

## OMURGASIZLARDA HORMONLAR

Baki Yılmaz

### Hormones of invertebrates

**Summary:** *The development and metamorphosis in invertebrates is (regulated) by some hormones. These are prothoracicotropic hormone (PTTH), molting hormone (ecdysone), bursicon, juvenile hormone (JH) and eclosion hormone. These are produced and secreted from cells in various parts of the organism. Prothoracicotropic hormone (PTTH) stimulates the prothoracic gland to secrete the molt-inducing factor.*

*Prothoracicotropic hormone (brain hormone) acting together with ecdysone initiates the transformation of larva to pupa phase. Ecdysone, activates molting process and metamorphosis in larval, pupal phases and in adulthood. Bursicon, influences certain aspects of cuticle development, including the process of tanning (i.e hardening and darkening). Juvenile hormone, promotes the retention of the immature (juvenile) characteristics of the larva by postponing metamorphosis until the adult stage.*

*It causes molting in larvae a few times in the same phase and it also makes the larvae become bigger before it promotes the pupal phase. It regulates molting, acting together with  $\beta$ -ecdysone. In addition, eclosion hormone and bursicon have some functions at the last stage of molting.*

*In this article the formation, secretion and activation of the invertebrate hormones have been reviewed.*

**Özet:** *Omurgasızların gelişimi ve başkalaşımı birkaç hormonun denetimi altındadır. Bunlar protorakotrop hormon (PTTH), deri değiştirme hormonu (ekdizon), bursikon hormonu, gençlik hormonu (GH) ve eklozion hormonudur. Bunlar organizmanın çeşitli yerlerindeki hücrelerde oluşur ve salgılır.*

*Protorakotrop hormon (PTTH) protoraks bezlerini uyarır ve deri deęiřtirme hormonu salınımına neden olur. Protorakotrop hormon (beyin hormonu) ekdizon hormonu ile birlikte larvadan pupa dönemine geçiři bařlatır. Ekdizon, larva, pupa ve ergin dönemde deri deęiřimini ve bařkalařımı saęlar. Bursikon kabuęun bazı geliřme durumlarına, sertleřme ve renk koyulařmasına etkir. Gençlik hormonu larvanın genç kalmasını saęlar ve bařkalařımı önler. Larvanın birkaç kez aynı evrede deri deęiřtirmesine ve pupa olmadan önce büyük boyutlara ulařmasına neden olur. Beta ekdizon ile birlikte normal deri deęiřimini düzenler. Ayrıca eklozion ve bursikon hormonu kabuk deęiřiminin son ařamasında görev alır.*

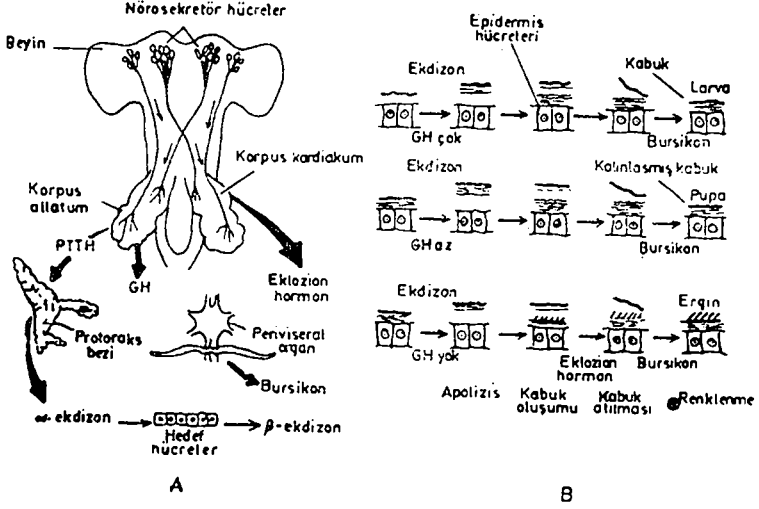
*Bu derlemede omurgasızların hormonlarının oluřumu, salınımı ve etkisi ana hatlarıyla gözden geçirilmektedir.*

### Giriř

Omurgasız hayvanların bir çoęunda, omurgalılarda salınan epinefrin, asetilkolin ve kızgınlık hormonları ile karřılařtırılabilecek hormonlar salındıęı bilinmektedir (3, 6, 19, 24). Gerçekten bazı omurgasızların doku özleri (ekstreleri) řırınga ile verildięinde de epinefrin ve asetilkolinin etkisine benzer bir etki ortaya çıkmaktadır. Ayrıca, bir-hücrelilerin bazı türlerinde düşük deriřimde (konsantrasyon) büyüme ve üremeyi hızlandıran, yüksek deriřimde ise yavařlatan düzenleyici hormonların bulunduęu belirlenmiřtir (3, 5, 11, 15, 25).

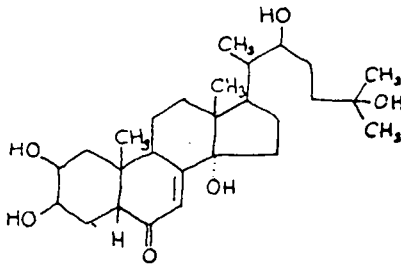
Böceklerin geliřimi ve bařkalařımı başlıca birkaç hormonun denetimi altındadır (6, 11, 15). Bu hormonlar organizmanın çeřitli yerlerinden salınır. Örneęin, nörosekretör hücreler omurgasızların beyin gangliyonunda bulunur (řekil 1 - A). Hücre gövdeleri pars interse-rebralis kesimindedir (6, 25). Bu hücreler protorakotrop hormon (PTTH) salar. Buna aynı zamanda beyin hormonu adı da verilir (3, 6, 15, 25). Protorakotrop hormon akzoplazma ile depolama yerlerine (nörohema organlar) tařınır ve burada depo edilir. Son zamanlara kadar protorakotrop hormon depolayan organların korpus kardiakum'lar olduęu sanılmaktaydı. Ancak, protorakotrop hormon salan nörosekretör beyin hücrelerinin korpus kardiakumlar'dan geçerek korpus allatum'da sona erdięi belirlenmiřtir. Korpus allatum korpus kardiakum'un iki yanında bulunur. Böylece korpus allatum'daki nörosekretör hücre uçlarında oluřan PTTH, kana verilir (3, 6, 8, 9, 15, 18). Protorakotrop hormonun kimyasal yapısı bilinmemektedir. Mo-

lekül ağırlığı yaklaşık 4500 dalton olan bir polipeptit olduğu bildirilmektedir (6, 25).



Şekil 1. Böcek endokrin sistemi (A) ve kabuktaki değişimler (B) (6).  
Fig. 1. Insect endocrine system (A) and cuticular changes (B) (6).

Kana geçen PITH protoraks bezini uyarır ve başkalaşımı sağlayan alfa ekdizon'un salınımına neden olur (Şekil 1-A, 2). Alfa ekdizon kolesterole ve omurgalıdaki steroid hormonların yapısına benzemektedir (3, 6, 8, 11, 14). Başlıca değişiklik, alfa ekdizon'da OH



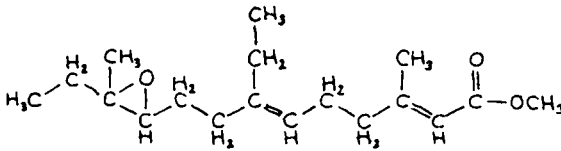
Şekil 2.  $\alpha$  — ekdizon (6).  
Fig. 2  $\alpha$  — ecdysone (6).

gruplarının daha çok bulunmasıdır. Bu gruplar, molekülü suda çözünebilir duruma getirir. Böceklerde, alfa ekdizon oluşabilmesi için besinlerinde kolesterol bulunması gerekir. Alfa ekdizon, prohormon ola-

rak düşünölmektedir. Birçok çevresel hedef hücrelerde (yağ dokular) 20 - hidroksiekdizona dönüőür. Beyinden ya da ön gangliyondan gelen uyarı protoraks bezinden ekdizon üretilmesine neden olur (6). Ekdizona deri deęiőtirme hormonu da denir. Larva, pupa ve ergin dönemde deri deęiőimini sağlar. Ekdizon hücrede adenilat siklaz-siklik AMP sistemine etkir. Bundan sonra çekirdeęe taőınan ve özel genleri etkin hale getiren reseptörlere baęlanarak epidermisi uyarır. Uyarı sonucunda yeni kabuk oluőmaya baőlar. Eski kabuk alttaki epidermis hücrelerinden ayrılır (apolizis). Bunu yeni kabuk oluőumu izler (Őekil 1-B). Yeni kabuk yumuőak olup, büyüme ve gelişmeye elverişlidir. Zamanla proteinlerle birleşerek sertleşir. Sertleşmeyi bursikon hormonu uyarır. Ayrıca, eski kabuk epidermisten salınan deęiőim sıvısında bulunan enzimlerle de kısmen parçalanır (6, 11, 25). Larvalara çok az miktarda ekdizon hormonu őırınga ile verildięinde 15 dakika içerisinde belirli bir kromozomun özel bir bölgesinin kabardıęı belirlenmiőtir (puf oluőumu). Ekdizon gençlik hormonu ile birlikte normal deri deęiőimini düzenler (3, 6, 11, 15, 23, 25). Nitekim, gençlik hormonu ortamda yüksek düzeyde bulunduęunda larva tipinde yeni kabuk gelişir. Gençlik hormonu düşük düzeyde ise, ergin tipinde kabuk oluőur ve ayrıca baőkalaőım da gerçekleşir (Őekil 1-B). Protorakotrop hormon ekdizon ile birlikte pupa döneminde geçiői baőlatır (6).

Beyinde ve sinir kordonundaki diđer nörosekretör hücrelerde bursikon hormonu oluőur. Bursikon molekül aęırlıęı 20000-40000 dalton olan bir polipeptittir. Adenilat siklazı etkin hale getirir. Kabuęun bazı gelişme durumlarını, sertleşmesini ve renk koyulaőmasını düzenler. Bu sertleşme ve renk koyulaőma olayı deęiőimden sonra birkaç saatte tamamlanır (6, 25).

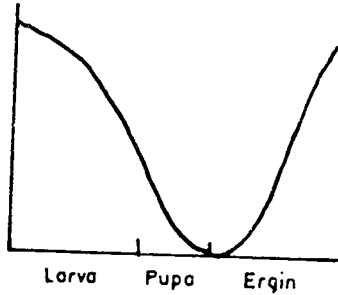
Beynin yanında yer alan ve sinirsel yapıda olmayan korpüs allatum'lar gençlik hormonu (juvenil hormon) salar (Őekil 3). Ayrıca gençlik hormonu (GH) bazı erkek güvelerin abdomenindeki yağ bezlerinde de üretilir (1-3, 5, 6). Bu hormon deęiőime uğramıő, açık zincirli ter-



Őekil 3. Gençlik hormonu I (6).

Fig. 3. Juvenile hormone I (6).

pen türevidir (25). Erken larva evresinde gençlik hormonu dolaşımında en yüksek düzeyde olup, son larva evresinde oldukça azalır ve pupa döneminin sonunda en düşük düzeye iner (6). Üreme yeteneği olan erginlerde gençlik hormonu salınımı yeniden artmaya başlar ve düzeyi yükselir (Şekil 4).



Şekil 4. Böceklerde yaşam boyunca gençlik hormonu düzeyindeki değişimler (6).

Fig. 4. Changes in the level of juvenile hormone during the insect life.

Anılan hormonun etki biçimi ekdizon ve diğer steroid hormonları gibidir. En çok erken larva evresinde etkinlik gösteren gençlik hormonu başkalaşıma, diğer bir deyişle larvanın pupa ve ergin hale geçmesine engel olur (6, 7, 14, 16, 23). Fakat deri değişimini engellemez. Pupa dönemine gelmeden önce larvanın aynı evrede birkaç kez deri değişimini, büyük boyutlara ulaşmasını ve böylece larvanın genç kalmasını sağlar. Son larva evresinde gençlik hormonu salınımı azalır, ekdizon salınımı ise artar. Bu nedenle bu evrede ekdizon etki bakımından gençlik hormonuna baskın olmaya başlar (5). Gençlik hormonu dolaşımdan kaybolunca da larvada başkalaşım oluşur. Böylece, larva önce pupa, daha sonra da ergin hale gelir (5, 16, 17, 21, 22).

Genç larvaların korpus allatum'ları çıkarıldığında erken başkalaşım oluşur ve cüce olan ergin bir birey gelişir (5, 9, 12). Buna karşın son evreye gelmiş larvaya fazla gençlik hormonu üreten genç larvanın korpus allatum'u aktarılırsa, larva ek deri değiştirmek üzere uyarılır ve pupa olmadan önce dev boyutlara ulaşır. Böylece dev yapılu bireyler oluşur ve gelişim normalden fazla sürer (5, 18, 20).

Üreme yeteneği olan ergin dişilerde gençlik hormonu düzeyi yeniden yükseldiğinden üreme sisteminin gelişiminde de rol oynar. Bu da yumurtanın olgunlaşmasını uyarır. Bazı böcek türlerinin erkeklerinde

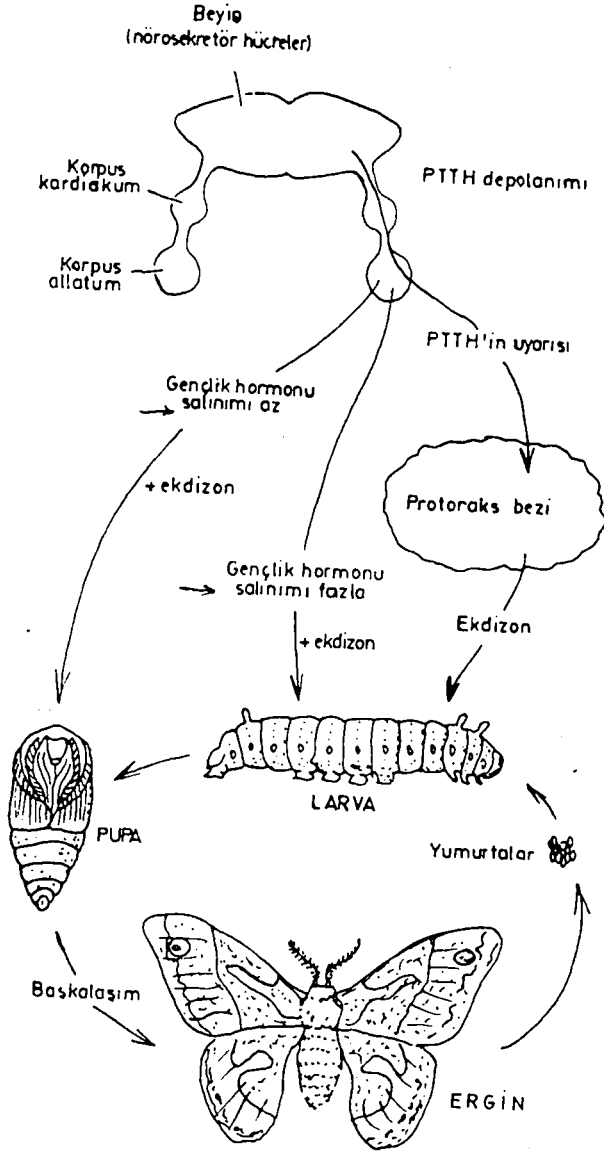
erkeklik özelliklerinin gelişimine neden olur. Dişi böceklerde yumurtalıklarda yumurta sarısı proteinlerinin oluşumunu da düzenler (4, 5, 6, 10, 13, 25).

Eklozion hormonu korpus kardiakum'dan salınan ve molekül ağırlığı yaklaşık 8000 dalton olan bir polipeptittir (6, 25). Söz konusu hormon siklik guanilat siklazı etkiler ve siklik guanozin monofosfat (GMP) düzeyini önemli ölçüde yükseltir. Bursikon hormonu ile birlikte kabuk değişiminin son evrelerini düzenler ve eski kabukların sıyrılmasını başlatır (11, 24, 25). Yeni değişmiş kabuk yumuşak ve soluk renktedir. Bundan sonra bursikon etkisi altında kabuk sertleşir, renk koyulaşır. Bazı türlerde pupa kabuklarının atılmasını eklozion hormonu sağlar (6). Her kabuk değişiminde kabuğun türü salınan gençlik hormonu düzeyine bağlıdır (6, 15, 25).

Şekil 5'de hormonların cecropia güvesinde büyüme ve gelişim üzerine etkisi görülmektedir. PTHH, gençlik hormonu ve  $\beta$ -ekdizon evre değiştirmenin başlamasını etkiler. Larva değişimleri protorakotrop hormonla (PTHH) uyarılır. PTHH protoraks bezinden ekdizon hormonu salgılamasına neden olur (3, 6, 8, 25). Büyüme devam eder, ancak gençlik hormonu (GH) en düşük düzeyin altına düşmediği sürece böcek larva olarak kalır. Bu büyüme ve değişim 4 ya da 5 evrede olur. Bu sırada gençlik hormonunda sürekli bir azalım görülür. Gençlik hormonu düzeyinin azalımı pupa evresine geçişe olanak sağlar. Güve kışı pupa halinde geçirir. Sürekli soğuk etkisi altında kalma PTHH salgılamasını uyarır. Bu da ekdizon salgılamasına yol açar. Ekdizon, gençlik hormonu yokluğunda ergin güvenin oluşumuna neden olur. Bir böceğin normal gelişimi her evrede gençlik hormonu düzeyi ile düzenlenir. Gençlik hormonunun rolü, iki yaşayışlılar yani kurbağagillerdeki (amfibiler) tiroit hormonlarının sağladığı düzenlemeye benzer biçimdedir. Her iki durumda da, hormon düzeyi ile gelişme evresi arasında dengesizlik oluşursa, normal olmayan bir gelişim görülür (6, 7, 11, 14, 17, 25).

### Sonuç

Tüm omurgasızlarda hormonlar birbirinin tam benzeri değildir. Örneğin, I, II, III olarak üç tipi bulunan gençlik hormonunun I ve II. tipi daha çok kelebeklerde, III. tipi çekirgeler, kınkanatlılar ve zar kanatlılarda bulunmaktadır. Protorakotrop hormon da A ve B olarak değişik türlerde rastlanılmaktadır. Ayrıca, literatürde böceklere iliş-



Şekil 5. Böceklerde başkalaşım sırasında hormonların karşılıklı etkileşimi (6).  
 Fig. 5. Hormone interactions in insects during the metamorphosis process (6).

kin hormon bildirimlerine çok rastlanılmasına karşın, diğer omurgasızlarınkine ilişkin bildirimlere az rastlanılmaktadır. Sonuç olarak, omurgasızların, gelişim, başkalaşım konularında hormonlarla ilişkisinin açıklanmasını bekleyen pek çok sorunun bulunduğunu belirtiriz.

#### Kaynaklar

1. Baker, F.C., Hagedorn, H.H., Schooley, D.A. and Wheelock, G. (1983). *Mosquito juvenile hormone: Identification and bioassay activity*. J. Insect. Physiol., 29, 465-470. Cited: Readio, J., Peck, K., Meola, R. and Dahm, K.H. (1988). *Corpus allatum activity (in vitro) in female culex pipiens during adult life cycle..* J. Insect. Physiol., 34 (2): 131-135.
2. Bergot, B.J., Ratcliff, M., Schooley, D.A. (1981). *Method for quantitative determination of the four known juvenile hormones in insect tissue using gas chromatography-mass spectrometry*. J. Chromat. 204: 231-244. Cited: Readio, J., Peck, K., Meola, R. and Dahm, K.H. (1988). *Corpus allatum activity (in vitro) in female culex pipiens during adult life cycle*. J. Insect Physiol., 34 (2): 131-135.
3. Chen, J.H., Fugo, H., Nakajima, M., Nagasawa, H. and Suzuki, A. (1987). *Neurohormones in developing embryos of the silkworm, Bombyx mori: The presence and characteristics of prothoracicotropic hormone*. B.J. Insect. Physiol., 33 (6): 407-411.
4. Demirsoy, A. (1985). *Yaşamın temel kuralları*. Cilt I, kısım I, Hacettepe Üniversitesi yayınları: A /52, Metaksan Ltd. Şti., Ankara.
5. Demirsoy, A. (1985). *Yaşamın temel kuralları*. Cilt I, kısım II, Hacettepe Üniversitesi yayınları: A / 53, Metaksan Ltd. Şti., Ankara.
6. Eckert, R., Randall, D. (1983). *Animal physiology*. Second edition. W.H. Freeman and Company, New York.
7. Feinsod, F.M. and Spielman, A. (1980). *Independently regulated juvenile hormone activity and vitellogenesis in mosquitoes*. J. Insect. Physiol., 26: 829-832.
8. Fugo, H., Chen, J.H., Nakajima, M., Nagasawa, H. and Suzuki, A. (1987). *Neurohormon in developing embryos of the silkworm, Bombyx mori: Presence and characteristics of PTTH-S*. J. Insect. Physiol. 33: 243-248.
9. Gwadz, R.W. and Spielman, A. (1973). *Corpus allatum control of ovarian development in Aedes aegypti*. J. Insect. Physiol., 19: 1441-1448.
10. Hagedorn, H.H., Turner, S., Hagedorn, E.A., Pontecorvo, D., Greenbaum, P., Pfeiffer, D., Wheelock, G. and Flanagan, T.R. (1977). *Postemergence growth of the ovarian follicles of Aedes aegypti*. J. Insect. Physiol., 23: 203-206.
11. Kerkut, G.A., Gilbert, L.I. (1985). *Comprehensive Insect Physiology, Biochemistry and Pharmacology*. Vol. 1, 7, 8. Pergamon Press, Oxford.
12. Lea, A.O. (1963). *Some relationships between environment, corpora allata, and egg maturation in acdine mosquitoes*. J. Insect. Physiol., 9: 793-809.

13. **Lea, A.O.** (1968). *Mating without insemination in virgin Aedes aegypti*. J. Insect. Physiol., 14: 305-308.
14. **Meola, R. and Readio, J.** (1987). *Juvenile hormone regulation of the second biting cycle in culex pipiens*. J. Insect. Physiol., 33: 751-754.
15. **Novak, V.J.A.** (1976). *Insect hormones*. Chapman and Hall, London.
16. **Patterson, J.W.** (1974). *A comparison of the morphogenetic and sterilizing activities of juvenile hormone mimics on Aedes aegypti*. J. Insect. Physiol., 20: 2095-2106.
17. **Readio, J. and Meola, R.** (1985). *Two stages of juvenile hormon-mediated growth of secondary follicles in culex pipiens*. J. Insect. Physiol., 31: 559-562.
18. **Readio, J., Peck, K., Meola, R. and Dahm, K.H.** (1988). *Corpus allatum activity (in vitro) in female culex pipiens during adult life cycle*. J. Insect. Physiol., 34(2): 131-135.
19. **Rockstein, M.** (1964). *The physiology of insecta*. Vol. I-III. Academic press. New York and London.
20. **Rossignol, P.A., Feinsod, F.M. and Spielman, A.** (1981). *Inhibitory regulation of corpus allatum activity in mosquitoes*. J. Insect. Physiol., 27: 651-654.
21. **Ruegg, R.P., Tobe, S.S. and Loher, N.** (1986). *Juvenile hormone biosynthesis during egg development in the cricket, Teleogryllus commodus*. J. Insect. Physiol., 32: 517-521.
22. **Shapiro, A.B., Wheelock, G.D., Hagedorn, H.H., Baker, F.C., Tsai, L.W. and Schooley, D.A.** (1986). *Juvenile hormone and juvenile hormone esterase in adult females of the mosquito Aedes aegypti*. J. Insect. Physiol., 32: 867-877.
23. **Villee, C.A.** (1979). *Genel biyoloji*. (Çev. Şişli, M.N., Bozcuk, A.N., Bozcuk, S., Boşgelmez, A.). Milli Eğitim Basımevi, İstanbul.
24. **Wigglesworth, V.B.** (1974). *The principles of insect physiology*. 7. ed., Methwen, London.
25. **Zubay, G.** (1984). *Biochemistry*. Addison-Wesley Publishing Company, London.