

Böceklerde Soğuklamanın Neden Olduğu Normalden Fazla Deri Değişirme Mekanizması

Hasan TUNAZ

Kahramanmaraş Sütçü İmam Üniversitesi, Ziraat Fakültesi, Bitki Koruma Bölümü, 46060 Kahramanmaraş

ÖZET: Uygun sıcaklık şartlarında böceklerde bir gelişme döneminden diğer bir gelişme dönemine (larvadan pupaya ve pupadan ergine) geçiş juvenil hormon, ecdysteroidler ve ecdysis-uyarıcı hormon tarafından kontrol edilmektedir. Ecdysteroid hormonu ve ecdysis-uyarıcı hormon deri değişirme hazırlığı ve deri değişirme zamanını düzenlerken, juvenil hormon deri değişirmenin niteliğini düzenlemektedir. Böceklerde deri değişirme zamanı ve uzunluğu tür içinde sabittir. Bazı böcek türleri çevrelerindeki periyodik mevsim değişikliklerine uyum sağlayabilirler. Örneğin, kış aylarında elverişsiz hava şartlarında bir çok böcek türü gelişmelerinin belirli dönemlerinde metabolizmalarını yavaşlatarak veya bir diyapoz sürecine girerek, diğer bir çok böcek türü ise elverişli hava şartlarının bulunduğu yerlere göç ederek bu eşverişsiz şartlardan kurtulmaya çalışırlar. Bununla birlikte, böceklerin yaşam döngülerinin aktif dönemlerinde ise düşük sıcaklık, böcek larvarında normalden fazla yada ekstra deri değişirmeye sebep olmaktadır. Bu durum böcekler üzerinde çok fazla stres oluşturduğundan dolayı uygun şartlar sağlanana kadar böcekler ya normal gelişmesine devam ederler veya ölürlür. Böceklerde hormonların salgılanmasının kontrolü, dışarıdan gelen çevresel uyarıların sinir sistemi ve endokrin sistemi üzerindeki etkisi ile olmaktadır. Bazı böcek türlerinde düşük sıcaklık (soğuk) prothorasicotropoların hormon salgılaması için sinyal transdüksiyon prosesini başlatmaktadır. Böceklerde endokrin sistemi çevresel uyarılara karşı kimyasal bir düzenleyicidir. İşte bu yüzden böceklerin dışarıdan gelen streslere karşı gösterdikleri tepki omurgalı hayvanların verdiği tepkiye çok benzemektedir.

Anahtar Kelimeler: Hormon, deri değişirme, düşük sıcaklık

Cold-Induced Supernumerary Molting in Insects

ABSTRACT: The foregoing findings and discussion clearly indicate that under favorable temperature conditions, the interplay of juvenile hormone, ecdysteroids and ecdysis-triggering hormones orchestrates the progression from one development stage of an insect to the next (i.e., larva-pupa-adult). Both ecdysteroid and ecdysis-triggering hormones regulate the readiness and timing of the molt, and juvenile hormone regulates the quality of the molt. The number of molts and the length of time it takes to complete a developmental stage (e.g., larva or pupa) is fairly consistent or fixed within a species. Certain species of insects become adapted to periodic or seasonal changes in their environment. For instance, in winter months, some insects undergo a period of diapause or a slow-down of metabolic rate at certain stage of development, while others migrate to regions with more favorable weather conditions. However, even during the regular season of the insect life cycle, low temperature conditions cause the production of supernumerary or extra-larval molts. Until a favorable condition resumes, insects may either proceed to normal development or die because of too much stress impinged upon them. Control of hormonal release is the cumulative effect of a complex and interrelated series of environmental stimuli (e.g., cold temperature) acting through the nervous and endocrine systems. In some insects, cold temperature (acting via a circadian pacemaker) sets the gate within which the prothoracicotropes can release their hormones to initiate the signal transduction process. The endocrine systems themselves function as the chemical mediators for the environment stimuli controlling development. It is worth noting, therefore, that the ways insects respond to external stresses is very similar to vertebrates.

Key Words: Hormones, molting, low temperature

GİRİŞ

Gelişmiş organizmalar yaşamlarının büyük bölümünde post-embriyonik büyüme hormonları tarafından kontrol edilmektedirler. Omurgalı hayvanlardaki ve bitkilerdeki hormonlar üzerinde bir çok çalışma yapılmış olmasına rağmen, omurgasız hayvanlarda hormonlarla ilgili araştırmalar son zamanlarda yapılmaktadır. Omurgasız hayvan gruplarından birisi olan böceklerde deri değişirme ve başkalaşım juvenil hormonu ve ecdysteroidler tarafından kontrol edilmektedir (Sehna, 1989; Riddiford, 1994; Hiruma ve ark., 1999). Böcek fizyolojisinin önemli araştırma konularından birisi sıcaklığın büyüme, gelişme ve başkalaşım üzerindeki etkisidir. Optimum sıcaklıkta

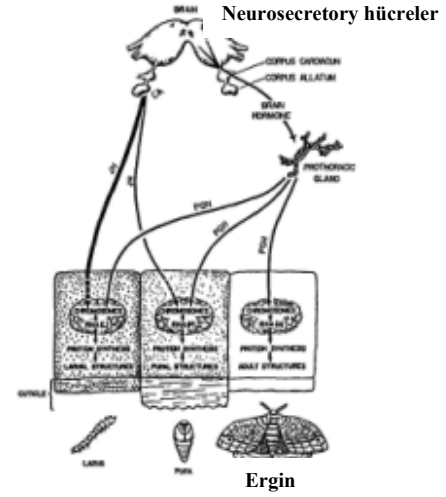
birçok böcek larvası sabit ve böcek türüne özgü bir gelişme göstermektedir. Fakat optimum sıcaklıklardaki sapmalar böcek larvalarında ekstra deri değişirmeye veya normal olmayan gelişme periyotlarına sebep olabilmektedir. Bu makele optimum olmayan sıcaklık gibi olumsuz durumların böcek gelişmesinde etkili olan endokrin üzerindeki tesiri ve optimum termal şartlarda böcek gelişimi hakkında bilgi verecektir.

BÖCEKLERDE DERİ DEĞİŞİRME SIRASINDA ENDOKRİN OLAYLARI

Omurgalı hayvanların aksine böceklerde epidermis kütikulanın dış tabakasına bağlanmış durumdadır ve

kütikula ayrılmadan böcek büyüyememektedir. Ergin olmayan böceklerde epidermis hücreleri periyodik olarak kütikuladan ayrılarak hücre bölünmesi ve hücre genişlemesi yada her ikisi birden gerçekleşerek yeni ve esnek bir kutikula salgılayarak böceğin büyümesine olanak sağlar. Yeni kutikula oluştuğu zaman epidermis hücreleri enzim salgılayarak eski kütikula iç tabakadan başlayarak hidrolize ederek parçalarlar. Yeni oluşan kütikula su geçirmez özelliktedir ve eski kütikula ecdysis (eski derinin parçalanması) sırasında vücuttan atılır (Schneiderman ve Gilbert, 1964). Bu sebepten dolayı ergin hale gelmemiş hamam böceği gibi katı ve kırılğan bir integümente sahip olan böcekler deri değişiminden hemen sonra henüz yeni kütikula sertleşmemiş durumda iken hava ile dolmaktadır. Bu tip böceklerde daha sonra kütikula sertleştiğinde ve vücut boşluğu genişlemiş olduğundan böceklerin iç organlarının büyümesi için olanak sağlanmış olur. Diğer yandan tırtıllar gibi yumuşak vücutlu böceklerde ise deri değişiminden sonra vücut buruşuk bir şekil alır ve kütikula gerilip düz bir şekil alana kadar yavaş yavaş hacimleri artar.

Ergin olmamış böceklerde periyodik hücre çoğalması ve deri değiştirme temelde iki hormon tarafından düzenlenmektedir. Bunlardan birisi beyindeki neurosecretory denilen hücreler tarafından üretilirken diğeri prothoraxda bulunan prothorasik salgı bezleri (PSB) tarafından oluşturulmaktadır (Wigglesworth, 1954). Beyin ve PSB tarafından oluşturulan bu iki hormonun karşılıklı etkileşimi bunların böceklerde deri değiştirme işleminin gerçekleşmesini sağlamalarıdır. Bu olayı ilk defa Williams (1947 ve 1948) pupal döneminde diyapoz geçiren ipek böceğindeki çalışması ile ortaya çıkarmıştır. Williams bu çalışmalarında dondurulmuş pupalardan aldığı beyinleri, beyinleri alınmış diyapoz pupalarına yerleştirdiği zaman diyapozun hemen sona erdiğini göstermiştir. Diğer yandan dondurulmuş beyinler, beyinleri alınmış diyapoz pupalarının ön ve arka kısımları gibi vücudun belirli bölgelerine yerleştirildiği zaman sadece ön kısım normal bir gelişme göstererek ergin olurken arka kısım pupa olarak kalmıştır. Bu dikkatlice yapılan denemelerde beyinin ön vücudun belirli kısımlarına yerleştirildiği zaman sadece thoraxın ön kısmının normal bir gelişme göstermesi thoraxın ön kısmının farklılaşma merkezi olduğunu açığa çıkarmıştır. Bu çalışma daha önceki bir bulgu olan başkalaşımın olabilmesi için beyin thorax içinde bir olay ile ilişkili olmak zorundadır tezini desteklemektedir. Şekil 1 de *Bombyx mori* endokrin organlarının ana yapısı gösterilmiştir. Bu türün larvaları 4 kez deri değiştirirler ve her deri değiştirme beyin hormonu tarafından başlatılır. Prothorasikotropik (beyin) hormonu (PTTH) bir neuropeptid olup moleküler ağırlığı 7000 ile 40000 dalton arasında değişmektedir ve biyolojik aktivite için gerekli olan en azından bir disülfid bağına sahiptir (King, 1983; Ishizaki ve ark., 1977).



Şekil 1. *Bombyx mori*'nin endokrin organlarının şematik görünümü ve hormon çalışma mekanizması. JH- Juvenile hormon (kalın çizgi daha yoğun JH konsantrasyonunu gösteriyor), PGH-Prothorasik salgı bezleri hormonu (Ecdysone) (Schneiderman ve Gilbert, 1964 den uyarlanmıştır).

PTTH (beyin) hormonu neurosecretory denilen hücreler tarafından beyinde sentezlenmektedir ve corpora allata tarafından salgılanmaktadır. PTTH hormonu ilk önce PSB' deki reseptör yüzeylerine bağlanmaktadır (Smith, 1993; Gu ve ark., 1996; Nagata ve ark., 1999) ve bunun sonucunda PSB hormonu olan ecdysone (deri değiştirme) hormonun salgılanmasını sağlamaktadır. Biyokimyasal olarak PSB uyarılması kuvvetli bir şekilde PSB hücrelerinin nükleusu içerisinde RNA sentezini içermektedir ve bundan sonra da sitoplazmik RNA ve protein sentezlenmektedir. Bu olaylar PSB den bir steroid hormonu olan ecdysone hormonunun sentezlenmesi için gerekli olan enzim sentezinin gerçekleşmesini sağlamaktadır. Ecdysone hormonu kan sıvısı (hemolimf) içinde salgılanır ve yağ dokusu, orta barsak ve epidermis gibi periferel dokularda aktif olmayan \square -ecdysone hormonu aktif olan \square -ecdysone hormonuna dönüştürülür. Bu aktif ecdysone hormonu nükleusun kromozomları üzerinde etkili olup gelişmekte olan böceklerde büyümeyi ve yeni kütikulanın sentezini düzenleyen sitoplazmik sentezi gerçekleştirmektedir. Bu nedenle böceklerdeki ektosteroid hormonlarının çalışma mekanizması, omurgalı hayvanlardaki steroid hormonlarının çalışma mekanizmasına çok benzemektedirler. Burada temel olay, kromatin ile hormon reseptör ilişkisi sonucunda spesifik genlerdeki transkripsiyon olayının değişmesidir.

Yeni kütikulanın sentezini takiben eski kütikula atılmadan önce (ecdysis) beyinin neurosecretory olarak adlandırılan hücreleri tarafından diğer bir peptid hormonu olan eclosion hormonu salgılanır. Bu hormonun böceklerde deri değiştirmedeki rolü fizyolojik olmaktan çok böceklerin davranışları üzerindeki etkisidir. Böceklerde deri değiştirme sırasında davranış üzerinde etkili olan diğer bir peptid hormonu son zamanlarda *Manduca sexta* (L.) (Lepidoptera: Sphingidae) larvalarından elde edilen ecdysis-uyarıcı hormondur. Bu hormonun deri değiştirme esnasında ve deri değiştirmeden önceki böcek davranışı üzerinde etkili olduğu belirtilmiştir (Truman, 1996; Zitnan ve ark., 1996; Kingan ve Adams, 2000). Bu peptid hormonu 26 amino asitten oluşup böceklerde solunum deliklerinin yakınındaki trakelerde bulunan ve Inka hücreleri olarak adlandırılan periferel hücreler tarafından üretilir. Inka hücreleri eclosion hormonları tarafından uyarılarak ecdysis-uyarıcı hormonun salgılanmasına ve bu olayın sonucunda böceklerde merkezi sinir sistemini uyarılarak eski derinin parçalanıp atılmasına neden olmaktadır. Ayrıca inka hücreleri solunum deliklerinin yakınındaki trakelerin yanında bulunmuş olmasından dolayı deri değiştirme sırasında trakelerdeki değişimi düzenlemede büyük rol almaktadır. Bu hücreler eski kütikulanın bir şekilde atılmasını (ecdysis) sağlamada en son rolü oynamaktadır. Bu yüzden daha önce, böceklerde deri değiştirme sırasında sadece eclosion hormonunun böcek davranışı üzerinde etkili olduğu sanılırken epitrakelerde bulunan inka hücrelerinin bulunuşu ile diğer bir hormonun da deri değiştirme sırasında davranış üzerinde etkili olduğu saptanmıştır. Inka hücreleri ecdysis-uyarıcı hormonu salgılayıp abdomendeki ganglionlar içine vererek deri değiştirme zamanını düzenlemektedir ve eski derinin parçalanıp vücuttan atılmasını sağlamaktadır.

Eski derinin vücuttan parçalanıp atılma işleminden sonra bir sonraki larva, pupa ya da ergin dönemine geçiş olmaktadır. Böceklerde bu geçişte hangi fizyolojik olayın etkili olduğunu anlamak ayrıca önem arz etmektedir. Araştırmacılar bu sorunun cevabını araştırırken bunun diğer bir hormon olan juvenil hormonun (JH) kontrolü altında olduğunu saptamışlardır. Bu hormonun böcek beyinin yanına yerleşmiş olan ve corpora allata (CA) olarak adlandırılan endokrin salgı bezleri tarafından salgılandığı belirtilmiştir.

Ergin olmayan böceklerde JH bulunduğunda, larva deri değiştirdiği zaman bir sonraki larva dönemine geçmektedir ve hiç bir zaman ergin döneme geçememektedir. Bu nedenle JH böceklerde büyümeye izin vermesine rağmen böceklerin ergin hale geçmesini önlemektedir.

JH biyosentezi peptidercik ve aminercik sinyaller tarafından düzenlenmektedir (Rachinsky ve Tobe, 1996). Böcek türüne ve gelişme dönemine bağlı olarak bu sinyaller uyarıcı (allatotropins) yada inhibe edici

(allatostats) etkiye sahiptir. CA hücreleri ile spesifik membran reseptörleri arasındaki karşılıklı ilişki sonucunda membran reseptörleri dışarıdan gelen sinyali aldıktan sonra bu sinyaller, nükleotidler, kalsiyum ve fosfoinositler gibi ikincil mesaj iletenler (second messenger) tarafından CA hücreleri içerisine nakledilir. Bu hücre içi second messengerin oluşması JH biyosentetik döngüde (petvey) enzimatik aktivitenin başlamasını sağlamaktadır (Rachinsky ve ark., 1994; Tobe ve ark., 1994; Yu ve ark., 1995). Böcek hücreleri, ecdysone hormonu tarafından uyarıldığı zaman, büyüme ve deri değiştirme için JH sentezlemeye başlamaktadır. Yüksek miktarda JH sentezlendiği zaman diğer bir larva dönemine geçiş yani larvaya ait kütikula sentezlenir. Diğer yandan eğer JH, JH-esteraz parçalaması (degradasyon) sonunda düşük oranda sentezlenirse aynı larva hücreleri pupa kütikulası sentezleyebilmektedir (Tobe ve Stay, 1985; Wisniewski ve ark., 1987). Bu hücreler JH yokluğunda ise pupa dönemi olmadan doğrudan ergin kütikulası salgılayabilmektedirler. Bu yüzden böceklerde beyin hormonunun (Prothorasic salgı bezinden ecdysone hormonunu serbest kılan hormon) düzenlemesi ile deri değiştirme kontrol edilirken, JH düzenlemesi ile olgunlaşma kontrol edilmektedir. JH' un aynı zamanda ergin böceklerde olgunlaşmada etkili olduğu bilinmektedir. CA'nın dışı böceklerin erginlerinde yumurta olgunlaşmasında ve erkek böceklerin erginlerinde ise eşey organlarına bağlı yardımcı salgı bezlerinin gelişmesinde etkin bir rol aldığı bilinmektedir. JH ve JH analogları ecdysteroidlerin sentezini düzenlemektedir. İpek böceklerinin, *Bombyx mori* (L.) (Lepidoptera: Bombycidae), son larva dönemi boyunca hydroprene uygulaması sonundaki JH varlığında prothorasic salgı bezi hücrelerinin PTTH hormonuna karşı hiç bir tepki vermediği ve bunun sonucunda ise ecdysteroid düzeyinin artmasının durduğu belirtilmiştir (Gu ve ark., 1997).

SOĞUKLAMA (COOLING) STRESİNİN GELİŞMEDEKİ ETKİSİ

Endokrin mekanizmasının sıcaklığa duyarlılığı *Galleria mellonella* (L.) (Lepidoptera: Pyralidae) nın son larva döneminde düşük sıcaklığa bir kaç dakika maruz bırakıldığı zaman normalden daha fazla yada ekstra bir larva dönemi için deri değiştirmesi sonucunda bulunmuştur (Cymborowski ve Bogus, 1976; Pipa, 1976). Bu araştırmacılar bu böcek türü ile sıcaklık düşürülmesi sonucunda böceklerdeki fizyolojik problemleri anlamak için uzun bir süre çalışmışlardır.

Düşük sıcaklığın *Galleria mellonella* larvaları üzerinde bilinen bazı etkileri şu şekilde sıralanmaktadır: (1) normalden daha fazla deri değiştirme; (2) larvaların kokon oluşturmada pupa olması; ve (3) çok küçük larvaların oluşması, anormal pupaların oluşması, yada erginlerin kanatlarının normal olmayışı (Cymborowski,

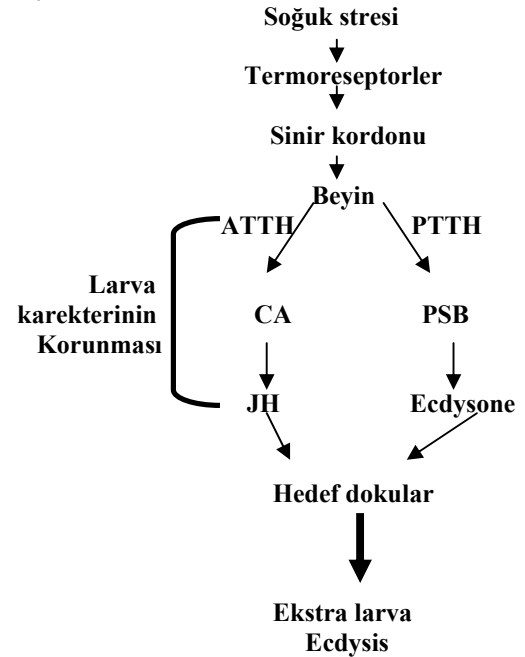
1991). Düşük sıcaklığın böcek gelişmesindeki oluşturduğu anormallikler yada gecikme arasında en çok görüleni böcek larvalarının normalden daha fazla deri değiştirmesidir.

G. mellonella' nin son dönem larvaları sıfır derecede iki gün tutulduğu zaman normal sıcaklıkta tutulan kontrol larvalarının aksine JH-esteraz enziminin azaldığı ve JH miktarının ise yükseldiği belirtilmiştir (Sehnal ve Rembold, 1985; Bogus ve ark., 1987). Bugüne kadar yapılan birçok araştırmalar optimum sıcaklıkta yüksek JH miktarının böcek larvalarında normalde pupa dönemine geçmek yerine ekstra deri değiştirmeye (normalden fazla deri değiştirme) ve böceğin larva döneminde kalmasına sebep olduğunu göstermektedir. Ancak yapılan bazı çalışmalarda böcekler soğuk şoku uygulandıktan sonra böceklerin deri değiştirme oranının ve dolayısı ile yaşamlarının değiştiği belirtilmiştir (Garcia ve ark., 2001; Campos ve ark., 2002). Buna ek olarak dondurulmuş böcek larvalarından CA (JH salgılayan salgı bezi) alındığı zaman bu böceklerin normalden fazla deri değiştirme gösteremedikleri görülmüştür. Yapılan bir çalışmada ipek böceklerinin larvalarında JH operasyonla alındığı zaman bu böceklerin prothorasik salgı bezi hücrelerinde ecdysteroid genlerinin cAMP sistemini aktif duruma geçirdiği ve larva döneminden pupa dönemine geçişin olduğu gözlenmiştir (Gu ve ark., 1997; Gilbert ve ark., 2000). Yine bu türün dondurulmuş larvalarında JH-esteraz enziminin miktarı azaltıldığı zaman JH düzeyinin yükseldiği belirlenmiştir. (McCaleb ve Kumaran, 1980). Bu yüzden ısı reseptörleri (termoreseptörler) vasıtasıyla alınan gerçek sıcaklık sinir kordonları ile beyine iletilmektedir ve beyin içinde etkileşim sonucu CA' yı aktif hale geçirmektedir.

Böceklerde normalden fazla deri değiştirme soğuklamadan (cooling) dolayı değişen ecdysteroid hormonlarının miktarından etkilenebilmektedir. Normal olarak 30 °C deki üreme koşullarında böceklerin vücut sıvısındaki ecdysteroid miktarı pupa olmadan önceki son larva döneminin sekizinci gününde maksimuma ulaşmaktadır. Fakat, bu böcekler üç saat çok düşük sıcaklık uygulaması sonunda kan sıvısındaki ecdysteroid miktarı dördüncü günde maksimuma ulaşmıştır (Cymborowski, 1991). Bu gözlemlere bağlı olarak, böceklerde düşük sıcaklık uygulama stresinin böcek beyininin allatotropik ve prothorasikotropik aktivitesini etkilediği belirtilmektedir. Bu yüzden beyin ve ventral sinir kordonu üzerinde etkili olan ve böcek gelişmesini kontrol eden neuroendokrinin çevreden gelen uyarılardan etkilendiği belirtilmektedir.

Galleria mellonella' da düşük sıcaklık uyarısı sonunda normalden daha fazla deri değiştirme mekanizması şekil 2' de gösterilmiştir. Temel olarak vücutta bilgi beyine alt sinir kordonu vasıtasıyla ulaştırılarak larva döneminden pupa dönemine geçişi ertelemeye sebep olmaktadır (Bogus ve Cymborowski,

1981). Bu olay yüksek miktarda JH üreten CA' yı uyaran allatotropik hormonunun beyinden salgılanmasını sağlamaktadır. Beyinleri dondurulan larvalarda larva özellikleri kaybolmadığından dolayı, JH varlığında PTTH hormonu serbest hale geçmektedir ve PSB uyarılarak ecdysone hormonunun sentezlenmesini sağlamaktadır. Bu yüzden de larva döneminde normalden daha fazla larva deri atılması teşvik edilmektedir. Ayrıca yüksek düzeydeki JH beyin yeniden programlanmasını önleyebilmektedir ve bu yüzden de larva döngüsü tekrar edebilmektedir. Dondurulan son dönem larvalardaki yüksek düzeydeki JH varlığında PSB, JH duyarlılığından dolayı etkisini gösterememektedir. Bir çok araştırmacı *Spodoptera littoralis* (Boisduval) (Lepidoptera: Noctuidae) ve *Manduca sexta*' da JH' nin pupa olmadan hemen önce pupa olmayı engelleme özelliğinin olduğunu ortaya koymuşlardır (Cymborowski ve Stolarz, 1979; Safranek ve ark., 1980). Bu araştırmacılar, JH larvalarda olduğu sürece prothorasik salgı bezinin aktif olmadığını ve bundan dolayı bu larvaların pupa olmadan larva olarak kaldıklarını belirtmişlerdir. Ayrıca dondurulmuş larvalarda yüksek düzeydeki JH hem beyin hem PSB' nin larva döneminden pupa dönemine geçiş programını engellemiştir.



Şekil 2. Son dönem *Galleria mellonella* larvalarında soğuk şoku uygulaması ile normalden daha fazla deri değiştirme mekanizması. ATTH-allatotropik hormone, CA-corpora allata, JH-juvenile hormone, PTTH-prothorasikotropik hormon (beyin hormonu), PSB-prothorasik salgı bezi (Bogus ve Cymborowski, 1981 den uyarlanmıştır).

Kramer ve Staal (1981), Edwards ve ark. (1983) ve Baker ve ark. (1986) yaptıkları *in vitro* denemelerinde JH anoluğu olan hydroprene' nin *M. sexta* larvalarına uygulandığı zaman CA' nin işlevini engellyerek JH sentezinin azalmasına sebep olduğunu bildirmişlerdir. Larvalarda bulunan JH düzeyinin azalmasının hydroprene' nin CA üzerindeki etkisinden dolayı bir geri iletim mekanizması olduğu bildirilmiştir. Bu sonuçlara bağlı olarak *G. mellonella*' da CA işlevi allatotropik hormon tarafından düzenlenmesinin positif geri iletim meknaizması olduğu düşünülmektedir. Bu larvalarda yüksek düzeyde JH bulunuyorsa beyindeki allatotropik etkinliğin yüksek olduğu ve bunun tersi olursa yani eğer larvalarda düşük düzeyde JH sentezi olursa beyindeki allatotropik etkinliğin düşük olduğu gerçeğini desteklemektedir.

SONUÇ

Bu güne kadar yapılan araştırmalar gösteriyor ki böceklerde deri değiştirme ve bir biyolojik dönemden diğerine geçiş JH, ecdyson hormonu, ve ecdysis-uyarıcı hormon tarafından kontrol edilmektedir. Bu hormonların çalışma mekanizması omurgalı hayvanlarda bulunan steroid hormonlarının çalışma mekanizmasına benzemektedir. Buradaki temel olay, hormonların hücre membranından hücre içerisine girerek hücre içerisindeki kromotinin hücre membranındaki reseptörlerle ilişkisi sonucunda buradaki spesifik genlerde transkripsiyon olayını başlatmasıdır. Son yıllarda böceklerde deri değiştirme sırasında bu hormonlara ek olarak bir hormonun daha görev aldığı bildirilmiştir. Ecdyson hormonu olarak adlandırılan bu hormonun deri değiştirme esnasında böcek davranışı üzerinde etkili olduğu saptanmıştır.

Böceklerde deri değiştirme veya bir biyolojik dönemden diğerine geçişte bu dört hormonun yanı sıra, çevre şartlarındaki değişiklikler de bu hormonların salgılanması üzerinde etkili olarak, normalden daha fazla deri değiştirme, larvaların kokon oluşturmada pupa olması, çok küçük larvaların oluşması ve ergin böceklerin kanatlarının normal olmayışı gibi durumlar ortaya çıkarabilmektedir.

TEŞEKKÜR

Bu makaleyi okuyup değerli görüşlerini bildiren Yrd. Doç. Dr. M. Kubilay ER ve Arş. Gör. A. Özlem TURSUN' a sonsuz teşekkürlerimi sunarım.

KAYNAKLAR

Baker, F.C., Miller, C.A., Tsai, L.W., Jamieson, G.C., Cerf, D.C., Schooley, D.A. 1986. The effects of juvenoids, anti-juvenile hormone agents and several intermediates of juvenile hormone biosynthesis on the *in vivo* juvenile hormone levels in *M. sexta* larvae. *Insect Biochem.* 16: 741-748.

- Bogus, M.I., Cymborowski, B. 1981. Chilled *G. mellonella* larvae: mechanism of supernumerary moulting. *Physiol. Entomol.* 6: 343-348.
- Bogus, M.I., Wisniewski, J.R., Cymborowski, B. 1987. Effects of lighting conditions on endocrine events in *G. Mellonella*. *J. Insect Physiol.* 33: 355-362.
- Campos, S.G.P., Rodrigues, V.C.C., Wada, C.Y., Mello, M.S. 2002. Effect of sequential cold shocks on survival and molting rate in *Triatoma infestans* Klug. *Memorias-do-Instituto-Oswaldo-Cruz.* 97: 579-582.
- Cymborowski, B. 1991. Effects of cold stress on endocrine system of *G. mellonella* larvae, In: *Hormones and metabolism in insect stress* (J. Ivanovic ve M. Jankovic-Hladni, eds), s. 99. CRC Press, Inc., Boston.
- Cymborowski, B., Bogus, M.I. 1976. Juvenilizing effect of cooling on *G. mellonella*. *J. Insect. Physiol.* 22: 669-672.
- Cymborowski, B., Stolarz, G. 1979. The role of juvenile hormone during larval-pupal transformation of *S. littoralis*: switchover in the sensitivity of the prothoracic glands to juvenile hormone. *J. Insect Physiol.* 25: 939-942.
- Edwards, J.P., Bergot, B., Staal, G.B. 1983. Effects of three compounds with anti-juvenile hormone activity and a juvenile hormone analogue on endogenous juvenile hormone levels in the tobacco hornworm, *M. sexta* larvae. *J. Insect Physiol.* 29: 83-90.
- Garcia, S.M., Garcia, N.L., Rodrigues, V.L., Mello, M.L.S. 2001. Effect of sequential cold shocks on survival and molting incidence in *Panstrongylus megistus* (Burmeister) (Hemiptera, Reduviidae). *Cryobiology.* 42: 74-77.
- Gilbert, L.I., Song, Q., Rybczynski, R. 1997. Control of ecdysteroidogenesis: Activation and inhibition of prothoracic gland activity. *Invert. Neurosci.* 3: 205-216.
- Gilbert, L.I., Rybczynski, R., Song, Q., Mizoguchi, A., Morreale, R., Smith, W.A., Matubayashi, H., Shionaya, M., Nakata, S., Kataoka, H. 2000. Dynamic regulation of prothoracic gland ecdysteroidogenesis: *M. sexta* recombinant prothoracicotrophic hormone and brain extracts have identical effects. *Insect Biochem. Molec. Biol.* 30: 1079-1089.
- Gu, S.H., Chow, Y.S., Yin, C.M. 1997. Involvement of juvenile hormone in regulation of prothoracicotrophic hormone transduction pathway during the early last instar of *B. mori*. *Mol. Cell. Endocrinol.* 127: 109-116.
- Gu, S.H., Chow, Y.S., Lin, F.J., Wu, J.L., Ho, R.J. 1996. A deficiency in prothoracicotrophic hormone transduction pathway during the early last larval instar of *B. mori*. *Mol. Cell. Endocrinol.* 120: 99-105.
- Hiruma, K., Shinoda, T., Malone, F., Riddiford, L.M. 1999. Juvenile hormone modulates 20-hydroxyecdysone-inducible ecdysone receptor and

- ultraspiracle gene expression in the tobacco hornworm, *M. sexta*. *Development-Genes and Evolution*. 209: 18-30.
- Ishizaki, H., Suzuki, A., Isogai, A., Nagasawa, H., Tamura, S. 1977. Enzymatic and chemical inactivation of partially purified prothoracicotropic (brain) hormone of the silkworm, *B. mori*. *J Insect. Physiol.* 23: 1219-1222.
- King, D.S. 1983. Chemistry and Metabolism of the juvenile hormones, In: *Endocrinology of Insects* (R.G.H. Downer ve H. Laufer, eds), s. 57. Alan R. Liss, New York.
- Kingan, T.G., Adams, M.E. 2000. Ecdysteroids regulate secretory competence in Inka cells. *J. Exp. Biol.* 203: 3011-3018.
- Kramer, S.J., Staal, G.B. 1981. In vitro studies on the mechanism of action of anti-juvenile hormone agents in larvae of *M. sexta*, In: *Juvenile hormone biochemistry* (G.E. Pratt ve G.T. Brooks, eds.), s. 425. Elsevier/North-Holland, Amsterdam.
- McCaleb, D.C., Kumaran, A.K. 1980. Control of juvenile hormone esterase activity in *G. mellonella* larvae. *J. Insect Physiol.* 26: 171-178.
- Nagata, K., Maruyama, K., Kojima, K., Yamamoto, M., Tanaka, M., Hiroshi, H., Nagasawa, H., Isogai, A., Ishizaki, H., Suzuki, A. 1999. Prothoracicotropic activity of SBRPs, the insulin-like peptides of the saturniid silkworm, *Samia cynthia ricini*. *Biochem. Biophys. Res. Commu.* 266: 575-578.
- Pipa, R.L. 1976. Supernumerary instar produced by chilled wax moth larvae: endocrine mechanisms. *J. Insect Physiol.* 22: 1641-1647.
- Rachinsky, A., Tobe, S.S. 1996. Role of second messengers in the regulation of juvenile hormone production in insects, with particular emphasis on calcium and phosphoinositide signalling. *Arch. Insect Biochem. Physiol.* 33: 259-282.
- Rachinsky, A., Zhang, J., Tobe, S.S. 1994. Signal transduction in the inhibition of juvenile hormone biosynthesis by allatostatins: roles of diacylglycerol and calcium. *Mol. Cell. Endocrinol.* 105: 89-96.
- Riddiford, L.M. 1994. Cellular and molecular actions of juvenile hormone. I. General considerations and premetamorphic actions. *Adv. Insect Physiol.* 24: 213-218.
- Safranek, L., Cymborowski, B., Williams, C.M. 1980. Effects of juvenile hormone on ecdysone-dependent development in the tobacco hornworm, *M. sexta*. *Biol. Bull.* 158: 248-256.
- Schneiderman, H.A., Gilbert, L.I. 1964. Control of growth and development in insects. *Science* 143: 325-331.
- Sehnal, F. 1989. In: *Ecdysone: From chemistry to mode of action* (J. Koolman, ed), s. 221. Georg Thieme Verlag, Stuttgart.
- Sehnal, F., Rembold, H. 1985. Brain stimulation of juvenile hormone production in insect larvae. *Experientia* 41: 684-691.
- Smith, W.A. 1993. Second messengers and the action of prothoracicotropic hormone in *M. sexta*. *Am. Zool.* 33: 330-338.
- Tobe, S.S., Stay, B. 1985. Structure and regulation of the corpus allatum. *Adv. Insect Physiol.* 18: 305-311.
- Tobe, S.S., Yu, C.G., Bendena, W.G. 1994. Allatostatins, peptide inhibitors of juvenile hormone production in insects, In: *Perspectives in comparative endocrinology* (K.G. Davey, R.E. Peter ve S.S. Tobe, eds.), s. 12. Ottawa, ON: Natl. Res. Council Canada.
- Truman, J.W. 1996. Ecdysis control sheds another layer. *Science*. 271: 40-41.
- Wigglesworth, V.B. 1952. Hormone balance and the control of metamorphosis in *Rhodnius prolixus* (Hemiptera). *J. Exp. Biol.* 29: 620-623.
- Wigglesworth, V.B. 1954. *The physiology of insect metamorphosis*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, England.
- Williams, C.M. 1947. Physiology of insect diapause. II. Interaction between the pupal brain and prothoracic glands in the metamorphosis of giant silkworm, *Platysamia cecropia*. *Biol. Bull.* 93: 89-94.
- Williams, C.M. 1948. Extrinsic control of morphogenesis as illustrated in the metamorphosis of insects. *Growth Symp.* 126: 61-66.
- Wisniewski, J.R., Muszynska-Pytel, M., Grzelak, K., Kochman, M. 1987. Biosynthesis and degradation of juvenile hormone in corpora allata and imaginal wing discs of *G. mellonella* (L). *Insect Biochem.* 17: 249-256.
- YU, C.G., Hayes, T.K., Strey, A., Bendena, W.G., Tobe, S.S. 1995. Identification and partial characterization of receptors for allatostatin in brain and corpora allata of the cockroach, *Diploptera punctata* using a binding assay and photoaffinity labeling. *Regul. Pept.* 57: 347-358.
- Zitnan, D., Kingan, T.G., Hermesman, J.L., Adams, M.E. 1996. Identification of ecdysis-triggering hormone from an epitracheal endocrine system. *Science*. 271: 88-91.