938.
- Ramme, W.: Geradeflüger. /Die Tierwelt Mitteleuropas IV./
Meyer, Leipzig, 1961.
- Ramsay, J. A.: The excretory system of the stick insect,

- Dixippus morosus /Phasmideae/.
J. Exp. Biol. 32. 183-199. 1955.
- Ramsay, J. A.: Excretion by the Malpighian tubules of the stick insect, *Dixippus morosus* /amino acids, sugars and urea/.
J. Exp. Biol. 35. 871-891. 1958.
- Randow, E.: Zur Morphologie und Physiologie des Darmkanals der Juliden.
Zeitschr. f. Wiss. Zool. 1924.
- Roeder, K. D.: Insect Physiology.
London, 1953.
- Romeis, B.: Mikroskopische Technik.
Oldenbourg, München, 1948.
- Savage, A.A.: The Development of the Malpighian tubules of *Schistocerca gregaria*.
Quart. J. micr. Sci. 97. 591-615. 1956.
- Savage, A.A.: The Development of the Malpighian tubules of *Carausius morosus*.
Quart. J. micr. Sci. 103. 417-437. 1962.
- Sayce, A. A.: on the structure of the alimentary system of *Gryllotalpa australis*, with some physiological notes.
P. R. Soc. Victoria, 11. 113-129. 1899.
- Scharrer, B.: Fat absorption foregut, *Leucophaea* /Orthoptera/.
Anat. Rec. 99. 1947.
- Schimmer, F.: Beiträge zu einer Monographie der Gryllodeengattung *Myrmecophila*.
Latr. Ibid. 93. 1909.
- Schlottke, E.: Untersuchungen über die Verdauungsfermente der Insekten. II.
Zschr. vergl. Physiol. 24. 422-450. 1937.
- Slifer, E. H. and Finlayson, L. H.: Muscle Receptor Organs in Grasshoppers and Locusts.
Quart. J. micr. Sci. 97. 617-621. 1956.
- Steinmann H.: On the Cephalic Nervous System of Orthopteres Insects /Orthoptera/.
Term. Tud. Muzeum Évk. 52. 217-227. 1960.
- Steinmann H.: Phylogenetic and systematic considerations based on the comparative anatomical study of the

central nervous system of Orthopterous Insects.

Acta Zool. Hung. VIII. 151-160. 1962.

Steudel, A.: Absorption und Secretion im Darm von Insekten.
Zool. Jb. 1913.

Strenger, A.: Funktionelle Analyse des Orthopterenkopfes.
Zool. Jb. Syst. 75. 1-72. 1941.

Stuart, R.R.: The anatomy and histology of the Malpighian tubules and the adjacent alimentary canal in *Melanoplus differentialis*.

J. Morphol. 58. 173-188. 1935.

Svanvics, B. N.: Kursz obsceej entmologii.
Moszkva, 1949.

Tietz, H.M.: The anatomy of the digestive system of the Carolina Locust.
Ann. ent. Soc. Amer. 16. 256-268. 1923.

Tóth L.: A Collembolák bélcsatornája.
A Magyar Biol. Köt. Int. Munkái. XIII. 518-524. 1941.

Treherne, J.E.: Glucose absorption in the Cockroach.
J. Exp. Biol. 34. 478-485. 1957.

Treherne, J.E.: The absorption of glucose from alimentary canal of the locust *Schistocerca gregaria* Forsk.
J. Exp. Biol. 35. 297-306. 1958.

Treherne, J.E.: The absorption and metabolism of some sugars in the locust *Schistocerca gregaria* Forsk.
J. Exp. Biol. 35. 611-625. 1958.

Treherne, J.E.: The digestion and absorption of tripalmitin in the cockroach, *Periplaneta americana* L.
J. Exp. Biol. 35. 862-870. 1958.

Törő I. és Pósalaky Z.: A cytoplasma histochemiai aktivitása felszívódásos folyamatokban.
MTA V. Oszt. Közl. XIII. 11-28. 1962.

Vadász Gy.: Nem stabilizált diazóniumsók használata azokapcsolásos hisztokémiai módszerekben.
Kézirat, 1963.

Visart, O.: Digestive Canal of Orthoptera.
Toscana Scient. Natur. VII. 277-285. 1892.

Weber, H.: Grundriss der Insektenkunde. Jena, 1949.

- Wigglesworth, V.B.: Digestion in the cockroach I-II.
Biochem. Journ. 21. 791-811. 1927.
- Wigglesworth, V.B.: Digestion in the cockroach III.
Biochem. J. 22. 150-161. 1928.
- Wigglesworth, V.B.: On the function the so called "rectal
glands" of insects.
Quart. J. micr. Sci. 75. 1932.
- Wigglesworth, V.B.: The storage of protein, fat, glycogen
and uric acid in the fat body and other tissues
of Mosquito larvae.
J. Exp. Biol. 19. 56-77. 1942.
- Wigglesworth, V.B.: Physiologie der Insekten.
Basel u. Stuttgart, 1955.
- Wigglesworth, V.B.: The Haemocytes and Formation in an Insect,
Rhodnius prolixus.
Quart. J. micr. Sci. 97. 89-99. 1956.
- Zawarzin, A.: Über die histologische Beschaffenheit des un-
paaren ventralen Nervs der Insekten.
Ibid. 122. 1924.
- Yao, T.: The localization of alkaline phosphatase during the
post-embryonic development of *Drosophila melanogaster*.
Quart. J. micr. Sci. 91. 89. 1950.
- Yao, T.: Cytochemical Studies on the Embryonic Development of
Drosophila melanogaster. II.
Quart. J. micr. Sci. 91. 79. 1950.

