

H.F. Quliyeva, İ.M. Səfərova

HƏŞƏRATLARIN EKOLOJİ FİZİOLOGİYASI

(Entomologiya ixtisası üzrə universitetlərdə təhsil alan magistr tələbələr və doktorantlar üçün dərs vəsaiti)

*Azərbaycan Respublikası Təhsil Nazirliyi
Vahid Elmi-Metodik Şurası «Biologiya»
Bölməsinin 27.05.2004-cü il tarixli 30 №-li
protokolu ilə təsdiq edilmişdir.*

İkinci nəşr

«Bayramoğlu» nəşriyyatı
BAKI – 2013

28 Az 72
Q 82

592
Q 86

Redaktor: *prof. H.F. Quliyeva*

Rəyçilər:

Bakı Dövlət Universitetinin Onurğahlar zoologiyası kafedrası
(kaf. müdiri, *prof. Q.T. Mustafayev*)
MEA Zoologiya institutunun Həşəratların ekologiyası və fiziologiyası
laboratoriyası
(lab.müdiri, b.e.n. *B.Ə. Əhmədov*)

Q 82 Quliyeva H.F., Səfərova İ.M. Həşəratların ekoloji fiziologiyası.
Dərs vəsaiti.- Bakı: 2013, 283 səh.

Dərs vəsaiti həşəratların bütün sistemlərinin toxuma və orqanlarının funksional təşkili haqda məlumatlar və ekoloji fiziologiya sahəsində mövcud olan problemləri özündə əks etdirən ədəbiyyat və eksperimental materiallar əsasında yazılmışdır.

Kitabda əsas diqqət təbii amillərin həşərat orqanizminə təsiri, qışlama, ayrı-ayrı fizioloji sistemlərin genotipik və fenotipik uyğunlaşmaları məsələlərinə yönəldilmişdir. Burada mühitin temperaturu, təzyiq, su rejimi, qidalanma şəraiti və tipləri, lokomotor fəaliyyətin xüsusiyyətləri kimi amillərin təsiri altında həşəratların vegetativ fizioloji sistemlərində baş verən adaptiv dəyişikliklər müzakirə olunur. Vəsait entomologiya ixtisası üzrə təhsil alan tələbələr üçün nəzərdə tutulsa da fizioloqlar, entomoloqlar, ekoloqlar və bitki mühafizəsi sahəsində çalışan alimlər tərəfindən bir elmi mənbə kimi istifadə edilə bilər.

Cədvəl 1, şəkil 128, Biblioqr.: 19.

4306021100
Q 82 _____ 2013
053

«Bayramoğlu» 2013

ÖN SÖZ

Məlumdur ki, həşəratların fiziologiyası onların xüsusiyyətləri haqqında mövcud olan müasir biliklərin nəzəri fundamentidir və bir çox tətbiqi entomoloji fənlərin elmi əsasını təşkil edir. Ona görə də həşəratların fizioloji xüsusiyyətlərinin ekoloji aspektlərini özündə əks etdirən bu kitab - kənd təsərrüfatı, meşə, tibbi və digər entomologiyaların elmi əsası olmaqla arıçılıq, ipəkçilik sahələri üçün də elmi əhəmiyyət kəsb edir.

Hazırkı dərs vəsaitinin birinci nəşrindən (2004) keçən dövr ərzində kursun tədrisi prosesində toplanmış və analiz edilmiş yeni materiallar ikinci nəşrdə öz əksini tapmışdır. Bəzi fəsillərdə tələbələr üçün çətinlik törədən və ya yeni aktualıq qazanmış bölmələr yenidən işlənmiş, məlumatlarla zənginləşdirilmişdir.

Bu dərs vəsaitində fəsillər xüsusi ardıcılıqla tərtib edilmişdir. Belə ki, tələbələr ilkin mərhələdə həşərat orqanizminin metabolik sistemləri – tənəffüs orqanları, həzm və ifrazat sistemi, sinir sistemi və qan dövrəni orqanları haqqında ümumi məlumatlarla, sonradan isə ekoloji amillərin təsiri altında bu sistemlərdə yaranan adaptiv uyğunlaşmalarla tanış olacaqlar. Həmin məlumatlar bütün onurğasızları əhatə edir. Məlumatların belə müqayisəli şəkildə təqdimatı, tələbəyə həmin uyğunlaşmaların təkamül prosesində formalaşma istiqamətini dərk etməyə imkan verəcəkdir. Bu elmi biliklər gələcəyin yüksək ixtisaslı entomoloq, fizioloq, ekoloq, aqronomlarına, həmçinin kənd təsərrüfatı, bitki mühafizəsi sahəsində çalışacaq kadrlarına ekoloji fiziologiyaya dair məlumatları daha yaxşı qavramağa, bir sıra tədbirləri işləyib hazırlamağa şərait yaradacaqdır.

Ümid edilir ki, bu dərs vəsaitinin ikinci nəşri magistr tələbələr tərəfindən bioloji elmlərin entomologiya ilə sıx əlaqədə olan digər fənlərinin də qavranılması prosesini asanlaşdıracaqdır.

Müəlliflər

GİRİŞ

Hal-hazırda eksperimental ekologiyaya aid olan tədqiqatlarla ekoloqo-fizioloji tədqiqatlar arasında həddi göstərmək çox çətinidir. Bir çox alimlər bunu həyata keçirməyə cəhd etmişlər. Bu cəhdlərdən birini tanınmış alim S.S.Şvars (1967) etmişdir. O, ekoloqo-fizioloji tədqiqatların konkret vəzifələrini göstərmişdir. Şvarsın fikrincə, həmin araşdırmalar tədqiq olunan növlərin sayının artmasına, yeni fizioloji qanunauyğunluqların müəyyənələşməsinə yönəlmiş halda, eksperimental ekologiyanın vəzifəsi populyasiyalar, növlərin sayını xarakterizə etmək, bununla da say dinamikasını əsaslandırmaq və növün proqnozunu verməkdən ibarətdir.

«Heyvanların ekologiyası» monoqrafiyasının müəllifi olan Ellen və başqalarının (*Ellen et al., 1950*) fikrincə isə ekologiyanın fizioloji aspektlərinə ikitərəfli yanaşmaq mümkündür: bir tərəfdən bunu orqanizmlərin mühitin təsirinə qarşı cavab reaksiyası, münasibətlərin fiziologiyası kimi, digər tərəfdən isə orqanizmin davamlılığının fiziologiyası kimi qiymətləndirmək lazımdır. Hər ikisi birlikdə isə — *ekoloji fiziologiya* adlanan mənani, yəni «*environmental physiology*» ifadəsini əks etdirir.

Qeyd etmək lazımdır ki, son illərdə digər heyvan növləri ilə yanaşı həşəratların ekoloji fiziologiyasına dair çoxlu sayda eksperimental nəticələr əldə olunmuşdur. Həmin nəticələr ətraf mühit amillərinin həşəratlar sinfinə aid olan orqanizmlərə təsirini müəyyənləşdirməyə, üzvi təkamülün müxtəlif səviyyələrində yerləşən ayrı-ayrı qrupları, onların «həyati formaları»nı xarakterizə etməyə imkan verəcəkdir.

Ekoloqo-fizioloji tədqiqatların predmeti və vəzifələri. Həşəratların ekoloji fiziologiyası dedikdə müxtəlif fiziki-coğrafi şəraitlərdə mühit amillərinin təsiri altında həşərat orqanizminin həyat fəaliyyətinin fizioloji mexanizmləri haqqında biliklər nəzərdə tutulur. O amillərin təsiri haqqında məlumatlara xüsusi diqqət yetirilir ki, onlar həşəratların davranışı və fizioloji funksiyaların xüsusiyyətlərinə təsir göstərmiş olsun.

Populyasiyalara ilin müxtəlif fəsillərində, həyat tsiklinin müxtəlif mərhələlərində mövcud olduqları arealların şəraiti də təsir göstərir.

Həşəratların ekoloji fiziologiyası təkamül fiziologiyasının bir şəxəsi olan fizioloji funksiyaların mənşəyini tədqiq edən fəndir. Lakin təkamül fiziologiyasından fərqli olaraq, onun məqsədi adaptasiyaların, yəni uyğunlaşma və davranışın ayrı-ayrı elementləri,

müxtəlif orqanlar və sistemlərin qarşılıqlı əlaqəsini əvəz edən, cəmləşdirən fizioloji funksiyaların qarşılıqlı əlaqələrinin tədqiqidir.

Hazırda həşəratların ekoloji fiziologiyasının bioloji elmlər arasında tutduğu yerini, mövqeyini sxematik olaraq belə ifadə etmək mümkündür:

*Biotik və abiotik
amillər*

*Ekoloji fiziologiya,
biokimyə, növün morfolojiya,
immunologiya və patologiyası*

↑ ↓

↑ ↓

*növün populyasiyasının dinamikası və strukturu,
həmçinin biosenozda onun yeri*

Deməli, populyasiyanın strukturu və onun dinamikası, əslində, ekologiyanın tədqiq etdiyi predmetdir. Populyasiya dedikdə, eyni növə aid olan və eyni yaşayış şəraitinə malik ərazini əhatə edən həşərat orqanizmlərinin birliyi nəzərdə tutulur. Populyasiyanın morfoloji və fizioloji xüsusiyyətləri orqanizmə təsir edən bir sıra xarici amillərdən asılıdır. Populyasiyanın xüsusiyyətlərinin fizioloji analizi bir çox praktiki məsələlərin həllində mühüm rol oynayır. Belə ki, populyasiya - növün mühit amilləri və digər növlərə qarşı münasibətlərini xarakterizə edir. Həşəratların funksional xüsusiyyətlərinin formalaşması, mühit amillərindən, həmçinin, bu xüsusiyyətlərin orqanizmin inkişafının müxtəlif mərhələlərində təsirindən sonra nə dərəcədə möhkəm olmasından asılıdır. Əgər fizioloq yalnız müxtəlif növ həşəratları tədqiq edib, təkamülün müxtəlif mərhələlərində bu və ya digər funksiyaların inkişafı haqda məlumat toplamaq üçün təcrübə qoyursa, ekoloji fiziologiya sahəsində iş aparmaq üçün imkan daxilində, müxtəlif şəraitlərdə yaşayan, təkamül prosesində ayrılma dövrünü və tarixini izləmək mümkün olan yaxın növləri seçmək lazımdır. Beləki, müxtəlif areallarda mövcud olan eyni növərin fizioloji xüsusiyyətlərinin müqayisəsi – təkamül nəticəsində orqanizmə kompleks amillərin təsirinin analizini verməyə, biokimyəvi proseslərin xüsusiyyətlərini anlamağa, reflektor fəaliyyətin formalaşması qanunauyğunluqlarına müdaxilə etməyə imkan verir.

Tətbiqi fiziologiyanın müxtəlif şöbələrində ekoloqo-fizioloji tədqiqatlar mühüm yer tutur. Bu məsələlərin araşdırılması kənd təsərrüfatına ziyan vuran zərərvericilərin, o cümlədən xeyirli həşəratların öyrənilməsi, saxlanması problemlərinin öyrənilməsi işində böyük əhəmiyyət kəsb edir. Mühitin biotik amillərinin həşərat orqanizmlərinə təsiri ekoloji fiziologiyanın öyrəndiyi obyektlərdən

biridir. Xüsusən ayrı-ayrı növlərin biosenozlarda trofiki əlaqələri və həzm, qidalanma proseslərinin tədqiqi məsələlərinə mühüm yer ayrılır.

Entomoloji obyektlərdə ekoloqo-fizioloji tədqiqatların əməli əhəmiyyəti çox böyükdür. Faunanın xeyirli nümayəndələrinin çoxaldılması, bərpası, xarici mühitin mühafizəsi işində böyük əhəmiyyət kəsb edir.

Həşəratların ekoloji fiziologiyası və biokimyası problemlərinə qarşı daima marağın artması təsadüfi deyildir. Çünki ekoloqlar, fizioloqlar, entomoloqlar həşərat orqanizmlərinin morfologiyasını, ekologiyasını və xarici mühitin təsirinə qarşı spesifik cavab reaksiyası olan funksional xüsusiyyətlərini öyrənən zaman bir sıra çətinliklərlə üzləşməli olurlar. Belə çətinliklər, adaptosiogenezin əsasını təşkil edən ekoloqo-fizioloji proseslər, mexanizmlər haqqında əlavə məlumata ehtiyacdən irəli gəlir.

Məlumdur ki, həşəratlarda həyat tsiklinin ayrı-ayrı mərhələləri, zaman baxımından, müxtəlif vaxtlara təsadüf edir. Onların fəal həyat fəaliyyəti (qidalanma, inkişaf, çoxalma) ilin müxtəlif dövrünə təsadüf edir. Yəni xarici mühitin abiotik amilləri ilə müxtəlif uyğunlaşmalar şəraitində keçir. Bütün bunlar müxtəlif uyğunlaşmaların yaranmasına səbəb olmuşdur. Məhz bu uyğunlaşmaların köməyiylə, həşəratlar öz mövcudluqlarına və populyasiya daxilində fərdlərin say tərkibinin sabit saxlanmasına nail olurlar. Lakin bu zaman fərdlərdə, ontogenez boyu, xarici mühitin abiotik amillərinə qarşı əlverişsiz uyğunlaşmaları da formalaşa bilər ki, ona qarşı hər növün həssaslığı eyni cür olmur. Beləki, bəzi mərhələlərdə o, xeyli artıq, bəzilərdə isə nisbətən az olur. Orqanizmin həssaslığında olan bu fərqlər morfofunksional xarakter daşıyır, yəni böyümə, orqanizmin differensiasiyası prosesləri ilə, fizioloji və biokimyəvi xüsusiyyətlərilə sıx əlaqədardır.

Hal-hazırda ekoloji fiziologiya sahəsində əldə edilmiş məlumatları ümumi bir çərçivəyə salmaq çətinidir. Ona görə də həşərat orqanizmlərinin ekoloqo-fizioloji xarakteristikasını tərtib etmək üçün əsas diqqəti burada istifadə olunan üsullar haqqında biliklərin yiyələnməsinə yönəltmək lazımdır.

Adətən ekoloqo-fizioloji tədqiqatlarda iki əsas metodik üsuldan istifadə edilir:

- 1) təbiətdə toplanmış materiallardan istifadə, yəni təcrübədən əvvəl təcrübə sahələrindən növlərin toplanması üsulu ilə. Bu zaman növlərin inkişaf etdiyi təbii şərait tədqiq edilir. Növün ekoloji və fizioloji xüsusiyyətləri öyrənilərkən xüsusi cihazlardan (məsələn, say

dinamikası müəyyənləşərkən işıq tələlərindən) istifadə olunur və mühitin amilləri nəzərə alınır; 2) həşəratların laboratoriya şəraitində saxlanması üsulu ilə. Əgər təbii materialdan istifadə edərkən, materialı yığıb laboratoriyada təbii şəraiti davam etdirən mühiti yaratmaq şərti ilə, təcrübələr davam etdirilirsə (məsələn, avtomatik olaraq işıq və gün uzunluğunun dəyişilməsini tənzimləyən kameralardan istifadə yolu ilə), bu bir növ işin davamı deməkdir.

Lakin tədqiqatlar yalnız laboratoriya şəraitində aparılırsa, bu zaman laboratoriya populyasiyası əldə edilir. Yəni bu material, əsasən təbii şəraitdə inkişaf vaxtı artıq məlum olan növdürsə, müqayisə hər iki variant – laboratoriya və təbii material arasında aparılır. Məsələn, həşəratlarda fizioloji sakitlik halı (diapauza) tədqiq edilirsə, kəmiyyət və keyfiyyət fotoperiodik reaksiyaların nisbətinin müəyyənləşməsi laboratoriya şəraitində dəqiqləşdirilir.

Son zamanlar ekoloqo-fizioloji tədqiqatlarda istifadə edilən metodik üsullar çoxşəkilli olur, bu isə daha dərin tədqiqatlar aparmağa şərait yaradır.

Həşəratların (o cümlədən digər heyvani orqanizmlərin) fizioloji xarakteristikasını müəyyənləşdirmək üçün aşağıdakı üsullardan istifadə olunur: 1) tam orqanizm və ya onun ayrı-ayrı sistemlərinin fəallıq səviyyəsi tədqiq edilir;

2) orqanizmə təcrid olunmuş və ya mürəkkəb təsir nəticəsində əmələ gələn fizioloji dəyişikliklər (bəzən, patoloji) qeydə alındıqdan sonra funksiyanın yenidən bərpa vaxtı nəzərə alınır;

3) mühitin ekstremal amillərinin təsirindən sonra orqanizmin sağqalma dərəcəsi, təsirin vaxtı müəyyənləşir.

Orqanizmin morfofizioloji xarakteristikası və fizioloji halının səviyyəsi müqayisəli fiziologiyanın predmeti olsa da ekoloji fiziologiya üçün də əhəmiyyət kəsb edir.

Ekoloji fiziologiyanın inkişaf tarixi. Keçmiş SSRİ məkanında ilk dəfə olaraq, ekoloji fiziologiyaya dair tədqiqatlar təsərrüfat əhəmiyyətli məsələlərin həlli və problemlərin aradan qaldırılması məqsədilə aparılan araşdırmalar nəticəsində formalaşmışdır. Yəni, təsərrüfat fəaliyyəti üçün yeni ərazilərin müəyyənləşməsi, kənd təsərrüfatında yüksək məhsuldarlığa nail olmaq, yeni yaşayış ərazilərinin yaradılması və bəzi təsərrüfat sahələrinin inkişaf etdirilməsi məsələlərinin həyata keçirilməsi zamanı bu tədqiqatlar geniş vüsət almışdır.

İlk dəfə olaraq bu tədqiqatlar, XIX əsrin ikinci yarısında müxtəlif heyvan növləri üzərində A.V.Severtsov, A.F.Middendorf,

İ.M.Seçenov, XX əsrin əvvəllərində isə İ.P.Pavlov tərəfindən həyata keçirilmişdir. Həmin tədqiqatlar əsasən təbii şəraitdə orqanizmin reaksiyalarının öyrənilməsinə – xarici mühitdən təcrid olunmuş və daha mürəkkəb amillərinin fizioloji funksiyalara, orqanizmin və onun orqanlar sisteminin reaksiyalarına təsirinin araşdırılmasına həsr edilmişdir. Bunun üçün xüsusi meteoroloji laboratoriyalarda təcrübələr barokameralar, işıq kameralarında və sair şəraitlərdə aparılmışdır. 30-cu illərdə istifadə edilməsi mümkün olan bu cihazların köməyi ilə mühitin temperaturu, O₂-nin miqdarı, işıq şüasının enerjisi, su mühitində əzələ fəaliyyəti və s. təcrübələrin keçirilməsi mümkün oldu. Bu baxımdan, mühitin yüksək temperaturunun orqanizmə təsirinin tədqiqi (*Razenkov və b., 1945*), termorequlyasiyaya (*Marsak, 1930; Veselkin, 1946*), əzələ fəaliyyətinin fiziologiyasına (*Krestovnikov və b., 1932; Konradi və b., 1935*) dair işləri xüsusi qeyd etmək lazımdır.

Xarici mühit amillərinin təsirinə qarşı orqanizmin cavab reaksiyalarının tədqiqi ilə yanaşı həmin orqanizmlərdə bu təsirə qarşı əmələ gələn uyğunlaşmalar da öyrənilməyə başlandı. Onurğalı heyvanlar üzərində - həşəratyeyənlər, əliqanadlılar, gəmiricilər, meymunlar, balıqlar və s. (*Kreps, 1936; Slonim, Şerbakova, 1940; Slonim və b., 1940; İzrael, 1936; Kaşkarov, Korovin, 1936; Kalabuxov, 1935; 1940; 1943*) aparılan tədqiqatlar bu sahədə ilk işlər idi. Əsrin əvvəllərində intensiv surətdə aparılan tədqiqatlar sırasında həşəratların həyat tərzinə, böyümə və çoxalmasına müxtəlif ekoloji amillərin (temperatur, gün uzunluğu, rütubət, yem mənbəyi və s.) təsiri ilə bağlı işlər aparılmağa başlandı. Bu baxımdan, həşəratların ekoloji fiziologiyasına dair iş aparan bir çox alimləri, *A.Kroq (1914,1916); Marcovitch (1923, 1924); Powan (1926); M.Koqure (1933); V.B.Uiqsvuors (1934); İ.V.Kocançikov (1936); Blanşar (1942); L.K.Lożina-Lożinskiy(1949); İ.İ.Yevstropov(1953), N.İ.Qorışin (1953), A.S.Danilevski (1961-1972)* və digərlərini xüsusi qeyd etmək lazımdır.

30-cu illərdə ekoloji fiziologiyaya dair maraqlı tədqiqatlardan O.P.Şerbakovun (1937, 1938) onurğalı heyvanların və V.B.Çernişevin (1984) həşəratların sutkalıq ritmlərinin öyrənilməsinə dair işləri xüsusi əhəmiyyət kəsb edirdi. Beləki, bu tədqiqatlar nəticəsində bir çox xeyirli və zərərverici növlərin fəal və sakitlik dövrlərinin formalaşma xüsusiyyətləri müəyyənlanmışdır. Bu zaman işıq rejimi, qidalanma, mühitin temperaturu, əzələ fəaliyyəti kimi amillərdən asılı olaraq, həmin dövrlərin asılılığı aşkar edilmişdir. Müxtəlif onurğasız heyvanlar üzərində (yağış qurdu, gənələr, çoxayaqlılar, böcəklər,

qarısqalar və s.) aparılmış təcrübələr nəticəsində (*Адаптация почвенных животных к условиям среды, 1977*) müəyyənleşmişdir ki, növlər və formalar arasında mövcud olan ekoloji fərqlər bəzi anatomo-morfoloji və fizioloji xüsusiyyətlərlə, yəni aydın şəkildə adaptiv xarakter daşıyan əlamətlərlə müqayisə oluna bilər.

Beləliklə, ekoloji fiziologiyanın istiqaməti özünün ilkin inkişaf mərhələlərində təcrübələrdə tədqiq olunmuş obyektləri xarakterizə etməkdən ibarətdir. Bu, ilk növbədə yaşadıkları ekoloji mühitə görə fərqlənən, lakin təsnifat baxımından yaxın növlər idilər. Deməli, ekoloji fiziologiyaya dair təcrübələrdə insan tərəfindən özünün fəaliyyəti nəticəsində müxtəlif təbii şəraitlərdə çoxaldılan növlərdən istifadə edilmişdir. Çünki bu növlər müxtəlif təbii və süni seçmənin təsiri altında əmələ gələn populyasiya səviyyəsində qarşılıqlı münasibətləri, təkamül uyğunlaşmalarını öyrənmək üçün ən münasib obyektlər idilər.

Ekoloji fiziologiyaya dair tədqiqatların nəticələri, o dövrlərdə keçirilən Ümumittifaq konfranslarında müzakirə olunurdu. Məsələn, 1959-cu ildə Leninqradda ekoloji fiziologiyaya dair yığıncaqların 1 və 2-ci buraxılışları həyata keçirilmişdir. Sonradan 2-ci konfrans 1963-cü ildə "Adaptasiya və davranış problemləri" nə həsr olunmuşdur. 3-cü konfrans ("Ekoloji fiziologiya, biokimya və morfologiya" üzrə) 1967-ci ildə Novosibirskdə; 4-cü konfrans ("Mühit amillərinə qarşı uyğunlaşmaların morfofizioloji və biokimyəvi mexanizmləri" üzrə) 1972-ci ildə Krasnodarda; 5-ci konfrans ("Təbiətdə və eksperimentlərdə ekoloqo-fizioloji tədqiqatlar, ekoloji fiziologiyanın ümumi məsələləri" üzrə) 1977-ci ildə Frunzedə keçirilmişdir.

Ekoloji fiziologiyaya dair aparılan tədqiqatların əsas mərkəzlərinə (keçmiş SSRİ məkanında) – Novosibirsk EA Fiziologiya in-tu; Rusiya EA Zoologiya in-nun Ornitoloji stansiyası; Tomsk Universitetinin Fiziologiya in-tu; Rusiya Bitki mühafizəsi in-tu; Qırğızıstan EA Fiziologiya və Yüksəkdağlıq Eksperimental Patologiya in-tu; Özbəkistan EA Fiziologiya in-tu, Azərbaycan EA Fiziologiya in-tu və Zoologiya in-tu; Türkmənistan Arid Zonanın Patologiyası və Fiziologiyası in-tu; Maqadan Şimal Bioloji Problemlər in-tu; Dənizlərin Biologiyası in-tu (Vladivostok) aiddir.

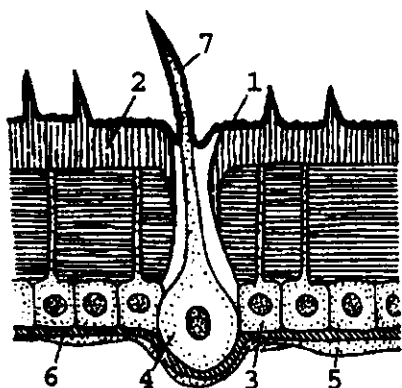
FƏSİL I

HƏŞƏRATLARDA ƏSAS SİSTEMLƏRİN FUNKSIONAL TƏŞKİLİ

1. ÖRTÜK TOXUMALARI

Həşəratın dəri örtüyünün quruluşu. Həşəratların örtük toxuması müxtəlif cinsli törəmələrdən - *epidermis* (bəzən hipoderma adlandırılır) və *kutikuladan* ibarətdir. Epidermis canlı hüceyrələrdən formalaşan, kutikula isə cansız, qeyri-hüceyrəvi quruluşa malik olan və epidermisin hüceyrələri tərəfindən sintez olunan qatdır. Epidermis hemolimfadan amorf *bazal membran* vasitəsilə ayrılır. Bazal membran mezodermal mənşəli olduğu üçün örtük toxumalarına aid deyil.

Epidermis qatı sütunvari və ya çoxbucaqlı hüceyrələrdən ibarətdir ki, bunların iri nüvələri vardır (şəkil 1).



Şəkil 1. Həşəratın dəri örtüyünün sxematik quruluşu: 1 - endokutikula; 2 - ekzokutikula; 3- epidermis; 4- trixogen (tük) hüceyrəsi; 5- birləşdirici toxuma hüceyrələri; 6- bazal membran; 7- tükçük; 8- endokutikula

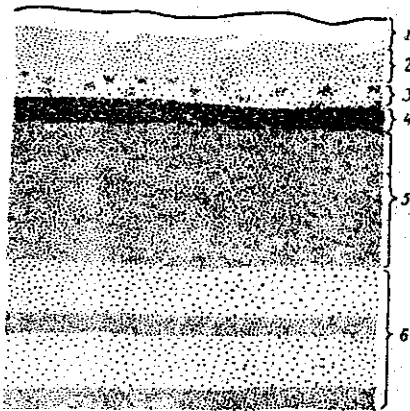
Kutikulaya söykənən bu hüceyrələrin hər biri kiçik tükçük ilə təchiz olunmuşdur. Adətən epidermisin daxilinə adi, ixtisaslaşmamış hüceyrələrdən başqa, xüsusi *ixtisaslaşmış hüceyrələr* də aiddir ki, onlar *tükçükləri* və *sensillaları* (şəkil 1) əmələ gətirirlər. Həmçinin burada *poliploid hüceyrələr*, yəni enositlər və birhüceyrəli və ya çoxhüceyrəli *dəri vəziləri* vardır. Bu vəzilərin ifraz etdiyi birləşmələr köhnə kutikulanın ərیمəsi və yeninin əmələ gəlməsində iştirak edir. Lakin bəzən bu vəzilərin kutikulanın formalaşması ilə heç bir əlaqəsi olmur, bu zaman onlar, həşərat tərəfindən yalnız tikinti materialı, cəlbedici yaxud qorxuducu maddələr ifraz edən vəzilər rolunu oynayirlar.

Kutikula qatı, həşəratın bədənini örtən xarici skeleti əmələ gətirir. Skelet 2 əsas qatdan ibarətdir: qalın daxili qat - *prokutikula* və nazik, xarici qat *epikutikula*. Prokutikula 30-40%-ə qədər su və xitinlə bağlı olan zülallardan ibarətdir. Epikutikulada xitin olmur

(şəkil 1). Suyu keçirə bilən prokutikula, əsasən, toxuma və hüceyrələr üçün mexaniki təsirdən mühafizə rolunu oynayır. Epikutikula isə suyu keçirmir, onun əsas funksiyası orqanizmi qurumaqdan mühafizə etməkdir.

Adətən epikutikulanın inkişaf səviyyəsi, həşəratın yaşadığı mühitdən asılı olur. Yəni həşəratın yaşadığı yerin rütubət rejimi ilə müəyyənləşir. Demək olar ki, bütün qanadlı həşəratlar yetkin mərhələdə uzun müddət havada olurlar. Ona görə də onların epikutikulası bütöv olur, yəni bədəni tamamilə örtür. Sürfələr isə yaşadığı mühitdən asılı olaraq, ya bütöv epikutikulaya (torpaq üzərində, quruda yaşayanlar) malik olurlar, ya da bu qat onların ayrı-ayrı bədən nahiyələrinin üzərini örtür (suda, torpağın alt qatlarında, çürüyən substrat daxilində və s.). Bəzən isə epikutikula tamamilə olmur. Məsələn, uzunayaq torpaq ağcaqanadlarının (*Tipulidae*) sürfələri, şıqqıldaq böcəklərinin (*Elateridae*) bu hallar müşahidə edilir. İynəcələrin də sürfələrinin (suda yaşadıkları üçün) yalnız dorsal hissəsində, yəni üst qatında epikutikula vardır.

Kutikulyar qatlar. Kutikulanın hər iki qatı özlüyündə bir neçə qatlardan ibarət olur. Belə ki, prokutikula *endokutikula* və *ekzokutikuladan* formalaşır. Endokutikula bilavasitə epidermisə söykənir və yumşaq olur. Onun üzərində isə möhkəm ekzokutikula yerləşir (şəkil 2, 6).



Şəkil 2. Həşəratın epikutikulasında qatların yerləşməsi (sxem): 1- sement qatı; 2- mum qatı; 3- polifenol qat; 4- kutikulin lövhə; 5- homogen protein epikutikula; 6- ekzokutikula

Adətən endokutikula qatında sklerotizasiya və piqmentləşmə prosesləri zəif ifadə olur. Yəni xitin-protein kompleksin polimer molekulları burada növbələşən qatları əmələ gətirir. Bu qatlar isə *lamellər*

adlanan nazik lövhələrdən formalaşır.

Ekzokutikula qatında isə xitin-protein molekulları xiononlarla tənzimlənir və piqmentlidir. Ona görə də ekzokutikula daha möhkəm və rənglənmiş olur. Bəzən ekzo- və endokutikula arasında

mezokutikula adlanan aralıq qat formalaşır. Mezokutikula homogen olsa da zəif rənglənmiş olur.

Prokutikuladan çoxlu sayda *məsaməli kanallar* keçir. Bu kanallar vasitəsilə epidermisin üst qatla əlaqəsi təmin olunur. Yəni bu kanalların məsamələrindən epidermisin *sapvari çıxıntıları* keçir (şəkil 1). Məsələn, milçəklərin sürfələrində hər bir hüceyrə 50-70 kanalcıqla bağlı olur ki, ümumilikdə, 1 mm² bədən örtüyündə 15000 kanal yerləşir.

Məsaməli kanallar, epikutikulanı əmələ gətirən birləşmələrin sintezi və daşınmasında iştirak edir. Həşəratların epikutikulası tipik halda 4 qatdan formalaşır ki, bu qatlar bir-birindən kimyəvi tərkibinə görə fərqlənir (şəkil 2).

Embrional inkişaf dövründə və yeni kutikula əmələ gələn zaman qabıqdəyişmədən sonra ilk növbədə daxili – *protein qatı* formalaşır. Protein qatı epidermisin hüceyrələri və epidermal enositlər tərəfindən sintez olunur. Bu qatın üst hissəsi xiononlarla aşılənmiş lipoproteindən – *kutikulindən* ibarətdir (şəkil 2, 4). Ondan sonra daxilə doğru sıx, homogen və qalın protein qatı yerləşir. Lakin protein qatı yüksək keçiriciliyə malik olduğu üçün baryer rolunu oynamır, yəni su və digər kimyəvi birləşmələrin molekullarının kutikuladan keçməsinin qarşısını almır.

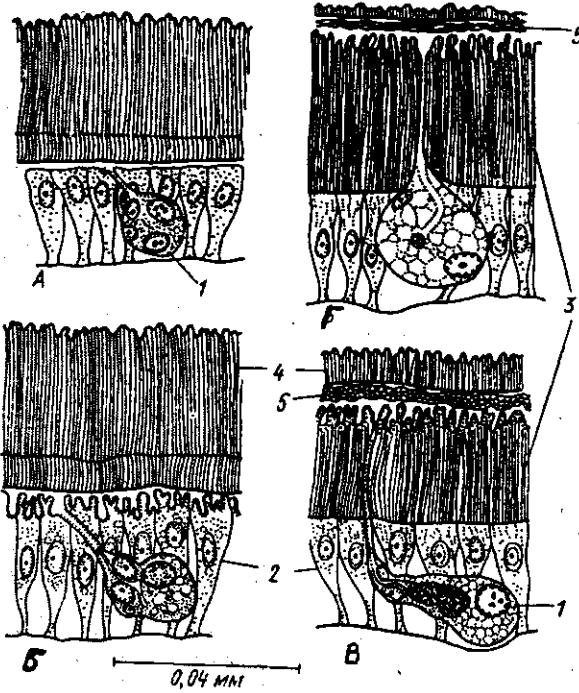
Protein qatında zülallarla yanaşı, polifenollar və difenollar vardır ki, onlar kutikulanın bərkiməsi və rənglənməsində iştirak edirlər. Yenicə qabıq dəyişmiş fərdlərdə örtük qatı hələ yumşaq və açıq rəngdə olur. Bu zaman fenol birləşmələri kanallar vasitəsilə kutikulin lövhənin üzərinə çökür və yarımmaye halda olan *polifenol qatını* əmələ gətirir (şəkil 2, 3). Lakin bu qat bir azdan sonra yox olur.

Zülallar və polifenolların üzərində epikutikulanın lipid birləşmələri yerləşir. Onlar *mum qatını* əmələ gətirir (şəkil 2, 2). Mum qatı epikutikulada mumun suda həll olan törəmələrindən formalaşır ki, onlar da epidermal hüceyrələr tərəfindən sintez olunur. Bu törəmələr örtüyün üzərinə məsaməli kanallar vasitəsilə çatdırılır. Mum qatı baryer rolunu oynayır, yəni həşəratları su itkisindən qoruyur, artıq buxarlanmanın qarşısını alır.

Mum qatının üzərində nazik *sement qatı* yerləşir ki, o, çoxlu sayda dəri vəziləri tərəfindən sintez olunur. Sement qatının tərkibinə şellaka bənzər birləşmələr daxildir. Onlar epikutikulanın üzərində lak örtüyünü əmələ gətirməklə, mum qatını zədələnmələrdən qoruyur.

Epidermis və kutikulanın formalaşması. Epidermisin ən mühüm funksiyası – *sekretor funksiyadır*. Belə ki, epidermisin hesabına köhnə kutikula əriyir və qabıqdəyişmə prosesində yenisi formalaşır. Bu zaman epidermal hüceyrələr fermentlər ifraz edir ki, onların təsiri altında köhnə kutikula parçalanır, bu parçalanma zamanı əmələ gələn məhsullar mənimsənilir və yeni kutikulanın tərkibinə daxil olan kimyəvi birləşmələr sintez olunur. Bu birləşmələr həşəratın örtük qatında olan səciyyəvi mikrostrukturunu, yeni qılıc, tükcük, pulcuq, qabırğavari çıxıntı, büküşlər, batıqlar və şırımların yerini müəyyənləşdirir.

Qabıqdəyişmədən əvvəl epidermisin hüceyrələri böyüyür və mitotik yolla bölünməyə başlayır. Bu zaman epidermal hüceyrələrdən kutikula aralanır və onların arasında məsamə əmələ gəlir. Bu boşluğa, dəri vəzilərinin sintez etdiyi *ekzuvial maye* dolur (şəkil 3).



Şəkil 3. Qansoran bit *Rhodnius prolixus* –un sürfələrində qabıqdəyişmə zamanı dəri vəzilərinin dəyişilməsi və kutikulanın formalaşması (Wigglesworth, 1933 görə): sürfələr qan sormadan 14-15 gün sonra qabıq dəyişməyə başlayırlar. Örtük qatının 8-ci (A), 11-ci (B), 13-cü (B) və 14-cü (Γ) günləri: 1-dəri vəzisi; 2-epidermis hüceyrələri; 3-yeni kutikula; 4-köhnə kutikula; 5-köhnə kutikulanın qalıqları

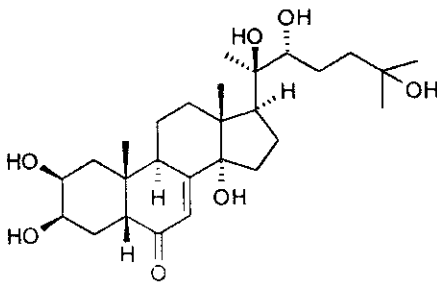
Ekzuvial mayenin tərkibində fermentlər olur ki, bunlar zülalları və köhnə kutikulanın xitinini həll edir. Lakin bu mayenin tərkibində lipidlər və epikutikulanın lipoproteinlərini parçalayan fermentlər olmur. Ona görə də qabıqdəyişmə zamanı yalnız prokutikula dağılır. Epikutikula isə ekzokutikulanın üst qatları ilə birlikdə *ekzuvial dəri* əmələ gətirir ki, o, həşərat tərəfindən tullanır.

Adətən yeni kutikulanın formalaşması, ekzuvial mayenin ifrazı ilə eyni vaxtda baş verir (şəkil 3, Б-В). Əvvəlcə, nazik pərdə şəklində hamar və ya büküslü epikutikula sintez olunprokutikula əmələ gəlməyəur, sonradan isə prokutikula əmələ gəlməyə başlayır. Bu zaman xitin və zülalın sintezi epidermal hüceyrələrin sapvari çıxıntıları ətrafında baş verir. Yeni kutikula köhnədən *ekzuvial membran* vasitəsilə ayrılır. Həmin membran, tərkibində çoxlu sayda sterinlər olan lipoproteinlərdən formalaşır. Ekzuvial membran ekzuvial mayenin təsirinə qarşı olduqca davamlıdır. Ona görə də o, yeni əmələ gələn kutikulyar qatların həll olmasının qarşısını alır.

Ekzuvial dəri, yalnız yeni kutikulanın qatlarının hamısı formalaşdıqdan sonra tullanır. Bu zaman baş və döşün köhnə kutikulasında çatlar əmələ gəlir ki, ekzuvi, yəni köhnə dəri (qabıq) tullandıqdan sonra yenisi bərkiyir, atmosfer oksigeninin təsiri altında rənglənir.

Epidermis hüceyrələrinin sekretor funksiyası yalnız qabıqdəyişmə zamanı deyil, həmçinin də örtüyün tamlığı pozulduğu hallarda da qeyd olunur. Belə ki, yara və ya örtüyün dağılması zamanı ilkin mərhələdə «*yalançı birləşdirici toxumalar*» formalaşır. Bunlar balısqıq formasında yaranı örtür. Bu toxuma hemolimfa və piy cisminin hüceyrələri tərəfindən sintez olunur. Müvəqqəti xarakter daşıyan həmin toxuma, epidermis bərpa olunduqdan sonra yox olur.

Məlum olduğu kimi, həşəratların qabıqdəyişmə prosesi xüsusi qabıqdəyişmə hormonu – *ekdizon* tərəfindən tənzimlənir (şəkil 4).



Şəkil 4. α-екдизон, 20-гидроксиекдизон

Lakin epidermal hüceyrələrin mitotik bölünməsi və əmələ gələn yaraların sağalması zamanı kutikulanın ifraz olunması ekdizonla bağlı deyil. Belə ki, həmin hormonu sintez edən protorakal

vəzilərin çıxarılması, həşərata zədələnmiş örtük qatını bərpa etməyə mane olmamışdır. Protorakal vəzilərin fəallaşmasına səbəb olan (yəni

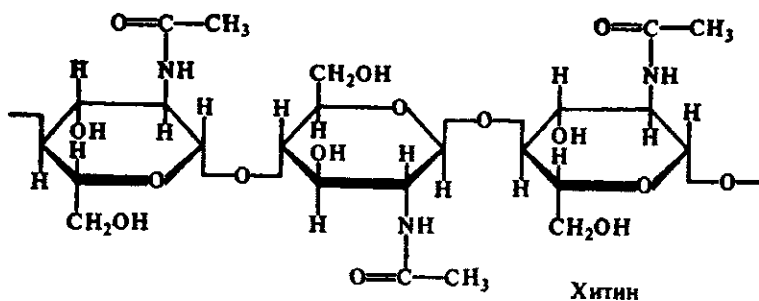
onları ekdizonu sintez etməyə təhrik edən) beyinin neyrosekretor hüceyrələrinin yandırılması belə yaraların sağalmasına mane ola bilməmişdir (Tışenko, 1986). Görünür ki, zədələnmə zamanı yara yerlərində kutikulanın bərpası prosesi endogen xarakter daşıyır, yəni yerli amillər tərəfindən tənzimlənir.

Kutikulanın kimyəvi tərkibi. Həşəratlarda kutikula əsasən üzvi birləşmələrdən təşkil olmuşdur. Belə ki, qeyri-üzvi birləşmələrin miqdarı, quru çəkinin yalnız 1%-i qədərindədir. Yalnız bəzi növlərdə məsələn, ikiqanadlıların suda yaşayan sürfələrinin kutikulasında kalsium-karbonatın miqdarı yüksəkdir və o, örtüyün bərkiməsində bilavasitə iştirak edir. Kutikulada olan əsas üzvi birləşmələr xitin, zülallar, lipidlər və fenollardır.

Xitin kutikulanın quru çəkisinin 1/3 təşkil edir və zülallarla birlikdə buğumayaqlıların skeletinin əsas hissəsini təşkil edir.

Xitin ağ rəngli toz olub, ultrabənövşəyi işıqda mavi fluoressensiya verir. Onun fiziki-kimyəvi xüsusiyyətləri çox yaxşı tədqiq olunmuşdur. Xitin suda, qələvilərdə və üzvi həlledicilərdə həll olmur. Lakin qatı mineral turşularda həll olur. Qatlaşmış duz məhlullarında o, həll olub, kolloidal kütləni əmələ gətirir. Onu KOH-da qızdırdıqda *xitozana* çevrilir ki, bu da asanlıqla durulaşdırılmış turşularda həll olur.

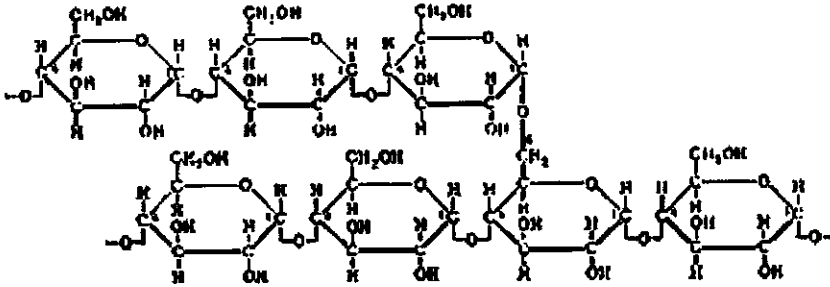
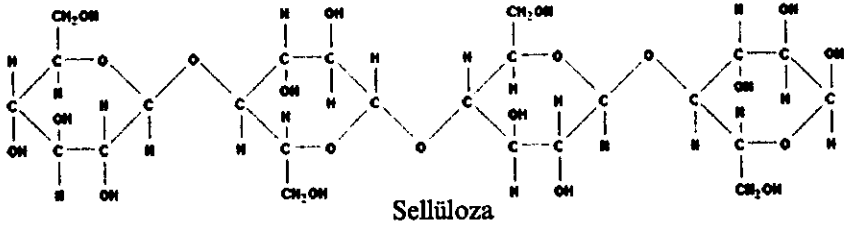
Kimyəvi tərkibinə görə təbiətdə xitin yüksək molekullu polisaxariddir (şəkil 5).



Şəkil 5. Xitin

Quruluşuna görə qlikogen və ya sellülozanı xatırladır, lakin onlardan fərqli olaraq, asetil qrupu O=C-CH₃ ilə bağlı olan amin qrupuna -NH malikdir (şəkil 5). Xitinin tam kimyəvi adı *poli-N-asetil-d-qlükozamindir*. Xitin molekulasında heksoza halqaları bir-biri ilə β-əlaqə ilə birləşir və oksigen atomları qonşu heksoza halqalarında aralıq mövqeni tutur. Bu cür β-əlaqə sellülozanın da

molekulasında vardır. Qlikogen molekulası isə α -əlaqə əsasında qurulmuşdur ki, o, bütün heksozaların halqasında olan oksigen atomlarına birtərəfli yerləşmə yaradır:



Təbii şəraitdə xitinın parçalanması əsasən torpaqda olan və *xitinaza* fermentini sintez edən bakteriyalar tərəfindən parçalanır. Xitinaza fermentini göbələklər, torpaq ibtidailəri, quruda yaşayan ilbizlər və həşəratların özləri də sintez edir. Bu orqanizmlərin birlikdə təbiətdə xitini parçalaması hesabına onun çoxlu miqdarda tullantılarına rast gəlinmir.

İlk dəfə olaraq, xitinın həşəratlar tərəfindən sintezi prosesi Kendi və Kilbi (*Candy, Kilby, 1962*) tərəfindən öyrənilmişdir. Bu müəlliflərin əldə etdiyi nəticələrə görə, xitin qlükozadan sintez olunur. Qlükoza fruktoza-6-fosfata çevrilir və sonradan aminləşmə və asetilləşmə prosesləri gedir. Bu reaksiyalar nəticəsində fosforlaşmış N-asetilqlükozamin uridinfosfatla birləşir və polimerləşmə gedir. Xitinın sintezi reaksiyalarında ATF-in makroergik molekulları, koenzim A (asetil qrupunun keçiricisi) və qlutamin (amin qrupunun daşıyıcısı) iştirak edir.

Zülallar buğumayaqlıların kutikulasının quru çəkisinin $\frac{1}{4}$ hissəsindən 50%-ə qədərini təşkil edir. Həşəratın kutikulasında olan

zülalları, isti suda çox asanlıqla 2 fraksiyaya ayırmaq olar. Bu fraksiyaların tərkibində amin turşularının oxşar dəsti mövcuddur.

Suda həll olan kutikula zülallarının fraksiyası *artropodin* adlanır. Elektroforez üsulundan istifadə etməklə həmin fraksiyanın tərkibində bir neçə zülal birləşmələri aşkarlanmışdır. Xitinlə birləşən artropodin prokutikulanın tərkibinə daxil olan əsas komponenti əmələ gətirir.

Suda həll olmayan zülal fraksiyası isə bir qədər az öyrənilmişdir. Onun tərkibində bir neçə zülal birləşməsi var ki, onlardan ən mühümü *rezilindir*. Mexaniki və optiki xassələrinə görə rezilin kauçuka oxşayır, ondan yalnız bir qədər axıcı olması ilə fərqlənir. Bu zülal həşəratın örtüyünün daha elastik hissələrində toplanır. Məsələn, qanadın döş nahiyəsinə birləşdiyi yerdə onun miqdarı daha çox olur. Rezilin həmin yerdə toplanmasının böyük funksional əhəmiyyəti vardır: qanad aparatı işlərkən kutikulanın dartılması və plastikliyini təmin edir. İsti suda həll olmayan kutikulyar zülallara *kutikulin* aiddir.

Lipidlər epikutikulanın mum qatında toplanmışdır. Kutikulyar lipidlərin tərkibində sərbəst yağ turşuları, yağ turşularının efirləri, sulu karbonlar (karbohidratlar), diol spirtlər və sterinlər vardır. Adətən kutikulada alifatik spirtlər olmur. Müxtəlif həşərat növündə epikutikulanın mum qatı müxtəlif lipidlərdən təşkil olur.

Kutikula daxilinə aid olan *dezaminləşmiş və azotərkibli fenollar* tirozin və onun törəmələrindən (dihidroksifenilalanin – DOFA) sintez olunur. Fenolların biosintezi, onların xinonlara çevrilməsi kutikulanın bərkiməsində, yəni sklerotizasiyasında mühüm rol oynayır.

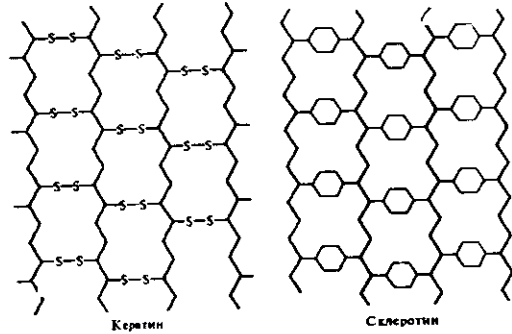
Kutikulanın sklerotizasiyası. Hər qabıqdəyişmə zamanı kutikula dəyişir. Yeni əmələ gəlmiş kutikula rəngsiz və yumşaq olur. Onun bərkiməsi – *sklerotizasiyası*- sız surətdə onun rənglənməsi – *piqmentasiyası* ilə bağlıdır. Sklerotizasiyadan sonra həşəratın bədənə möhkəm karkas, yəni bərk kutikulyar örtüklə əhatə olunur. Piqmentasiya, ekzokutikulada toplanan melanın və digər piqmentlərin sintezinə əsaslanır.

Xitinlə bağlı olan zülallar, həşəratın kutikulasına möhkəmlik verir. Belə ki, möhkəmlənən kutikula daxilində bu zülallar elastikliyinə itirir və sərt *sklerotinlərə* çevrilir. Deməli, sklerotizasiya sklerotinlərin formalaşma prosesidir.

Həşəratın kutikulasının bərkiməsinə səbəb olan birləşmələr *sklerotizəedici agentlər* adlanır. Bu agentlərin hər birinin

molekulasına benzol halqası daxildir. Bu halqalar hesabına kutikulyar zülalların zəncirləri arasında köndələn körpülər (əlaqələr) yaranır. Məsələn, keratinin zülal zəncirləri bir-biri ilə -S-S- disulfid əlaqəsi ilə birləşir (şəkil 6).

Şəkil 6. Keratin və sklerotin molekulyar zənciri arasındakı köndələn əlaqələrin sxemi (Tişenko, 1986 görə)

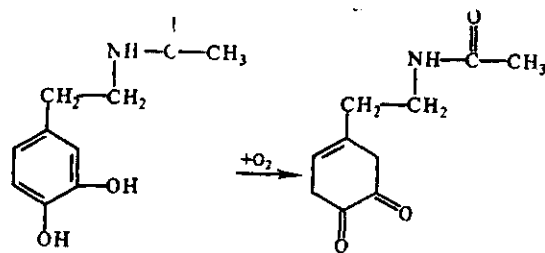


Sklerotizasiya üçün tələb olunan ilkin məhsullar, diş fərdlərin qarınıcığının ucunda yerləşən əlavə cinsi vəzilər tərəfindən sintez olunur: sağ

vəzi β-qlükozidaza, sol vəzi isə difenilprotokateks turşusunun β-qlükozidi, fenolaza fermenti və kutikulyar zülalə malikdir. Məsələn, tarakanın ootekası formalaşan zamanı hər iki vəzinin sekreti qarışır və β-qlükozidaza β-qlükozid ilə difenilprotokateks t-su arasında olan əlaqəni parçalayır. Bu zaman ayrılan fenol, havanın oksigeni və fenolazanın təsiri altında xinə qədər oksidləşir. Ootekanın bərkiməsi isə üst qatlardan başlayıb, protein epikutikula və prokutikulanın ekzokutikula hissəsini əhatə edir.

Calliphoridae fəsiləsinə aid olan milçəklərdə pupari formalaşan zamanı böyük yaşlı sürfələrin kutikulası olduqca güclü sklerotizasiyaya məruz qalır. Bu zaman əsas sklerotizəedici agent azotərkibli xinə N-asetildofamin olur:

Bu birləşmə də tirozindən sintez olunur. Sklerotizəedici agentin ən intensiv sürətdə toplandığı vaxt puplaşmaya 24 saat qalmışdır.



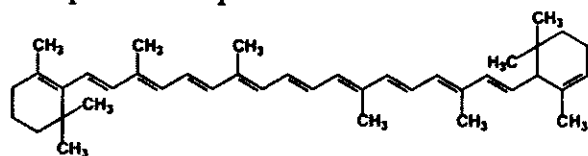
Kutikulanın sklerotizasiyası xüsusi hormon - *bursikon* tərəfindən tənzimlənir. Tarakanlarda bu hormonun əsas mənbəyi sinir sisteminin qarınıcıda yerləşən neyrosekretor hüceyrələridir. Ona görə də döş və qarınıc qarasına liqatura qoyduqda təzə qabıqdəyişmiş yetkin fərdlərin ön hissəsinin örtük qatı bərkimir, lakin arxa tərəfdə sklerotizasiya normal keçir.

Örtük qatının rəngi və piqmentləri. Təbiətdə rast gəlin bütün rəng və çalarlara həşəratın bədən və qanadlarının rənglərində rast gəlmək olar. Çox vaxt bu rənglərin müxtəlif uyğunluqları mürəkkəb naxışlar əmələ gətirir. Bəzən bu rənglərin nisbəti ətraf mühitin şəraitdən kəskin surətdə fərqlənir və daha aydın şəkildə biruzə verir (xəbərdarlıq, aposematik rənglənmə), yaxud əksinə, həmin fon daxilində itir, həşəratın bədəninin rəngi yaşadığı mühitə uyğun olur (qoruyucu, kriptik rənglənmə).

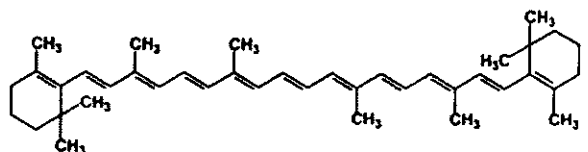
Həşəratlarda 2 cür rəng çalarları qeydə alınır: *struktur və piqmentli*. Həşəratın bədən örtüyünün struktur rəngləri kutikulanın mikroskopik quruluş xüsusiyyətləri ilə bağlı olur, bədən üzərinə düşən işıq şüalarının interferensiyası, difraksiyası və yayılması effektini yaradır. Struktur rənglərə həşəratların bütün növlərində rast gəlinmir. Adətən bu cür rənglər tropik böcəklər və kəpənəklərdə daha çox olur. Piqment rənglənmə isə rəngləyici birləşmələr vasitəsilə əmələ gəlir. Bu birləşmələr ekzokutikulada toplandıqda *kutikulyar rənglənmə*, qranulalar şəklində epidermisin hüceyrələrində mövcud olduqda *epidermal rənglənmə*, və ya hemolimfa, piy cismi və bağırsaqda yerləşdikdə *subepidermal rənglənməni* əmələ gətirir.

Kimyəvi təbiətinə görə həşəratların piqmentləri eynicinsli deyil. Onlar müxtəlif kimyəvi birləşmələrdir, tərkiblərində azotun olub-olmamasına görə 2 kateqoriyaya ayrılırlar: *azotsuz piqmentlər və azotərkibli piqmentlər*. Tərkibində azot olmayan piqmentləri, həşəratlar bitkilərdən mənimsəyirlər və orqanizmlərində cüzi dəyişiklikləri edirlər. Azotərkibli piqmentləri isə həşəratlar özləri sintez edirlər.

Karotinoidlər canlı təbiətdə çoxlu sayda rast gəlin azotsuz piqmentlərdir. Onların tərkibi yağlara çox oxşardır, yəni terpenlər sırasına aid olan alisiklik birləşmələrdir. Karotinoidlərə oksigensiz karotinlər ($C_{40}H_{56}$) və onların hidrosilləşmiş törəmələri – ksantofillər aiddir. Həşəratların ən adi karotinoidləri narıncı-sarı rəngli karotindir, o, iki izomer (α və β) formasında mövcud olur, həmçinin qırmızı likopin və sarı lüteindir:



α -karotin



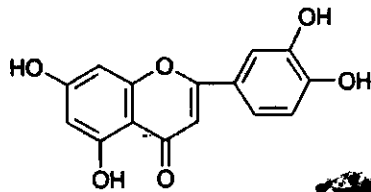
β -karotin

Həşəratın orqanizmində karotinoidlər zülallarla birləşib mürəkkəb rəngləri karotin-albuminləri əmələ gətirir. Karotin-albuminlərin rəngi zülalın təbiətindən asılı olur. Məsələn, *Oedipoda* cinsinə aid olan müxtəlif növ çayırtkələrin arxa qanadlarının mavi və ya qırmızı rəngi, eyni karotinoidlə birləşən zülalların strukturundan asılıdır.

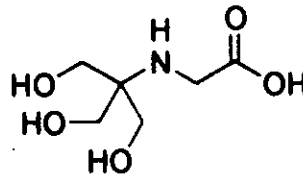
Digər piqmentlərdə olduğu kimi, karotinoidləri də həşəratlar bitkilərdən mənimsəyirlər. Belə ki, kolorado böcəyi (*Leptinotarsa decemlineata*), tərkibində karotinoidlər olan kartof yarpaqları ilə qidalandıqda, onlar həzm olunmur və dəyişməz şəkildə bağırsağın divarından hemolimfaya və ya qanadüstlərinə (elitralara) keçir. Yırtıcı taxtabiti *Perillus* kolorado bögəyinə hücum etdikdə, karotinoidləri onun hemolimfası ilə birlikdə qəbul edir.

Deməli, bilavasitə bitkilərlə əlaqəsi olmayan yırtıcı həşərat, karotinoidi bilavasitə bitkidən deyil, özünün qida mənbəyindən əldə edir və şəxsi piqmentinə çevirir.

Flavonoidlər də həşəratlar tərəfindən bitki mənşəli qidalardan əldə olunur. Məsələn, satirid-kəpənəklər gözəl və mürəkkəb naxışlı qanadlara malikdirlər. Bu naxış üçün tələb olunan flavonoidlər bitki şirəsindən qəbul olunur. Bu qrupa aid olan iki sarı piqment – *lüteolin* və *trisin*, yüksək qatılıqda həmin kəpənəyin qanadlarında toplanır:



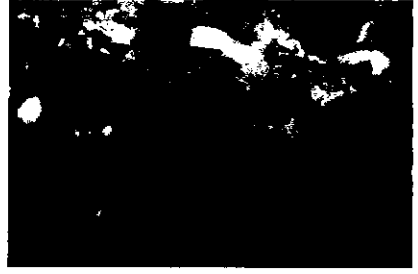
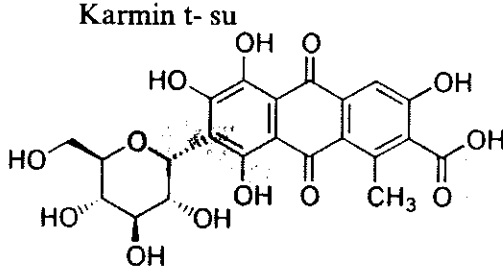
Lüteolin



Trisin



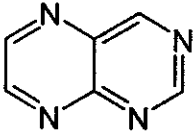
Antroxinonlar bərabərqanadlıların (*Homoptera*) piqmentləridir. Bunlar da geniş surətdə yayılmış bitki piqmentlərinə aiddir. Lakin həşəratlar onları sintez edə bilirlər. Məsələn, koksidlər növ mənsubiyyətlərindən asılı olaraq, müxtəlif antroxinonları sintez edə bilirlər: *Kermesococcus ilicus* kerməzin piqmentini, *Dactylopius coccus* isə karmin turşusunu sintez edir:



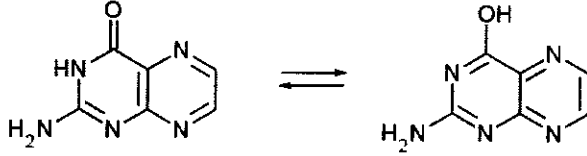
Dactylopius coccus

Antroksinonlar həşəratın piy cismi və hemolimfasında toplanır və örtük qatından görünən karmin-qırmızı rəngi əmələ gətirir. Süni qırmızı rənglər əldə olunana qədər, qırmızı piqmenti, yəni təbii rəngi koşenil *D.coccus*-dan əldə olunurdu. Koşenilin piy cismindən əldə olunan bu piqment karium duzu şəklində sintez olunurdu.

Pterinlər azrottərkibli piqmentlərdir. Onlar pteridinın heterot-siklik törəmələridir.



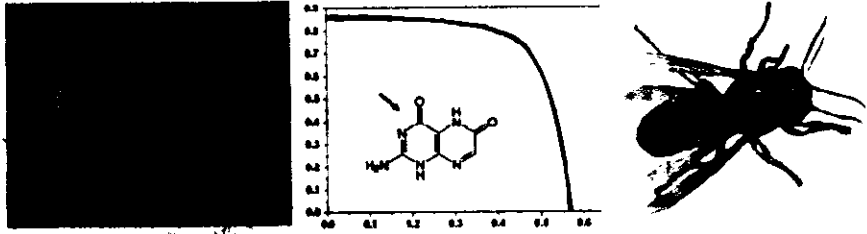
Pteridin



Pterinin sintezi

Bundan başqa, *eritropterin* qrupuna aid olan qırmızı (eritropterin, biopterin, drozopterin) və sarı (sepiapterin) piqmentləri də bura aiddir. Pterinlər fasetalı gözlərin və örtük toxumasının piqmentləri ola bilərlər. Örtük piqmentləri ya züllalarla birləşib epidermal hüceyrələrin sitoplazmasında rənglənmiş qranulalara çevrilir, ya da sərbəst kristallar şəklində pulcuqlar və tükcüklər üzərində yerləşirlər (bədən və qanadlar). Xüsusən də pterinlərin ağ kəpənəklərin örtük qatının piqmentasiyasına böyük rolu vardır. Fasetalı gözlərin pterinləri pterin-zülal qranulaları şəklində piqment hüceyrələrində yerləşirlər. Ommoxromlarla birlikdə onlar, işıqdan mühafizə rolunu oynayır.

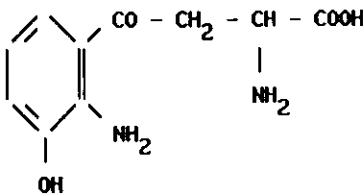
Pterinlərin biosintezi purin birləşmələrindən (adenin və quanin) baş verir. Artıq sübut olunmuşdur ki, ksantopterinin quanizindən (^{14}C) sintezi qanadlar formalaşan zaman həyata keçir (şəkil 7).



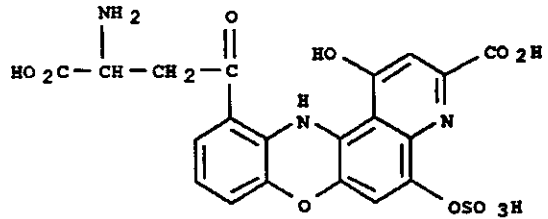
Şəkil 7. Şərşəndən əldə olunmuş ksantopterin

Müəyyən edilmişdir ki, pterinlərdən ksantopterin və eritropterin qanad rüseyimində, leykopterin və izoksantopterin piy cismində sintez olunduqdan sonra formalaşan qanadların hemolimfasına keçir.

Ommoxromlar sarı, qəhvəyi və ya qırmızı rənglərin qrupunu, yəni triptofan amin t-nun törəmələrini təşkil edir. Bu qrupdan daha çox rast gəlinən piqment ksantommatin, rodommatin və ommatin D-dir:



Ksantommatin



Ommatin -D

İstənilən ommoxrom 2 formada – oksidləşmiş və reduksiya olunmuş halda mövcuddur. Piqmentin oksidləşmiş variantı tünd, reduksiya olunmuş isə açıq rəngdədir.

Züllərlə kompleks halında mövcud olan ommoxromlar, fasetalı gözlərin piqment hüceyrələrində işıqdan mühafizə edən qranulaları formalaşdırır. Belə ki, milçəklərin bu cür qranulalardan məhrum olan ağ gözlü mutantlarında görmə qabiliyyəti xeyli az olur. İynəcələr, düzqanadlılar və tırtılların bədəninin əsas rəngi, ommoxromlar vasitəsilə formalaşır. Bu ommoxromlar epidermisin hüceyrələrində toplanır. Nimfalid-kəpənəklərdə (*Nymphalidae*) ommoxromlar pulcuqlar üzərinə toplanır və qırmızı və ya sarı rəngləri əmələ gətirir (şəkil 8).