

Böceklerde Juvenil Hormonun Etkileri

Ş. Kısmalı*

Summary

The Effects of Juvenile Hormone in insects

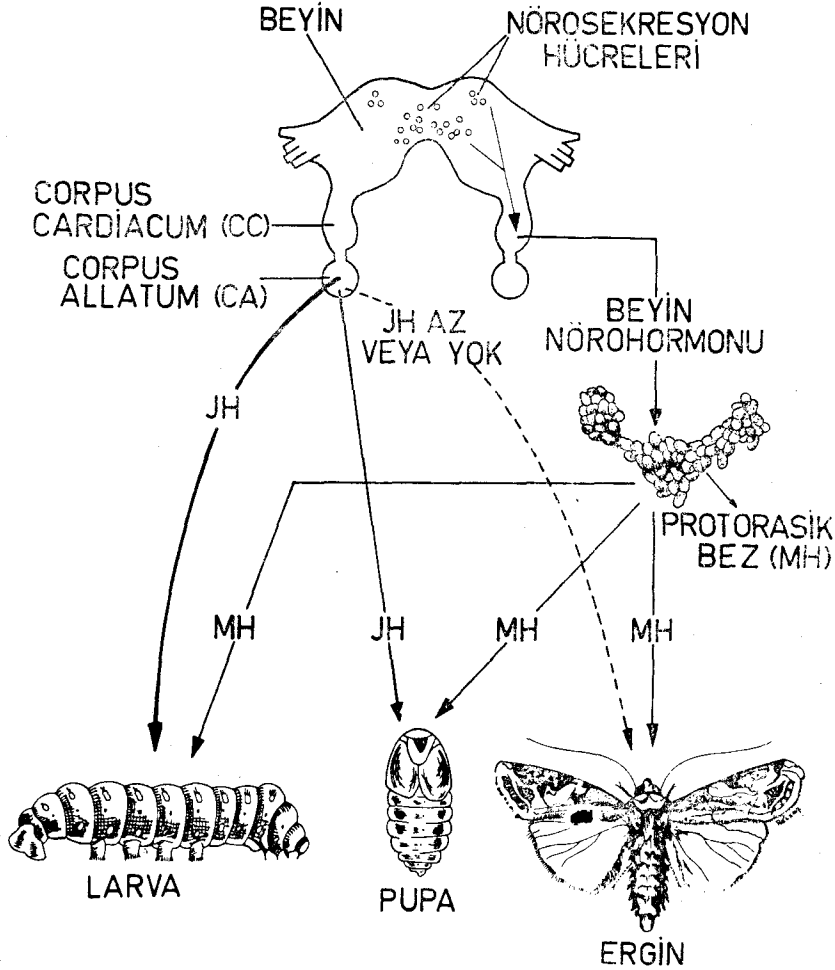
Since Wigglesworth discovered juvenile hormone and demonstrated that it inhibited metamorphosis and activated the ovarian follicle cells, there have been a great many papers describing various effects of the ca hormone and its different analogues on the most diverse structures and functions of the insect organism, on its various biochemical processes and on its chemical composition.

Yüksek organizmalarda olduğu gibi böceklerin gelişmeleri de hormonal kontrol altında olur. Bu gelişmeyi sağlayan ve «Başkalaşım (Metamorfoz) Hormonları» olarak adlandırılan üç hormon bilinmektedir (Novak, 1975) :

- Böcek beyrinde özel nörosekresyon hücreleri tarafından salgılanan aktiveleştirme hormonu (activation hormone = AH, brain hormone = BH). Bu hormon diğer iki başkalaşım hormonunun salgılanmasını kontrol etmektedir.
- Protorasik bezler veya hormon salgıladığı düşünülen ilgili diğer dokular (ovaryum, eonocyt gibi) tarafından salgılanan deri değiştirme hormonu (molting hormone = MH). Bu hormon deri değiştirmeyi, dolayısıyla büyüme ve organların gelişmesini sağlar, bu nedenle Ekdizon adı verilmiştir.
- Ca (Corpus allatum) tarafından salgılanan juvenil hormon (JH veya Neotenin). Bu hormonun böceklerde larval kısımların büyümesi, pek çok böceklerin ergin dişilerinde ovaryum follicul hücrelerinin fonksiyonu ve böcek vücudunun pek çok yapı ve fonksiyonlarında etkili olduğu bildirilmektedir.

*) E.Ü. Ziraat Fakültesi Entomoloji ve Zirai Zooloji Kürsüsü, İzmir.

Böceklerde büyüme ve başkalaşmanın kontrolünde ilk etkin etap (step) beynin özel nörosekresyon hücreleri tarafından salgılanan hormonlardır. Bu hormonlar nörosekresyon hücrelerinin aksonlarıyla cc (Corpus cardiacum)'a taşınır, orada depo edilir ve gerektiği zaman haemolymph'e salınırlar (Şekil 1). Haemolymph'le taşınan hormon protorasik bez hücrelerini ve ca hücrelerini hormon salmak üzere aktive eder. Diğer taraftan ca, cc ile sinirsel olarak da bağlantılıdır ve bu yolla da aktive edilir. Hem ca, hem de protorasik bez, şekillendikleri hormonlarını haemolymph'e salarlar. Her iki başkalaşım hormonunun haemolymph'deki seviyesinin farklı oluşu, deri değiştirmenin karakterini tayin eder.



Şekil 1. Bir kelebeğin büyüme ve başkalaşmasının sinirsel (nöral) ve endokrin kontrolünün şematik görünüşü (Turner and Bagnara, 1971)

Böceklerde JH'un varlığını ilk kez 1934 yılında Wigglesworth, *Rhodnius* sp. (Het.-Reduviidae)'da başkalaşmanın endokrin kontrolü üzerinde çalışırken bulmuştur (Williams, 1960). Bundan sonra hormonun çeşitli etkileri, biyokimyasal mekanizması ve kimyasal yapısı ile farklı analog'larının böcek organizmasının çok çeşitli yapı ve fonksiyonlarındaki etkileri üzerinde pek çok çalışma yapılmıştır.

Böceklerde JH'un çeşitli etkileri, genellikle doğrudan (direkt) ve dolaylı (indirekt) etkiler olmak üzere 2 ana dalda toplanır (Novak, 1975).

Doğrudan etkiler : JH'nun en önemli etkilerinden birisi, larval yapıların kalıcılığını sağlaması ve larvanın her gömlek değiştirmesinde başkalaşımı baskı altında tutmasıdır. Başkalaşım sırasında JH epidermis hücrelerinin salgıladığı kutikulaya etkilidir. Epidermis, fazla JH varlığında larval, az JH varlığında pupal ve JH yokluğunda ise ergin kutikulayı meydana getirir. Larvadan ca'un çıkarılması (allatectomy), gelecek gömlek değişimi için erken başkalaşmaya neden olur. Halbuki ca aşılması (implantation) veya JH enjeksiyonu ile normalden fazla (extra) larva dönemleri meydana gelir (Wigglesworth, 1970). Başkalaşım sırasında JH'un, bireye verilme zaman ve miktarına bağlı olarak larva-pupa veya pupa-ergin arası bireylerin meydana gelmesine neden olduğu deneylerle gösterilmiştir.

Böceklerin ergin dönemindeki pek çok derisel yapıların orijini olan imaginal disklerin olgunlaşmasını JH durdurur. Örneğin, Lepidoptera larvalarına pupa olmadan önce JH uygulaması, hem morfogenez'i hem de kanat disklerinde kutikula sentezini önler, JH yok olunca imaginal kanat diskleri gelişmelerine devam ederler.

JH'un embriyogenesis üzerinde de morfogenetik etkisi vardır. Riddiford and Williams (1967), *Hyalophora cecropia* L. (Lep.-Saturniidae)'nın yumurtalarına belirli bir dönemde JH uygulanmasıyla embriyonik gelişmenin durduğunu göstermişlerdir. Bundan başka, buna ek olarak yapılan diğer bazı çalışmalarda ikinci bir etki de bulunmuştur; embriyonik gelişmenin durdurulması için kritik periyoddan sonra JH verilmesiyle, yumurtalar açılmış ancak çıkan larvalar morfolojik anormalliklere sahip olarak gelişmişler ve hatta bazı durumlarda başkalaşım da görülmemiştir. Bu sonuçlara dayanarak Judy (1974) JH'un, embriyodan sonraki gelişme esnasında farklılaşacak dokuların genetik programına müdahale ettiğini bildirmektedir.

JH'un diğer bir etkisi de polymorfizm'i kontrol etmesidir. Bu etki çeşitli polymorfizm tiplerine göre aşağıdaki gibi sıralanabilir :

Termit, arı ve karınca gibi sosyal yaşayan böceklerde farklı sınıfların (kraliçe, işçi, asker) meydana gelmesinde JH etkili olmaktadır. Bal arısı

(*Apis mellifera* L. Hym.-Apidae) ile yapılan denemelerde,, işçi arı larvalarına dışarıdan topikal olarak JH verilmesiyle kraliçe arıya benzer erginler elde edilmiştir (Wirtz and Beetsma, 1972).

Çekirgelerde görülen soliter ve gregar fazların oluşmasında da yine JH etkilidir, Staal (1959) *Locusta migratoria migratorioides* R. and F. (Orth.-Acrididae)'in 2. nimf döneminde aktif ca aşılması ile, dış şartlarda gregar faz oluşturacak olanlarda bile, soliter fazın tipik yeşil renkli nimflerinin meydana geldiğini göstermiştir. Yine aynı böcek ile yapılan diğer bir denemede, 5. dönem nimflerine genç erginin ca'sı aşılmıştır. Meydana gelen erginler yeşil renkli olmuş ve buruşuk kanat, sternumda kısa kıllar bulunması vb. bazı morfolojik değişiklikler de görülmüştür.

Aphid'lerde (Hom.-Aphididae) görülen mevsimsel polymorfizm de endokrin kontrol altındadır. Örneğin, kanatların meydana gelmesi, vivipar veya ovipar olma özelliği gibi. Bu özellikler *Megoura viciae* (Buckton) ve *Brevicoryne brassicae* (L.) türlerinde gösterilmiştir. Fazla JH aktivitesi ile *M. viciae*'de kanatsız virginoparae meydana geldiği, *B. brassicae*'de ise kanatların şekil bakımından normal gelişme göstermedikleri bildirilmektedir (White, 1971).

JH'un etkilerinden bir diğeri de uçma kaslarının dejenere ve rejenere olmalarındaki rolüdür. Diyapozdaki patates böceği (*Leptinotarsa decemlineata* (Say) Col.-Chrysomelidae)'nın uçma kaslarının dejenere olması ile JH miktarındaki azalma arasında açık bir ilgi olduğu DeKort (1969) tarafından gösterilmiştir. Yazar bu etkiyi JH'un merkezi sinir sistemi üzerindeki etkisine bağlamaktadır. JH ergin böceklerde belirli bir dereceye kadar, derideki yaraların iyileşmesi ve sinir telleri ile iç organların rejenerasyonu için de gereklidir.

JH'un gonadotropik fonksiyonları da oldukça önemlidir. Pek çok böcekte ergin dönemde eşemsel olgunluğu ve yumurta gelişmesini kontrol eder. Dişi böceklerde JH yağ dokusu tarafından yumurta akı (yolk) proteinlerinin sentezini ve bu proteinlerin gelişen oocytler tarafından alınmasını uyarır. Patates böceğinin ergin dişilerinde, dişiliği karakterize eden proteinin (vitolloginin) sentezi ve bu proteinlerin follikul hücreleri tarafından alınmasında JH'un etkinliği gösterilmiştir (De Loof and De Wilde, 1970). Erkek böceklerde ise JH, spermatophore'ların gelişmesi için gereklidir.

JH'un erkek ve bazı durumlarda dişi eşey organlarında yardımcı bezler üzerinde de etkili olduğu gösterilmiştir. *Calliphora erythrocephala* (Meig.) (Dip.-Calliphoridae) erkek ve dişilerinde ca çıkarılmasını takiben yardımcı bezlerin boylarında önemli derecede azalma olmuştur.

Belirtilmiş olan morfolojik etkilere ek olarak JH, histogenesis üzerinde de çeşitli etkilere sahiptir. *Carausius morosus* Br. (Phasmoptera-Lonchodi-

dae)'un erken dönemlerinde yapılan ca çıkarılmasından sonra çeşitli patolojik değişiklikler görülmüştür (Novak, 1975). Bu değişiklikler doku dejenerasyonları ve bazı dokuların aşırı büyümeleri sonucu kanser tabiatlı urların oluşması şeklindedir.

Böceklerde diyapozun başlama ve sona ermesinde etkili faktörler üzerinde oldukça fazla çalışılmıştır. Pek çok böcekte diyapozun başlama ve sona ermesinde hormonların, özellikle JH'un oynadığı rol birçok araştırmacı tarafından bildirilmiştir (De Wilde, 1968, 1975; Geldiay, 1967; Staal, 1972). Yapılan çalışmalarda, diyapozdaki dişilere dışardan JH verilmesi veya ca aşılınması ile diyapozun sona erdiği ortaya konmuştur. Örneğin, *Anacridium aegyptium* L. (Orth.-Catantopidae)'da diyapozun sona ermesi, beyin nörosekresyon hücreleri ile ca'un aktif hale gelmesiyle olmaktadır.

Dolaylı etkiler : JH'un dolaylı etkilerinin en önemlisi gömlek değiştirmeye olan etkisidir. Böceklerde gömlek değiştirme protorasik bez hormonunun (MH) doğrudan etkisi ile olmaktadır. Ancak JH'un dolaylı olarak bu bezin aktivitesini uzattığı bildirilmektedir. Bu etki son larva döneminde aktif ca aşılınması ile normalden bir veya daha fazla larva döneminin (supernumerary larval instar) meydana gelmesine neden olmaktadır.

Böceklerin bazı içgüdüsel davranışları üzerinde de JH'un dolaylı etkisi olduğu bildirilmektedir. Örneğin, Lepidoptera larvalarının kokon örmeleri ve bazan da örülen kokonların şekli ca aşılınması ile değişmektedir. Novak (1975) bu durumun JH'un ipek bezleri üzerindeki doğrudan etkisinden değil, çok genel bir şekilde, bezlerin morfogenezlerine etkisinin sonucu olduğunu bildirmektedir. Yine bazı böceklerde JH'un eşeyssel davranışın düzenlenmesi üzerinde de oldukça etkin bir rol oynadığı yapılan çalışmalarla ortaya çıkarılmıştır. Örneğin, *Schistocerca gregaria* (Forsk.) (Orth. Catantopidae)'da genç erginin eşeyssel olgunluğunu hızlandıran erkeklik feromonu'nun salgılanmasını JH uyarabilmektedir (Slama et al., 1974). Ca'sı çıkarılmış erkeklerde feromon salgısı olmadığı bildirilmektedir.

Böceklerde pigmentasyon üzerinde JH'un etkili olabileceği *C. morosus*, *Oncopeltus fasciatus* (Dallas) (Het.-Lygaeidae), *Gryllus bimaculatus* Deg. (Orth.-Gryllidae), *L. migratoria* L. ve *Manduca sexta* (L.) (Lep.-Sphingidae) türlerinde yapılan denemelerle gösterilmiştir. Örneğin, *M. sexta* son larva döneminin 17-25 saatleri arasında JH varlığının kutikulanın koyulaşmasını önlediği, yokluğunda ise pigment oluşumu ile kutikulanın koyulaşmasını sağladığı bildirilmiştir.

JH'un, bazı doku ve organların fizyolojik fonksiyon ve büyümelerine etki yaparak metabolizmayı dolaylı olarak etkilediği bildirilmektedir. Ca aşılınması ile *C. morosus*'da oksijen harcaması yükselmiş, çıkarılması ile düşmüş-

tür. Benzer sonuçlar diğer bazı böceklerde de görülmüştür. Oksijen harcama-
sına paralel olarak mitokondri'lerin faaliyetleri de artmıştır. De Kort (1971)'a
göre JH vücuttaki amino asit, azot, glikojen, yağ ve ürik asit muhteviyatına
da etki yapmaktadır. Örneğin, *C. morosus*'da ca çıkarılmasından sonra doku-
larda amino asit birikmesi görülmüştür. Ayrıca, hem ca çıkarılması hem de
ovary çıkarılması (ovaryectomy)'ndan sonra *Musca domestica* L. (Dip.-Mus-
cidae) pupasında yağ dokusunun kaybolma oranında bir azalma olduğu bil-
dirilmektedir.

Vücuttaki su dengesi üzerinde de JH'un etkili olduğu bildirilmektedir; ca
çıkarılması sonunda, haemolymph dahil, vücutta bulunan su miktarında
azalma olduğu bildirilmiştir.

Belirtilmiş olan bütün bu etkilere ek olarak JH'un protorakotropik etkisi
de olduğu ileri sürülmektedir (Judy, 1974). Yazar Schneiderman and Gilbert'e
atfen böceklerin protorasik bezler üzerinde ikili bir kontrol sistemine sahip ol-
malarının veya JH'un larval hayat boyunca ekdizon verimini teşvik ettiği ve
başkalaşım sırasında bu fonksiyonun beyin hormonu tarafından yapıldığının
mümkün olabileceğini bildirmektedir.

Bu kadar çok etkiye sahip olan JH salgılayan ca'nın bu etkileri bir tek hor-
monla mı kontrol ettiği, yoksa gelişmenin farklı zamanlarında değişik hormon
veya hormonlar mı salgıladığı halen tartışma konusudur. Ancak ilk çalışmalar-
daki genel kanı ca'nın tek bir hormon (JH) salgıladığı şeklinde olmasına karşın
son çalışmalarda ca'nın, gelişmenin farklı zamanlarında farklı hormon sal-
dığı yolundaki görüş kuvvet kazanmaktadır.

Özet

Böceklerde juvenil hormonun varlığını ilk kez bulan Wigglesworth, bu hor-
monun başkalaşıma engel olduğunu ve ovaryum follikul hücrelerini aktive ettiğini
göstermiştir. Bundan sonra ca (corpora allata) tarafından salgılanan bu hormonun
ve farklı analoglarının, böcek organizmasının çok çeşitli yapı ve fonksiyonları
üzerindeki değişik etkilerini, biyokimyasal mekanizmasını ve kimyasal bileşimini
açıklayan pek çok çalışma yapılmıştır.

Literatür

- Geldiay, S., 1967. Hormonal control of adult reproductive diapause in the egyptian grasshopper, *Anacridium aegyptium* L., *J. Endocrinology*, 37 : 63 - 71.
- Judy, K.J., 1974. «Hormonal control of insect development, pp 7-28.» Editor: W.J. Burdette *Invertebrate Endocrinology and Hormonal Heterophyly*, Springer-Verlag, Berlin, XVI + 437 s.
- De Kort, C.A.D., 1969. Hormones and the structure and function of insect flight-muscles. *J. Endocrinology*, 43 : 14.
- , 1971. Hormonal regulation of metabolism in insects. *Meded. Fac. Landb. wetensch. Ghent*, 36 (3/4) : 848-857.
- De Loof, A. and J. De Wilde, 1970. Hormonal control of synthesis of vitellogenic female protein in the colorado beetle, *Leptinotarsa decemlineata* Say. *J. Insect Physiol.*, 16 : 1455 - 1466.
- Novak, V.J.A., 1975. *Insect Hormones*. Chapman and Hall, London, XXII + 600 s.
- Riddiford, L.M. and C.M. Williams, 1967. The effects of juvenile hormone analogues on the embryonic development of silkworms. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 57 (3) : 595 - 601.
- Slama, K., M. Romanuk and F. Sorm. 1974. *Insect Hormones and Bioanalogues*. Springer-Verlag, Wien, IX + 477 s.
- Staal, G.B. 1959. Endocrine effects in phase development in locust. *The Ontogeny of Insects. Acta symposii de evolutione insectorum Praha 1959* : 142-146.
- , 1972. «Biological activity and bioassay of juvenile hormone analogs, pp 69-94.» Editor Menn, Julius J. and Morton Beroza, *Insect Juvenile Hormones. Chemistry and Action.*, London, 341 s.
- Turner, C.D. and J. T. Bagnara, 1971. *General Endocrinology*. W.B. Saunders Company, Philadelphia, X + 659. s.
- White, D.F. 1971. Corpus allatum activity associated with development of wingbuds in cabbage aphid embryos and larvae. *J. Insect Physiol.* 17 : 761-73.
- Wigglesworth, V.B, 1970. *Insect Hormones*. San Francisco: W.H. Freeman and Company, 159 s.
- De Wilde, J., 1968. Hormones and diapause. *Excerpta Medica International Congress Series No: 184 - 364*.
- , 1975. An endocrine view of metamorphosis, polymorphism and diapause in insects. *An. Zool.*, 15 (Suppl. 1) : 13 - 27.
- Williams, C.M., 1960 *The juvenile hormone*. First International Congress of Endocrinology, Copenhagen July, 1960 : 189 - 191.
- Wirtz, P. and J. Beetsma, 1972. Induction of caste differentiation in the honey bee (*Apis mellifera*) by juvenile hormone. (Short Communication). *Ent. exp. appl.*, 15 : 517 - 520.