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

Redaktor: *prof. H.F. Quliyeva*

R ə y ç i l ə r:

Bakı Dövlət Universitetinin Onurğalılar 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 aktuallıq qazanmış bölmələr yenidən işlənilmiş, məlumatlarla zənginləşdirilmişdir.

Bu dərs vəsaitində fəsillər xüsusi ardıcıllıqla tərtib edilmişdir. Belə ki, tələbələr ilkin mərhələdə həşərat orqanizminin metabolik sistemləri – tənəffüs orqanları, həzm və ifrazat sistemi, sinir sistemi və qan dövranı 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

G İ R İ Ş

Hal-hazırda eksperimental ekologiyaya aid olan tədqiqatlarla ekoloqo-fizioloji tədqiqatlar arasında həddi göstərmək çox çətindir. 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 müəyyənləşməsinə yönəldiyi 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 mənanı, 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 şaxəsi 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, biokimya, növün morfologiya, 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, saxlanılması 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 ehtiyacdan 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 köməyilə, 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 bilir ki, ona qarşı hər növün həssaslığı eyni cür olmur. Beləki, bəzi mərhələlərdə o, xeyli artıq, bəzilərində 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 çətindir. 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 aparılarsa, 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 köməyilə mühitin temperaturu, O_2-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 (*Marşak, 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.Uiqlsvuors (1934); İ.V.Kocançikov (1936); Blanşar (1942); L.K.Lozina-Lozinskiy(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.Çernışevin (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 müəyyənləşmişdir. 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,

qarışqalar və s.) aparılmış təcrübələr nəticəsində(*Адаптация почвенных животных к условиям среды, 1977)* müəyyənləşmişdir 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 yaşadıqları 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.

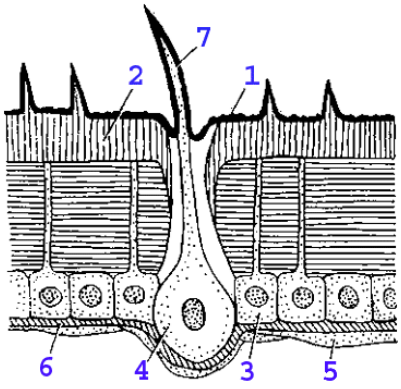
FƏSİL I

HƏŞƏRATLARDA ƏSAS SİSTEMLƏRİN FUNKSİONAL TƏŞKİLİ

1. ÖRTÜK TOXUMALARI

Həşəratın dəri örtüyünün quruluşu. Həşəratların örtük toxuması müxtəlif cinsli törəmələrdən - *epidermis (*bəzən hipoderma adlandırırlar) 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- tükcük; 8- endokutikula

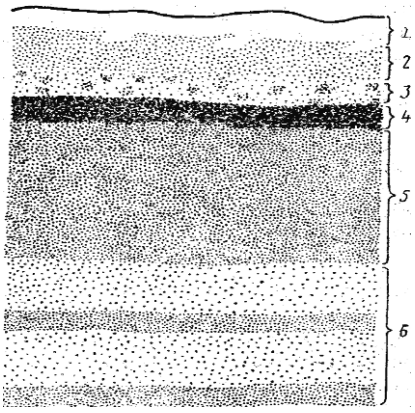
Kutikulaya söykənən bu hüceyrələrin hər biri kiçik tükcük ilə təchiz olunmuşdur. Adətən epidermisin daxilinə adi, ixtisaslaşmamış hüceyrələrdən başqa, xüsusi *ixtisaslaşmış hüceyrələr* də aiddir ki, onlar *tükcükləri və sensillaları* (şəkil 1) əmələ gətirirlər. Həmçinin burada *poliploid hüceyrələr,* yəni enositlər və birhüceyrəli və ya çoxhüceyrəli *dəri vəziləri* vardır. Bu vəzilərin ifraz etdiyi birləşmələr köhnə kutikulanın əriməsi 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 qorxudugu maddələr ifraz edən vəzilər rolunu oynayırlar.

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 nahiyyələrinin üzərini örtür (suda, torpağın alt qatlarında, çürüyən substrat daxilində və s.). Bəzən isə epikutikula tamamilə olmur. Məsələn, uzunayaq torpaq ağcaqanadlarının (*Tipulidae)* sürfələri, şıqqıldaq böcəklərin (*(Elateridae)* bu hallar müşahidə edilir. İynəcələrin də sürfələrinin (suda yaşadıqları 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, *б*).



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 molekulaları burada növbələşən qatları əmələ gətirir. Bu qatlar isə *lamellər* adlanan nazik lövhələrdən formalaşır.

Ekzokutikula qatında isə xitin-protein molekulaları xinonlarla tənzimlənir və piqmentlidirlər. 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 mm^2 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 xinonlarla aşılanmış 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 molekulalarının kutikuladan keçməsinin qarşısını almır.

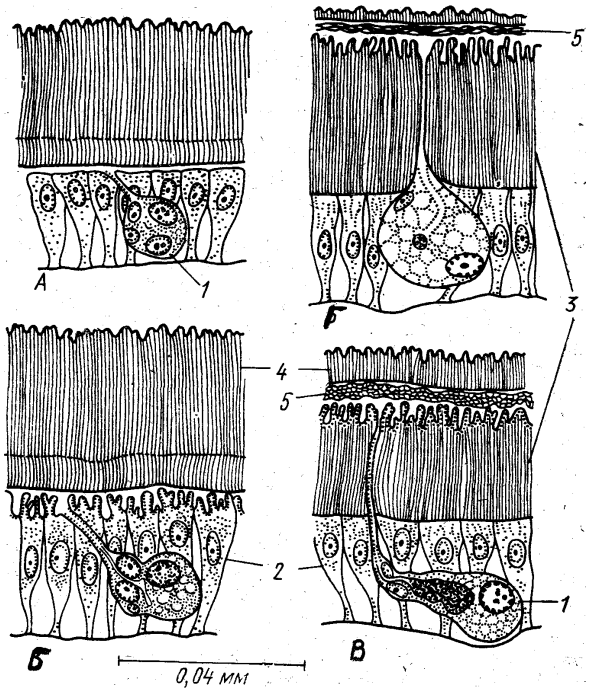
Protein qatında zülallarla yanaşı, polifenollar və difenollar vardır ki, onlar kutikulanın bərkiməsi və rənglənməsində iştirak edirlər. Yenicə qabıq dəyişmiş fərdlərdə örtük qatı hələ yumşaq və açıq rəngdə olur. Bu zaman fenol birləşmələri kanallar vasitəsilə kutikulin lövhənin üzərinə çökür və yarımmaye 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 mikrostrukturu, yəni qılcıq, 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 (А), 11-ci (Б), 13-cü (В) və 14-cü (Г) günləri: 1-dəri vəzisi; 2-epidermis hüceyrələri; 3-yeni kutikula; 4-köhnə kutikula; 5-köhnə kutikulanın qalıqları

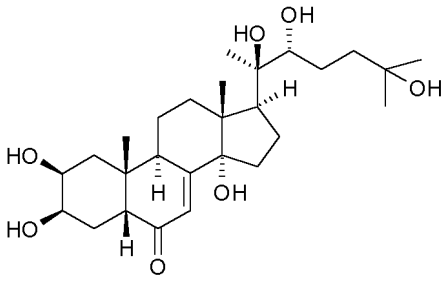
Ekzuvial mayenin tərkibində fermentlər olur ki, bunlar zülalları və köhnə kutikulanın xitinini həll edir. Lakin bu mayenin tərkibində lipidlər və epikutikulanın lipoproteinlərini parçalayan fermentlər olmur. Ona görə də qabıqdəyişmə zamanı yalnız prokutikula dağılır. Epikutikula isə ekzokutikulanın üst 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 büküşlü 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 balışcıq 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-hidroksiekdizon

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

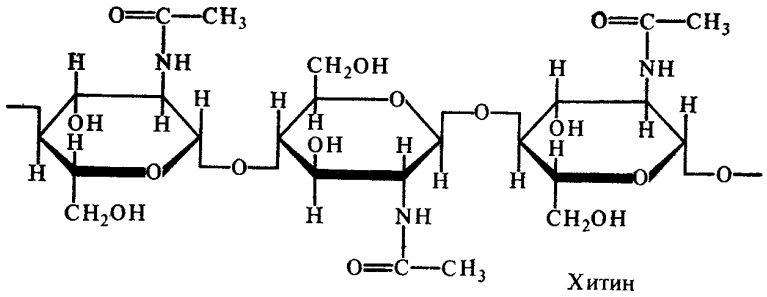
onları ekdizonu sintez etməyə təhrik edən) beyinin neyrosekretor hüceyrələrinin yandırılması belə yaraların sağalmasına mane ola bilməmişdir (*Tışenko, 1986).* Görünür ki, zədələnmə zamanı yara yerlərində kutikulanın bərpası prosesi endogen xarakter daşıyır, yəni yerli amillər tərəfindən tənzimlənir.

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. Qatılaşmış duz məhlullarında o, həll olub, kolloidal kütləni əmələ gətirir. Onu KOH-da qızdırdıqda *xitozana* çevrilir ki, bu da asanlıqla durulaşdırılmış turşularda həll olur.

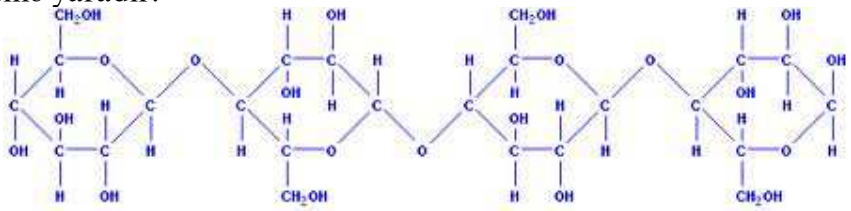
Kimyəvi tərkibinə görə təbiətdə xitin yüksək molekullu polisaxariddir (şəkil 5).



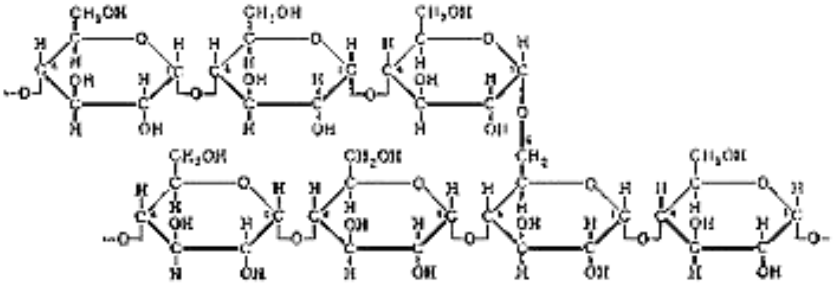
Şəkil 5. Xitin

Quruluşuna görə qlikogen və ya sellülozanı xatırladır, lakin onlardan fərqli olaraq, asetil qrupu O=C-CH_3 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:



Sellüloza



Qlikogen

Təbii şəraitdə xitinin 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, xitinin 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. Xitinin sintezi reaksiyalarında ATF-in makroergik molekulaları, koenzim A (asetil qrupunun keçiricisi) və qlutamin (amin qrupunun daşıyıcısı) iştirak edir.

Zülallar buğumayaqlıların kutikulasının quru çəkisinin ¼ 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 nahiyyəsinə birləşdiyi yerdə onun miqdarı daha çox olur. Rezilinin 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.

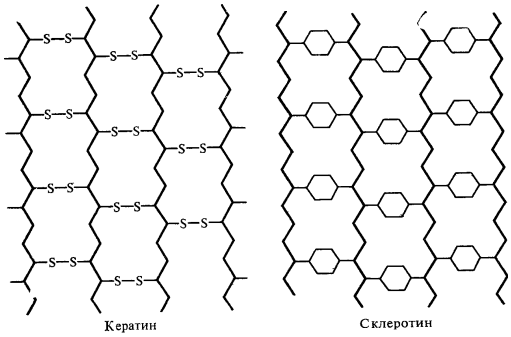
Kutikula daxilinə aid olan *dezaminləşmiş və azottərkibli fenollar* tirozin və onun törəmələrindən (dihidroksifenilalanin – DOFA) sintez olunur. Fenolların biosintezi, onların xinonlara çevrilməsi kutikulanın bərkiməsində, yəni sklerotizasiyasında mühüm rol oynayır.

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

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

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

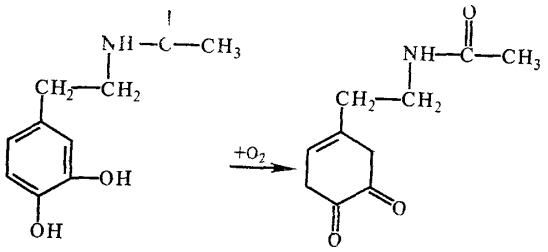
molekulasına benzol halqası daxildir. Bu halqalar hesabına kutikulyar zülalların zəncirləri arasında köndələn körpülər (əlaqələr) yaranır. Məsələn, keratinin zülal zəncirləri bir-biri ilə –S-S- disulfid əlaqəsi ilə birləşir (şəkil 6).



Şəkil 6. Keratin və sklerotin molekulyar zənciri arasındaköndələn əlaqələrin sxemi (*Tışenko, 1986* görə)

Sklerotizasiya üçün tələb olunan ilkin məhsullar, dişi fərdlərin qarıncığının ucunda yerləşən əlavə cinsi vəzilər tərəfindən sintez olunur: sağ vəzi β-qlükozidaza, sol vəzi isə difenilprotokatex turşusunun β-qlükozidi, fenolaza fermenti və kutikulyar zülala malikdir. Məsələn, tarakanın ootekası formalaşan zamanı hər iki vəzinin sekreti qarışır və β-qlükozidaza β-qlükozid ilə difenilprotokatex t-su arasında olan əlaqəni parçalayır. Bu zaman ayrılan fenol, havanın oksigeni və fenolazanın təsiri altında xinona 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 azottərkibli xinon N-asetildofamin olur:



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

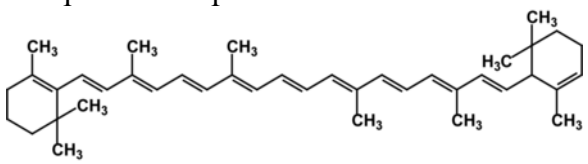
Kutikulanın sklerotizasiyası xüsusi hormon – *bursikon* tərəfindən tənzimlənir. Tarakanlarda bu hormonun əsas mənbəyi sinir sisteminin qarıncıqda yerləşən neyrosekretor hüceyrələridir. Ona görə də döş və qarıncıq arasına liqatura qoyduqda təzə qabıqdəyişmiş yetkin fərdlərin ön hissəsinin örtük qatı bərkimir,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

Örtük qatının rəngi və piqmentləri. Təbiətdə rast gələn bütün rəng və çalarlara həşəratın bədəni 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).

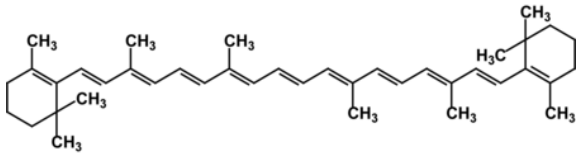
Həşəratlarda 2 cür rəng çalarları qeydə alınır: *struktur və piqmentli*. Həşəratın bədən örtüyünün struktur rəngləri kutikulanın mikroskopik quruluş xüsusiyyətləri ilə bağlı olur, bədən üzərinə düşən işıq şüalarının interferensiyası, difraksiyası və yayılması effektini yaradır. Struktur rənglərə həşəratların 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 azottərkibli piqmentlər.* Tərkibində azot olmayan piqmentləri, həşəratlar bitkilərdən mənimsəyirlər və orqanizmlərində cüzi dəyişiklikləri edirlər. Azottərkibli piqmentləri isə həşəratlar özləri sintez edirlər.

Karotinoidlər canlı təbiətdə çoxlu sayda rast gələn azotsuz piqmentlərdir. Onların tərkibi yağlara çox oxşardır, yəni terpenlər sırasına aid olan alisiklik birləşmələrdir. Karotinoidlərə oksigensiz karotinlər ($C_{40}H_{56}$) və onların hidroksilləşmiş 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



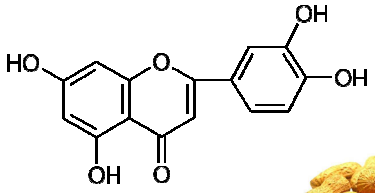
β-karotin

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 çəyirtkələrin arxa qanadlarının mavi və ya qırmızı rəngi, eyni karotinoidlə birləşən zülalların strukturundan asılıdır.

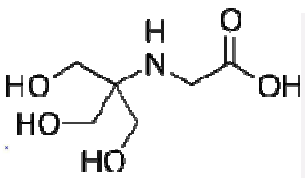
Digər piqmentlərdə olduğu kimi, karotinoidləri də həşəratlar bitkilərdən mənimsəyirlər. Belə ki, kolorado böcəyi (*Leptinotarsa decemlineata)*, tərkibində karotinoidlər olan kartof yarpaqları ilə qidalandıqda, onlar həzm olunmur və dəyişməz şəkildə bağırsağın divarından hemolimfaya və ya qanadüstlərinə (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.

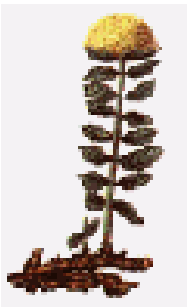
Flavonoidlər də həşəratlar tərəfindən bitki mənşəli qidalardan əldə olunur. Məsələn, satirid-kəpənəklər gözəl və mürəkkəb naxışlı qanadlara malikdirlər. Bu naxış üçün tələb olunan flavonoidlər bitki şirəsindən qəbul olunur. Bu qrupa aid olar iki sarı piqment – *lüteolin və trisin*, yüksək qatılıqda həmin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



Lüteolin

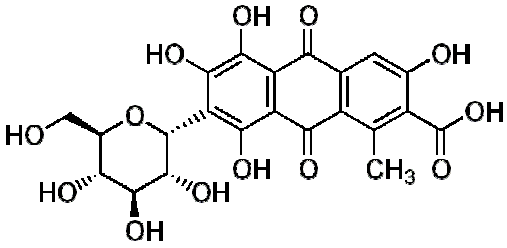


Trisin



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* kermezin piqmentini, *Dactylopius coccus* isə karmin turşusunu sintez edir:

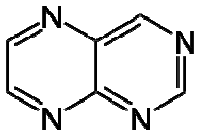
Karmin t- su



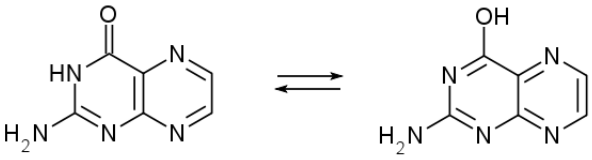
Dactylopius coccus

Antroxinonlar 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 pteridinin heterotsiklik törəmələridir.



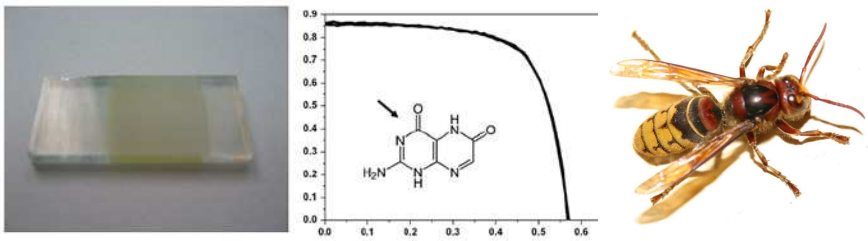
Pteridin



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 oynayırlar.

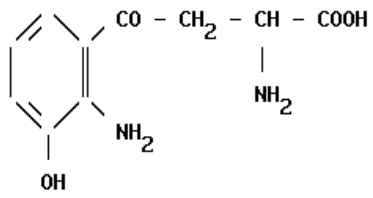
Pterinlərin biosintezi purin birləşmələrindən (adenin və quanin) baş verir. Artıq sübut olunmuşdur ki, ksantopterinin quanizindən (^{14}C) sintezi qanadlar formalaşan zaman həyata keçir (şəkil 7).



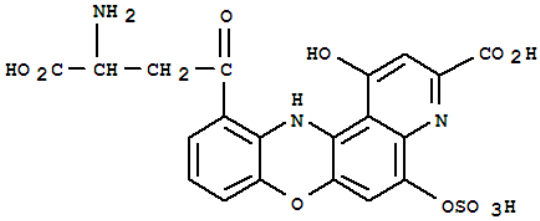
Şəkil 7. Şerşendən əldə olunmuş ksantopterin

Müəyyən edilmişdir ki, pterinlərdən ksantopterin və eritropterin qanad rüşeyimində, 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

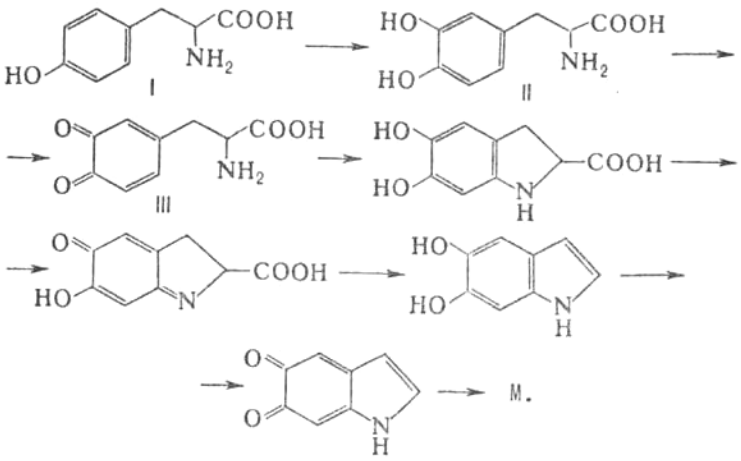
İstənilən ommoxrom 2 formada – oksidləşmiş və reduksiyaolunmuş halda mövcuddur. Piqmentin oksidləşmiş variantı tünd, reduksiya olunmuş isə açıq rəngdədir.

Züllarlarla 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).

A B C

Şəkil 8. Nimfalidlər: A – *Danais plexippu tırtılı;* B- *Hypolimnas misippus;* C- *Vasessa cardui*

Melaninlər – azottərkibli polimer piqmentlərdir ki, kutikulanın sklerotizasiyasında iştirak edən fenol birləşmələrin əsasında yaranırlar. Digər azottərkibli piqmentlər kimi, melaninlər də zülallarla birləşə bilirlər. Lakin pterin və ommoxromlardan fərqli olaraq, onlar canlı hüceyrələrin sitoplazmasında rəngli qranulalar əmələ gətirmirlər. Bu piqmentlər ekzokutikulaya hopub, tünd-qəhvəyi, qəhvəyi-qırmızı və ya qara rəngli örtüyü əmələ gətirirlər. Kutikulanın melanizasiyası, xüsusən də kutikulanın qalın və bərk nahiyyələrində daha intensiv surətdə gedir. Belə bir fikir mövcuddur ki, melaninlərin sintezi, orqanizmdən zəhərli fenol birləşmələrinin kənarlaşdırılması prosesidir, yəni yeni kutikula sintez olunan zaman sklerotizasiyada istifadə olunan fenolların xaric olunmasına şərait yaranır (şəkil 9).

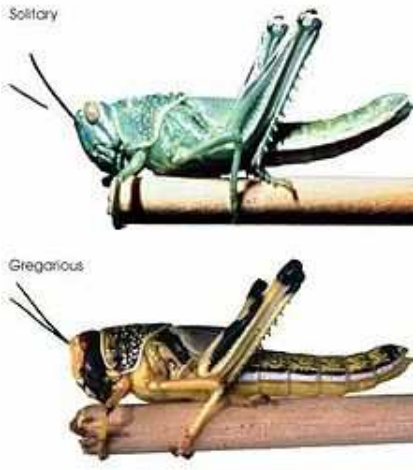


Şəkil 9. Melaninlərin biosintezinin əsas yolları: I- DOFA; II – xinon-DOFA; III-difaxrom; IV-indol-5,6- xinon və M- melaninlər

Piqmentasiyanın morfoloji və fizioloji dəyişkənliyi. Heyvanların demək olar ki, hamısında örtük qatının rəngi bir sıra əlamətlərdən– fərdi inkişaf, yaş, populyasion və mövsümi dəyişkənliklərdən asılı olaraq dəyişir. Bu dəyişkənlik həşərat orqanizmində 2 tipdə keçir: zəif *morfoloji* və tez *fizioloji*.

Rəngin morfoloji dəyişikliyi, həşəratın həyat tsiklinin müəyyən dövrlərində piqmentlərin molekulyar strukturunda dəyişiklik baş verdikdə və yaxud onların sintezi və parçalanması prosesləri getdikdə qeydə alınır. Məhz, bu proseslərin baş verməsi növdaxili formaların müxtəlifliyinə səbəb olur, yəni rəng çalarlarının dəyişkənliyi və örtük qatının naxışlarının zənginliyi formasında biruzə verir. Morfoloji rəng dəyişkənliyinin tipik forması kimi düzqanadlılar, cırcıramalar, dəvədəlləyilər, çəyirtkəkimilərin yaşıl və qəhvəyi rəngli variantlarını göstərmək olar. Çəyirtkəkimilərdə yaşıl rəngin qəhvəyi ilə əvəz olunması, epidermisdə ommoxromların və ekzokutikulada melaninlərin toplanması ilə bağlıdır. Məsələn, qarpiyanın tırtılları (*Dicranura vinula)* puplaşmadan öncə qırmızı rəngə malik olurlar. Bu zaman yaşıl rəngin qırmızı ilə əvəz olunmasına səbəb, oksidləşmiş ksantommatinin reduksiyaolunmuş formaya keçməsidir.

Həşəratlarda rəngin morfoloji dəyişkənliyi biotik və abiotik amillərin təsiri altında da baş verə bilər. Məsələn, populyasiyada sıxlığın artması düzqanadlılar və tırtılların örtük qatının tündləşməsinə gətirib çıxarır. Bu cür "qrup effekti" miqrasiya edən çəyirtkələrdə daha aydın şəkildə biruzə verir (şəkil 10). Çəyirtkələrin təcrid olunmuş şəkildə yaşayan fərdləri tək fazanı (*solitaria)* əmələ gətirir və onlar yaşıl rəngdə olurlar. Lakin qrup halında yaşayanlar "sürü faza" nı (*qreqaria)* əmələ gətirir ki, onların rəngi narıncı və ya qara ləkəli açıq-qəhvəyi olur (şəkil 10).



İşıq, temperatur, rütubət, hətta substratın rəngi də müəyyən piqmentlərin sintezini tənzimləyir. Abiotik amillər arasında örtük toxumaların piqmentasiyasına daha çox təsir göstərəni işıqdır. Bu zaman piqmentasiya həm işığın spektral tərkibindən, həm də intensivliyi və gün uzunluğundan asılı olur.

Şəkil 10. Səhra çəyirtkəsinin rənginin (*Schistocerca gregaria)* faza dəyişkənliyi

Təbiətdə fotoperiod, yəni gün

uzunluğu mövsümi formaların rəngini müəyyənləşdirir. Məsələn, cırcıramaların *Stirellus* cinsinə aid olan qışlayan formaları eyni tonlu boz, yay forması isə rəngarəngdir.

İşığın spektral tərkibinin örtük qatının piqmentasiyasına təsiri, daha yaxşı pulcuqqanadlılarda öyrənilmişdir. Müəyyən edilmişdir ki, pupların rəngi, puplaşmadan əvvəl tırtılların inkişaf etdiyi şəraitdə işığın təsirindən asılıdır.

Belə ki, pupların rəngi, müxtəlif piqmentlərin miqdari nisbətindən asılıdır.Həmin piqmentlərin sintezi isə tırtılların saxlandığı fotoperiodla tənzimlənir. Məsələn, *Papilio polyxenus asterius* kəpənəyi puplarının rənglənməsi bilavasitə onun tırtıllarının inkişaf etdiyi fotoperiod(gün uzunluğu) və fərdlərin yerləşdiyi substratın fonundan asılıdır: qısa gün və istənilən fonda alınan diapauzalı puplar qəhvəyi rəngdə olur. Lakin uzun gün şəraitində bu tırtıllar diapauzaya getmir və onların rəngi fonun rəngindən asılı olur, yəni açıq fonda yaşıl puplar, tünddə isə qəhvəyi puplar əldə olunur.

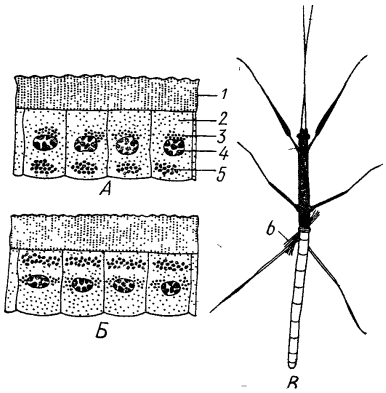
İşığın həşəratın örtük qatının rənginə təsirinin əsasında *xromatik uyğunlaşmalar* durur. Bu uyğunlaşmalar, həşərata fona uyğun gələn qoruyucu rəngi əldə etməyə şərait yaradır. Xromatik uyğunlaşmalar çəyirtkələrin tək fazalarında yaxşı ifadə olunduğu halda, sürü fazalarına xas deyil.

Həşəratın morfoloji rəng dəyişkənliyi hormonal stimullarla tənzimlənir. Bu stimulların əsas mənbəyi əlavə cisimlər - *corpora allata* vəziləridir. Bu vəzilər həşəratın böyümə və inkişafını tənzimləyən yuvenil hormonlarını sintez edirlər.

Artıq sübut olunmuşdur ki, yuvenil hormonları xromaktiv təsirə malikdir və onların hemolimfaya ifraz olunması, çəyirtkələrdə qəhvəyi rəngin yaşıla çevrilməsinə səbəb olur. Bu xromaktiv hormonların ifrazı prosesi isə ekoloji amillərin mərkəzi sinir sistemi və reseptorlara təsiri ilə tənzimlənir. Məsələn, işıq və substratın rəngi, örtük toxumaların piqmentasiyasına fotoreseptorlar vasitəsilə təsir göstərir.

Rəngin fizioloji dəyişkənliyi, epidermal hüceyrələrdə piqment qranulalarının yerdəyişməsi və ya xromotoforlar adlanan xüsusi hüceyrələrin həcminin dəyişilməsi nəticəsində baş verir (şəkil 11). Avstraliya iynəcəsi *Austrolestes annulosus*-un epidermal hüceyrələrində ommoxrom qranulalarının yerdəyişməsi sutka ərzində rəngin dəyişilməsinə səbəb olur: gündüz onların rəngi parlaq-göy, alaqaranlıqda tədricən tündləşməyə başlayır və sübh saatlarında tamamilə tünd rəngdə olur. Bu dəyişikliyi, temperatur amili ilə izah

edirlər. Səhər saatlarında iynəcələrin tünd rəngi isə onların günəş şüalarının təsiri altında daha tez isinmələrinə şərait yaradır.



Şəkil 11. Çöpcə *Carausius morosus* –un rənginin fizioloji dəyişkənliyi (*Giersberg, 1928* görə):
А,Б- açıq (yuxarıda) və tünd (aşağıda) rəngli çöpçənin epidermal hüceyrələrində piqment qranulalarının yerləşməsi; В- fizioloji dəyişkənliyin hormonal tənziminin sübutu: 1- kutikula; 2- hərəkətsiz kiçik piqment qranulaları; 3- ortaboylu piqment qranulaları; 4-epidermal hüceyrənin nüvəsi; 5- piqmentin iri qranulaları; 6-liqatura

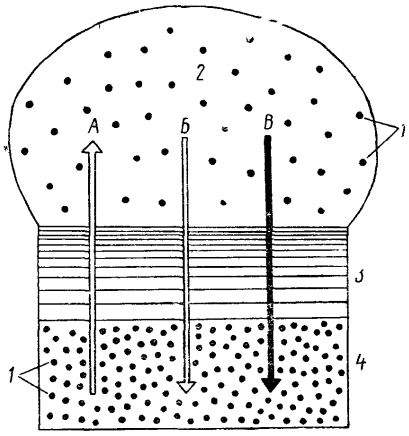
Piqment qranulalarının epidermal hüceyrələrdə yerdəyişmə prosesi xromaktiv hormonlar tərəfindən tənzimlənir. Şəkil 11-dən görünür ki, çöpcüyün qarıncığını rütubətli kameraya qoyub, baş və döş nahiyyəsinin açıqda qalması nəticəsində başdan qarıncığa doğru yönəlmiş «tündləşmə dalğası» əmələ gəlir. Bu məlumatlar onu göstərir ki, epidermisdə piqment qranulalarının yerdəyişməsini tənzimləyən hormon başa ifraz olunur və sonradan, hemolimfa vasitəsilə bütün bədənə yayılır. Həşəratın sinir sistemi qanqliyalarından əldə olunmuş ekstraktlarlarla təcrübələr qoyulmuş və sübut olunmuşdur ki, həmin hormonun mənbəyi beyinin neyrosekretor hüceyrələridir.

Mühitin rütubətinin artıb-azalması çöpcüyün piqmentasiyasına reseptorlar və sinir yolları vasitəsilə baş verir. Örtük qatının tez bir zamanda açıq rəng almasına səbəb olan işıq, gözlər və görmə traktı vasitəsilə təsir göstərir. Deməli, həşəratların rənginin fizioloji dəyişilməsi də reflektor zəncirlə tənzimlənir. Bura xromaktiv hormonları ifraz edən beyinin neyrosekretor hüceyrələri, sinir mərkəzi və reseptor daxildir.

Kutikulanın keçiriciliyi. Birləşmələrin kutikuladan keçməsi, *molekulaların passiv və fəal nəqli* formasında həyata keçir. Həşəratın bədən səthindən suyun buxarlanması – birləşmənin passiv keçirilməsinə dair ən çox tədqiq olunmuş misaldır. Digər tərəfdən, həşəratın maye və rütubəti bədəninin səthindən, yəni kutikuladan keçirmə qabiliyyəti, suyun fəal nəqlinə misal ola bilər.

Molekulaların passiv nəqli zamanı onların kutikulyar qatlardan keçməsini təmin edən qüvvələr, epidermis hüceyrələrinin bioloji

fəallığı ilə bağlı deyil. Bu qüvvələrdən ən mühümü, keçən birləşmənin qatılıq qradientidir. Yəni əgər kutikulanın ayırdığı eyni kimyəvi tərkibli, lakin müxtəlif qatılıqlı 2 məhlulumuz varsa, qatılıq qradientinə görə, daha çox həll olmuş məhlulun molekulaları kutikuladan keçəcəkdir. Bu proses, hər iki tərəfdən qatılıqlar bərabərləşənə qədər davam edəcəkdir (şəkil 12).



Şəkil 12. Kutikuladan birləşmələrin passiv (ağ oxlar) və fəal (qara ox) nəqlinin sxemi (*Tişenko, 1986* görə): *A* – həll olmuş maddənin qatılıq qradientinə əsaslanan molekulaların passiv nəqli; B- həll olmuş maddənin molekulalarının fəal nəqli: 1-molekulalar məhlulda; 2-xarici mühit; 3- kutikula; 4-həşəratın bədən boşluğu

Müxtəlif membranların keçiriciliyini göstərmək üçün bir kub mikrometr suyun 1 mkm^{2}hüceyrə və ya kutikulyar membrandan 1 dəqiqəyə keçməsi götürülür. Bu suyun miqdarının nəql zamanı osmotik təzyiqi ~ 10^5 Pa (1 atm) bərabərdir. Bu əmsala görə, həşərat və gənələrin kutikulasının keçiriciliyi 0,1-dir, yəni xarici kutikulanın keçiriciliyi bir o qədər də böyük deyil. Yalnız traxeolların kutikulasının keçiriciliyi böyük olub 6 vahid təşkil edir. Əgər kutikula həlledici üçün (şəkil 12, orta ox) keçirici olub, həll olmuş birləşməni keçirmirsə, bu zaman osmotik təzyiq əmələ gəlir: həlledici kutikuladan qatılığı yüksək olan istiqamətə doğru nəql olunur. Adətən həll olmuş birləşmələrin mürəkkəb molekulaları kutikuladan, sadə molekulalara nisbətən az sürətlə nəql olunurlar. Ona görə də kutikulanın keçiriciliyi, çox vaxt osmotik təzahür əsasında qiymətləndirilir. Bu zaman məhlulun qatılığını kutikulanın hər iki tərəfində tarazlaşdıran qüvvələr *osmotik qüvvələr* adlandırılır.

Molekulaların kutikuladan fəal nəqli, qatılıq qradientinin əks istiqamətində həyata keçir (şəkil 12, B). Buna tənəffüs mübadiləsində epidermal hüceyrələrin azad etdiyi qədər enerji tələb olunur. Bəzi amillər – oksigen çatışmamazlığı, karbon qazının həddən artıq çoxluğu və ya tənəffüs zəhərlərinin təsiri, molekulaların passiv nəqlinə (yəni kutikuladan keçiriciliyinə) mane ola bilmir, lakin fəal nəqli tormozlayır.

Suyun örtük qatından buxarlanması. Adətən mayenin buxarlanması yalnız bədənin üst qatlarda baş verir. Ona görə də buxarlanma səthinin böyüməsi, buxarlanma sürətinin də artmasına səbəb olur. Buğumayaqlılarda, kiçik ölçülərə malik olduqları üçün bədənin sahəsinin həcminə nisbəti onurğalılarla müqayisədə böyükdür. Ona görə də buna müvafiq olaraq, quruda yaşayan növlər üçün bədəni qurumaqdan mühafizə etmək böyük əhəmiyyət kəsb edir.

Bu məqsədlə, quruda yaşayan həşəratlarda suyu keçirməyən epikutikula mövcuddur ki, o, transpirasiyanın qarşısını alır və onlara rütubətin az olduğu şəraitdə yaşamağa imkan verir. Quru atmosfer şəraitində suyun bədən səthindən buxarlanması, epikutikulası olmayan su və torpaqda yaşayan buğumayaqlılara nisbətən yüksək olur. Ona görə də quruda yaşayan həşərat və gənələrdə epikutikula daha yaxşı inkişaf etmiş olur və həmin növlərdə transpirasiyanın (buxarlanmanın) temperaturdan asılılığı da əhəmiyyətli dərəcədə dəyişir. İlkin mərhələdə temperaturun yüksəlməsi örtüyün keçiriciliyinə az təsir göstərir, lakin hər növ üçün "kritik temperatur" həddi mövcuddur ki, bu zaman buxarlanma kəskin surətdə artır. "Kritik temperatur"un göstəricisi həşəratın yaşadığı mühitdən asılı olaraq dəyişir. Onun yüksək göstəricilərinə səhra növlərində (63-65^0) qeydə alınır.

Quruda yaşayan həşəratlarda epikutikulanın mum qatı qalın olur ki, bu da onları su itkisi və qurumaqdan qoruyur.

İlk dəfə olaraq, Ramsey (1935) "kritik temperatur" fenomeninin mum qatının xassələri ilə sıx əlaqədə olduğunu eksperimental yolla təsdiqləmişdir. Məlum olmuşdur ki, örtük qatının su keçiriciliyini kəskin surətdə artıran "kritik temperatur", mum qatının ərimə temperaturu ilə üst-üstə düşür.

Kutikulanın mum qatının cızılması və yaxud yağ həlledicilərində həll olması, həşəratın tez bir zamanda quruyub məhv olmasına gətirib çıxarır. Lakin mum qatı zədələnmiş və yaxud həll olmuş həşəratı rütubətli yerdə saxladıqda, epikutikula tədricən bərpa olur və orqanizmin qurumağa qarşı müqaviməti də artır.

Beləliklə, həşəratın örtüyündən su molekulalarının passiv nəqlinin qarşısının alınmasında mum qatı mühüm rol oynayır. Kutikulanın qalınlığı və sklerotizasiyası, mum qatına nisbətən buxarlanmanın sürətinə az təsir göstərir. Adətən, bərk sklerotizə olunmuş kutikula az keçiriciliyə malik olur. Məsələn, səhra şəraitində qarabədən böcəklərin (*Tanebrionidae)* rütubətin azlığına qarşı davamlılığı, yalnız epikutikulanın mum qatı ilə təmin olunmur, möhkəm

sklerotizə olunmuş, qalın ekzokutikulanın olması da əhəmiyyət kəsb edir.

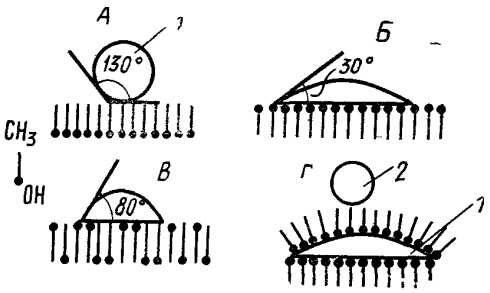
Örtük qatından suyun fəal nəqli. Kutikulanın mum qatı, prokutikuladan epikutikulaya doğru yönəlmiş su molekulaları üçün ən effektiv baryerdir. Lakin həşəratın kutikulasına funksional assimetriya xasdır, yəni su molekulalarının əksinə nəqli – epikutikuladan prokutikulaya doğru keçirilməsi daha tez və asan olur. Ona görə də həşəratlara örtük qatından suyu fəal keçirmək mümkündür.

Yaxşı inkişaf etmiş epikutikulaya malik olan quru buğum-ayaqlılarının çoxusu su buxarlarını rütubətli atmosferdən mənimsəmə qabiliyyətinə malikdirlər. Eksperimentlər nəticəsində sübut olunmuşdur ki, həşəratın nəfəslikləri qapalı olduqda belə onlar, havadan suyu mənimsəyə bilirlər. Bu onu göstərir ki, həmin orqanizmlərə su traxeya sistemindən deyil, kutikuladan keçir.

Həşəratın kutikulasına xas olan funksional assimetriya, örtük üzərinə düşən suyu daxilə çəkməyə imkan verir. Məsələn, tarakanın (*Periplaneta americana)* kutikulasının üzərinə bir damcı su qoyduqda 10 dəq sonra o, daxilə çəkilmiş olacaqdır. Bu sadə təcrübənin nəticəsi, su molekulalarının örtükdən fəal nəqlini öyrənmək üçün ən gözəl model ola bilər. Lakin suyun asanlıqla kutikuladan fəal surətdə mənimsənilməsi osmotik qüvvələrin nəticəsi deyil. Çünki xörək duzunun 1%-li məhlulunun bir damcısı da distillə suyunun damcısı ilə eyni surətlə daxilə keçir.

Bimentin (*Beament, 1954)* fikrincə, quruda yaşayan həşəratın örtüyündən suyun keçməsi fenomeni, epikutikulanın tərkibinə daxil olan lipoid molekulalarının xüsusiyyətləri ilə bağlıdır. Tərkibində mum qatı olan örtüyün suyu keçirməsi, monomolekulyar üst qatın molekulalarının orientasiyasından asılıdır. Bunu, *kutikulanın birqatlı mum təbəqəsi* kimi də qiymətləndirirlər. Əgər həmin təbəqənin hidrofob CH_3 qrupu xaricə doğru, hidrofil OH qrupu isə həşəratın bədən boşluğuna yönəlmişsə, onda kutikula maksimal hidrofobluğa malik olacaqdır. Bu zaman örtük üzərinə qoyulmuş su, damcı şəklində bədən səthi üzərində durur və onunla səth arasındakı təmas bucağı 130^0 təşkil edir. Lakin birqatlı mum təbəqəsində molekulalar əksinə yönəlmişsə, bu zaman maksimal hidrofillik təzahür edir və damcı bədən səthinin üzərində durmur, təmas bucağı isə 30^0 –yə bərabər olur (şəkil 13). Deməli, təmas bucağının ölçüsünə görə təkqatlı mum təbəqənin molekulalarının orientasiyasını müəyyənləşdirmək olar. Yəni tarakanın bu qatında müxtəlif orientasiyalı (istiqamətlərə yönəlmiş) molekulalar olduğu üçün əvvəl,

kutikula üzərinə qoyulmuş su damcısının təmas bucağı 80^0 bərabər olur (şəkil 13, B).



Şəkil 13. Epikutikulanın hidrofob və hidrofil xassələrinin birqatlı təbəqənin lipoid molekulalarının orientasiyasından asılılığı (*Tışenko, 1986* görə):
A-maksimal hidrofob səth;
Б-maksimal hidrofil səth; B-üzərində su damcısı olan epikutikula;
Г- birinci su damcısının keçməsi(1) və epikutikula üzərində ikinci damcının(2) vəziyyəti

Lakin sonradan, damcı kutikula üzərinə qoylduqdan bir müddət keçdikdən sonra təmas bucağı kiçilməyə başlayır, çünki molekulaların hidrofil ucları xaricə yönəlir və təkqatlı təbəqəni əmələ gətirir. Örtük üzərinə damcını qoyduqdan 3 dəq sonra molekulaların çönməsi dayanır və təmas bucağı 30^0-yə bərabər olur. Su damcısı hidrofil səth üzərində dağılır, lipoid molekulaları onu əhatə edir. Nəticədə su, təbəqənin lipoid molekulalarının əhatəsində orqanizmin daxilinə yönəlir.

Bimentin bu fərziyyəsini, ikinci dəfə, eyni yerə su damcısını qoymaqla sübut etmək olar: ikinci dəfə suyu dərhal, birinci damcı sorulduqdan sonra qoymaq lazımdır. Bu zaman da mum molekulalarının birtərəfli orientasiyasına görə, ikinci damcının təmas bucağı 130^0 olacaqdır (birincidə 80^0 idi) və 3 dəq sonra 80^0qədər enəcəkdir (sonrakı 3 dəq sonra isə 30^0 çatacaqdır). Deməli, lipoid molekulaları suyun yeni porsiyasını «tutmaq» üçün çevrilməlidirlər ki, bu zaman buna, yoxlama variantına nisbətən, daha çox vaxt tələb olunur.

Bimentin fikrincə, su molekulalarının fəal nəqli kutikulanın zülalları tərəfindən həyata keçirilir. Buna sübut kimi, bir model sistemi tərtib etmişdir ki, burada zülal lövhə iki su məhlulunu ayıran təbəqə kimi iştirak edir. Zülal əvvəl, müəyyən miqdarda suyu məhlullardan çəkir, sonradan isə tarazlıq formalaşır. Bu zaman suyun mənimsənilməsi həmin izoelektrik nöqtədə hidratasiya qabiliyyətinə müvafiq nəql baş verir. Lakin həmin zülal təbəqəyə xaricdən yeni, təbəqənin mənimsəmə qabiliyyətini dəyişəcək enerji mənbəyi birləşdirilsə, zülal molekulalarının hidratasiya səviyyəsi də dəyişiləcək. Yəni xaricdən gələn enerji mənbəyi zülalın yeni su porsiyalarını mənimsəmə qailiyyətini də artıracaqdır. Lakin enerjinin təsirini kəsdikdə, zülal tərəfindən hidratasiyanın əvvəlki rejimi bərpa

olunacaqdır və bu zaman zülal molekulaları mənimsədikləri suyu qaytaracaqlar.

Həşəratın örtük qatında da analoji hal baş verir. Burada zülal təbəqənin yerini, su ilə zənginləşmiş hidrofil prokutikula əvəz edir. Lakin Bimentin zülal təbəqə modelindən fərqli olaraq, canlı həşəratın kutikulasının səthində klapanlar sistemi vardır ki, onlar suyun xaricə hərəkətinin qarşısını alır. Belə klapanlar lipoid molekulalarının epikutikulanın üst qatlarında əmələ gətirdiyi sistemdir. Ona görə də zülalın hidratasiyası zamanı su, kutikulanın hər iki tərəfindən nəql olunduğu halda, dehidratasiya zamanı zülal suyu yalnız orqanizm daxilinə keçirir.

Təsdiq olunmuşdur ki, epidermal hüceyrələr kutikula zülallarının hidratasiya səviyyəsini dəyişə bilərlər. Ola bilsin ki, bu prosesdə epidermal hüceyrələrin sitoplazmatik çıxıntıları ilə təchiz olunmuş məsaməli kanallar da iştirak edir. Bu baxımdan, onu da qeyd etmək lazımdır ki, kutikulasında məsaməli kanallar olmayan qanadlı həşərat növlərində suyu fəal nəqletmə qabiliyyəti aşkar edilməmişdir. *Apterygota* –da da məsaməli kanallar olmadığına görə, onlar suyu örtük qatından deyil, anal dəlik və arxa bağırsaq vasitəsilə mənimsəyirlər.

Kutikulanın keçiriciliyi və insektisidlərin təsiri. Məlumdur ki, insektisidlərin (zərərli həşəratlara qarşı tətbiq olunan dərman preparatları) çoxusu kontakt zəhərləridir. Ona görə də hazırda bu preparatların həşəratın örtük qatından keçməsi yollarının araşdırılmasına xüsusi diqqət yetirilir.

Həşərat orqanizmində yaxşı inkişaf etmiş epikutikulanın olması, onların keçiriciliyini məhdudlaşdırır. Lakin xlororqanik və digər kontakt (təmas) insektisidləri kutikulyar mumda həll ola bilirlər. Epikutikulanın yumşaq və yarımmaye mum qatı insektisidin həllini asanlaşdırır və həşəratın bu toksiki təsirə qarşı dayanıqlılığını zəiflədir. Mumda həll olmuş insektisid, asanlıqla həşəratın orqanizminə, örtüyün daha çox keçiriciliyə malik olan nahiyyələrindən keçir. Belə nahiyyələr həll olmuş zəhərlər üçün «giriş qapıları» rolunu oynayır. Bədənin həmin nahiyyələrinə seqmentlərarası membranalar, qılcıqların əsası və epikutikulanın sinir ucları üzərində yerləşən nazik sahələri aiddir. İnsektisidlərin örtük qatından keçirilməsində xitinin üzvi molekulaları absorbasiyası, yəni keçirmə qabiliyyəti də mühüm rol oynayır. Belə ki, eksperimental yolla sübut olunmuşdur ki, təmizlənmiş xitin insektisidin sulu

məhlullarından suyu asanlıqla mənimsəyir və bu zaman suspenziyanın (zəhər məhlulunun) toksikiliyi itir.

Deməli, kutikula örtükdən kimyəvi birləşmələrin keçməsini çətinləşdirdiyi kimi, asanlaşdıra da bilir. Həşəratın örtük qatının kontakt zəhərlər üçün keçiriciliyinin səviyyəsinə 2 amil təsir göstərir:

1) bu zəhərlərin epikutikulanın mum qatında həllolma qabiliyyəti;

2) prokutikulanın xitininin həmin zəhərləri absorsiya etmə qabiliyyəti.

Bəzi insektisidlər, örtükdən suyun passiv və fəal nəqlində əsaslı dəyişikliklərə səbəb ola bilirlər. Xlororqanik zəhərlərlə zəhərlənmiş həşəratlar çox tez bir zamanda bədənlərindən suyu, kutikuladan və nəfəsliklərdən buxarlanması nəticəsində itirməyə başlayırlar. Su mübadiləsini pozan insektisidlərə, fosfoorqanik zəhərlər və piretrin qrupundan olan birləşmələr aiddir.

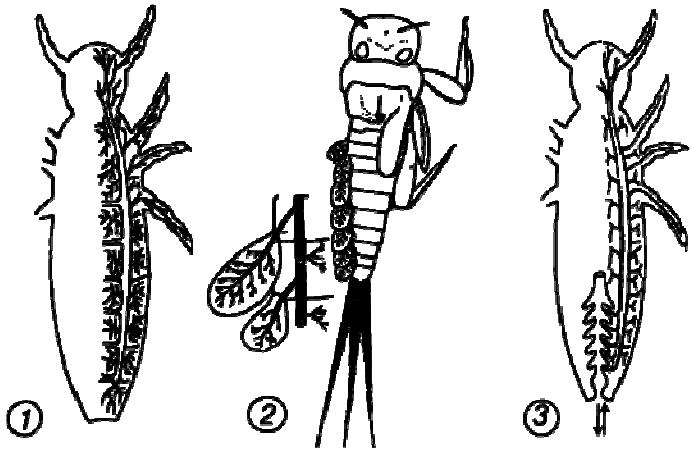
2. TƏNƏFFÜS SİSTEMİ

Dəri tənəffüsü. Həşəratlarda əsas tənəffüs orqanları traxeyalardır. Traxeyalar xarici mühitlə xüsusi nəfəsliklər – *stiqmalar* vasitəsilə əlaqələnir. Ona görə də bu cür tənəffüs sistemi *açıq tənəffüs sistemi* adlanır. Həşəratlar qrupunda bu tip tənəffüs sisteminə, əsasən, quruda sərbəst yaşayan növlər, və su mühitində yaşayıb atmosfer oksigeni ilə tənəffüs edən formalar malikdir. *Apneystik traxeya sisteminə* malik olan həşəratlarda traxeyalar olduğu halda, stiqmalar olmur. Belə qapalı traxeya sisteminə malik olan fərdlər suda həll olmuş oksigenlə (suda yaşayan növlər) və ya endoparazit olduqları üçün sahibin bədən boşluğunun mayesində olan oksigenlə nəfəs alırlar. Lakin çox kiçik primitiv növlər də vardır ki, məsələn, proturalar(*Acerentomidae),* ayaqquyruqlular dəstəsinə aid olanlar (*Sminthuridae* müstəsna olmaqla) – onlar həm traxeya, həm də stiqmalardan məhrumdurlar. Bu növlərdə qaz mübadiləsi dəri vasitəsilə həyata keçirilir. Bu tip tənəffüs, əsasən, torpaqda yaşayan həşəratlarda müşahidə edilir. Belə ki, torpağın dərin olmayan qatlarından başlayaraq, məsamələri su buxarları ilə təchiz olunmuşdur. Bu isə orada yaşayan növlərə, örtüklərindən minimal su itkisi ilə, oksigeni mənimsəməyə imkan verir. Ona görə də torpaqda, traxeyalar və ya hər hansı digər tənəffüs orqanlarından məhrum olan ən böyük ölçülü quru buğumayaqlılarına rast gəlinir. Adətən dəri tənəffüsünə malik olan növlərin ölçüləri 1-2 mm-dən çox olmur. Halbuki torpaqda, dəri tənəffüsünə malik olan və ölçüləri 7 mm-ə çatan quyruqayaqlılar (*Tetrodontophora bielanensis)* məskunlaşır.

Açıq və ya qapalı traxeya sisteminə malik olan həşəratların demək olar ki, hamısına dəri tənəffüsü xasdır.. Apneystik həşəratlarda qaz mübadiləsini yaxşılaşdırmaq məqsədilə xüsusi dəri tənəffüsü orqanları da əmələ gəlmişdir. Bu orqanlar, yüksək keçiriciliyə malik örtük qatı ilə təchiz olunduğu üçün O_2 –nin orqanizmə daxil olmasını asanlaşdırırlar. Endoparazitlərdə – milçəklərin sürfələri və entomofaqlarda belə orqanlar saplar və ya qovuqlar şəklində olur. Suda yaşayan həşəratlarda məsələn, iynəcələrin sürfələri, gündəcələrdə yerli dəri tənəffüsünün orqanları traxeya və kutikulyar qəlsəmələrdir (şəkil 14, 15).

Qəlsəmə tənəffüsü. Bir çox həşəratların yetkin fərdləri quruda yaşayıb havanın oksigeni ilə nəfəs aldıqları halda, bəzilərin sürfələri suda yaşayır. Bu fərdlər, qapalı traxeya sisteminə malik olsalar da

suda həll olmuş oksigen vasitəsilə tənəffüs etdikləri üçün qəlsəmələri vardır. Apneystik həşəratlara 2 tip qəlsəmələr xasdır: *traxeya qəlsəməsi* (lövhəşəkilli olur, boşluğu isə hemolimfa ilə doludur (şəkil 14, *2*) və *kutikulyar qəlsəmə* (boruşəkillidir, kutikulanın qapalı stiqma üzərində əmələ gətirdiyi modifikasiyadır).



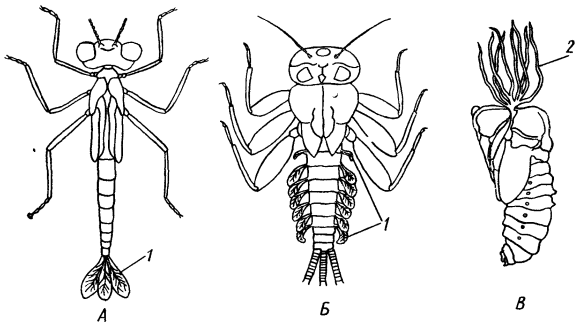
Şəkil 14. Su həşəratlarında traxeya tənəffüsünün tipləri:
1- qapalı tip – stiqmasız və əlavə traxeya çıxıntıları olmayan sistem (bütün kiçikölçülü həşəratlarda); 2-xarici qəlsəmə yarpaqları olan sistem (gündəcə sürfələri); 3-düz bağırsaq boşluğunda traxeya qəlsəmələri olan sistem: rektal hərəkətlə suyun xaric olunması vasitəsilə qaz mübadiləsinin getməsi (iynəcə sürfələri)

Traxeya qəlsəmələri kündəcələr (*Ephemeroptera)*, baharçılar*(Plecoptera*) və iynəcələrin (*Odonatoptera)* sürfələrində, bulaqçılarda (*Trichoptera)*aşkar edilmişdir. Traxeya qəlsəmələrinin özünəməxsus modifikasiyası, iynəcələrin sürfələrində müşahidə edilən *rektal qəlsəmələrdir* (*Anisoptera)*. Bu qəlsəmələr düz bağırsaqda yerləşirlər. Traxeya qəlsəmələri ilə tənəffüs diffuz yolla suda həll olmuş oksigen vasitəsilə həyata keçirilir. Traxeya qəlsəmələrinin başqa bir funksiyası – suyun bədənin tərəffüslə bağlı olan hissəsində dövriyyəsini təmin etməkdir. Ona görə də oksigen az olan mühitdə sürfələr traxeya qəlsəmələrini tez-tez hərəkət etdirirlər.

Kutikulyar qəlsəmələr bir çox ikiqanadlılar (*Diptera)* və sərtqanadlıların (C*oleoptera)* puplarında, həmçinin *Myxophaga* yarımdəstəsinə aid olan tropik böcəklərin sürfələrində aşkar olunmuşdur. Bu qəlsəmələrin yerləşməsi və formaları müxtəlifdir. Məsələn, sapşəkilli qəlsəmələr mığmığalarda (*Simuliidae*) baş ilə döş

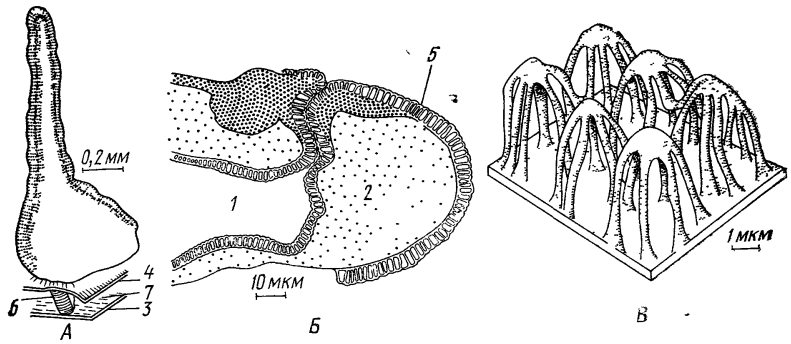
arasında bədənin bel nahiyyəsində yerləşir. Bu puplar üçün oksigenin kutikulyar qəlsəmələr vasitəsilə mənimsənilməsi qaz mübadiləsinin əsas üsuludur, hətta bu üsulla tənəffüs ümumi dəri tənəffüsü üzərində üstünlük təşkil edir.

Kutikulyar qəlsəmələrin tənəffüs qatı *plastron* əmələ gətirir. Bu, xarici kutikulanın mikrostruktur xüsusiyyətləri tərəfindən yaranan və hidrofob şəbəkə üzərində yerləşən nazik hava qatıdır. Həmin hava qatları arasından oksigenin diffuziyası həyata keçirilir(şəkil 15, 16).



Şəkil 15.
Su həşəratlarının traxeya (1) və kutikulyar (2) qəlsəmələri (*Tışenko, 1986* görə):А-*Erythromma viridulum* iynəcəsinin sürfəsi; Б-*Ecdyonurus forcipula* gündəcəsinin sürfəsi; В-*Simulium* mığmığasının pupu

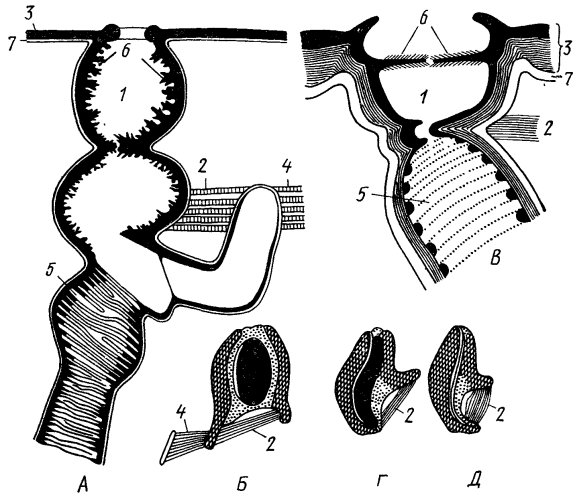
Su və amfibiont həşərat növlərinin kutikulyar qəlsəmələri plastron daşıyır. Suda bu qəlsəmələr oksigeni, yalnız yaxşı aerasiyanın olduğu su hövzələrində mənimsəyə bilir. Məsələn, dəniz, göl, tez axan çaylar, bulaqlar və s. Lakin digər qəlsəmə tiplərindən fərqli olaraq, kutikulyar qəlsəmələr uzun müddət susuz şəraitdə qalmanı keçirə bilir. Çünki onların üzərində olan plastron qurumur. Ona görə də plastronlu tənəffüs, sürfələri dənizkənarı zolaqda yaşayan və puplaşan həşərat növləri üçün olduqca əlverişlidir (şəkil 16).



Şəkil 16. *Ceranomyia unicolor* uzunayaq ağcaqanadında plastronun və kutikulyar qəlsəmələrin quruluşu (*Hinton, 1968* görə): А – kutikulyar qəlsəmələrin ümumi forması; Б-qəlsəmənin uc hissəsinin uzununa kəsiyi; В – plastronun mikroquruluşu; 1- atrial boşluq, 2- hemolimfa, 3- yetkin fərdin kutikulası, 4- pup kutikulası, 5- plastron, 6- traxeya, 7- ekzuvial deşik.

Açıq traxeya sisteminin quruluşu. Açıq traxeya sisteminə hava, xüsusi qapayıcı aparata (klapanlara) malik olan stiqmalardan keçir. Traxeya sistemi *polipneystiq tipdə* olan həşəratlarda 8-10 cüt stiqma olur: 1-2 döş və 7-8 cüt qarıncıq üzərində. *Oliqopneystiq tipli* traxeya sisteminə malik olan növlərdə isə 1-2 cüt stiqma olur. *Apneystiqlər* – tamamilə stiqmalardan məhrumdurlar. Bu müxtəlif variasiyalar və stiqmaların sayı, yerləşməsi - həşəratın yaşadığı mühitə uyğunlaşma xüsusiyyətlərini əks etdirir. Bir dəstə daxilində bu müxtəlif variasiyalar aşkar oluna bilər məsələn, ikiqanadlıların sürfələrində.

Hər funksional stiqma atrial boşluğa - *atriuma* açılır. Bu boşluğun divarları qapayıcı aparatı (klapanı) əmələ gətirir. Aparat xarici və ya daxili ola bilir. Xarici qapayıcı aparat traxeyanın yolunu bağlayan 2 valvadan ibarətdir. Daxili isə müxtəlif quruluşlu olub, atriumun daxilində yerləşir. Qapayıcı aparat bir və ya iki əzələ vasitəsilə açılır və bağlanır: bir əzələsi olan stiqmanı qapayır, iki əzələlidə isə – birinci qapayır, ikinci isə açır (şəkil 17).

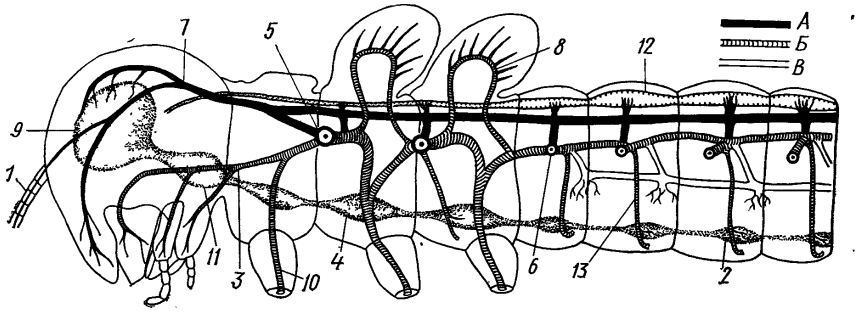


Şəkil 17. Nəfəsliklərin qapayıcı aparatının sxemi (*Obenberger, 1952* görə): А-uzununa və Б-eninə kəsiyi (2-əzələli nəfəslikdə) stiqma açıqdır; В- uzununa və Г-D- eninə kəsiyi (1-əzələli nəfəslikdə) açıq və qapalıdır: 1-atrial boşluq; 2-nəfəsliyi qapayan əzələ; 3-kutikula; 4-nəfəsliyiaçan əzələ; 5-traxeyalar; 6-nəfəsliyin filtri; 7-epiteli

Traxeyanın kutikulası nazik *kutikulin qatdan* və qalın *xitin-protein prokutikuladan* ibarətdir. Kutikula spiralşəkilli qalınlıqlar – *tenidiləri* əmələ gətirir. Tenidilər traxeyanın məsaməsini saxlayır və yapışmasının qarşısını alır. Tipik halda hər stiqma 3 köndələn traxeya borularına açılır: 1) dorsal(dorsal əzələ və ürəyi oksigenlə təmin edir); 2) ventral (ventral əzələ, ayaq, qanad və qarın sinir zəncirini təmin

edir); 3) medial (həzm sistemi, piy cismi və cinsi sistemi oksigenlə təmin edir).

Uzununa yerləşən traxeya boruları - bir cüt *laterodorsal,* bir cüt *lateroventral* və bir cüt *visseral* şaxələrə ayrılır (şəkil 18, 19).



Şəkil 18. Həşəratın bədənində uzununa traxeya borularının yerləşmə sxemi (*Weber, 1966* görə):

A-laterodorsal; Б-lateroventral; B- visseral: 1-antenna; 2- qarın qanqlisi; 3-ventral baş traxeyası; 4-döş qanqlisi; 5-1-ci döş stiqması; 6-1-ci qarın stiqması; 7-dorsal baş traxeyası; 8-qanad traxeyası; 9-beyin; 10-ayaq traxeyası; 11-udlaqaltı qanqli; 12-bel qan-damarı; 13- sinir zəncirini təmin edən traxeyalar

Vertikal borular laterodorsal və lateroventral, horizontal isə (komissuralar) iki uzununa şaxələr arasında əlaqə yaradır. Ən kiçik şaxələr 1-2 mkm diametrli *traxeolalardır.* Onların ucları ya hüceyrənin örtüyünün üzərində, ya da hüceyrənin daxilində (mitoxondrilərə yaxın) yerləşir. Həm hüceyrədaxili, həm də hüceyrəxarici traxeolalar ulduzşəkilli hüceyrələrlə təchiz olunmuşlar. Bu hüceyrələr toxumanın oksigenlə təminatını həyata keçirirlər.

Qazların diffuziyası və açıq taxeya sisteminin ventilyasiyası. 1920-ci ildə A. Kroq (*Krogh, 1920)* həşəratların tənəffüsünün *diffuziya nəzəriyyəsini* irəli sürmüşdür. Bu nəzəriyyəyə görə, O_2 və CO_2 –nın traxeya sistemi ilə nəqli, qazların diffuziya prosesləri hesabına baş verir. Diffuziyanın hərəkətverici qüvvəsi, atmosferdə və traxeyaların ucunda olan qazın porsial təzyiqinin fərqidir. Oksigenin porsial təzyiqi atmosferdə çox, toxumalarda isə aşağı olur. Nəticədə, həşəratın bədəninin daxilinə yönəlmiş oksigenin diffuziya seli yaranır. Müəyyən edilmişdir ki, CO_2 da həşərat orqanizmindən diffuziya qüvvələri hesabına çıxır: CO_2 –1 O_2 -nə nisbətən 36 dəfə tez hemolimfaya və örtüyə daxil olmasına baxmayaraq, onun çox hissəsi traxeya sistemi vasitəsilə xaric edilir.

Onurğalı heyvanlarda karbon qazının orqanizmdən xaric edilməsi bu reaksiya ilə həyata keçirilir: $CO_2+H_2O\leftrightarrow H_2CO_3$. Bu reaksiya qanda olan karbanhidraza fermenti vasitəsilə katalizə olunur. Bu zaman əmələ gələn kömür t-su ağciyərlərə keçir və orada karbon qazı və suya parçalanır. 1942-ci ildə E.M.Kreps və E.İ. Çenıkayeva sübut etmişlər ki, həşəratların hemolimfasında karbanhidraza ferment yoxdur. Eyni zamanda sübut olunmuşdur ki, hemolimfada olan bu birləşmə karbon qazının su ilə kimyəvi əlaqəyə girməsinə mane olur. Deməli, bununla da karbon qazının traxeyalardan qaz şəklində xaric edilməsinə şərait yaradır. Belə bir fikir yürüdülür ki, karbon qazının yalnız 10%-i hemolimfa vasitəsilə, həll olunmuş şəkildə xaric olur.

Traxeyalarda ventilyasiyanın digər bir üsulu, xüsusi tənəffüs hərəkətləri vasitəsilə baş verdiyi haqda da məlumatlar mövcuddur. Bu hərəkətlər əsasən qarıncıq seqmentlərinin ritmik şəkildə genişlənməsi (bir çox növlərdə) və ya bir-birinin üzərinə teleoskopik hərəkəti ilə ifadə olunur. Məsələn, üzən böcək *Dytiscus marginalis* – in hər tənəffüs hərəkəti tsiklində traxeyalarda olan havanın 66%-i təzələnir. Səhra çəyirtkəsi *Schistocerca gregaria*-da isə sakitlik halında havanın 20% dəyişir. Lakin bir fərddə tənəffüs hərəkətləri, toxumaların fəallıq səviyyəsi və atmosferdə oksigen və karbon qazının miqdarından asılı olaraq müxtəlif cür ifadə oluna bilər.

Tənəffüs hərəkətləri *ventilyasiya tsiklini* formalaşdırır. Həmin tsikl *inspirasiya* (nəfəsalma), *ekspirasiya*(nəfəsvermə) və *pauzadan* (hər ikisi arasında) ibarət olur. Ventilyasiya tsikli zamanı traxeyalarda hava axınının istiqaməti nəfəsliklərin qapayıcı aparatı vasitəsilə tənzimlənir. Polipneystiq həşəratlarda nəfəsliklər *inspirator və ekspirator* olmaqla 2 yerə ayrılır. Nəfəsalma zamanı inspirator nəfəsliklər açılır, ekspiratorlar isə qapanır; nəfəs verdikdə əksinə, ekspiratorlar açılır və inspirator stiqmalar qapanır. Pauza zamanı bütün nəfəsliklər qapalı olur.

Polipneystik həşəratlarda traxeya sisteminə hava, ön nəfəsliklərdən daxil olub, arxa stiqmalardan çıxır. Məsələn, çəyirtkədə birinci 4 cüt nəfəslik inspirator, qalan 6 cüt ekspirator nəfəsliklərdir. Oliqopneystik həşəratlarda havanın traxeya sistemində hərəkəti öyrənilməmişdir. Lakin onlarda yalnız 1 cüt nəfəslik vardır. Deməli, həm nəfəsalma zamanı, həm də nəfəsvermədə onlar açıq olmalıdırlar.

Tənəffüsün tənzimi. Həşəratlarda tənəffüsün intensivliyi bir tərəfdən xarici şəraitlə, digər tərəfdən isə orqanizmin oksigenə olan tələbatı ilə müəyyənləşir. Tənəffüsün xarici və daxili şəraitdən asılı olaraq, adaptiv şəkildə dəyişilməsi xüsusi *tənzimləyici mexanizmlər*

vasitəsilə həyata keçir. Bu mexanizmlər həşəratın yaşadığı şəraitdə (istər quru, istərsə də su mühiti) O_2 və CO_2 –nın səviyyəsinin dəyişilməsindən asılı olmayaraq, qaz mübadiləsini daima tənzimləyir.

Açıq tipli traxeya sisteminə malik olan bütün həşəratlarda tənəffüs 2 əsas üsulla tənzimlənir: 1) tənəffüs hərəkətlərinin amplitudaları və ritminin dəyişilməsi; 2) stiqmaların işinin dəyişilməsi yolu ilə. Gərgin əzələ hərəkəti zamanı O_2 –nin miqdarının azalması və CO_2 –nın artması zamanı hər iki üsuldan və yaxud birindən istifadə oluna bilər. Tənəffüs hərəkətləri 2 tip sinir mərkəzi ilə tənzimlənir: *ilkin tənəffüs mərkəzi* tənəffüs hərəkətlərini əmələ gətirir, *ikincisi* isə ilkin mərkəzin fəaliyyətini stimulə edir və ya tormozlayır. Adətən, aparıcı tənəffüs mərkəzi *metatorakal* və ya *birinci qarın sinir düyünüdür*.

Mərkəzdən gələn sinir impulsları tənəffüs hərəkətləri ilə, yəni ritmi ilə uyğunluq təşkil edir. Bu impulslar xüsusi generator neyronlarda yaranır və sonradan, mərkəzi sinir sisteminə yayılırlar. İkinci tənəffüs mərkəzləri baş və qarıncıq düyünlərində yerləşir. Bu qanqlilərin impulsları, ilkin mərkəzdə yaranmış «tənəffüs yüklərinin» ritmini dəyişə bilir. Artıq sübut olunmuşdur ki, protoserebrumun göbələkvari cismi, tənəffüs hərəkətlərini tormozlayan həmin impulsların mənbəyidir.

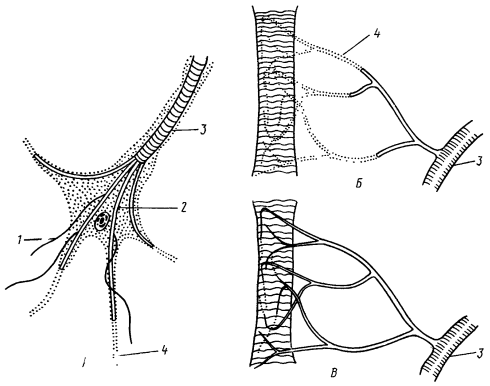
Həşəratın fəallığı dəyişdikdə və yaxud oksigenin miqdarı azalıb, karbon qazının miqdarı artdıqda, ikinci tənəffüs mərkəzləri Tənəffüs hərəkətlərinin adaptiv dəyişikliklərini təmin edir, həmçinin hemolimfanın pH-nın dəyişilməsinə də reaksiya verə bilirlər. Hemolimfanın pH-nın dəyişilməsi isə CO_2-nın miqdarının artması (O_2 çatışmamazlığı) nəticəsində baş verə bilir. *Stiqmaların işi* qapayıcı aparatlar vasitəsilə tənzimlənir. Bu isə bir və ya iki əzələ fəaliyyəti ilə bağlıdır. Tənəffüs əzələlərinin yığılması sinir sistemindən gələn impulslar vasitəsilə həyata keçirilir. Bəzi «nəfəsliklər»də qapayıcı aparatlar ikiqat innervasiya olunurlar, yəni qıcıqlandırıcı aksonlardan başqa onlar, tək sinirin tərkibinə daxil olan tormozlayıcı aksonlarla da təchiz olunmuşlar. Bu impulslar əzələlərin boşalmasına səbəb olur.

Traxeyalara daxil olan havanın miqdarı, stiqmaların açılma və qapanma dərəcəsi və sürəkliyinin dəyişilməsi ilə tənzimlənir.

Toxumaların oksigenlə təchiz edilməsinin traxeolyar nəzarəti. Tənəffüsün tənzimləyici mexanizmləri, xarici və daxili amillərin təsiri altında traxeyalara daxil olan oksigenin miqdarını müvafiq surətdə dəyişir. Lakin bu mexanizmlər oksigenin miqdarının dəyişilməsini həyata keçirsələr də, onun traxeyalardan hüceyrələrə ötürülməsini

sürətləndirmək qabiliyyətinə malik deyil. Bu, həşəratlarda xüsusi tənəffüs mübadiləsinin *traxeolyar nəzarəti* vasitəsilə həyata keçir.

Həşəratlarda hər orqanı təmin edən traxeya və traxeolların miqdarı, oksigenə olan tələbatdan və həmin qazın mühitdə miqdarından asılıdır. Əgər həşəratın epidermisinin müəyyən hissəsini təmin edən traxeya şaxəsini yox etsək, onda tezliklə bu nahiyyədə traxeolların miqrasiyasını(yerdəyişməsini) müşahidə etmiş olarıq. Bu prosesdə epidermal hüceyrələr çox fəal rol oynayırlar, yəni onlar yaxında yerləşən traxeolların sitoplazmatik uclarını tutub özlərinə tərəf çəkirlər. Nəticədə, toxumanın pozulmuş traxeasiyası bərpa olunur. Traxeya sistemində baş verən belə təzahürlər morfoloji dəyişikliklərlə əlaqədardır və bir neçə gün çəkir. İlk dəfə olaraq, Uiqqlsuors (*Wigglesworth, 1930, 1931)* traxeolların fizioloji dəyişikliklərini tədqiq etmişdir. Adətən, traxeolun ucu maye ilə dolu olur (şəkil 19, A).



Şəkil 19. *Aedes aegypti* ağcaqanadı sürfələrində traxeolların uclarında olan mayenin hərəkəti (*Wigglesworth, 1965* görə): **A**- ulduzşəkilli uj hüceyrəsi və traxeyanın ucu; B- sakit vəziyyətdə əzələ lifini təmin edən traxeollar; 1- traxeolanın nazik şaxəsi, 2- ulduzşəkilli hüceyrə, 3- traxeya, 4- maye olan traxeolların uc hissəsi

Uiqqlusorsun müşahidələri onu göstərir ki, mayenin səviyyəsi toxumanın oksigenə olan tələbatından asılıdır. Əgər əzələ toxuması sakitlik halındadırsa, onda mayenin hündürlüyü lazımı səviyyədə olur (şəkil 19, B). Yox, əgər əzələ fəaliyyətə başlayırsa, maye enir, əvəzinə hava onun yerinə dolur və bu zaman əzələ lifləri tələb olunan qədər oksigenlə təmin edilir. Traxeolların vəziyyətinin bu üsulla tənzimlənməsi işləyən toxumaların oksigenə olan tələbatlarını təmin etməklə yanaşı, hər iki qazın miqdarının kompensasiyası üçün də istifadə oluna bilər.

Ümumi və əsas qaz mübadiləsi. Ümumi qaz mübadiləsinin öyrənilməsi, qəbul olunmuş O_2 və xaric olunan CO_2 –nın miqdarının müəyyənləşməsinə əsaslanır. Bu göstərici həşəratların tənəffüsünün intensivliyini xarakterizə edir və orqanizmin fizioloji halından, inkişafın mərhələsindən, ekoloji şəraitdən asılı olaraq dəyişir. Əzələ sakitliyi, qida qəbulundan sonra və havanın su buxarları ilə doymuş olduğu bir şəraitdə tənəffüsün intensivliyinin ölçülməsi *Əsas qaz*

mübadiləsi haqqında düzgün məlumat əldə etməyə imkan verir. Yəni, həşəratın həyat fəaliyyətini saxlamaq üçün lazım olan oksigenin minimal miqdarını göstərir. Bütün poykiloterm heyvanlarda qaz mübadiləsi temperaturdan asılıdır. Adətən temperaturun 10^0 C artması həşəratlarda tənəffüs intensivliyinin 2-3 dəfə artmasına səbəb olur. Lakin letal həddlərə yaxın temperaturların təsiri məsələn, *Periplaneta americana* tarakanında qaz mübadiləsinin azalmasına gətirib çıxarır: tarakanın yuxarı kritik temperatur həddi 35^0C-dir. Kritik temperaturda qaz mübadiləsinin dəyişilməsi tənəffüs fermentlərinin hissəli şəkildə inaktivləşməsi ilə əlaqədardır.

Qaz mübadiləsinə təsir göstərən amillərdən rütubəti də qeyd etmək lazımdır. Mühitin rütubəti aşağı səviyyədə olduqda həşərat suyun buxarlanmasının qarşısını almaq üçün stiqmaları bağlayır, bu isə tənəffüs intensivliyinin səviyyəsinin aşağı düşməsinə gətirib çıxarır.

Ümumi qaz mübadiləsinin göstəricisi – tənəffüs əmsalıdır (RQ), yəni xaric edilən CO_2 –nın miqdarının (V_{CO2}) qəbul olunmuş O_2 –nin miqdarına (V_{O2}) nisbətidir: $RQ= V_{CO2} / V_{O2}$

Bu əmsalın müəyyənləşməsi nəticəsində həşəratların tənəffüsü zamanı oksidləşmə prosesində hansı substratdan istifadə olunduğunu da dəqiqləşdirmək olar.

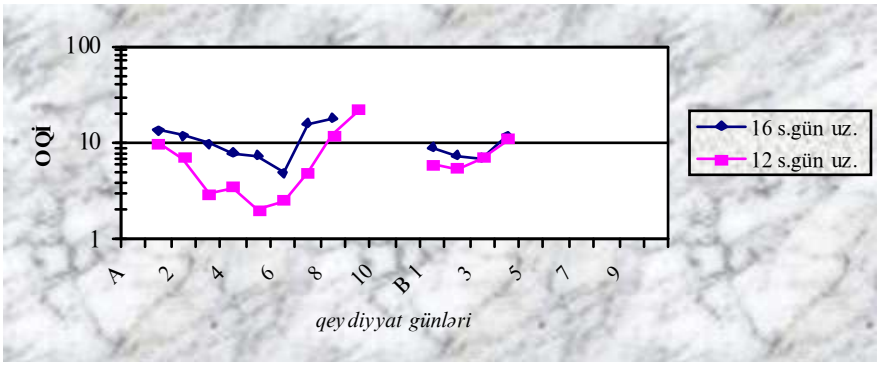
Belə ki, karbohidratların tam oksidləşməsi nəticəsində tənəffüs əmsalı RQ 1-ə, zülallarda – 0,78-0,82 və yağlarda isə 0,7-yə bərabər olur. Onu da qeyd etmək lazımdır ki, həşəratın istifadə etdiyi qidanın mənşəyindən asılı olaraq, hər növ üçün müvafiq RQ göstəricisi mövcuddur. Polifaq növlərdə RQ qida rasionunun dəyişilməsindən asılı olaraq dəyişir. Tarakanlarda nişasta ilə qidalandıqda RQ 1,01-1,07; yağlarla qidalandıqda isə 0,78-0,83 olur. Ac qaldıqda isə RQ 0,65—0,85 qədər azalır ki, bu da ehtiyat yağların istifadə olunmasını göstərir. Puplarda və yumurta fazalarında tənəffüsün əsas enerji mənbəyi yağlardır. Yəni o mərhələdir ki, həşərat qidalanmadığı bir halda belə ehtiyat qida mənbəyi yağlar olur.

Metamorfoz zamanı tənəffüs əmsalının RQ göstəricisi də dəyişir. Tırtıllarda RQ 0,8-1-ə qədər, kəpənəklərdə – 0,7 bərabər olur. Qlükoza ilə qidalandıqda, hərəkətsiz kəpənəklərdə RQ 1,4-1,5 –ə bərabərdir. Görünür bu zaman kəpənəyin bədənində yağların sintezi intensivləşir və oksigen azad olur. Lakin kəpənək qidalandıqdan sonra uçmağa məcbur edilərsə, bu zaman RQ 0,73-ə qədər enir. Görünür ki, uçuş prosesində kəpənək qəbul etdiyi substrat-karbohidratlardan istifadə edə bilmir, çünki o əvvəlcə onu yağlara çevirməlidir: yağlar qanad əzələləri üçün əsas enerji mənbəyidir.

Lakin se-se milçəyi uçuş zamanı enerji mənbəyi kimi yağları deyil, karbohidratları və amin turşularını istifadə edir.

Həşəratların inkişafı və diapauza zamanı qaz mübadiləsinin dəyişilməsi. Yumurtaların inkişafı zamanı qaz mübadiləsi əhəmiyyətli dərəcədə artır və artıq, tırtıllar çıxarkən maksimal səviyyəyə çatır. Qışlayan yumurtalarda inkişaf dayanır və embrional diapauza başlanır, tənəffüsün intensivliyi kəskin azalır – minimal səviyyədə stabilləşir. Diapauza prosesi kəsildikdən sonra inkişaf edən yumurtalarda olduğu kimi, qaz mübadiləsi artır. Bütün həşəratlarda tırtılların (və ya sürfələrin) inkişafı zamanı qaz mübadiləsi periodik olaraq hər yaş dövründə dəyişir. Yəni bir tırtıl(və ya sürfə) yaşını digərindən ayıran qabıqdəyişmədən sonra tənəffüs intensivliyi düşür və yeni qabıqdəyişməyə hazırlıq prosesində yenidən artır. Əgər diapauza tırtıl mərhələsinin müəyyən yaşında başlanırsa, onda müvafiq olaraq tənəffüs intensivliyi də bütün diapauza boyu azalır. Həşəratların tırtıl mərhələsinin inkişafı zamanı periodik olaraq qaz mübadiləsinin dəyişilməsi baş verir.

1984-88-ci illər ərzində aparılmış tədqiqatlar nəticəsində məlum olmuşdur ki, 18, 20, 25^{0}C və 12, 16 saat gün uzunluğu şəraitində həşəratların tırtıl mərhələsində *oksigen qəbulu intensivliyinin* (OQİ) dinamikası fərdlərin inkişaf etdiyi ekoloji şəraitdən asılı olmadan dəyişir (şəkil 20-22).



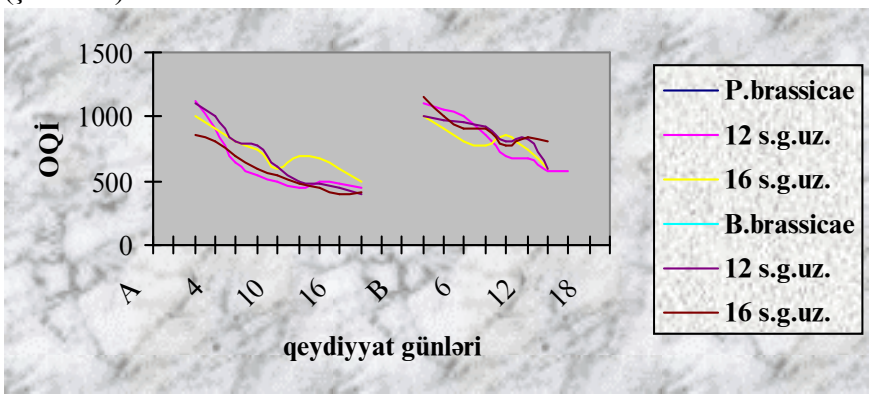
Şəkil 20. Kələm sovkasının yumurtalarında 18^0 C (A) və 25^{0}C(B) şəraitlərində OQİ-nin (mm^3/100 yumurta.saat) dəyişilməsi *(Abdinbəyova və b., 1984; Quliyeva, Əhmədov, 1988* görə).

Yumurta mərhələsində embrionun inkişafının ilk günləri (1-3 günlər) OQİ çox aşağı səviyyədə gedir. Adətən, bu zaman metabolizmin enerji substratı ehtiyat lipidlər olur. Üçüncü gündən

sonra qaz mübadiləsinin intensivliyi artır və nəhayət, tırtılların çıxışı anında 3-4 dəfə artmış olur (şəkil 20).

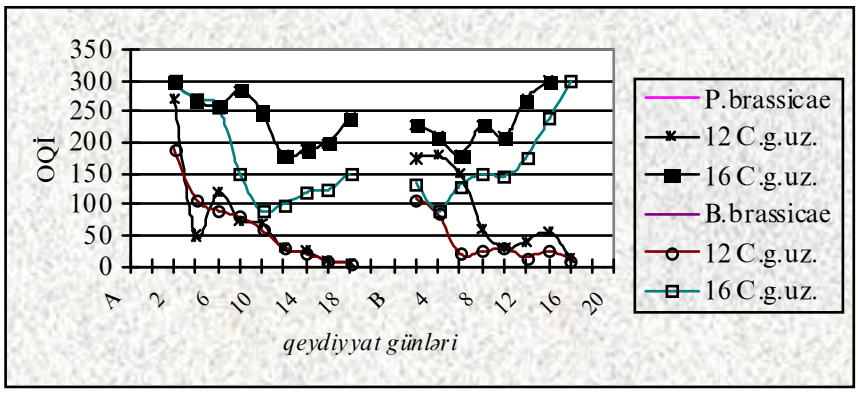
Bu qrup həşəratlarda ontogenezin pup mərhələsində (şəkil 21, 22) qısagün uzunluğu şəraitində və nisbətən aşağı temperaturlarda (18, 20, 25^{0}C 12 saat) diapauza halının başlanması ilə əlaqədar olaraq, 1-2 günlük dövrdən OQİ daima enir: minimal səviyyəyə 10-12 günlərdə çatır və uzun müddət bu səviyyədə qalır.

Lakin uzungün şəraitində (16 saat g.uz.) temperaturdan asılı olmadan pup mərhələsində enerji mübadiləsinin bu göstəricisinin minimal səviyyəsi, yalnız müəyyən müddətə qədər davam edir – sovkalarda(*Noctuidae)* – 8-10; kəpənəklərdə (*Pieridae)* – 10-12 gün. Sonradan OQİ-nin yenidən yüksəlməsi müşahidə olunur ki, yetkin fərdlərin uçuşu zamanı bu göstərici artıq maksimal səviyyəyə çatmış olur(şəkil 21).



Şəkil 21. Kələm kəpənəyi(*Pieris brassicae L.)* və kələm sovkası (*Barathra brassicae L.)* tırtıllarında 18^{0}C(A), 25^{0}C (B) şəraitində qaz mübadiləsinin dəyişilməsi (*Kulieva, Axmedov, 1984; 1988* görə).

Oksigen qəbulunun intensivliyinin sutkalıq ritminə dair məlumatlardan məlum olmuşdur ki, mənənələrdə, yəni inkişafı qeyri-tam çevrilmə yolu ilə gedən həşərat növlərində enerji mübadiləsinin bu göstəricisi bitsiklik xarakter daşıyır. Uzungün şəraitində qaranlıq fazanın başlanması ilə OQİ artır və gündüz saatlarında aşağı düşür. Maraqlıdır ki, payızda qısagün şəraitinin mövcud olduğu bir dövrdə (20^{0}C 12 saat) mənənələrdə tənəffüs fermentinin (*suksinatdehidrogenaza*) fəallığı, sürfə mərhələsində qaranlıq saatlarında aşağı düşmür, halbuki uzungün şəraitində nəticələr bunun əksinə baş verir. Mənənələrin yetkin fərdlərində mövsümdən asılı olaraq, tənəffüs fermentinin fəallığı 1,9-2,2 dəfə yüksək olur.



Şəkil 22. Kələm kəpənəyi(*Pieris brassicae L)* və kələm sovkasının (*Barathra brassicae L.)* puplarında 18^{0}C (A), 25^{0}C(B) şəraitində qaz mübadiləsinin intensivliyinin dəyişilməsi(*Kulieva, Axmedov, 1984; 1988* görə).

Nəticələr onu sübut etmişdir ki, tam inkişaf yolunu keçən həşəratlarda mübadilənin anoksidativ proseslərinin dinamikası fərdlərin fizioloji halının müxtəlifliyindən asılı olaraq dəyişir (*Quliyeva, 1999)*.

Beləliklə, tam metamorfozla inkişaf edən həşəratlarda pup mərhələsi zamanı tənəffüsün intensivliyi U-şəkilli əyri üzrə dəyişilir: maksimal səviyyədə oksigenin istifadəsi puplaşma zamanı əvvəlcə enir, lakin sonradan qalxır. Görünür ki, qaz mübadiləsinin ilkin mərhələdə azalması tırtıl toxumalarının histolizi, sonradan isə artması histogenezin başlanması və toxumaların differensiasiyası ilə bağlıdır. Bu zaman çoxlu enerji tələb olunur.

Pup diapauzası zamanı tənəffüs minimal səviyyədə stabilləşir və qaz mübadiləsinin U-şəkilli əyrisinə uyğun olur. Qaz mübadiləsi proseslərinin U-şəklində dəyişilməsinin izahını verərkən onu qeyd etmək lazımdır ki, bu hal bir sıra fərziyyələrin yaranmasına səbəb olmuşdur. Bir sıra alimlər Veynlandın(*Weinlan,1906)* fərziyyəsini qəbul edirlər. Bu fərziyyəyə görə, oksidativ qaz mübadiləsi hüceyrəvi strukturla sıx bağlıdır. Metamorfozun əvvəlində pupda tırtıl toxumasının çox hissəsi qalmış olur. Histoliz prosesi zamanı qaz mübadiləsinin səviyyəsi get-gedə enir (U-nun sol hissəsi). Histogenezin gedişində və yetkin fərdin hüceyrəvi strukturları yarandıqca, qaz mübadiləsi intensivləşir (U-nun sağ hissəsi).

Uiqqlsuorsun fikrincə (*Wigglesworth,1934),* pup mərhələsində tırtılın traxeya sistemi yenidən qurularkən həşəratın tənəffüsü kəsilmir, anaerob yolla gedir və qaz mübadiləsinin səviyyəsi enir.

İmaginal traxeya sistemi yaranarkən isə havanın oksigeni hesabına gedən qaz mübadiləsinin səviyyəsi də qalxır. B.İ.Olifanın fikrincə isə *(1947, 1951)* ağcaqanadlarda metamorfoz sürfə mərhələsindən başlanır, yəni 4-cü yaş sürfələrdə histoliz hadisəsi başlanır: imaginal orqanların çoxu öz inkişafını sürfələrin 2-ci yaş dövründən başlayırlar. Pup mərhələsində imaginal toxuma və orqanların yaranması və differensiasiyası tartıl toxumalarının histolizi ilə paralel şəkildə gedir və tənəffüsün maksimal depresiyası zamanı artır, yetkin fərdin bütün orqanları morfoloji cəhətdən formalaşmış olur. Tənəffüsün depresiyasından sonra yenidən qalxması – inkişafa başlayan yeni orqanizmin bir tipdən digərinə keçməsilə əlaqədardır.

Nəhayət, yetkin fərdlərdə reproduktiv inkişafla (yəni cinsi vəzilərin inkişafı ilə) əlaqədar olaraq, ümumi qaz mübadiləsi də dəyişir: erkəklərdə tənəffüs intensivliyi tədricən azalır, dişilərdə isə periodik dəyişkənlik müəyyənləşir ki, bu da sinxron şəkildə yumurtaqoyma prosesi ilə bağlı olur(*Quliyeva, 1992)*.

Şəkil 23-də pambıq sovkasının müxtəlif fizioloji halda olan puplarında (yəni fəal və fizioloji sakitlik halında olanlarda) mübadilənin dəyişkənliyini əks etdirən məlumatlar göstərilmişdir. Aparılmış tədqiqatlar onu sübut etmişdir ki, mübadilənin intensivliyi yalnız reaktivasiyadan sonra artır, yəni diapauzanın dayandırılması və metamorfozun bərpasından sonra baş verir.

Şəkil 23. Pambıq sovkasının(*Heliothis armigera Hubn.)* puplarında mübadilə proseslərinin(sm^3 O_2/kq·saat) intensivliyinin dəyişilməsi (*Quliyeva, 1999 – a* görə):
A – fəal puplarda; B – diapauzada olan puplarda

Aralıq tənəffüs mübadiləsi və enerjinin azad edilməsi. Bioloji oksidləşmə çoxpilləli prosesdir. O, özündə bir neçə mərhələni əhatə edir ki, bunlar birlikdə *enerji mübadiləsinin reaksiyaları* adlanır. Bu enerjini çatdıran üzvi birləşmələrə isə energetik substratlar deyilir. Heyvani hüceyrələrdə bu enerji daşıyıcıları – karbohidratlar, yağ

turşuları, amin turşuları və s. birləşmələr ola bilər. Onu da qeyd etmək lazımdır ki, ən çox təsadüf edən substrat – qlükozadır. Müəyyən olmuşdur ki, heyvan orqanizmində enerjinin azad olması 2 yolla baş verir:

1) anaerob şəraitdə karbohidratların parçalanması – qlikoliz;

2) enerji substratının aerob şəraitdə parçalanması – oksidləşdirici fosfatlaşma yolu ilə.

Hər iki halda reduksiya olunmuş AH_2 substratından hidrogen ayrılıb akseptor B-yə ötürülməsi yolu ilə oksidləşmə baş verir. Bu reaksiyanı ($AH_2+B \Leftrightarrow A+ BH_2$) həyata keçirən fermentlər dehidrogenazalar adlanırlar. Onlar oksidləşən substratın hər molekulasından 2 elektron və 2 proton ayırırlar. Lakin bioloji oksidləşmə üçün ən mühüm olanı – elektronların ayrılmasıdır.

Energetik substratın oksidləşməsində iştirak edən kofermentlərdən əsas rolu nikotinamidadenindinukleotid(NAD) oynayır. Enerji mübadiləsi prosesində NAD oksidləşən substratdan hidrogeni qəbul edir və reduksiya olunmuş formaya keçir – $NAD{\cdot}H_2$, sonradan hidrogen atomunu başqa akseptora verərkən yenidən oksidləşir.

Qlikoliz zamanı molekulyar oksigendən başqa, müxtəlif birləşmələr elektronların akseptoru ola bilərlər. Oksidləşdirici fosforlaşma zamanı elektronlar molekulyar oksigenə ötürülür. Molekulyar oksigen tənəffüs zamanı udulmuş olur və xüsusi oksidaza fermentləri tərəfindən oksidləşirlər. Ona görə də bu reaksiyaların tsiklinə aralıq tənəffüs mübadiləsi kimi baxıla bilər: bu reaksiyalar yerinə yetirilərkən dehidrogenazalar və oksidazalar tənəffüs fermentləri rolunu oynayırlar.

Qlikoliz və oksidləşdirici fosforlaşma zamanı azad olunmuş enerji makroergiq əlaqələr (ATF) adenozintrifosfat t-su şəklində toplanır. ATF enerjisi müxtəlif biosintez proseslərində, mexaniki iş, sinir impulsları və biolüminisensiya zamanı istifadə oluna bilər.

Həşəratlar sinfinin müxtəlif qrupları(*Noctuidae, Pieridae, Aphididae)* üzərində aparılmış ekoloqo-fizioloji tədqiqatlar nəticəsində məlum olmuşdur ki, bu növlərin (bilavasitə fərdlərin) saxlandığı və inkişaf etdiyi şəraitdən asılı olmayaraq, qaz mübadiləsi həmişə ATF-in miqdarının azalması ilə müşayiət olunur. Lakin bu əks mütənasibliyə baxmayaraq, ATF maksimal səviyyəyə yalnız uzungün şəraitində çatır (*Quliyeva, 1992)*. Maraqlıdır ki, tam çevrilmə yolu ilə (Holometabola) inkişaf edən kələm kəpənəyi, kələm sovkası və pambıq sovkası kimi növlərdə pup mərhələsində ATF-in dinamikasında mühitin fototermiki şəraitindən asılı olaraq, yəni fəal dövr ilə diapauza halında kəskin keyfiyyət fərqləri aşkar edilmir.

Məsələn, cədvəl 1-də bu növlərin yetkin mərhələsində müxtəlif fizioloji hallarda ATF-in miqdarca dəyişilməsi əks olunmuşdur.

Cədvəl 1

Müxtəlif fototermiki recimlərdə yetkin fərdlərdə ATF-in miqdarının dəyişilməsi (mkmol/50 mq quru toxumaya)

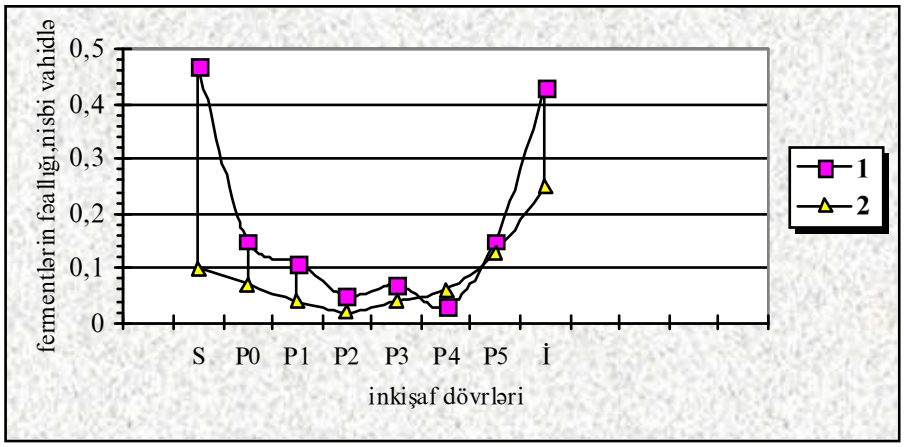
Recim	$25^0$12 s.	$25^0$16 s.	$18^0$12 s.	$18^0$16 s.	$20^0$12 s	$20^0$16 s
kələm sovkası						
M± m	0,075±0,02	0,082±0,01	0,058±0,01	0,067±0,007	-	-
kələm kəpənəyi						
M± m	0,094±0,07	0,104±0,004	0,057±0,003	0,072±0,003	-	-
pambıq sovkası						
M ± m	0,071±0,02	0,087±0,01	-	-	0,051±0,001	0,063±0,01

Qlikoliz prosesləri sitoplazmada, fosforlaşmanın aerob prosesləri isə əsasən mitoxondrilərdə keçir. Deməli, mitoxondrilər canlı hüceyrələrin enerji rezervuarı rolunu oynayırlar.

Mitoxondrilərdə çoxlu miqdarda flavoprotein fermentləri vardır. Onların hamısı eyni prostetik qrupa malik olsalar da, bu qrup ilə birləşmiş zülalların quruluşuna görə bir-birindən fərqlənirlər. Ən mühüm flavoprotein fermenti NAD-dehidrogenaza($NAD \cdot H_2$–dən elektronları alır), suksinatdehidrogenaza (kəhrəba t-sunu fumar t-na qədər oksidləşdirir) və α-qliserofosfatdehidrogenazadır (α-qliserofosfatı oksidləşmə nəticəsində dioksiasetonfosfata çevirir). Hər üç ferment ayrılmış elektronları dəmir tərkibli fermentlər – sitoxromlara ötürürlər. Sitoxromlar terminal oksidləşmə reaksiyasının zəncirini qapayaraq, elektronları molekulyar oksigenə ötürür. İlk dəfə olaraq, sitoxromlar Keylin tərəfindən (*Keilin, 1925)* bal arsı və kəpənəklərin döş əzələlərində aşkar edilmişdir.

Həşəratların inkişafı və diapauza zamanı aralıq tənəffüs mübadiləsinin dəyişilməsi. Həşəratların inkişafı zamanı tənəffüs fermentlərinin fəallığının dəyişilməsi ümumi qaz mübadiləsinin dəyişilməsi ilə uyğunluq təşkil edir. Beləki, ev milçəyi *Musca domestica* –nın pupları inkişaf edərkən flavoprotein fermentlərinin fəallığı qaz mübadiləsinin U-şəkilli əyrisinə müvafiq gəlir (şəkil 24). Sitoxromların fəallığı da pup mərhələsində analoji dəyişikliklərə məruz qalır.

Diapauza baş verdikdə tənəffüs fermentlərinin fəallığı güclü dəyişikliyə uğrayır. Diapauza oksidləşdirici fosforlaşmada iştirak edən fermentlərin fəallığının tormozlanması ilə müşayiət olunur.

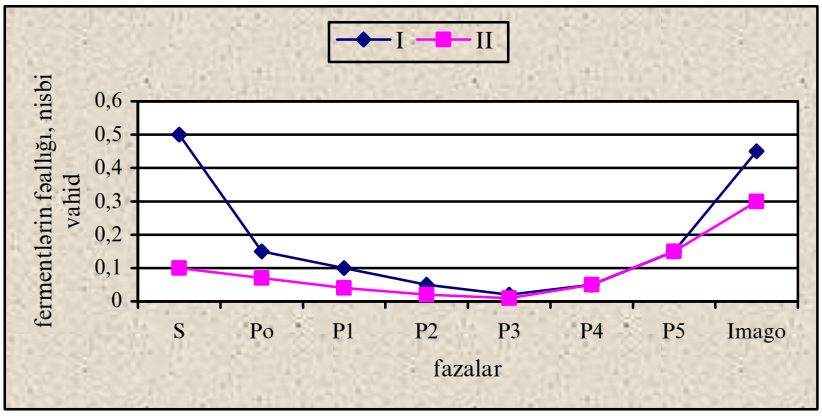


Şəkil 24. *Musca domestica* ev milçəyinin puplarının inkişafı zamanı α-qliserofosfatdehidrogenaza(1) və suksinatdehidrogenaza(2) fermentlərinin fəallığının dəyişilməsi (*Ludwig, Barsa, 1959* görə; modifikasiya – H.F.Quliyeva):
S – sürfə, P_0-P_5 – puplar müxtəlif inkişaf günlərində, İ – imaqo(yetkin fərd)

Şteqviyə görə (*Stegwee, 1964),* kolorado böcəyinin imaginal diapauzası zamanı qanad əzələlərində mitoxondrilərin tənəffüs fəallığı, çoxalan böcəklərin(yəni fəal) fəallığının cəmi 5%-ni təşkil edir. Bu qanad əzələlərinin degenerasiyası ilə əlaqədardır. Bir çox hallarda diapauzanın başlanması, nəinki aerob oksidləşmədə iştirak edən fermentlərin fəallığını tormozlayır, həmçinin karbohidratların anaerob parçalanmasında iştirak edən fermentlərin fəallığını da artırır. R.S.Uşatinskayaya görə (1973) diapauzanın xarakterik əlaməti – qlikolitik proseslərin bioloji oksidləşmənin aerob prosesləri üzərində üstünlük təşkil etməsidir.

Enerji substratının terminal oksidləşməsi sistemi, embrional və pup diapauzası zamanı dəyişir. Bu dəyişkənliyi sübut edən amil, diapauzada olan yumurta və puplarda tənəffüsün karbon-oksidi (CO) və sianidlərə qarşı zəif həssaslığıdır. Bu zəhərlər, molekulyar oksigenə $a+a_3$ sitoxromların elektronlarının keçirilməsi zəncirini pozur. Sübut olunmuşdur ki, *Hyalophora cecropia* ipəkqurdunun diapauzada olan pupların bir çox toxumalarında sitoxrom *b* və *c* tamamilə yox olur, sitoxrom $a+a_3$ isə kəskin surətdə azalır. Deməli, elektronların

sitoxrom *b* –dən oksigenə ötürülməsi, sitoxrom *c* və $a+a_3$ vasitəsilə mümkün deyil. Bu halda elektronlar oksigenə sitoxrom b_5 vasitəsilə nəql olunur, çünki o, sianidlər və ya karbon oksidi ilə aktivləşmir və sərbəst şəkildə molekulyar oksigenlə əlaqədə olur (şəkil 25).

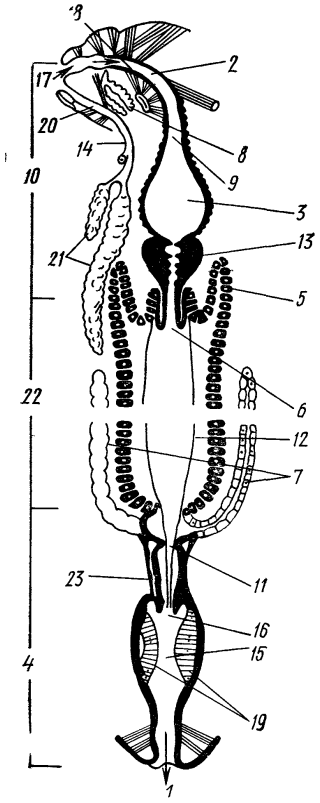


Şəkil 25. *Musca domestica* ev milçəyinin puplarının inkişafı zamanı α-qliserofosfatdehidrogenaza (I) və suksinatdehidrogenazanın (II) fəallığının dəyişilməsi (*Ludwig, Barsa, 1959* görə):
S- sürfə; P_0-P_5 – puplar günlərlə; İmago – yetkin fərd

3. QİDALANMA VƏ HƏZM PROSESİ

Həzm sisteminin quruluşu və əsas şöbələri. Həşəratların çoxusu saprofaqlar, fitofaqlar, yırtıcılar, qansoranlar, parazitlər və qeyri-adi qida ilə qidalananlardır, yəni peyin, yun, buynuz, lələk, tük, ağac qabığı və filtr kağızı ilə.

Müxtəlif mənşəli qida ilə qidalanma, həşəratlarda müxtəlif ağız aparatının inkişaf etməsinə gətirib çıxarmışdır. Gəmirici (düzqanadlılar, böcəklər, tarakanlar və s.), sancıcı(ikiqanadlılar, taxtabitilər), sorucu(kəpənəklər) və digərləri. Həşəratların qidalanma rejimi və üsullarının müxtəlifliyi onların həzm sisteminin quruluşunda da öz əksini tapmışdır. Bütün qidalanan həşəratların həzm sistemini 3 hissəyə bölmək olar: *ön, orta və arxa bağırsaq*. Bağırsağın divarı sütun, kub və ya lövhəşəkilli hüceyrələrdən ibarət olan epiteli ilə örtülüdür. Xaricdən epiteli hüceyrələri uzununa və həlqəvi əzələlərlə əhatə olunmuşdur ki, onların yığılması bağırsağı hərəkətə gətirir. Embrional inkişaf zamanı ön və arxa bağırsaq ektodermanın daxilə əyilməsi nəticəsində əmələ gəlir. Ona görə də onların epiteli hüceyrələri kutikulyar örtüklüdür. Orta bağırsaq isə entodermal mənşəli olduğu üçün kutikula ilə döşənməmişdir (şəkil 26).



Şəkil 23. Həşəratların bağırsağının sxemi (*Weber, 1966* – a) görə:
1-anal dəlik; 2-udlaq; 3-zob; 4- arxa bağırsaq; 5-kriptlər; 6- kardial klapan; 7- malpigi boruları; 8-mandibulyar tüpürcək vəzi; 9-qida borusu; 10-ön bağırsaq; 11-pilorik klapan; 12-peritrofik membran; 13- proventrikulus; 14-tüpürcək vəzisinin axarı; 15-düz bağırsaq; 16- rektal klapan; 17- ağız dəliyi; 18-ağız boşluğu; 19- rektal düyünlər; 20- salivarium; 21- tüpürcək vəzisi; 22- nazik bağırsaq

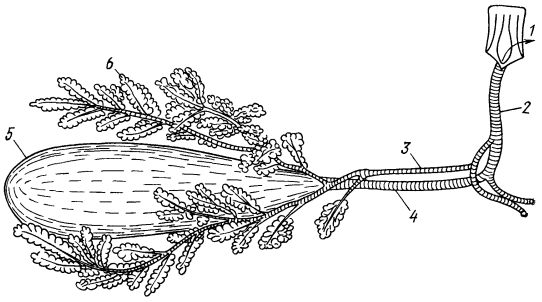
Göründüyü kimi, ön bağırsağa ağız boşluğu, udlaq, qida borusu, zob, əzələvi mədə (*proventrikulus*) aiddir. Ağız orqanları ilə tüpürcək vəziləri əlaqədardır. Udlaq və qida borusu qidanın udulması və zoba keçməsini təmin edirlər. Belə ki, udlağın divarına güclü əzələlər birləşir. Zob çox vaxt qidanın saxlanması və ilkin mərhələdə həzmini həyata keçirir. Proventrikulus çox qüvvəli əzələlərlə təchiz edilmişdir. İçərisi kutikulyar çıxıntılar,

dişciklər və qalın fırçaşəkilli törəmələrlə zəngindir. Bu qidanın sürtülməsi, üyüdülməsi (düzqanadlılarda, tarakanlarda, böcəklərdə) və ya mayenin filtrasiyası üçün(arılarda) vacibdir.

Orta bağırsaq kardial klapanlar vasitəsilə ön bağırsaqdan ayrılır. Çox vaxt orta bağırsaq xarakterik pilorik və ya barmaqşəkilli kriptlər(çıxıntılar) əmələ gətirir. Bu kriptlər həcmin genişlənməsinə xidmət edir. Bir çox həşəratlarda qida orta bağırsaqa düşdükdən sonra nazik *peritrofik pərdə* ilə əhatə olunur. Onun əsas hissəsini zülallar və xitin təşkil edir. Məsələn, ikiqanadlılarda (*Cyclorhapha* – dəyirmitikişlilər qrupu) peritrofik pərdə epitelial hüceyrələr tərəfindən sintez olunur. Həşəratlarda bağırsaqda xüsusi vəzilər olmadığı üçün bu pərdə bağırsağın incə epitelial divarını bərk qidanın zədəsindən qoruyur. Lakin ali milçəklərdə bu pərdə asanlıqla suyu, mineral duzları, amin turşularını, dipeptidləri, monosaxaridləri, zülalları(polipeptidlər), oliqosaxaridləri, polisaxaridləri keçirir. Arxa bağırsaq orta bağırsaqdan xüsusi klapan vasitəsilə ayrılır. Bura malpigi boruları (ifrazat orqanı) açılır. Məsələn, arıların və digər pərdəqanadlıların sürfələrində arxa bağırsaq digər şöbələrdən təcrid olunmuş vəziyyətdə olur. Yalnız puplar inkişaf edərkən onlar birləşir və yetkin fərddə də birləşmiş formada olur.

Yastıcalar(*Coccinea:Homoptera*) və cırcıramalarda(*Cicadinea: Homoptera)* bağırsağın quruluşu *filtr kamerasının* olması ilə fərqlənir. Onlar bitki şirəsi ilə, yəni sulu qida ilə qidalanırlar. Ön bağırsaqdan filtrasiya (süzmə) kamerasının divarları vasitəsilə su qidalı məhsullardan ayrılır.

Tüpürcək vəziləri və onların funksiyası. Həşəratların ağız aparatının bütün əlavə çıxıntıları – mandibulalar, maksillalar və alt dodaq(*labium)* onlarla bağlı olan vəzilərlə (mandibulyar, maksilyar, labial) əlaqədədir. Bu vəzilər, qidalanma və həzmdə iştirak etdikləri üçün *tüpürcək vəziləri* adlanırlar (şəkil 24).



Şəkil 24. *Blatta orientalis* tarakanının sağ tüpürcək vəzisi (*Miall, Denny,1886* görə): 1- rezervuarlar və tüpürcək vəzilərinin ümumi ifrazat dəliyi; 2- tüpürcək vəzilərinin ümumi ifrazat axarı; 3- sağ tüpürcək vəzisinin axarı; 4- sağ rezervuarın axarı; 5- rezervuar; 6- tüpürcək vəzisi (oxla sekretin ifrazolunma istiqaməti göstərilmişdir)

Çox vaxt tüpürcək vəzisi kimi labial vəzilər iştirak edir. Məsələn, tırtıllarda bu vəzi ipək ifraz edən vəzilərə çevrildiyi üçün mandibulyar vəzilər bu funksiyanı yerinə yetirir. İmaginal mərhələdə *Lepidoptera*-da mandibulyar vəzilər itir və ipək vəziləri kəpənəklərdə tüpürcək vəzilərinə çevrilir.

Tüpürcək vəzilərinin quruluşu və funksiyası həşəratlarda müxtəlif olur. Tarakanlarda bir cüt salxımvari labial vəzilərdir ki, axar vasitəsilə bədəndən xaricə açılırlar. Mənənələrdə labial vəzilər həmişə ilkin mərhələdə həzmi yerinə yetirirlər. Tərkibində olan fermentlər bitki hüceyrəsinin membranını həll edir və mənənələr xortumu vasitəsilə bitki toxumasına keçə bilirlər.

Qansoran həşəratlarda tüpürcək tərkibində antikoaqulyant, yəni qanı laxtalanmağa qoymayan birləşmələr vardır. Məsələn, *Rhodnius prolixus* – da iki belə birləşmə vardır: orta bağırsaqda – *proliksin-G* və tüpürcək vəzisində – *proliksin-S*. Proliksin-G trombinin fibrinogenə, proliksin-S isə trombinin əmələgəlməsi və fəallaşması prosesini tormozlayır.

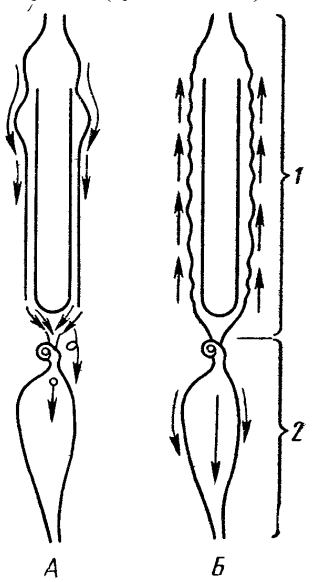
Pərdəqanadlılarda çənələrlə əlaqədar olan udlaq vəziləri vardır ki, bunlar udlağa açılırlar. Məsələn, qarışqalarda, arılarda tüpürcək vəzisilərini allotrofik vəzilərdən fərqləndirmək lazımdır. Belə ki, tüpürcək vəzilərinin sekreti qidanın həzmini, allotrofik vəzilərinki isə koloniyanın digər fərdlərinin, sürfələrin yemlənməsində istifadə olunur. Qarışqalarda labial və udlaq vəziləri allotrofik törəmələr hesab edilir. Arılarda udlaq vəzilərin hüceyrələri balın əmələgəlməsində iştirak edən xüsusi fermentləri də sintez edirlər. Bütün pərdəqanadlılarda mandibulyar vəzilər qidanın həzmində iştirak etmir. Məsələn, arılarda onlar əlavə ana arının əmələ gəlməsinin qarşısını alan kristalik birləşməni sintez edirlər.

Deməli, tüpürcək vəziləri həşəratlarda aşağıdakı funksiyaları yerinə yetirir: 1) qidalanma üçün substratı hazırlayırlar; 2) qidanın ilkin həzmini(yəni ön bağırsağa keçənə qədər) həyata keçirirlər.

Qidanın mexaniki dəyişikliyə uğraması və bağırsaqda hərəkəti. Bağırsaqda qidanın mexaniki emalı demək olar ki, bütün şöbələrdə az və ya çox dərəcədə yerinə yetirilir. İlkin xırdalanma ön bağırsaqda, sonradan proventrikulusda filtr olunur və orta bağırsaqda həzm gedir, qida sorulur. Həzm olunmamış hissələr arxa bağırsağa keçir, orada su yenidən sorulur və ekskrementlər əmələ gəlir.

Həşəratın bağırsağında qidanın 3 tip hərəkəti mövcuddur: *perstaltik, antiperistaltik* və *iri asinxron yığılmalar* yolu ilə.

Peristaltik hərəkət həlqəvi əzələlərin yığılıb-açılması ilə həyata keçirilir(şəkil 25 A).



Şəkil 25. *Anopheles* cinsinə aid olan ağcaqanadların sürfələrinin bağırsağının peristaltik (A) və antiperistaltik(B) hərəkəti (*Cones, 1960* görə):
1-orta bağırsaq, 2- arxa bağırsaq, oxlarla qidanın hərəkətinin istiqaməti göstərilmişdir

Antiperistaltik hərəkət peristaltik kimi baş verir, lakin əks istiqamətdə gedir (şəkil 25, B). Belə hərəkətdə qida kütləsi arxadan önə doğru nəql olunur. Məsələn, termitlərdə arxa bağırsaqda sellülozanı həzm edən xüsusi ibtidailər(*Hypermastigina* dəstəsi) yaşayır və həzm üçün qida arxa bağırsaqdan yenidən orta bağırsağa həzm üçün itələnir.

Qidanın həzmi və sorulması. Həşəratlarda qida bağırsaq xaricində və həzm kanalının boşluğunda həzm oluna bilir. *Bağırsaq xaricində həzm* tüpürcək vəzilərində olan fermentlər vasitəsilə həyata keçirilir. Bu proses qida orta bağırsağa keçməmişdən əvvəl, yəni əsas həzmə qədərki dövrdə qidanın ilkin kimyəvi dəyişikliyə uğraması nəticəsində baş verir. Əsas həzm isə xüsusi fermentlərin iştirakı ilə orta bağırsaqda həyata keçirilir(*bağırsaqdaxili həzm).*

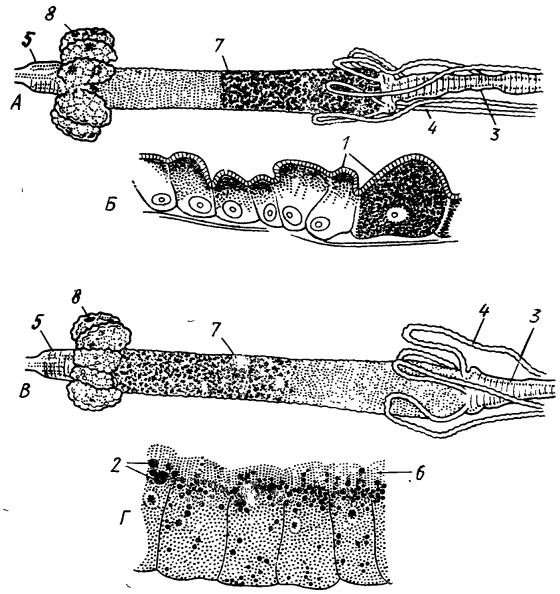
Qeyd etmək lazımdır ki, bəzi həşəratlarda məsələn, *Carabus* cinsinə aid olan böcəklərdə, ət milçəyinin sürfələrində, *Dytiscus* cinsinə aid olan üzər böcəklərdə orta bağırsağın fermentlərinin iştirakı ilə bağırsaqxarici həzmə də rast gəlinir.

Adətən, həzm fermentlərinin ifrazı orta bağırsağın epitelisində histoloji dəyişikliklərlə müşayiət olunur. İfrazın 3 tipi vardır: *apokrin, merokrin və holokrin.*

Apokrin ifraz zamanı fermentlər sitoplazmada damcı şəkildə yığılır və sonradan tək-tək bağırsaq boşluğuna ötürülür. *Merokrin ifraz* da fermentlər hüceyrədən sitoplazmanın böyük olmayan hissələri ilə birlikdə qoparılaraq çıxarılır. *Holokrin ifraz* zamanı isə hüceyrənin özü və ya nüvəsi yerləşən bir hissəsi orada toplanmış fermentlərlə birlikdə bağırsaq boşluğuna atılır. Belə halda hüceyrə həzm fermentlərini məhv olan anda verir. Lakin ferment ifrazının tipi həmişə növün mənsubiyyəti ilə əlaqədar olmur, çünki bu, orqanizmin funksional və yaş xüsusiyyətlərindən asılıdır.

Tüpürcək vəzilərinin və orta bağırsağın ifraz etdiyi fermentləri 3 qrupa bölmək olar: 1)*karbohidrazalar* –polisaxarid və oliqosaxaridləri monosaxaridlərə qədər hidroliz edirlər; 2) *proteazalar* – zülalları amin turşularına qədər parçalayırlar; 3) *lipazalar* – yağ turşularını yağlar və yağ birləşmələrinin molekulasından ayırırlar (şəkil 26).

Hidrolizin məhsulları sonradan monosaxaridlər, amin turşuları və yağ turşuları şəklində sorulur. Orta bağırsağın hüceyrələri tərəfindən mənimsənilməmiş sorulma məhsulları bağırsağın divarından hemolimfaya diffuziya olunur. Bu diffuziya passiv şəkildə molekulaların qatılıq qradienti istiqamətində köçürülməyə əsaslanır.



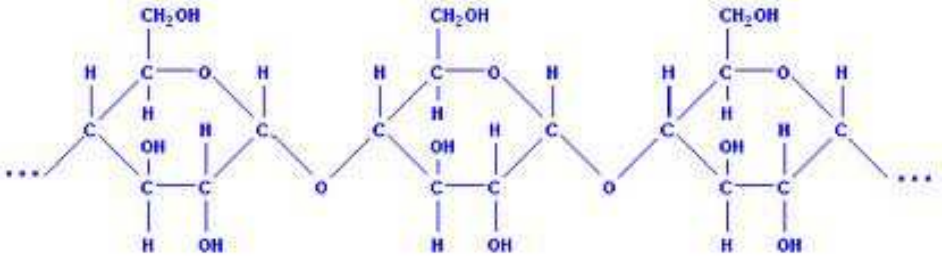
Şəkil 26. Ağcaqanadların sürfələrində orta bağırsaq hüceyrələrinin karbohidratları (А, Б) və yağları (В,Г) keçirməsi (*Boissezon, 1930; Wigglesworth, 1942* görə): А- nişasta və qlikogenlə qidalandırılmış sürfələrin bağırsağının yodla rənglənməsi; Б- orta bağırsağın hüceyrələrində qlikogenin toplanması; В- sürfələri zeytun yağı ilə qidalandırdıqdan sonra orta bağırsağın ön hissəsində yağ damlalarının əmələ gəlməsi; Г-orta bağırsaqda yağ damlaları: 1-qlikogen; 2- yağ damlaları; 3- arxa bağırsaq; 4- malpigi boruları; 5- ön bağırsaq; 6- çubuqşəkilli qat; 7- orta bağırsaq; 8- orta bağırsağın kor çıxıntıları

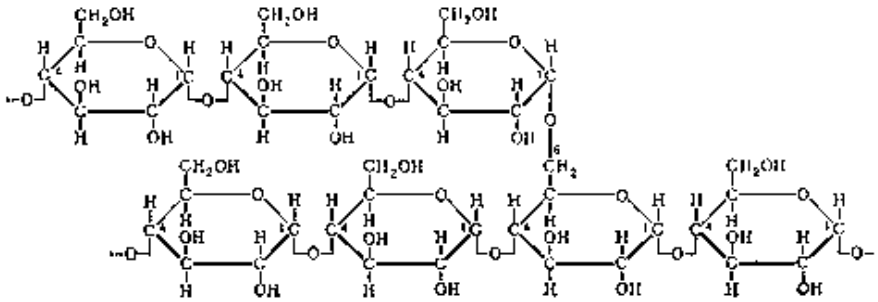
Uiqlsuorsun nəticələrinə görə (*Wigglesworth, 1942)* ağcaqanad sürfələrini qlükoza, fruktoza, alanin və ya qlütamin turşuları ilə qidalandırma, orta bağırsağın arxa ucunda yerləşən hüceyrələrdə qlikogenin toplanmasına səbəbə olur (şəkil 26, А). Görünür ki, bu hüceyrələr ehtiyat qlikogeni qəbul etdikləri monosaxaridlər və ya amin turşularından sintez edə bilirlər. Həmin sürfələrin yağla qidalandırılması, orta bağırsağın ön hissəsində yerləşən hüceyrələrdə yağ damlalarının toplanmasına gətirib çıxarır (şəkil 26).

Amin t-ın mənimsənilməsi də passiv diffuziya əsasında baş verir. Bu nəql prosesi, molekulaların bağırsaqdan hemolimfaya və

hemolimfadan bağırsağa ötürülməsi nəticəsində dinamik tarazlığın əmələ gəldiyi lövrə qədər davam edir.

Həzm fermentləri. Bir çox həşəratlarda tüpürcək vəzilərində və bağırsaqda amilaza fermenti ifraz edilir. Bu ferment nişasta və qlikogen kimi polisaxaridləri parçalayır. Hər iki polisaxarid bir-biri ilə α - 1,4 və α - 1,6 əlaqələri ilə bağlı olan bir neçə qlükoza qalığından ibarətdir: *Nişasta*



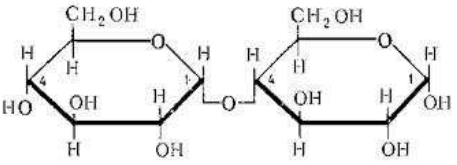


Qlikogen

Bir çox polifaqlar və bitki mənşəli qida ilə qidalanan həşəratlar sellülozanı mənimsəyə bilirlər. Sellülozanın molekulasında əlaqələri parçalayan karbohidraza – *sellülaza* fermentidir ki, o, sellülozanı disaxarid *sellobioza*ya qədər hidroliz edir. Azottərkibli polisaxarid xitin, həşəratlarda o qədər də böyük qida əhəmiyyəti kəsb etmir, lakin *xitinaza* fermenti onu N-asetilqlükozaminə qədər parçalayır. Bu ferment bütün həşəratların həzm traktında müşahidə olunmur (məsələn çəyirtkələrdə yoxdur).

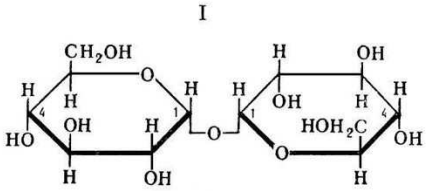
Bir çox həşəratlar disaxaridlərdən – *maltoza, treqalaza və saxaroza* - nı parçalaya bilirlər, yəni həzm traktında bunlar müşahidə olunur. Bu hidrolizi həyata keçirən(qlükozanın α-əlaqəsini) parçalaya bilən fermentlər *α-qlükozidazalar* adlanırlar. Üç yüksək fəallığa malik olan α-qlükozidazalardan – *maltaza, treqalaza və inver-*

taza (saxaraza) həşəratların orqanizmində aşkar olunmuşdur. β-qlükozidazalardan *sellobiaza* fermenti əhəmiyyət kəsb edir. Bu ferment disaxarid sellübiozanın molekulasında β - əlaqəsini parçalayır:



Treqaloza

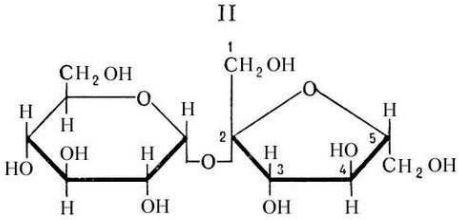
I



Maltoza

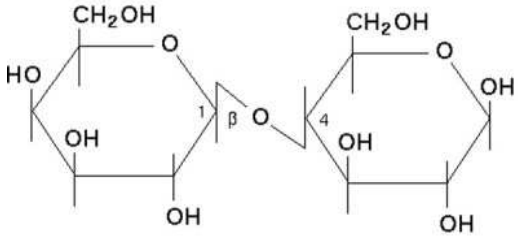
II

Saxaroza

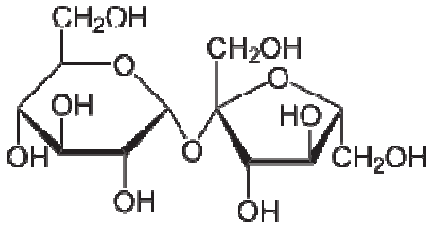


Həşəratlarda *qalaktozidazaların* substratı olan disaxaridlər qalaktoza qalıqlarını özündə birləşdirirlər. Həşəratların orqanizmində bu şəkərlərin 2 fermenti – *melibiaza və laktaza* (süd şəkəri laktozanı parçalayır) mövcuddur:

Laktoza



Melibioza



Proteazalar həzm sistemində bir neçə fermentlərlə təchiz olunmuşlar ki, bu fermentlər turş, neytral və qələvi mühitlərdə fəallıq göstərirlər. Məsələn, *Phormia regina* ət milçəyinin sürfələri bağırsaq xaricində həzmi, proteaza fermenti vasitəsilə həyata keçirir. Bu ferment isə tripsinin spesifik ingibitorunun təsirinə məruz qalır və pH 7,9-9,3 bərabərdir.

Paltar güvəsi (*Tineola bisselliella)* tırtılları və bəzi yunla qidalanan həşəratlar səciyyəvi proteolitik ferment *keratinaza*ya malikdirlər. Yalnız bu ferment yunun zülalı keratini hidroliz edə bilir.

Həşəratın orqanizmində 3 tip peptidaza – *dipeptidaza, aminopeptidaza və karboksipeptidaza* – vardır ki, onlar zülalların müvafiq əlaqələrini parçalayır, yəni dipeptidaza iki amin turşu arasında olanı, amino- və karboksipeptidaza isə polipeptid əlaqəni qırır.

Lipazalar yağların yağ turşuları və qliserinə qədər hidrolizini yerinə yetirirlər:

triqliserid⇒ diqliserid⇒monoqliserid⇒qliserin
⇓ ⇓ ⇓
yağ t-su yağ t-su yağ t-su

Arxa bağırsağın funksiyaları. Adətən arxa bağırsaq qidanın həzmi və sorulması prosesləri ilə məşğul olmur. Ona görə də həzm fermentləri burada az rast gəlinir. Onun əsas funksiyası eksk-rementlərin formalaşması, su mübadiləsi, ifrazat və osmorequlyasiya təşkil edir.

Quruda yaşayan həşəratların bir çox növü üçün qida mühümdür və, hətta yeganə su mənbəyi rolunu oynayır. Belə olduqda, həmin qidadan suyun mənimsənilməsi, bağırsağın müxtəlif höbələrində baş verir. Nəticədə, bağırsaqda hərəkət edən və bir şöbədən digərinə keçən qida, quru konsistensiyaya malik olur. Yəni həşəratın ifrazatı ekskrementləri quru olur. Arxa bağırsaqda *rektal məməciklər* vardır. Bunlar 3,4 və ya 6 sayda şişkin qabarcıqlardır. Bu məməciklərin funksiyası suyu sorub, hemolimfaya keçirmək və nəticədə, orqanizmin su ehtiyatını bərpa etməkdir. Burada su molekulalarının ötürülməsi rektal məməciklərin daxili qatında yerləşən xüsusi hüceyrələrdə yerinə yetirilir. Bu hüceyrələrin apikal tərəfi yarpaqşəkilli büküşlüdür, sitoplazmada isə çoxlu mitoxondrilər və mikroborucuqlar vardır. Düz bağırsağın kutikulyar döşəməsi molekulyar «ələk» kimi, iri molekulaların keçməsinin qarşısını aldığı halda, suyu keçirir.

Həşərat qidasının əsas komponentləri. Qidanın tərkibinə daxil olan əsas komponentlər - zülallar, karbohidratlar və yağları, əlavə komponentlər kimi isə su, mineral duzlar, vitaminləri göstərmək olar. Bundan başqa, qidanın tərkibində qidalanma prosesini stimullaşdıran *attraktantlar* da olmalıdır. Lakin *repellentlər* – olmamalıdır, çünki bu birləşmələr qida reaksiyalarını tormozlayan maddələrdir.

Zülalların qida tərkibində qida əhəmiyyəti orada olan amin turşularının tərkibi və bağırsaqda hidroliz olunma sürəti ilə müəyyənləşir. Məsələn, *Musca domestica* sürfələri normal inkişafını yalnız qidada yumurta albumini olduğu halda bitirə bilir. Lakin digər bir zülal – celatin onların qida tələblərinə uyğun gəlmir, belə ki, bu birləşmənin tərkibində triptofan t-su yoxdur. Triptofan – əvəz olunmayan amin turşulara aiddir. Bu amin t-nu həşəratlar özləri sintez edə bilmirlər. Həşəratlar üçün 10 amin turşu *əvəz olunmayan* hesab olunur: arginin, valin, histidin, leysin, izoleysin, lizin, metionin, treonin, triptofan, fenilalanin. Bu amin turşuları qəbul olunan qidanın tərkibində olmadıqda, qeyri-tam qida hesab olunduğu üçün fərdin ölümü ilə nəticələnir.

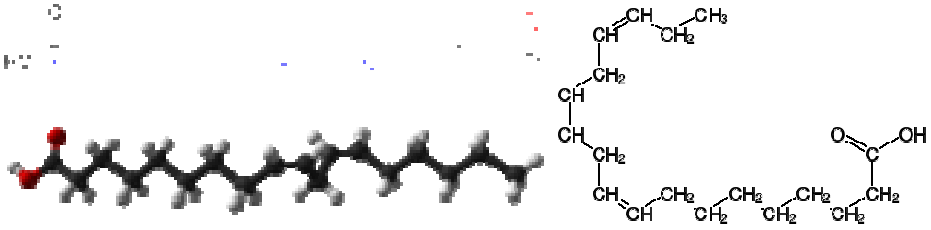
Əvəz olunan amin turşuları qidanın tərkibində vacib komponentlər deyildir. Bu amin turşuları həşərat özü sintez edə bilir. Onların qidaya əlavə edilməsi həşəratın böyümə və inkişafını tezləşdirir.

Həşəratların qida rasionunda *sulu karbonların* olması vacibdir. Yəni fitofaqların qidasında karbohidratlar mütləq olmalıdır. Qidada bu birləşmələrin çatışmaması ölümlə nəticələnə bilir. Xüsusən də yetkin fərdlərin, kəpənəklərin qidasında karbohidratların olması vacibdir, çünki cinsi qonadaların inkişafı üçün bu tərkibdə qidalı mühit tələb olunur. Buna baxmayaraq, həşəratların karbohidratlara ehtiyacı az spesifikliyə malikdir, yəni həşərat orqanizmi asanlıqla qəbul edəcəyi hər hansı bir şəkər məsələn, qlükoza, fruktoza, maltoza, treqalaza, saxaroza ona kifayət edir.

Lipidlərin çoxusunu həşəratlar özləri şəkərlərdən və amin turşularından sintez edirlər. Ona görə də qidada onların olması o qədər də vacib deyildir. Əsasən, qidanın tərkibində(xüsusən də tırtıllar üçün) ya *linol t-su,* ya da *linolen t-su* olmalıdır. Qidada bu turşular olmadıqda tırtıllar məhv olur, kəpənəklərdə eybəcərliklər müşahidə edilir və qabıqdəyişmə prosesi pozulur.

Həşəratların hamısına *xolesterin* tələb olunur ki, onu da heyvani və ya bitki mənşəli sterinlər əvəz edə bilir. Lakin sübut olunmuşdur ki, həşəratlar *sterinləri* sintez edə bilmir. Ona görə də onların xolesterinə ehtiyacı böyükdür. Bu birləşmələr orqanizmdə olmadıqda

hüceyrəüstü membranalar formalaşa bilmir, əsasən də qabıqdəyişmə hormonu ekdizon sintez olunmur:



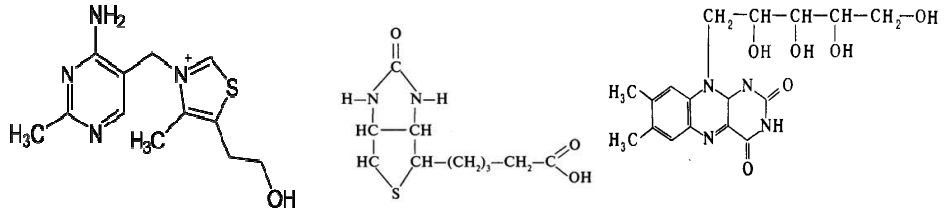
Linol t-su *Linolen t-su*

Həşəratların vitaminlərə ehtiyacı. Digər heyvani orqanizmlər kimi, həşəratlar da qidasının tərkibində, özlərinin sintez edə bilmədiyi vitaminlərin olmasını tələb edirlər. Bəzi həşəratlar onlar üçün vacib olan vitaminləri simbiotik mikroorqanizmlərdən alırlar. Həmin simbiontlar həşəratın bağırsağı və piy cismində yerləşirlər. Həşəratların qidasında *A-vitamininin* və ya onun sələfi *β-karotinin* olmaması rəngin və görmə qabiliyyətində biruzə versə də böyümə və çoxalmaya təsir göstərmir. Həşəratların *D-vitamininə* ehtiyacı yoxdur, çünki o, sterinlərə olan tələbatı ödəmir. *C-vitamini* (askorbin t-su) həşəratlarda biokimyəvi proseslərin gedişində fəal iştirak edir.

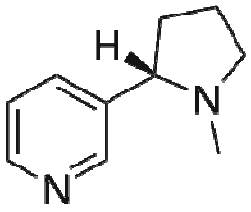
Zoofaq-həşəratlar bu vitamini özləri sintez edə bilir, lakin bu zaman həmin birləşmə, onların qidalarının tərkibinə daxil olmalıdır.

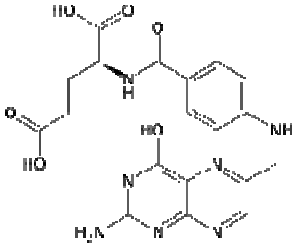
E-vitamini (α-tokoferol) həşəratlar üçün vacib olan vitaminlərdəndir. Bu vitaminin orqanizmdə olmaması steril (dölsüz) dişi və erkək fərdlərin əmələ gəlməsinə səbəb olur.

Həşəratların B qrupu vitaminlərinə də ehtiyacı vardır. Yalnız mikroorqanizmlərlə simbioz halda yaşayan növlərin qida tərkibində bu vitaminlər olmaya bilər. Həşəratların özləri bu qrupa aid olan 7 vitamini sintez edə bilmir*: tiamin* (B_1), *biotin, riboflavin* (B_2), *piridoksin* (B_6), *nikotin t-su* (PP), *foli t-su* (B_4), *pantoten t-su* (B_5):



Tiamin *Biotin* *Riboflavin*





Nikotin t-su *Piridoksin* *Foli t-su*

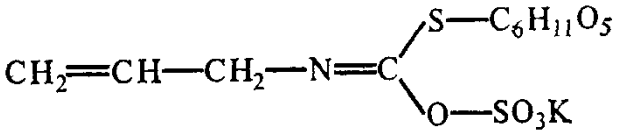
Bu vitaminlər üzvi birləşmələrin sintezi prosesində və enerji mübadiləsində iştirak edən fermentlərin tərkibinə daxildir. Ona görə də bu vitaminlərin hər hansı birisinin orqanizmdə çatışmaması, metabolik proseslərin pozulmasına, fərdlərin ölümünə səbəb olur. Maraqlıdır ki, yetkin fərdlərin yuxarıda adı çəkilmiş vitaminlərin qida vasitəsilə orqanizmə daxil olmasına ehtiyacı yoxdur, çünki onlar bu vitaminləri sürfə(və ya tırtıl) mərhələlərindən alırlar.

Qida attraktantları və repellentləri. Həşəratlara, onların müxtəlif qidanı mənimsəmə qabiliyyətini müəyyənləşdirən qida ixtisaslaşması xasdır. Xüsusən fitofaqlarda bu aydın şəkildə biruzə verir. Məsələn, *Hyphantria cunea* amerika ağ kəpənəyi 300 növ bitki ilə qidalana bilir ki, bunlara ot, kol, ağac yarpaqları aiddir. Deməli, o həşərat növləri ki, qidalanma prosesində qohum olmayan bitki növlərindən də istifadə edə bilir, onlar *polifaqlar* adlanırlar.

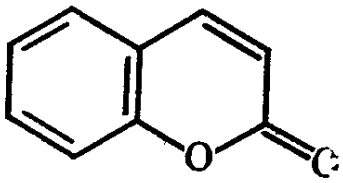
Lakin həşəratlar arasında çox az bitki növləri ilə qidalana bilən, yəni yalnız müəyyən bitkiləri qəbul edənlər də vardır ki, onlara *olifaqlar* deyirlər. Məsələn, böyük taxıl mənənəsi (*Macrosiphum avenae)* taxılkimilərlə qidalanır. Kələm kəpənəyi (*Pieris brassicae)* kələm bitkiləri –*Cruciferae* aid olan növlərlə qidalanır.

Tədqiqatlar onu sübut etmişdir ki, həşəratlar arasında çox az növlər qida bitkisini vizual və ya mexaniki stimullara görə seçirlər. Adətən, bitkilərin tərkibində xüsusi birləşmələr vardır ki, *kimyəvi stimullar* rolunu oynayırlar. Həşəratları bitkilərə, yəni yem mənbəyinə cəlb edən bu kimyəvi stimullar *attraktantlar* adlanırlar. Əsas atraktantlara *qlükozidlər, terpenlər* və *flavonoidlər* aiddir. Məsələn, *Pieris* cinsinə aid olan tırtıl və kəpənəkləri kələmkimilərə cəlb edən xardal yağının qrupuna aid olan birləşmədir:

Siniqrin



Repellentlər həşəratı qida mənbəyindən uzaqlaşdıran, yəni cəlb etməyən birləşmələrdir. Məsələn, kumarin – çox kəskin qoxusu olan birləşmədir. Taxılkimilərdən «ətirli sünbülcüyün» (*Anthoxanthum odaratum)* tərkibinə daxildir. Qısaqanadlı antı *Chortippus parallelus* onu yemir:



Kumarin

Hissolunma qabiliyyətinə görə, attraktantlar və repellentlər *distant və ya kontakt* ola bilirlər. Birincilər qidanın qoxusuna görə (antennalarda yerləşən qoxu sensillaları tərəfindən), ikincilər isə (ağız orqanları və ətrafların ucunda olan sensillalar tərəfindən) qidanın dadına görə müəyyənləşirlər.

Süni qidalı mühitlər. Laboratoriyalarda və biofabrikalarda bir çox həşərat növləri məsələn, ipəkqurdu, trixoqramma və digərləri bəslənilərkən müxtəlif süni qidalı mühitlərdən istifadə olunur. Süni qidalı mühitlər əsasən 3 tipə bölünürlər: *əvəzedən, yarısintetik və sintetik.*

Əvəzedən qidalı mühit – qeyri-müəyyən kimyəvi tərkibə malik olur və təmizlənməmiş məhsulardan alınır. Məsələn, drozofilanı çoxaldarkən tərkibində aqar, mannı, şəkər, maya olan mühitdən istifadə edilir.

Yarımsintetik qidalı mühit süni yolla hazırlanmış təmizlənmiş məhsullardan – zülallar, yağlar, karbohidratlar, vitaminləndən ibarət olur. Bu zaman bu tərkibə həşəratın istifadə etdiyi təbii komponent də əlavə olunur. Məsələn, tut ipəkqurdu üçün hazırlanan yarısintetik yemə quru tut yarpağının tozu, soya, nişasta, şəkər, maya, fitosterinlər, antiseptik birləşmələr, mineral duzlar və s. qatılır.

Sintetik qidalı mühit isə yalnız süni yolla hazırlanmış və təmizlənmiş birləşmələrdən ibarət olur. Belə birləşmələr kimyəvi cəhətdən *müəyyənləşmiş maddələr* adlanırlar. Məsələn, mənənələr üçün məlum kimyəvi tərkibə malik olan müəyyənləşmiş sintetik qidalı mühitdən istifadə edildikdə 21 nəslin yerinə arası kəsilmədən 46 nəsil verir. Lakin sintetik qidalı mühitlər kimyəvi cəhətdən

müəyyənləşməmiş tərkibə də malik ola bilirlər. Adətən belə mühitlərin tərkibinə aqar, kazein, yumurta albumini, dekstrin, bəzən mineral duzlar və vitaminlər də daxil edilir.

Simbiotik mikroorqanizmlərin həşəratın qidalanması və həzmində rolu. Həşəratın bədəninin üzərində və daxilində çoxlu sayda simbiontlar – mikroorqanizmlər, o cümlədən bakteriyalar, göbələklər, ibtidailər aşkar olunmuşdur. Bu orqanizmlər həşəratın qəbul etdiyi qidanın mənimsənilməsində və həzmində mühüm rol oynayırlar. Bəzən isə onu çatışmayan vitaminlər və üzvi birləşmələrlə təmin edirlər.

Mikroorqanizmlərin ifraz etdiyi həzm fermentlərinin tərkibinə karbohidraza, proteaza və lipazalar daxildir. Bəzən bu mikroorqanizmlər həşəratın sintez edə bilmədiyi fermentləri sintez edirlər. Məsələn, ağac oduncağı ilə qidalanan həşəratların özləri sellülazanı sintez edə bilmir. Bunu onların həzm traktında simbiozluq edən qamçılılar (*Hypermastigota)* həyata keçirir.

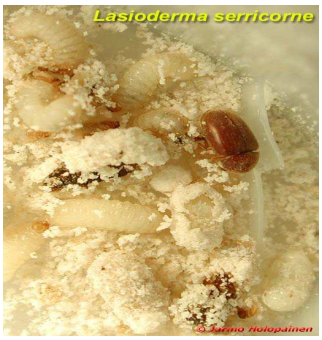
Müxtəlif növ termitlərin və *Cryptocercus* cinsinə aid olan tarakanların bədənində sellüloza simbiontların iştirakı ilə parçalanır. Həşəratın arxa bağırsağında küllü miqdarda qamçılıların müxtəlif növlərinə rast gəlmək olar. Bunlar əsasən *Polymastigida, Hypermastigida* dəstələrinə aid olan növlərdir(şəkil 27).

A B

Şəkil 27. Termitlərin (A) bağırsağında simbiontluq edən qamçılılar (B)

Həşəratın simbiontlarının bəziləri vitaminlər, sterinlər və əvəz olunmayan amin t-nı sintez edə bilir. Məsələn, tütün böcəyi *Lasioderma serricorne* və sünbülyonar *Stegobium paniceum* sürfələri B qrupuna aid olan 2 vitaminə ehtiyacı olur. Lakin onun bədənindən simbiontları yox etdikdə artıq 7 vitaminə ehtiyacı olur (şəkil 28).

A B



Şəkil 28. Tütün böcəyi: sürfələri ilə birlikdə (A) və zədələnmiş siqaralar (B)

Stegobium paniceum sürfələrində B qrupuna aid olan bütün əsas vitaminlərin təminatçısı maya göbələkləridir.

Qansoran həşəratlar üçün də simbiontların olduqca böyük əhəmiyyəti vardır. Belə ki, adətən qanın tərkibində çox az miqdarda vitaminlər vardır. *Rhodnius prolixus* taxtabitisinin ehtiyacı olduğu vitaminləri *Nocardia rhodnii* aktinomiseti təchiz edir (şəkil 29).

A B

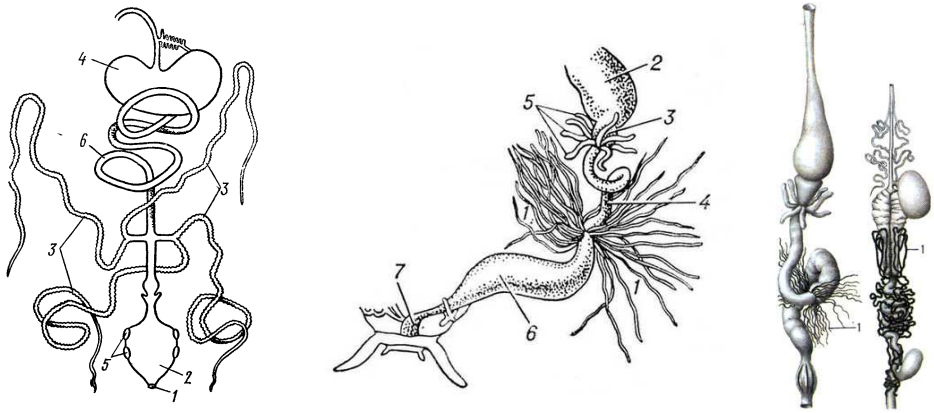
Şəkil 29. *Rhodnius prolixus* (A) taxtabitisini vitaminlərlə təchiz edən aktinomiset *Nocardia rhodnii* (B)

Bu aktinomiset növü taxtabitiləri piridoksin, tiamin, pantoten və nikotin turşuları ilə təchiz edir. Biotin və foli turşusu da simbiontlar tərəfindən sintez olunur. Aktinomisetlərdən məhrum olmuş (süni yolla) taxtabiti sürfələri pis böyüyür, yetkin mərhələyə çata bilmirlər. Lakin simbiontların yenidən onların bədəninə yoluxdurulması, bu qida çatışmamazlıqlarını aradan qaldırılır və onlar öz inkişaflarını normal şəkildə davam edirlər.

4. İFRAZAT SİSTEMİNİN FUNKSİONAL TƏŞKİLİ

İfrazatın əsas yolları və ifrazat orqanlarının funksiaları. Qidanın kimyəvi komponentlərinin parçalanması nəticəsində həşəratların hemolimfasında H_2O, CO_2, müxtəlif duzlar, azot birləşmələri toplanır. İfrazat orqanlarının funksiyası bu birləşmələri orqanizmdən xaric etmək və daxili mühitin sabitliyini qoruyub saxlamaqdır.

Həşəratların çoxunda malpigi boruları və arxa bağırsaq ifrazat orqanlarının rolunu oynayır. Malpigi boruları (miqdarı 2-8 və ya 100-200-ə qədər) orta və arxa bağırsağın sərhəddində yerləşən borulardır. Bəzi həşərat növlərində məsələn, ilk qanadsızlarda(*Apterygota)* malpigi boruları tamamilə olmur, və yaxud *Protura* dəstəsinin nümayəndələrində arxa bağırsağın ön hissəsində kiçik sormaclar şəklində, *Thysanura* dəstəsində isə yaxşı inkişaf etmiş olurlar. Bütün qanadlı həşəratlarda isə oliqomerizasiya, yəni bu boruların sayının get-gedə azalması müşahidə edilir. Yalnız mənənələrdə ikinci əlamət kimi, malpigi boruların reduksiyası baş vermişdir (şəkil 30 A, B).



A B C

Şəkil 30. ***C****alliphora vicina* milçəyi (A), *Blatta orientalis* qara tarakanının(B) həzm traktı və malpigi borularının (C) quruluşu(*Berridge, Oschman, 1969* görə):

A - 1- anal dəlik, 2-arxa bağırsaq, 3-malpigi boruları, 4-qida rezervuarı, 5-arxa bağırsağın rektal məməjikləri, 6-orta bağırsaq;B – 1- malpigi boruları; 2 və 3 –ön bağırsağın şöbələri; 4- orta bağırsaq; 5- orta bağırsağın kor çıxıntıları; 6 və 7 – arxa bağırsağın şöbələri; C- 1- malpigi boruları

Malpigi borularının ucları hemolimfada ya sərbəst şəkildə yerləşir, ya da cüt-cüt birləşib, ilmələr əmələ gətirir (məsələn, taxtabitilərdə). Böcəklər, torqanadlılar, mişarçıların sürfələrində bu boruların ucları arxa bağırsağa birləşib *kriptonefridiləri* əmələ gətirir.

Malpigi borularının ekskretor funksiyası arxa bağırsağın fəaliyyəti ilə sıx əlaqədardır. Ən sadə formada onlar hemolimfadan plazmanı keçirib, arxa bağırsağa ötürürlər. Rektal vəzilər isə yenidən suyu çəkib hemolimfaya qaytarırlar. Lakin bəzi hallarda malpigi boruları suyun yenidən qaytarılması prosesində də iştirak edirlər. Həmçinin ekskrementlərin formalaşmasında da onlar arxa bağırsaqla birlikdə fəaliyyət göstərirlər.

Bəzi həşəratlarda malpigi boruları və arxa bağırsaq kompleksinə funksional şəkildə aid olmayan orqanlar da ifrazat prosesində iştirak edir. Məsələn, *Saturniidae* fəsiləsinə aid olan tırtıllarda orta bağırsaq K^+ kationlarının orqanizmdən xaric edilməsində, *Hyalophora cecropia* kəpənəklərində isə ifrazat prosesində *labial vəzilər* də müəyyən dərəcədə iştirak edirlər. Bu zaman əsas ekskretor məhsul $KHCO_3$ olur. Taxtabitilərdə(*Hemiptera)* ifrazat funksiyasını yerinə yetirən orqan kimi *maksilyar vəziləri* qeyd etmək lazımdır. Tarakanlarda(*Blattoptera)* xüsusi *urikoz vəziləri* vardır ki, onlar sidik turşusunu ifraz edir. Bu vəzilər erkəklərdə əlavə cinsi vəzilərə aid olan borucuqlardır.

Həşəratlarda malpigi boruları və arxa bağırsaq, *emunktorial ekskresiyaya* orqanlarına aiddir, yəni onlar maddələr mübadiləsinin son məhsullarını - ekskretlərin xaricə ötürülməsini həyata keçirirlər. Lakin *toplayıjı ekskresiya* zamanı maddələr mübadiləsinin son məhsulları hemolimfa tərəfindən udulur və hüceyrə və toxumalarda toplanırlar. Həşəratlarda toplayıcı ekskresiyanın ən mühüm orqanları *piy cismi* və *perikardial hüceyrələrdir*. Piy cismi ehtiyat qida maddələrini özündə toplayan hüceyrələrdən- *trofositlərdən* ibarətdir. Lakin piy cisminin bəzi hüceyrələri - *urat hüceyrələr* sidik turşusunu toplayırlar. İfrazat funksiyası olduqca böyük əhəmiyyət kəsb edir. Belə ki, həşəratın inkişafında elə dövrlər olur ki, bu zaman emunktorial ekskresiya fəaliyyət göstərmir və yaxud zəifləyir. Məsələn, endoparazit olan sürfələrdə ekskresiya məhsulları piy cismində toplanır, çünki sahibin bədəninə bu maddələr ifraz olunsa, ilk növbədə parazit özü zəhərlənib məhv ola bilər. Ekskretlərin xaricə ifrazı yalnız imaqo uçandan sonra baş verir. Arı və digər arıkimilərə aid olanlarda bütün həyat dövrü arı pətəyinin gözlərində keçdiyi üçün puplaşana qədər onlar xaricə ekskresiya ifraz etmirlər. Yalnız puplarda malpigi boruları bağırsaqla əlaqəyə girir və tədricən bura,

sürfə mərhələsində urat hüceyrələrdə toplanmış sidik turşusunu keçirirlər.

Perikardial hüceyrələr adətən aorta və ürəkətrafında olan hüceyrələrdir. Onlar fəal surətdə iri zülal molekulalarını, rəngləyiciləri və hemolimfaya düşən kolloid hissəcikləri udurlar.

Epidermal hüceyrələr və onların törəmələri toplayıcı ekskresiya orqanlarına əlavə kimi qəbul olunurlar. Yəni maddələr mübadiləsinin son məhsulları, epidermis tərəfindən müxtəlif piqmentlərin (melaninlər, ammoxromlar, pterinlər) sintezi prosesində istifadə edilə bilir. Bu piqmentlər sidik turşusunu əmələgətirən purin əsaslarından(adenin, quanin) sintez olunurlar.

Ekskretlərin ifrazat orqanlarında formalaşması. Ekskretlərin formalaşması və ifraz edilməsi prosesi *diurez* adlandırılır. Quruda yaşayan həşərat növlərinin çoxusunda diurez zamanı ekskretlərin güclü susuzlaşması baş verir. Məsələn, *Rhodnius prolixus* qansoran taxtabitində qidalanmadan bir neçə gün sonra ekskretin tərkibi 55% azotlu birləşmələr, 40% mineral birləşmələr və yalnız 5% sudan ibarət olur.

Ekskretlərin malpigi borularında və arxa bağırsaqda formalaşması 2 fazada keçir. Birinci fazada hemolimfanın duru hissəsinin, yəni plazmasının filtrasiyası gedir; ikincidə isə su və orqanizm üçün lazım olan digər maddələrin yenidən hemolimfaya qaytarılması – *reabsorbsiyası* baş verir. Ekskretlər isə ekskrementlərlə birlikdə xaricə çıxarılır.

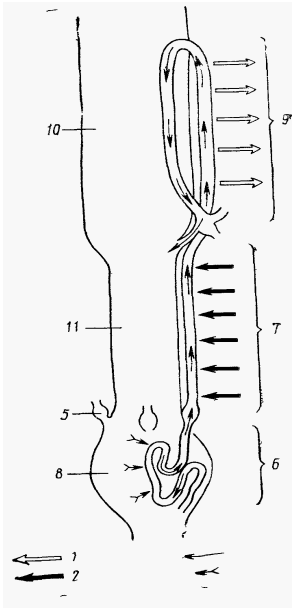
Malpigi borularında olan maye tərkibinə görə məməlilərin ilkin sidiyinə oxşardır. O, birinci fazada hemolimfadan su, duzlar, şəkələr, amin turşuları və azotlu maddələrin filtrasiyası nəticəsində əmələ gəlir. Osmotik təzyiqinə görə bu maye, hemolimfanın plazmasından az fərqlənir, yalnız K^+ kationları bir qədər çox olur.

Arxa bağırsaqda olan maye ekskretor prosesin ikinci fazasında əmələ gəlir. O, məməlilərin ikinci (son) sidiyinə uyğundur və osmotik təzyiqi bir qədər artıqdır. Bu əsasən suyun reabsorbsiyası hesabına baş verir.

Qeyd olunduğu kimi, bəzi həşəratlarda kriptonefridial tipli malpigi boruları olur. Bu tipdə malpigi boruları arxa bağırsağa birləşir. Bunlar 3 şöbəlidir: 1) *distal,* 2) *medial; 3) proksimal* (şəkil 31).

Hemolimfanın plazması ifrazat borusunun medial şöbəsinə keçir. Onun proksimal şöbəsində hemolimfanın plazması medial şöbədən keçir. Onun proksimal şöbəsində isə metabolizmin əsas

məhsulları və su reabsorbsiya olunur. Malpigi borusunun distal şöbəsini, yəni bağırsağa birləşən hissəsi, osmotik tənzimləyici funksiyasını yerinə yetirir – arxa bağırsaqdan suyu çəkir. Sonradan bu su iki şöbədən ekskretlərin yuyulmasına istifadə olunur. Beləliklə, quruda yaşayan növlərdə, ucları bədən boşluğunun hemolimfasında üzən malpigi boruları ilə tırtılların kriptonefridiləri arasında müqayisənin aparılması, ifrazat orqanlarının təkamülünü izləmək imkanı verir. Belə ki, quruya keçidlə əlaqədar olaraq, malpigi borularının funksiyalarının çoxalması baş vermişdir – bu inkişaf, hemolimfanın maye hissəsinin filtrasiyasından reabsorbsiya proseslərinin yaranması (ikinci sidiyin formalaşması) istiqamətində getmişdir.



Şəkil 31. *Corcyra cephalonica* tırtıllarının malpigi borularında su və duzların ekskretlərinin nəqlinin sxemi (*Srivastava,1962* görə):
1-borunun proksimal şöbəsində su və duzların reabsorbsiyası, 2-medial şöbədə he-molimfanın filtrasiyası, 3-boruda su, duzlar və ekskretor məhsulların yerdəyişməsi, 4-borunun distal şöbəsində arxa bağırsaqdan su və duzların sorulması, 5-rektal məməciklər, 6-distal şöbə, 7-medial şöbə, 8-düz bağırsaq, 9-proksimal şöbənin halqası, 10-orta bağırsaq, 11-nazik bağırsaq

İfrazatın tənzimlənməsi. Həşəratlarda diurez xüsusi *diuretik hormonlar* tərəfindən tənzimlənir. Bu hormonlar mərkəzi sinir sisteminin neyrosekretor hüceyrələri tərəfindən ifraz olunur.Həmin hormon malpigi boruları tərəfindən birinci sidiyin ifrazını gücləndirir.

Diurezi intensivləşdirən kimyəvi amil qidalanma zamanı hemolimfaya ifraz olunur. Həmin amil hemolimfada qaldıqca, diurezin yüksək sürətlə getməsi saxlanılır. Çöpçələrdə (*Phasmoptera)* və bitki mənşəli qida ilə qidalanan taxtabitilərdə(*Hemiptera)* diuretik hormonun əsas mənbəyi, beyin və kardial cisimlərdir (*corpora cardiaca*). Lakin qansoran *Rhodnius* –da analoji hormon döş qanqliyasından ifraz olunur.

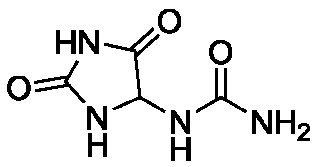
Berridcin fikrincə (*Berridge, 1966),* döş qanqliyasının ifrazatın tənzimlənməsində iştirakı, həmin növün çoxlu azotlu birləşmələri

qəbul etməsi ilə bağlıdır. Bir dəfəyə özünün çəkisindən 2-3 dəfə çox qan soran bu növ, zərərli birləşmələrdən azad olmaq üçün diurezi 1000 dəfə sürətləndirir. Halbuki, bitki mənşəli qida ilə qidalanan taxtabiti *Oncopeltus fasciatus* – un beyin hormonu, diurezin sürətini yalnız 6 dəfəyə qədər artıra bilir.

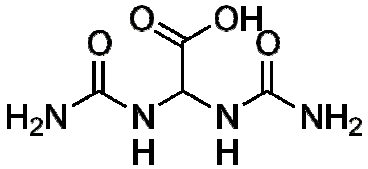
Azotlu ekskretlərin kimyəvi tərkibi. Heyvanların bədənində karbohidratlar və yağların tam hidrolizi nəticəsində CO_2 və H_2O əmələ gəlir. Nukleotidlər və zülallar parçalandıqda isə tərkibində azot olan spesifik ekskretor birləşmələr formalaşır. Quruda yaşayan həşərat növlərində azot mübadiləsinin son məhsulu *sidik turşusudur.* Suda yaşayan həşəratlar və ət milçəyinin sürfələrində isə bu birləşmə ammoniumdur (NH_4). Nukleotidlər parçalandıqda azotla zəngin olan pirimidin və purin əsasları yaranır. Bu zaman pirimidin əsasları(sitozin, tiamin, urasil) sidik cövhəri və ammonium şəklində ifraz olunur. Purin əsasları isə(adenin, quanin) ekskresiyanın azotlu məhsullarının sələfləridir, onların parçalanması başqa cür istiqamətlənir.

Hörümçəkkimilərdə ən çox purin əsasları xaric olunur. Quanin bu növlərdə əsas azotlu ekskretdir. Adətən, həşəratlarda purin əsasları oksidləşməyə və dezaminləşməyə(urikolitik yol ilə) məruz qalırlar: adenin, quanindən hipoksantin və ksantin əmələ gəlməklə, sonda sidik t-su yaranır.

Sidik t-nun törəmələri *allantoin və allantoin turşusudur.* Bunlar ekskretor məhsullar kimi həşəratlar tərəfindən istifadə oluna bilir. Allantoin t-su suda zəif həll olur, tırtıl və kəpənəklərdə əsas emunktorial ekskret rolunu oynayır:



Allantoin



Allantoin t-su

Suda yaşayan həşəratlarda nukleotidlərin parçalanması allantoin t-nun əmələgəlməsi ilə bitmir, onlarda ammonium yaranana qədər proses davam edir. Ammonium suda yaxşı həll olur, lakin az qatılıqlarda belə o, zəhərlənməyə səbəb ola bilər.

Zülallar parçalandıqda amin turşuları əmələ gəlir ki, bunlar da ekskretin tərkibində az miqdarda mövcuddurlar. Adətən, ekskretor məhsul kimi, amin turşularından arginin və histidin müşahidə edilir.

Bunların da tərkibində sidik t-su kimi, yüksək miqdarda azot olur. Qeyd etmək lazımdır ki, quruda yaşayan həşəratların çoxunda amin turşularının böyük hissəsi orqanizmdən xaric olunmur. Beləki, onlar *urikotelik yol* ilə ammoniuma çevrilib, sidik cövhərini əmələ gətirirlər. Urikotelik yol - ammonium, sidik cövhərindən allantoin, allantoin t-su və sonda, sidik turşusunun yaranması ilə nəticələnir.

5. HEMOLİMFA, PİY CİSMİ VƏ QAN DÖVRANI ORQANLARI

Hemolimfanın tərkibi və funksiyaları. Həşəratların qan-damar sistemi açıq tiplidir. Həşəratın bədənində hemolimfa yeganə maye toxumadır. Hemolimfanın tərkibi hüceyrəarası maddə – *plazmadan* və orada yerləşən hüceyrələr – *hemositlərdən* ibarətdir. Onurğalılardan fərqli olaraq, həşəratların hemolimfası qapalı damarlarda deyil, hemoseldə, yəni bədən boşluğunda hərəkət edir. Digər fərqli əlamət, onun tərkibində hemoqlobin və tənəffüs piqmenti olan hüceyrələrin olmamasıdır.

Hemolimfanın plazması qeyri-üzvi və üzvi birləşmələrdən ibarətdir. Hemositlər plazmada ya asılı vəziyyətdə, ya da hərəkətsiz bir halda, daxili orqanların üzərində yerləşirlər (1mm^3 hemolimfada 10000-dən 100000-ə qədər hüceyrə olur).

Hemolimfanın funksiyaları müxtəlifdir: 1) hemolimfa qidalı maddələrin bağırsağın divarından bütün orqanlara nəqlini həyata keçirir. Bu, *trofik funksiya* hemositlər və plazmada olan kimyəvi birləşmələr vasitəsilə yerinə yetirilir;

2) *qoruyucu funksiyasıdır* ki, həşərat orqanizmini infeksion xəstəliklərdən və parazitlərlə yoluxmadan qoruyur. Bu funksiyanı plazmanın tərkibində olan zülallar, faqositə edən hemositlər və çoxhüceyrəli parazitlərin ətrafında xüsusi kapsula əmələ gətirən hüceyrələr yerinə yetirir;

3) *mexaniki funksiya* yerinə yetirilərkən hidrostatik təzyiqdən istifadə olunur. Adətən, həşəratlar bu funksiyadan bu və ya digər orqanını düzəltmək üçün istifadə edirlər. Məsələn, kəpənəklər xortumcuqlarını açarkən və ya yetkin fərdlər puplardan çıxarkən qanadlarını bu təzyiqdən istifadə etməklə düzəldirlər.

Hemolimfanın osmotik təzyiqi və onun tənzimlənməsi. Hemolimfanın plazmasında olan qeyri-üzvi və üzvi birləşmələrin qatılıqlarının ümumi miqdarı *hemolimfanın osmotik təzyiqini* müəyyənləşdirir. Bu zaman təzyiq həlledicinin müəyyən həcmində olan molekulaların və ya ionların miqdarından asılı olduğu halda, həll olmuş birləşmələrin təbiətindən asılı deyildir.

Buğumayaqlıların (xərçəngkimilər, hörümçəkkimilər, çoxayaqlılar, ilk qanadsız həşəratlar) hemolimfasında qeyri-üzvi ionlar üstünlük təşkil edir. Lakin qanadlı həşərat növlərində bu belə deyildir. Məsələn, iynəcələr və düzqanadlılarda qeyri-üzvi ionlar 70-dən 55%-ə qədər azalır, hemolimfanın osmotik qatılığının 10%-ni

amin turşular təşkil edir. İkiqanadlılarda bu miqdar 25%-ə, kəpənəklərdə isə 40%-ə çatır.

Şirin suda yaşayan həşəratlarda hemolimfanın plazmasında osmotik təzyiq, mühitin qatılığına nisbətən tənzimlənir. Məsələn, *Aedes aegyQi*, *Culex QQens* ağcaqanadlarında hemolimfanın osmotik təzyiqi distilə olunmuş suya çox yaxındır, demək olar ki, eynidir – 1%-dir.

Həşəratlar xüsusi osmorequlyasiya mexanizminə malikdirlər. *Şirin suda yaşayan həşəratlarda* osmotik tənzimləmə mexanizmləri yalnız hipertonikliyi saxlaya bilirlər. Ətraf mühitə nisbətən hemolimfanın hipotonikliyini isə saxlaya bilmirlər. Ona görə də bu növlər yüksək qatılıqlı duzların olduğu mühitdə yaşaya bilmir.

Duzlu su mühitində yaşayan növlər də osmorequlyasiya mexanizmlərinə malikdirlər. Bu mexanizmlər suda duzun qatılığının artmasına müvafiq olaraq, hemolimfada osmotik təzyiqin tədricən artmasına imkan yaradır.

Quruda yaşayan həşəratlar bədən örtüyündən suyu buxarlandırmaq yolu ilə hemolimfada osmotik təzyiqi tənzimləyir. Mühitdə rütubətin azalması kəskin surətdə buxarlanmanın(0-10%) sürətinin artmasına səbəb olur. Lakin bu zaman hemolimfada təzyiq cüzi miqdarda artmış olur.

Deməli, osmotik təzyiqin tənzimlənməsi hemolimfada həll olan birləşmələrin miqdarının dəyişilməsindən asılıdır.

Hemolimfanın qeyri-üzvi birləşmələri. V.P.Tışenko (1986) ilk dəfə olaraq ətraflı surətdə həşəratların hemolimfasında üzvi və qeyri-üzvi birləşmələrin vəziyyəti haqqında məlumatları təqdim etmişdir. Bu məlumatlardan görünür ki, sərbəst qeyri-üzvi birləşmələr hemolimfanın plazmasında ionlaşmış vəziyyətdə olur. Onlar hemolimfanın nəinki osmotik təzyiqini saxlayırlar, həmçinin, canlı hüceyrələrin fəaliyyəti zamanı onları ehtiyat ionlarla da təchiz edirlər.

Hemolimfanın kationları Na^+, K^+, Ca^{2+} və Mg^{2+} - dir. Həşəratların qida rejimləri natrium və digər kationların hemolimfada miqdarına təsir göstərir. Həşəratların fiziologiyasına dair məlumatları özündə əks etdirən bir çox ədəbiyyatlarda(*The Qhysiology of Insecta, 1973, 1974; Mordue et al., 1979 və s.)* qeyd olunur ki, ekoloji şərait, hemolimfada dominantlıq təşkil edən kationların miqdarına təsir göstərir. Məsələn, yırtıcı böcəklərdə(*Coleoptera*) suda və quruda yaşayanlarda Na^+ kationu dominantlıq təşkil edir. Quruda yaşayan, lakin bitki mənşəli qida ilə qidalananlarda Mg^{2+} önə keçir, K^+ kationunun qatılığı artır.

Qeyri-üzvi anionlar arasında əsas yeri Cl^- tutur. Qeyri-tam inkişaf keçirən (Hemimetabola) həşəratlarda kationların miqdarı demək olar ki, dəyişilmir – 50-dən 80%-i Cl^- anionları ilə tarazlaşır. Lakin tam metamorfoz keçirənlərdə (Holometabola) Cl ionları və xloridlərin qatılığı kəskin azalır (8-14%).

Hemolimfanın üzvi birləşmələri. Hemolimfanın üzvi birləşmələrinə sulu karbonlar, üzvi turşular, qliserin, lipidlər, amin turşuları, dipeptidlər, oliqopeptidlər, zülallar və piqmentlər aiddir. Bunlardan lipidlər və zülallar sulu mühitdə kolloid hissəciklər, digərləri isə molekulyar və ya ion məhlulları şəklində olur.

Hemolimfanın əsas karbohidratları – treqaloza disaxarididir (*Qilmur, 1968)*. Bu birləşmə 2 molekul qlükozadan təşkil olmuşdur. Plazmada 80-90% karbohidratların payı bunun hesabına düşür. Həşəratın piy cismi onu qlükozadan sintez edir və sonradan hemolimfaya keçirir.

Treqalaza hemolimfada (plazmada) hemositlərin tərkibində olan xüsusi ingibitor vasitəsilə tormozlanır. Ona görə də onun fermentativ parçalanması hemolimfada baş vermir. Yalnız qabıqdəyişmə zamanı hemositlərdə treqalazanın ingibirləşməsi aradan qaldırılır və onun intensiv surətdə hemolimfada parçalanması başlanır. Azad olan qlükoza xitinin sintezinə sərf olunur.

Qliserin ilin isti aylarında həşəratların hemolimfasında olmur. Yalnız qışlama dövründə orada toplanır. Məsələn, qarışqalarda qışda toplanmış qliserinin miqdarı plazmada 10% təşkil edir. Yayda isə tamamilə yox olur. Qışda qliserinin toplanması aşağı temperaturların mənfi təsirinə dözmək üçün lazımdır.

Lipidlər hemolimfada əsasən bağırsaqdan və piy cismindən keçir. Bunlar əsasən qliseridlərdir – qliserin və yağ turşularının mürəkkəb efirləridir. Çox həşərlarda lipidlər piy cismində triqliseridlər (yağlar) şəklində toplanırlar, hemolimfa isə, əsasən, diqliserid nəql edir. Yağ turşuları, hansılar ki, hemolimfada olan qliseridlərin tərkibinə daxildir, əzələ və digər toxumalar vasitəsilə istifadə olunur.

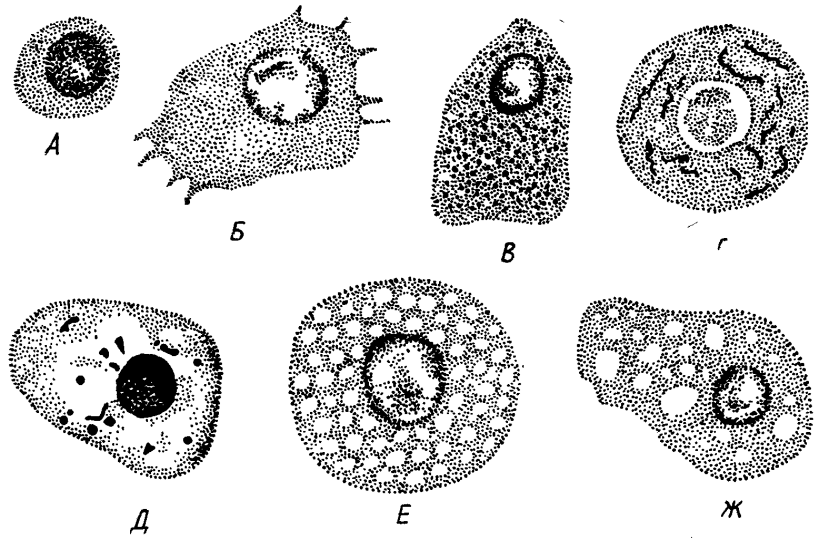
Qanadlı həşəratların hemolimfasında sərbəst amin turşularının miqdarı çox yüksək olur (*Quliyeva, 1992)*. Tırtıl və puplarda (*Lepidoptera*) 15-16 sərbəst amin turşusu müəyyənləşmişdir ki, onlarda qlutamin t-su maksimal səviyyəyə çatır.

Amin turşuları hemolimfada osmorequlyasiya proseslərinə cəlb olunurlar. Amin turşularının orqanizmdə ehtiyatı qida vasitəsilə bərpa olunur ki, sonradan piy cisminin hüceyrələri tərəfindən əvəz olunan amin turşuları sintez oluna bilir. Amin turşuları zülalların

sintezinə sərf olunurlar. Hemolimfanın amin turşuları epidermal hüceyrələr üçün qabıqdəyişmə zamanı azotlu birləşmələrin mənbəyidir.

Hemolimfada olan piqmentlərdən karotinoidlər və flavonoidləri göstərmək olar. Onlar hemolimfaya sarı və ya yaşıl rəng verirlər. Hemoqlobin də piqmentlərə aid olub zülal və tetrapirroldan ibarətdir. Həşəratlarda tək-tək hallarda rast gəlinir. Məsələn, yalnız sürfələri suda yaşayan ağcaqanadların plazmasında aşkar edilmişdir. *Chironomus plumosus* – səsli ağcaqanadlarda bir sürfənin diri çəkisinin 45%-ni qemoqlobin təşkil edir.

Hemositlər. Hemolimfada dövr edən hemositlər, mezodermal mənşəli hüceyrələrdir (şəkil 32).



Şəkil 32. Həşəratların hemositləri(*Chapman, 1969* görə): A – prohemosit; Б – plazmosit; B – qranulosit; Г – enositoid; D – sistosit; E – sferosit; Ж– adipohemosit

Həşəratların hemositləri hemolimfada dövr edən nüvələrlə təchiz olunmuşlar. Onlar bir neçə tipə bölünürlər: *prohemositlər* – dairəvi, iri nüvəli, sitoplazması zolaqşəkillidir, hüceyrədaxili törəmələrdən məhrum olub, mitotik bölünürlər; *plazmositlər* – ameboid şəkillidirlər, hüceyrədaxili törəmələrdən məhrumdurlar və onlarda mitotik bölünürlər; *qranulositlər* – plazmositlərə oxşayırlar, lakin onlardan fərqli olaraq, tərkibində ehtiyat qida maddəsi daşıyan qranulalarla təchiz olunmuşlar; *sistositlər* – xaricdən tünd

sitoplazmatik çevrə ilə örtülüdürlər, çoxsaylı qranulaları vardır; *enositoidlər* – dairəvi, qranulositlərə oxşardırlar, sitoplazmada müxtəlif qranulalar və kristalik törəmələr müşahidə edilir; *sferositlər* və *adipohemositlər* – dairəvi və ya ovalşəkillidirlər, sitoplazmada qranulalar, piy damlaları və vakuollarla təchiz olunmuşlar.

Belə bir fikir mövcuddur ki, hemositlərin bütün morfoloji tipləri prohemositlərdən yaranır.Toxuma kulturalarında xırda, bölünən prohemositlər, qranulosit və adipohemositlər tipində ehtiyat hüceyrələrinə çevrilə bilirlər. Həşəratlarda *qan yaradıcı orqanlar* bədənin müxtəlif nahiyələrində hüceyrə adacıqlar formasında prohemositlərdən yerləşir. Adətən hemositlərin hər tipi, həyat tsiklinin yalnız müəyyən mərhələlərində maksimal səviyyəyə çatır. Ona görə də istənilən inkişaf mərhələsinin yalnız ona xas olan *hemoqramması* vardır. Hemoqramma, həşəratın inkişafının müxtəlif tip hemositlərinin faizlə nisbətini əks etdirir. Həşəratın orqanizmində baş verən hər hansı bir fizioloji dəyişiklik, o cümlədən ekoloji amillərin təsiri altında baş verənlər, öz əksini hemoqrammada tapır.

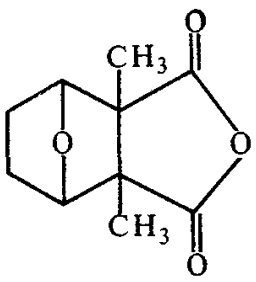
Bu və ya digər amillərin təsiri altında həşəratın örtük qatının tamlığının pozulması xaricə hemolimfanın axması ilə nəticələnir və bu zaman laxta əmələ gəlir. Qanın laxtalanmasında hemositlər və plazma iştirak edir. Bu proses 2 mərhələdə gedir: 1) plazmanın koaqulyasiyası və 2) hemositlərin aqqlütinasiyası (yapışması) baş verir.

Bəzi sistositlər *kaoqulositlər* adlanır, yəni *kaoqulinləri* – hemolimfanın laxtalanmasını həyata keçirən birləşmələri əmələ gətirirlər. Maraqlıdır ki, bəzi həşərat növlərində məsələn, *Calliphora erythrocephala* milçəyinin hemolimfasında onurğalıların qanında laxtalanmaya səbəb olan trombosit hüceyrələri aşkar olunmuşdur.

Hemolimfanın qoruyuju funksiyaları və immun reaksiyaları. Həzəratın hemolimfasının ən mühüm funksiyalarından biri – orqanizmi infeksiyalar və bioloji mənşəli amillərin zədələrindən qorumaqdır. Hemolimfanın qoruyucu funksiyası *plazmatik (humoral) və hemositar (hüceyrəvi) reaksiyalara* əsaslanır.

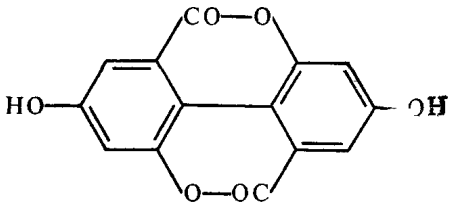
Bu haqda təqdim olunmuş məlumatlardan (*Gilmour, 1961; Patton, 1963; Wigglesworth, 1967)* görünür ki, plazmatik müdafiə reaksiyaları, hemolimfada olan və antimikrob təsirə malik toksiki maddələr, antibiotiklər, zülallar əsasında həyata keçir. Belə ki, toksiki komponentlər həşəratları yırtıcılardan qoruya bilir. Məsələn, şpan mığmığası *Lytta vesicatoria*, *Mylabris* cinsinə aid olan böcəklərin hemolimfasında zəhərli *terpen* birləşməsi – *kantaridin* vardır:

Kantaridin



Bu birləşmə, dəridə iltihab reaksiyaları əmələ gətirir və onurğalı heyvanlarda ümumi intoksikasiyaya səbəb olur. Antibiotiklər və bəzi plazmada olan zülallar həşəratlarda xəstəlik törədən mikroorqanizmlərə qarşı orqanizmin davamlılığını artıra bilirlər. Məsələn, *Nasutitermes* cinsinə aid olan termitlərdən *nasutin* adlanan antibiotik əldə olunmuşdur:

Nazitin



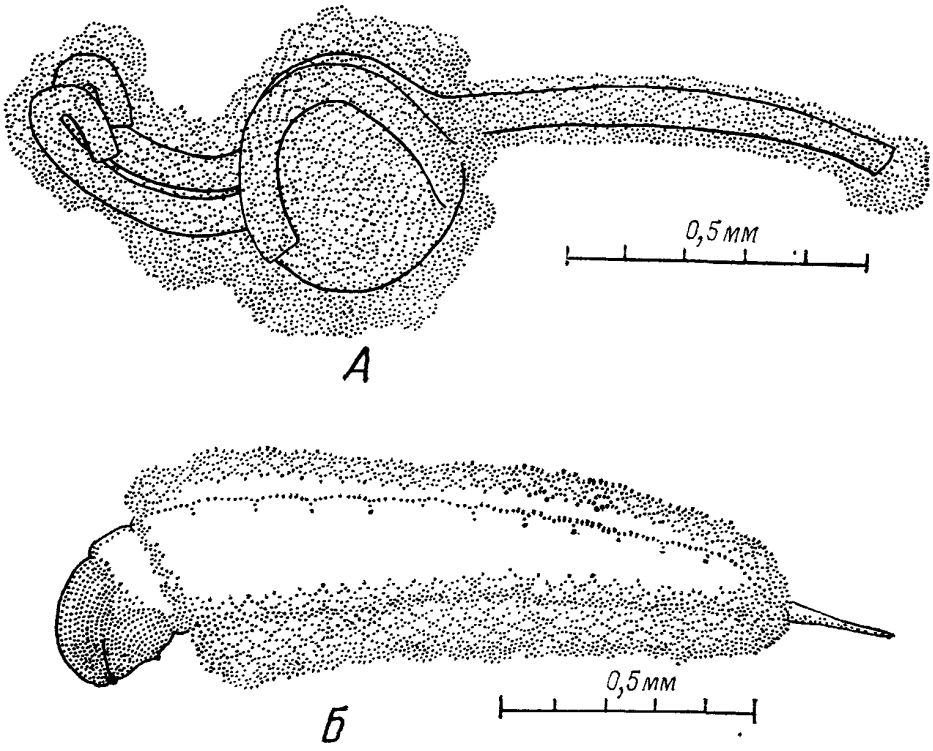
Məlumdur ki, onurğalı heyvanlarda *spesifik və qeyri-spesifik* immunitet sistemləri vardır. Beləki, qana antibakterial zülal məhlullarının ifraz edilməsi, heyvanlarda təbii və ya sonradan yaranan immuniteti əmələ gətirir (qeyri-spesifik immunitet). Müxtəlif patogen mikroorqanizm ştamlarına qarşı anticisimlərin əmələ gəlməsi spesifik immunitetə aiddir.

Həşəratların hemolimfasında anticisimlər əmələ gəlmir. Lakin buna baxmayaraq, vaksinasiya onlarda məsələn, *Pseudomonas aeruginosa* bakteriyalarına qarşı davamlılığı əmələ gətirir. Müəyyən edilmişdir ki, bu zaman qanda xüsusi, qeyri-zülal təbiətli birləşmə əmələ gəlir və o, plazma zülalları ilə kimyəvi əlaqəyə girir, nəticədə həşəratın bütün bədənində nəql olunur.

Hemositar müdafiə reaksiyalarına faqositoz və parazitin inkapsulyasiyası aiddir. Hər iki tip reaksiya ameboid hemositlər vasitəsilə həyata keçirilir. Həşəratın hemoselinə keçmiş kiçik yad cisimlər hemositlərin faqositar reaksiyalarını stimulə edir. Belə bir təcrübəni həyata keçirmişlər. *Prodenia eridania* bədəninə tuş vurulmuş və bu zaman hemolimfalarında faqositəedici hüceyrələrin sayının artdığı müşahidə olunmuşdur. Bakteriya, virus və mikosporidilərin sporları fəal surətdə bu hüceyrələr- amöboidlər tərəfindən tutulub həzm olunur.

İnkapsulyasiya reaksiyası – əsasən endoparazitlərin yumurta və sürfələri ətrafında hemositar kapsulalar əmələ gəlməsinə əsaslanır. Bu

kapsulanın divarlarını əmələ gətirən hüceyrələr, bir-biri ilə *turş mukopolisaxaridlər* vasitəsilə yapışır. Kapsula daxilində olan parazit, oksigen və qidalı maddələrə ehtiyac duyur və çox tezliklə məhv olur. Bu cür kapsulalar parazitlik edən nematodlar, entomofaqların (minicilərin) yumurta və sürfələri, hətta hemolimfaya süni yolla daxil edilmiş yad cisimlər ətrafında formalaşır (şəkil 33).



Şəkil 33. Həşəratın bədəninə süni yolla daxil edilmiş yad cismin ətrafında hemositlərin əmələ gətirdiyi kapsullar (*Tışenko, 1986)*:
A-*Ephestia kuhniella* tırtıllarının hemositləri çəyirtkənin qanqlisi ətrafında kapsulanı əmələ gətirirlər; B- *Schistocerca gregaria* çəyirtkəsinin hemositləri *Nemeritis canescens* minicisinin sürfəsini kapsulaya salırlar

Sahibin bədəninə uyğunlaşmış parazitlər, adətən müxtəlif yollarla inkapsulyasiyadan qorunmağa çalışırlar. Yəni onlar, hemositlərdən qorunur və ya əmələ gələn kapsulanın divarını

mexaniki yolla dağıdırlar. Bəzi endoparazitlər isə inkapsulyasiyaya qarşı reaksiyaya malik olurlar.

Piy cisminin quruluşu və funksiyaları. Həşəratlarda piy cismi funksional baxımından, qan dövranı orqanları ilə bağlıdır. Piy cismi mezodermal mənşəli, qeyri-müəyyən formalı, çoxlu çıxıntılarla təchiz olunmuş daxili orqanlar arasında yerləşir. Bu orqan ikiqatlıdır: 1) bağırsağa tərəf yönəlmiş *visseral* və 2) örtüyə yaxın olan *parietal.*

Piy cismi bütün inkişaf mərhələlərində müşahidə edilsə də, ən çox son yaşda olan tırtıl (və ya sürfə) mərhələsində inkişaf etmiş olur. Qabıqdəyişmə, metamorfoz, cinsi hüceyrələrin inkişafı dövründə, diapauza zamanı ehtiyat qida maddələrinin istifadəsi piy cisminin hissəli şəkildə reduksiyasına səbəb olur.

Aparılmış tədqiqatlar nəticəsində məlum olmuşdur ki, həşəratların piylənməsi gün uzunluğu, temperatur, qidanın kimyəvi tərkibi və miqdarından asılıdır.

Funksional baxımından piy cisminin hüceyrələri və hemositlər sıx surətdə bir-birilə bağlıdırlar.

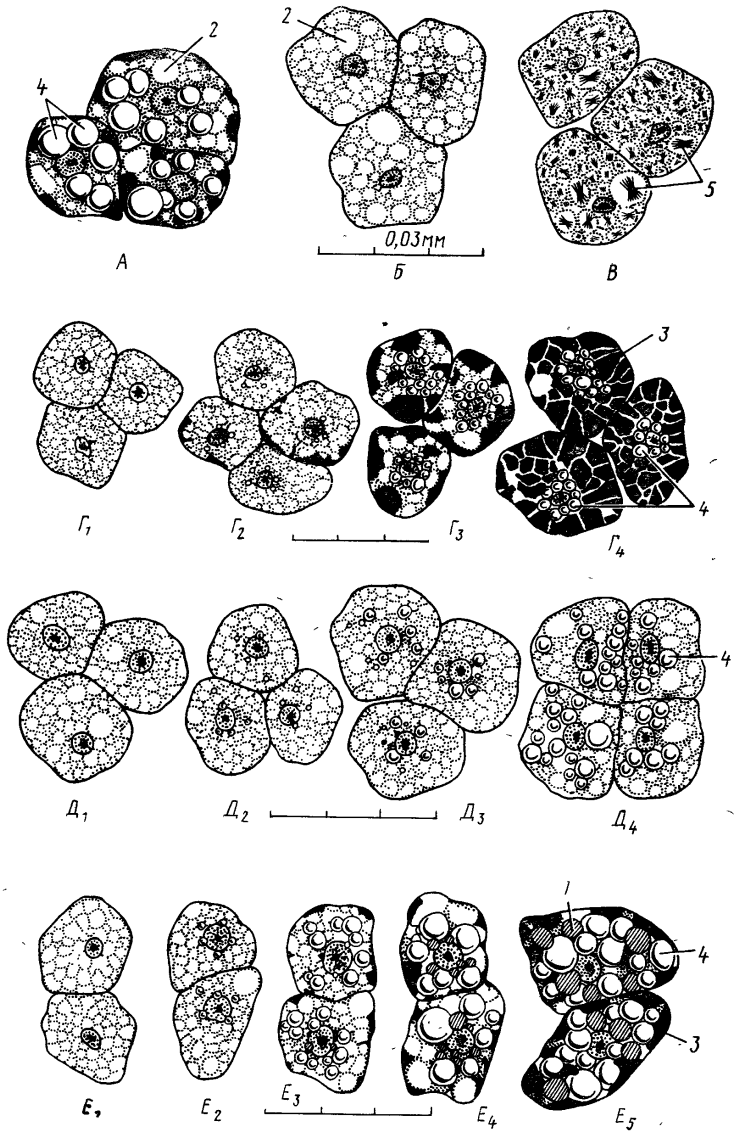
Tırtılların qidalanması dövründə hemositlər qəbul edilən qida məhsullarını bağırsaqdan piy cisminə gətirir və orada onlar ehtiyat qida maddəsi şəklində toplanır. Lazım olduqda isə yenidən hemositlərə ötürülür və bütün bədənə nəql edilir (şəkil 34, 35).

Trofositləri histoloji və kimyəvi tədqiqi, piy cismində ehtiyat qida maddələrinin toplanması və istifadə olunması yollarını müşahidə etməyə imkan verir (şəkil 34).

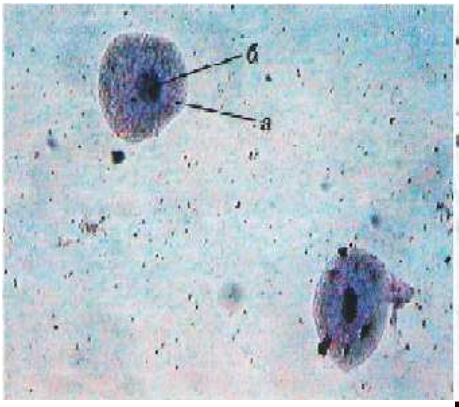
Belə ki, *Aedes* cinsinə aid olan ağcaqanadların sürfələrində postembrional inkişafın ilk mərhələlərindən trofositlərdə lipidlərin ehtiyatı yağ damlaları şəklində görünür.

Sürfələrin 3-cü yaşında trofositlərdə qlikogen toplanır və puplaşmadan öncə zülal birləşmələri görünür. Piy cisminin tədricən istifadə olunması, pup mərhələsində və yetkin fərdin inkişafının ilk günlərində qeydə alınır (şəkil 34).

Qida maddələrinin sintezi və nəqlini yerinə yetirən piy cisminin hüceyrələri *trofositlər* adlanır. Trofositlərdən başqa bura *urat hüceyrələri* də daxildir ki, onlar sidik turşusunu toplayırlar. *Misetositlər* – simbiotik mikroorqanizmlərlə birlikdə yaşayırlar (şəkil 34).



Şəkil 34. *Aedes aegypti* ağcaqanadı sürfələrinin trofositlərində ehtiyat birləşmələrin toplanması və istifadə olunması (*Wigglesworth, 1942* görə):
A- 4-cü yaş yenicə qabıq dəyişmiş tırtılın trofositi; Б- həmin trofosit 12 gün ac qalındıqdan sonra; B-ac qalmış tırtılların piy cismində urat hüceyrələri; $Г_1$, $Д_1$, $Е_1$-ac tırtılların trofositləri; $Г_2$-$Г_4$- 1, 2 və 4 gün nişasta ilə qidalandırıldıqdan sonra; D_1-D_4- 1, 2, 3 sutka zeytun yağı ilə qidalandıqdan sonra; E_2-E_5- 1, 2, 3 və 7 sutka kazeinlə qidalandıqdan sonra: 1- zülal qranulaları; 2- su ilə dolu vakuollar; 3-qlikogenin çöküntüsü; 5- sidik t-nun kristalları



A

Şəkil 35. Arının piy cisminin ümumi morfoloji görünüşü (B) və piy cisminin təcrid olunmuş hüceyrələri (A): a) sitoplazma; b) nüvə:
1- piy cisminin üceyrələri; 2- enositlər qrupu; 3- təcrid olunmuş əzələ lifləri

B

Piy cisminin ehtiyat və nəql olunan məhsulları. *Karbohidratlar* – piy cisminin trofositlərində ehtiyat qlikogen polisaxaridi şəklində toplanır. Adətən, piy cismində qlikogenin miqdarı orqanın quru çəkisinin 20-30%-ni təşkil edir. Əsas nəql olunan sulu karbon – disaxarid treqalozadır. Piy cismi, hemolimfada olan treqalozanı nəql edən orqandır.

Sulu karbonların (karbohidratların) piy cismində metabolik çevrilməsi hormonal yolla tənzimlənir. Qabıqdəyişmə hormonu ekdizon treqalozanın sintezini gücləndirir, bu hormon olmadıqda isə qlükoza qlikogenə çevrilir (*Filippoviç, Kutuzova, 1985)*.

Piy cisminin hüceyrələrində *lipidlər* damcı-maye şəklində olur. Əsasən, qliseridlərdən ibarətdir. Piy cismində onların miqdarı orqanın quru çəkisinin 50-70%, triqliseridlər isə 85-95%-ni təşkil edir. Postembrional inkişaf zamanı lipidlərin miqdarı dəyişmir, lakin bu göstərici dəyişib, puplaşmadan əvvəl maksimal səviyyəyə çatır. Xüsusən də miqrasiyadan əvvəl və diapauza zamanı triqliseridlərin

miqdarı kəskin artır. Piy cisminin qliseridlərinin tərkibinə daxil olan *yağ turşuları* doymuş və doymamış olaraq iki yerə ayrılırlar. Hər ikisi 12-18 C atomundan ibarətdir, yəni olein, palmitin və sterin turşularıdır.

Yağ turşuları həşərat tərəfindən enerji materialı kimi istifadə edilir həmçinin, qliseridlərin sintezi və fosfolipidlərin sintezi üçün istifadə olunur.

Zülallar – qranulalar şəklində trofositlərdə toplanır. Metamorfozla inkişaf edənlərdə tırtıl fazasının sonunda zülallar maksimal səviyyəyə - piy cisminin quru çəkisinin 40-50% -nə çatır. Bu üzvi birləşmələr, piy cismində, həmçinin, ehtiyat zülallar formasında da sintez olunurlar. Məsələn, *Calliphora* cinsinə aid olan milçəyin sürfələrində piy cisminin 50% -ni *kalliforin zülalı* təşkil edir. Yumurtalarda bu zülal olmur, sürfələrdə intensiv surətdə sintez olunur və pupqabağı fazada, həmçinin puplarda onun miqdarı minimuma enir.

Vitellogeninlər tipik nəql zülallarıdır. Bunlar piy cismində sintez olunurlar və həşəratın yumurta sarısının formalaşmasında iştirak edirlər.

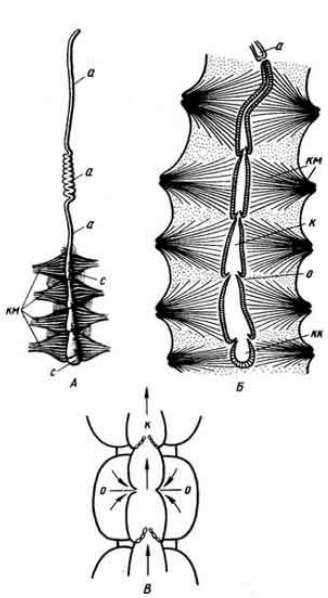
Ehtiyat və nəqlolunan zülalların sintezi həşəratların inkişafına təsir göstərən hormonlar tərəfindən tənzimlənir. Beynin neyrosekretor hüceyrələri tərəfindən sintez olunan *fəallaşdırıcı hormon* kardial vəzilərin birinci cütündə toplanır və piy cismində zülalın sintezini stimulə edir. *Ekdizon* – steroid hormonudur, qabıqdəyişmə zamanı piy cismində amin turşularının zülallara daxil olmasını tənzimləyir. Qonadotrop təsirə malik olan və metamorfozu saxlayan *yuvenil hormonu* vitellogeninlərin sintezini stimullaşdırır.

Nuklein turşuları nə ehtiyat, nə də nəql məhsullarına aid olmasa da sintez olunan zülallarda amin turşularının ardıcıllığını müəyyənləşdirir. DNT – trofositlərin nüvələrində, RNT isə nüvə və sitoplazmada olur.

Qan damar sistemi və qan dövranı orqanları. *Qan dövranı* – həşəratın bədənində qidalı maddələrin ötürülməsini təmin edən hemolimfanın hərəkətinə deyilir. Qan dövranı pulsasiya edən orqanlara əsaslanır. Ən əsas orqan – *ürəkdir.* Həşəratların ürəyi boruşəkillidir, bütün qarıncıq boyu(bəzilərində isə hətta mezotoraksdan başlayaraq) bağırsağın üzərində yerləşir (şəkil 36).

Ürək, qarıncıq seqmentlərinə müvafiq olaraq, kameralara ayrılır. Kameralar arasında cüt dəliklər – *ostiyalar* vardır ki, onlar klapanlarla təchiz olunmuşdur. Hemolimfanın ürək daxilində adi

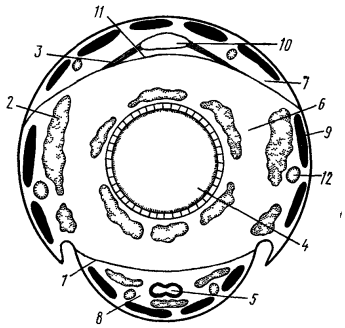
hərəkəti zamanı onun istiqaməti arxadan önə doğrudur, ostiyalar hemolimfanı ürəyə keçirdikdən sonra avtomatik olaraq, klapanlarla bağlanır, hemolimfa isə bədən boşluğu istiqamətində hərəkət edir.



Şəkil 36. Arının qan-damar sistemi:
A- ümumi görünüşü; Б-ürəyin quruluş sxemi; B-hemolimfanın hərəkəti zamanı ürək klapanlarının yerləşmə sxemi: a- aorta; c-ürək; km-qanad əzələləri; k-klapanlar; o-ostiyalar; kk- sonuncu kamera

Ürəyin divarı ikiqatlıdır: *adventisiyalar* və *əzələvi qatlar.* Adventisiya – xarici qatdır, lifli birləşdirici toxumadan formalaşır. Burada perikardial hüceyrələr yerləşirlər. Əzələ qatı isə eninəzolaqlı liflər olub, *miokard* adlanır. Adətən, ürək arxadan qapalı olur, öndən isə aortaya keçir. Aorta ilə birlikdə ürək *bel qan damarını* əmələ gətirir.

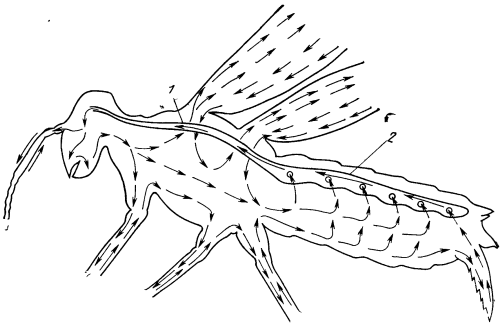
Həşəratın bədən boşluğunda qan dövranı 2 diafraqma vasitəsilə saxlanılır, onlar ürək kimi qarıncıqda yerləşirlər və yalnız düzqanadlılarda (*Orthoptera*) döş hissəsinə daxil olurlar(şəkil 37). Bel diafraqması ürəklə bağırsaq arasından keçir və bədəni – *kardial sinusa və aşağı perivisseral sinusa* ayırır. Bel diafraqmasında əzələ lifləri *qanadvari əzələləri* əmələ gətirir ki, onlar ürək kameralarına uyğun sayda olurlar.



Şəkil 37. Həşəratın köndələn bədən kəsiyində ürək və diafraqmaların yerləşmə sxemi (*Tışenko, 1986* görə):
1-qarın diafraqması; 2- piy toxuması; 3-qanadvari əzələlər;4- bağırsaq; 5- sinir sistemi; 6- perivisseral sinus; 7- perikardial sinus;8- perineyral sinus; 9- uzununa əzələlər;10- ürək; 11- bel diafraqması;12 - traxeyalar

Hemolimfanın həşəratın bədənində hərəkəti şəkil 38-də göstərilmiş istiqamətdə baş verir. Belə ki, hemolimfa bədən boşluğundan ostiyalar vasitəsilə ürəyə yönəlir. Miokardın yığılması

nəticəsində hemolimfa aortaya və oradan da başa keçir. Başdan qayıdan qan döş şöbəsinə yönəlir və oradan ətraflar və qanadlara qovulur (şəkil38).



Şəkil 38. Mişarçının bədənində hemolimfa axının əsas istiqamətləri (*Tışenko, 1976* görə): 1- aorta; 2- ürək

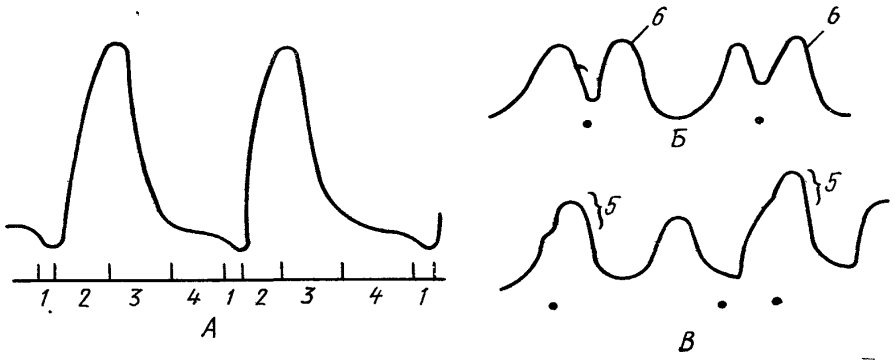
Hemolimfanın qanadlarda hərəkəti damarlarda baş verir. Bu zaman hemolimfa kostal damardan girib, bədən boşluğuna medial və anal damarlar vasitəsilə keçir. Döş şöbəsindən o, qarıncığa və oradan da yenidən ürəyə qayıdır.

Yerli pulsasiya edən orqanlar hemolimfanı antennalar, ayaqlar və qanadlara istiqamətləndirir. Məsələn, Blatta orientalis – də antenial pulsasiya edən orqan enli frontal əzələdən ibarət olur, antennalar arasında yerləşmiş iki ampulanı birləşdirir.

Ürəyin fəaliyyəti. Ürəyin yığılma tezliyi çox genişdir: temperaturun artması ilə artır və sürfələrin inkişafına müvafiq olaraq azalır. İmaginal fazada ürək daha tez ritmdə işləyir. Ürək tsikli (yəni peristaltik dalğası) 3 fazadan ibarətdir: 1) *sistola*-yığılma dövrü; 2) *diastola* –boşalma; 3) *diastazis* – ümumi pauza.

Ürəyin fəaliyyətini mexaniki üsulla yazmaq mümkündür ki, bu, *mexanokardioqramma* (MKQ) adlanır. Məsələn, *Periplaneta americana* – da əyrinin yuxarı hissəsi sistola, enən isə diastolaya uyğun gəlir. Diastola 2 prosesə ayrılır: ilkin mərhələdə miokardın sürətlə zəifləməsi və diastazisə keçməsi. Diastazisin sonunda, yeni yığılmadan əvvəl, bir balaca boşalma hiss olunur – buna sistolaönü dişcik və ya *presistola* deyilir (şəkil 39).

Ürəyin fəaliyyətinin elektrik təzahürü *elektrokardioqramma* (EKQ) şəklində yazıla bilər. İşləyən ürəyin elektrokardioqramması sabit olmur. Belə ki, onun əsasında miokardın oyanmış hüceyrələrinin elektrik potensialları durur. Mikroelektrodların əzələ liflərinə daxil edilməsi , hüceyrədaxili potensialın təsirini qeyd etməyə imkan verir ki, bu da mexaniki effektə uyğun gəlir. Tarakanın ürəyi sistola zamanı maksimal yığılmır. Ona görə də elektrik qıcıq, ürəyin amplitudasının böyüməsinə səbəb olur.

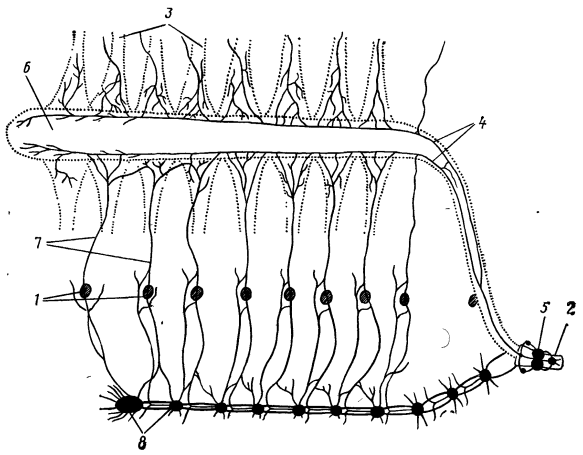


Şəkil 39. Tarakanın mexanokardioqramması və onun elektrik qıcığının birbaşa təsiri altında dəyişilməsi:
A-mexanokardioqramma; Б-diastola zamanı tək-tək qıcığın effekti; B-sistola zamanı tək-tək elektrik qıcığının effekti: 1- presistolik dişcik; 2-sistola; 3-diastola; 4- diastazis; 5-sistolanın böyüməsi; 6- ekstrasistola

Ürəyin innervasiyası və qan dövranının tənzimlənməsi. Ürəyin ritmik hərəkəti *peysmeykerlərin* (ritmin aparıcılarının) qıcıqlanması ilə müəyyənləşir. Birinci halda ürəyin avtomatizmi neyrogen, yəni sinir təbiətli, ikincidə isə miogen(əzələvi təbətli) xarakter daşıyır.

Həşəratlarda ürəyin ritmik yığılması-açılması miogen mənşəlidir, yəni onlar miokardın peysmeyker hüceyrələrində yaranır. Lakin ürəyin miogen ritmi, sinir sistemi və ya hormonların təsiri altında dəyişə bilir.

Həşəratların çoxunda ürək ikili innervasiya olunur – o, mərkəzi sinir sistemindən seqmentar sinirləri, vegetativdən isə lateral sinirləri qəbul edir (şəkil 40).



Şəkil 40. Tut ipəkqurdunun tırtıllarında ürəyin innervasiyasının sxemi (*Kuwana, 1932*- ə görə):
1-stiqmalar (tənəffüs dəlikləri); 2-bağırsaq; 3- qanadvari əzələlər; 4- lateral sinirlər; 5- beyin; 6- ürək; 7- seqmentar sinirlər; 8- qanqliyalar

Tarakanlarda və çöpcələrdə lateral sinirlərdən başqa kardial neyronlar da vardır. İynəcələrin sürfələrində və tut ipəkqurdunun tırtıllarında isə bunlar yoxdur.

Kardial neyronlar arasında adi neyronlar kimi, ifraz olunan materialın qranulalarını daşıyan neyrosekretor hüceyrələrə də rast gəlinir.

Tarakanda seqmentar və lateral sinirlərin impulsları ürəyin fəaliyyətinə stimuləedici təsir göstərir. Belə ki, seqmentar sinirlərin elektrik yolla qıcıqlandırılması, qıcığın tezliyinə müvafiq olaraq, ürəyin yığılma ritmini artırır. Lateral sinirlərin qıcıqlandırılması isə ürəyin döyüntüsünü tezləşdirir. Görünür ki, tarakanlarda ürəyin innervasiya sistemində (tənzimlənmə sistemində) tormozlayıcı sinirlər yoxdur. Lakin *Calliphora* milçəklərində ayaq və qanadların hərəkəti, ürək yığılmalarında reflektor tormozlanma əmələ gətirir.

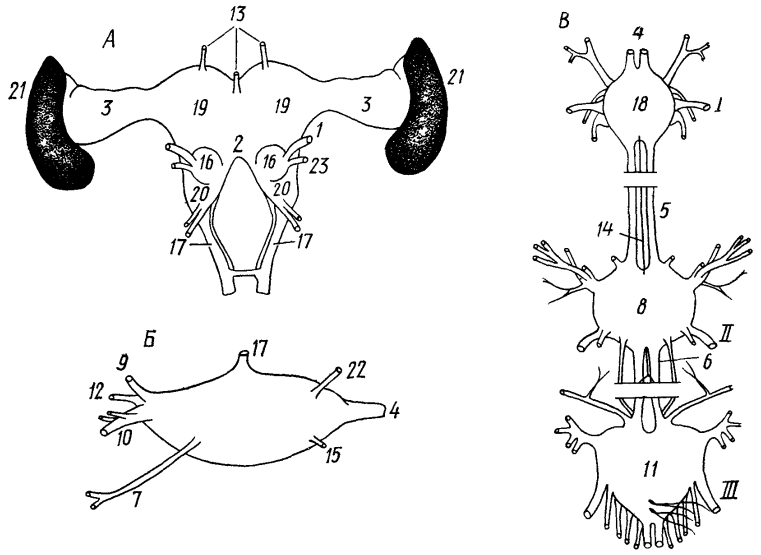
Maraqlıdır ki, ürək əzələsinin fəaliyyətinə təsir göstərən *asetilxolin* onurğalılarda ürək sinirinə tormozlayıcı təsir göstərdiyi halda, *Blattoidea*-da əksinə, tezləşdirici kimi ifadə olunur. Müasir buğumayaqlılardan nizəquyruqlular və bəzi xərçəngkimilərdə simpatik sinir sistemində xüsusi ürək qanqliyaları vardır ki, bunlar neyrogen yığılmanı təmin edirlər.

Təkamül prosesində həşərat növlərinin bəzilərində (ağcaqanad və pulcuqqanadlılarda) ürək sinirləri yox olmağa başlamışdır. Bu halda qan damar sistemi əsasən hormonal amillər tərəfindən tənzimlənir.

6. SİNİR SİSTEMİ VƏ HİSS ORQANLARI

Həşərat orqanizmində bütün funksiyalar sinir sistemi tərəfindən tənzimlənir. Orqanizmin hiss orqanları ilə digər orqanlar arasında vasitəçi rolunu da bilavasitə sinir sistemi oynayır. Belə ki, xarici mühitdən alınan məlumat hiss orqanları tərəfindən qəbul olunur, sinir mərkəzlərində onlar orqanizmin daxili fizioloji halına müvafiq surətdə işlənir və yalnız sonradan məqsədəuyğun fəaliyyət həyata keçirilir. Ona görə də həşəratlarda sinir sistemi çox differensiasiya etmiş mürəkkəb quruluşa malikdir.

Mərkəzi sinir sistemi. Həşəratların mərkəzi sinir sistemi(MSS) ümumi plana görə sinir zəncirinə müvafiq gəlir. Yəni o, ayrı-ayrı sinir mərkəzlərindən – tək və ya cüt konnektivlər (uzununa yerləşmiş sinir bağları) vasitəsilə birləşmiş düyünlərdən ibarətdir. Baş beyin adlanan hissə(ön sinir) qida kanalına nisbətən dorsal vəziyyətdə yerləşir (şəkil 41). Qalan hissə isə bağırsağın altında yerləşir.

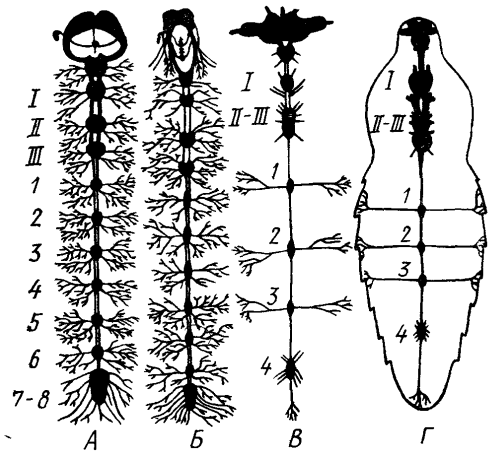


Şəkil 41. *Mantis religiosa*- nın baş və döş düyünləri (*Nesbitt, 1941* görə):
A- udlaqüstü qüyün(beyin); Б- udlaqaltı düyün; B-döş düyünləri:1-antenial sinirin hərəkət kökü, 2-deytoserebrum, 3- protoserebrumun görmə payları, 4- udlaqaltı və birinci döş düyünləri arasında olan konnektivlər, 5 və 6 – döş düyünləri arasında olan konnektivlər,7- labial sinir, 8- mezotorakal düyün, 9- mandibulyar sinir, 10- maksilyar sinir, 11- metatorakal düyün, 12- hipofarinksin siniri, 13 – dorsal gözlərin siniri, 14- tək sinir, 15- tüpürcək vəzilərin siniri,16 – deytoserebrumun qoxu payları, 17- udlaqətrafı konnektivlər,18- protorakal düyün, 19- protoserebrum, 20- tritoserebrum,21- fasetalı gözlər, 22- serebral sinir, 23- antenial sinirin hiss kökləri, I, II, III – 1-ci, 2-ci və 3-cü cüt ətrafların sinirləri

Beyin – üç ayrı-ayrı düyünlərin birləşməsindən əmələ gəlmişdir. *Protoserebrum* – ən iri və mürəkkəb formalı şöbədir. Əsasən görmə orqanlarını tənzimləyir. Protoserebrumun yan tərəflərində görmə payları yerləşir ki, bunlar beyini fasetalı mürəkkəb gözlərlə əlaqələndirir. *Deytoserebrum* – antennaları innervasiya edir. Antenial sinir iki, bir-birindən asılı olmayan köklərdən – hərəkətedici və hissi başlanır. Onların ayrıldığı yerdən çox böyük olmayan qoxu payları çıxır. *Tritoserebrum* – üst dodaq və ağızətrafı bucaqlara sinirlər göndərən üçüncü şöbədir. Həşəratın daxili orqanlarını innervasiya edən ali mərkəzdir. Beyindən udlaqətrafı konnektivlər ayrılır, bağırsağı hər iki tərəfdən dolayıb udlaqaltı düyündə birləşirlər (şəkil 4). Udlaqaltı düyündən ventral sinir zənciri başlanır. Udlaqaltı düyün ağız orqanlarını və tüpürcək vəzilərini innervasiya edir.

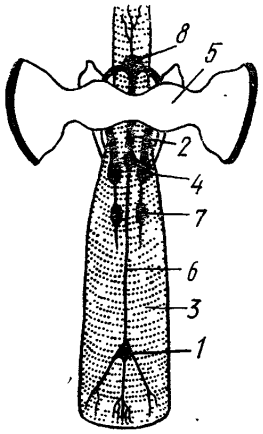
Həşəratlarda taqmaların(şöbələrin) əmələgəlməsi müvafiq düyünlərin formalaşmasına səbəb olmuşdur. Nəticədə, döş düyünləri daha yaxşı inkişaf etmiş (ayaq və qanadların bu lokomotor şöbədə yerləşdiyi üçün), qarın düyünlərindən fərqlənən morfoloji xüsusiyyətlərə malik olmuşlar.

Həşəratlara inkişaf səviyyəsindən asılı olaraq sinir zəncirinin qısalması xarakterikdir, yəni həşərat sinfinin tipik xüsusiyyətlərindən biri –yüksək səviyyədə yerləşən dəstələrə doğru getdikcə, sinir düyünlərinin birləşməsi tendensiyası müşahidə olunur. Qeyri-tam metamorfozla inkişaf edənlərdə MSS-nin ilkin quruluş planı saxlanılır. Holometabolalarda isə inkişaf fazasından asılı olaraq, düyünlərin sayı dəyişir məsələn, tırtıl mərhələsində sinir zəncirində 12-13 düyün olduğu halda, kəpənəklərin sinir sistemində 8-9 düyün qalır. Adətən sinir düyünlərinin birləşməsi pup mərhələsində baş verir (şəkil 42).



Şəkil 42. *Heliothis zea* sovkasının metamorfozu zamanı mərkəzi sinir sistemində baş verən dəyişikliklər (*Chauthani, Callahan,1967* görə)
A- tırtıl; Бbarama bağlamış tırtıl, yəni pupqabağı mərhələ; B- puplaşmadan 10 gün sonra; Г- kəpənək:I-III-döş düyünlərinin nömrəsi; 1-8- qarın düyünləri

Vegetativ sinir sistemi – daxili orqanları tənzimləyir. Həşəratlarda bu sistem kranial, bədən və kaudal hissələrdən ibarətdir. *Kranial şöbə*, tritoserebrumdan başlanır(stomatoqastrik sinir sistemi). İki xüsusi konnektivlə öndə frontal düyünlə birləşir. Bu düyün qayıdan sinir vasitəsilə ənsə düyünü ilə əlaqələnir (şəkil 43).



Şəkil 43. Tarakanın beyin və stomatoqastrik sinir sistemi (*Tışenko, 1986* görə):
1-ventrikulyar qanqli; 2- qayıdan sinir; 3- bağırsaq; 4-kardial cisim; 5- beyin; 6-qida borusunun siniri; 7-əlavə cisimlər; 8-frontal qanqli

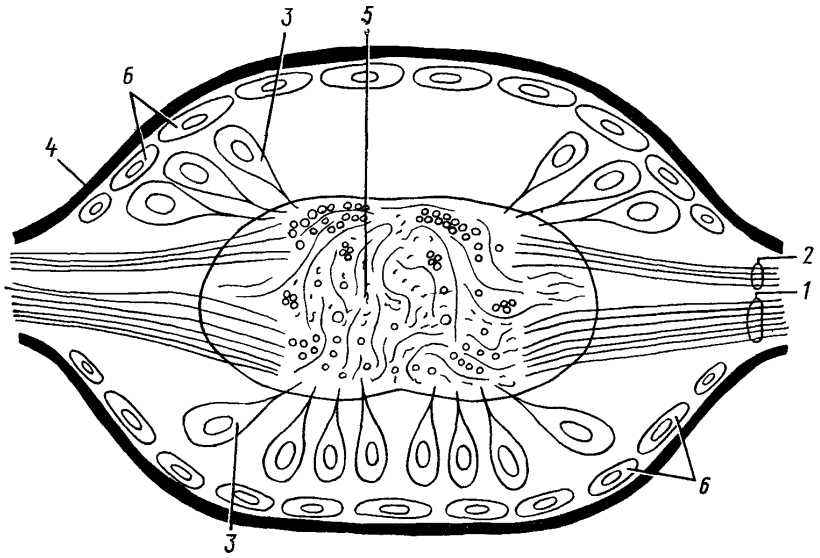
Tarakanlarda ənsə düyünündən udlaq siniri ayrılır ki, o da ventrikulyar düyünlə bitir. Stomatoqastrik sistem ilə beyin vəziləri sıx əlaqədədir. Bunlar kardial (*corpora cardiaca*) və əlavə(*corpora allata)* vəziləridir. Xüsusi sinirlər vasitəsilə bu vəzilər beyin və ənsə düyünləri ilə birləşirlər. Stomatoqastrik sistem ön bağırsaq və ürəyi innervasiya edir.

Bədən şöbəsi – döş və qarın düyünləri konnektivləri arasında yerləşən tək sinirlə təqdim olunmuşdur(şəkil 41, *14*). Tək sinirin ali assosativ mərkəzi tritoserebrumdur. Bu sinir, onurğalıların simpatik siniri ilə analojidir. Ondan ayrılan kiçik sinirlər stiqmaları (nəfəslikləri) və traxeyaları innervasiya edir.

A.K.Voskresenskayaya görə(1959) tək sinir, skelet əzələlərini innervasiya etməklə onlara tənzimləyici təsir göstərir. Tək sinir, sonuncu qarın düyünündə şaxəyə ayrılıb, arxa bağırsaq və cinsi orqanları innervasiya edir. Bu hissə *kaudal şöbə* adlanır.

Sinir mərkəzlərinin funksional təşkili. Həşəratlarda sinir düyünləri və konnektivlər sinir hüceyrələrini hemolimfadan ayıran xüsusi örtük qatına malikdir. Bu *ekstraneyral qat*, piy cisminin hüceyrələri tərəfindən ifraz olunur və ilk dəfə çəyirtkələr, çöpcələrdə aşkar edilmişdir. Bu qat, MSS-nin qidalı maddələrlə təmin olunmasında iştirak edir.

Həşəratlarda *qanqlionar qat* daha yaxşı inkişaf etmişdir. O, ikitəbəqəlidir: xarici(*neyrilemma*) qeyri-hüceyrəvi və daxili, hüceyrəvi quruluşa malik olan *perineyrium* (şəkil 44).



Şəkil 44. Həşəratın qanqlisinin köndələn kəsiyi (*Tışenko, 1977* görə):
1- yan sinirin ventral kökü; 2-dorsal kök; 3- sinir hüceyrələri; 4- neyrilemma; 5- neyropil; 6- perineyrium

Neyrilemma qeyri-zülali birləşmələrlə ilə yanaşı, çoxlu sayda zülali fibrilləri daşıyır və MSS-ni mexaniki zərbələrdən qoruyur.

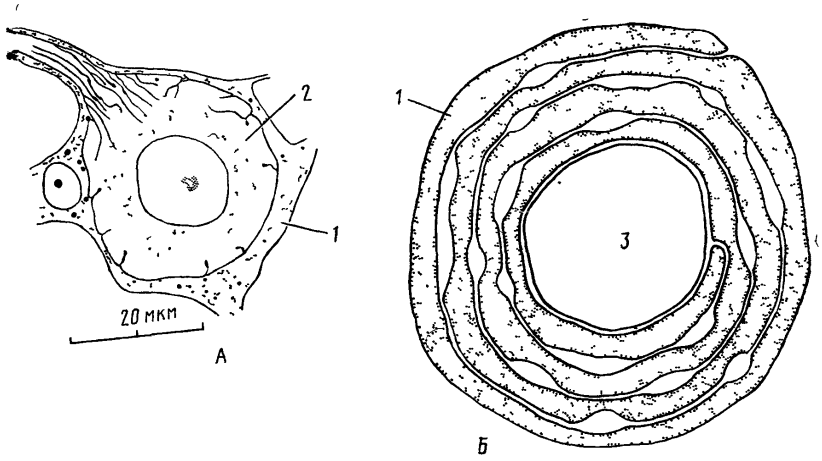
Perineyriumun hüceyrələri isə neyrolemmadan ionlar və molekulaların nəqlini həyata keçirir. Həmçinin, hemolimfada olan qidalı maddələri düyünlərə və konnektivlərə ötürür. MSS-nin trofiki təminatında mühüm əhəmiyyət kəsb edən *neyroqliyadır*(şəkil 45).

Bu hüceyrələr *qlial hüceyrələr* adlanırlar və bilavasitə neyronlara birləşirlər. Bu qlial hüceyrələrin əsas funksiyası, ion və molekulaların sinir hüceyrəsinə ötürülməsini təşkil etməkdir.

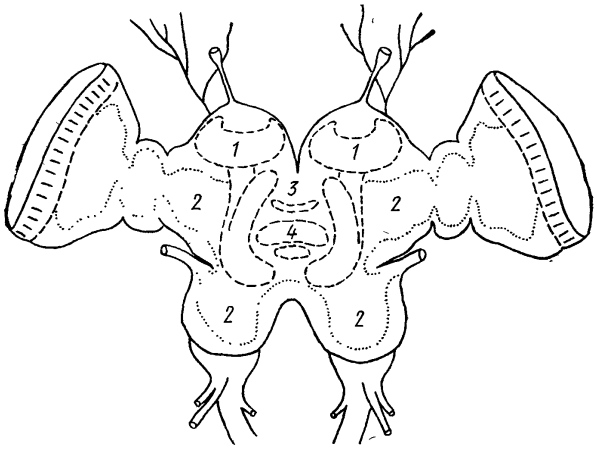
Sinir düyünün əsas mərkəzi hissəsini *neyropil* tutur. Neyropil sinir hüceyrələrinin çoxlu sayda şaxələri və uclarından əmələ gəlir. Bütün sinaptik əlaqələr neyropildə cəmləşmişdir.

Beyinin protoserebrumunda assosativ mərkəzlər – mərkəzi cisim, protoserebral körpü və göbələkvari cisim yerləşir. Üçlü mərkəz MSS-nin başqa şöbələrindən və müxtəlif reseptorlardan qıcığı alır (şəkil 45, 46).

Bütün MSS-də neyrosekretor hüceyrələr(NSH) vardır. Xüsusən, protoserebrumda bunların ümumi sayı bir neçə minlərlədir.

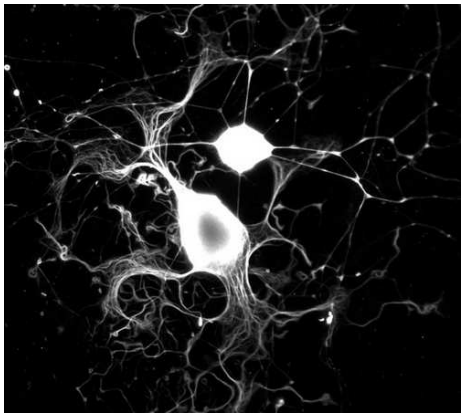


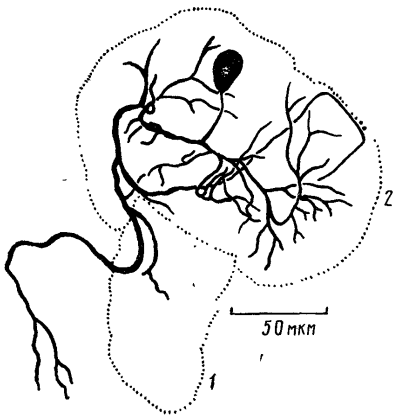
Şəkil 45. *Periplaneta americana* tarakanının düyünlərində sinir və qlial hü]eyrələrin qarşılıqlı əlaqəsi (*Wigglesworth,1960; Smith, Treherne, 1965* görə):
A- qlial hü]eyrə ilə əhatə olmuş neyron, B- sinir ucları ətrafında spiralçevrələr əmələgətirən qlial hüceyrə; 1-qlial hüceyrələr, 2- sinir hüceyrələri, 3- sinir hüceyrəsinin çıxıntısı



Şəkil 46. *Gomphocerus rufus* çəyirtkəsinin beyinində əsas assosativ mərkəzlər (*Huber, 1965;* görə):
1- göbələkvari cisim, 2- neyropil, 3- protoserebral körpü,4- mərkəzi cisim

Sinir hüceyrələri və reflektor qövslər. Sinir sisteminin əsas işlək elementi sinir hüceyrəsi *neyrondur* (şəkil 47). Hər neyron hüceyrəsinin əsas hissəsi - cisim və onun çıxıntılarından ibarətdir. Çıxıntıların sayından asılı olaraq, sinir hüceyrələri *unipolyar, bipolyar və multipolyar* hüceyrələrə bölünürlər.





Sensor neyron

Şəkil 47. Sinir hüceyrəsi – neyron (*Tışenko, 1977*görə):
1-akson; 2-əsas beyin şaxəsi; 3-dendritlər;4- aksonun kollateral şaxəsi; 5-hüceyrəvi çıxıntı; 6-aksonun uc şaxələri; 7- neyronun cismi; 8- nüvəsi

Adətən, MSS-nin neyronları unipolyar olurlar. Yəni oval və ya dairəvi cisimə və ondan ayrılan bir çıxıntıya malik olurlar. Baş beyinin şaxələndiyi nahiyədə çıxıntı qalınlaşır və ondan çoxlu *dendritlər* ayrılır. Dendritlər – başqa neyronlardan gələn qıcığı qəbul edib, baş beyin şaxələnməsinə ötürürlər. Sinir hüceyrəsinin ən böyük çıxıntısı – *aksondur.* O, baş beyin şaxəsindən başlanır və digər neyronlara tərəf və ya effektorlara yönəlir. Adi effektorlar rolunu əzələlər, vəzilər, həşəratlarda olan işıqlanma orqanı oynayır.

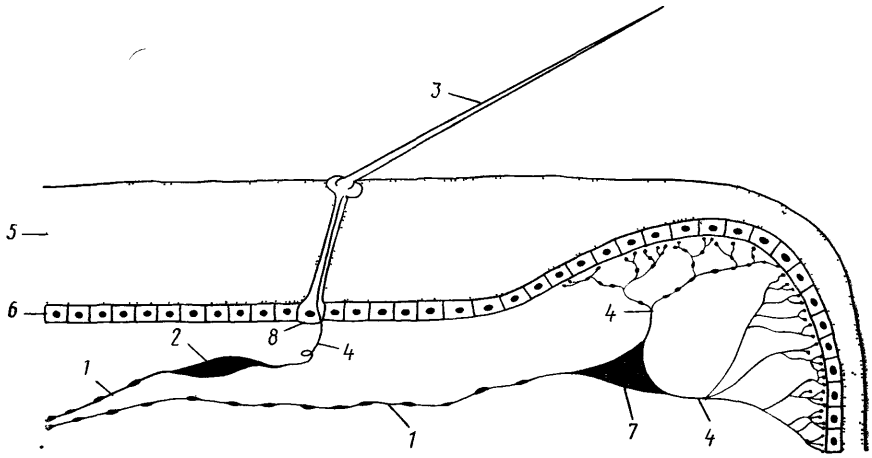
Periferik sinir sisteminin neyronları nadir halda unipolyar olur; adətən onlar ya bipolyar və ya multipolyardır. Bipolyar neyronda qısa dendrit və uzun akson bilavasitə hüceyrənin cismindən ayrılır. Multipolyar neyron isə bir akson və bir neçə dendritdən ibarət olur.

Sinir sisteminin işi reflektor qövslər prinsipi üzrə həyata keçirilir. İstənilən reflektor qövsün tərkibinə reseptor, effektor və müxtəlif kateqoriyaya aid olan sinir hüceyrəsi daxildir.

Funksiyasından asılı olaraq *sensor, hərəki və assosativ* neyyronlara ayırd edilir.

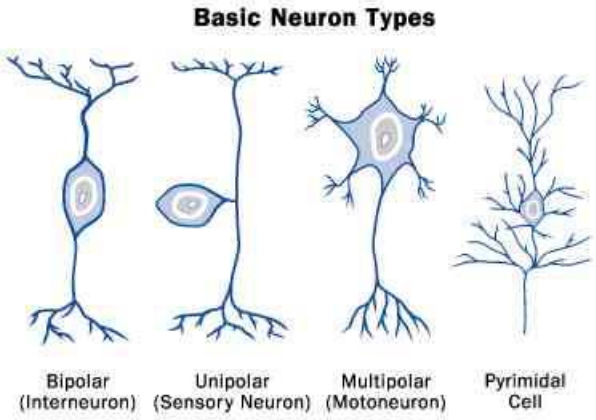
Sensor neyronlar adətən bipolyar və multipolyar olurlar. Onların cismi periferiyada və hissi sinir lifləri adlanan aksonları isə düyünlərdə yerləşirlər (şəkil 47, 48).

Deməli, sensor neyronlar yayılan qıcıqları mərkəzədoğru istiqamətləndirirlər.



Şəkil 48. İynəcələrin sürfələrində örtük qatınının sensor innervasiyasının sxemi (*Zavarzin, 1952* görə):
1-aksonlar; 2-bipoyar neyron; 3- trixoid sensillanın tükcüyü; 4- dendritlər; 5-kutikula; 6- epidermisin hüceyrələri; 7- multipolyar neyron; 8- trixogen hüceyrə

Motoneyronlar(hərəki neyronlar) – həmişə unipolyardırlar. Onların cismi qanqliyalarda və hərəki sinir lifləri adlanan aksonları isə əzələ, vəzi, işıqlanma orqanına tərəf istiqamətlənmiş olur. Deməli, motoneyronlar qıcığı mərkəzəqaçan istiqamətdə yönəldir:



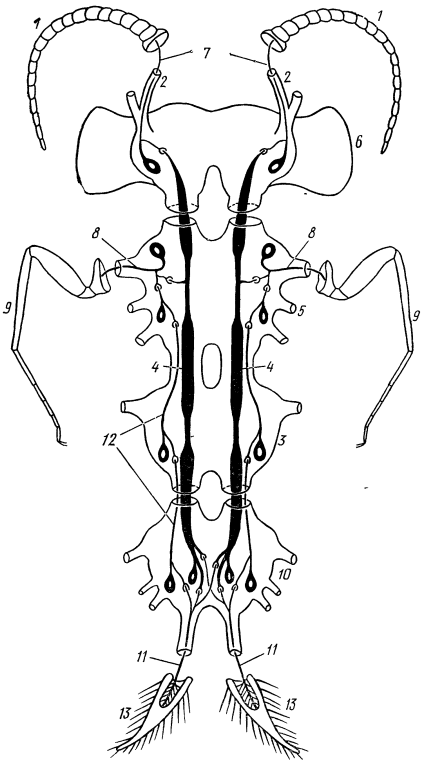
Sensor neyron və motoneyron çox primitiv reflektor qövsü əmələ gətirə bilir. Belə ikineyronlu (*monosinaptik*) reflektor qövsdə qıcıq sensor neyronda yaranır. Reseptorun qıcıqlanması zamanı isə motoneyrona ötürülüb, əzələ yığılmasına və ya hər hansı bir başqa effektor reaksiyanın formalaşmasına gətirib çıxarır.

Bundan başqa, həşəratlarda reflektor qövsün yaranmasında sensor neyronları motoneyronlarla birləşdirən assosiativ (*interneyronlar)* iştirak edirlər. Bu neyronlar bütünlükdə öz şaxələri ilə birlikdə düyünlərin və konnektivlərin daxilində yerləşirlər. Beləliklə, *üçney-*

ronlu reflektor qövsdə bir neyron, amma *polineyron* (polisinaptik)də isə bir neçə neyron olur.

Annelid, xərçəngkimilər və hörümçəkkimilərin MSS-də çoxsaylı *polivalent neyronlar* aşkar edilmişdir. Bunlar interneyron və motoneyronların funksiyalarını özündə birləşdirir.

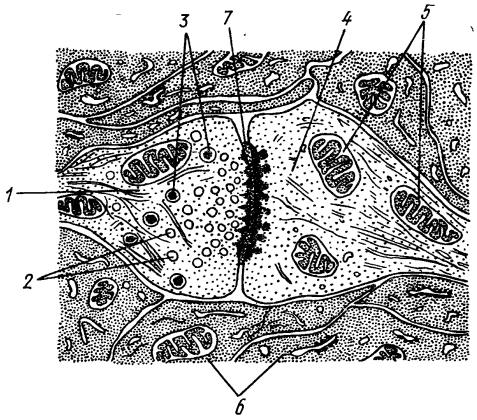
MSS-də interneyronların aksonları *nəhəng aksonlar* adlanırlar. Məsələn, tarakan *Periplaneta amerijana* –da bu aksonlar sonunju qarın düyününü udlaqaltı düyün və beyinlə birləşdirirlər (şəkil 49). Səsin və ya havanın hərəkətində baş verən qıcıq tarakanın serkilərinə təsir göstərən kimi, nəhəng aksonlar bu impulslara cavab verir, onları döş və beyin düyünlərinə doğru ötürürlər.



Şəkil 49. Tarakanda nəhəng aksonlar sistemi (*Tışenko, 1986* görə):
1- antennalar; 2- antennaların sinirləri; 3- qarın qanqlisi; 4- nəhəng aksonlar; 5- döş qanqlisi; 6- beyin; 7-8 ayağı idarə edən motoneyronların aksonları; 9- ayaqlar; 10- sonuncu qarın qanqlisi; 11- serkal reseptorların sensor aksonları; 12- interneyronların qalxan nazik aksonları; 13- serkilər

Aksonda yayılan qıcığı müxtəlif yolla əldə etmək olar: mexaniki, kimyəvi və ya elektrik qıcıqlandırıcılarla. Sinir toxumasının *oyanma* ölçüsü, qıcıqlandırıcının astana ölçüsüdür (kritik hədd). Aksonun oyanıqlılığını qiymətləndirmək üçün adətən elektrik qıcıqlandırıcıdan istifadə olunur. Qıcıqlandırıcı cərəyanın gücü və sürəkliyi arasındakı qanunauyğun münasibətlər əyri şəklində ifadə olunur ki, bununla da sinir hüceyrələrinin qıcıqlanma səviyyəsi qiymətləndirilir.

Reflektor qövslə qıcığın keçməsi, onun mərkəzi sinapslardan ötürülməsi ilə bağlıdır. Həşəratlarda mərkəzi sinapslar qanqlilərin neyropilində yerləşir və kontaktlar → sinir çıxıntıları→iki akson, iki dendrit və ya akson və dendrit hesabına formalaşır (şəkil 50).



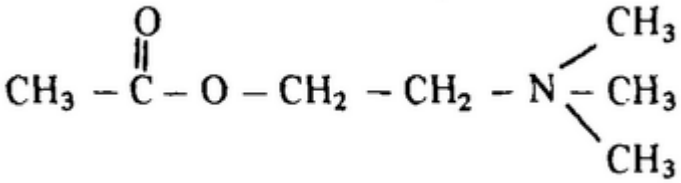
Şəkil 50. Kimyəvi mərkəzi sinapsın sxemi (*Zavarzin, 1976* görə):
1- aksok; 2- aqranulyar sinaptik qovuqlar; 3- qranulyar sinaptik qovuqlar; 4- dendrit; 5- mitoxondrilər; 6- neyroqliya; 7- sinaptik yarıq

Sinaptik zonada təmasda olan hüceyrələrin çıxıntıları birləşmir, onlar bir-birinə çox yaxınlaşır. Presinaptik liflərin, yəni aksonun və postsinaptik lifin (dendritin) arasında məsamə qalır ki, ona *sinaptik yarıq* deyilir.

Sinir impulslarının təsirindən asılı olaraq, mərkəzi sinapsları 2 tipə ayırırlar: *kimyəvi və elektrotonik.* Kimyəvi sinapsda presimpatik liflər xüsusi birləşməni ifraz edirlər ki, o, qıcığın mediatoru, yəni keçiricisi rolunu oynayır. Mediator ehtiyatları çoxsaylı sinaptik qovuqlarda yerləşir (şəkil 50).

Mərkəzi sinapslar çox vaxt kimyəvi sinapsların səciyyəvi əlamətlərini daşıyırlar.

Mərkəzi sinapsların ən mühüm qıcıqlandırma mediatoru – asetilxolindir:



Asetilxolin

Həşəratların sinir sistemində yüksək qatılıqda asetilxolin və ona xidmət edən fermentləri – *xolinasetilaza (asetilxolini sintez edən)* və *xolinesteraza (onu parçalayan)* aşkarlanmışdır. *Xolinergik sistem* asetilxolin, xolinesteraza və xolinasetilazanı əhatə edir. Bu sistem, əsasən sinir sitemi ilə əlaqədardır, o, əzələ toxuması və hemolimfada olmur. Qanqlilərin tərkibinə daxil olan xolinesteraza, əsasən, neyropildə toplanır, çünki burada mərkəzi sinapslar cəmlənmişlər.

İnsektisidlərin sinir sisteminə təsiri. Zərərli həşəratlarla mübarizədə istifadə edilən kimyəvi birləşmələr, ilk növbədə sinir

hüceyrələrini zədələyir. Kiçik qatılıqlar adətən sinir həyəcanını (qıcığı) artırır və bu qıcıqlanma konvulsiyalarla, yəni qıcolmalarla, spontan əzələ yığılmaları ilə müşayiət olunur.

Daha yüksək qatılıqlar isə sinir sisteminin elektrik fəallığını tormozlayır və iflic halını yaradır. *Xlorlu üzvi insektisidlər* sinir sisteminə güclü qıcıqlandırıcı təsir göstərir. Bu zaman sensor hüceyrələr xüsusi reaksiya verirlər. Məsələn, tarakanın ayağına təsir etmiş birləşmə ən əvvəl sensor neyronları, sonra digər reseptorlarla əlaqədə olan neyronları və ən gec motoneyronları qıcıqlandırır. Bu zaman sinir sistemi hemolimfaya zəhərli və fizioloji fəal maddələri – «*avtotoksinlər*»i ifraz edir ki, bu, sinir iflicinin əmələ gəlməsinə zəhərin təsirini gücləndirir.

Piretrin – bitkilərdə olur və onun analoqu *alletrin* spesifik sinir zəhəridir.

Fosfoorqanik insektisidlər, xolinesterazanın fəallığını tormozlayır və bununla da xolinerqik sinapslarda qıcıqlanmanın ötürülməsinə güclü təsir göstərirlər. Belə təsirlər, ilk növbədə metabolik proseslərin hormonal tənziminin pozulmasına gətirib çıxarır və hüceyrə, toxumaların su itkisi baş verir, nəticədə həşərat məhv olur.

Qarın düyünlərinin funksiyaları. Həşəratın qarıncığında hər düyün bir və ya bir neçə qonşu seqmentləri təmin edir. O, innervasiya etdiyi seqmentlərə qarşı *ilkin reflektor mərkəz* kimi çıxış edir. Reseptorlardan məlumatı aldıqdan sonra, ilkin reflektor mərkəz əzələlərin işini və innervasiya zonasında yerləşən əlavə elementlərin işini tənzimləyir. Lakin ümumilikdə, sinir sistemində qarın düyünlərinin işi *ikinci reflektor mərkəzlərə* – udlaqaltı düyün və beyinə tabedir.

MSS-nin ali şöbələri ilə əlaqəsi olmayan qarın düyünləri bəzi, çox sadə şərtsiz reflektor reaksiyalara malikdir. Məsələn, arının(*Apis mellifera*) izoləedilmiş arxa qarıncıq seqmentləri yerli qıcıqlanmalar zamanı iynəsini çıxarır və yaxud, ipəkqurdunun(*Bombyx mori)* izoləedilmiş qarıncığı mayalanmış yumurta qoymaq qabiliyyətinə malik olur. Reflektor qövslər belə reaksiyalarda bir neçə qarıncıq düyününü və ya yalnız bir düyünü əhatə edir.

Bəzi ritmik reaksiyalar qarıncıqda yerləşən *peysmeker neyronların* impulsları vasitəsilə yaranırlar.

Döş düyünlərinin funksiyaları. Məlumdur ki, həşəratın döş nahiyəsində hərəkət orqanları – ayaqlar və qanadlar yerləşir. Deməli, döş düyünlərinin əsas funksiyası bu orqanları təmin etməkdir.

Məsələn, yerimə və qaçma proseslərində döş düyünlərinin bu prosesi tənzimləməsi aşağıdakı kimidir.

İzoləedilmiş döş seqmentinin ətrafı, həşərat yeriyən zaman etdiyi hərəkəti təkrar edə bilir. Deməli, ayağın hərəkəti zamanı əzələnin yığılmasını əmələ gətirən ritmin qıcığı, döş düyünündə yaranır. Bu qıcığın mənbəyi isə sabit zaman dövründən sonra impulsa cavab verən peysmeker neyronları ola bilər.

Pirson və Aylesin (*Pearson, İles, 1970)* təklifinə görə, tarakanın metatorakal düyünündə bir peysmeker neyronu iki motoneyronun qıcıqlandırıcı sinapsları ilə bağlıdır. Bu motoneyronlar isə levator tipli koksal əzələləri tənzimləyir. Sinapslar sinxron şəkildə sinir impulslarını ötürürlər: hər zaman peysmekerlərin təsirindən sonra motoneyronun analoji təsiri (*zalp* adlanır) qeyd olunur və əzələ-levatorlar yığılaraq ayağı substrat üzərində qaldırır, irəli yönəldirlər.

Həmin peysmeker neyron, həmçinin, tormozlayıcı sinaptik əlaqəni üçüncü motoneyronla (mIII) əmələ gətirir. Bu motoneyron isə depressor tipli əzələni idarə edir. Neyron mIII-ün, mI və mII-dən fərqli olaraq, xüsusi spontan fəallığı vardır. Bu fəallıq peysmeker hüceyrənin impulslarını tormozlayır, ona görə də peysmekerin zalpları arasındakı dövrdə neyron mIII spontan qıcıqlanmaya cavab olaraq, depressor-əzələ yığılır və ayağı substrat üzərinə endirir.

Adətən, beyin həşəratın hərəkətinə tormozlayıcı təsir göstərir. Tarakanlarda metotorakal düyünün peysmeker neyronlarının işə başlaması, hava axınının serkiləri qıcıqlandırması ilə həyata keçirilir.

Uçuşun tənzimi daha yaxşı çəyirtkələr üzərində tədqiq edilmişdir (*Fraenkel, 1932*). Sübut edilmişdir ki, çəyirtkənin ayağını substratdan ayrılması uçuşun reflektorunun işə salınmasından sonra baş verir. Bu «Frenkel refleksi» tərəfindən yaranan uçuş uzunmüddətli olmur. Bir neçə saniyədən sonra öz-özünə kəsilir. Uçuşu uzunmüddətli etmək üçün başda və qanadların əsasında yerləşən hava mexanoresep-torunun təsiri lazımdır. Deməli, çəyirtkə uçuşu işə salmaq və saxlamaq üçün müxtəlif reseptor sahələr iştirak etməlidir. Qanadların hərəkət ritmi uçuş zamanı döş düyünlər tərəfindən müəyyənləşir.

Baş düyünlərinin funksiyaları. Həşəratın başında 2 sinir mərkəzi yerləşir: udlaqaltı düyün və beyin. Hər iki baş düyünü ilkin reflektor mərkəzlər rolunda çıxış edə bilərlər. Beləki, udlaqaltı düyün ağız orqanlarının əzələlərini, beyin isə antennaları hərəkətə gətirən əzələləri tənzimləyir. *İkinci reflektor mərkəz* kimi baş düyünlərinin funksiyası ayrı-ayrı əzələlərin fəaliyyətinin mürəkkəb hərəkət

aktlarında və seqmentar reflekslәri tormozlamaq və ya qıcıqlandırmaq qabiliyyətində ifadə olunur.

Sakit halda həşəratın skelet əzələləri tonik gərginlik halında olur ki, bunun fonunda bütün lokomotor reaksiyaları həyata keçirilir. Hər seqmentdə əzələ tonusunun saxlanması sinir zəncirinin müvafiq düyünləri tərəfindən yerinə yetirilir, lakin bu zaman mütləq beyinin iştirakı olmalıdır. Eksperimentlər nəticəsində sübut olunmuşdur ki, protoserebrumun zədələnməsi əzələ tonusunun zəifləməsinə səbəb olur. *Mantis religiosa* dəvədəlləyinin beynini çıxartdıqda ayaqları uzanır, sallanmış vəziyyətdə bədəni ətrafların arasından yerə dəyir.

Həşəratın lokomotor fəaliyyəti baş düyünün 2 sistemi – *tormozlayıcı və qıcıqlandırıcı* tərəfindən nəzarət olunur.

Tormozlayıcı sistem protoserebrumda yerləşir. Protoserebrumun tormozlayıcı təsirinin mənbəyi, göbələkvari cismin fincanvari hissəsində yerləşən neyronlardır. Göbələkvari cismin tormozlayıcı substansiyaları qeyri-spesifik təsirə malikdir, yəni o, nəinki ayaqların gəzici hərəkətlərini, həmçinin, döş və qarın düyünlərinin vasitəsilə həyata keçirilən digər reflekslәri də tormozlayır.

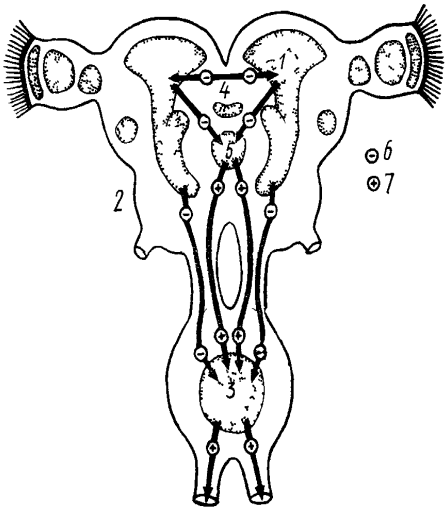
Qıcıqlandırıcı sistem də həmçinin qeyri-spesifikdir. O, iki mərkəzi əhatə edir ki, onun biri protoserebrumda, ikincisi isə udlaqaltı düyündə yerləşir (şəkil 51).

Protoserebrumun əsas qıcıqlanma mənbəyi mərkəzi cisimdir. Beləki, mərkəzi cismin neyronlarının yandırılması, bütün hərəkət aktlarının yox olmasına səbəb olur. Əksinə, onların lokal qıcıqlandırılması(əlbəttə, cərəyanla) həşəratın uçuşunu və gəzməsini fəallaşdırır.

Udlaqaltı düyün hərəkət fəallığını qıcıqlandırır, lakin özü protoserebrum tərəfindən tormozlanır. Beyinin funksiyalarından birini *sakitlik və fəallıq dövrlərinə nəzarət* təşkil edir. Protoserebrumun yerinə yetirdiyi bu funksiya da həşəratlarda «vaxtı dəyişmək» qabiliyyətini xarakterizə edir."Beyinin bioloji saatları" həşəratların davranışını, çoxalma və inkişafının sutkalıq ritmlərini müəyyənləşdirir.

Beyin ali analizatordur. Həşəratlarda bütün hiss orqanlarının beyində yerləşən öz mərkəzləri vardır. Beyin – *həşəratların instinktiv fəaliyyətinin ali mərkəzidir*. Məsələn, ipəkqurdunun tırtıllarında beyin puplaşmadan əvvəl barama hörmək instinktini tənzimləyir. Beləki, apardığımız müşahidələr nəticəsində məlum olmuşdur ki, «Şəki», «Yubiley» cinsinə aid olan ipəkqurdunun tırtıllarının son yaş dövründə beyinin liqatura vasitəsilə təcrid edilməsi, onların ipək ifrazetmə qabiliyyətini saxlasalar da barama sarıma qabiliyyətlərini

aradan qaldırır. Yəni, ipək lifləri qeyri-bərabər, dolaşıq tor şəklində, səkkizliklər formasında ifraz olunur.



Şəkil 51. Həşəratların hərəkətinə baş düyünlərinin tormozlayıcı və qıcıqlandırıcı təsirinin sxemi(*Huber, 1965* görə):
1-göbələkvari cisim, 2- beyin, 3- udlaqaltı düyün, 4- protoserebral körpü, 5-mərkəzi cisim, 6- tormozlayıcı təsir, 7- qıcıqlandırıcı təsir

Beyin, həşəratların qida davranışını da tənzimləyir. Belə ki, protoserebrumun arxa hissəsində bəzi zonaları qıcıqlandırdıqda məsələn, düzqanadlılarda istiqamətləndirilmiş, yəni məqsədyönlü qida axtarışı instinkti yaranır.

Həşəratın hərəkətində, davranışında əsas yerlərdən birini, onların *şərti reflekslər* əmələgətirmə qabiliyyəti tutur. Şərti reflekslərin əmələ gəlməsində beyin əsas yer tutur, onun iştirakı olmadan şərti reflekslər formalaşa bilməz.

Həşəratlarda şərti-reflektor fəaliyyət. Bütün həşəratlar tək-tək stimullara qarşı şərti reflekslər əmələgətirmə və «söndürmə» qabiliyyətinə malikdirlər. Həşəratlar sinfinin 7 dəstəsinə aid olan müxtəlif növlərində şərti reflekslərin əmələ gəlməsinin ən geniş variasiyaları əldə olunmuşdur. Şərti reflektor fəaliyyəti özünün ən yüksək səviyyəsinə bal arısı və digər pərdəqanadlılarda çatır.

Onurğalılarda olduğu kimi, şərti refleks həşəratlarda bu və ya digər *indiferent qıcıqlandırıcının* müəyyən təsir müddəti ərzində *şərtsiz qıcıqlandırıcı* ilə uyğunluq təşkil etməsi əsasında hasil olunur.

Arılarla (*Apis mellifera)* işlərkən şərtsiz qıcıqlandırıcı kimi: 1) şəkər məhlulu(müsbət qida reaksiyası əmələ gətirir); 2) limon t-su məhlulu(mənfi qida reaksiyası); 3) elektrik cərəyanı(müdafiə reaksiyası əmələ gətirir, yəni iynəsini çıxarır).

İndiferent qıcıqlandırıcı kimi rənglənmiş və ya rəngsiz fiqurlar, monoxromatik rənglər, müxtəlif iylər və s. göstmək olar. Məlum

olmuşdur ki, qida şərti refleksi, çiçəklərin ətrindən və s. daha tez hasil olunur.

Arılarda asanlıqla *üst-üstə düşən şərti reflekslər* hasil ola bilər. Bu reflekslər zamanı indifirent qıcıqlandırıcının təsiri möhkəmlənə qədər davam edir. *Kənarlaşdırılmış şərti reflekslər* (yəni dayandırılmış) çox çətinliklə formalaşır. Bu zaman indiferent qıcıqlandırıcının təsiri şərtsiz qıcıqlandırıcının təsirindən əvvəl kəsilir.

Gecikmiş şərti reflekslər qıcıqlandırıcıların əksinə təsiri ilə xarakterizə olunur: şərtsiz qıcıqlandırıcı indiferentdən əvvəl gəlir. Bu çox zəif və davamsız refleksdir.

Həşəratların ali sinir fəaliyyətində ən mühüm yeri şərti reflekslərin tormozlanması prosesləri tutur.

Xarici tormozlanma kənar qıcıqlandırıcıların həşəratlara təsiri zamanı baş verir.

Daxili tormozlanma həşəratın fərdi həyat dövrü ərzində formalaşır. İ.P.Pavlov göstərmişdir ki, bu zaman şərti refleks sönmür, o, daxili söndürücü tormozlayıcının təsiri altına düşür. A.K.Voskresenskaya və N.Q. Lopatinanın(1952) arılar üzərində apardıqları işlərin nəticələrinə görə, bu fikir təsdiqlənmişdir. Beləki, 1971-ci ildə N.Q.Lopatina tərəfindən arılarda şərti-reflektor tormozlanmanı əməlegətirmə qabiliyyətinin olması sübut edilmişdir. O, göstərmişdir ki, arılara eyni zamanda və ya növbəli şəkildə iki görmə stimulu təqdim edilərsə, və qida amili yalnız onlardan birində təqdim edilərsə(möhkəmlənərsə), onda ilkin mərhələdə hər iki stimul müsbət reaksiya əmələ gətirər. Bu, şərti reflekslərin generalizasiyası neyron toru üzrə *impulsların irradiasiyası* ilə bağlıdır.

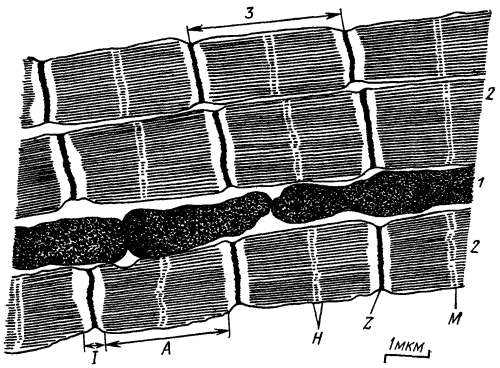
Lakin sonradan şərti-reflektor əlaqələrin dəqiqləşməsi baş verir və qida amili hesabına möhkəmlənmiş müsbət reaksiya itir, o, daxili differensial tormozlanmanın təsiri altına düşür.

Sinir-əzələ aparatı və işıqlanma orqanı.

Əzələ liflərinin funksional təşkili. Həşəratlarda həm skelet, həm də visseral əzələləri eninə-zolaqlı əzələ liflərindən təşkil olmuşdur. Əzələ lifi nazik, elastik qat – *sarkolema* ilə əhatə olmunmuş, *sarkoplazma və çoxsaylı nüvələrdən* ibarətdir. Sarkoplazmada oksidləşdirici fermentlərlə zəngin olan mitoxondrilər vardır. Oksidləşdirici fosforlaşma zamanı mitoxondrilərdə istifadə olunan oksigen, əzələ liflərinə traxeya və traxeollar sistemi vasitəsilə çatdırılır. Əzələ liflərinə aid olan strukturlardan *endoplazmatik retikulumu* da göstərmək vacibdir. Çünki o, Ca ionlarının fəal şəkildə

udulduğu və ifraz olunduğu yerdir. Ca^{2+} isə yığılan əzələlərin zülallarının fəallaşmasında mühüm rol oynayır.

Əzələ liflərinin yığılan hissəsi hər lifin daxilindən keçən uzun *miofibrillərdir.* Adətən, onlar çox nazik olur(1-2 mkm), bir-birindən zolaqşəkilli sarkoplazma ilə ayrılırlar. Miofibrillərin eninə zolaqlılığı işıqlı və qaranlıq disklərin növbələşməsi hesabına baş verir. İşıqlı disklər(I – disk) *izotrop;* qaralar isə (A-disk*) anizotrop* disklər adlanır. Həşəratın əzələsində izotrop sahələr anizotropdan az rast gəlir (şəkil 52).



Şəkil 52. Həşəratın əzələ lifinin köndələn kəsiyində miofibrillərin ultrastruktur xüsusiyyətləri (*Tışenko, 1986* görə):
1-mitoxondrilər; 2-miofibrillər; 3-sarkomer, A, İ, H, M, Z – sarkomerin elementləri

Həşəratların visseral əzələlərində eninə deyil, *tor miofibrillər* yerləşir. Miofibrilin struktur vahidi *sarkomer* adlanır. Hər miofibril 2 cür *protofibril(*eninə-zolaqlılıq) daşıyır – nazik və qalın. Protofibrillər yığıcı əzələ zülallarının toplandığı yerdir: nazik saplar – *aktindən,* qalınlar isə – *miozindəndir*. Nəticədə, aktinlə miozinin birləşməsi *aktinomiozin* adlanan zülal kompleksini əmələ gətirir. Bu aktomiozin sapları ATF –in olduğu şəraitdə yığılırlar. Bu sapların mexonokimyəvi fəallığı miozinin ATF molekulasını parçalayıb, orada olan ehtiyat enerini istifadə etmək qabiliyyəti ilə bağlıdır.

Əzələ liflərinin innervasiyası. Bütün buğumayaqlılarda əzələ lifləri sinir ucları ilə multiterminal innervasiya prinsipi üzrə təmin edilmişdir. Bu prinsipə görə həşəratın əzələ lifi çoxlu *sinir-əzələ sinapsları* təchiz edilmişdir. Həşəratların lifləri *sürətli, zəif və tormozlayan* innervasiyanı alırlar. Qeyd etmək lazımdır ki, eyni bir lif aksonların bütün bu kateqoriyaları ilə tənzimlənə bilər. *Polineyronal innervasiya prinsipi* buna əsaslanır. Bu prinsip skelet əzələlərinə aiddir. Həşəratların visseral əzələləri yalnız adi aksonlarla deyil, həmçinin, elektron-sıxlıqlı qranulalar daşıyan *neyrosekretor aksonlarla* innervasiya olunur.

Hoyla görə (*Hoyle, 1955),* çəyirtkənin baldırını qatlayan əzələyə 3 akson gedir – sürətli(F), zəif (S) və tormozlayan (I).

F- akson qıcıqlandıqda əzələ lifində hüceyrədaxili təsir potensialı qeyd olunur. Bu potensialın əmələ gəlməsi baldırın tez açılması ilə müşayiət olunur. Bu zaman tullanmaq effekti yaranır. F- aksonunun kəsilməsi çəyirtkənin tullanmaq qabiliyyətini itirməsinə səbəb olur. Lakin bu zaman o, yeriyə bilir. F-aksonunun təklikdə qıcıqlandırılması *tetanik yığılmanı* əmələ gətirir.

S-aksonu qıcıqlandırıldıqda qradual hüceyrədaxili potensial qeydə alınır. Kiçik amplitudalı potensialın əmələ gəlməsi əzələnin tonik yığılması ilə nəticələnir. Tək-tək qıcıqlandırıcı ilə təsir göstərildikdə heç bir yığılma müşahidə olunmur. Deməli, çəyirtkədə baldırın metatorokal açılmasında cəmi 30% əzələ lifi S-aksonla tənzimlənir.

I-aksonun qıcıqlandırılması əzələ liflərində membran potensialının dəyişilməsinə səbəb olur. Lakin bu zaman yığılma müşahidə edilmir. Adətən, bu cür aksonları *tormozlayıcı* adlandırırlar. Lakin onlar əzələ liflərinə stimuləedici təsir də göstərə bilirlər. Ona görə də F, S - işə salan, I – akson isə tənzimləyən kateqoriyaya aiddirlər.

Sinxron və asinxron əzələlər. Həşəratlarda skelet əzələlərinin yığılması sinir impulsları ilə həyata keçirilir. Lakin yığılmaların fəallığının üsulları sinxron və asinxron əzələlərdə bir-birindən fərqlənir.

Bir çox qanadlı həşəratlarda(ikiqanadlılar, pərdəqanadlılar və sərtqanadlılar müstəsna olmaqla) qanad aparatı *sinxron(neyrogen)* əzələlərlə idarə olunur. Bu əzələlər *neofibril liflərdən* ibarətdir ki, çox böyük olmayan miofibrilləri vardır.

Sinxron əzələnin hər bir yığılması sinir impulsu ilə baş verir və əzələ PT(potensial təsirlə) müşayiət olunur. PT, yəni o yerdə ki mənfi cərəyanlı potensial əmələ gəlir.

Sinxron əzələlər 1 saniyədə 33-34 yığılmanı həyata keçirə bilir. Deməli, belə əzələyə malik olan qanad aparatı çox yüksək tezlikli yığılmaları həyata keçirə bilmir. Bu əzələlər, eyni zamanda ayaq, antenna, ağız orqanları, qarıncıq, yumurtaqoyan aparat, sancan iynə, kopulyativ orqanları da təchiz edir.

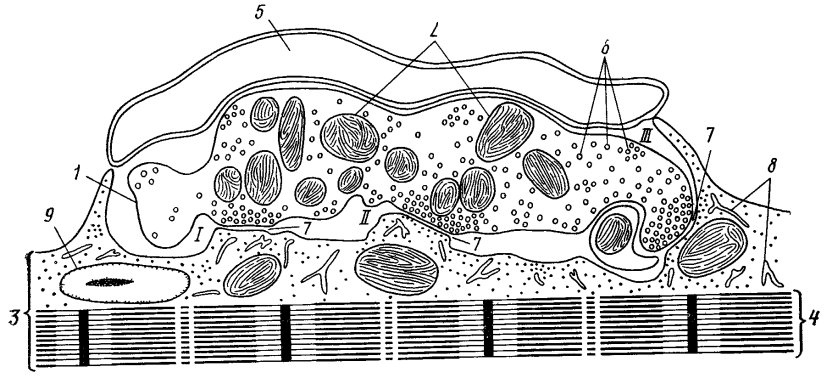
Asinxron (miogen) əzələlər yalnız 3 dəstəyə aid olan həşəratların – ikiqanadlılar, pərdəqanadlılar və sərtqanadlıların qanad aparatını hərəkətə gətirir. Bu tip əzələlər iri miofibrillərə malik olan fibrilyar liflərdən təşkil olunmuşlar. Onlar sinir «əmrlərindən» asılı deyillər, çünki onların yığılma ritmi əzələ liflərinin özü ilə müəyyənləşir. Fibrilyar liflər ixtisaslaşmış əzələ liflərinə aiddir. Ona görə də çox yüksək tezlikli yığılmaları həyata keçirə bilirlər. Qanad aparatından

başqa, asinxron əzələlər bəzi oxuyan cırcıramaların səsçıxaran aparatını təchiz edirlər.

Sinir – əzələ sinapsları. Həşəratların əzələlərində sinir ucları çox vaxt nazik varikoz(genişlənməli) şaxələr formasında olub, əzələ lifinin üzərində və ya sarkolemanın dərinliyində yerləşirlər. Bu formalı yerləşmə adətən ikiqanadlıların qanad əzələlərinə aiddir. Məsələn, *Palistis gallicus* arılarının seqmentarası əzələlərində qeyri-adi sinir uclarına, yəni kiçlərə(yumrucuqlara) malikdirlər. Hər əzələ lifi 6-7 kiç daşıyır.

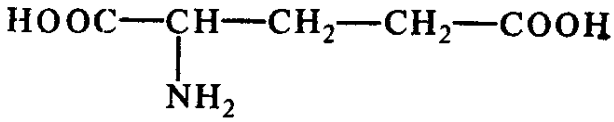
Sinirlə əzələnin birləşdiyi nahiyədə bir neçə sinaptik zona müşahidə edilir ki, burada hərəkətedici akson əzələ lifinə çox yaxın olur(şəkil 53). Sinir ucları hemolimfadan bir qat hüceyrələrlə ayrılır ki, bunlara *lemnoblastlar* adlanır. Hər sinaptik zonada sinir və əzələ hüceyrəsinin membranı 0,02 mkm enində *sinaptik dəliklə* ayrılır. Aksonun kontakt ucları *mitoxondrilər və sinaptik qovuqcuqlarla* zəngindir. Çox vaxt aksonun uclarında neyrosekretor qranulalar aşkar edilir. Sinaptik qovuqcuqlar bilavasitə bu qranulalarda əmələ gələ bilirlər. Qovuqcuqların olması sinir-əzələ sinapslarında qıcıqların və hərəkətedici(hərəki) aksonlardan tormozlayıcı təsirin ötürülməsi kimyəvi amilin iştirakı ilə baş verir.

A.K.Voskresenskayaya görə(1959, sinir-əzələ sinapslarının qıcıqlandırıcı mediatoru asetilxolindir. Lakin bir çox müəlliflərin tədqiqatları bunu təsdiq etmir.



Şəkil 53. Həşəratların skelet əzələləri üçün tipik olan sinir-əzələ sinapsının sxemi (*Tışenko, 1977* görə):
1-akson, 2- mitoxindrilər, 3- əzələ lifi, 4- miofibril, 5- neyrolemma, 6-sinaptik qovuqcuqlar, 7- sinaptik dəliklər, 8- endoplazmatik retikulumun müxtəlif istiqamətlərdə kəsilmiş borucuqları, 9- əzələ lifinin nüvəsi; I, II, III – ayrı-ayrı sinaptik zonalar

Məlum oldu ki, sürfələrin və yetkin həşəratların skelet əzələləri asetilxolinə qarşı həssas deyil. Son illərdə müəyyənləşmişdir ki, bu mediatr – *l-qlutamin t-sudur:*

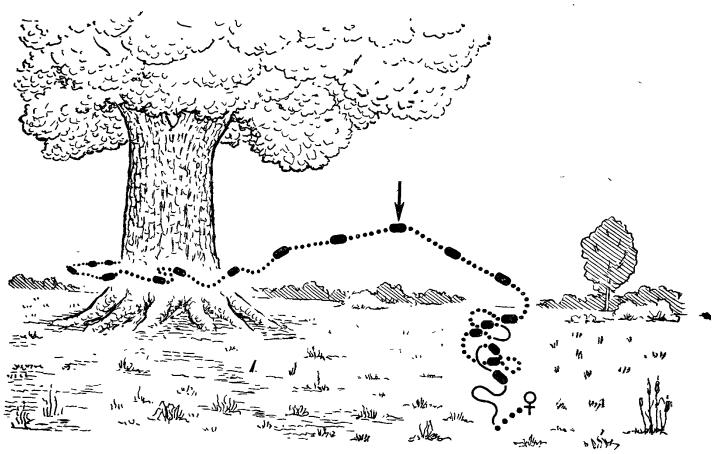


Digər mümkün mediatr kimi γ-aminoyağ t-sunu (QAMK) göstərmək lazımdır:

Həşəratlarda işıqlanma orqanı. Bəzi həşərat növlərində işıq saçan xüsusi orqan vardır ki, bəzən onu *fotogen orqan* kimi də adlanırırlar. Bunlar xüsusi ixtisaslaşmış effektorlardır. Əzələ lifləri kimi onlar da sinir siqnallarına tabedirlər və reflektor qövsü qapayırlar. Bu orqanlara ən çox sərtqanadlılarda (*Coleoptera)* müşahidə etmək mümkündür. Məsələn, şaqqıldaq bö]əklərin(*Elateridae)* 110 növündə bu orqan aşkar edilmişdir. Bəzi növlərdə erkəklərdə, bəzilərində isə dişilərdə bu orqan daha yaxşı inkişaf edir. Məsələn, işıldaquş böcəyində (*Lampyris)* dişilərdə bu orqan daha yaxşı inkişaf etmişdir.

Lampyris noctiluca

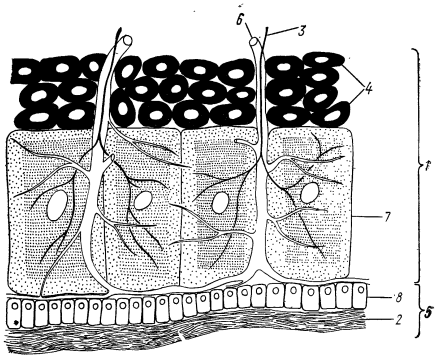
Bu, vizual siqnalizasiya üçün, yəni erkəklər tərəfindən daha yaxşı aşkar olunmaq üçün və növarası hibridləşmənin qarşısını almaqdan ötrü istifadə olunur. Adətən, işıldaquş böcəyinin erkəkləri pulsasiyaedən işıq göndərirlər. Dişilər isə erkəyin bir işıq göndərişini bir işıq cavabı ilə ifadə edirlər. Lakin bu hər növ üçün spesifik xarakter daşıyır (şəkil 54). İşıldaquşun işıqlanma orqanı – qarıncıq seqmentlərinin nazik kutikulası altında yerləşir və piy cisminin modifikasiya olunmuş bir hissəsidir. İşığın mənbəyi xüsusi hüceyrələrdir – *fotositlər* adlanırlar. Fotositlər sütüncuq formasında olub, bu orqanı təchiz edən traxeya şaxələrinin ətrafında yerləşirlər.

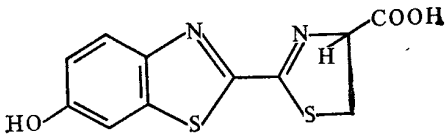


Şəkil 54. *Luciola lusitanica* işıldaquş böcəyinin (♂) nigah uçuş trayektoriyası (*Tışenko, 1986* görə): nöqtələrlə erkəyin pulsasiyaedən, xətt ilə isə daimi işıq saçması göstərilmişdir; işıq göndərişi oxla qeyd olunur, ♀ böcək cavab göndərir

Sinir şaxəsi işıldayan orqana traxeyalar boyu keçib daxil olurlar. Hər sinir lifi fotositlərə traxeya epitelisinin hüceyrəsi və ulduzşəkilli hüceyrə arasından keçib yaxınlaşır. Fotositlərin sitoplazması mitoxondrilər və sinaptik qovuqcuqlarla zəngindir. Qeyd olunur ki, bu qovuqcuqlarda *qıcıqlandırma mediatoru* yerləşir. Sinir impulsu lifin ucuna çatdıqda, mediator sinaptik dəliyə keçir və kimyəvi reaksiyanı stimulə edir. Bu reaksiya isə işığın ayrılması ilə müşayiət olunur.

Həşəratlarda oksidləşən substrat bu orqanlarda mürəkkəb üzvi birləşmə – *lütsiferindir:*





Şəkil 55. İşıldaquşun inıqlanma orqanının sxemi: 1-piy cismi; 2-kutikula; 3- sinir; 4-hüceyrənin əksi; 5-örtüklər; 6-traxeyalar; 7- fotosit; 8- epidermis

Xüsusi ferment lütsiferazanın və maqnium(Mg) ionlarının iştirakı ilə lütsiferin ATF ilə reaksiyaya girib *lütsiferin-adenil t-sunu* əmələ gətirir. Bu da oksidləşib(havanın oksigeni ilə) işıq enerjisini xaric edir: 1 mol lütsiferinə 1 mol oksigen istifadə edilir ki, 1 kvant işıq əmələ gəlir.

Hiss orqanları: *Hiss orqanları və reseptorların təşkilinin ümumi prinsipləri* .

İstənilən reflektor qövs reseptorlardan başlanır. Bunlar isə sinir impulslarına qıcıqlandırıcı stimulun enerjisini transformasiya edir. Adətən bir neçə qrup reseptorlar fərqləndirilir: 1) *mexanoreseptorlar* – mexaniki stimulları qəbul edirlər(toxunma, vibrasiya, basma və səs dalğaları); 2)*termoreseptorlar* – temperaturun dəyişilməsinə cavab verirlər; 3) *hiqroreseptorlar* – buxarın əmələgəlməsinə və damcı-maye rütubətə cavab verirlər; 4) *kimyəvi reseptorlar* – kimyəvi stimullara və distant təsirə qarşı cavab reaksiyası ilə çıxış edirlər; 5) *fotoreseptorlar* – işıq qıcıqlandırıcılarına cavab verənlər.

Bu tip reseptorların çoxusu xarici mühitdən gələn qıcıqlara cavab verdikləri üçün *eksteroseptorlar* adlanırlar: növlərinə görə 1) distal və 2) kontakt ekstroseptorlara ayrılırlar. Birinci halda məlumat qıcıqlanma mənbəyindən müəyyən məsafədə yerləşir, ikincidə isə bilavasitə onunla kontaktda olur.

İnteroseptorlar və proprioseptorlarda qıcıq mənbəyi həşəratın bədənidir. İnteroseptorlar daxili mühitin halı haqqında, proprioseptorlar isə həşəratın hərəkət sistemi və lokomotor reaksiyalarının fəaliyyəti haqda sinir sisteminə siqnal verir.

Bütün reseptorlar 2 kateqoriyaya bölünür: *ilkin,* yəni *birincilər və ikincilər.* Birincilərə sensor neyronların periferik çıxıntılarının qıcıqlarını qəbul edən reseptorlar, ikincilərə isə, hiss hüceyrələri, yəni sensor neyronla fəaliyyət göstərən agent arasında olanlar aiddir.

İstənilən reseptorun tərkibinə *sensor(reseptor) neyronlar* və müxtəlif *köməkçi strukturlar* daxildir. Adekvat qıcıqlandırıcı, köməkçi strukturları keçib, neyronun plazmatik membranasında lokalizə olunmuş spesifik zülal molekulaları ilə qarşılıqlı əlaqəyə girir. Bu əlaqənin nəticəsində membranadan keçən ionlar axınının dəyişilməsi baş verir ki, bu da yerli *reseptor(generator) potensialı (RP)* əmələ gətirir. İki cür RP fərqlənir: tez və zəif. Tez RP qıcıqlanma zamanı, zəif isə davamedən(stasionar) təsir zamanı yaranır.

Çox reseptorlar həşəratın bədəni üzəri və örtük qatı ilə bağlı olur, hər biri elementar sensor vahid kimi *sensillalar* adlanırlar (şəkil 56).

Hər sensilla kutikulyar köməkçi strukturlar, şəkildəyişmiş epidermal hüceyrələr və sensor neyronlarla təchiz olunmuşdur.

Primitiv, yəni ibtidai sensilla bir neyron ilə təchiz olunduğu halda, bir çox digər tiplərdə 2-5, hətta 10 neyron olur.

Sensillaların birliyi və ya eyni qıcıqlandırıcını qəbul edən reseptorların birliyi *hiss orqanları* adlanır. Həşəratlarda aşağıdakı hiss orqanları vardır: görmə, qoxu, eşitmə, dad, temperatur və osmotik hissiyat, toxunma, hərəkət(proprioseptor) və qravitasiya.

Adekvat qıcıqlandırıcıların tam analizini təmin edən bu törəmələr sistemi İ.P.Pavlova görə *analizator* adlanırlar. Analizator 3 şöbədən ibarətdir: reseptor, keçirici və mərkəzi. Məsələn, görmə analizatorunda *reseptor şöbə* fasetalı və sadə gözlərin ommatidiləri, *keçirici* – işığa həssas neyronların çıxıntıları, *mərkəzi şöbə* – protoserebrumun müvafiq hisslərinə uyğun gəlir.

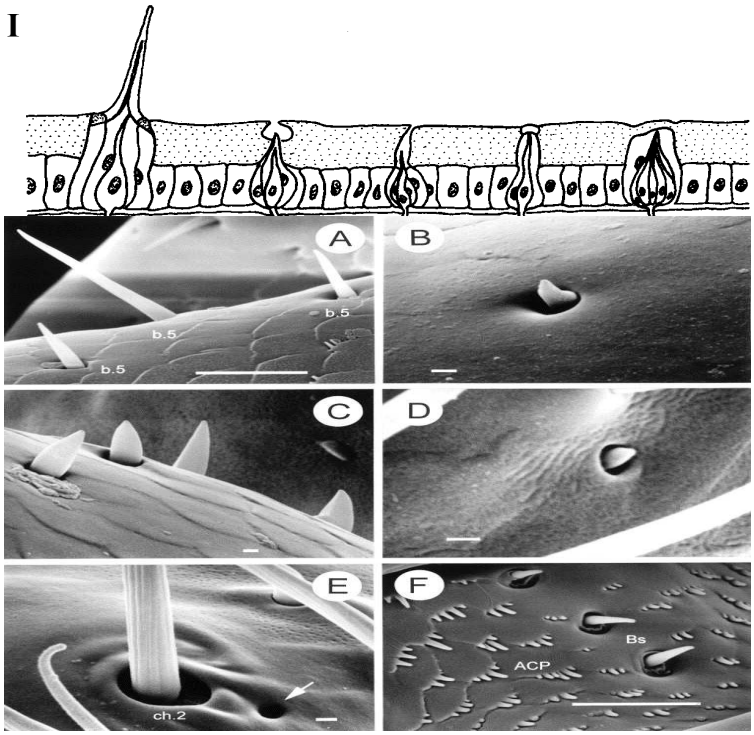
Həşəratın orqanizmində 9 əsas analizator ayırmaq olar: görmə, qoxu, dad, eşitmə, hərəkət, qravitasiya, visseral və temperatur.

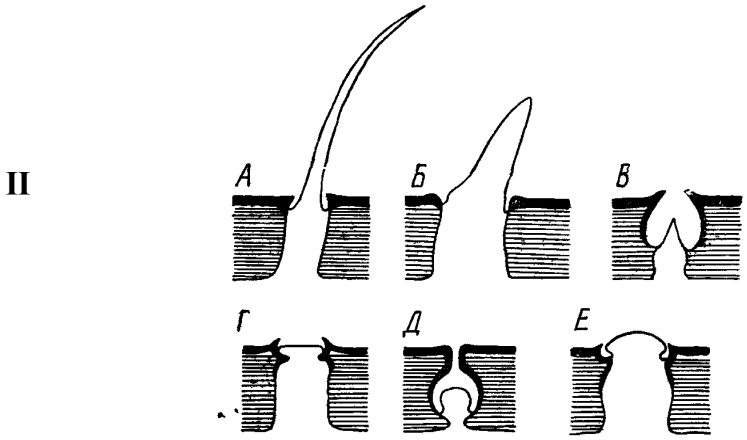
Trixoid mexanoreseptor sensillalar. Kutikulyar strukturların forma və yerləşməsindən asılı olaraq *trixoid, bazikonik, selokonik, plakoid, zəngvari* və s. sensillalar tipi vardır (şəkil 56).

Trixoid mexanoreseptorlar sesilla *bipolyar sinir hüceyrəsi* ilə tənzimlənir. Qəbuledici hissə örtük üzərində hərəkətli yerləşmiş tükcükdür. Neyronun distal (dendrit) çıxıntısı tükün əsasına gəlir, içəri keçmədən şəkildəyişmiş kiprikciyə çevrilir. Xaricdən kiprik kutikulyar örtük ilə bağlanır. Proksimal çıxıntı isə(akson) düyünə doğru yönəlir. Neyrondan başqa trixoid sensillanın tərkibinə 2 hüceyrə – *tormogen və trixogen* daxildir (şəkil 57). Trixoid sensillalar tək-tək halda bədənin hər yerində yerləşirlər və *taktil reseptorlar* rolunu oynayaraq, toxunma (lamisə) hissini tənzimləyirlər ki, həşəratın davranışında bu, böyük rol oynayır. Düzqanadlıların, tarakanların serkilərində və başında olan təkneyronlu trixoid sensillalar havanın yerdəyişməsinə yüksək həssaslıq göstərir, yəni küləyə qarşı həssas reseptorlar rolunu oynayırlar.

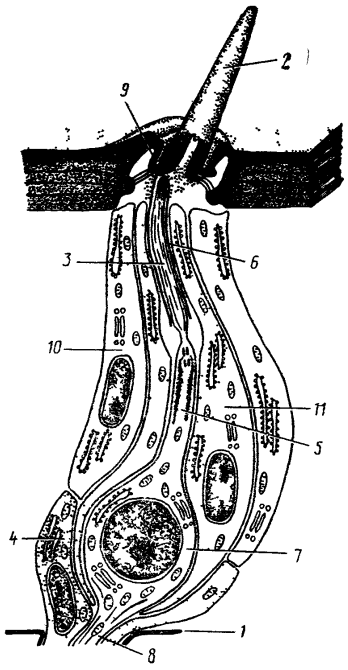
Proprioreseptorlara o mexanoreseptorlar aiddir ki, onlar əzələnin yığılması, bədən seqmentlərinin yerdəyişməsi, bədən çıxıntılarının hərəkətinə qarşı reaksiya verirlər.

Tüklü lövhələr – bu mexanoreseptorlar trixoid sensillaların yığımından ibarətdir. Bədənin kontakt yerlərində, yəni seqmentlər, ayağın buğumları, antennalar və maksilyar çıxıntı olan yerlərdə yerləşirlər. Məsələn, dəvədəlləyi, düzqanadlılarda tüklü lövhələr başın çönməsinə reaksiya verirlər.





Şəkil 56. Bəzi sensillaların kutikulyar strukturları:
I. *Benbidion properans* karabid böcəyində (♀) antennalar üzərində yerləşən bazikonik sensillalar:ch.-xetalar; ACP-kutikulyar çıxıntı; oxla göstərilən məsaməli sensillalar; **II.** A- trixoid sensilla, Б- bazikonik,B- selokonik, Г- plakoid, D- zəngvari(daxili), E- zəngvari(üst).

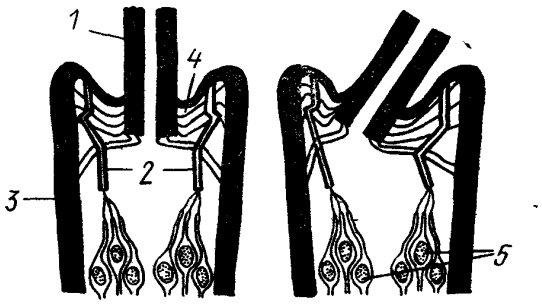


Şəkil 57. İynəcə sürfəsinin antennasında yerləşən trixoid mexanoreseptor sensillanın ultrastruktur quruluşu (*İvanov, 1978* görə):
1-bazal membrana, 2- mükcük, 3- şəkildəyişmiş kiprikcik, 4- qlial hüceyrə, 5- neyronun distal çıxıntısı, 6- kutikulyar örtük, 7- neyron, 8- neyronun proksimal çıxıntısı, 9- sərhəd membrana, 10- tormogen hüceyrə, 11- trixogen hüceyrə

Zəngvari sensilla – əzələ yığılması zamanı kutikulanın deformasiyasına reaksiya verirlər. Qanadlarda, ayaqlarda, yumurtaqoyan orqan və mandibulalarda rast gəlirlər.

Xordotonal orqanlar – birgə sensillalardan *(skolopidiyalar)* təşkil olmuşlar. Belə sensillanın əsasını bipolyar neyron dendritləri təşkil edir. Uzun, şəklidəyişilmiş kiprikciyi də olur. Xaricdən kiprik qabırğalı skolops və papaqcıq ilə örtülüdr. Xordotonal orqanlar əsasən həşəratın hərəkəti ilə bağlı olaraq kutikulanın dartılması və yığılmasına reaksiya verirlər.

Conston orqanlar – antennaların 2-ci buğumunda yerləşirlər. Çox mürəkkəb quruluşlu xordotonal orqanlara aiddirlər. İynəcələrdə hər jonston orqana 3 sensor neyron və 3 təminedici hüceyrə daxildir. Antennaların hər hərəkətinə bu orqanlar reaksiya verirlər (şəkil 58).



Şəkil 58. İynəcə sürfəsində antennanın qamçısının hərəkəti zamanı conston orqanının skolopidilərinin distal nahiyyələrinin deformasiyası (*İvanov, 1978* görə):
1- antennanın qamçısı; 2- kutikulyar pərdə; 3- antennanın ayaqcığı; 4- membranın birləşdiyi yer; 5- sensor neyronlar

Uzanma (dartılma) reseptoru – bədən boşluğunda yerləşir, multipolyar neyronla təchiz olunur. Bu reseptorlar ayrı-ayrı əzələlərin yığılması və bədən çıxıntılarının hərəkətinə nəzarət edirlər.

Eşitmə orqanları və səslərin generasiyası, vibroseptorlar.

Həşəratların çoxusu növdaxili və ya növarası kommunikasiya siqnalları olan səsləri generasiya etmək qabiliyyətinə malikdir. Səsçıxarmanın ən sadə növü – *bədənin müəyyən hissəsinin bərk substrata vurulmasıdır* (məsələn, qarışqalarda mandibula və qarıncığın və s.)

Qanadların vibrasiyası da səsçıxarma növü olub, kommunikasiya əhəmiyyətinə malikdir. Məsələn, drozofila milçəyinin erkək fərdləri dişilər ətrafında hərəkət edərkən xüsusi səslər çıxarırlar. Bu səslər isə yalnız bu növə xas olduğu üçün digər erkəklərin səsinə dişilər fikir vermirlər.

Səs siqnalları timbal membranaların titrəməsi hesabına baş verir. Bu, iki qabarıq lövhədir ki, birinci qarın seqmentinin yanlarında yerləşir. Membranaların altında hava kisələri – səs rezonatorları yerləşir. Hər membrananın titrəməsi güclü əzələ yığılması nəticəsində baş verir. Cırcıramalarda membrananın daxilə əyilməsi səs impulslarını əmələ gətirir.

Xüsusi *friksion aparatla* həşəratlarda səs siqnalları yayılır. Bu, daha aydın şəkildə düzqanadlılarda ifadə olunmuşdur. Həşəratlar arasında səs siqnalizasiyası özünün mürəkkəb quruluşu ilə düzqanadlılarda müxtəlif funksional mənası olan «mahnılar»la ifadə olunur. *Çağırış siqnalı* – məsələn, cinsi yetişkənliyə çatmış erkəklərin dişiləri cəlb etməsi üçün lazımdır. *Cavab siqnalı* – çəyirtkəkimilərdə dişilərin erkəklərə cavabı, *kopulyasion siqnal* cütləşmə üçün və s. göstərmək olar.

Səslərin qəbulu *vibroseptorlar* vasitəsilə yerinə yetirilir.

Hava və ya suda səslərin qəbulu *fonoreseptorlar* vasitəsilə baş verir. Serkarilərin fonoreseptoru çəyirtkəkimilərdə maksimal həssaslığa – 500 hs bərabərdir. Kələm sovkasında 20 hs və 1 khs.

Ən mürəkkəb eşitmə orqanı *timpanal orqandır.* Onlar xordotonal orqanlarla oxşardırlar. Timpanal orqanın funksional vahidi bipolyar neyron və 3 təminedici hüceyrədən (*papaqcıq, döşəyici və qlial*) ibarət olan skolopidilərdir. Bir timpanal orqana daxil olan sensillaların sayı kəpənəklərdə –3, çəyirtkədə – 70, cırjıramada – 1500 ola bilir.

Timpanal orqan həm səs təzyiqinə, həm də qradientə reaksiya verir. Timpanal orqanın tərkibinə fazotonik reseptorlar daxildir. Cırcıramalarda bu orqan qarıncığın əsasında, səsçıxaran aparatın

yanında yerləşir. Müxtəlif növ düzqanadlılarda tempanal orqanlar həssaslıq dərəcəsi və səslərin tezliyini qavramaq qabiliyyətinə görə fərqlənirlər. Kəpənəklərin döş seqmentlərində yerləşən (2 ön döş seqmenti)timpanal orqanları, yarasaların çıxardığı ultrasəsləri qəbul edə bilirlər.

Termoreseptorlar və hiqroreseptorlar. Həşəratların əsas termoreseptorları – trixoid, bazikonik və selikonik sensillalardadır ki, bədənin müxtəlif yerlərində, əsasən də antennalarda yerləşirlər. Həşəratlar isti və soyuğu qəbul edən reseptorlarla təchiz olunmuşlar.

Soyuq reseptorları trixoid sensillalardır, arılarda antennalarda, tarakanlarda antenna və ayaqların ucunda, tırtıllarda – antenna və maksilyar çıxıntılarda yerləşirlər.

İstilik reseptorları – bazikonik və ya selikonik sensillalardır. Antennalarda və maksilyar çıxıntılarda yerləşirlər. Temperatur artdıqca belə reseptorların impulslarının fəallığı da artır – maksimal diapazon 28-30^{0}C.

Soyuq və istilik sensillalarında temperatur stimullarına reseptorun reaksiyası fazalı xarakter daşıyır.

Hiqroreseptorlar, bazikonik və ya selikonik sensillalardan ibarətdir ki, bunlar da antennalarda yerləşir. Tırtıllarda bu reseptorların impulsiv fəallığı antennanın üzərindən quru hava axını keçdikdə tormozlanır, rütubəti 65%-dən artıq olan hava axınına cavab olaraq, impulsların tezliyi kəskin artır.

Eyni bir antenial sensilla həm termoreseptor, həm də hiqroreseptor orqan kimi fəaliyyət göstərə bilər.

Kontakt kimyəvi reseptorlar və dad analizatoru. Kontakt xemoreseptorlar substratın qida və ya yumurtaqoymaq üçün müvafiq gəlib-gəlməməsini müəyyənləşdirir. Bunlar dad analizatorunun periferik şöbəsini təşkil edir. Onlar ağız hissəsi, ayaqların ucunda, antennalarda və yumurtaqoyan orqanda yerləşirlər. Məsələn, *Phormia regina* milçəyində 300-ə qədər dad sesillası ağız aparatında və 3120 sensilla isə altı ayağında yerləşir.

Milçəklərdə xortumun və ayaqların üzərində yerləşən trixoid sensillalar tipik xemoreseptorlardır. Bu, bir sinir hüceyrəsidir ki, mexanoreseptor kimi fəaliyyət göstərir və M-neyron forması ilə ifadə olunur. Kimyəvi qıcıqların qəbulu xemoreseptor neyronlar tərəfindən qəbul olunur.

Dad sensillaları 3 və ya 4 kimyəvi reseptor neyronundan ibarətdir. Onlardan biri duz məhlullarına reaksiya göstərir və *L-neyron*

adlanır, digəri isə qlükoza, saxaroza və s. karbohidratlara reaksiya verir və *S-neyron* kimi ifadə olunur. Üçüncüsü, təmiz suyun təsirindən qıcıqlanır, deməli, su reseptorudur – *W-neyron* adlanır.

Həşəratların xemoreseptorları çox nadir hallarda süni birləşmələrə reaksiya verirlər, məsələn, saxarin kimyəvi reseptorların s-neyronlarını stimulə etmir. Ona görə də o, həşərat tərəfəindən şirin birləşmə kimi qəbul olunmur.

Distant xemoreseptorlar və qoxu analizatoru. Həşəratlar makrosmotik heyvanlardır, yəni yaxşı inkişaf etmiş iy (qoxu) aparatına malikdirlər. Adətən qoxu vasitəsilə həşəratlar yemi, yumurtaqoyma substratını, suda və quruda hərəkət etmək üçün, ağcaqanadlarda qan qoxusu sahibləri tanımağa köməklik edir. İylərin qəbulu həşəratlarda distant xemoreseptorlar vasitəsilə həyata keçirilir. Bu, müxtəlif cinsli qoxu sensillaları olub antennalarda, bəzən maksiyar çıxıntılarda yerləşir.

Həşəratlarda 5 tip qoxu sensillası vardır(şəkil 59). Antenial reseptorlar trixoid, bazokonik, selokonik və plakoid sensillalar, maksilyar çıxıntılarda olanlar isə xüsusi xemoreseptorlar – topuzvari sensillalarla təmin olunmuşdur.

Trixoid qoxu sensillaları uzun, çoxlu məsaməli tükcükdən ibarətdir. Hər sensilla 2-3 (kəpənəklərdə), 50-60 (bitlərdə) neyronlarla təchiz olunmuşdur.

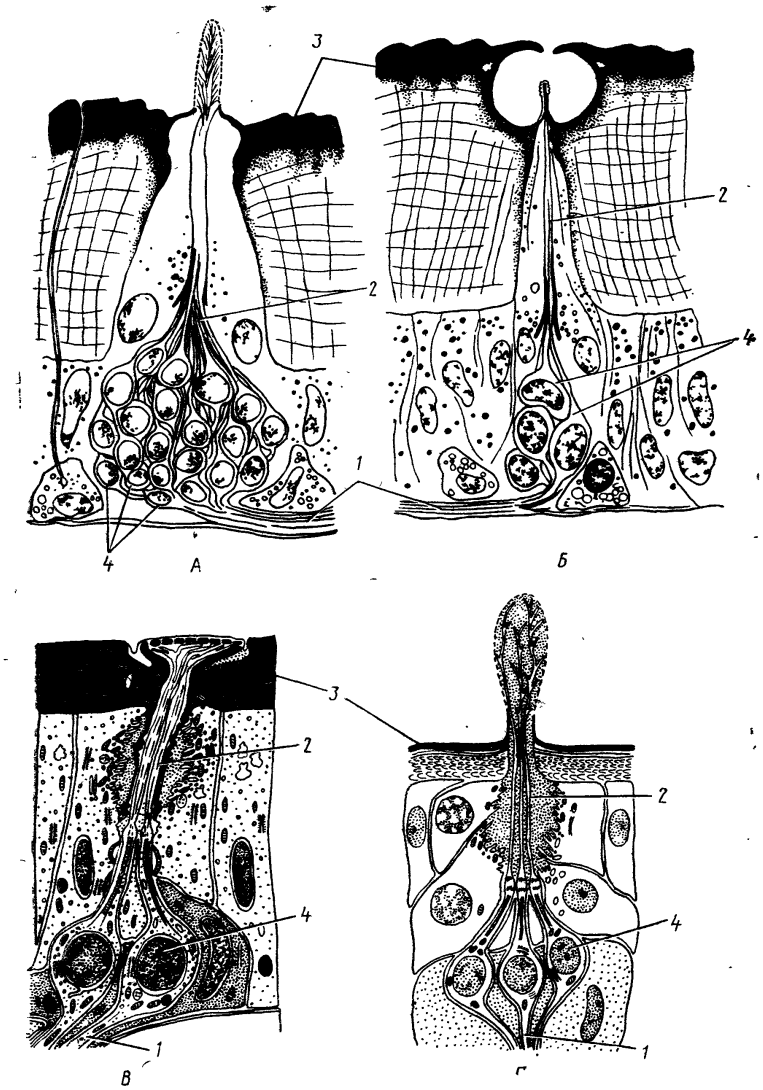
Bazokonik qoxu sensillası – kutikulyar hissədə məsaməli, tikanvari çıxıntısı vardır. Bu çıxıntılarda çoxsaylı dendrit şaxələri yerləşir. Adətən bu sensillalar 2-5 neyrondan ibarət olur.

Selokonik qoxu sensillası – kutikulaya girmiş nazik, şırımlı konusları xatırladır. Konusun divarları məsamələrlə zəngindir. Ucunda çox böyük olmayan deşik vardır. Hər selokonik sensilla 3-5 həssas hüceyrələrlə innervasiya olunur ki, onların dendritləri konusun ucuna tərəf yönəlmişdir. Bu tip antenial reseptorlar, nəinki qoxuya, həmçinin temperatur və ya rütubətin təsirinə də həssasdır.

Plakoid sensilla – bərabərqanadlıların *(Homoptera)*, bulaqçıların (*Trichoptera)*, pərdəqanadlıların (*Hymenoptera)* antennalarında aşkar edilmişdir. Bu, məsamələrlə zəngin kutikulyar lövhəcikdir.

Topuzvari sensilla – ağjaqanadların *(Culicidae),* mığmığanın (*Phlebotomidae)* və göyünlərin (*Tabanidae)* maksilyar çıxıntılarında olur.

Kimyəvi qıcığı nazikdivarlı kutikulyar çıxıntı vasitəsilə ötürür. Hər sensilla 2-4 həssas hüceyrələr tərəfindən innervasiya olunur.

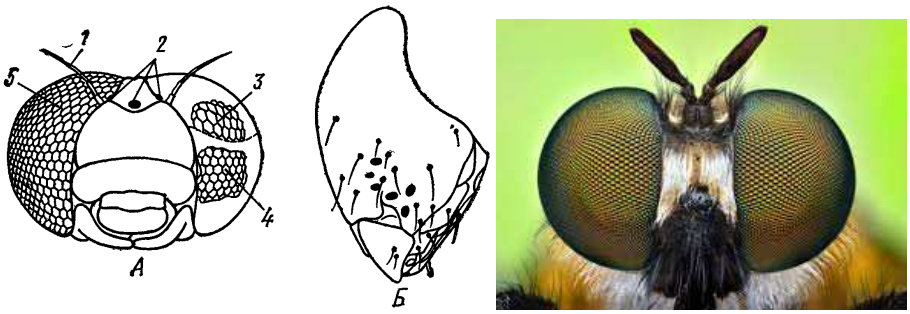


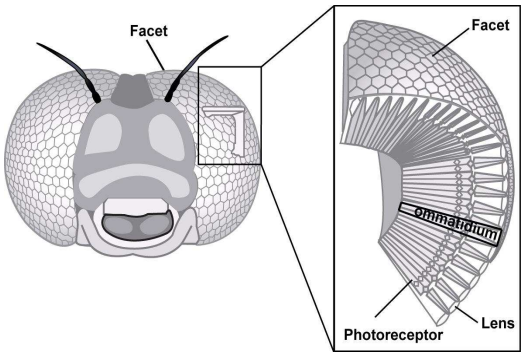
Şəkil 59. Həşəratlarda qoxu sensillalarının bəzi tipləri(*İvanov, 1966; Elizarov, Çayka,1972;Slifer et al.,1959* görə):
A-çəyirtkənin antennalarında bazikonik sensilla, B- çəyirtkənin antennasında selokonik sensilla,C- üzgəc böcəyin antennalarında plakoid sensilla, Ç- ağcaqanadın maksilyar çıxıntılarında topuzvari sensilla; 1- aksonlar, 2-dendritlər, 3- kutikula, 4- xemoreseptorların neyronları

Antennaların qoxu reseptorlarında yerləşən neyronların aksonları bir yerə toplanır və deytoserebruma tərəf yönəlir. Deyto-

serebrumun bir çox hüceyrələri qoxu qıcıqlandırıcısına qarşı impulsiv reaksiya verir. Lakin onların arasında cinsi feromona reaksiya verən neyronlar daha çox tədqiqatçıları cəlb edir. Beləki, bundan konkret növlərə qarşı mübarizə tədbirlərinin işlənib hazırlanmasında istifadə etmək mümkündür. Başqa qoxulara zəif reaksiyalar alındığı halda buna qarşı çox güclü cavab reaksiyası qeyd olunur.

Fotoreseptorlar və görmə analizatoru. Həşəratlar 3 tip görmə orqanına – fasetalı gözlər, dorsal və lateral gözlərə malikdirlər(şəkil 60).





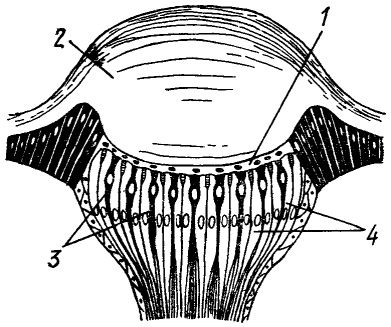
Şəkil 60. Həşəratlarda görmə orqanları (*Gerasimov, 1952;Mazoxin - Porşnyakov, 1965* görə):
A- *Libellula quadrimajulata* iynəcəsinin başında fasetalı və dorsal gözlərin yerləşməsi, B- *Coccuc coccus* ağacyonan tırtıllarının başında sol tərəfdən lateral gözlərin yerləşməsi; 1- antennalar, 2- dorsal gözlər, 3- gözün yuxarı hissəsində iri fasetalar, 4- gözün aşağı hissəsinin kiçik fasetaları, 5- fasetalı gözlər

Fasetalı gözlər çoxsaylı fotoreseptorlar – ommatidilərdən ibarətdir. Lateral və dorsal gözlər isə ayrılıqda fotoreseptorlara malikdir.

Lateral gözlər (stemmalar) tam inkişaf yolunu keçən həşəratların tırtıllarına xasdır. Onlar başın yanlarında yerləşib, 1-30-a qədər ola bilərlər. Tırtıllarda 6 cüt göz elə yerləşmişdir ki, praktiki olaraq, hər biri özünün görmə sahəsinə malikdir (şəkil 60, B).

Müxtəlif dəstələrdə lateral gözlər müxtəlif cür olur. Tırtıllar adətən əşyaları böyüklüyünə, forma və rənginə görə seçə bilirlər.

Dorsal gözlər (ocelli) fasetalı gözlərlə birlikdə ola bilirlər, əlavə görmə orqanı kimi fəaliyyət göstərirlər. Adətən belə gözlər yaxşı uçan yetkin həşəratlarda (3 ədəd) təsadüf olunur. Üçbucaq şəklində alın(təpə) hissəsində yerləşirlər. Çox vaxt orta göz itir və 2 yan gözlər qalır. Dorsal gözlərin işığı sındıran linzası şəffaf, ikitərəfli qabarıq kutikulyar qalınlıqdır (şəkil 61). Linza altında şəffaf korneagen hüceyrələr və torlu qişa(retinula) yerləşir ki, bu, retinal sensor neyronlardan və piqment hüceyrələrdən ibarətdir.



Şəkil 61. Dorsal(sadə)gözün sxemi (Weber, 1966 görə*)*:
1- korneagen hüceyrələr, 2- linza,3- piqment hüceyrələri, 4-retinal neyronlar

Retinal neyronların qısa çıxıntıları birləşib *osellyar düyünləri* əmələ gətirir. Bu düyünlər hər gözün arxasında yerləşir. Bu düyünlərdə retinal hüceyrələr assosativ neyronlarla sinaptik kontaktlar əmələ gətirirlər. Dorsal gözlərin optik sistemi əşyaların çox aydın görməyə imkan verir. Lakin bu gözlər əşyanın formasını əks etdirə bilmir. Görünür ki, bu gözlər başqa funksiyanı yerinə yetirirlər.

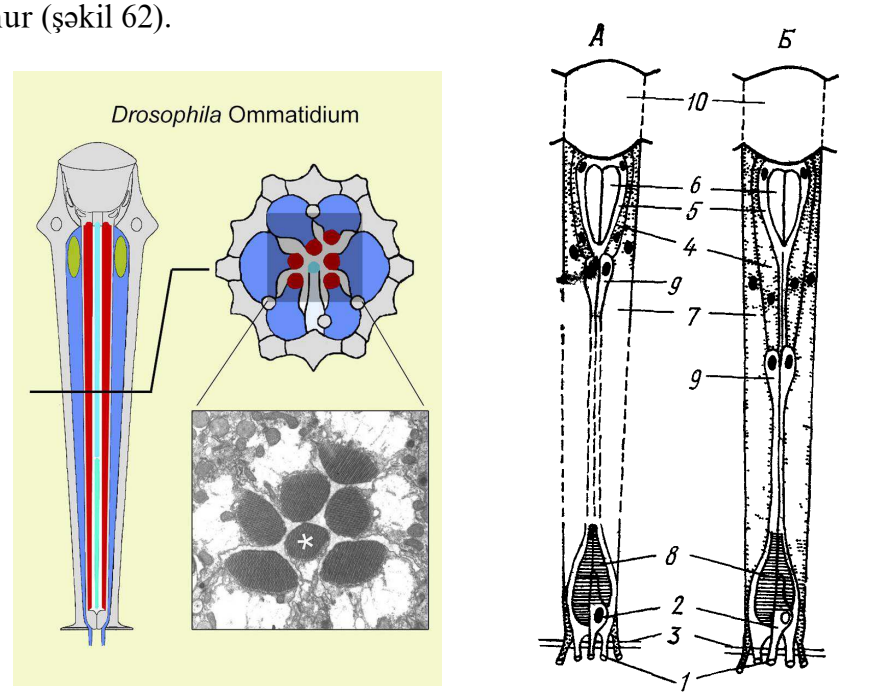
Fasetalı gözlər(oculi) demək olar ki, bütün yetkin həşəratlarda və qeyri-tam inkişaf yolunu keçənlərin sürfələrinə xasdır. Bitlər (*Hemiptera),* yelpikqanadlılarda(*Strepsiptera)* bu gözlər sonradan itir. Ommatidlərin sayı müxtəlifdir, məsələn, qarışqada bir neçə yüz, iynəjə, kəpənəklərdə 28000 və s. olur.

Ommatidlərin işığı sındıran aparatı *büllurdan və kristalik konusdan ibarətdir (*şəkil 62). Kristalik konus Zemperov hüceyrələrindən əmələ gəlmişdir. Bülluru əmələ gətirən 2 korneagen hüceyrələr işığı izoləedən aparata daxil olur və əsas *piqment hüceyrələr* adlanırlar. Bütün hüceyrələrin sitoplazmasında işıqdan qoruyan piqmentlərin - ommoxrom və pterinlərin qranulaları vardır.

Ommatidlərin işığa həssas vahidi – *retinal(görmə) hüceyrəsi* təşkil edir ki, bu qısa aksona malik unipolyar neyrondur. Hər ommatididə 8-9 dairəvi şəkildə yerləşmiş retinal hüceyrələr vardır. Bunlardan bir və ya ikisi gözün dibində yerləşir və *bazal hüceyrələr* adlanırlar. Retinal neyronlar silindrik dəstə – *retinula* əmələ gətirir.

Bu dəstənin mərkəzində *rabdom* – retinal hüceyrələrin ifraz etdiyi məhsul yerləşir. Rabdom ayrı-ayrı rabdomerlərdən ibarətdir ki, hər rabdomer çoxlu mikroskopik borucuqlar – mikrovillərdən ibarətdir. Bu mikrovillərdə *görmə piqmentləri* yerləşir, deməli, işığın foto-kimyəvi prosesləri(resepsiyası) rabdomerlərdə həyata keçirilir. Retinal neyronların aksonları protoserebruma – görmə paylarına doğru gedir. Hər görmə mərkəzində 3 assosativ mərkəz yerləşir. Hər mərkəz çox mürəkkəb sinir kütləsi olub, görmə məlumatını müəyyən ardıcıllıqla işləyir.

Görmə və həşəratlarda görmə orientasiyası. Fasetalı gözlərdə obrazlar çoxlu nöqtəli təsvirdən ibarətdir. Bu təsvirlər ayrı-ayrı ommatidlərlər əmələ gətirir. Həşəratlarda *görmə itiliyi* ommatidlərin bucaq sıxlığından asılıdır. Gözün qabarıq hissəsi üzərində nə qədər çox ommatidi yerləşirsə, bir o qədər görmə itiliyi çox yüksək olur. Fasetalı göz iki işıqlanan nöqtəni seçə bilir. Qonşu ommatidilərin üzərinə düşən iki nöqtənin təsviri eyni bir işıqlanan ləkə şəklində ifadə olunur (şəkil 62).



Şəkil 62. Qaranlıq (A) və işıq (B) uyğunlaşmaları halında ommatidilərin quruluşu: 1-retinal hüceyrələrin aksonları, 2- bazal hüceyrələr, 3- bazal membrana, 4- gözün piqment hüceyrələri, 5- Zemperov hüceyrələri, 6- kristalik konus, 7- əlavə piqment hüceyrələri, 8- rabdom, 9- retinal hüceyrələr, 10- büllur

Fasetalı gözlər *akkomodasiya* qabiliyyətinə malik deyil və müxtəlif məsafələrdən görməyə uyğunlaşmamışlar. Ona görə də həşəratlarda obyektə qədər olan məsafə ilə obyektin ayrı-ayrı hissələrini görmə arasında əks mütənasiblik mövcuddur, yəni obyekt yaxın olduqca həşərat daha çox detalları seçə bilir.

Fasetalı gözlərin əşyanın formasını seçmə qabiliyyətini, həşəratın davranış reaksiyalarına görə fərqləndirmək mümkündür. Beləki, milçəklər, arılar və gündüz saatlarında fəal olan kəpənəklər spontan şəkildə (təlimsiz) daha mürəkkəb konturlu fiqurların üzərinə qonurlar. Kertsin məlumatlarına görə (*Kertz, 1935),* arı təlimdən sonra da real fiqura doğru deyil, onun haçalanmış formasına, bucaqları çox olana doğru meyl edir.

Həşəratların orientasiyası üçün görmə stimulları mühüm rol oynayır. Məsələn, işıq açıq sahədə sərbəst uçuş üçün mühüm əlamət ola bilər. İşıqdan azad uçuş üçün genişliyin olması siqnal kimi həşərat tərəfindən istifadə edilə bilir. Məlumdur ki, arılar 2 cür formada rəqs edirlər. Dairəvi rəqsi yuvanın yanında, yırğalanan rəqsi isə yem götürdüyü yerə 100 m qalmış edir. Deməli, polyarizasiya işığının qavranılması, arılar üçün yem olmasına dair əsas məlumat mənbəyidir.

Həşəratlarda rəngli görmə iki və ya üç *işıqqəbuledicilərinə* əsaslanır. İşıqqəbuledicilər dedikdə müəyyən tip fotoreseptorlar başa düşülür ki, onlar spesifik görmə piqmenti ilə təchiz olunmuşlar. Rəngləri seçmək üçün minimum 2 işıqqəbuledici lazımdır. Termitlərin fasetalı gözlərində yalnız bir işıqqəbuledici vardır. Ona görə də onlar rəngli görmə qabiliyyətinə malik deyillər. Həşəratlarda rəngli görmə *dixromatik* (qarışqa, parıldaq böcək) və ya *trixromatik* (arılar, kəpənəklər) ola bilər.

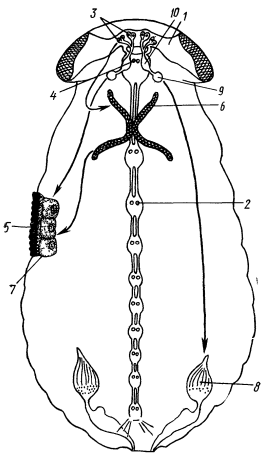
7. ENDOKRİN VƏZİLƏR VƏ HORMONLAR

Həşəratların əsas endokrin orqanları. Endokrin orqanlar – müxtəlif fizioloji prosesləri tənzimləyən hormonları sintez edir, toplayır və hemolimfaya ifraz edirlər. Həşəratların əsas endokrin vəziləri – *neyrosekretor hüceyrələr(NSH), retroserebral kompleks, perisimpatik orqanlar və protorakal vəziləri* əhatə edir. Hormonal tənzimin universal xarakter daşımasına baxmayaraq, hər hormonun təsiri konkret *hədəf orqanlara* yönəlir.

Neyrosekretor hüceyrələr sinir sisteminin mərkəzi düyünlərində yerləşirlər. Onların ifraz etdiyi hormonlar *neyrohormonlar* adlanırlar. Beyinin NSH həşəratın inkişafının tənzimlənməsində mühüm rol oynayır: onların ifraz etdiyi *fəallaşdırıcı hormon* protorakal vəzilərin fəallığını idarə edir. Müxtəlif həşərat növlərinin beynində NSH miqdarı müxtəlifdir: düzqanadlılar (*Orthoptera)* və tarakanlarda (*Blattoptera)* 2000, kəpənəklərdə (*Lepidoptera)* 44-50 ədəd NSH vardır.

Beynə daxil olan NSH müxtəlif tipə aiddir: A-, B-, C- və D-hüceyrələr. Bu cür müxtəliflik hər tipin müxtəlif neyrohormonları sintez etməsi və onların icra etdiyi funksiyaların müxtəlifliyi ilə əlaqədardır.

Retroserebral kompleks 2 cür beyin vəzilərindən – kardial (*corpora cardiaca*) və əlavə cisimlərdən (*corpora allata*) ibarətdir. Kardial vəzilər beyinin arxasında yerləşir və onunla kardial sinirlər vasitəsilə birləşirlər(şəkil 63).



Şəkil 63. Həşərat bədənində əsas endokrin və hədəf orqanlarının yerləşmə sxemi (*Novak, 1959* görə):
1- beyin, 2- döş və qarın düyünlərinin neyrosekretor hüceyrələri, 3- beyinin neyrosekretor hüceyrələri, 4- udlaqaltı düyünün neyrosekretor hüceyrələri,5- örtük, 6- protorakal vəzilər, 7- epidermal hüceyrələr, 8- yumurtalıqlar, 9- corpora allata, 10- corpora cordiaca

Kardial vəzilərdən əlavə cisimlərə doğru allatal sinirlər gedir. Retroserebral kompleksin funksiyası beyinin NSH-nin ifraz etdiyi ehtiyat materialı toplamaq və həşəratların böyümə, inkişaf, davranış, çoxalmasını tənzimləyən öz hormonlarını sintez etməkdən ibarətdir. Belə orqanlar *neyrohemal orqanlar* adlanırlar. Həşəratların orqanizmində neyrohemal orqan

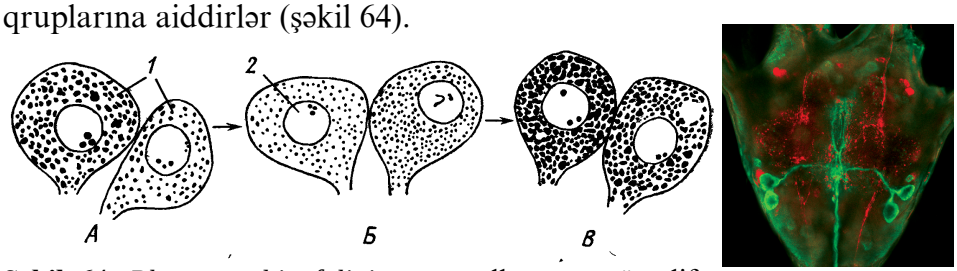
olan kardial cisimlər 2 zonadan təşkil olmuşlar: birincidə neyrosekretor məhsullar, ikincidə isə özünün sintez etdiyi neyrohormonlar yerləşir.

Pulcuqqanadlılarda *(Lepidoptera)* beyinin neyrosekreti, nəinki kardial cisimlərdə, həmçinin əlavə cisimlərdə toplanır. Lakin əlavə cisimlərin funksiyası yuvenil hormonlarını (YH) sintez etməkdir. Bu hormonlar həşəratlarda morfogenetik çevrilmələri və qabıqdəyişmənin xarakterini müəyyənləşdirir.

Perisimpatik orqan döş və qarıncığın düyünlərinin hüceyrələrindən ifraz olunan neyrosekreti hemolimfaya keçirir və toplayırlar. Bu orqanlar metamer şəkildə sinir zəncirinin düyünlərində yerləşir.

Protorakal(ventral) vəzilər – bir cüt formasız, uzunsov bağlar şəklində olub döş seqmentlərinin ventral hissəsində yerləşirlər. Bu vəzilər qabıqdəyişmə hormonu *ekdizonları* sintez edən orqanlardır.

Neyrohormonlar NSH tərəfindən sintez olunurlar. Bunlar fizioloji fəal maddələrdir, həşəratların inkişafını, davranışını, maddələr mübadiləsini tənzimləyirlər. Oliqopeptid və polipeptid qruplarına aiddirlər (şəkil 64).



Şəkil 64. *Phragmatobia fuliginosa* tırtıllarının müxtəlif inkişaf mərhələlərində beyinin medial neyrosekretor hüceyrələri (*Kind, 1968* görə):
A- IV yaş qabıqdəyişmədən əvvəl;B- V yaş, qabıqdəyişmədən 1 gün sonra; C- V yaş, qabıqdəyişmədən 3 gün sonra: 1- neyrosekretin qranulaları; 2- nüvə

Fəallaşdırıcı hormon kardial, bəzən isə əlavə cisimlər tərəfindən də hemolimfaya ifraz edilir. Əsas mənbəyi protoserebrumun medial-A hüceyrələridir. Protorakotrop təsirə malikdir. Yəni onun hemolimfaya ifraz edilməsi, bilavasitə, protorakal vəziləri qabıqdəyişmə hormonunu sintez etməyə stimullaşdırır.

İmaqonun çıxış hormonu yalnız pulcuqqanadlılarda aşkar edilmişdir. Palıd ipəkqurdunda (*Antheraea pernyi)* bu hormon pup mərhələsinin ortalarında beyinin NSH-i tərəfindən sintez olunmağa başlanır. Sonradan keçir kardial cisimlərə və buradan, yalnız pup mərhələsi bitdikdən sonra, hemolimfaya ifraz olunur. Bu hormon mərkəzi sinir sisteminə təsir göstərməklə sinir impulslarının yaran-

masına və kəpənəklərdə stereotipik davranışların formalaşmasına səbəb olur ki, nəticədə onlar pupun qabığından çıxırlar.

Embrional diapauza hormonu – udlaqaltı düyünün iki neyrosekretor hüceyrələri tərəfindən sintez olunur. Hal-hazırda onun fizioloji təsiri yalnız iki növ üzərində – tut ipəkqurdu(*Bombyx mori)* və antik dalqalısı (*Orgyia antiqua)* öyrənilmişdir. *Ekoloji şəraitdən asılı olaraq hər iki növün kəpənəkləri* ya diapauzada olan, ya da olmayan yumurtalar qoya bilir. Bu hormon böyük yaşlı tırtıllarda sintez olunur və udlaqaltı vəzinin NSH-də toplanır. Hormonun hemolimfaya ifrazı pup mərhələsinin sonunda, kəpənək çıxdıqdan sonra baş verir. Lakin bu vəziyyət yalnız diapauzada olan yumurtaları qoyan kəpənəklərdə baş verir. Hemolimfaya keçən hormon yumurta hüceyrəsinə daxil olur və embrional diapauzanın formalaşmasına şərait yaradır.

Bursikon – xüsusi neyrohormondur, həşəratların örtük qatına təsir göstərir və qabıqdəyişmə zamanı kutikulanın sklerotizasiyasını həyata keçirir. Müxtəlif NSH tərəfindən sintez olunur.

Xromaktiv hormon – həşəratlarda rəngin fizioloji dəyişilməsini həyata keçirir.Əsasən, tritoserebrumun NSH-i tərəfindən sintez olunur.

Diuretik hormon - malpigi borularında ekskresiya prosesini sürətləndirir. Mərkəzi sinir sisteminin müxtəlif NSH-i tərəfindən sintez olunur.

Hiperqlikemik hormon hemolimfada treqalozanın miqdarını artırır. Treqaloza piy cisminin trofositləri tərəfindən sintez olunduğu üçün piy cismi bu hormonun əsas hədəf toxumasıdır. Özünün fizioloji təsirinə görə, bu hormon, onurğalıların qanında şəkərin miqdarını artıran *qlükaqon hormonu* ilə oxşardır. Hiperqlikemik hormonun ən yüksək miqdarı kardial cisimlərdə aşkar edilsə də o, burada yalnız toplanır, sintezi isə beyinin NSH-i tərəfindən həyata keçirilir.

*Adipokinetik hormon*_kardial cisimlərin vəzili zonasında sintez olunur. Piy cismində ehtiyat triqliseridlərin parçalanması yolu ilə diqliseridlərin əmələ gəlməsini həyata keçirir.

Ekdizonlar buğumayaqlılarda, o cümlədən, həşəratlarda qabıqdəyişməni idarə edirlər. Onlar steroid hormonlara aiddirlər. Həşəratlarda 2 əsas qabıqdəyişmə hormonu aşkar olunmuşdur - α-ekdizon(xüsusi ekdizon) və β-ekdizon (ekdisteron). Bunlar birbirindən yalnız əlavə hidroksil qrupunun(-OH) olmasına görə fərqlənirlər.

Bitkilərdə tapılmış ekdizonlar *fitoekdizonlar* adlanırlar. Həşərat orqanizmi ekdizonları xolestrerindən sintez edir. Zoofaqlarda bu

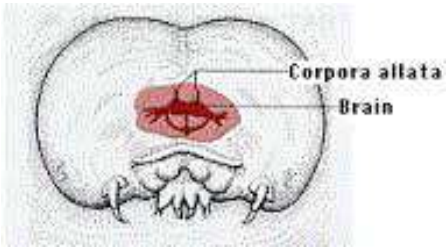
birləşmə orqanizmə qida vasitəsilə daxil olur. Ekdizonların hemolimfada nəqli xüsusi zülal - daşıyıcılar vasitəsilə yerinə yetirilir. Ekdizonun orqanizmdə inaktivləşməsi hidroksilləşmə, oksidləşmə və sulfatla qlükozanın konyuqatlarının əmələ gəlməsi yolu ilə baş verir.

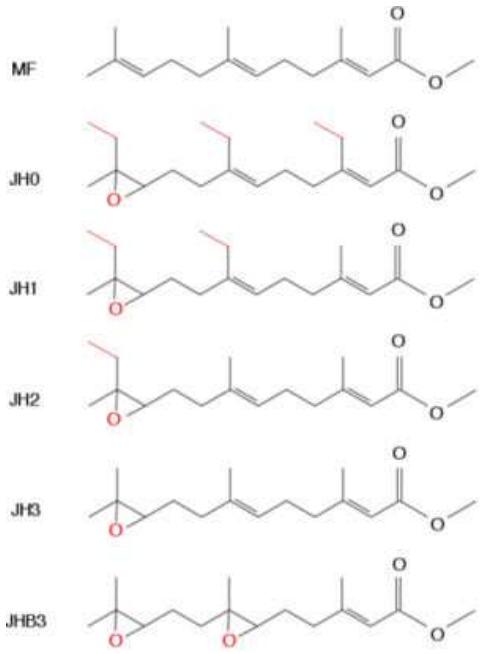
Həşəratlarda ekdizonlar protorakal vəzilər tərəfindən sintez olunurlar. Onların miqdarı hemolimfada qabıqdəyişmədən əvvəl kəskin artır və qabıqdəyişmədən sonra azalır. Puplarda ekdizonların miqdarının artması histogenezdən əvvəl baş verir.

Müvafiq olaraq, protorakal vəzilər tırtıl və puplarda müşahidə olunduğu halda yetkin fərdlərdə yox olurlar.Protorakal vəzilərin tərkibinə aid olan hüceyrələrin çox iri dənəvərşəkilli nüvələri olur. Bu vəzilərin tsiklik fəallığı əsasən bu nüvələrin ölçülərinin böyüməsi və ümumiyyətlə, vəzinin hər qabıqdəyişmədən əvvəl böyüməsi ilə ifadə olunur.

Yuvenil hormonlar və yuvenoidlər.

Yuvenil hormonları karbon zəncirinin bir ucunda $–COOCH_3$, digərində isə epoksiqrupu |>O daşıyan birləşmələrdir Hal-hazırda üç yuvenil hormonu – YH-C_{18}, YH-C_{17} və YH-C_{16} məlumdur. Birinci ikisi təmiz halda *Saturniidae* fəsiləsinə aid olan kəpənəklərdə, üçüncü isə *Manduca sexta*- tütün kəpənəyindən əldə olunmuşdur:





Yuvenil hormonları əlavə cisimlər (*corpora allata*) tərəfindən sintez olunur. Həşəratın beynində (*brain)* bu vəzinin fəaliyyətini tənzimləyən 2 mərkəz aşkar edilmişdir. Onlardan biri yuvenil hormonlarının sintezini stimullaşdıran neyrohormon sintez edir, digəri isə sinir yolu ilə bu vəzilərin sintetik fəaliyyətini tormozlayır.

Embrional inkişaf zamanı yuvenil hormonunun yüksək qatılığı *ovosit* təsirə malik olur və embriogenezin gedişini pozur. Postembrional mərhələlərdə yuvenil hormonları ikili təsir göstərir – *morfogenetik və qonadotrop*.

Qanadlı həşəratların tırtıllarında yuvenil hormonlarının morfogenetik təsiri tırtılın(və ya sürfənin) imaqoya çevrilməsinə mane olur. Corpora allata vəzisinin tut ipəkqurdu tırtıllarının kiçik yaşlarında çıxarılması yeni tırtıl yaşına qabıqdəyişmə əvəzinə onların puplara çevrilməsi, və sonradan bu puplardan «cırtdan» kəpənəklərin uçuşu ilə nəticələnmişdir.

Qonadotrop təsir isə imaginal mərhələdə biruzə verir. Xüsusən dişi fərdlərdə vitellogenezin tənzimi, oositlərdə sarı maddəsinin toplanması və s. proseslər yuvenil hormonu vasitəsilə tənzimlənir. Aparılmış tədqiqatlar nəticəsində müəyyənləşmişdir ki, sintetik üsulla sintez edilmiş yuvenil hormonları həm morfogenetik, həm də qonadotrop effektləri tamamilə bərpa edə bilirlər (*Quliyeva, 2001)*. Bu zaman həmin birləşməni tırtılların(və ya digər fazaların) üzərinə çəkmək kifayət edir. Yuvenil hormonlarının təsirini immitasiya edən bu birləşmələr *yuvenoidlər* adlanırlar. Onların çoxusu mikroorqanizmlərdən, bitki və heyvanlardan əldə edilir.

Hal-hazırda 3000-ə qədər təbii və sintetik yuvenoidlər məlumdur. Qeyri-spesifik seskviterpenlərdən - farnezol, farnezil t-nun metil efirini; monotsiklik seskviterpenlərdən – yuvabion və dehidroyuvabionu (kağız faktoru) göstərmək olar(*Burov, Sazonov, 1987)*.

İnkişafın hormonal tənzimi. Qeyd edildiyi kimi, hormonların morfogenetik təsiri artıq embriogenezdə biruzə verir. Məlumdur ki, embrionun inkişafı embrional qabıqdəyişmələrlə müşayət olunur. Bu zaman rüşeym halında olan protorakal vəzilər və NSH sürfənin yumurtadan çıxmasından çox əvvəl öz fəaliyyətlərinə başlayırlar.

Zərərli bağacıq (*Eurygaster integriceps)* iki embrional qabıqdəyişmə keçirir. İkinci qabıqdəyişmə prosesində sürfə kutikulası formalaşır və bu kutikula birincidən fərqlənir.Bu zaman yuvenil hormonu ilə ekzotəsir göstərildikdə ikinci qabıqdəyişmənin xarakteri dəyişir (*Polivanova, 1982)*. Belə ki, bu fərdlərdə sürfə kutikulası əvəzinə yenidən embrional kutikula əmələ gəlir. Deməli, yuvenil hormonu metamorfozda olduğu kimi, yumurtaların inkişafı zamanı da forma əmələgəlmə proseslərini tormozlayır.

Postembrional inkişaf zamanı morfogenetik proseslər bir neçə hormonun nəzarəti altında olur. İstənilən qabıqdəyişmə(tırtıl, pup, imaginal) yalnız hemolimfaya fəallaşdırıcı hormon ifraz olunduqdan

sonra baş verir. Bu zaman ekdizon sintez olunur və onun epidermal hüceyrələrə təsiri nəticəsində qabıqdəyişmə prosesi gedir. Hər qabıqdəyişmə bursikonun sintezi ilə bitir ki, bu, örtüklərin bərkiməsi, rənglənməsinə gətirib çıxarır.

Qabıqdəyişməni tənzim edən hormonların ifrazolunma vaxtı həm tırtılların(məsələn, *Manduca sexta*- da) kritik çəkisi(yəni hər növün yalnız özünə xas olan kritik çəkisi mövcuddur, bu növ üçün – 5 q), həm də digər amillərin birgə təsiri nəticəsində baş verir. Məsələn, qansoran bit *Rhodnius prolixus* sürfələrinin birinci dəfə yem qəbulu qabıqdəyişmənin başlanmasına səbəb olur. Bu zaman cavab reaksiyası olan fəallaşdırıcı hormonnun ifrazı prosesi yalnız bağırsaq qanla dolub, divarlara təzyiq göstərdikdən sonra başlanır. Sürfə doyduqdan sonra qarıncıq ilə beyin arasında olan sinir bağlarını kəsdikdə qabıqdəyişmənin qarşısı alınır.

Həşəratlarda NSH tərəfindən sintez olunan hormonların ifrazı günün uzunluğu (fotoperiod) tərəfindən tənzimlənən sutkalıq ritmə tabedir. Məsələn, ən gözəl test obyekt olan tütün kəpənəyi *Manduca sexta*-da 12 saat gün uzunluğunda fəallaşdırıcı hormonun ilkin porsiyası, sutkanın yalnız işıqlı dövründə sintez olunur. Yaxud *Saturniidae* fəsiləsinə aid olan kəpənəklərdə çıxış hormonun sintezi prosesi onların beynində həkk olunmuş «bioloji saatlar» vasitəsilə tənzimlənir və bu, işıqlanma şəraiti ilə sıx əlaqədədir. Həmçinin, *Hyalophora cecropia* kəpənəkləri pupdan gündüz saatlarında çıxdığı halda, palıd ipəkqurdu kəpənəkləri *Antheraea pernyi* yalnız axşam saatlarında çıxırlar.

İmaqo mərhələsində protorakal vəzilər degenerasiyaya uğrayırlar və bu zaman ekdizon, bir qabıqdəyişmə hormonu kimi öz əhəmiyyətini itirir. Nəticədə, NSH-in ifraz etdiyi hormonlar sintez olunur. Onlar corpora allata vəzisinin fəaliyyətini tənzimləyirlər. Bu zaman yuvenil hormonu özünün qonadotorop fəaliyyətinə başlayır. Ona görə də yetkin mərhələdə yuvenil hormonun titri çox yüksək olur.

Diapauzanın hormonal tənzimi. Diapauza həşəratlarda iqlimdən asılı olan sakitlik halının tipik təzahürüdür. İqlim şəraiti nisbətən yaxşı olmayan yerlərdə qeyri-əlverişli şərait (əsasən də qış mövsümündə) təkamül prosesində həyat tsiklində belə bir uyğunlaşmanın formalaşmasına səbəb olmuşdur.

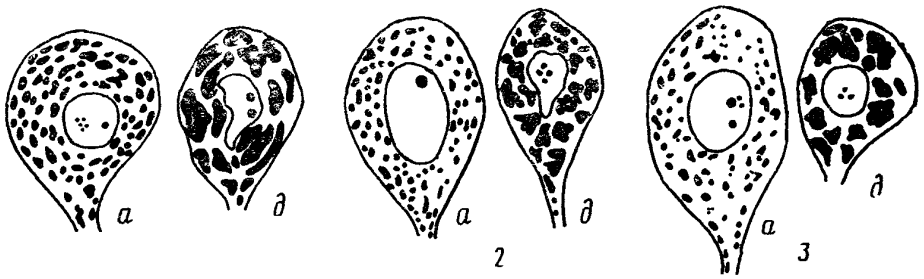
Diapauzanın başlanması xüsusi fizioloji hazırlıq dövrünün keçməsini tələb edir. Yəni bütün sakitlik dövrü ərzində orqanizmin həyatilik qabiliyyətini qoruyub saxlamaq üçün ehtiyat üzvi

birləşmələrin piy cismində toplanması tələb olunur. Diapauza zamanı qaz mübadiləsi kəskin şəkildə zəifləyir, sitoxrom fermentlərinin çoxusu reduksiya olunur. Hemolimfa və toxumaların əhəmiyyətli dərəcədə susuzlaşması baş verir, zülalların və nuklein turşularının biosintezi prosesləri tormozlanır, hüceyrələrin mitotik bölünməsi dayanır.

Diapauza hər növ üçün xarakterik olan həyat tsiklinin istənilən mərhələsində baş verə bilər. *Embrional, tırtıl, pup və imaginal diapauza* növlərini fərqləndirirlər.

Yuxarıda qeyd olunduğu kimi, *embrional diap*auza əsasən iki növdə – ipəkqurdu və antik dalğacıqda daha yaxşı tədqiq edilmişdir. Bu baxımdan Koqure (*Koguqe, 1933),* Kindin(*Kind, 1965-1971),* Fukudanın *(Fukuda, 1976)* nəticələri olduqca böyük əhəmiyyət kəsb edir.

Pup diapauzasının hormonal mexanizmi ilk dəfə Vilyams tərəfindən (*Williams, 1946-1956)* amerika tovuzgöz kəpənəyi *Hyalophora cecropia* üzərində tədqiq olunmuşdur. Məlum olmuşdur ki, diapauzanın induksiyasına(yəni başlamasına) səbəb pup üçün lazım olan fəallaşdırıcı hormon və ekdizonun çatışmamasıdır. İnkişaf və diapauzanın tənzimində beyin əsas rol oynayır. Beləki, diapauzada olan puplarda ekdizonun azlığı beyinin fəallaşdırıcı hormonu sintez etməsinə imkan vermir. Beyin hormonunun əsas hədəfi – imaginal inkişafın fəallaşmasına səbəb olan protorakal vəzilərdir. Diapauzada olan puplara ekdizonun inyeksiyası morfogenezin baş verməsinə gətirib çıxarır (şəkil 65).



Şəkil 65. *Spilosoma menthastri* puplarının fəal (*a*) və diapauzada (*d*) olan dövrlərində beynin neyrosekretor hüceyrələrinin müxtəlif tipləri (*Kind, 1968* görə):
1-A′-hüceyrələri; 2- M_3 qrupunun hüceyrələri; 3- M_2 qrupunun hüceyrələri

Fəallaşdırıcı hormonun ifrazının qarşısının alınması və ekdizonun sintezinin tormozlandırılması *tırtıl diapauzasının* əsas mexanizmini təşkil edir. Lakin bu diapauzanın saxlanmasında(yəni dava-

miyyətində) mühüm rolu yuvenil hormonu oynayır. Beləki, jorpora allata vəzisinin diapauzada olan tırtılların orqanizmindən çıxarılması diapauzanın dayanması və puplaşmanın başlanması ilə nəticələnir. Görünür ki, yuvenil hormonunun titrinin artması NSH-in tormozlanmasına səbəb olur və bu zaman tırtıl diapauzası saxlanılır.

Beləliklə, həm tırtıl, həm də pup diapauzaları oxşar fizioloji mexanizmlər tərəfindən müəyyənləşirlər – hər iki halda diapauzanın yaranmasının səbəbi fəallaşdırıcı hormonun azlığıdır.

İmaginal diapauza əsasən dişi fərdlərə xasdır. Bu zaman yumurtalıqların inkişafı dayanır, oogenez tormozlanır və yumurtaqoyma prosesi pozulur. İmaginal diapauza zamanı erkək fərdlərin cinsi fəallığı tormozlanır və onlarda cinsi əlavə vəzilərin inkişafı dayanır. Yetkin fərdlərin diapauzası çox vaxt davranışda, metabolizmin gedişində, hətta rənglərində dəyişikliklərin baş verməsi ilə müşayiət olur.

İmaginal diapauzanın yaranmasının əsas səbəbi, corpora allata vəzilərinin fəaliyyətinin kəskin surətdə zəifləməsi təşkil edir. Bu vəzilər isə məlum olduğu kimi, əsas endokrin orqanlardan biridir və oogenezi, yumurtaqoyma prosesini stimulə edir.

İmaginal diapauzanın idarə olunmasında corpora allata vəzilərindən başqa, beyin də iştirak edir. Beyin corpora allata vəzisini əsasən iki – sinir və neyrohumoral yolla idarə edir. Görünür ki, dişi fərdlərin diapauzası zamanı corpora allata vəzilərinin fəaliyətsizliyi təmin edən mühüm amil fəallaşdırıcı hormonun azlığıdır. Çünki çoxalma qabiliyyətinə malik olan dişi fərdlərdə bu hormon beyinin medial neyrosekretor hüceyrələri tərəfindən müntəzəm surətdə hemolimfaya ifraz olunur. Corpora allata vəzisinin fəaliyyətinə beyinin tormozlayıcı təsiri, ilk növbədə sinir kanalları vasitəsilə ötürülür.

8. Ç O X A L M A

İkicinsli çoxalma. Həşəratlarda, bir çox çoxhüceyrəli orqanizmlərdə olduğu kimi, çoxalma, əsasən, ikicinsli yolla həyata keçir. Belə çoxalma üsulunda 3 mərhələ fərqləndirilir: 1)*mayalama,* yəni cinsi hüceyrənin erkək fərddən dişiyə ötürülməsi; 2)*mayalanma*_ - spermatozoidlərin yumurta hüceyrəsinə keçməsi; 3)*yumurtaqoyma və ya sürfələrin doğulması.*

Akademik M.S.Qilyarovun tədqiqatlarının nəticələrinə görə (*Qilyarov, 1970)*, bütün quruda yaşayan ibtidai buğumayaqlılarda *xarici-daxili mayalanma* (yəni cütləşmə baş verm ədən) geniş yayılmışdır. Beləki, erkək fərd toxumlarını xüsusi spermatoforlar vasitəsilə xaricə mühitə qoyur və sonradan, bunlar dişi fərdlər tərəfindən götürülür. Belə mayalanma, adətən, torpaqda yaşayan növlərdə təsadüf olunur. Çünki yüksək rütubət belə şəraitdə toxumun uzun müddət qalmasına imkan verir.

Həşəratlarda belə mayalanma yalnız ilkin qanadsızlarda (*Apterygota)* müşahidə olunur. Qanadlı həşəratlara isə (*Pterygota)* tipik xarici - daxili mayalanma üsulu xas deyil; toxumun ötürülməsi, həmişə mayalanma vasitəsilə həyata keçirilir. V.P.Tışenkonun göstərdiyi kimi(*Tışenko, 1986),* həşəratların çox dəstələrinə yalnız *daxili spermatoforlu* mayalama xasdır. Daxili mayalama zamanı spermatofor toxum mayesini qurumaqdan qoruyur, onu qidalı maddələrlə təmin edir. Spermatofor əmələ gətirməyən qanadlı həşəratlarda *birbaşa mayalama* baş verir. Bu zaman toxumların həyat qabiliyyətiliyi, toxum qəbuledicilərdə xüsusi zülalların– *mukoprotein* və ya *qlükoproteinlərin* olmasından asılıdır.

Bütün quruda yaşayan buğumayaqlılarda yumurta hüceyrəsinin mayalanması ana orqanizmində baş verir. Toxumqəbuledicidə olan toxumlar ovulyasiyadan sonra oradan çıxırlar. Həşəratlarda isə, pərdəqanadlılar (*Hymenoptera)* müstəsna olmaqla, toxumların toxumqəbuledicidən xaric edilməsi, əzələvi divarların reflektor yığılması hesabına həyata keçirilir. Xüsusi vəzinin ifraz etdiyi kimyəvi fəallaşdırıcılar toxumların hərəkətini təmin edir. Bu vəzinin sekresiyası, mərkəzi sinir sistemindən keçən endogen və ya xarici stimullar vasitəsilə tənzimlənir.

Həşəratların çoxusu yumurtalarını, onların sürfələrini doruya biləcək bəzi növlərin üzərinə qoyurlar. Məsələn, yarpaqyeyən böcək *Chrysomelidae* –də və yırtıcılardan *Staphylinidae* –də aşkar edilmiş *fakultativ diri balavermə* hər hansı xüsusi uyğunlaşmalarla müşayiət olunmur. Sadəcə olaraq, yumurta hüceyrəsinin mayalanması baş

verdikdən sonra mayalanmış bu yumurta, hər hansı bir səbəbdən, yumurta borularında qalır və burada inkişaf edir. Belə növlərdə həm yumurtaqoyma prosesi, həm də diri bala doğma müşahidə olunur.

Obliqat diri balavermə hadisəsi dişi fərdlərin cinsi orqanlarında baş verən xüsusi modifikasiyalar nəticəsində mümkün olur. *Yumurtadoğma* formasında yumurta daxilində inkişaf edən embrionlar ana orqanizmindən heç bir qida maddəsi almır; ana fərddən yalnız su ilə təmin olunurlar. Həmin su, hemolimfa vasitəsilə balalığa çatdırılır. Lakin *əsl diri balavermə* zamanı isə embrionlar anadan qidalı maddələr, duzlar, su ilə zəngin olan «süd» qəbul edirlər. Məsələn, *Diploptera punctata* diri bala doğan tarakanın «südündə» 45% zülal, 25% sulu karbonlar, 16-22% lipidlər və 5% amin turşuları olur. Diri bala doğma həşəratın bir çox qrupuna xasdır (şəkil 66).

Şəkil 66. Diri bala doğan mənənələr

Xüsusən mənənələr və fırmilçəklərə tsiklik partenogenez xarakterikdir. *Diploptera* cinsinə aid olan tarakanlarda və bəzi ali milçəklərdə əsl diri baladoğmaya keçid müşahidə olunmuşdur. Tarakanların balalığının divarı, milçəklərdə isə əlavə cinsi vəzilər «südü» ifraz edir. Qansoran milçəklərdə əlavə cinsi vəzilərin ifraz etdiyi birləşmələr sürfələrin qida ehtiyacını tamamilə təmin edir.

Çoxalmanın başqa üsulları. Cinsi çoxalmanın xas olduğu həşəratların çoxusunda çoxalmanın digər növləri də müşahidə olunur.

Spontan partenogenez yolu çoxalma zamanı yumurtaların az faizi mayalanmadan sonra inkişaf edirlər. Məsələn, tut ipəkqurdunda (*Bombyx mori)* partenogenez çoxalma çox nadir hallarda təsadüf olunur. Bu zaman 100000, hətta 1000000 ədəd mayalanmamış yumurtadan 1 ədəd tırtıl çıxır. Bunların yalnız 12%-i imaginal mərhələyə qədər inkşaf edə bilir. Belə ki, həmin fərdlərin həyat qabiliyyətləri çox zəif olur. Spontan partenogenez həmişə *deyterotokiq*

olur, yəni mayalanmamış yumurtalardan doğulan fərdlər həmişə müxtəlif cinslidirlər.

İlk dəfə olaraq, B.L.Astaurov *termofəallaq* (43-55^{0}C) üsulunun köməyi ilə süni partenogenezi həyata keçirmiş və bu zaman doğulan fərdlər *telitokiq*, yəni hamısı dişi orqanizmlər olmuşlar.

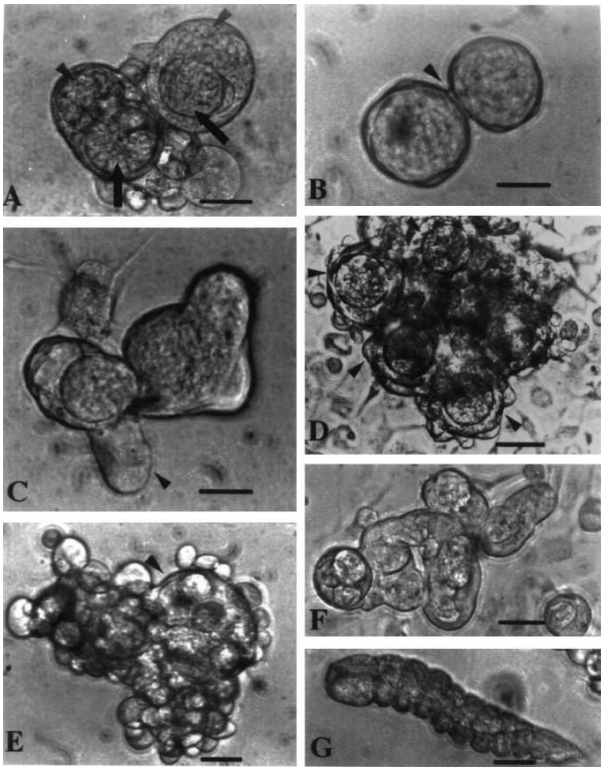
Telitokiya tipli süni partenogenezin olması, təbiətdə *populyasion partenogenezin* mənşəyini izah etməyə imkan verir. Populyasion partenogenez, təbiətdə çoxalma dövründə dişilərin təcrid olunduğu bir zamanda növün qorunub saxlanması üçün formalaşmış uyğunlaşmadır.

Populyasion partenogenezə, demək olar ki, bütün həşərat dəstələrində təsadüf edilir. Lakin ən çox bu hadisə otyeyənlərdə *(Psocoptera)* müşahidə olunur. Bu növlərdə 2 tip populyasiya mövcuddur: 1) *ikicinsli* – cinslərin normal nisbəti 1:1 olanlar; 2) *partenogenetik* – tamamilə erkəkləri olmayanlar. Bu zaman partenogenetik dişilər öz növündən olan erkəklərlə mayalana bilmir. Nəticədə kəskin surətdə daimi partenogenezə keçid müşahidə olunur. Məlumdur ki, belə növlərdə ümumiyyətlə, erkək və ikicinsli populyasiya olmur məsələn, fır milçəklərində (*Cecidomyiidae)*. Əgər populyasion partenogenez zamanı məkan daxilində ikicinsli və bircinsli formalar təcrid olunursa, *tsiklik partenogenezdə* onlar zaman daxilində ayrılmış olurlar. Tsiklik partenogenez partenogenetik və ikicinsli nəsillərin iqlim növbələşməsində biruzə verir. Məsələn, mənənələr və fır milçəklərində.

Mənənlərdə tsiklik partenogenez və diri sürfədoğma qabiliyyəti müşahidə olunur (şəkil 66). Yay fəslində partenogenetik dişi dirisürfə doğur, lakin payızda ikicinsli nəslin mayalanmış dişiləri iri, qışlayan yumurtalar qoyurlar. Partenogenetik dişilər, koloniyalarda qanadsız və qanadlı fərdlər formasında mövcuddurlar. Qanadlı forma miqrasiya üçündür. Mənənələrdə bu polimorfizmin tənzimi genetik amillərlə, daxili hormonal stimullar və xarici ekoloji təsirlə (fotoperiod, temperatur, qida mənbəyinin vəziyyəti), koloniyanın sıxlığı ilə əlaqədardır. Çoxalmanın digər bir üsulu – *seçici partenogenezdir*. Qeyd etmək lazımdır ki, bu çoxalma növü pərdəqanadlılarda(*Hymenoptera)* təsadüf olunur. Belə partenogenez *arrenotokiya*, yəni mayalanmış yumurtalardan dişilər, mayalanmamışdan isə erkəklərin əmələ gəlməsi ilə müşayət olunan çoxalmadır. Seçici partenogenezdə dişilər özləri nəslin cinsini müəyyənləşdirir. Bunu, yumurtaların yalnız bir hissəsini mayalandırmaqla həyata keçirirlər.

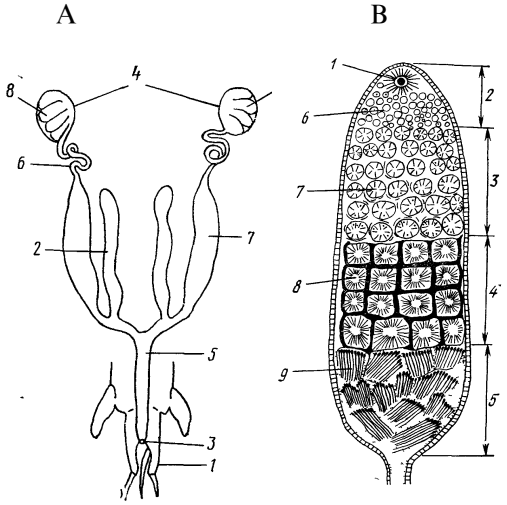
Qeyri-cinsi çoxalma, həşəratlar arasında yalnız yelpikqanadlılarda (*Strepsiptera)* və bəzi endoparazit pərdəqanadlılarda (*Hymenoptera)* embrional inkişaf dövründə təsadüf olunur. Belə çoxalma növü *poliembrioniya* adlanır (şəkil 67). Yəni bir yumurtadan bir embrion deyil, bir neçəsi alınır. Həşəratlarda postembrional mərhələlərdə qeyri-cinsi çoxalma müşahidə edilmir.

İlk dəfə N.Vaqner (1862) fır milçəklərində (*Lestremiinae* fəsiləsi) tsiklik partenogenezin gedişində diri balavermə ilə yanaşı *neotoniya* hadisəsini müşahidə etmişdir. Bu çoxalmanın özünəməxsus bir üsuludur. N.Vaqner onu *pedagenez* adlandırmışdır. Pedagenez imaginal mərhələdən əvvəlki dövrdə yumurtaların inkişaf vaxtının dəyişilməsi nəticəsində baş verir. Bu zaman partenogenez çoxalma pup (*Henria psillotae)*, sürfə (*Mycophila nikoleii)* mərhələlərində gedir.

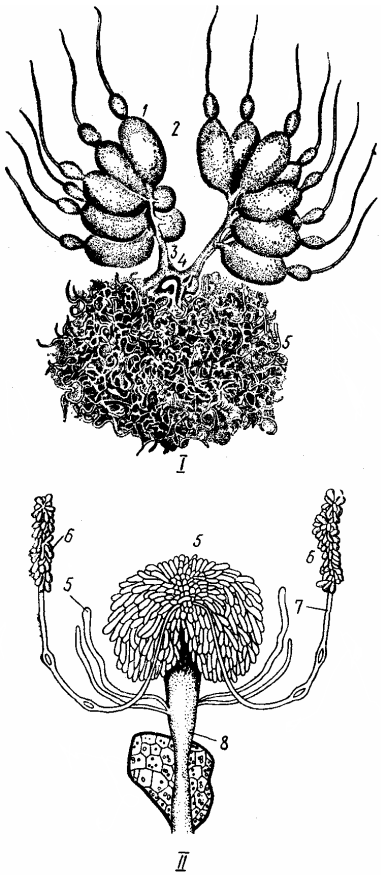


Şəkil 67. *Copidosoma froridanum (Hymenoptera:Encyrtidae)* arısında poliembrioniyanın formalaşması: A- yumurta hüceyrəsinin bölünməsi: oxlarla iki bərabər blastomer göstərilmişdir; B- qütb zonası; C-oxla formalaşacaq embrionətrafı membranın yeri göstərilmişdir; ön kənar oxun ucu istiamətindədir; D-G –ilkin morulaların əmələ gəldiyi zaman embrionun hərəkət dinamikası

Erkək cinsi orqanların quruluşu və funksiyaları. Erkək fərdlərdə cinsi vəzilər bir cüt toxumluqdan(çox vaxt medial xətt üzrə birləşmiş) ibarətdir (şəkil 68, 69).



Şəkil 68. Erkək cinsi orqanların quruluş sxemi (*Tışenko, 1986* görə):
A(1-kopulyativ çıxıntılar; 2-əlavə cinsi vəzi; 3- cinsi dəlik; 4-toxumluqlar; 5- toxumçıxarıcı kanal; 6- toxum borusu; 7- toxum qovuğu; 8- toxum follikulaları); B (1- apikal hüceyrə; 2- hermari; 3-böyümə zonası; 4- yetişmə zonası; 5- spermatozoidlərin formalaşma zonası; 6-birinci sıra spermatozoidlər; 7- spermatidlər; 8- toxum sistaları; 9- spermatozoidlər)



Şəkil 69. Qara tarakanın dişi (I) və erkək (II) fərdlərinin cinsi orqanlarının görünüşü:
1- yumurtalığın yumurta borusu; 2- yetkin yumurta; 3- yumurta borusu; 4-toxumqəbuledici; 5- əlavəcinsi vəzilər; 6-toxumluqlar; 7- toxum borusu; 8-toxumçıxarıcı kanal

Toxumluğun tərkibinə bir və ya bir çox sayda *toxum follikulaları* adlanan borucuqlar daxildir. Toxum follikulalarında *spermatogenez* prosesi gedir.

Yetişmiş spermatozoidlər toxum boruları vasitəsilə nəql olunur. Toxum boruları bir cüt *toxum axarı və toxumçıxarıcı kanaldan* ibarətdir (şəkil 68, A). Toxum axarları toxumluqdan başlanır və *toxum qovuqları ilə* bitir. Xüsusi kopulyativ orqan vasitəsilə toxumlar xaric

olunur.

Həşəratlara xas olan tipik toxum follikulasında ən cavan embrional hüceyrələr yuxarı hissədə, yetişmiş spermatozoidlər isə çıxış yolunda yerləşir. Kəpənəklərdə (*Lepidoptera)* isə sferikşəkilli follikulalarda cavan hüceyrələr periferiyada, yetişmişlər – mərkəzə yaxın yerləşirlər.

Uzunsov follikulanın təpə hissəsi *hermari* adlanır. Çoxlu spermatoqonilərdən başqa, burada bir dənə iri *apikal hüceyrə* vardır ki, o, trofik funksiyanı yerinə yetirir. Erkək fərdlərdə embrional hüceyrələri qida maddəsi ilə təmin edən epitelial hüceyrələr çox böyük əhəmiyyət kəsb edirlər.

Follikulanın çıxışa yaxın olan hissəsi *formalaşma zonası* adlanır. Burada spermatidlər uzununa dartılıb, parallel şəkildə düzülürlər. Spermatidlər sonradan spermatozoidlərə çevrilirlər. Adətən, spermatogenez prosesi ya sürfənin(tırtılın), ya da pupun inkişaf etdiyi dövrdə gedir. Ona görə də yetkin fərdin toxumluğunda spermatoqonilər və spermatositlər görünmür. Burada yalnız spermatidlər və spermatozoidlər aşkar olunur. Tipik spermatozoidin ön ucu geniş deyil, baş quyruq hissəsindən ayrılmış və üzəri çox seçilməyən, lakin papaqcıqşəkilli strukturla örtülmüşdür ki, bu *akrosomadır*.

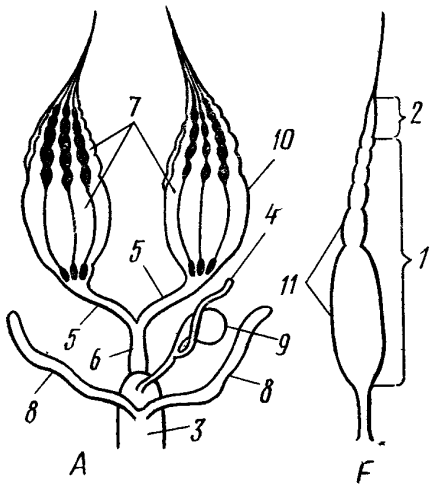
Erkəklərin cinsi sistemində toxum axarları yalnız toxumluqlarla deyil, həmçinin erkək əlavə cinsi vəzilərlə də birləşirlər(1-2 cüt olurlar). Onların funksiyası spermatoforu formalaşdırmaqdan ibarətdir. Bu vəzilərin ifraz etdiyi sekret spermanın formalaşmasında da iştirak edə bilir.

Dişi cinsi orqanların quruluşu və funksiyaları. Dişi cinsi sistem *cüt yumurtalıq və cinsi_yollardan* ibarətdir. Yumurtalıqlar ayrı-ayrı boruların (sayı növdən asılı olaraq dəyişir) birləşməsindən – *ovariollardan* təşkil olunmuşdur. Ovariolların sayı növün «məhsuldarlığından» asılıdır.

Tipik ovariol 2 şöbədən ibarətdir: 1) Ön – *hermari* və 2) arxa – *vitelari* (şəkil 70). Hermarilərdə formalaşmış oositlər vitelarilərə daxil olurlar və burada yumurta hüceyrələrinə çevrilirlər. Vitelari *yumurta kameralarına* bölünmüşdür. Hər kamerada yalnız bir cinsi hüceyrə olur. Ona görə də yumurta hüceyrəsi yetişdikcə sona yaxın yumurta kameraları daha iri ölçüdə olurlar.

Həşəratlarda bir neçə tip ovarillar müşahidə edilir (şəkil 71). Bu ovariollar oositlərlə qidalandırıcı hüceyrələr arasında olan qarşılıqlı əlaqəyə görə fərqlənirlər. Qidalı hüceyrələrdən məhrum olan

ovariollar *panoistik* adlanır və bunlarda oositlər follikulyar epiteli tərəfindən təmin olunur (şəkil 71).



Şəkil 70. Həşəratın dişi cinsi orqanlarının sxemi (A) və ovariolun quruluşu (B) (*Snodgrass, 1935* görə): 1-vitelari,2-hermari, 3-genital kamera, 4-toxumqəbuledicinin vəzisi, 5-lateral yumurta borusu, 6-medial yumurta borusu, 7-ovariollar, 8-əlavə cinsi vəzilər, 9- toxumqəbuledici, 10-yumurtalıq, 11-yumurta kameraları

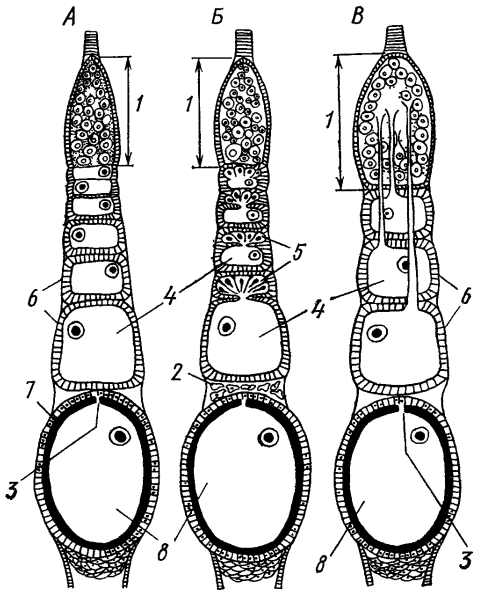
Meroistik ovariollar qidalandıran hüceyrələrlə təmin olunmuşlar və 2 tipə ayrılırlar: 1) *politrofik*, yəni hər yumurta kamerasında qidalandıran hüceyrələr yerləşirlər; 2) *teletrofik* – qidalandıran hüceyrələr hermarilərdə qalıb, orada çoxnüvəli trofik kamera təşkil edirlər. Bu kameradan uzun sitoplazmatik kanallar ayrılır ki, bunlar oositlərə daxil olurlar. Bu əlaqələndirici kanallar ilə qida məhsulları trofik kameradan cinsi hüceyrələrə daşınır.

Panoistik yumurtalıqlar ən primitiv hesab olunurlar. Onlara ilkin qanadsızlar (*Apterygota)*, düzqanadlılar (*Orthoptera),* tarakanlar (*Blattoptera),* iynəcələr (*Odonatoptera),* gündəcələr (*Ephemeroptera),* tripslərdə *(Thysanoptera)* rast gəlinir (şəkil 71).

Politrofik ovariollar, qısxaclar (*Dermoptera),* sərtqanadlılar (*Coleoptera),* torqanadlılar (*Neuroptera),* pərdəqanadlılar (*Hymenoptera),* bulaqçılar (*Trichoptera)*, pulcuqqanadlılar (*Lepidoptera),* ikiqanadlılara (*Diptera)* xasdır. Telotrofik tip yumurtalıqlar bərabərqanadlılar (*Homoptera)*, yarımsərtqanadlılar (*Hemiptera),* dəvəciklər (*Raphidioptera),* salaqqanadlılara (*Megaloptera)* aiddir.

Dişi fərdlərdə əlavə cinsi vəzilər ya xaricə(qarıncığın 9-cu buğumunda) açılır, ya da genital kameraların boşluğuna açılan xüsusi daxili dəlik vasitəsilə birləşir. Bu vəzilərin yapışqana oxşar sekreti, yumurtaları substrata birləşdirməyə imkan verir.

Saplaqqarıncıqlı pərdəqanadlılarda dişi fərdlərin əlavə cinsi vəziləri zəhərli vəziyə, bəzilərində isə iynəsini yağlamaq üçün xüsusi maddəyə çevrilirlər.



Şəkil 71. Həşəratlarda yumurta borularının tipləri (*Obenberger, 1952* görə): А- panoistik, Б- politrofik, В- teletrofik (1-hermari; 2-degenerasiyaya uğrayan qidalandırıcı hüceyrələr; 3- mikropile; 4- oositlər; 5- qidalandırıcı hüceyrələr; 6- follikulyar hüceyrələr; 7- xorion; 8- formalaşmış yumurta hüceyrəsi)

Oogenez, vitellogenez və yumurtaların formalaşması. Yumurtalıqların ovariollarında aşağıdakı fizioloji proseslər gedir: 1) *oogenez* – ilkin embrional hüceyrələr, qidalandıran hüceyrələr və yetkin yumurta hüceyrələrinin differensiasiyası ilə müşayət olunan çoxalma və böyümə; 2) *vitellogenez* – yumurta hüceyrələrinin ehtiyat qida maddəsi ilə təmin edilməsi.

Dişi fərdlərdə cinsi axarları keçən yumurta hüceyrəsi yumurtanın örtük qatı ilə örtülür və yumurtaya çevrilir. Cinsi yollar həmçinin mayalanma və spermatozoidlərin həyat qabiliyyətinin saxlanılmasında da iştirak edir.

Oogenez 3 mərhələdən ibarətdir: 1) ilkin embrional hüceyrələrin, ooqonilərin əmələ gəlməsi ilə müşayiət olunan çoxsaylı mitotik bölünməsi; 2) ooqonilərin mitotik bölünməsi və oositlərin, qidalandıran hüceyrələrin əmələ gəlməsi; 3) oositlərin meyotik bölünməsi, nəticədə qaploid xromosomlu yumurta hüceyrəsinin yaranması.

Mitotik bölünmələr və ooqonilərin differensiasiyası ovariolların hermarilərində gedir. Vitelaridə isə meyoz və oositlərin böyüməsi baş verir. Yumurta hüceyrəsinin formalaşması zamanı bu təzahürlərin ardıcıllığı *ovarial tsikl* adlanır. Ovarial tsikllər adətən zaman baxımından ayrılmırlar və üst-üstə düşürlər.

Teletrofik yumurtalıqlara malik olan yetkin dişilərdə mitotik bölünmə hermarilərdə getmir, ooqonilər burada olmurlar. Panoistik və politrofik tiplərdə ooqonilər yetkin dişilərdə aşkar olunur.

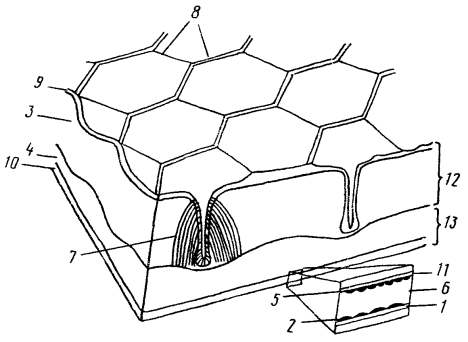
Embrionun qidalanması üçün vacib olan maddələr yumurta hüceyrəsində zülallı sarı qranulaları, lipidlər, sarı maddəsi və qlikogen qranulaları şəklində yığılır. Bütün bu birləşmələr yumurta sarısını əmələ gətirir.

Vitellogenez – yumurta sarısının yığılması prosesi javan oositlərin vitelariaya daxil olduğu andan başlanır və yumurta qabığı ilə örtüldüyü vaxta qədər davam edir.

Zülallı sarı yumruları qidalı maddələrin əsas hissəsini təşkil edir və vitellogenezdə toplanır. Birinci qrupa aid olan zülallar *vitellogeninlər,* ikinciyə aid olanlar isə *ovogeninlər* adlanırlar. Vitellogeninlər piy cisminin trofositlərində əmələ gəlir və hemolimfaya ifraz olunub, oradan oositlərə nəql edilirlər. Pinositoz yolla vitellogeninlər oositlər tərəfindən qəbul olunur. Vitellogeninlərin yumurtalığa keçməsi imaginal mərhələdə baş verir.

Ovogeninlərin sintezi follikulyar epiteli, qidalandıran hüceyrələr, oositlərin özləri tərəfindən həyata keçirilir. Qidalandıran hüceyrələr oositlərə hazır zülalları deyil, sintez üçün lazım olan ilkin birləşmələri və nuklein t-nı çatdırırlar.

Oosit yumurta hüceyrəsinə çevrilərkən onun nazik hüceyrəvi örtük qatından sarı maddənin örtük qatı yaranır. Onun üzərindən isə *xarion* əmələ gəlir. Xarion həşəratın yumurtasında quş yumurtasının qabığının rolunu oynayır. Xarion suyu az keçirir, su - onun arxasında yerləşən xüsusi *hidropil* adlanan məsamədən keçir. Bundan başqa, yumurta hüceyrəsinin üzərində yumurta örtüyü formalaşan zaman *mikropil* adlanan mikroskopik kanalcıq yaranır: bunlar ikili funksiyanı yerinə yetirirlər (şəkil 72). Bir tərəfdən, spermatozoidlərin keçməsi, digər tərəfdən isə tənəffüs bu məsamədən həyata keçirilir. *Aeropil* adlanan məsamə vasitəsilə isə qaz mübadiləsi gedir.



Şəkil 72. *Rhodnius prolixus* taxtabitisinin yumurta qatlarının yerləşmə sxemi (*Tışenko, 1986* görə):
1- mum qatı; 2- daxili polifenol qat; 3- yumşaq ekzoxorion; 4- yumşaq endoxorion; 5- xarici polifenol qatı; 6- protein qatı; 7- məsaməli kanalcıqlar; 8- follikulyar hüceyrələrin konturuna uyğun yerləşən qabırğacıqlar; 9- sıxlaşmış ekzoxorion; 10- sıxlaşmış endoxorion; 11- semnt qatı; 12- ekzoxorion; 13- endoxorion

Çoxalmanın tənzimində hormonların rolu. Həşəratların çoxalmasının hormonal tənzimi əlavə cisimlər (corpora allata) və NSH vasitəsilə həyata keçirilir. Beləki, birincilər yuvenil hormonlarını sintez edirlər. İmaginal mərhələdə bu hormonlar qonadotrop təsirə malikdir. Spermatogenez prosesinə hormonlar təsir göstərmirlər. Ona görə də hormonal amil yalnız cinsi fəallığı, əlavə cinsi vəzilərin inkişafını və spermatoforların formalaşmasını tənzimləyir.

Həşəratların dişi fərdlərində yuvenil hormonlarının qonadotrop təsiri vitellogenezin stimulyasiyasında biruzə verir. Ona görə də bu hormonların aşağı qatılıqlarında oositlərin böyüməsi dayanır və hətta, formalaşmış yumurta hüceyrələri degenerasiyaya uğrayırlar.

Həşəratların çoxunda yuvenil hormonları piy cismində vitellogeninlərin sintezini stimulə edir və onların yumurtalığın divarından oositlərə keçməsini təmin edir.

Əlavə cisimlərin sekretor fəallığı isə *beyin* tərəfindən tənzimlənir, yəni yumurtalıqların vəziyyəti və ekoloji şəraitə müvafiq olması bilavasitə beyinlə əlaqədardır. Məsələn, imaginal diapauza zamanı beyin əlavə jisimjiklərin qeyri-fəal vəziyyətdə olmasını saxlayır. Diapauzada olan dişilərdə onların qeyri-fəal vəziyyətdə olması beyin neyronlarının tormozlayıcı sinir impulsları, həmçinin hemolimfada NSH-in ifraz etdiyi neyrohormonların olmaması ilə əlaqədar ola bilər. Deməli, neyrohormonlar corpora allata vəzisinin sekretor fəaliyyətini müəyyənləşdirməklə, sərbəst şəkildə oogenez proseslərinə təsir göstərə bilir, dişi və erkəklərin reproduktiv davranışlarına nəzarət edirlər.

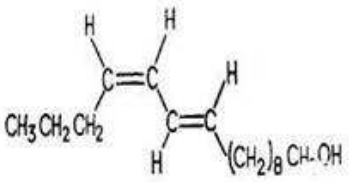
Cinsi feromonlar (telerqonlar) attraktantlara aiddirlər. Yəni həşəratları cəlb edən kimyəvi birləşmələrdir. Feromonlar distant qıcıqlandırıcılar kimi təsir göstərirlər və antennalarda yerləşmiş qoxu reseptorları tərəfindən qəbul olunurlar.

Bir çox həşəratlarda cinsi feromonlar erkək fərdlər tərəfindən sintez olunur və dişiləri cəlb edir. Lakin çox vaxt dişi fərdlər də feromonları sintez edə bilirlər.

Cinsi feromonların mənbəyini dəri vəzilərinin hüceyrələri təşkil edir. Pulcuqqanadlıların dişilərində bu vəzilər 8-ci və 9-cu qarıncıq buğumlarının yumşaq membranasında yerləşirlər.

Həşəratların cinsi feromonları üzvi birləşmələrdir. *Lepidoptera*-da cinsi feromonlar kimyəvi quruluşuna görə tipik uzunzəncirli spirtlər, aldehidlər və ya efirlərdir. Məsələn, tut ipəkqurdu *Bombyx mori* –də feromon – *bombikoldur* – doymamış şaxələnməyən spirt 10,12-heksadekadient-1-ol:

Bombyx mori



bombikol

Bombikol ilk dəfə olaraq, 500000 dişi fərddən əldə olunmuşdur. Daha çox bioloji fəallığa trans-sis-izomer birləşməsi malikdir. Tək ipəkqurdu *Ocneria dispar* –ın cinsi feromonu *disparlurdur:*

$$CH_3 - (CH_2)_8 - CH_2 - CH{=}CH - CH_2 - (CH_2)_3 - CH{<}^{CH_3}_{CH_3}$$

Ocneria dispar

Cinsi feromonlardan zərərli növlərə qarşı mübarizədə tələlərdə istifadə olunur.

Fəsil II

MÜHİTİN EKOLOjİ AMİLLƏRİ VƏ ONLARIN HƏŞƏRAT ORQANİZMİNƏ TƏSİRİ

Bu fəsildə təqdim edilmiş elmi məlumatlar, əsasən, mühitin təbii amillərinin təsiri altında həşərat orqanizminin fizioloji sisteminlərində baş verən dəyişikliklər və uyğunlaşmaları əhatə edir. Çox vaxt bu dəyişikliklər digər onurğasızların orqanizmində baş verən analoji uyğunlaşmalarla müqayisəli şəkildə təhlil olunur. Məqsəd – nəticələrin müqayisəli analizi yolu ilə, ümumilikdə fizioloji funksiyaların mənşəyinin və qarşılıqlı əlaqələrinin, mühitin konkret ekoloji amilinin bu əlaqələrin formalaşmasına təsirini müəyyənləşdirməkdir.

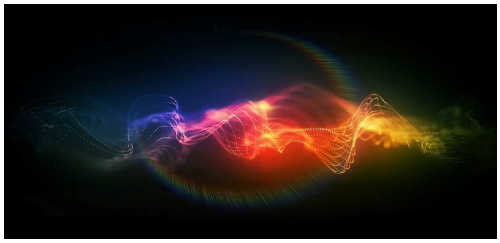
Məlumdur ki, yer üzərində həyat 3 mühitdə: *hava, quru* və *suda* mövcuddur. Bu mühitlər daima təbiətdə mövcud olan müxtəlif təsirlərə – şüalanma, iqlimlərin səciyyəvi dəyişkənliyinə, kosmik təsirə məruz qalır. Konkret misal kimi onu göstərmək lazımdır ki, heyvan və bitki növləri dəniz səviyyəsindən bu və ya digər hündürlükdə yerləşə bilərlər, ya da yerlərini dəyişə bilirlər. Deməli, atmosfer təzyiqinin dəyişilməsinə məruz qalırlar. Həm hava, həm də quruda yaşayan həşərat növləri daima şüalanmanın təsiri altındadır: bütün bu orqanizmlərin mühüm komponentlərə (oksigen, su və s.) ehtiyacı vardır. Ona görə də növün mövcud olduğu bioloji mühitin xüsusiyyətinin ekoloji qiymətini düzgün vermək üçün onlar arasında qarşılıqlı əlaqəni nəzərə almaq lazımdır.

İşıq və onun həşərat orqanizminə təsiri. Termiki effekti əmələ gətirməyən işıq şüalarına – ultrabənövşəyi, ionlaşmış, o gümlədən kosmik və görünən işıq aiddir (şəkil 73). Ən qısa dalğaya kosmik, qamma və rentgen şüaları malikdirlər. İşıq spektrinin ultrabənövşəyi hissəsini 185-dən 390 nm həddi təşkil edir.

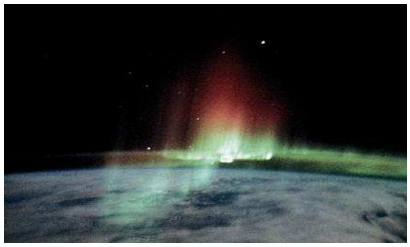
İşıq şüalanması yerin coğrafi vəziyyətindən, ilin fəsildən, gün dövründən asılıdır. Məsələn, mülayim iqlim şəraitində şimal və ya rütubətli tropik meşələri yay fəslinin ortalarında okeanın səviyyəsindən 100m hündürlükdə olduqda, sutka ərzində işıq elə yayılacaq ki, onun maksimum şüalanması günorta saatlarına, minimumu isə 20^{00} və 5^{00} saat intervalına müvafiq gələcəkdir.

Həşəratların işığa doğru uçuşunun səbəbləri araşdırılarkən qeyd edilmişdir ki, menotaksisin ekoloji rolu bu baxımdın mühüm əhəmiyyət kəsb edir. Belə ki, müəyyən bucaq altında işıq axınına

doğru orientasiya, həşərata bir düz xətt boyu uçmağa, miqrasiya zamanı maksimal məsafəni qət etməyə və onun üçün əlverişli olmayan zonanı tez keçməyə imkan verir

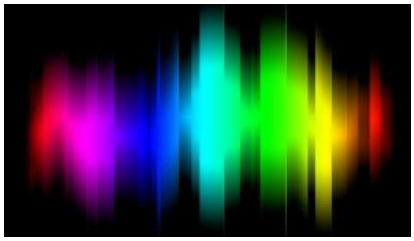


Ultrabənövşəyi şüalar



İonlaşmış şüalar

Kosmik şüalar



Görünən işığın spektri

Şəkil 73. Termiki effekti əmələ gətirən işıq şüaları

Lakin gün ərzində günəş hərəkət edir, ona görə də onun şüaları istiqamətində uçuş bucağının dəyişilməz sabit saxlanılması, həşəratın həmin ərazidə kursunun tədricən dəyişilməsinə gətirib çıxaracaqdır. Bəzi həşəratlar eyni bir kursu qoruyub saxlamaq üçün əlavə düzəlişlər edirlər. Məsələn, həmin astrotaksis bal arısının orientasiyasının misalında ətraflı tədqiq olunmuşdur. Arı nektar topladığı və yuvaları olduğu ərazinin istiqamətini ciddi surətdə yadda saxlayır. Həyatı boyu arı bu kursu bir çox dəfə dəyişir, ona görə də onun uçuş istiqamətinin tənzimi, daha primitiv həşərat növlərinin dəqiqləşdirilmiş kursundan fərqlənir.

Görünən işığın təsiri. İşıq şüaları bioloji kənarlanmalar əmələ gətirdikdə, ilk növbədə bunun səbəbini araşdırmaq vacibdir. Çünki bü təsirdən sonra həşərat orqanizmində yaranan dəyişikliklər işığın, dalğanın uzunluğu, rəngi, intensivliyi və ya təsir sürəkliyi ilə bilavasitə bağlıdır.

Təsir tipindən asılı olaraq, görünən işıq 4 fizioloji effekt əmələ gətirir: 1)zəif qorunan hüceyrə elementlərinin zədələnməsi və ya

stimulyasiyası; 2) adekvat reseptorların stimulyasiyası; 3) fizioloji funksiyaların işıqdan asılı olaraq dövrülüyünün dəyişilməsi, və nəhayət, 4) 24-saatlıq ritmlərin dəyişilməsi.

Görünən işıq, həşərat orqanizminin hüceyrələrində bir sıra aydın şəkildə biruzə verən dəyişikliklər əmələ gətirir. Məsələn, protoplazmanın özüllüdüyü (yəni endoplazmanın qatılığı) dəyişir, elektrik yükünün kəmiyyəti dəyişir, keçiricilik prosesi pozulur və sitoplazmanın siklozu(hərəkəti) dəyişir. Bundan başqa, işıq maddələr mübadiləsi proseslərinə – kolloid zülallara və energetik proseslərin gedişinə təsir göstərir.

Aparılmış çoxsaylı tədqiqatlar nəticəsində müəyyən olunmuşdur ki, işıqlanmadan asılı olaraq funksiyaların periodik şəkildə dəyişilməsi – gün ərzində işığın oranizmlərə təsir sürəkliyindən asılıdır. Məsələn, istər təbii şəraitdə, istərsə də laboratoriyada aparılmış müşahidələr onu sübüt etmişdir ki, həşəratların davranışı ilə işıqlanma səviyyəsi arasında aydın əlaqə mövcuddur. Xüsusən də qanadlı həşəratlarda, çünki uçuş ən çox görmə orientasiyasından asılıdır. Lakin bəzi növlərdə zəif işıqlanma şəraitində görmə qabiliyyəti aşağıdır, ona görə də belə həşəratların fəaliyyətində işıqdan asılı olaraq, fəallığın dəyişilməsi müşahidə edilmir. Məsələn, bu qanunauyğunluq işçi qarışqalarda daha aydın şəkildə biruzə verir. Qarışqaların gecə saatlarında da özlərinə yem tədarük etməsi, onların başqa orientasiya mənbəyinə istinad etmələrinə gözəl sübutdur.

Həşəratların davranışı və fəallıqlarının işıqdan asılılığı bir çox üsullarla tədqiq olunmuşdur. Məsələn, cütləşmə, yumurtaqoyma, qazmaq və s. kimi hərəkətlərin bu orqanizmlərdə işıqdan asılı olduğu daha aydın şəkildə V.B.Çernışevin (1984) monoqrafiyasında təqdim edilmişdir.

Müəyyən edilmişdir ki, *Dacus olaee Gmelin.* məlçəkləri yüksək işıqlılıq (500 lk) və qaranlıq şəraitlərində cütləşə bilmədikləri halda *Dacus capitata* –da isə bu, yalnız günün 1-ci yarısında – 20-dən 1200 lk işıq təsirində baş verir.

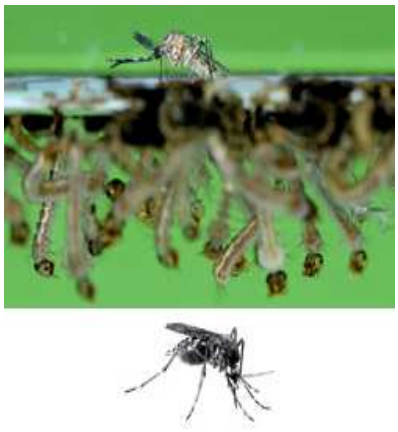
Suda yaşayan həşəratların puplardan çıxışı da işığın təsiri ilə sıx əlaqədardır (şəkil 74).

Ağcaqanadlarda puplardan çıxış növdən asılıdır. Elə ağcaqanad növü vardır ki, axşam saatlarında, hətta süni işığın təsiri belə bu çıxışa mane olmur. Lakin *Potamophylax luctuosus Piller.* bulaqçıda zəif süni işıqlanma pupdan çıxışı tormozlayır.

Onu da qeyd etmək lazımdır ki, heyvanlarda (istər onurğalı, istərsə də onurğasızlarda) işıqlanmanın təsirindən asılı olaraq, lokomotor fəaliyyətin dəyişilməsi *Aşoff qanunu* adlanır. Bu qanuna

görə, işıqda fəal olan orqanizmlərə daimi işıq şəraitində təsir intensivliyinin get-gedə artması spontan hərəkətin fəallığını artırır. Əksinə, qaranlıq mühitdə fəal olanlarda daimi işığın intensivliyinin artması, onların fəaliyyətinin azalmasına gətirib çıxarır. Xüsusi *biotelemetrik metodlardan* istifadə edərək Folk (*Folk, 1966)* müəyyənləşdirmişdir ki, Arktika və Antarktidada da heyvanların fəallığı ilin müxtəlif fəsillərində Aşoffun qanununa tabe olur

Quruda



Suda

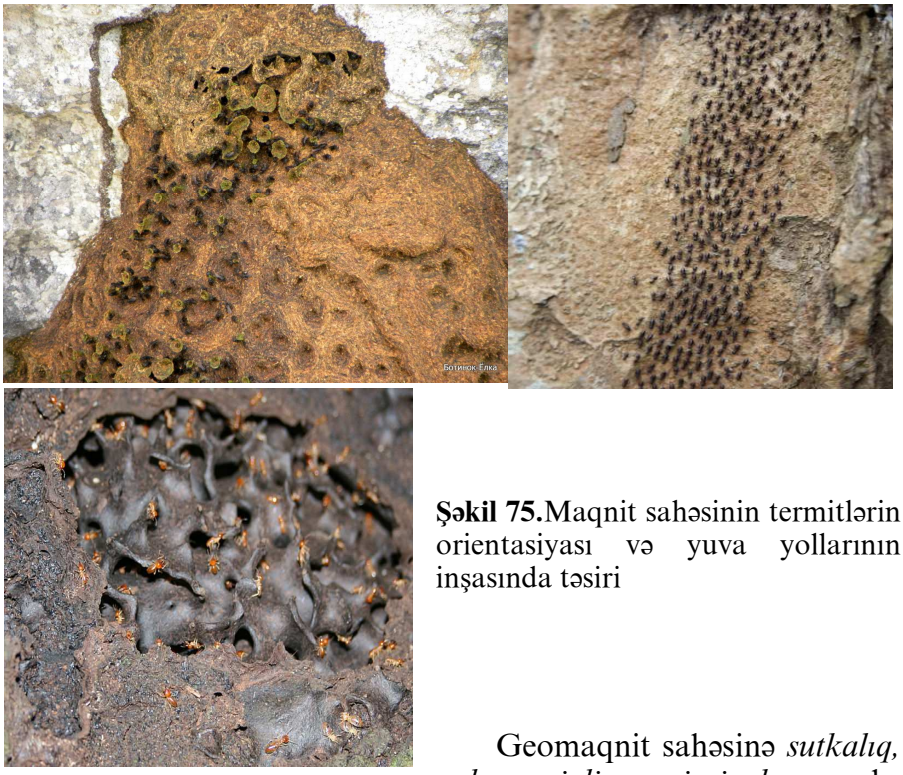
Şəkil 74. İmaqonun puplardan çıxışı

Maqnit sahəsinin həşərat orqanizminə təsiri. Yer kürəsi maqnit sahəsinə malikdir. Maqnit sahəsinin yaranması yerin daxili (maye nüvədə elektrik cərəyanları) və xarici (ionosfer və maqnitosferdəki cərəyanlar) səbəblərdən asılıdır.

Maqnit sahəsi Yerin vektor sahəsi olub həm kəmiyyətcə, həm də məkanca dəyişir. Maqnit oxunun Yer ilə kəsişdiyi yerlərdə geomaqnit qütblər yerləşir: şimal maqnit qütbü cənubi yarımkürədə və cənub maqnit qütbü şimal yarımkürədə yerləşir.

İlk dəfə olaraq, maqnitobioloqlar, yəni geomaqnit sahəsinin (GMS)bioloji obyektlərə təsirini öyrənən alimlər, eksperimental yolla sübut etmişlər ki, heyvan orqanizminin məkan daxilində orientasiyasının ritmikası üçün GMS –in əhəmiyyəti böyükdür.

Bu qüvvələr digər heyvan növləri ilə yanaşı, həşəratlarda da aşkar olunmuşlar. Bu baxımdan olduqca çoxlu misallar gətirmək mümkündür. Məsələn, termitlərdə yeraltı «qalereyalarda» onların orientasiyası və ya yuvalarının girişlərini tapmaları GMS –nin meridianına görə müəyyənləşir (şəkil 75).



Şəkil 75. Maqnit sahəsinin termitlərin orientasiyası və yuva yollarının inşasında təsiri

Geomaqnit sahəsinə *sutkalıq, aylıq və iqlim variasiyaları* xasdır və GMS-nin istənilən yerə keçə bilməsi ən mühüm amillərdən biridir. Belə ki, fərdlərə zaman haqqında informasiya verir. Maqnit sahənin 3 komponentini fərqləndirmək vacibdir: *horizontal* (kompasın əqrəbi buna görə orientasiya edir); *vertikal* – üfüqün xəttinə nisbətdə sahənin əyrisi; *maqnit meyli.*

GMS-nin variasiyaları 2 qrupa bölünür: *periodik və aperiodik*. Periodik variasiyaya sutkalıq, aylıq və illik aiddir. Günəşin aktivliyi zamanı ionosferdə yaranan güclü cərəyanlar (maqnit qasırğası) sahənin aperiodik titrəyişini əmələ gətirir.

Yaranan geomaqnit qasırğalar yalnız GMS-nin dəyişilməsi ilə əlaqədar deyildir, bu, mürəkkəb kompleks təzahürdür: ionosferin və Yerin maqnit sahəsinin halını əks etdirir.

Tədqiqatlar göstərmişdir ki, GMS-nin halı, geomaqnit qasırğalar həşəratların davranışına təsir göstərir. Beləki maqnit qasırğası baş verdiyi dövrdə müxtəlif işıq tələləri vasitəsilə həşəratların tutulması prosesində onların işığa doğru uçuşunun bir neçə dəfə sürətləndiyi müşahidə edilmişdir. Bu zaman havanın temperaturu artdıqca geomaqnit indeksi ilə onun asılılıqı (korrelyasiya) daha yüksək olur.

Geomaqnit qasırğalar zamanı həşəratların, məsələn, amerika ağ kəpənəyi, böcəklər, odlucalar və s.) işığa doğru uçuşu intensivləşir, həmçinin onların hərəkətliliyi də artır. Sübut edilmişdir ki, GMS-nə miqrasiya etməyən onurğasızlarda(təkhüceyrəlilər, molyuskalarda) belə bu hal müşahidə olunur.

Beləliklə, geomaqnit sahəsi canlı orqanizmlərin, o cümlədən, həşəratların zaman və məkan daxilində ən əsas koordinatorudur və GMS-də orientasiya ümumi bioloji problemdir.

Hava mühiti və meteoroloji amillərin həşəratlara təsiri. Hava mühitinin halı, ilk növbədə, meteoroloji amillərlə – havanın və onun elementlərinin dəyişilməsi ilə xarakterizə olunur. Yer kürəsinin müxtəlif yerlərində bu göstəricilər əsasında iqlim müxtəlifdir.

Ayrıca götürülmüş ərazidə havanın çoxillik reciminin dayanıqlığı *iqlim* adlandırılır. Yer üzərində nisbətən kiçik məkanlarda(meşə, çöl, çəmən və s.) iqlim xüsusiyyətləri *mikroiqlim kimi* xarakterizə edilir. Bəzən mikroiqlim dedikdə 1-4 km sahə deyil, horizontal və vertikal xətt üzrə bir neçə metrlik məsafədə dəyişikliklər *mikroiqlim* adlandırılır.

Hava dedikdə, gün, ay, ilin müəyyən vaxtında atmosferin vəziyyəti başa düşülür. Eyni bir gündə Yer kürəsinin müxtəlif yerlərində hava kəskin fərqlənə bilər. Hava bir sıra *periodik və qeyri-periodik amillərin* təsiri altında dəyişir.

Periodik amillərə – gjcənin gündüzlə növbələşməsi, ilin dövrləri, günəş enerjisinin Yer kürəsinin müxtəlif hissələrinə axınının fərqi aiddirlər. Lakin əsas əhəmiyyəti qeyri-periodik amillər təşkil edirlər, yəni müxtəlif temperatur, rütubət və digərlərinə malik olan hava kütləsinin qarşılıqlı təsiri nəticəsində yaranan və yerini dəyişən, daima inkişaf edən iri atmosfer qasırğaları bu baxımdan xüsusi qeyd olunmalıdırlar.

Temperatur ən mühüm iqlim amillərindən biridir. Temperaturun dəyişilməsi bilavasitə ərazinin iqlimi ilə bağlıdır. Əgər Orta Asiyada havanın sutkalıq temperaturu 1-1,5 m hündürlükdə 25-30^{0}C – sə, onda torpaq səthində bu göstərici müvafiq surətdə artacaqdır. Mülayim iqlimli rayonlarda, yağmurlu günlərdə temperatur 2-3^{0}C-dən yuxarı olmur.

Heyvan orqanizminə temperatur qıcıqlandırıcı təsir göstərdikdə 3 qrup reaksiya əmələ gəlir:

1) ilkin mərhələdə orqanizmin soyuması və ya qızması nəticəsində temperatur balansının pozulması - fiziki təbiətə malikdir,

yəni bədənin üzəri ilə mühit arasında temperatur qradientindən asılı olaraq, orqanizmin temperaturu arta və ya azala bilər. Bu zaman temperaturu tənzimləyən mexanizmin işə düşməsi nəticəsində bədənin dərin qatlarında – «nüvəsində» temperatur sabit dəyişməz qaldığı halda, bədənin üst qatının toxumaları(örtük qatı) temperaturunu dəyişə bilir;

2) termorequlyasiya lazımı səviyyədə olmadıqda bədənin daxili hissəsində temperatur dəyişir və bu zaman hipo- və ya hipertermiya baş verir. Bu qrup reaksiya zamanı fermentlərin funksiyasında inaktivləşmə və diskoordinasiya, sinir, humoral və toxumanın uyğunlaşma mexanizmində pozulma baş verə bilər;

1) bu qrup reaksiyalara spesifik və qeyri-spesifik funksional pozuntular, yəni termorequlyasiyaya aid olmayan kənarlanmalar aiddir.

Birinci qrup reaksiyalar istilik balansının pozulmasıdır. Deməli, 1 və 2-ci qrup reaksiyalar 3-cü qrupun prosesləri ilə qarşılıqlı təsir göstərirlər. Məsələn, temperatur agentinin stressor təsiri temperaturdan asılı olan mübadilə proseslərini dəyişə bilir.

Mühitin orqanizmə soyuducu təsiri həmişə kompleks xarakter daşıyır. Bu kompleksə aşağı temperaturlar, yüksək rütubət, külək və digərləri aiddir. Təbii şəraitdə heyvan orqanizmi müxtəlif şəraitdə soyuya bilər. Məsələn, həşəratlarda temperaturun bəzən tələb olunan optimumdan aşağı olması mübadilə proseslərinin sürətini get-gedə azaldır. Buna parallel olaraq, fizioloji proseslərin fəallığı enir: uçuş, cütləşmə, çoxalma prosesləri dayanır. Sonradan isə qidalanma və hərəkət də tormozlanır və soyuqdan donma baş verir.

Tarakanlar 37^0C səviyyəsində yüksək temperaturu keçirə bilirlər (*Folk, 1969),* ev cırcıramaları isə 40^0 C-dən yuxarı temperaturda məhv olurlar. Lakin bununla belə həşəratlarda yüksək temperatura dözümlülük çox yüksəkdir: bəzi böcəklər səhralarda 43-45^0C-də məhv olduqları halda, başqa buğumayaqlılar, məsələn, əqrəblər(*Chelicerata* y/tipi) rütubətin 10% olduğu bir şəraitdə 47^0C-yə dözürlər. Orta letal temperatur dəvə hörümçəyi (*Camel spriders)* üçün 50^0C –yə bərabərdir (*Cloudsley-Thompson, 1963).*

Ümumilikdə, digər onurğasızlarla müqayisə edilsə, məlum olar ki, hər qrup üçün temperaturun özünəməxsus tərzdə bədən örtüyü vasitəsilə tənzimlənməsi xasdır. Məsələn, yağış qurdu və yumşaqbədənlilərdə rütubətin dəyişməz, lakin temperaturun 32-36^0C olduğu bir şəraitdə örtük qatın temperaturu 5-15^0C aşağı olur; *Arion ater*-də isə 10^0, *Helix pomatia*-da isə 14^0C fərq müəyyənləşmişdir.

Çoxsaylı tədqiqatlar nəticəsində məlum olmuşdur ki, uzun müddət bir temperatura uyğunlaşdıqdan sonra kəskin şəkildə bu temperatur şəraitinin dəyişilməsinə qarşı cavab reaksiyası onurğasız heyvanlarda eyni deyildir. Bu göstəricilər bədənin kütləsi(yəni çəki), fizioloji halı(məsələn ac və ya qidalanmış fərddə), həmçinin temperaturun dəyişilmə istiqamətindən asılıdır. Xarici mühitin yüksək temperaturunun təsiri nəticəsində baş verən ölümə səbəb – zülalların koaqulyasiyası, orqanizmdə maddələr mübadiləsi məhsullarının toplanması, toxumalarda lipoid fraksiyaların azad edilməsidir.

Temperatur amili həşərata ikili təsir göstərir: əvvəla, onun yüksəlməsi və buna müvafiq olaraq, mübadilə proseslərinin süpətinin artması, həşəratın davranışında dəyişikliklərin baş verməsinə səbəb olur, yəni bu zaman onların hərəkət surəti də dəyişir. Digər tərəfdən, mühitin temperaturunun dəyişilməsi, ilk növbədə, termoreseptorlar tərəfindən qəbul olunduğu üçün həşərat fəal surətdə onun üçün əlverişli zonanı axtarmağa başlayır və əlverişsiz yerdən uzaqlaşır. Bu siqnal təsiridir, yəni həddən artıq aşağı və yüksək temperaturlar həşəratın fəallığını tormozlayır.

Müvafiq surətdə temperatur, həşəratın arktik şəraitdə davranışını tamamilə müəyyənləşdirə bilər – həmin regionda fəallıq yalnız qısa bir dövr ərzində mümkündür. Temperaturun həşəratın fəallığına təsiri, mülayim zonalarda qışda, yazda və payızın axırlarında, bəzən isə tək-tək yay günlərində, səhra şəraitində isə yay vaxtı hər gün baş verir.

Növ mənsubiyyətindən asılı olaraq, temperaturun həşəratın fəallığına təsiri müxtəlif olur. Kəpənəklər və ikiqanadlılara nisbətən, taxtabitilər, böcəklər, qanadlı qarışqalar temperaturun azalmasına qarşı olduqca həssasdırlar. Ümumiyyətlə, yay fəslində uçan növlər aşağı temperaturlara qarşı davamsız olurlar. Lakin yazın əvvəllərində uçan növləri, temperaturun 0^0 qədər enməsi də saxlaya bilmir. Günorta saatlarında temperaturun həddən artıq yüksəlməsi bir çox həşəratın fəallığını aşağı salır.

Həşəratlarda fizioloji sistemlərdən, çoxalma proseslərinin temperaturdan asılılığı daha aydın şəkildə biruzə verir. Lakin maraqlıdır ki, bir çox milçək növlərində cütləşmə, xüsusən də sərin vaxtlarda, yalnız uzunmüddətli «nigah rəqslərindən» sonra baş verir. Bu davranışın etoloji səbəbi ilə yanaşı, fizioloji əhəmiyyəti də vardır.

Həşəratlar əlverişli zonaların axtarışı zamanı temperatur amilinə diqqət yetirirlər, yəni məsələn, pambıq mənənəsinin (*Acyrthosiphon gossypii Mordv.)* gündəlik vertikal miqrasiyası bilavasitə temperatur

ilə bağlıdır. Belə ki, sübh çağı və səhər saatlarında həmin mənənə pambıq bitkisinin yaxşı işıqlanan tərəfində – uc yarpaqlarının üzərində olur. Günorta saatlarında onlar bitkinin aşağı hissələrinə, yəni daha sərin yerlərə miqrasiya edirlər. Bu zaman mənənələrin bir qismi torpaq çatlarında, bitkiyə yaxın yerlərində gizlənir. Axşam isə onlar bitkinin budaqları ilə yavaş-yavaş yuxarı qalxmağa başlayırlar. Belə ki, sübh çağı, havanın daha sərin olduğu bir dövrdə 80%-ə qədər mənənə salxım şəklində bitkinin böyümə nöqtəsinin yanında – daha isti olan nahiyyəsində toplanır (şəkil 76).

Şəkil 76. *Acyrthosiphon gossypii* mənənəsinin pambıq bitkisi üzərində miqrasiyası

Hər bir həşərat növünün həyatı yalnız müəyyən temperatur intervalında mümkündür. R.S. Uşatinskaya (1957) bu baxımdan, 6 temperatur zonasını fərqləndirmişdir:

1. Fəal həyat dövrünün temperaturu orta rəqəmlə $3\text{-}40^0$ intervalındadır. Bu zonanın təxminən ortasında minimal ölüm və maksimal məhsuldarlıq təmin olunur.

2. Soyuqdan donma zonası – həyat qabiliyyətinin aşağı zonası. Həmin temperaturlarda sağqalma həm temperaturun göstəricisindən, təsir müddətindən, həm də həşəratın növündən asılıdır.

3. Letal zona – bu zaman donma və bədən mayesinin kristallaşması və hüceyrələrin protoplazmasının kristallarla zədələnməsi baş verir. Bu dönməz dəyişikliklər müxtəlif növlərdə fərqli olur.

4. Vitrifikasiya zonası – burada bədən mayesi kristallar əmələ gətirmir, şüşəyəbənzər halı alır, yəni vitrifikasiya olunur. Vitrifikasiya həşəratların hər növünə xas olan xüsusiyyət deyil. Belə ki, bu zaman anabioza oxşar hal formalaşır və bütün həyati proseslər dayanır. Bu

vəziyyətdə həşərat, soyuğu mütləq sıfır dərəcəyə qədər dözə bilir. Lakin vitrifikasiya davamsız haldır, uzun müddət mövcud olmayıb, kristallara çevrilə bilir.

5. Sağqalmanın yuxarı zonası (istilik şoku). Sağqalmanın aşağı zonasında olduğu kimi, həşəratın həyat sürəkliyi, yəni davamiyyəti temperaturun səviyyəsindən və təsir müddətindən asılıdır.

6. Yuxarı ölüm zonası – proseslərin dönməz təzahürüdür: zülalların koaqulyasiyası və fermentlərin inaktivləşməsi baş verir.

Həşəratlara temperaturun təsiri onun növü və həyat tərzindən asılıdır. Mülayim və polyar zonada yaşayan növlər aşağı temperaturun təsirinə qarşı daha davamlıdırlar. Bu həşəratların çoxusu bir neçə dəfə donma və əriməyə qarşı dözümlüdürlər. Mülayim zonalarda həşəratın soyuğa qarşı davamlılığı qanunauyğun şəkildə mövsümdən asılı olaraq dəyişir. Belə ki, ağac qabığının altında və bitkinin boş zoğlarında qışlayan fərdlər, qar altında qalanlara nisbətən daha dözümlü olur. Su növlərində soyuğadavamlılıq ilin istənilən mövsümündə nisbətən aşağıdır.

Əgər həddən artıq soyuma dərin deyilsə, yəni birdən təsir baş vermişsə, həşərat hərəkətsizlik, donma halına keçir. Lakin temperaturun yüksəlməsi çox tez bir zamanda ona öz fəallığını bərpa etməyə imkan verir. Bu cür donma halında, heç bir fəsad olmadan bir neçə gündən həftələrə qədər qala bilər. Adətən laboratoriya şəraitində təcrübələrdə soyuducunun temperatur göstəricilərində +2 - $+4^0$ həşəratları saxlamaq üçün istifadə olunur. Bu şəraitdə həşəratlar uzun müddət qala bilmir, belə ki, temperatur təsirindən başqa, qurumaq amili də böyük rol oynayır.

Təbiətdə isə soyuqlar ilin müəyyən vaxtında düşür və qeyri-əlverişli dövr gəlməmişdən əvvəl, həşəratın orqanizmində dərin fizioloji dəyişikliklər baş verir. Bu fizioloji dəyişikliklər *diapauza* ilə bağlı olur.

Mühitin temperaturu get-gedə aşağı düşdükcə, toxuma hüceyrələrində buz kristalları əmələ gəlməyə başlayır. Bu isə sonda ölümlə nəticələnir. Lakin elə həşərat növləri də vardır ki, onlar uzun müddət şaxtaya qarşı dözümlü olurlar. Belə həşəratları 2 kateqoriyaya bölürlər (*M.J.Tauber et al., 1986)*: *donmaya qarşı davamlılar və davamsızlar* Adətən davamsızların orqanizmində donmaya qarşı xüsusi uyğunlaşma mexanizmləri olmur.

Həşəratlar sinfində filogenetik nöqteyi-nəzərində aşağı qruplar donmaya qarşı davamsızdırlar. Yalnız bəzi ikiqanadlılar, kəpənəklər, böcəklər və torqanadlılar – həyat tsiklinin yalnız müəyyən fazasında

belə davamlılığa malikdirlər. Bu həşəratların bədən mayesi, -10^0 temperaturda baş verir. Bu həşəratların hemolimfasında xüsusi zülalabənzər birləşmələr vardır ki, orqanlar arasında buz kristallarının əmələ gəlməsinin qarşısını alır. Bu kristallar sərbəst su molekulalarını özlərinə çəkir. Ona görə də hüceyrənin daxilində suyun kristala dönməsi imkanını azaldır. Donmaya qarşı yüksək davamlılıq nümayiş etdirən pulcuqqanadlılardan, yelkənlilər fəsiləsindən maxaonu göstərmək olar:

Papilio machaon L.

Bu növün pupları donmuş vəziyyətdə -196^0C temperaturu keçirə bilir.

Həşəratlar arasında daha çox donmaya qarşı davamlılıq qabiliyyəti yayılmışdır. Belə həşəratların bədənində xüsusi uyğunlaşma mexanizmi vardır ki, bu, həddən artıq soyuma nöqtəsinin aşağı enməsinə və hüceyrə daxilində kristalları əmələ gətirə biləcək birləşmələrin kənarlaşdırılmasına səbəb olur.

Kristalları əmələ gətirə biləcək birləşmələrin bədəndən kənarlaşdırılması ehtiyacı, həşəratlarda qida rejiminin müəyyən dəyişikliklərinə gətirib çıxarmışdır. Belə ki, qışlamaya artıq hazır olan fərdin bağırsağı möhtəviyyatdan tmamilə təmizlənmiş olur.

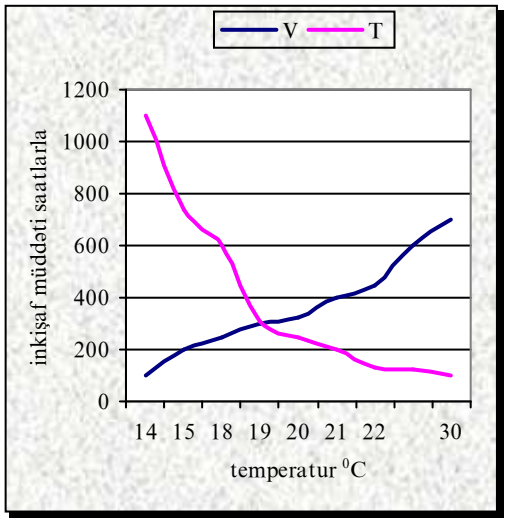
Ən yüksək soyuğadavamlılığı, Afrikanın dağlıq ərazisində məskunlaşan derqun-ağcaqanadları nümayiş etdirmişdir:

Derqun-ağcaqanadı

Bu ağcaqanadın sürfələri qayalarda yağışlar vaxtı müvəqqəti əmələ gəlmiş su nohurlarında inkişaf edir. Çox tez bir zamanda həmin nohurlar ağcaqanadın sürfələri ilə birlikdə quruyurlar. Yağışlar yağdıqda isə yenidən su ilə təchiz olunmuş bu məkanda həmin sürfələr, quraqlığa dözüb, sağ qalır və mütlən sıfır temperaturuna qarşı (-270^0) dözümlülük nümayiş etdirirlər.

Həşəratın inkişaf sürəkliyi (N) - yumurta qoyulan dövrdən imaqo və ya hər hansı ayrı mərhələsi əmələ gələn dövrə qədərki vaxtı hesab olunur. Təcrübələrdə adətən *inkişafın sürəti* (V) anlayışı mövcuddur və onu, $V=1/N$ kimi ifadə edirlər.

Eksperimental yolla sübut olunmuşdur ki, temperaturun artmasına müvafiq olaraq, inkişaf sürəkliyi azalır və müəyyən temperatur diapazonunda minimuma çatır. Lakin temperaturun sonrakı artımına baxmayaraq, inkişaf yenidən arta bilər (şəkil 77).



Şəkil 77. *Tenebrio molitor* böyük un böcəyinin inkişaf dövrünün (T) və inkişaf sürətinin (V) temperaturdan asılılığı *(Kroqa görə: sitat. Yaxontov, 1969*)

Bunu, adi fiziki-kimyəvi qanunauyğunluqlarla izah etmək olar. Belə ki, Vant-Qoffun qanununa əsasən temperaturun hər 10^0 artması kimyəvi reaksiyanın sürətinin 2-3 dəfə artmasına səbəb olur. Onda, inkişafın sürətini V_0 hər hansı bir temperaturda t_0 müəyyənləşdirməklə başqa bir temperaturda t inkişafın sürətini hesablamaq olar:

$V_t = V_0 Q_{10}^{0.1(t-t_0)}$, harada Q_{10}- *sürətin artması əmsalıdır.*

Beləliklə, Vant-Qoff formulasına görə, bu eksponensial, yəni nümunəvi funksiyadır. O, ilkin mərhələdə kəskin qalxan əyrini ifadə etmək üçün yararlıdır.

Ona görə də entomoloji praktikada bəzən loqistik funksiyadan istifadə olunur. Bu funksiya yüksək temperaturlarda inkişaf sürətinin enməsini göstərmir:

$V = V_{max} : 1+e^{a+bt}$, harada a və b əyilmə nöqtəsi və əyriliyi müəyyənləşdirən tənliyin əmsalıdırlar.

Ona görə də hesablamalar üçün, dəqiq olmasa da effektiv temperaturların cəmi formulasından istifadə olunur. Yəni bu zaman inkişafın temperaturdan asılılığını , temperatur «astanısı», yəni

həddinə görə ifadə edirlər. Həşəratın hər bir növünə elə bir temperatur həddi (t_{astana}) xasdır ki, ondan aşağı göstəricilərdə inkişafı dayanır. Əgər həşəratı astana həddindən yuxarı olan hər hansı bir sabit temperaturda t bəslədikdə, onda effektiv temperatur (t_{eff}) aşağıdakı formula ilə ifadə olunacaqdır:

$$t_{eff} = t - t_{astana}$$

Bu formula onu göstərir ki, effektiv temperaturların cəmi hər bir həşərat üçün tələb olunan müəyyən istilik dozası lazımdır, yəni «dərəcə-gün» və ya istilik əmsalı $K = (t - t_{astana})$.

Temperatur amili həşəratın morfologiya və rənginə də təsir göstərir. Məlumdur ki, temperaturun yüksəlməsi kiçik ölçülü imaqoların formalaşmasına səbəb olur. Buna səbəb, metamorfozdan sonra biokütlənin toplanması prosesinin geri qalması ilə bağlı ola bilir. Bundan başqa, temperatur amili eyni bir növün bu və yaxud digər formalarının əmələgəlmə tezliyinə də təsir göstərə bilir. Məsələn, yayda suölçən-taxtabitilərin iki forması – qısaqanad (miqrasiya edə bilməyən) və asanlıqla miqrasiya edə bilən uzunqanadlı fərdlərinə rast gəlinir. Aşağı temperaturlarda isə uzun müddət qala bilən kiçik nohurlarda yalnız qısaqanadlı formalar mövcud olur. Əksinə, yüsək temperatur şəraitində həmin nohurların quruma təhlükəsi olduğu bir dövrdə, uzunqanadlı formalar əmələ gəlir və daha əlverişli biotopların axtarışına uçurlar.

Həşəratın çoxusunun rəngi müəyyən dərəcədə (növ mənsubiyyətinə görə, çox ya az dərəcədə) temperatur amilindən asılıdır.

Rütubət. Onu da göstərmək lazımdır ki, ümumiyyətlə bütün onurğasızların, o cümlədən, həşəratların havalı mühitdə mövcud olmalarının əsas səbəbi maddələr mübadiləsi prosesləri üçün vacib olan lazımı miqdarda *rütubətin* olmasıdır. Mühitdə rütubətin çatışmamazlığını keçirmək üçün onlarda müxtəlif kompleks morfofizioloji və ekoloji uyğunlaşmalar formalaşmışdır.

Təbii şəraitdə mühitdə rütubətin çatışmamasına qarşı orqanizmin müxtəlif cavab reaksiyaları əmələ gəlir. Məsələn, həşəratlarda bədənə lazım olan su ehtiyatı sulu bitkilərlə, su ilə qidalanma nəticəsində yaranır.

M.S.Qilyarov (1949, 1970) göstərmişdir ki, onurğasız heyvanlarda qurumaya qarşı 3 tip uyğunlaşma(yəni cavab reaksiyası) yaranır: 1*) morfoloji* – örtük qatlarının xüsusi strukturu, epikutikulanın formalaşması; 2) *fizioloji* – traxeya ilə tənəffüsün yaranması,

kolloidlərin vasitəsilə suyun birləşməsi, malpigi borularının vasitəsilə suyun adsorbsiyası; 3) *ekoloji* – daha rütubətli yerlərə miqrasiya.

Eksperimental yolla sübut olunmuşdur ki, həşəratlar məskunlaşmaq üçün rütubətli yerlərə daha çox üstünlük verirlər. Maraqlıdır ki, gecə və alaqaranlıqda fəal olan növlər, hansılar ki, gündüz saatlarında rütubətli yerlərdə gizlənirlər, maksimal səviyyədə su buxarlarına tələbatı məhz gündüz olur.

Ümumiyyətlə, həşəratlar havanın rütubətinə qarşı yüksək həssaslıq nümayiş etdirirlər. Həşəratlarının çoxusunun hərəkətliliyi, fəallığı ilə bu amil arasında aydın şəkildə əlaqə mövcuddur. Hər bir növ üçün rütubətin elə səviyyəsi mövcuddur ki, o zaman onların fəallığı və hərəkət surəti maksimal olur. Adətən mühitdə rütubətin aşağı səviyyəsinə qarşı mənfi reaksiya əmələ gəlir. Belə ki, orta qurşa zonalarda rütubətin orta hesabla miqdarı 50%-dən yuxarı olur və ona görə də praktiki olaraq, işığa uçan həşəratların say dinamikasına onun təsiri böyük deyil. Səhra zonasında yayda rütubətin orta səviyyəsi 20-30% təşkil edir – deməli orada mövcud olan həşərat növlərinin inkişafı üçün mühüm amil hesab olunur. Kəpənəklərlə müqayisədə, böcəklər rütubət azlığına qarşı daha həssasdırlar. Çəyirtkəkimilər havanın rütubətinə qarşı, demək olar ki, heç bir reaksiya göstərmirlər.

İşığa uçan həşəratların sayı rütubətdən asılı ola bilər, lakin uçuşun vaxtı həmişə gün uzunluğu ilə tənzimlənir. Lakin uçuşun işıqlanma səviyyəsindən asılılığı, həmin regionda havanın rütubətinin səviyyəsindən asılı olaraq dəyişir. Yəni rütubətli ərazilərdə inkişaf edən və işığa doğru uçan kiçik böcəklərin uçuşu Qafqazda təbii işıqlanmada başlandığı halda, məsələn, Türkmənistanda daha gec, alaqaranlıqda qeydə alınır.

Torpaqda yaşayan həşərat orqanizmləri bədənlərinin həcmi kiçik olduqca iribədənlilərə nisbətən rütubətsiz yerlərdə tez məhv olurlar. Çünki morpaqda və suda yaşayan sürfələrdə suyun itməsi yalnız traxeya sistemi ilə deyil, həmçinin bədən üzərindən baş verir. Hiqrofil formalar bədən ölçülərindən asılı olmadan suyu kserofillərə nisbətən tez itirirlər. Artıq sübut edilmişdir ki, rütubət həşəratların fəallığına təsir göstərir. Məsələn, mühitdə rütubətin 3% dəyişilməsi, ilk növbədə, parabüzən böcəklər *Myrrha – 18-guttata L.* hiss edirlər:

Myrrha-18-guttata parabüzəni

Su mühiti. Yer üzərində hidrosfera 71% təşkil edir. Deməli 1 sm^2 sahəyə 273 litr su düşür. Suyun ən çox miqdarı dəniz və okeanlardadır (269-273 l). Şirin suyun miqdarı – 1sm^2 –ə 100 ml-dir.

Hidrosfer çoxsaylı onurğasız heyvanlar üçün yaşayış yeridir. Suyun fiziki xüsusiyyətləri burada yaşayan orqanizmlərə xüsusi təsir göstərir, çünki həyatın həm xarici, həm də daxili mühitini təşkil edir.

Su yüksək temperatur həcminə malikdir ki, bu da bərk və maye komponentləri ilə əlaqədardır. Bu və ya digər növlərin su mühitində mövcud olması onların hansı səviyyədə yerləşməsi və bu mühitin temperaturunun dəyişilməsi ilə əlaqədardır. Mühitdə olan O_2 və CO_2 daha çox bioloji maraq doğurur. Temperatur və duzların miqdarı suda artdıqca dəniz suyunda həll ola biləcək qazların miqdarı azalır. Okeanda oksigenin miqdarı məhlulda 0-dan 8,5 ml/l bərabərdir. Oksigenin okean və dəniz sularında miqdarı əsasən orada gedən fotosintez prosesləri, canlı orqanizmlərin oksigen istifadəsindən, suyun dövriyyəsindən asılıdır.

Məlumdur ki, okeanda ən çox olan duz NaCl-dur. Belə bir fikir irəli sürülür ki, bu duz Yerin maqmasından suya keçir. Çünki uzun müddət okean suyunda bu duzun miqdarı dəyişilməz qalır.

Mühüm bioloji əhəmiyyət kəsb edən element fosfordur(1kq suda 0,001-0,17 mq). Dəniz suyu işığı, müxtəlif uzunluqda olan dalğaları keçirir ki, bunun da bioloji mənası vardır. Şəffaf okean suyunda günəş enerjisi (19%) 10 m dərinlikdə, 1%-i isə 85 m, və yalnəz 0,005%-i 200 m dərinliyə çatır. Müəyyən olmuşdur ki, günəş şüasının hansı dərinliyə keçə bilməsi orada yaşayan heyvanların piqmentasiyasına təsir göstərir.

Torpaq mühiti. Bu mühitin xarakterik xüsusiyyəti coğrafi dəyişkənliyə məruz qalmasıdır. Əsasən torpaq əmələ gətirən suxurlar orada olan Cu, Zn, Co və digər elementlərin orta miqdarına görə fərqləndirilir (*Kovalski, 1974)*.

İqlim şəraiti və landşaftdan asılı olaraq, kimyəvi elementlər torpaqda yayıla bilər, torpaq əmələ gətirən suxurlardan asılı olmadan torpağı zənginləşdirə bilərlər. Torpaqda olan kimyəvi elementlərin qatılığı orada yaşayan heyvanların həyat fəaliyyətlərinin normal keçməsinə təsir göstərir. Ona görə də hər elementin kritik qatılığı(Co< 2-7 mq/kq; aşağı həd, norma – 7-30 mq/kq-a və yuxarı həd - > 30mq/kq) mövcuddur ki, bu həd pozulduqda onlar orqanizmlərin tələblərinə cavab vermirlər.

Dəyişilməz ekoloji şəraitlərin təsiri altında həşəratların həyat fəaliyyəti. Bu hissədə daimi və dəyişkən amillərin, əsasən də temperatur və işıq rejimlərinin təsiri altında həşəratların həyat fəaliyyətində – inkişafın sürəti, məhsuldarlıq, ölüm faizi, cinslərin nisbəti və yetkin fərdin həyat sürəkliyində baş verən dəyişikliklər təqdim olunur. Daimi ekoloji şəraitdə həşəratların həyat qabiliyyətinin azalması sözsüz ki, bu mühitdə *desinxronozun* yaranması ilə əlaqədardır. Bu amilin entomologiyada olduqca böyük əhəmiyyəti vardır, çünki laboratoriya şəraitində hər hansı bir həşərat növünü çoxaldarkən temperatur və işıq recimlərinin seçimindən bu növlərin həyat qabiliyyətliliyi asılıdır.

Çox vaxt daimi şəraitlərin təsiri yetkin fərdlər üzərində sınaqdan çıxarılır. Məsələn, göstərilir ki, bəzi trixoqramma növlərinin(*Klink, 1964), Protophormia terrae-novae R.D.* milçəyin(*Saint-Paul, Asjhoff, 1978, Çernışev və b., 1983)* həyat sürəkliliyi dəyişkən mühitə nisbətən daimi təsir altında daha qısadır. Parlaq işığın daimi təsiri altında *Trogoderma glabrum Herbst.* dəriyeyən böcəklər, *Trigonoscelis gigas Rtt.* qarabədən böcək, *Blaberus giganteus Burm.* tarakanı çox tez məhv olurlar. Halbuki, təbii şəraitdə birinci iki növ bundan da yüksək işıqlanmanın təsiri altında fəaldır. Lakin bu qanunauyğunluq mütləq xarakter daşımır, çünki trixoqramma(*Trichogramma semifumatum Perkins.)* və adi ev milçəyi (*Musca domestica)* daimi işığın təsiri altında daha çox yaşayırlar.

Eyniliklə bu fikri daimi qaranlıq şəraiti haqqında söyləmək mümkündür. Məsələn, *Drosophila virilis Strt.*-in yetkin fərdlərinin və şerşenlərin(*Vespa crabro L., dəstə:Hymenoptera)* həyat sürəkliyi daimi işıq mühitinə nisbətən, qaranlıqda daha qısadır. Halbuki, yuxarıda adı çəkilmiş dəriyeyən böcəklər daimi qaranlıq və dəyişkən işıq şəraitində eyni cür, uzunmüddət yaşaya bilirlər.

Onu qeyd etmək lazımdır ki, bu və ya digər mühit amilinin seçici təsiri altında yetkin fərdlərin həyat qabiliyyətinin sürəkliyi, əlbəttə, növün həyat fəaliyyəti haqqında məlumat verən əsas göstərici deyildir. Çünki bu ekoloji amillər bir çox fizioloji proseslərə mənfi təsir göstərməsələr də məsələn, çoxalmanı dayandırıb, bununla da həyat dövrünü uzada bilirlər. Lakin bu o demək deyildir ki, onlar həmin kulturaların, yəni laboratoriyada saxlanan və inkişaf etdirilən növlərin həyat qabiliyyətini artırırlar. Əfsus ki, həyat fəaliyyətinin digər göstəricilərinə daimi təsir haqqında məlumat çox azdır. Məsələn məlumdur ki, daimi qaranlıq şəraitində uzunburun böcək *Anthonomus grandis Boh.*-un erkəkləri tamamilə feromon sintez etmirlər, deməli cütləşmə prosesi pozulur. Daimi işıq şəraiti isə

feromonun normal ifrazı prosesini pozur – və deməli yenə də cütləşməyə mane olur(*Gueldner, Viygul, 1978*).

Eyni ilə yuxarıda göstərilmiş nəticələr *Plodia interpunctella Hübner.* odlucasının erkəkləri ilə baş verir: daimi işıq cütləşmə faizini aşağı salır və dişilər tərəfindən qoyulmuş yumurtaların miqdarını azaldır (*Lum, Flaherty, 1969*).

Lakin daimi qaranlıq *Anastrepha suspensa* meyvə milçəklərinin inkişaf sürətinə, pupların çəkisinə və ölüm faizinə təsir göstərmir(*Taschenberg et al., 1974*). Və yaxud *Drosophila virilis Sturt.* milçəkləri istər daimi qaranlıq, işıq şəraitində, istərsə də dəyişkən işıqda demək olar ki, eyni miqdarda yumurta qoyurlar*(Oshima, 1971)*. Bu nəticələri V.Çernışev və digərləri *(Çernışev və b., 1983) Drosophila melanogaster Meig.* –də müşahidə etmişlər, lakin bu variantda daimi qaranlıq şəraiti milçəklərin inkişaf sürətini tormozlamışdır.

Məhsuldarlıq baxımından ev milçəkləri üçün də əldə edilmiş nəticələr oxşar olmuşdur: daimi qaranlıq və dəyişkən işıq recimində qoyulmuş yumurtaların sayında kəskin fərq aşkar olunmamışdır.

Beləliklə, dəyişkən işıq recimi çox halda həşəratlara daha yaxşı, inkişafları üçün münasib olan təsiri göstərir. Maraqlıdır ki, ədəbiyyatda göstərilmiş məlumatlar, yəni daimi və dəyişkən temperaturun həşəratların həyat fəaliyyətinə təsiri müxtəlifdir.

A B

Şəkil 78. Pambığa zərərvuran güvə *Poctinophora gossypiella:* A – pup, kəpənək və tırtılı; B- pambıq qozası daxilində olan tırtıl

Bəzi ədəbiyyat məlumatlarında dəyişkən temperaturlarda həşəratların məhsuldarlığının artması qeyd olunur*(Siddiqui, Barlow*

1972; Hoffman, 1974; Barfield et al., 1977). Temperaturun tsiklik xarakterli dəyişilməsi zamanı *Gampsocleis buergeri de Hann.* şalaları daha çox yumurta qoyurlar. Və yaxud *Poctinophora gossypiella Saunders.* kəpənəklərinin inkişaf sürəkliyi istər daimi, istər sə də dəyişkən temperaturlarda eynidir. Lakin dəyişkən temperatur şəraitində bu növün tırtıllarının çəkisi demək olar ki, 2 dəfə artıq olur, buna müvafiq olaraq, dişilərin məhsuldarlığı artır və yumurta mərhələsində ölüm faizi azalır.

Dəyişkən temperatur şəraiti, trixoqrammanın həyat qabiliyyətini artırır və *Pterostichus niger Schaller* böcəklərin sürfələrinin inkişafına yaxşı təsir göstərir.

Digər tərəfdən çoxsaylı təcrübələrlə sübut edilmişdir ki, çox halda temperaturun sutkalıq ritmi, ortasutkalıq daimi temperaturlarla müqayisədə, hər hansı bir stimuləedici təsirə malik deyildir. Beləki, drozofilalar, parabüzənlər və s. üzərində aparılmış təcrübələrlə sübut edilmişdir ki, daimi temperatur dəyişkən temperaturla növbələşdikdə həşəratların inkişafı uzanır.

Əslində ədəbiyyat məlumatlarında mövcud olan fərqli fikirlər, ilk növbədə, dəyişkən temperaturun diapazonunun həşəratın yaşadığı və inkişaf etdiyi təbii mühitin temperaturuna nisbətən müxtəlif olmasından irəli gəlir. Beləki, əgər dəyişkən temperatur özünün aşağı həddində inkişafa tələb olunan «temperaturun astanasından» da aşağıdırsa, o, həşəratın inkişafına müsbət təsir göstərir. Yox əgər, temperatur daha yüksək həddlərdə tərəddüd edirsə, yəni maksimal hüdüdlarda inkişafı tormozlayır. Lakin bu zaman inkişaf daimi temperatur şəraiti ilə müqayisədə zəif gedir. işıq və temperatur şəraitində saxlanması zamanı müşahidə edilmişdir (doğrudur, bu zaman sağ qalmış sürfələr çox böyük çəkiyə malik olmuşlar). Məlumdur ki, bir çox ölkələrdə, o cümlədən, Həşərat növlərində dəyişkən temperatur və dəyişkən işığın təsiri altında həyat fəaliyyəti olduqca az tədqiq olunmuşdur: məsələn, *Locusta migratoria capito Saussure* çəyirtkəsində ölüm faizi sürfələrin və imaqonun daimi işıq və temperatur şəraitində saxlanması zamanı müşahidə edilmişdir (doğrudur, bu zaman sağ qalmış sürfələr çox böyük çəkiyə malik olmuşlar).

Lakin belə şəraitdə ölüm faizi yüksək olsa da, dişilərin məhsuldarlığı çox yüksək olmuşdur. Ona görə də müəlliflər (*Lauge, Launois, 1980)*sürfələri daimi təsir şəraitində, imaqoları isə dəyişkən fototermiki şəraitdə saxlamağı məsləhət görürlər, nəticədə, belə laboratoriya materialından yüksək məhsuldarlıq əldə etmək mümkündür.

Məlumdur ki, bir çox ölkələrdə, o cümlədən, Azərbaycanda Neftçala rayonu şəraitində trixoqrammaları çoxaldan biolaboratoriyalar fəaliyyət göstərirdi. Müəyyən edilmişdi ki, bu trixoqrammaların həyat qabiliyyəti temperatur və işıq amillərinin parallel olaraq dəyişilməsi nəticəsində xeyli yüksələ bilir (şəkil 79).

Şəkil 79. *Tricomgrammatidae* fəsiləsinə aid olan parazit yumurtayeyənlər (zərərvericinin yumurtalarına öz yumurtalarını qoyan zaman)

Beləliklə, təbii şəraitdə mümkün olmayan daimi amillərin həşərat orqanizminə təsiri ya müsbət, ya da mənfi nəticələrlə müşayiət edilə bilər. Tədqiqatlar nəticəsində əldə edilmiş elmi məlumatların müxtəlif olmasının əsas səbəbi – növün ekoloji tələblərini nəzərə almadan qeyri-adekvat işıq və temperatur recimlərinin müqayisə olunmasıdır: bu göstəricilərin yuxarı və aşağı həddləri, çox vaxt isə orta səviyyələri belə, növün inkişaf etdiyi təbii şəraitdən uzaq olur. Laboratoriya şəraitində tədqiqatlar aparılarkən, bəzən işıq və temperatur göstəricilərinin kəskin dəyişilmələri mümkündür, bu isə həşəratlara öz-özlüyündə mənfi təsir göstərir. Həşəratların çoxalma və inkişafının xarici mühit amillərindən asılılığı, onların davranış aktları ilə korrektə olunur, yəni dəyişir və tənzimlənir. Adətən hər hansı bir amilin təsiri, həşəratda fəallıq və orientasiya fəallığının artmasına səbəb olur. Lakin daha əlverişli şəraiti axtaran fərd, seçimi özü edir. Şəraitin kəskin surətdə pisləşməsi isə onların orqanizmində kəskin surətdə maddələr mübadiləsinin zəifləməsi və ya spesifik uyğunlaşmaların mexanizmlərinin işə düşməsinə səbəb olur. Məsələn, diapauza halının formalaşması genetik cəhətdən möhkəmlənmiş uyğunlaşma olsa da onun reallaşması və vaxtı gün uzunluğu tərəfindən proqramlaşdırılır.

Fəsil III

FİZİOLOJİ UYĞUNLAŞMALAR VƏ HƏŞƏRATLARIN FİZİOLOJİ HALI

Fizioloji uyğunlaşmalar haqqında nəzəriyyələr. Fizioloji uyğunlaşma dedikdə, hər hansı bir növün və ya populyasiyanın fərdlərinə qeyri-əlverişli, hətta ekstremal şəraitdə mövcud olmağa imkan verən morfofizioloji və biokimyəvi xüsusiyyətlərin toplusu nəzərdə tutulur.

Belə ki, heyvani orqanizmlə onu əhatə edən ətraf mühit amilləri arasında mövcud olan qarşılıqlı münasibətlər problemi uzun illər bioloqların əsas tədqiqat obyekti olmuşdur. Hazırkı dövrdə də təbii şəraitdə və yaxud modelləşmiş eksperimentlər vasitəsilə ayrı-ayrı amilin təsir mexanizmi və orqanizmin ona cavab reaksiyaları olan uyğunlaşmaların formalaşması məsələləri araşdırılır.

Bir qayda olaraq, fərdi orqanizmdə əmələ gələn və yaxud genetik surətdə proqramlaşdırılmış xüsusiyyətlər, orqanizmin ümumi gərginliyinin – stresin zəiflədilməsinə yönəlmiş olur. Təbii şəraitdə uyğunlaşmaların 3 forması mövcuddur: *fərdi* – buna «iqlimləşmə», yəni yeni iqlim şəraitinə uyğunlaşma da deyilir; *növ* – genetik cəhətdən şərtləşdirilmiş, müəyyənləşmiş və nəhayət, *populyasion* uyğunlaşmalar. Bu formaların hər biri-digərini üstələyə bilər və ona görə də onların hər birinin ayrı-ayrılıqda mənşəyini dəqiqləşdirmək üçün xüsusi eksperimental üsullardan istifadə etmək tələb olunur.

Xarici mühit amillərinin çoxşəkilliliyi, onların qarşılıqlı əlaqəsi, orqanizmin fəaliyyətinin tipləri və inkişafın sürəti və sürəkliyi həm filogenezdə, həm də fərdi inkişaf prosesində uyğunlaşmaların formalaşmasına geniş imkanlar yaradır. Ona görə də eksperimental şəraitdə uyğunlaşmaları yaratmaq üçün eyni üsullar mövcud deyil. Həmçinin təbii uyğunlaşmaları da testləşdirmək və kəmiyyət baxımından tədqiq etmək üçün eyni olan metodlar yoxdur. Adətən tədqiqatlar homeostazisin dəyişilməsi və müəyyən mühit amillərinin təsiri altında baş verən kənarlanmaların öyrənilməsi istiqamətində aparılır.

Bu baxımdan, orqanizmin amilin təsirinə qarşı dayanıqlılığının öyrənilməsi mühüm əhəmiyyət kəsb edir. Belə ki, orqanizmin fəallığına təsir göstərən həmin amillər həşəratın ontogenezinin müxtəlif mərhələlərində dəyişiklik əmələ gətirə bilərlər – yəni müxtəlif istiqamətli ola bilərlər. Bu vəziyyət, fizioloji funksiyalar və davranışlarda formalaşan uyğunlaşmaların hansının anadangəlmə, hansının isə qazanılmış olduğunu müəyyənləşdirməyə çətinlik törədir.

Ona görə də uyğunlaşmaların formalaşması problemi, funksiyaların ontogenezi aspektində tədqiq olunmalıdır.

Fizioloji uyğunlaşmaların tədqiqinin *ilk mərhələsini* xarici mühitin ayrı-ayrı «agent»lərinə qarşı fizioloji reaksiyaların öyrənilməsi və kəmiyyət göstəricilərinin müəyyənləşməsi təşkil edir.

İkinci mərhələyə – mühitin amillərinin təsiri altında canlı orqanizmlərdə, o cümlədən, həşəratlarda reflekslərin (xüsusən ictimai növlərdə) əməlgəlmə qanunauyğanluqlarının tədqiqi aiddir.

Üçüncü mərhələyə – hüceyrə və molekulyar səviyyədə tədqiqatlar, xüsusən toxumaları əhatə edən proseslərin öyrənilməsi məsələləri daxildir.

Hazırda həşəratların fiziologiyası qarşısında duran mühüm problemlərdən biri -–*fizioloji halın dəyişilməsi və ya xarici mühit «agent»lərinin təsirinə qarşı yaranan uyğunlaşmaların əsasını təşkil edən fizioloji mexanizmləri aşkar etməkdir*.

Uyğunlaşmaların tədqiqi zamanı orqanizmin davranışı ilə yanaşı, ayrı-ayrı fizioloji sistemlərin cavab reaksiyaları da öyrənilir. Həmin tədqiqatlar eksperimental şəraitdə aparılsa da təbii fiziki-coğrafi zonaların xüsusiyyətləri nəzərə alınır və davranış reaksiyalarının yaxud da müxtəlif növlər və populyasiyaların yalnız müəyyən vahidləri götürülür. Bu zaman uzunmüddətli və ya təkrar olunan təsirlərin homeostaza təsiri, formalaşan reaksiyaların rolu və s. tədqiq olunur. Mühüm əhəmiyyət kəsb edən məsələlərdən biri də fizioloji halın müşahidə olunan kənarlanmaları ilə orqanizmin sağqalma xüsusiyyətləri arasındakı korrelyasiyaların üzə çıxarılmasıdır. Bu zaman çox tədqiqatlarda riyazi modellərdən istifadə olunur.

Hazırda müasir fiziologiyanın ən mühüm problemlərindən biri – mühit amillərinin təsiri altında əmələ gələn uyğunlaşmaların əsasını təşkil edən fizioloji mexanizmləri aşkar etməkdir.

Son illər fizioloji uyğunlaşmaların bir neçə təsnifatı yaradılmışdır. Bu təsnifatlarda, adətən, prosesin inkişaf mərhələsi əsas götürülür və ondan asılı olan qayıtma, yəni əksinə inkişaf haqda məsələlərə baxılır.

Henzel və Hildebrandın(*Hensel, Hildebrandt, 1964)* təklf etdikləri təsnifat orqanizmə təsir vaxtına əsaslanır və 3 tip uyğunlaşma fərqləndirilir:

1. xarici və ya daxili müdaxilələrə qarşı yaranan funksiyaların tənziminin kəskin dəyişilməsi. Belə kənarlanmalar bir neçə saniyədən bir neçə saata qədər çəkə bilir;

2. xarici mühitin dəyişilməsinə qarşı orqanizmin zəif adaptiv cavabları. Bu cavablar iqlimləşmə anlayışını əmələ gətirir və bu kənarlanmalar bir neçə saat, ay və, hətta illərlə çəkə bilər;

3. təkamül aspektindən uyğunlaşmalar, yəni genetik cəhətdən uyğunlaşmış tiplərin çevrilməsi və seleksiyası. Çox zəif gedən prosesdir. Zaman baxımından bir neçə milyon illəri əhatə edə bilir.

Bu təsnifatın çatışmayan tərəfi – onto- və filogenezdə uyğunlaşmaların əmələgəlməsi prosesini analiz etməməsidir, yəni fərdin həyat dövründə qazanılmış və ya anadangəlmə elementləri fərqləndirilmir.

Eqan (*Eagan, 1963)* xarici mühitin təsiri altında orqanizmdə baş verən fizioloji dəyişiklikləri 4 kateqoriyaya bölürdü:

1. *genetik uyğunlaşma* – müəyyən mühitdə sağqalma üçün əlverişli olan və irsən keçmiş dəyişikliklər;

2. *iqlimləşmə* – fəsli və ya iqlim amillərinin təsiri altında baş verən tərpətmələrin nəticəsində həşərat orqanizminin bu amillərə qazanılmış cavabı kimi yaranan dəyişikliklər;

3. *akklimatizasiya* – bir amilin, məsələn, eksperimentin təsiri altında əmələ gələn dəyişikliklər;

4. *uyğunlaşma* – orqanizmin fizioloji cavablarında baş verən dəyişikliklər. Bu, müəyyən qıcıqlara qarşı mərkəzi sinir sistemində yaranan reaksiyaların zəifləməsi nəticəsində baş verir.

A.D.Slonim *(Slonim, 1964*) aşağıdakı uyğunlaşma formalarını fərqləndirmişdir:

1. *postnatal inkişaf boyu yaranan fərdi uyğunlaşmalar.* Bura yetkin orqanizmə mühitin amillərinin təsiri altında əmələ gələn şərti reflekslər və daha mürəkkəb stereotiplər aiddir;

2. *növ uyğunlaşmaları*, yəni irsən möhkəmlənmiş, sinir sisteminin irsiyyətdə möhkəmlənmiş xüsusiyyətləri ilə şərtləndirilmiş, hormonal və toxuma mexanizmləri ilə tənzimlənən və fərdin ontogenezində yaranan uyğunlaşmalar. Bu uyğunlaşmalar ayrı-ayrı orqanlar sistemini əhatə edir;

3. *populyasion uyğunlaşma* – hər hansı konkret şəraitdə populyasiyanın formalaşması zamanı əmələ gələn uyğunlaşmadır.

Fizioloji reaksiyaların uyğunlaşma formasında dəyişiklikləri, mühit amillərinin təsirinə qarşı cavab reaksiyası kimi əmələ gəlsə də orqanizmin hüceyrələrinin struktur xüsusiyyətləri və funksiyalarından da asılı ola bilər. Dəyişkən mühitdə orqanizmə mövcud olma imkanı

verən adaptasiyaların əsas xüsusiyyəttlərindən biri – homeostazısin bəzi tərəfləri və həyat fəaliyyətini qoruyub saxlamaqdır. Bu zaman növün fərdinin inkişaf səviyyəsi, sinir və hormonal mexanizmlərinin vəziyyəti əhəmiyyət kəsb edir.

Həşəratın inkişafının təkamül səviyyəsi nöqteyi-nəzərindən baxılsa, müxtəlif tip uyğunlaşmalar təncimləyici sistemləri (hüceyrəvi, toxuma, orqan və tam orqanizm) əhatə edir. Tam orqanizm səviyyəsində formalaşan uyğunlaşmalar həm vegetativ funksiyalar, həm də hərəkət davranışında dəyişiklikləri əhatə edir. Orqanizmin xarici mühit amillərinin təsirinə qarşı ən mühüm uyğunlaşmaları *termik, osmotik, oksidləşdirici-reduksiyaedici və qida (fermentativ)* uyğunlaşmalarıdır. Onlar bütün canlı orqanizmlərə xasdır.

Ümumi və yerli(orqan və toxuma) hemeostazis və orqanizmin uyğunlaşması zamanı onun rolu. «*Hemeostazis*» - daxili mühitin sabitliyinin qorunması deməkdir. İlk dəfə olaraq, Klod Bernar, sonralar isə Barkroft (*Barjroft, 1937)* göstərmişdir ki, xarici mühitdən asılı olmadan hər orqanizmin davranışı və fizioloji funksiyalarının normal gedişi üçün daxili mühitin sabitliyinin qorunub saxlanması tələb olunur.

Əsasən 4 hemeostazis səviyyəsi mövcuddur: *populyasiya*(struktur və say tərkibi), *orqanizm* (tənzim), *orqanlar (*autorequlyasiya, yəni öz-özünü tənzimləmə) və *toxumalar* (kompensasiya).

Homeostatik mexanizmlərin səviyyələri

Populyasiya
(struktur və say)

Mühitin abiotik amilləri	*Çoxalma*
Mühitin biotik amilləri	*Mutagenez*
Papulyasion stres	*Təbii seçmə*

Orqanizm
(tənzim)

Eksteroseptorlar	*Davranış*
İnteroseptorlar	*Vegetativ homeostazis*
Daxili mühit	
Endogen bioritmlər	
Ekzogen bioritmlər	

Orqanlar
(autotənzimləmə)

Qan axını	*Temperatur homeostazisi*
Metabolizm	*Kimyəvi homeostazis*
Hormonlar	*Funksional homeostazis*
Sinir impulsları	*Histogenez*

Toxumalar
(kompensasiya)

Fermentlərin «strategiyası»	*Keçiricilik*
Membran prosesləri	*Qıcıqlanma*
Enerji fəallığı	*Metabolizm (istiliyin əmələ gəlməsi)*
Agentlərin qatılığı	*Aralıq mübadilə*

Bu səviyyələrə müvafiq olaraq, populyasiyanın strukturu və sayı, bütöv orqanizmin funksiyaları, orqanların autotənzimlənməsi və toxuma proseslərinin kompensasiyası tənzimlənir. Sol tərəfdə mühit amilləri və birbaşa və ya dolayı yolla təsir göstərən amillər təqdim olunur. Bütün bu zəncir, təzahürlərin 4 səviyyədə baxılması kimi qəbul oluna bilər. Bunlardan biri orqanizmüstü, digər üçü isə orqanizmdaxili səviyyədir. Məhz sonuncu 3 səviyyə fizioloji baxımdan əhəmiyyət kəsb edir.

Çoxsaylı tədqiqatlar nəticəsində belə bir nəticəyə gəlinmişdir ki, *hemeostazm təzahürü* daxili mühitin müəyyən parametrlərinin fiksasiyasıdır. Xarici mühitin təsirinə qarşı cavab reaksiyası kimi yaranan fizioloji reaksiyaların müxtəlifliyi hemeostatik reaksiyaları təsnifləşdirməyə mane olur.

Ümumi planda orqanizmin 3 tip cavab reaksiyasını, yəni sistem və müxtəlif orqanların reaksiyasını əhatə edənləri göstərmək mümkündür:

1. *tənzimləyici tip* – bu, ümumi metabolizmin dəyişilmələri - damar reaksiyaları, sekresiya və tənəffüs ekskresiyası ilə xarakterizə olunur. Bu tip hemeostatlaşmaya böyük enerji tələb edilir. Məsələn, bir sıra yırtıcı orqanizminin həddən artıq soyudulması, onlarda rektal temperaturun qalxması və ətrafların səthində temperaturun artması müşahidə olunur*;*

2. *konformasion tip* – funksiyaların gərginləşməsi zamanı və ya həddən artıq soyuma nəticəsində bədən temperaturunun enməsi, buna müvafiq olaraq, maddələr mübadiləsinin səviyyəsinin aşağı

düşməsi ilə müşayət olunur. Bu tipə qışlama zamanı təsadüf olunur. Əgər 1-ci tipdə enerjinin istifadəsinin artımı müşahidə edilirsə, bu tipdə – hemeostatlaşmaya sərf olunan enerjinin qənaəti baş verir. Lakin 2-ci tipdə hemeostazisin saxlanması mümkün deyil, çünki burada yalnız yeni mürəkkəb reaksiyaların yaranması hesabına həyatın qorunması baş verir;

3. *qarışıq tip* – bir qrup sistem və orqanlar funksiyalarının sabitliyini qoruyub saxladığı halda, digərləri xarici mühitin şəraitinə tabe olurlar. Belə qarşılıqlı münasibətlər, məsələn, soyuğun təsirindən sonra qanad əzələsi ilə daxili orqanlar arasında mövcud olur.

Bütöv orqanizmin uyğunlaşmalarının formalaşmasında homeostatik reaksiyaların rolunu əks etdirən tipik cavab formaları aşağıdakılardır:

- uyğunlaşmalar inkişaf etdikcə və orqanizmin (məsələn, soyuğa qarşı uyğunlaşma) davamlılığı artdıqca əsas parametrlərin qorunub saxlanılması;
- funksiyaların və homeostazisin ayrı-ayrı parametrlərinin (hepoksiyaya qarşı uyğunlaşma) kənarlanmalarının tabeliyi (*konformasiyası);*
- hissəli şəkildə funksiyaların yox olması və onların yenisi ilə əvəz edilməsi (aclığa qarşı uyğunlaşma);
- homeostatik reaksiyaların bəzilərinin yox edilməsi zamanı «növbətçi» tənzimləyici mexanizmin saxlanılması (qışlama dövrü);
- həşəratın yaşadığı mühitin və funksiyalarının tamamilə konformasiyası.

Homeostazisi saxlayan bütün bu reaksiya tipləri davranış aktları ilə zənginləşir və vegetativ fizioloji funksiyalardakı gərginliyi aradan qaldırır.

Fizioloji uyğunlaşmaların strukturu və orqanizmin reaksiyalarına bəzi sistemlərin cəlb edilməsi.

Xarici mühit amillərinin parametrlərinin çox cüzi dəyişilməsi belə fizioloji sistemlərin funksiyalarının oyanması və artmasına gətirib çıxarır. Bu reaksiyalar isə əsas hemeostazis parametrlərinin saxlanmasına, mühafizə edilməsinə yönəlmişdir.

Belə təzahür ən çox mühitin temperaturunun təsiri, barometrik təzyiqin endiyi şəraitlərdə və s. baş verir. Bu təsirlər təkrarən baş verdikdə həmin reaksiyaların həcminin azalması müşahidə olunur.

Yəni bu zaman məsələn, tənəffüsün kəskin azalması, hemolimfanın hərəkəti, əzələ titrəyişi və s. yox olur. Lakin bu zaman hemeostazis sabit səviyyədə qorunub saxlanılır. Ayrı-ayrı sistem və orqanların reaksiyalarının bu cür dəyişilməsinin əsasında *funksiyaların əvəzedilməsi prinsipi* durur.

İlk dəfə olaraq Dorn (*Dorn, 1937)* və A.N.Severtsov (1949) bu prinsipi qeyd etmişlər. Funksiyaların dəyişilməsi və ya əvəz edilməsi orqanizmin mövcudluğunu təmin edir və xarici mühitin amillərinin parametrinin dəyişilməsinə qarşı ayrı-ayrı hemeostazis parametrlərinin saxlanmasını mümkün edir.

Funksiyaların dəyişilməsi və ya əvəz edilməsi orqanizmin mövcudluğunu təmin edir və xarici mühitin dəyişilməsinə müvafiq olaraq ayrı-ayrı hemeostazis parametrlərinin saxlanmasını mümkünləşdirir. Məsələn, həşəratlarda qazların ötürülməsi (tənəffüs, hemolimfanın sirkulyasiyası, hemolimfanın tənəffüs funksiyası), ifrazat (vəzilərin ekskretor funksiyası, sidiyin xaric edilməsi) və s. sistemlərdə daha aydın şəkildə ifadə olunmuşdur.

Ayrı-ayrı sistem və orqanların uyğunlaşma prosesində reaksiyalarının dəyişilməsi və bu sistemlər arasında mövcud olan qarşılıqlı münasibətlər *uyğunlaşmanın strukturu* adlanır. Bu termin altında ayrı-ayrı sistem və orqanların kəmiyyət xarakteristikasını, reaksiyaya cəlb edilmiş zaman münasibətlərini, ehtiyat funksiyaların hesabına funksiyaların əvəz edilməsi və s. başa düşülür. Uyğunlaşmalarda hərəkət davranışında yaranan dəyişikliklər də böyük rol oynayırlar.

Fizioloji halda müşahidə olunan müxtəlif istiqamətli kənarlanmalar, orqanizmin kəskin cavab reaksiyalarının (titrəmə, hepoksik təngnəfəslik, qan dövranının intensivləşməsi və s.) azalması gətirib çıxarır. Praktiki olaraq, həşəratın uyğunlaşmalarının tədqiqi zamanı üzə çıxan bu formaları *areaktiv adaptasiya və ya uyğunlaşmanın areaktiv mərhələsi* adlandırmaq olar. Fizioloji uyğunlaşmanın bu formasına, həşəratın ekoloji ixtisaslaşmasını tədqiqi zamanı da müşahidə etmişlər (*Barbaşova, Qinesinski, 1942; Olnanski, 1949; Slonim, 1952, 1970; Areşova, Şeqlova, 1963)*.

Areaktivlik – yalnız fərdi uyğunlaşmaların dərin əlamətlərindən biri deyil, o, həmçinin növün uyğunlaşmaları formalaşdırma sürətinin əlamətidir.

Şərti reflekslər və uyğunlaşma prosesində vərdişlər. Xarici mühitin təsiri altında yaranan şərti reflekslər(məsələn, arılarda qida amilinə qarşı) həmişə əsas həyat konstantlarının – bədən temperaturu, oksigenin hemolimfada miqdarı, hemolimfanın su-duz tərkibi və sairənin saxlanmasına yönəlmişdir (şəkil 80).

Şəkil 80. Arılarda qida amilinə qarşı şərti reflekslərin formalaşması

Termorequlyasiya və onun parametrlərinə – maddələr mübadiləsi, tənəffüs, hərəkət fəallığının rejimi, işıqlanma və s. qarşı şərti reflekslərin formalaşması üçün mühitin kompleks amilləri böyük əhəmiyyət kəsb edir. Bu amillər orqanizmə istər fəal, istərsə də indifferent təsir göstərən ola bilərlər.

Şərti reflekslərin əmələgəlmə prosesində hemeostazis daha dayanıqlı olur. Bu daha sabit bədən temperaturunun saxlanılmasında, hemolimfada oksigenin miqdarının artmasında və digər hallarda biruzə verir. Bu zaman hemeostazisi tənzimləyən mərkəzi mexanizmlər daha həssas olurlar.

Bu və ya digər amillərin həşərat orqanizminə davamlı, fasiləsiz təsiri fizioloji reaksiyaların həcminin azalmasına gətirib çıxarır. Şərti reflekslər haqda nəzəriyyələrdə belə təzahür - *möhkəmlənmədən əvvəl «sönmə»*_ adlanır. Bu cür mənfi şərti refleks, yəni eyni bir agentin təsiri zamanı oyanmanın tormozlanma ilə əvəz olunması *vərdiş* adlanır.

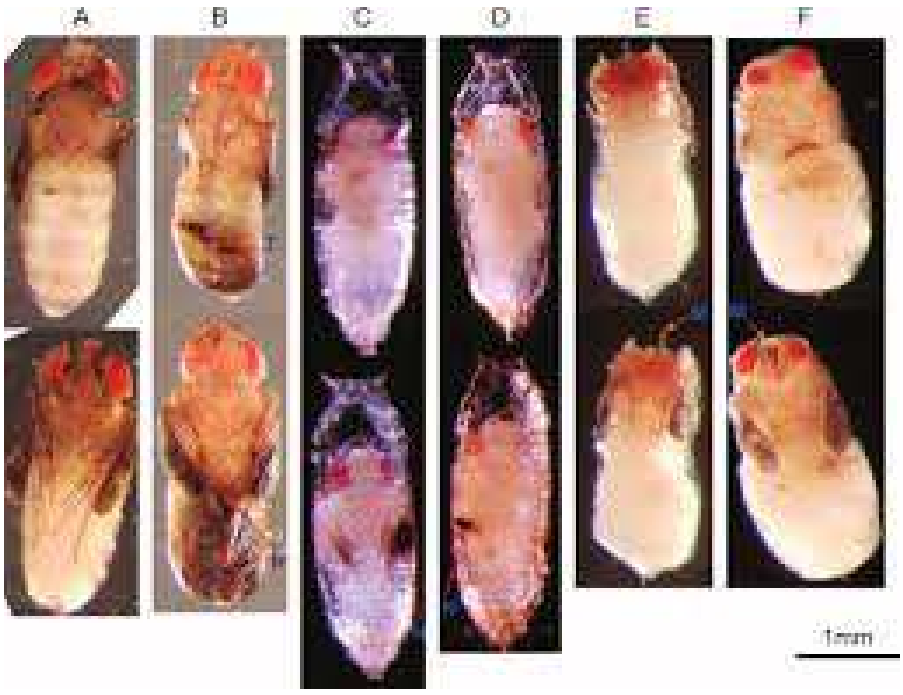
Vərdiş anlayışı arxasında qeyri-spefik reaksiya və əsas stress elementlərini xaric edən *(elimenasiya)* prosesləri başa düşülür.

Vərdiş Torpa görə (*Torpe, 1966)* «cavab verməmək üçün öyrənmə» dir. Həqiqətən də vərdiş, yəni xarici qıcıqlandırıcıların təsirinə qarşı təkrar olunan reaksiyalara cavabın azalması – filogenetik inkişaf boyu rast gəlinir. Vərdiş davranışın bir çox formaları ilə – qida, cinsi, qorunma, aqqresivliklə əlaqədardır.

Vərdişlər daha aydın şəkildə mühitin temperatur amilinə qarşı həşəratın uyğunlaşması prosesində ifadə olunur: məsələn, mühitin temperaturunun yüksəlməsi və uzun müddət davam etməsi bədən temperaturunun dayanıqlılığının əmələ gəlməsinə, nəticədə subtropik, tropik ölkələrdə yaşayan fərdlərin tənəffüs tezliyinin zəifləməsinə gətirib çıxarır.

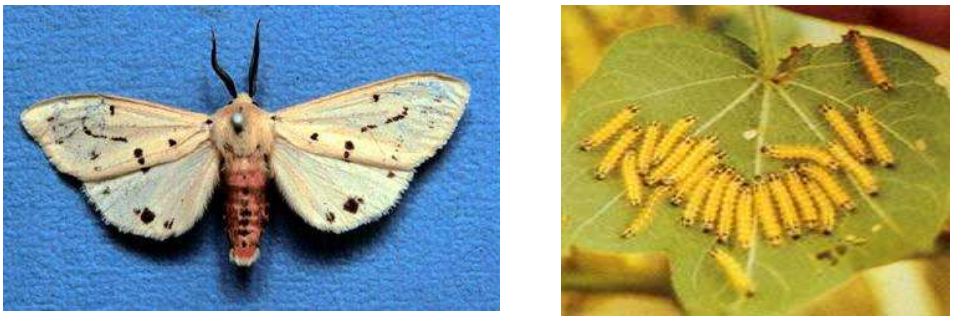
Uyğunlaşmaların hormonal mexanizmləri. Artıq məlumdur ki, hormonal sistemlərin funksiyası xarici mühitin təsiri nəticəsində dəyişir və bu yolla, fizioloji uyğunlaşmaların formalaşması prosesində iştirak edir. Hal hazırda alimləri maraqlandıran məsələ – hormonal sistemlərin orqanizmə qeyri-spesifik qıcıqlandırıcıların təsirindən sonra cəlb olunması və bu təzahürdə onların iştiraklarının aydınlaşdırılması təşkil edir. Məsələn stress halında, stress-reaksiyaların əməlgəlməsi prosesində hormonal tənzimin müəyyənləşməsi.

Müasir dövrdə həşəratlarda bu məsələnin tədqiqi, ilk dəfə interpretasiyası - İ.Y.Rauşenbax *(Rauşenbax ,1990)* tərəfindən həyata keçirilmişdir. Tədqiqatlarda 3 qeyri-əlverişli amil götürülmüş və drozofilin (*D.viridis)* inkişafına təsiri tədqiq olunmuşdur. Məlum olmuşdur ki, müxtəlif tipli qeyri-əlverişli şəraitin təsiri altında metamorfozun gedişi zamanı formalaşan uyğunlaşmaların ümumi mexanizmi vardır (şəkil 81).



Şəkil 81. *Drosophila viridis* –də metamorfozun gedişi zamanı formalaşan morfoloji uyğunlaşmalar

İ.Y. Rauşenbaxın tədqiqatları nəticəsində sübut olunmuşdur ki, eyni bir amil, drozofilanın hansı mərhələsində təsir göstərdiyindən asılı olaraq, stressor ola bilər və ya həmin növ üçün olmaya da bilər. Məsələn, həşəratların inkişafı üçün populyasiyanın sıxlığı, heç də həmişə qeyri-əlverişli deyil. Növün biologiyasından asılı olaraq, stressor (stres) təsiri populyasiyanın az sıxlığı da malik ola bilər. Sinqx və Pandinin (*Singh, Pandey, 1980)* nəticələrinə görə, *Diacrisia obliqua* sürfələri 1-ci və 3-cü yaşlarda populyasiyanın sıxlığından asılı olaraq, ən uzun inkişaf dövrü və ən yüksək ölüm faizi müəyyənləşmişdir: az sıxlıqda 1-ci yaş və yüksək sıxlıqda 3-cü yaş sürfələrdə baş verir. Deməli, birincilər üçün stressor amil – aşağı sıxlıq olduğu halda, ikincilərdə yüksək sıxlıqdır (şəkil 82).



A B

Şəkil 82. *Diacrisia obliqua*: A – yetkin fərd; B- pambıq yarpağı üzərində tüklü tırtılları

Temperaturun stres amili kimi təsiri İvanoviç və b. (*Ivanovič et al., 1975)* tədqiqatları ilə sübuta yetmişdir. Belə ki, 8^0C temperaturun *Morimus funereus* –un iyun ayında toplanmış sürfələri üçün stressor təsirə malik olmuşdur. Bu zaman protorakotrop (PTTH) hormonunu sintez edən beyinin neyrosekretor hüceyrələrinin fəaliyyəti ingibirləşmişdir. Lakin noyabr ayında toplanmış sürfələrdə həmin temperatur stressor effektini verməmişdir. Eyni zamanda 23^0C noyabrda toplanmış sürfələr üçün stres effektini verdiyi halda, iyun sürfələrində stressor təsirə malik olmamışdır.

Qeyd etmək lazımdır ki, stressor təsir astana göstəricisindən (yəni normal həddən) yuxarı olduqda həşəratlarda əks reaksiyanı əmələ gətirə bilir məsələn, metamorfozu sürətləndirir. Belə ki, S.İ. Çernışın işlərində (1983) bu baxımdan maraqlı nəticələr əldə olunmuşdur.

A B

Şəkil 83. *Morimus funereus*: A- yetkin fərd; B- sürfəsi

Məlum olmuşdur ki, *Calliphora erythrocephala* sürfələrinin 40%-li formalinə180 dəq batırılması, puparіumun əmələ gəlməsini tezləşdiyi halda, 90 dəq təsir inkişafı zəiflətmişdir(şəkil 84).

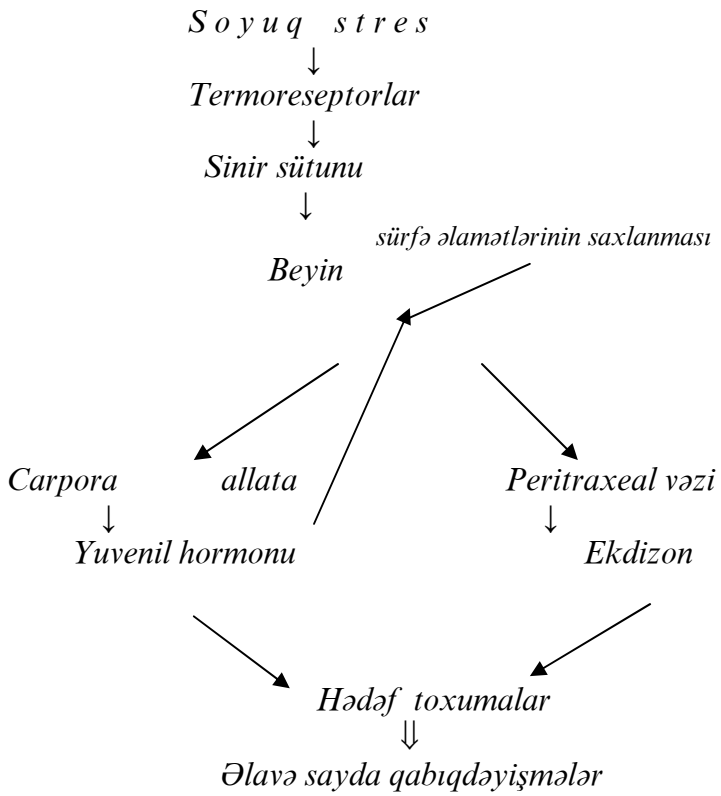
Məlum olmuşdur ki, elektroşok tut ipəkqurdunun (*Bombyx mori)* sürfələrində metamorfozun sürətlənməsinə səbəb olur (*Çernış, 1983)*. Vaxtsız metamorfoz sürfələrin kutikulasının, parazitin yumurta qoyması səbəbindən tamlığının pozulması zamanı da qeydə alınmışdır (*Lawrence, 1988)*. Maraqlıdır ki, bu effekt, dişi parazit sürfənin kutikulasını bir dəfə deşdikdə baş vermir, yalnız çoxlu sayda deşilmələr stressor effekti əmələ gətirmişdir. Kutikulanın normal (yəni «astana» səviyyəsində) tamlığının pozulması standart stressor reaksiyanın formalaşmasına səbəb olur: metamorfoz ləngiyir, PTTH ifrazı ingibirləşir, ekdizon hormonunun da sekresiyası tormozlanır, yuvenil hormonlarının titri artır və YH-esterazanın fəallığı azalır.

A B C

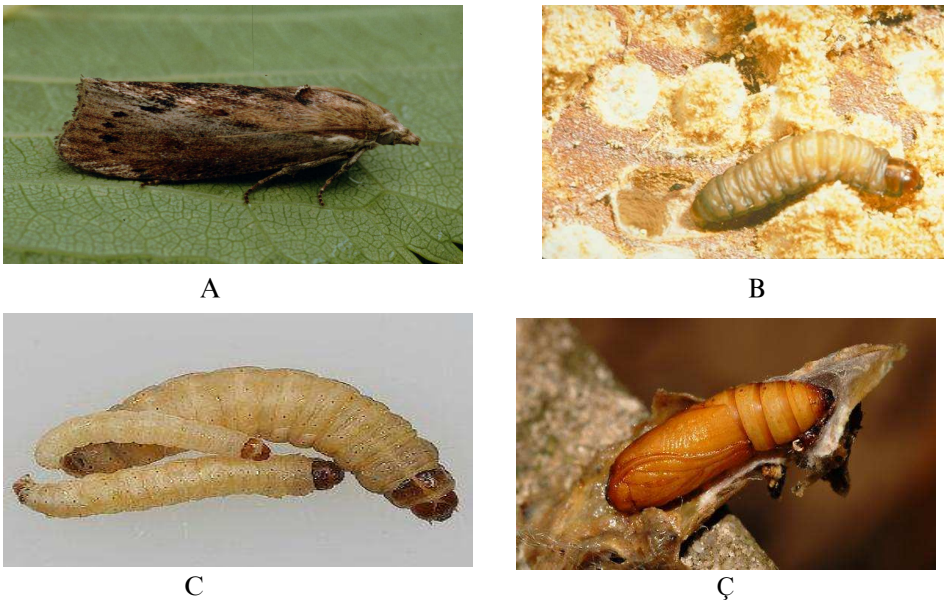
Şəkil 84. *Calliphora erythrocephala* milçəyi: A- yetkin fərd; B- sürfə; C-puparium

Göstərmək lazımdır ki, stressor reaksiyanın strukturu, dəyişməz, fiksə olunmuş sayda sürfə yaşları olan həşəratlarla, əlavə qabıqdəyişmələrin xas olduğu növlərdə fərqlidir. Belə ki, *Galleria mellonella* sürfələrinin soyuq stresin təsiri altında neyroendokrin

reaksiyalarında dəyişikliklər baş verir (*Cymborowski, 1988).* Əlavə sayda qabıqdəyişmələrin (əlavə sürfə yaşlarının) xas olduğu növlərdə hormonal tənzim məsələləri bir çox tədqiqatçılar tərəfindən öyrənilmişdir. Simborovskinin *(Cymborowski, 1988)* nəticələrinə görə, *Galleria mellonella* sürfələrinin bədən temperaturu haqqında məlumat, ventral sinir sütunu vasitəsilə beyinə çatdırılır və bu, sürfənin pup proqramına keçməsini tormozlayır:



Pup mərhələsinə keçidin tormozlanması, beyinin *allatotropinin* ifrazına səbəb olur ki, bu da corpora allata vəzilərinin yuvenil hormonlarını sintez etməyə stimullaşdırır. Allatotropinin ifraz olunması eksperimental yolla da sübut olunmuşdur. Belə ki, resipient-sürfələrə soyudulmuş sürfələrin beynini implantasiya etdikdən sonra onlarda çoxlu sayda əlavə qabıqdəyişmələr baş vermiş və müvafiq sayda əlavə sürfə yaşları formalaşmışdır (şəkil 85).



Şəkil 85. *Galleria mellonella* mum güvəsi: A- yetkin fərd; B- sürfə; C- əlavə yaşları olan sürfələr; Ç-pup

Buna səbəb, soyudulmuş beyinin sürfə əlamətlərini qoruyub saxlamasıdır (sxem). Simborovskinin fikrincə, bu əlamətlərin beyində saxlanması nəticəsində o, mühitdə yüksək titrli yuvenil hormonlarının mövcud olduğu halda, PTTH hormonunu sintez etməyi davam edir ki, bu zaman çoxlu sayda əlavə qabıqdəyişmələr baş verir. Lakin İ.Y. Rauşenbaxın fikrincə, Simbolovski öz təcrübələrində nə beyinin neyrosekretor hüceyrələrinin fəallığını, nə də PTTH-ın miqdarını tədqiq etmədiyi üçün onun məlumatları yanlış ola bilər. Ola bilsin ki, soyudulmuş sürfələrdə (soyuq stres) neyrosekretor hüceyrələr deyil, peritraxeal vəzi (PTX) ekdizon (qabıqdəyişmə hormonu) sintezinə stimulə edilmiş olsun. Analoji nəticə soyudulmuş sürfələrdə yuvenil hormonlarının miqdarının yüksəlməsi və YH-esterazanın isə fəallığının azalması qeydə alınmışdı (*Kumaran, 1980)*.

Beləliklə, İ.Y. Rauşenbax sübut etmişdir ki, mühitin qeyri əlverişli şəraitində adaptiv xarakter daşıyan qeyri-spesifik hormonal reaksiya formalaşır. Məməlilərdə bu reaksiya gərgindir, uyğunlaşma üçün orqanizmin energetik imkanlarını artırır. Həşəratlarda isə bu reaksiya hormonal sistemi «istismar edir», inkişafı tormozlayır, lakin qeyri-əlverişli şəraitə qarşı uyğunlaşmanın formalaşmasını təmin edir.

Viqaş(*Vigas, 1983)* və Sudakovun*(Sudakov, 1983)* nəticələri göstərmişdir ki, mexanizminə görə qeyri-spesifik olan stres, təzahür xüsusiyyətinə görə spesifikliyə malikdir: a) stresogen təsir gücündən asılıdır , yəni astanası mövcuddur; b) reaksiyanın dərəcəsi genotipdən asılıdır, beləki, eyni stresor bir qrup orqanizmlərdə stres əmələ gətirdiyi halda, digərlərində «astana» kimi çıxış edə bilər.

İ.Y.Rauşenbaxın (1990) nəticələrinə görə, eyni bir amil, həşərat növünün təsir vaxtı hansı inkişaf mərhələsində olmasından asılı olaraq, stressor agent həm ola bilər, həm də olmaya bilər. Məsələn, həşəratların sıxlığı heç də həmişə onların inkişafı üçün qeri-əlverişli olmur. Növün biologiyasından asılı olaraq populyasiyanın aşağı sıxlığı da stressor kimi çıxış edə bilər.

Uyğunlaşmaların davranış əsasları və hemeostatik davranış. Hemeostazisi qoruyan reaksiyalar növün ekoloqo-fizioloji səviyyəsindən asılı olaraq, ixtisaslaşmış vegetativ komponentləri (tənəffüs, maddələr mübadiləsi, sekretor prosesləri) və hərəkət reaksiyalarının komponentlərini (yəni hərəkətlə bağlı olan) işə salırlar.

Hemeostatik davranış dedikdə ümumi və ixtisaslaşmış hərəkət aktlarının toplusu başa düşülür. Bu aktlar hemeostazisin və ya digər göstəricilərin – bədənin temperaturu, qaz tərkibi, hemolimfanın tərkibi, bədənin kimyəvi tərkibi və s. saxlanmasına istiqamətlənmişlər. Hemeostatik davranış fərdi həyatda *anadangəlmə və qazanılmış davranış reaksiyaları* ilə təmin olunur.

Hazırda homeostatik davranışın tədqiqi bir neçə istiqamətdə aparılır:

- daha çox *preferendum* adlanan, yəni üstünlük verilən şəraitin öyrənilməsi;
- fəal surətdə ətraf mühitin amillərinin tənzimlənməsi (xüsusi cihazlar vasitəsilə);
- fəaliyyətin xüsusi formalarının öyrənilməsi;
- fərdi inkişafın müxtəlif dövrlərində təbiətdə optimal yaşayış şəraitinin yaradılması.

Hemeostatik davranışı mühitin temperaturu ilə əlaqədə öyrəndikdə, adətən, üstünlük verilən temperatur müəyyənləşir. Məsələn, müəyyən temperaturda inkişaf edən həşərat uzun müddət belə şəraitdə saxlanılır və bu zaman, xüsusi termoqradient cihazların köməyilə (*termopreferendum üsulu)* qeydiyyatlar aparılır. Müəyyən olmuşdur ki, təbii şəraitdə inkişaf edən eyni bir növün istər şimal

populyasiyasının, istərsə də cənub populyasiyasının üstünlük verdiyi temperatur eynidir.

İlk dəfə olaraq termopreferendum üsulu Herterin (*Herter, 1936)* təcrübələrində istifadə edilmişdir. Bu təcrübələrdə müəyyən temperatur zonasında yerləşmiş növün seçdiyi temperatur qeyd olunmuşdur. 1952-ci ildə Herter və b. apardığı təcrübələrin nəticələri sübut etmişdir ki, hər növ üçün onun fizioloji halından asılı olaraq (məsələn, yumurtaqoyma prosesində) üstünlük verdiyi mühit temperaturu vardır və bu temperatur bir çox amillərdən, o cümlədən, təbii şəraitdə inkişaf etdiyi temperaturdan asılıdır.

Müxtəlif coğrafi en dairələrindən olan növlərin arasında (*Parachipteria punctata Nic., Achipteria nitens Nic., Xenillus tegeocranus)* aparılmış müqayisə belə bir nəticəyə gəlməyə imkan vermişdir ki, növün termopreferendumu kserorezistentlik kimi, en dairəsindən asılı olaraq dəyişir.

Hertera görə, termoqradient cihazının köməyilə müəyyənləşən temperatur, nəinki eyni bir növə aid olan fərdlərdə, hətta bir fərdin müxtəlif fizioloji hallarında belə tərəddüd edir. Yəni inkişaf üçün fərdin üstünlük verdiyi temperatur, orqanizmin fizioloji halından asılı olaraq öz əhəmiyyətini dəyişir: fəal halda üstünlük verilən temperatur göstəricisi, diapauza zamanı artıq üstünlük verilən temperatur ola bilməz.

Bu zaman mühüm məsələlərdən biri, eyni bir növün populyasiyalarının münasibətini əks etdirən kriteriya kimi, temperatur amilinin coğrafi dəyişkənliyinin nəzərə alınmasıdır. Bu zaman mikroiqlim şəraitinin (torpaqüstü temperatur, qar örtüyü, pupların və yaxud qışlayan fazanın yerləşdiyi yer və s.) böyük əhəmiyyəti vardır.

Sübut olunmuşdur ki, inkişaf üçün üstünlük verilən temperatur, ontogenezin fazalarından asılı olaraq da dəyişir. Ona görə də hər hansı bir növün üstünlük verdiyi temperaturu dəqiqləşdirmək üçün onun həm fəal, həm də fizioloji sakitlik halında və qışlama dövründəki formalarını nəzərə almaq lazımdır.

Məlumdur ki, həşəratların davranış reaksiyalarına mühitin digər amilləri də böyük təsir göstərir. Məsələn, oksigenin çatışmaması, su, qida tərkibində müəyyən komponentlərin olmaması və s. Daha yaxşı tədqiq olunan məsələ, mühitin qaz tərkibinin – əsasən də oksigenin çatışmaması və karbon qazının həddən çox olmasının davranışa təsiridir.

Məlum olmuşdur ki, qaz mühitini də həşərat (digər orqanizmlərdə olduğu kimi) özü seçir. Bu seçimin əsasında mürəkkəb mexanizmlər durur – seçim reaksiyasının formalaşması üçün şərti

reflektor komponentin böyük əhəmiyyəti vardır. Qaz mühitinin dəyişilməsinə qarşı davranış reaksiyalarında əsas yeri karbon qazının miqdarına qarşı preferendum tutur: açıq havada məskunlaşan fərd ilə torpaq və digər substrat daxilində yaşayanların reaksiyası eyni cür deyil.

Beləliklə, homeostatik davranış, yalnız mühitin ayrılıqda götürülmüş amillərinin təsiri nəticəsində deyil, həmçinin təbiətdə bu amillərin mürəkkəb nisbətlərində də (təbiətdə bu hal həmişə mövcuddur) biruzə verə bilər. Lakin hazırda bu qarşılıqlı münasibətlər öyrənilməmişdir və etiologiyanın – ümumilikdə davranış haqqında bir təlim kimi, mühüm bölmələrindən birini təşkil edir.

Fenotipik uyğunlaşmalar və onların ontogenezdə formalaşması. Fərdi fizioloji uyğunlaşmaların formalaşması 3 element əsasında baş verir: *şərti reflekslər, vərdiş və toxuma mexanizmləri.* Toxuma mexanizmləri, hormonal təsirlərə qarşı toxumaların, həmçinin toxuma reseptorlarının həssaslığını dəyişir.

Postnatal ontogenez (orqanizmin yarandığı andan öldüyü vaxta qədərki dövr) prosesində fizioloji reaksiyalar və davranışlar formalaşan zamanı yalnız *obliqat davranış və ya obliqat təlim* adlanan elementlər əhəmiyyət kəsb edir. Obliqat davranışlar – konkret növün fərdinə xas olan fizioloji reaksiyalar və ya qazanılmış hərəkət vərdişləri sistemi başa düşülür. Obliqat təlim növün xarakteristikasıdır, daha doğrusu, həmin növün populyasiyasının xarakteristikasıdır.

Həşərat növünün populyasion xarakteristikasının öyrənilməsi onun fenotipik dəyişkənliyini üzə çıxarmaq deməkdir. Bu fenotipik dəyişkənlik xarici mühit amilləri və həyat tərzinin təsiri altında formalaşır.

Fenotipik elementlər uyğunlaşmalarda daha çox qida şərti refleksləri və mühafizə reaksiyalarının əmələ gəlməsi ilə əlaqədardır. Xüsusən ilkin yaddaşın, yəni qıcığı yaddaşda saxlamağın tədqiqi zamanı böyük nəticələr əldə olunmuşdur.

İlkin yaddaşın 3 mərhələsi vardır ki, onlardan birincisi, təsvir etmək və ya *imprintinq*dir. Bu mərhələdə yumurtadan çıxdıqdan sonra (və ya doğulduqdan sonra) yaddaşın forması başa düşülür. İmprintinqə müsbət reaksiyaların əmələ gəlməsi xarakterikdir; İkinci mərhələ – həssaslıq dövrüdür, yəni postanal inkişafın (postembrional inkişafın) satları və ya günləridir ki, bu zaman vərdiş formaları əmələ gələ bilir.

Belə bir fikir mövcuddur ki, imprintinq obliqat təlimin tərkib hissəsidir. Lakin onun həşəratın həyatı və davranışında rolu tədqiq

olunmamışdır. Məsələn, yalnız əks cinsin seçimi, axtarışı, səs reaksiyaları və miqrasiya davranışları haqqında bəzi məlumatlar mövcuddur.

Belə bir məlumat vardır ki, yumurtadan yeni çıxmış fərdləri $2\text{-}4^0$ şəraitində saxladıqda onların sonrakı inkişafında və yetkin fərdlərdə kimyəvi termorequlyasiyanın dəyişilməsi baş verir. Bu zaman qısamüddətli soyuğun təsiri, termorequlyasiya tonusunun inkişafı və ya təzahürünü sürətləndirir. Davranış imprintinqi formalaşan zamanı aydın şəkildə kritik dövr ifadə olunur. Həmin dövr postembrional inkişafın ilk günləri və ya aydan sonra baş verə bilər. Təsvirin yaddaşda qalması kritik dövrü və həssaslıq dövrü (dayanıqlı termorequlyasiyanın (temperatur tənziminin) dəyişkənliyi şəraiti) arasında birbaşa əlaqə vardır.

Fizioloji funksiyaların fenotipik dəyişkənliklərinin formalaşmasında imprintinqin rolu ilə əlaqədar olaraq, bu təzahürlərin mexanizmləri öyrənilir. Məlumdur ki, inkişafın kritik dövrü qorxu reaksiyasının inkişafı ilə bitir; həmin reaksiya çox yaxşı ifadə olunmuş orientasiya (səmtin müəyyənləşməsi) reaksiyası ilə əvəz olunur.

Fizioloji funksiyaların tənzimi və davranışın fenotipik komponentləri yalnız həssaslıq və ya kritik dövrdə formalaşmır. Belə ki, postembrional inkişafın ən ilkin dövründə belə bu tənzim qeydə alınır.

Onu da qeyd etmək lazımdır ki, postembrional inkişafın sonrakı mərhələlərində fizioloji funksiyalar və fenotipik davranış komponentləri məməlilər üzərində daha yaxşı tədqiq olunmuşdur.

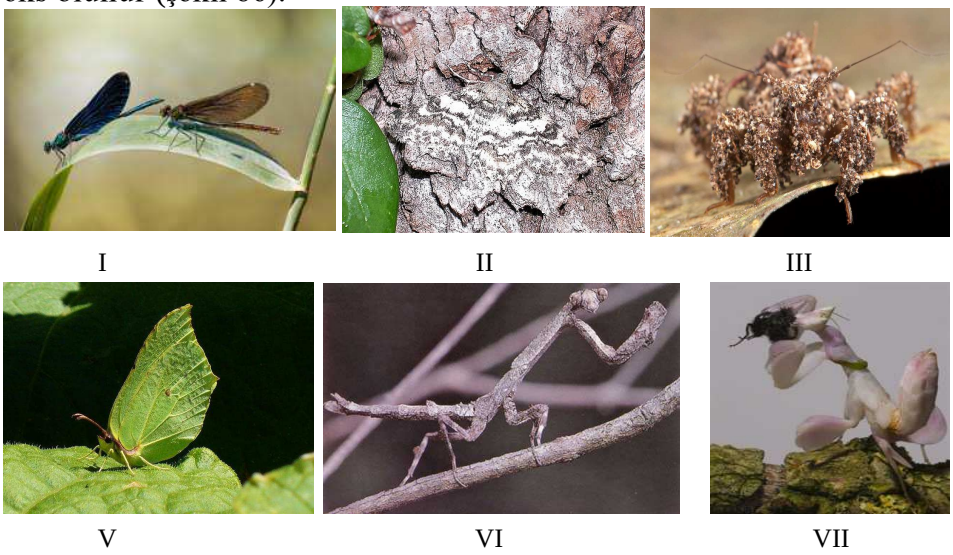
Beləliklə, hazırkı dövrə qədər, əsasən, orqanizmin inkişaf sürətinə təsir göstərən və ontogenezin müxtəlif mərhələlərində qeyri-spesifik stresin təsiri zamanı, onun sağqalma imkanları tədqiq olunmuşdur. Həşəratlar üzərində eksperimental yolla ən mühüm spesifik davranış formaları, yəni qidanın əldə olunması ilə bağlı olan fəaliyyət, davranışın ontogenezdə homeostazisin müxtəlif tərəflərini təmin edən daha mürəkkəb formaları tədqiq olunmamışdır.

Genotipik uyğunlaşmalar və növün ekoloqo-fizioloji ixtisaslaşması. Genotipik uyğunlaşmalar dedikdə növün morfo-fizioloji xüsusiyyətlərinin birliyi başa düşülür. Həmin xüsusiyyətlər, vegetativ və ya davranış homeostazisinin qorunub saxlanması və ən mürəkkəb şəraitlərdə fərdlərin uyğunlaşmasını təmin edir. Genotipik və fenotipik uyğunlaşmalar arasında çox möhkəm əlaqə mövcuddur. Mahiyyət etibarı ilə genotipik uyğunlaşmalar, həm orqanizmin filogenetik səviyyəsini, həmin səviyyə üçün xarakterik olan fizioloji xüsusiy-

yətləri, həm də təkamüldə ayrı-ayrı funksiyaların adaptiv kənarlanmalarını əks etdirirlər. Bu kənarlanmalar, daha çox təsnifat baxımından, bir-birindən uzaq olan eynitipli növlərə xas olur. Həmi kənarlanmaların (yəni yeni xüsusiyyətlərin) tədqiqi, zooloqlara yeni həyati formaları fərqləndirməyə imkan vermişdir. Yəni eynicinli adaptiv əlamətlərə malik olan növlər, müəyyən ekoloji şəraitdə yaşamağa uyğunlaşmışlar. Məsələn, belə həyati formalara arid zonalarda məskunlaşan orqanizmlər misal ola bilər.

Genotipik uyğunlaşmalara, fərdi inkişafın müxtəlif mərhələlərinə xas olan xüsusi ontogenez reaksiyaları aid ola bilər. Bu reaksiyalar fərdin inkişafını təmin edir. Genotipik uyğunlaşmalar, növ və populyasiyanın fizioloji inteqrasiyası və davranış xüsusiyyətlərinin bütün səviyyələrində aşkar oluna bilər. Lakin ətraf mühitin dəyişikliyinə qarşı orqanizmin ümumi reaksiyaları daha yaxşı tədqiq olunmuşdur. Yəni bu tədqiqatlara müqayisəli fizioloji və ekoloqo-fizioloji tədqiqatlar aiddir (*Quliyeva, 1999)*.

Adətən həşəratın mühitin müxtəlif amillərinə qarşı orqan və sistemlərinin uyğunlaşması daha yaxşı morfoloji xüsusiyyətlərində əks olunur (şəkil 86).



Şəkil 86. Həşəratlarda mühit amillərinə qarşı formalaşan morfoloji uyğunlaşmalar: I – rəng uyğunluğu; II-VII – forma rəng və forma uyğunluğu

Morfoloji və fizioloji uyğunlaşmalara, həmçinin, bədən örtüyünün quruluş xüsusiyyətləri, üzvi birləşmələrin paylanması, ətrafların tipi, fizioloji sistemlərin təşkili və s. aiddir. Quruda yaşayan

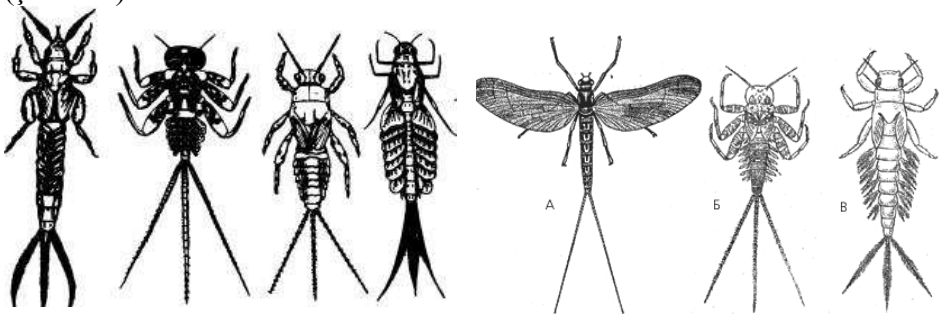
həşəratlarda morfoloji və ekoloqo-fizioloji uyğunlaşmalar olduqca güclüdür. Belə ki, mühitin mürəkkəb dəyişkənliyinə cavab reaksiyası olan morfoloji və fizioloji uyğunlaşmalar ayrı-ayrı orqanlarda daha güclü biruzə verə bilir, məsələn kutikulanın quruluşu, piy cisminin funksiyaları və s. Uyğunlaşma reaksiyaları, hətta funksional baxımdan həssas olan hemolimfa sistemini də əhatə edir.

Xüsusən morfoloji uyğunlaşmalar həzm sistemi orqanlarında yaxşı ifadə olunur: ağız aparatının tipləri, bağırsağın quruluş xüsusiyyətləri, fermentlərin fəallığındakı dəyişikliklər və s. (bax: fəsil 1).

Qan-damar sistemi, fərdin ekoloji ixtisaslaşması ilə daha sıx əlaqədədir. Xüsusən də bu, tənəffüs funksiyalarına aiddir. Həşəratların ifrazat sistemi də özündə bu ixtisaslaşmanı əks etdirir. Ekoloji ixtisaslaşma, ilk növbədə, maddələr mübadiləsinin xarakteri, xüsusən də su mübadiləsi ilə bağlıdır.

Quru həşəratlarında ifrazat orqanlarının adaptasiyası daha çox su ehtiyatının qoruyub saxlanılmasında biruzə verir. Bundan başqa, əzələ sisteminin intensivliyi və quruluş xüsusiyyətlərindəki (xüsusən də qanad əzələlərində) dəyişkənliklər adaptiv xarakter daşıyır. Ayrı-ayrı əzələ qruplarının fizioloji xüsusiyyətləri hələ tədqiq olunmamışdır. Çünki əzələ toxumasında, əsasən oksidləşdirici proseslər reallaşır: skelet əzələsinin inkişafı ilə oksigen mənimsənilməsinin intensivliyi və əzələ fəaliyyətinin intensivliyi arasında sıx əlaqə mövcuddur. Buna daha aydın şəkildə qan-damar sisteminin quruluşu və funksiyalarında rast gəlmək olar.

Bundan başqa, tənəffüs sistemi də qan-damar sistemi kimi, oksidləşdirici proseslərin intensivliyi, həşəratın yaşadığı mühitdə oksigenin miqdarından asılıdır. Bu axımdan, suda yaşayan və parazitik növlərdə ciddi fərqliliklər və uyğunlaşmalar formalaşmışdır (şəkil 87).



Şəkil 87. Suda yaşayan həşəratlarda tənəffüs orqanları: A- gündəcənin yetkin fərdi; B- sürfələr

Orqanizmin ekoloji ixtisaslaşması daha aydın şəkildə müxtəlif növlərin orqanizmində stres-reaksiyaların qeyri-spesifik komponentlərin tədqiqi zamanı biruzə verir. Növün ekoloji ixtisaslaşmasını qeyd edərkən fərdin ölçüləri və xüsusən də bədən örtüyünün, skeletin funksiyalarını xüsusi qeyd etmək lazımdır.

Digər tərəfdən, genotipik uyğunlaşmalara orqanizmin müxtəlif amillərin – *adekvat və qeyri-adekvat* qıcıqlandırıcıların təsiri altında növün öz parametrlərini dəyişəbilmə qabiliyyəti də aiddir. Məsələn, tropik növlərdə soyuğa qarşı, praktiki olaraq, uyğunlaşmalar formalaşmır. Ona görə də bu növlərin aşağı temperaturlar vasitəsilə qıcıqlandırılması, demək olar ki, zəif və ya heç bir reaksiya əmələ gətirmir. Deməli, ekoloji uyğunlaşmaları qeyd etdikdə ən mühüm məsələ – qıcıqlandırıcının intensivliyinin rolu və uyğunlaşmanın formalaşması prosesində onun əmələ gətirdiyi kənarlanmaların böyüklüyünün müəyyənləşməsidir.

Müxtəlif ekoloji ixtisaslaşmanın xas olduğu növlərdə fərdi uyğunlaşmaların formalaşmasında xarici mühit amillərinin *bioloji adekvatlığı, uyğunluğunun rolu* yaxşı tədqiq olunmuşdur. Xüsusən də həşəratın mərkəzi sinir sisteminin fəaliyyətində ixtisaslaşmış adekvat qıcıqlandırıcının əhəmiyyəti məlumdur. Məsələn, qida şərti refleksi arılarda əmələ gələndə və ya mühitin amillərinə qarşı orientasiya refleksi söndükdə, fərdin ekoloji ixtisaslaşmasından asılılığı müəyyənləşir. Halbuki, bu barədə mühafizə və termorequlyasiya refleksləri haqqında qeyd etmək çox çətindir, yəni homeostatik qrupu birləşdirə bilən reflekslər haqqında danışmaq mürəkkəbdir (*Slonim, 1970).*

Eyni bir genotipin əsasında müvəqqəti əlaqələrin formalaşması, yəni iz reaksiyalarının əmələ gəlməsi üçün qıcıqlandırıcının gücü burada əsasdır. Deməli, fərdin uyğunlaşmalarının formalaşmasında yalnız təsir edən amilin adekvatlığı (uyğunluq təşkil edib-etməməsi) deyil, həmçinin onun bioloji əhəmiyyəti mühümdür.

Arid zonalarda onurğasızların fizioloji uyğunlaşmaları. Bir çox onurğasızlara (həşərat, hörümçəklər, əqrəblər) səhrada suyun tamamilə olmadığı bir şəraitdə yaşama qabiliyyəti xasdır.

Uyğunlaşmaların mexanizmləri bütün səhra onurğasızlarını 2 qrupa bölməyə imkan verir: 1) suyu bədənin dəri örtüyündən – *tequmentdən* buxarlandıranlar aiddir. Bura səhra çoxayaqlıları (*Myriopoda)* və ağac məryəmqurdları (*Hemilepistus)* aiddir. Bunlar tipik gecə növləridir və onlara qaranlığa qarşı reaksiyaları müsbətdir. Gecələr, havanın nisbi rütubəti yüksəlir və temperatur aşağı düşür ki, bu, bədən səthindən buxarlanmanı məhdudlaşdırır. Bu növlərin

çoxusu müxtəlif gəmiricilərin yuvalarında məskunlaşır və bu şərait də buxarlanma üçün əlverişli olur.

2) bu qrupa həşərat, hörümçək və əqrəblərin bir çox növü aiddir. Həmin onurğasızlar dəri örtüyündən suyun buxarlanmasından qorxmur, çünki onların bədəninin üzərində suyu keçirməyən zireh vardır. Adətən bu növlər gecə həyatı sürmür, gecələr əsasən qidalanma üçün çıxa bilirlər.

Beləliklə, səhrada məskunlaşan buğumayaqlılarda uyğunlaşmalar, əsasən, suyun xitin örtükdən məhdud miqdarda keçməsi və traxeya sistemindən *spirakulalar* vasitəsilə buxarlanmasının məhdudlaşdırılmasına əsaslanır.

Səhra şəraitində yaşayan onurğasızların bu uyğunlaşmaları onların davranışında da öz əksini tapmışdır: həmin növlərdə qazıcı həyat fəaliyyəti daha yaxşı ifadə olunur. Məsələn, *Henilepistus reaumuni* məryəmqurdu vertikal istiqamətdə diametri 5 mm və dərinliyi 10 sm olan yuvaları, 35^0-də quru torpaqda və 45^0-də nəm torpaqda qazır. Bir çox səhra həşəratları məsələn qarabədən böcəklər (*Tenebrionidae)* morfoloji cəhətdən qazmaya uyğunlaşmışlar. Qılquyruqlar (*Thysanura)*qumu qazmaya çox yaxşı uyğunlaşmışlar. Bir çox növlər horizontal istiqamətdə qazmanı həyata keçirir və bununla da qumun tez bir zamanda onların üzərini örtməsinə şərait yaradırlar. Əqrəblər və solpuqaların çoxusu torpaqda uzun yollu yuvalar qazırlar.

Səhrada həşəratlar işığa qarşı orientasiyaları da yaxşı olur. Tropik şəraitdə termitlər öz tikililərini şimaldan cənub istiqamətinə doğru tikirlər ki, bununla da şüalanmanın qarşısını alırlar. Amerika qarışqa şirinin (*Myrmelon immaculatus)* sürfələri gün ərzində tutucu qıflarının yerlərini dəyişirlər:

Myrmelon immaculatus (yetkin fərd)

Sürfə

Sürfənin qazdığı tutucu qıflar

Eksperimetal yolla sübut olunmuşdur ki, bəzi həşəratlara rütubətə qarşı dönən preferendum xasdır. Yəni rütubət azlığına qarşı müsbət reaksiya, küləyin təsiri altında dəyişib mənfi reaksiyaya çevrilir: bu hal dehidratasiya və aclıq zamanı da müşahidə olunur.

Səhra buğumayaqlılarında işıqlanmaya qarşı reaksiya da davranışlarının mühüm tərəfini təşkil edir: buradan özünəməxsus sutklıq rejimləri də formalaşır. Bir çox səhra həşəratları öz yuvalarından axşam saatlarında, havanın temperaturu aşağı düşdükdən sonra çıxırlar. Bədən ölçüləri qat-qat qarışqalardan böyük olan qarabədən böcəklərin uzun ayaqları, onlara daha böyük ərazini tutmağa imkan verir. Həşəratlarda sinir-əzələ aparatının qızması, onların ölçülərindən az asılıdır. Beləliklə, bütün bunlar mikroiqlim fərqliliklərinin formalaşmasına gətirib çıxarır.

Sutka ərzində səhra növlərinin fəallığı da müxtəlif olur. Belə ki, alaqaranlıq növlərinə sklopendralar (*Sclopendra)*, bəzi əqrəblər (*Buthus, Scarpio)* aiddir. Lakin əqrəblərin avropa növlərinə (*Euscorpius italicus, E.carpaticus)* axşam saatlarında fəallıq xasdır.

Hörümçəklər və əqrəblərin çoxusu maddələr mübadiləsinin temperaturunu kompensasiya edə bilmək qabiliyyətinə malikdirlər. Yəni arid şəraitdə müşahidə olunan temperaturun kəskin surətdə dəyişilməsinə qarşı davranış reaksiyalarını tənzimləyə bilirlər. Belə ki, onların yuvalarının temperaturu qışda 0^0-dən yayda 30^0C arasında tərəddüd edir.

Səhra növlərinin səciyyəvi xüsusiyyətlərinə yuxu və diapauza da aiddir. Məlumdur ki, bu fizioloji sakitlik halının tipləri, formalaşdığı inkişaf fazasına müvafiq olaraq adlandırılır: *embrional, tırtıl, pup və imaqo diapauzaları.* Səhra növlərində, əsasən temperaturun kəskin dəyişilməsinə qarşı olaraq diapauza formalaşır və bu *tırtılın ilkin inkişaf mərhələsində formalaşan diapauza dır.* Lakin diapauza səhra

həşəratlarında nimfa və imaqo mərhələlərində də formalaşa bilər. Belə bir fikir mövcuddur ki, səhra həşəratlarında diapauza – *aşağı qış temperaturlarına qarşı formalaşan uyğunlaşmadır.*

Arid zonalarda *obliqat diapauzaya* malik olan növlərə də rast gəlinir məsələn, onların inkişafı yüksək rütubətdə belə 6 ay dayanır. Bəzən mühit temperaturundan asılı olan *fakultativ diapauza da* formalaşa bilir.

Səhra növlərində suyu bədəndə saxlama mexanizmləri mühüm yer tutur. Belə ki, mülayim zonanın məryəmqurduna (*Porcellio seaber)* nisbətən, səhra məryəmqurdunun (*Hemileptus reamuri)* bədənindən su itkisi 5 mq/ ($sm^2 \cdot s$) aşağı olur. Suyu buxarlandırma, ətraf mühitdə su buxarlarının doyuzdurulmaması arasında düz mütənasiblik mövcuddur məsələn, sklopendralar üçün bu məlumatlar əldə olunmuşdur (*Cloudsley-Thompson, 1959).*

Bəzi səhra növlərində böyük əhəmiyyət kəsb edən bir sıra fizioloji uyğunlaşmalar müşahidə olunur. Məsələn, su balansının bağırsağın suyu reabsorbsiya etməsi yolu ilə tənzimlənməsi; kutikula səthindən buxarlanma intensivliyinin məhdud olması; doymamış havadan rütubətin adsorbsiyası buna misaldır.

Bir sıra həşərat dəstələrinin nümayəndələrində (düzqanadlılar, ikiqanadlılar), həmçinin bəzi gənə cinslərində (*Ixodes, Ornithodorus)* mühitin rütubəti ilə bədən kütləsi arasında səciyyəvi tarazlığın olması müşahidə edilir. Həşəratlarda su balansının saxlanmasında metabolik suyun rolu böyükdür. Bu su, karbohidratlar və yağların oksidləşməsi nəticəsində əmələ gəlir.

Bir sıra alimlər ətraf mühitin rütubətinin oksidləşmə proseslərinə təsir etdiyini göstərirlər. Arid onurğasızların çoxusu su itkisinə qarşı yüksək davamlılıq nümayiş etdirirlər. Məsələn, qarışqaların bəzi növləri, ağcaqanadların sürfələri, hətta ibtidai xərçəng *Artemia solina* bu xüsusiyyətə malikdir. Hironomidlərin sürfələrinin toxumalarında suyun miqdarı, rütubətli şəraitdə 25^0C-də 3-dən 32%-ə qədər arta bilir.

Arid zonaların həşəratlarının toxumalarında yüksək temperatura qarşı bilavasitə uyğunlaşma əhəmiyyətli dərəcədə böyükdür. Onurğasızların yüksək temperaturlara qarşı dayanıqlılığını təmin edən mexanizmlər hələ daha dərindən tədqiq olunmalıdır.

FİZİOLOJİ HAL*(yuxu, qışlama, diapauza)*. Mülayim iqlim şəraitində qış fəslində həşəratların fəallığı (nadir hallar müstəsna olmaqla) aşağı temperatura görə mümkün olmur. Bundan başqa, qış aylarında fitofaqlar və yırtıcı həşəratların çoxusu özlərinə qida tapa bilmir. Lakin tropik və substropik zonalarda da məskunlaşan həşəratlarda da mövsümilik kəskin şəkildə ifadə oluna bilər. Burada qeyri-əlverişli şərait – ilin quraqlıq və isti dövrüdür.

Həşəratın həyatında mövsümilik çox vaxt bitkilərin həyatı ilə bağlı olur. Məsələn, yarpaqyeyən tırtıllar və mənənələrin çoxusu yazda yarpaqların açılmasına sinxron şəkildə təbiətdə görünməyə başlayırlar. Əgər bu növlər həmin dövrdən bir qədər tez görünsələr, onlar acından məhv olarlar, lakin bir qədər gec inkişaflarına başlasalar cavan və daha çox qidalı komponentlərlə zəngin olan yarpaqlardan məhrum olarlar. Mövsümilik, həmçinin, yaxın növlərin reproduktiv cəhətdən təcrid olunmasında da əhəmiyyət kəsb edir və bu zaman növarası rəqabət azalmış olur.

Həşəratlar mühit amillərinin mövsümi dəyişkənliklərinə qarşı müxtəlif cür uyğunlaşırlar:

- qeyri-əlverişli şəraitdə digər iqlim zonasına miqrasiya edirlər;
- mühitin fəsli dəyişkənliyinin hiss olunmadığı dərinlikdə torpağa girirlər; çox vaxt qışlamaya və ya yay fəslində quraqlığı torpaqda keçirən mərhələ uyğunlaşır;
- həşəratlar qeyri-əlverişli təsirə qarşı (adətən aşağı temperaturlara) yüksək dözümlülük formalaşdırırlar. Bu dayanıqlılıq ya daimi, ya da ilin müəyyən fəslinə və inkişafın müəyyən mərhələsində uyğunlaşdırılmış olur.

Qeyri-əlverişli şəraitdə həşəratlar fəallıqlarını dayandırırlar və adətən, çoxalmırlar. Bu ona görə baş verir ki, aşağı temperaturlarda onlar hərəkət edə bilmir, sakitlik halı yay fəslində də baş verə bilər. Qeyd olunduğu kimi (fəsil 1), həşəratların həyat tsikllərində fəal həyat fəaliyyəti ilə yanaşı, müvəqqəti fəsli sakitlik halı da daxildir.

Həşəratlarda mövsümi sakitlik halı 2 tipdə ola bilir: *ekzogen və endogen (kriptobioz) (Uşatinskaya, 1990*). Ekzogen sakitlik halında həşərat fəallığını dayandırır məsələn, onun yaşadığı su nohuru quruduqda və ya çox aşağı temperaturlarda bu hal baş verə bilir. Endogen sakitlik halında isə həşərat xarici mühitdən aldığı siqnallara əsasən, öncədən qeyri-əlverişli şəraitə hazırlaşmağa başlayır, həmin dövrə qədər inkişafının müvafiq mərhələsini formalaşdırıb, müəyyən fizioloji dəyişiklikləri orqanizmində həyata keçirir. Ekzogen tipli sakitlik halı cənub mənşəli həşəratlara xasdır. Məsələn, çəmən

(*Mythimna unipuncta Hw.)* və kiçik quru (*Laphygma exigua Hb.)* sovkalarında olduğu kimi:

Mythimna unipuncta: yetkin fərd və tırtıl

Laphygma exigua: yetkin fərd və tırtıl

Bir çox mənənələr də ekzogen sakitlik halına malikdirlər və onlar inkişafın müxtəlif mərhələlərində qışlamaya gedə bilirlər.

Həşəratlarda daha çox qabaqcadan qeyri-əlverişli şəraitə hazırlıq müşahidə olunur, yəni endogen sakitlik halı formalaşır. Bu zaman sakitlik halı ən dözümlü və dayanıqlı fazada baş verir. Bu hal kəmiyyət reaksiyaları hesabına və ən əsası isə ayrı-ayrı mərhələlərin inkişafını sürətləndirib və ya zəiflətməklə baş verir. Bu zaman həşəratın davranış qaydalarında da dəyişikliklər müşahidə olunur, yəni siqnalları qəbul etdikdən sonra, qeyri-əlverişli şəraiti keçirmək üçün yerin axtarılması, bədəndə qida ehtiyatının toplanması və nəhayət, fizioloji proseslərin dəyişilməsi həyata keçir.

Həşəratlara 2 cür fizioloji sakitlik halı xasdır: *konzekutiv (fiziki) və prospektiv (fizioloji)*. Konzekutiv sakitlik halı bu növlərdə fəal həyat fəaliyyəti üçün tələb olunan mühitin abiotik amillərinin həddindən artıq təsiri nəticəsində baş verir və bu təsir kəsildikdə bitir.

Prosaektiv, yəni fizioloji sakitlik halı isə fəal həyat fəaliyyəti üçün əlverişsiz olan amillərin təkrar olunan təsirinə qarşı təkamül prosesində formalaşan uyğunlaşmadır. Deməli, *fizioloji sakitlik halı* – mühitin periodik olaraq dəyişən amillərinin təsiri altında formalaşan və həşəratın tsiklik inkişafını təmin edən uyğunlaşmadır.

Konzekutiv sakitlik halı, həşəratın fəal həyat fəaliyyətini tormozlayıb, onların hərəkətsizliyi – «donması» ilə müşayiət olunur. Bu cür amillərə soyuq, isti, oksigen çatışmamazlığı, duz artıqlığı və s. aiddir.

Prospektiv sakitlik halına isə həşəratın diapauzası və onun müxtəlif modifikasiyaları aiddir. Diapauza həmişə yalnız qeyri-əlverişli şərait amillərinin təsiri altında (*ekzogen amil*) baş vermir, onun formalaşması, yəni stimulyasiyası daxili səbəblərdən də (*endogen amil)* ola bilir. Bunlardan ən əsası – neyrosekretor, hormonal və enzimatik (fermentativ) amillər vasitəsilə metabolizmin tipinin dəyişilməsi təşkil edir (*Quliyeva, 1992)*.

Fiziki sakitlik mühitin əlverişsiz təsirinə qarşı orqanizmin cavab reaksiyası kimi dərhal baş verdiyi halda, fizioloji sakitlik halı həftələrlə, aylarla davam edə bilir.

Fiziki (konzekutiv) sakitlik halı. Həşəratlarda bədən temperaturu fəallığı üçün tələb olunan *optimumdan aşağı endikdə maddələr mübadiləsinin kimyəvi proseslərinin sürəti azalır.* Ümumi metabolizmin zəifləməsinə parallel olaraq, fizioloji proseslərin fəallığı da enir. Müxtəlif növ həşəratlar üçün müxtəlif olan temperaturlarda, öncə uçuş, cütləşmə, çoxalma və sonradan, isə qidalanma və hərəkət tormozlanır – nəhayət, soyuqdan donma (*chill-coma)* baş verir. Bu prosesin əksi olan hal – qızdırıldıqda həmin fərdlərin yenidən öz hərəkətliliyini bərpa etməsi müşahidə olunur.

Soyuqdan donma prosesinin ilk mərhələləri asanlıqla dönərdir, yəni mühitin temperaturunun qalxması, donmuş həşəratın həyat fəaliyyətinin fəallaşmasına səbəb olur. Uzunmüddətli donma prosesi isə toxumaların susuzlaşması ilə müşayiət olunur. Ona görə də həşəratlar uzunmüddətli donmadan sonra fəal həyat fəaliyyətlərinə qayıtmaq üçün, ilk növbədə, itmiş su balansının bərpasını həyata keçirməlidirlər.

Qışlayan həşəratların soyuğadavamlılığının müəyyənləşməsində həyatiliyi dəqiqləşdirən metodların mühüm əhəmiyyəti vardır. Davamlılığın proqnozunu isə hər növ üçün spesifik olan donma nöqtələrinin təyini və qışın müxtəlif mərhələlərində həddən artıq soyumanın ölçüləri müəyyənləşdirir. Bundan əlavə, orqanizmdə suyun miqdarını və toxumalarda suyun kristallaşmasını keçirmə qabiliyyətini təyin edən metodlar mühüm əhəmiyyət kəsb edir.

Lozino-Lozinski (1971) həşəratların soyuğadavamlılıqlarını bir neçə ekolo-fizioloji tiplərə ayırmışdır.

1. Soyuğadavamsız növlər (az və ya çox dərəcədə *stenotermlər*). Bura ən çox şirinsu hövzələrində məskunlaşan, diapauzanı

keçirməyən, zəif soyuma və yuxarı donma nöqtələrinə malik olan növlər aidir. Bu növlər yalnız 0^0C yaxın temperaturlarda qışlaya bilirlər.

2. *Soyuğadavamlı növlər*, ən çoxu arktik zonalarda yayılmış, suda qışlayan, buzda yaşamağa uyğunlaşmış formalardır. Bu növlərin ekologiyası və fiziologiyası zəif tədqiq olunmuşdur məsələn, ağcaqanad sürfələri

3. Stenoterm kriofil növlər, hansılar ki, 0^0-yə yaxın temperaturlarda inkişaf edə bilmirlər; donma dərəcələrdə məhv olurlar. Bura yüksək dağlarda və yer üzərində yayılmış, kəskin temperatur dəyişilmələri zamanı daldalanmış yerlərdə qışlayan növlər daxildir məsələn, quyruqayaqlılar.

4. Kriofil növlər – yalnız mənfi temperaturlarda fəal olan (uçan, cütləşən) formalardır. Bu növlərin biologiyası öyrənilməmişdir. Bəzi ikiqanadlılar və kəpənəklər misal ola bilər.

5. Daimi yüksək temperatur şəraitinə uyğunlaşmış soyuğadavamsız növlər. Bu tipə diapauzasız inkişaf edən tropik formalar ya da arılara oxşar istini tənzimləmə qabiliyyətinə malik olanlar aiddir.

6. Soyuğadavamlılığın mövsümi dəyişkənliyinə malik olanlar. Bu növlər nisbətən zəif soyuma qabiliyyətinə (-10 - +15^{0}C) malikdirlər, donmanı heç keçirə bilmirlər. Qışlama zamanı bu növlər ya diapauzada, ya da qış yuxusunda olurlar. Nadir hallarda fəal olub, şaxtada gizli yerlərdə daldalanırlar. Bu növlərin soyuğadavamlılığının qrafiki iki zirvəli xarakter daşıyır: maksimal səviyyə diapauza zamanı, bir də aşağı temperaturlara uyğunlaşma nəticəsində çatırlar məsələn, kolorado böcəyi.

7. Soyuğadavamlı növlər. Bunların soyuğadavamlılığı inkişafın müəyyən mərhələsində təsadüf edir. Aşağı temperaturlarda onların bədən səthində qoruyucu maddələr (qliserin, şəkərlər) toplanır. Bu növlər -25…30^0-yə qədər temperaturu keçirə bilirlər. Həmin növlər heterotermdirlər və qışlamaq üçün torpaq altında ağacda, hörümçək yuvalarında, qabıq altında gizlənirlər. Bir qayda olaraq onlar donmanı keçirə bilmirlər. Məsələn, çəmən kəpənəyinin pronimfası, tək ipəkqurdunun yumurtaları, çəyirtkənin küpələri.

8. Soyuğa çox davamlı növlər (qar örtüyü üzərində qışlayanlar). Bu növlərin toxumalarında buz kristallarının əmələ gəlməsinə davam gətirib -50^{0}C və daha aşağı temperaturlarda qışlaya bilirlər. Belə soyuğadavamlılıq uyğunlaşma olmayıb, orqanizmin hüceyrə daxilində buz dənələrinin əmələ gəlməsinə və anabioz halda mövcudluğu ilə bağlıdır.

9. Həddən artıq aşağı temperaturlara davam gətirən növlər. Soyumaya qədər güclü dehidratasiya nəticəsində toxumalarında buz əmələ gəlməyən formalardır. Bu xüsusiyyət az sayda növlərə xasdır və aşağı temperaturlara qarşı deyil, qurumaya qarşı uyğunlaşma kimi meydana çıxır.

Həşəratın ekoloqo-fizioloji tipinin müəyyənləşməsi, onun hərəkətləri və qışlama dövrünə dayanıqlılığının proqnozunu verməyə imkan yaradır.

Qış yuxusunun formalaşmasında mühüm rol oynayan amil - xarici mühitin temperaturunun enməsi bu fizioloji halın yaranmasına səbəb olur. Əksinə, temperaturun yüksəlməsi oyanmaya səbəb olur. Subtropik növlərdə qış yuxusu mühitin yüksək temperaturu şəraitində baş verir. Adətən, qış yuxusu 1,5-16^{0}C intervalında olan temperaturlarda keçir. Bu temperaturlardan aşağı hədlərdə heyvanların oyanması baş verir. Adətən, təbiətdə yay və qış yuxularından əvvəl miqrasiya, heyvani orqanizmin yuxu yerlərinə keçməsi və s. həyata keçirilir.

Ədəbiyyat məlumatlarından məlumdur ki, işıqlanma(yəni gün uzunluğu) mühitin amili kimi yuxuya təsir göstərmir. Az qidalanma aşağı temperaturla birlikdə qış yuxusunun formalaşmasına gətirib çıxarır.

Manzinqə görə (*Mansingh, 1971)* xarici mühitin amillərinin fəsli dövrülüyünə qarşı fizioloji uyğunlaşmaların 2 əsas istiqaməti mövcuddur: *qışlama*(hibernasiya) və *yaylama* (estivasiya). Hər ikisi kompleks uyğunlaşmalar kimi, təkamül nəticəsində formalaşmış, istiliyin çatışmamazlığını (qış yuxusu) və artıqlığını(yay yuxusu) keçirmək üçün yaranmışlar. Hər iki halın formalaşması və mövcudluğu üçün qidanın da çatışmamazlığı(və ya əlçatmazlığı), suyun olmaması(dehidratasiya) şərtdir. Həşəratlarda fizioloji uyğunlaşmaların bu iki əsas istiqamətlərinin hər birində sakitliyin 4 tipi fərqləndirilir:

1. yuxu (*sleep)* – üzvi aləmdə çox yayılmışdır, orqanizmin gərginliyinin boşalması təzahürüdür;
2. oliqopauza (*oligopause)* – nisbətən dərin olmayan sakitlik halıdır və yuxu ilə diapauza arasında aralıq mövqe tutur;
3. diapauza (*diapause)* – dərin və sürəkli fizioloji sakitlik halıdır, ilin fəal həyat fəaliyyəti üçün əlverişsiz olan fəslin sonunda bitir;
4. superdiapauza (*superdiapause)* – bir və daha artıq il davam edən sürəkli diapauzadır. Fizioloji mexanizminə görə superdiapauza

diapauzaya yaxındır, lakin metabolizmin depressiyası bu halda daha dərin və davamlı olur.

Çoxsaylı nəticələrlə sübut olunmuşdur ki, yuxu dərinləşib uzunmüddətli olduqca oliqopauzaya, diapauza isə əksinə, zəiflədikdə oliqopauzaya və yuxuya oxşar hala keçə bilir.

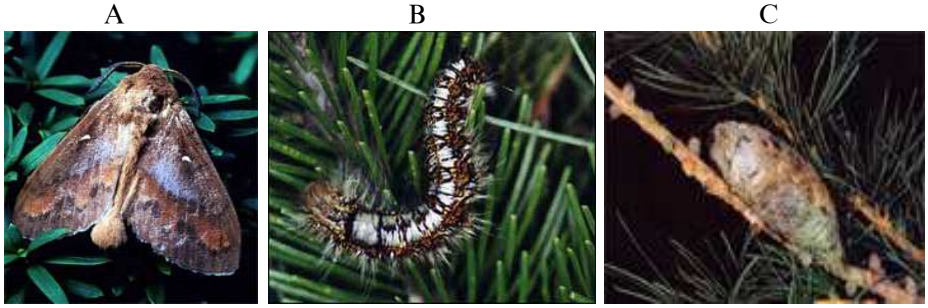
Diapauza termini ilk dəfə olaraq, şalanın (*Xiphodium ensilerum L.)* embrionunun morfogenezinin dayanması prosesinə tətbiq edilmişdir. 30-cu illərdə diapauza dedikdə – mühitin qeyri-əlverişli amillərindən asılı olmayan və həyat şəraiti yaxşılaşdıqdan sonra belə keçməyən, orqanizmin inkişafının dayanması kimi baş düşülürdü.

Diapauza həyat tsiklinin istənilən mərhələsində baş verə bilər və hər növ üçün onun formalaşma vaxtı spesifikdir (bax: fəsil 1).

Həşəratlarda, o cümlədən bəzi buğumayaqlılarda, diapauza halında böyümə və differensiasiya prosesləri kəsilir, inkişaf dayanır, energetik proseslərin səviyyəsi dəyişir.

Diapauza, çox vaxt xarici mühitin qeyri-əlverişli dövründən, məsələn, qış soyuqları düşməmişdən əvvəl formalaşır. *Diapauza*- fizioloji sakitlik halında olan orqanizmin həyat fəaliyyətini müəyyənləşdirən energetik proseslərin mənbəyinin dəyişilməsi ilə xarakterizə olunur.

Diapauza zamanı oksidləşdirici proseslər tormozlanır və maddələr mübadiləsinin digər tipi- qlikolizlə əvəz edilir. Maddələr mübadiləsində baş verən bu cür dəyişikliklər ayrı-ayrı orqanlarda ifadə olunur. Sibir ipəkqurdunun tırtıllarında diapauza formalaşmamışdan əvvəl həzm sisteminin fəaliyyəti təcrid olunur. Lakin əzələ sistemi özünün aktiv fəaliyyətini saxlayır (şəkil 88).



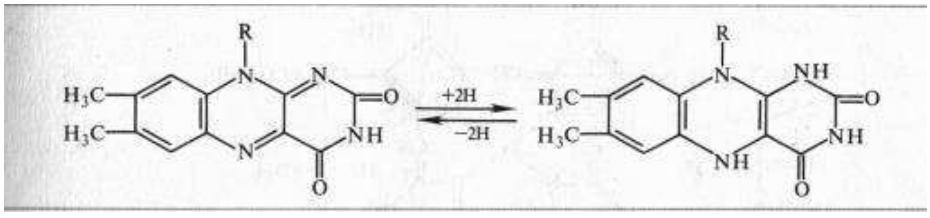
Şəkil 88. *Dendrolimus superans sibiricus* sibir ipəkqurdu:
A- yetkin fərd; B- sürfə; C-qışlayan pup

Bir çox həşərat növlərində hissəli diapauza aşkar edilmişdir. Bəzi növlərdə bütün sistem və orqanlar aktiv fəaliyyət göstərdiyi halda, yalnız cinsi sistemin diapauzası müşahidə olunur.

Diapauza halında orqanizmdə elə fizioloji və biokimyəvi dəyişikliklər baş verir ki, onlar fərdə fəal mərhələlər üçün letal olan şəraitdə sağ qalmağa imkan verir. Diapauza ekoloji şəraitdən birbaşa asılı olmadan yaranır. Diapauza orqanizmin fizioloji sakitlik halı ilə xarakterizə olunur. Bu zaman diapauza maddələr mübadiləsinin yenidən qurulması nəticəsində əmələ gəlir və fiziki sakitlik halından fərqlənir. Fiziki sakitlik halı xarici mühitin şəraitinin energetik proseslərin gedişi üçün qeyri-əlverişli təsiri nəticəsində yaranır və əlverişli şərait bərpa olan kimi kəsilir.

Diapauza eyni zamanda orqanizmə fizioloji sakitlik halına hazırlıqla əlaqədar olan digər bioloji məsələləri həll etməyə imkan verir. Belə məsələlərə qeyri-əlverişli şəraitə uyğunlaşmalı olan həşəratın əvvəlcədən trofik əlaqələrinin kəsilməsi aiddir. Şimal en dairələri üçün belə qeyri-əlverişli şərait - aşağı temperaturlu qış dövrü, cənubda isə yüksək temperatur və aşağı rütubətlə müşayət olunan yay dövrü ola bilər. Belə şəraitlərdə qidalanma qeyri mümkündür. Trofik əlaqələrin kəsilməsi və həzmin dayanması aclıq dövründə orqanizmin sağqalma imkanlarını müəyyənləşdirir.

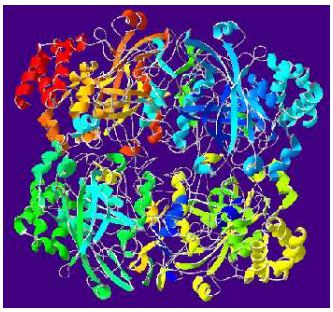
Adətən həşəratların fizioloji sakitlik halının əsas xüsusiyyətlərinin xarakteristikası verilərkən klassik misal kimi qış diapauzası götürülür. Belə ki, qış diapauzası yay diapauzasından maddələr və qaz mübadiləsinin depressiyasının dərinliyinə, hemolimfa və toxumaların dehidratasiyasının dərəcəsinə, piy cismində yağ birləşmələrinin ehtiyatının çoxluğuna, toxuma tənəffüsü proseslərinin oksidləşdirici fermentlərinin (sitoxromoksidaza, peroksidaza, polifenoloksidaza) depressiyasının dərinliyinə və suksinatdehidrogenaza ilə katalazanın aktivliyinin sinxron artmasına görə, həmçinin də bioloji katalizatorların (qlütation, askorbin t-su) miqdarının azalmasının dərinliyinə görə fərqlənir:



Suksinatdehidrogenaza (Krebs tsiklininreaksiyalarını katilizə edir: Suc+FAD=FUM+FADH₂)

HO – Fe…Fe – OH
. .
. .
. .
HO – Fe…Fe - OH

Katalaza formulu və sxemi



Həşəratların orqanizmində maddələr mübadiləsinin istiqaməti və səviyyəsi, əsasən 2 tip kompleks kimyəvi çevrilmələrlə müəyyənləşdirilir. Bunlar, toxuma tənəffüsü vahid prosesin fazalarını təşkil edən oksidativ və anoksidativ çevrilmələrdir. Fəal həyat fəaliyyəti dövründən fizioloji sakitlik halına keçid və əksinə, ilk növbədə, metabolizmin bu əsas tipləri arasında baş verən dəyişikliklər hesabına mümkün olur.

Oksidləşmə proseslərinin üstünlük təşkil etdiyi mərhələlərdə maddələr mübadiləsinin fəallığının yüksəlməsi baş verir. Bu zaman orqanizmin xarici mühitin əlverişsiz təsirlərinə qarşı həssaslığı artır. Lakin reduksiyaedici proseslərin üstünlük təşkil etdiyi mərhələlərdə maddələr mübadiləsi aşağı səviyyədə keçir, nəticədə, orqanizmin mühitin abiotik amillərinə qarşı həssaslığı zəifləyir.

Bu iki halın nisbəti və növbələşməsi neyrosekretor və hormonal amillər vasitəsilə tənzim olunur. Bu amillər, madələr mübadiləsinin müəyyən hissələrinin stimulyasiyasını həyata keçirirlər.

Həşərat orqanizmində hormonlar, metabolizmin oksidativ proseslərini fəallaşdıran fizioloji fəal maddələrdir. Bu birləşmələrin orqanizmdə çatışmaması və ya tamamilə sintez olunmaması, maddələr mübadiləsinin dəyişilib təkamülcə daha qədim olan, qlikolitik çevrilmələr yolu ilə getməsinə səbəb olur. Buna müvafiq olaraq, metabolizmin ümumi səviyyəsi də kəskin surətdə aşağı enir.

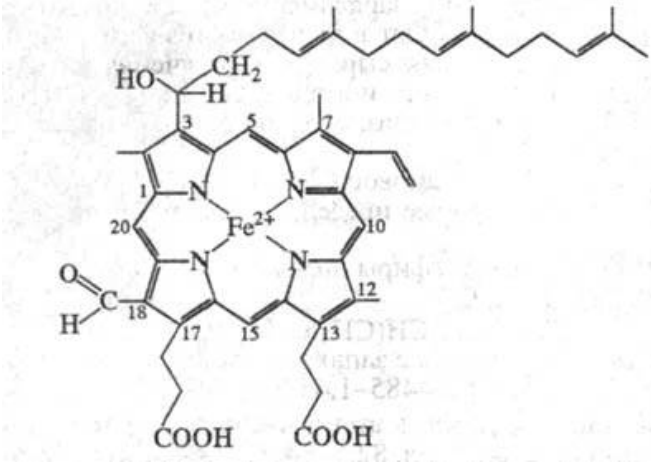
Həşəratlar üzərində məsələn, kartofa ziyan vuran kolorado böcəyinin üzərində aparılmış tədqiqatlar nəticəsində məlum olmuşdur ki, fəal həyat fəaliyyəti dövründə hemolimfada yuvenil hormonunun (morfogenetik prosesləri tənzimləyən) titri yüksək olur və diapauza zamanı o, tamamilə aşkar olunmur (şəkil 89*)*. Diapauza zamanı yuvenil hormonunun titrinin enməsi başqa həşərat növlərində də qeydə alınmışdır. Görünür ki, həşəratların diapauzaqabağı və diapauza hallarında cinsi qonadaların inkişafı, yumurtaqoyma dövrləri

neyrosekretor və hormonal fəallığının müxtəlif səviyyələri ilə tənzimlənir.

Şəkil 89. *Leptinotarsa decemlineata* kolorado böcəyinin müxtəlif inkişaf mərhələləri:yetkin fərd, yumurta və sürfə

Diapauza zamanı beyinin neyrosekretor hüceyrələrinin və onunla bağlı olan hormonal vəzilərin fəallığı aşağı olur.

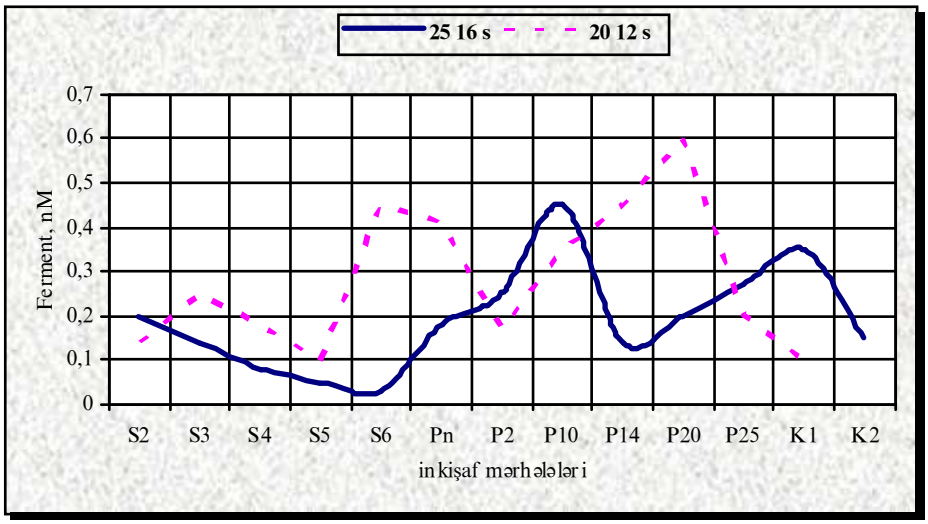
Ədəbiyyat məlumatlarına görə, diapauza halı nisbətən sitoxrom-sitoxromoksidaza sisteminin dayandırılması ilə müşayiət olunur. Belə ki, fəal inkişaf edən həşəratlarda sitoxrom-sitoxromoksidaza sistemi fəal olduğu halda, diapauza zamanı bu sistem tormozlanır və tənəffüs başqa fermentlərin hesabına gedir:



Sitoxrom-sitoxromoksidaza sistemi

Belə fermentlərdən suküinatdehidrogenazanı göstərmək olar. Ontogenez boyu metabolizmin aerob və anaerob proseslərinin səviyyəsini müəyyənləşdirmək məqsədilə, pambıq sovkasında müxtəlif fizioloji hallarda suküinatdehidrogenazanın səviyyəsi tədqiq olunmuşdur (*Quliyeva, 1992*). Məlum olmuşdur ki, diapauzogen rejimdə eldə olunmuş nəticələr (20^0C və 12 saat gün uzunluğu) fəal inkişaf dövrünün (25^0C və 16 saat gün uzunluğu) göstəricilərindən kəskin surətdə fərqlənir. Deməli, pambıq sovkasının fərdi inkişaf dövründə energetik metabolizmin intensivliyi xeyli tərəddüd edir. (şəkil 90).

Fəal inkişaf edən tırtıllarda suksinatdehidrogenazanın səviyyəsi 2-ci yaş tırtıllarda (0,20 nM) 6-cı yaş dövrünə qədər get-gedə azalır.



Şəkil 90. Pambıq sovkasının ontogenezində suksinatdehidrogenazanın fəallığının müxtəlif fəal həyat fəaliyyəti ($25^0$16 s) və diapauza ($20^0$12 s) hallarında dəyişilməsi (*Quliyeva, 1992* görə).

Pronimfa mərhələsinə (P_n) keçidlə əlaqədar olaraq, suksinatdehidrogenazanın səviyyəsi artır. Pronimfa halında isə az hərəkətli, demək olar ki, qidalanmayan tırtıllar olur. Puplarda (P_2-P_{20}) müxtəlif günlərdə (2-20) bu fermentin fəallığı 0,32 nM-a çatmış olur və histogenezdə 0,44 nM-a qədər yüksəlir. Kəpənəklərin (K_1-K_2) uçuşu başlayanda fermentin səviyyəsi 0,10 nM-a enir. Maraqlıdır ki, qidalanmamış kəpənəklərdə (K_1) fermentin fəallığı, qidalanmış fərdlərdən (K_2) 4 dəfə çox olur (şəkil 90).

Beləliklə, suksinatdehidrogenazanın fəallığının xarakterik dəyişkənliyini izlədikdə – sovkanın fəal həyat dövründə (tırtıllar) oksidativ proseslərin üstünlük təşkil etdiyini, lakin nisbi sakitlik hallarında isə (puplar) metabolik çevrilmələrin anoksidativ yolla getdiyini görürük.

Diapauza ilə əlaqədar olaraq, fermentin fəallığı bu halın xüsusiyyətlərinə uyğun olaraq, dəyişikliklərə məruz qalır. Yəni diapauzada olan puplarda fermentin fəallığı maksimuma – 0,58 nM-a çatır. Tırtıl mərhələsində 5-ci yaş fərdlərdə diapauzaqabağı dövrə qədər fermentin fəallığı artır (0,45 nM), diapauza başladıqdan sonra isə 20 günə qədər yüksək səviyyədə qalır. Metamorfozun sonunda (25-30-cu günlər) fermentin fəallığı 0,20 nM qədər enir.

Deməli, həşəratlarda diapauzanın formalaşmasının ilk günlərindən və halın başlandığı dövrdən aerob proseslər tormozlanır və anaeroblar isə fəallaşır.

Metamorfoz yolu ilə inkişaf edən həşəratların metabolizmində fəal həyat fəaliyyəti dövründə oksidləşdirici proseslər üstünlük təşkil edir. Bu proseslər neyrosekretor və hormonal təbiətli fizioloji fəal maddələrin vasitəsilə tənzimlənir.

Diapauza zamanı isə bu fizioloji fəal maddələr mənbələri təcrid edildiyi üçün onlar müxtəlif dərəcədə. Təkamülcə daha qədim olan qlikolitik proseslərlə əvəz olunurlar.

Beləliklə, diapauza həyatın qorunmasını təmin etməklə orqanizmin bütün energetik proseslərinin dəyişilməsini həyata keçirir: qlikogen və yağların toplanması, sərbəst suyun bir hissəsinin itməsi onun bir hissəsinin birləşmiş vəziyyətə keçməsini təmin edir; aerob mübadilə bu fərdlərdə anaerob proseslərlə əvəz olunur və nəhayət, bu son dəyişiklik orqanizmin xarici mühitlə əlaqəsini kəsən əsas kanaldır. Belə dəyişikliklər həşərat orqanizmini qeyri-əlverişli şəraitə qarşı dözümlü olmağa, soyuğadavamlılığı artırmağa imkan verir.

Bir çox müəlliflər göstərirlər ki, maddələr mübadiləsi böyüyən orqanizmdə qabıqdəyişməyə hazırlıq mərhələsində dəyişir. Və sübut edilir ki, qabıqdəyişmə prosesində orqanizmin maddələr mübadiləsi diapauza zamanı olan maddələr mübadiləsinə oxşardır(*Slama, 1960; 1964; Wigglesworth, 1964)*. Bu proseslərin belə yaxınlığı ola bilsin ki, diapauzanın həşəratın həyat tsiklinin uzunmüddətliliyinin tənzimlənməsini müəyyənləşdirən yeni bir funksiyanın formalaşması ilə əlaqədar olsun.

Həşərat növlərinin çoxusunun populyasiyaları inkişaf tsikllərinin uzunmüddətli olmasına görə polimorfdurlar. *Polimorfizm* xas olan növlərdən ulduzşəkilli mişarçı, sibir ipəkqurdu, xırıldaq böcəyi, kolorado böcəyi və s. göstərmək olar:

Ulduzşəkilli mişarçı:A-yetkin fərd; B- sürfələr

A

B

Xırdıldaq böcək: A-yetkin fərd; B- sürfə

A

B

Optimal ekoloji şəraitdə həşəratların populyasiyasının bir hissəsində vegetasiya mərhəsində maddələr mübadiləsi payızlıq diapauzaya xas olan metabolizmə çevrilir. Beləki, sibir ipəkqurdunda birillik inkişaf tsiklinin tırtıl fazasının sürəkliyi 90 gündür. 2-3 il çəkən inkişaf tsikli tırtıl fazasının 130 gün və daha artıq olması nəticəsində baş verir. Tırtıl fazasının uzanması böyük yaşlı tırtıllarda vegetasiya mərhələsində qabıqdəyişmənin dayanması, həzmin tormozlanması (çünki bu zaman həzm prosesində iştirak edən fermentlərin fəallığı enir və energetik proseslərin səviyyəsi aşağı düşür) ilə bağlıdır. Həyat tsiklinin sürəkliyinə görə populyasiyanın polimorf olması diapauza ilə tənzimlənir.

Bununla da onun qorunub saxlanmasını təmin edir. Hətta bu zaman vegetasiya mərhələsində qeyri-əlverişli şəraitin olması nəticəsində populyasiyanın diapauzada olmayan hissi məhv olsa belə bu təminat mövcud olur.

Diapauzanın formalaşmasını müəyyənləşdirən şəraitin tədqiqi (məsələn, şam ipəkqurdu, sibir ipəkqurdu, kolorado böcəyi) göstərdi ki, bu formalaşmada ekzogen təbiətli işəsalma mexanizmləri mühüm rol oynayırlar. Bunlara termoperiodizmin sutkalıq və illik tsikllərində baş verən dəyişikliklər, həmçinin fotoperiodizmin tsiklik dəyişiklikləri aiddir.

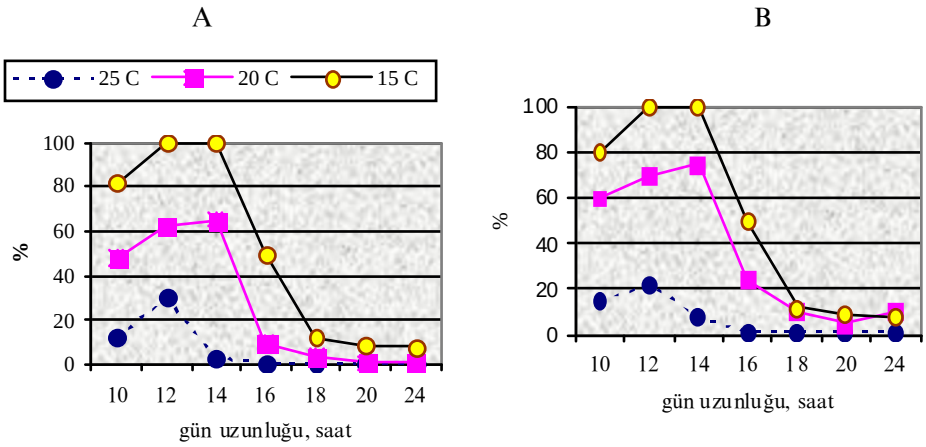
Diapauzanın formalaşmasında aparıcı siqnal işıqdır. İşıqdan fərqli olaraq, temperatur və yem amili diapauza halına keçmək üçün əsas siqnal rolunu oynamır. Görünür ki, bu zaman xarici mühitin temperaturu və yemin keyfiyyəti müxtəlif səbəblərdən dəyişilə bilir və hələ fəal həyat fəaliyyətinə malik olan həşəratlar üçün, hətta letal ola billərlər.

Fotoperiodizm – sutka ərzində qaranlıq və işıqlı saatların sayı, sabit kəmiyətdir. Fotoperiodizm 2 amildən asılıdır: *illik tsikldən* və *ərazinin coğrafi enindən*. Deməli, fotoperiod illik tsikldə ekoloji şəraitin dəyişilmə istiqamətini müəyyənləşdirir. O, termoperiod və yemin biokimyəvi tərkibinin dəyişilməsinə nisbətən daha sabit siqnaldır. Ona görə də diapauzanın formalaşmasında əsas işəsalma mexanizmidir.

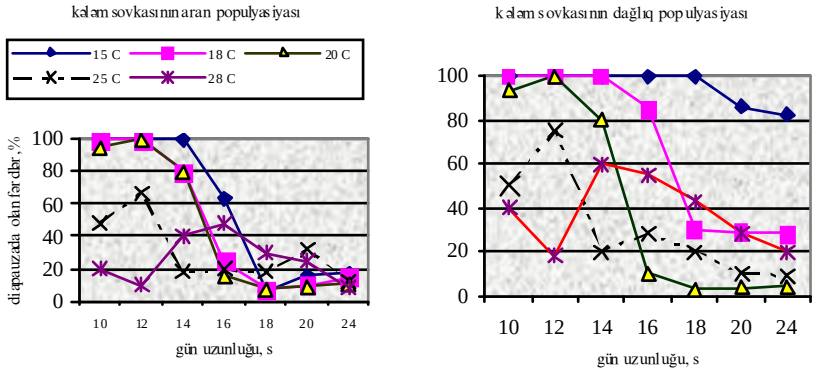
Fotoperiodik şəraitə qarşı cavab reaksiyası mürəkkəb proses olub, həşəratın zamanı müəyyənləşdirmək qabiliyyəti ilə xarakterizə olunur. Bəzi müəlliflər belə hesab edirlər ki, həşəratın vaxtı müəyyənləşdirməsi hüceyrə təbiətli bir və ya iki ossilyatorların(müvazinətə görə ehtizazları əmələ gətirən sistem) halının periodik dəyişilməsinin nəticəsində baş verir. Belə ossilyatorlar sutkalıq fotoperiodun işıq və qaranlıq fazaları ilə əlaqədar olan sinxron siqnalizasiyaya malik olurlar. Ossilyator reaksiyaların sinxronluğunun pozulması, diapauzanın əmələ gəlməsinə səbəb olur.

Fotoperiodik reaksiyanın (bax: fəsil 1) diapauzanın halını formalaşdıran endogen reaksiyaların qıcıqlandırıcısı – işəsalma mexanizmi olmasına misal, sibir və şam ipəkqurdlarının payız diapauzasını göstərmək olar.

Beləki, işıq mərhələsinin 13 saata qədər qısaldılması hər iki növdə fizioloji və biokimyəvi proseslərin dəyişilməsinə səbəb olur. Bu da payız diapauzasının formalaşması ilə nəticələnir. Ona görə də hər iki növdə diapauza həm kiçik, həm də böyük yaşlı tırtıllarda formalaşa bilir (şəkil 91).



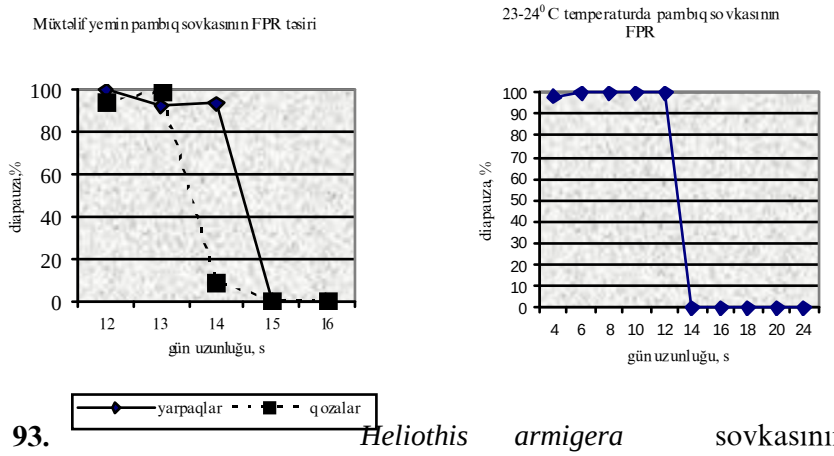
Şəkil 91. Müxtəlif temperaturlarda payızlıq sovkasının (*Agrotis segetum Schiff.)* fotoperiodik reaksiyası (*Quliyeva, 2012* görə): A – aran zonası; B-dağlıq zonanın azərbaycan populyasiyaları



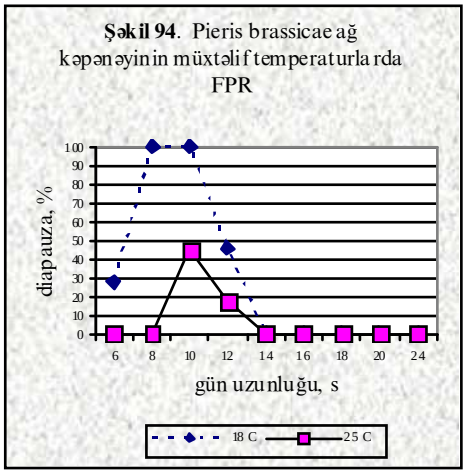
Şəkil 92. *Barathra brassicae* sovkasının azərbaycan populyasiyasının fotoperiodik reaksiyası (*Quliyeva, 2013* görə)

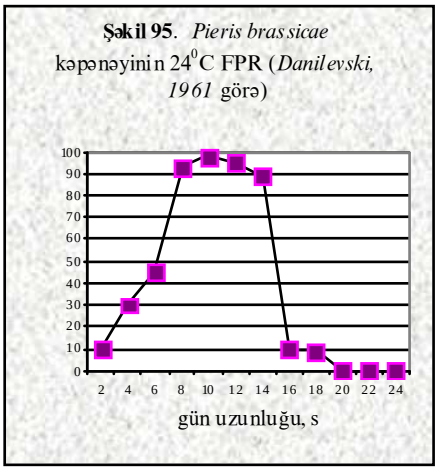
Həşəratların gün uzunluğuna (yəni işığın təsirinə) qarşı reaksiyası (FPR) müxtəlif amillərin təsiri altında dəyişə bilər məsələn, temperatur, qida və s. (şəkil 92-97).

Fotoperiodik reaksiyaların coğrafi dəyişkənliyi, yerli populyasiyaların reaksiyalarının normasının irsi dəyişkənliyinə əsaslanır (şəkil 92-95). Bu isə kritik gün uzunluğu və FPR-nın intensivliyindəki fərqlərlə xarakterizə olunur. Növün arealı boyu fotoperiodik göstəricilərin arası kəsilmədən dəyişkənliyi müşahidə olunur.



Şəkil 93. *Heliothis armigera* sovkasının fotoperiodik reaksiyası (*Qorışin, 1958; Quliyeva, 2013* görə)



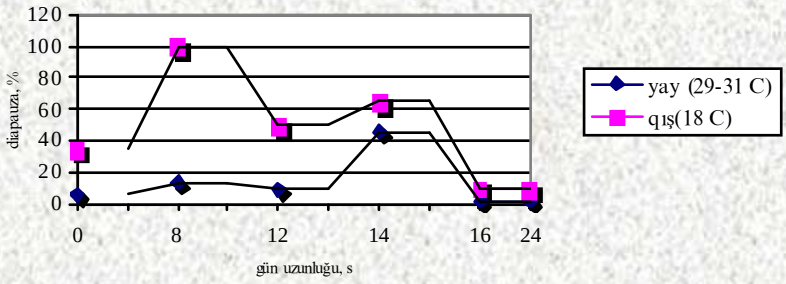


Fotoperiodik reaksiyaların ekoloji əhəmiyyəti, əsasən, kritik gün uzunluğu (fərdlərin 50%-də diapauzanı əmələ gətirən gün uzunluğu) ilə xarakterizə olunur. Belə ki, gün uzunluğu, fərdlərin fəal formadan diapauza halına keçidi müəyyənləşdirir. Adətən fotoperiodun (gün uzunluğunun) kritik «astanası», mühit şəraitindən asılı olaraq dəyişir. Müxtəlif həşərat növlərində kritik «astana» nın kənarlanması müşahidə oluna bilər, lakin bu dəyişkənliyin səviyyəsi və istiqaməti həmişə hər bir növün bioloji xüsusiyyətlərindən asılıdır.

Müxtəlif növlərdə reproduktiv tsiklin sürəkliyindən və il ərzində inkişaf edən nəsillərin sayından asılı olaraq diapauza müxtəlif fazalarda formalaşa bilər (bax: fəsil 1).

Şəkil 96. Tephrina arenacearia sarı çəmən qarışçısının 23^0C-də FPR(*Quliyeva, 2013* görə)

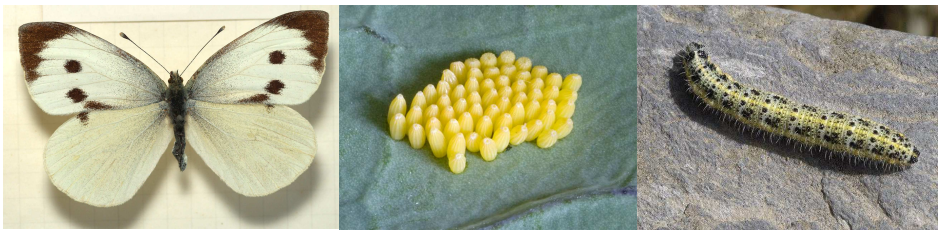
Şəkil 97. Hyphantria cunea amerika ağ kəpənəyinin FPR(*Quliyeva, 2013* görə)



Buğumayaqlılarda fotoperiodik reaksiya ilə temperatur rejiminin təsiri arasında korrelyasiya mövcuddur. Məsələn, temperaturun enməsi və gün uzunluğunun qısalması kələm kəpənəyi *Pieris brassicae L.* – də diapauzanın baş verməsinə səbəb olur.

Lakin o da məlumdur ki, əks tip reaksiyalar vardır ki, diapauza uzungün və yüksək temperatur şəraitində baş verir. Fotoperiodik və termoperiodik reaksiyalar müxtəlif optimumlara malikdirlər və temperatur rejimindən asılıdırlar. Məsələn, *Purrhocoris apterus*

taxtabitində temperaturun tez bir zamanda enməsi diapauzanın baş verməsi ilə nəticələnir.



Şəkil 98. *Pieris brassicae* kələm kəpənəyinin müxtəlif inkişaf fazaları

Dişi fərdlərin aşağı temperaturda saxlanması fərdlərin çox hissəsində diapauzanın formalaşmasına səbəb olur (şəkil 99).

Şəkil 99. *Purrhocoris apterus* taxtabitisi («əsgərcik»): A– yetkin fərdlər; B-sürfələr

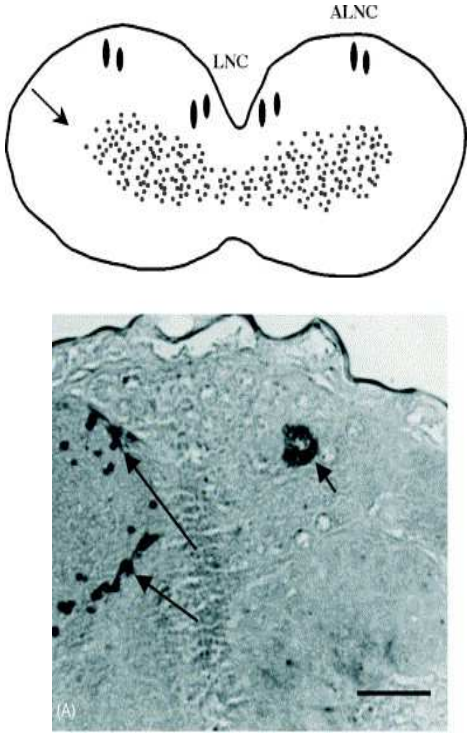
A B

Hal hazırda sübuta yetirilmişdir ki, yemin biokimyəvi tərkibinin dəyişilməsi də diapauzanın əmələ gəlməsinə gətirib çıxarır. Diapauzada olan həşəratların miqdarı ilə yem bitkilərində olan suyun miqdarı arasında asılılıq vardır. R.S.Uşatinskaya (1957) göstərmişdir ki, yem bitkilərində yağlar və sulu karbonların miqdarının artması, buna müvafiq olaraq, suyun miqdarının azalması, mübadilənin zəifləməsinə səbəb olur: bu da diapauzanın formalaşması ilə nəticələnir.

Deməli, ekoloji şərait diapauzanın formalaşmasında ikili xarakter daşıyır: a) bir tərəfdən işəsalma mexanizmi rolunu oynayır, b) digər tərəfdən isə maddələr mübadiləsi və fermentlərin fəallığının dəyişilməsinə səbəb olur.

Həşəratların böyümə və inkişafı endokrin toxumaların qarşılıqlı təsirindən asılıdır: beyinin NSH, corpora allata, udlaqaltı düyün, protorokal vəzilər (bax: fəsil 1).

Diapauzanın hormonal tənzimi ən yaxşı pulcuqqanadlılarda (*Lepidoptera*) tədqiq edilmişdir. İlk növbədə zülalın sintezini fəallaşdıran beyin hormonunun ifrazı dayanır (bax: fəsil 1) (şəkil 100).



Şəkil 100. *Tenebrio molitor* böyük un böcəyinin beynində hormonu ifraz edən hüceyrələr: LNC- yan neyrosekretor hüceyrələr; ALNC- ön yan neyrosekretor hüceyrələr: oxla neyrohemal nahiyyə göstərilmişdir

Diapauza halının bitməsi, onun bu halını müəyyənləşdirən tənzimləyici proseslərin labilliyi(qeyri-sabitliyi) ilə əlaqədardır. Bu halda zaman amili mühüm rol oynayır.

Növlərin çoxu üçün diapauzanı əmələ gətirən mexanizmlərin təsir vaxtı böyük deyildir: lepidopteraların çoxunda 15-25 sutka çəkir. İllik tsikldə qeyri-əlverişli şəraiti keçirmək üçün yaranmış bu diapauza mühitin temperaturundan asılı olaraq, sakitlik halı ilə əvəz olunur. Sakitlik halına keçid, hormonal və fermentativ sistemlərin fəallığının dəyişilməsi ilə müşayiət olunur. Bu zaman anaerobioz aerob mübadilə tipi ilə əvəz olunur.

Reaktivasiya – diapauzadan fəal inkişafa keçidə deyilir. Reaktivasiya, diapauza kimi, mütləq müəyyən mövsüə bağlı olmalıdır, yəni ilin konkret fəslində baş verir. Məsələn, növlərin çoxusunda qış diapauzası, mülayim zonada qısa gün uzunluğu və soyuq ilə bağlı olur. Bu zaman reaktivasiya yayın və ya payızın sonundan başlanır.

Deməli, bu növlərin inkişafı yazdan qabaq başlaya bilməz, yəni dayanıqlı isti havaların başlanması ilə mümkün olacaqdır. Mülayim iqlim zonalarında qışda həşəratların gizləndiyi yerlərin temperaturu, həmişə inkişaf «astanası»ndan aşağı olur və qışda nadir hallarda olsa da havanın temperaturunun yüksəlməsi vaxtsız inkişafa təkan verə bilmir, yəni onların qışlama halından çıxmasına kifayət etmir. Lakin dekabr ayının əvvəllərində həmin həşəratları soyuqdan isti şəraitə keçirdikdə, onlar normal şəkildə öz inkişaflarını davam etdirməyə başlayırlar məsələn, ispanaq və pambıq sovkaları kimi (şəkil 101).

A B

Şəkil 101. A - *Acronicta rumicis* ispanaq sovkası: yetkin fərd və tırtıl; B – *Heliothis armigera* pambıq sovkası: 1-yetkin fərd; 2- yumurta; 3- tırtıllar

Həşəratların bir çox növlərində belə reaktivasiya yazda, hətta yayda mümkündür. Bəzən diapauzaya oxşar hal uzun müddətli olur (*superdiapauza*). Belə ki, *Bothynoderes punctiventus* cuğundur uzun-burun böcəyində fərdlərin 20%-ə qədəri torpaqda təkrar qışlamaya qalır, 10%-i isə 3 il müddətində qışlayır (şəkil 102).

Şəkil 102. *Bothynoderes punctiventus* çuğundur uzunburun böcəyi: yetkin fərd və sürfələr

Taxıl mişarçıları və kolorado böcəyində diapauza 2-3 il keçə bilir. Ən uzunmüddətli diapauza saturniya kəpənəyindədir – 8 il (şəkil 103). Superdiapauza inkişafın istənilən fazasında formalaşa bilər, lakin çox vaxt pup və imaqo mərhələlərində baş verir. Superdiapauzanın əmələ gəlməsinə səbəb – populyasiyanın sıxlığının artmasıdır. Diapauzanın davamiyyətinin genetik cəhətdən əsaslandırılmasının müxtəlifliyi (yəni hər növdə müddət fərqlənir) həşəratın populyasiyasının ən çətin şəraitdə belə sağ qalmasını və genofondu qorumasını təmin edir. Görünür ki, genofond, superdiapauza zamanı əmələ gələn mutasiyaların hesabına da zənginləşə bilir.

Şəkil 103. *Antheraea polyphemus* saturniyası: yetkin fərd və tırtıl

Növlərin çoxunda reaktivasiya zonası temperatur şkalasının müsbət hissəsində yerləşir. Bəzi növlərdə reaktivasiyanın yuxarı həddi(yuxarı astanası) aşağı temperaturlarda (pambıq sovkası, tut ipəkqurdu üçün $+4^0C$), bəzilərində isə reaktivasiyanın optimumu fəal həat fəaliyyətinin optimumu ilə üst-üstə düşür.

Diapauzanın sürəkliyi həşəratın həyat tsikli boyu məskunlaşdığı mühitin amillərindən asılı olaraq dəyişir. Belə ki, uzungunlu FPR zamanı diapauza uzanır.

Ümumilikdə isə diapauzanın sürəkliyi həşəratın bədənində toplanmış ehtiyat qida maddələri və suyun miqdarından asılıdır. Ona görə də 10^0C aşağı temperaturlarda ölüm faizi minimal olur. Bəzən isə mənfi temperaturlarda da ölüm faizi yüksək olmur. Diapauza müddətində həşəratın bədənində «diapauzanı qovan» müəyyən proseslər gedir. Bu proseslər bitdikdən sonra, artıq orqanizm fəal inkişaf üçün hazır olur, yalnız əlverişli şəraitin başlanması tələb olunur. Məsələn, əsgərcik-taxtabitisini (şəkil 99) payız və qışda təbiətdən isti yerə gətirdikdə, onlarda imaqinal diapauza bitir və yumurtalıqları inkişaf etməyə başlayır, sonradan yumurtalar qoyulur. Payızın əvvəlində bu hal daha tez baş verir ki, bu, populyasiya daxilində fərdlərin hamısında pauzanın formalaşmadığını göstərir.

Diapauzanın dayandırılma (reaktivasiyası) sürəti, bilavasitə diapauzada olan fərdlərin yerləşdiyi temperaturdan asılıdır. Məsələn, çin palıd ipəkqurdunda (*Antheraea pernyi)* diapauzaya puplar gedir (şəkil 104).

Şəkil 104. *Antheraea pernyi* çin palıd ipəkqurdu: yetkin fərd, tırtıl və barama daxilində olan puplar

Puplar müxtəlif müsbət temperaturlarda (+15-dən $+3^0$-yə qədər) saxlanmışlar. Müntəzəm surətdə bu pupların reaktivasiya hazırlığına nəzarət həyata keçirilirdi, yəni onları yüksək temperatur olan kamerada saxlayırdılar. Lakin diapauzanın dayandırılması yalnız $+8^0$C-də baş vermişdir. Yəni bu göstəricidən aşağı və yuxarı olan temperaturlar inkişafı tormozlayırdı. Reaktivasiyanın temperaturdan asılılığını sübut edən misallar

çoxdur. Lakin onu da qeyd etmək lazımdır ki, yay diapauzası zamanı, əksinə, həddən artıq yüksək temperaturlar diapauzanın dayanmasına və inkişafın bərpa olunmasına səbəb olur.

Onu da qeyd etmək lazımdır ki, prinsip etibarı ilə diapauza, normal inkişaf üçün kifayət qədər yüksək olan eyni bir temperaturda başlaya bilər, davam edər və sona gələ bilər. Məsələn, belə bir hal cənub mənşəli növlərdə rast gəlinir. *Philosamia cynthia* saturniyası, *Heliothis (=Helicoverpa) armigera* pambıq sovkasında bu hal qeydə alınmışdır (şəkil 105).

Şəkil 105. *Philosamia cynthia* saturniyası: yetkin fərd, yumurta və tırtıllar

Bu cür spontan reaktivasiya (yəni qəflətən, daxili səbəbdən formalaşan) digər növlərdə də baş verə bilər. Bunun üçün sutkalıq ritmdə«potensial hazırlıq vaxtı»ın siqnalı qəbul olunmalıdır. Lakin diapauzada olan fərdlər arasında, hətta nisbətən yüksək temperaturlarda ölüm faizinin çox olması, spontan reaktivasiyanı görməyə imkan vermir.

Deməli, qış diapauzasının induksiyasında (başlanması) əsas siqnal fotoperiod olduğu halda, bitməsi və reaktivasiyasında mühüm siqnal temperaturdur.

Eksperimental yolla sübut olunmuşdur ki, diapauzada olan həşəratları fəal inkişafa temperaturla yanaşı, rütubət, kimyəvi və mexaniki qıcıqlandırıcılar da qaytara bilər.

Fəsil IV

HEMOLİMFA VƏ FİZİOLOJİ UYĞUNLAŞMADA ONUN FUNKSİYALARI

Qan və limfanı orqanizmin daxili mühiti adlandırırlar. İlk dəfə olaraq, bu mühit haqqında nəzəriyyə fransız alimi Klod Bernar (*Bernar, 1867)* tərəfindən irəli sürülmüşdür. O, göstərmişdir ki, «saysız hesabsız molekulalardan təşkil olan orqanizmin bu hissəciklərinin hamısı xarici mühitlə təmasda ola bilməz, bunun üçün xüsusi mühit olmalıdır. Belə mühit qandır».

Klod Bernar (1813-1878)

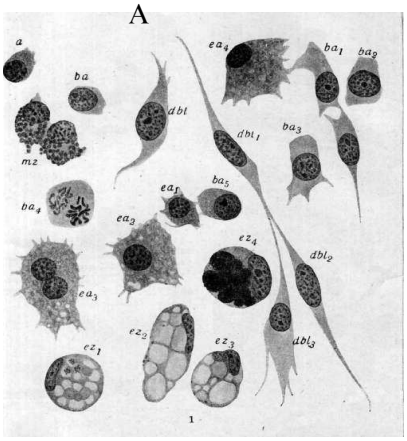
L.S.Ştern (1960) yazırdı:"ibtidailərdən fərqli olaraq, daha mürəkkəb çoxhüceyrəli orqanizmlərdə xarici mühitlə mübadilə, bilavasitə daxili mühit vasitəsilə həyata keçirilir ki, qalan toxuma və orqanlar onlara lazım olanı bu materialdan alır və metabolizmin məhsullarını isə bu mühitə ifraz edirlər. Orqan və toxumalar inkişaf edib differensiasiya etdikcə, onlar üçün qidalı mühit yaranır ki, bu mühitin tərkibi, xüsusiyyətləri həmin orqanın struktur və funksional xüsusiyyətlərinə uyğun gəlməlidir. Ayrı-ayrı orqan və toxumaların bu qidalı mühiti, hüceyrəarası və ya toxuma mayesidir".

Həşəratların orqanizmində hemolimfa fizioloji tamlığı təşkil edir. Hüceyrə səviyyəsində hemolimfanın sabit morfoloji və kimyəvi tərkibi hüceyrədaxili hemeostaz hesabına saxlanılır. Hemeostaz dedikdə, xarici mühitin dəyişkən təsiri altında funksional fəallığı fasiləsiz şəkildə dəyişən hüceyrənin tərkib hissələri arasında, optimal qarşılıqlı münasibətlərin qorunub saxlanılması başa düşülür. Hemolimfa sisteminin vəhdəti bütün formalı elementlərin ümumi morfogenezi ilə xarakterizə olunur. Müasir dünyagörüşünə görə, hemolimfanın bütün hüceyrələri retikuloendotel hüceyrədən mürəkkəb differensiasiya və yetişmə yolu ilə əmələ gəlmişlər.

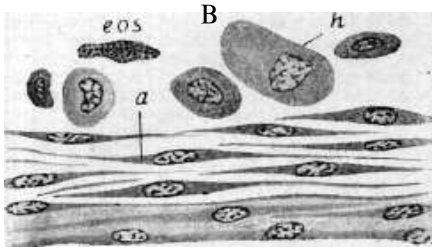
Qeyd etmək lazımdır ki, onurğasız heyvanların qanının hüceyrəvi elementləri eyni tərkibə malik deyil.

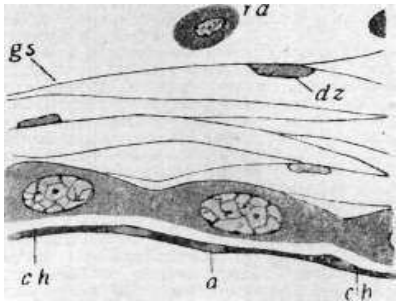
Həşəratların(o cümlədən, buğumayaqlıların) hemolimfasında bir neçə tip amebosit fərqləndirilir: *qeyri-dənəvər bazofil formalar (adətən, dairəvi və oxlovşəkilli) və xüsusi oksifil dənəvərli hüceyrələrdir* (şəkil 106).

A



B

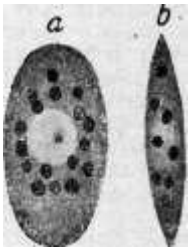




C

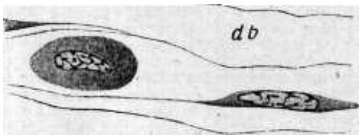
Anodonta celensis

Ç



Pista cristata

D



Amphitrite rubra

Oryctes nasicornis

Şəkil 106. Müxtəlif onurğasızların amebositləri: A- *Anodonta celensis* molyuskun qan elementləri və birləşdirici toxuması: *a,ba-icu* danəsiz bazofil amebositləri (*ba* –mitoz); *dbl, dbl$_y$-dbl$_3$*- onların desmoblastlara çevrilməsi (birləşdirici toxuma hüceyrələri); *e^-eft*- eozinofil (danəli) amebositlər; *ez$_1$-ez*$_3$ - ekskretor hüceyrələr; *mq* – əzələarası danəvər toxuma hüceyrələri (*Zavarzinə* görə);

B- *Oryctes nasicornis* kərkədan böcəyin sürfəsində hemolimfanın formalı elementləri: *a* – qanyaradıcı orqanın kiçik differensiasiya etməmiş forması; *b,c* –danəsiz amebositlər; *d,e* – danəli amebositlər; *l*- eozinofillər;

C- Böcəyin bədəninə düşmüş yad cismin ətrafında formalaşan birləşdirici toxuma kapsulasının törəməsi (3 mərhələ): *a, db, dz* –əsas maddəyə çevrilən (0$_s$) danəsiz amebositlər; *h, qa*- «dəyirmi hüceyrələr»; *eos* – eozinofil; *ch*- xitin *(Lovarenkoya* görə);

Ç – *Pista cristata* annelidinin eritrositləri: *a,b*- (b profil), *cd* – danəsiz amebositlər; *el*- danəli amebosit;

D – *Amphitrite rubra* eleositdə açıq rəngli – yağ damlaları; tünd danəlilər – ekskretor qranulalar (*Romyeyə* görə)

Müqayisəli şəkildə təqdim olunan məlumatlardan görünür ki, onurğasızlarda qanın formalı elementlərinin quruluş xüsusiyyətləri və onların bədənin əsas maddəsinin, birləşdirici toxumanın formalaşmasında rolu eyni cür deyil. Bu ilk növbədə, nöfün fərdi quruluş xüsusiyyətləri ilə bağlıdır (şəkil 106).

Hemolimfa hüceyrələrinin ilkin forması kiçik, qeyri-dənəvər bazofil amebosit olmuşdur. O, müxtəlif istiqamətlərdə differensiasiya və mitotik yolla bölünməyə qadir idi. Sonrakı təkamül nəticəsində tərkibdə qranulositar elementlərin faizi artmış və müvafiq olaraq, qeyri-dənəvər formalar azalmışdır.

İon mexanizmləri. Heyvanların çoxunun bədən mayesi osmotik qatılığına görə, xarici mühitə müvafiq gəlir. Lakin xarici mühitdən ion tərkibinə görə fərqlənir. İstər orqanizm, istərsə də hüceyrə səviyyəsində ion tərkibin tənzimlənməsi orqanizmə əsas və bütün canlılar üçün xas olan qabiliyyətdir. Na^+ - heyvani orqanizmlərin çoxunda hüceyrəxarici mayenin kationudur, K^+ isə əsasən hüceyrədaxili kationdur. Dənizdə yaşayan onurğasızlar Na^+, K^+ kationlarını alır və maqnium, sulfatları xaric edir.

İonların sitoplazmada seçicilik əsasında tənzimi hüceyrə membranaları vasitəsilə yerinə yetirilir. Bədənin hüceyrəxarici mayesinin ion tərkibi yaşayış yeri, qidalanma və həşəratın fizioloji halından asılıdır. Heç bir heyvan qrupunda həşəratların hemolimfasında təsadüf edən çoxşəkilli ion tərkibi yoxdur. Xüsusən bu hal K^+ və Na^+ ionlarına aiddir. Bəzi həşərat növlərində K^+

miqdarı yüksək, maqniumun miqdarı isə aşağı olur. Ca/Mg nisbəti bu cür dəyişir: fitofaqlar → polifaq→ yırtıcılar→ qansoranlar

Hemolimfanın pH-ı həşəratların çoxunda 6,4-6,8 bərabərdir. Həşəratların hemolimfasında amin turşularının yüksək və Cl^- anionlarının aşağı səviyyədə olması xasdır.

Bəzi həşəratlarda həyat tsikli və qidalanmanın xarakterindən asılı olaraq, hemolimfanın ion qatılığında dəyişkənlik müşahidə edilir. Müəyyən olunmuşdur ki, tırtılların hemolimfasında və bəzi pulcuqqanadlılarda(kəpənəklərdə) puplara nisbətən Mg və Cl miqdarı çox, K və P miqdarı az olur. Lakin su mühitində yaşayan həşəratlarda qidalanmanın xarakterindən asılı olaraq, hemolimfada olan Na/K arasında korrelyasiya aşkar edilməmişdir.

Hemolimfada Na/K nisbəti həşəratlar arasında ən yüksək (11-27) qansoranlarda, nisbətən yüksək (1-18) yırtıcı növlərdə və aşağı (< 1) otyeyənlərdədir.

Tut ipəkqurdunun bədən mayesində Na^+ miqdarı qidalandığı yarpaqlarda olan qədərdir. Pupa çevrildikdə Na^+ kationu tamamilə bədəndən yox olur, lakin pupun toxumalarında bu zaman K^+ miqdarı çox yüksəlir.

Deməli, həşəratlarda hemolimfa tərkibində olan ionların qatılığı həm genetik, həm də qida amilləri ilə müəyyənləşir.

Hemolimfanın laxtalanması və homeostaz. Qanın laxtalanması qan - damar sisteminə malik olan orqanizmlərin müdafiə reaksiyasıdır. Bu reaksiya daxili maye mühitini qorumağa istiqamətlənmişdir, və deməli, müxtəlif yaşayış şəraitində orqanizmin normal həyat fəaliyyətini və hemiostazı (daxili mühitin sabitliyini) təmin edir.

Qanın laxtalanması, inkişafın ilkin mərhələsində formalaşmış və filogenezdə müstəsna rol oynayır. Damar sisteminin tamlığının pozulması nəticəsində orqanizmi hemolimfanın itkisindən qoruyan fizioloji mexanizmlərin işlənib hazırlanması - sudan quruya keçmə və spesifik daxili maye mühitin formalaşması ilə bağlıdır.

B.A.Kudryaşovun (1975) qeyd etdiyi kimi, homeostazın biokimyəvi və fizioloji mexanizmləri növün filogenezinin səviyyəsindən asılı olaraq tərəddüd edir.

Həşəratlar xərçəngkimilər və nizəquyruqlular kimi heyvanların təkamülündə ixtisaslaşmış xüsusi şaxəni təşkil edirlər. Hemolimfanın laxtalanmasına görə onları 3 qrupa bölmək olar:

1. hemolimfası laxtalanmayan və qan hüceyrələrinə aqqlütinasiya xas olmayanlar. Məsələn, bal arısının sürfəsi. Onun qan

hüceyrələri çox azdır, daxili mühit mayesi isə laxta əmələ gətirməyə qadir deyildir;

2. bu qrup həşəratlarda hüceyrənin aqqlütinasiyası aşkar edilmiş, lakin hemolimfa laxtalanma qabiliyyətinə malik deyildir. Məsələn, *Periplaneta orientalis* tarakanı;

3. qrupa aid olan həşəratlara qan hüceyrələrinin aqqlütinasiyası ilə müşayət edilən plazmatik laxtalanma xasdır.

Beləliklə, onurğasız heyvanlarda hemiostazın təkamülü bir neçə yolla getmişdir. Lakin əsas və daha çox yayılmış – qan itkisinin qarşısını alan "hüceyrə müdafiəsi" yolu olmuşdur.

Homeostaz – qanın, bədənin zədələnmiş səthi ilə təmas nahiyyəsində qan hüceyrələrinin aqqlütinasiyası yolu ilə baş verir. Bu hüceyrələrdən aqreqatların, yəni hüceyrələr öz aralarında psevdopodilər vasitəslə birləşirlər. Bu, zədələnmiş yerdən qanın axmasının qarşısını alır. Belə tip homeostaz görünür ki, molyusklar, dərisitikanlılar və digər onurğasızlara xasdır.

Onurğasızların müxtəlif sistematik qruplarında homeostaz qabiliyyəti tamamilə olmaya bilər. Bu, təkamül boyu fərdlərin yaşadığı mühitin ekoloji şəraiti ilə bağlıdır. Beləki, arı sürfələri, hansılarınki inkişafı orqanizmi zədələyici amillərinin təsirindən qoruyan pətəklərdə keçir – onlarda homeostazın heç bir əlaməti yoxdur. Bəzi formalarda isə, yəni əsasən xarici skeleti və mənfi bədən boşluğu mayesinə malik olanlarda hemiostaz sistemi olduqca primitivdir. Görünür ki, bu məlum şəraitlər homeostatik fizioloji uyğunlaşmaları olmayan orqanizmlər üçün məhvedici deyildir.

Ürək-damar sisteminin fizioloji təşkili haqda məlumatlar fəsil 1-də verilmişdi. Bu sistemin funksional təşkili barədə onu qeyd etmək lazımdır ki, həşəratlarda da digər heyvani orqanizmlərdə olduğu kimi, ürək-damar sistemi - müxtəlif maddələri (qidalı, şlak, hüceyrə mübadiləsini tənzimləyən birləşmələr) bir hüceyrə və toxumadan digərinə ötürmək üçün istifadə olunur. Bundan başqa xarici mühitin təsirinə qarşı orqanizmin müxtəlif uyğunlaşma reaksiyalarında onun iştirakının böyük əhəmiyyəti vardır. Ona görə də bu sistemdə hər hansı dəyişiklik yalnız hemolimfanın axınında funsional və qısamüddətli pozuntulara deyil, həmçinin bu sistemlə bağlı olan başqa sistemlərin morfofunksional dəyişikliklərinin baş verməsinə səbəb olur.

Yer üzərində çohüceyrəli orqanizmlərin əmələ gəlməsindən əvvəl kimyəvi təkamül dövrü başlanmışdır. Bu dövrün gedişi prosesində

canlı orqanizmlərdə xüsusi kimyəvi reaksiyaların dəsti hasil edilmiş və nəticədə, bu reaksiyalar bütün canlılar üçün ümumi olmuşdur. Bu zaman atmosferdə oksigenin çoxalması oksidləşmə reaksiyalarının da bu dəstə daxil olmasına imkan vermişdir. O dövrdə mövcud olan təkhüceyrəli orqanizmlər nəfəs almağa başlamışlar. 1mld il keçdikdən sonra atmosferdə oksigenin miqdarı 10 mm civə sütununa bərabər olmuş və su nohurlarında artıq çoxhüceyrəli orqanizmlər yaşamağa başlamışlar. Lakin onlar görünür ki, çox kiçik və azhərəkətli idilər. İlk dəfə onlarda qan-damar sistemi tək boru şəklində formalaşmış və bağırsaq borusunun yanında yerləşmişdir, hüceyrəarası məkana açılırdı.

Damardaxili maye – hemolimfa görünür ki, ilkin dövrlərdə rəngsiz olmuş və tərkibinə görə yalnız faqositəedən hüceyrələrdən ibarət olmuşlar. Onun axması damarın divarının yığılması və orqanizmin hərəkətindən asılı olmuşdur. Belə sistem bədəndə bağırsaqdan keçən qidalı maddələri paylaşdırır, mübadilənin zərərli məhsullarını isə bədən səthinə nəql olunmasında, tənəffüs qazlarının ötürülməsində iştirak edirmiş.

Atmosferdə oksigenin qatılığının çoxalması morfoloji təkamülün gedişi prosesində daha iri və mürəkkəb quruluşlu heyvanların yaranmasına gətirib çıxarmışdır. Bu heyvanlar daha cəld hərəkətli idilər. Onlarda xüsusi tənəffüs, ifrazat orqanları, həzm vəziləri, qaraciyər, cinsi aparat və differensiasiya etmiş əzələləri formalaşmışdı. Hemolimfanı bədəndə daşıyan əsas damarların sayı artmış və onlar vahid, ümumi bir sistem yaratmışlar. Heyvanın orqanlarında nazik kanallar, kapilyarlar toru vasitəsilə qapalı damar sistemi yaranmağa başlanmışdır. Qapalı sistem açıq sistemdən daha qənaətli idi, çünki gətirici damarların yığılması zamanı daha güclü təzyiq əmələ gəlirdi. İlk kapilyarlar tənəffüs orqanlarında ekto- və entodermal mənşəli çıxıntılar şəklində formalaşmışdır. Onların ixtisaslaşması artdıqca, yəni tələbatı da bununla əlaqədar olaraq, artmış oksigenli mühitdə yaşayanlarda damarlar çoxalmışdır.

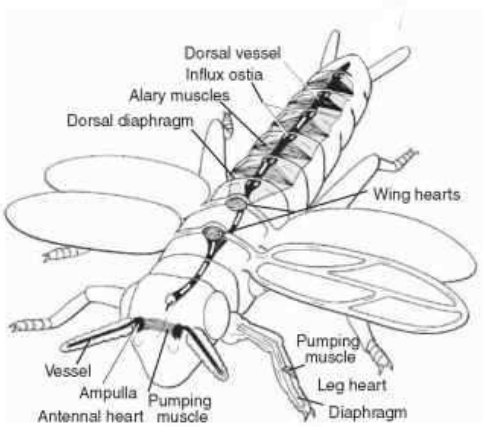
Ürək və qan - damar sistemi $6{,}5 \cdot 10^8$-dən $4 \cdot 10^8$ il bundan öncə yaranmışdır və ali onurğasız heyvanlara aid olan həşəratlarda (xüsusən quruda yaşayan onurğasızlar arasında) daha yüksək təşkil olunmuşlar. Bu ən çox yayılmış sinifdir və bədənlərinin ölçüsü bir neçə sm-dən mm-in payına qədər ola bilər.

Həşəratların çoxusu uçurlar və uçan növlərdə eninə-zolaqlı əzələ, kütləsinin 25%-ni təşkil edir. Miqrasiya edən çəyirtkənin bədəninin uzunluğu 6 sm olur və dəstə bir günə 80-120 km 10-15 km/saat sürətlə uçurlar. Uçuş zamanı çox böyük enerji ehtiyatı sərf edilir və oksigen

istifadə olunur. Səhra çəyirtkəsi uçuş zamanı qat-qat çox oksigen istifadə edir (17-50 ml/dəq 100 q), nəinki sakit vəziyyətdə – 1 ml/dəq 100 q.

Həşəratlarda tənəffüs qazları bütün bədəndən keçən, çoxşaxəli traxeyalarla nəql edilir. Bu traxeya borularından oksigen bədənin bütün hüceyrələrinə diffuziya yolu ilə paylanır: CO_2 qazı isə əksinə. Ona görə də həşəratlarda, onların keçmişdə yaşayan əcdadlarına nisbətən, qan-damar sistemi reduksiya olunmuşdur. Həmçinin əcdadları müasir növlərdən fərqli olaraq, yaxşı inkişaf etmiş, çoxşaxəli tənəffüs orqanlarına, qapalı qan-damar sisteminə malik idilər. Uçan kəpənəklərdə qan-damar sisteminin inkişafdan qalması nəticəsində tənəffüs qazlarının nəqlini həyata keçirmir, yalnız bağırsaqdan keçən qidalı maddələri nəql edir, metabolitləri xaric edir və maddələr mübadiləsinin kimyəvi tənzimləyicilərini bədəndə paylayır.

Həşəratlarda qan-damar sistemi məsaməli, deşilmiş bir bel damarından(ürək) ibarətdir. Bu deşiklər ürək yığıldıqda qapanır və hemolimfa aortadan bədənin ön hissəsinə oradan da baş beyinə axır. Diastola zamanı isə ürək xüsusi qanadvari əzələlərin köməyilə genişlənir və hemolimfa bu deşiklərdən (ostiyalardan) bədən boşluğuna keçir (şəkil 107).



Şəkil 107. Çəyirtkənin qan-damar sistemi: *dorsal vessel*- dosal damar; *influx ostia* – ostiyalar; *alary muscles*- qanadvari əzələ; *dorsal diaphragm* – dorsal diafraqma; *vessel* – damar; *ampula antennal heart*- «antenial ürəyin» (yəni döyünən lakuna) ambulası; *pumping muscle* –«nasos» əzələ (hemolimfanı hərəkətə gətirən); *leg heart*-«ayağın ürəyi» (döyünən lakuna); *diaphragm*-diafraqma; *wing heart*- qanadların döyünən lakunası

Yetkin həşəratlarda sirkulyasiya edən mayenin həcmi 30% və artıq olur. Miqrasiya edən çəyirtkənin orta çəkisi 1,2 q olduğu halda sakitlikdə, 23^0C-də, 1 dəqiqədə ürəyinin həcmi 0,8-1,6 ml/dəq 100 q bərabərdir. Sirkulyasiya edən hemolimfanın həcmi 18%, ürək vurğusunun tezliyi 79 vur/dəq, aortaya təzyiq 6,3/2,4 mm c.st.

Beləliklə, həşəratların misalında görünür ki, onurğasızlarda oksigenin hüceyrələrə çatdırılması həmişə təkmilləşmə yolu ilə getməmişdir. Yəni ürək-damar sisteminin hemodinamik parametrlərinin yaxşılaşması istiqamətində getməmişdir. Əgər təkamül nəticəsində heyvanın ölçüləri kiçik qalmışsa da, onun hərəkətliliyi artıb (uçan həşəratlar) və onda oksigen daşınmasında daha effektiv olan üsul formalaşmışdır. Xüsusi havadaşıyıcı borular sistemi əmələ gəlmiş həm tənəffüs, həm də termorequlyasiya prosesləri yerinə yetirilmişdir. Nəticədə, qan-damar sistemi reduksiyaya uğramış, kapilyarlar yox olmuş, sistem açıq olmuş, ürəyin yığılması və bədən əzələlərinin hərəkəti nəticəsində hemolimfanın sirkulyasiyası zəifləmişdir.

Qış yuxusu və diapauzanın xas olduğu orqanizmlərdə qan-damar sistemində birillik tsikl ərzində bir sıra dəyişikliklər baş verir. Bu dəyişikliklər digər funksional sistemlərin adekvat təminatı ilə bağlı olur. Məlumdur ki, qan-damar sistemi istər orqanizmin fəal inkişafı dövründə, istərsə də qışlama dövründə bu funksiyanı həyata keçirir.

Qışlama və diapauza zamanı maddələr mübadiləsininintensivliyinin kəskin surətdə azalması bədəndə hemolimfanın sirkulyasiyasında da dəyişikliyə səbəb olur. Bu zaman hemolimfanın pH-ı (adətən yüksəlir), hemolimfada zülalların miqdarı dəyişir. Adətən bu dəyişikliklər digər onurğasızlarda da qeydə alınır, xüsusən də o qruplarda qanunauyğun şəkildə qanın laxtalanma sistemində komponentlərin mövsümi nisbəti fərqli olur.

Adətən qışlama dövründə hemolimfanın formalı elementlərinin nisbətində və differensiasiya səviyyəsində dəyişikliklər baş verir. Məsələn, qışlayan fərdlərin hemolimfasında amebositlərə daha çox rast gəlinir. Bundan başqa, aydın şəkildə sitokimyəvi dəyişikliklər biruzə verir. Bu isə bilavasitə fərdin fizioloji halının spesifikliyini əks etdirir. Metabolizmdə oksidləşdirici reaksiyalara qarşı həssaslıq zəifləmiş olur.

Fəsil V

UYĞUNLAŞMA PROSESİNDƏ TƏNƏFFÜS SİSTEMİ

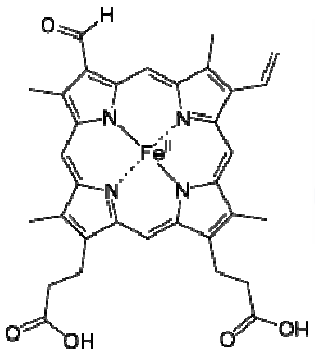
Heyvan orqanizminin energetikası sıx surətdə tənəffüslə, yəni canlı hüceyrədə olan üzvi birləşmələrin atmosfer oksigeni hesabına, oksidləşməsi ilə bağlıdır. 2 mld il bundan əvvəl (kembri dövrünə qədər) atmosferdə sərbəst oksigenin miqdarının artması (P O_2 1 mm civə st.) fotosintez əsasında baş vermişdir və bu, enerji əldə etməyin yeni üsulunu – bioloji oksidləşmənin formalaşmasına gətirib çıxarmışdır. Nəticədə, substratın (qidalı mühitin) oksidləşməsi – H^+ -nu akseptora (oksigenə) verməsi həyata keçmişdir. Beləliklə, bu aerob oksidləşmə tənəffüsün təkamülünün əsasını qoymuşdur. 1 q qlükozanın CO_2 və H_2O qədər tam oksidləşməsi 3,81 kkal enerji ayırır. Lakin oksigenin iştirakı olmadan anaerob parçalanma zamanı həmin substrat, yəni qlükoza cəmi 0,26 kkal enerji verir.

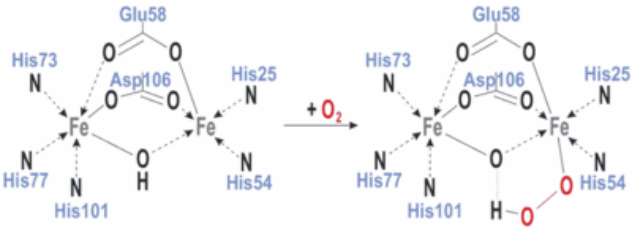
Əzələ toxumasında sitoxromlar olan bəzi anaerob növlər məsələn, bəzi xərçəngkimilər, həlqəvi qurdlar, molyusklarda anaerob parçalanma müşahidə edilir ki, bu da ikinci uyğunlaşma xarakteri daşıyır. Yəni oksigensiz şəraitdə ikinci dəfə formalaşmış bir uyğunlaşmadır.

Məlumdur ki, su mühitində maddələr həll olmuş vəziyyətdədirlər və onların həyat fəaliyyəti üçün vacib olan proseslərdə istifadə olunması, həmin şəraitdə həyata keçirilir. Bu oksidləşmə-reduksiya proseslərinə də aiddir: suda yaşayan onurğasızlarda, o cümlədən həşərat növlərində oksigen həll olmuş vəziyyətdə qəbul olunur və suya CO_2 və digər metabolitlər ötürülür.

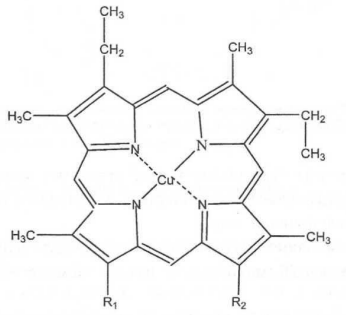
Qeyd etmək lazımdır ki, ümumiyyətlə, heyvanlar aləmində növlərin çoxunda tənəffüs funksiyasını hərəkət və qidalanmadan ayırmaq çətindir. İxtisaslaşmış tənəffüs orqanları (qəlsəmə və ağciyərlər) hər hansı bir formada olsalar da, əsasən həzm traktının bir hissəsi kimi yaranmışlar. Məsələn, polixetalarda ya bədənin daxilinə, ya da xaricə olan çıxıntılar oksigenin toxumalara çatdırılmasını asanlaşdırır.

Məlumdur ki, ilk dəfə olaraq, qapalı qan damar sistemi nemertinlərdə əmələ gəlmişdir. Onların qanının tərkibində həm O_2-Hb daşıyıcısı, hətta eritrositlər vardır. Qaz nəqlində iştirak edən müxtəlif piqmentlər – xlorokruorinin, hemeritrinlər, hemosianinlər, hemoqlobinlər – filogenetik pillənin müxtəlif mərhələlərində yaranmışlar:

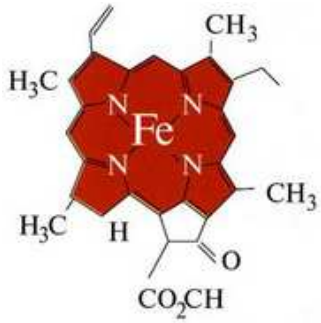


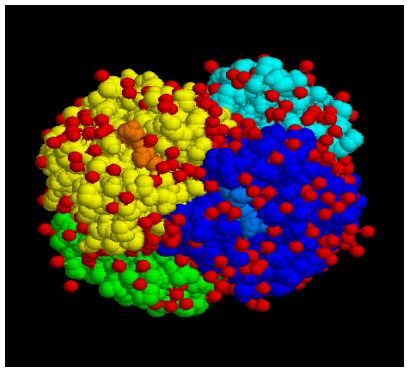


Xlorokruorin (xlorhemoqlobin) *Hemeritrin oksigen daşıyıcısı kimi*



Hemosianin: formulası və bədən kəsiyində görünüşü





Hemoqlobin: formulası və görünüşü

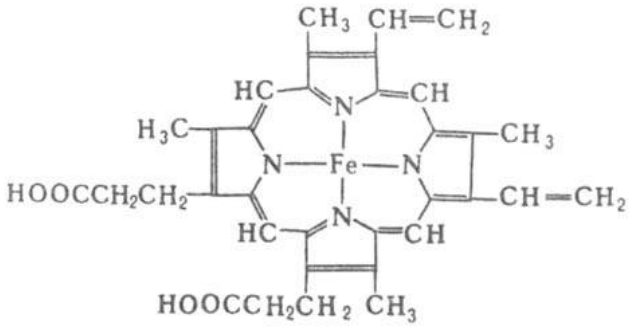
Hemoqlobin az sayda həşəratda müəyyən olunmuşdur, belə ki, onların hemolimfasında oksigeni ötürən spesifik zülallar olmur. Ona

görə də həşəratların qan damar sistemi tənəffüsdə o qədər də böyük rol oynamır.

Qeyd etmək lazımdır ki, həşəratlarda fibrinin əmələ gəlməsi müşahidə edilməmişdir və deməli, qanın laxtalanması da sübut olunmamışdır. Bəzən qan hemositləri sapvari psevdopodiləri əmələ gətirir ki, bunlar tor komasını təşkil edirlər; buna *aqqlütinasiya* deyilir.

Həşərat məhv olduqdan sonra qaralır ki, buna hemolimfanın melanozu da deyilir. Melanoz fermentativ oksidləşmənin nəticəsidir ki, əsasında *tirozina* fermenti durur. Melanoz nəticəsində əmələ gələn qara ləkələr, örtük qatının rəngləyici birləşmələridir.

Onurğasızların qanında olan hemoqlobin onurğalıların qanında olan hemoqlobindən fərqlidir və onları *eritrokruorinlər* adlanan ayrı qrupa daxil edirlər. Suda yaşayan onurğasızların hemoqlobinləri (yumru, həlqəvi qurdlar, molyusklar, dərisitikanlılar, bəzi buğumayaqlılar) oksigenlə daha yüksək "yaxınlığa" malikdirlər. Yəni oksigeni az olan mühitdə yaşadıqları üçün onlar, nəinki oksigenin ötürülməsində iştirak edirlər, həmçinin toxumaları oksigenin birbaşa təsirindən də bir növ bufer sistem kimi qoruya bilirlər:



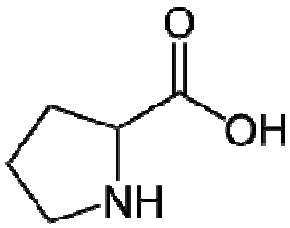
Eritrokruorin

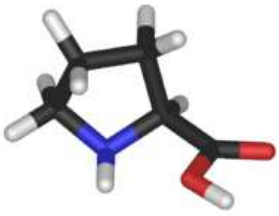
Su mühitində yaşayan onurğasızlarda (o cümlədən sürfələrdə) qanın tənəffüs xüsusiyyətlərinə, həmçinin onda olan CO_2 –nı ötürən karbohidrazaların olmasını da göstərmək lazımdır.

Aerob orqanizmlər arasında həşəratlar ən öndə gedən və təşəkkül tapmış orqanizmlərdir. Belə ki, qanadlı növlər uçuş vaxtı öz bədənlərinin çəkisindən qat-qat artıq enerji istifadə edirlər. Adətən həşəratlar uçmaq üçün enerjini karbohidratların oksidləşməsindən deyil, digər substratlardan əldə edirlər. Belə ki, bəzi dəstələrin nümayəndələri ya tamamilə, ya da daha çox yağların oksidləş-

məsindən enerji əldə edirlər. Məsələn, səhra çəyirtkəsi uzunmüddətli uçuşlar etdiyi üçün karbohidratların çox hissəsi tezliklə parçalanır («yanır»), sonradan bir substrat kimi, yağlar oksidləşməyə başlayır. Bu keçid dərhal tənəffüs əmsalının düşməsinə səbəb olur. Belə substrat dəyişkənliyi mənənələrə də xasdır. Kəpənəklərin də uçuşu zamanı əsasən yağlar oksidləşir. Belə ki, onların qanad əzələlərinin mübadiləsi mütləq həmin substratın oksidləşməsi ilə bağlıdır. Nektarla qidalanan kəpənəklərdə tənəffüs əmsalı, sakitlik halında 1-dən yüksək olur ki, bu, karbohidratların metabolik yolla yağlara çevrilməsini sübut edir. Lakin uçuş vaxtı tənəffüs əmsalı 0,7-yə enir: bu onu göstərir ki, uçuş vaxtı yağlar əzələlərdə yanır. Beləliklə, yağların bu yolla oksidləşməsi, təkamül prosesində həşərat orqanizminin qazandığı uyğunlaşmadır ki, olduqca böyük bioloji əhəmiyyəti vardır. Digər həşəratların uçma əzələləri başqa substratlara ehtiyac duyurlar. Belə ki, *Diptera*-da maddələr mübadiləsi başqa yolla gedir, yəni onurğalılara xas olan formada reallaşır və *Q* (tənəffüs əmsalı) əzələ gərginliyi zamanı 1-ə bərabər olur. Milçəklərin uçma əzələlərində maddələr mübadiləsi, əsasən, karbohidratlarla bağlı olur. Belə ki, sübut olunmuşdur ki, *Drozophila*-nın uçuş sürəkliyi bilavasitə qlikogenin ehtiyatından asılıdır.

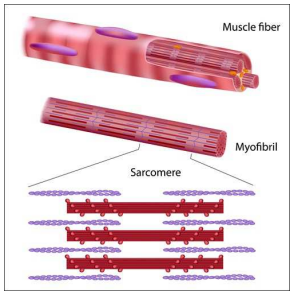
Məlum olduğu kimi, heyvanlar yalnız aclıq şəraitində enerji mənbəyi kimi zülallar və amin turşuların enerjisindən istifadə edirlər. Lakin bəzi həşərat növləri bu uyğunlaşmadan kənara çıxırlar. Həşəratların hamısının qanında böyük miqdarda sərbəst amin turşuları vardır ki, bəzi növlərdə onlar enerji mənbəyi kimi asanlıqla istifadə oluna bilir. Məsələn,qansoran se-se milçəyinin hemolimfasında karbohidratlar ya tamamilə yoxdur, ya da çox az miqdardadır. Lakin onların hemolimfasında çoxlu miqdarda *prolin* amin turşusu var, bu isə uçuş vaxtı əsas «yanacaqdır» (prolinin amin qrupu müvafiq akseptorlara keçir və turşunun karbon skeleti uçma əzələlərində oksidləşir):



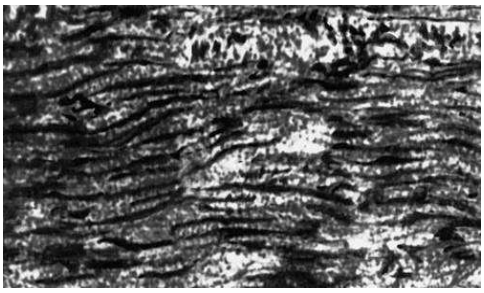


Prolin amin t-su

Həşəratın orqanizmində ən mükəmməl uyğunlaşma – qanadları hərəkətə gətirən və uçmanı təmin edən əzələlərin aerob tənəffüsə uyğunlaşmasıdır. Uçma əzələləri çox zəngin və yaxşı ventilyasiya olunan traxeollar toruna malikdir ki, bunlar əzələ hüceyrələrinin daxilinə keçir və birbaşa mitoxondrilərə daxil olurlar. Nəticədə qaz şəklində olan oksigenlə təminat həyata keçirilir. Əzələ hüceyrələrində çoxlu sayda mitoxondrilər vardır ki, onlar müxtəlif substratları oksidləşdirə bilən fermentlərlə doludur. Məsələn, ali həşəratlarda (xüsusən də dəqiqədə 100-dən 1000-ə qədər qanad çala bilənlərdə) uçma əzələləri xüsusi histoloji quruluşa malikdir (şəkil 108).



A



B

Şəkil 108. Həşəratın qanadlarını hərəkətə gətirən uçma əzələlərinin quruluşu: A – histoloji sxemi; B - görünüşü

Belə əzələ lifləri fibrilyar əzələlərə aiddir. Onların miofibrilləri (şəkil 108, A) böyük diametrə malikdir – 5 mk və daha artıq. Mitoxondrilər bu fibrillərə oluqca sıx yerləşmiş və substratları oksidləşdirməklə, fibrilləri adenizinüçfosfatla (ATF) təmin edirlər.

Bu cür anaerob tənəffüsün effektivliyi daha aydın şəkildə milçəklərin uçma əzələlərində qeydə alınır. Onlar uçuş vaxtı karbohidratları istifadə edirlər. Bu həşəratlarda uçuş vaxtı oksigenin istifadə intensivliyi 100 və daha artıq dəfə olur, yəni onlar praktiki olaraq, bir an içərisində bu göstəricini dəyişə bilirlər. Məməlilərdən fərqli olaraq, həşəratların çox tez bir zamanda tənəffüs intensivliyini dəyişə bilməsinə səbəb, oksidləşdirici fermentlərin yüksək qatılığı və oksigeni toxumalarda oksidləşmə yerlərinə effektiv köçürə bilmələridir. Uçma əzələlərinin anaerob tənəffüsə uyğunlaşması – toxuma tənəffüs sistemlərinin əsas cəhətlərində öz əksini tapmışdır. Belə ki, həşəratın fibrilyar əzələləri - sarkosomaların mitoxondrilərinin tənəffüsü qeyri-adi yolla baş verir: sarkosomalar α-qliserofosfatı, digər substratlara nisbətən daha tez oksidləşdirə bilir. Piroüzüm t-su və kəhrəba t-nun, həmçinin Krebs tsiklinin aralıq komponentlərinin

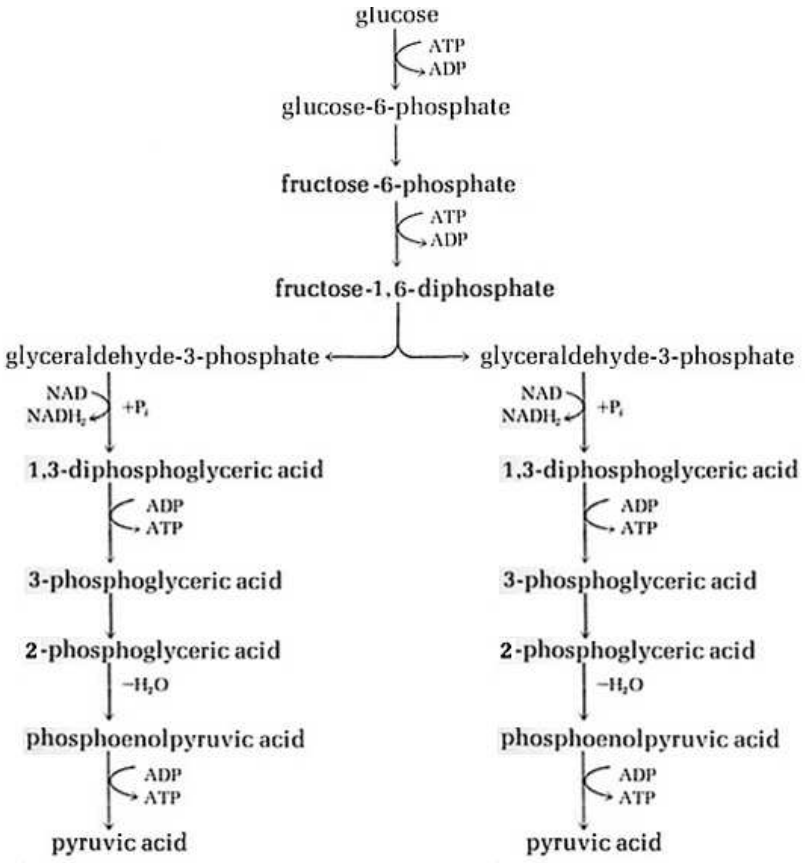
oksidləşmə sürəti aşağı olur, bu, NAD ·H $_2$ udulma spektrində öz əksini tapır.

Həşəratların uçma əzələlərində, ilk dəfə olaraq, adenizindifosfat (ADF) tərəfindən həyata keçirilən proses - «tənəffüs kontrolu» nu aşkar edə bilməmişlər. Bu əzələlərdən ayrılmış mitoxondrilər, elektronu keçirməklə fosforlaşmanı saxladıqları halda, substratları bir o qədər də intensiv surətdə oksidləşdirmirlər. Yalnız ADF-nin əlavə edilməsi, bu prosesin getməsinə imkan vermişdir. ADF fosfatın akseptoru rolunu oynayır. Əzələ yığılmaları zamanı ATF, ADF-ə çevrilir, bu isə mitoxondrilərə keçib, oksidləşməni stimulə edir.

Beləliklə, sakitlik halından fəal həyat fəaliyyətinə keçid dövründə yoxlama sistemi («tənəffüs kontrolu») və onun fəaliyyəti aşağıdakı ardıcıllıqda həyata keçir.

Əvvəlcə, işləmə prosesində ADF əmələ gəlir, mitoxondrilərə keçir və piroüzüm t-nun oksidləşməsini həyata keçirir. Piroüzüm t-nun qatılığının azalması, Embden-Meyerhof yolunun fermentlərinin fəallaşmasına səbəb olur (şəkil 109). Bu isə özlüyündə α-qliserofosfat/dioksiasetonfosfatı stimulə edib, mitoxondrial oksidazaya çevirir. Nəticədə, mitoxondrial tənəffüs, yəni oksigenin üzərinə fosfoqliserin aldehiddən qopan elektronlar keçirilir. Əzələ yığılması bitdikdən sonra isə ATF-in qatılığı artır və piroüzüm t-nun oksidləşmə prosesi dayanır. Piroüzüm t-nun toplanması qlikolizi dayandırır, dioksiasetonfosfatın qatılığının yüksəlməsi α-qliserofosfat oksidazanı işə salır.

Şəkil 109. Otto Meyerhof və Fiziologiya in-nun əməkdaşları (1931): Qustav Embden 1928-ci ildə AMF əldə etdikdən sonra Meyerhof və b.,qlikolizdə fosforlaşma və digər fermentativ proseslərin gedişini tədqiq etməyə başlamışlar: A – Embden-Meyerhof yolu



A

Qeyd olunduğu kimi, fizioloji sakitlik halında, yəni diapauza zamanı bütün anabolik proseslər dayanır və buna müvafiq olaraq, toxumaların enerji tələbatı azalır. Fizioloji sakitlik halının formalaşması həşəratın tənəffüs sistemində mühüm funksiyanın formalaşmasına gətirib çıxarmışdır. Belə ki, diapauza zamanı həşəratın tənəffüsü iki güclü zəhərin – sinil t-su və karbon-oksidinin təsirinə qarşı həssas deyildir. Adətən bu zəhərlər, elektronların keçirilməsi zəncirində uc piqmenti sitoxrom *a* ilə - qarşılıqlı təsir nəticəsində tənəffüsü təcrid edirlər. Bir çox faktiki material əsasında, həşəratların diapauza zamanı tənəffüsünün keyfiyyətcə fərqli olduğu sübut olunmuşdur. Ona görə də belə bir fikir mövcuddur ki, diapauza vaxtı elektronlar sitoxrom sistemini keçmədən ötürülürlər. Ola bilsin ki, bu,

flavoproteid dehidrogenazalardan oksigenə keçir. Maraqlıdır ki, saturniya kəpənəyinin (*Hyalophora cecropia)* puplarının diapauzası zamanı (*pup diapauza*) tənəffüs, fəal fərdlərin keçdiyi yolla baş verir, yəni fərqlənmir.

Hyalophora cecropia-da diapauzanın əvvəlində tənəffüs intensivliyi 50 dəfə aşağı düşür, yəni digər həşəratlarda olduğu kimi, sianid və karbon-oksidinin təsirinə qarşı dayanıqlı olur. Belə ki, əgər yetkin həşəratın (kəpənəyin) ürəyi sianidin qatılığı 10^{-5}M olduqda, daha döyünmürsə, pupların da ürəyi həmin şəraitdə 10^{-3} M-a qədər hələ vurur. Bu zaman sitoxrom *b, c_1 və c* toxumalardan yox olur, lakin mitoxondrial sitoxromlardan sitoxrom *a* , çox az qatılıqda toxumalarda müəyyənləşir.

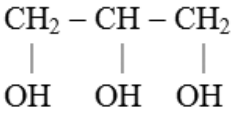
Analoji nəticələr tut ipəkqurdunun diapauzadan əvvəl yumurtalarında qeyd olunmuşdur (*embrional diapauza*). Belə ki, diapauzadan əvvəl yumurtalarda sitoxrom b_5 və *a* , olduğu kimi diapauzada da qeydə alınmışlar. Lakin onların spektrlərinin intensivliyi tədricən zəifləməyə başlamışdır. Bunu, diapauza zamanı istifadə olunan zülalların yenidən qəbul olunmaması ilə izah etmək lazımdır. Diapauzanın sonunda tut ipək qurdunun yumurtalarında, diapauzadan sonra saturniyanın puplarında olduğu kimi, sitoxrom *b və c* əmələ gəlir. Əldə olan spektrlərin (zülal) dinamikasından belə bir nəticəyə gəlmək olar ki, ipək qurdunda diapauza – bu anormal şəkildə uzanmış ilkin embrional dövrdür.

Saturniyada diapauza zamanı müşahidə edilən ilkin embrional dövrə qayıdış, sitoxromların yox olması ilə deyil, metamorfoz zamanı hüceyrələrin itkisi və onların toxumalarda yeniləri ilə əvəz olunması kimi izah etmək olar. Yeni hüceyrələr, sürfələrin həyatı boyu mövcud olan embrional hüceyrələrinin toplusundan əmələ gəlirlər. Nəzərə almaq lazımdır ki, seqmentarası əzələlər dəyişmədən sürfələrdən puplara keçirlər. Bu zaman onlarda mitoxondrial sitoxromların bütün dəsti qorunub saxlanılır.

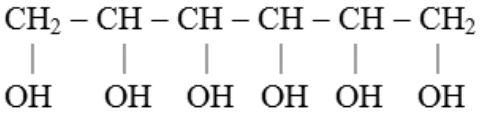
Diapauzada olan fərdlərdə sitoxrom b_5 -in müəyyənləşməsi onu göstərir ki, sianidə qarşı həssas olmayan terminal oksidaza, məhz həmin formadır. Lakin hazıırda bir qrup tədqiqatçılar qeyd edirlər ki, sitoxrom b_5 zülalların sintezi ilə sıx əlaqədardır və ona görə də embrional hüceyrələrdə onun qatılığı yüksəkdir.

Beləliklə, sitoxrom b_5 –in aşkarlanan xüsusiyyətləri, onun bir terminal oksidaza kimi diapauza vaxtı rolu ilə uyğunsuzluq təşkil edir. Onu da qeyd etmək lazımdır ki, həşəratlarda diapauza zamanı sitoxrom *a* –dan başqa, heç bir digər terminal oksidaza aşkar olunmamışdır.

Diapauza vaxtı tənəffüs prosesində anaerob mexanizmlər iştirak edir. Məsələn, tut ipəkqurdunun yumurtalarında diapauza zamanı qlikogenin bütün ehtiyatı qliserin və sorbitə çevrilir:



Qliserin



Sorbit

Hər iki mübadilə məhsulu, fosfor efirlərindən və ya reduksiyaedici kofermentlərin iştirakı ilə əmələ gələ bilərlər. Sübut olunmuşdur ki, həşəratlara anaerob mübadilənin məhsulu kimi α-qliseridfosfatı toplamaq xasdır.

Həşərat orqanizmində diapauza zamanı çoxlu miqdarda qliserin toplamaq uyğunlaşması gözlənilməz nəticələrə səbəb olur: bütün diapauza boyu hemolimfanın donma nöqtəsi aşağı düşür və həşəratın güclü soyuqların zədələyici təsirinə qarşı dayanıqlığı artır.

Su və hava tənəffüs mühitləri kimi. Həyat su mühitində yaranıb və orada inkişaf etsə də, hava tənəffüs mühitində olduğu kimi, orqanizmi oksigenlə təmin etmək nöqteyi-nəzərindən daha üstündür. 0^0C temperaturda hava ilə *saturasiya* olunmuş (yəni doydurulmuş) 1 l suda 10,3 ml və ya 0,014 q O_2 vardır: 30^0C-də bu miqdar 2 dəfə azalır. Duzlu suda isə 1/4qədər azalır. 1l havada 209 ml və ya 0,28 q oksigen vardır, yəni suya nisbətən 200 dəfə artıq.

Hava əhəmiyyətli dərəcədə az istilik keçirmə qabiliyyətinə malik olsa da, onda olan oksigenin yüksək miqdarı orqanizmə tənəffüs zamanı istilik mübadiləsini məhdudlaşdırmağa imkan verir. Ona görə də görünür ki, yalnız hava ilə tənəffüs edən heyvanlar arasında həqiqi homoyoterm orqanizmlər ola bilir.

Deməli, qaz mübadiləsi intensiv oksidləşdirici proseslərinə malik olan orqanizmə, metabolizmi nisbətən "əlverişli" qaz mübadiləsi hesabına, yüksək səviyyədə saxlamaq və istilik balansını sabitləşdirmək imkanı verir.

Havada orqanizm suyu tənəffüs orqanları vasitəsilə itirir. Hava tənəffüsünə keçid mexanizmi, əsasən, daxili və xarici mühit arasında gedən qazların həll olmuş vəziyyətdə diffuziyası vasitəsilə həyata keçirilir. Əslində hava tənəffüsü su tənəffüsünün əvəzedicisi kimi deyil, əlavə tənəffüs növü kimi əmələ gəlmişdir.

Quruda yaşayan onurğasızlar. Quru mühitinə keçid, yeni-yeni arealları tutmaq təkamül tendensiyası kimi yaranmışdır. Belə şərait daha artıq molekulyar oksigeni mənimsəmə imkanı verirdi. Lakin quruya keçidin əsas səbəbi, bir tərəfdən yaşanılan mühitdə qeyri-əlverişli şəraitin formalaşması(məsələn, suda oksigenin çatışmaması, daima su hövzələrinin quruması və s.), digər tərəfdən isə tədricən $P0_2$ atmosferdə artması olmuşdur.

Ümumiyyətlə, su orqanizmlərinin çoxusu havadan qaz mübadiləsinə qabildirlər, yalnız həyati qoruyub saxlamaq üçün onlara hava tənəffüsü kifayət deyildir. Ona görə də su mühitini dəyişib, quruya keçmiş onurğasızlar, o cümlədən həşəratlar, az hallarda əcdadlarına xas olan tənəffüs orqanlarından (dəri, qəlsəmə çıxıntıları) istifadə edirlər. Adətən bu funksiyanı öz üzərinə başqa strukturlar götürür.

Su mühitindən quruya keçid, heyvanlar aləminin təkamülü boyü bir neçə dəfə təkrar olunmuşdur: atmosfer oksigeni ilə tənəffüs edən ilk heyvanlar – hörümçəkkimilər olmuşlar, onlar da quruda silur dövründə (450 mln il bundan öncə) yaşamışlar. O zaman $P0_2$ atmosferdə 14 mm civə st. bərabər olmuşdur. İlk quru onurğalıları – devon dövründə, yəni 50-60 mln il keçdikdən sonra ($P0_2$ 35 mm civə st) baş vermişdir. Ona görə də müxtəlif tiplərə aid olan heyvanlarda hava tənəffüsü orqanları müxtəlif şəkillidir.

Quru mühitində qaz mübadiləsi mexanizminin 3 tipini ayırmaq olar: 1) *ümumi bədən səthindən*(oksigenin toxumalara keçdiyi yer), 2) *havanı bilavasitə bədən hüceyrələrinə çatdıran borucuqlar vasitəsilə,* 3) *ağciyərlər və sirkulyasiya sistemi vasitəsilə.*

Həlqəvi qurdlar. İlk dəfə quruda yaşayanlarda hava tənəffüsü annelidlərdə təsadüf edilir. Beləki, yağış qurdları *Lumbricus terrestris* – xüsusi tənəffüs orqanlarına malik deyillər. Qaz mübadiləsi onlarda dəri örtüyü vasitəsilə (selik vəzilərinin sekreti ilə daima islanan bir qat epiteli) həyata keçirilir. Annelidlərin qan dövranı qapalıdar. Onların qanında karboanhidraza fermenti vardır ki, CO_2-nı nəm örtük vasitəsilə xaric edir.

Yağış qurdunun qanının oksigen tutumu 8-12%-dir (*Steen, 1971)*. Hemoqlobin (Hb) qanda həll olmuş vəziyyətdədir. Toxuma hüceyrələrində Hb $P0_2$-nin çox kiçik göstəricilərində belə (7 mm civə st.) bərpa oluna bilir. Belə bir fikir vardır ki, HBO_2 annelidlərdə yalnız oksigen daşıyıcısı (30% qanı daşıyır) kimi deyil, həmçinin oksigenin deposu kimi də fəaliyyət göstərir.

Molyusklar – bu heyvanlar dəniz dibindən tutmuş yüksək dağlıq zonalara qədər ərazidə yayılmışlar. Qarınayaqlı molyusklar tamamilə quru mühitinə keçmişlər. Onlarda tənəffüs funksiyası həzmdən ayrılmışdır. Bəzi ön və arxa qəlsəməlilərdə tənəffüs qəlsəmələr, hətta bədən üzərində formalaşmış çıxıntılar – *riqid*, daima nəm olan ləçəkciklər vasitəsilə həyata keçirilir.

Mühit amillərinin təsiri altında arxaqəlsəməlilərdə (*Opisthobranchia*) tənəffüs sistemində dəyişmələr və uyğunlaşmalar daha aydın şəkildə biruzə verir. Belə ki, qəlsəmə boşluğunu örtən çanaq reduksiyaya uğradığından bel üzərində ikinci tənəffüs orqanları olan *adaptiv qəlsəmələr* inkişaf etmişdir. Bu qəlsəmələr əslində qaraciyər çıxıntılarıdır və onların uc hissələrində öz fəaliyyətini davam etdirən dalayıcı hüceyrələr (hücum və müdafiə orqanı) vardır (şəkil 110).

Ağciyərli molyusklar, məsələn, tənək ilbizində (*Helix pomatia)* tənəffüs mantiya boşluğu vasitəsilə, xüsusi *pnevmostomlar*- la (dəliklərlə) xarici mühitlə əlaqələnir. Buna *diffuz ağciyərlər* deyilir. Burada qaz mübadiləsi yalnız qazların diffuziyası yolu ilə baş verir. Orqanizmi oksigenlə təmin etmək üçün belə ciyərdən 1-2 mm civə st. bərabər olan $P0_2$ qradienti kifayət edir.

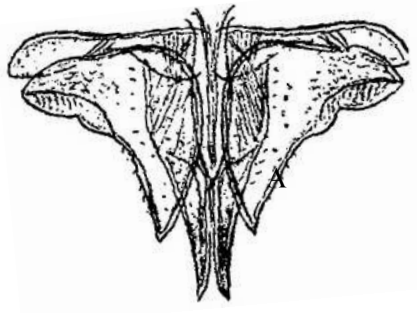
Şəkil 110. Arxaqəlsəməli yumşaqbədənlilərdə (*Opisthobranchia)* bədən səthində yerləşən adaptiv qəlsəmələr

Buğumayaqlılar. Bütün "ali" onurğasızlardan yalnız buğumayaqlılar, sözün əsl mənasında qurunu fəth ediblər. Su tənəffüsündən hava tənəffüsünə keçidi müxtəlif siniflərə aid olan nümayəndələrdə görmək olar. Bu heyvanlarda təkamül 2 istiqamətdə getmişdir. Bir qrupda su tənəffüsü orqanları (ətraflara bağlı olan yarpaqşəkilli qəlsəmələr) kisəşəkilli strukturlara- ağciyərlərə çevrilmişdir. Belə ağciyərdən oksigen toxumalara açıq qan-damar sistemi ilə çatdırılır.

Lakin quruda yaşayan buğumayaqlıların çoxunda yeni tənəffüs orqanları – *traxeyalar* əmələ gəlmişdir (bax: fəsil 1).

Xərçəngkimilər – çoxusu su mühitində yaşayır. Quruda yalnız nəm yerlərdə məryəmqurdu və quruda yaşayan yengəclər mövcuddur. Məryəmqurdlarının bəzilərində tənəffüs sisteminin uyğunlaşması kimi, ətraflarının üzərində yerləşən və hava tənəffüsünü təmin edən orqanları göstərmək olar. Bəzi məryəmqurdlarında (*Porcellio)* ön qarıncıq ayaqlarında daxilə doğru çökmələr əmələ gəlmişdir ki, buradan nazik, şaxəli, hava ilə dolu olan *psevdotraxeyalar* başlanır. Qazlar diffuziya yolu ilə ($P0_2$ 1 mm civə st.) orqanizmə keçir (şəkil 111).

Bəzi yengəclər – *Graspus, Carcinus* – riqid, asılı vəziyyətdə olmayan qəlsəmələrə malikdirlər. Belə qəlsəmələr heyvana sahildə hava ilə nəfəs almağa imkan verir.

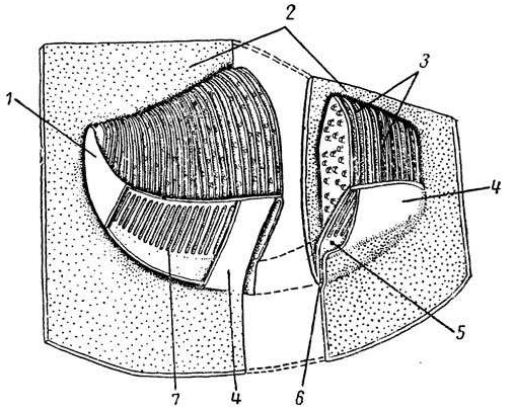


Şəkil 111. Məryəmqurdu *Porcellio laevis* (A)-də psevdotraxeya – *pleopodalar* (B)

Hörümçəkkimilər. Bu sinif (müasir növləri) tamamilə quruya keçmişləri əhatə edir. Çox kiçik hörümçəkkimilər, məsələn gənələr, *bədən örtüyündən* diffuziya yolu ilə tənəffüs edirlər. Çox hissəsinin isə *ağciyərləri* vardır.

Bunlar cüt-cüt qarıncıq seqmentlərində yerləşmişlər. Ağciyərlər suda yaşayan əcdadlarından şəklini dəyişmiş qəlsəmə ayaqlarıdır. Kisə şəkillidirlər, arakəsmə ilə ayrılırlar, daxildə isə hemolimfa sirkulyasiya(yəni dövr) edir (şəkil 112).

Bu qrupda ağciyərlərdən əlavə *traxeyalar* da vardır. Bu, örtük qatın xaricə kor çıxıntılarıdır. Atmosferlə stiqmalar vasitəsilə əlaqələnirlər.



Şəkil 112. Hörümçəyin ağciyərinin quruluş sxemi (*Kestnerə* görə):
1- ağciyər boşluğunun lateral şöbəsi; 2-bədənin divarı; 3- ağciyərin cibləri arasında yerləşən yarıqlar; 4- ağciyərin arxa divarı; 5- ağciyərin boşluğu; 6- stiqma; 7- ağciyər ciblərinin dəliyi

Çoxayaqlılar – bunlar yalnız quruda yaşayan növlərdir. Şaxələnmiş *traxeya sisteminə* malikdirlər. Xaricə 10 cüt seqment stiqmaları vasitəsilə açılırlar.

Həşəratlar – inkişaf etmiş *traxeya sisteminə* malikdirlər. Həşəratlarda hemolimfa qazların nəqlində böyük rol oynamadığı üçün traxeya sisteminin inkişafı baş vermişdir. Yalnız kiçik ölçülü növlərdə məsələn, mənənələrdə və sürfələrdə bədən səthi ilə tənəffüs müşahidə edilir. Oksigenin nəqli traxeya boruları vasitəsilə həyata keçirilsə də, CO_2 qaz halında (yəni onurğalılarda olduğu kimi hidratlaşmış vəziyyətdə deyil) xaric edilir. Deməli, həşəratların hemolimfasında(və traxeyalarda) karboanhidraza yoxdur.

Xarici mühitlə əlaqə dəlikləri, yəni stiqmalar *atrial boşluğa* keçir. Xüsusi əzələlərin hesabına bu boşluq tamamilə qapana bilir. Bu boşluqdan hava geniş, şaxələnən və seqmentar şəkildə yerləşmiş traxeyalara açılırlar. Növlərin çoxunda isə əsasən 3 cüt uzununa yerləşmiş damar mövcuddur. Yaxşı uçan həşəratlarda bu damarlar yumru genişlənmələr əmələ gətirirlər. Bu kisəciklər aerostatik əhəmiyyət kəsb edirlər. Daha dar damarlar *traxeollar* adlanırlar. Onlar əzələlərlə zəngindirlər. Hər traxeya hüceyrəsinin səthi ilə, ya da mitoxondrilərin membranası ilə əlaqəlidirlər ki, oksigen bu yolla toxumalara çatdırılır. Traxeyaların uc hissəsi adətən maye ilə (hemolimfanın plazması) dolu olur. Bu mayenin hərəkəti və miqdarının dəyişilməsi oksigenin toxumalara nəqlini tənzimləməyə imkan verir.

Kroqun (*Krogh, 1941)* fundamental tədqiqatları əsasında müəyyənləşmişdir ki, traxeya tənəffüsünün əsas mexanizmi qazların

diffuziyasıdır. Yəni toxumalar və atmosfer arasında porsial təzyiqin müxtəlifliyi nəticəsində bu proses həyata keçirilir.

Doğrudur, həşəratların nəfəs yollarında diffuziyaya əlavə olaraq, bəzən qazların *konvektiv daşınması* (hərəkətetmə yolu ilə) da baş verir.

Həşəratlara fəal nəfəsvermə xarakterikdir. Bu, qarıncığın hərəkəti hesabına baş verir. Tənəffüs hərəkətləri bədən əzələlərinin yığılması hesabına təmin olunur.

Müəyyən edilmişdir ki, stiqmaların qapanması 2 mexanizmlə tənzimlənir:

1) O_2 azlığı və tamamilə oksidləşməmiş maddələr mübadiləsinin məhsulları müvafiq seqmentar mərkəzlərə təsir göstərərək nəfəsliklərin bağlanmasına mane olurlar;

2) CO_2 –ı efferent sinir lifindən qapayıcı əzələyə impulsların ötürülməsini təcrid edir, bununla da stiqmaların açılmasına şərait yaradır.

Həşəratların tənəffüs xüsusiyyətləri onlara müxtəlif şəraitlərdə yaşamaq imkanı verir. Diapauza zamanı, yəni fizioloji sakitlik halında maddələr mübadiləsi demək olar ki, tamamilə dayanmış olur, tənəffüsün də kəsilməsi baş verir. Belə şərait orqanizmə soyuq qeyri-əlverişli şəraiti keçirməyə imkan yaradır. Anoksibioz halında sürfələr ya nəm torpaqda, ya da lildə yaşayırlar. Oksigen onlara tam şəkildə çatmır. Beləki, o, yalnız endogen mənbələrin hesabına sintez edilir – yəni qlikogen və yağların parçalanması, qlikolizi vasitəsilə.

Fəsil VI

İFRAZAT SİSTEMİ VƏ SU-DUZ MÜBADİLƏSİ

Ən əsas sitofizioloji qanunauyğunluqlardan biri ondan ibarətdir ki, istənilən orqanizmin hüceyrələrinin mineral tərkibi onları əhatə edən mayenin tərkibindən fərqlənir. Bütün canlılara aid olan bu universal xüsusiyyət həm ali heyvanların toxuma və qanının analizi, həm də təkhüceyrəli orqanizmlərin və digər onurğasızların hüceyrəsində duzların miqdarının müəyyənləşməsi prosesində aşkar edilir. Hüceyrədaxili mühitin təcrid edilməsi halı müxtəlif mexanizmlərlə tənzimlənir ki, bunlar yalnız hüceyrəni əhatə edən mühitdə, ionların müəyyən qatılığında fəaliyyət göstərir.

Maye mühitin əsas fiziki-kimyəvi xüsusiyyətləri yalnız ionların müəyyən nisbəti ilə deyil, həmçinin burada həll olmuş maddələrin ümumi qatılığı ilə də xarakterizə olunur, yəni *osmolyarlıqla.*

Duzlu və ya şirin sularda yaşayan orqanizmlərin çox hissəsi osmotik qatılığın dar tərəddüd diapazonunda mövcud ola bilirlər. Belə heyvanlar qrupuna *stenoqallin növlər* deyilir.

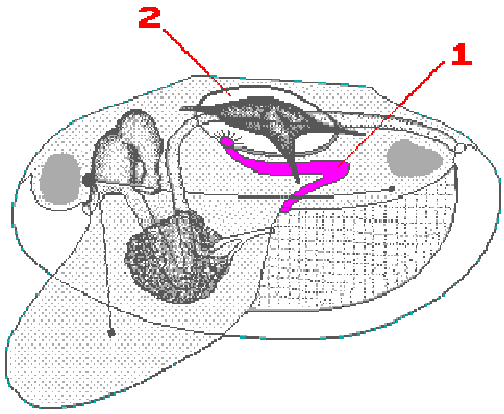
Stenoqallin növlərlə yanaşı elə orqanizmlər vardır ki, onlar mühitin duzluluğunun dəyişilməsinə qarşı yüksək dözümlülük nümayiş etdirirlər – bunlara *evriqallin növlər* deyilir.

Evri- və ya stenoqallin heyvan olmasından asılı olmayaraq, su mühitinə uyğunlaşmış orqanizmləri *poykilosmotik və homoyosmotik* (hipo- və ya hipertənzimləyən) qruplara bölürlər. Yəni onlar mühitlə osmotik tarazlıq şəraitində mövcud ola bilirlər.

Poykilosomotik stenoqallin dəniz onurğasızları. Belə orqanizmlər izotonik mühitdə olduqları üçün onların ifrazat orqanları hipo- və hipertonik sidiyi hazırlayan strukturlarla bağlı deyildir.

Stenoqallin qurdlarda ifrazat orqanı bir ucunda *nefrostom* və digərində isə *nefridiopor* olan sadə kisəcik şəklində *nefridial* borudur (şəkil 113).

Belə sadə ifrazat orqanlarına dənizdə yaşayan yastıqəlsəməli molyusklarda da rast gəlinir. Onların nefridiləri, yəni borucuğun bir ucu süngər quruluşlu genişlənmə əmələ gətirir və daxildən sekretor tipli epiteli ilə döşənmişdir.

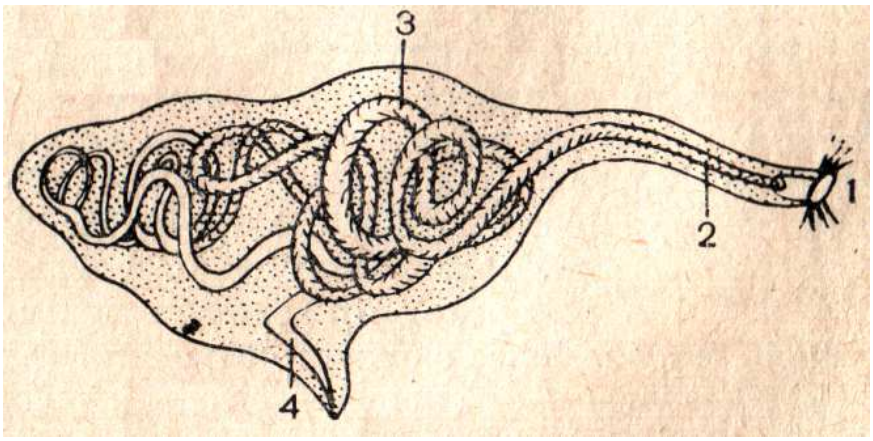


Şəkil 113. Molyusklarda mantiya boşluğu və perikardiumun (2) dəlikləri ilə əlaqədə olan ifrazat orqanları neyridilər (1)

Metanefridilərin funksiyası ifrazat prosesləri ilə kifayətlənir: vəzili divar nefridial kisənin boşluğuna orqanizmdən xaric ediləcək maddələri ifraz edir.

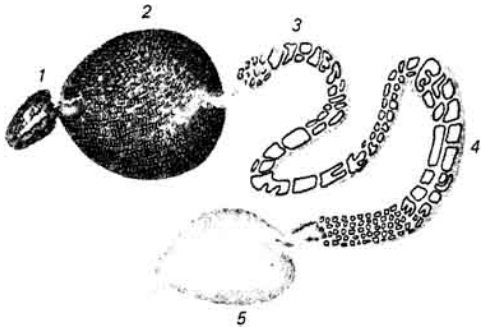
Daha mürəkkəb ekskretor orqan başıayaq molyusklardadır. Kalmar, osminoqların *böyrək kisəsi* boşluğu – daxili kisəsi mürəkkəb vəzili struktura malik hissə ilə birləşmişdir və ekskretor funksiyanı yerinə yetirir. Görünür, başıayaq yumşaqbədənlilərdə sidik əmələgəlmə prosesi digər molyusklara nisbətən fərqlilik təşkil edir, yəni metabolitlərin birbaşa ekskresiyası yolu ilə gedir.

Başıayaq molyusklarda ifraz olunan sidik ion tərkibinin müxtəlifliyinə baxmayaraq, qanın izotonik plazması olaraq qalır.



Şəkil 114. Metanefridilərin quruluşu: 1-qıf; 2- nefridial kanalın başlanğıcı; 3- nefridial kanal; 4- dəlik ilə açılan nefridial kanalın son hissəsi

Dəniz xərçəngkimilərində cüt ifrazat orqanı – şəklini dəyişmiş nefridilərdir, onlar selomik qovuqjuqdan, onun birləşdiyi süngərvari strukturdan(labirint və ya antennal vəzilərdən) ibarətdir.



Şəkil 115. Xərçəngin ifrazat sistemi –antenial vəzinin quruluşu:1- selom kisəsi; 2- labirint; 3- proksimal kanal; 4- distal kanal; 5- sidik kisəsi

Dəniz formalarında antenial vəzi sidik kisəsi ilə birləşir və labirintin funksiyası isə ion tənzimini həyata keçirməkdən ibarət olur. K^+ və Ca^{2+} ionları filtratdan reabsorbsiya olunur və onların sidikdə qatılığı qana nisbətən xeyli az olur. Mg^{2+} və sulfatlar, əksinə, sintez edilirlər və labirintdə, yəni antenial vəzidə qatılaşırlar. Xərçəngkimilərdə ion tənzimində dənizdən fəal surətdə K^+ və Ca^{2+} alan qəlsəmələr də iştirak edir.

Poykilosmotik heyvanlar dənizlərdə və az duzlu su mühitində yaşayırlar. Ona görə də onlar duzluluğun kəskin dəyişilməsinə məruz qalırlar. Az duzlu su mühitində say tərkibinin çoxluğuna baxmayaraq, onların növ tərkibi nisbətən azdır. Çünki bu şəraitdə yalnız şirinsu və ya da dəniz suyunda yaşayanlar mövcud ola bilərlər. Poykilosmotik heyvanlardan qumda yaşayan və periodik olaraq duzsuzlaşmaya dözən tipik nümayəndələr polixetalardır. Görünür ki, polixetaların nefridial sistemi primitiv osmorequlyasiya funksiyasını yerinə yetirir, yəni su və ya duzun artığını kənarlaşdırır. Lakin poykilosmotik heyvanlar arasında uyğunlaşmanın fəal mexanizmi də mövcuddur ki, bu, mühitdən fərdləri təcrid etməklə onları şirinləşdirmədən (yəni duz azlığından) qoruyur.

Beləliklə, poykilosmotik heyvanların qarşısına çıxan ekoloji problemlər müxtəlif üsullarla həll edilir. Lakin osmotik müdafiə mexanizmləri bu növlərdə olduqca mükəmməl deyil.

Homoyosmotik heyvanlarda uyğunlaşmalar. Bu uyğunlaşmalar daha effektiv, fasiləsiz təsir göstərən proseslərə əsaslanır ki, nəticədə su xaric olunur və Na^+ kationu nəql edilir. Bu funksiyaları tənzimləyən mexanizmlər özünü tənzimləmə prinsipinə görə işləyir: *hiperhidratasiyaya* tendensiya suyun xaric edilməsinə, *dehidratasiya*

isə su itkilərinin azalmasına, Na^+ ionlarının orqanizmə çox daxil olmasına və intensiv surətdə xaric edilməsinə, əksinə, azlığı isə – orqanizmdə saxlanmasına səbəb olur.

Şirin suda yaşayan heyvanlar (təkhüceyrəlilərdən tutmuş), onlarda hiperosmotikliyi qoruyub saxlayan xüsusi strukturlara malikdirlər.

İbtidailərdəvə bağırsağboşluqlularda bu rolu yığılıb-açılan vakuollar yerinə yetirir. Şirin suda yaşayan *yastı qurdlarda* – differensiyasiya olunmuş protonefridilər, həmçinin bədən səthi, hansı ki su və ionların keçiriciliyini dəyişmə qabiliyyətinə malikdir.

Həlqəvi qurdlarda bu funksiyanı yaxşı inkişaf etmiş distal şöbəyə malik olan metanefridilər sistemi yerinə yetirir. Bu şöbə Na^+ ionlarını effektiv surətdə reabsorbsiyasını həyata keçirir. Nəticədə, sidiyin osmotik təzyiqi qana nisbətən 10 dəfə aşağı düşür.

Şirinsu molyusklarında sidiyin hipotonizasiyası Boyanus orqanının distal şöbəsi tərəfindən, *xərçəngkimilərdə* isə labirintdən başlanıb sidik kisəsində qurtaran yaxşı inkişaf etmiş nazik kanalcıqda həyata keçirilir.

Şirin su hövzələrində yaşayan *həşərat* növlərin çoxunun (*Podura, Odonatoptera, Plecoptera, Trichoptera, Megaloptera)* sürfələri su mühitində inkişaf edirlər. Həşəratların su mühitində həyatı, ilk növbədə onun temperaturu, kimyəvi tərkibi, oksigen və qida ilə zənginliyindən asılıdır. Bundan başqa su kütlələrinin axını da müəyyən rol oynayır. Onu qeyd etmək lazımdır ki, həşəratın növündən və yaşadığı mühitdən asılı olaraq, onun ifrazat orqanları müxtəlif olur (bax: fəsil 1), yəni malpigi boruları, labial vəzilər, piy cismi, nefrositlər, hətta qabıqdəyişmə prosesi də ifrazat rolunu oynaya bilir. Beləki, azotlu birləşmələr, xitin və rəngləyici birləşmələr- melaninlər ekskret kimi xaric edilirlər.

Fəsil VII

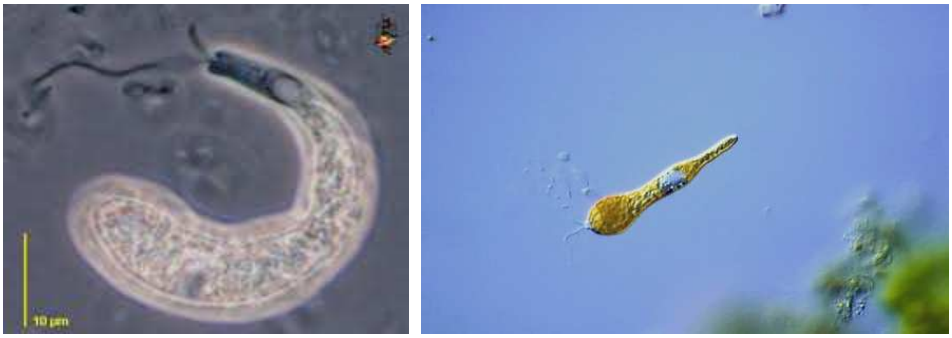
L O K O M O S İ Y A (HƏRƏKƏT)

Hərəkətin müxtəlif aspektləri, hərəkət aparatının quruluşu uzun illər bir çox alimlərin diqqətini cəlb etmişdir. Məsələn, quşların uçuşu(*Qladkov, 1949),* həşəratların uçuşu(*Prinql, 1963),* məməlilərin qaçışı(*Gray, 1968)* və s.

Hərəkətin çoxşəkilli və müxtəlif olmasına baxmayaraq, heyvanların məkan daxilində yerdəyişməsi fizikanın bir neçə sadə qanununa tabe olur. Məsələn, L.A.Zinkeviç (1944) hərəkət tiplərini təsnifləşdirmişdir: **A** – bədənin ümumi formasının dəyişilməsi nəticəsində yaranan hərəkət – *hidravlik hərəkət* (amöblər, qarınayaq molyusklar, annelidlər, o cümlədən zəlilər, dərisitikanlılar və s.); *reaktiv hərəkət* (pellikulasının altında mionemlər olan qreqarinlər, sərbəst üzən bağırsaqboşluqlular, başıayaq molyusklar); *sinusoidal hərəkət* (bədənin əyilməsi və ya kənarlarının əyilməsi hesabına baş verən hərəkət növü- spiroxetalar, tripanosomalar, qurdlar, balıqlar və s.); **B** – xüsusi törəmələr vasitəsilə həyata keçirilən hərəkət – *kirpiklər və ya qamçılar* vasitəsilə(infuzorlar, qamçılılar, daraqlılar, kiprikli qurdlar, bir çox heyvanların sürfələri); *ətrafların köməyilə lingli hərəkət* (buğumayaqlılar, quruda yaşayan onurğalılar- tetrapodalar).

Hidravlik hərəkət tipində bədənin hissələri periodik olaraq xarici mühitdən keçən daxili maye və ya suyun təzyiqi altında qabarması hesabına baş verir.

Amebanın hərəkəti zamanı xarici qat – ektoplazma bir neçə yerdən boşalır və qalan hissəsinin mionemasının yığılması nəticəsində bu yerlərdə psevdopodilər əmələ gəlir. Çıxan psevdopodilərin uclarında yenidən ektoderma formalaşır və bu hissəyə tədricən hüceyrə möhtəviyyatı axır. Ameb bu üsulla 0,005-dən 0,04 mm/s sürətlə hərəkət edir. Bu bədənin 100000 hissəsinə bərabərdir. Daha mükəmməl hərəkətə qamçılı amebalar (*Distigma proteus*) malikdirlər. Bunlarda nazik psevdopodi hesabına bədən bərkidilir, ona endoplazma axıdılır və bədənin qalan hissəsi psevdopodilərin sıxılması hesabına uzanır. Belə hərəkət adi amebanın hərəkətindən 2 dəfə tezdir (şəkil 116).



Şəkil 116. Qamçılı amöblar (*Distigma proteus)*

Hidravlik hərəkət tipinin özünəməxsus modifikasiyası kimi, yeriyən, yəni «addımlayan» kökayaqlıların yerdəyişməsini göstərmək olar. İlbizlər və qarınayaq molyusklar amebaya oxşar hərəkət edirlər. Yəni dəri-əzələ kisəsini yığmaqla bədənin ön hissəsini uzadıb, substrat torpaqda bərkidir və sonra bədəni çəkirlər.

Çoxsaylı annelid növləri növbə ilə bədənin seqmentlərini yığıb-açmaqla hərəkət edirlər. Zəlilər dəri-əzələ kisəsini yığmaqla bədənin ön hissəsinin özünəməxsus tullanma(sıçramasını) həyata keçirirlər. Bu zaman irəli tullanmış ön hissədə olan sorucu orqan- sormacla torpağa, substrata birləşib bədənlərini çəkirlər.

Daha mürəkkəb hidravlik hərəkət tipi dərisitikanlılardadır. Madreopor lövhədən su ambulakral sistemə vurulur və burada suyun təzyiqi altında skelet plastinləri, yəni lövhələri arasında yerləşən sormacla təchiz olunmuş ambulakral ayaqcıqlar uzanır. Substrata sormaclar vasitəsilə birləşdikdən sonra heyvan bədənini irəli çəkir.

Hidravlik hərəkətdə sürət daxili mayenin yerdəyişməsindən asılıdır.

Reaktiv hərəkət hər-hansı bir boşluqdan orada öncədən yığılmış suyun itələnməsi yolu ilə baş verir. Bu hərəkətin sürəti, ilk növbədə, bədənin kütləsi ilə atılan suyun kütləsi arasındakı nisbətdən asılıdır. Yığılan quruluşun gücü artdıqca sürət artır və daha çox su istifadə edilir. Ona görə də belə təsəvvür yarana bilər ki, bu halda ilk növbədə boşluq böyüməlidir. Lakin bu boşluğun daha da böyük güclə sıxılması üçün divarlarda yerləşmiş əzələlərin səthi, və deməli, heyvanın kütləsi artmalıdır.

Reaktiv hərəkət təkhüceyrəli orqanizmlərdə də təsadüf edilir. Lakin daha çöx meduzalar və başıayaq molyusklara xasdır. Bağırsaqboşluqlularda – meduzalarda, qidalanma və fəal hərəkət üçün adi üsuldan istifadə olunur. Bütün bağırsaqboşluqlular ilk

bağırsağın boşluğuna ağız dəliyindən suyu sovururlar. Bu zaman suda olan qida hissəcikləri qəbul edilib, istifadə olunmamış qalıqlar da bu yeganə dəlikdən xaric olunur. Suyu çəkən zaman bədənin divarı boşalır və yığıldıqda isə suyu kənara tullayır.

Meduzaların yığılma gücü böyük deyildir, çünki bədənin hərəkət elementləri kütləsinin cəmi 10%-ni təşkil edir. Ona görə də muduzalar tez bir zamanda sürət yığa bilmir və düşməndən qorunmaq üçün «qollarında» yerləşmiş xüsusi atıcı-dalayıcı hüceyrələrdən istifadə edirlər.

Ən mükəmməl reaktiv hərəkət başıayaq molyusklarda müşahidə edilir. Bəzi kalmarlar düşməndən qaçarkən 1 saniyədə bədənin 30 dəfə uzunluğuna bərabər sürəti (15m/san) göstərə bilirlər.

Sinusoidal hərəkət və ya unudulyar pərdə hərəkəti. Heyvanlar aləmində bu tip hərəkət bakteriyalar, ibtidailər məsələn, tripanosomalarda xüsusi unudulyar pərdə – membrana vasitəsilə həyata keçirilir. Bilaterial simmetriyaya malik olan (ilkağızlılar və ikinciağızlılar) heyvanların ilkin formaları görünür eyni bir qrup - sürünən daraqlılar olmuşlar.

Qurdlar arasında ilk hərəkət – kiprik hərəkəti olmuşdur. Bu hərəkət növü müasir daraqlılarda da rast gələn əzələvi yan qoşquların inkişafına şərait yaratmışdır. Qurdlarda əsl sinusoidal hərəkət yalnız dayaq törəmələr, yəni heyvanın ikiqat olmasının (bükülməsinin) qarşısını alan – yarandıqdan sonra mümkün olmuşdur. Belə törəmələrə annelidlərdə və zəlilərdə dəri-əzələ kisəsi, yumru qurdlarda – kutikula, nemertinlərdə isə daxili parenxima olmuşdur.

Qamçı və kipriklər vasitəsilə hərəkət. Təbiətdə qamçı vasitəsilə hərəkət növü çox geniş yayılmışdır. Məsələn, qamçılı ibtidailər, erkək cinsi hüceyrələr və s. Hüceyrənin hərəkəti xüsusi çıxıntı - qamçının unudulyaedici hərəkəti hesabına baş verir. Ona görə də prinsipcə bu hərəkət növü unudulyar hərəkətdən fərqlənmir.

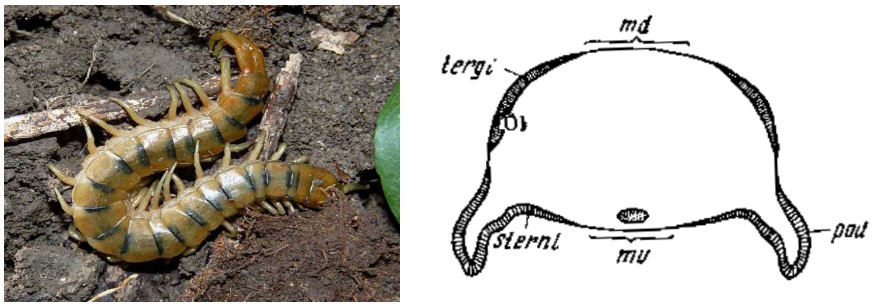
Kiprikli hərəkət daha mürəkkəbdir. Doğrudur, hər kiprikcik təklikdə unudulyar hərəkəti yerinə yetirir, lakin heyvanın yerdəyişməsi üçün bütün kipriklər sırasının ciddi şəkildə nizamlanmış hərəkəti lazımdır.

Kiprik hərəkəti yalnız kiçik ölçüyə malik olan heyvanlara xasdır. Beləki, infuzorlarda hərəkətin sürəti ilə bədənin ölçüsü arasında asılılıq müşahidə olunur. Məlumdur ki, bəzən ölçüsü artdıqca sürət əvvəlcə cüzi olaraq artır, lakin sonradan, onun artımı kəsilir, nisbi sürət isə azalır.

Ətrafların köməyilə ling hərəkəti. Lingli ətraflar özünün ən yüksək inkişaf həddinə buğumayaqlılarda və tetrapodalarda çatır.

Məlumdur ki, suda heyvanın çəkisi təxminən onu əhatə edən mühitinkinə bərabərdir. Quruda isə heyvanın çəkisi, itələyib çıxardığı havanın çəkisindən 1000 dəfə ağırdır. Ona görə də qravitasiya qüvvələrinə güc gəlmək üçün xüsusi uyğunlaşmalar yaranmalı idi. Ling ətrafların formalaşması belə uyğunlaşmalardandır.

Onurğasız heyvanlarda ən sadə ətraflar qurdabənzər buğumayaqlılarda formalaşmışdır. Onlarda bədənin hər seqmentində bir cüt buğumlu çıxıntılar vardır. Adətən, ətraflar 20-dən 200-ə qədər (çoxayaqlılar, sklopendralar) olur (şəkil 117).

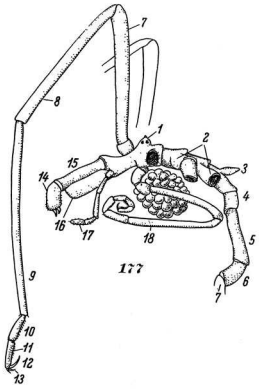


A B

Şəkil 117. Sklopendranın quruluş xüsusiyyətləri (*Qeymonsa* görə): A – yetkin fərd; B- ebrional inkişafın sonunda ling ətrafın formalaşması: *tergi*-tergit; *sterni*- sternit; *md və mu* – iki qalxancığın medial zolaqları; *pauro*- ətraflar

Onların qabağa hərəkəti ətrafların yerdəyişmə dalğası kimi baş verir. Önə hərəkət zamanı bu dalğa baş ucdan quyruğa və əksinə, istiqamətlənə bilər. Dalğa öndən arxaya keçdikdə bir-birinin ardı ilə gələn ətraflar bir dayaq nöqtəsinə düşürlər. Hər hansı ətrafın retraksiyasının axırı (arxaya hərəkətin) o biri ətrafın protraksiyasına (yəni önə hərəkətinin) axırına uyğun gəlir. Əgər hər hansı ətraf yerə enmək vəziyyətindədirsə, onda o birisində dayaq fazasının sonu olur. Deməli, quruda bu tip hərəkət zamanı ətrafların retraksion vəziyyətdə olması (yəni arxaya), dövrdə itələnməsi vacibdir. Ona görə də bu ətraflar inkişaf edərkən, ilk növbədə, onlarda retraktorların inkişafı baş vermişdir (şəkil 117). Yəni ətraf yerdən ayrılıb qabağa keçirilir və onda yeni dayaq dövrünə hazırlıq üçün bütün seqmentlərin yenidən səmtləşməsi baş verir. Ona görə də ötürmə dövrünün qasadılması dayaq dövrünə nisbətən daha çətin olur.

Tetrapodalardan fərqli olaraq, altıayaqlı *həşəratlarda* və səkkizayaqlı *hörümçəkkimilərdə* ətrafların quruluşu dayaq fazasının davamlı olması üçün daha uyğundur (şəkil 118).



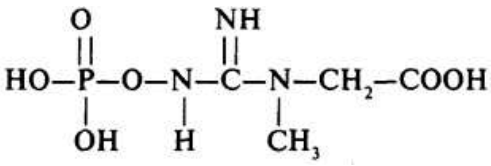
Şəkil 118. Dəniz hörümçəyinin (♂) ayağının quruluşu: 1- göz təpəciyi; 2-yan çıxıntılar; 3-qarıncıq; 4-11 – ayaq buğumları: 4- birinci koksal buğum; 5- ikinci koksal buğum; 6- üçüncü koksal buğum; 7- dördüncü (bud) buğum; 8- beşinci (baldır) buğum; 9- altıncı (2-ci baldır) buğum; 10- yeddinci (1-ci tarsal) buğum;11- səkkizinci (2-ci tarsal) buğum; 12- əsas caynaq; 13- əlavə caynaqlar; 14- qısxac; 15- qısxaclı ayağın 1-ci buğumu; 16- xortum; 17- palp; 18- yumurtadaşıyan ayaq

Həşəratlarda çox qısa, zəif addım qeyd olunmuşdur. Çünki bu zaman dayağın 6 və 5-ci ayaq dəyişməsi baş verir. Ətrafların yerdəyişmə dalğası arxadan önə bədənin bir tərəfi ilə və öndən arxaya digər tərəfi ilə baş verir. Həşəratın hərəkəti tezləşdikdə ətrafların yerdəyişməsində bu ardıcıllıq müşahidə edilmir. Əgər hər bir ətraf başqası ilə unison hərəkət etmirsə, onda hər hansı ətrafın yerdən ayrılması digərinin yerə qoyulma anı ilə üst-üstə düşəcəkdir.Quruda yaşayan həşəratlarda elə qruplar vardır ki, hərəkətləri tullanmaqladır. Onda dayaq fazasında tullanmadan əvvəl ətrafda olan uzunsov buğumlar düzəlir və həşərat elə sürətləndirilir ki, 15-200 dəfə öz bədənindən artıq məsafəyə tullana bilir.

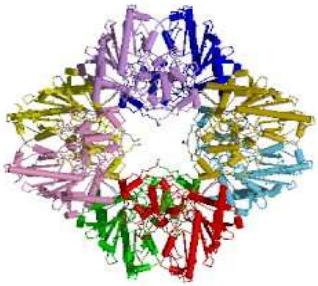
Əzələnin uyğunlaşma prosesində biokimyəvi xüsusiyyətlərinin dəyişilməsi. Hər bir toxumanın, o cümlədən əzələnin, biokimyəvi strukturu onun genomunda yerləşmiş məlumatla müəyyənləşir. Bu ilk növbədə, struktur və enzimatik zülallar, keyfiyyət tərkibi və qatılığıdır ki, genomla müəyyənləşir. Lakin biosintezin intensivliyi – mövcudolma şəraitindən asılıdır. Beləki, enzimatik(yəni fermentativ) sistemlərin halı və substratların qatılığının dəyişilməsi - növün mövcud olduğu şəraitdən asılı olaraq, hüceyrənin zülal komponentlərinin biosintezi və istifadə olunmasını nizamlanır.

Əzələlərin funksional fəallığının artması əzələnin işləmə hipertrofiyasına gətirib çıxarır ki, bunun da əsasında yığıcı və sarkoplazma zülallarının sintezi güclənir. Bu zaman bir sıra fermentlərin biosintezi və fəallığı artır. Mitoxondrial zülalların və sarkoplazmatik retikulumun zülallarının miqdarı artır. Çünki bu zaman mitoxondrilərin

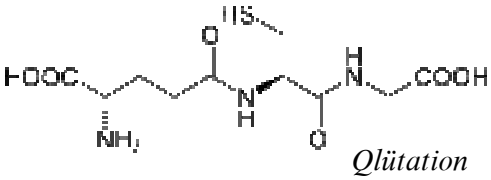
sayı, onların kimyəvi kompozisiyası - trikarbon t-su tsiklində və tənəffüs zəncirinin fermentlərinin nisbəti dəyişir – bütün bunlar əzələ fəaliyyətinin artmasına gətirib çıxarır. Bu zaman əzələ tərkibində onların qeyri-zülali komponentlərinin də miqdarı, yəni qlikogenin miqdarı artır. Həmin komponentlərdən kreatinfosfat, həmçinin qlütation, askorbin t-sunun miqdarı artır:



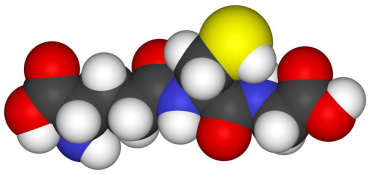
Kreatinfosfat t-su

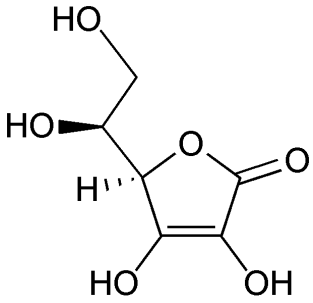


Kreatin+ATF



Qlütation





Askorbin t-su

Təlim görmüş (yəni daima işləyən) əzələlərin funksional imkanları və iş qabiliyyəti təlimlənməmiş əzələlərdən biokimyəvi xüsusiyyətlərinə görə fərqlənir (şəkil 119).

Şəkil 119. Əzələlərinin quruluş xüsusiyyətləri: *skeletal muscle*- skelet əzələsi; *smooth muscle*-saya əzələ;*cardiac muscle* – ürək əzələsi (onurğalılarda)

Əzələlərin ximizmində onların hərəkətinin təcrid olunması da əhəmiyyətli dərəcədə təsir göstərir. Əzələ hərəkətlərinin məhdudlaşması zamanı əzələ zülallarının sintezinin zəifləməsi, miofibrillərin nazilməsi müşahidə edilir, əzələ fermentlərinin və kofermentlərin fəallığının aşağı düşməsi qeyd olunur.

Əzələlərin kimyəvi quruluşu və müxtəlif tip əzələ lifləri. XIX əsrin axırlarında (*Ranvier, 1873; Grützner, 1884)* ilk dəfə olaraq, onurğalıların əzələlərində 2 tip liflərin : tünd rəngli («tonik») və zəif rəngli («fazik») olduğunu müəyyənləşdirmişlər. Həmçinin o da qeyd olunmuşdur ki, cavan heyvanlarda bu liflər az differensiasiya olunmuşdur. Lakin sonradan əzələnin funksiyasından asılı olaraq, liflərin differensiasiyası baş verir və bu həmin əzələlərin yerinə yetirdikləri işin effektivliyini təmin edir. Əzələlərin aşağıdakı tipləri fərqləndirilir:

I tip əzələ lifinin fərqləndirici xüsusiyyətləri – miozin ATF-azanın və qlikolitik fermentlərin fəallığının aşağı və oksidləşdirici fermentlərin fəallığının çox yüksək olmasıdır;

II a əzələ lifində isə, əksinə, miozin ATF-azanın və qlikoliz fermentlərinin fəallığının xarakterik yüksəkliyi və oksidləşdirici fermentlərin fəallığının çox aşağı olması təşkil edir;

II b tipində isə, ATF-azanın ən aşağı fəallığı, qlikoliz və aerob oksidləşmə fermentlərinin fəallığının çox yüksək olmasıdır;

II tip liflər daha çox sarkoplazmatik retikuluma malikdirlər və onlarda Ca^{2+} ionlarını birləşdirmək və azad etmək qabiliyyəti 1-ci tipə nisbətən yüksəkdir. Lakin I tip liflər daha çox mitoxondrilərə malikdirlər.

Əzələlərin müxtəlif tip liflərdən formalaşması ümumi bioloji qanunauyğunluqdur və onurğasız heyvanlara da aiddir. Əzələ liflə-

rinin xüsusiyyətlərindən asılı olaraq, əzələlər *fazik* və *tonik* kimi təsnifləşdirilirlər. Sinergiq əzələ qruplarına hər iki tip aiddir. Məsələn, çəyirtkələrdə «120-ci əzələ» qanadı qaldıran və budu aşağı salan 2 dəstə əzələyə malikdir: «tez» və «zəif» liflər I tip əzələ lifləri daha çox işləmə qabiliyyətinə malikdirlər. II tip isə işə uyğunlaşmış olsalar da, çox tez yorulurlar.

Onurğasız heyvanlarda tez yığılmaya qadir olan, lakin tez yorulan liflərdir. Əksinə, zəif yığılanlar daha dözümlüdürlər məsələn, ikiqapaqlı molyusklarda qapayıcı əzələlərin lifləri.

Onurğasızların(o cümlədən həşəratların) əzələlərinin ekoloqo-biokimyəvi xüsusiyyətləri. Heyvanların hərəkətinin xarakteri istər əzələ gücünün ölçüsü və biomexaniki strukturuna görə, istərsə də, yığılma-açılmanın tezliyinə və hərəkət reciminə görə müxtəlifdir. Təsadüfi deyildir ki, təkamülcə bir-birinə yaxın olan növlərdə çox vaxt hərəkətin xarakteri müxtəlif olur.

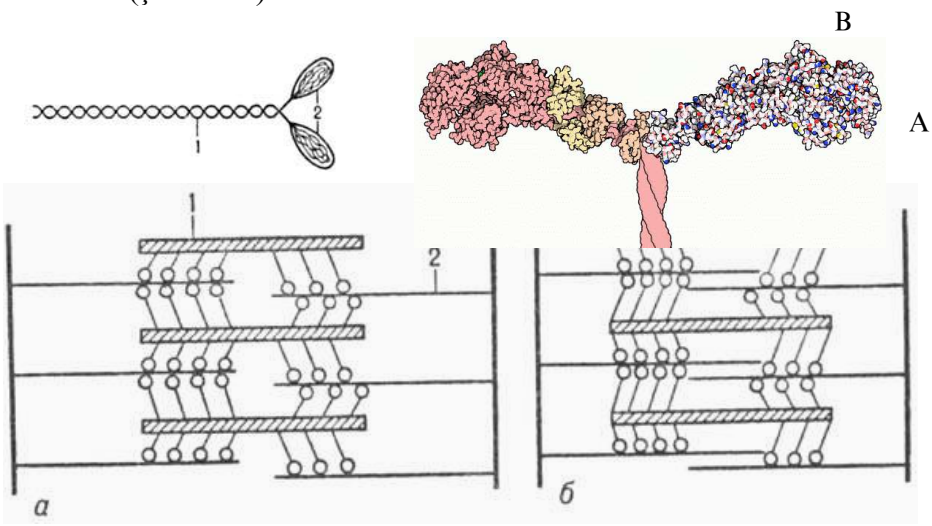
Əzələlərin ximizminə (yəni kimyəvi xüsusiyyətlərinə) müxtəlif ekoloji amillər təsir göstərə bilər: rütubətli tropik, və ya subtropik səhralarda, subarktik tundralarda, yüksək dağlıq ərazidə, ya da su mühitində bu təsir çoxşəkilli və müxtəlifdir. Bütün bu amillər növün soyuğa, istiyə və s. uyğunlaşması ilə əlaqədar olaraq əzələ sisteminin biokimyəvi xarakteristikasında öz əksini tapır. Əzələ ximizmində, hətta qidalanma üsulları da əks olunur.

İ.O.Alyakrinskinanın (1973, 1974) müşahidələrinə görə, molyuskların radulyar əzələlərində mioqlobinin (Mb) miqdarı müxtəlif olur: rapanlar, buksinum, apliziya və litorinlərdə. Bitki ilə qidalanan apliziya və litorinlər qidanı periodik, uzunmüddətli fasiləsiz bir şəkildə qəbul edirlər. Onlarda Mb daha yüksəkdir: 1,30-1,16%; yırtıcı raponlarda qida növbəli, uzunmüddətli fasilələrlə qəbul olunur və bu zaman, çoxlu səy göstərilir. Onlarda Mb daha aşağı – 0,35%; yırtıcı, lakin ölmüş qalıqlarla qidalanan buksinumda 0,13-0,18%; nəhayət, asanlıqla yem tapan, yəni parçalanan qalıqlarla qidalanan növdə Mb – 0,037% olmuşdur.

Müəyyən edilmişdir ki, bir-birindən uzaqda dayanan siniflərdə əzələ ximizmində aşkar olunan fərqlər ekoloji cəhətdən deyil, təkamülcə şərtlənir, yəni təkamül prosesinin gedişindən asılıdır. Məsələn, *həşəratlarda* trikarbon t-nun tsikli 1-2 dəfə onurğalılara nisbətən yüksəkdir (*Newsholme, Start, 1974)*.

Müxtəlif növ onurğalı və onurğasız heyvanlarda ATF-in miqdarı əzələlərdə praktiki olaraq eynidir. İlk dəfə Balduin və Nidhem (*Baldwin, Needham, 1939)* milçək, qurbağa və siçanın əzələlərində

ATF miqdarını müqayisə etmişlər. Sonralar bu nəticələr M.Yakovlev(1965) və İ. Safronov (1960) tərəfindən təsdiqlənmişdir. Bu təcrübələr əsasında o da məlum olmuşdur ki, adenin nukleotidlərinin miqdarı eyni bir heyvanda müxtəlif tip əzələ liflərində və müxtəlif lokomotor əzələlərdə eyni olur. Miozinin ATF-aza fəallığı hərəkətli heyvanlarda az hərəkətlilərə nisbətən daha yüksəkdir (şəkil 120).



Şəkil 120. Miozinin quruluş sxemi: A- miozin molekulasının quruluşu (1-fibrilyar qın; 2- başcıqlar); B – miozin tərkibində fibrilyar zülallar; C- eninə-zolaqlı əzələlərin sakitlik (*a*) və yığılma (*b*) zamanı sxemi (1- miozin filamenti; 2- aktin filamenti)

Qlikolizin ayrı-ayrı fermentlərinin fəallığı daha hərəkətli həşəratlarda – vəhşi arı, bal arısı, milçəklərdə heksokinaza və fosfofruktokinaza və fosforilazalar məsələn, çəyirtkəyə nisbətən xeyli yüksəkdir. Əzələlərin toxuma tənəffüsünün intensivliyi və həşəratlarda, ümumiyyətlə tənəffüs fermentlərinin fəallığı, hərəkət xarakteristikasından asılı olaraq müxtəlifdir Uzunmüddətli uçuş qabiliyyətli çəyirtkələrdə uçma əzələlərinin tənəffüs intensivliyi məsələn, çox hərəkətli olan, lakin böyük məsafələri qət etməyən milçəyə nisbətən qat-qat yüksəkdir: həmçinin mığmığa, tarakan və digərlərinə görə də.

Sitoxromoksidaza və izositratdehidrogenazanın fəallığı çəyirtkə və arıda, tarakana nisbətən çox yüksəkdir.

Fəsil VIII

UYĞUNLAŞMA PROSESİNDƏ ENERJİ MÜBADİLƏSİ

Mühitin orqanizmə qarşılıqlı təsirində mərkəzi rolu enerji axınları oynayır. Enerji mənbəyi heyvanlar üçün metaborlizm nəticəsində qəbul edilmiş qidalı maddələrin parçalanmasından sonra ayrılan kimyəvi enerjidir.

Qida enerjisinin fizioloji enerjiyə, yəni orqanizmin qəbul edə biləcəyi enerjiyə çevrilməsi, oksidləşmə və qlikoliz reaksiyaları vasitəsilə müşayiət olunur. Bu zaman enerjinin akkumulyasiyası (toplanması) makroergiq birləşmələr şəklində həyata keçirilir. Əsas belə birləşmə adenozintrifosfatdır (ATF), yəni universal enerji mənbəyidir. Müxtəlif fizioloji işin yerinə yetirilməsi – fermentlərin fəallaşması, biosintez, maddələrin membranadan nəqli və əzələ yığılmasının həyata keçirilməsi, bu enerjidən asılıdır. Doğrudur, bu enerjinin əsas hissəsi istilik şəklində istifadə edilsə də, bir hissəsi orqanizmi mexaniki iş, elektrik yükləri və ya işıqlanma şəklində tərk edə bilər.

Enerjinin qorunması haqqında qanuna əsasən onun orqanizmə daxil olması ilə xaric edilməsi (yəni işlənilməsi) arasında ciddi tarazlıq mövcuddur. Bu balansa orqanizmin daxili enerjisinin dəyişilmə imkanları da daxildir. Yəni, kütlənin və ya bədənin üzvi birləşmələrinin tərkibinin dəyişilməsi məsələn, aclıq, böyümə prosesində bədən temperaturunun dəyişilməsi və s. baş verə bilir. Belə hallarda qəbul edilən qida ilə enerjinin sərfi arasında uyğunsuzluq baş verir və bu daxili enerji ehtiyatı (yağlar, qlikogen) hesabına lazım olan enerji bərpa olunur. Ona görə də aclıq ümumi enerji mübadiləsində çox zəif ifadə olunur. Daxili ehtiyat enerjinin toplanmasının çox böyük ekoloji əhəmiyyəti vardır. Çünki bir çox proseslərin gedişinin məsələn, həşəratlarda metamorfoz, mövsümi miqrasiya, reproduksiyanın və s. enerji ehtiyatını təmin edir.

Əsas üzvi birləşmələr – karbohidratlar, zülallar və yağlar – orqanizmdə aşağıdakı yolla oksidləşirlər.

Sulu karbonlar(karbohidratlar): monomer nişasta və ya qlikogen MM[1] –molekulyar çəki 162;

$$C_6H_{10}O_5+6O_2\rightarrow 6CO_2+5H_2O$$

$$(\Delta H_0= -678{,}7 \text{ kkal/mol.});$$

ΔH – çevrilmiş enerjinin istilik tutumu(entalpiya).

Yağlar : monooleinodipalmitin, MM-832;

$C_{53}H_{100}O_6+75O_2 \rightarrow 53O_2+50H_2O$ (ΔH_0= -7812,2 kkal/mol)

Zülallar: albumin –MM 696, son məhsul- sidik cövhəri

$$C_{28}H_{56}O_{12}N_8+30O_2 \rightarrow 24CO_2+20H_2O+4CON_2H_4$$

(ΔH_0 = -3200 kkal/mol).

Əsas enerji mənbəyi zülallardır, çünki biosintez prosesləri, həmçinin substratlarının mənbəyidir.

Müxtəlif heyvanlarda enerji mübadiləsinin səviyyəsini müəyyənləşdirən çoxlu sayda amillər 3 kateqoriyaya bölünür:

1) *genotipik və ya konstitutiv* – metabolizmin intensivliyinin xüsusiyyətlərinə sistematik və növ mənsubiyyəti, ontogenezdə inkişaf mərhələsi, ölçülər(kütlə, səth), orqanizmin xarakterik quruluşu, həmçinin genetik cəhətdən determinasiya olunmuş mübadilə xüsusiyyətləridir ki, toxuma tənəffüsü, qidalanma tipi və s.;

2) *ekoloji amillər* – yəni metabolizmin intensivliyinin bu amillərinə yaşayış mühiti, təbii-iqlim şəraiti, sutkalıq və fəsli periodizm, eyni bir növə aid olan fərdlər arasında qarşılıqlı münasibətlər, biosenotik əlaqələr, dəyişən mühitə qarşı modifikasion uyğunlaşmalar;

3) *impuls amillər* -–enerji axınının daxilolma və xaricolma parametrlərinə qısamüddətli təsir göstərən amillər aiddir: fəallığın dəyişilməsi, temperatur, oksigenin mühitdə qatılığı, qidanın xüsusi dinamik təsiri, maddələr mübadiləsinə kimyəvi və farmokoloji təsiri.

Müəyyən olunmuşdur ki, 12-dən 15%-ə qədər oksidləşmə enerjisi, yəni əsas mübadilə proseslərindən azad olan enerji - ürəyin yığılma fəaliyyətinə, tənəffüs əzələləri və digər əzələlərin, həzm prosesinə; 10-12% - i maddələrin membranadan nəqli və hüceyrədə ion qradientlərinin bərpasına; 20-25% - biosintez proseslərinin bərpasına sərf edilir.

Metaborlizmin bədən ölçülərindən asılılığı. Müxtəlif heyvanlarda enerji mübadiləsinin konstitutiv xüsusiyyətləri adətən mübadilənin bədən ölçülərindən asılılığı ilə tədqiq edilməyə başlanır. Heyvanın (o cümlədən həşəratların) ümumi standart metabolizmi

Mb, oksigen qəbulu sürəti ilə ifadə edilir və bədən kütləsindən *W* asılıdır:

$$Mb = {}_aW^{\ b},$$

burada *a* və *b* konstantlardır. Bədən kütləsi vahidinə keçirdikdə oksigenin qəbulunun intensivliyi qO_2 belə ifadə olunur:

$$qO_2 = Mb / W = {}_aW^{b-1},$$

burada *b* bərabər ola bilər 0,5-dən 1; adi göstəricilərin diapazonu isə – 0,6-dan 0,9-a bərabər ola bilər. Bu onu göstərir ki, heyvanların metabolizminin sürəti bədənin kütləsinə nisbətən az fərqlənir. *b*-nin orta göstəricisi bütün heyvanlar üçün 0,75-ə yaxındır və bu göstəricinin dəyişilməsində hər hansı bir təkamül tendensiyası yoxdur, yəni ibtidailərin orta göstəricisi (sarkodinlər –0,78, infuzorlar-0,76, bağırsaqboşluqlular-0,86, qurdlar – 0,81, xərçəngkimilər-0,75, həşəratlar – 0,76, molyusklar- 0,72, məməlilərdə-0,74 və s. (*Hemmingsen, 1960; Schmidt-Nielsen, 1975)*.

Ən aşağı göstəricilər 0,5-ə yaxın qurdlar və xərçəngkimilərdə aşkar edilmişdir. Ən yüksək vahidlər, yəni metabolizmin bədən çəkisi ilə birbaşa proporsional olması, bəzi torpaq qurdlarında, həşəratlarda, molyusklarda və ilanlarda qeydə alınmışdır.

Fiziki qanunlara müvafiq olaraq, bədən ölçüləri artdığı zaman oksigen və qidalı maddələrin daşınma sürəti müvafiq şəkildə azalır. Bu, metabolizmin intensivliyi ilə heyvanın bədən kütləsi arasında əks tənasüblüyün(yəni asılılığın) olmasıdır.

a- proporsionallıq əmsalı $Mb={}_aW^b$ tənliyində bədən kütləsi vahidinin (*W*-nin) metabolizm intensivliyinə bərabərdir, yəni onu ifadə edir. Ona görə də müxtəlif sistematik və ekoloji qruplara aid olan heyvanlarda standart mübadiləni müqayisə etməyə imkan yaradır.

Beləki, bu müqayisə nəticəsində müəyyənləşmişdir ki, *həşəratlar* bütün onurğasızlar arasında ən intensiv mübadiləyə malik olan sinifdir. Onurğalılar arasında isə bu quşlara aiddir. Ümumiyyətlə, homoyoterm heyvanlar yüksək mübadilə (*taximetabolizm)* ilə fərqlənirlər: *a*- əmsalı orta hesabla 30-40 dəfə onurğasızlara nisbətən yüksəkdir və 5-15 dəfə onurğalı ektoterm heyvanlara nisbətən artıqdır.

Quruda yaşayan heyvanlarda (o cümlədən həşəratlarda) mübadilə orta hesabla 10-15 dəfə su mühitində yaşayanlara nisbətən intensiv gedir.

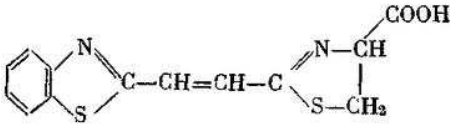
Ontogenezdə enerji mübadiləsinin dəyişilməsi bədən ölçülərinin artması ilə müşahidə edilən, heyvanların fərdi inkişafı prosesində enerji mübadiləsinin dəyişilməsinin əsas tendensiyası – metabolizmin intensivliyinin azalmasıdır. Bu, nəinki bütün heyvani orqanizmlərdə gedən metabolizmə aiddir, həmçinin müxtəlif orqan və toxumaların səviyyəsində gedən çevrilmələrdə müşahidə edilir.

Tez böyüyən heyvanlarda ontogenezin ilkin mərhələlərində, bir çox onurğasızlarda(o cümlədən həşəratlarda) metamorfozun gedişi, bir mühitdən digərinə keçid(sürfələrdə) və s. ümumi tendensiyadan kənara çıxmalar zamanı müşahidə olunur.

A.İ.Zotin (1972, 1974) bu təzahürü heyvanların böyümə və inkişafının termodinamik nəzəriyyəsi nöqteyi-nəzərindən izah etmişdir. Embrional inkişaf prosesində maddələr mübadiləsinin intensivliyinin azalması tendensiyası fonunda - böyümə və differensiasiyanın dövrlərinin periodik şəkildə növbələşməsi və onun əhəmiyyətli dərəcədə dəyişilməsi də müşahidə edilir.

Ümumi enerji mübadiləsinin ontogenezin gedişi prosesində (yəni embrional və postembrional dövrlərdə) dəyişilməsinin əsas misalı kimi fəsil 1-də tənəffüsə dair həşəratlar üçün təqdim edilmiş məlumatlardan görmək mümkündür. Əlbəttə, metabolizmdə sürfə və tırtılların yumurtalardan çıxışı zamanı baş verən kəskin dəyişikliyin əsas səbəbi – əzələ sisteminin və digər sistemlərin yüksək dərəcədə fəallaşması və temperaturu tənzimləyən mexanizmlərin işə düşməsidir.

Həşəratlarda işıqsaçma prosesi. İşıqsaçma orqanizmlərin müxtəlif qruplarına xasdır. Bura bakteriyalar, göbələklər, bir çox onurğasızlar və bəzi onurğalılar aiddir. Bütün bu adı çəkilən orqanizmlərdə lüminessensiyanın mexanizmi – *lütsiferin* adlanan substratın molekulyar oksigenlə oksidləşməsindən ibarətdir. Bu reaksiya *lütsiferaza* fermenti tərəfindən katalizə olunur.



lütsiferin

Oksidləşmə nəticəsində əvvəl, dayanıqsız birləşmə əmələ gəlir ki, o, daha dayanıqlı birləşməyə çevrilir və nəticədə, işıq formasında enerji ayrılır.

Müxtəlif orqanizmlərin lütsiferinləri tərkibcə müxtəlif olur, lakin hamısı fəal surətdə flüoressensiyanı həyata keçirirlər. Müxtəlif qruplara flüoressensiyanın xas olması belə bir fikrin formalaşmasına səbəb olmuşdur ki, mənşə etibarı ilə bu proses qədim filogenetik çevrilmənin nəticəsidir və bioloji təkamül nəticəsində əmələ gəlmiş uyğunlaşmadır. Hazırkı dövrə qədər bu uyğunlaşmanın çoxlu sayda heyvanlarda qalmasını izah etmək çətindir. Həşəratlarda bu uyğunlaşma, ilk növbədə, cəlbedici cinsi əlamət və ya şikarı aldatmaq üçün vasitə kimi istifadə olunur.

Həşəratlar aləmində işıqlanma xüsusiyyəti əsasən işıldaq (*Lampyridae)* və şıqqıldaq böcəklərə (*Elateridae)* xasdır. Bu həşəratlar ritmik olaraq müxtəlif spektral tərkibə malik olan işıq saçırlar. Həşəratın bədənində işıqsaçan orqan bədəninin istənilən nahiyyəsində ola bilər. Adətən işıldaq böcəklər bir yerə qrup halında toplaşırlar, yəqin ki, müvafiq fizioloji uyğunlaşma növdaxili münasibətlərlə bağlıdır.

İşıqsaçmanın molekulyar mexanizmi ətraflı şəkildə şimaliamerika işıldaq böcəyində (*Photinus pyralis)* tədqiq olunmuşdur (şəkil121). Bu növ yaşılımtıl-sarı rəngli işıq saçır. Onun bədənində işıqsaçan orqan qarıncığının ucunda yerləşir. Bu növün lüminissensiya sistemini fərqləndirən cəhət, lütsiferin, oksigen və lütsiferazadan başqa, ATF-nin mütləq iştirak etməsidir. Belə ki, əvvəl ATF lütsiferinlə reaksiyaya girir. Bu qaranlıq anaerob reaksiya nəticəsində adenillütsiferin və pirofosfat əmələ gəlir. Adenillütsiferin oksidləşmə və işıqsaçma üçün substrat rolunu oynayır.

Şəkil 121. *Photinus pyralis* işıldaq böcəklərinin qrup halında görünüşü

Lütsiferaza fermenti həm ATF, həm də oksidləşmə reaksiyalarını katalizə edir. Orqanizmlərin çoxusu mavi işıq saçırlar və bu zaman ayrılan enerjinin miqdarı da yüksək olur. Yüksək səviyyədə enerjinin

ayrılması, oksidləşən substrat və oksigenin oksidləşdirici-reduksiyaedici potensialları arasında böyük fərqin olmasını tələb edir. Həqiqətən də bir çox lüminetsent sistemlərdə lütsiferin əvəzinə daha güclü redusiyaedici substratlar, məsələn, piridinnukleotidlərdən istifadə olunur.

Olduqca maraqlı və orijinal işıqsaçmalardan biri – qırmızı işığın saçılmasıdır. Bu yeganə orqanizm, «dəmiryolcu qurd» adlanan sürfəyəbəncər tropik böcəkdir. Onun başı qırmızı rənglə işıqsaçır və bədəninin yanlarında lateral sarı-yaşıl rəngli lüminoforlar yerləşir. Bu böcəyin nə lütsiferinlərinin strukturu, nə də onların oksidləşmə mexanizmi məlum deyil.

Fəsil IX

QİDALANMA, QİDA ƏLDƏ ETMƏ FƏALİYYƏTİNİN VƏ HƏZMİN EKOLOQO-FİZİOLOJİ XÜSUSİYYƏTLƏRİ

Heyvanların həyat fəaliyyəti dövründə istifadə etdikləri maddələri bir neçə qrupa bölmək olar: *biopolimerlər* (zülallar, karbohidratlar, yağlar), *vitaminlər, su və mineral duzlar.*

Orqanizmlə xarici mühit arasındakı trofik əlaqələrin çoxşəkilliliyi, onun enerji tələbatlarının fizioloji halı və fəaliyyətinin xarakteri ilə tam uyğunluğunu təmin edir. Bu, həzm traktının, maddələr mübadiləsinin, qida əldəetmə fəaliyyətinin, qidalanma-nəql funksiyalarının bir sıra xüsusiyyətlərində əks olunur.

Qidalanma – canlı orqanizmlərlə xarici mühit arasında mövcud olan ən qədim əlaqələrdəndir. Maddələr mübadiləsi nəticəsində orqanizmin enerji ehtiyatı azalır, bu isə öz növbəsində qida qıcıqlanmasını artırır, yəni o, sinir törəmələrini qıcıqlandırır.

İ.P.Pavlovun qeyd etdiyi kimi, "bütün qıcıqlanmalar qida və ya kimyəvi inteqrasiya mərkəzini qıcıqlandırır. Deməli, qida davranışının tənzimi qıcıqlanmanın xolinerqiq səviyyədə qatılığı ilə bağlıdır. Kimyəvi mərkəzin qıcıqlanması hesabına heyvanda qida əldəetmək fəaliyyəti yaranır və əgər qida vardırsa, onda qidalanma aktı da mövcuddur. Heyvan qidanı tapır və qida mərkəzinin oyanıqlığını (qıcıqlanmasını) aşağı salana qədər onu yeyir. Sonradan həzm prosesi başlanır, sorulma və assimilyasiya həyata keçir."

Adətən, qəbul edilən qidanın miqdarı orqanizmin tələbinə uyğun olur. Lakin təbiətdə daima görürük ki, heyvani orqanizmlər sərf edilən enerji üçün tələb olunduğundan qat-qat çox qida qəbul edirlər. Bu zaman artıqlıq edən qida sonra yağ ehtiyatı formasında orqanizmdə toplanır. Bu yağ ehtiyatları məsələn, həşəratlarda piy cismində toplanır və ilin soyuq dövrlərində, ya da fizioloji sakitlik halında, qeyri-əlverişli şəraitlərdə istifadə edilir.

Qidalanmanın xüsusiyyətləri. Qidalanmanın xarakterinə görə, heyvani orqanizmləri *monofaqlara*- yalnız bir növ qida ilə qidalananlara və *polifaqlara* – bir çox növ qida ilə qidalananlara bölürlər. Hər orqanizmin qidalanma üsulu qidanın xarakterindən asılıdır (bax: fəsil 1).

Bəzən eyni bir tipə və ya sinifə aid olan nümayəndələr, qəbul etdiyi qidaya və qidalanma üsuluna görə, biri-digərindən fərqlənir.

Məsələn, həşəratlar arasında otyeyən nümayndələrlə yanaşı yırtıcı və ya parazitlik edən növlər də mövcuddur.

İlk dəfə olaraq, bu baxımdan qidalanma aparatının ən münasib təsnifatı kimi Enqlandın(*England, 1954)* irəli sürdüyü kateqoriyalar əsasında aparılmış bölgü qəbul edilir. Bu təsnifat heyvanlar aləminin əsasən onurğasızların bütün tiplərini əhatə edir. Əsasən də qəbul edilmiş qidanın hissəciklərinin ölçülərinin qeydə alınması əsasında aparılır. Onu da qeyd etmək lazımdır ki, bu təsnifləşdirmə üsulu onurğasızlara aid olsa da müasir dövrdə çox vaxt onurğalılarda da istifadə edilir:

1) *çox kiçik ölçülü qidanı qəbul etmək aparatı* - psevdopodial, qamçıdaşıyıcılar, siliar, tentakulyar (filtirdən keçirən), mukoid;

2) *iri ölçülü qida hissəjiklərinin qəbulu üsulları:* - hərəkət etməyən qidanın udulması, siyirmə və qazma yolu ilə, şikarın tutulması, udma, çeynəmə, tutma və udmadan əvvəl xarici həzm;

3) *maye və ya yumşaq toxumaların qəbulu üsulları:* - sancma və sorma, sorma, bədən səthi ilə adsorbsiya.

Qida əldəetmə fəaliyyətinin xüsusiyyətləri. Qidalanma tipləri və onun aparatlarının çoxşəkilliliyi həşərat orqanizminin davranış aktlarını da şərtləndirir ki, bu, qida obyekti ilə orqanizm arasında kontakta gətirib çıxarır. Həşəratların qida əldəetmə fəaliyyəti qidalanma obyektindən, yaşayış şəraitindən və qazanılmış fərdi səriştədən asılıdır. Müxtəlif növlərdə qida əldəetmə stereotipinin formalaşmasında şərti və şərtsiz reflekslərin əhəmiyyəti eyni cür deyildir. Onların nisbəti fərdi həyat dövründə xarici mühit amillərinin təsiri və anadangəlmə elementlərin mürəkkəbliyi, həmçinin ixtisaslaşmasından asılıdır.

Qida əldəetmə fəaliyyətin daha aydın şəkildə ifadə olunmuş komponent – *anadangəlmə komponentidir.* Bura qazıcı fəaliyyəti, yırtıcılığı, fəal şikarı güdmə və s. aid etmək olar. Lakin bütün bu fəaliyyət formaları, yəni bir növ üçün stereotip xarakteri daşıdığı halda, şərti reflekslərin əmələ gəlməsi ilə müxtəlif analizatorları qıcıqlanma zamanı həm stimulə edə həm də tormozlaya bilərlər. Bu zaman fəaliyyətin xarakteri – hərəkət formaları və onların növbələşməsi – anadangəlmədir və irsən möhkəmlənmişdir. Məsələn, qazıcı fəaliyyətlə bağlı olan növlər, hətta qazma obyekti olmadan belə yenidən bu hərəkəti yerinə yetirirlər.

Yırtıcı tip qidalanma qida əldəetmə fəaliyyətinin elementlərinin çoxşəkilliliyinə görə ən mürəkkəb qidalanma tipidir. O, həm suda

yaşayan növlər, həm də quruda yaşayanlara xasdır. Müəyyən olunmuşdur ki, yırtıcı heyvanlar bitki mənşəli qida ilə qidalananlara nisbətən qidanın qəbuluna daha az vaxt sərf edirlər.

Həzmin xüsusiyyətləri. Məlumdur ki, heyvanlar aləmində həzmin müxtəlif tipləri mövcuddur. Heyvanlar tərəfindən bitki və heyvan mənşəli qidalar müxtəlif şəkildə qəbul olunur. Onlar mədə-bağırsaq traktında mexaniki və kimyəvi(fermentativ) dəyişikliyə məruz qaldıqdan sonra monomer birləşmələrə çevrilirlər və yalnız sonra assimilyasiyaya hazır olurlar. Heyvanlar aləmində əsasən 3 tip həzmə rast gəlinir:

1) *boşluq(ekstrasellülyar və ya distant) həzm.* Bu tip onunla xarakterizə olunur ki, hidrolitik fermentlər sekretor hüceyrədən kənarda yerləşən xüsusi boşluqlarda fəaliyyət göstərirlər və onların paylanması istilik hərəkəti qanunlarına tabe olur. Bu tipdə fermentlərin hüceyrə membranası ilə əlaqəsi olmadığı üçün fermentlərin fəallıq mərkəzlərinin substrata qarşı münasibəti istənilən orientasiyada mümkündür. Deməli, fermentin struktur təşkili təcrid olunmuş və ya mümkün deyildir.

Bədən boşluğu həzmi qida maddələrinin parçalanmasının ilkin mərhələlərini yerinə yetirə bilir. Görünür ki, o, ilk dəfə bağırsaqboşluqlular və daraqlılarda əmələ gəlmişdir, həmçinin yastı qurdlar və polixet həlqəvi qurdlar üçün böyük əhəmiyyət kəsb edir.

Bu tip həzm həşəratlar üçün də xasdır. Beləki, qarışqa şirləri və böcəklər xarici mühitə xüsusi fermentlər ifraz edirlər. Burada nutrientlərin(sulu karbonlar, zülallar, yağlar) monomer birləşmələrə qədər parçalanması və sonradan, sorulması baş verir;

2) *hüceyrədaxili (intersellülyar) həzm.* Sitoplazma və ya hüceyrə orqanellalarının membran səthində baş verir. Bu tip həzmin həyata keçməsi üçün substratlar hüceyrə membranasından faqositoz və ya pinositoz(ümumi adları – *endositoz)* üsulu ilə keçməlidir. Hüceyrədaxili həzm bir sıra ibtidailər, süngərlərdə vakuollarda realizə olunur, yəni protoplazmadan təcrid edilmiş qovuqcuqlarda həyata keçirilir. Qida materialı burada lizosomlarla birləşir və turş hidrolazaların təsiri altında həzm olunurlar.

Endositoz prosesi membrananın keçiriciliyindən asılı olduğu üçün çox zəif gedir. Ona görə də ali orqanizmlər üçün, əlbəttə, mühüm rol oynaya bilməz. Lakin endositozun köməyilə hüceyrə membranasından həyat üçün böyük əhəmiyyət kəsb edən birləşmələr – *immunoqlobulinlər* keçirlər. Bu, ali heyvanlara aiddir;

3)*membran həzmi* – hüceyrə membranının strukturu ilə əlaqədə olan fermentlər vasitəsilə həyata keçirilir. Bu həzm tipi ekstra- və intrasellülyar həzmlər arasında aralıq mövqe tutur. Bu tip həzmdə hidrolitik fermentlər membran üzərində yerləşirlər ki, bu onların hüceyrənin nəqledici, energetik sistemləri ilə də qarşılıqlı əlaqədə olmasına şərait yaradır.

M.A.Uqolev (1960, 1961) qeyd edirdi ki, boşluq və membran həzmləri arasında ikitərəfli əlaqə vardır ki, hər iki mexanizmin effektivliyini təmin edir. Boşluq həzmi substratları membran həzmi üçün hazırlayır, membran həzmi isə oliqo - və dimerlərin hidrolizini təmin edərək, bu zaman əmələ gələn monomerlərin nəql sisteminə ötürülməsini yerinə yetirir.

Belə bir fikir mövcuddur ki, bir çox membranabağlı hidrolazaların molekulaları hidrofil və hidrofob subvahidlərdən ibarətdir (*Maroux et al., 1975; Maroux, Louvard, 1976; Pattus et al., 1976)*. Hidrofil hissə katalitik fəallığa malik olduğu halda, hidrofob – fermentin membranaya birləşməsini təmin edir və bununla da, nəql funksiyalarında iştirak edir.

Membran həzm tipi, boşluq həzmi kimi universaldır, yəni həm onurğasız, həm də onurğalı heyvanlarda mövcuddur. Hər 3 tip həzm müxtəlif uyğunlaşma xüsusiyyətlərinə malikdir və bununla da orqanizmin qidalanmasının xarakterinə, qidanın tərkibinə orqanizmin uyğunlaşmasında iştirak edirlər. Xüsusən membran həzmi güclü kompensator mexanizmi keyfiyyətində iştirak edir. Yəni hidrolizin lazımı tempini təmin edir və mədə-bağırsaq traktı həzm fermentlərinin çatışmadığı şəraitdə nutrientlərin sorulmasını həyata keçirirlər.

Həzm sisteminin qidalanmanın tipinə və qidanın tərkibinə uyğunlaşmasına dair tədqiqatlar ilk dəfə İ.P.Pavlovun laboratoriyasında aparılmışdır. Həzm sisteminin uyğunlaşmaları uzun sürən növün təkamülü prosesində(növ uyğunlaşması) və hər fərdin həyat dövrü ərzində (fərdi uyğunlaşma) formalaşa bilər

Orqanizmin yaşadığı ekoloji mühit, qidalanma tipi və qida tərkibindən asılı olaraq tüpürcəyin tərkibi və tüpürcək ifrazetmə prosesi dəyişir. Çox vaxt tüpürcək vəzilərinin sekretinin funksiyası qidanı islatmaqdan ibarətdir. Onurğasız heyvanlarda tüpürcək vəziləri bu funksiyanı yerinə yetirməklə yanaşı, həmçinin, şikarı öldürmək, düşməndən qorunmaq (çoxayaqlılar, molyusklar), qoruyucu təbəqələrin tikilməsi, məsələn, həşəratlarda baramanın formalaşmasında istifadə olunurlar.

Qeyd etmək lazımdır ki, növün ekoloji ixtisaslaşmasından, qidalanma üsullarından və qida kompozisiyasından asılı olaraq, tüpürcək vəziləri bəzi növlərdə başqa məna kəsb etmiş, qidanın kimyəvi parçalanmasında belə iştirak edirlər. Beləki, bəzi yırtıcı ilbizlərdə (molyusklarda) tüpürcəyin tərkibinə asparagin və sulfat turşusu daxildir ki, bunlar qövqənin həll olunmasında vacibdir. Bəzi qarınayaqlıların və xitonların tüpürcəyi amilolitik fəallığa malikdir.

Müqayisəli fiziologiyaya dair ədəbiyyatda çoxsaylı nəticələrdən görünür ki, dar çərçivədə ixtisaslaşmış qidalanma tipinə uyğunlaşma prosesində həzm hidrolazalarının biosintez etmək qabiliyyəti itirilir. Mənənələr qida maddəsi kimi bitki şirəsindən amin turşularını və monosaxaridləri qəbul edirlər. Onlarda özlərinin xüsusi dipeptidləri və disaxaridləri parçalayan hidrolazaları olmur. Parazitlik edən həlqəvi qurdların proteaza, lipaza və amilaza kimi fermentləri yoxdur: sahibin fermentləri hesabına parçalanmış qida maddəsindən istifadə edirlər.

Fəsil X

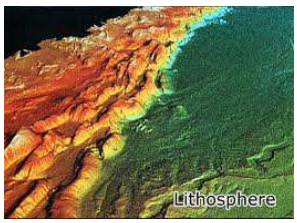
METEOROLOJİ AMİLLƏR VƏ YAŞAYIŞ MÜHİTİ

Kompleks meteoroloji amillərin göstəriciləri orqanizmlərə təsir göstərərək bir sıra fizioloji cavab reaksiyalarını əmələ gətirirlər. Bu reaksiyalar isə optimuma yaxın olan yaşayış şəraitini təmin edir. Bunlara termotənzimləyici, adaptiv uyğunlaşma funksiyaları, davranış xarakteristikasını aid etmək olar. Meteoroloji və iqlim şəraiti müxtəlif populyasiyaların yerləşmə arealını, miqrasiya proseslərini müəyyənləşdirir.

Radiasiya amilləri. Günəş enerjisi – atmosfer, hidrosfer, litosferin üst qatlarında baş verən bütün proseslərin mənbəyidir:

Yerin atmosferası

Hidrosfera



Litosfera

Günəşin şüa enerjisi orqanizmə, radiasiyanın spektral tərkibindən asılı olaraq, müxtəlif cür təsir göstərir. *Ultrabənövşəyi radiasiya* (0,290-0,400 mkm) əsasən bioloji proseslərə (hüceyrələrin funksiyası, genetik təsir, D vitaminin əmələ gəlməsi, zülalın laxtalanması, bakteriosid təsir və s.) təsir göstərir.

Görünən radiasiya (0,400-0,760 mkm) görmə orqanları tərəfindən işıq axını kimi qəbul olunur. Bundan başqa, bədən səthi ilə udularaq, orqanizmə istilik haqda xəbər verir, istilik balansında mühüm rol oynayır.

İnfraqırmızı radiasiya 0,76-dan tutmuş geniş spektral intervalı əhatə edir. Bir neçə onluq mikronları əks etdirməklə, yalnız istilik effektləri verir.

Ultrabənövşəyi radiasiya dəniz səviyyəsi qalxdıqca artır. Düz günəş radiasiyası yerə ən çox enerji gətirir. Günəş radiasiyasının intensivliyi günəşin üfüq üzərində hündürlük səviyyəsindən asılıdır.

Ən mühüm ekoloji amil gün uzunluğunun davamiyyətidir ki, bu da coğrafi endən və ilin fəslindən asılıdır.

Günəş radiasiyasının intensivliyi dəniz səviyyəsindən qalxdıqca artır: 3-4 km-də radiasiya təxminən 6-12% hər km. təşkil edir.

Səpələnən, yayılan radiasiyanın intensivliyi atmosferin şəffaflığından asılıdır. Atmosfer havası təmiz olduqca günəş şüaları daha zəif səpələnirlər. Deməli, radiasiyanın gərginliyi də az olur (0,2 kal/sm^2.dəq).

Qeyd etmək lazımdır ki, fərdin mikroiqliminin formalaşması radiasiya balansı ilə sıx əlaqədardır.

İşıq amilinin ekoloji göstərici kimi həşəratın həyatında rolu böyükdür, hətta demək olar ki, digər amillərdən daha çoxdur. Məlumdur ki, gün uzunluğunun(fotoperiodun) dəyişilməsinə qarşı həşərat növlərinin reaksiyası eyni deyildir. Məsələn, qısagün şəraiti payız-qış dövrünün yaxınlaşmasına bir siqnal rolunu oynayır. Həşəratın buna qarşı reaksiyası - *orqanizmin qışlama üçün tələb olunan fizioloji dəyişiklikləri* həyata keçirməsi təşkil edir.

Fotoperiodik reaksiyalar kəmiyyət və keyfiyyət fotoperiodik reaksiyalarına (FPR) ayrılırlar. Keyfiyyət FPR diapauzanın əmələ gəlməsinə səbəb olur. Kəmiyyət FPR isə məsələn, pupların diapauzadan əvvəl çəkisinin artması, məhsuldarlığın dəyişilməsi, soyuğadavamlılığın xüsusiyyətləri və s. aiddir (bax. fəsil 1).

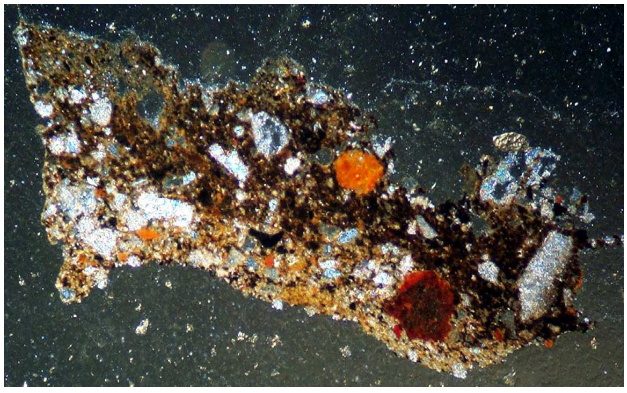
Qışlama üçün tələb olunan dəyişikliklər dedikdə, ilk növbədə, ehtiyat qida maddələrinin toplanması nəzərdə tutulur. Onu da qeyd etmək lazımdır ki, həşəratın fotoperiodik reaksiyası gün uzunluğundan asılı olduğu kimi, işığın gücündən də asılıdır. Yəni güclü və zəif işıq həşəratlarda müxtəlif reaksiya yaradır. Elə növlər vardır ki, işığın çox zəif – 1-5 lyuks gücünə qarşı həssaslıq göstərirlər.

İşığa qarşı yüksək həssaslıq həşəratlarda müxtəlif uyğunlaşmaların əmələ gəlməsinə səbəb olmuşdur. Beləki, işıq həşəratların inkişafında illik və iqlim tsikllərinin formalaşmasında mühüm rol oynayır. Lakin işıq həşəratların həyatına başqa cür də təsir göstərə bilir: sutkanın qaranlıq və işıqlı dövrlərində həşəratların fəaliyyəti müxtəlif olur. Bəziləri yalnız işıqda fəal olduğu halda, digərləri qaranlıqda və ya alaqaranlıqda fəal olurlar. Məsələn, toppuzbığlı kəpənəklər (*Papilionoidea)*, pieridilər (*Pieridae)* və digərləri gündüz saatlarında fəal olduqları halda, sovkalar(*Noctuidae)* axşam saatlarında fəal olurlar, yəni qidalanırlar, cütləşirlər, yumurta qoyurlar və s. Çəyirtkəkimilər, böcəklər, ikiqanadlılar gündüz fəaldırlar, lakin cırcıramalar axşam saatlarında fəallıq göstərirlər.

Maraqlıdır ki, gecə, alaqaranlıq və gündüz saatlarında fəal olan həşəratların süni işığın təsirinə qarşı münasibəti eyni deyildir. Müəyyən edilmişdir ki, həşəratların çoxusu ən çox gecə saatlarında ultrabənövşəyi şüaya uçurlar(dalğanın uzunluğu 300-44- mmk). Adi işığa nisbətən ultrabənövşəyi şüa eyni bir növün fərdlərini 5-20 dəfə daha çox özünə cəlb edir. Dəqiqləşdirilmişdir ki, bu intensiv şəkildə cəlbetmənin əsas səbəbi, işığın spektral tərkibi ilə əlaqədardır, yəni işıq mənbəyinin gücündən asılıdır.

Müəyyən edilmişdir ki, həşəratların süni işıq mənbəyinə qarşı reaksiyası müxtəlifdir: sistematik cəhətdən yaxın növlərdə eyni işıq mənbəyinə qarşı münasibəti müxtəlif ola bilər. Bu hal yalnız fizioloji vəziyyətlə əlaqədar olaraq, məsələn, cinsi yetişkənlik, fərdlərin yaşından, mühitin temperaturundan, işığın spektral tərkibindən asılı olaraq dəyişə bilər.

Torpaq temperaturu. Ən mühüm ekoloji amillərdən biridir. Yer-üstü yaşayış ərazisinin termik şəraitini müəyyənləşdirir. Məlumdur ki, bir çox quruda yaşayan orqanizmlər həyatlarının çox hissəsini bilavasitə yerüstü hissədə istinin, o cümlədən hava qatının təsirinə məruz qalırlar. Torpaq amili yaşayış mühiti kimi özünün spesifikliyi ilə fərqlənir. Belə ki, torpaq 3- fazalı sistemdir: *bərk, maye və qaza-bənzər*.



Şəkil 122. Torpaq aqreqatı şlifinin mik-roskop altında görünüşü

Bərk faza torpa-ğın əsas strukturunu təşkil edir. Bu faza özündə su və havanın müəyyən miqdarını saxlayır. Bundan başqa, torpaq həmişə heyvanların su mühitindən havaya keçməsində körpü rolunu oynamışdır. Torpağın qeyd etdiyimiz xüsusiyyətlərinə onun yerüstü növlərin hərəkəti üçün substrat rolunu oynamasını da əlavə etmək lazımdır.Torpaqda yaşayan həşəratların həyat fəaliyyətinə torpağın fiziki və kimyəvi xüsusiyyətləri təsir göstərir. Məlumdur ki, torpaqda yaşayan həşəratları 3 qrupa bölürlər:

geobiontlar- torpağın daimi sakinləri olanlar(ilkin qanadsızlar-*Apterygota)*;

geofillər – inkişafın yalnız müəyyən fazasında torpaqda yaşayanlar(çəyirtkəkimilər, tripslər, böjəklərin çoxusu, sovkalar və s.);

geoksenlər – müvəqqəti torpaqda məskunlaşanlar (tarakanlar, taxtabitilər, sərtqanadlılar).

Torpağın termik göstəricisinin dəyişilməsi həşəratların yerdəyişmələrinə bilavasitə təsir göstərir: qışda – dərinliyə, ilin isti aylarında isə üst qatlara keçirlər.

Torpaq üstünün temperaturu bir çox amillərdən - radiasion istinin daxil olmasından, konveksiya yolu ilə havaya istinin verilməsindən və torpağın daha dərin qatlarına istinin keçməsi, buxarlanmada istinin sərf olunmasından asılıdır.

Radiasion istilik bərabər şəkildə verildikdə quru, boş torpaq qatı nəm torpağa nisbətən daha isti olur. Günəş çıxdıqdan sonra torpaq üstünün temperaturu çox tez yüksəlməyə başlanır. Günortadan sonra(13^0) maksimuma çatır. Lakin sonrakı 2-3 saat ərzində səthin temperaturu az dəyişir, sonra kəskin azalmağa başlanır. Günəş batdıqda enir: minimum temperatur adətən günəş çıxmadan əvvəl müşahidə edilir.

Arid zonalarda torpaqüstü $60\text{-}65^0$C-yə qədər qızır, nadir hallarda 80^0C-ə çatır. 55^0C-dən yuxarı kiçik orqanizmlərin yer üzərində qalması qeyri- mümkün olur.

Bitki örtüyü olan torpağın üzəri yayda gündüz saatlarında havanın temperaturundan cəmi $5\text{-}10^0$C artıq olur. Axşam çağı, günəşin batmasına 1,5 saat qalmış torpaqüstü temperatur hava temperaturu ilə bərabərləşir. Onda sutkanın bu saatlarında həşəratların həyat fəaliyyəti fəallaşır. Gecə radiasion soyuma hesabına torpağın üstü havaya nisbətən $2\text{-}3^0$C soyuq olur.

Torpağın temperaturunun sutkalıq amplitudası dərinə getdikcə azalır. Beləki, yayda səhrada sutkalıq amplituda $45\text{-}48^0$C-də 5, 10, 20 və 50 sm dərinlikdə müvafiq olaraq amplituda – 20, 10, 5, 2, 8 və $0{,}9^0$ –yə bərabər olacaqdır. Sözsüz ki, bu şərait torpaqda yaşayan həşəratların həyat tərzinə, yuvaqurma, qidalanma və s. kimi fizioloji göstəricilərinə təsir göstərir. Onlarda bu şəraitin dəyişilməsinə qarşı fizioloji uyğunlaşmalar formalaşdırırlar.

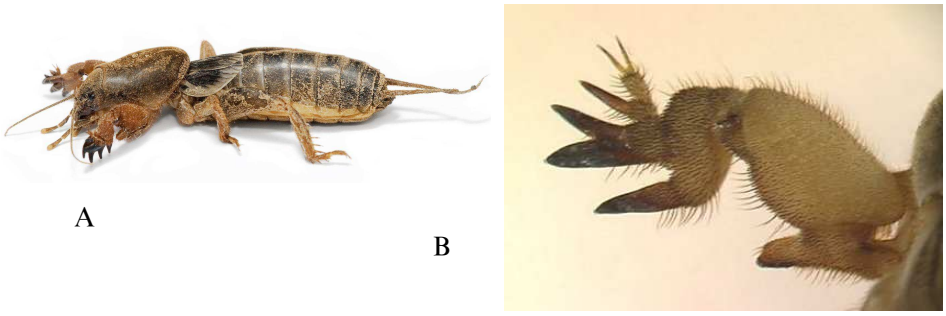
Torpaq həyatına uyğunlaşmalar. Torpaq möhkəm cisim olsa da üzərində çoxlu çatlar, dəliklər, yarıqlar, köklərin izləri, iri heyvanların açdığı yuvalar olur. Bu boşluqlar hava, damcılı və örtük su ilə dolu

olur. Kiçik həcmli torpaq həşəratları məsələn, poduralar torpaqda əziyyət çəkmədən hərəkət edə bilirlər, çünki onların ölçüləri bu məsamələrdən çox kiçikdir (şəkil 123).

Şəkil 123. Torpaqda yaşayan podura *Podura aquaticus*: yetkin fərd və sürfələr (açıq rəngli)

Lakin bədən ölçüləri böyük olan həşəratların hərəkəti çətinləşir. Ona görə də həşərat orqanizmində əlavə morfoloji uyğunlaşmalar əmələ gəlir. Qanadlı həşəratların sürfələrində (adətən metamorfozla inkişaf edənlərdə) bu daha çox təsadüf olunur.

Danadişidə (*Gryllotalpidae)* ön ətrafları qazıcı tipdə uyğunlaşmışdır. Halbuki bu növ tamamilə torpaqda yaşayan həşəratlara aid deyil, çünki qanadları vardır və torpaq üzərində gəzən ətrafları mövcuddur (şəkil124).



A B

Şəkil 124. Adi danadişi *Gryllotalpa gryllotalpa*: A- yetkin fərd; B – qazıcı tipdə olan ön ayağı

Sürfələrin çoxunun bədənləri uzunsov, qurdşəkilli formada olur. Bu quruluş onlara torpaqda rahat hərəkət etməyə imkan verir. Bəzi növlərdə isə bədən seqmentlərdən başqa yalançı buğumlar, seqmentlər əmələ gəlir, məsələn, şıqqıldaq böcəyi (*Cardiophorus* cinsi).

Havanın temperaturu. Bu amil də mühüm ekoloji göstəricidir. Belə ki, bu amil orqanizmlərin istilik halını müəyyənləşdirir. Konkret olaraq, havanın temperaturunun dəyişilməsi qanunauyğun şəkildə

həşəratın bədən temperaturunun və fizioloji halının dəyişilməsinə təsir göstərir.

Cənub rayonlarda yaşayan və yüksək temperaturlara uyğunlaşmış orqanizmlər üçün soyuma dövrləri daha mühüm əhəmiyyət kəsb edir. Belə ki, kəskin soyuqların düşməsi bioloji cəhətdən uyğunlaşmamış orqanizmlərin məhvinə gətirib çıxarır.

Havanın yer qatına yaxın olan hissəsində temperatur rejimi əsasən fəaliyyət səthinin təsiri altında formalaşır. Gündüz saatlarında fəaliyyət səthi şüanın istilik mübadiləsi hesabına qızır və bu istinin, yəni günəş radiasiyasından alınmış isti torpağa yaxın hava qatına verilir. Sonradan bu istilik vertikal konvektiv, yəni özü ilə hərarəti aparan yerdəyişmə yolu ilə daha yüksək qatlara keçir. Hündürlük artdıqca gündüz saatlarında havanın temperaturu azalır.

Qaranlıq saatlarında fəaliyyət səthi soyuyur, belə ki, şüanı qaytarmaqla istiliyi itirir. Buna parallel olaraq, yer qatına yaxın olan hava qatı da soyuyur.

Temperaturun sutkalıq və illik amplitudu, yəni ən uzaq nöqtələri, bioloji təsiri müxtəlifdir. Əgər sutkalıq amplitudalar termotənzimləyici funksiyaların labilliyinin tələblərini müəyyənləşdirirsə, illik amplitudalar – növün ekoloji valentliliyini: uyğunlaşma, adaptiv və termotənzimləyici funksiyaların səviyyəsini müəyyənləşdirir, məsələn, ilin hansı dövründə qış yuxusuna gedilməlidir, metabolik istini istehsal etməlidir və s.

Deməli, temperaturun tənzimindən asılı olaraq heyvanlarda, o cümlədən həşəratlarda onları əhatə edən ekoloji mühitin bu xüsusiyyətlərinə müvafiq olan termiki uyğunlaşma və davranışların formalaşması baş verir.

Həşəratın fəal həyat tərzi yalnız müəyyən temperaturlar diapazonunda mümkündür. Bu diapazon 15-28^{0}C (optimal temperatur +26^0) arasında yerləşir. Bu diapazondan yüksək və ya aşağı temperaturlar həşəratın normal fəaliyyətinə təsir göstərir ki, onların istilik və ya soyuqdan donuqluluq (hərəkətsizlik) halının formalaşmasına gətirib çıxarır. Lakin bu hal hələ həşəratın məhv olması demək deyildir, çünki temperaturun normal həddə qayıtması həşəratın fəal vəziyyətinin bərpa olmasına şərait yaradır. Həşəratın fizioloji imkanlarından kənara çıxan temperaturların təsiri növün məhvinə səbəb olur. Yəni həddən artıq temperaturun yüksəlməsi və ya azalması nəticəsində orqanizm ilə mühit arasında mövcud olan nisbətin tamamilə pozulması və həyat proseslərinin disqormoniyası baş verir.

Temperaturn 0^0-dən aşağı enməsi əvvəl bədən hüceyrələrinin şirəsinin həddən artıq soyumasına, lakin donmamasına səbəb olur. Temperaturun get-gedə azalmasının davam etməsi, yəni «kritik nöqtəyə» çatması maksimal soyumaya gətirib çıxarır. Bu halda hüceyrə şirəsinin hissəli şəkildə, yəni qismən donması baş verir ki, bu, «gizli temperaturun» – ehtiyat temperaturunun çıxmasına imkan yaradır. Bu zaman qısa bir müddətə həşəratın bədəninin temperaturu qalxır və bir qoruma reaksiyası kimi, bir müddət həşəratı məhv olmağa qoymur. Lakin mühitin temperaturunun enməsi davam edərsə, hüceyrə şirəsinin tamamilə donması baş verir – orqanizm məhv olur.

Temperaturun təsirinin bu qanunauyğunluğu ilk dəfə olaraq P.İ. Baxmetyev tərəfindən XIX əsrin axırlarında XX əsrin əvvəllərində kəşf edilmişdir. Bu temperatur əyrisinə isə «Baxmetyev əyrisi» adı verilmişdir (şəkil 125).

Şəkil 125. P.İ. Baxmetyev (1860-1913) – rus fiziki və bioloqu, anabiozu ilk dəfə kəşf edən alim

Həşəratların yayılmasına və say dinamikasına soyuğadavamlılıq kimi xüsusiyyətin çox böyük təsiri vardır. Müxtəlif növlərin soyuğa davamlılığı eyni deyildir. Bəziləri 0^0C, bəziləri –30 və –50^0C, hətta –80^0C (antarktik növlər) temperaturlara dözümlüdürlər. Orqanizmin soyuğadavamlılığı bilavasitə bədəndə suyun miqdarı ilə bağlıdır. Lakin bəzi hallarda bu bağlılıq pozulur. Müəyyən olmuşdur ki, soyuğadavamlılıq çox vaxt suyun miqdarı ilə deyil, orqanizmin fizioloji halı ilə sıx əlaqədardır. Məsələn, N.L.Saxarovun təcrübələri onu göstərmişdir ki, yaxşı yemlənmiş payızlıq sovkasının tırtılları yalnız -11^0 –də donurlar. Halbuki, az yemlənmiş, bədəni «suluğu» xatırladan fərdlər –6^0C-də artıq məhv olurlar. Çünki yaxşı yemlənmiş fərdlərin bədənində hidrofil kolloid maddələr (qlikogen) toplanır ki, onlar su ilə birləşmiş vəziyyətdə olurlar. Belə formada olan suya «bağlı su» deyilir. Həşərat orqanizmində olan suyun 50%-i bu formadadır. «Sərbəst su» isə çox asanlıqla orqanizm tərəfindən itirilə bilən suya deyilir.

Həşəratın inkişafının sürəti, poykiloterm heyvan kimi, mühitin temperaturundan asılıdır. Yəni yuxarı və aşağı temperatur həddləri

mövcuddur ki, həşəratın orqanizmində fizioloji proseslərin gedişinə bilavasitə təsir göstərirlər. Aşağı həddən yüksəkdə duran və yuxarı temperatur həddindən kənara çıxmayan temperaturlar *effektiv temperaturlar* adlanırlar. Yalnız bu temperaturlar həşəratın inkişafını təmin edirlər.

Havanın rütubəti. Atmosferə su buxarları torpaq səthindən, bitki örtüyündən və su nohurlarından buxarlanma hesabına düşürlər. Su buxarlarının havanın yerüstü qatında miqdarı buxarlanma şəraitindən asılıdır.

Ekoloji qiymət baxımından havanın rütubətinin ən mühüm xarakteristikasını *mütləq rütubət* təşkil edir. Yəni havanın vahid həcmində olan su buxarlarının miqdarı (q/m^3) və ya onun ekvivalent göstəricisi mm civə st. və ya mbar(millibar).

Nisbi rütubət faizlə ifadə olunur(%). Su buxarlarının möhkəmliyini, yəni doyuzdurulma dərəcəsini göstərir. Buxarın maksimal möhkəmliyi ilə havada olan faktiki buxarın möhkəmliyinin fərqi-«defisit» (qıtlıq) doyumluluğunu ifadə edir.

Havanın rütubəti öz-özlüyündə limitləşdirici amil deyildir. Orqanizmin həyat funksiyaları təbii şəraitdə havanın rütubətinin müxtəlif göstəricilərində uzun müddət dəyişikliksiz gedə bilirlər. Lakin yalnız havanın temperaturunun müəyyən səviyyələrdə uyğunluq təşkil etməsi vacibdir. Məsələn, kritik temperaturda buxarın kondensasiyası başlanır, yəni suya çevrilir – 10, 0,10, 20, 30 və 40^0C-də buxarın möhkəmliyi 2, 6; 6,1; 12,3; 23,4; 42,5; 73,8 mbara bərabər olur.

Deməli, aşağı və mənfi temperaturlarda mütləq rütubətin yuxarı göstəriciləri müşahidə edilə bilməz. Lakin yüksək temperaturlarda – 30^0C-də buxarın kondensasiyası, adətən, müşahidə edilmir. Çünki bu zaman maksimal möhkəmlik(buxarın qatılığı) mütləq rütubətin ən yüksək göstəricisindən yuxarı olacaqdır.Güclü kondensasiya limitləşdirici amil kimi tənəffüs funksiyasını poza bilər.

Y.Odum(1975) qeyd edir ki, rütubətin amil kimi mühüm rolu temperatur effektlərini dəyişə bilməsidir: yəni temperatur orqanizmə rütubətin kritik qiymətlərində orqanizmə limitləşdirici təsir göstərə bilir, yəni hər hansı bir funksiyanı dayandıra bilir. Məsələn, pambığa zərər vuran uzunburun böcəyi yüksək temperaturları aşağı, mülayim rütubətlərdə daha yaxşı keçirir.

Buxarlanmanın sürəti rütubətin qıtlığından asılıdır. Ona görə də rütubətin fizioloji qıtlığı ən mühüm ekzogen amildir. Çünki istiliyin

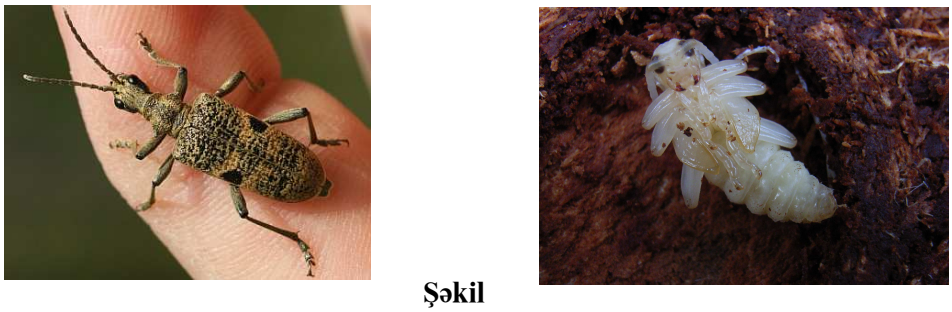
bədən səthindən buxarlanma yolu ilə verilmə intensivliyini müəyyənləşdirir.

Adətən kiçik ölçülü həşəratların bədəni daha çox su buxarlanmasını həyata keçirdiyi üçün onlar bir ekoloji amil, kimi mühitin rütubətindən çox asılıdırlar. Xüsusən də açıq mühitdə yaşayan həşəratlar mühitin rütubətindən daha çox asılıdırlar. Belə ki, 100% rütubət havada az müşahidə olur, çox vaxt bu göstərici şehdüşmə səviyyəsindən aşağıdır. Ona görə də, həşərat orqanizmində lazımı səviyyədə suyu saxlamaq üçün xüsusi mexanizmlərlə idarə olunan uyğunlaşmalar mövcuddur.

Morfoloji uyğunlaşma, yəni adaptasiya kimi həşəratların örtük qatında xüsusi suyu keçirməyən qatın –epikutikulanın inkişaf etməsini göstərmək olar. Məsələn, mənənələrdə, yastıcalarda buna rast gəlinir. Digər həşərat növlərində isə xüsusi mum örtüyü və ya kutikulanın qalınlaşması, pupun formasında və tənəffüs yarıqlarının – stiqmaların quruluşunda dəyişikliklər baş verə bilir. Onu da göstərmək vacibdir ki, bu dəyişikliklər həşərat orqanizmində rütubətin tənzimlənməsində böyük rol oynayırlar. Məsələn, xüsusi indeks – «nəfəsliklərin», yəni «stiqmaların indeksi» mövcuddur, belə ki, buxarlanma çox vaxt traxeya sistemi vasitəsilə həyata keçirilir.

Müəyyən olmuşdur ki, qansoran ikiqanadlılarda – ağcaqanadlar, mığmığalarda «nəfəslik indeksi» onların rütubətsevən növlər olmalarını xarakterizə edir. Bu növlərdə nəfəslik indeksi böyük olur, deməli, onlar suyu qənaət etmədən buxarlandırırlar və yalnız su mühitində yaşaya bilirlər. Lakin quraqlığa davamlı növlərdə isə nəfəslik indeksi kiçik olur, deməli onlar suyu daha qənaətlə, yəni az buxarlandırırlar və quru mühitdə yaşamağa uyğunlaşmışlar.

Metamorfozla inkişaf edən növlərin puplarının quruluşuna nəzər yetirsək, onların yaşadıqları mühitin rütubətinə müvafiq olan uyğunlaşma əlamətlərini görə bilərik. Beləki, böcəklərin və pərdəqanadlıların açıq puplarının çox incə, nazik örtük qatı vardır (şəkil 126).



Şəkil

126. Qaraləkəli raqiya b.cəyi (*Rhagium mordax)*: yetkin fərd və pup

Belə örtük çox asanlıqla rütubəti və qazları keçirə bilir. Lakin pulcuqqanadlıların pupları örtülü olurlar və açıqda yaşayan növlərdə isə xüsusi barama içində yerləşirlər (ipəkqurdları, barama toxuyanlar, tovuzgöz kəpənək və s.). Bəzi növlərin məsələn, sovkaların pupları torpaqda yerləşirlər, onlar barama toxumurlar. Orada rütubət çox olduğundan baramaya ehtiyac qalmır.

Bundan başqa, həşəratların bədənində su balansını tənzimləyən fizioloji mexanizmlər də, məsələn arxa bağırsağın həzm olunmamış qida qalıqlarından suyu çəkməsi – uyğunlaşmaya misaldır.

Ekoloji uyğunlaşma kimi, fərdlərin qeyri-əlverişli yerləri dəyişməsini, yəni yaşayış yerini tərk etmələrini göstərmək olar. Beləki, torpaqda yaşayan növlər torpağın üst qatları quruduqda vertikal miqrasiyaları həyata keçirirlər, yəni daha dərin qatlara yerlərini dəyişirlər. Əksinə, üst qatlar nəmləşəndə yenidən üst hissəyə miqrasiya edirlər. Məsələn, bəzi böcək növləri – xırıldaq, şıqqıldaq böcəklərinin sürfələrini misal göstərmək olar.

Havanın hərəkəti, külək. Bir çox atmosfer proseslərinin inkişafında havanın hərəkətinin müxtəlif formaları mühüm rol oynayır. Ona görə də hava axınlarının quruda yaşayan orqanizmlərin yaşayış mühitinin formalaşmasında təsiri çox böyük və çoxşəkillidir.

Külək biometeoroloji amil kimi orqanizmlərin bəzi fizioloji funksiyalarının və həyat fəaliyyətinin bir çox tərəflərinə bilavasitə təsir göstərir. Küləyin ən əhəmiyyətli rolu, istilik mübadiləsi prosesləri ilə bağlıdır. Hava axınının sürətinin artması heyvanın bədəninin səthi ilə hava arasında olan konvektiv istilik mübadiləsini artırır. Hava bədəndən soyuq olduqda, külək istilik verməni gücləndirir. Yox, hava istidirsə, onda küləyin sürəti artdıqca orqanizmə istiliyin axını güclənir. Küləyin artması ilə tərin buxarlanma sürəti də artır.

Küləyin *ekoloji təsiri* dedikdə - iylərin, qoxuların yayılmasında onun rolunu xüsusi qeyd etmək lazımdır. Bu, bir çox onurğalı və onurğasız heyvanlar üçün böyük əhəmiyyət kəsb edir: qidanın axtarılması funksiyası, müdafiə məqsədi ilə düşmənin qoxusuna görə müəyyənləşməsi, erkək və dişi fərdlərin müəyyənləşməsi və s.

Miqrasiya məsələlərində, xüsusən də həşəratlar üçün küləyin rolu çox böyükdür. Beləki, hava axınları horizontal və vertikal olur. Bir çox kiçik ölçülü həşərat növləri məsələn, mənənələr, ikiqanadlılar, kəpənəklər və digərləri küləyin istiqamətinə uçuş zamanı müqavimət göstərə bilmirlər. Ona görə də onların uçuşu *passiv uçuş* adlanır.

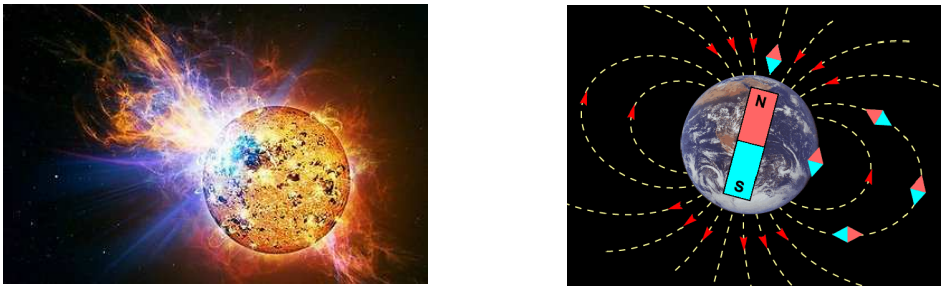
Külək – horizontal hava axını kimi, həşəratların yayılmasında mühüm rol oynayır. Lakin hava axınları bəzi qanadsız fərdlərin də və

ya sürfələrin yayılmasında iştirak edirlər. Xüsusən bəzi, üzəri qılcıq, tükcüklərlə örtülü olan tırtıllar, məsələn, amerika ağ kəpənəyi (*Hyphantria cunea)* külək vasitəsilə miqrasiya edə bilir. Lakin *fəal uçuş* tipinə malik olan həşəratlar da çox vaxt külək vasitəsilə miqrasiya edə bilirlər. Məsələn, səhra çəyirtkəsinin *(Locusta migratoria L.)* uçuşu fəal olsa da küləyin gücü saatda 7 km –ə bərabər olduğu şəraitdə həmin istiqamətdə hərəkət edir. Deməli, bu çəyirtkə ordusunun istiqaməti külək vasitəsilə hərəkətə keçdikdə fəaldan passiv uçuş tipinə keçmiş olur.

Göstərmək lazımdır ki, həşəratların çoxunun miqrasiyasında, yerdəyişməsində vertikal hava axınlarının rolu da əhəmiyyətlidir. Məsələn, isti hava axınlarının gündüz və axşam saatlarında yuxarıya doğru hərəkətini xüsusi qeyd etmək olar. Lakin bu vasitə ilə yerdəyişmə, əsasən, passiv uçuşlu həşərat növlərində müşahidə edilir.

Atmosferdə havanın mühüm rolundan biri – atmosferdə hərəkəti vasitəsilə müxtəlif substansiyaların: istilik, su buxarları, kinetik enerji, aerozol, ionlar və s. ötürülməsidir.Küləyin sürəti geniş həddlərdə tərəddüd edə bilər: tam ştildən(yəni qasırğadan) saniyədə bir neçə metrə qədər. Lakin 10-15 m/s keçən sürət yerə yaxın qatda az-az təsadüf edilir. Əsasən, hündürlüklərdə 1,5-2,0 m olurlar. Açıq yerdə küləyin sürəti daha çox olur. 1,5-2,0 m hündürlükdə ona xas olan sürət – 0,5-5,0 m/s-dır. Yer qatına yaxın küləyin sürəti hündürlük artdıqca artır, yəni yerin müqavimətinə rast gəlir.

Geomaqnit sahəsi - ona xas olan sutkalıq, aylıq və illik variasiyalarına, həmçinin, istənilən məkana keçəbilmə qabiliyyətinə görə, orqanizmə zaman haqda xəbərdarlıq edən ən mühüm amil ola bilərdi. Lakin bu belə deyildir, çünki geomaqnit sahəsinə - amplitudasına görə müntəzəm dəyişiklikləri bir neçə dəfə üstələyən və tez-tez baş verən «qasırğa»lar xasdır (şəkil 127).



I II

Şəkil 127. Yerin geomaqnit sahəsi: I – görünüşü; II – sxemi: geomaqnit oxu *N* və *S* yerin oxu ilə üst-üsə düşür

Geomaqnit sahəsinin gərginliyi texnikada istifadə edilən adi gərginliklərdən çox kiçikdir: maksimal gərginlik 1 e artıq olmur. Adətən geomaqnit sahənin 3 komponentini fərqləndirirlər: *horizontal* (kompasın əqrəbinin orientasiya əyrisi); *vertikal*(horizontal əyriyə görə sahənin bucağı); *meyli* (yəni coğrafi meridianla güc əyriləri arasında müəyyən bucaq altında əyrilik) (şəkil 127). Coğrafi ərazidən asılı olaraq geomaqnit sahənin hər 3 komponenti dəyişə bilir.

Geomaqnit sahənin variasiyaları *periodik və aperiodik* olmaqla fərqlənirlər. Periodik variasiyalara sutkalıq, aylıq və illik aiddir. Geomaqnit sahənin bütün komponentlərinin sutkalıq tərəddüdü, digər periodik dəyişikliklər kimi, çox böyük olmur. Günəş fəallığı nəticəsində ionosferdə yaranan güclü cərəyanlar sahənin aperiodik titrəyişini(variasiyasını) əmələ gətirir. Bu zaman əlavə gərginlik sahələri (0,01 e) yaranır ki, bunlar müxtəlif istiqamətlərdə dəyişirlər. Belə geomaqnit dəyişiklikləri çox vaxt adi sutkalıq səviyyəsindən xeyli güclü olur. Amplitudasına görə bu dəyişikliklər çox yüksək olduqda *«maqnit qasırğası»* adlanırlar.

Geomaqnit qasırğası – bu, yalnız geomaqnit sahəsinin dəyişilməsi demək deyildir. Bu, təzahürlərin çox mürəkkəb kompleksindən ibarətdir ki, Yerin maqnit sahəsinə və ionosferin vəziyyətinə, yer qabığının səthində cərəyanların (1-10 hz diapazonda) əmələ gəlməsinə təsir göstərir.

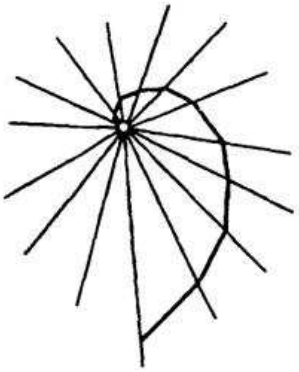
İlk dəfə olaraq, geomaqnit sahəsinin vəziyyəti ilə həşəratların davranışı arasında əlaqənin mövcud olduğuna dair məlumatlar 1966-cı ildə V.B.Çernışev tərəfindən (1984) irəli sürülmüşdür. Qeyd olunmuşdur ki, geomaqnit qasırğası zamanı həşəratların uçuşu bir neçə dəfə intensivləşir. Bu zaman uçuşun, havanın temperaturuna nisbətən geomaqnit indeksi arasındakı korrelyasiyasının indeksi (K – sutkalıq göstərici) çox yüksək olur.

Maqnit qasırğalarına həşəratların reaksiyası müxtəlif olur. Çox vaxt bunu daha aydın şəkildə müxtəlif böcəklərin işığa uçuşu zamanı izləmək mümkündür. Geomaqnit qasırğaları zamanı böcəklərin işığa daha intensiv şəkildə uçuşunu bu fərdlərin – stafilinidlər, yastıbığcıqlılar, vızıldaq böcəklər və s. adi günlərə nisbətən daha çox toplanması ilə sübuta yetirmişlər.

Lakin bəzən böcəklərin işığa uçuşunu intensivləşdirən geomaqnit sahəsinin təsirinin əksinə olaraq, tormozlayıcı təsir göstərən geofiziki amillər də mövcud olur. Belə ki, konkret misallarla sübüta yetirilmişdir ki, bəzən maqnit qasırğasının olmasına baxmayaraq böcəklərin işığa doğru uçuşu çox zəif olur (şəkil 128).

A

B



Şəkil 128. Həşəratın işığa doğru uçuşu: A – görünüşü; B- işıq şüalarına qarşı daima sabit bucağı saxlayan həşəratın uçuş trayektoriyasının sxemi (*W.von Buddenbrok sitat: Şvanviç, 1949)*

Həşəratların işığa doğru uçuşu fərdlərin sinir sisteminin iş xüsusiyyətlərinin bir tipidir. Bu zaman çoxlu sayda həkk olunmuş və proqramlaşdırılmış mərhələləri əhatə edir. Lakin həşəratların işığa doğru uçuşu istənilən halda təbii reaksiyadır. Deməli, onun üçün böyük ekoloji əhəmiyyət kəsb edən uyğunlaşmadır.

Geomaqnit qasırğalara qarşı kəpənəklərin reaksiyasına dair məlumatlar çox azdır və qeyri-müəyyən xarakter daşıyır. Dispersion analiz üsulu ilə aparılmış tədqiqatların nəticələri sübut edir ki, kəpə-

nəklərin davranışı və uçuşuna maqnit fəallığı müsbət təsir göstərir: bu amilin təsiri havanın temperaturuna(yalnız 4%) nisbətən 44% təşkil etmişdir. Bu nəticələr pərdəqanadlılar və mığmığalar üçün də əldə olunmuşdur.

Qeyd etmək lazımdır ki, geomaqnit qasırğaları sutkanın konkret bir dövrünə aid deyillər. Ona görə də onların təsiri həşəratların fəallığında xaotik xarakter daşıyır.

Beləliklə, bu son fəsildə təqdim olunmuş material orqanizmlərin, o jümlədən həşəratların yaşadıqları mühitin əsas meteoroloci və mikroiqlim xüsusiyyətlərini əks etdirir. Və bir daha sübut edir ki, ekoloji fiziologiyaya dair bir sıra konkret məsələlərin həlli zamanı bu məlumatlara xüsusi diqqət yetirmək lazımdır.

Ə D Ə B İ Y Y A T

Quliyeva H.F. Azərbaycanda bəzi zərərli kəpənəklərin bioekoloji, fizioloji və biokimyəvi xarakteristikası. Bakı, 1992.

Quliyeva H.F. Həşəratların böyümə və inkişafının neyrohormonal tənzimi. Bakı, Elm, 2001.

Гилмур Д. Метаболизм насекомых. М., 1968.

Гормональная регуляция развития насекомых. Тр. Всесоюзн. энтомол. общества, т.64. Л., 1983.

Заславский В.А. Фотопериодический и температурный контроль развития насекомых. Л., 1984.

Кулиева Хокума. Эколого-физиологические основы прогноза развития вредных насекомых: Прогнозирование развития *Noctuidae, Pieridae, Arctiidae, Geometridae* в Азербайджане. LAP LAMBERT Academic Publishing GmbH&Co.KG., Germany, 2013.

Поливанова Е.Н. Функциональный аспект эмбриогенеза насекомых. М., 1982.

Проблемы фотопериодизма и диапаузы насекомых/ Под ред. Н.И.Горышина.- Л., 1972.

Раушенбах И.Ю. Нейроэндокринная регуляция развития насекомых в условиях стресса. Новосибирск, 1990.

Руководство по физиологии органов чувств насекомых/Под ред.Г.А.Мазохин-Поршнякова.- М., 1977.

Тыщенко В.П. Основы физиологии насекомых. Часть 1. Физиология метаболических систем. Л., 1976.

Тыщенко В.П. Основы физиологии насекомых. Часть 2. Физиология информационных систем. Л., 1977

Тыщенко В.П. Физиология насекомых. М., 1986.

Уигглсуорс В.Б. Физиология насекомых. М.-Л., 1937.

Филиппович Ю.Б., Кутузова Н.М. Гормональная регуляция обмена веществ у насекомых. М. 1985.

Чернышев В.Б. Суточные ритмы активности насекомых. М., 1984.

Экологическая физиология животных. Часть 2. Физиологические системы в процессе адаптаций и факторы среды обитания. Л., Наука, 1981.

Insect physiology. Amsterdam-Oxford, North-Holl., 1974.

The physiology of Insecta. New York-London, 1973, vol.1;1974.

PREDMET GÖSTƏRİCİSİ

Adaptasiya 4, 216
Adaptosiogenez 216
Adenizintrifosfat(ATF) 32,
64,138, 155
Adipohemosit 74
Adventisiya 54
Adipohemositlər 74, 75
Adipokinetik hormon 119
Aerob proseslər 95, 124
Akklimasiya 103
Akkomodasiya 115
Akson 91
Akrosoma 130
Aktin 100
Aktinomiozin 100
Aqqlütinasiya 209
Alletrin 95
Allotrofik vəzilər 69
Allontoin 69
Allontoin t-su 69
Amin turşular 57, 129
Ammonium 83
Amilaza 159
Aminopeptidaza 57
Anizatrop 100
Antennial vəzi 147
Antroxinonlar 20
Arrenotokiq çoxalma 127
Askorbin t-su 59, 230
Asetilxolin 85
Asetilqlükozamin 72
Asinxron əzələlər 101
Attraktantlar 57-61,134
Atrial boşluq 36, 219
Atmosfer qasırğaları 160
Apneystik növlər 33, 36
Apikal hüceyrələr 130
Apokrin 54
Aritropodin 17
Aşoff qanunu 138
Avtotoksinlər 95

Bazikonik sensilla 105,111, 112
«Baxmetyev əyrisi» 165,166
Bipolyar sinir hüceyrəsi 90
Bazal membran 10
Biolüminisensiya 69, 157
Brain 120
Bombikol 134, 135
Böyrək kisəsi 141
Bursikon 18, 119
Biotin 59

Cinsi hüceyrələr 83-90
Cinsi feromon 46
Cinsi əlavə vəzilər 85, 88
Conston orqanı 108
Carpora allata 25,88, 117,120,133
Carpora cardiaca 68, 88, 117

Çıxış hormonu 118

Davranış reaksiyaları 121, 155
Depressor əzələlər 29
Dehidrotasiya 223
Deytoserebrum 87, 112
Dendritlər 91
Dehidrogenazalar 223
Dəri tənəffüsü 23
Dezaminləşmə 46
Dezinxronoz 150
Diapauza 123, 124,125,176
Disparlur 89
Diastola 83
Diastazis 83
Dipeptidlər 57, 72, 159, 160
Diqliseridlər 73, 86, 90
Disaxaridlər 159
Diffuz ağciyərlər 141
Diurez 68, 119
Diuretik hormonlar 68, 119
Dixromatik görmə 116
Donma 164

Ekzuval membran 11
Ekzuval dəri 14
Ekzuval maye 14
Ekoloji amillər 240-243
Ekstrasellülyar həzm 242
Ekstraneyral qat 88
Ekdizon 14, 81
Ekoloji fərdlər 12, 13
Eksteroseptorlar 70, 71
Ekspirasiya 38
Elektrokardioqramma 83
Ekzokutikula 10, 11, 23
Eliminasiya 162
Emunktorial ekskresiya 66
Embrional diapauza 119,123,215
Enerji mübadiləsi 155
Endoplazmatik retikulum 99
Embriogenez 87, 154
Endokutikula 10
Entalpiya 152
Endositoz 158
Enositoidlər 10, 74
Energetik substratlar 63
Epidermal hüceyrələr 15, 39, 88, 136
Epidermis 10, 13, 26, 78,164
Epikutikula 10, 18, 28

Əlavə cisimlər 46, 58
Əzələ tipləri 22, 147

Faqositoz 18
Farnezol 88
Farnezil t-su 88
Fəallaşdırıcı hormon 81,82,83,117,123
Flavoprotein fermentlər 65, 66
Flavonoidlər 61, 74
Fizioloji sakitlik halı 178
Fizioloji reaksiyalar 172,173,179
Fizioloji dəyişikliklər 172
Fenotipik uyğunlaşmalar 170, 199
Fibrilyar liflər 36
Foli t-su 59, 60

Fitofaqlar 67, 75
Fotoreseptorlar 112
Fotoperiodik reaksiyalar 122-126
Flavonoidlər 20
Fotoperiodizm 190
Fosfolipidlər 19
Fosfoorqanik insektisidlər 63
Fotositlər 103
Follikulyar epiteli 129
Fotosintez 109, 134
Fosfofruktokinaza 150
Fosforilaza 150
Funksional xüsusiyyətələr 128, 147
Friksion apparat 109
Fruktoza 110
Fumar t-su 65
Flavoproteinlər 19, 20

Zəngvari sensillalar 108

Geomaqnit qütblər 255
Geomaqnit sahəsi 255
Geomaqnit sahəsinin variasiya 255
Genetik uyğunlaşma 172
Geobiontlar 247
Genotipik uyğunlaşma 171
Geofillər 247, 248
Gün uzunluğu 178
Göbələkvari cisim 89
Gözlər 76, 77
Görmə piqmentləri 75, 76
Görmə payları 49, 74, 75
Görmə analizatoru 76
Görmə orientasiyası 75
Görünən radiasiya 160
Günəş enerjisi 160, 163

Hava mühiti 136, 137, 162, 167
Hava tənəffüsü 135
Həzm 155, 157
Həzm fermentləri 159, 160
Hədəf orqanlar 117

Həqiqi diri balavermə 93
Həzmin tipləri 157
Hemositlər 71, 75
Hemoqlobin 208, 209
Hemoqramma 75
Hemeostatik davranış 160, 168
Hermarilər 130, 131,132
Hemeostazis 160, 168
Hemosianin 208
Hemeretrin 208
Heksakinaza 150
Hiss orqanları 70-77
Hiperqlikemik hormon 79
Hidrofob şəbəkə 30
Hidrofil formalar 88
Hidrosfera 162
Hipo- və hipertermiya 107
Hiperhidratasiya 223
Hidravlik hərəkət 225
Holokrin 54
Homoyoterm orqanizmlər 223

Xardal yağı 76
Xitin 15
Xitinaza 15, 16
Xitozan 15
Xitin-protein prokutikula 37, 141
Xlorokruonin 208
Xorion 100
Xolinesteraza 94
Xolinasetilaza 94
Xolinergiq sinapslar 94
Xordotonal orqan 108, 109, 110
Xromaktiv hormon 20, 21, 22, 119

İşıqsaçan orqan 146
İşıq 102-125
İfrazın tipləri 71
İqlim 242
İqlimləşmə 115
İmmun reaksiyalar 242
İmaqonun çıxışı 118
İmmunoqlobulinlər 242

İmpuls amillər 240
İntrosellülyar həzm 245
İnfraqırmızı radiasiya 245
İnvertaza 56
İnspirasiya 38
İnteroseptorlar 97, 98, 105
İndifirent qıcıqlar 65
İnterneyronlar 95-98
İndeferent qıcıqlandırıcı 98
İon mexanizmləri 130
İrradasiya 99
İonosfer 105
İzositatdehidrogenaza 233

Kanqolosit 50
Kationlar 81
Katalaza 185
Karbonlar 20
Karbohidratlar 80, 234
Karbohidrazalar 54
Karboksipeptidaza 57
Karotin 19
Karmin 20
Karotinoidlər 19. 20, 60
Kantarinlər 76
Kalliforin 81
Kardial vəzilər 88
Kardial sinus 54
Kutikula 10
Kardial neyronlar 58
Kardial klapanlar 34
Karboanhidrazalar 137, 138
Keratinaza 13, 72
Korneogen hüceyrələr 48
Kreatinfosfat 230
Kriptonefridilər 66
Kriptalar 66
Kserofillər 108
Kutikulyar qəlsəmələr 34, 35
Kutikulin 17, 36
Kumarin 61
Külək amili 107, 167, 169
Kəhrəba t-su 65

Qan dövranı 81
Qammaaminoyağ t-su(QAYT) 103
Qan laxtalanması 130
Qalaktozidazalar 56
Qanadvari əzələlər 55
Qamçılı hərəkət 145
Qidalanma 123, 134, 144, 155
Qranulositlər 74
Qanqlionar qat 88
Qlial hüceyrələr 89
Qlikogen 16, 55
Qlikoliz 220
Qlükozidlər 61
Qliserin 214
Qlükaqon hormonu 119
Qlükoproteinlər 125
Qlütation 230
Qlükoza 16, 55
Qlutamin t-su 102
Qonadotrop təsir 121,122, 123,125
Qranulositlər 49

Labium 66
Labial vəzilər 66
Laktoza 56
Lipidlər 58, 81
Lipazalar 54
Levator əzələlər 29
Linol t-su 58, 59
Linolein 58, 59
Lingli hərəkət 225, 228
Lütsifer 104, 237
Lizasomlar 158
Lütsiferaza 104, 237
Lütsiferin-adenil t-su 104
Lokomosiya 149
Lokomotor əzələlər 149

Mandibula 60, 68
Makroergiq əlaqələr 64
Maksillalar 66
Maksilyar vəzilər 66

Malpigi boruları 66, 67
Maltoza 56
Maqnit sahəsi 256
Maqnit qasırğası 256, 257
Mezoderma 18
Mezokutikula 12
Mexanokardioqramma 83
Mediator 56
Melibiaza 56
Meroistik ovariollar 131
Metanefridilər 222, 223
Melaninlər 23
Misetositlər 24
Miokard 83
Miofibrillər 99, 100
Merokrin 54
Mikropil 133
Miozin 100, 233
Miozin-ATF-aza 233
Miqrasiya 168, 169
Mitoxondrilər 102, 211
Mikroiqlim 141
Morfogenetik təsir 121
Motoneyronlar 92
Monosimpatik 92
Monosaxaridlər 68, 71
Mukopolisaxaridlər 76
Mum qatı 12, 28
Mukoproteinlər 125
Multipolyar hüceyrələr 90

NAD – dehidrogenaza 46, 47
Neyrilemma 88, 89
Neyroqliya 88, 89
Neyronlar 90
Neyrogen əzələlər 101
Neyrosekretor hüceyrələr 89,90,91
Neyrofibril 52
Neyrohormonlar 117, 118
Neyrohemal orqanlar 117
Neotaniya 84
Nikotin t-su 59, 60
Nefrositlər 142
NAD 46

Nişasta 55
Nukleotidlər 81
Nukleir t-su 81

Obliqat diri balavermə 126
Oliqopeptidlər 85
Ommoxromlar 22, 23
Ommatidlər 22
Oogenez 132
Osmotik təzyiq 47
Ositlər 132. 133
Ovosit təsir 133
Ovariollar 130, 131, 133
Oliqodiapauza 182
Ossilyator reaksiyalar 113

Poykilosmotik qruplar 146
Protofibrillər 66
Prohemositlər 74
Protoserebrum 87, 97
Presistola 55
Polifenol qatı 12
Poliembrioniya 128
Politrofik ovariollar 131
Preferendum 111
Proprioreseptorlar 105, 107
Proventrikulus 50
Proliksin 52
Proteazalar 54, 57
Protorakal vəzilər 15, 117, 118,123
Protraksiya 146
Psevdotoraxeyalar 137
Pterinlər 21
Prokutikula 10, 36
Prolin amin t-su 210
Parazitlər 67
Parietal 78
Partenogenez 127, 128, 129
Pantoten 59
Panoistik ovariollar 131, 132
Passiv uçuş 168, 169
Perikardial hüceyrələr 66
Perivisseral sinus 54

Peristaltik dalğa 53
Peysmekerlər 63
Perineyrum 88

Peritrofik pərdə 51
Peptidazalar 72
Perisimpatik orqanlar 117
Pedagenez 128
Periodik amillər 106
Piqmentlər 114
Piy cismi 35, 36, 78
Piridoksin 59, 60
Piretrin 95
Pirimidin əsasları 122
Plazmositlər 74
Plazma 15-20, 71
Plastron 35
Pnevmostomlar 141
Plazmatik reaksiya 50
Postembrional inkişaf 121
Polisimpatik 93
Polyarizasiya 50
Polipneystik 86
Poykiloterm növlər 146
Polifaqlar 60, 240
Polisaxaridlər 68, 71, 72
Polipeptid əlaqələr 34
Polimorfizm 188
Pterinlər 21
Piqmentasiya 17, 24
Polifenol qatı 12
Protein qatı 12

Rabdom 76
Radiasion amillər 245
Reabsorbsiya 67
Reaktivasiya 195
Reflektor fəaliyyət 63, 65
Reseptorlar 114
Retinula 114
Retinal sensor neyron 113-114
Rektal qəlsəmələr 34
Rektal məməciklər 57
Repellentlər 57, 58, 61

Retroserebral kompleks 117
Retikul endotel hüceyrələr 128
Reaktiv hərəkət 225
Retraksiya 223
Riboflavin 59
Rezilin 17

Sarkolema 99
Sarkoplazma 99
Sarkomer 99
Sarkofaqlar 100
Saturasiya 140
Saxaroza 56, 57
Sarkoplazmatik retikulum 148
Sensillalar 105-110
Sellüloza 16, 55
Sferosit 74
Sorbit 214
Sistosit 74
Sidik t-su 66, 67
Sidik cövhəri 66, 67
Sistola 83
Sinaptik əlaqələr 102
Sinapslar 94
Sitoxromlar 186
Sinusoidal hərəkət 225, 227
Sinergiq əlaqə 61
Sitoxromoksidaza 186
Simbioz 61
Skolopidiyalar 70, 71, 72
Sklerotizasiya 17, 18
Sklerotin 17
Sement qatı 12
Soyuğadavamlılıq 164
Spermatofor 128, 129
Spermatogenez 129, 130
Spermatositlər 87
Steroid 81
Stiqmalar 33, 35, 39, 84
Stenoqallin növlər 221
«Stiqmalar indeksi» 166
Sutkalıq ritmlər 61
Sulu karbonlar 155
Superdiapauza 127

Su tənəffüsü 137
Su-duz mübadiləsi 215, 221
Suksinatdehidrogenaza 44

Şərti reflekslər 98
Şərtsiz qıcıqlandırıcı 98, 161
Şərtsiz reflekslər 98, 99

Taktil reseptorlar 70
Termorequlyasiya 37, 141, 142, 162
Terpenlər 61, 76
Tenidilər 36
Teleskopik hərəkət 38
Telitokiq fərdlər 84
Telitrofik ovariollar 131
Termoreferendum üsulu 168
Tənəffüs hərəkətləri 139
Timbal membran 108
Timpanal orqan 109
Tormogen 106
Toxum follikulaları 129
Treqalaza 48
Triqliseridlər 39
Trofositlər 66, 80
Tritoserebrum 87
Trixoid mexanoreseptorlar 106, 112
Trixromatik görmə 116
Trixogen 106
Traxeya qəlsəmələri 34
Treqaloza 56
Traxeollar 35, 36, 37, 40, 219
Tiamin 60
Trisin 20

Uçuş 167, 168
Unudulyar pərdə hərəkəti 160
Unipolyar sinir hüceyrələri 90
Urat hüceyrələri 66,67, 80
Urikoz vəzilər 65
Urikotelik yol 66, 70
Uyğunlaşmalar 102-129

Uyğunlaşmanın strukturu 106

Ürək tsikli 83
Üçlü mərkəz 36

Vitellogeninlər 81, 83, 133
Vitellogenez 81, 132
Vibroseptorlar 71, 72, 73
Vitelari 130, 131

Yağ turşuları 55, 56, 81
Yumurtaqoyma 126
Yuvenil hormonu 120, 121
Yuvenoidlər 120, 121

HƏŞƏRAT ADLARININ LATIN DİLİNDƏ GÖSTƏRİCİSİ

Acronicta rumicis 195
Achipteria nitens 169
Acyrthosiphon gossypii 143, 144
Acerentomidae 33
Aedes aegypti 40, 72, 79
Agrotis segetum 191
Amphitrite rubra 201
Anisoptera 34
Anopheles 53
Antheraea pernyi 118, 122, 197
Anthonomus grandis 151
Anthoxanthum odaratum 60, 61
Anodonta celensis 201
Anastrepha suspensa 151
Apis mellifera 95, 98
Apterygota 31, 65, 125, 131,247
Arion ater 142
Austrolestes annulosus 26

Barathra brassicae 43, 191
Blatta orientalis 52, 65
Blattoidea 85, 131
Blattoptera 66
Blaberus giganteus 117, 131, 151
Bombyx mori 95, 126, 134, 165
Benbidion properans 71

Calliphora erythrocephala 75, 81, 85, 165
Calliphora vicina 18, 65
Carausius morosus 26
Chelicerata 142
Cecidomyiidae 127
Chironomus plumosus 18, 74
Cicadinea 51
Coleoptera 34, 72, 131
Corcyra cephalonica 68
Conston 72
Coccus coccus 75
Coccinea 51
Copidosoma froridatum 128
Chrysomellidae 125

Chortippus parallelus 60, 61
Cryptocercus 61, 62
Culiidae 112
Culex pipiens 72
Carausius morosus 26
Ceranomyia unicolor 35

Dactylopius coccus 20, 21
Dacus olaee 138
Derqun 146
Dacus capitata 138
Dermoptera 131
Diptera 34, 131, 210
Diploptera punctata 126
Diacrisia obliqua 165
Distigma proteus 225
Dendrolimus superans 118
Drosophilla melanogaster 152
Drosophilla virilis 151
Danais plexippu 16
Dicranura vinula 25, 26

Ecgyonurus forcipula 35
Elateridae 103, 238
Ephestia kuhniella 51
Ephemeroptera 34
Erythromma viridulum 35
Eurygaster integriceps 121

Gomphocerus rufus 152
Hemiptera 66, 114
Henria psillotae 128
Heliothis armigera 45, 87, 195
Helix pomatia 142
Holometabola 73
Homoptera 20. 51, 112, 132
Hymenoptera 112, 125, 127, 128,131
Hypolimnas misippus 21
Hypermastigina 53, 62
Hyphantria cunea 60, 192. 255
Hyalophora cecropia 48,66,122,123,213

Lampyris 103, 238
Lampyris noctuluca 103

Laphigma exiqua 179
Leptinotarsa decemlineata 20, 186
Lepidoptera 52,73,118,130,134
Lestremiinae 128
Libellula quadrimajulata 113
Locusta migratoria capito 153, 255
Lumbricus terrestris 141
Luciola lusitanica 103
Lytta vesicatoria 76

Mantis religiosa 86
Mantoidea 33, 34
Macrosiphum avenae 60
Manduca sexta 120, 121, 122
Megaloptera 224
Morimus funereus 165
Musca domestica 47, 49, 58,151
Mycophila nikoleii 128, 129
Myxophaga 34
Myrrha-18-guttata 149
Mythimna unipuncta 179

Nasutitermes 76
Neuroptera 131
Nemeritis canescens 51
Nimphalidae 22, 23
Noctuidae 43, 247
Nocardia rhodnii 63

Odonoptera 33, 34, 131, 224
Ocneria dispar 89
Oedipoda 20
Oncopeltus fasciatus 69
Orthoptera 117, 131
Orgyia antiqua 119
Oryctes nasicornis 201

Papilionidae 25, 246
Papilio machaon 146
Parachiptera punctata 169
Periplaneta americana 29, 31, 41,90
Photimus pyralis 238
Phlebotomidae 112
Phormia regina 110

Phragmatobia fuliginosa 79
Philosomia cynthia 198
Pieris brassicae 43,46,60,192,193
Pieridae 43, 46, 192, 246
Pista cristata 201
Plecoptera 34
Plodia interpunctella 151
Poctinophora gossypiella 152
Pocellio laevis 142
Phasmoptera 68
Podura 224
Psocoptera 127, 128
Polymastigina 62
Popilio polyxenus 18
Protura 65
Podura 249
Protophormia terrae 151
Prodeina cridania 76
Pseudomonas aeruginosa 76
Psocoptera 85, 84
Pterygota 125
Pterostichus niger 152

Gryllotalpidae 249
Galleria mellonella 165, 167
Rhaphidoptera 200
Rhagium mordax 253
Rhodnius prolixus 13,52,63,67,122, 133

Tanebrionidae 29, 175, 194
Tetrodontophora bielanensis 33
Tenebrio molitor 147, 194
Thysanoptera 175
Tephrina arenacearia 192
Tipulidae 10
Tineola bisselliella 57
Trichoptera 34, 112, 131, 224
Trogoderma glabrum 151
Trichogramma semifumatum 65, 151
Trigonescelis gigas 151
Tysanura 65, 131, 175

Saturniidae 66, 120, 122
Scolopendra 176

Shistocerca gregaria 38
Simuliidae 34
Sminthuridae 33
Stegobium paniceum 63
Strepsiptera 114, 127
Spilosoma menthastri 123
Staphylinidae 125
Stenoterm 180, 181
Superdiapause 182

Vasessa cardui 33
Vespa crabro 151

MÜNDƏRİCAT

Ön söz…….3
Giriş. Ekoloqo-fizioloji tədqiqatların predmeti və vəzifələri…….4
Ekoloji fiziologiyanın inkişaf tarixi…….7

Fəsil 1. Həşəratlarda əsas sistemlərin funksional təşkili
1. *Örtük toxumaları*: Həşəratın dəri örtüyünün quruluşu……..10
Kutikulyar qatlar……..11
Epidermis və kutikulanın formalaşması…….13
Kutikulanın kimyəvi tərkibi……15
Kutikulanın sklerotizasiyası……17
Örtük qatının rəngi və piqmentləri……....19
Piqmentasiyanın morfoloji və fizioloji dəyişkənliyi……...24
Kutikulanın keçiriciliyi……26
Suyun örtük qatından buxarlanması……..28
Örtük qatından suyun fəal nəqli……..29
Kutikulanın keçiriciliyi və insektisidlərin təsiri…….31

2. *Tənəffüs sistemi*: Dəri tənəffüsü…… 33
Qəlsəmə tənəffüsü…… 33
Qazların diffuziyası və açıq traxeya sisteminin ventilyasiyası…. 37
Tənəffüsün tənzimi…….. 38
Toxumaların oksigenlə təchiz edilməsinin traxeolyar nəzarəti… 39
Ümumi və əsas qaz mübadiləsi…….... 40
Aralıq tənəffüs mübadiləsi və enerjinin azad edilməsi…….. 45
Həşəratların inkişafı və diapauza zamanı aralıq tənəffüs
mübadiləsinin dəyişilməsi…… 47

3.*Qidalanma və həzm prosesi*: Həzm sisteminin quruluşu
və əsas şöbələri…….. 50
Tüpürcək vəziləri və onların funksiyası…… 51
Qidanın mexanikidəyişkənliyə uğraması və bağırsaqda hərəkəti.52
Qidanın həzmi və sorulması…….. 53
Həzm fermentləri……..... 55
Arxa bağırsağın funksiyaları…….. 57
Həşərat qidasının əsas komponentləri…… 58
Həşəratların fitaminlərə ehtiyacı……. 59
Qida attraktantları və repellentləri…….. 60
Sini qidalı mühitlər…… 61
Simbiotik mikroorqanizmlərin həşəratın qidalanması
və həzmində rolu…… 62

4.*İfrazat sisteminin funksional təşkili*: İfrazatın əsas
yolları və ifrazat orqanlarının funksiyaları……...64
Ekskretlərin ifrazat orqanlarında formalaşması…….. 66
İfrazatın tənzimlənməsi…….. 67
Azotlu ekskretlərin kimyəvi tərkibi……68

5.*Hemolimfa, piy cismi və qan dövranı orqanları*:
Hemolimfanın tərkibi və funksiyaları…… 70
Hemolimfanın osmotik təzyiqi və onun tənzimlənməsi……70
Hemolimfanın qeyri-üzvi birləşmələri…… 71
Hemolimfanın üzvi birləşmələri……..72
Hemositlər…… 73
Hemolimfanın qoruyucu funksiyaları və immun reaksiyaları….74
Piy cisminin quruluşu və funksiyaları…… 77
Piy cisminin ehtiyat və nəql olunan məhsulları……79
Qan-damar sistemi və qan dövranı orqanları…….. 80
Ürəyin fəaliyyəti…….. 82
Ürəyin innervasiyası və qan dövranının tənzimlənməsi…….. 83

6. *Sinir sistemi və hiss orqanları:* Mərkəzi sinir sistemi……..…85
Vegetativ sinir sistemi…… 87
Sinir mərkəzlərinin funksional təşkili…… 87
Sinir hüceyrələri və reflektor qövslər……..89
İnsektisidlərin sinir sisteminə təsiri…… 93
Qarın və döş düyünlərinin funksiyaları……..94
Baş düyünlərinin funksiyaları……95
Həşəratlarda şərti-reflektor fəaliyyət…… 97
Sinir-əzələ aparatı və işıqlanma orqanı……..98
Əzələ liflərinin innervasiyası…… 99
Sinxron və asinxron əzələlər……100
Sinir-əzələ sinapsları……. 101
Hiss orqanları…… 104
Trixoid mexanoreseptor sensillalar……. 105
Eşitmə orqanları və səslərin generasiyası,vibroreseptorlar…… 108
Termoreseptorlar və hiqroreseptorlar……. 109
Kontakt kimyəvi reseptorlar və dad analizatoru……..109
Distant xemoreseptorlar və qoxu analizatoru…….. 110
Fotoreseptorlar və görmə analizatoru……... 112
Görmə və həşəratlarda görmə orientasiyası……... 114

7.*Endokrin vəzilər və hormonlar*:
Həşəratların əsas endokrin orqanları…….. 116
Neyrohormonlar……... 117
Ekdizonlar……. 118
Yuvenil hormonları və yuvenoidlər…… 119
İnkişafın hormonal tənzimi……120
Diapauzanın hormonal tənzimi……..121

8. *Çoxalma*: İkicinsli çoxalma……124
Çoxalmanın başqa üsulları……..125
Erkək cinsi orqanların quruluşu və funksiyaları…….. 128
Dişi cinsi orqanların quruluşu və funksiyaları……..129
Oogenez, vitellogenez və yumurtaların formalaşması……. 131
Çoxalmanın tənzimində hormonların rolu…… 133
Cinsi feromonlar…….. 133

Fəsil 2. Mühitin ekoloji amilləri və onların həşərat orqanizminə təsiri
İşıq və onun həşərat orqanizminə təsiri…… 135
Maqnit sahəsinin həşərat orqanizminə təsiri…… 135
Hava mühiti və meteoroloji amillərin təsiri…….. 140
Su mühiti…….. 149
Dəyişilməz ekoloji şəraitlərin təsiri altında
həşəratların həyat fəaliyyəti…… 150

Fəsil 3. Fizioloji uyğunlaşmalar və həşəratların fizioloji halı
Fizioloji uyğunlaşmalar haqqında nəzəriyyələr…… 154
Ümumi və yerli (orqan və toxuma) hemeostazisi
və orqanların uyğunlaşması zamanı onun rolu……157
Fizioloji uyğunlaşmaların strukturu və orqanizmin
reaksiyalarına bəzi sistemlərin cəlb edilməsi…….. 159
Şərti reflekslər və uyğunlaşma prosesində fərdişlər…….. 160
Uyğunlaşmaların hormonal mexanizmləri…… 162
Uyğunlaşmaların davranış əsasları və hemeostatik davranış….. 167
Fenotipik uyğunlaşmalar və onların ontogenezdə
formalaşması……..… 169
Genotipik uyğunlaşmalar və növün ekoloqo-
-fizioloji ixtisaslaşması…… 170
Arid zonalarda onurğasızların fizioloji uyğunlaşmaları…….. 173
Fizioloji hal(yuxu, qışlama və diapauza)…… 177
Reaktivasiya…….. 195

Fəsil 4. Hemolimfa və fizioloji uyğunlaşmada onun funksiyaları…… 199
İon mexanizmləri…… 201
Hemolimfanın laxtalanması və homeostaz…….. 202

Fəsil 5. Uyğunlaşma prosesində tənəffüs sistemi…….....…207
Su və hava tənəffüs mühitləri kimi…… 215
Quruda yaşayan onurğasızlar……216

Fəsil 6. İfrazat sistemi və su-duz mübadiləsi…… 221
Poykilosomotik stenoqallin dəniz onurğasızları…… 222
Homoyosmotik heyvanlarda uyğunlaşmalar…… 223

Fəsil 7. Lokomosiya (hərəkət)……..……225
Hidravlik hərəkət……225
Reaktiv hərəkət…… 226
Sinusoidal hərəkət……227
Qamçı və kirpiklər vasitəsilə hərəkət…… 227
Ətrafların köməyilə ling hərəkət…… 228
Əzələnin uyğunlaşma prosesində biokimyəvi xüsusiyyətlərinin dəyişilməsi……...229
Əzələlərin kimyəvi quruluşu və müxtəlif tipləri…… 231
Onurğasızların əzələlərinin ekoloqo-fizioloji xüsusiyyətləri…… 232

Fəsil 8. Uyğunlaşma prosesində enerji mübadiləsi…… 234
Metabolizmin bədən ölçülərindən asılılığı…… 235
Ontogenezdə enerji mübadiləsinin dəyişilməsi…… 237
Həşəratlarda işıqsaçma prosesi…… 237

Fəsil 9. Qidalanma, qida əldəetmə fəaliyyətinin və həzmin ekoloqo-fizioloji xüsusiyyətləri…… 240
Qidalanmanın xüsusiyyətləri…… 240
Qida əldəetmə fəaliyyətinin xüsusiyyətləri…… 241
Həzmin xüsusiyyətləri…… 242
Həzm sisteminin qidalanmanın tipinə və qidanın tərkibinə uyğunlaşması…… 243

Fəsil 10. Meteoroloji amillər və yaşayış mühiti…….....245
Radiasiya amilləri……245
İşıq amili……...246
Torpaq temperaturu…… 247
Torpaq həyatına uyğunlaşma……248

Havanın temperaturu……..249
Havanın rütubəti……..252
Havanın hərəkəti, külək…….. 254
Geomaqnit sahəsi…….255
Ədəbiyyat…….. 259
Predmet göstəricisi…… 260
Həşərat adlarının latın dilində göstəricisi……... 273

Höküməә Fərman qızı Quliyeva

İlhamə Müdafiə qızı Səfərova

HƏŞƏRATLARIN EKOLOJİ FİZİOLOGİYASI

“Bayramoğlu”
Nəşriyyat-poliqrafiya müəssisəsi

Baş direktor:
Səbuhi Aslan

Texniki redaktor:
Sevinc Aslanova
Dizayn:
Sənan Bayramoğlu

Bakı, Mətbuat prospekti, 529-cu məhəllə
“Azərbaycan” nəşriyyatı III mərtəbə,
“Elm və Zəka” qəzeti redaksiyası.
Tel: (050) 678-63-68

Yığılmağa verilib: 15.10.2013
Çapa imzalanıb: 14.11.2013
Şərti çap vərəqi 4.
Fiziki çap vərəqi 16
Ofset çap üsulu.
Əla növ kağız.
200 nüsxə