

2

Μορφή και λειτουργίες των εντόμων

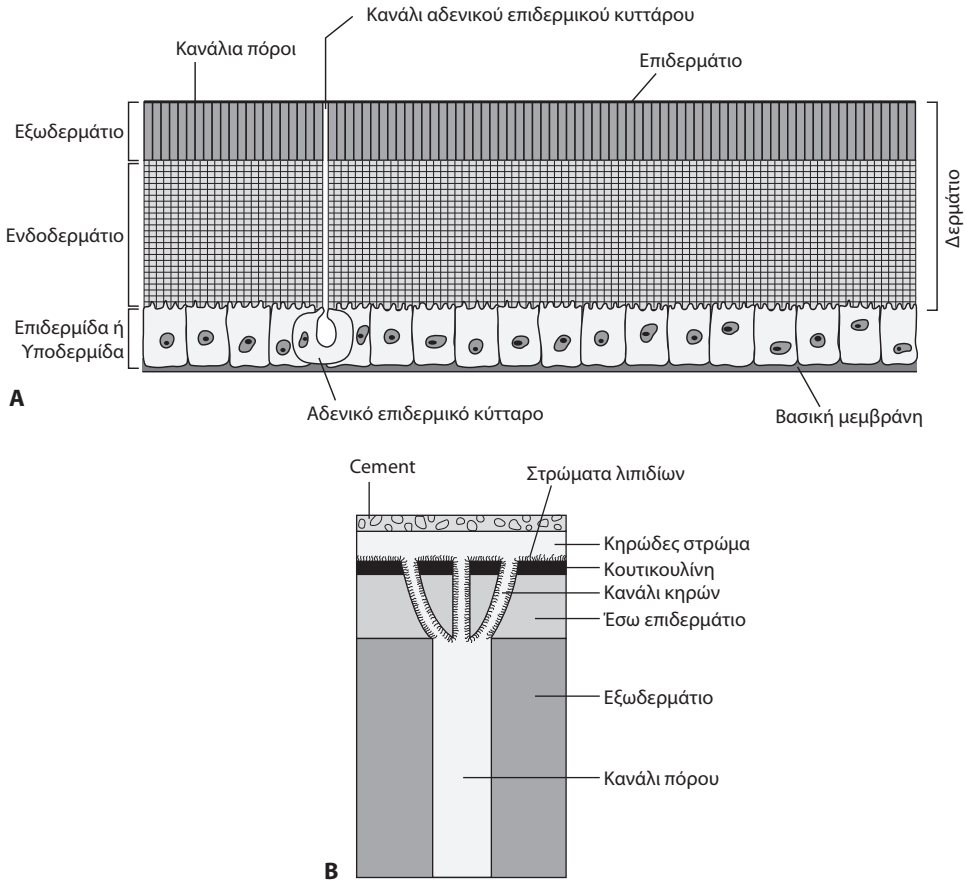
Το σώμα των εντόμων έχει δίπλευρη συμμετρία και εγκάρσιες εντομές που το χωρίζουν σε τμήματα. Έχει σωματικά εξαρτήματα που τα πλείστα είναι σε ζεύγη. Τα ενήλικα έντομα διαχωρίζονται από τα λοιπά Αρθρόποδα από το ότι στο σώμα τους διακρίνονται 3 μέρη, ότι έχουν 3 ζεύγη ποδιών στον θώρακα (εξ ου και Εξάποδα), ένα ζεύγος αρθρωτών κεραιών στην κεφαλή, και ένα ή δύο ζεύγη πτερυγών. Υπάρχουν όμως και είδη εντόμων που είναι άπτερα.

2.1 ΕΞΩΣΚΕΛΕΤΟΣ

Ο εξωσκελετός, ή δερματοσκελετός, ή σωματικό τοίχωμα, ή χιτινώδες περίβλημα, (integument, tegument), είναι αυτός που περιβάλλει το σώμα του εντόμου και δίνει σ' αυτό την όψη που βλέπουμε. Οι ονομασίες του δηλώνουν τον περίπου ρόλο του, που είναι και σκελετού και δέρματος. Στηρίζει τα όργανα του σώματος, τα σκεπάζει, και τα προστατεύει. Επιπλέον μπορεί να χρησιμεύει και για αποταμίευση θρεπτικών ουσιών. Ο εξωσκελετός αποτελείται από τα εξής τρία στρώματα, από μέσα προς τα έξω: τη μεμβράνη βάσης, την υποδερμίδα και το δεμάτιο (Εικ. 2.1).

Η **μεμβράνη βάσης** ή βασική μεμβράνη χρησιμεύει για τη στήριξη της υποδερμίδας και τη χωρίζει από τον αιμόλεμφο και τα εσωτερικά όργανα του εντόμου. Είναι μια συνεχής, μη κυτταρική μεμβράνη, πάχους περίπου 0,5 μ (μικρών), άμορφης δομής. Περιέχει ουδέτερους μουκοπολυσακχαρίτες και εκκρίνεται από τα αιμοκύτταρα. Από τη μεμβράνη βάσης διέρχονται, όπως είναι φυσικό, κύτταρα, ιστοί, ή όργανα που πρέπει να έχουν επαφή με το δερμάτιο ή την ατμόσφαιρα, όπως τα τραχειΐδια, τα νεύρα και τα χορδοτονικά όργανα.

Η **υποδερμίδα (hypodermis ή epidermis)** είναι ένα συνεχές μονοκύτταρο στρώμα εξειδικευμένων κυττάρων που κατά περιόδους ενεργοποιείται και παράγει το δερμάτιο. Ανάμεσα στα κανονικά υποδερμικά κύτταρα υπάρχουν διάσπαρτα εξειδικευμένα αδενικά κύτταρα και κύτταρα που συμμετέχουν στη δημιουργία αισθητήριων οργάνων. Στην υποδερμίδα μπαίνουν (περνούν) συνδέσεις των μυών, δηλαδή οι άκρες στήριξης μυών στο



Εικόνα 2.1. Δομή του εξωσκελετού. **A.** Στρώματα του εξωσκελετού. **B.** Λεπτομέρειες δομής του επιδερματίου και εξωδερματίου (τροποποιημένο από Romoser and Stoffolano 1973).

δερμάτιο. Η υποδερμίδα εκτός από την έκκριση και τη γενικότερη συμβολή της στον καθορισμό της μορφής του δερματίου, συνεπώς της μορφής της επιφάνειας του εντόμου, συμβάλλει και στην επούλωση πληγών.

Το **δερμάτιο** ή **δέρμα** (cuticula) είναι το πιο χαρακτηριστικό μέρος του σώματος των εντόμων και των άλλων Αρθροπόδων. Είναι ένα πολύπλοκο μη κυτταρικό στρώμα, που εκκρίνεται κατά το πλείστο από την υποδερμίδα. Αν και θεωρείται ως μη ζωντανός ιστός, συμβαίνουν σ' αυτό πολλές βιοχημικές αλλαγές, που ορισμένες τουλάχιστον ελέγχονται από ένζυμα. Το δερμάτιο αποτελεί το εξωτερικό κάλυμμα του σώματος και των άκρων του εντόμου, καθώς και διάφορων εξαρτημάτων του. Σε ορισμένα μέρη του έχει προεξοχές, καθώς και εγκολπώσεις που δημιουργούν ενδοσκελετικά μέρη που χρησιμεύουν στη ριξη των μυών και στην ενίσχυση του δερματίου εκεί όπου χρειάζεται. Το δερμάτιο επενδύει το τραχειακό (αναπνευστικό) σύστημα του εντόμου, ορισμένους αδένες, μέρη του πεπτικού σωλήνα (το πρόσθιο και το οπίσθιο) και των αγωγών του αναπαραγωγικού συστήματος. Μόλις δημιουργηθεί, το δερμάτιο είναι μαλακό, εύκαμπτο και ελαστικό, σε πολ-

λές δε προνύμφες μένει στην κατάσταση αυτή σε μεγάλο μέρος της επιφάνειας του σώματός τους. Στα πιο πολλά όμως είδη, στα ανήλικα στάδια και ακόμα πιο πολύ στο ενήλικο, το μεγαλύτερο μέρος του δερματίου υφίσταται μια διαδικασία που λέγεται σκληρωτίνιση και που το κάνει κατά θέσεις πιο σκληρό και πιο σκοτεινόχρωμο. Έτσι, αποτελείται κατά το πλείστον από σκληρές πλάκες, τα σκληρίτια, που ενώνονται μεταξύ τους με μεμβρανώδες, μαλακό δερμάτιο. Στα ενήλικα έντομα οι διατμηματικές περιοχές αποτελούνται από μαλακό δερμάτιο. Αυτή η διάταξη επιτρέπει στο έντομο να κάνει τις κινήσεις που του χρειάζονται, ενώ δίνει στο δερμάτιο την αναγκαία σκληρότητα για να διατηρεί το σχήμα του σώματος, να το προστατεύει και να δίνει βάσεις για τη στήριξη των μυών και άλλων εσωτερικών οργάνων. Στα σημεία στήριξης μυών και άλλων οργάνων ο εξωσκελετός έχει συχνά εσοχές.

Ένας από τους κύριους ρόλους του δερματίου είναι να εμποδίζει την αφυδάτωση του εντόμου. Αυτό οφείλεται στο ότι το δερμάτιο είναι σχετικά αδιάβροχο, λόγω του λιποειδούς επιδερματίου. Άλλη χρησιμότητα του δερματίου είναι να προστατεύει το έντομο από δυσμενείς παράγοντες του περιβάλλοντος, από δυνατή πίεση και από παθογόνους μικροοργανισμούς. Το δερμάτιο έχει πτυχές, μικρούς πόρους, τρίχες και λέπια, ο δε εξωσκελετός γενικότερα, έχει και αδένες και αισθητήρια όργανα.

Το δερμάτιο διακρίνεται σε δύο κυρίως στρώματα, που διαφέρουν πολύ στη χημική σύσταση, στη μικροδομή και στις ιδιότητές τους: εξωτερικά στο επιδερμάτιο και εσωτερικά στο ινώδες δερμάτιο. Κάθε ένα από τα στρώματα αυτά χωρίζεται σε δύο στρώματα.

Επιδερμάτιο (epicuticula). Είναι το επιφανειακό στρώμα. Έχει πολύ μικρό πάχος και δεν περιέχει χιτίνη. Χωρίζεται σε τρία ή τέσσερα στρώματα. Το εξωτερικό στρώμα είναι κηρώδες. Αποτελείται από υδρογονάνθρακες μακριάς αλύσου και εστέρες λιπαρών οξέων και αλκοολών. Το επόμενο προς τα έσω στρώμα είναι πολύ λεπτό, πάχους της τάξεως των 10-30 nm (0,01-0,03 μ) και αποτελείται από μια ύλη που ονομάζεται *κουτικουλίνη* (cuticulin). Το στρώμα αυτό κουτικουλίνης είναι μια μεμβράνη που χωρίζει το έντομο από το περιβάλλον του. Σκεπάζει την εξωτερική επιφάνεια του εντόμου, επενδύει τα τραχειΐδια, τους αγωγούς των αδένων, την επιφάνεια των λεπτών τριχών και λεπιών και το πρόσθιο και οπίσθιο μέρος του πεπτικού σωλήνα. Λείπει μόνον από την επιφάνεια ορισμένων αισθητήριων οργάνων και από το μέσο έντερο. Σε διατομή, το στρώμα κουτικουλίνης, αποτελείται από 5 διαφορετικής πυκνότητας ζώνες των οποίων οι τρεις (οι ακραίες και η μεσαία) φαίνονται πυκνότερες από τις υπόλοιπες δύο. Η σύσταση της κουτικουλίνης δε είναι πλήρως γνωστή. Κατ' άλλους πιθανότατα περιέχει λιπίδια πολυμερισμένα σε μεγάλο βαθμό (Richards and Davis 1977) και κατ' άλλους μπορεί να είναι ένα εγκάρσια συνδεδεμένο στρώμα υδρογονανθράκων και πρωτεΐνης που υπέστη δέψη με κινόνες.

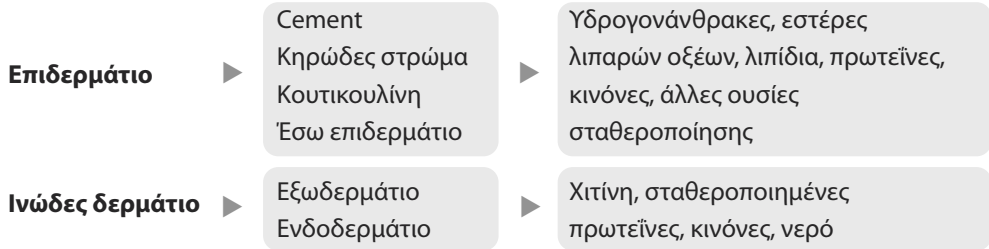
Κάτω από την κουτικουλίνη (εσωτερικά) βρίσκεται το *έσω επιδερμάτιο* που λέγεται και πρωτεϊνούχο επιδερμάτιο. Αυτό είναι ένα πυκνό ομοιογενές στρώμα, πάχους 10-10⁴ nm (0,01-10 μ), συνήθως πολλαπλάσιου της κουτικουλίνης (Locke 1976).

Η λεπτομερής δομή του επιδερματίου ποικίλλει με το είδος του εντόμου. Σε πολλά είδη εντόμων, αλλά όχι σε όλα, υπάρχει εξωτερικά του κηρώδους στρώματος ένα εξώτατο στρώμα σκληρότερης ουσίας που την ονομάζουν *cement*. Το *cement* είναι πολύ λεπτό στρώμα από πιθανώς πρωτεΐνη που υπέστη δέψη και λιπίδια, ή από κάποια ουσία όπως το *shellac* (Charman 1969). Το εξώτατο αυτό στρώμα *cement* ενώ υπάρχει συχνά σε προ-

νύμφες, λείπει από πολλά ενήλικα και μάλιστα από όσα έχουν λέπια στο σώμα τους.

Το λιποειδές επιδερμάτιο (epicuticula) είναι στρώμα που κάνει το δερμάτιο αδιαπέραστο σε ισχυρούς ηλεκτρολύτες, άρα σε υδρόφιλες ουσίες και περατό σε ποικίλλοντα βαθμό σε ισχυρά λιπόφιλες ουσίες. Στο επιδερμάτιο λοιπόν οφείλονται οι υδρόφοβες και λιπόφιλες ιδιότητες του δερματίου, που προστατεύουν το έντομο από αφυδάτωση λόγω εξάτμισης. Στη λιποφιλικότητα του επιδερματίου οφείλεται και η ικανότητα πολλών οργανικών λιπόφιλων εντομοκτόνων να διαπερνούν τον εξωσκελετό και να μπαίνουν στο σώμα του εντόμου.

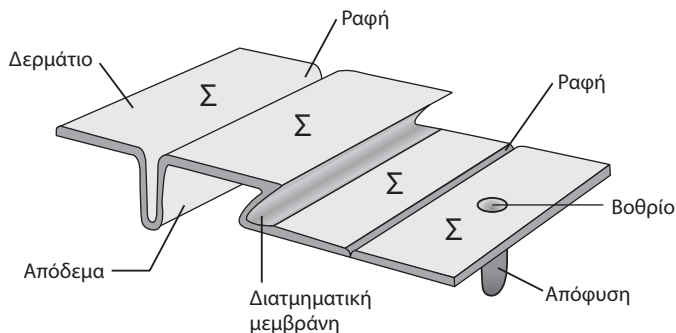
Ινώδες δερμάτιο. Είναι το εσωτερικό και παχύτερο από τα στρώματα του δερματίου. Το πλείστο του στρώματος αυτού αποτελείται από μικροϊνίδια χιτίνης ποικίλου προσανατολισμού μέσα σε θεμελιώδη μάζα πρωτεΐνης και νερού. Το ινώδες δερμάτιο περιέχει, σε ξερό βάρος περίπου 25-60% χιτίνη και ορισμένες πρωτεΐνες. Η χιτίνη (*chitin*) είναι πολυακετυλο γλυκοζαμίνη, ένας αζωτούχος πολυσακχαρίτης μεγάλου μοριακού βάρους. Από τις τρεις κρυσταλλογραφικές μορφές χιτίνης, μόνο η α-, που είναι και η πιο σταθερή, βρίσκεται στο δερμάτιο των εντόμων και άλλων αρθροπόδων. Η χιτίνη είναι αδιάλυτη στο νερό, σε αλκάλια, αραιά οξέα και οργανικούς διαλύτες. Για τις κυριότερες δομικές πρωτεΐνες του δερματίου χρησιμοποιούν τον όρο *αρθροποδίνη*. Στο δερμάτιο, περιέχονται και ορισμένες άλλες ουσίες, όπως φαινολικοί πρόδρομοι των κινονών και λιπίδια. Στο εξωτερικό στρώμα του ινώδους δερματίου που ονομάζεται και *εξωδερμάτιο* (exocuticula), μέρος των πρωτεϊνών έχει υποστεί δέψη, συνήθως με κινόνες, και έχει μετατραπεί σε σκληρωτίνη. Η σκληρωτίνιση ή δέψη είναι μια πολύπλοκη διαδικασία που περιλαμβάνει πολυμερισμό και που σταθεροποιεί πρωτεϊνικά μέρη του ζωικού σώματος. Γίνεται με αντίδραση κινονών με τις λειτουργικές ομάδες των πρωτεϊνών. Κατά μία άποψη, παρεμβάλλονται εγκάρσιοι δεσμοί μεταξύ παρακείμενων πολυπεπτιδικών αλύσεων, προκαλώντας προοδευτική σκλήρυνση, αφυδάτωση και συμπίεση των πολυμερών. Πρωτεΐνες που αλληλοδεσμεύονται με τη διαδικασία της δέψης με κινόνες, ονομάστηκαν *σκληρωτίνες*. Είναι γενικά πολύ σκληρές και ανθεκτικές σε χημική και σε φυσική αποδόμηση (Hopkins and Kramer, 1992). Η σκληρωτίνιση είναι ιδιαίτερα διαδεδομένη στα έντομα, όπου προκαλεί σκλήρυνση ή και ακαμψία του δερματίου, του περιβλήματος των αβγών, του τοιχώματος των ωσάκων, των βομβυκίων και του μεταξίου. Η σκληρωτίνιση δεν αφορά το εξωδερμάτιο ολόκληρου του σώματος του εντόμου. Τα σκληρωτινισμένα μέρη αποτελούν πλάκες που ονομάζονται σκληρίτια ή σκληρίτες. Τα σκληρίτια ενώνονται μεταξύ τους με ραφές ή με μαλακά και εύκαμπτα μέρη του δερματίου. Σε άλλα είδη το πλείστο της κεφαλικής κάψας και του θώρακα του ενηλίκου είναι σκληρωτινισμένο ενώ σε άλλα είδη δεν είναι. Η σκληρωτίνιση δεν είναι συνεχής στην κοιλία και είναι σχετικά περιορισμένη στα ανήλικα στάδια των εντόμων και ιδιαίτερα στις προνύμφες. Η παρουσία λοιπόν σκληρωτίνης στο εξωδερμάτιο το κάνει σκληρό, ανθεκτικό και συνήθως σκοτεινόχρωμο, ενώ το εσωτερικό στρώμα, το *ενδοδερμάτιο* (endocuticula) είναι εύκαμπτο, ελαστικό και ανοιχτόχρωμο. Το δερμάτιο συνεπώς διακρίνεται στα εξής στρώματα, από έξω προς τα μέσα:



Επειδή αποτελείται σε μεγάλο ποσοστό από οργανικώς σταθεροποιημένα πρωτεϊνικά πολυμερή και χιτίνη, το δερμάτιο των εντόμων είναι ισχυρό, εύκαμπτο και ελαφρό.

Το δερμάτιο δεν αποκλείει κάθε επικοινωνία μεταξύ υποδερμίδας και περιβάλλοντος. Υπάρχουν ορισμένα μικρότατα σωληνάκια που διασχίζουν το δερμάτιο, από το χιτινούχο δερμάτιο προς το επιδερμάτιο και την επιφάνεια. Όσα διασχίζουν το επιδερμάτιο και διοχετεύουν κηρώδεις ουσίες στην επιφάνεια ονομάζονται κανάλια κηρών, και όσα διασχίζουν το ινώδες (χιτινούχο) δερμάτιο ονομάζονται κανάλια-πόροι.

Ενδοσκελετός (Εικ. 2.2). Για τη στήριξη πολλών μυών και ορισμένων οργάνων, ο εξωσκελετός του εντόμου έχει εγκοιλώσεις (εσωτερικές αποφύσεις) όπου μάλιστα το δερμάτιο γίνεται ιδιαίτερα σκληρό. Το σύνολο αυτών των προς το εσωτερικό του σώματος εξοχών του εξωσκελετού ονομάζεται από ορισμένους επιστήμονες ενδοσκελετός ή ενδοφραγματικός σκελετός. Ο ενδοσκελετός είναι αναπτυγμένος ιδίως στην κεφαλή όπου ονομάζεται tentorium και στον θώρακα όπου ονομάζεται ενδοθώρακας. Ενδοσκελετός υπάρχει και στην κοιλία, αλλά τα μέρη του εισέχουν λιγότερο από ότι στον θώρακα και στην κεφαλή. Η ονομασία των εγκοιλώσεων και αποφύσεων του εξωσκελετού ποικίλλει με τους συγγραφείς. Οι εσωτερικές προεξοχές του εξωσκελετού ονομάζονται αποδέματα ή αποφύσεις, και μπορεί να είναι πολυκυτταρικές ή μονοκυτταρικές. Οι εσωτερικές αυτές προεξοχές μπορεί να έχουν μορφή εσωτερικής πτυχής (απόδεμα, arpodeme) και αντίστοιχης ραφής (suture) εξωτερικά, ή ακανθοειδούς προεξοχής (απόφυση, arorhysis) εσωτερικά και αντίστοιχου βοθρίου (pit) εξωτερικά (Εικ. 2.2). Ορισμένοι συγγραφείς ονομάζουν «φράγματα»

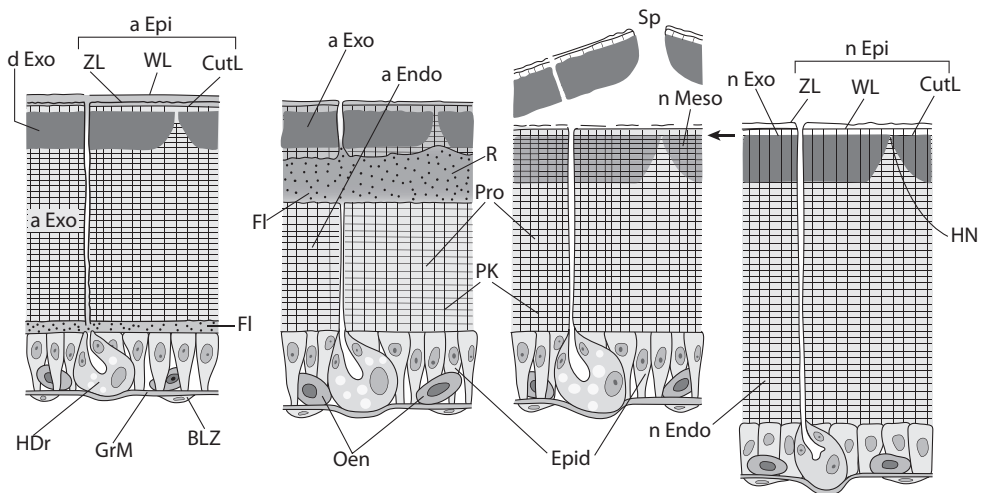


Εικόνα 2.2. Ενδοσκελετός. Ο ενδοσκελετός είναι οι εσωτερικές προεξοχές (αποδέματα και αποφύσεις) του εξωσκελετού. Στο διάγραμμα απεικονίζονται επίσης οι σκληρίτες (Σ), οι ραφές, η διατμηματική μεμβράνη και το βοθρίο (τροποποιημένο από Romoser and Stoffolano 1973).

τα εγκάρσια αποδέματα μεταξύ σωματικών τμημάτων, όπως π.χ. μεταξύ προθώρακα και μεταθώρακα, ή μεταξύ κοιλιακών τμημάτων.

ΕΚΔΥΣΗ

Τα έντομα αυξάνουν σε μέγεθος κυρίως κατά τα ανήλικα στάδια. Το δερμάτιο όμως έχει περιορισμένη ελαστικότητα και δυνατότητα να εκταθεί. Αν είναι μαλακό και από τη δημιουργία του έχει πολλές πτυχές, μπορεί βαθμιαία να τεντωθεί, οπότε και το έντομο μπορεί βαθμιαία να αυξηθεί σε μήκος και σε όγκο, όχι όμως για να καλύψει τις ανάγκες όλης της ανήλικης ζωής του. Προνύμφες Ολομετάβολων εντόμων, όπως Λεπιδοπτέρων και Διπτέρων έχουν τέτοιο σώμα, μαλακό και με πολλές πτυχές, αλλά ακόμα και σ' αυτά τα έντομα, υπάρχουν μέρη (περιοχές) του δερματίου που δεν μπορεί να αυξηθούν σε όση έκταση απαιτούν οι ανάγκες του αναπτυσσόμενου εντόμου. Είναι συνεπώς ανάγκη να αντικαθίσταται κατά περιόδους το δερμάτιο με νέο μεγαλύτερο. Αυτή την αντικατάσταση ονομάζουμε *έκδυση* (ecdysis). Όταν το μεγαλύτερο μέρος του σώματος του εντόμου περιβάλλεται από σκληρό δερμάτιο, όπως συμβαίνει στις προνύμφες των Ημιμετάβολων και Αμετάβολων εντόμων, η ανάπτυξη του σώματος σε μήκος είναι κατ' ανάγκη ασυνεχής και πραγματοποιείται κατά βαθμίδες που αντιστοιχούν στις εκδύσεις. Οι εκδύσεις λοιπόν είναι απαραίτητες για την αύξηση της επιφάνειας του δερματίου και ιδιαίτερα των σκληρών του μερών.



Εικόνα 2.3. Τέσσερις καταστάσεις (φάσεις) του εξωσκελετού προνύμφης κατά την έκδυση. Από Weber (1954), με άδεια της Gustav Fischer Verlag GmbH & Co. KG, Stuttgart. α=παλιό, BLZ=αιμοκύτταρα εμφανόμενα στη μεμβράνη βάσης, CutL=στρώμα κουτικουλίνης, Endo=ενδοδερμάτιο, Epi=επιδερμάτιο, Epid.=κύτταρα υποδερμίδας, Exo=εξωδερμάτιο, FI=υγρό (ρευστό) έκδυσης, GrM=μεμβράνη βάσης, Hdr=δερματικός αδένας (αδενικό κύτταρο), HN=ραφή δερματίου (μεταξύ σκληριτών), Meso=χώρος μεταξύ νέου δερματίου και εκδύματος, n=νέο, Oel=οιοκυτταειδή αιμοκύτταρα μέσα στην υποδερμίδα, PK=κανάλια-πόροι, Pro=procuticula (ινώδες δερμάτιο), R=χώρος μεταξύ παλαιού και νέου δερματίου, Sp=σκίσιμο του εκδύματος, WL=κηρώδες στρώμα, ZL=στρώμα cement, βέλος=όριο μεταξύ επιδερματίου και ινώδους δερματίου.

Η διαδικασία της έκδυσσης περιλαμβάνει, σε αδρές γραμμές, τα εξής έξι στάδια ή φάσεις (Εικ. 2.3): α) Τα υποδερμικά κύτταρα διογκώνονται και το δερμάτιο ξεκολλά από την υποδερμίδα. Ο αποχωρισμός αυτός του δερματίου ονομάστηκε «απόλυση». β) Παρατηρούνται μπτώσεις στα υποδερμικά κύτταρα και αρχίζει η απόθεση της κουτικουλίνης του νέου επιδερματίου που παράγεται από τα κύτταρα αυτά. Εκκρίνονται επίσης και παραφινικοί υδρογονάνθρακες, πιθανότατα από τους οινokyτες, που είναι αδενικά κύτταρα που βρίσκονται κοντά στις βάσεις των υποδερμικών κυττάρων. γ) Λίγο μετά από την αρχή της έκκρισης του νέου επιδερματίου, ο χώρος μεταξύ παλιού και νέου δερματίου γεμίζει με μία ρευστή ύλη, το «ρευστό έκδυσσης» που περιέχει πρωτεάσες και χιτινάσες που διαλύουν το μεγαλύτερο μέρος του παλιού ινώδους δερματίου και κυρίως το ενδοδερμάτιο. δ) Το ρευστό έκδυσσης και τα προϊόντα της πέψης (διάλυσης) του ενδοδερματίου απορροφούνται από τα υποδερμικά κύτταρα διαμέσου του νέου δερματίου που σχηματίζεται. ε) Τα υποδερμικά κύτταρα συνθέτουν και αποθέτουν τη χιτίνη και τις πρωτεΐνες του νέου ενδοδερματίου. Τα αμινοξέα και τα σάκχαρα του πεφθέντος ενδοδερματίου απορροφούνται και ξαναχρησιμοποιούνται ως δομικοί λίθοι των πρωτεϊνών και τις χιτίνης του νέου δερματίου. στ) Ό,τι έμεινε από το παλιό δερμάτιο, δηλαδή τα μη πεφθέντα επιδερμάτιο και εξωδερμάτιο σκίζονται, κατά μήκος ορισμένων γραμμών, στα νώτα της κεφαλής και του θώρακα, και αρχίζουν να αποβάλλονται. Για να τα αποβάλει, η pronύμφη χρειάζεται να τεντώσει το πρόσθιο μέρος του σώματός της αφού καταπιεί αέρα, ή νερό, συστειλεί τους κοιλιακούς μυς, και στη συνέχεια αυξήσει διαδοχικά την πίεση του αιμολέμφου σε διάφορα μέρη του σώματός της.

Μετά την έκδυση συνεχίζεται η αύξηση του πάχους του δερματίου, η σκληρωτίνιση, και η χρώση του. Η σκληρωτίνιση των γνάθων και των ονύχων των ταρσών γίνεται προτού

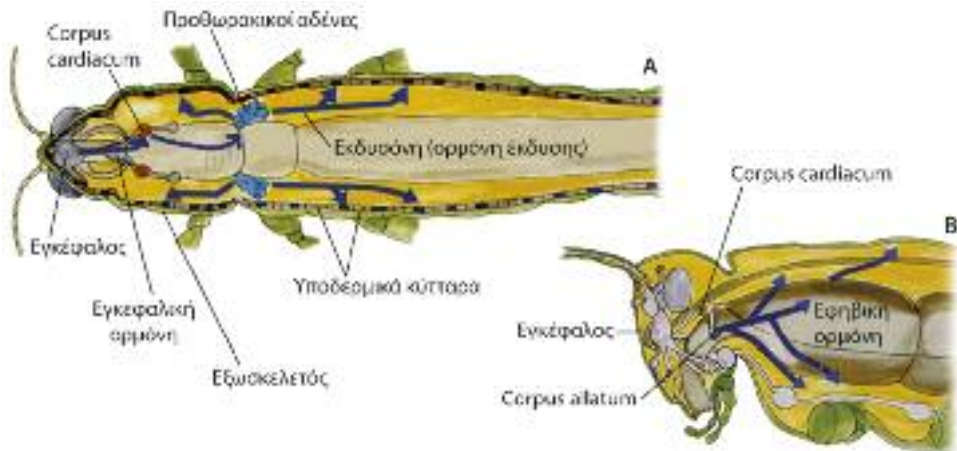


Εικόνα 2.4. Έκδυμα (exuvium) τζιτζικιού. Το έκδυμα αποτελεί τμήμα του παλαιού δερματίου που αποβάλλεται μετά την έκδυση (φωτο. Δ. Κωβαίος).

ακόμα αποβληθεί το έκδυμα (exuvium) (Εικ. 2.4). Ενώ η σκληρωτίνιση και η χρώση τελειώνουν λίγες ώρες μετά την αποβολή του εκδύματος, η σύνθεση χιτίνης και πρωτεΐνης του ενδοδερματίου και η αύξηση του πάχους του μπορεί να διαρκέσει και μέρες ή ακόμα και λίγες εβδομάδες.

Σε κάθε έκδυση, εκτός από το μέρος του παλιού δερματίου, αποβάλλονται και μέρη του ενδοσκελετού και της μεμβράνης που επενδύει το τραχειακό σύστημα, το πρόσθιο και οπίσθιο έντερο, τους εκτοδερμικές προέλευσης αδένες και τους εκφορητικούς αγωγούς των αναπαραγωγικών οργάνων.

Σε ορισμένα έντομα (είδη εντόμων), τα προνυμφικά εκδύματα (exuvia) συγκρατούνται στην άκρη της κοιλίας των προνυμφών, όπως στα *Cassidinae* των *Chrysomelidae*, ή ενσωματώνονται στο κάλυμμα που προστατεύει τις προνύμφες, όπως στο ασπίδιο των Κοκκοειδών. Η έκδυση ελέγχεται από ορμόνες που δρουν κατά τον εξής τρόπο (Εικ. 2.5): Τα νευροεκκριτικά κύτταρα του υπεροισοφαγικού γαγγλίου (εγκεφάλου) του εντόμου παράγουν την πολυπεπτιδική εγκεφαλική ορμόνη (προθωρακικοτρόπο ορμόνη), που μεταβιβάζεται στα *corpora cardiaca* όπου αποθηκεύεται, και ίσως και μετατρέπεται σε διαφορετικής δομής ορμόνη, πριν εκλυθεί στον αιμόλεμφο. Δια του αιμόλεμφου η εγκεφαλική ορμόνη μεταφέρεται στους προθωρακικούς αδένες και τους κάνει να εκκρίνουν την α-εκδυσόνη. Η α-εκδυσόνη μεταφέρεται δια του αιμόλεμφου στα διάφορα μέρη του εντόμου, όπου γρήγορα μετατρέπεται σε β-εκδυσόνη από τους εκεί ιστούς. Η β-εκδυσόνη είναι η κύρια ορμόνη της έκδυσης. Η ορμόνη αυτή ενεργοποιεί τα υποδερμικά κύτταρα, προκαλεί την έναρξη της απόλυσης και κάνει τα κύτταρα αυτά να εκκρίνουν το νέο δερμά-

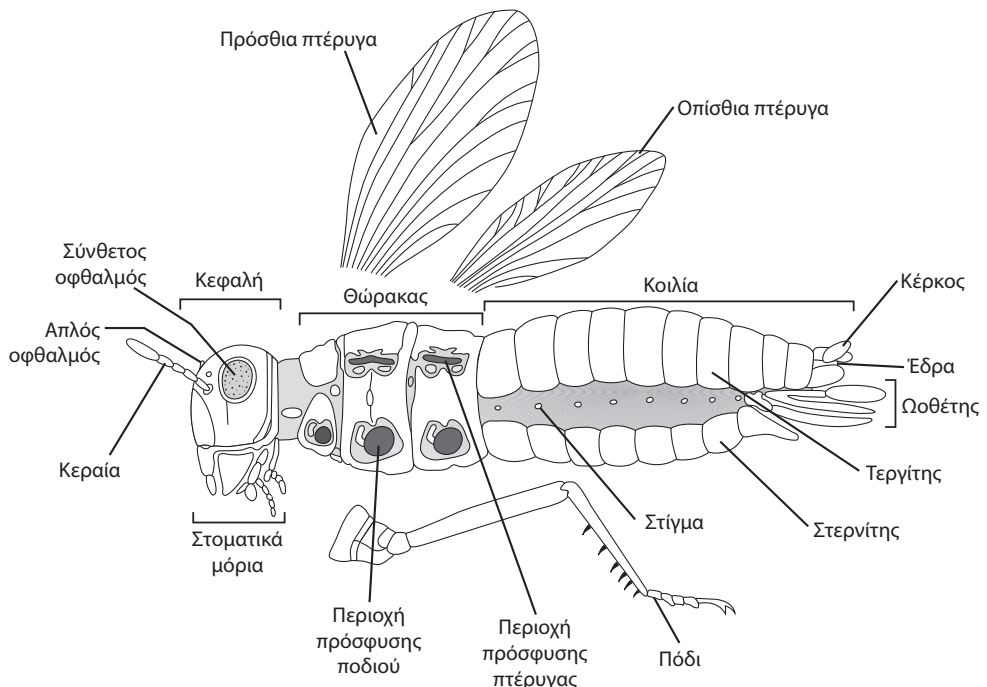


Εικόνα 2.5. Ορμόνες που ελέγχουν την ανάπτυξη των εντόμων. **A.** Εκδυσόνη (Ορμόνη έκδυσης). Τα νευροεκκριτικά κύτταρα του εγκεφάλου παράγουν την εγκεφαλική ορμόνη που μεταβιβάζεται στους αδένες *corpora cardiaca* και από εκεί διά του αιμόλεμφου μεταφέρεται στους προθωρακικούς αδένες, οι οποίοι στη συνέχεια παράγουν την εκδυσόνη. Η εκδυσόνη μεταφέρεται δια του αιμόλεμφου και ενεργοποιεί τα υποδερμικά κύτταρα ώστε να αρχίσει η διαδικασία της έκδυσης. **B.** Εφηβική ορμόνη (Juvenile hormone). Εκκρίνεται από τους αδένες *corpora allata* και σε υψηλές συγκεντρώσεις στον αιμόλεμφο διατηρεί τα εφηβικά (νεανικά) χαρακτηριστικά των εντόμων.

τιο. Κατά την έκδυση υπάρχει σε αρκετή ποσότητα και μία άλλη ορμόνη, η εφηβική ή (νεανική) ορμόνη (juvenile hormone), που την εκκρίνουν τα corpora allata. Η ορμόνη αυτή εμποδίζει την ανάπτυξη των χαρακτηριστικών της νύμφης, ή του ενηλίκου, οπότε κατά την έκδυση διατηρούνται οι χαρακτήρες της προνύμφης και δημιουργείται προνύμφη της επόμενης ηλικίας (σταδίου). Όταν η προνύμφη συμπληρώσει την ανάπτυξή της (στο τέλος της τελευταίας ηλικίας της), τα corpora allata σταματούν την έκκριση εφηβικής ορμόνης. Η μικρή ποσότητα εφηβικής ορμόνης που μένει στο σώμα της προνύμφης, σε συνδυασμό με την προθωρακική ορμόνη, προκαλεί τη δημιουργία δερματίου και οργάνων νύμφης (ryra). Στη συνέχεια, με το πέρας του σταδίου της νύμφης, η εφηβική ορμόνη απουσιάζει τελείως, οπότε παράγεται δερμάτιο και όργανα ενηλίκου (imago). Συνεπώς, όταν έρχεται η ώρα μιας έκδυσης, επαρκής συγκέντρωση εφηβικής ορμόνης οδηγεί σε παραγωγή προνύμφης, μικρή συγκέντρωση σε παραγωγή νύμφης, και έλλειψή της σε παραγωγή ενηλίκου. Επομένως, όταν η συγκέντρωση της εφηβικής ορμόνης είναι κάτω από την κρίσιμη για παραγωγή προνύμφης, έχουμε μεταμόρφωση αντί για έκδυση ή, κατ' άλλη έκφραση, με την έκδυση έχουμε και μεταμόρφωση.

2.2 ΜΕΡΗ ΤΟΥ ΣΩΜΑΤΟΣ

Στο δερμάτιο των εντόμων υπάρχουν περιοχές σκληρές και άκαμπτες ή δύσκαμπτες που ονομάζονται *σκληρίτες* (sclerites). Οι σκληρίτες ή είναι συνεχόμενοι ο ένας με τον άλλον οπότε οι γραμμές ένωσης τους λέγονται *ραφές* (suturae), ή συνδέονται με εύκαμπτες και

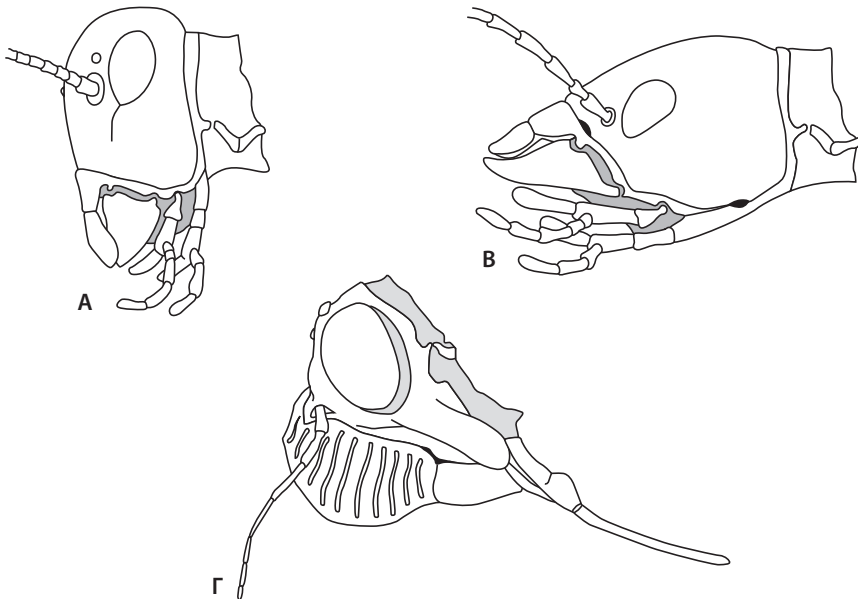


Εικόνα 2.6. Σχεδιάγραμμα πτερωτού εντόμου.

ελαστικές ζώνες δερματίου μη σκληρωτισμένες. Στα ενήλικα έντομα, η εναλλαγή σκληρών και μαλακών ζωνών δερματίου αποτελεί τον κανόνα. Οι ζώνες όπου το δερμάτιο είναι σχετικά σκληρό, μαζί με τους ιστούς και τα όργανα που περικλείουν, αποτελούν τους λεγόμενους *δακτυλίους* ή *τμήματα*. Οι μεταξύ των δακτυλίων μαλακές ζώνες λέγονται *μεσοδακτύλιες* ή *διατμηματικές μεμβράνες* ή *πτυχές (conjunctivae)*. Έχουμε λοιπόν σαφή μεταμέρεια στα έντομα, και η ελαστικότητα των διατμηματικών μεμβρανών εξασφαλίζει την ευκαμψία του σώματος. Το ίδιο συμβαίνει και στα αρθρωτά σωματικά εξαρτήματα (πόδια, κεραιές κ.ά.), ώστε να εξασφαλίζεται η αναγκαία γι' αυτά κάμψη και έκταση.

Για λόγους ευκολίας στην περιγραφή της μορφής τους, και άσχετα με το στάδιο ή την ηλικία τους, χωρίζομε το σώμα των εντόμων σε τέσσερις ζώνες: τη νωτιαία ή ραχιαία (*dorsum*), τις δύο πλευρικές (*pleurae*), και την κοιλιακή (*venter*). Σε κάθε δακτύλιο του σώματος, το νώτο συνήθως λέγεται *tergum* ή *notum*, το κάθε πλευρό *pleuron* ή *pleura*, και το κοιλιακό μέρος *sternum*. Τα κοιλιακά τμήματα λέγονται και ουρομερή, οι δε πλευρές των ουρομερών είναι εν μέρει μεμβρανώδεις.

Στο σώμα των ενήλικων εντόμων διακρίνονται συνήθως τρία μέρη ή περιοχές, ή ομάδες τμημάτων, ή τάγματα: η κεφαλή, ο θώρακας και η κοιλία (Εικ. 2.6). Στα πιο πολλά είδη εντόμων και ιδιαίτερα στο ενήλικο στάδιο, η κεφαλή, ο θώρακας και η κοιλία διακρίνονται και διαχωρίζονται σαφώς μεταξύ τους. Σε πολλά είδη, ενώ η διάκριση του σώματος σε τρία μέρη είναι σαφής στο ενήλικο, δεν είναι στα ανήλικα στάδια, όπως στην προνύμφη και στη νύμφη. Υπάρχουν όμως και είδη όπου ακόμη και στο ενήλικο τα τρία αυτά χαρα-



Εικόνα 2.7. Κεφαλές ορισμένων εντόμων ως προς τη θέση των στοματικών μορίων τους. **A.** Υπόγναθος (ακρίδες). **B.** Πρόγναθος (ορισμένα Κολεόπτερα). **Γ.** Οπισθόγναθος [ορισμένα Ετερόπτερα (βρωμούσες)] (από Snodgrass 1960).

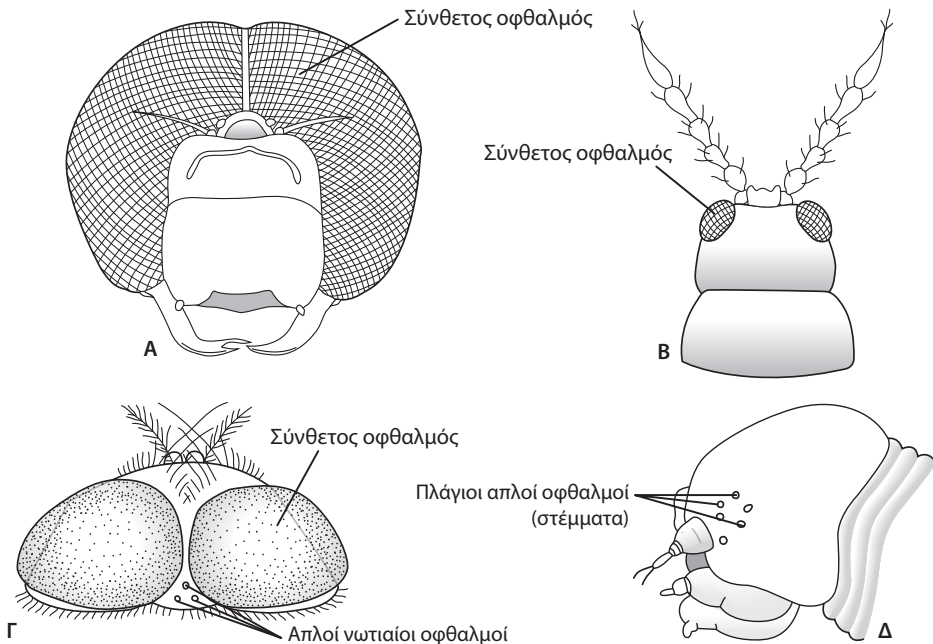
κτηριστικά μέρη του σώματος δεν διακρίνονται μεταξύ τους, τουλάχιστον εξωτερικά. Τέτοιο παράδειγμα έχουμε στα θηλυκά πολλών Κοκκοειδών.

2.3.1 Κεφαλή και εξαρτήματα

Η κεφαλή είναι το πρόσθιο μέρος του σώματος. Αποτελείται από μία κάψα με σκληρωτισμένο το πάνω (νωτιαίο) μέρος και τα πλάγια, και με σχετικά μαλακό, μεμβρανώδες το κάτω (κοιλιακό) μέρος όπου βρίσκεται το στόμα. Η κατεύθυνση της κεφαλής ως προς τον κατά μήκος άξονα του σώματος ποικίλλει με τα είδη των εντόμων (Εικ. 2.7). Λέγεται υπόγναθος όταν τα στοματικά μόρια κατευθύνονται προς τα κάτω (προς την κοιλιακή επιφάνεια) και πρόγναθος όταν κατευθύνονται προς τα εμπρός. Στην κεφαλή των ενήλικων εντόμων βρίσκονται, εξωτερικά: ένα ζευγάρι σύνθετων οφθαλμών, τρεις συνήθως απλοί οφθαλμοί, (Εικ. 2.8) ένα ζευγάρι κεραιών και τα στοματικά μόρια.

Σύνθετοι οφθαλμοί (oculi). Καταλαμβάνουν μικρό ή μεγάλο μέρος της κεφαλής. Ο καθένας αποτελείται συνήθως από λίγες ή περισσότερες δεκάδες ως χιλιάδες ομματίδια (βλέπε Αισθητήρια όργανα).

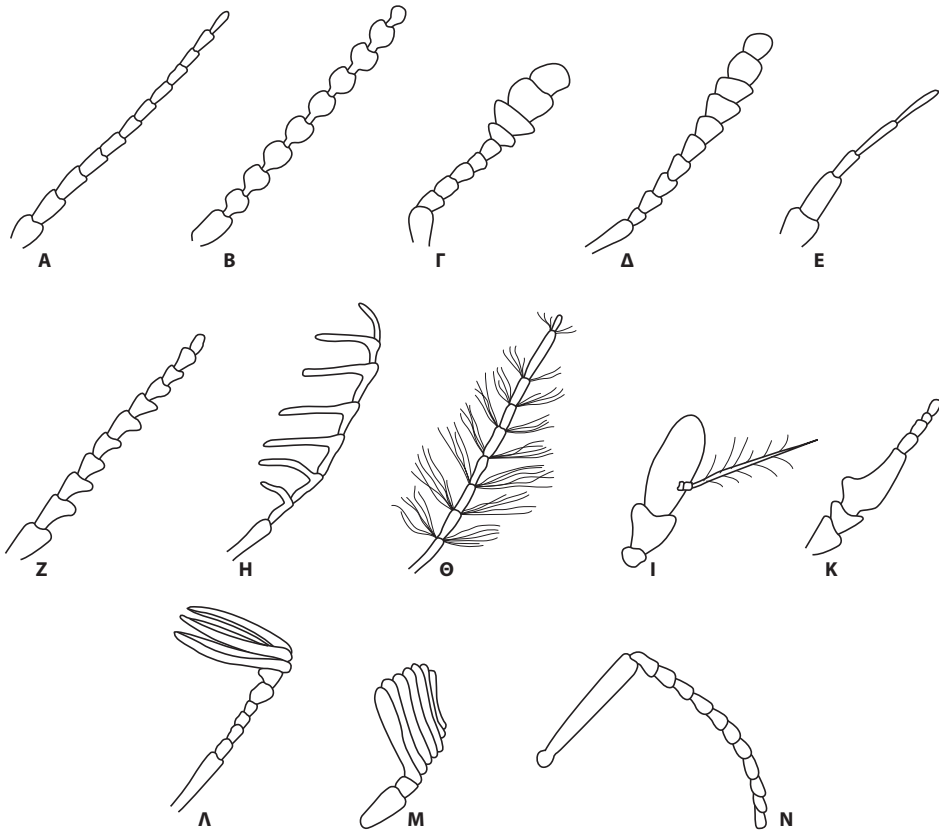
Απλοί οφθαλμοί (ocelli). Στα ενήλικα και στις προνύμφες των Ημιμεταβόλων είναι συνήθως τρεις και βρίσκονται στη μέση του μετώπου ή στην κορυφή της κεφαλής, γι αυτό και λέγονται νωτιαίοι. Όταν είναι τρεις σχηματίζουν κατά κανόνα ισοσκελές τρίγωνο με



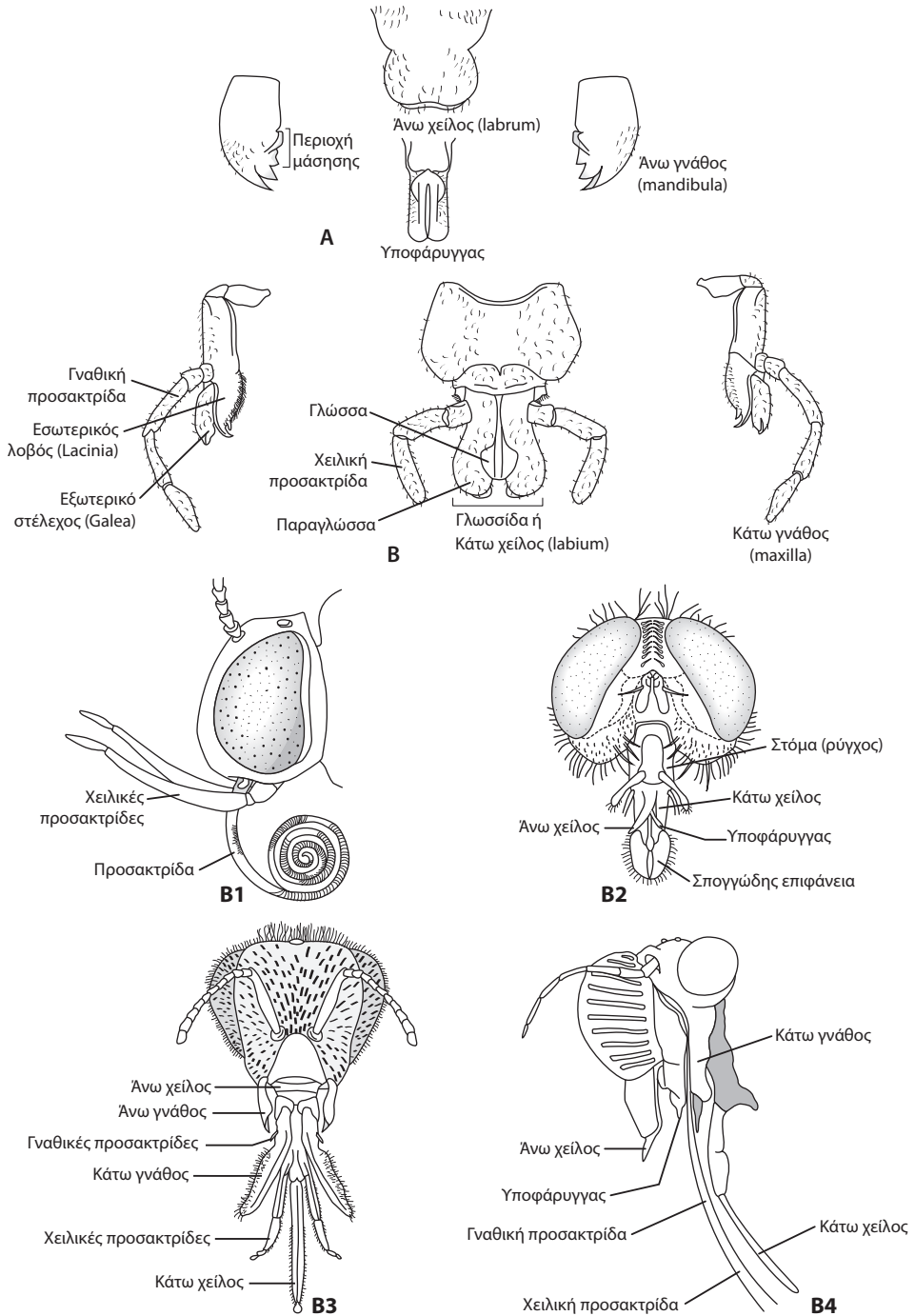
Εικόνα 2.8. Οφθαλμοί εντόμων. Σύνθετοι οφθαλμοί σε **A.** Odonata (λιβελούλα), **B.** Thysanoptera (Θρίπες), **Γ.** Diptera (*Phormia* sp) και απλοί νωτιαίοι οφθαλμοί σε τριγωνική διάταξη μεταξύ των σύνθετων, **Δ.** Στέμματα, πλάγιοι απλοί οφθαλμοί σε προνύμφες λεπιδοπτέρων (από Snodgrass 1954 (A και Δ), Essig (1958) B, Folsom and Wardle 1934 (Γ)).

την κορυφή προς τα κάτω, ή προς τα εμπρός. Σε πολλά είδη οι απλοί οφθαλμοί είναι λιγότεροι από τρεις και σε πολλά Απτερύγωτα δεν υπάρχουν. Στις προνούμφες των Ολομετάβολων εντόμων οι απλοί οφθαλμοί βρίσκονται στα πλάγια της κεφαλής, γι' αυτό και λέγονται πλάγιοι ή πλευρικοί (βλέπε Αισθητήρια όργανα).

Κεραίες (Εικ. 2.9). Είναι κινητά αρθρωτά εξαρτήματα με ποικίλο σχήμα. Συνήθως φύονται στη μετωπική χώρα της κεφαλής και μάλιστα μεταξύ των σύνθετων οφθαλμών ή κάτω από αυτούς. Σε ορισμένα είδη όπου η κεφαλή προεκτείνεται σε ρύγχος, όπως στην οικογένεια Curculionidae των Κολεοπτέρων, οι κεραίες φύονται στο ρύγχος. Ο αριθμός των άρθρων των κεραιών των ενήλικων εντόμων κυμαίνεται από 2 ή 3 σε λίγες δεκάδες. Ανάλογα με το σχήμα τους, οι κεραίες χαρακτηρίζονται ως σμηριγγοειδείς ή τριχοειδείς ή νηματοειδείς, κομβολογιοειδείς ή κομβοειδείς, πριονωτές, ροπαλοειδείς, ραβδοειδείς με σμήριγγα (σκληρή τρίχα), κεφαλωτές, γονατοειδείς, ελασματοειδείς, κτενοειδείς, πτεροειδείς, κ.ο.κ. Σε πολλά είδη εντόμων όπως σε νυκτόβια Λεπιδόπτερα και σε κουνούπια,



Εικόνα 2.9. Μορφές κεραιών ορισμένων εντόμων. **A.** Νηματοειδής (Ακρίδες). **B.** Κομβολογιοειδής (σκολύτεις). **Γ.** Κεφαλωτή (Dermestidae). **Δ.** Ροπαλοειδής (Silphidae). **Ε.** Τριχοειδής (Odonata). **Ζ.** Πριονωτή (Elateridae). **Η.** Κτενοειδής (Pyrrhocoridae). **Θ.** Πτεροειδής (αρσενικά κουνούπια). **Ι.** Με σμήριγγα (δάκος της ελιάς). **Κ.** Tabanidae. **Λ.** Ελασματοειδής (Scarabaeidae). **Μ.** Ριπιδιόμορφος (ορισμένα Κολεόπτερα). **Ν.** Γονατοειδής (Μέλισσα) (από Romoser and Stoffolano 1973).



Εικόνα 2.10. Στοματικά μόρια εντόμων. **A.** Μασητικού τύπου (κατσαρίδας). **B.** Μυζητικού τύπου. **B1.** Νέκταρος μυζητικού (Lepidoptera). **B2.** Σπογγίζοντος μυζητικού (δάκος της ελιάς). **B3.** Λείχοντος μυζητικού (μέλισσα). **B4.** Νύσσοντος μυζητικού (τζιτζίκι) (από Snodrass 1959, 1961, Herms and James 1961, James and Harwood 1969).

οι κεραίες του αρσενικού έχουν διαφορετικό σχήμα από του θηλυκού και είναι συνήθως πιο μεγάλες και με περισσότερες πλευρικές επεκτάσεις. Δηλαδή στο θηλυκό μπορεί να είναι νηματοειδείς, ενώ στο αρσενικό πτεροειδείς ή κτενοειδείς.

Στις προνύμφες των Αμετάβολων και Ημιμετάβολων εντόμων οι κεραίες είναι συνήθως του ίδιου τύπου με εκείνες των ενηλίκων. Στις προνύμφες όμως των Ολομετάβολων εντόμων οι κεραίες είναι συνήθως μικρές, με λίγα άρθρα, και σε ορισμένα είδη είναι ατροφικές.

Στοματικά μόρια. Είναι τυπικά τα εξής οκτώ: άνω χείλος (labrum), επιφάρυγξ (epipharynx), δύο άνω γνάθοι ή πρόσθιες γνάθοι (mandibulae), δύο κάτω γνάθοι ή οπίσθιες γνάθοι (maxillae), κάτω χείλος (labium), και υποφάρυγξ (hypopharynx) (Εικ. 2.10).

Κάθε κάτω γνάθος έχει ένα αρθρωτό εξάρτημα που λέγεται προσακτρίδα (palpus). Το κάτω χείλος έχει ένα ζευγάρι προσακτρίδων. Οι γναθικές προσακτρίδες έχουν 1-7 άρθρα και οι χειλικές 1-4. Οι προσακτρίδες έχουν αισθητήρια όργανα.

Στον μασητικό τύπο στοματικών μορίων, όπως είναι των ακρίδων και των κατσαρίδων, η τροφή κόβεται από τις σκληρές και ισχυρές άνω γνάθους, ενώ οι κάτω γνάθοι βοηθούν στη συγκράτηση της τροφής και συμμετέχουν στη μάσηση. Το άνω χείλος και το κάτω χείλος κλείνουν τη στοματική κοιλότητα. Ο υποφάρυγξ βρίσκεται μέσα στη στοματική κοιλότητα και πίσω από τα άλλα στοματικά μόρια. Μοιάζει συνήθως με γλώσσα. Στη βάση του υποφάρυγγα, στο κάτω μέρος, εκβάλλει ο αγωγός των σιελογόνων αδένων. Σε ορισμένα ενήλικα Δίπτερα, ο υποφάρυγξ είναι σαν ξιφίδιο και χρησιμοποιείται για νύξη.

Τα στοματικά μόρια έχουν διαφοροποιηθεί στις διάφορες κατηγορίες των εντόμων, ώστε να είναι δυνατή η λήψη και κατάποση της τροφής του κάθε είδους. Έτσι έχουμε στοματικά μόρια τύπου μασητικού ή θρυπτικού, αρπακτικού-μασητικού, αρπακτικού-μυζητικού, λείχοντος-μασητικού, μυζητικού, μυζητικού νέκταρος, νύσσοντος-μυζητικού, ξέοντος-μυζητικού, τέμνοντος-μυζητικού κ.ο.κ. Οι τύποι αυτοί στα ενήλικα έντομα συνο-



Εικόνα 2.11. Ενήλικο αρσενικό του Κολεοπτέρου *Lucanus cervus* (Lucanidae) με ιδιαίτερα μεγάλου μεγέθους γνάθους. Σε αντίθεση, τα θηλυκά έχουν γνάθους μικρού μεγέθους (φωτο. Δ.Κ.).