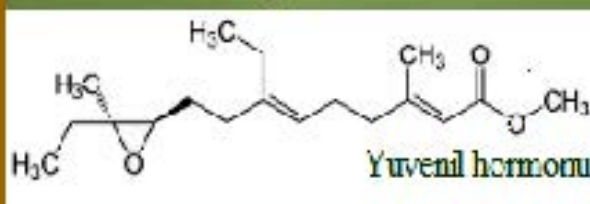


H.F. Quliyeva

**ZƏRƏRLİ HƏŞƏRATLAR:  
NEYROENDOKRİN TƏNZİMİN  
FİZİOLOJİ VƏ BİOKİMYƏVİ  
ASPEKTLƏRİ**



B a k ı - 2015

AZƏRBAYCAN MİLLİ ELMLƏR AKADEMİYASI  
ZOOLOGİYA İNSTİTUTU  
BAKİ DÖVLƏT UNİVERSİTETİ

---

H.F. Quliyeva

ZƏRƏRLİ HƏŞƏRATLAR:  
NEYROENDOKRİN TƏNZİMİN  
FİZİOLOJİ VƏ BİOKİMYƏVİ  
ASPEKTLƏRİ

*Azərbaycan Milli Elmlər Akademiyasının  
70 illiyinə həsr olunur*

Bakı – “Bayramoğlu”- 2015

UOT 591.147:577.17:595.7

*Rəyçilər*

biologiya elmləri doktoru, professor

*A.Ə.Abdinbəyova*

biologiya elmləri doktoru, professor

*N.M. Kutuzova*

**H. F. Quliyeva.** Zərərli həşəratlar: neyroendokrin tənzimin fizioloji və biokimyəvi aspektləri.- Bakı: Bayramoğlu, 2015, 397 səh.

Monoqrafiyada həşəratların neyroendokrin sisteminin strukturu, metamorfoz hormonlarının kimyəvi təbiəti və həyat fəaliyyətinin ən mühüm proseslərinin tənzimində iştirakı barədə məlumat verilir. Kitabda qabıqdəyişmə, metamorfoz, reproduktiv inkişaf, maddələr mübadiləsi, həmçinin növlərin mövsümi tsikllərinin hormonal tənzimi mexanizmləri analiz edilir. Xüsusi bölmələrdə hormonların funksional fəallığını imitasiya edən sintetik analoqlardan, inkişafı tənzimləmə proseslərində istifadə imkanları da müzakirə olunur.

Cədvəl 41, Şəkil 72, Sxem 7, Biblioqr.: 576

ISBN 5-8066-1434-6

© Quliyeva H.F., 2015

© “Bayramoğlu” nəşriyyatı, 2015

*“Normal nimfalarda V yaşa qədər metamorfozun baş verməməsi qanda ingibirləşdirici amil və ya hormonun olması ilə əlaqədardır...”*

*Wigglesworth (1934)*

## ÖN SÖZ

Hazırda eksperimental entomologiyanın intensiv surətdə inkişaf edən sahələrindən biri həşəratların endokrinologiyasıdır. Belə ki, XX əsrin 60-cı illərindən bəri həşərat hormonlarının kimyəvi təbiəti və təsir mexanzminin tədqiqi sahəsində olduqca böyük nailiyyətlər əldə olunmuşdur.

Bu sahəyə marağın, yəni həşəratların müxtəlif qruplarının xüsusən də zərərvericilərin böyümə, inkişaf və çoxalmasının hormonal tənzimi məsələlərinin tədqiqinin bir sıra səbəbləri vardır. Əvvəla, hormonlar növün ontogenezinin xarakterinin müəyyənlişməsində mühüm əhəmiyyət kəsb edir. Həşəratlarda bu, müxtəlifdir və çox vaxt prinsipial xarakterli morfoloji dəyişikliklərlə müşayiət olunur. İkincisi, məlum olduğu kimi, mühit amillərinin dəyişkən təsirinə qarşı həşəratlarda müxtəlif uyğunlaşmalar əmələ gəlir ki, hormonların bu proseslərin tənzimində rolu böyükdür. Lakin bu istiqamətin intensiv surətdə inkişafının əsas səbəbi, həşəratların endokrinologiyası sahəsində əldə olunmuş nəticələrinin əməli əhəmiyyət kəsb etməsidir. Belə imkanlar, Vilyams və Slama tərəfindən *yuvənıl hormonlarının* analoqları, həmçinin Bauersin *prokosenləri* kəşf etdikdən sonra əldə olunmuşdur. Təsir baxımından bir-birinin əksi olan bu iki birləşmələr III və IV nəsil insektisidlərin yarıdılmasına təkan vermişdir. Həmin insektisidlər selektiv (seçici) təsirə malik olmaqla yanaşı, ekoloji cəhətdən təmiz preparatlar hesab olunur, çünki ətraf mühitə praktiki olaraq, təsir göstərmirlər. Dünyanın bir çox ölkələrində fizioloqlar, biokimyəçilər və genetiklərin apardığı tədqiqatlar nəticəsində həşəratların bir çox hormonlarının strukturu müəyyənləşmişdir, onların titrinin,

yəni miqdarı analiz üsulları işlənib hazırlanmış və hormonlarla gen ekspressiyası arasındakı əlaqə aşkar olunmuşdur. Bu tədqiqatların geniş vüsət almasına səbəb, Yer üzərində praktiki olaraq, bütün ekoloji əraziləri tutmuş həşəratların qeyri-adi çoxşəkilliliyidir. Təkamül boyu həşəratların ontogenezində müxtəlif məqsədlər üçün eyni hormonlardan istifadə etmək qabiliyyəti formalaşmışdır. Bu baxımdan, həşəratlar olduqca maraqlıdır, yəni dəyişməz kimyəvi təbiətə malik olan hormonlar müxtəlif istiqamətli prosesləri öz nəzarəti altında saxlaya bilərlər. Geniş surətdə həyata keçirilən tədqiqatlar arasında xüsusi əhəmiyyət daşıyan və nəticələri ilə fərqlənən işlər vardır. Bu nəticələr, müxtəlif hormonların ontogenetik və növ baxımından təsir xüsusiyyətlərini qiymətləndirməyə imkan verir.

Hazırkı monoqrafiya bu baxımdan maraqlıdır, çünki həşəratların artıq məlum olan bütün hormonlarının təsir mexanizminin fizioloji və biokimyəvi aspektdə xüsusiyyətlərini əks etdirir. Daha doğrusu, bu kitab, hormonlar və onların analoglarından istifadə etməklə, ayrı-ayrı hormonların kimyəvi strukturu, metabolizmi, təsir mexanizminə dair mövcud ədəbiyyat məlumatları və şəxsi nəticələrin kompleks şəkildə ümumiləşdirilmiş formasıdır. Burada xüsusi diqqət, yuvenil hormonları və ekdisteroidlərin bir sıra fizioloji proseslər, üzvü birləşmələrin mübadiləsi proseslərinə təsiri araşdırılır.

Monoqrafiyanın sonunda kənd təsərrüfatı bitkiləri və meşə ağaclarının zərərvericiləri olan həşəratlara qarşı mübarizədə hormonal təbiətli tənzimləyicilərdən istifadə imkanları haqqında məlumat verilir. Bu fəsil, entomoloqlar və bitki mühafizəsi sahəsində çalışan mütəxəssislər üçün maraqlıdır belə ki, yeni mübarizə tədbirlərinin işlənib hazırlanmasında bu məlumatlardan istifadə etmək olar. Belə ki, fizioloqo-biokimyəvi aspektdə aparılan tədqiqatların üstün cəhəti ondan ibarətdir ki, problemin həllində tədqiqatların sonrakı istiqamətini düzgün müəyyənləşdirməyə imkan yaradır.

*Müəllif*

## QISADILMIŞ SÖZLƏRİN SİYAHISI

- PTTH – protorakotrop hormonu  
YH – yuvenil hormonu  
YHA – yuvenil hormonun analoqu  
YHE- yuvenil hormon esteraza  
QH – qabıqdəyişmə hormonu  
PTV – peritraxial vəzi  
c.a. – *corpora allata* (əlavə cisimlər)  
c.c. – *corpora cardiaca* (kardial cisimlər)  
NSH – neyrosekretor hüceyrələr  
FA – YH-esterazanı fəallaşdıran amil  
SA – stimulyator amili  
AKH – adipokinetik hormon  
RNT – ribonuklein turşusu  
DNT – dezoksiribonuklein turşusu  
SDG- suksinatdehidrogenaza  
AMF – adenizinmonofosfat  
sAMF – sitazoladenizinmonofosfat  
sQMF – sitazolquanidinmonofosfat  
DA – dioksifenilamin  
TAT – tirozinaminotransferaza  
MFMO – monofenol-monooksigenaza  
TDK – tirozindekarboksilaza  
MFMO - monofenolmonooksidaza  
TDK - tirozindekarboksilaza

## GİRİŞ

Həşəratların fərdi inkişaf xüsusiyyətləri digər heyvani qruplardan fərqlidir. Həmin xüsusiyyətlərdən başlıcası, bu sinifə aid olan növlərin çoxusunun ontogenezində metamorfozun olmasıdır. İnkişafın tam çevrilmə yolu ilə getməsi həmin həşərat növlərinin inkişaf tsiklinin qidalanma, böyümə, çoxalma, yayılma fazalarına differensiasiya etməsilə əlaqədardır.

Həşəratı səciyyələndirən ikinci xüsusiyyət, xitin tərkibli ekzoskeletin olması və bununla əlaqədar olaraq, periodik şəkildə fərdin qabıqdəyişməsidir. Üçüncü, fərqləndirici əlamət, qeyri-əlverişli şəraiti keçirmək üçün təkamül prosesində formalaşmış filogenetik uyğunlaşma, yəni diapauzanın olmasıdır. İnkişafın müvəqqəti olaraq dayanması, daha doğrusu, zəifləməsi formasında biruzə verən bu fizioloji sakitlik halı ontogenezin müxtəlif fazalarında baş verə bilər.

İlk dəfə olaraq, həşəratın bu mürəkkəb inkişaf tsiklinin tənziminin fizioloji mexanizmi *Rhodnius prolixus* taxtabitisinin sürfələri üzərində öyrənilmişdir (*Kopeç, 1917, 1922; Wigglesworth, 1934, 1936*). Həmin tədqiqatların nəticələrinə görə, həşəratın inkişafının hormonal tənzimi, orqanizmin bütün həyati proseslərinin inteqrasiyasını və mühit amillərinin dəyişkən təsiri şəraitində onların sinxronluğunu təmin edir.

XX əsrin 30-40-cı illərində fizioloqların intensiv surətdə apardığı çoxsaylı tədqiqatların nəticəsində məlum olmuşdur ki, həşəratın fəaliyyəti xüsusi kimyəvi koordinatorlar və inteqratorlar vasitəsilə həyata keçirilir. Aparılan tədqiqatlar nəticəsində həmin birləşmələri sintez edən orqanlar da aşkar edilmiş və onların fəaliyyətinə müdaxilə olunma yolu ilə (çıxarılması və ya fəal birləşmələrin daxil edilməsi formasında) metamorfoz, qabıqdəyişmə, diapauza, reproduktiv inkişaf, diurez kimi proseslərin tənzimində onların iştirakı sübut olunmuşdur.

Həşəratın qabıqdəyişmə hormonu - *ekdizon*, ilk dəfə olaraq, kimyəvi təmiz halda 1954-cü ildə Butenand və Karlson tərəfindən tut ipəkqurdu (*Bombyx mori*) puplarından əldə olun-

muş və 1965-ci ildə identifikasiya edilmişdir. Sonradan 1967-ci ildə metamorfozu tənzimləyən ikinci hormon – yuvenil hormonunu sintez edən orqan, *corpora allata* (əlavə cisimlər) müəyyənləşdi. Conrakı tədqiqatlar əsasən müxtəlif həşərat növlərində metamorfozun hormonlarının titrinin dinamikasının öyrənilməsinə həsr olunmuşdur. Bu tədqiqatların nəticələri olduqca böyük əhəmiyyət kəsb edirdi, çünki hormonların təsir mexanizmini molekul səviyyədə izah etməyə imkan verirdi. Hazırda tədqiqatçıların diqqət mərkəzində olan məsələ diapauza hormonunun strukturunun müəyyənlişməsidir. Bu hormon bir sıra fizioloji prosesləri tənzimləyir. Belə bir fikir mövcuddur ki, həmin hormon kutikulanın melanizasiyası və xitinləşməsi, ekzuvinin atılması, qabıqdəyişmədən sonra qanadların düzəlməsi və s. nəzarət edir.

Hormonların kimyəvi təbiətinin müəyyənlişməsinə həsr olunmuş tədqiqatlar nəticəsində hormonların titrinin dəyişilməsini qiymətləndirməyə imkan verən üsullar kəşf edilmişdir. Həmçinin kimyəvi təbiətin müəyyənlişməsi zəminində hormonların *in vivo* sistemlərdə təsir mexanizmi araşdırılmış və sintetik analoqlar sintez olunmuşdur.

Qeyd etmək lazımdır ki, müxtəlif hormonların sintetik analoqlarının kəşf olunması eksperimental entomologiya və endokrinologiya sahəsində əldə edilmiş ən böyük uğurdur. Bu birləşmələr, quruluşca hormonlardan fərqlənsələr də onların bioloji fəallığını imitasiya edə bilirlər, yəni hormonların funksional analoqlarıdır. Bu formalara yuvenil hormonları (*yuvonoidlər*) və qabəqdəyişmə hormonunun (*ekdizoidlər*) analoqları aiddir. Həmin analoqlar bioloji fəal birləşmələrdir ki, onların antoqonistləri, antihormonal fəallığa malik olan ingibitorlar da bura aiddir. Analoqlar həşərat orqanizmində hormonların siqnal funksiyalarını imitasiya etməklə, canlı hüceyrələrə mənfi təsir göstərmədən, yalnız hədəf sistemə yönəlir və yüksək bioloji fəallığa malik olurlar. Bu analoqlara selektiv, seçici təsir, yəni növ spesikliyi xasdır. Onlar istiqanlı heyvanlar üçün zərərsizdir



və kənd təsərrüfatında ekoloji təmiz preparatlar olaraq, yeni nəsillə insektisidlər kimi zərərvericilərə qarşı inteqrirlənmiş mübarizə sistemində istifadə olunurlar.

Hazırkı monoqrafiyada əsas məqsəd, oxucuları yalnız həşəratın endokrin sisteminin quruluşu, metamorfoz, qabıqdəyişmə, reproduktiv inkişaf və mövsümi inkişaf tsiklinin tənzimində hormonların rolunu göstərmək deyil. Əsas məqsəd, zərərli həşərat növlərinin neyroendokrin sistemə məqsədyönlü kimyəvi müdaxilə yolu ilə onların böyümə və inkişafını tənzimləyən üsulları araşdırmaq, mübarizə tədbirlərində onlardan istifadə etməkdir.

Monoqrafiyada bu istiqamətdə uzun illər ərzində aparılan elmi tədqiqatların nəticələri əks olunmuş, fizioloji və biokimyəvi aspektdə zərərli növlərin böyümə və inkişafının neyroendokrin tənzimi haqqında məlumatlar verilmişdir.

Müəllif təqdim olunan mövzu və əldə edilmiş nəticələrin analizində iştirak edən tanınmış alimlər professor Y.B. Filippoviç (Moskva Pedaqoji Universitetin Həşəratların biokimyəvi sektorunun rəhbəri), Rusiya Kənd Təsərrüfatı Akademiyasının müxbir üzvü, professor V.N.Burova, Moldova MEA-nın Bitkilərin Bioloji Mühafizəsi institutunun direktoru, professor V.İ. Voynyaka, elmi məsləhətçiləri professor A.Ə. Abdinbəyova (AMEA-nın Zoologiya institutu Həşəratların ekologiyası və fiziologiyası laboratoriyasının rəhbəri) və N.M. Kutuzovaya (Moskva Pedaqoji Universitetin Həşəratların biokimyəvi sektorunun professoru) öz dərin minnətdarlığını bildirir.

# F Ə S İ L I

## HƏŞƏRATLARIN İNKİŞAFININ HORMONAL TƏNZİMİ

### I.1. İnkişafın fenomenologiyası

Həşəratın həyat tsikli dörd fazanı əhatə edir: embrional, sürfə (və ya tırtıl), metamorfoz və imaginal (*Wigglesworth, 1970 a,b; Novak, 1975; Richards, 1981 a*).

Embriogenez yumurta örtüyü daxilində keçir: bölünmədən sonra formalaşan nüvələr örtüyə doğru miqrasiya edir və birqatlı (mono-) hüceyrələri əmələ gətirirlər. Bu monoqatlı hüceyrələrin sonrakı differensiasiyası nəticəsində sürfə orqanları formalaşır, imaginal disklərin təməli qoyulur. Sonradan, metamorfoz nəticəsində bu hüceyrələr qrupundan yetkin fərdin orqanları inkişaf edir.

Adətən sürfənin (və ya tırtılın) formalaşması ilə bitən embriogenez temperatur amilindən asılı olaraq, müxtəlif sürəkliyə malik olur. Məsələn, sovkalar (*Noctuidae*) ağ kəpənəklərdə (*Pieridae*) həmin proses 25<sup>0</sup>-də 3-4 gün, 18-20<sup>0</sup>C-də isə 6-7 gün çəkir. Sürfə və ya tırtıl (kəpənəklərdə) fazası yumurtadan çıxdıqdan sonra başlanır.

Sürfə və ya tırtılın inkişafı dövründə bir neçə dəfə qabıq dəyişilir. Qabıqdəyişmənin sayı növdən asılı olaraq, müxtəlif olur. Adətən bu proses mühit amillərindən asilidir. İki qabıqdəyişmə arasındakı dövr sürfə yaşı kimi qiymətləndirilir. Sovkalar və ağ kəpənəklərdə tırtıl fazası V-VI yaş ilə ifadə olunub, 12-18 gün (25<sup>0</sup>C) və 19-30 gün (20<sup>0</sup>C- də), bəzilərinə isə 34-40 gün və 48-50 gün davam edir. Hər yaş dövrünün sonunda epidermal hüceyrələrin morfogenetik fəallığından asılı olaraq, onlardan köhnə kutikula ayrılır, yəni *apolizis* prosesi baş verir. Sonradan epidermal hüceyrələr yeni kutikulanı sintez edirlər və qabıqdəyişmə (*ekdizis*) başlanır. Bu zaman sürfə (və ya tırtıl) köhnə qabıqdan çıxır, yeni əmələ gələn qabıq düzəlir,

və bərkiyir. Apolizis və ekdizis arasındakı dövrdə həşərat “farat” (*Pharate*) termini ilə ifadə olunur.

İnkşafın sonrakı fazası metamorfozdur, yəni çevrilmə ilə gedən inkişaf dövrüdür. Bu faza, *Hemimetabola*-da son sürfə yaşını və *Holometabola*-da isə son sürfə yaşının axırı və yetkin fərd çıxana kimi sürən pup fazasını əhatə edir. Məsələn, metamorfoz fazası pambıq sovkasında (*Heliothis armigera* Hubn.) belə müşahidə olunur. Son yaş dövrünün axırında tırtıl qidalanmağı dayandırır və pronimfaya çevrilir, torpaqda puplaşmaq üçün yuvacıqlar hazırlayır. Bu zaman tırtılın qabığı puparinin əsasını təşkil edir və həm pupu, həm də farat yetkin fərdi uçuşa qədər qoruyur.

İlkin mərhələdə puparinin rəngi növdən asılı olaraq, açıq yaşıl, yaşılımtıl rəngdə olur, sonradan tündləşir. Məsələn, sovkalarda qonur rəngli olur və plastikliyini itirir. Bu pupqabağı mərhələ həmin həşəratın növündən, həm də inkişaf etdiyi mühitin fototermoperiodik şəraitindən asılı olaraq, 12-14-dən 24 saata qədər davam edir. Həmin dövr ərzində tırtıl kutikulası aralanır və yeni kutikula sintez olunur. Pupa qabağı mərhələnin sonunda pup kutikulasının formalaşma prosesi başa çatır və başın eversiyası həyata keçirilir. Bu andan sonra fərd həqiqi pup hesab olunur.

İnkşafı tam çevrilmə yolu ilə gedən həşərat növlərində pup mərhələsinin inkişafı növdən asılı olaraq, *Noctuidae*, *Pieridae*-də 25<sup>0</sup>-də 8-15 gün, 18-20<sup>0</sup>-də isə 9-19 gün davam edir. Bu proses zamanı tırtılın toxumaları lizisə (histoliz prosesi) uğrayır və onlardan yeni, imaginal disklər (histogenez prosesi) inkişaf edir. Pupa mərhələsi yetkin fərdin uçuşu ilə bitir (*Wigglesworth, 1970 a,b; Novak, 1975; Richards, 1981 a*).

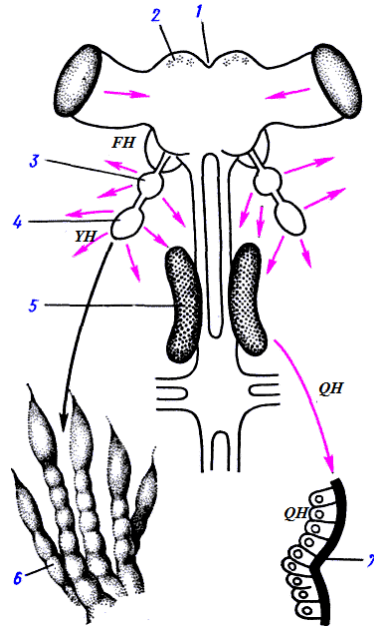
## 1.2. Hormonal tənzimin klassik sxemi

Həşəratın böyümə və qabıqdəyişməsi tsiklik proses olub, əsasən üç hormon vasitəsilə tənzimlənir. Bunlar beyinin neyrosekretor hüceyrələri (NSH) tərəfindən sintez olunan *protorakotrop hormonu* (PTTH), protorakal və ya peritraxéal vəzinin (PTV) ifraz etdiyi *ekdizon* və beyin ətrafında yerləşən bir cüt vəzilər, *əlavə cisimlərin* (*corpora allata*) sekreti *yüvenil hormonlarıdır* (YH) (Wigglesworth, 1970 a,b; Novak, 1975; Gilbert et al., 1980 a,b; Richards, 1981 a; Wilhelm et al., 1987).

Periodik olaraq xarici mühitdən qəbul olunan daxili və ya xarici siqnallara cavab olaraq, beyinin NSH tərəfindən PTTH-nu sintez olunur ki, bu, PTV-nin fəallaşmasına səbəb olur (şəkil 1). Vəzinin fəallaşması nəticəsində ekdizonun prohormonu sintez olunmağa başlanır. Həmin birləşmə peritrofik toxumalarda qabıqdəyişmə hormonu (QH) *ekdisteron-20-hidroksiekdizona* çevrilir.

**Şəkil 1.** Həşəratda metamorfozun hormonal tənziiminin sxemi: 1-baş beyin, 2- neyrosekretor hüceyrələr, 3- kardial cisimlər(*carpora cardiaca*), 4- əlavə cisimlər (*corpora allata*), 5- peritraxéal vəzi, 6- qonada, 7- kutikulanın dəyişilməsi, *FH*- fəallaşdırıcı hormon, *YH*- yuvenil hormonu, *QH*- qabıqdəyişmə hormonu

Bu hormonun epidermal hüceyrələrə təsiri nəticəsində qabıqdəyişmə prosesi başlanır: köhnə kutikuladan epidermis ayrılır, yeni kutikula əmələ gə-



lır və köhnəsi atılır (ekdzis). Bu zaman yuvenil hormonları qabıqdəyişmə hormonunun nəzarəti altında baş verən həmin qabıqdəyişmənin xarakterini müəyyənləşdirir. Müəyyən edilmişdir ki, yuvenil hormonunun yüksək titri tırtılın-tırtıla, aşağı titri – metamorfozun ilk qabıqdəyişməsinin, yəni tırtılın pupa çevrilməsinə səbəb olur. Yuvenil hormonlarının tamamilə olmaması isə metamorfozun ikinci qabıqdəyişməsinin – pupun yetkin fərdə, yəni imagoya çevrilməsi ilə nəticələnir (*De-Wilde, 1984; Hammock, 1985; Newitt, Hammock, 1986; Watson et al., 1986*).

Həşəratın postembrional inkişafının hormonal tənziminin klassik sxemi 3 əsas hormon üzərində qurulsa da digər hormonlar qrupu vardır ki, onlar həşəratın həyatında mühüm əhəmiyyət kəsb edən proseslərə nəzarət edirlər. Həmin proseslərdən orqanizmdə homeostaz (daxili mühitin sabitliyi) və davranış xüsusiyyətlərini göstərmək olar ki, bunlar hiperqlikemik hormon, bağırsağın fəaliyyətini tənzimləyən hormon, diuretik və antidiuretik hormonlar, imagonun pupdan çıxış hormonu, pupun melanizasiyasını həyata keçirən *bursikon* hormonu, puplaşma amili, adipokinetik hormon və digərləridir (*Goldsworthy, Mordue, 1974; Steele, 1976; Frontali, Gainer, 1977; Truman, Riddiford, 1977; Truman et al., 1980, 1981; Copenhagen, Truman, 1982*).

Həmin hormonlardan metamorfozda mühüm əhəmiyyət kəsb edən 3 hormon – PTH, YH, QH haqqında, yəni onların strukturu, lokalizasiyası, funksiyası və titrinin tənzimlənməsi barədə daha ətraflı məlumatlar aşağıdakı bölmələrdə təqdim olunur.

### **I.3. Protorakotrop hormonu**

Həşəratın neyroendokrin sistemi hormonların mənbəyidir. Həmin hormonları kimyəvi təbiətinə görə 3 qrupa bölmək olar: polipeptid və peptid neyrohormonlar, ekdisteroidlər və terpenoid hormonlar (*Kutuzova, 2006*). Bu hormonlardan ekdiste-

roid və terpenoidlər daha yaxşı tədqiq olunmuşdur. Belə ki, onlar sadə quruluşa malikdirlər və müxtəlif amillərin təsirinə qarşı davamlıdırlar. Neyrohormonlar az tədqiq olunmuşlar. Onların çoxusunun kimyəvi quruluşu hələ məlum deyil. Məlum olanlar isə qismən təmizlənmiş və xarakterizə olunmuşdur.

Bioloji təsir xüsusiyyətinə görə həşərat orqanizmində olan neyrohormonları belə qruplaşdırmaq olar: morfogenetik (*bursikon, protorakotrop hormon*), kinetik (*kardiotrop, miotrop, diuretik hormonlar*), metabolik (*hiperqlikemik, adipokinetik hormonlar*). Neyrohormonlardan PTH, bursikon, puplaşma amilləri, çıxış və diapauza hormonları həşəratın ontogenetik inkişafını tənzimləyirlər.

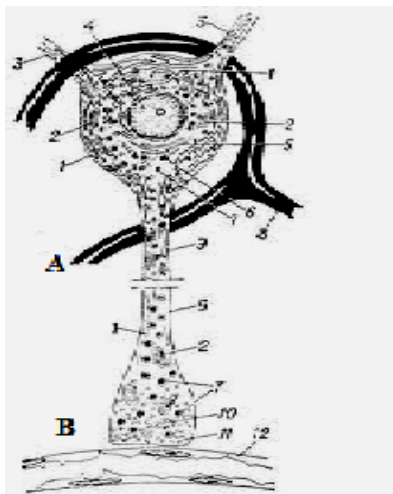
***Protorakotrop və ya fəallaşdırıcı hormon (PTH və ya FH)*** həşərat beynində yerləşən neyrosekretor hüceyrələr (*pars intercerebralis*) tərəfindən sintez olunur.

İlk dəfə olaraq bu hormon, XX əsrin 20-30-cu illərində Kopes tərəfindən tək ipəkqurdu qurdun (*Lymantria dispar*) tırtıllarına liqatura qoymaqla və baş beynini təcrid etmək yolu ilə aşkar edilmişdir (*Kopeč, 1922*). Həmin eksperimentlər nəticəsində məlum olmuşdur ki, həşəratın metamorfozu ilə bağlı olan proseslər yalnız beyin vasitəsilə işə salınır. Belə bir fikir irəli sürülmüşdür ki, beyinin özü bilavasitə sinirlər vasitəsilə metamorfoz proseslərinə təsir göstərmir. Xüsusi daxili sekresiya orqanı vardır ki, o, beyinin nəzarəti altında, sürfənin inkişafının müəyyən mərhələsində hansı isə substansiyanı (birləşməni) qana ifraz edir və bununla da metamorfoz prosesləri tənzimlənir. Bu konsepsiya sonralar Uiqqlsuorsun apardığı təcrübələrin nəticələrində də öz əksini tapmışdır (*Wigglesworth, 1934*). Belə ki, bu alim, *Rhodnius prolixus* qansoran taxtabitinin sürfə mərhələsində gedən proseslərə beyinin təsirinin olmasını təcrübələri ilə sübut etmişdir. Məlum olmuşdur ki, qabıqdəyişmənin baş verməsində beyindən başqa, digər naməlum bir amil də iştirak edir. XX əsrin 40-cı illərində Fukuda tut ipəkqurduna liqatura qoymaq yolu ilə (başın sapla təcrid olunması) bir cüt peri-

traxeal vəzinin (PTV) olduğunu aşkar etmişdir (*Fukuda, 1944*). Sonradan Vilyams bu vəzilərlə beyin arasındakı qarşılıqlı əlaqəni *Hyalophora cecropia* üzərində tədqiq etmişdir (*Williams, 1952*). Həmin təcrübələrin nəticələrindən məlum olmuşdur ki, vəzilər və beyin birgə bir neyroendokrin sistem kimi fəaliyyət göstərir və bu zaman beyinin ifraz etdiyi amil, PTV sintetik fəaliyyətini stimula edir. İlk dəfə olaraq, Novakın təklifi ilə həmin amil *fəallaşdırıcı hormon* adlandırılmışdır (*Novak, 1966*).

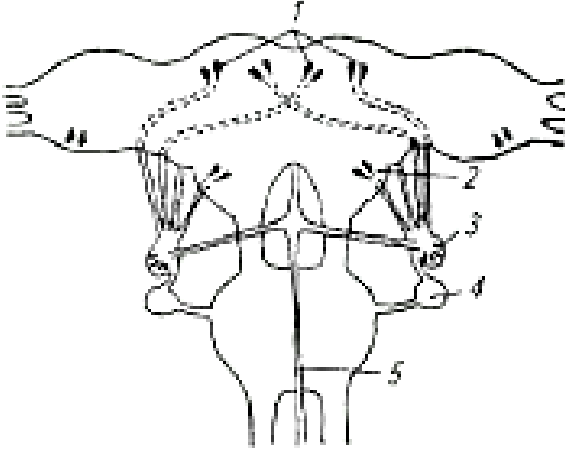
### 1.3.1. PTTH-in mənbəyi

Bu hormonun lokalizasiya olunduğu yer XX əsrin 40-50-ci illərində müəyyən edilmişdir. Sübut olunmuşdur ki, PTTH beyinin neyrosekretor hüceyrələri (NSH) tərəfindən sintez olunur. Bu hüceyrələr, beyində qrup halında simmetrik yerləşir və onların sayı həşərat növündən asılı olaraq dəyişir. Artıq məlumdur ki, həşərat beyində NSH-in medial, lateral, arxa, ventral, optik və tritoserebral qrupları mövcuddur (*Kind, 1968; Panov, 1968, 1969; Arking, 1969; Finlayson, 1980; Awasthi, Sing, 1981; Vagina, 1981, Awasthi, 1982*) (şəkil 2, 3).



**Şəkil 2.** Həşəratın neyrosekretor hüceyrəsinin quruluşu (sxem): A- hüceyrənin cismi; B- aksonun terminalı və akson-vazal sinaps (1- endoplazmatik tor və ribosomlar; 2- mitoxondriylər; 3- dendritlər; 4- nüvə; 5- lövhəşəkilli kompleks; 6- lövhəşəkilli kompleksdə neyrosekret qranulalarının formalaşması; 7- neyrosekretin yetkin qranulaları; 8- hüceyrənin cismini əhatə edən kapilyar; 9- akson; 10- neyrosekret qranulaları; 11- sinaptik qovuşqlar; 12- neyrohormonun ifraz olunduğu kapilyar

İkiqanadlılar dəstəsinə (*Diptera*) aid olan nümayəndələrdə NSH-in 4-dən (ət milçəyi *Sarcophaga ruficornis* sürfələri) 6-ya qədər (yaşıl *Lucilia caesar* və göy *Calliphora erythrocephala* milçəkləri) qruplarının olduğu müəyyənləşmişdir (*Rauşenbax, 1990*).



**Şəkil 3.** Həşəratın baş beyninin neyrosekretor sistemi (*Tışenko, 1977-yə görə*): 1- medial və lateral neyrosekretor hüceyrələri; 2- tritocerebrum; 3- kardial cisim (*carpora cardiaca*); 4- əlavə cisim (*carpora allata*); 5- qayıdan sinir

Həşəratın beyindən PTTH-ın sintezini həyata keçirən NSH-in identifikasiyası, əsasən dolayı yolla həyata keçirilir. Bunu beyinin müvafiq şöbəsinin cərrahi üsulla çıxarılması, implantasiya, elektrokoagulyasiya və elektrostimulyasiya yolu ilə həyata keçirirlər. Belə ki, Qibbs və Riddiford (*Gibbs, Riddiford, 1977*) bütün haf kəpənəyi *Manduca sexta*-nin baş və döş şöbələri arasına liqatura qoyulmuş böyükyaşlı tırtıllarına beyinin müxtəlif nahiyələrindən əldə olunmuş ekstraktları inyeksiya etməklə, PTTH-ın lateral NSH tərəfindən sintez olduğunu aşkar etmişlər. Analoji nəticələr elektrostimulyasiya üsulu ilə çəyirtkə *Locusta migratoria*-nın NSH-i tədqiq olunan zaman da müəyyənləşmişdir.



İlk dəfə olaraq, Qilbertin (*Bollenbacher et al., 1979*) laboratoriyasında PTTH-nun miqdarını dəqiqliklə müəyyənləşdirmək mümkün olmuşdur. Belə ki, *in vitro* şəraitdə izolə olunmuş və ekdizonu ifraz edən PTV-in kultural mühitinə tərkibində PTTH olan ekstraktlar əlavə edilmişdir. Həmin təcrübələr (*Agui et al., 1979*) nəticəsində məlum olmuşdur ki, *Manduca sexta*-nın sürfələrində PTTH-ın mənbəyi yalnız III qrup lateral NSH-dir. Bununla belə, bir sıra həşərat növlərində (qansoran taxtabiti *Rhodnius prolixus*, mənənə *Megoura vicia*, tut ipəkquurdu *Bombyx mori*, meyvə cücüləri, *Drosophila melanogaster*) sübut olunmuşdur ki, PTTH-ın sintezi NSH-in medial qrupu tərəfindən həyata keçirilir (*Wigglesworth, 1940; Panov, 1968, 1969; Arking, 1969; Morris, Steel, 1977; Rauşenbax, 1990*).

### 1.3.2. PTTH-ın kimyəvi təbiəti.

Uzun illər alimlər (30 idən artıq) PTTH-ın kimyəvi xüsusiyyətlərini öyrənməyə çalışmışlar. Bir çox tədqiqatçılar təmiz halda PTTH-ı əldə etmək üçün sınaqlar aparmışlar, lakin bioloji materialda həmin hormonun olduqca cüzi miqdarda olması müvəffəqiyyətsiz nəticələrə səbəb olmuşdur. Ona görə də ilkin tədqiqatların nəticələri səhv idi. Yalnız bir müddət keçdikdən sonra bu istiqamətdə iş apararı bütün alimlər PTTH-ın peptid təbiətli olması haqqında ümumi bir fikir yürütmüşlər (*Gersch, 1961; Ishikawa, Ishizaki, 1963; Kobayaschi, Yamazaki, 1966; Ishizaki, Ishikawa, 1967*).

İlk dəfə olaraq, 1967-ci ildə İşizaki və İşikava PTTH-ı 118000 tut ipəkquurdu puplarından əldə edə bilmişlər. Həmin preparat 8 000 dəfə təmizlənməsinə baxmayaraq, heterogen təbiətli zülal qarışığı idi və mol.çəkisi 9 000-31 000 təşkil edirdi. Yalnız XX əsrin 80-cı illərində peptid mənşəli bu hormon, təmiz halda əldə olunmuş və onun funksional fəallığı tədqiq

edilmişdir (*Nagasawa et al., 1980; Gilbert et al., 1981; Suzuki et al., 1982*).

PTTH-ın təbiəti daha mükəmməl şəkildə Qilbertin laboratoriyasında tədqiq olunmuşdur (*Gilbert et al., 1981*). Belə ki, *Manduca sexta*-nin puplarının beynindən PTTH-ın 2 forması əldə olunmuşdur: molekul çəkisi 22 000 D olan böyük və molekul çəkisi 7 000 D olan kiçik formalar. Böyük forma həmin növün tırtıllarının hemolimfasında aşkar olunmuşdur. Bu formanın fizioloji fəallığını öyrənən zaman məlum olmuşdur ki, ona 2 dəfə artıq morfogenetik fəallıq xasdır. Bundan əlavə, aşkar edilmişdir ki, beynindən əldə olunan PTTH-a növ spesifikliyi xas deyil: baş hissəsi kəsilmiş ipəkqurdu *Bombyx mori* və kələm sovkası *Mamestra (=Barathra) brassicae* puplarına bu hormonu inyeksiya etdikdə onların inkişafı intensivləşir.

Suzuki, Naqasava və başqaları (*Nagasawa et al., 1980; Suzuki et al., 1982*) ipəkqurdunun yetkin fərdlərinin beynindən PTTH-ın təmiz formasını əldə etmiş və onun aminturşulu tərkibini müəyyənləşdirmişlər. İdentifikasiya olunmuş həmin hormonun molekul çəkisi 4 400 D bərabər olmuş və o, ən yüksək morfogenetik fəallıq göstərmişdir. Belə ki, bu hormonun 0,1 nq miqdarı ilə inyeksiya olunmuş ipəkqurdu *Samia cynthia*-nin başsız (yəni ön hissəsi təcrid edilmiş) pupları normal şəkildə inkişafalarını tamamlaya bilmişlər.

Qilbert (*Gilbert et al., 1981*) və Suzukinin (*Suzuki et al., 1982*) əldə etdikləri PTTH-ın molekul çəkisi müxtəlifdir. Bunu növ müxtəlifliyi ilə, yəni əldə olunduqları bioloji obyektlərin fərqli olması ilə izah etsələr də şübhə doğurur, çünki hormonun fizioloji fəallığında növ müxtəlifliyi olmur. Alimlər bu fərqi, ilk növbədə, faza spesifikliyində görürlər: Qilbert və b. PTTH-ı pupun beynindən, Suzuki və b. isə yetkin fərdin beynindən əldə etmişlər.

Onu da nəzərə almaq lazımdır ki, həşəratın yetkin mərhələsində bu hormona ehtiyac olmur, çünki imagonun PTV-i olmur. Deməli, Suzuki və b. əldə etdikləri hormon PTTH deyil.

Bu hormonun yetkin fazada funksiyası dəqiqliklə məlum olmasa da o, pupların PTV-nə tropik, yəni hormonların *tropinlər* yarımşifinə aid olub, stimulaedici təsir göstərir.

### 1.3.3. PTTH-ın titrinin tənziplənməsi.

Protorakotrop hormonunun titrinin müəyyənlişməsinə həsr olunmuş tədqiqatların çoxusu əsasən keyfiyyət baxımından tərkib haqqında məlumat verə bilər, yəni hormon var və ya yoxdur, çox və ya azdır. Adətən bu təcrübələrdə tədqiqatçılar əsas parametrlər (hormonun titrinin) birbaşa müəyyənlişməsi üsulundan istifadə edərək birmərlər və yalnız liqatura qoyulur, cərrahi yolla “kritik dövrlər” (qabıqdəyişmə üçün beyinin vacib olduğu dövr) dəqiqləşdirilir, NSH-in funksional fəallığı morfoloji cəhətdən öyrənilir, başı təcrid olunmuş tırtıl və ya puplara beyinin özü, ya da ayrı-ayrı hissələri ekstrakt halında inyeksiya olunur (Wigglesworth, 1954, 1970 a,b; Clarke, 1965; Thomsen, Lea, 1968; Panov, 1968; Williams, 1969; Novak, 1975; Chippendale, 1977; Chippendale, Yin, 1979; Benedeczky, 1981). Tədqiqatlar müxtəlif həşərat növləri üzərində - *Rhodnius prolixus*, *Ostrinia nubilalis*, *Manduca sexta*, *Calliphora erythrocephala*, *Bombyx mori*, *Drosophila melanogaster* aparılmışdır. Həmin tədqiqatların nəticələri PTTH-ın titrinin hər tırtıl yaşının son günlərində maksimal səviyyəyə çatdığını sübut etmişdir.

Qilbertin laboratoriyasında təcrübələr davam etmiş və 1979-cu ildə həşərat orqanizmində PTTH-ın dəqiqliklə miqdarını müəyyənlişdirməyə imkan verən üsul işlənib hazırlanmışdır (Bollenbacher et al., 1979). Doğrudur, bu üsul da təcrid olunmuş PTV-nin sintez etdiyi ekdizonun miqdarının (müəyyən miqdar PTTH-ın təsiri ilə) müəyyənlişməsinə əsaslanarsa da *Manduca sexta* -nin böyükyaşlı tırtıllarının hemolimfa və beyində PTTH-ın titri haqqında dəqiq məlumat əldə etməyə imkan vermişdir (Gilbert et al., 1981; O'Brien et al., 1986). Hə-

min tədqiqatlarda tırtılların hemolimfasında PTTH-ın miqdarı qeydə alınan zaman qabıqdəyişmədən 24 saat əvvəl və bir neçə saat sonra ekdisteroidlərin titrinin kəskin surətdə artmasını müşahidə etmişlər. Bu zaman hemolimfada PTTH-ın 2 piki (kəskin artımı) və beyində tədricən artımı qeydə alınmışdır. Hemolimfada müşahidə olunan birinci pik puplaşmaya 60 saat qalmış baş verir, ikinci pikdən xeyli kiçik olur. PTTH-ın birinci pikindən sonra ekdisteroidlərin titri əhəmiyyətsiz dərəcədə artmışdır. PTTH-ın ikinci piki puplaşmaya 10 saat qalmış qeydə alınmış və bu zaman ekdisteroidlərin titri kəskin surətdə yüksəlmişdir.

Qilbert və başqalarının fikrincə (*Gilbert et al., 1981*) son yaşda olan tırtıllarda PTTH-ın birinci artımı (1 pik) ekdisteroidlərin titrinin artması, epidermal hüceyrələrin inkişaf genomunun yenidən proqramlaşması və tırtıl proqramından pupa çevrilməsi üçün vacibdir. İkinci pik qabıqdəyişmə prosesini stimule edir. Pupaşmadan sonra *M.sexta*-nın beyində PTTH-ın titri kəskin surətdə, təxminən 5 dəfə artır (*O'Brien et al., 1986*).

Həmin laboratoriyada PTTH-ın titrinin müəyyənlişməsi ilə yanaşı, ontogenez boyu hormonun böyük və kiçik molekullarının nisbəti də tədqiq olunmuşdur. Aşkar edilmişdir ki, *Manduca sexta*-nin tırtıllarının beyində böyük molekullar üstünlük (3,9:1) təşkil etsə də puplarda onların miqdarı təxminən eynidir (0,95:1).

PTTH-ın sintezinin tənzimi həm daxili, həm də xarici stimulların vasitəsilə həyata keçirilə bilər, yəni humoral amillər, qidalı mühit, tırtılın zədələnməsi, fotoperiod və temperaturun iştirakı ilə baş verə bilər (*O'Kasha, 1964, 1968 b; Panov, 1966, 1967; Ohtaki, 1966; Williams, 1969; Doane, 1973; Chippendale, 1977; Berreur et al., 1979 a; Ivanovič et al., 1975, 1980; Steel, Davey, 1985*). Həmin stimulların təsir fenomenologiyası haqqında ətraflı məlumatlar verilsə də PTTH-ın ifrazının tənzimlənməsinin fizioloji mexanizmləri yalnız bəzi stimullar üçün tədqiq olunmuşdur.

XX əsrin 30-40-cı illərində qansoran taxtabiti *Rhodnius prolixus* üzərində intensiv surətdə tədqiqatlar aparan alim-fizioloq Uiqqlsvors (*Wigglesworth, 1934*) qabıqdəyişmənin yalnız fərd qan sorduqdan sonra baş verdiyinə diqqət etmişdir. Belə ki, qidalanmayan sürfələr qabıq dəyişməmişlər (şəkil 4). Müxtəlif vaxtlarda sürfələri qidalandıraraq, dekapitasiya (ayırmaq) etməklə həmin alim müəyyən etmişdir ki, qabıqdəyişmə, yalnız qidalanmadan bir müddət keçdikdən sonra baş verir. Sonrakı təcrübələrinin nəticələrindən məlum olmuşdur ki, qidalanmış sürfələrin qarınıcığı böyüməsi bir stimula olaraq, qabıqdəyişmənin başlanmasına təsir göstərir və bu zaman beyinin NSH-i PTTH-ın sintezini həyata keçirir (*Wigglesworth, 1934, 1954*).



**Şəkil 4.** *Rhodnius prolixus* –un sürfələrinin inkişaf mərhələləri

Uiqqlsvorsun bu müşahidələri yalnız 40 ildən sonra öz elmi təsdiqini tapmışdır. Belə ki, böyümüş qarınıcığın təsiri fenomeninin mexanizmi öyrənilmişdir. 1972-ci ildə Envayl (*Anwyl, 1972*) *Rhodnius prolixus*-un sürfələrinin qarınıcığında böyüməyə qarşı həssas olan reseptor neyronların olduğunu sübut etmişdir. Qidalanmadan sonra sürfənin qarınıcığı böyüdükdə həmin reseptor neyronların siqnailləri NSH-ə çatır və PTTH-ın ifrazı stimula olunur. Bir müddət keçdikdən sonra PTTH-ın sekresiyası mexanizmi bitki şirəsi ilə qidalanan taxtabiti sürfələrinə də tədqiq olunmuşdur (*Blakley, Goodner, 1978; Nijhout,*

1979) və bununla da *Hemiptera* dəstəsi üçün həmin mexanizmin universallığı təsdiqlənmişdir (Nijhout, 1981).

Bir sıra müəllifin apardığı tədqiqatlar nəticəsində *Lepidoptera* dəstəsinin nümayəndələrində də PTTH-ın ifrazının tənziyi mexanizmi öyrənilmişdir. Məlum olmuşdur ki, *Manduca sexta*-nin tırtılları, palıd ipəkqurdu *Anthereae pernyi*-nin pupları, həmçinin mənənələrdə (*Aphididae*) PTTH-ın sekresiyası gün uzunluğu, yəni fotoperiod tərəfindən tənzimlənir (Williams, 1969; Truman, 1972, 1976, 1978; Truman, Riddiford, 1974; Steel, 1976). Bu həşərat növlərinin hamısında beyinin lateral hissəsində xüsusi fotoreseptorlar aşkarlanmışdır ki, bunlar PTTH-ın sintezi və ifrazı proseslərini tənzimləyir. Maraqlıdır ki, *Manduca sexta*-nin sürfələrində həmin hormonu sintez edən NSH-ın özləri fotoresepsiya xüsusiyyətinə malikdirlər (Williams, 1969; Aqı et al., 1979; Gilbert et al., 1980 a).

Qeyd etmək lazımdır ki, kəpənəklərdə PTTH-ın sekresiyasının fotoperiodik tənzimlənməsi yeganə nəzarət deyil, yəni bu, mürəkkəb mexanizmin yalnız bir halqasıdır. Sürfələrin fotoperiodun təsir edə biləcək vəziyyətə çatması üçün onların son yaşda çəkirlərinin (“kritik kütlə”) 5q olması vacibdir (şəkil 5). Yalnız sürfələr son yaşda 5q çəkiyə malik olduqda fotoperiodun təsirinə qarşı cavab reaksiyası ifadə edərək, qabıqdəyişməyə başlayırlar (Nijhout, Williams, 1974 a).

**Şəkil 5.** *Manduca sexta*: sürfə, pup və imago



*Manduca sexta* sürfələrində qabıqdəyişmənin başlanması üçün həmin mexanizmin digər bir halqasının da

olduğu sübut olunmuşdur. Belə ki, Niyaut və Uilyams (*Nijhout, Williams, 1974b*) göstərmişlər ki, sürfələrin fotoperiodun təsirini qəbul edə bilməsi, yalnız 5q çəkியə çatdıqda 24 saat keçdikdən sonra mümkün olur. Müəlliflərin fikrincə, bu latent dövrü yuvenil hormonunun (YH) sintezinin dayanması və hemolimfadan tamamilə yox olması üçün lazımdır. Deməli, YH *Manduca sexta*-nin son yaşlı tırtullarında PTTH-ın sintezinə ingibirləşdirici təsir göstərir. Bu nəticəni sübuta yetirmək üçün həmin tədqiqatçılar YH iynəsini bu tırtıllara kompitensiya (həssaslıq dövrü) başlamadan əvvəl inyeksiya etmişlər. Bu zaman PTTH-ın sintezi 24 saat və daha artıq müddətə gecikmişdir. Həmçinin YH-ı sintez edən vəzilər, *corpora allata*-nın da çıxarılması, kompitensiyaya çatmamış tırtıllarda PTTH-ın sintezinin, intakt fərdlərə (vəziləri çıxarılmamış) nisbətən tez baş verməsinə səbəb olmuşdur (*Nijhout, Williams, 1974b*).

Kəpənəklərin bir çox növlərində YH-ın tırtıl-pup metamorfozunu saxlaması, qabıqdəyişməni tormozlaması aşkar olunmuşdur ki, bu, PTTH-ın ifrazına ingibirləşdirici təsirlə bağlıdır. Məsələn, *Cerura vinula* (*Hintze-Podufalç Fricke, 1971*), *Bombyx mori* (*Akai et al., 1971*), *Hyalophora cecropia* (*Riddiford, 1971*), *Diatraea grandiosella* (*Chippendale, Yin, 1973*), *Barathra brassicae* (*Hiruma et al., 1978 b*), *Ostrinia nubilalis* (*Yagi, 1976*).

Yankoviç-Xladni və başqaları (*Jankovič-Hladni et al., 1983*) sərtqanadlılar dəstəsinin (*Coleoptera*) nümayəndələrində YH-ın təsiri ilə PTTH-ın sekresiyasının zəiflədiyini sübut edən nəticələr əldə etmişlər. Belə ki, palıd uzunbığ böcəyinin (*Cerambyx cerdo*) sürfələrinə YH-ın inyeksiya edilməsi PTTH-ı sintez edən medial NSH-ın inaktivləşməsinə səbəb olmuşdur.

Qeyd etmək lazımdır ki, yuvenil hormonu PTTH-ın sintezini yalnız son yaşda olan sürfələrdə dayandırmaq qabiliyyətinə malikdir. Belə ki, tütün haf kəpənəyinin son yaşdan əvvəlki dövrdə olan tırtıllarına YH-ın inyeksiyası PTTH-ın ifrazı prosesini pozmamışdır (*Nijhout, 1981*). Eyni nəticəni Sakurai (*Saku-*

rai, 1983) tut ipəkqurdu tırtıllarında müşahidə etmişdir. Lakin Bollenbaxer və başqaları (*Bollenbacher et al., 1987*) yuvenil hormonunun tırtıl qabıqdəyişməsinə təsirini başqa cür izah edirlər. Bu tədqiqatçılar da tütün haf kəpənəyinin (*Manduca sexta*) tırtıllarının son yaşa qabıqdəyişməsinin hormonal tənzimini tədqiq etmişlər. Məlum olmuşdur ki, tırtılların son yaşdan əvvəlki dövründə PTTH-ın piki (artımı) baş verir, ondan bir neçə saat sonra isə ekdisteroidlərin titri yüksəlir. PTTH-ın titri artmadan əvvəl *corpora allata* vəzilərinin fəallığı azalır (ekdisteroidlərin titri artdıqdan sonra fəallıq yenidən yüksəlir). Müəlliflər YH-ın hemolimfada titrini bu zaman ölçməyələr də onun PTTH-ın ifrazından əvvəl aşağı enməsi fikrini irəli sürürlər. Beləliklə, YH-ın sürfə (tırtıl) mərhələsində qabıqdəyişmənin gedişini tənzimləyir.

Qabıqdəyişmə hormonu da yuvenil hormonu kimi, PTTH-ın sekresiyası prosesinə nəzarət edir. Belə ki, Uiqqlsvorsun (*Wigglesworth, 1934, 1954*) klassik tədqiqatlarının nəticələrinə görə, *Rhodnius prolixus* qabıqdəyişmə prosesini bitirmək üçün beyin hormonuna (PTTH) ehtiyacı qalmadıqda, yəni kritik dövr bitdikdən sonra, NSH-da morfoloji dəyişikliklər baş verir. Qansoran bu taxtabiti sürfələrinin qidalanmasından 9-10 gün keçdikdən sonra onların neyrosekretor hüceyrələrinin morfoloji xarakteristikası tədqiq olunmuşdur və müəyyən edilmişdir ki, həmin hormonun həm sintezi, həm də ifrazı dayanır. Sürfələri bir gün sonra parabiozda birləşdirərkən, yəni qabıqdəyişmədən xeyli əvvəl bu sürfələri, qidalanmanın 8-ci günündə olan digər “dekapitasiya olunmuş” (ekdizonları sintez olunduğu halda PTTH-ı olmayan fərdlər) sürfələrlə birləşdirdikdən sonra NSH-ın morfoloqiyası tədqiq olunmuşdur. Bu zaman müəllif, 7 gün parabioz halında olan süfələrin NSH-nin morfoloji xarakteristikasının qidalanmadan 9-10 gün sonra intakt sürfələrin morfoloqiyası ilə eyni olduğunu aşkar etmişdir. Həmin təcrübələrin nəticələri onu sübut edir ki, dekapitasiya olunmuş sürfələr tərəfindən qaldırılmış ekdizonun titri, beyin hormonunun ifrazı-



nı ingibirləşdirib onun sintezini fəallaşdırır. Bu nəticələr öz təsdiqini digər tədqiqatlarda tapmışdır: *in vivo* və *in vitro* şəraitlərdə sintetik ekdizon neyrosekretor hüceyrələrə analoji təsir göstərmişdir (Mark et al., 1972; Steel, 1973).

Qeyd olunmuş təcrübələrin nəticələrini ümumiləşdirən Stil (Steel, 1975; Steel, Davey, 1985), *R.prolixus* sürfələrində ekdizonu sintez edən peritraxial vəzilər (PTV) ilə PTTH-nu ifraz edən neyrosekretor hüceyrələr arasında əks əlaqənin olması haqqında fikir irəli sürmüşdür. Sürfələr qidalandıqdan sonra qarınıcığın divarında yerləşən dartılma reseptorları NSH-a signal göndərirlər və bununla da PTTH-ın sekresiyası stimule edilir. İfraz olunmuş bu hormon, PTV-ni ekdizonu sintez etməyə fəallaşdırır. Sintez olunan ekdizon isə bir tərəfdən epidermal hüceyrələrə təsir etməklə qabıqdəyişmənin başlanmasına səbəb olur, digər tərəfdən də kardial cisimlərdə (*corpora cardiaca*) NSH-ın terminal aksonlarına təsir göstərir. Bu zaman protorakotrop hormonun (PTTH) ifrazı ingibirləşir, eyni zamanda da sonrakı qabıqdəyişmə tsikli üçün lazım olan PTTH sintez olunur.

Analoji nəticələr ekdizonun kələm sovkası *Mamestra* (= *Barathra*) *brassicae*-nin NSH-na təsirini *in vivo* və *in vitro* şəraitdə tədqiq edən zaman əldə olunmuşdur (Aqui, Hiruma, 1977 a,b).

### 1.3.4. PTTH-ın təsir mexanizmi.

Protorakotrop hormonu təmiz halda yaxın dövrdə əldə olunmuşdur (Kutuzova, 2006) və ona görə də həmin hormonun təsir mexanizmi zəif öyrənilmişdir. Bu istiqamətdə mövcud olan məlumatlar, əsasən Qilbertin laboratoriyasında aparılan təcrübələrin nəticələrinə söykənir (Vedeckis et al., 1976; Sridhara et al., 1978; Smith et al., 1985).

Müəlliflər tütün haf kəpənəyi *Manduca sexta*-nin son yaşda olan tırtıllarının təcrid olunmuş peritraxial vəzilərini -

(PTV) tsiklik adenizinmonofosfat (sAMF) və aminofilin ilə (sAMF-ni parçalayan fosfodiesterazanı ingibirləşdirən birləşmə) emal etdikdə həmin vəzilərin fəallığı artmış və bu zaman ekdizonun həm sintezi, həm də ifrazı yüksəlmişdir. Ekdizonun ifrazı həmin mühitə yalnız aminofilin əlavə edildikdə də stimulla olunmuşdur. Məlum olmuşdur ki, *in vivo* şəraitdə aparılan bu təcrübələrdə ekdizonun 1-ci piki (artımı) sAMF-nin miqdarının artdığı dövrə, 2-ci piki isə sAMF-nin səviyyəsinin dəyişilməz qaldığı ana uyğun gəlir (*Sridhara et al., 1978*).

Həmin təcrübələr zaman aşkar edilmiş qanunauyğunluqlar PTTH-ın təsir mexanizminə dair 2 alternativ fərziyyənin formalaşmasına səbəb olmuşdur. Birinci fərziyyəyə görə, PTTH-ın peritraxéal vəziləri fəallaşdırmasının iki mexanizmi mövcuddur: sAMF-asılı və sAMF-asılı olmayan. İkinci fərziyyəyə görə isə *Manduca sexta*-də ekdizonun 1-ci və 2-ci pikləri beyinin iki müxtəlif hormonu tərəfindən tənzimlənir.

Smit və başqalarının (*Smith et al., 1985*) fikrincə isə PTTH peritraxéal vəziləri fəallaşdıraraq, həmin prosesə kalsiumdan asılı olan sAMF-ni cəlb edir.

Ekdisteroidlərin sintezində tsiklik adenizinmonofosfat (sAMF) və tsiklik quaninmonofosfatın (sQMF) iştirakı cırcırana *Gryllus bimaculatus*-də müəyyən olunmuşdur. Qeyd olunur ki, PTTH-ın təsiri altında RNK-nın (ribonuklein t-su) sintezi yalnız PTV-də fəallaşır (*Berry et al., 1967*). Bu zaman RNK-nın PTV-də sintezinin artması, həmin vəzinin sekretor fəaliyyətinin də yüksəlməsinə səbəb olur, yəni  $\alpha$ -ekdizonun sekresiyası intensivləşir (*Kutuzova, 1985*).

*Hyalophora cecropia* kəpənəklərindən PTTH-ın əldə olunması, yəni kimyəvi yolla ayrılması beyinin NSH-də sAMF-nin titrinin artmasından asılıdır. Ümumiyyətlə, tsiklik nukleonidlərlə PTTH-ın sintezi və ifrazı arasındakı qarşılıqlı əlaqə hələ tam şəkildə aydınlaşdırılmamışdır.

Beləliklə, PTTH – peptid təbiətli növ spesifikliyi xas olan hormondur və həşəratın müxtəlif növ, cinslərində neyrosek-

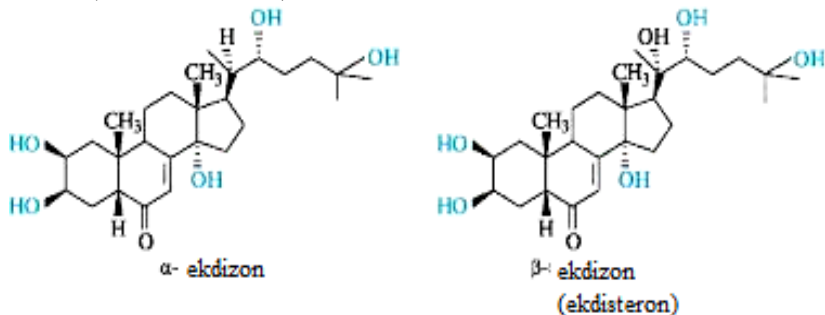
retor hüceyrələrin müxtəlif qrupları tərəfindən sintez olunur. Təqdim olunan elmi məlumatlardan görünür ki, bu hormonun müxtəlif formaları mövcud olsa da bunlar eyni funksiyanı yerinə yetirirlər: PTV-ni ekdizonun sintezinə stimula edirlər. PTH həşəratın müəyyən inkişaf mərhələsində (kritik dövrdə) ifraz olunur. Onun maksimal miqdarı hər sürfə yaşının son mərhələsində (daha doğrusu sonuncu 1/3 hissəsində) müşahidə olunur. PTH-ın sekresiyasına nəzarət həm daxili, həm də xarici stimullar vasitəsilə həyata keçir: hormonlar (QH və YH), qida, fotoperiod, kulturanın sıxlığı, mühitin temperaturu. PTH-ın təsir mexanizmi hələ tam şəkildə tədqiq olunmamışdır.

#### **I.4. Qabıqdəyişmə hormonu**

Bu hormon qabıqdəyişmə proseslərinə nəzarət etdiyi üçün ("ekdizis" qabıqdəyişmə) onu *qabıqdəyişmə hormonu* adlandırırlar. Bu hormon, steroid hormonların (ekdisteroidlər) *ekdizonlar fəsiləsinə* aiddir. Ekdisteroidlər 90% heyvani növlərdə aşkar olunmuşdur. Onları onurğalılardan steroid hormonlarından fərqləndirən xüsusiyyətlər, molekullarında sterolların tam strukturunun olması, molekulanın tsiklopentanoperhidrofenantren hissəsinin yüksək səviyyədə hidrksilləşməsi, B halqasında ketogrupun 7-ci və 8-ci karbon atomları arasında ikiqat əlaqənin olmasıdır (*Kutuzova, 2006*). Ona görə də bu birləşmələr, heyvanlara xas olan bütün steroid hormonlarından daha polyardırlar.

Buğumayaqlılarda ekdisteroidlər ontogenezin azı 3 mərhələsinə - embrional, postembrional və çoxalma dövrünə, yəni imaginal fazaya nəzarət edirlər. Həşəratların qabıqdəyişmə və metamorfozunun hormonal tənziminə dair ilk məlumatlara, Fukuda və Vilyamsın (XX əsrin 30-40-cı illərdə) işlərində rast gəlinir. Həmin dövrdə hormonal tənzimə dair təcrübələrdə liqaturanın qoyulması və daxili sekresiya vəzilərinin implantasi-

yası ən populyar üsullardan idi. Aparılan çoxsaylı tədqiqatlar nəticəsində qabıqdəyişmə hormonu olan *ekdizonun* bioloji testi işlənib hazırlanmışdır. İstifadəsi mümkün olan bu yeganə biotest idi (Karlson, 1980).



1946-cı ildə *Bombyx mori* puplarından fəal hormonal ekstraktlar əldə olunmuşdur ki, nəticədə 1954-cü ildə Butenant və Karlson həmin obyektədən, kristal halda həşəratın ilk steoid hormonunu əldə edə bildilər. 1965-ci ildə isə rentgenstruktur analiz yolu ilə  $\alpha$ -ekdizonun formulası müəyyənləşmişdir.

### 1.4.1. QH-ın mənbəyi.

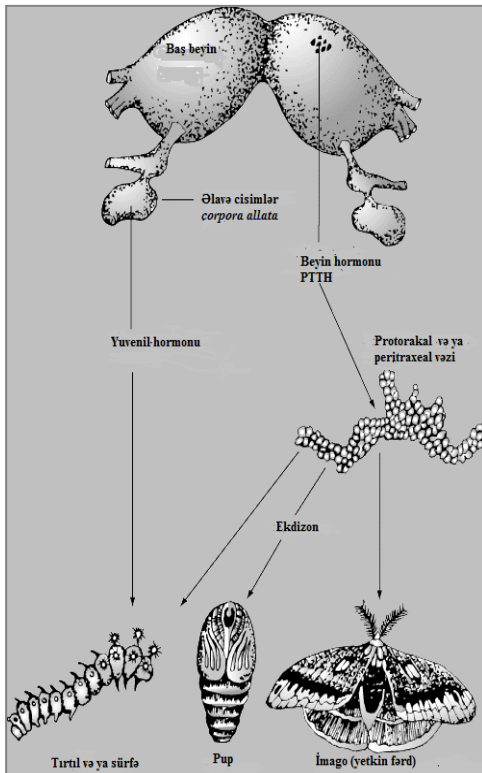
Həşərat orqanizmində QH-ın mənbəyinin PTV olması haqqında ilk məlumatlar Fukuda tərəfindən (Fukuda, 1944) verilmişdir. Belə ki, o, tut ipəkqurdu *Bombyx mori* tırtıllarına protorakal (peritraxéal) vəzini implantasiya etməklə, qabıqdəyişmə prosesinin getməsi üçün bu vəzinin əhəmiyyətini göstərmişdir.

Sonrakı illərdə həşərat sinfinin digər qrupları üzərində aparılmış çoxsaylı tədqiqatlar nəticəsində sübut olunmuşdur ki, analogi funksiyarı başqa vəzilər də həyata keçirə bilər. Məsələn, inkişafı natamam çevrilmə yolu ilə gedən *Hemimetabola* –da

perikardial vəzi və ali ikiqanadlılarda (*Diptera*) peritraxal vəzini göstərmək olar (*Rauşenbax, 1990*).

Ali ikiqanadlılarda PTV-i topoqrafik olaraq kardial cisimlərlə (*carpora cardiaca*) birləşir ki, birlikdə bunlar *neurohemal orqan* adlanır. Bu orqan, PTH-ın toplandığı depo rolunu oynayır. PTV əlavə cisimlərlə (*carpora allata*) birləşdikdə isə yuvenil hormonlarını sintez edən *həlqəvi vəzini* əmələ gətirir (*King et al., 1966; Novak, 1975*).

XX əsrin 60-70-ci illərində aparılan tədqiqatlar nəticəsində həşəratlarda qabıqdəyişmə proseslərinin tənzimlənməsində  $\alpha$ - və  $\beta$ -ekdizonların rolu, həmçinin sintez olunduğu yeri (orqanı) öyrənilmişdir. Məlum olmuşdur ki,  $\alpha$ -ekdizonun mənbəyi protorakal(=peritraxal) vəzilərdir(şəkil 6).



**Şəkil 6.** Həşərat orqanizmində metamorfozu tənzimləyən hormonlar

Həşərat orqanizmində vəzilərin endokrin tənzimində fəaliyyəti tədqiq olunan zaman məlum oldu ki, PTH-nu peritraxal vəzilər tərəfindən  $\alpha$ -ekdizonun sintezinin həcmünün artmasına təsir göstərir. PTH-

ın stimələdici effekti sAMF sistemin iştirakı ilə baş verir. Sür-fə-pup fazalarının inkişafı boyu vəzilərdə sAMF və onların bioloji fəallığı arasında mövcud olan asılılığın öyrənilməsi nəticəsində aşkar olunmuşdur ki, PTV-də  $\alpha$ -ekdzonun sintezi həm sAMF asılı, həm də sAMF-dən asılı olmaya bilər (*Gilbert et al., 1980*).

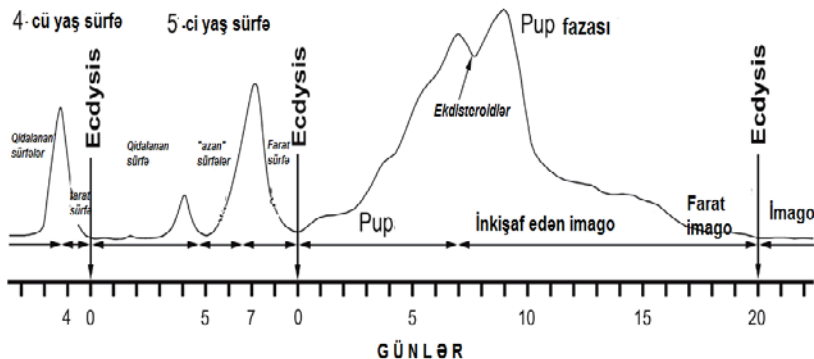
Hazırda həşəratlardan 10-a qədər ekdisteroïd aşkar olunmuşdur ki, bunlardan 9-u  $C_{27}$ , biri isə magisteron A-dır ( $C_{28}$ ). Lakin bu ekdisteroïdlər arasında  $\alpha$ - və  $\beta$ -ekdzonlar metamorfoz və postembrional inkişafı tənzimləyən əsas formalardır. İn vitro şəraitdə aparılmış tədqiqatlar onu göstərmişdir ki, PTV bu zaman yalnız  $\alpha$ -ekdzonu sintez edə bilər,  $\beta$ -ekdzon (20-hidroksiekdzon və ya ekdisteron) isə yalnız toxuma ekstraktında mövcud ola bilər. Bu forma yüksək bioloji fəallığa malikdir. Belə bir fikir irəli sürülmüşdür ki,  $\alpha$ -ekdzonun  $\beta$ -ekdzona çevrilməsi periferik toxumalarda – piy cismi, malpigi boruları, epidermal hüceyrələr və bağırsaqda həyata keçir (*King, 1972; Beckers, Emmerich, 1976; Young, 1976; Smith et al., 1980; Ohtaki, 1981*).

#### 1.4.2. QH-ın titrinin tənzimi

Hazırda bioloji analiz yolu ilə (liqaturanın qoyulması, PTV-nin transplantasiyası, PTV ekstraktı ilə inyeksiya) ekdisteroïdlərin titrinin həşəratın ontogenezi boyu dəyişdiyini sübut olunmuşdur (*Shaaya, Karlson, 1965 a,b; Kaplanis et al., 1966; Ohtaki et al., 1968*).

Radiummunoloji və qaz-maye xromatoqrafiya üsullarının texniki cəhətdən tərəqqisi (*Borst, O'Connor, 1972*), həşəratların hər iki şöbəsinin – *Hemimetabola* və *Holometabola* nümayəndələrində QH-ın titrinin dəyişilmə xüsusiyyətlərinin öyrənilməsinə geniş imkanlar açmışdır (*Truman, Riddiford, 1974; Bollenbacher et al., 1975, 1978; Delbecque et al., 1975; Morqan, Poole, 1976; Marroy, Tarnoy, 1978; Dean et al., 1980; Laf-*

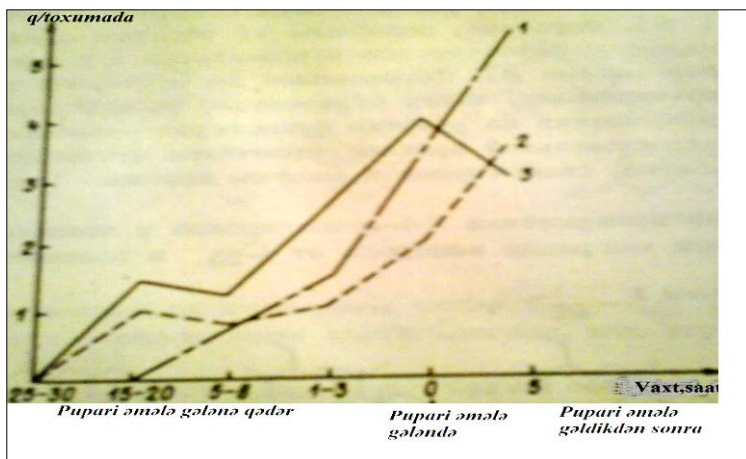
ont et al., 1980; Aqvi, Hiruma, 1982; Briers et al., 1983; Lazarovici et al., 1983; Sehna et al., 1981;1986; Bollenbacher et al., 1987). Bu tədqiqatlar zamanı müxtəlif həşərat növlərində - *Manduca sexta*, *Tenebrio molitor*, *Galleria mellonella*, *Ephestia cautella* –nın son yaş tırtıllarında ekdisteroidlərin 2 piki qeydə alınmışdır (şəkil 7). Birinci pik kiçik olur və “azan”, yəni puplaşma üçün yer axtaran fazanın əvvəlində əmələ gəlir. Belə bir fikir irəli sürülür ki, bu artımın əmələ gəlməsinə səbəb, sürfələrin epidermal hüceyrələrinin yenidən proqramlaşması və bu zaman qidalanmanı dayandıraraq, puplaşma üçün daha əlverişli yer axtaran fərdlərin davranış xüsusiyyətlərinin dəyişməsidir. İkinci pik, bilavasitə puplaşmadan əvvəl əmələ gəlir və həmin prosesləri tezləşdirir. Qeyd olunan təcrübələrdə, ekdisteroidlərin titrinin pup mürhələsinin ortasında da (yəni histolizin bitdiyi və histogenezin başladığı anda) əhəmiyyətli dərəcədə yüksəlməsi göstərilmişdir.



**Şəkil 7.** Tütün haf kəpənəyi *Manduca sexta*-nin hemolimfasında ekdisteroidlərin titri (Zitnan, Adams, 2012-ə görə)

Brayers və başqaları (Braiery et al., 1983) ikiqanadlıların 4 növündə - *Sarcophaga vicina*, *Lucilia caesar*, *Phormia terreae-novae*, *Calliphora vicina* ekdisteroidlərin 3 pikini aşkar etmişlər: birinci pupönü mərhələdə, ikinci (1-dən 3 dəfə hündür) puparı əmələ gələn zaman və üçüncü pupdan imagonun apolizi-

si prosesində. Lakin Roberts və Qilbert (*Roberts, Gilbert, 1984*) ikiqanadlıının bir başqa növü *Sarcophaga bullata* – da ekdiste-riodların birinci pikini pupariumun formalaşmasına 2 saat qalmış müşahidə etmişlər. İkinci pik puparium əmələ gəldikdən 2 saat keçdikdən sonra və üçüncüsü isə puponü mərhələnin sonu-nda qeydə alınmışdır (şəkil 8).



**Şəkil 8.** *Calliphora erythrocephala* toxumalarında ekdizonun titri (*Filippoviç, Kutuzova, 1985-ə görə*): 1- integument, 2- piy cismi, 3- hemolimfa

Müəyyən edilmişdir ki, həşəratın inkişafı prosesində qabıqdəyişmə hormonunun titri müxtəlif toxumalarda eyni olmur. Məsələn, qırmızıbaş göy milçəkdə *Calliphora erythrocephala* – da ekdizon hemolimfada puparinin əmələ gəlməsinə 15-20 saat qalmış qeydə alınır (şəkil 8). Bu zaman bədən örtüyündə onun miqdarı 5-8 saatdan sonra aşkarlanır. Bu nəticələr hemolimfanın ekdizonun nəqlində rolunu bir daha təsdiqləyir. Piy cismində isə ekdizonun qatılığı puplaşma dövrü ərzində hemolimfaya parallel olaraq dəyişir. Pupari əmələ gəldikdən sonra piy cismində əhəmiyyətli dərəcədə ekdizonun miqdarı artır ki,



bu, həmin toxumanın QH-ın inaktivləşməsində bilavasitə iştirakını sübut edir (şəkil 8).

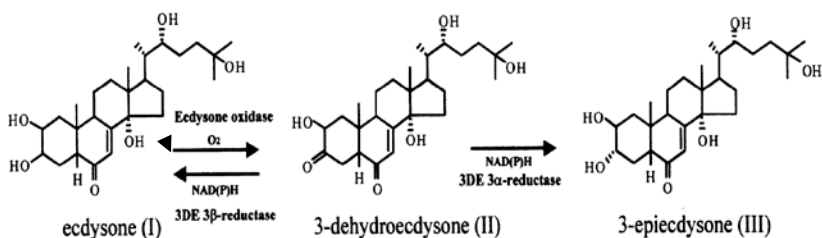
Həşəratın yetkin mərhələsində, adətən, PTV olmur, lakin buna baxmayaraq, bəzi tədqiqatlar nəticəsində imagolarda ekdisteroidlərin titri müəyyənlanmışdır. Məsələn, bəzi cinslərdə - *Locusta* (Lagueux et al., 1977; Hoffman et al., 1980), *Drosophila* (Borst et al., 1974; Hodggetts et al., 1977; Handler, 1982), *Galleria* (Bollenbacher et al., 1978), *Calliphora* (Koolman, 1980; Briers et al., 1983) ekdisteroidlərin titri qeyd olunsa da cinslər arasında fərqliliklər aşkarlanmışdır: *Galleria* və *Locusta* –da ekdisteroidlər yalnız dişilərdə, ikiqanadlılardan *Sarcophaga bullata*, *Lucilia caesar*, *Phormia terra-novae* –də isə hər iki cünsdə müəyyən edilmişdir (Briers et al., 1983). Belə bir fikir mövcuddur ki, dişilərdə ekdisteroidlər yumurtalıqların inkişafını stimula edirlər, lakin erkək fərdlərdə (Diptera) onların funksiyası hələ məlum deyil.

Həşəratın inkişafında QH-ın titrinin tənzimi 4 fizioloji prosesin bir-biri ilə dinamik qarşılıqlı əlaqəsi nəticəsində həyata keçirilir: sintez, deqradasiya, ekskresiya və izolyasiya.

QH-ın sintezi PTTH və bəzi hallarda, YH tərəfindən tənzimlənir. Lakin son zamanlar QH-ın sintezinin tənzimlənməsində bir başqa amilin də olduğu qeyd olunur. Bu, *Manduca sexta*-nin tırtıllarının hemolimfasından əldə olunmuş beyindənkənar, yəni “qeyri-beyin” stimulyator effektinə malik olan amildir (Watson et al., 1985, 1986, 1987). Həmin amil kiçik molekul çəkiyə malik olan termolabil zülaldır və *in vitro* şəraitdə o, ekdizonun PTV-də sintezini 5 dəfə artırır. Stimuləedici amilin (SA) təsiri PTTH-a additivdir, yəni təsir mexanizmləri müxtəlif olsa da onlar PTV-nin fəaliyyətini artırır. SA-nin kimyəvi formulu hələ dəqiqliklə öyrənilməmişdir. Belə bir fikir irəli sürülür ki, SA PTV-yə sterolların sələflərini nəql edir və bunlardan ekdizon sintez olunur. Həmin müəlliflər (Watson et al., 1985) belə bir fikri də irəli sürürlər ki, SA tütün kəpənəyinin son yaşında aşkarlanan ekdisteroidlərin piklərinin (kəskin yük-

səlişin) ölçülərini də müəyyənləşdirirlər: 1-ci pik (kiçik) SA-nın titrinin çox az olduğu dövrə müvafiq gəlir, deməli bu zaman, PTV-yə stimülədicici effekt PTTH tərəfindən baş verir; 2-ci pik (böyük) əmələ gələndə SA-nın titri yüksək olur və o, PTTH ilə birlikdə PTV-yə stimülədicici təsir göstərir.

Ekdisteroidlərin deqradasiyası, oksidləşmə (dehidrogenləşmə və hidrosilləşmə) və izomerləşmə (epimerizasiya) yolu ilə baş verir. Dehidrogenləşmə ekdizonoksidazanın iştirakı ilə ekdizonun və 20-hidroksiekdizonun 3-dehidroderivatlara çevrilməsi yolu ilə həyata keçirilir (Koolman, Karlson, 1978).

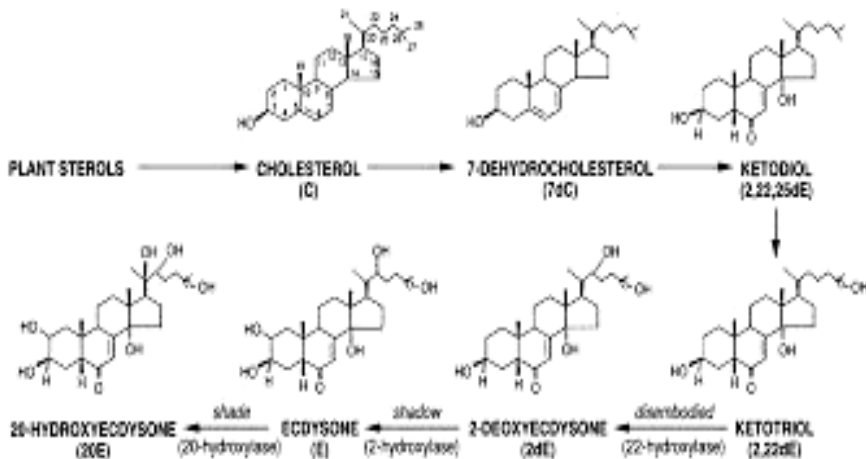


**Şəkil 9.** *Spodoptera littoralis* sovkasında ekdizonun 3-dehidroekdizona və 3-epiekdizona fermentativ qarşılıqlı çevrilməsi (Takeuchi et al., 2000-ə görə)

Belə bir fikir mövcuddur ki, təkamülün müəyyən mərhələsində bütün heyvanlar xolesterolu asetil-KoA-dan sintez etmə qabiliyyətinə malik olmuşlar. Lakin sonradan onlar bu xüsusiyyətlərini itirmişlər, çünki xolesterolu fitosterollardan dealkilləşmə yolu ilə almaq, energetik baxımdan daha əlverişli idi (Barbye, 1978). Məhz həşəratlarda bu aydın şəkildə biruzə verir – onlar atsiklik birləşmələri xolesterola çevirə bilmirlər və yalnız qida vasitəsilə onu qəbul edirlər. Xolesteroldan həşəratın steroid hormonları sintez olunur (şəkil 10).

Zoofaqlar isə xolesterolu bilavasitə yem vasitəsilə qəbul etdikləri halda, fitofaqlar qida ilə yalnız C<sub>24</sub> – alkilləşmiş sterolları, yəni sitosterol, stiqmasterol, kampesterolu qəbul edir-

lər ki, bunlar sonradan həşəratın orqanizmində xolesterola çevrilir.



**Şəkil 10.** *Drosophila melanogaster*-də 20 E ( $\beta$ -ekdizon) –nin biosintezi (yuxarıda bitki sterinlərindən ketodiolun (23) alınması; aşağıda – *Drosophila*-da 3 istiqamətdə prosesin gedişi nəticəsində ketotriol 20-hidroekdizona P- 450 fermentinin təsiri altında çevrilir (*Petryk, 2014-ə görə*))

Mayer və başqaları (*Mayer et al., 1978*) tütün haf kəpənəyinin V yaş tırtıllarında  $\alpha$ -ekdizonun  $\beta$ -ekdizona çevrilməsi sitoxrom P-450 –dən asılı mitoxondrial monooksidaza vasitəsilə həyata keçirildiyini sübut etmişlər. *Manduca sexta*-nın orta bağırsağının mitoxondrilərində malatdehidrogenaza və  $\text{NAD}^+$  - transhidrogenazanın olması  $\alpha$ -ekdizonun hidrksilləşməsində  $\text{NAD}^+$ -in qatılığının yüksəlməsi yolu ilə baş verir.

Ekdizon-20-monooksidazanın bioloji əhəmiyyəti olduqca böyükdür, belə ki, o, ekdisteroidlərin titrinin tənzimlənməsində iştirak edir, deməli, həşəratın postembrional inkişafını təmin edir. Ekdizon-20-monooksidaza 2 yol ilə ekdisteroidlərin titrini tənzimləyir: anabolik və katabolik. Məsələn, piy cismində bu ferment anabolik rol oynayır, postembrional inkişaf

zamanı  $\alpha$ -ekdzon /  $\beta$ -ekdzon nisbətini dəyişir ( $\beta$ -ekdzonun xeyrinə). Digər tərəfdən, malpigi borularında ekdzon-20-monooksidaza katabolik rol oynayıb,  $\beta$ -ekdzonu orqanizmdən xaric edir.

Ekdzonun izomerizasiyası, ekdzondehidrogenaza-izomeraza vasitəsilə katalizə olunur. Bu ferment, həşəratların sürfələrində orta bağırsaqda toplanır və ekdzonu 3-a-epimerə çevirir ki, bunun da olduqca kiçik bioloji fəallığı olur (*Nigg et al., 1974*).

Ekdisteroidlərin ekskresiya və izolyasiyası nisbətən az tədqiq olunmuşdur. Belə məlumat vardır ki, ekdzon və ekdisteronun ( $\beta$ -ekdzon) bir-başə ekskresiyası mümkündür. Ekskresiyanın ekdisteroidlərin titrinin tənzimlənməsində rolu hələ tam şəkildə aydın deyildir (*Morgan, Poole, 1976*).

Ekdisteroidlərin izolyasiyası sulfat və qlükozid efirlərinin konyuqantlarının əmələ gəlməsi və toplanması yolu ilə baş verir (*Willing et al., 1971; Russel, Price, 1977; Moribayashi, Ohtaki, 1980*).

Ohtaki (*Ohtaki, 1981*) *Sarcophaga peregrina*-nın puplarına 20-hidroksiekdzonu inyeksiya etməklə müəyyən etmişdir ki, iynə vasitəsilə daxil edilmiş hormon çox tez bir zamanda konyuqasiya yolu ilə inaktivləşir, sonradan isə tədricən, fəal 20-hidroksiekdzon formasında azad olunur. Qilbert və başqaları (*Gilbert et al., 1980 b*) belə bir fikir irəli sürmüşlər ki, ekdisteroidlərin izolyasiyası, konyuqasiya yolu ilə həşəratın ontogenezi boyu QH-ın bioloji fəallığının səviyyəsini tənzimləyir.

Hemolimfada QH-ın titri birləşdirici zülallar vasitəsilə müəyyənləşə bilər. Həşəratın hemolimfasında  $H^3$ -ekdzonu birləşdirə bilən zülalların olması, ilk dəfə olaraq, *Drosophilla*-da (*Emmerich, 1972; Butterworth, Berendes, 1974*) və *Calliphora*-da (*Tramer, Karlson, 1972*) qeyd olunmuşdur. Feyereysen və başqalarının (*Feyereisen et al., 1975; Feyereisen, 1977*) apardıdığı tədqiqatlar nəticəsində çəyirtkə *Locusta migratoria*-nın hemolimfasında ekdisteroidləri birləşdirən zülallar xarakterizə

olunmuşdur. Həmin müəlliflər bu çəyirtkənin V yaş tırtıllarının hemolimfasında endogen ekdisteroidlərin çox hissəsinin zülallarla birləşmiş halda olduğunu qeyd edirlər və göstərirlər ki, bu zülallar QH-ı parçalanmadan qorumaqla onların titrini tənzimləyirlər.

### 1.4.3. QH-ın təsir mexanizmi

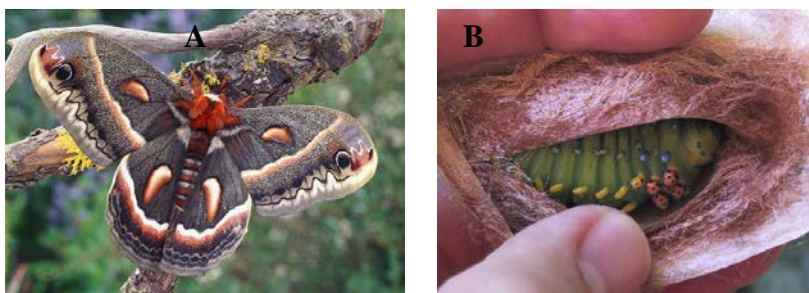
Qeyd olunduğu kimi, hormonal tənzimi müəyyən dərəcədə tədqiq olunmuş bütün həşərat növlərinin son yaş sürfə və ya tırtıl fazasının inkişafının ikinci mərhələsində ekdisteroidlərin titri 2 pik (artım) əmələ gətirir. Riddiford və başqaları (*Truman et al., 1974; Mitsui, Riddiford, 1976, 1978; Riddiford, 1978, 1981*) *Manduca sexta*-nin in vitro şəraitdə inkişaf edən tırtıllarının epidermisinin differensiasiyası zamanı ekdisteroidlərin təsirini öyrənməyə çalışmışlar. Müəyyən etmişlər ki, əmələ gələn iki pikdən birinci (kiçik pik) metamorfozun induksiyasını (başlanmasını) həyata keçirir, epidermal hüceyrələrin genomunu dəyişdirir, yəni tırtıl üçün səciyyəvi olan zülal proqramını pup mərhələsinin zülal proqramına çevirir (yenidən proqramlaşdırır). Deməli, 1-ci pik genomun zülal sintezi proqramının dəyişdiyi dövrə təsadüf edir.

Ekdisteroidlərin ikinci piki (böyük pik), inkişafın bu yeni proqramını stimule edir, yəni pup kutikulasının sintezi dövrünə təsadüf edir. Riddiford və başqaları (*Truman et al., 1974; Mitsui, Riddiford, 1976, 1978; Riddiford, 1978, 1984; Riddiford et al., 1979 b; Kiely, Riddiford, 1985*) yuvenil hormonlarının (YH) həmin proseslərə təsirini tədqiq edərkən aşkar etmişlər ki, epidermal hüceyrələrin genomunun yenidən proqramlaşdırılması QH-ın tərəfindən mühitdə YH olmadıqda həyata keçirilir. YH-ın iştirak etməsi tırtıl kutikulasının yaranmasına impuls verir.

Bir çox tədqiqatçılar (*Oberlander, 1976; Oberlander, Silhacek, 1976; Nardi, Willis, 1979; Rickoll, Fristrom, 1983*) tü-

tün haf kəpənəyi üzərində apardıqları təcrübələr nəticəsində analogi mexanizmi imaginal disklərin hüceyrələrinin proqramlaşmasında da müşahidə etmişlər. Yenidən proqramlaşma zamanı ekdisteroidlərin qatılığı, yəni titrinin dəyişməsi hansı kutikulanın – pup və ya imaginal olmasını müəyyənləşdirir.

Yuxarıda qeyd olunan nəticələr, yəni *Hyalophora cecropia*, *Manduca sexta* tırtıllarının epidermal hüceyrələrinin yenidən proqramlaşmasında YH-ın rolu Kumaranın tədqiqatları ilə də (Kumaran, 1976) təsdiqlənmişdir (şəkil 11).



**Şəkil 11.** *Hyalophora cecropia*-nın görünüşü: A- yetkin fərd; B- pupa çevrilən tırtıl

Kumaran qızılkəpənək *Galleria melonella*-nın tırtıllarının epidermisinin bir hissəsini eyni yaşda olan digər tırtıllara transplantasiya etməklə, tırtıl toxumalarının genomunun yenidən proqramlaşmasında YH-ın iştirak etdiyini sübut etmişdir. Bu təcrübələrin nəticələrinə əsaslanaraq, Kumaran metamorfozun tənziminin hormonal mexanizmini izah edə bilən “*seçimin ardıcılığı*” fərziyyəsini irəli sürmüşdür. Həmin fərziyyəyə görə, yuvenil hormonları qabıqdəyişmənin xarakterini müəyyənləşdirir, yəni bu hormonların titrinin dəyişilməsi epidermal hüceyrələr tərəfindən inkişafın yolunun seçilməsini tənzimləyir. Əgər ekdizonun piki əmələ gələrkən (yəni intensiv sintezin getdiyi şəraitdə) tırtıl toxumalarında YH-ın titri qeyd olunursa, inkişaf tırtıl proqramı üzrə davam edir. Yox, əgər YH-i olmurrsa, tırtıl inkişaf proqramı pup proqramına çevrilir. Kumaranın fikrincə, pup mərhələsinin inkişafı boyu YH-ın müəyyən titrinin

(çox olmasa da) mühitdə olması vacibdir: YH olduğu halda pupun epidermal hüceyrələrində pup proqramı qalır, lakin YH-ın olmaması yeni inkişaf proqramına – imaginal fazaya çevrilməyə səbəb olur (Kumaran, 1976).

Qeyd etmək lazımdır ki, Riddifordun (Riddiford, 1972, 1975) bu baxımdan irəli sürdüyü nəticələr daha maraqlıdır. Bu müəllifin fikrincə, tırtıl toxumasında genomun dyişilməsi eyni vaxtda baş vermir. Belə ki, *Hyalophora cecropia*-nın tırtıllarında epidermal hüceyrələrin yenidən proqramlaşması qidalanmanın son dövrlərində baş verir. Halbuki, cinsi vəzilər, əzələ sistemi və həzm traktında yenidən proqramlaşma mədə-bağırsaq boşaldıqdan sonra həyata keçir. Eksperimental yolla, yəni həmin tırtıllara ekzogen YH daxil etməklə, müəllif tırtılın anatomiyasına malik olan pupları (tırtıl epidermisli pupları) əldə etmişdir.

Tırtıl hüceyrələrində genomun yenidən proqramlaşması prosesinin əsasında müəyyən genlərin fəallığının dəyişilməsi durur. QH-in gen fəallığının tənzimlənməsində iştirak etməsi haqqında ilk məlumatlar Klever və Karlson tərəfindən (Clever, Karlson, 1960) irəli sürülmüşdür. Həmin müəlliflər *Chironomus tentans*-ın 2-ci yaş sürfələrinə ekdizonu inyeksiya etmişlər və sürfə-pup qabıqdəyişməsi zamanı biruzə verməli olan prosesi – tüpürcək vəziləri politen xromosomlarının puffinqində dəyişiklikləri müşahidə etmişlər. Bu hal sonradan *D.melanogaster*, *D.viridis*, *Chironomus thummi* üzərində aparılan çoxsaylı təcrübələrdə də təsdiq olunmuşdur (Becker, 1962; Berendes, 1967; Kiknadze, 1972; Ashburner, 1972 a,b; Stocker, Kastritsis, 1973; Ashburner, Richards, 1976 a,b; Richards, 1976 a,b; 1978).

Genomun fəallaşmasının molekulyar səviyyədə izahı, onun transkripsiyasının stimulyasiyası deməkdir. Eksperimental yolla sübut olunmuşdur ki, ekdisteroidlər RNT-nin sintezini stimula edə bilir (Riddiford, 1976; Wielgus, Gilbert, 1978; Riddiford et al., 1979 a; Garen, Lepesant, 1980; Conderc et al., -1983; Mekanichi, Garen, 1983; Grzelak, Kumaran, 1985, 1986; Morganelli, Berger, 1986). Riddiford və başqaları (Riddiford,

1976; Riddiford et al., 1979) müəyyən etmişlər ki, ekdisteronun təsirindən *Manduca sexta* –nin epidermal hüceyrələrində (in vitro) 2 yeni tipli RNT-nin sintezi başlanır və mRNT-nin azı 6-7 tipinin sintezi dayanır. Adətən mRNT-nin müəyyən tiplərinin sintezi və ya yox olması hüceyrələrin zülal tərkibinin dəyişilməsi ilə müşayiət olunur.

Qrzelak və Kumaran (*Grzelak, Kumaran, 1985, 1986*) eksperimental yolla sübut etmişlər ki, ekdisteroidlər *Galleria mellonella*-nin tırtıllarının piy cisminə mRNT-nin yeni tiplərinin əmələ gəlməsinə səbəb olurlar.

Lepazan və başqaları (*Lepesan, 1978; Garen, Lepesan, 1980*) ekdisteroidlərin təsiri altında konkret bir genin fəallığının dəyişildiyini aşkar etmişlər. Həmin müəlliflər, ekdizonun drozofilanın piy cisminə P<sub>1</sub>-zülalının qatılığının artmasına təsir göstərdiyini müəyyən etmişlər. P<sub>1</sub>-zülalı toxuma- və fazaspesifikliyinə malik olub, yalnız piy cisminin hüceyrələrində sintez olunur. Bu tədqiqatlar nəticəsində drozofilanın sürfələrində normal və yüksək (29<sup>0</sup>C) temperaturalarda ecd- mutasiyanı daşıyan RNT-nin sintezi öyrənilmişdir. Sübut edilmişdir ki, piy cisminə ekdizon, P<sub>1</sub>-zülalı üçün lazım olan mRNT-nin sintezini intensivləşdirir.

Drozofilanın həmin mutantlarını (ecd) tədqiq edən Kraminski və başqaları (*Kraminsky et al., 1980*), sürfələrdə ekdisteronun DOFA-dekarboksilaza üçün mRNT-nin sintezinə stimuləedici təsirini aşkar etmişlər. DOFA-dekarboksilaza fermenti puparının tündləşməsinə təmin edir. İnkişaf edən sürfələrdə həmin fermentin fəallığının müəyyənləşməsi nəticəsində onunla ekdisteroidlərin pikləri arasında asılılığın olduğu üzə çıxmışdır.

Nakanishi və Qeyrenin (*Makanichi, Garen, 1983*) apardığı təcrübələr nəticəsində məlum olmuşdur ki, ekdisteron in vitro şəraitdə *Drosophila melanogaster*-in piy cismi hüceyrələrində LSP-2 və P<sub>1</sub> genlərinin ekspresiyasını induksiya edir. Müəlliflər induksiya haqqında LSP-2 və P<sub>1</sub> lokuslarının tran-



skriptlərinin sayına görə fikir yürüdürlər. Onu da qeyd etmək lazımdır ki, induksiya prosesinin özünə kultural mühitə tsikloheksimidlərin daxil edilməsi heç bir təsir göstərməmişdir. Ona görə də müəlliflər belə bir nəticəyə gəlmişlər ki, ekdisteron fəallaşdırdığı lokuslara birbaşa təsir göstərir.

Bir çox alimlərin (*Riddiford, 1980 b; Richards, 1981a; O'Connor, 1985*) tədqiqatlarının nəticələri sübut edir ki, ekdisteroidlər hüceyrənin genetik aparatına xüsusi reseptorlar vasitəsilə təsir göstərir.

Deməli, QH növ spesifikliyinə malik olmayan steroid hormondur, 2 forması vardır: prohormon (ekdizon) və bioloji fəallığa malik olan 20-hidroksiekdizon və ya ekdisteron ( $\beta$ -ekdizon). Ekdizon həşəratlarda PTV-də sintez olunur və piy cismi, malpigi boruları, mədə hüceyrələri, sürfələrin kutikulasında ekdisterona çevrilir. QH qabıqdəyişmə prosesinə nəzarət edir. Həşəratın inkişafı boyu QH-ın titri dəyişir və bununla da qabıqdəyişmə zamanı apolizisin induksiyasını, metamorfoz vaxtı sürfə orqanlarının hüceyrə genomunun yenidən proqramlaşmasını təmin edir. QH-ın sintezi PTTH, YH, SH(hemolimfa amili və ya stimüləedici amil) tərəfindən tənzimlənir. QH-ın deqradasiyası hidrogensizləşmə, hidrksilləşmə və ya molekulların epimerizasiyası yolu ilə həyata keçir. Digər steroid hormonlar kimi, QH da zülal-reseptor kompleksi halında hüceyrənin genetik aparatına birbaşa təsir göstərir və bu zaman həşəratın inkişaf prosesində genlərin fəallığını dəyişir.

#### **1.4.4. Ekdisteroidlərin mübadilə proseslərinə təsiri**

Steroid hormonları həşərat genomunun ekspressiyasının tənzimində mühüm rol oynayır. Ekdisteroidlərin təsirinə qarşı hədəf-toxuma hüceyrələri spesifik cavab verir, lakin genetik ekspressiya (yəni genetik informasiyanın RNT və ya zülalə çevrilməsi) və minlərlə genin fəallığının koordinasiyasının tənzimi molekulyar səviyyədə praktiki olaraq tədqiq olunmamışdır

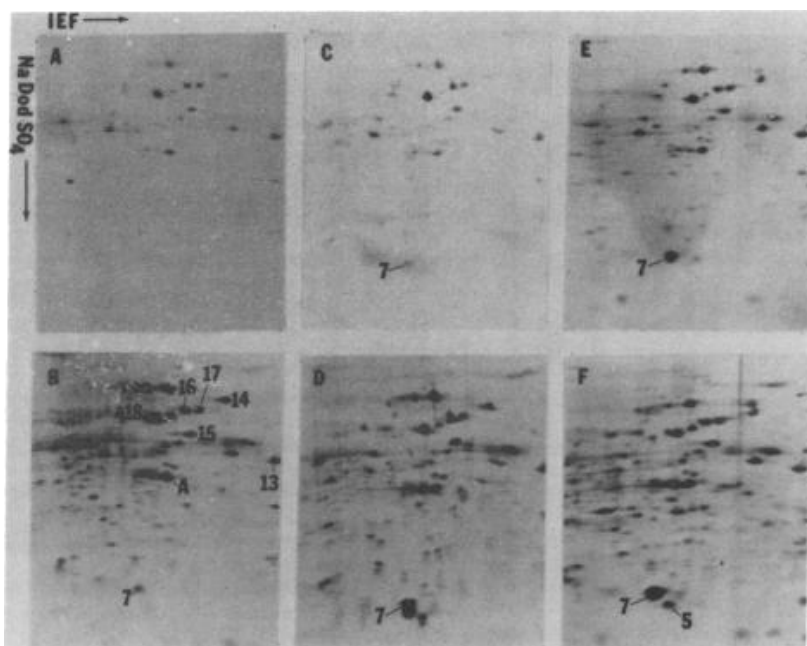
(Kutuzova, 2006). Həşərat hüceyrələrinin böyümə və differensiasiyası, sonradan isə ixtisaslaşması ekdisteroidlər tərəfindən tənzimlənir: onlar inkişaf üçün tələb olunan işçi proqramı hüceyrələrə yükləyirlər. Ona görə də həşəratın inkişafının müxtəlif mərhələlərində eyni hüceyrələr müxtəlif cür reaksiya göstərir. Bu zaman hüceyrələrə müəyyən inkişaf proqramı yuvenil hormonları tərəfindən də verilir. Ona görə də həşəratda həm ekdisteroidlər, həm də yuvenil hormonlarının təsiri altında zülal və nuklein t-ı mübadiləsində dəyişikliklər baş verir.

Hazırda ekdisteroidlərin həşəratın tüpürcək vəzilərində və hüceyrə kulturalarında zülal mübadiləsinə təsiri daha yaxşı öyrənilmişdir. Adətən həşəratın hüceyrə kulturası hormonların təsirinə qarşı daha yüksək həssaslıq nümayiş etdirir (*Filippoviç, Kutuzova, 1985*). Ona görə də genetik fəallığın tənzimlənməsində steroid hormonların rolu tədqiq olunan zaman hüceyrə kulturalarından istifadə olunur.

Tədqiqatlarda daha çox *Drosophila*-nın hüceyrə kulturalarından istifadə olunur (*Berger et al., 1978*). Elektroforez üsulu ilə həmin kulturalarda 350 polipeptid fraksiya ekdisteroidlərin təsiri altında tədqiq olunmuşdur. Bu zaman ekdisteroidlərin iştirakına qarşı 3 tip cavab reaksiyası qeydə alınmışdır: 3 zülalın sintezi induksiya (təhrik) olunmuş, 2-si repressiya olunmuş və 6-sı (bura II və III sitoplazmatik aktinlər də aiddir) sintezi intensivləşmişdir (şəkil 12). Belə bir fikir irəli sürülür ki, hormondan asılı olan bu zülallar, ekdisteroidlərin təsirinə məruz qalan hüceyrələrin morfoloji dəyişikliklərində mühüm rol oynayırlar. *Drosophila melanogaster*-in hüceyrə kulturasına ekdisteroidlərin təsirinə tədqiq edən zaman aktin mRNT-nin toplanması müşahidə olunmuşdur ki, bu, fəal gen ekspressiyasının ekdisteroidin nəzarəti altında olduğunu göstərir. Sübut olunmuşdur ki, ekdisteron molekul çəkisi 40 000, 29 000 və 28 000 olan polipeptidlərin sintezini induksiya edir (*Vitek et al., 1984*). Bu zaman hüceyrə kulturasında zülalların sintezinin piki

(maksimal miqdarı) hormonla təsirdən 4-8 saat keçdikdən sonra baş verir, sintez prosesi isə 2 sutka davam edir (şəkil 13).

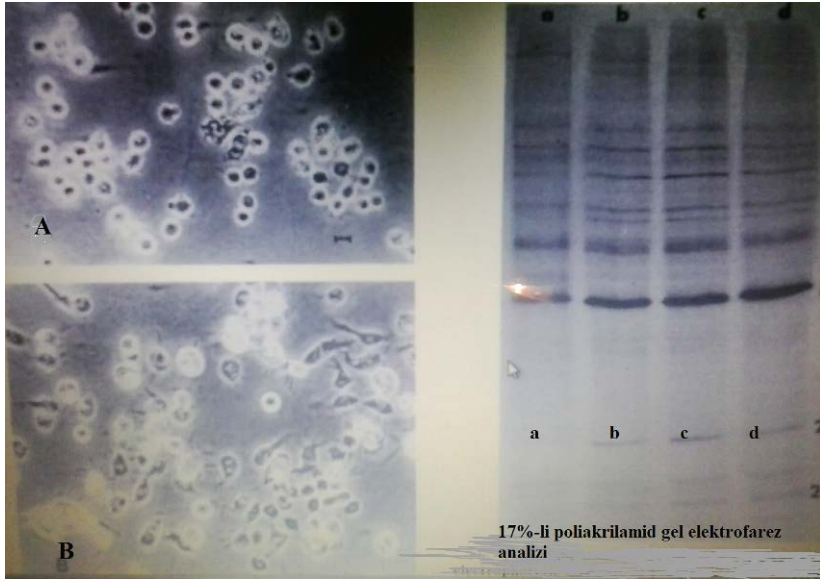
Analoji nəticələr (*D.melanogaster*) hüceyrələrin xarici membrana qlikoproteininin sintezinə steroid hormonların təsirini müəyyənləşdirən zaman da əldə olunmuşdur (*Kutuzova, 2006*). Həmin təcrübələrdə ekdisteronla, mol. çəkisi 200 000 olan qlikoproteininin sintezi induksiya olunduğu halda, molekul çəkisi 85 000 və 120 000 olan qlikoproteinlərin sintezi tormozlanmışdır.



**Şəkil 12.** *Drosophila melanogaster* –in hüceyrələrində (S<sub>3</sub>) ikiölçülü gel elektroforez üsulu ilə ekdisteronun P<sub>7</sub> fraksiyanının sintezinə təsiri (*Ireland, Berger, 1982-ə görə*): hüceyrələrə 0 (A və B), 24 (C və D), 72 (E və F) saatlarda 21,5 µM ekdisteronla təsirin nəticələri

Həşəratın imaginal disklərində zülalların biosintezinə ekdisteroidlərin təsiri tədqiq olunmuş və əhəmiyyətli nəticələr əldə olunmuşdur. Differensiasiya olunmamış imaginal disklər

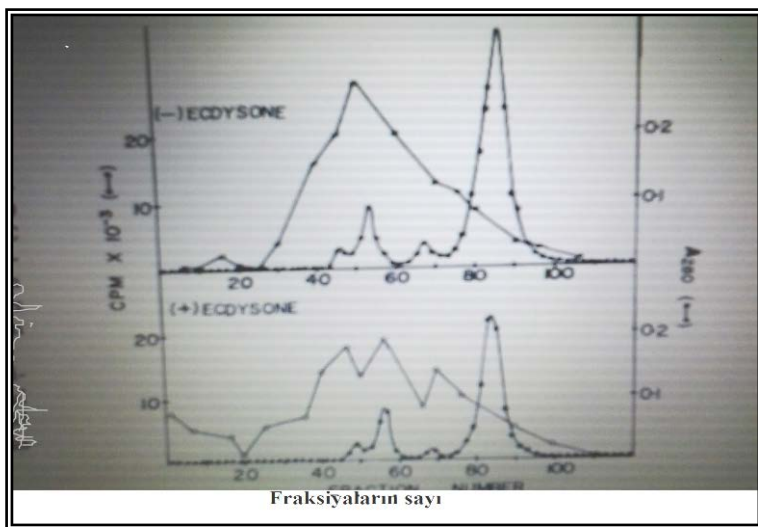
(*Holometabola*) embrional olsalar da sürfə fazasında proliferasiya (hüceyrələrin bölünməsi nəticəsində toxumanın böyüməsi) prosesini keçirirlər.



**Şəkil 13.** *Drosophila melanogaster*-in S3 hüceyrələrində elektroforetik analiz üsulu ilə ekdisteronun müxtəlif qatılığının polipeptid fraksiyalarına təsiri (Vitek et al., 1984-ə görə):  $1\mu\text{M}$  ekdisteronla 24 saat ərzində inkubasiya olunmamış (A) və olunmuş (B) S3 hüceyrələr qrupu – ekdisteronun olmadığı mühit (a),  $10^{-8}\text{M}$ (b),  $10^{-6}\text{M}$  (c),  $10^{-5}\text{M}$  (d) - təsir vaxtı 1-dən 12 saata kimi

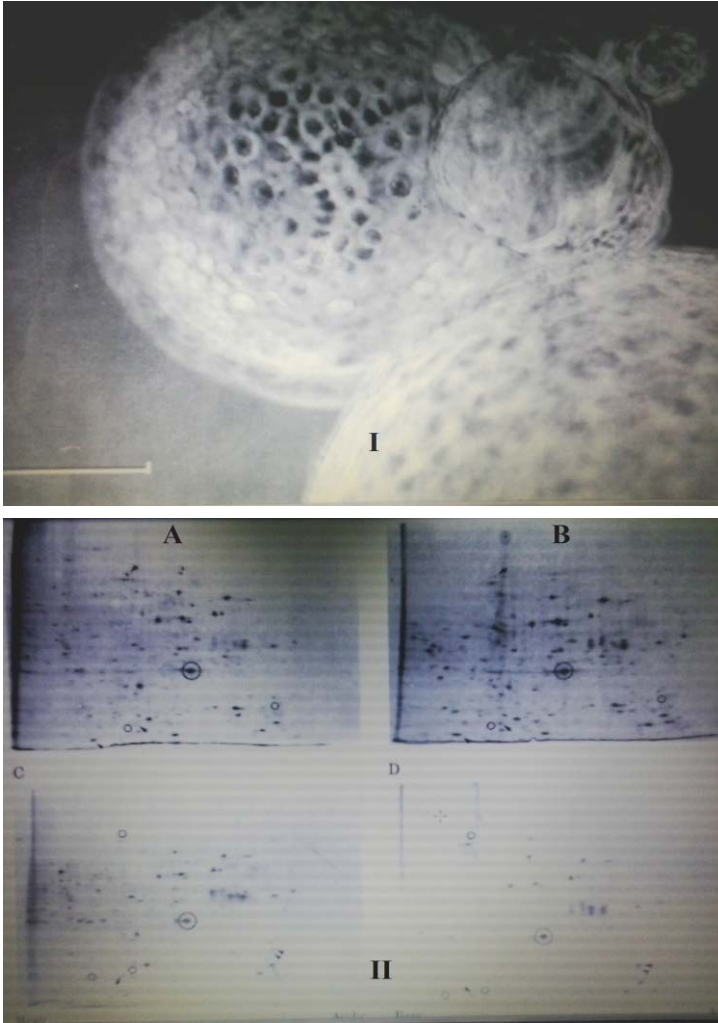
İmaginal disklərin yetkin fərdin strukturlarına differensiasiyası steroid hormonlarının təsiri altında həyata keçir. Ona görə də həşəratın izolə edilmiş imaginal disklərindən çox vaxt, ekdisteroidlərin təsiri altında baş verən dəyişiklikləri öyrənmək üçün istifadə edirlər. Məsələn, drozofilanın imaginal disklərinin ekdisteronla emalı artıq 1-3 saat keçdikdən sonra zülal sintezinə təsir göstərir (şəkil 14). Ekdisteronla 4-saatlıq inkubasiya drozofilanın qanadlarının imaginal disklərində olan 2 zülalın biosintezini dəyişmişdir. Halbuki, digər zülal qruplarının sintezi yal-

nız  $\beta$ -ekdizonla 12-saatliq təsirdən sonra artmışdır (*James N., James F., 1975*).



**Şəkil 14.** *Drosophila melanogaster*-də RNT-polimeraza diskinin Sephadex-də dəyişkənliyinin profili (*James N., James F., 1975-ə görə*):  $1\mu\text{g/ml}$   $\beta$ -ekdizonun təsirdən sonra təxminən 600 000 imaginal diskin Robb mühitində 3 saatdan sonrakı dəyişkənliyi - ekdizonsuz variant (-), ekdizonlu variant (+)

Linn və başqaları (*Lynn et al., 1982*) *Trichoplusia ni* sovkasının qanadlarının imaginal disklərindən 2 hüceyrə xətti əldə etmişlər ki, bunlarda 6 zülalın sintezi ekdizondan-asılı olmuşdur (şəkil 15). Drozofilanın ayaqları, qanadları və antenalarının imaginal disklərində olan zülal fraksiyalarına ekdisteronun təsiri nəticəsində aşkar olunmuşdur ki, hər bir fərdi diskdə spesifik zülallar mövcuddur. Həmin zülallar indusibeldir, yəni tənzimlənə bilən zülallardır. Lakin ekdisteroidlərin təsiri altında tənzimlənə bilən zülal fraksiyaları hər həşərat növüdə qeydə alınmır. *Sarcophaga peregrina* ikiqanadlısında ekdizondan-asılı zülallar aşkar olunmamışdır. Həmin zülalları müəyyən etmək üçün daha mükəmməl metoddan istifadə etmək lazımdır.



**Şəkil 15.** *Trichoplusia ni* sovkasının qanad əzələlərində imaginal disk zülallarına  $\beta$ -ekdizonun təsiri (Lynn et al., 1982-ə görə): I- in vitro şəraitdə faza kəskinliyi əks olunan IAL-TND1 hüceyrə qovuşqlarından 3-nün sintezi ( $100\mu\text{m}$ -lə); II- [ $^{35}\text{S}$ ] metioninlə markirovka olunmuş zülalın 12,5%-li akrilamid gəldə avtoradioqramması: A- IAL-TND1 hüceyrələri, B- *T. ni* qanad hüceyrələri, C- IAL-TND1 hüceyrələri  $\beta$ -ekdizonla ( $1\mu\text{M}$ ) 24 s ekspozisiyadan sonra, D- *T. ni* qanad hüceyrələri  $\beta$ -ekdizonla ( $1\mu\text{M}$ ) 24 saatlıq ekspozisiyadan sonra

Eksperimental yolla təsdiq olunmuşdur ki, ekdisteroidlərin həşərat zülallarının biosintezinə təsiri xromosom aparatı səviyyəsində həyata keçir. Belə ki, 1960-cı ildə Klever və Karlson tərəfindən (*Clever, Karlson, 1960*) ilk dəfə aşkar edilmiş fenomen – ekdizonun ikiqanadlıların tüpürcək vəzilərinin politen xromosomlarında spesifik pufların (genlərin) induksiyasına təsiri mexanizmi digər həşərat növlərində də tədqiq olunmuşdur. Həmin tədqiqatların nəticələrindən görünür ki, ilkin pufların əmələ gəlməsi bilavasitə ekdisteronun təsiri altında baş verir və bu, sonrakı pufların formalaşma prosesini induksiya edən (tənzimləyən) zülalların sintezinə səbəb olur (*Filippoviç, Kutuzova, 1985*). Belə bir nəticə irəli sürülür ki, ilkin pufların zülallı məhsulları steroid hormonların reseptorlarıdır. Bu reseptorlar, puffinqlərin normal ardıcılığını tənzimləyən steroid-reseptor kompleksinin yaranmasını təmin edir. İlkin puffların repressiyası və sonrakı puffların induksiyası üçün müxtəlif zülal məhsulları tələb olunur və puffinq ardıcılığı daha mürəkkəb yolla həyata keçir. Bəzi həşəratlarda ekdisteronla induksiya olunmuş puffinq prosesi zamanı qeyri-qiston aminturşu radikallarında modifikasiyalar aşkar olunmuşdur.

Bir eksperimental sistem olaraq, həşəratın piy cismi də morfogenetik hormonların (ekdizon və YH) təsirini öyrənmək üçün əlverişlidir, çünki bir neçə funksiyaları (ehtiyat üzvi birləşmələrin və metabolik suyun toplandığı yer, ifrazat, işıqlanma orqanı) yerinə yetirir. Ekdisteronların təsiri altında zülalların sintezinin dəyişməsi drozofilanın piy cismi kulturasında tədqiq olunmuşdur. Müəyyən edilmişdir ki, *D.melanogaster*-in 3-cü yaş sürfələrində LSP-2 və P<sub>1</sub> genləri ekdisteronun təsiri altında (in vivo) güclü ekspressiyaya uğrayır, nəticədə həm genlərin transkriptlərinin, həm də onların müvafiq zülallarının miqdarı artır (*Lepesant et al., 1982*). Bu zaman ekdisteronun təsirinin maksimal effekti emaldan 2 saat sonra əldə olunur.

Həşərat orqanizmində zülal mübadiləsinin hormonal tənzimi üçün əlverişli toxuma sürfə epidermisidir. Adətən sürfə

epidermisi üzərində hüceyrə proqramlaşmasının hormonal tən-zimi tədqiq olunur. Xüsusən tütün haf kəpənəyində ətraflı şəkil-də hüceyrəvi proseslərin biokimyası və yeni kutikulanın forma-laşmasında ekdizonun morfoqenetik rolu tədqiq olunmuşdur.

Digər heyvanlarda olduğu kimi, həşəratlarda da ehtiyat zülalların hormonal tən-zimi sistemi fəaliyyət göstərir ki, onun tədqiqi sayəsində hormonların təsir mexanizminə aid əhəmiy-yətli məlumatlar əldə olunmuşdur.

Vitellogenizin hormonal tən-zimi həşəratın müxtəlif qr-uplarında fərqlidir. Həşəratların çoxusunda vitellogeniz yuvenil hormonu tərəfindən tən-zimlənir. Lakin elə nümayəndələr vardır ki, onlarda vitellogenizin tən-zimində YH-dan başqa, steroid hormonları, hətta PTH iştirak edir. Belə ki, vitellogenin gen-lərin ekspressiyasının tən-zimində ekdisteronun iştirakı drozofila və boz ət milçəyi *Sarcophaga bullata* üçün sübut olunmuşdur (*De Loof et al., 1981; Bownes, 1982*). Ağcaqa-nadların da iki növündə - *Aedes aegyptii*, *Anopheles stephensi* – də vitellogeniz prosesində ekdisteroidlərin rolu təsdiqlənmişdir (*Lea, 1982*).

Maraqlıdır ki, normal halda erkək fərdlər vitellogeninlə-ri sintez etmir. Lakin ekdisteronun təsirindən sonra erkək fərdin piy cismində vitellogeninin sintezi stimula olunmuşdur (*Bow-nes, 1982*). Onu da qeyd etmək lazımdır ki, in vitro şəraitdə drozofilanın erkək fərdlərində dişilərdən fərqli olaraq, ekdi-steronun təsirindən sarı maddə zülallarının sintezi fəallaşır. Bu onu göstərir ki, *D.melanogaster*-in erkək və dişilərində sarı maddə zülallarını kodlaşdıran genlərin ekspressiyası (irsi mə-lumatın RNT və zülalə çevrilməsi) müxtəlif hormonal statusa malikdir, yəni vitellogenin genlərinin tən-zimi drozofilada fər-din cinsindən asılıdır və onlara toxuma spesifikliyi xasdır.

İkiqanadlıların digər nümayəndəsində də (*Sarcophaga bullata*) vitellogeninlərin biosintezini prosesinin fəallaşmasında ekdisteronun iştirakı sübut olunmuşdur. Belə ki, erkək fərdlərə ekdisteron daxil edildikdən sonra hemolimfada zülal fraksiyası



qeydə alınmış və o, elektroforetik, həmçinin immunoloji xüsusiyyətlərinə görə dişi fərqlərin vitellogenini ilə eynilik təşkil etmişdir.

Ekdisteroidlərin *nuklein t-nin* mübadiləsinə təsiri sübut olunmuşdur. Ədəbiyyat məlumatlarından görünür ki, DNT-nin sintezinə ekdisteroidlərin təsirinə dair işlər azdır. Lakin ekdisteroidlərin qabıqdəyişmə və metamorfoz hormonları kimi əhəmiyyətlərini nəzərə alsaq, onların DNT sintezinə təsirinin öyrənilməsi olduqca vacibdir. Xüsusən həşəratın metamorfozu prosesində DNT biosintezinin həcmi və tempi mühüm əhəmiyyət kəsb edir.

Drozofilanın hüceyrə kulturası üzərində tədqiqatlar aparılmış və müəyyən olunmuşdur ki, ekdisteron (yəni bioloji aktiv ekdizon) hüceyrələrin morfoloqiyasında ciddi dəyişikliklərin baş verməsinə təkan verir (*Kutuzova, 2006*). Belə ki,  $K_C$  hüceyrə xətti normal halda sferik görünüşə malik olsa da ekdisteronla təsirdən sonra uzunsov və yastı şəkil almışlar. Sonradan, olduqca hərəkətli olan bu formada uzunçuxıntılı psevdopodilər əmələ gəlir. Ekdisteronun  $10^{-8}$  qatılığı hüceyrələrin bölünməsinə dayandırır və onların qeyri-normal böyüməsinə səbəb olur. Həmin təcrübələrdə nişanlanmış timidinin DNT-yə daxil edilməsi yolu ilə müəyyənlanmışdır ki, hüceyrələrin bölünməməsinə səbəb, DNT-nin replikasiyasının zəifləməsidir.

Analoji nəticələr *Calliphora vicina*-nin qanad imajinal disklərində ekdisteronun təsiri ilə DNT-nin sintezinin tədqiqi zamanı da qeydə alınmışdır. Belə ki, epiteli DNT-nin daxilinə nişanlanmış timidin və uridin müdaxiləsi yolu ilə ekdisteronla təsir zamanı baş verən hormonal effekt qeydə alınmışdır: nukleinin t-nin sələflərində, yəni ribonukleozid- və dezoksiribonukleozidtrifosfatlarda dəyişikliklər baş vermişdir (*Kutuzova, 2006*).

Həşəratların müxtəlif qruplarında DNT-nin sintezi ilə yenidən proqramlaşma dövrü arasındakı əlaqənin hormonal nəzarət vasitəsilə reallaşması haqqında versiyalar mövcuddur. Məsələn, *Lepidoptera*-da epidermal yenidən proqramlaşmanın

yeni DNT-nin sintezinə ehtiyacı yoxdur. Lakin tütün haf kəpənəyinin metamorfozu zamanı DNT-nin sintezində baş verən dəyişiklikləri hemolimfadakı ekdisteroidlərin titri ilə müqayisə etdikdə məlum olur ki, ekdisteroidlərin titrinin azalması DNT-nin sintezini stimula edir, əksinə, artması sintez prosesini dayandırır (*Wielgus et al., 1979*).

Beləliklə, nəticələrin analizi onu göstərir ki, qabıqdəyəşmə hormonlarının DNT-nin sintezinə təsirinə dair əldə olunan məlumatlar biri digərini inkar edir. Bu əkslikləri aradan qaldırmaq üçün *Gryllus bimaculatus* üzərində təcrübə aparılmış, yəni bu növün toxumalarında DNT-nin sintezinin həcmi ilə ekdisteroidlərin titri arasındakı münasibət müəyyənlanmışdır (*Romer, Eisenbeis, 1983*). Bu müəlliflər tədqiq olunan və hormonal stimula cavab verən toxumaları 3 kateqoriyaya ayırmışlar. Belə ki, sinir sistemi, orta bağırsaq, qonadalar və hemositlərdə DNT-nin sintezi ilə ekdisteroidlərin səviyyəsi arasında heç bir asılılıq qeydə alınmamışdır. Örtük toxumaları, traxeyalar, arxa bağırsaq, piy cismi və malpigi borularında hormonal maksimumla DNT sintezi arasında müəyyən korrelyasiya aşkarlanmışdır. Nəhayət, PTV (peritraxéal vəz) və enositlərdə hər iki göstərici arasında əks proporsional asılılıq müəyyən olunmuşdur.

Deməli, həşərat toxumalarında ekdisteroidlərin statusundan asılı olaraq, hormonun təsirinə qarşı spesifiklik mövcuddur. Bu onu göstərir ki,  $\alpha$ -ekdizon, ekdisteron və digər steroid hormonların DNT-nin sintezinə təsirini fərqləndirmək lazımdır, çünki hər hormon toxuma tərəfindən yalnız ona məxsus olan konkret cavab reaksiyasına malikdir. Məsələn, mum güvəsi *Galleria melonella*-nin imaginal disklər kulturasında DNT-nin sintezi  $\alpha$ -ekdizonla induksiya olunduğu halda, ekdisteronla ( $\beta$ -ekdizonla) ingibirləşir. Görünür bu cür analoji situasiyalar digər həşərat növləri və toxumaları üçün də xasdır.

Bir çox müəllifin in vitro və in vivo şəraitlərdə apardığı təcrübələrin nəticələrinə görə, ekdizonlar RNT-nin sintezinə stimula edici təsir göstərir. Həmin nəticələr sübut edir ki, hə-

şəratın ontogenezi boyu RNT-nin sintezinin intensivliyi ilə ekdisteroidlərin titri arasında müsbət korrelyasiya mövcuddur, yəni hormonların ən yüksək səviyyəsi RNT-nin maksimal sintezi dövrünə təsadüf edir.

Ekdisteroidlərin təsiri altında genomun ekspressiyası, *Calliphora vicina* milçəyinin sürfələri üzərində daha ətraflı tədqiq olunmuşdur (*Scheller et al., 1980*). Belə ki, 5-günlük sürfələr və ağ pupların hüceyrələri və piy cismindən ayrılmış nüvələrində 20-hidroksiëkdizon ( $\beta$ -ëkdizon) və ëkdizonun RNT-nin sintezinə təsirini öyrənilmişdir. Məlum olmuşdur ki, sürfələrdə 20-hidroksiëkdizonla inyeksiyadan 3 saat sonra RNT-nin sintezi 100% yüksəlmiş halda, ëkdizon bu effekti yalnız 6 saat keçdikdən sonra əmələ gətirir. Milçəyin ağ puplarında isə RNT-nin sintezində heç bir dəyişiklik baş vermir. Müəlliflərin apardığı statistik hesablamalar zamanı da maraqlı nəticə əldə olunmuşdur: 20-hidroksiëkdizonun təsiri altında RNT-nin sintezinin artması, bir neçə genin transkripsiyasının verə biləcəyi effektdən daha yüksəkdir. Yəni bu halda əldə olunmuş effekti məməlilərdə qeydə alınan analogi nəticə ilə tutuşdurmaq olar: onlarda hormonal təsir nəticəsində bir neçə yeni mRNT sintez olunur ki, bu zaman müşahidə edilən RNT-nin ümumi miqdarının artması rRNT hesabına baş verir (*Scheller et al., 1980*).

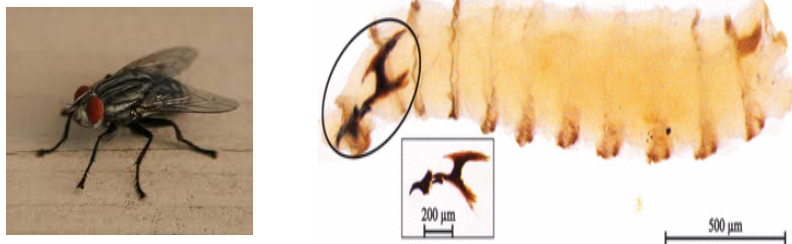
Başqa təcrübələrdə də 20-hidroksiëkdizonun təsiri altında məlumat RNT –nin (mRNT) transkripsion fəallığında dəyişikliklər aşkar edilmişdir. Xromatoqrafiya üsulundan istifadə etməklə qırmızıbaş milçəyin sürfələri və ağ puplarının poliA-RNT və digər RNT növlərini ayırmaq mümkün olmuşdur. Məlum olmuşdur ki, 20-hidroksiëkdizon yalnız 5-günlük sürfələrdə poliA-RNT transkripsiyasını artırır, ağ puplarda isə bu hal müşahidə olunmur, çünki onlarda bu fazada endogen hormonun titri yüksək olur. Deməli, hormonal effekt həşəratın inkişaf fazasından asılıdır.

Yuxarıda qeyd olunmuş fərqliliklərin molekulyar əsasları hələ tam şəkildə aydın deyil. Lakin onu qeyd etmək olar ki, hormonla induksiya olunan RNT sintezi həm hormonun titrindən, həm də hormonun reseptorlarının sayından asılıdır.

Transkripsiyanın sürəti RNT-polimerazaların fəallığından asılı olduğu üçün 20-hidroksiəkdiizonun təsirindən sonra izlə edilmiş piy cismi nüvələrində RNT-polimerazaların fəallığı 2 dəfə artır. Steroid hormonlarının vasitəsilə RNT-polimerazaların fəallığının yüksəlməsi digər həşərat növlərində də müşahidə olunmuşdur (*Kutuzova, 2006*).

### 1.5. Puplaşmanın hormonal amilləri

Puplaşmanın hormonal amilləri prosesin gedişində xitin örtüyün modifikasiyasında, yəni şəklinin dəyişməsində iştirak edir. Amillər ikidir: biri ARF – tırtılın ön ucunda yerləşən 3 segmentin yığılmasını, ikinci isə PTF – puparinin xitinləşməsini tənzimləyir. Tədqiqatlar nəticəsində məlum olmuşdur ki, *Sarcophaga bullata* milçəyinin (şəkil 16) mərkəzi sinir sistemində PTF, hemolimfada isə ARF amilləri üstünlük təşkil edir.



**Şəkil 16.** *Sarcophaga bullata* milçəyi: imago və 3 ön segmenti yığılan sürfəsi

Aşkar olunmuşdur ki, ARF-in molekulyar çəkisi 180 000 D, PTF-in isə 312 000 D-dir, hər ikisi termolabildir, yəni temperaturun dəyişilməsinə qarşı davamsızdırlar. Bu amillər zülal təbiətlidir, 3-xlorosirkə t-su, spirt, ammonium-sulfatın təsirindən

çökür, pepsin və tripsinin təsirindən isə dializ olmadan inaktivləşirlər.

Hər iki amil beyinin neyrosekretor hüceyrələri (NSH) tərəfindən sintez olunur və neyronların aksonlarının ucunda toplanırlar. Puplaşmaya 2-4 saat qalmış ekdizonun təsirindən hemolimfaya ifraz olunurlar (*Sadikova, 1983*).

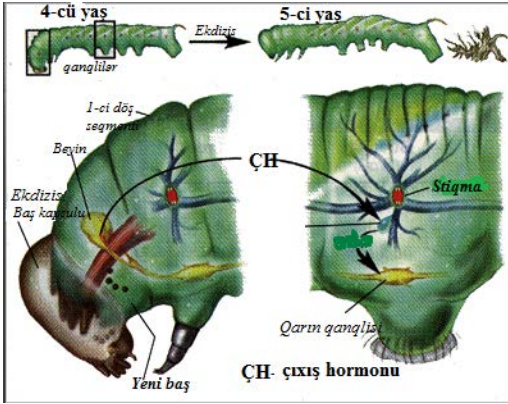
## 1.6. Çıxış hormonu

Hər tırtıl və ya sürfə yaşının sonunda ekdizis prosesi köhnə qabığın dəyişilməsi ilə başa çatır. İnkişafı tam çevrilmə yolu ilə gedən *Holometabola*-da pup kutikulasından çıxış, həşəratın davranışında əsaslı dəyişikliklərin getməsi, hətta çıxışda iştirak edən ventral seqmentarası əzələlərin degenerasiyası üçün siqnal rolunu oynayır. İlk dəfə pulcuqqanadlıların farat yetkin fərdlərində aşkar olunan çıxış hormonu, ekdizisə səbəb olan davranış və morfogenetik təzahürlərin 2 tsiklini işə salır.

Göstərilir ki, sekropiya ipəkqurdu kəpənəkdə hər iki stertip motor proqramı çıxış hormonu vasitəsilə eyni vaxtda, birbirindən asılı olmadan işə salınır (*Truman, 1978*). Hormonun bir neçə dəqiqəlik təsiri, hər iki proqramın funksiyası üçün kifayət edir.

Çıxış hormonu həşəratın beynində və retroserebral sistemində toplanır. Məsələn, *Manduca sexta*-da həmin hormon beynində, kardial cisimlərdə və qarın sinir zəncirinin qanqlilərində aşkar olunmuşdur (şəkil 17). Eksperimental yolla sübut olunmuşdur ki, tırtıl fazasında qabıqdəyişmədən əvvəl qarın sinir zənciri qanqlilərində hormonun miqdarı kəskin azalır (*Copenhaver, Truman 1982*). Pupa qabıqdəyişmə zamanı çıxış hormonunun miqdarı minimuma enir, lakin beynində onun səviyyəsi dəyişməz qalır. Müəyyən edilmişdir ki, *Manduca sexta*-da çıxış hormonu protoserebrumun medial hissəsində (medial NSH) sintez olunur və *corpora cardiaca* vəzində toplanır. Sonradan

bir neçə dəqiqə ərzində yetkin fərdin uçuşuna 2,5-3 saat qalmış ifraz olunmağa başlayır.



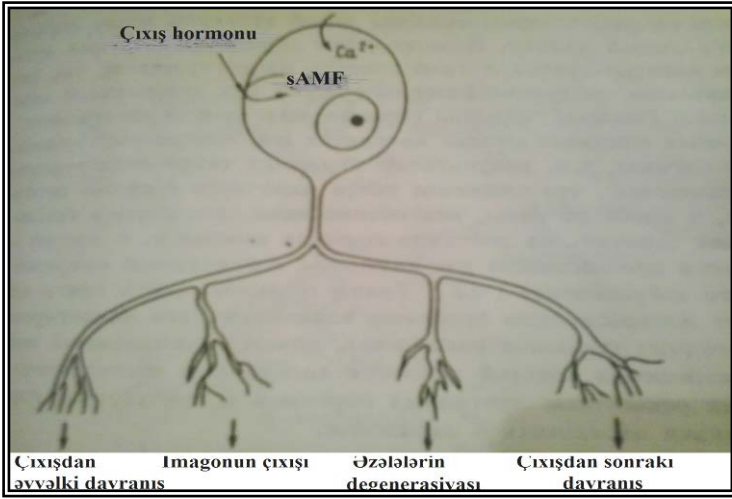
**Şəkil 17.** *Manduca sexta* tırtıllarında çıxış hormonunun nəzarəti altında qabıqdəyişmə prosesinin getməsi (Copenhaver, Truman, 1982)

*H. cecropia* ipəkqurdunun çıxış hormonu embrionların başında aşkar edilmişdir və onun burada miqdarının az olmasını embrional qabıqdəyişmə ilə əlaqələndirirlər (Truman et al., 1981). *Manduca sexta*-nin təcrid olunmuş qarın sinir zənciri üzərində aparılan təcrübələr nəticəsində məlum olmuşdur ki, hormonun təsir müddəti 1-2 dəq olsa da orqanizmdə 45 dəq artıq müəyyən oluna bilər.

Çıxış hormonunun təbiəti ilk dəfə olaraq, *Manduca sexta*-nin pupları və farat imaqoları, tut ipəkqurdu *Bombyx mori* kəpənəklərində beyin və qarın qanqlilərindən alınmış, təmizlənmiş və xarakterizə olunmuşdur. Hər iki növdən əldə edilmiş hormonun molekulyar çəkisi 8 500 D və izoelektrik nöqtəsi pI-5,0 bərabər olmuşdur. Müəlliflərin qeyd etdiyi kimi, hər iki hormon quruluşuna görə eynidir, lakin pup ekdizisi zamanı onlar beyindən deyil, qarın düyünlərindən ifraz olunur və tənzim bioloji saatlarla həyata keçir.

Çıxış hormonunun fizioloji və biokimyəvi təsir mexanizmindən görünür ki, *Manduca sexta*-da mərkəzi sinir sisteminin qarın qanqlıyalarından təcrid olunmuş neyronlarda hormonal

effektin reallaşması sAMF (sitazoladenizinmonofosfat) vasitəsilə həyata keçir (şəkil 18).



**Şəkil 18.** Təcrid olunmuş neyron səviyyəsində çıxış hormonunun təsir mexanizmi (Riddiford, Truman, 1978-ə görə)

Eksperimental yolla təsdiq olunmuşdur ki, çıxış hormonunun sintezi mərkəzi sinir sistemində sAMF səviyyəsinin yüksəlməsinə səbəb olur. Tütün haf kəpənəyinin təcrid olunmuş qarınıcığına və ya sinir zəncirindən hazırlanmış preparatına tiofilinlə (fosfodiesterazanın inhibitoru) birgə dibutiril-sAMF ilə təsir göstərdikdə çıxış hormonunun effektini əldə etmək olar. Bu, onu göstərir ki, çıxış hormonunun təsir mexanizmi klassik fərziyyəyə görə, adenilattsiklaza sxemi üzrə gedir. Lakin sonradan, sQMF ( $2 \times 10^{-8} M$ ) (sitazolquanidinmonofosfat)-ın *Hyalophora cecropia* puplarına inyeksiyası nəticəsində fərdlərin 50%-də çıxışdan əvvəlki davranış və kəpənəklərin çıxışı proqramlarının reallaşması müşahidə edilmişdir. Analoji təcrübələrdə sAMF-in fəallığı 200 dəfə aşağı olmuşdur.

sQMF-in çıxış hormonu ilə birgə təsiri tütün haf kəpənəyində də aşkar edilmişdir (Filippoviç, Kutuzova, 1985). Belə ki,

tsiklik nukleotidlərin inyeksiyası zamanı müşahidə edilən davranış xüsusiyyətləri, çıxış hormonunun təsirinə qarşı əmələ gələn cavab reaksiyaları ilə eyni olmuşdur. Lakin sQMF-in təsirinin sAMF-yə nisbətən 10-100 dəfə effektiv olduğu müəyyənənmişdir. Kəpənəklərə ekzogen hormonun daxil edilməsi sinir sistemində yalnız sQMF-in miqdarını artırmışdır və bu zaman sAMF dəyişməz qalmışdır. Beləliklə, bu tədqiqatların nəticələri onu sübut etmişdir ki, sQMF, çıxış hormonunun təsirinə qarşı formalaşan davranış reaksiyaları üçün ikinci siqnal rolunu oynayır. Bu məsələnin tam şəkildə aydınlaşması üçün bu cavab reaksiyalarının sQMF-asılı proteinkinazaların fəaliyyəti ilə əlaqəsi tədqiq olunmalıdır.

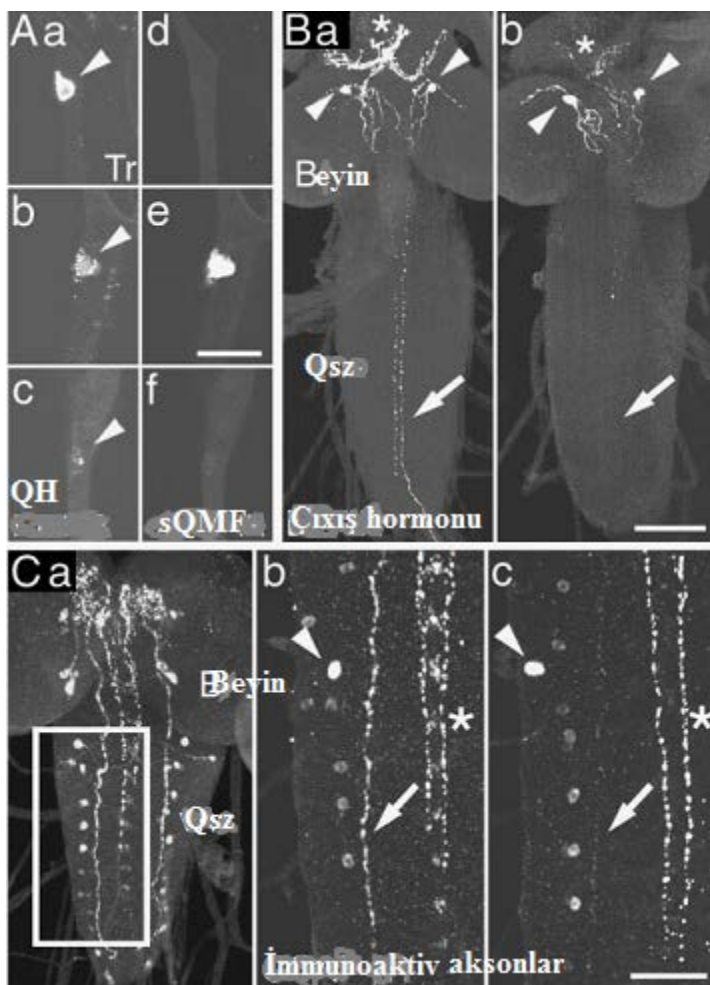
Digər bir məsələ - çıxış hormonu, ekdisteron və bursikonun qarşılıqlı təsiri *Manduca sexta* üzərində aparılan təcrübələrdə öyrənilmişdir (*Truman et al., 1980; Truman, 1981*). Bu təcrübələr nəticəsində məlum olmuşdur ki, çıxış hormonunun işə saldığı proqram, sklerotizasiya hormonunun (bursikonun) ifrazına və köhnə qabığın atılıb, yenisinin sklerotizasiyasına səbəb olur (*Kingan et al., 1997*).

Biokimyacıların apardığı tədqiqatlar (şəkil 19) sübut edir ki, köhnə kutikulanın atılması ekdisterodlər vasitəsilə tənzimlənir (*Anthony et al., 2004*). Belə ki, qabıqdəyişmə hormonunun titrinin azalması, bir tərəfdən hədəf toxumanın çıxış hormonunun təsirinə qarşı cavab reaksiyasını təmin edir, digər tərəfdən isə həmin neyropeptidin sonrakı ifrazı üçün siqnal və zəmin rolunu oynayır. Lakin bu zaman qarşıya bir başqa problemin həlli çıxır: həşəratlarda ekdisteroidlərlə peptid hormonlarının qarşılıqlı təsirinin araşdırılması. Bunun üçün ilk növbədə, peptid hormonlarının reseptorlarının vəziyyəti, qabıqdəyişmə hormonları – ekdizonların iştirakı ilə tədqiq olunmalıdır.

Beləliklə, həşərat hər qabıqdəyişmə tsiklini başa vurmaq üçün bir-birinin ardınca stereotip davranışlar silsiləsini həyata keçirir. Bu davranışlar fizioloji proseslərlə müşayiət olunur və



tam inkişaf üçün həmin proseslərdə bir neçə neuropeptid (QH və ÇH) iştirak edir.



**Şəkil 19.** Qabıqdəyişmə prosesində neuropeptidlərin sintezi (Anthony *et al.*, 2004-ə görə): A-qabıqdəyişmə hormonu (a-c) və ona müvafiq olaraq sQMF (d-e) ifraz olunması; B- aksonlarda çıxış hormonunun (ÇH) qatılığının dəyişməsi (oxla: b-qabıqdəyişmədən sonra qatılığın azalması; ulduz-lateral NSH); C- immunoaktiv aksonlar (b-qabıqdəyişmədən əvvəl, c- sonra; ulduz- medial NSH); Qsz- qarın sinir zənciri, Tr- traxeyalar

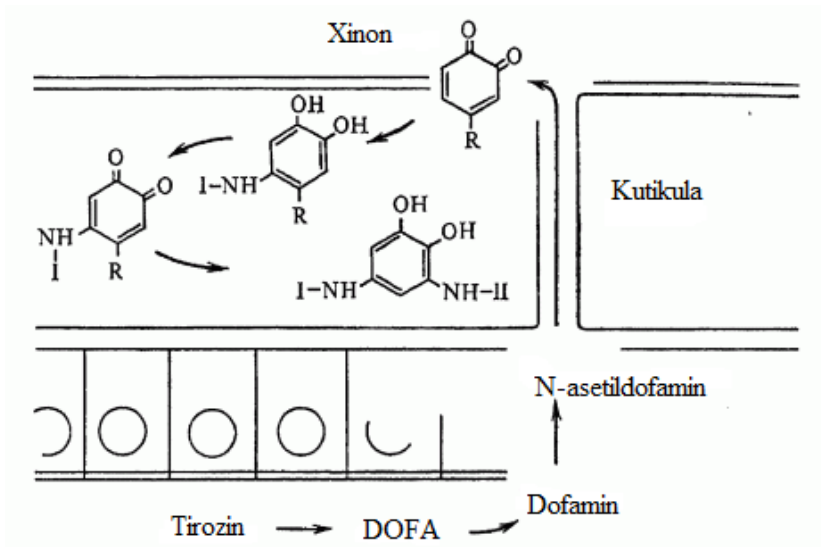
Drozofila üzərində aparılan tədqiqatlar nəticəsində sübut olunmuşdur ki, QH və çıxış hormonu (ÇH) arasında mövcud olan müsbət asılılıq hesabına hormonların ifraz olunma prosesi həyata keçir (şəkil 19). Sübut olunmuşdur ki, QH mühitdə ÇH olmadıqda da ifraz oluna bilər. Ən son məlumatlara görə, traxeyalara havanın daxil olması prosesi də QH və ÇH tərəfindən nəzarət olunur. Bu zaman çıxış hormonu əsas rol oynayır.

Deməli, əlavə neuropeptidlər və tənzimləyicilər (QH və ÇH) arasında əlavə əlaqələr mövcuddur ki, bu mexanizmlər qabıqdəyişmə prosesi ilə bağlı olan davranış reaksiyalarının əsasında dururlar.

### 1.7. Sklerotizasiya hormonu

Həşərat qabıqdəyişdikdən sonra yeni kutikula yumşaq və rəngsiz olur. Ona görə də normal həyat fəaliyyətini davam etdirmək üçün yeni formalaşmış örtük sklerotizə olunmalıdır. Kutikulanın bərkiməsi 2 yolla baş verə bilər:  $\beta$ -sklerotizasiya və xiron-sklerotizasiya ilə (sxem 1).

Xiron sklerotizasiya zamanı bir sıra fermentativ oksidləşmə prosesi gedir ki, nəticədə o-difenol kutikulanın fenoloksidazası ilə reaksiyaya girib o-dixinonları əmələ gətirir. Bunlar öz növbəsində kutikulyar zülalların aminqrupları ilə reaksiyaya girir, onlardan hidrogen atomlarını alır və yenidən difenollara çevrilir. Lakin bu difenollar zülalların benzol halqasına birləşmiş olur.  $\beta$ -sklerotizasiya prosesi N-asetildofamin ketoderivatların  $\beta$ -karbon alifatik zənciri vasitəsilə kutikulyar zülallarla birləşməsindən ibarətdir. Adətən o-difenol epidermal hüceyrələr tərəfindən sintez olunur və N-asetildofamin şəklində həşəratın kutikulasına sklerotizə olunur. Bundan başqa,  $\beta$ -alaniltirozin və onun analoqları da kutikulanın sklerotizasiyasında istifadə oluna bilər (məsələn, *Diptera*-da).



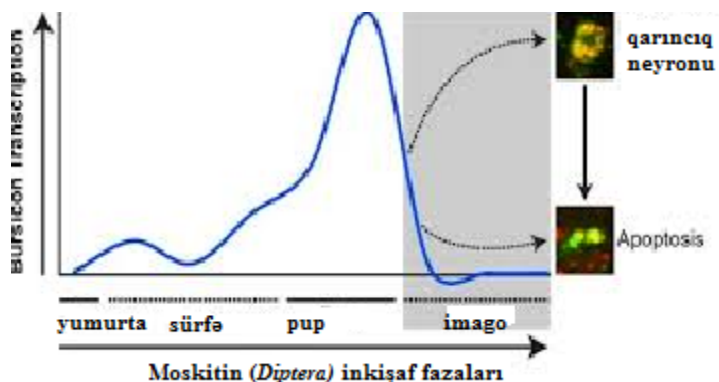
**Sxem 1.** Kutikulanın sklerotizasiyası zamanı baş verən kimyəvi çevrilmələr (Gillot, 1980-ə görə): I, II – protein I və protein II

Kutikulanın sklerotizasiyası peptid təbiətli neyrohormonlar - bursikon tərəfindən tənzimlənir. İlk dəfə olaraq, bursikon göy ət milçəyinin hemolimfasında aşkar olunmuşdur (Cottrell, 1962; Fraenkel et al., 1966). Məlum olmuşdur ki, qabıqdəyişmədən sonra kutikula xüsusi neyropeptid təbiətli amilin iştirakı ilə bərkiyir. Belə ki, milçəyin imaginal qabıqdəyişməsindən sonra baş nahiyəsinə liqatura qoyulduqda döş və qarıncığın sklerotizasiyası baş vermir.

Həşəratlarda bursikon beyində, kardial cisimlərdə (*corpora cardiaca*) və əlavə cisimlərdə (*corpora allata*), döş və qarıncıq qanqlilərində aşkar olunmuşdur. Ekdizis zamanı un böcəyinin pup və imagonun hemolimfasında bursikonun yüksək titri qeydə alınmışdır. Şəkil 20-dən göründüyü kimi, ikiqanadlılarda da bu qanunauyğunluq müşahidə olunur.

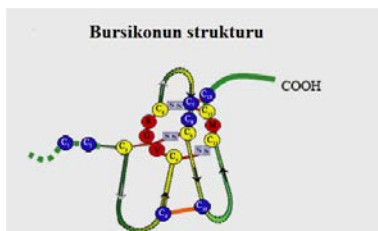
*Manduca sexta* –da bursikonun fəallığı pupönü mərhələ və farat imagoların MSS qanqlilərində qeydə alınmışdır. Lakin

bursikonun maksimal miqdarı qarncıq qanqlilərinin ekstraktında müəyyən olmuşdur. Sübut olunmuşdur ki, bəzi həşərat növlərində bursikon protoserebrumun medial NSH-i, digərlərində isə qarın sinir zənciri qanqlilərinin NSH-i tərəfindən ifraz olunur. Maraqlıdır ki, tütün haf kəpənəyinin qarın qanqlilərindən bursikonu ifraz edən neyronlar identifikasiya olunmuş və lateral hissənin hormonal fəallığa malik olduğu halda medial hissədə fəallıq qeydə alınmamışdır.



Şəkil 20. *Holometabola*-da bursikonun titrinin dəyişilməsi

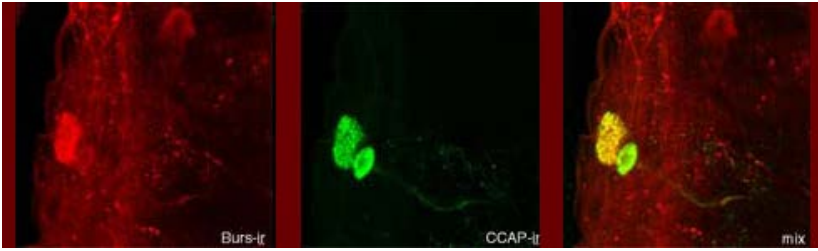
Hazırda bursikonun strukturu və xüsusiyyətləri haqqında məlumatlar bir o qədər çox deyil. Belə ki, təmiz halda bursikon əldə olunmamışdır. Yalnız milçəklər, tarakan, tütün haf kəpənəyində qismən təmiz formada bursikon əldə etmək mümkün olmuşdur:



Bu təcrüblər zamanı bursikonun peptid təbiətli olduğu təsdiqlənmişdir. Milçəklər və amerika tarakanı *Periplaneta americana*-dan əldə olunmuş bursikonun molekulyar çəkisi 40 000 D-

dir (şəkil 21). *Manduca sexta*-dan ayrılmış bursikonun molekül çəkisi 20 000-30 000 D olmuşdur.

Amerika tarakanının qarın sinir zənciri qanqlilərində onunla birgə, üst-üstə yerləşən ikinci hormon aşkar olunmuşdur (*Catania, 2004*). Bu hormon *kardioaktiv peptid (CCAP)* adlandırılmışdır. Həmin hormon bursikonla birgə qabıqdəyişmə zamanı həşəratın köhnə kutikuladan çıxması üçün hərəkət fəallığını işə salır. Bursikon və CCAP eyni bir neyronun daxilində üst-üstə yerləşir (şəkil 21).



**Şəkil 21.** *Periplaneta americana*-nın neyronu daxilində üst-üstə yerləşən bursikon(böyük) və kardioaktiv hormonu (CCAP) (*Catania, 2004-ə görə*)

Milçəklərdə identifikasiya olunmuş bursikon termostabildir, dializə uğramır və üçxlorsirkə t-su, spirt, aseton (ammonium sulfat müstəsna olmaqla) vasitəsilə çökür. Tripsin, subtilizin və propaza fermentləri tərəfdən inaktivləşir. Amerika tarakanının qarın sinir zənciri düyünlərindən əldə olunmuş bursikon donmaya davamlı olsa da  $60^{\circ}\text{C}$ -də inaktivləşir. Milçəklərdən alınmış bursikon yüksək temperatura qarşı davamlıdır. Milçək və tarakandan ayrılmış bursikon elektroforetik xüsusiyyətlərinə görə oxşar olsalar da eyni deyillər. Milçəklərin beynindən və tarakanın kardial cisimlərindən əldə edilmiş ekstraktlar iki fraksiyalı olduğu halda, qarın sinir zənciri düyünlərindən əldə olunmuş hormon bir formaya malik olmuşdur.

Bursikon növ spesifikliyinə malik deyil. Belə ki, Amerika tarakanının yenicə qabığını dəyişmiş sürfələri və yetkin fərd-

lərinin hemolimfasını milçəklərə inyeksiya etdikdə humoral fəallıq dəyişməmişdir (*Sadikova, 1983*).

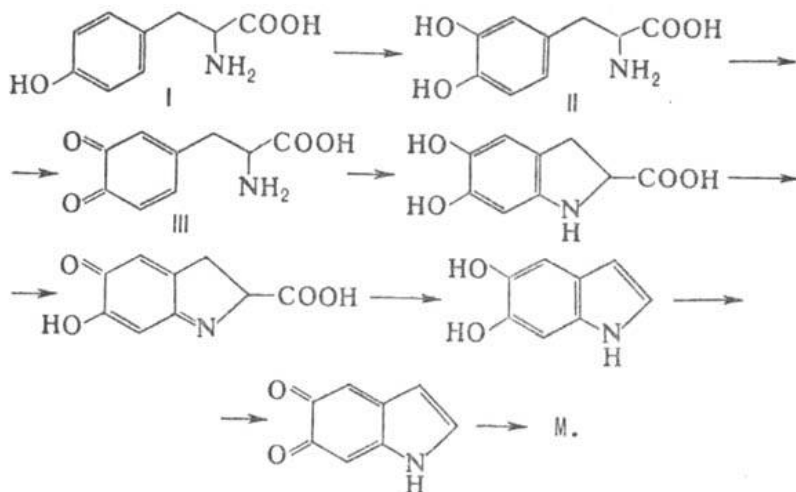
Kutikulanın sklerotizasiyası haqqında, yəni bursikonun təsir mexanizminə dair 3 fərziyyə mövcuddur: 1) həmin hormon ekdizisdən sonra kutikulanın formalaşma prosesinə paralel olaraq, piy cismində kutikulyar zülalların sintezini stimule edir; 2) bursikon tirozin, DOFA (dioksifenilalanin) və dofamin üçün hemositlərin keçiriciliyini artırmaqla, epidermal hüceyrələrə dofaminin keçməsinə təmin edir. Nəticədə, dofamin sklerotizasiya məhsulları və N-asetildofaminə çevrilir (sxem 1); 3) bursikon tirozinhidroksilaza reaksiyasına stimüləedici təsir göstərir.

Həşəratda yeni kutikulanın sklerotizasiyası, əvvəl köhnə kutikulanın tez bir zamanda əriməsi, tırtıl (və ya sürfə) mayesinin rezorbsiyası və köhnə qabığın atılmasından dərhal sonra başlanır. Bu proqramın koordinasiyası 3 hormon (ÇH, bursikon və ekdizon) tərəfindən həyata keçirilir. Hesab edirlər ki, ÇH və bursikonun fəaliyyəti eyni endokrin siqnal tərəfindən idarə olunur. Həmin siqnal ekdisteroidlərin titrinin aşağı enməsidir. *Manduca sexta*-nin farat kəpənəklərində ÇH və bursikonun titrinin analizi nəticəsində müəyyən etmişlər ki, çıxış hormonu imaginal qabıqdəyişməyə 2,5-3 saat qalmış ifraz olunmağa başlayır. İmago çıxdıqdan 2 dəq sonra 10 dəq bursikon ifraz olunur və bu, kutikulanın bərkiməsini təmin edir.

## 1.8. Melanizasiya hormonu

Çoxsaylı tədqiqatlar nəticəsində sübut olunmuşdur ki, həşərat orqanizmində xüsusi melanizasiya hormonu vardır. Bu hormon şərq çəmən sovkası *Leucania separata* və tut ipək-qurdu *Bombyx mori*-nin tırtıllarından əldə olunmuşdur. Həmin hormonun xüsusiyyətləri öyrənilmiş, qırmızı rəngli olduğu müəyyənlanmışdır.

Kutukulanın sklerotizasiyası prosesində ekzokutikula azot tərkibli polimer, tünd rəngli piqmentlər – melaninlərlə ho-pdurulur. Bu piqmentlər isə DOFA-dan sintez olunur (sxem 2).



**Sxem 2.** Melaninlərin sintezi: tirozinin oksidləşməsi (formula I), 3,4 dihidroksifenilalaninin əmələ gəlməsi (formula II), DOFA-xinon (formula III), tsiklləşmə, dekarboksilləşmə, oksidləşmə və polimerizasiya

Belə bir fikir mövcuddur ki, melanizasiya hormonu beyin, c.c., c.a. və udlaqaltı düyünlərdə sintez olunur. Qismən təmizlənmiş preparat 12 mərhələli prosesdən sonra əldə olunmuş, 80%-li spirt ilə ekstraksiya edilmiş, 50%-li asetonla çökdürülmüş, gelfiltrasiya, ultrafiltrasiya və xromatoqrafiya üsulu ilə əldə olunmuşdur. Nəticədə hormonal fəallığa malik olan iki fraksiya identifikasiya edilmişdir; 16 300 dəfə təmizləmiş bu fraksiyaların mol.çəkisi 6 400 və 8 000 D olmuşdur.

Əldə olunmuş hormonun bioloji fəallığı *Leucania separata*, *L.loreyi*, *Spodoptera litura*, *Mamestra brassicae* üzərində yoxlanılmışdır.

Melanizasiya hormonunun təsir mexanizmi praktiki olaraq, tədqiq olunmamışdır. Yalnız o məlumdur ki, şər q sovkası

*Leucania separata*-nın 5-ci yaş tırtıllarının təcrid olunmuş seqmentlərinə sAMF, sQMF və onların butiril törəmələrini inyeksiya etdikdə kutikulanın rəngi nəzərə çarpacaq dərəcədə tündləşir. Ekzogen hormonun təsiri inyeksiya zamanı eyni vaxtda tiölfildən istifadə etdikdə güclənmişdir, lakin dofamin bu effektə malik olmamışdır (*Matsumoto et al., 1981*). Ona görə də belə bir fikir irəli sürülmüşdür ki, sAMF, melanizasiya hormonunun adenilatsiklaza mexanizmi üzrə təsir göstərdikdə əmələ gələn məhsuldur ( PTTH və bursikon arasında olduğu kimi).

Melanizasiya hormonunun digər hormonlarla qarşılıqlı əlaqəsi haqda məlumatlar yoxdur, yalnız ekdizon, bursikon və çıxış hormonunun sekresiyası ilə əlaqənin olması qeyd olunur.

Hesab edirlər ki, həşəratlarda melaninin sintezi və toplanması ekdisteroidlər tərəfindən induksiya olunur. Yuvenil hormonunun yüksək titri *Deilephila nerli* güvəsinin 5-ci yaşda olan tırtıllarında melanizasiya prosesini ingibirləşdirir. *Manduca sexta* –nın baş kapsulasının apolizisi zamanı YH-in yüksək titri, tirozin və DOFA-nın kutikulyar melaninin tərkibində azalmasına və kutikulanın turşuda həll olan fraksiyasında artmasına səbəb olur (*Hori et al., 1984*).

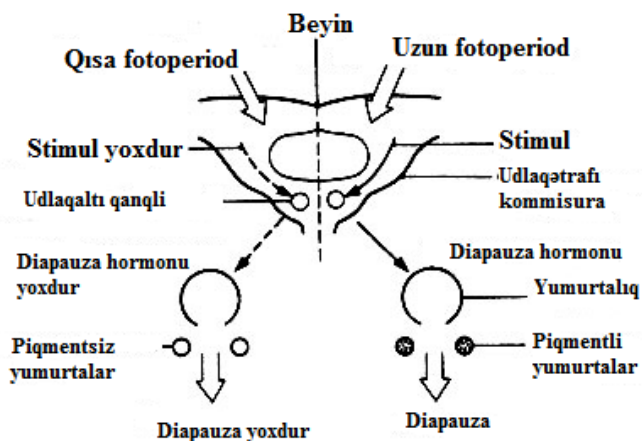
## 1.9. Diapauza hormonu

Mühit amillərinin dəyişilməsi bəzən həşəratın normal inkişafı üçün əlverişsiz olur və bu qeyri-əlverişli şəraiti keçirmək üçün ontogenezdə fizioloji sakitlik mərhələsi formalaşır. Dəyişkənliyə məruz qalan və həşəratın həyatında əhəmiyyət kəsb edən belə amillərdən fotoperiod, temperatur, qida rejimini göstərmək olar. Diapauza halı metabolizm proseslərinin sürətinin kəskin azalması, nuklein t-i, zülal, lipid və digər birləşmələrin mübadiləsinin aydın şəkildə spesifikliyi ilə xarakterizə olunur.

Həşəratın endokrin sistemi və inkişaf fazasının halına müvafiq olaraq, embrional, sürfə (və ya tırtıl), pup, imaginal diapauzanı fərqləndirirlər.



Bir çox həşərat embrional fazada diapauzanı keçirir, lakin diapauzanın bu növünün hormonal tənzimi ətraflı şəkildə yalnız tut ipəkqurdunda (*Bombyx mori L.*) tədqiq olunmuşdur. Tədqiqatlar nəticəsində məlum olmuşdur ki, tut ipəkqurdunda embrional diapauzanın formalaşması, dişi fərdlərə işıqın təsir müddətindən asılıdır. Yazda, qısa gün şəraitində inkişaf edən dişi kəpənəklər fəal, yəni diapauzada olmayan yumurtalar qoyurlar. Əksinə, uzun gün şəraitində inkişaf edən dişilər diapauzada olan yumurtalar qoyurlar (sxem 3).



**Sxem 3.** Gün uzunluğunun *Bombyx mori* yumurtalarına təsiri

Embrional diapauzanın başlanması, yəni induksiyası dişi pupların histogenezdən sonrakı dövrdə udlaqəlti qanqlilərin NSH-nin sintez etdiyi hormonun təsiri nəticəsində həyata keçir. Adətən embrional diapauza zamanı inkişaf embriogenezin ilkin mərhələsində dayanır.

Embrional diapauzanı tənzimləyən hormonal amilin udlaqəlti qanqlidə olması, ilk dəfə 1957-ci ildə Hasegawa tərəfindən irəli sürülmüşdür (*Hasegawa, 1957*). Histokimyəvi tədqiqatlar nəticəsində sübut olunmuşdur ki, embrional diapauzanın hormonu (DH) udlaqəlti qanqlinin ventral tərəfində yerləşən iki NSH tərəfindən sintez olunur. Daha ətraflı tədqiqatlardan mə-

lum olmuşdur ki, həmin qanlıdə xüsusi NSH, hormon sintez olunmamışdan əvvəl ilkin maddəni sintez edirlər (*Tışenko, Kina, 1983*). Belə bir fikir irəli sürülür ki, həşəratın retroserebral kompleksi, yəni kardial cisimlər və əlavə cisimlər (şəkil 22) diapauza hormonunu sintez edə bilirlər (*Hodkova, 1979*).

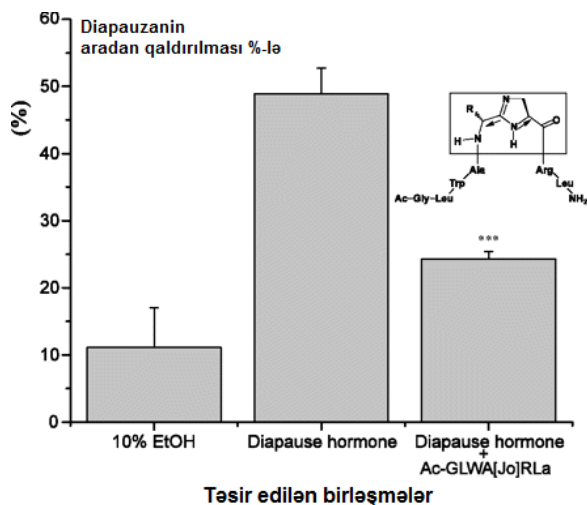


**Şəkil 22.** Həşəratın retroserebral kompleksinin vəziləri:  
*c.c.*- *corpora cardiaca*, *c.a.* – *corpora allata*

Bir çox tədqiqatların nəticəsində diapauza hormonunun təbiəti və sekresiyasının əsas mərhələləri haqqında məlumatlar əldə olunmuşdur. Zülal kimyasının preparativ üsullarının köməyiylə, tut ipəkqurdu kəpənəklərinin baş hissəsindən DH-ın iki forması əldə olunmuşdur: A formanın molekulyar çəkisi  $3\,300 \pm 500$ , B formanın molekulyar çəkisi  $2\,000 \pm 200$  -ə bərabərdir. Proteolitik fermentlərin köməyiylə, hormonun təmiz formasının peptid təbiətli olması sübut olunmuşdur, belə ki, DH-ın 6 dəqiq müddətində tripsinlə inkubasiyası onun tamamilə inaktivləşməsinə gətirib çıxarmışdır.

DH-ın A formasının aminturşulu tərkibinin analizi nəticəsində məlum olmuşdur ki, hormonun bir molekulyarı 14 amin turşudan ibarətdir: Asp, Trp, Ser, Leu<sub>3</sub>, Glu<sub>2</sub>, Ala<sub>2</sub>, Val<sub>2</sub>, İle<sub>2</sub>, Tyr,

Phe, Lys, Arg və 2 amino-şəkər – qlükozamin, qalaktozamin bu tərkibdə yer alır. Təmizlənmə dərəcəsiindən asılı olaraq, DH işıqın və istinin təsirinə qarşı həssaslığını artırır. Diapauza hormonu turşuların və qələvilərin (1N NaOH müstəsna olmaqla) təsirinə, asilləşmə, periodat oksidləşməyə qarşı, həmçinin lipaza, fosfolipaza D, karboksipeptidaza A, pronaza ilə emala qarşı davamlıdır. Hormonun B formasında fəallıq A formaya nisbətən 3 dəfə yüksəkdir (*Kubota et al., 1979*).



**Şəkil 23.** Pup diapauzasında diapauza hormonunun təbiəti (*Qirui,2011*)

Diapauza hormonunun təsiri prosesində ən mühüm mərhələ, ipəkqurdu yumurtalıqlarında qlükogenin sintezi üçün lazım olan qlükoza mənbəyi kimi treqalazanın mobilizə olunmasıdır. Məlum olmuşdur ki, DH-ın inyeksiyasında 3 saat sonra treqalazanın fəallaşması baş verir və bu proses 6 saatda maksimal səviyyəyə çatır. Embrional diapauzanın sonunda qlükogenfosforilazanın və NAD-asılı sorbitoldehidrogenazanın fəallığı artır (*Yamashita, 1982*).

Diapauza hormonunun təsirinin biokimyəvi aspektləri *Bombyx mori*-nin yumurtalıqları və piy cismində tədqiq olunmuşdur. Bu zaman karbohidratlar, zülal, yağ və nuklein t-in mübadiləsi öyrənilmişdir. Müəyyən olunmuşdur ki, DH 3-hidroksikinurenin yumurtalıqlara keçməsi prosesini tənzimləyir. Bu birləşmə isə diapauzada olan yumurtaların seroz qişasında aşkar olunmuş pigment – ommoxromun sintezində iştirak edir (*Riddiford, Truman, 1978*).

Pup mərhələsində diapauza hormonunun strukturu antoqonist fəallığa malik olan birləşmələrdən (DH-J<sub>0</sub>) istifadə etməklə tədqiq olunmuşdur (şəkil 23). Belə ki, diapauzada olan puplara 100 nmol DH və 2 nmol antoqonist birləşmə topikal üsulla (çilənməklə) təsir edilmişdir. Əldə olunmuş fərqliliklər nəticəsində (şəkil 23-də ulduzlarla göstərilmiş variant) peptid əlaqənin yeri (formulada oxların istiqaməti) müəyyənlanmışdır.

Pup diapauzasının xas olduğu *Philosamia cynthia pryeri* və *Philosamia cynthia ricini* ipəkqurdunda qlikogen və treqalozanın temperaturdan asılı olan qarşılıqlı təsiri müşahidə edilmişdir (*Hayakawa, Chino, 1981*). Belə ki, hemolimfada treqalozanın miqdarının artdığı halda, piy cismində eyni vaxtda qlikogenin səviyyəsi enmişdir. Lakin sulu karbonların mübadiləsində diapauza hormonunun rolu tam şəkildə aydınlaşdırılmamışdır. Yalnız belə bir məlumat vardır ki, DH-in təsiri sAMF və sQMF-nin iştirakı ilə həyata keçirilmir, hansısa bir prosesə birbaşa təsir göstərilir, nəticədə embrional diapauza ilə bitən metabolik çevrilmələr baş verir.

Lipidlərin embrional diapauzanın gedişinə təsiri haqqında da məlumat azdır. Maraqlıdır ki, embrional diapauzanın formalaşması və gedişinə pup mərhələsində yumurtalıqlarda lipidlər (*Bombyx mori*) və sterol, qliserinin toplanması (*Apatele auricoma* –nın diapauzada olan puplarında) təsir göstərir (*Filipoviç, Kutuzova, 1985*). Eksperimental yolla sübut olunmuşdur ki, DH, esteraza-A –nın sintezinin sürətini dəyişir və bu fermentin diapauza zamanı qeyri-fəal formada toplanıb qalmasına

imkan yaradır. Tut ipəkqurdunun diapauzada olan yumurtalarına HCl və ya temperatur rejimini dəyişmə yolu ilə təsir edib, embrional diapauzanı dayandırdıqdan sonra sarı maddəsi hüceyrələrinin lizisində iştirak edən esteraza-A fermentinin fəallığı artmışdır (*Kai et al., 1984*).

*Philosamia cynthia* və *Bombyx mori* yumurtalarında diapauzanın bitməsi zülal, sərbəst amin t-nin qatılığı, həmçinin katalaza və fosfataza fermentlərinin fəallığında ciddi dəyişikliklərin baş verməsinə səbəb olmuşdur (*Mihaescu et al., 1983*).

Qeyd etmək lazımdır ki, zülal mübadiləsi və bəzi, metabolizm üçün əhəmiyyət kəsb edən fermentlərin fəallığı ilə embrional diapauzaya getmək qabiliyyəti arasında asılılığın olduğu təsdiqləncə də bu əlaqənin molekulyar mexanizmləri haqqında heç bir məlumat yoxdur.

Belə bir məlumat əldə olunmuşdur ki, *Bombyx mori*-nin diapauzada olan və olmayan yumurtalarında nuklein t-nin tərkibinə daxil olan iki nukleotid – STF və UTF diapauza zamanı kəskin dərəcədə azalır. Müəlliflər bunu RNT-nin nüvədə sintezi ilə əlaqələndirirlər və pirimidin nukleotidlərinin kəskin azalmasını RNT-nin biosintezinin sürətlənməsi, diapauzanın induksiyası ilə izah edirlər. (*Suzuki, Miya, 1983*).

## **1.10. Yuvenil hormonu**

Yuvenil hormonu metamorfozda iştirak edən üç əsas hormondan biridir. Bu hormon həşəratların inkişafında morfo-genetik prosesləri idarə etməklə, onların metamorfozuna tormozlayıcı təsir göstərir, maddələr mübadiləsi və qonadotrop təsiri tənzimləyir.

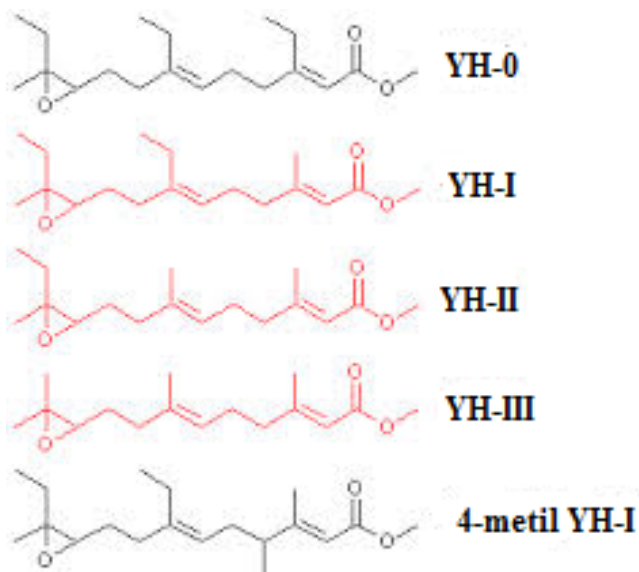
### **1.10.1. YH-ın mənbəyi**

Yuvenil hormonu ilk dəfə həşəratlarda metamorfozun gedişini pozan bir amil kimi, Uiqqlsvorsun (*Wigglesworth, 1936*



və YH-in həmin vəzilər tərəfindən sintez olunduğu sübut olunmuşdur (Pratt et al., 1975; Granger et al., 1979).

YH-in bioloji fəallığa malik olan ilk ekstraktı Yilyams tərəfindən (Williams, 1956) *Gialophora cecropia*-nın dişə kəpənəklərinin qarınıcığında əldə olunmuşdur. Yuvenil hormonlarının kimyəvi strukturu isə bu ekstraktlarda Roller və başqaları (Roller et al., 1967) tərəfindən göstərilmişdir.



Hormonun terpenoid olduğu müəyyən edilmişdir. Hazırda YH- I (C<sub>18</sub> birləşməli –metil-10,11-epoksi-7-etil-3,11-dimetil-2,6-üçdekadienoat) adlandırılır. İkinci komponent bir ildən sonra, yenə də *Gialophora cecropia*-nın dişə fərdlərinin qarınıcığında əldə olunmuş ekstraktta Mayer və başqaları (Meyer et al., 1968) tərəfindən identifikasiya olunmuşdur və YH-II (C<sub>17</sub> birləşmə...) adlandırılmışdır. Üçüncü forma – YH-III (C<sub>16</sub> birləşmə...) tütün haf kəpənəyinin dişə imaqolarından əldə olunmuşdur (Judy et al., 1973). YH fəallığına malik olan (YH-0) C<sub>19</sub>

birləşməsi də tütün haf kəpənəyinin inkişaf edən embrionlarının ekstraktından əldə olunmuşdur (*Berger et al., 1980*).

Yuvenil hormonunun hər forması müəyyən funksiyaları yerinə yetirir. Həmin funksiyaları müəyyənləşdirməyə çalışan tədqiqatçıların bir qismi, YH-I və YH-II formaları metamorfozun, YH-III isə yetkin dişilərdə fərdlərin qonodotropin rolu oynayan hormonlardır (*Lanzrein et al., 1975*). Lakin çəyirtkələr (*Blight, Wenham, 1976*) və arılar (*Hangenguth, Rembold, 1978*) üzərində aparılan təcrübələrin nəticələrinə görə, inkişafın hər mərhələsində yalnız YH-III iştirak etdiyi aşkar olunmuşdur.

Qilbert və başqaları (*Gilbert et al., 1977*) düzqanadlılar (*Orthoptera*), termitlər (*Isoptera*) və böcəklərə (*Coleoptera*) aid olan 12 növ həşəratı tədqiq etmişlər və onların bütün inkişaf mərhələlərində yalnız YH-III müəyyənləşdirmişlər.

Bir müddət keçdikdən sonra bu məlumatlar təsdiq olunmuşdur və juvenil hormonlarının hansı formalarının olub-olmamasını dəqiqləşdirmək məqsədilə həşəratların 8 dəstəsi (*Thysanura, Blattoidea, Isoptera, Orthoptera, Hemiptera, Coleoptera, Diptera, Lepidoptera*) yoxlanılmışdır və məlum olmuşdur ki, onlardan yalnız pulcuqqanadlılarda (*Lepidoptera*) YH-0, I, II və III formaları mövcuddur (*Shooley et al., 1984*). Digər dəstələrin nümayəndələrində isə yalnız YH-III qeydə alınmışdır.

Əldə olunmuş bu nəticələr sübut edir ki, juvenil hormonunun müxtəlif formalarına funksiya spesifikliyi xas deyil, yəni müxtəlif formalar konkret funksiyaları yerinə yetirmir. Hər forma həm metamorfoz hormonu, həm də qonodotropin (cinsi vəzilərin və hüceyrələrin inkişafını tənzimləyən) rolunu oynaya bilər.

Eksperimental yolla sübut olunmuşdur ki, *corpora allata* vəzilərinin təcrid olunması tut ipəkqurdu *Bombyx mori*-də foto-periodik reaksiyaların kəmiyyət (dişil kəpənəklərin məhsuldarlığı, qoyulmuş yumurtaların çəkisi) və keyfiyyət (embrional diapauzanın formalaşması) reaksiyalarının hormonal tənziminin



pozulmasına səbəb olur (*Kuliyeva, 2003, 2004; Kuliyeva, Aqamaliyev, 2004; Kuliyeva, 2005*). Belə ki, V yaş tırtıllarda mikrocərrahi yolla serebrotorakal seqmentarası nahiyədən vaakum kapilyar vasitəsilə vəzilərin çıxarılması, həmçinin puplara baş şöbəsinə liqaturanın qoyulması diapauzanın formalaşmasına mane olmuşdur. Məlum olmuşdur ki, tırtıl fazasının inkişafı zamanı uzun gün şəraiti qısa günə nisbətən fərdlərdə çəkinin artmasına səbəb olur. Göstərilir ki, corpora allata tırtıllarda fotoperiodun müxtəlifliyinə qarşı yaranan kəmiyyət reaksiyalarının formalaşmasında bilavasitə iştirak edir.

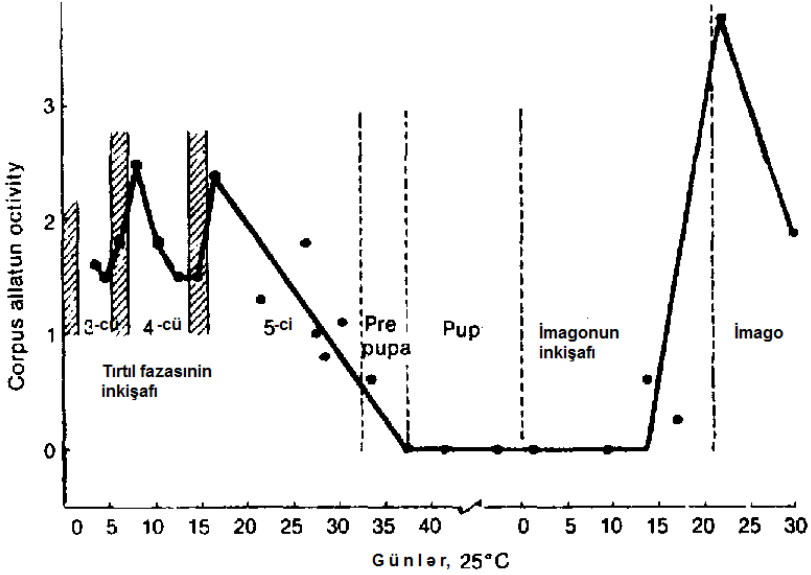
Maraqlıdır ki, tırtılların bəsləndiyi fotoperiodik şərait ipək baramalarının əmələgəlmə prosesinə də təsir göstərir: uzun gün rejimində baramaların çəkisi qısa günə nisbətən əhəmiyyətli dərəcədə yüksək olmuşdur. Tırtılların 5-ci yaş dövründə YH-ın titrinin aşağı olması, ipəyin sintezinin kəskin azalmasına səbəb olmuşdur. Qısa gün şəraitində inkişaf edən tırtıllarda (4-cü yaş) vəzilərin çıxarılması sonrakı yaşlarda fərdlərin çəkisinin 37,5% artmasına səbəb olmuşdur. Lakin uzungün (18 saat) şəraitində YH-ın olmaması bu tırtılların çəkisinin aşağı düşməsinə gətirib çıxarmışdır (*Kuliyeva, 2003*).

### **1.10.2. YH-ın titrinin tənzimlənməsi**

Yuvenil hormonunun titri adətən ya corpora allata-nın morfoloji dəyişikliklərinə görə funksional fəallığının qiymətləndirilməsi yolu ilə, ya da test-sistem növlərdən məsələn, *Galleria mellonella* (*De-Wilde et al., 1968*) və *Manduca sexta*-nın tırtıllarından (*Fain, Riddiford, 1975*) istifadə etməklə müəyyənləşdirilir.

Bir sıra tədqiqatların nəticələri göstərir ki, fəallığı həcmnin ölçülərinə görə qiymətləndirilən corpora allata vəzisi, həşəratın inkişafı boyu daima dəyişir (*Williams, 1961; Fukuda, Endo, 1966; Kaiser, 1980*). Belə ki, *Hyalophora cecropia* (şəkil 24), *Bombyx mori* və birgünlük pərvanə *Ephemera donica*-da

corpora allata vəzilərinin həcmi tırtıl fazasının inkişafı dövründə tədricən böyüdüyü halda, puplaşmadan əvvəl kəskin şəkildə azalmış və yetkin fərdlərin uçuşundan sonra yenidən böyüməyə başlamışdır (şəkil 24).



**Şəkil 24.** *Cecropia* ipəkqurdunda inkişaf boyu *corpora allata* vəzisinin fəallığının dəyişilməsi (Williams, 1961-ə görə)

Şəkil 24-də təqdim olunan c.a. vəzisinin fəallığının dinamikası bir başqa variantda da təsdiq olunmuşdur. Bu dəfə c.a.-nın fəallığının dəyişilməsi vəzinin hüceyrələrinin ultrastrukturunun öyrənilməsi yolu ilə sübut olunmuşdur (Kaiser, 1980). Həmçinin kolorado böcəyinin imagolarında in vivo və in vitro şəraitlərdə (De Wilde et al., 1968), işçi arılarda (Fluri et al., 1982) vəhşi arıların dominant və subdominant dişilərində (Roseler et al., 1980) və tarakanların sürfələrində (Lanzrein et al., 1978) *corpora allata* vəzisinin həcmi ilə hemolimfada YH-in titri arasında asılılıq müəyyənləşən zaman qeyd olunmuşdur.

XX əsrin 70-80-cı illərində YH-ın titrinin daha dəqiq ölçülməsinə imkan verən bir neçə kimyəvi analiz və radioimmuno-oloji analiz üsulları işlənib hazırlanmışdır (*Lauffer et al., 1974; Trautman et al., 1976; Schooley et al., 1976; Dahm et al., 1976; Baehr et al., 1976, 1979 b; Wilson, Gilbert, 1978; Strambi et al., 1984; Rembold, 1985*). Lakin YH-ın titri həşərat sinfinin çox sayda nümayəndələri üçün müəyyənləşsə də hormonun miqdarı haqqında olan bu məlumatlar həyat tsiklinin yalnız bir və ya bir neçə mərhələsini əhatə edirdi. Tam inkişaf dövründə YH-ın titrinin dəyişilməsini əks etdirən məlumatlar az idi (*Schaaya, Bodenstein, 1969; Johnson, Hill, 1973, 1975; Nijhout, Williams, 1974 b; Fain, Riddiford, 1975; Dahm et al., 1976; Schooley et al., 1976; Klages et al., 1981; Buhrlen et al., 1984; Jones, Hammock, 1984; Bhaskaran et al., 1986; Sliter et al., 1987*).

Bioloji analiz üsulundan istifadə edən Conson, Hill (*Johnson, Hill, 1973, 1975*) və Ozeki (*Ozeki, 1965*) YH-ın miqdarını *Hemimetabola* (*Locusta migratoria* və *Anisolabis maretima*)-nın ontogenezində öyrənmişlər. Onlar müəyyən etmişlər ki, YH-ın maksimal titri son yaşdan əvvəlki yaşa təsadüf edir, lakin bu yaşın sonunda hormonun miqdarı azalır və qabıqdəyişməyə bir sutka qalmış artıq minimal həddə çatır. Son yaşda YH-ın titri aşağı səviyyədə qalır, lakin axıra yaxın, tədricən artmağa başlayır və sürfə-imaginal qabıqdəyişməyə 24 saat qalmış pik (kəskin artım) əmələ gətirir. Qabıqdəyişmədən əvvəl isə YH-ın titri yenidən enir və yalnız 9-günlük yetkin fərdlərdə yüksəlməyə başlayır. Yumurtaların inkişafı dövründə isə artıq maksimal səviyyəyə çatır.

*Hemimetabola*-ya aid olan bir başqa dəstədə - tarakan *Periplaneta americana* –da inkişafın prosesində YH-ın miqdarı analoji profilə malik olduğu aşkarlanmışdır (*Shaayaç Bodenstein, 1969*).

*Holometabola*-da YH-ın titri daha intensiv şəkildə tütün haf kəpənəyinin inkişafı zamanı ətraflı tədqiq olunmuşdur

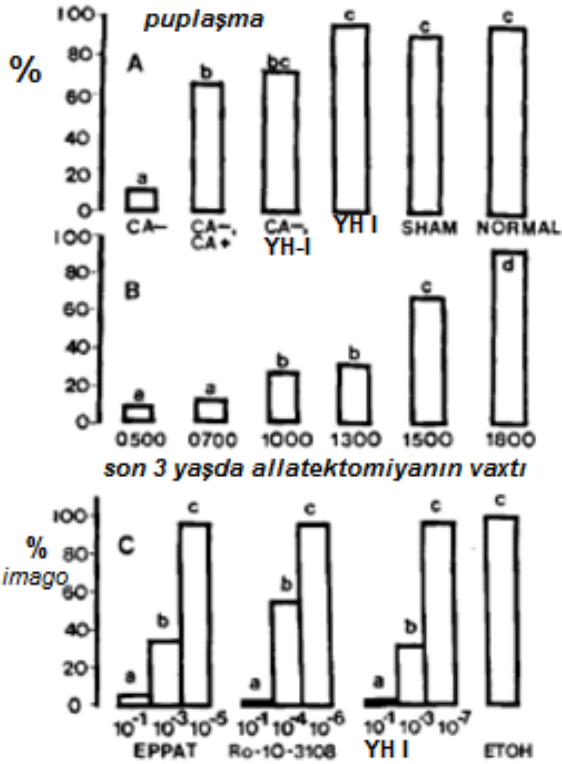
(Nijhout, Williams, 1974 b; Fain, Riddiford, 1975; Dahm et al., 1976; Schooley et al., 1976). Həmin işlərdə YH-ın yüksək titri bu növün son yaşda olan tırtıllarından əvvəlki yaşda müşahidə olunduğu və tırtılın-tırtıla qabıqdəyişməsi zamanı hormonun səviyyəsinin kəskin aşağı enməsi göstərilmişdir. Müəyyən olunmuşdur ki, qabıqdəyişmə prosesi bitən kimi, YH-ın səviyyəsi yenidən əhəmiyyətli dərəcədə artır və tırtıl fazasının son yaşın ortasında enir. Puplaşmaya 24 saat qalmış yeni pik əmələ gəlir. Tırtılın pupa qabıqdəyişməsinə bir neçə saat qalmış YH-ın titri kəskin surətdə azalır və pup fazası boyu minimal səviyyədə qalır. Yalnız pupun yetkin fərdə qabıqdəyişməsindən sonra yenidən artım qeydə alınır.

Maraqlıdır ki, *Lepidoptera*-nın bir çox növlərində pupların inkişafı prosesində YH-ın minimal titri fonunda, pupqabağı mərhələdə hormonun miqdarının kəskin surətdə artması (pik) qeydə alınmışdır (Kiguchi, Riddiford, 1978; Jones et al., 1982; Jones, Hammock, 1985; Bhaskaran et al., 1986).

Belə ki, *Trichoplusia ni* sovkasının tırtıllarında YH-nun titri “azan” mərhələdə, yəni tırtılların puplaşma üçün yer axtardığı fazada kəskin azalır. Lakin pupqabağı mərhələdə olan fərdlərdə hormonun piki qeydi alınır (şəkil 25 A). Pup qabıqdəyişməsini normal bitirmək üçün bu nəbsin mühüm əhəmiyyəti vardır. Esperimental yolla həmin pikin eliminasiyası (şəkil 25 B; şəkil 26) pupqabağı mərhələnin inkişafını pozur (Jones, Hammock, 1985).

YH-ın titrinin analoji dinamikası *Manduca sexta*-nın tırtılları və pupqabağı inkişaf mərhələsində müşahidə olunmuşdur (Bhaskaran et al., 1986). Qeyd olunur ki, pupqabağı mərhələdə olan fərdlərdə c.a. vəziləri YH-turşunu sintez edirlər, hansı ki, sonradan onun periferik orqanlarında YH-a çevrilir.

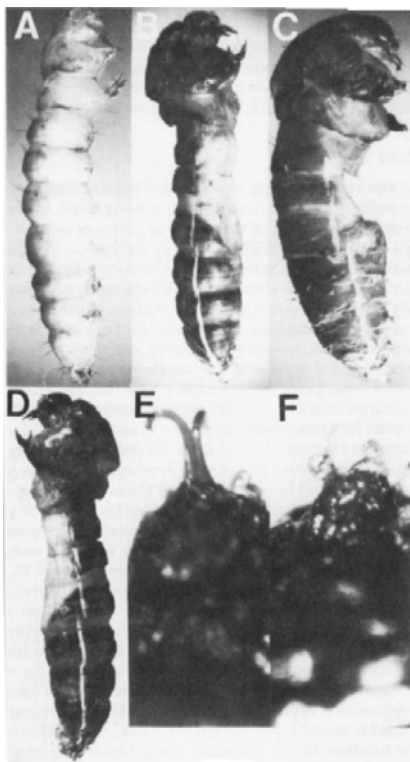
İkiqanadlılarda (*Diptera*) YH-ın olması və onun təbiəti haqqında məlumat olduqca azdır. Klaqes və Emmerix (Klaqes, Emmerich, 1979 b) sübüt edə bilmişlər ki, *Drosophila hydei*-nin son yaş sürfələrində YH-ın miqdarı çox olur.



**Şəkil 25.** *Trichoplusia ni* sovkasında corpora allata vəzisinin allatektomiya və reimplantasiyası yolu ilə YH-ın titrinin dəyişilməsi (Jones, Hammock, 1985-ə görə): A- c.a.-nın allatektomiya və reimplantasiyasından sonra əldə olunan effekt; B- allatektomiyanın vaxtı və YHE-nin inhibitorunun (EPPAT) təsiri; C- *T.ni* müvəffəqiyyətli puplaşma və kəpənlərin çıxışı (CA- corpora allata, EPPAT- 0-etil-S-fenil-fosforamidotiolat: YH-esterazanın inhibitoru, YHE-YH-esteraza, YH-I və onun imitatoru olan birləşmə - R<sub>0</sub>10-3108, ETOH – epofenonan)

Xromatoqrafiya üsulundan istifadə edən Klages və başqaları (Klages et al., 1981) həmin növün müxtəlif inkişaf mərhələlərində YH-III səviyyəsini müəyyənləşdirmişlər. Məlum olmuşdur ki, hormonun miqdarı 120-saatlıq sürfələrdə 0,5

nq/q, “azan” sürfələrdə 0,3 nq/q, 2-günlük puplarda 0,08 nq/q və 10-günlük imagolarda 2,3 nq/q bərabərdir.



**Şəkil 26.** *Trichoplusia ni* sov-kasının pupqabağı inkişaf mərhələsinin modulyasiyası zamanı YH-ın titrinin pozulma effekti (Jones, Hammock, 1985-ə görə): 3-cü yaş tırtılların 0700 saat allatektomiya olunmuş (təcrid) fərdləri: YH-ın titrinin aşağı olmasının nəticəsi; A-normal; B-anormal fərd; C- YH-I-in 100 nmol təsirinin effekti; D- EPPAT inhibitorunun təsirindən sonra; F- 1 nmol EPPAT-in təsirindən sonra qabıqdəyişmənin pozulması; E- normal pupların qarıncığı; F- imago struktur elementləri olan pup qarıncığı

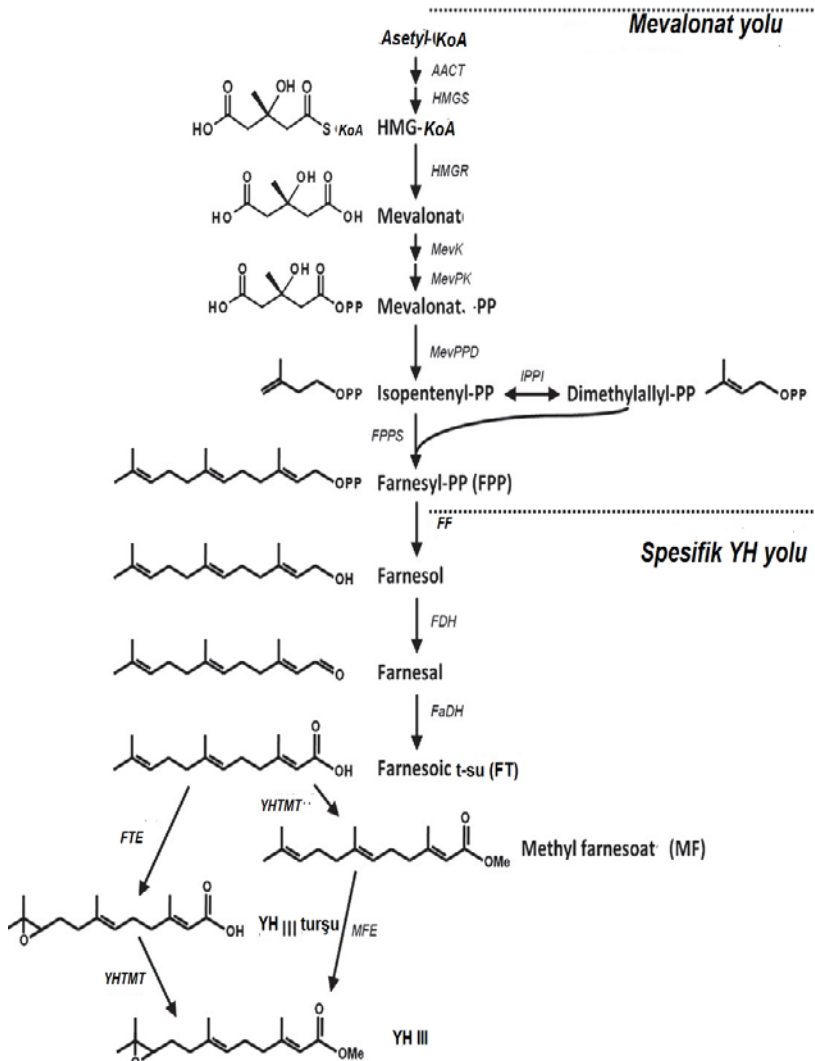
Slayter və başqaları (Sliter et al., 1987) *Drosophila melanogaster*-də YH-ın titrinin dəyişilməsini əks etdirən nəticələri Klages və başqalarının məlumatlarından fərqli olmuşdur. Belə bir fikir irəli sürülür ki, aşkarlanan fərqlilik növarası xarakter daşıyır (Rauşenbax, 1990). Klages və başqaları YH-ın titrini sürfələrin “azan” mərhələsinin sonunda, Slayter və başqaları isə sürfə mərhələsinin əvvəlində təyin etmişdir. Məlum olduğu kimi, funksional fəallığa uyğun olaraq, hormonların titri hətta eyni fazada dəyişə bilər. Lakin o da faktıdır ki, həşəratın sınaqdan çıxarılmış bütün növlərində YH-ın titri tırtıl (və ya sürfə)

mərhələsinin bu hissəsində kəskin azalır, yəni hormonun miqdarı mərhələnin əvvəlində yüksək, sonunda isə aşağı ola bilər.

Həşəratın ontogenezi boyu YH-ın titrinin qanunauyğun şəkildə dəyişilməsi, onun tənzimi mexanizmlərinin olduğunu göstərir. YH-ın titri *sintez, sekresiya, nəql olunma, deqradasiya, toxuma ehtiyatları və ekskresiya* səviyyəsində tənzimlənir (Kutuzova, 2006). Tənzimin son 2 səviyyəsi hələ tam şəkildə tədqiq olunmamışdır. Ona görə də biz əsasən 4 səviyyəni xarakterizə edəcəyik.

Həşərat orqanizmində yuvenil hormonlarının biosintezi olduqca mürəkkəbdir və hazırkı dövrə kimi tam şəkildə tədqiq olunmamışdır. Belə ki, yuvenil hormonlarının müxtəlif formalarının biosintezi üst-üstə düşür: YH-III biosintezi zamanı *farnesilpirofosfat* əmələ gələnə qədər sterolların sintezi ilə uyğunluq təşkil etsə də YH-I, YH-II –dən fərqlənir. Həşərat orqanizmində *skvalen-oksidaza* tamamilə, hətta ola bilsin ki, *skvalensintaza* da yoxdur. Ona görə də həşəratlar özləri sterolları sintez edə bilmirlər (Filippoviç, Kutuzova, 1985). Lakin onlarda 3-hidroksi-3-metilqlutaril-KoA-reduktaza tərəfindən katalizə olunan reaksiya qorunub saxlanmışdır. Həmin limitləşdirici reaksiya, məməlilərdə olduğu kimi, poliizoprenoidlərin biosintezinin həcmi müəyyənləşdirir və yalnız defosforlanmış halda fəal olur. Təbiidir ki, məhz bu ferment YH-ın biosintezində açar rolunu oynayır (sxem 4).

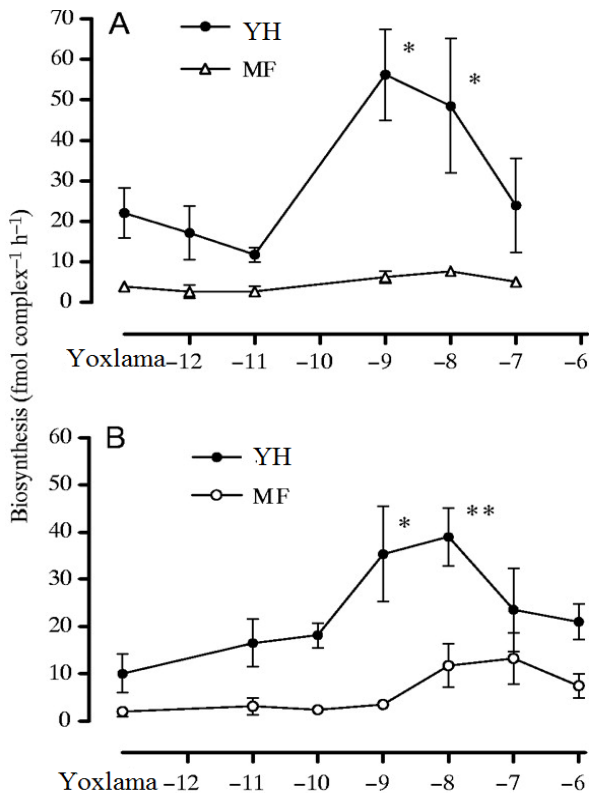
Bəzi həşərat növlərində bu fermentin *corpora allata*-da səviyyəsi ilə onların YH-nı sintez etmə qabiliyyəti arasında asılılıq mövcuddur (Feyereisen et al., 1981). Qeyd etmək lazımdır ki, təkamül prosesində həşəratlar müəyyən dərəcədə bu itkini kompensasiya etmişlər və sterolları sintez etmək üçün yeni yol – fitosterollardan dezalkilləşmə üsulundan (fitoekdizonlar) istifadə etməyə başlamışlar. Nəticədə, 3-hidroksi-3-metilqlutaril-KoA-reduktaza fermentinin əsas funksiyası yalnız YH-III biosintezinə nəzarətdən ibarətdir (Feyereisen et al., 1981).



**Sxem 4.** YH-in biosintezinin 2 yolu (Goodman, Cusson, 2012-ə görə): AACT-asetil-KoA-tilaza; HMGS-HMG-KoA-sintaza; HMGR-HMG-KoA-reduktaza; MevK-mevolonat kinaza; MevPK-fosfomevalonat kinaza; MevPPD-difosfomevalonat dekarboksilaza; IPPi-izopektildifosfat izomeraza; FPPS-farnezdifosfat sintaza; FF-farnezil fosfat; FDH-farnezil dehidrogenaza; FaDH-farnezal dehidrogenaza; YHTMT-YH-turşu metiltransferaza, FTE –farnesen t-nun epoksidadası



Nişanlanmış farnezolun *Manduca sexta*-nın corpora allata vəzilərinin hüceyrəsiz preparatlarında metabolizmi tədqiq olunan zaman məlum olmuşdur ki, əsas metabolitlər farnezen t-su və farnezaldır, sonuncunun əmələ gəlməsi YH-III biosintezində aralıq məhsul kimi əmələ gəlir (sxem 4, şəkil 27).



**Şəkil 27.** Sarı titrəmə xəstəliyi törədicisini keçirən ağcaqanad *Aedes aegyptii*-nin allatotropininin (Aedes-AT) YH-ın (A) və (B) metil farnezoatın biosintezinə təsiri (*Li Y. et al., 2003-ə görə*): ulduzlar yoxlama variantlarına nisbətən fərqi göstərir \*-  $p \leq 0,05$ ; \*\*  $p \leq 0,01$

Həşərat orqanizmində YH-ın biosintezinin yolları və sürəti bir sıra amillərdən asılıdır ki, bura növ mənsubiyyəti, cins,

inkişaf fazaları aiddir. Həşəratlarda YH-in biosintezinə istiqamətlənmiş nəzarət silsilə fermentativ reaksiyalar tərəfindən həyata keçirilir ki, onların çoxusu dönər reaksiyalardır.

Sekresiyanın tənzimi corpora allata-nın fəallığının tənzimi ilə bağlıdır. Məlumdur ki, bu vəzinin fəaliyyəti beyin tərəfindən idarə olunur, yəni qıcıqlandırıcı və ingibirləşdirici sinir impulsları, neyrohormonların müəyyən kombinasiyası yolu ilə həyata keçirilir. Bu impulslar, corpora allata vəzilərinə ya hemolimfa, ya da neyrosekretor innervasiya yolu ilə çatdırılır (*De Wilde, De Loof, 1973; Gilbert, King, 1973; Slama et al., 1974; Novak, 1975; Ozeki, 1979; Bhaskaran et al., 1980b; Pipa, 1980; Baehr et al., 1982; Tobe et al., 1982; Khan et al., 1982*). Həşəratın ontogenezinə əlavə cisimlərin (c.a.) fəallığının tənzimi əsasən yetkin mərhələdə daha yaxşı öyrənilmişdir. Belə ki, digər mərhələlər barədə məlumat azdır.

Qeyd olunur ki, *Galleria mellonella* tırtıllarında c.a. vəziləri neyrohormonal amil – *allatotropin* vasitəsilə fəallaşır (*Granger, Sehna, 1974; Sehna, Granger, 1975*) (şəkil 27). Bu müəlliflər həmin növün son sürfə yaşının axırında corpora allata-nın fəallığının neyral ingibirləşməsinə aşkar etmişlər. Neyral ingibirləşmə *Periplaneta americana* tarakanının son yaşda olan nimfalarında da qeydə alınmışdır (*Pipa, 1980*).

Analoji inaktivləşməni *Manduca sexta*-da müşahidə edilən Bxaskaran və başqaları (*Bhaskaran et al., 1980 b*). bu prosesin 2-pilləli olduğunu sübut etmişlər: 1) fəallığın neyromoral ingibirləşməsi baş verir ki, bu zaman ingibirləşdirici amil medial NSH tərəfindən sintez olunur; 2) neyral yolla həyata keçirilən tam inaktivasiya həyata keçir. Aşkar edilmişdir ki, YH-in sintezi yalnız beyin vasitəsilə deyil, həmçinin peritraxéal vəzinin (PTV) iştirakı ilə də tənzimlənir. Vatson və başqaları (*Watson et al., 1986*), Uaysenton və başqaları (*Whisenton et al., 1987*) göstərirlər ki, ekdisteron corpora allata-da YH-in sintezini stimule edir.

Müəyyən olunmuşdur ki, YH-ın ifrazına nəzarət onun titrinin tənzimlənməsində bir o qədər də əhəmiyyət kəsb etmir, çünki YH corpora allata –da toplanmır. Yuvenil hormonunun sintezi ilə ifraz olunma sürəti arasında xətti asılılıq mövcuddur (Tobe, Pratt,1974; Pratt et al.,1975;Tobe, Stay, 1977;Granger et al.,1979; Hoffman, 1992).

YH-ın titrinin nəql olunma səviyyəsində tənzimi hormonun daşıyıcı zülalla birləşməsi yolu ilə baş verir. Həmin zülalın affinliyi, spesifikliyi və birləşdirmə xüsusiyyətlərinə görə, onları 2 sinfə ayırırlar: 1) affinliyi zəif olan yüksək molekulyar çəkiyə malik zülallar; 2) affinliyi yüksək olan kiçik molekulyar çəkiyə malik olan zülallar(Whitmore,Gilbert,1972;Kramer et al.,1974; Sanburg et al., 1975; Hammock,1975;Peterson et al.,1977; Gilbert et al., 1977,1978; Goodman et al., 1978; Goodman, Gilbert, 1978; Rudnicka et al., 1979; Dobryszycski et al., 2004).).

İlk dəfə olaraq, nişanlanmış YH-ın lipoproteinlərlə birləşməsi Uotmor və Qilbert (Whitmore,Gilbert,1972) tərəfindən in vitro şəraitdə tovuzgöz kəpənək *Hyalophora glovery*-nin hemolimfasında nümayiş etdirilmişdir. Müəlliflər tədqiqatları aparan zaman imagonun hemolimfasında YH-ı özünə birləşdirən yüksəkmolekulyar lipoproteidi aşkar etmişlər. Sonradan Kramer və başqaları (Kramer et al.,1974) *Manduca sexta*-nin tırtıllarının hemolimfasında kiçik molekulyar çəkisinə malik olan daşıyıcı zülalın olduğunu təsdiqləmişlər.

Qilbertin laboratoriyasında (Nowock et al., 1975) daşıyıcı zülalın *Manduca sexta* tırtıllarının piy cismində sintez olduğu müəyyən edilmişdir. Aşkarlanan həmin zülalın, molekulyar çəkisi 28 000 D olan polipeptid zənciri olduğu sübut olunmuşdur.

Tədqiqatlar nəticəsində daşıyıcı (birləşdirici) zülalın YH və onun sintetik analoqlarına qarşı spesifikliyi üzə çıxmışdır (Peterson et al.,1977; Goodman et al.,1978; Schooley et al., 1978). Həmin təcrübələrdə daşıyıcı zülalın spesifikliyi, YH-ın

epoksid və efir qrupları üçün səciyyəvi olan polyar hidrofob sahələrlə qarçılıqlı təsirində biruzə verir.

Akamatsu və başqaları (Akamatsu et al., 1975), Qudmen və Qilbert (Goodman, Gilbert, 1978) *Manduca sexta*-nın tırtıllarında daşıyıcı zülalın qatılığını müəyyənləşdirmiş və YH-ın titri ilə müqayisə etmişlər. Nəticədə həmin növün hemolimfasında daima daşıyıcı zülalın artıq molekularının olduğu sübut olunmuşdur ki, bu, bütün YH formalarının onunla bağıllığını göstərir. *Plodia interpunctella*, *Paramielois transitella*, *Caudra cautella*, *Hyloicus chersis*, *Manduca quinquemaculata*, *Manduca sexta*, *Galleria mellonella*, *Anagasta kuchniella*-nin tırtıllarında YH-a qarşı yüksək affinliyə malik olan kiçik molekul çəkili daşıyıcı zülal aşkarlanmışdır (Kramer et al., 1976; Kramer, Childes, 1977).

Qeyd olunduğu kimi, uzun müddət ikiqanadlılarda (*Diptera*) YH-ın daşıyıcı zülalını aşkar etmək mümkün olmamışdır. Yalnız 1979-cu ildə Klages və Emmerix (Klages, Emmerich, 1979) *Drosophila hydei*-nin 3-cü yaş sürfələrinin hemolimfasında ekzogen YH-ın zülalla birləşdirilməsi prosesini tədqiq edərkən, yuvenil hormonlarının 2 daşıyıcı zülalının olduğunu müəyyən etmişlər. Böyük zülalın molekul çəkisi 108 000 D-yə bərabərdir, zəif spesifikliyə, kiçik affinliyə malikdir. Kiçik daşıyıcı zülalın molekul çəkisi 44 000 D –dir, yüksək spesifikliyə və affinləşməyə malik olsa da çox zəif (cəmi 2 sayt) birləşdirmə qabiliyyətinə malik olduğu qeyd olunur.

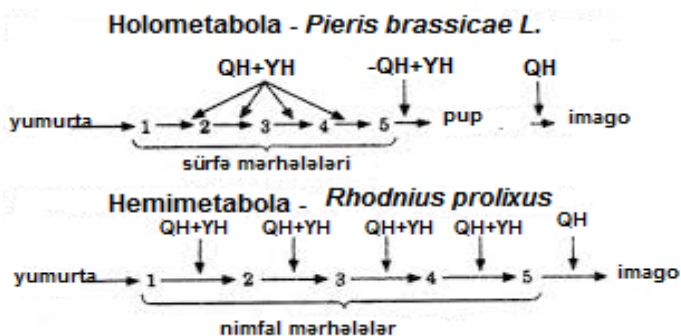
Məlumat vardır ki, daşıyıcı zülallar, həşəratda YH-ın titrinin tənzimlənməsində iştirakı edir və hormonu bədən divarı membranalarından qeyri- spesifik adsorbsiya olunmadan mühafizə edir. Bu yolla ekskresiya zamanı YH-ın itkisinin qarşısı alınır, fermentlər tərəfindən parçalanmır və qeyri-spesifik əlaqələr azalır (Slama et al., 1974; Sanburg et al., 1975; Hammock et al., 1975; Nowock et al., 1976; Kramer, De Kort, 1978; De Kort et al., 1978, 1979; Goodman et al., 1984).

Yuvenil hormonunun deqradasiyası, hormon həşəratın toxuma və hemolimfasına tam şəkildə daxil olduqdan sonra baş verir. YH-ın deqradasiyası 3 yolla həyata keçir: 1) mürəkkəb efir əlaqəsinin hidrolizi; 2) epoksi qrupun hidratasiyası; 3) oksidləşmə. YH-ın metabolizminin əsas məhsulları YH-turşusu, YH-diol və diepoksiddir.

Orqanizmdə hormonların destruksiyası, esterazalar, epoksihidratazalar və mikrosomal oksidazalar tərəfindən həyata keçir. Müxtəlif agentlərlə (sulfat, fosfor və qlükuron t-ları, qlükoza, qlisin) birləşən bu metabolitlər yüksək polyarlığa malik olan konyuqatları əmələ gətirirlər ki, bunlar da çox asanlıqla həşəratın orqanizmindən xaric olunur (*Filippoviç, Kutuzova, 1985*). Müxtəlif həşərat qruplarında YH-ın metabolizminin 3 əsas yolu, inkişafın müxtəlif fazalarında, hətta toxumalarda eyni olmur. Sübut olunmuşdur ki, hemolimfada YH-ın parçalanmasının əsas yolu olan mürəkkəb efir əlaqəsinin hidrolizi, hemolimfada olan karboksilesteraza tərəfindən tez bir zamanda YH-ı bioloji cəhətdən fəal olmayan YH-turşuya çevirir (*Kramer, De Kort, 1976; De Kort et al., 1978*).

### 1.10.3. YH-ın təsir mexanizmi

Inkişafı tam və natamam çevrilmə yolu ilə gedən həşəratların həyat tsiklinə hormonların təsirini aşağıdakı kimi ifadə etmək olar:



Yuvenil hormonlarının molekulyar səviyyədə təsir mexanizmi haqqında mövcud olan ədəbiyyat məlumatlarından məlum olur ki, qabıqdəyişmə hormonu (QH) kimi, YH da bilavasitə hüceyrənin genetik aparatına təsir göstərir. YH-ın təsir mexanizmi haqqında ilk məlumatlara Uilyamsın (*Williams, 1952, 1953, 1963*) işlərində rast gəlinir. Həmin tədqiqatların nəticələrinə görə, hormona *status quo* təsir mexanizmi xasdır, yəni YH-ın yüksək qatılığı şəraitində inkişaf edən həşəratda tırtıl (və ya sürfə) fazasına aid olan əlamətlər qorunub saxlanılır. Sonradan eksperimental yolla sübut olunmuşdur ki, yuvenil hormonları imago mərhələsinə xas olan əlamətlərin differensiasiyasını (əmələgəlməsinin) qabaqcadan qarşısını ala bilirlər (*Kato, 1973 a,b; Kumaran, 1976; Mitsui, Riddiford, 1976,1978; Kiguchi, Riddiford, 1978; Srivastava, Sing, 1979*).

Göstərilir ki, YH yalnız qabıqdəyişmə hormonununun fəallaşdığı şəraitdə təsirini biruzə verir, yəni “fəal rolu” mövcud olan zaman ifadə olunur (*Nijhout, 1975*). YH-ın “fəal funksiya” sı, qabıqdəyişmədən əvvəl, yəni son yaşda olan tırtıllarda inkişaflarının axırıncı günü PTTH-ın ifrazını ingibirləşdirməkdən ibarətdir. XX-əsrin 80-90-cı illərində aparılan silsilə tədqiqatlar nəticəsində sübut olunmuşdur ki, YH yalnız sürfə→pup qabıqdəyişməsində deyil, həmçinin sürfə→sürfə qabıqdəyişməsində də iştirak edir (*Bollenbacher et al., 1987; Rauşenbax, 1990*).

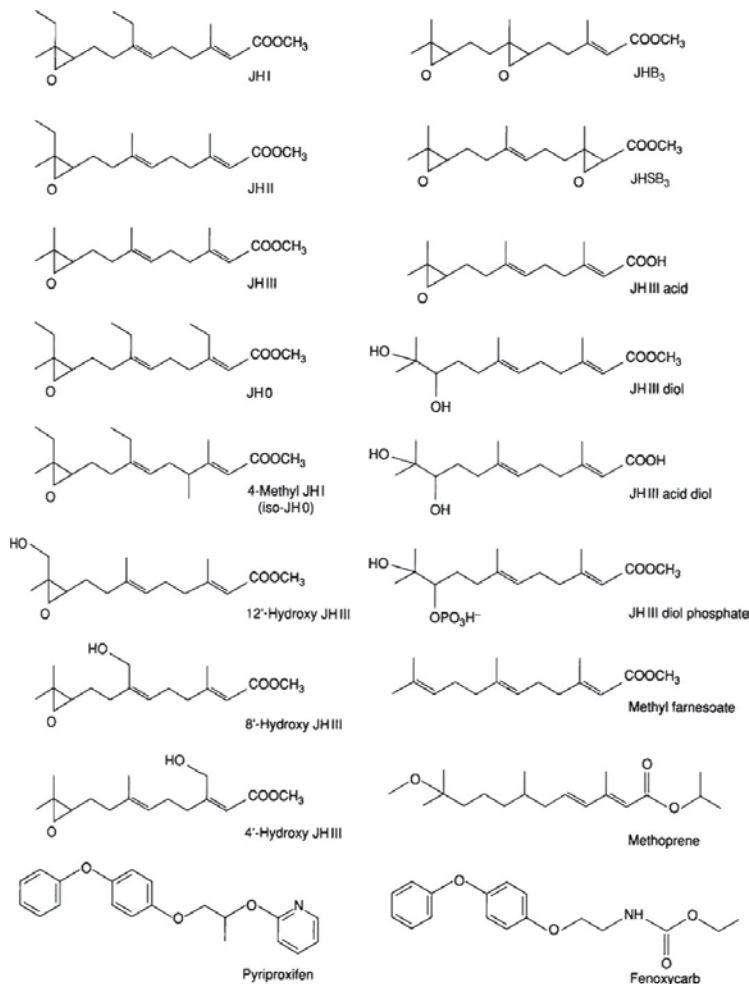
Həmin müəlliflər belə bir fikir irəli sürmüşlər ki, sürfə qabıqdəyişməsindən əvvəl YH-ın sintezinin aşağı enməsi, bu prosesdə iştirak edən endokrinoloji hadisələrlə bağlıdır. Hadisələr dedikdə müəlliflər, YH-ın səviyyəsinin düşməsi PTTH-ın sekresiyasına “icazə verir” kimi izah edirlər. Bu zaman PTV-lər ekdizonu sintez etməyə başlayır, ekdisteroidlərin titrinin artması, əks mexanizm kimi, corpora allata vəzilərinin YH-ın sintezini artırır və bununla da “endokrinoloji hadisə” bitir. YH-ın yüksək titri proqramın dəyişilməsinə mane olur, ona görə də qabıqdəyişmə bir sürfə mərhələsindən digərinə keçidlə bitir.

Yuvenil hormonunun “fəal” funksiyalarından biri də sürfə mərhələsinin sonunda PTV-nin fəallaşdırılmasıdır. Həmin funksiya bir çox tədqiqatçıların tədqiqat obyektinə olmuşdur (*Williams, 1952, 1959; Schneiderman, Gilbert, 1964; Ichikawa, Nishiitsutsutsuji-Uvo, 1959; Krishnakumaran, Schneiderman, 1965; Fain, Riddiford, 1976; Cymborowski, Stolarz, 1980; Bhaskaran et al., 1980; Hiruma, 1980, 1982; Gruetzmacher et al., 1984; Kikukawa, Tobe, 1986*). Yuvenil hormonunun peritraxial vəzilərə qarşı trop funksiyası (stimuləedici) *Callosamia pronetha, Autheraea polyphemus, Samia cynthia, Hyalophora cecropia*-nın diapauzada olan başsız (tərid olunmuş) pupları üzərində tədqiq olunmuşdur (*Williams, 1952, 1959; Schneiderman, Gilbert, 1964; Krishnakumaran, Schneiderman, 1965*). Müəyyən olunmuşdur ki, fəal corpora allata vəzilərinin implantasiyası, ekstraktlarının inyeksiyası, YH və onun analoqlarının PTTH-dan məhrum olan (diapauza nəticəsində və ya beyinin çıxarılması yolu ilə) puplara applikasiyası onların inkişafını stimule edir (şəkil 28). Əldə olunmuş nəticələrin analizi sübut etmişdir ki, PTTH-in olmadığı şəraitdə YH PTV-yə təsir göstərərək, ekdizonu sintez etməyə məcbur edir.

Sonradan YH-in tropik funksiyası tütün haf kəpənəyi və kələm sovkası tırtıllarının baş ilə toraks arasına liqatura qoymaqla, həmçinin YH-analoqları ilə təsir etməklə öyrənilmişdir (*Fain, Riddiford, 1976; Hiruma et al., 1978; Safranek et al., 1980; Hiruma 1980, 1982; Quliyeva, 2001*).

Uilyamsın laboratoriyasında (*Safranek et al., 1980*) aparılmış tədqiqatlar xüsusi əhəmiyyət kəsb edir. Belə ki, tütün kəpənəyinin müxtəlif yaşlı tırtıllarına ekzogen YH-in təsiri fərqli nəticələrlə səciyyələnmişdir. Müəyyən edilmişdir ki, ekzogen YH müxtəlif inkişaf fazasında olan sürfələrə eyni cür təsir göstərmir. Belə ki, liqatura qoyulmuş son yaşdan əvvəlki mərhələdə olan sürfələrə (və ya azan fərdlərə) YH ilə inyeksiya metamorfozun başlanmasına mane olmuşdur. Lakin YH-la inyeksiyanı (ekzogen təsir) azan mərhələdən (yəni puplaşmaq

üçün yer axtaran fərdlər) sonrakı dövrdə vurduqda əksinə effekt əldə olunmuşdur – metamorfozun başlanması sürətlənmişdir. Qeyd etmək lazımdır ki, YH peritraxéal vəziyə birbaşa deyil, piy cismini PTV-ni xüsusi amili sekresiyaya induksiya etməklə təsir göstərir. (*Gruetzmacher et al., 1984*).

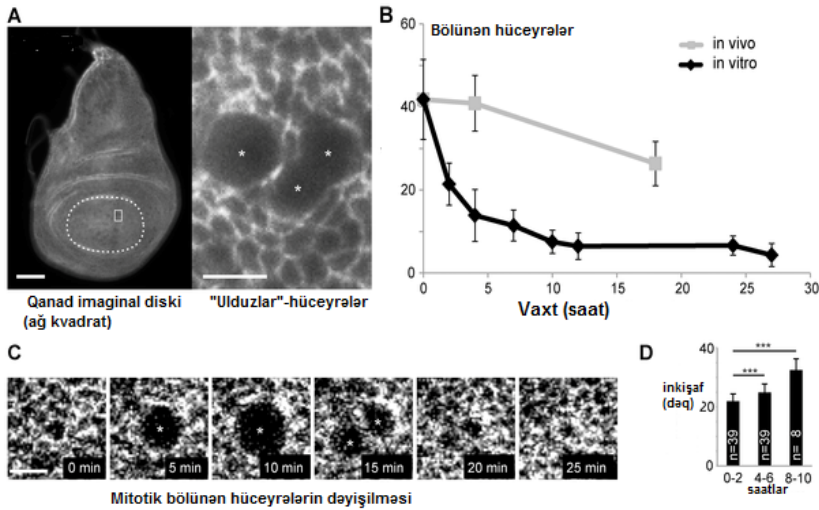


**Şəkil 28.** Təbii halda olan yuvenil hormonları (YH), onların hidrokislatları, metabolitləri və analoglarının kimyəvi strukturu



YH metamorfoza funksional təsir göstərən hormon olmaqla yanaşı, sürfə orqanlarının (epidermis müstəsna olmaqla) böyüməsinə də nəzarət edir. Epidermisin proliferasiyası (böyüməsi) QH-ın nəzarəti altında baş verir (Novak, 1975).

İlk dəfə Bodenşteyn (Bodenstein, 1943), sonralar isə Xadorn (Hadorn, 1963; Hadorn, Garsia-Bellido, 1964) *Drosophila hydei*-nin imaginal disklərini tədqiq edərkən maraqlı bir nəticə əldə etmişlər: disklər yalnız diş fərdlərə implantasiya olunduqda böyüyür və inkişaf edir. İmaginal disklər erkək fərdlər, cütləşmiş və virgin dişilərə implantasiya olunduqda nəticə müxtəlif olur: disklərin daha çox böyüməsi cütləşmiş dişilərdə, az artım isə virgin dişilərdə, erkəklərdə böyümə qeydə alınmamışdır.



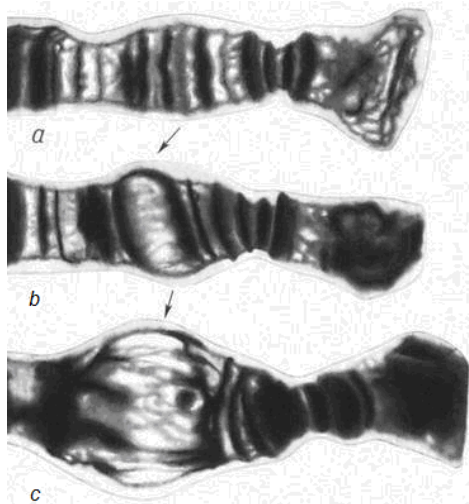
**Şəkil 29.** *Drosophila melanogaster*-in diş fərdinin qanad imaginal disklərində mitozun tezliyi və gedişi (Handle et al., 2014)

Həmin növün erkək və dişilərində YH-ın miqdarının müəyyənlişməsi göstərmişdir ki, 5-günlük dişilərdə (2,45 fmol/heyvana) demək olar ki, 3 dəfə erkəklərə (0,87 fmol/heyvana)

nisbətən çoxdur; 10-günlük dişilərdə 2,64 fmol/heyvana, erkəklərdə isə 1,71 fmol/heyvana bərabər olur. Dişi fərdlərə implantasiya olunmuş imaginal disklərin daha yaxşı böyüməsi və inkişaf etməsi YH-ın nəzarətinə dəlalət edir. Lakin bəzi tədqiqatçılar bu nəticələrlə razı deyillər.

Belə bir fikir irəli sürülür ki, ekdisteroidlər yetkin fərdlərdə olduğu üçün drozofilaya transplantasiya edilmiş imaginal disklər QH tərəfindən tənzimlənir (Courgeon,1969; Gehring, Nothiger, 1973). Lakin Şvars və başqaları (Schwartz et al., 1984), Devis və Şern (Davis, Shearn,1977), Seber (Sieber, Benz,1980) bütün haf kəpənəyi, alma meyvəyeyəni üzərində apardıqları təcrübələrdə, son illərdə isə təbii, in vitro şəraitdə drozofilanın qanad diskləri üzərində (Handle et al., 2014) həmin prosesin məhz YH tərəfindən tənzimləndiyini sübut etmişlər (şəkil 29).

Yuvenil hormonunun gen ekspressiyasının modifikasiyası Bosket və Kalves tərəfindən (Bosquet, Calvez, 1985) tədqiq olunmuşdur. Göstərilir ki, *Bombyx mori* son yaşda olan sürfələrində YH-ın titrinin yüksəlməsi ipək vəzilərinə fibroinin və piy cismində bir sıra zülalların sintezini aşağı salır.



**Şəkil 30.** *Drosophila*-da pufinqin əmələ gəlmə dinamikası: a-fəaliyyət göstərməyən(spiralşəkilli) diskoidal strukturu görünən xromosom; b- pufun ilk mərhələsi (xromonem sapları görünən xromosom, zəif despirallaşma); c- maksimal səviyyədə inkişaf etmiş puf, güclü despirallaşma

Bir sıra tədqiqatlarda yuvenil hormonunun ikiqanadlıların tüpürcək vəzilərinin hüceyrələrində olan politen xromosomlarda pufların (şəkil 30) əmələ gəlməsinə təsiri öyrənilmişdir (*Lezzi, Wyss, 1976; Richards, 1978; Poluektova və b., 1980 a, b, 1981*).

Lessi və Vissa (*Lezzi, Wyss, 1976*) sübut etmişlər ki, ekdizonun təsiri altında *Chirininus tentas*-ın tüpürcək vəziləri hüceyrələrinin 1-18-C lokusunda (şəkil 30 oxun istiqaməti) formalaşan puf YH-ın olduğu şəraitdə inkişaf etmir. Riçardın (*Richards, 1978*) təcrübələri isə göstərmişdir ki, ekdizondan azad olan kultural şəraitdə YH-ın olması, *Drosophila* -nın tüpürcək vəziləri hüceyrələrinin politen xromosomlarında pufların əmələ gəlməsini tormozlayır. Poliektova və başqalarının (*Poliektova və b., 1980 a, b, 1981*) apardığı eksperimentlərdə *Drosophila virilis*-in in vitro şəraitdə tüpürcək vəzilərindən hazırlanmış kulturaya YH-ın əlavə olunması politen xromosomların puflarının spektrinin dəyişilməsinə səbəb olmuşdur. Bu, yuvenil hormonunun tüpürcək vəziləri hüceyrələrinin genomuna təsir göstərdiyini bir daha sübut edir.

Bu baxımdan, Riddifordun (*Riddiford, 1981*) əldə etdiyi məlumatlar maraqlıdır. Belə ki, *Manduca sexta*-nın sürfə epidermisinin eksplantatları vasitəsilə, tsikloheksimid və YH-ın olduğu şəraitdə ekdisteronun RNT-nin sintezinə təsirini öyrənən müəllif aşkar etmişdir ki, YH yeni mRNT-nin əmələ gəlməsinin qarşısını alır. Tsikloheksimidin (zülal sintezinin inhibitoru) olduğu şəraitdə belə bir effektin alınması onu göstərir ki, YH epidermal hüceyrələrin genomuna birbaşa təsir edir.

Qrejelak və Kumaran (*Grzelak, Kumaran, 1985, 1986*) müəyyən etmişlər ki, *Galleria mellonella*-nın son yaşlı sürfələrinin ekdisteronla təsirinə bir neçə saat qalmış YH ilə applikasiya piy cisminə bəzi mRNT-nin məhsullarının ingibirləşməsinə səbəb olur.

Viatt və başqaları (Wyatt et al., 1984) in vivo və in vitro şəraitlərdə ekzogen YH-ın təsiri altında *Locusta migratoria* çəyirtkəsinin dişi fərdlərinin piy cismində vitellogeninin sintezini kodlaşdıran iki genin transkripsiyalarının fəallaşmasını müşahidə etmişlər. Müəlliflər piy cismi hüceyrələrinin sitozolunda YH-ı birləşdirən zülal-reseptorun olduğunu da aşkar etmişlər.

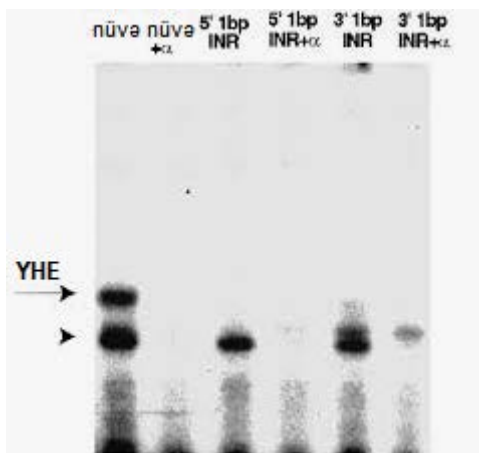
Beləliklə, yuvenil hormonu həşəratın orqanizmində əsasən 4 formada olan (YH-I, II, III, O) terpenoid hormondur. YH-ın mənbəyi corpora allata vəziləridir. Həşəratın ontogenezi boyu YH-ın titri sabit qalmır: sürfə(və ya tırtıl) fazasının əvvəlində və yetkin fərdlərdə maksimal səviyyəyə çatır; sürfə fazasında bir yaşdan digərinə qabıqdəyişmədən əvvəl titri azalır, metamorfozun gedişi zamanı isə bu azalma kəskin xarakter alır. Pup fazasında YH-ın titri olduqca aşağıdır. YH-ın sintezi beyinlə tənzimlənir, belə ki, burada həm fəallaşdırıcı, həm də ingibirləşdirici stimullar mövcuddur. Hemolimfada YH-ın nəqli və qeyri-spesifik adsorbsiya, fermentlərin təsirindən mühafizəsi xüsusi daşıyıcı-zülallar vasitəsilə həyata keçir. YH-ın deqradasiyası karboksilesterazalar tərəfindən, molekulanın efir əlaqəsinin hidrolizi (əsas yol) və epoksidhidrazalar tərəfindən epoksid halqasının hidratasiyası üsulu ilə baş verir. YH sürfə(və ya tırtıl) toxumalarının inkişafına *status quo* təsiri göstərir; sürfənin orqanlarının böyüməsini tənzimləyir və toxumaların vaxtından əvvəl differensiasiyasının qarşısını alır. Yuvenil hormonu metamorfozdan əvvəl sürfənin (və ya tırtılın) orqanlarının hüceyrə genomunun yenidən proqramlaşmasını təcrid edir və PTH-ın olmadığı mühitdə PTV-ni ekdizonu sintez etməyə stimula edir.

### **I.11. YH-esterazanın həşəratın inkişafında rolu**

Yuvenil hormonunu deqradasiya edən fermentin olduğu haqqında ilk məlumatlar 1972-ci ildə Uitmor və başqaları (Whitmore et al., 1972) tərəfindən irəli sürülmüşdür. Belə ki, müəlliflər *Hyalophora glovery* ipəkqurdunun diapauzada olan

puplarına (endogen YH-in olmadığı dövr) ekzogen YH ilə təsir etmişlər və bu zaman, inyeksiyadan 6 saat sonra, hemolimfada karboksilesterazaların fraksiyalarında tez miqrasiya edən yeni molekulyar formaları görmüşlər (şəkil 31). Onlar bu fraksiyaları ayıraraq, in vitro şəraitdə nişanlanmış YH ilə inkubasiya etmişlər, nəticədə məlum olmuşdur ki, həmin fermentlər YH-ı deqradasiya etmək qabiliyyətinə malikdirlər.

Sonralar Uitmor və başqaları (*Whitmore et al., 1974*) həmin fermentləri YH-dan asılı olanlar və ya YH-esterazalar (YHE) adlandırmışlar və qeyd etmişlər ki, bu fermentlər *Hyalophora glover*, *Hyalophora cecropia* sürfələrinin piy cismində sintez olunurlar. Çoxsaylı tədqiqatlarla sübut olunmuşdur ki, YH-esterazalar müxtəlif həşərat növlərinin sürfə və ya tırtıllarının hemolimfa və piy cismində mövcuddurlar (*Weirich et al., 1973; Akamatsu et al., 1975; Sanburg et al., 1975 a,b; Kramer, De Kort, 1976; Wierich, Wren, 1976; Vince, Gilbert, 1977; Hammock et al., 1977; De Kort et al., 1978, 1979; Wilson, Gilbert, 1978; Hwang-Hsu et al., 1979; Jones et al., 1982; Gunaman, Engelman, 1984; Wisniewski et al., 1986; Jones et al., 1987*).

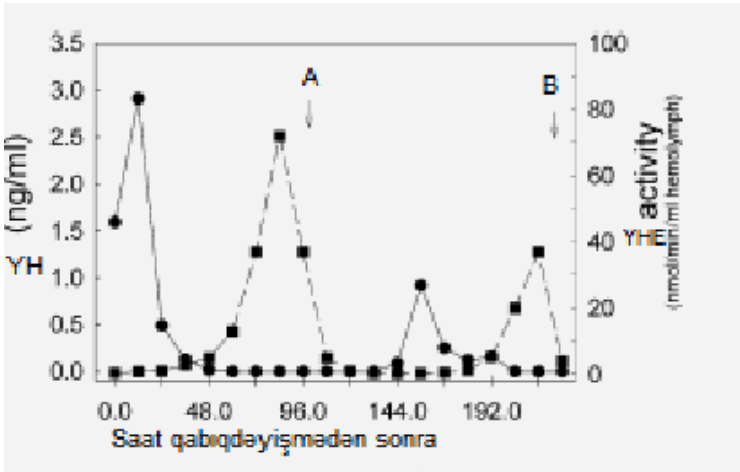


**Şəkil 31.** *Lepidoptera*-nın in vitro şəraitdə nüvə ekstraktında hidrolitik ferment YH-esterazanın (YHE) müəyyənlişməsi (*Jones et al., 2000-ə görə*)

Uotmor və başqaları (*Whitmore et al., 1972, 1974*) apardıqları tədqiqatlar nəticəsində belə bir fikir irəli sürmüşlər ki,

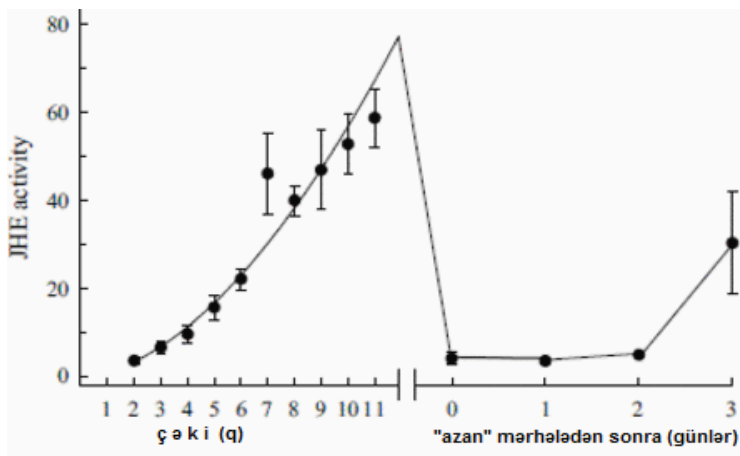
YH-esterazalar yuvenil hormonlarını deqradasiya etməklə, həşəratın inkişafının tənzimində həlledici rol oynaya bilərlər. Eksperimental yolla sübut olunmuşdur ki, YH-esterazalar daşıyıcı-zülallarla birləşərək YH-ın hidrolizinə səbəb olur (*Sanburg et al., 1975a,b; Hammock et al., 1975; Nowock et al., 1975, 1976; Gilbert et al., 1976; Jones et al., 2000*).

Həşəratın orqanizmində müşahidə edilən digər esterazalar (“ümumi” esterazalar) yalnız sərbəst YH-ı hidroliz etmək qabiliyyətinə malikdirlər (*Sanburg et al., 1975a*). Aşkar olunmuşdur ki, həmin esterazalar YH-a qarşı ya zəif hidrolitik fəallığa malikdirlər (*Sanburg et al., 1975b*), ya da praktiki olaraq, heç bir fəallığa malik olmurlar (*Rauschenbach et al., 1987*). Lakin həşəratların hemolimfasında dövr edən bütün yuvenil hormonları daşıyıcı-zülallarla bağlı olduğu üçün yalnız YH-esterazalar tərəfindən tez deqradasiyaya uğraya bilirlər. Bu proses isə hemolimfada puplaşmadan əvvəl baş verir və metamorfozun formalaşmasına stimüləedici təsir göstərir.



**Şəkil 32.** *Manduca sexta*-nın 5-ci yaş tırtıllarının inkişafı zamanı hemolimfada YH-ın titri və YH-esterazanın (piklər) fəallığı (*Baker et al., 1987-ə görə*): A- “azan” mərhələnin başlanğıcı; B- pup mərhələsinə qabıq dəyişmə

Müxtəlif həşərat qrupları üzərində aparılan tədqiqatların nəticələri onu göstərir ki, ontogenezdə YH-esterazaların fəallığının dəyişilməsi həmin növlərin inkişafında əhəmiyyətli rol oynayır (Browder et al., 2001). Belə ki, *Manduca sexta*-nın tırtılları və pupalarında YH-esterazaların fəallığının dəyişilməsi ilə YH-ın titri arasında aydın asılılığın olması sübut olunmuşdur (şəkil 32). Hemolimfada yuvenil hormonunun titrinin azalması öncədən YH-esterazanın fəallığının artması ilə müşayiət olunur (Akamatsu et al., 1975; Weirich, Wren, 1976; Vince, Gilbert, 1977). YHE-nin fəallığının hemolimfada belə dəyişilməsi digər həşərat növlərində ontogenez boyu qeydə alınmışdır: *Samia cynthia* (Weirich, Wren, 1976), *Leptinotarsa decemlineata* (Kramer, De Kort, 1976), *Hyalophora cecropia*, *Tenebrio molitor* (Weirich, Wren, 1976), *Trichoplusia ni* (Sparks et al., 1979), *Galleria mellonella* (Hwang-Hsu et al., 1979), *Anticarsia gemmatalis* (Fescemyer et al., 1986).



**Şəkil 33.** *Manduca sexta*-nin normal qidalanan 5-ci yaş tırtıllarında YH-esterazanın çəkiyə təsiri və "azan" mərhələdən sonra fəallığının dəyişilməsi

Couns və başqaları (*Jones et al., 1982*) pulcuqqanadlıların 11 növündə son yaşda olan tırtıl və pupqabağı mərhələdə olan fərdlərin hemolimfasında YHE-ni müqayisəli şəkildə tədqiq etmişlər. Məlum olmuşdur ki, YH-esteraza 2 pik əmələ gətirir: “azan” mərhələnin əvvəlində və pupqabağı mərhələdə (şəkil 32). Bu zaman 11 növdən yalnız *Junonia coenia* müstəsnalıq təşkil etmişdir.

*Trichoplusia ni* sovkasının son yaş tırtılları və pupqabağı mərhələdə olan fərdləri üzərində aparılmış təcrübələr nəticəsində sübut olunmuşdur ki, YH-esterazalar pulcuqqanadlılarda metamorfozun başlanması və gedişi prosesində həlledicidir, mühüm rol oynayır (*Sparks, Hammock, 1979, 1980; Jones, 1985*).

Spark və Hemmok (*Sparks, Hammock, 1980*) pupqabağı mərhələdə olan fərdlərə YH-esteraza fəallığını ingibirləşdirən birləşmə ilə təsir göstərmiş YHE-nin in vivo fəallığının kəskin surətdə azalması və puplaşma prosesinin dayanmasını müşahidə etmişlər. Lakin analoji təcrübəni son yaşda olan tırtıllar üzərində sanaqdan çıxardıqda, əlavə tırtıl-tırtıl metamorfozunun baş verməsinin şahidi olmuşlar (*Jones, 1985*).

Qeyd etmək lazımdır ki, Counsun 1987-ci ildə apardığı tədqiqatlardan birində (*Jones, Click, 1987*) *Trichoplusia ni* sovkasında bir tırtıl yaşından digərinə qabıqdəyişmə zamanı YHE-nin fəallığı müşahidə olunmuşdur. Maraqlıdır ki, izoelektrofokuslaşmanın nəticələrinə görə, YH-esterazaların bu formaları, tırtılın pupa qabıqdəyişməsi zamanı aşkarlanmışdır (*Jones et al., 1986*). Lakin bu sovkada tırtılın-tırtıla qabıqdəyişməsi zamanı YH-esteraza fəallığının baş verməsinin mənası, yəni fermentin həmin fazada rolu izah olunmamışdır. Buna səbəb, qabıqdəyişmələrin gedişində fermentin fəallığının ingibirləşməsi, sonrakı mərhələlərin normal ardıcılığına heç bir təsir göstərməmişdir (*Jones, Click, 1987*). Əksinə, tırtılın pupa qabıqdəyişməsi zamanı yuxarıda qeyd olunduğu kimi, sonrakı inkişaf mərhələlərinin gedişi pozulmuşdur (*Jones, 1985*).



Beləliklə, pulcuqquadlılarda metamorfozun normal gedişində YH esterazanın əsas rol oynaması heç bir şübhə doğurmur. YHE-nin yuvenil hormonları və ekdisteroidlərlə qarşılıqlı əlaqəsini, *Galleria mellanella* –nın inkişafında həmin hormonun fəallığı, ekdizonun titri və tırtıl hüceyrələrinin yenidən proqramlaşdırılması arasında mövcud olan asılılığı tədqiq edən zaman aşkar etmişlər (*Hwang-Hsu et al., 1979*). Müəlliflər göstərmişlər ki, tırtıllarda son yaşdan əvvəlki mərhələdə YH-esterazanın fəallığı aşağı olur. Tırtılların son yaşında, yəni puplaşma üçün yer axtaran fərdlərdən əvvəl (“azan” mərhələ) YH-esterazanın fəallığının kəskin şəkildə artması və bundan sonra tırtıl hüceyrələrinin yenidən proqramlaşmasına səbəb olan ekdizonun 1-ci pikinin əmələ gəlməsi müşahidə olunur.

Hvanq-Hsu və başqaları (*Hwang-Hsu et al., 1979*) tərəfindən əldə edilmiş bu nəticələr, Riddifordun (*Riddiford, 1978*) *Manduca sexta*-nın tırtıl hüceyrələrinin yenidən proqramlaşması zamanı YH-in təcrid olunması haqqında müəyyənlanmış məlumatlarla müqayicə edilmişdir. Məlum olmuşdur ki, pulcuqquadlılarda YH-esterazalar ekdisteroidin titri yüksəlmədən əvvəl YH-in deqradasiyasını həyata keçirməklə, onun tırtıl inkişaf proqramı genomunun pupun proqramına çevrilməsinə “icazə” verir.

Bununla belə, ikiqanadlıların (*Diptera*)bəzi nümayəndələrinin (*D.melanogaster, S.bullata, D.hydei*) hemolimfasında YH-esterazanın fəallığını tədqiq edərkən şübhə doğuran nəticələr əldə olunmuşdur. Belə ki, həmin növlərdə pulcuqquadlılardan fərqli olaraq, son yaşda olan sürfələrin hemolimfasında YH-esteraza fəallığı aşkar olunmamışdır. Fermentin fəallığı yalnız pupqabağı mərhələdə müəyyənlanmışdır (*Klages, Emmerich, 1979*). Lakin ikiqanadlıların “azan” mərhələdə olan (pupqabağı) sürfələrin hemolimfasında YH-esteraza fəallığının aşkar olunması, hələ bu dəstənin nümayəndələrində fermentin metamorfozda mühüm rol oynamasına sübut deyil, çünki *Lepidopte-*

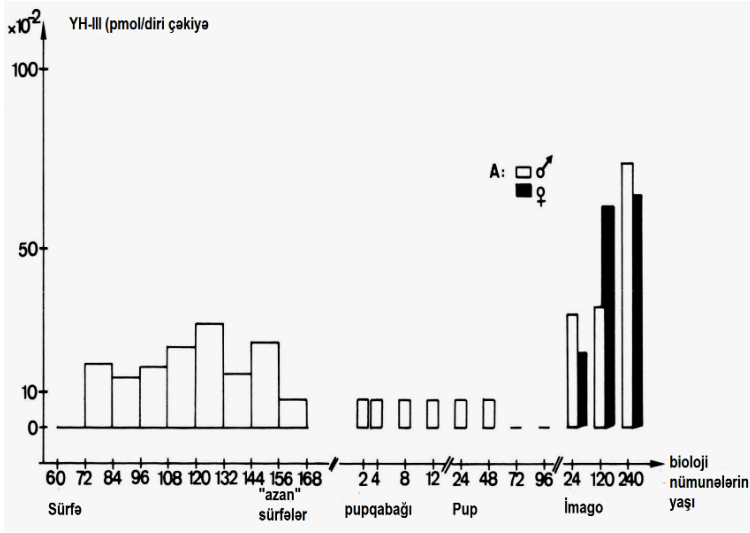
ra-dan fərqli olaraq, *Diptera*-da YH-ın deqradasiyası “azan” mərhələdə hemolimfada deyil, bilavasitə sürfənin toxumalarında baş verir. Bunu sübut etmək üçün YH-esterazanın fəallığını sürfənin homogenatında müəyyənləşdirmək lazımdır. Rauşenbax (1990) *Drosophila virilis* üzərində bu tədqiqatları həyata keçirmiş və nəticələri ilə bu fikri təsdiqləmişdir.

Rauşenbax (1990) bu növün ontogenezində apardığı təcrübələrin nəticələrinə görə, sürfələrin 3-cü yaşının ortasında YH-esteraza fəallığa malik olmur. Fermentin zəif fəallığı “azan” mərhələnin əvvəlində (pupariumun formalaşmasına 12 saat qalmış) qeydə alınır və bu mərhələnin sonunda kəskin artım müşahidə olunur. Puparium formalaşdıqdan sonra YHE-nin fəallığı artmaqda davam edir və 48-saatlıq puplarda maksimal səviyyəyə çatır, sonradan tədricən azalmağa başlayır.

Deməli, drozofilada pulcuqqanadlılardan fərqli olaraq, “azan” mərhələdə YH-ın YH-esteraza vasitəsilə deqradasiyası hemolimfada deyil, birbaşa toxumalarda gedir. Yuxarıda qeyd olunduğu kimi, pulcuqqanadlılarda metamorfozun gedişi prosesində YHE-nin əsas rol oynaması, həmin fermentin fəallığının dəyişməsi, yuvenil hormonlarının səviyyəsi və ekdisteroidlərin titrinə görə müəyyənləşmişdir: genomun yenidən proqramlaşmasını həyata keçirən ekdisteroidlərin piklərinin əmələ gəlməsinə səbəb, YH-ın titrinin azalması və YHE-nin fəallığının artması olmuşdur.

Rauşenbax (1990) bu nöqtəyi-nəzəri drozofila üzərində öyrənməyə çalışmış və belə bir nəticəyə gəlmişdir ki, ekdisteroidlərin titrinin metamorfozla əlaqədar olaraq yüksəlməsi, bu növdə “azan” mərhələdən başlayır və 6-10 saat davam edir. Bu fikir Riçardson (*Richards, 1981*) əldə etdiyi nəticələrlə uyğunluq təşkil edir: ekdisteroidlərin 1-ci piki maksimal səviyyəyə pupların formalaşması dövründə çatır. Həmin mərhələdə YHE-nin fəallığı 6 dəfə artır. Bu artım ilə YH-ın titrinin aşağı enməsi arasında asılılıq aşkarlanmışdır (*Buhrten et al., 1984*) (şəkil 34).

Qeyd etmək lazımdır ki, pulcuqanadlılarda inkişaf proqramının yenidən proqramlaşması ilə bağlı olan ekdisteroidlərin 2-ci piki pupqabağı mərhələdə baş verir. Əgər *Trichoplusia ni* sovkasının pupqabağı mərhələdə olan fərdlərini YH-esteraza inhibitoru ilə təsir etdikdə, hormonun titri normal səviyyəyə qədər enmir və pupun ekdizisi təcrid olunur (Jones et al., 1986).



**Şəkil 34.** *D. hydei*-nin inkişafının müxtəlif mərhələlərində YH-in titrinin (pmol/diri çəkiyə) dəyişməsi (Buhrlen et al., 1984-ə görə): A-imagonun cinsi

Lakin *Diptera*-da pupqabağı mərhələdə ekdisteroidlərin induksiyaedici təsirini əldə etmək üçün YH-in titri çox aşağı səviyyədə olmalıdır. Bunu Riçardson (Richards, 1978) təcrübələri göstərir: ekdizonun olmadığı şəraitdə YH-in olması, drozofilanın tüpürcək vəzi hüceyrələrinin politen xromosomlarının pufalarında yalnız ekdizon vasitəsilə induksiya olunan 2-ci pikin qarşısını alır.

Lessi və Viss də (Lezzi, Wyss, 1976) öz işlərində göstərmişlər ki, YH-in iştirakı *Chironomus*-un pupqabağı mərhələdə

tüpürçək vəzilərinin hüceyrələrində 1-18-C lokusda ekdizonun təsiri ilə induksiya olunan pufun formalaşma prosesini təcrid edir. Həqiqətən də əgər Bürlen və başqaları (*Buhrten et al., 1984*) əldə etdikləri nəticələri ilə *Drosophila hydei* –də pupqabağı mərhələdə YH-ın titrinin çox aşağı səviyyədə olduğunu qeyd edirlərsə (şəkil 34), Rauşenbax (1990) həmin mərhələdə YH-esterazanın yüksək fəallığa malik olduğunu sübüt etmişdir.

Pupqabağı mərhələdə və təzə puplaşmış fərdlərdə (ilkin puplar) YH-esterazanın yüksək fəallığını Klages və Emmerix (*Klages, Emmerich, 1979*) müşahidə etmişlər. İnkişafın bu mərhələsində fermentin yüksək fəallığını yəgin ki, bu zaman yuvenil hormonlarının metabolizminin daha intensiv getməsi ilə izah etmək olar.

Hemmokun (*Hammock, 1985*) yuvenil hormonlarının deqradasiyası mexanizminə həsr edilmiş işində belə bir fikir irəli sürülür ki, pupqabağı mərhələdə yuvenil hormonları ekdizona qarşı həssas olan toxumaların inkişaf sürətinin tormozlanması yolu ilə prosesin sinxronlaşması və ya ekdizonun məhsullarının stimulyasiyası üçün vacibdir. Lakin bir müddət keçdikdən sonra Hemmok (*Newitt, Hammock, 1986*) belə bir nəticəyə gəlmişdir ki, *Trichoplusia ni* sovkasının pupqabağı mərhələdə olan fərdlərində yuvenil hormonu PTV-ə protorakotrop təsir göstərmir. Deməli, onun öncə irəli sürdüyü 2 təklifdən biri (sonuncu) mənasını itirmiş olur.

Bununla belə, pupqabağı mərhələdə YH-ın vacibliyi məlumdur, həqiqətən də *Lepidoptera*-ın bir çox növlərində pupqabağı mərhələdə YH-ın kəskin dəyişilməsi aşkar olunmuşdur (*Hsiao, Hsiao, 1977; Kiguchi, Riddiford, 1978; Cymborowski, Stollarz, 1979; Jones, Hammock, 1985; Bhaskaran et al., 1986*).

Qeyd olunduğu kimi, pupqabağı mərhələdə yuvenil hormonlarının iştirakı hədəf toxumalarda inkişaf proqramının keçirilməsini təcrid edir. Deməli, pupqabağı mərhələdə və ilkin puplarda YH-ın metabolizmi daha intensiv gedir: sintezi və hemolimfada YH-esteraza tərəfindən tez deqradasiyası həyata ke-

çir. Həşəratların inkişafında YHE-nin rolu müəyyənləşdikdən sonra qarşıya belə bir sual çıxdı – fermentin fəallığının səviyyəsi necə tənzimlənir?

Uotmor və başqaları (*Whitmore et al., 1972, 1974*) əldə etdikləri nəticələrlə sübut etmişlər ki, *Hyalophora glovery*, *Hyalophora cecropia*-da YHE-nin sintezi yuvenil hormonları vasitəsilə induksiya olunur. Yuvenil hormonlarının pulcuqqanadlılarda YHE-yə induktiv təsiri bir sıra tədqiqatlarla məsələn, *Trichoplusia ni* (*Sparks, Hammock, 1979 a,b.; Sparks, 1984*) və *Galleria mellonella*-nın tırtılları üzərində (*McCleb, Kumaran, 1980*) təsdiqlənmişdir. Xüsusən də Couns və Hemmokun (*Jones, Hammock, 1983*) müəyyənləşdirdiyi kimi, pupqabağı mərhələdə həmin proses beyinlə heç bir əlaqəsi olmadan həyata keçir. Bununla da sərtqanadlıların (*Coleoptera*) metamorfozu zamanı YH-ın rolu təsdiq olunmuşdur (*Weirich, Wren, 1976; Kramer, De Kort, 1976; Connat, 1983; Reddy, Kumaran, 1985*). Lakin bu tədqiqatlarda YHE-nin hormonun fəallığının tənzimlənməsində rolu dəqiqləşdirilməmişdir. Belə ki, Reddi və Kumaran (*Reddy, Kumaran, 1985*) aşkar etmişlər ki, nə yuvenil hormonları, nə də antoqonistləri *Tenebrio molitor*-da YHE-nin fəallığına təsir göstərmirlər. Lakin onu da qeyd etmək lazımdır ki, qeyd olunan işləri qeyri-fizioloji şəraitdə apardıqda, yəni ekzogen YH-ın aplikasiyası (və ya inyeksiyası) YHE-nin fəallığının induksiya-sına səbəb olmuşdur.

İlk dəfə olaraq, Retnakaran və Couli (*Retnakaran, Joly, 1976*) tərəfindən aparılan tədqiqatların nəticələri göstərmişdir ki, *Locusta migratoria*-nın tırtıllarında YHE-nin fəallığının tənzimlənməsində beyin iştirak edir. Belə ki, beyinin A və B neyrosekretor hüceyrələrinin elektrokoaqulyasiyası tırtılların hemolimfasında YHE-nin fəallığının kəskin azalmasına səbəb olmuşdur. Sonradan “azan” mərhələnin başlanmasından əvvəl, *Galleria mellonella* (*Reddy et al., 1979; Kumaran et al., 1981*) və *Trichoplusia ni* (*Sparks, Hammock, 1979*) tırtıllarının başına liqaturanın qoyulması (beyinin təcrid olunması) nəticəsində he-

molimfada YH-esterazanın müəyyənləşməsinin qarşısı alınmışdır.

Couns və başqaları (*Jones et al., 1981*) *Trichoplusia ni* sovkasının tırtıllarının hemolimfasında YHE-nin fəallığını tənzim edən “baş amil”in mənbəyi və təbiətini tədqiq etmişlər. Məlum olmuşdur ki, beyini liqatura vasitəsilə təcrid olunmuş son yaşda olan tırtıllara həmin yaşlı digər tırtılların beyinin lateral və ya udlaqaltı düyünlərinin homogenatını inyeksiya etdikdə, hemolimfada YHE-nin fəallaşması baş verir. Lakin homogenatlara inyeksiyadan əvvəl yüksək temperatur və ya tripsin ilə təsir göstərdikdə həmin fermentin fəallığının qarşısı alınmışdır. Əldə edilmiş bu nəyicələr belə bir fikrin formalaşmasına səbəb olmuşdur ki, YHE-nin fəallığını tənzimləyən “baş amil”i peptid təbiətli neyrohormondur.

Beləliklə, YH-esterazalar, həşəratlarda yuvenil hormonlarını daşıyıcı-zülal ilə birlikdə hidroliz etmək qabiliyyətinə malik olan karboksilesterazaların spesifik sinfinə mənsubdur. Həşəratın inkişafı prosesində YHE-nin fəallığı beyinin NSH-i tərəfindən tənzim olunur. YHE-lər YH-ın deqradasiyasını hüceyrə genomunun tırtılın inkişafı proqramından pupun proqramına çevrilmədən əvvəl həyata keçirirlər. Həmçinin, puplaşmadan və yetkin fərdlərin çıxışından əvvəl metamorfozun gedişinə “icazə vermək”lə bu prosesdə açar rolunu oynayırlar.

## F Ə S İ L II

### HƏŞƏRATLARDA FİZİOLOJİ PROSESLƏRİN HORMONAL TƏNZİMİ

Həşəratın postembrional inkişafını səciyyələndirən əsas xüsusiyyətlər: a) müəyyən ardıcılıqda dövrlərin tsikliliyi, yəni fəal qidalanma, maddələrin toplanması, böyümə(qabıqdəyişmə) mərhələlərinin periodik olaraq dövrülüyü; b) bioloji təyinatına görə, inkişafın bir-birindən kəskin surətdə fərqlənən 2 mərhələyə ayrılmasıdır.

Birinci xüsusiyyətin nəticəsində həşəratlar postembrional inkişaf prosesində bir neçə yaş dövrünü keçirirlər və həmin dövrlər bir-birindən mitotik və epidermal hüceyrələrin sekretor fəaliyyətinə görə fərqlənir. İkinci fərqləndirici xüsusiyyətdə, iki mərhələdən birini sürfənin (və ya tırtılın) inkişaf dövrü təşkil edir. Sürfə mərhələsi (yumurtadan çıxdığı andan son yaşa qabıqdəyişənə kimi) anatomik və morfoloji cəhətdən nisbi sabitliyə malik olan və orqanizmin böyümə prosesində bioloji kütləsinin progressiv dövrülüyü deməkdir. İkinci mərhələ, sürfənin (və ya tırtılın)son yaşa qabıqdəyişdikdən sonra pup fazasına metamorfozundan başlanır ki, həmin fazanın inkişafı yetkin fərdin, yəni imaqonun çıxışı ilə bitir. Pup mərhələsi, orqanizmdə intensiv surətdə formalaşma proseslərinin getdiyi, yəni həm morfoloji, həm də daxili orqanlar sistemində köklü dəyişikliklərin baş verdiyi dövrdür.

Bəzi müəlliflər (*Highnam, Hill, 1977*) metamorfozu, sürfənin ilk yaş dövründən yetkin fərdə qədər olan müddətdə baş verən ümumi dəyişkənlik kimi qəbul edirdilər. Novakın (*Novak, 1966*) fikrincə, metamorfozu – inkişafın tam və ya nətamam çevrilmə yolu ilə getməsindən asılı olmayaraq, sürfənin ilkin inkişaf mərhələsindən başlayaraq, baş verən imaginal differensiasiya kimi qəbul etmək doğru deyil. Belə ki, yetkinləşmə prosesləri sürfə mərhələsi ilə əlaqədar olsa da böyümə, postembrional inkişafın müəyyən dövrlərinə aiddir: sürfə (və ya tırtıl) fazasının inkişafı zamanı və metamorfozun gedişi dövründə baş

verən qabıqdəyişmələrin arasında xarakter etibarı ilə ciddi keyfiyyət fərqləri mövcuddur. Əgər birinci variantda qabıqdəyişmə, əvvəldən mövcud olan sürfə strukturlarının ölçülərinin sadəcə olaraq, böyüməsi ilə nəticələnirsə ( bir yaşdan digərinə qabıqdəyişmə), ikincidə bu proses, əvvəl mövcud olmayan yeni toxuma və orqanların əmələ gəlməsi ilə müşayiət olunur (sürfə→imaginal, sürfə→pup, pup→imaginal qabıqdəyişmələr).

Həşəratın qabıqdəyişməsini xarakterizə edən hadisələrin mürəkkəb ardıcılığı, sürfənin (və ya tırtılın) həyatında baş verən bir növ qabıqdəyişmənin digəri ilə əvəz olunması kimi, zaman daxilində bütün proseslərin ciddi koordinasiyası və sinxronizasiyasını tələb edir. Həmin sinxronizasiya isə həşəratın qabıqdəyişmə və metamorfozunun tənzimində mühüm rol oynayan neyroendokrin sistem tərəfindən həyata keçirilir.

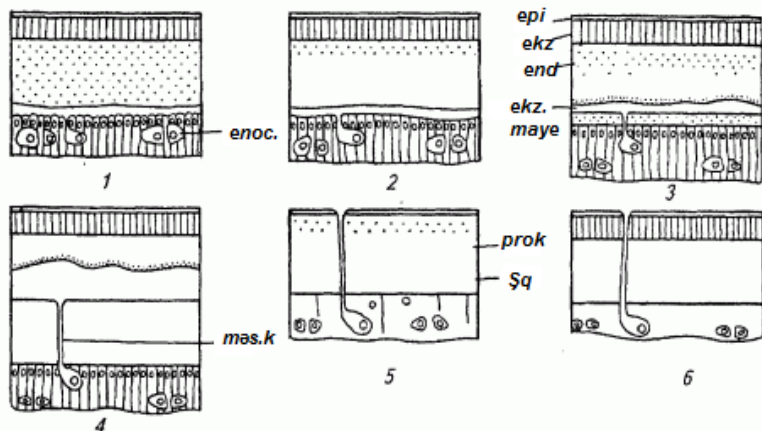
## II.1. Qabıqdəyişmənin tənzimi

Həşəratın qabıqdəyişmə prosesi özlüyündə biokimyəvi, fizioloji və morfoloji dəyişikliklərin mürəkkəb ardıcılığını əks etdirir. Bu dəyişikliklər nəticəsində epidermal hüceyrələr çoxalır hüceyrələri deyil, həmçinin ektodermal mənşəli digər epitelial hüceyrələri də (stomodeum, proktodeum, traxeyaların intinması, seqmentarası sternal əzələlər) əhatə edir.

Qabıqdəyişmə hüceyrələrin fəallaşması ilə başlanır, bu zaman nüvələrin və mitoxondrilərin ölçüləri artır, sitoplazmada RNT-nin miqdarı çoxalır. Fəallaşmış hüceyrələr mitoz bölünməyə başlayır və bu zaman hüceyrələr kub şəkildən silindrik formaya çevrilirlər. Qabıqdəyişmənin sonrakı mərhələsində köhnə kutikulanın epidermisdən aralanması, *apolizisi* baş verir (şəkil 35). Həmin dövrdə epidermal hüceyrələrlə kutikula arasında sərbəst məkan əmələ gəlir ki, əslində bunu əsl qabıqdəyişmə (*moulting*) kimi qiymətləndirmək olar. Bu proses zamanı həmin məkana xüsusi dəri vəzilərinin ifraz etdiyi *ekzuvial maye*



ifraz olunur. Bu maye, bir müddət qeyri-fəal olur və köhnə kutikulanın alt qatlarının xitini və zülallarını həll etmək üçün vacibdir.



**Şəkil 35.** Kutikulanın qenezisi. Ardıcıl fazalar (1-6), apolizis və yeni kutikulanın formalaşması (Gillot, 1980-ə görə): *epi*- epikutikula, *ekz*- ekzokutikula, *end*- endokutikula, *enos*- enositlər, *prok*- prokutikula, *Şq*- Şmidt qatı, *ekz maye*- ekzuvial maye

Ekzuvial mayenin fəallaşması, yalnız epidermal hüceyrələr tərəfindən lipoprotein tərkibli ekzuvial membran və yeni kutikulanın epikutikulyar qatı əmələ gəldikdən sonra baş verir (Delachambre, 1967). Fermentlərin təsiri altında köhnə kutikulanın prokutikula və epikutikula qatlarının parçalanması, yeni prokutikulanın formalaşması eyni zamanda baş verir, bu prosesin sonunda ekzuvial maye rezorbsiya olunur. Ekzokutikulanın üst qatının qalıqları və epikutikulanın enzimatik yolla parçalanmayan hissəsindən ibarət olan ekzuvial dərinin atılması (*ekdy-sis*), təzə, lakin yumşaq, piqmentsiz kutikula əmələ gəldikdən sonra baş verir. Qabıqdəyişmə prosesi yeni kutikulanın melanizasiyası və sklerotizasiyası, həmçinin epikutikulanın “sement” və mum qatlarının ifrazı ilə bitmiş olur.

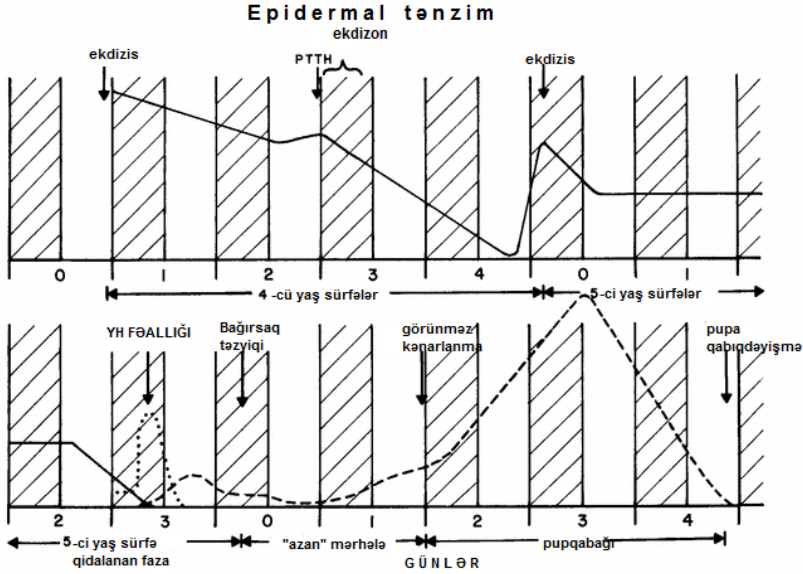
Həşəratda qabıqdəyişmə prosesi, həzm sisteminin mexano- və xemoreseptorları, beyinin NSH-1, PTV və hədəf toxumalardan formalaşan mürəkkəb neyroendokrin zəncir tərəfindən tənzimlənir.

Ekperimental yolla qansoran taxtabiti *Rhodnius prolixus* üzərində sübut olunmuşdur ki, həddən artıq qıdanın qəbulu zamanı bağırsağın həcmnin böyüməsi, bağırsağ divarının mexaniki reseptorlarına qıcıqlandırıcı təsir göstərir (*Wigglesworth, 1940*). Yəqin ki, bu mexanizm, sürfələri qanla qidalanan digər həşərat növləri üçün də səciyyəvidir. Ola bilsin ki, bitki məşəli qida ilə qidalanan həşərat növlərində analoji mexanizm mövcuddur: udlağa qıdanın düşməsi mexaniki qıcıqlanmaya, həzm məhsullarının hemolimfaya keçməsi isə kimyəvi qıcıqlanmaya səbəb olur (*Novak, 1966*).

Qıcıqlanma nəticəsində əmələ gələn sinir impulsu qarın sinir zənciri və ya frontal qanlıyanın konnektivi vasitəsilə baş beyinə, daha dəqiq desək, protoserebrumun medial NSH (*pars intercerebralis*) qrupuna ötürülür. Əldə edilmiş məlumatın qəbul olunduğu bu fazada qabıqdəyişmənin başlanmasını tənzimləyən ikinci mexanizm işə düşür. Bu mexanizm, həşəratların həyat fəaliyyətində sirkad, yəni sutkaya yaxın bioloji ritmlərinin ümumi tənzimi ilə əlaqədar olub, birlikdə beyinin PTTH-nın ifrazının sinxronlaşmasını həyata keçirir.

Ekperimental yolla bəzi həşərat növləri üzərində sübut olunmuşdur ki, istər metamorfozsuz (sürfə fazasında), istərsə də metamorfozla (pup və ya imajinal qabıqdəyişmə) gedən çevrilmələr sutkanın müəyyən vaxtlarında baş verir. Qabıqdəyişmənin vaxtını müəyyənləşdirən endokrin proseslərin sinxron şəkildə işə düşməsi növdən asılıdır və həşəratın ontogenezinin müxtəlif dövrlərində fərqli xarakter daşıyır (*Truman, 1972; Truman et al., 1974; Fain, Riddiford, 1975; Riddiford, 1976*).

Adətən konkret bir yaş dövründə PTTH-ın ifraz olunması üçün çəkmir, impulsiv xarakter daşıyır və işıq-qaranlıq tsiklinin müəyyən vaxtlarında baş verir (şəkil 36).



**Şəkil 36.** *Manduca sexta*-da  $25^{\circ}\text{C}$  və 12İ:12Q fotoperiodik rejimdə 4-cü, 5-ci yaş sürfələr və sürfə-pup qabıqdəyişməsi prosesində endokrinoloji tənsimin işə düşməsi (Riddiford, 1976-a görə)

*Manduca sexta*-nın tırtıllarında 12 saat işıq və 12 saat qaranlıq (12İ:12Q) fotoperiodik rejimində son yaşdan əvvəlki mərhələdə PTTH-in ifrazı, 4-cü yaşa qabıqdəyişmədən sonra ikinci gecədə həyata keçir. Hormonun ifrazının başlanması işığa həssas olan sirkad saat ilə (bioloji saat) tənzimlənir. Onu da qeyd etmək lazımdır ki, populyasiya daxilində tədqiqat apararkən qabıqdəyişmə vaxtının süni surətdə “düzəldilməsi”, fərdlərin yalnız bir hissəsində protorakotrop fəallığının artmasına səbəb olur. Bu artım, qabıqdəyişmənin ikinci gecəsinə təsadüf edir (şəkil 36). Populyasiyanın digər hissəsində fəallığın analoji artımı, sonrakı sirkad dövərində qeyd olunur və qaranlıq fazanın (3-cü gecə) əvvəlinə uyğun gəlir (Truman et al., 1974). Hormonun ifrazında üzə çıxan bu keyfiyyət fərqlilikləri onu sübut edir ki, bu prosesin tənzimi yalnız fotoperiod vasitəsilə

deyil, əhəmiyyət kəsb edən digər mexanizmlər vasitəsilə də idarə olunur. Yəqindir ki, bu mexanizmlər sürfələrin (və ya tırtılların) qidalanma şəraiti və çəki artımı ilə sıx əlaqədardır. Fəallaşmış NSH-ın sekreti kardial sinirin (*nervi corpora cardiaca I,II*) budağını əmələ gətirən medial və lateral hüceyrə qruplarının aksonları vasitəsilə kardial cisimlərə (c.c.) və ya başqa neyrohemal orqanlara keçib, hemolimfaya ifraz olunur. Hemolimfa vasitəsilə fəallaşdırıcı hormon, yəni protorokal (PTTH) və ya peritraxéal vəzilərə (ola bilsin ki, onların funksional analoglarına) çatır, nəticədə, qabıqdəyişmə hormonu ekdizonun sintezi və ifrazı induksiya edilir. Ekdizon isə birbaşa hədəf toxumalara təsir etməklə, qabıqdəyişmədə iştirak edən silsilə dəyişiklikləri həyata keçirir.

Çoxsaylı tədqiqatların nəticələri onu göstərir ki, həşəratlarda PTV-nin sekreti qabıqdəyişmə prosesinin başlanmasında mühüm rol oynayır. Bu baxımdan, vəziləri çıxarılmış, yəni təcrid edilmiş fərdlərə fəal vəzilərin implantasiyası, ekdizon və digər ekdisteroidlərin inyeksiyası üsulu ilə sürfəarası mərhələlərdə qabıqdəyişmələrin baş verməsini əks etdirən məlumatlar əhəmiyyət kəsb edir (*Slama et al., 1974; Truman et al., 1974; Mitsui, Riddiford, 1976; Caruelle, Caruelle, 1978; Burov, 1983; Kuliyeva, Aqamaliyev, 2004*).

Bir sıra tədqiqatların nəticələrinə görə, qabıqdəyişmənin əsas komponentləri olan  $\alpha$ - və  $\beta$ -ekdizonlar müxtəlif funksional xüsusiyyətlərə malikdirlər (*Clever et al., 1973*). Belə bir fikir irəli sürülür ki, ekdizonun bu iki formasının hüceyrələrdə hədəfləri müxtəlifdir; ona görə də normal qabıqdəyişmə yalnız  $\alpha$ - və  $\beta$ -ekdizonlar bir yerdə olduqda baş verə bilər.

Onu da qeyd etmək lazımdır ki, ekdizonun hər iki forması, əsasən qabıqdəyişmə prosesinin özünü deyil, yalnız apolizisi işə salırlar (*Hinton, 1973*). Məlum olmuşdur ki, ekdizonun yüksək dozaları (5-10 dəfə normadan artıq) ekdizinin başlanmasını tormozlayır və prosesi tamamilə aradan qaldıra bilər (*Williams, 1968; Slama et al., 1974; Slama, 1980*). Tütün haf kə-

pənəyinin kutikulasının sintezi də apolizis vaxtı analoji yolla β-ekdizon tərəfindən induksiya olunur. Lakin aşkar olmuşdur ki, sonrakı 60 saat ərzində kutikulanın daha intensiv şəkildə çökməsi, yəni sintezi ekdizon tərəfindən deyil, beyin və piy cisminin ifraz etdiyi naməlum amillərdən asılı olur (*Wielgus, Gilbert, 1978*).

Qabıqdəyişmə hormonunun sintezi bilavasitə PTH-ın ifrazından sonra başlanır və *skotofazada*, yəni qaranlıq fazada (fitofaza işıqlı fazadır) həyata keçir. Bu zaman sintez prosesi 12 saat davam edir və sutkanın fitofazasının başlanması ilə bitir. Qabıqdəyişmə hormonunun uzun müddət titrinin yüksək olmasına səbəb, bədənin ayrı-ayrı hissələrində epidermisin hormona qarşı həssaslığının müxtəlif vaxtlara təsadüf etməsidir.

Həşəratın müxtəlif inkişaf mərhələlərində, QH və PTH-ın ifraz olunma dövrü başladıqdan sonra, baş ilə döş nahiyələri arasına liqaturani qoymaqla, yəni vəziləri təcrid etməklə, natamam qabıq örtüyünə malik olan fərdləri əldə etmək olar. Belə həşəratların qarın nahiyəsində epidermisin bir hissəsi aralanır və yeni kutikula sintez olunur. Digər hissəsi isə köhnə kutikulalı qalır (*Fukuda, 1944; Burov, 1983*). İzolə edilmiş qarınıcağa da ekdizonun inyeksiyası eyni nəticəni əldə etməyə imkan verir (*Sehnal, 1972; Sehnal, Granger, 1975*). *Manduca sexta*-nın 4-cü yaş tırtılları üzərində aparılan təcrübələrin nəticəsində 5-ci qarınıc q buğumunda epidermisin ayrı-ayrı hissələrində qabıqdəyişmənin gedişində aşkarlanan steriotipik əlamətlər belə olmuşdur: yalançı ayaqların qarmaqları → yalançı ayaqlar → ventral medial xətt → intersegmental zona → dorsal və lateral intrasegmental epidermis. Məlum olmuşdur ki, 5-ci yaş qabıqdəyişmə zamanı qarınıc segmentinin epidermisi tam şəkildə tırtıl kutikulasını ifraz etməsi üçün azı 4 saat vaxt keçməlidir (*Truman et al., 1974*).

Morohoshi və Şimada (*Morohoshi, Shimada, 1975*) tut ipəkqurdu tırtılları üzərində apardıqları təcrübələrlə sübut etmişlər ki, bu növün 4-cü yaş tırtıllarında ekdizonun titri uzun

müddət yüksək səviyyədə qalır: hormonun titri ikinci gündən üçüncüyə qədər artır və sonradan 5-ci yaşa qabıqdəyişməyə 12 saat qalmış kəskin azalır, tədricən sıfıra enir.

Həşəratın postembrional inkişaf dövründə QH-ın dinamikası əhəmiyyətli dərəcədə tərəddüd edir. Bir qayda olaraq, hormonun ən yüksək titri hər yaşın ikinci yarısında, ekdizisə 2-3 gün qalmış qeyd olunur və bu zaman pik bilavasitə apolizisdən əvvəl əmələ gəlir (*Gande et al., 1980*). Əldə olan məlumatlardan görünür ki, QH-ın minimal titrinin dövrü müxtəlif həşərat növlərində fərqlidir: *Dermestes maculatus* sürfələrində son yaşa qabıqdəyişmədən əvvəl, *Blattella germanica* sürfələrində həmin yaşda 24 və 60 saatlar arasındakı dövrdə qeydə alınmışdır (*Slama, 1980; Masner et al., 1976*).

Qabıqdəyişmə hormonunun ifraz olunma müddəti 2-ci, 3-cü və 4-cü yaş sürfələrdə oxşar olduğu halda, 5-ci yaş sürfələrdə kəskin surətdə fərqlənir ki, bu, metamorfoza hazırlıq ilə bağlı olur. Bu zaman hormonun bir neçə piki qeydə alınır və sonradan azalma baş verir. Lakin bəzi müəlliflər (*Morgan, Poole, 1976; Böhm, 1979; Gande et al., 1980*) bir qədər fərqli nəticələr əldə etmişlər. Belə ki, *S.gregaria*-da 5-ci yaşın dördüncü günü bir pik qeydə alındığı halda, həmin obyektə işləyən digər müəlliflər (*Morgan, Poole, 1976*) bu pikdən əvvəl formalaşan (5-ci yaşa qabıqdəyişmənin birinci günü) digər artımları da aşkar etmişlər. Bu halı QH-ın *Hemimetabola* və *Holometabola*-da müxtəlif titrə malik olması ilə izah edirlər: birincilərdə hormonun miqdarı 1 000-dən 10 000 nq/ml hemolimfaya bərabər olduğu halda, ikincilərdə 900-dən 1 400 nq/ml hemolimfaya təşkil edir.

Hər bir qabıqdəyişmə prosesinin sonunda ekzuvial dəri atılır, ekdizon və bursikonun nəzarəti altında yeni kutikulanın sklerotizasiyası və melanizasiyası baş verir. Bu proseslər, beyin və qarın sinir zəncirinin neyrohəmal orqanlarının (perisimpatik orqanlar) ifraz etdiyi neyrohormonlar tərəfindən tənzimlənir. Belə ki, bir çox növlərdə ekzuvial dərinin atılması prosesi ekdi-

zonun olduqca aşağı titrlərində və ya tamamilə olmadığı şəraitdə, beyinin NSH-ın sintez etdiyi neyrohormonlar tərəfindən tənzimlənir. Ekzuviy atıldıqdan sonra kutikulanın sklerotizasiyası və melanizasiyası həyata keçir. Ekdizonun bu prosesdə rolu, sklerotizasiyanın agentləri olan fenollar və xinonların sintezində iştirak edən fermentləri fəallaşdırmaqdır. Bursikon isə qarın sinir zəncirinin qanqlilərində sintez olunur və həmin düyünlərdə (və ya perisimpatik ventral orqanlarda) qeyri-fəal halda qalır, hemolimfaya ifraz olunur, yalnız bundan sonra burada, bilavasitə qabıqdəyişmədən sonra, fəallaşır. Belə bir fikir irəli sürülür ki, bursikon kutikulanın sklerotizasiya və piqmentasiya proseslərindən başqa, endokutikulanın toplanması sürətini, kutikulanın dehidrotasiyası və digər proseslərin gedişini də tənzimləyir (*Fogal, Frankel, 1969; Vinsent, 1971*).

## II.2. Metamorfozun tənzimi

Həşəratın sürfə(və ya tırtıl) fazasında müşahidə olunan qabıqdəyişmələr yuvenil hormonlarının (YH) dəyişkən, lakin daima yüksək olan titrinin fonunda baş verir. Sürfələrin son yaşı müstəsna olmaqla, bütün digər yaş dövrlərində inkişaf boyu YH-ın titri yüksək olur. Bu xüsusiyyət həşərat sinfinin demək olar ki, bütün qruplarına xasdır və bu, YH-ın vaxtsız baş verə biləcək imaginal differensiasiyanın qarşısını almaq qabiliyyəti ilə bağlıdır. Sürfə (və ya tırtıl) mərhələsinin inkişafı boyu YH-ın fəallığının mütləq səviyyəsinin və bir yaşıdan digərinə keçid zamanı dəyişilməsinin xarakteri, irsiyyətdə möhkəmlənmiş, həkk olunmuş bir əlamətdir. Belə ki, Morohoşi (*Morohoshi, 1969*) tut ipəkqurdu *Bombyx mori* üzərində apardığı tədqiqatlarla sübut etmişdir ki, bu növün ayrı-ayrı rasalarına (yarımnövlərinə) nəsillərin sayı, tırtıl fazasında qabıqdəyişmələrin sayına görə fərqliliklər xasdır. Həmin rasalarda bir tırtıl yaşıdan digərinə qabıqdəyişmə zamanı YH-ın fəallığının tədricən azalması ten-

densiyasının fonunda, həm hormonun ilkin mütləq səviyyəsinə, həm də azalma sürətinə görə fərqliliklər aşkarlanmışdır.

Məlum olmuşdur ki, kiçik sürfə yaşlarında (I-III) beyini və əlavə cisimləri, yəni corpora allata vəzilərinin fəallığı mütləq səviyyədə ən yüksək olan və böyük yaşlara (IV-V) keçid zamanı bu səviyyə çox tez enən rasalarda, adətən 3-4 qabıqdəyişmə prosesi qeydə alınır. Halbuki, corpora allata vəzilərinin fəallığı çox aşağı olan, lakin sürfə fazası boyu səviyyəsi tədricən, zəif enən rasalarda 5 sürfə qabıqdəyişməsi (cəmi 6 yaş) baş verir. Tut ipəkqurdu *Bombyx mori*-də beyin→corpora allata sisteminin sekretor fəaliyyətinin tənzimi həm IV autosom xromosomun genləri, həm də cinslə bağlı olan genlər tərəfindən həyata keçir. Sürfə (və ya tırtıl) mərhələsində YH ilə QH-ın titrlərinin tsiklik təəddüd etməsini, bir çox növlərdə aşkar olunmuş və bunu sürfə mərhələsinə xas olan progressiv əlamətlərlə izah edirlər. Adətən müxtəlif təbiətli və bir-birindən asılı olmayan 2 tip sürfə əlamətinin differensiasiyası fərqləndirilir: 1) progressiv inkişaf edən sürfə əlamətləri; 2) sürfə→pup→imaginal metamorfozlarla bağlı olan əlamətlər. Birinci tip əlamətlər yalnız YH-ın yüksək titrinin olduğu şəraitdə qeydə alınır və ifraz olunan QH-ın miqdarı, ifraz olunma vaxtı ilə tənzimlənir.

Bəzi müəlliflərin (*Novak, 1966; Highnam, Hill, 1977*) fikrincə, sürfə differensiasiyası daha yaxşı ilkqanadsızlarda (*Apterygota*) və inkişafı natamam çevrilmə yolu ilə gedən həşəratlarda ifadə olunmuşdur. Müəyyən edilmişdir ki, buna səbəb, böyüyən orqanizmə nisbətən corpora allata vəzilərinin zəif tempə böyüməsi və nəticədə, sürfənin inkişafı zamanı YH-ın titrinin azalmasıdır. Sürfənin inkişafı dövründə progressiv differensiasiya dedikdə, görünür ilk növbədə, iki prinsipial təzahürü fərqləndirmək lazımdır: 1) “provizor orqanlar” adlandırılan tiplik sürfə əlamətləri nəzərdə tutulur ki, bu zaman QH bir tənzimləyici kimi əsas rol oynayır; 2) *Apterygota* və ya *Hemimetabola* sürfələrində bir progressiv təzahür kimi, imaginal əlamət-



lərin formalaşmasıdır ki, bu prosesdə YH-in titrinin ardıcıl surətdə azalması mühüm rol oynayır.

Həşəratın inkişafının hansı yol ilə getməsindən asılı olmayaraq, metamorfozla müşayiət olunan qabıqdəyişmələr (sürfə→imaginal, sürfə→pup və ya pup→imaginal), sürfənin (və ya tırtılın) bir yaşdan digərinə qabıqdəyişməsindən onunla fərqlənir ki, bu proseslərdə ya YH-in titri olduqca aşağı səviyyədə olur, ya da tamamilə olmur. Uzun müddət belə bir fikir hökm sürmüşdür ki, sürfə dövrü üçün xarakterik olan YH-in yüksək titri, sürfənin (və ya tırtılın) bir yaşdan digərinə qabıqdəyişməsini müəyyənləşdirir; YH-in titrinin əhəmiyyətli dərəcədə azalması, hətta “izlər” səviyyəsinə enməsi sürfə→pup, tamamilə orqanizmdə olmaması isə sürfə→imago və ya pup→imago qabıqdəyişməsinə gətirib çıxarır.

Sürfə mərhələsinin sonunda pupa çevrilmədən öncə yuvenil hormonunun titrinin kəskin azalması və imagoya metamorfoz edən zaman tamamilə yox olması 2 yolla tənzimlənir: 1) beyin tərəfindən stimələyici sinir və neyrosekretor impulsların dayandırılması və ya corpora allata vəzisinin fəallığını ingibirləşdirən impulsların daxil olması nəticəsində hormonun sintezi və ifrazının tormozlanması yolu ilə; 2) spesifik fermentlər sisteminin, yəni YH-esterazanın təsiri altında artıq ifraz olunmuş hormonun parçalanmasının sürətlənməsilə (*Weirich et al., 1973; Vince, Gilbert, 1977; Sparks et al., 1979*). Görünür ki, həşəratın növündən asılı olaraq, əlavə cisimlərin (c.a.) fəallaşması və inaktivləşməsi mexanizmlərində fərqliliklər mövcuddur ki, müxtəlif qruplarda həmin mexanizmlər filogenetik uyğunlaşmalardan asılı olur. Lakin buna baxmayaraq, əlavə cisimlərin (c.a.) fəallığının tənzimlənməsi sxemi dəyişilməz qalır (*Burov, 1983*). Bu sxemə görə, corpora allata vəziləri, hemolimfa və ya sinirlər vasitəsilə çatdırılan fəallaşdırıcı, yaxud ingibirləşdirici stimullar vasitəsilə tənzimlənir.

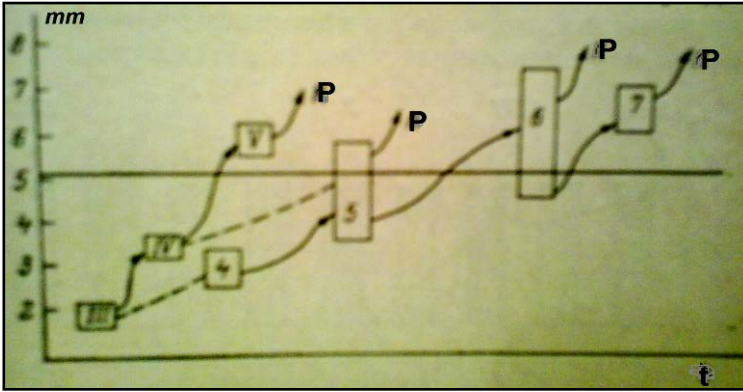
Bununla belə, həşəratın yuvenil hormonunun ifrazını dayandırmaq və orqanizmdən xaric etmək vaxtını necə müəyyən-

ləşdirdiyi məlum deyil. Bir çox alim müxtəlif həşərat növləri üzərində tədqiqatlar aparmış və nəticələri ilə sübut etmişlər ki, orqanizmin hormonal vəziyyətini məqsədyönlü şəkildə dəyişməklə, corpora allata vəziləri normal fəaliyyət göstərən əlavə tırtıl yaşlarını əldə etmək olar.

Deməli, həşəratlar metamorfozun başlanması üçün vacib olan qabıqdəyişmələrin sayını “ölçən” mexanizmlərə malik deyillər, ona görə də orqanizmin böyümə dərəcəsini başqa yolla müəyyənləşdirirlər. Sübut olunmuşdur ki, həşəratın bədən ölçüləri maksimal səviyyəyə çatdıqda, vəzilər fəaliyyətə başlayır və növbəti qabıqdəyişmə metamorfozla nəticələnir. *Manduca sexta* –nın 3-cü və 4-cü yaş tırtıllarını fasiləli aclıq şəraitində bəsləməklə, müəyyən edilmişdir ki, onlar ciddi fiksə olunmuş tırtıl yaşına malik deyillər. “Tırtıl→tırtıl” tipli qabıqdəyişmələrin sayı orqanizmin tələb olunan “hədd ölçüləri”nə çatana kimi davam edir (*Nijhout, 1975a,b, 1998*). Bu növ üçün həmin hədd (“kritik astana”), yəni “birinci kritik ölçü”, tırtılın baş kapsulasının 5,1 mm-ə bərabər olmasıdır. Başın ölçüsü bu göstəriciyə müvafiq gələndə tırtılın çəkisi 0,6 q yaxın olur. Yalnız bu ölçü və çəkiyə çatmış tırtıllar, növbəti qabıqdəyişmədən sonra metamorfoza hazır olurlar, yəni son tırtıl yaşına qabıq dəyişə bilirlər. Əgər qabıqdəyişmədən əvvəl baş kapsulasının ölçüsü 5,1 mm-dən kiçik, çəkisi isə 0,6 q-dan az olarsa, qabıqdəyişmədən sonra corpora allata vəziləri inaktivləşmir və tırtıllar qidalanma, böyüməni adi tırtıl tipinə görə davam etdirirlər (şəkil 37).

Lakin “birinci kritik ölçü” tırtıla yalnız metamorfoza daxil olma imkanı verir. Tırtılın sonrakı aqibəti və əldə olunmuş bu imkanın reallaşması, davam edən böyümə və qidalanma prosesləri ilə müəyyənləşir. Tırtıl→pup qabıqdəyişməsinə yalnız “ikinci kritik çəkiyə” (5 q) çatmış tırtıllar qadir olur və onlar c.a. vəzilərin inaktivləşməsi signalını alırlar (*Nijhout, Williams, 1974 a; Riddiford, 2011*). Müəlliflər həşərata ölçülərini “qiymətləndirməyə” imkan verən signalın, yəni daxili impulsun oldu-

ğunu qeyd edərkən belə bir fikir irəli sürmüşlər ki, bunlar kritik dərəcədə qıcıqlanmış mexanoreseptorlar ola bilər.



**Şəkil 37.** *Manduca sexta* tırtıllarının metamorfozun başlanma vaxtını müəyyənləşdirən sxem (Williams, 1976-a görə): roma rəqəmləri və düz xəttlə- standart laboratoriya şəraitində bəslənən tırtılların yaşı; əyri xəttlə- periodik olaraq ac qalan tırtıllar. Horizontal xətt- inkişafı bitirmək üçün lazım olan baş kapsulasının kritik ölçüsü. P-pup. Absis oxu – zaman (t); ordinat oxu- baş kapsulasının ölçüsü, mm

Bu zaman həşəratın allometrik böyüməsi, ölçülərinin kritik göstəricilərə yaxınlaşması, daxili siqnalın işə düşməsinə səbəb olur. Nəticədə, mürəkkəb neyroendokrin zəncirin işə düşməsi, əlavə cisimlərin, yəni c.a. vəzilərinin fəallığının dayanmasına gətirib çıxarır. Həmin reseptorların təsiri altında ventral hissədə yerləşən mənbədən beyinə təsir edən “ingibitor” ifraz olunur (Williams, 1976). Həmin ingibitorun təsiri altında beyinin NSH-i corpora allata vəzilərinə stimula edən amil, *allatotropinin* sekresiyasını dayandıraraq, protorakal vəziləri ingibirləşdirən amil, *allatohibinin* ifrazını gücləndirir.

Əlavə cisimlərin sekretor fəaliyyəti dərhal dayanır, tədricən azalır və 1,5-2 günə kimi davam edir. Bu müddət ərzində tırtıllar qidalanır və puplaşmanın ilk əlamətləri görünənə qədər

çəkilərini 4-5 q artırırılar. Hemolimfadan YH-ın yoxolma anı xronoloji olaraq, beyinin PTTH-ın birinci porsiyasını ifraz etdiyi vaxt ilə üst-üstə düşür, yəni son yaşın 4-5-ci günlərinə təsadüf edir. Bundan sonra, peritraxéal vəzilər, tırtılların davranışını əhəmiyyətli dərəcədə dəyişən QH-ı ifraz etməyə başlayır. Onlar qidalanmağı dayandırır, 12 saat ərzində bağırsağı boşaldır və “azan” fazaya keçirlər.

Ekdizonun az miqdarda olsa da ifraz olunması, pup kutikulasının formalaşmasına gətirib çıxarmasa da epidermal hüceyrələrin, həmçinin metamorfoz prosesində dərin dəyişikliyə uğrayan imaginal disklərin hüceyrələrinin dəyişilməsində müstəsna rol oynayır. Bu zaman epidermal hüceyrələr, YH-ın iştirakından asılı olmadan, ekdizonların təsiri altında sürfə kutikulasını ifraz edə bilmirlər, yalnız pupun kutikulası cinteş olunur (*Truman et al., 1974; Nijhout, 1976; Riddiford, 1976*)(şəkil 36). Pupa kutikulasının ifrazı, PTTH və ekdizonun ikinci dəfə sekresiyasından sonra qeyd alınır ki, bu, tütün haf kəpənəyində 2 gündən sonra, yəni 1-ci pik əmələ gəldikdə baş verir və sürəkli olur. Pupa kutikulasının formalaşma prosesi 3 gün çəkir ki, həmin müddətdə ekdizonun yüksək titri dəyişməz qalır, miqdarın kəskin azalması, pupa qabıqdəyişmədən dərhal sonra müşahidə olunur.

Nəticələrdən görünür ki, əgər PTTH və QH-ın 1-ci piki yuvenil hormonunun titrinin aşağı səviyyədə olsa belə hələ aydın şəkildə müşahidə edilən fonunda, həmin hormonların 2-ci piki yəqindir ki, müxtəlif növlərdə YH-ın ya çox yüksək qatılığında, ya da tamamilə olmadığı bir şəraitdə aşkarlana bilər. Bir sıra pulcuqqanadlılarda ekdizonun 1-ci pikindən sonra bağırsağ boşalan və QH-ın 2-ci pikindən öncə baş verən “gözcüklərin daxil çəkilməsi” dövrlərində yuvenil hormonunun iştirakı vacibdir (*Williams, 1961; Kiguchi, Riddiford, 1978*).

Maraqlıdır ki, bu dövrdə epidermal hüceyrələrin sonrakı inkişafına heç bir təsir göstərməyən (çünki onların yenidən proqramlaşması artıq baş vermişdir) yuvenil hormonunun ingibir-

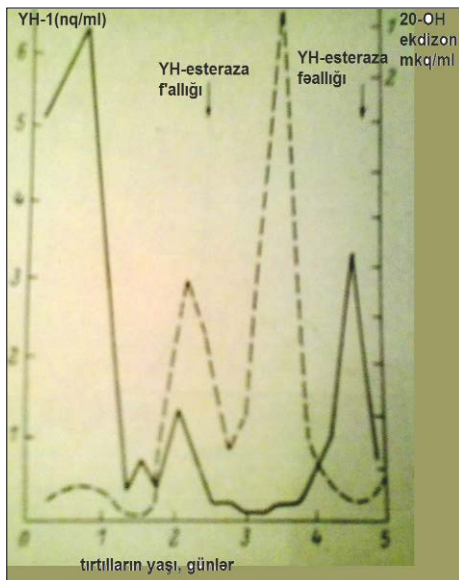
ləşdirici effekti, imaginal hüceyrələrin üzərində aydın şəkildə biruzə verir. Allatektomiya yolu ilə süni surətdə YH-ın olması imaginal disklərin bəzilərində və imaginal sələflərində (mürəkkəb gözlər, ağız arxası, qanadlar) vaxtından əvvəl differensiasiyanın başlanmasına səbəb olur. Bu zaman imaginal əlamətlərin müəyyənləşməsinin qarşısını yalnız ekzogen yuvenil hormonu və ya onun analoqu ilə inyeksiya vasitəsilə aradan qaldırmaq olar. Birbaşa təyinat və hesablamalarla tırtılların hemolimfasında YH-ın titri “azan” mərhələdə 0,6-3,0 nq/ml (yəni  $2 \cdot 10^{-9}$ ) təşkil etdiyi müəyyənləşmişdir. Bu zaman YH-esterazanın fəallaşması nəticəsində pupqabağı mərhələnin 1-ci günü hormon tezliklə metabolizmə uğrayır. Bu məlumatlardan görünür ki, həşəratın epidermisini formalaşdıran hüceyrələr və imaginal strukturların hormonal tələbləri eyni deyil.

Beləliklə, həşəratın toxumalarının differensiasiyası və metamorfoza hazırlıq dövrünün formalaşmasında son sürfə yaşının ilkin mərhələsi müstəsna rol oynayır. Digər sürfə mərhələlərindən fərqli olaraq, son yaş dövründə QH-ın sekresiyası iki mərhələli olur və YH-ın miqdarı kəskin surətdə azalır. Bu qanunauyğunluq, inkişafı tam və natamam çevrilmə yolu ilə gədən bütün növlərə xasdır.

Hazırda yuvenil hormonlarının metamorfozun gedişində rolu Piefonun (*Piepho, 1951 sitat: Burov, 1983*) modifikasiya edilmiş klassik nəzəriyyəsi ilə izah olunur. Bu nəzəriyyəyə görə, tırtılın → tırtıla (və ya sürfənin → sürfəyə) qabıqdəyişməsi YH-ın yüksək qatılığı şəraitində gedir. Tırtılın (və ya sürfənin) → pupa qabıqdəyişməsi zamanı bu hormonun qatılığı azalır; pupun → imagoya (həmçinin *Hemimetabola*-da sürfənin → imagoya) qabıqdəyişməsi YH-ın tamamilə olmadığı şəraitdə həyata keçir.

Metamorfozun molekulyar mexanizmlərini və YH-ın təsirini araşdıran tədqiqatçılar (*Fain, Riddiford, 1975; Schooley et al., 1976; Varjas et al., 1976; Yagi, Kuramochi, 1976; Hsiao, Hsiao, 1977*) bu fərziyyəyə əsaslanırlar. Belə ki, pulcuqqanadlıların bir sıra nümayəndələrində tırtıl fazasının son yaş mərhə-

ləsində YH-in miqdarının müəyyənlişməsi prosesində həmin qanunauyğunluqlar öz təsdiqini tapmışdır – yuvenil hormonun miqdarı tırtıl→pup metamorfozundan əvvəl 0,1-dən 10 nq/ml arasında dəyişsə də praktiki olaraq, tam şəkildə yox olmur. Məsələn kütlənin fraqmentar analizi yolu ilə ağ kəpənək *Pieris brassicae* tırtıllarında YH-in bir neçə pik (artım) əmələ gətirdiyi üzə çıxmışdır(şəkil 38) (*Mauchamp et al., 1979*).

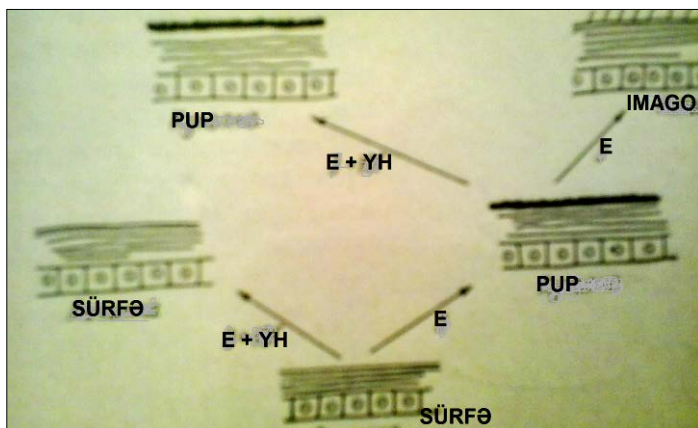


**Şəkil 38.** *Pieris brassicae*-nin son yaş tırtıllarında YH-1 və 20-OH-ekdizonun titrinin dinamikası (*Mauchamp et al., 1979-a görə*): Oxlar-YH-esteraza fəallığının pikləri. Solda düz xəttlə YH-1; sağda ştrixlənmiş xəttlə 20-OH-ekdizonun miqdarı

Yuvenil hormonu praktiki olaraq, ekdizonların 2-ci piki görünən zaman yox olur və farat puplarda yaşın sonunda yenidən görünür. Bu hal kələm sovkası, arı odlucasında da aşkarlanmış və ilkin mərhələdə, imaginal differensiasiyanın qarşısını alan kimi qiymətləndirilirdi. Sonradan (*Lafont et al., 1977*) sübut olundu ki, bu dövrdə artıq həm epidermal hüceyrələr, həm də imaginal disklərin hüceyrələri YH-a qarşı həssaslığını itirmiş və pup inkişafına yenidən proqramlaşma prosesi bitmiş olur.

Kumaran (*Kumaran, 1976*) qızıl kəpənək *Galleria mellonella*-nın müxtəlif yaşda olan tırtıllarının epidermal toxumalarının ayrı-ayrı hissələrinin transplantasiyasına dair təcrübələri

sübut etmişdir ki, tırtılların bədənində toxumaların kompetensiyalarının yenidən proqramlaşması zamanı YH iştirak etmir. Müəllif metamorfozun hormonal tənzimi mexanizminə dair özünün fərziyyəsini irəli sürmüş və göstərmişdir ki, *Holo-metabola*-da sürfə epidermal hüceyrələri üç deyil, iki inkişaf yoluna malikdirlər: sürfə və pup. Pup və ya imaginal genlərin ekspressiyasını təmin edəcək pupun epidermal hüceyrələrinin sonrakı inkişafı 2 yol ilə gedir (şəkil 39).



**Şəkil 39.** Həşəratda YH tərəfindən metamorfozu tənzimlənməsini izah edən “ardıcıl seçmə” modeli (Kumaran, 1976-a görə): E-ekdizon

Yuvenil hormonunun iştirakı ilə tırtıl hüceyrələrində tırtıl kutikulasının (pup hüceyrələrində isə pupun kutikulasının) sintezinə cavabdeh olan genlər işə qoşulur. YH-ın olmadığı şəraitdə müvafiq olaraq, pup və imaginal genlər qoşulmuş olurlar.

Təqdim olunan bu fərziyyəni səciyyələndirən əsas xüsusiyyət ondan ibarətdir ki, metamorfozda hər qabıqdəyişmədə sonrakı inkişaf üçün üç deyil, iki yol vardır və hədəf hüceyrələrin “sələfdən” və onun inkişafının pillələrindən seçmə asılılığının olmasıdır. Təcrübələrin nəticələrindən görünür ki, pup fazası ötürülüb, dərhal imaginal inkişaf baş verə bilməz. Səbəb “ardıcıl seçmə” fərziyyəsi ilə izah olunur və bu, digər pulcuq-

qanadlı *Manduca sexta* üzərində aparılmış təcrübələrlə də təsdiqlənmişdir.

Fayn və Riddiford (*Fain, Riddiford, 1975; Riddiford, 1976*) göstərmişlər ki, bu növün son yaş tırtıllarında qidalanma dövründə YH-ın titri ardıcıl olaraq, qabıqdəyişmədən dərhal sonra 6 nq/ml-dən 0,8 nq/ml-ə enir və birinci kritik yaşa çatana qədər müəyyən oluna bilməyən səviyyəyə çatır, yəni ekdizonun 1-ci pikinə müvafiq gələn dövrdə səlahiyyətli (kompetensiyalı) toxumaların yenidən proqramlaşması həyata keçirilir. Həmçinin, tırtıl imkanlarını hələ özündə saxlamış epidermisin 24-saatlıq ekspozisiyası (1 mkq/ml  $\beta$ -ekdizonun iştirak etdiyi YH-sız şərait) onun inkişafının yenidən proqramlaşması ilə nəticələnir. Bu zaman epidermisin son yaşdan əvvəlki mərhələdə tırtılın bədəninə implantasiya olunması, sonrakı qabıqdəyişmədə pup kutikulasının əmələ gəlməsinə səbəb olur. Lakin tərkibində  $\beta$ -ekdizon və YH-1 (5 mkl/ml) olan mühitdə epidermisin analoji inkubasiyası hüceyrənin imkanlarını dəyişmir və müvafiq implantasiyadan sonra tırtılın  $\rightarrow$  tırtıla qabıqdəyişməsinə səbəb olur.

Yuvenil hormonunun təsirinin kəmiyyət xarakteristikasını (təbii *trans*-, *trans*-,*sis-izomer* YH-1) formalaşdıram zaman müəlliflər belə nəticəyə gəlmişlər ki, sınaqdan çıxarılmış həşəratların yalnız yarısında cavab reaksiyası  $3 \cdot 10^{-7}$  M qatılıqda müşahidə edilir, yəni 50% fərdlərdə qabıqdəyişmə zamanı yenidən tırtılın kutikulası əmələ gəlir. Aşağı dozalar ( $2 \cdot 10^{-8}$  M) 50% fərdlərdə qarışıq, tırtıl-pup əlamətlərinin əmələ gəlməsinə səbəb olur. Bu dozırovka, tırtılın 4-cü yaşdan 5-ci yaşa qabıqdəyişməsi zamanı hormonun hemolimfada olan titri qədərdir (*Fain, Riddiford, 1975*). Bu tədqiqatların nəticələri YH-ın qatılığına dair “astana” (həddi) barədə təsəvvürlər verir. Yəni həmin hədd hüdudlarında aydın şəkildə tırtıl  $\rightarrow$  pup metamorfozu dövründə hormonun bioloji təsiri görünür. Eyni zamanda bu məlumatlar, sübut edir ki, bədən müxtəlif nahiyələrində epidermal hüceyrələrin inkişaf proqramının yenidən proqramlaşması eyni

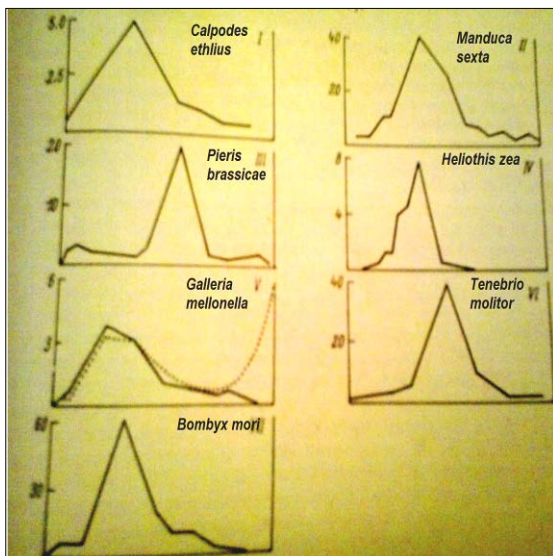


vaxtda baş vermir. Yenidən proqramlaşma vaxtında mövcud olan fərqliliklər müxtəlif orqan və toxumaların hüceyrələrində də aşkarlanmışdır. Belə ki, *Hyalophora cecropia* ipəkqurdu tırtıllarına son yaşda inkişafın müxtəlif dövrlərində ekzogen YH-ın vurulması, epidermal hüceyrələrin yenidən proqramlaşması prosesinin qidalanmanın axırında baş verdiyini göstərmişdir. Bu zaman daxili orqanlarda (həzm sistemi, əzələ, cinsi vəzilər) yenidən proqramlaşma bağırsağ traktı təmizləndikdən sonra qeydə alınmışdır (Willis, 1969; Riddiford, 1972, 1975). Adətən YH-esteraza hemolimfada, sürfə epidermisi pupun əlamətlərini ifadə etməmişdən əvvəl qeyd olunur, yəni yenidən proqramlaşmadan bilavasitə əvvəl görünür. Esteraza fəallığı farat puplar formalaşana kimi qalır, YH-ın piki əmələ gəlmədən öncə YH-esterazanın fəallığı enir və yenidən, yalnız ekdizonun miqdarı kəskin surətdə artdıqda yüksəlir.

Pup→imago metamorfozunun hormonal tənzimi nisbətən zəif tədqiq olunmuşdur. Müəlliflərin çoxusu belə nəticəyə gəlmişlər ki, pup-imago differensiasiyası dövründə YH olmur və edizonun titrinin dinamikası birpikli olur. Adətən bu cür dəyişilmə pulcuqqanadlılarda baş verir (*Calpodes ethlius*, arı odlucası, pambıq sovkası, un xırıldaq böcəyi, bal arısı) (şəkil 40). Bununla belə, *Pieris brassicae* və *Stomoxis calcitrans* növlərində pup mərhələsinin əvvəlində aydın görünən ekdisteroidlərin piki qeydə alınmışdır. Belə ki, *Stomoxis calcitrans*-ın puplarında 20-hidroksiekdizonun 2 piki qeyd olunmuşdur: 1-ci puplaşmadan 4 saat sonra, 2-ci 2-3-günlük puplarda (O'Neill et al., 1977). Sonralar məlum olmuşdur ki, bu piklərin əmələgəlmə vaxtı ilə xitin formalaşma intensivliyi arasında bilavasirə əlaqə mövcuddur (Mayer et al., 1979).

Metamorfozun gedişində iştirak edən və əsas hormonlar hesab olunan YH və ekdizonu qarşılıqlı təsirin xarakterinə görə antoqonist hesab edirlər. Bununla belə qarşılıqlı modifikasiyaedici və ya sinerjiq təsir barədə də məlumatlar vardır, hətta bir hormonun digərinin spesifik funksiyalarını imitasiya edilməsi

imkanları da göstərilir. Məsələn, *Samia cynthia* və *T.molitor* pupları üzərində aparılmış tədqiqatlar nəticəsində aşkar edilmişdir ki, ekzogen ekdizonun yüksək dozaları yuvenilizasiya effektinə malik olub, ikinci dəfə pupların əmələ gəlməsinə səbəb olmuşdur (Socha, Sehnal, 1972).



**Şəkil 40.** Müxtəlif növlərdə pup inkişaf mərhələsində ekdisteroidlərin titri (Dean et al., 1980-ə görə): *absis oxu*- pup fazasının nisbi sürəkliyi; *ordinat oxu*- 20-hidroksi ekdizonun fəallığı: I, III, VI, VII-  $\text{nq/ml} \cdot 10^{-2}$ ; IV, V -  $\text{nq/fərd} \cdot 10^{-2}$

Hazırda YH-ın ekdizonun hemolimfaya ifraz olunma dinamikası və hədəf-toxumaların genetik aparatına birgə təsiri daha yaxşı tədqiq olunmuşdur. Zəif öyrənilən məsələlərdən biri orqanizmin inkişaf prosesində YH-ın və ekdizonların titrinin birgə dəyişilməsi prosesləridir. Belə bir fikir irəli sürülür ki, ontogenezin istənilən anında bu hormonlardan hər biri alternativ kimi iştirak edə bilər. Belə ki, Krişnakumaran və Şnayderman (Krishnakumaran, Schneiderman, 1965) qeyd edirlər ki, YH və ekdizon heç bir zaman orqanizmdə praktiki olaraq eyni vaxtda təsadüf olunmur, deməli, onların antoqonizmi haqqında məsələ hələlik yalnız nəzəri xarakter daşıyır.

**Metamorfozun tənzimlənməsinin molekulyar-genetik mexanizmləri.** Metamorfoz hormonlarının hüceyrənin genetik

aparatusuna təsiri və DNT, RNT-nin sintezi proseslərinin tənzimində rolu hazırkı dövrdə diskussiya mənbəyidir (*Rölller et al., 1967; Kroeger, 1968; Riddiford, 1996, 2008; Gade et al., 1997; Gilbert et al., 2000; Wheeler, Nijhout, 2003; Wilson, 2004; Berger, Dubrovsky, 2005; De Loof, 2008*). Əgər RNT-nin sintezinin intensivliyi və xarakterini hüceyrə genomunun genetik məlumatın reallaşmasında iştirakını əks etdirən bir amil kimi qiymətləndirsək, onda həşəratlarda YH və ekdizonun bu prosesin idarə olunmasında rolunu eksperimental şəkildə sübut edilmiş kimi qəbul etmək olar. Bir çox növlərdə ekzogen hormonlardan istifadə etməklə, sübut olunmuşdur ki, proteosintezin həm intensivliyini, həm də istiqamətini keyfiyyətə dəyişmək olar. Hormondan asılı olaraq, həşəratın hemolimfanın və kutikulanın aminturşulu tərkibində dəyişikliklər əmələ gətirmək mümkündür. Hemolimfa və kutikulanın hormondan asılı dəyişiklikləri həm intakt həşərat, həm də hüceyrə və subhüceyrəvi sistemlər səviyyəsində tədqiq olunmuşdur.

Un xırılacaq bəcəyinin epidermal toxumalarının subhüceyrəvi strukturlarının tədqiqi nəticəsində sübut olunmuşdur ki, yuvenil hormonu tirozinin sintez olunan kutikulyar zülalların tərkibinə daxil olmasını ingibirləşdirir və beləliklə, kutikulanın qabıqdəyişmədə xarakterini, yəni tırtıl (süfə) yaxud imaginal qabıq olmasını müəyyənləşdirir (*Ilan et al., 1972*).

Yuvenil hormonunun təsiri altında RNT-nin sintezinin sürətlənməsini sübut edən məlumatlar Karlson və başqaları tərəfindən (*Karlson et al., 1971*) *Calliphora erythrocephala* süfələrinin piy cismi hüceyrələrinin təcrid olunmuş nüvələrində aşkar edilmişdir. Müəlliflər bu tədqiqatlarının nəticələrinə görə, sübut etmişlər ki, YH ilə ekdizonun təsiri arasında keyfiyyət müxtəlifliyi mövcuddur, yəni hər iki hormonun təsirinin nəticələri müxtəlif olur. Nüvələrdən sintez olunmuş RNT-nin strukturu, YH ilə təsirdən sonra əldə olunmuş nəticələrdən kəskin sürətdə fərqlənmişdir. Südləyən taxtabiti pronimfaları üzərində aparılmış təcrübələrlə sübut olunmuşdur ki, YH-ın təsiri altında

eyni vaxtda həm sürfə fazası üçün xarakterik olan turş fosfatazanın sintezinin stimulyasiyası, həm də amin turşulu fraksiyaların sintezinin ingibirləşməsi baş verir.

Qeyd etmək lazımdır ki, hormonların hüceyrələrin genetik aparatına təsirinin molekulyar mexanizmləri tam şəkildə tədqiq olunmamışdır. Bu problemə dair bir neçə nəzəriyyə formalaşmışdır və onların hormonların iştirakı ilə qarşılıqlı təsirə dair nəticələri fərqlidir. Nəzəriyyələrə görə, hormonların genetik proqrama 2 cür təsiri mövcuddur: 1) birbaşa. 2) dolay yolla təsir. Birbaşa təsir zamanı genetik kodun transkripsiyası, ötürülməsi və ya replikasiyası proseslərində YH bilavasitə iştirak edir. Dolay yolla təsir, endokrin amillərin fəaliyyətinə təsir vasitəsilə və yaxud həmin proseslərin gedişini müəyyənləşdirən fizioloji şəraitlərin yaradılması yolu ilə həyata keçir.

***Metamorfoz hormonlarının inkişafın tənzimlənməsinə dolay yolla təsiri nəzəriyyəsi*** Oberlander və Şnayderman (*Oberlander, Schneiderman, 1966*) tərəfindən irəli sürülmüşdür. Bu müəlliflər *Saturniidae* puplarında yuvenil hormonunun RNT-nin sintezinə təsirini tədqiq edərkən müəyyən etmişlər ki, ekzohormonal müdaxiləni normal fərdlər üzərində apardıqda stimüləedici effekti əldə etmək mümkün olur. *Corpora allata* vəzilərindən məhrum olmuş fərdlərdə, yəni qarın şöbəsi izolə olunmuşlarda bu effekt qeydə alınmır. Bu nəticəyə əsaslanan müəlliflər belə bir fikir irəli sürmüşlər ki, YH bu zaman vasitəçi rolunu oynayır, yəni onun RNT və zülalın sintezinə təsiri, əlavə vəzilərin (c.a.) fəaliyyətinə (bir effektor kimi ekdizonu ifraz etməsinə) stimüləedici təsirlə bağlıdır. Lakin həmin müəlliflərin sonrakı eksperimentlərində yuvenil hormonunun birbaşa təsir etdiyi hədəf müəyyənləşmişdir. Belə ki, *Samia cynthia ricini*-nin qanad lövhələri və ya piy cismi hüceyrələrinin nüvələrinə birbaşa stimüləedici təsiri RNT-nin sintezinə səbəb olur.

Bauman (*Baumann, 1968*) YH-ın dolayı yolla təsirini əks etdirən fərqli fikirlər irəli sürmüşdür. Onun fikrincə, YH-ın ilkin effekti, hüceyrə membranasının potensialını dəyişmək, keçiriciliyini artırmaq və onların depolyarizasiyasını həyata keçirməkdən ibarətdir. Bu dəyişikliklər nəticəsində membrananın  $\text{Na}^+$  kationları üçün keçiriciliyi kəskin surətdə artır və bu zaman nüvədaxili qatılıq yüksəlib, hüceyrənin genetik aparatına təsir göstərir. Bu fikir, digər müəlliflər tərəfindən də təsdiqlənmişdir (*Barber et al., 1981; Yamamoto et al., 1988; Davey, 2000; Pszczolkowski et al., 2005; Wang et al., 2009*). Belə ki, Lezzi və başqaları (*Lezzi, Frigg, 1971; Lezzi, Wyss, 1976*) hiranomidlərdə politen xromosomların pufflarına YH-ın təsirini tədqiq edərkən analoji nəticələri əldə etmişlər. *Ch.tentans* və *Ch.thummi*-nin pupqabağı mərhələdə olan fərdlərinə hormonla inyeksiya 24 saatdan sonra puffları, tüpürcək vəzilərin xromosomlarının yalnız müəyyən lokuslarında (*Ch.tentans* - 19A və 19B; *Ch.thummi*- 1,1-1,2) əmələ gətirmişlər. Bu zaman təcrid olunmuş xromosomlarda bu effekti əldə etmək mümkün olmadığından müəlliflər belə nəticəyə gəlmişlər ki, YH-ı dolayı yolla, yəni hüceyrədə  $\text{Na}^+$  kationlarının qatılığının və hüceyrə membranalarının keçiriciliyində dəyişikliklər əmələ gətirməklə təsir göstərilir (*Davey, 2000*).

Təcrid olunmuş xromosomlar üzərində  $\text{Na}^+$  ionlarının qatılığının artmasının YH-a qarşı həssas xromosom lokuslarında dekondensasiyasını əmələ gətirməsi sübut olunmuşdur (*Lezzi, Gilbert, 1969*). Belə ki, təcrid olunmuş nüvələrin xromosomlarında  $\text{Na}^+$  qatılığının artması, YH-ın təsirindən *in vivo* şəraitdə fəallaşan həmin lokuslarda puffların əmələ gəlməsinə səbəb olmuşdur. Bu məlumatlar əsasında nə YH və gen, nə də hormon və  $\text{Na}^+$  arasında birbaşa təsirin olmaması haqqında fikir irəli sürülmüşdür. Genin fəallaşmasının ilkin mexanizmi,  $\text{Na}^+$  ionları üçün hüceyrə membranasının keçiriciliyində ifadə olunur ki, bu da öz növbəsində, xromosomlara spesifik təsir göstərir.

***YH-ın hüceyrənin genetik aparatına birbaşa təsir nəzəriyyələri:*** 1) **Translyasiya (ötürücülük) səviyyəsində tənzim nəzəriyyəsi** ilk dəfə böyük un xırıldıq böcəyində pup→imago metamorfozunun tənzimi mexanizmi araşdırılarkən formalaşmışdır (*İlan et al., 1972*). Eksperimentlər böcəyin YH ilə işlənmiş və təmiz fərdləri (yoxlama variantı) üzərində aparılmış və bu zaman sərbəst sistemlər – ribosom, nRNT-si, fəallaşdırıcı fermentin kombinasiyasından istifadə edilmişdir.

Məlum olmuşdur ki, normal fərdlərdə bu sistem, normal imaginal kutikulaya xas olan zülalları sintez etmək qabiliyyətinə malikdir. Belə kutikulanın tərkibində 20%-ə qədər tirozin və nisbətən az miqdarda leysin amin t-su olur. YH və ya yuvenoidlərlə işlənmiş puplardan (təcrübə variantı) əldə olunmuş nRNT və ya enzim sistemdə isə zülalın tərkibinə daxil olan tirozinin miqdarı kəskin azalır, lakin bu zaman leysin daxilolma intensivliyi dəyişilməz qalır. Nəticədə, kutikulyar zülalların sintezi pup tipində gedir.

Maraqlıdır ki, kombinasiyada dəyişiklik etdikdə, yəni ribosomlar YH ilə işlənmiş puplardan, nRNT-si və enzim normal fərdlərdən götürüldükdə kutikulyar zülalların sintezinin xarakteri pozulmur və onların məhsulu adi imaginal tiptə həyata keçir. Bu onu sübut edir ki, hormon – həm pup, həm də imaginal zülalların sintezini təmin edən ribosomlara heç bir təsir göstərmir. Lakin YH-ın təsiri nRNT-nin fəaliyyətinə təsir göstərir və bu zaman o, selektiv surətdə (seçiciliklə) azömlü mRNT-nin yeni formalarına spesifik amin turşularını çatdırır, bununla da imaginal zülalın sintezi məlumatının (uzunömürlü mRNT) olmasına baxmayaraq, pup tipli zülalın sintezini təmin edir.

Bu nəcrüblər onu göstərir ki, müxtəlif tipli (pup və ya imaginal) kutikulyar zülalların sintezi, translyasion səviyyədə, yəni kutikulyar mRNT-nin translyasiyasına nəzarət yolu ilə tənzimlənir.

2) *V. Novakın gradient-amil nəzəriyyəsi* orijinaldır, belə ki, YH-ın molekulyar səviyyədə təsir mexanizmini bilavasitə bu hormonun DNT molekulunun uc hissəsinə birləşməsi ilə izah edir. Novak (*Novak, 1956*) südləyən taxtabiti nimfaları üzərində təcrübələr qoymuş və müəyyən etmişdir ki, YH-ın olmadığı şəraitdə sürfənin bəzi toxumalarının böyüməsi tamamilə dayanır. Müəllif bu nəticəyə əsaslanaraq, göstərmişdir ki, həşəratlarda metamorfoz, toxumaların böyümə tipinin izometrik (bərabər, müntəzəm) formadan qradient (tədrici) formaya keçməsi ilə bağlıdır.

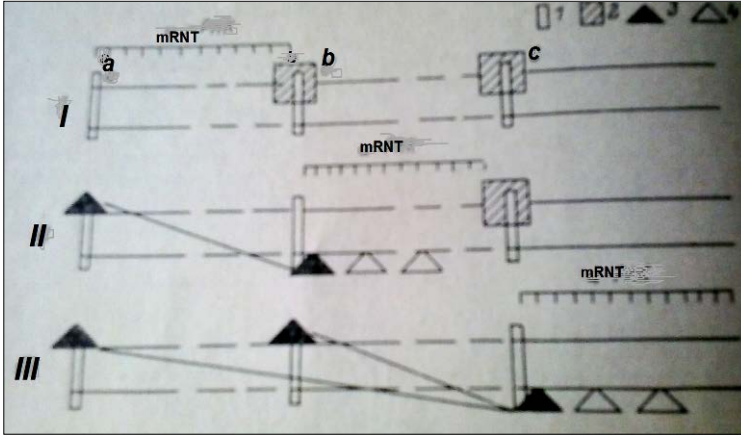
Bu toxumaların böyümə qabiliyyətini itirməsinə səbəb, hipotetik (fərz olunan) qradient-amilinin inaktivləşməsidir; həmin amilin daşıyıcısı DNT molekulunun uc qrupudur. Bu fərziyyəyə görə, DNT-nin replikasiyası yalnız qradient-amil uc qrup ilə birləşmiş olduqda mümkündür. Ontogenez boyu bir sıra ardıcıl DNT molekulunun replikasiyası baş verir və bu zaman kimyəvi differensiasianın gedişində hüceyrələrin həyat fəaliyyətinin məhsulu olan morfoqenetik amillər yaranır. Həmin morfoqenetik amillər, qradient-amilin DNT molekulundan qopmasına imkan verir, nəticədə replikasiyanı davamətmə qabiliyyəti yox olur.

Replikasiya dayandıqdan sonra bədənin müvafiq hissələrinin böyüməsi də dayanır. Bu zaman YH-ın iştirakı ondan ibarət olur ki, morfoqenetik amillərin təsiri altında inaktivləşmiş DNT molekulaları ilə əlaqəyə girən hormon itirilmiş və ya inaktivləşmiş qradient-amili kompensasiya edir, bununla da onlara normal replikasiya etmək qabiliyyətini qaytarır.

Sürfənin inkişaf dövründə YH-ın titri yüksək olur və bu zaman hormon qradient-amilin yoxluğunu kompensasiya edir, nəticədə, toxumaların son yaşa qədər normal böyüməsi təmin olunur. Hormonun qatılığının enməsi metamorfozdan əvvəl baş verir və bu, onunla bağlı olan DNT molekulalarının azad olmasına gətirib çıxarır. DNT molekulalarının replikasiyaetmə qabiliyyəti də yox olur. Böyümə qradienti metamorfozun əcac

səbəbidir və müəllifin (*Novak, 1956*) fikrincə, onu, YH-ın fəaliyyəti ilə sürfə fazasının axırına keçirilmiş embrional morfogenin son mərhələsi hesab etmək olar.

**3) Uilyams və Kafatosun repressiya nəzəriyyəsi** (*Williams, Kafatos, 1972*) onunla fərqlənir ki, YH-ın təsirində ilkin vəziyyət göstərilir. Bu, eyni genetik məlumata malik olan sürfə, pup və imaginal hüceyrələrin YH-ın titrinin dəyişilməsindən asılı olaraq, özünü müxtəlif cür aparmasıdır. Bu fərziyyənin mahiyyəti ondan ibarətdir ki, hər bir hüceyrədə eyni vaxtda gen-operatorlar və promotorlarla təchiz olunmuş 3 tip operonlar və 3 tip tənzimləyici genlər – sürfə (tırtıl), pup, imago vardır (şəkil 40).



**Şəkil 40.** Həşəratların böyümə və metamorfozun gedişi zamanı YH-ın genlərin fəallığının tənzimlənməsində iştirakını əks etdirən sxem (*Williams, Kafatos, 1972; modifikasiya: Burov, 1983*): a-c-sürfə, pup, imago mərhələlərinin formalaşmasını müəyyənləşdirən zülalların sintezinə cavabdeh olan genlər: I –sürfənin- sürfəyə inkişafı (YH-ın yüksək titri); II-sürfənin-pupa inkişafı (YH-ın aşağı titri); III-pupun imagoya inkişafı (YH-ın olmadığı şərait): 1) promotor; 2) repressor-korepressor (YH); 3) b və ya c geninin mRNT-də sintez olunan repressor; 4) a-c- genlərinin mRNT-də sintez olunan zülallar



Hər bir promotor, RNT-polimerazaya müvafiq gələn spesifik matriksə malikdir və o, məlumatı “oxuyur”, ontigenezin həmin mərhələsində bu proses həyata keçir.

Şəkil 40-da təqdim olunduğu kimi, pup gen-operatoru yalnız YH-ın yüksək titrində fəal olan repressor tərəfindən işə salınır. İmaginal gen-tənzimləyici, başqa repressor tərəfindən işə salınır. Bu repressor yuvenil hormonunun həm yüksək, həm də aşağı titrində fəal olur. Hormonun olmadığı şəraitdə hər iki repressor inaktivləşir və bu zaman müvafiq operonların struktur genləri fəaliyyətə başlayır (şəkil 40). Beləliklə, sxemdən göründüyü kimi, YH korepressor rolunu oynayır, pup və imagonun zülallarının sintezi barədə məlumatı verən genlərin sintetik fəaliyyətinin qarşısını alır.

Postembrional inkişaf boyu, yəni YH-ın titrinin yüksək olduğu zaman pup və imaginal gen-operatorlar “repressor-YH” kompleksi tərəfindən qapalı qalır. Əksinə, sürfə gen-operatorları açıq olur və sürfə RNT-polimeraza, sürfə struktur genləri haqqında genetik məlumatı aparır, yəni sürfənin inkişaf proqramının transkripsiyası həyata keçirilir (şəkil 40, D).

Surfənin son yaş dövründə *corpora allata* vəzilərinin fəallığı kəskin azalır, hormonun qatılığı enir və sonrakı inkişaf, ekdizonun yüksək, YH-ın isə aşağı titri şəraitində gedir. Bununla əlaqədar olaraq, “pup repressor-YH” kompleksi dağılır, repressorun özü isə gen-operatoru azad edir. Nəticədə, pupun inkişafı üçün vacib olan birləşmələrin sintezinə dair genetik məlumatlar transkripsiya olunur. Fərz olunur ki, eyni zamanda imaginal repressorların sintezinə də əmr verilir. İmaginal repressorlar sürfə inkişaf mərhələsində də istehsal olunurdular. Bu zaman sürfə gen-operatorları ilə uyğunluq təşkil edən yeni repressorun istehsalına da əmr verilir və o, YH-ın iştirakından asılı olmadan, onların fəaliyyətini dayandırır. Beləliklə, son yaşlı surfələrdə və pupun ilk günlərində YH-ın titrinin aşağı enməsi, pup genlərinin fəaliyyətinin başlanması və imagonun

(həmçinin sürfənin) genlərinin fəaliyyətinin dayandırılmasına səbəb olur (şəkil 40, II).

İmaginal inkişaf YH-ın tamamilə yox olduğu bir şəraitdə başlanır. Bu zaman imaginal repressor özünün korepressorundan məhrum olmuş, imaginal gen-operatoru ilə uyğunluğunu itirmiş və onu azad etmiş olur. Bu, imaginal tipli birləşmələrin əmələ gəlməsinə əmrin verilməsini stimula edir və eyni zamanda, fəallığı YH-dan asılı olmayan sürfə(tırtıl) və pup repressorlarının matriksinin işə düşməsinə səbəb olur (şəkil 40, III).

Şəkil 40-da təqdim olunmuş sxemdə YH-dan asılı olmayan sürfə(tırtıl) və pup repressorlarının daxil edilməsi diqqəti cəlb edir. Həmin repressorlarsız metamorfozun müxtəlif dövrlərində ekzogen YH və yuvenoidlərin təsiri, hormonun mənbəyi olan corpora allata vəzilərinin çıxarılmasından sonra əmələ gələn effektləri izah etmək çətin olardı. Məsələn, pup→imago qabıqdəyişmə mexanizminin dayandırılması və yuvenoidlərin təsiri altında ikinci dəfə pupların formalaşmasını belə izah etmək olar.

Korepressor kimi çıxış edən yuvenoidin daxil edilməsi (ekzogen müdaxilə) imaginal repressoru fəallaşdırır və bunun nəticəsində imaginal gen-operator təcrid olunur. Belə ki, bu zaman artıq tırtıl (və ya sürfə) gen-operator, hormondan asılı olmayan repressor vasitəsilə təcrid edilmişdir və tırtıl (və ya sürfə) operon işləmir, həmçinin inyeksiya olunmuş yuvenoidin miqdarından asılı olmayaraq, pup repressor bərpa oluna bilmir. Beləliklə, bütün hüceyrə genomundan yalnız pup inkişafına dair məlumatın reallaşması ilə bağlı olan genlər fəal qalır. Bu isə ikinci dəfə proqramın reallaşmasına gətirib çıxarır. Analoji yolla sürfə→pup və ya sürfə→imago metamorfozunun blokadası baş verir. Bu zaman sürfə əlamətlərini qoruyub saxlayan sürfə operonlarının fəallığı davam edir digərləri isə dayandırılır.

YH-ın mənbəyi olan c.a. vəzilərinin çıxarılması nəticəsində vaxtsız metamorfozun başlanmasını, sürfə toxumalarının

böyüməsinin qarşısının alınması ilə əlaqələndirirlər. Belə ki, yuvenil hormonunun titrinin tədricən azalması bir-birinin ardınca pup, sonradan imaginal proqramların işə düşməsinə səbəb olur. Bununla əlaqədar olaraq, çox vaxt özündə həm pup, həm də imago əlamətlərini daşıyan fərdlər formalaşır.

Slama (*Slama, 1973*) yuvenil hormonlarının təsir mexanizmini bu nöqteyi-nəzərdən izah edir və diqqəti, YH-ın hüceyrə differensiasiyasını müəyyənləşdirən bir bioloji aktiv maddə olmamasına yönəldir. Onun fikrincə, həşəratın morfoqenezində hüceyrə differensiasiyası genetik cəhətdən proqramlaşmış prosesdir və homeostazis, toxumalar arasında dönər əlaqələr vasitəsilə tənzimlənir. Eyni bir zamanda müəyyən toxumada hüceyrələrin determinasiyası (yəni səbəbli inkişafı) həmin növün hüceyrə genotipinə müvafiq hormonal stimulu (və ya əksinə hormonun olmamasını) tələb edir. Yuvenil hormonu yalnız determinasiya dövründə təsir göstərir və bununla da inkişafın hansı yol ilə reallaşmasını müəyyənləşdirir.

Yuvenil hormonunu korepressor kimi təqdim edən fərziyyə daha münasibdir, çünki həm hormon və yuvenoidlərin təsiri nəticəsində əmələ gələn effektləri düzgün izah etməyə imkan verir, həm də mövcud digər fərziyyələrlə (*Jacob, Monod, 1961; Bonner, 1965 və b.*) uyğunluq təşkil edir.

### **II.3. Reproduktiv inkişafın tənzimi**

Həşəratın reproduktiv sistemi uzun müddət ərzində formalaşır və həmin müddət ərzində orqanizmdə hormonlar, onların titri dəfələrlə dəyişir. Sürfə (tırtıl) mərhələsində cinsi vəzilər və sistemin digər struktur elementləri olan çıxarıcı borular, əlavə cinsi vəzilərin təməli qoyulur. Qametogenez diş və erkək fərdlərdə sürfə və ya pup mərhələlərində qonial bölünmə və cinsi hüceyrələrin meiotik dəyişkənliyi ilə başlanır; vitellogenoz və spermatogenez prosesləri yetkin fərdlərdə başa çatır. Bu proseslər müxtəlif səviyyədə endokrin nəzarət altında

həyata keçir. Nəhayət, hər iki cinsin reproduktiv davranış xüsusiyyətləri (“qulluq göstərmək”, kopulyasiya, yumurtaqoyma) də hormonal nəzarət altında baş verir. Həşəratda reproduktiv inkişaf 3 hormon tərəfindən – *fəallaşdırıcı (PTTH), yuvenil hormonu və ekdizon* vasitəsilə reallaşır.

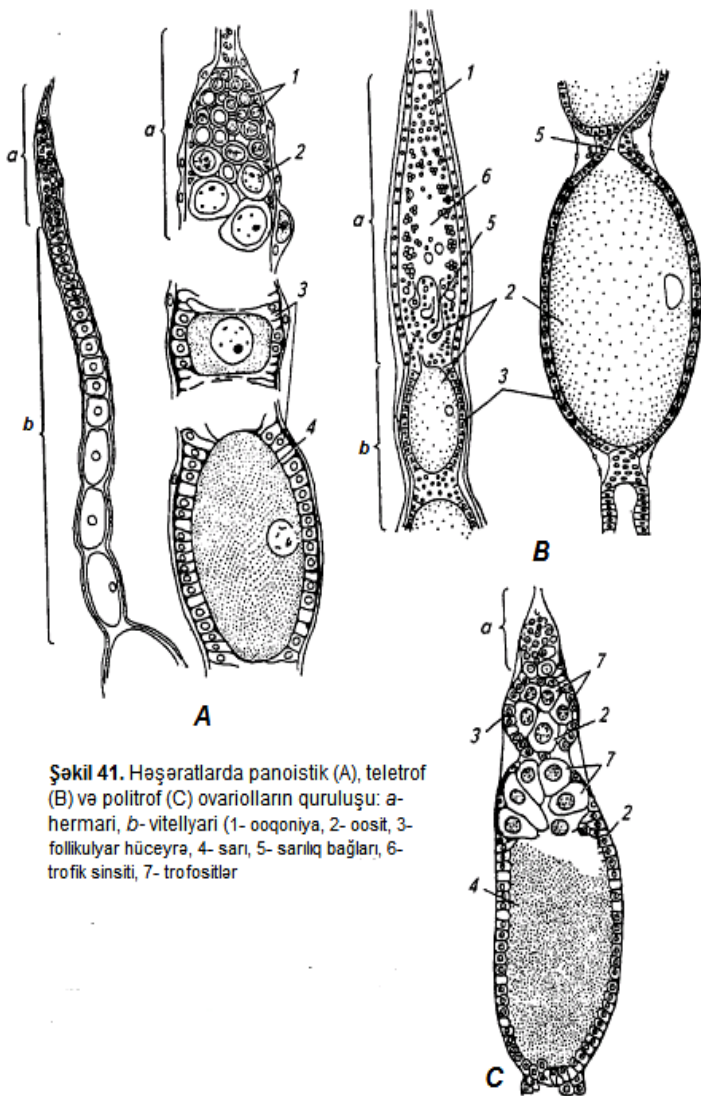
**Oogenezin hormonal tənzimi.** Dişi fərdin reproduktiv sistemi bir cüt yumurtalıq, tək və cüt yumurta boruları, əlavə cinsi vəzilər, toxumqəbuledicidən ibarətdir. Yumurtalıqlarda yumurta hüceyrəsinin inkişafı, yəni oogenezin prosesi baş verir. Həşərat oogenezinin müxtəlif sitoloji aspektləri bir çox tədqiqatlarda öz əksini tapmışdır (*Mahowald, 1972; Telfer, 1975; Ayzənşand, 1977; Qruzova, 1977*).

İlkin yumurta hüceyrələri rüşeym yollarında formalaşır və mitotik bölünmə yolu ilə ooqoniyanı əmələ gətirir. Ooqoniyanın son generasiyası meyoza keçirir və bu mərhələdə DNT-nin miqdarının ikiqat artması baş verir. Əmələ gələn yeni oosit 4C DNT-yə malik olur. Oositin böyümə mərhələsi 2 fazaya ayrılır: *kiçik və ya ilkin faza və böyük böyümə fazası*. Kiçik böyümə fazasında oositin nüvəsində meyoitik dəyişikliklər gedir, yəni bu fazada homoloji xromosomların konyuqasiyası, sinaptonem kompleksin yaranması, krossinqover baş verir. Kiçik böyümə fazasının sonunda oositin nüvəsi ilkin diploten mərhələdə olur. Oogenezdə diploten mərhələ davamiyyətlidir, demək olar ki, oositin böyük böyümə fazası boyu müşahidə olunur. Bu fazanın əvvəlində sitoplazmatik (*previtellogeniz*), sonradan isə trofoplazmatik böyümə baş verir.

İlk reduksion bölünmənin metafaza və anafazası trofoplazmatik (*vitellogeniz*) böyümənin axırında və ya ovulyasiyadan sonra qeydə alınır. Dərhal sonra ikinci reduksion bölünmə prosesi baş verir (*Mahowald, 1972*).

Həşəratlarda oositlər yumurta boruları və ya ovariollarda inkişaf edir. Qidalandıran hüceyrələrin miqdarı və yerləşməsindən asılı olaraq, ovariolların 3 tipi fərqləndirilir: *panoistik* (qidalandıran hüceyrələri olmayan ovariollar), *politrof* (hər yu-

murta kamerasında bir oositi və bir neçə qidalandıran hüceyrəsi olan ovariollar), *telotrof* (qidalandıran hüceyrələri hermarilərdə yerləşən və böyüyən oositlərə sitoplazmatik bağlarla əlaqələnən ovariollar) (şəkil 41).



**Şəkil 41.** Həşəratlarda panoistik (A), telotrof (B) və politrof (C) ovariolların quruluşu: *a*-hermari, *b*-vitellyari (1- ooqoniya, 2- oosit, 3- follikulyar hüceyrə, 4- sarı, 5- sarılıq bağları, 6- trofik sinsiti, 7- trofositlər

Bütün həşərat növlərində ooqonial bölünmə sürfə(və ya tırtıl) mərhələsində baş verir. Bu zaman ekdizon hormonunu ifraz edən PTV və yuvenil hormonunu sintez edən əlavə cisimlər (*corpora allata*) fəaliyyət göstərir. Ooqonilərin oositlərə və qidalandıran hüceyrələrə differensiasiyası həşərat növlərinin çoxusunda sürfə (tırtıl) və pup inkişaf mərhələlərində baş verir. Həşəratda oogenezin bu dövrü nisbətən yaxşı tədqiq olunmuşdur.

Politrof tipli ovariolarda yumurta kamerasının morfoqenezini ilk dəfə olaraq, üzər böcəkdə öyrənilmişdir (*Giardina, 1901; sitat: Burov, 1983*). Sonradan *D.melanogaster* –də oositlər və trofositlərin differensiasiyası elektron mikroskop altında dəqiqliklə tədqiq olunmuşdur. Bu növdə ooqonial mitozu yetkin fərdin inkişafı boyu müşahidə etmək mümkündür (*King, 1970*).

Bir ooqonial hüceyrə dörd tur bölünərək 16 yeni hüceyrə əmələ gətirir ki, bunlar sitoplazmatik kanallarla bağlı olur. Bunlardan yalnız ikisi (4 kanalı olanlar) meyozu keçirib, prooositlərə çevrilir, digər 14 hüceyrə isə (hər birində 1-3 kanalı olanlar) qidalandıran hüceyrələrə çevrilirlər.

Hazırda teletrof tipli ovariolarda iki qız hüceyrədən hansının oositi, hansının qidalandıran hüceyrələrin inkişafını müəyyənləşdirən amil məlum deyil. Belə ki, *Creophilus maxillosus* böcəyində qız hüceyrələr arasında sitoplazmatik kanallar aşkar olunmasa da onların hermarilərdə yerləşmə xüsusiyyətinə (xətti) görə belə bir sxem irəli sürmüşlər ki, zəncirin bütün hüceyrələrinin (kənardakılar müstəsna olmaqla) 2 həlqəvi kanalı vardır. Kənarında yerləşən hüceyrələrin isə yalnız bir kanalı mövcuddur. Bu hüceyrələrin “aqibəti” müxtəlif olur, yəni biri oositə, digəri isə trofositə çevrilir (*Kloc, Matuszewski, 1977*). *Creophilus maxillosus*-un prooositlərində ekstraxromosom DNT-nin cisminin aşkar olunması sübut edir ki, zəncirdə olan bütün hüceyrələrin sinxron bölünməsi zamanı yalnız aşağıda yerləşən hüceyrə DNT cismini ala bilər. Həmin hüceyrə follik-

ulyar toxuma ilə əlaqə nəticəsində oositə çevrilir, digərləri isə trofositlərə qədər inkişafalarını davam etdirirlər. Məlum olmuşdur ki, sərtqanadlılarda oositlərlə trofositlərin inkişaf yollarının ayrılması və differensiasiyası mitozları bitdikdən sonra, ya da trofositlər meyoza girmədən baş verir (*Kloc, Matuszewski, 1977; Kojanova, Pasiçnik, 1979*). Byuningin fikrincə (*Büning, 1972*) bu proses, hermarinin bütün hüceyrələrinin meyozun profazasının ilk mərhələlərini paxitenaya qədər sinxron şəkildə keçirdikdən sonra həyata keçir.

Böcəklərdə (*Coleoptera*) olduğu kimi, taxtabitilərdə də (*Hemiptera*) oositlərin son miqdarı yetkin mərhələlərə qədər müəyyənləşir, yəni imagoda yeni oositlərin əmələ gəlməsi müşahidə olunmur. Lakin əgər böcəklərin hermarilərində ooqonial mitozlar sürfə və ya pup mərhələsində tamamilə dayanırsa (*Büning, 1972; Kloc, Matuszewski, 1977*), taxtabitilərdə bütün reproduktiv dövr ərzində hermarilərin apikal qütbündə mitozlar davam edir və imaginal qabıqdəyişmədən sonra isə ooqoni nəsilələrinin hamısı trofositlərə çevrilir (*Kojanova, Reutskaya, 1983*). Tırtıl və pupların hermarilərində gedən oogenezin ilkin mərhələlərinin endokrin tənzimi barədə məlumat, demək olar ki, yoxdur. Yalnız o məlumdur ki, bu proseslər hormonlardan asılı deyildir (*Highnam, Hill, 1977*).

Adətən cinsi vəzilərin inkişafının hormonal tənzimi müxtəlif üsulla öyrənilir, yəni vəzilərin çıxarılması və transplantasyası, həşəratın hormon və analoqları ilə emalı, in vitro şəraitdə süni mühitdə inkişaf edən qonadalara hormonların birbaşa təsiri ilə.

Sürfə fazasında cinsi vəzilərin differensiasiyasının hormonal tənzimi, *Panstrongylus megistus* (*Hemiptea*) taxtabitisi üzərində tədqiq olunmuşdur (*Furtado, 1976; 1979; Raabe, 1977*). Belə ki, cərrahi müdaxilə (NSH-in elektrokoagulyasiyası, beyin və PTV-nin transplantasyası) yolu ilə son yaşda olan sürfələrdə oositlərdə ooqonial mitozlar və meyozun neyroendokrin tənzimi müəyyənləşmişdir. Məlum olmuşdur ki, ooqonial mitozlar

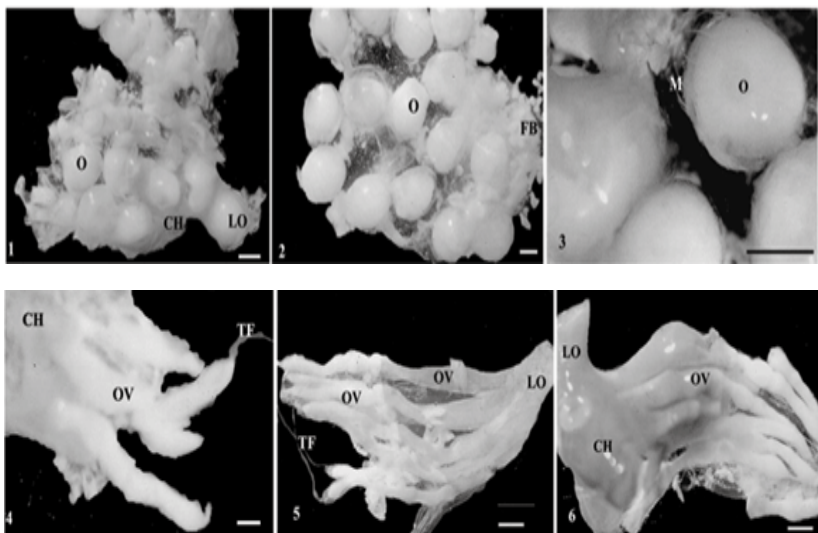
NSH-ın A tipli *pars intercerebralis* –lə induksiya olunur. Həmin hüceyrələrin çıxarılması mitozların dayanması ilə nəticələnmişdir. Oositlərdə meyozun başlanması A'-tipli NSH-la tənzimlənir. Bu tip, ekdizonu ifraz edən PTV-nin fəallaşması yolu ilə tənzimi həyata keçirir.

Baş beyin və NSH-ın *Tenebrio molitor*-un son yaşlı sürfələri ovariollarının tənzimində iştirakı sübut olunmuşdur (*Alzouma, 1977*). Həmin dövrdə ooqonilərin oosit və qidalandıran hüceyrələrə differensiasiya baş verir. Belə ki, bu növün puplarından çıxarılmış və süni mühitə yerləşdirilmiş yumurtalıqları, yuvenil hormonu analoqunun olduğu bir şəraitdə inkişaf etmədiyi halda, ekdizonun təsiri altında oositləri differensiasiya etmiş və böyüməsi stimula olunmuşdur (*Kojanova, Reutskaya, 1983*). Əksinə, *Galleria mellonella*-da tırtıl qonadaları heç bir hormonun olmadığı bir şəraitdə (in vitro) inkişafı davam etmiş və bu zaman, ooqonial bölünmə, oositlərin, trofositlərin differensiasiyası, oositlərin sitoplazmatik böyüməsi, follikulyar hüceyrələrin bölünməsi müşahidə olunmuşdur. Lakin həmin növdə tırtılın cinsi vəzilərinin 2-günlük ovariektomiya edilmiş puplara köçürülməsi müxtəlif nəticələrin əldə olunmasına səbəb olmuşdur: pupun bədənində köçürülmüş son yaşlı tırtılların yumurtalıqlarının (3-cü günü) inkişafı təcrid olunduğu halda, 6-günlük tırtılların yumurtalıqlarının inkişafı davam etmiş və onlarda normal şəkildə yumurta kameraları formalaşmışdır (*Ku-maran, 1978*).

Beləliklə, qeyd olunan eksperimental nəticələrlə sübut olunmuşdur ki, ovariolların ilkin inkişaf mərhələsində, yəni ooqonial mitozlar və oositlər, trofositlərin differensiasiyası gədən zaman hormonal nəzarət, beyinin NSH-ı və ekdizon tərəfindən həyata keçirilir (şəkil 42). Bu nəticələri, spermatogenezin hormonal tənziminə dair məlumatlarla (bax: “Spermatogenezin hormonal tənzimi”) müqayisə etdikdə məlum olur ki, həşəratın cinsi hüceyrələrində gədən qonial mitozlar və meyotik dəyişikliklər yuvenil hormonunun iştirakını tələb etmir. Həmin



proseslərin gedişi, ontogenezin elə bir dövrünə təsadüf edir ki, bu zaman hemolimfada YH-ın titri aşağı səviyyədə olur.



**Şəkil 42.** Müxtəlif həşərat növündə diş cinsi sistemin inkişaf səviyyəsi (*Walkymario et al., 2005-ə görə*): 1-2 - *H.armigera* 3-cü və 5-ci yaş tirtillərində ovariolların ən yüksək inkişaf səviyyəsi; 3- oositlərin morfoloji quruluş elementləri; 4- *Podisus nigripinus* (*Heteroptera*) ovariollarının görünüşü; 5- *Tenebrio molitor* və 6- *Musca domestica* ovariollarının müxtəlif inkişaf səviyyəsi; CH- kaliks, yəni ovariolun genişlənmiş hissəsi; FB- piy cismi; LO-lateral yumurta borusu; M- mikropilin davamı; O- oosit; OV- ovariol; TF- terminal lifləri (bars=100 mm)

Sitoplazmatik böyümə zamanı oositlərin vitellogenozə hazırlıq prosesi gedir. Nutrimentar tipli oogeneza malik olan həşərat növlərində sitoplazmatik böyümə, ribosomal-RNT ilə təchizatı həyata keçirən qidalandıran hüceyrələrin normal fəaliyyətindən asılıdır. Oositlər və qidalandıran hüceyrələrin morfoloji differensiasiyası bitdikdən sonra inkişaf, onların oogenezdə həyata keçirdikləri funksiyalara müvafiq şəkildə gedir. Bu zaman oositlərin nüvəsində diploten xromosomlar kariosferanı əmələ gətirir (*Qruzova, 1975*). Qidalandıran hüceyrələrin nüvələrində DNT-nin çoxsaylı replikasiyası baş verir və bu,

sonrakı prosesə - ribosomal-RNT-nin intensiv surətdə sintezinə hazırlıq dövrünü formalaşdırır.

Hazırda trofositlərin endopoliploid nüvəsinin hansı yolla (endomitoz və ya politeniya) formalaşması tam şəkildə aydın deyil. Belə ki, həm endomitoz, həm də politeniyanın müşahidə olunması haqqında fikirlər irəli sürülür (*Kojanova, Reutskaya, 1983*). Bir sıra tədqiqatların nəticələrinə görə, DNT-nin nişanlanmış “sələfləri”nin trofosit nüvələrinə daxil olması həm politrof, həm də telotrof ovariollarda qeydə alınmışdır.

Aşkar olunmuşdur ki, panoistik, yəni qidalandıran hüceyrələrin olmadığı ovariollarda, ribosomal-RNT-nin sintezi oositlərin nüvəsində gedir. Bu zaman nüvələr həcmi böyüklüyü və daxilində çoxlu kiçik nüvəciklər, “qılıcıq” tipli xromosomların olması ilə fərqlənir (*Bier et al., 1967*).

Meroistik ovariollarda ribosomal-RNT-nin sintezi, yalnız qidalandıran hüceyrələrin nüvələrində həyata keçir. Bu zaman oositin nüvəsi RNT-nin sintezində olduqca zəif fəallıq nümayiş etdirir (*Mahowald, 1972; Qruzova, 1977*). Sitoplazmatik böyümə mərhələsində oositin həcmi, yalnız qidalandıran hüceyrələrdən alınan və əsasən də ribosomlardan ibarət olan material hesabına artır.

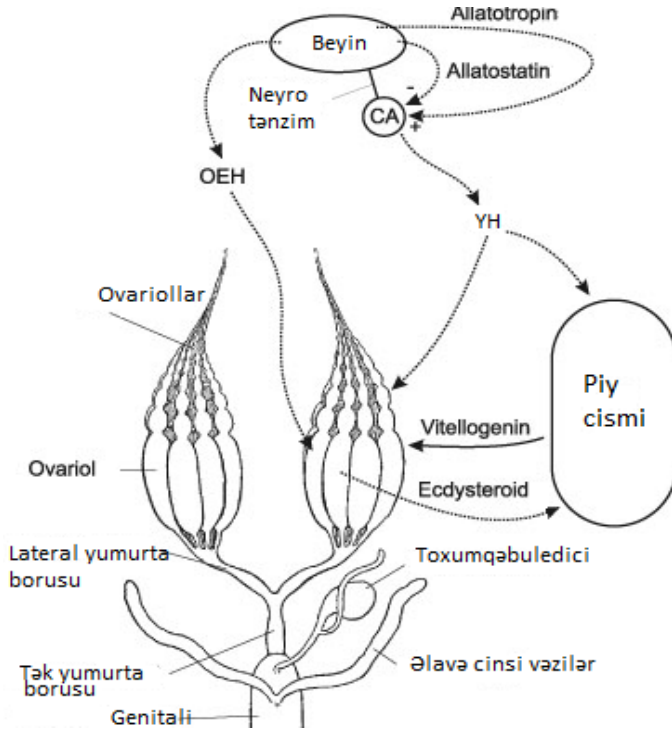
Uzun müddət belə bir fikir hökm sürürdü ki, həşəratlarda previtellogenez prosesləri hormonal yolla tənzim olunmur və ya tamamilə YH-dan asılı deyil. Çünki *Rhodnius prolixus*-un (*Pratt, Davey, 1972*) və *Pyrrhocoris apterus*-un (*Masner, 1968*) diş fərdlərinin allatektomiyası previtellogenez dövründə oositlərin normal inkişafını pozmamışdır. *Tenebrio molitor* böcəyində də analoji nəticələr əldə olunmuşdur, yəni allatektomiya oositlərin sitoplazmatik böyüməsinə təsir göstərməmişdir. Bu növ üzərində in vitro şəraitdə aparılmış təcrübələrlə sübut olunmuşdur ki, mühitdə beyin və ya piy cisminin efirdə həll olan fraksiyası olduqda previtellogenez normal keçir (*Laverdure, 1972*). Müəllifin fikrincə, neyrosekresiya dolayı yolla qonadotropik təsirə malikdir ki, bu təsir, oositlərin böyü -

məsi üçün vacib olan bəzi birləşmələrin piy cismi tərəfindən sintezinə gətirib çıxarır. Qansoran ağcaqanad *Aedes aegyptii*-də oogenezdə oositlərin sitoplazmatik böyüməsinin NSH-ın fəaliyyətindən asılılığı sübut olunmuşdur (*Gwadz, Spielman, 1973*). Beləliklə, həşəratlarda oositlərin sitoplazmatik böyüməsi baş beyin NSH-nın nəzarəti altında gedir. Prosesin gedişinə təsirinin forması məlum olmasa da YH-ın da iştirakı bir çox növlərdə sübut olunmuşdur.

XX əsrin 80-ci illərində oogenezdə oositlərin sitoplazmatik böyüməsinə ekdizonun təsirini əks etdirən məlumatlar dərc olunmuşdur. Belə ki, qansoran ağcaqanad *Aedes aegyptii*-də ekdizonun yeni formalaşmış oositlərin hermarilərdən ayrılması və yumurta kamerasının formalaşmasına təsiri aşkar olunmuşdur (*Beckemeyer, Lea, 1978*). Previtellogenoz zamanı oositlərin böyümə prosesinin tənzimində *oostatik hormonun (OH)* rolunu qeyd etmək lazımdır. Həmin hormon ingibirləşdirici amil kimi iştirak edir və yetişmiş oositlər tərəfindən ifraz olunur. Belə bir məlumat vardır ki, bəzi həşəratlarda hər yumurta borusunda bütün oositlərin inkişafı ciddi şəkildə koordinasiya olunmuş bir prosesdir, yəni cavan oositlərin böyümə və inkişafı terminalların vəziyyətindən asılıdır (*Pratt, Davey, 1972*). OH təmiz halda identifikasiya olunmamışdır, bununla belə göstərilmişdir ki, *Musca domestica*-ya yetkin yumurtaların spirtli ekstraktının inyeksiyası, previtellogen oositlərin inkişafının tormozlanmasına səbəb olmuşdur. Əksinə, ovariolları ektomiya olunmuş (çıxarılmış) milçəklərdə bu inyeksiya *corpora allata*-nın inaktivləşməsi ilə nəticələnmişdir (*Adams, 1970, 1980*). Hər bir ovarioda oositlərin sayı və inkişaf mərhələsini tənzimləyən bu əlaqə, digər həşərat növlərində də aşkarlanmışdır. Belə ki, *Rhodnius prolixus* taxtabitisində “cavan” oositlərin inkişafını tormozlayan *antiqonadotropinin* yetişmiş yumurtalıqlar tərəfindən sintez olunması müəyyən olunmuşdur (*Pratt, Davey, 1972*).

Belə bir fikir irəli sürülmüşdür ki, bu birləşmənin mənbəyi yumurtalar deyil, yumurta borularıdır (*Huebner, Davey, 1973*).

Beləliklə, analiz edilmiş nəticələrdən görünür ki, sitoplazmatik böyümə zamanı “cavan” oositlərin inkişafı bir neçə hormon tərəfindən tənzimlənir (şəkil 43).



**Şəkil 43.** Həşəratlarda reproductiv inkişafın hormonal tənzimi cəmi

Həşəratın vitellogenoz prosesinin tənzimində yuvenil hormonu da iştirak edir. Çoxsaylı tədqiqatlarla sübut olunmuşdur ki, əlavə cisimlərin (*corpora allata*) çıxarılması vitellogenozin dayanmasına səbəb olur və bu zaman sarı ilə birlikdə oo-

sitlərin degenerasiyası baş verir (*Engelmann, 1969, 1976, 1979; Hagedorn, Kunkel, 1979; Kuliyeva, Aqamaliyev, 2004*).

Nəticələr onu sübut etmişdir ki, müxtəlif həşərat növlərində yumurta hüceyrələrinin yetişməsi üçün YH vacibdir. Nadir hallarda, bəzi kəpənək və iynəcələrdə oogenezi prosesini YH-ın iştirakı olmadan normal keçə bilməmişdir. Hətta *R.prolixus*, *S. bullata*, *M.domestica*, *Melanopus sanguinipes*-də allatektomiya vitellogenizi dayandıra bilməmişdir, yalnız prosesin bir qədər zəif getməsinə səbəb olmuşdur (*Adams, 1980*).

Həşərat yumurtası *sentrolesital* tiplidir, yəni tamamilə sarı maddəsi ilə dolu olur, onun formalaşması mürəkkəb prosesdir (*Ayzenştadt, 1977*). Yumurta sarısının tərkibi zülal *vitellindən* təşkil olmuşdur. Vitellinin sələfi isə vitellogenindir ki, piy cisminin hüceyrələri tərəfindən sintez olunur və hemolimfanın tərkibində böyüyən oositlərə çatdırılır. Kimyəvi təbiətinə görə, vitellogeninlər lipoqlikoproteinlərdir: müxtəlif həşərat növündə lipidlərin miqdarı 6,9-dan 15,7%-ə qədər, karbohidratlar – 1-dən 14%-ə qədər olur (*Engelmann, 1979*). Vitellogeninlərin oositlər tərəfindən mənimsənilməsi selektiv xarakter daşıyır, yəni hemolimfada mövcud olan bütün zülallardan yalnız vitellogeninlər oositdə toplanır və onun miqdarı digərlərinə nisbətən 20-100 dəfə artıq olur (*Hagedorn, Kunkel, 1979*).

Vitellogeninlərin oositlərə daxilolma mexanizmi tam şəkildə tədqiq olunmasa da məlumdur ki, onların membranalarında bu zülalın molekullarını “taniyan” xüsusi reseptorlar vardır və həmin prosesin getməsində vitellogeninlərin tərkibinə daxil olan karbohidratlar mövcuddur, lakin bu birləşmələrin rolu müəyyənləşməmişdir.

Vitellogeninin gedişində follikulyar epitelinin iştirakı, bu hüceyrələrdən məhrum olan oositlərin hemolimfa zülallarını mənimsəyə bilməmələri ilə sübuta yetirilmişdir (*Kojanova, Reutskaya, 1983*). Elektron-mikroskopik və avtoradioqrafik tədqiqatlarla hemolimfadan zülalların oositlərə ötürülmə mexanizmi müəyyən edilmişdir. Bu tədqiqatların müəllifləri (*Kessel, Bea-*

ms,1963; Roth, Porter, 1964; Anderson, Spielman, 1971; Hausman et al., 1971; Huebner, Anderson, 1972; Engels, 1973) sübut etmişlər ki, zülalların ötürülməsi pinositoz yolu ilə follikulyar epitel hüceyrələri arasında mövcud olan məsamələrdən həyata keçir. Pinositoz qovuqlarının formalaşmasında həm oolemanın özü, həm də follikulyar hüceyrələr iştirak edir (Quliyeva, 2001). Pinositoz vitellogenenezə qədər və ilkin mərhələlərdə daha fəal olur.

Follikulyar hüceyrələr sarı maddənin zülallarının sintezində iştirak edirmi? Bu barədə demək olar ki, məlumat yoxdur, yalnız yumurtanın vitellin örtüyü və xorionun sintezində rolu sübuta yetirilmişdir (Cummings,1972). Məlum olmuşdur ki, vitellogenenez boyu differensiasiya etmiş follikulyar epitel hüceyrələrinə yüksək metabolik fəallıq xasdır və bu zaman onların sitoplazmasında endoplazmatik tor, Holci kompleksi, çox sayda ribosom olur. Follikulyar hüceyrələrdə RNT və zülalların sintezi intensiv surətdə həyata keçir. Belə ki, aktinomisin-D ilə DNT-asılı RNT-nin sintezi təcrid olunduqda vitellogenenez prosesi dayanır. Bəzi növlərdə nişanlanmış zülalların follikulyar hüceyrələrdən oositlərə keçməsi nümayiş olunmuşdur, lakin bu zaman həmin zülalların sarı maddəsinin tərkibinə daxil olması və ya təcridən xorion və vitellin qatının formalaşması zamanı istifadə olunması sübuta yetirilməmişdir (Marc, 2008). Lakin *Anagasta kuehniella* kəpənəyi üzərində in vitro və in vivo şəraitlərdə impulsiv nişanlama üsulu ilə <sup>3</sup>H-leysin in follikulyar hüceyrələrə daxil olub, sonradan oositin sarısına keçməsi qeyd alınmışdır (Gruickshank,1971).

Qidalandıran hüceyrələrin vitellogenenzdə iştirakı barədə məlumatlar dəqiq deyil, daha doğrusu, bu haqda dolay yolla iştirakı sübut edən nəticələr əldə olunmuşdur. Belə ki, drozofilanın mutant forması üzərində aparılan təcrübələrdən məlum olmuşdur ki, oositlərin nüvələrinin sitoloji cəhətdən normal olduğu bir şəraitdə qidalandıran hüceyrələrin inkişafının pozulması, vitellogenenezin dayanmasına səbəb olur. O da məlumdur

ki, politrof tipli ovariolarda qidalandıran hüceyrələrin maksimal sintetik fəallığı, previtellogenenez və vitellogenenezin əvvəlində müşahidə olunur.

Yuvenil hormonu vitellogenezi 2 yolla tənzimləyə bilər: 1) piy cisminə vitellogeninlərin sintezini və hemolimfada onların səviyyəsini tənzimləməklə, 2) hemolimfadan oositə sarı maddəsini əmələ gətirən birləşmələrin ötürülməsində iştirak edən follikulyar epitelinin differensiasiyasını stimula etməklə.

İlk dəfə Engelman (*Engelmann, Penney, 1966*) immunoelektroforez üsulunu istifadə edərək, allatektomiya olunmuş çəyirtkə *Locusta maderae*-nin vitellogen dişilərin hemolimfasından yumurta sarısının əsasını təşkil edən zülalın yox olmasını sübut etmişdir. Lakin fəal əlavə cisimlərin (*corpora allata*) reimplantasiyası və yaxud allatektomiya olunmuş dişilərə YH ilə təsiri, yenidən vitellogeninlərin əmələ gəlməsinə səbəb olmuşdur. Artıq sübut olunmuşdur ki, hər üç yuvenil hormonların dozasının artırılması vitellogeninlərin sintezinin sürətini artırır (*Marc, 2008*).

Aşkar edilmişdir ki, allatektomiya piy cisminin hüceyrələrində sitoloji dəyişiklikləri blokada alır, yəni bu zaman nüvələrin sayının artması, endoplazmatik tor və Holdji kompleksinin inkişafı tormozlanır. Həmin dəyişikliklər isə birbaşa vitellogeninlərin sintezi ilə bağlıdır. Hüceyrələrin normal funksiyası yalnız YH və ya onun analoqları ilə təsirdən sonra bərpa olunur.

Çəyirtkə *Locusta migratoria*-nın yetkin dişilərinin piy cisminə vitellogeninlər üçün spesifik olan məlumat-RNT (mRNT) vardır ki, bu, allatektomiya olunmuş dişilər və erkəklərin piy cisminə olmur (*Chen et al., 1976*). Nəticələr onu göstərir ki, YH vitellogeninlərin sintezini tənzimləyə bilər. Bu, spesifik mRNT-nin transkripsiyasına nəzarət yolu ilə baş verir (*Engelmann, 1976*).

Yuvenil hormonunun zülalların biosintezində iştirakını molekulyar səviyyədə izah etmək çətindir. Bunu sübut etməyin

yollarından biri – dişilərin piy cismində vitellogenin polisomunun identifikasiyası təşkil edir. Bundan başqa, yuvenil hormonu ribosomal RNT-nin prosesinqinə təsir göstərə bilər. Bəzi həşərat növlərinin vitellogen dişilərinə piy cismi hüceyrələrinin ribosomal erqastroplazmatik retikulumun proliferasiyasının yüksəlməsi müşahidə edilmişdir: *Locusta maderae*-də bu proses YH tərəfindən tənzimlənir (Engelmann, 1979). Vitellogeninlərin hemolimfaya ifraz olunması da YH-ın nəzarəti altında baş verə bilər.

Eksperimental yolla sübut olunmuşdur ki, follikulyar epitelinin fəallaşması üçün yuvenil hormonunun iştirakı vacibdir. Bu prosesdə yuvenil hormonunun iştirakı vitellogenenezin əvvəlində həyata keçir (Pratt, Davey, 1972). Belə ki, qansoran taxtabiti *Rhodnius prolixus* allatektomiyası vitellogenenezini tamamilə dayandırmır, lakin prosesin zəifləməsinə səbəb olur. Normal fərdlərlə müqayisədə allatektomiya olunmuşlarda follikulyar epitelinin hüceyrəarası məsamələr daha “açıq” olur. Bu zaman ovariolarda previtellogenenez (vitellogenenez qabağı) mərhələdə çox sayda cavan oositlər toplanır və bunlar YH-ın olmadığı üçün, hemolimfada vitellogen zülalların qatılığının yüksək olmasına baxmayaraq, öz inkişaflarını davam etdirə bilmirlər.

Follikulyar epitelinin vitellogenenzdə rolunu qeyd edərkən onların xüsusi zülalı sintez etməsini də göstərmək lazımdır. Həmin zülal, vitellogeninlərin oositlər tərəfindən mənimsənilməsinə imkan verir. Görünür ki, bu zülalın sintezi də yuvenil hormonu tərəfindən tənzimlənir. Bu, allatektomiya olunmuş (*corpora allata* vəziləri liqatura vasitəsilə təcrid edilmiş) tarkanın (*Periplaneta americana*) dişilərinin üzərində aparılmış təcrübə ilə təsdiq olunmuşdur: follikulyar epitel yuvenil hormonu olmadığı bir şəraitdə, nişanlanmış zülalı hemolimfadan oositlərə keçirməmişdir (Bell, 1969). Liqatura qoyulmuş bu dişilərinin üzərində YH ilə təsir etdikdən sonra nişanlanmış histidin follikulyar epitel hüceyrələrinə keçmiş və sonradan hüceyrəarası məkana daxil olub, oositin periferik nahiyəsində sarı daxilində



görünmüşdür – hormonal təsir olmadıqda nişanlanmış zolaq görünür və sarı maddəsi əmələ gəlmir (Bell, Sams, 1975). Bu təcrübələrin nəticələrindən belə bir fikir yürütmək olar ki, yuvenil hormonu, follikulyar epiteliyə, follikulyar zülal üçün lazım olan mRNT-nin transkripsiyasına nəzarət yolu ilə təsir göstərir. Lakin bu nəticələr, yuvenil hormonunun yumurtalıqlara təsir mexanizmini tam şəkildə anlamaq üçün kifayət deyil. Yəqindir ki, bu təsir zamanı hədəf yalnız follikulyar epiteli deyil, hormon oositlərin özünə də təsir göstərə bilər. Belə ki, *M. sanguinipes* –də YH-ın olmadığı bir şəraitdə ekzogen zülalların pinositozunda iştirak edən oolemmmanın differensiasiyası baş vermir (Elliott, Gillott, 1976). Allatektomiya olunmuş çəyirtkə *L.migratoria* dişilərində əlavə cisimlərin (c.a.) implantasiyası və ya YH -1 ilə inyeksiyası follikulyar hüceyrələrin differensiasiya prosesini stimule edir.

Beləliklə, yuvenil hormonunun vitellogenenzdə rolu, yalnız piy cismində vitellogeninlərin sintezi ilə bitmir. Müasir məlumatlar, sübut edir ki, YH yetişmiş yumurta hüceyrəsinin formalaşmasında iştirak edən proseslərin zəncirinə daxildir (Engelmann, 1979). Engelmanın irəli sürdüyü sxemdə əlavə cisimlər (c.a.) vitellogenenezin hormonal tənzimində mühüm rol oynayır. Lakin müəllif öz sxemində baş beyinin NSH-nın oositlərdə yumurta sarısının əmələgəlmə prosesində roluna toxunmur. Doğrudur, bunu təsdiqləyən məlumatlar yoxdur, lakin birbaşa olmasa da neyrosekretin (yəni beyinin) oositlərin yetişməsi prosesinə nəzarət mövcuddur. Bu, digər endokrin orqanlar vasitəsilə reallaşa bilər. Məsələn, əlavə cisimlərə - *corpora allata* –ya təsir yolu ilə həyata keçirilə bilər. Bütün həşəratlarda beyinlə *corpora allata* arasındakı əlaqə danılmazdır, bir qisimdə stimuleedici effekt (*Tenebrio molitor*, *Danaus plexippus*, *Sarcophaga bullata*), digərində isə (*L.migratoria*, *Rhodnius prolixus*) tormozlayıcı təsir aşkar olunmuşdur (Anderson, Woodruff, 2001; Tufail, Takeda, 2008).

Pulcuqanadlılar (*Lepidoptera*) və İkiqanadlılarda (*Diptera*) vitellogenozin hormonal tənzimi nə ilə fərqlənir?

Ədəbiyyat məlumatlarının analizi onu göstərir ki, yalnız o pulcuqanadlılarda ki, vitellogenoz imajinal mərhələdə başlanır və əlavə qidalanmaya ehtiyac duyulmur – bu növlərdə proses YH-ın nəzarəti altında həyata keçir. Adətən bu kəpənlər, sutkanın gündüz saatlarında fəal olurlar (məsələn, *Pieris brassicae*, *Danaus plexippus*, *Manduca sexta*) və bunların corpora allata vəzilərinin çıxarılması oositlərdə sarının toplanması prosesini təcrid edir. Həmin növlərə yenidən fəal vəzilərin implantasiya olunması və ya YH, onun analogları ilə təsir göstərdikdə vitellogenoz bərpa olunur (*Kojanova, Reutskaya, 1983; Quliyeva, 1999; 2001*). Belə ki, monax kəpənək *Danaus plexippus*-un təzə qanadlanmış kəpənlərinin boynuna liqaturanın qoyulması hemolimfada vitellogeninin yox olması ilə nəticələnir. Əksinə, YH-I, ZR-512 yuvenoidi ilə inyeksiya, vitellogeninin sintezinin bərpa olunmasına səbəb olur.



Tütün kəpənəyi *Manduca sexta* –da yuvenil hormonu vitellogenozin başqa fazalarını tənzimlədiyi halda, vitellogeninin sintezinə nəzarət etmir (*Nijhout, 1975*).

Kəpənləri qarıncığında yetişmiş yumurtaları ilə pupdan çıxan və qidalanmayan növlərdə vitellogenoz pup mərhələsində gedir və bu zaman prosesin tənzimində yuvenil hormonu iştirak etmir. Məsələn, ipəkqurdu *Hyalophora cecropia*-da

bu zülalın sintezi prosesində hər hansı bir endokrin mənbəyin iştirakı aşkar edilməmişdir. Məlumdur ki, bu kəpənəyin pup mərhələsində əlavə cisimlər (c.a.) fəal olmur (Pan, 1977).

Tut ipəkqurdu *Bombyx mori* –nin tırtıllarına liqaturanın qoyulması (*corpora allata*, *corpora cardiaca*, udlaqüstü qanqlilər) və PTV-nin çıxarılması yetkin fərdin formalaşmasına, yumurtaların inkişafına heç bir təsir göstərməmişdir (Kuliyeva, 2003, 2004).

*Galleria mellonella*-nın təzə puplaşan fərdlərinə imaginal yumurtalıqların köçürülməsi oogenezi prosesini pozmamış və puplarda xorionlu yetişmiş yumurtaların əmələ gəlməsinə səbəb olmuşdur. Ekdizonun bu qrupa aid olan növlərdə vitellogenəzin gedişinə təsiri tədqiq olunmamışdır. Lakin qərb ipəkqurdu *Malacosoma pluviale* –yə ekdizonun inyeksiyası yumurtaların inkişaf prosesinə stimüləedici təsir göstərmişdir (Sahota, 1969).

Pulcuqqanadlıların yuxarıda qeyd olunmuş 2 kateqoriyasından başqa aralıq forması da vardır. Bura aid olan növlərdə vitellogenəz pup mərhələsində başlanır, lakin imago mərhələsində bitir və uçan kəpənəklər qidalanırlar. Həmin növlərin vitellogenəzinin hormonal tənzimi tədqiq olunmamışdır. Bu qrupa yarpaqbükənlər, odlucalar və s. aiddir (Kojanova, Reutskaya, 1983).

Kəpənəklərdə olduğu kimi, ikiqanadlılar da vitellogenəzin hormonal tənzimi baxımından eynicinsli deyillər. Onların arasında elə növlər vardır ki, vitellogenəzin tənzimində mühüm rolunu yuvenil hormonu oynayır, məsələn, *Glossina austeni*, *Phormia regina*. Bu növlərdə əlavə cisimlərin təcrid olunması vitellogenəz prosesini bloka alır və əksinə, allatektomiya olunmuş dişiləri YH və onun analoqları ilə təsir etdikdə sarımələ-gəlmə prosesi bərpa olunur (Pappas, Fraenkel, 1978). Drozofilanın təcrid olunmuş qarınığında vitellogenəz, *corpora allata*-nın implantasiyası və ya YH-ın analoqu ilə təsirdən sonra bərpa olunur (Handler, Postlethwait, 1977). Başqa bir növ, *S.*

*bullata*-da vitellogenenez 2 mənbədən tənzimlənir: burada həm yuvenil hormonu, həm də baş beyinin neyrosekretor hüceyrələri iştirak edir (Wilkins, 1969; Engelmann et al., 1971).

Vitellogenenezin hormonal tənzimində ekdizonun iştirakını unikal hadisə kimi qiymətləndirirlər (Hagedorn et al., 1973; Hagedorn, 1974). Belə ki, ekdizonun bu prosesdə iştirakı ətraflı şəkildə *Aedes aegypti* ağcaqanadı üzərində tədqiq edilmişdir. Ağcaqanadın piy cismi həm in vitro, həm də in vivo şəraitlərdə ekdisteronun təsirindən sonra vitellogenin sintez etməyə başlamışdır. Bu nəticə, öncədən tarakanlar (Engelmann, 1971; Whitehead, 1974) və kəpənəklər (Herman, Baker, 1976) üzərində əldə olunmuş məlumatlara – ekdizonun vitellogenenezə ingibitor təsirinə dair nəticəyə ziddir. Məlum olmuşdur ki, qanla qidalanan ağcaqanadın dişi fərdlərində ekdizonun əsas mənbəyi yumurtalıqlardır. Maraqlıdır ki, bu mənbə yeganə deyil, yəni həmin fərdlərdə ovarioolların təcrid olunmasına baxmayaraq, 3 dəfə az miqdarda, mənbəyi məlum olmayan ekdizon aşkarlanmışdır.

İkiqanadlıların digər növlərində də ekdisteronların vitellogeninin sintezində iştirakı sübut olunmuşdur. Məsələn, *Sarcophaga bullata* milçəyində ekdisteronu inyeksiya etməklə, normal halda zülalın olmadığı erkək fərdlərdə vitellogeninin sintezi qeydə alınmışdır. Lakin yumurtalıqların erkək fərdlərə implantasiya olunması vitellogeninin sintezi ilə nəticələnməmişdir (De Loof et al., 1978).

***Oositlərin tsiklik inkişafının hormonal tənziminə*** dair aparılan təcrübələrin nəticələrindən görünür ki, müxtəlif həşərat növlərinin reproduktiv tsiklləri, bir-birindən yumurtaqoyma və yumurtaların yetişmə sinxronluğuna görə fərqlənir. Buna əsaslanan Adams (Adams, 1980) yumurtaların yetişmə sinxronluğunun bir neçə tipinin olduğu fikrini irəli sürmüşdür və onları *sinxron* və *asinxron vitellogenenezlər* adlandırmışdır.

Sinxron vitellogenenez, qonotrofik tsikllərlə əlaqədar olan, hər ovarioda yalnız bir oosit yetişən, digərlərinin inkişafı oosi-

tin ovulyasiyasına qədər previtellogenezdə ləngiyən prosesdir. Belə bir fikir irəli sürülür ki, sinxron vitellogenezə hormonal nəzarət, qonadotrop hormonu və ya vitellogeninin sintezi məhsullarının tənzimi yolu ilə həyata keçir. Adams sinxron vitellogenezi 3 qrupa bölmüşdür:

I qrupa ovariodaxili sinxronluq aiddir ki, bu zaman “qonşu” ovariolarda yerləşən və birinci qonotrofik tsiklin inkişafında oositləri vitellogenezin müxtəlif mərhələlərində olur və daima yetişmiş yumurtalar qoyulur. Həmin həşəratlarda daima qonadotrop hormon və vitellogenin olur. Endokrinoloji tənzimin bu tipində ekzogen hormon- *previtellogen* oositlərdə yumurta sarısının toplanmasını stimula etmir. Bu qrupa 2 növ – *Rhodnius prolixus* və *Drosophila melanogaster* aiddir.

II qrupa ovariollararası sinxronluq aiddir. Sinxronluğun bu formasında bütün ovariolarda, eyni inkişaf mərhələsində olan vitellogen oositlər yerləşir. Bu zaman yumurtalar porsiyalarla qoyulur, hormonlar və vitellogeninlərə tələbat həmişə olmur. Həmin qrupa *Thysanura*, *Blattoptera*, *Orthoptera* və *Diptera* dəstələrinin nümayəndələri aiddir.

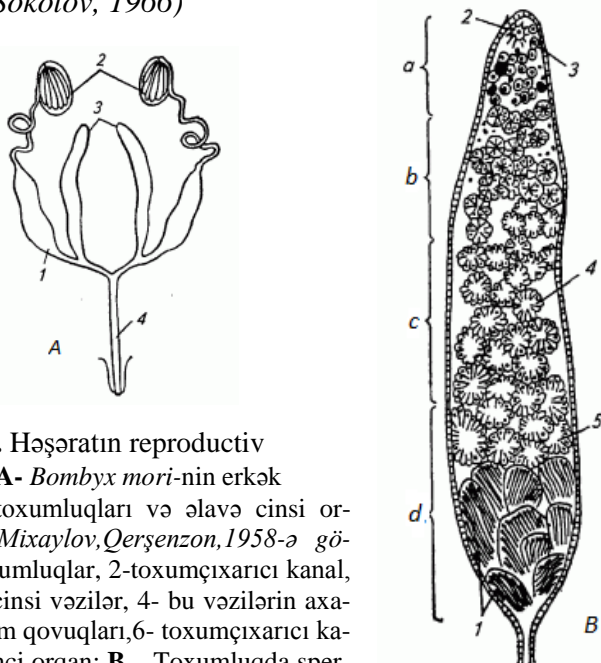
III qrup, yeganə haldır ki, diribala verən və *Glossina* cinsinə aid olan milçəklər aiddir. Bu zaman yeganə oosit (və ya embrion) yalnız bir ovarioda inkişaf edir, digər ovariolarda isə previtellogen oositlər olur.

Müəllifin fikrincə, I və II qruplara aid olan həşəratlarda sinxron vitellogenezin tənzimi, *ovarial hormonu* adlanan birləşmə tərəfindən həyata keçir. Bu hormon, vitellogen oositlər tərəfindən sintez olunur və qonadotrop hormonlara ingibirləşdirici təsir göstərir. Ovarial hormonu yalnız 4 növdə - *Rhodnius prolixus*, *Musca domestica*, *Blatta orientalis*, *B.germanica* –da aşkarlanmış və onun kimyəvi təbiəti məlum deyildir.

***Spermatogenezin hormonal tənziminə*** dair məlumatlar ziddiyyətlidir. Belə ki, növlərin çoxunda toxumluqların inkişafının endokrin sistemdən az asılı olması barədə məlumatlar vardır.

Spermatogenezin hormonal tənziminin olmaması haqqında məlumatlar çəyirtkəkimilər – *Locusta migratoria* (Girardie, 1966), *Schistocerca gregaria* (Szollosi, 1975), *Anacridium aegyptium* (Girardie, Granier, 1974), taxtabiti *Oncopeltus fasciatus* (Economopolus, Gordon, 1971), tarakan *Periplaneta americana* (Blaine, Dixon, 1970) müəyyən olmuşdur. Tarakanın VII-X yaşlı nimfaları üzərində aparılmış mikroçərrahiyyə yolu ilə müəyyən olunmuşdur ki, onlarda toxumluqların inkişafı, neyrosekretor hüceyrələr və PTV-dən asılı deyildir.

Ümumiyyətlə, həşəratların erkək fərdlərinin reproduktiv sisteminin quruluşu ətraflı şəkildə tədqiq olunmuşdur (şəkil 44, A, B). Spermatogenezin sitoloji aspektlərinə dair də məlumatlar vardır (Sokolov, 1966)



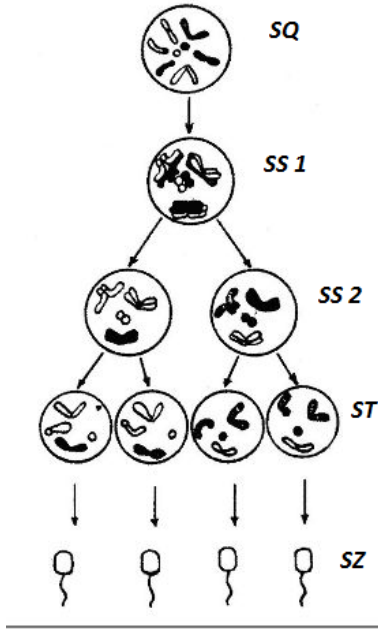
**Şəkil 44.** Həşəratın reproductiv sistemi: **A**- *Bombyx mori*-nin erkək fərdinin toxumluqları və əlavə cinsi orqanları (Mixaylov, Qerşenzon, 1958-ə görə): 1-toxumluqlar, 2-toxumçıxarıcı kanal, 3- əlavə cinsi vəzilər, 4- bu vəzilərin axarı, 5-toxum qovuqları, 6- toxumçıxarıcı kanal, 7- cinsi orqan; **B** - Toxumluqda spermatogenezin fazaları (Gillot, 1980-ə görə): a- hermarı, b,c,d - böyümə, yetişmə, transformasiyanın müvafiq zonaları: 1- spermatozoidlər, 2- apikal hüceyrə, 3- spermatoqoniya, 4- spermatositlər, 5- spermatidlər

Həşəratda cüt toxumluqları, tırtılların 2-ci və 3-cü yaş dövründə fərqləndirmək mümkündür. Böyümə və orqanogenez zamanı bəzən toxumluqlar birləşib tək orqanı əmələ gətirir (məsələn, pulcuqqanadlılarda). Toxumluq bir və ya bir neçə toxum follikulasından formalaşır ki, burada spermatogenez prosesi gədir. Yetişmiş spermatozoidlər cüt toxum boruları vasitəsilə toxum qovuqlarına keçirlər və toxumçıxarıcı kanala düşmədən əvvəl, burada toplanırlar. Sonuncu erkək cinsi hüceyrələri kopulyasiya orqanı vasitəsilə xaric edir (şəkil 44, A).

Toxum follikulaları bir neçə zonadan ibarətdir (şəkil 44, B). Həmin follikulalar bir-birindən cinsi hüceyrələrin differensiasiya səviyyəsinə görə fərqlənir. Belə ki, spermatogoniyalar apikal zonada təkrar mitotik bölünməyə məruz qalaraq, birinci sıra diploid spermatozoidləri əmələ gətirir. Birinci meiotik bölünmədən sonra ikinci sıra spermatozoidlər, sonradan isə ikinci bölünmə baş verir və qaploid xromosomlu spermatozoidlər formalaşır. Spermatozoidlər əmələ gəldikdən sonra spermatogenezin postmeiotik dövrü, yəni spermatogenez başlanır. Spermatogenez – sentrioli və mitoxondrilərin mürəkkəb dəyişiklikləri, akrosoma və qamçının əmələ gəlməsi və s. prosesləri əhatə edir, nəticədə spermatozoidlər formalaşır.

Həşəratların çoxusunda spermatozoidlərin meyozu eyni yolla gedir. Lakin spermatogenez prosesi müxtəlif üsulla həyata keçə bilər. Bu, müxtəlif növlərdə spermatozoidlərin quruluşunun spesifikliyi ilə əlaqədardır.

Spermatozoidlər bir spermatogoniyanın sələfləridir və onlar qeyri-tam hüceyrəvi bölünmədən sonra sitoplazmatik kanallar vasitəsilə birləşmi halda qalırlar (şəkil 45). Bu zaman somatik hüceyrələrdən formalaşan örtük qatına malik toxum sistaları əmələ gəlir. Spermatozoidlərin əmələ gətirdiyi sinsiti, spermatogenezin son mərhələlərində ayrı-ayrı hüceyrələrə parçalanır (*Tokuyasu et al., 1972*). Toxumluğun əsas elementi, təpə, yəni uc hissəsində yerləşən apikal hüceyrələr və ya hər follikuladır.



**Şəkil 45.** Xromosom konfigurasiyalı spermatogenezin sxemi (Tokuyasu et al., 1972-ə görə): SQ- spermatogonilər, SS1- birinci sıra spermatositlər, SS 2- ikinci sıra spermatositlər, ST- spermatidlər, SZ- spermatozoidlər

Bəzi növlərdə məsələn, *Diptera*-da sistalar aşkar olunmamışdır. İlk spermatogoniyalar apikal hüceyrələrlə bağlı olur. Apikal hüceyrələrin mənsəyi və funksiyası tam şəkildə tədqiq olunmamışdır. Adətən onlar, imaginal mərhələyə qədər fəaliyyət göstərir və spermatogenezin sonunda degenerasiyaya uğrayırlar (Ruzen-Ranqe, 1980).

Qeyd etmək lazımdır ki, bəzi həşərat növlərində (məsələn, *O. fasciatus*) toxumluqlarda aşkarlanan qidalandıran hüceyrələrin rolu məlum deyil. Spermatogenezdə onların trofik funksiyası və mənsəyi barədə heç bir məlumat yoxdur. *Drosophila*-da qidalandıran hüceyrələr apikal və interstisial hüceyrələrin (digər hüceyrələrin formalaşmasında iştirak edən) dəyişkənlik mərhələlərindən biri olması haqqında fikir söylənilir (Kojanova, Reutskaya, 1983).

Həşəratın çoxusunda spermatogenezin meiotik fazası, *corpora allata* və PTV-nin fəaliyyət göstərdiyi zaman, yəni imaginal mərhələyə qədər davam edir. Yetkin fərdlərin toxumluqları, əsasən spermatidlər və spermatozoidlərdən ibarət olur. Pulcuqqanadlılarda (*Lepidoptera*) isə spermatogenez pup mərhələsində bitir (Retmakaran, Grisdale, 1970, Danilova,



1976). Əksinə, böcəklərdə (*Coleoptera*) spermatogenezin bütün ilkin mərhələləri inkişaf boyu müşahidə olunur. *Ceratitis capitata* milçəyinin yetkin fərdləri qanadlanmadan bir neçə gün sonra da yetişməmiş toxumluqlara malik olurlar.

Spermatogenezin ayrı-ayrı dövrləri, onların həşəratın inkişaf fazalarına uyğun gəlməsi bir dəstə daxilində də dəyişə bilər. Görünür bu, növün nəsilərinin sayı, diapauzanın olub-olmaması və s. asılıdır. Məsələn, məlumat vardır ki, fakultativ (baş verməsi mütləq olmayan) diapauzanın xas olduğu taxtabitilərdə (*Dysdercus koenigii*, *Rhodnius prolixus*, *Oncopeltus fasciatus*) yetişmiş sperma toxumluqlarda imaginal qabıqdəyişmədən sonra əmələ gəlir. Halbuki, obliqat (mütləq) imaginal diapauza zamanı məsələn, zərərli bağacıqda (*E.intergriceps*) spermatogenez yetkin fərdin qanad açmasından bir neçə ay keçdikdən sonra da bitmir (*Şinyayeva, 1980*).

Tırtıl (sürfə) və puplarda toxumluqların morfogenetik proseslərinin sürətinə ekdizon əhəmiyyətli dərəcədə təsir göstərə bilər. Belə ki, *E.kuchniella*-nın pup qonadaları olan mühitinə ekdizonun əlavə edilməsi, cüt toxumluqların tək orqan formasında birləşməsini tezləşdirir. Məlum olmuşdur ki, hətta in vitro şəraitdə belə ekdizon stimüləedici təsirə malik olur: diapauzada olan odluca *Ch.suppressalis*-in sürfələrinin qonadalarında ekdisteron demək olar ki, 2 dəfə spermatidlərin əmələ gəlməsini, hüceyrələrin miqrasiyasını, toxumluq divarının əzələ liflərinin yığılmasını tezləşdirir (*Yagi et al., 1969*).

Müəyyən edilmişdir ki, endogen və ekzogen ekdizon *R. prolixus* sürfələrinin toxumluqlarında mitotik indeksi 2 dəfə artırır. Sübut olunmuşdur ki, tut ipəkqurdu *Bombyx mori*-nin spermatositlərində meyozun başlanması üçün ekdisteroidin olması vacibdir (*Mitsui et al., 1976*).

Yuvenil hormonunun spermatogenezin tənzimində roluna gəldikdə, onu qeyd etmək lazımdır ki, bu hormon, yaş dövrünün sürəkliyinə təsir göstərməklə, həmin prosesin davamiyyətini müəyyənləşdirə bilər. Məsələn, qansoran taxtabiti *R. pro-*

*lixus*-un toxum sistalarında 16 hüceyrəsi olan 3-cü yaş dövründə olan sürfələrin allatektomiyası, “cırtıdan” imagoların yaranmasına səbəb olur. Bu cırtıdan imagolar, cinsi hüceyrələrin mezodermal və ekdodermal strukturlarının metamorfozunun gedişinə baxmayaraq, yalnız birinci sıra spermatositlər (SS 1) mərhələsinə çata bilər. Həmin əməliyyat 4-cü yaş dövründə olan sürfələr üzərində aparıldıqda, toxum sistalarında ən çoxu 64 hüceyrəsi olmuş və formalaşan imagonun toxumluqlarında spermatozoidlər müşahidə olunmuşdur.

Pulcuqqanadlılardan *Spodoptera litura* sovkası üzərində YH ilə aparılmış təcrübələr əsasında hormonun dolaylı təsiri qeydə alınmışdır: hormonun yüksək titri son tırtıl yaşının uzanması və bununla da toxumluqların inkişafının ləngidilməsinə gətirib çıxarmışdır (*Yagi, Kuramochi, 1976*).

**Erkək və dişi fərdlərdə əlavə cinsi vəzilərin inkişafının tənzimi** son illərin bir çox tədqiqatlarının əsas mövzusu olmuşdur (*Kojanova, Reutskaya, 1983*). Erkək fərdlərdə əlavə cinsi vəzilər, toxumçıxarıcı borulara açılan kisəciklərdir, bəzən qıvrılan borucuqlar formasında olur (şəkil 44, 3). Bu vəzilərin sayı müxtəlif cinslərdə fərqlidir: növlərin çoxunda iki, məsələn, tarakanlarda (*Blattoptera*) həddən artıq çox olur. Əlavə cinsi vəzilərin divarı xarici membrana və endoplazmatik retikulumu yaxşı inkişaf etmiş epitel hüceyrələrindən ibarətdir.

Vəzilərin sekreti, kopulyasiya prosesində ötürülür və spermatoforum əmələ gəlməsinə, əsas toxum mayesinin yaranmasına sərf olunur. Fərz olunur ki, bu vəzilərin sekretinin əsas funksiyası, spermatozoidlərin hərəkətinin fəallaşmasına şərait yaratmaqdır. Erkəklərdə əlavə cinsi vəzilərin sekreti dişilərə müxtəlif bioloji və fizioloji təsir göstərir: onların cinsi fəallığını stimulə edir, yumurtaqoyma prosesini sürətləndirir (*Chen, Baumann, 1972*).

Məlumdur ki, əlavə cinsi vəzilərin differensiasiyası, yuvenil hormonu və ekdizon hormonlarının olmadığı şəraitdə həyata keçir. Belə ki, zərərli bağacıq *E. integriceps* –in son yaşda

olan sürfələrinə yuvenil hormonunun sintetik analoqu ilə (yuvonoid) təsir etdikdə, differensiasiya əlamətləri görünən əlavə cinsi vəzilərin inkişafı erkək fərdlərdə tormozlanmışdır (*Reutskaya və b., 1979*). Lakin əlavə cinsi vəzilərin fəallaşması, həmçinin sintez və ifrazetmə mexanizmlərinin inkişafı, hormonların stimulyasiyasını tələb edir.

Müəyyən edilmişdir ki, əlavə cinsi vəzilərin sekretor fəaliyyətinə *corpora allata* vəzilərinin hormonu tənzimləyici təsir göstərir. Məsələn, çəyirtkə (*S. gregaria*), şala (*M. sanguinipes*), tarakan (*P. americana*), kolorado böcəyi (*L. decemlineata*), böcək (*Pterostichus nigrita*), kəpənək (*D. plexippus*) erkək fərdlərində bu, sübuta yetirilmişdir.

*Tenebrio molitor* –un dişi fərdlərində bu vəzilərin orqanogenezinin təcrübi yolla tədqiqi onu göstərdi ki, ilk əlamətlərin – rüseymin böyüməsi və tam imaginal inkişafı ekdizonun iştirakı ilə baş verir. Lakin həm dişi, həm də erkək fərdlərdə əlavə cinsi vəzilərin sekretor fəaliyyəti, əlavə cisimlərin (c.a.) vasitəsilə tənzimlənir (*Engelmann, 1968, 1970*).

#### **II.4. Hormon analoqlarının metamorfoz və reproduktiv inkişafa təsiri**

Həşəratın ontogenezinə hormonların titri sabit qalmır, bir fazanın inkişafı dövründə kəskin dəyişikliklərə uğrayır. Dövr edən hemolimfada ayrı-ayrı hormonların miqdarının müvafiq şəkildə dəyişilməsi, genetik cəhətdən proqramlaşdırılmış böyümə və differensiasiya proseslərinin inteqrasiyasını, həyata keçirilməsini təmin edir. Ontogenezin müxtəlif mərhələlərində ekzogen hormonal müdaxilə və ya antihormonal preparatlarla təsir, süni surətdə orqanizmdə hormonların titrinin dinamikasının dəyişilməsinə səbəb olur. Belə ki, süni surətdə müdaxilə yolu ilə böyümə və differensiasiya proseslərinin ardıcılığını, istiqamətini kəskin dəyişməklə, orqanizmin inkişafına istənilən

yönəm vermək olar. Bu zaman yaranan dishormoniya orqanizmin məhv olması ilə nəticələnir.

Qeyd etmək lazımdır ki, ekzogen müdaxilə xüsusi şəraitdə həyata keçirilir, yəni ekzogen hormon və ya onun sintetik analoqu, orqanizmdə təbii hormonun titrinin minimal səviyyədə olduğu (yaxud heç olmadığı) dövrlərdə daxil edilməlidir. Yalnız bu halda görünən effektləri əldə etmək mümkün olur.

Antihormonal preparatlardan istifadə etdikdə isə əksinə, yalnız hormonların titrinin orqanizmdə yüksək olduğu dövrlərdə (ən yüksək həssaslıq dövrlərində) müdaxilə, müsbət nəticə verir. Ümumiyyətlə, həşəratlarda ayrı-ayrı hormonal preparatlara qarşı ən yüksək həssaslıq dövrləri, praktiki olaraq, qeyri-həssas olan mərhələlərlə növbələşir. Müəyyən ekzogen hormon və ya onun analoquna qarşı yüksək həssaslığı ilə xarakterizə olunan, təsirdən sonra normal inkişaf proqramı pozulan həmin dövrlər *“həssas”* və ya *“kritik”* dövrlər adlanır. Hazırda müxtəlif zərərverici həşəratlara qarşı mübarizə sistemində hormona-bənzər birləşmələrdən istifadə perspektivliyi ilə bağlı olaraq, bir çox bioloji fəal maddələrə qarşı ən yüksək həssaslıq dövrləri tədqiq olunmuşdur. Xüsusən də yuvenil hormonlarının funksional fəaliyyətini imitasiya edən bioloji fəal maddələr, yuvenoidlərə qarşı həssaslıq dövrləri ətraflı öyrənilmişdir.

Eksperimental yol ilə sübut olunmuşdur ki, fərdi inkişafın hər fazasında kritik dövrlər həm başlanma vaxtı, həm də sürəkliyinə görə növ spesifikliyinə malikdirlər. Bu, ilk növbədə, entomoloji obyektin histogeneza və differensiasiya proseslərini tənzimləyən endogen hormonların titrinin dinamikasının növ xüsusiyyətləri ilə əlaqədardır.

Ekzogen hormonal müdaxiləyə qarşı həssaslıq dövrləri, yəni həmin kritik dövrün başlanması və davamiyyəti, vəzilərin sekretor fəaliyyətinə təsir göstərən bir sıra xarici amillərdən asılıdır. Məsələn, həşəratı aşağı temperatur şəraitində saxladıqda onun yuvenoidlərə qarşı həssaslıq dövrünün uzanmasını qeydə almışlar. Həmçinin amputasiya və ya epidermisin zədələnməsi

zamani baş verən regenerasiya hüceyrələrdə yenidən bərpa işinə təsir göstərə bilər (*Slama et al., 1974*). Lakin həşəratın ac qalması kritik dövrün sürəkliyinə təsir göstərməsə də onun başlanmasını təxirə sala bilər. Buna səbəb, sekretor tsikllərin həşəratın qidalanma xüsusiyyətlərindən ümumi asılılığıdır. Belə ki, növlərin çoxusunda qabıqdəyişmə hormonu – ekdizonun ifrazı, yalnız qidalanmadan 24-36 saat keçdikdən sonra baş verir.

Deməli, həşəratın ekzogen hormonal müdaxiləyə qarşı həssaslıq dövrü dinamik prosesdir və süni yolla idarə oluna bilər.

Məlum olduğu kimi, metamorfozu şərtləndirən, hüceyrələrin intensiv differensiasiya prosesləri, həşəratların müxtəlif toksonomik qruplarında vaxt baxımından uyğunsuzluq təşkil edir. İnkişafı natamam çevrilmə yolu ilə keçən növlərin çoxusunda (*Hemimetabola*) bu proseslər son sürfə yaşının birinci yarısına müvafiq gəlir. Ekzogen hormon və ya sintetik analogun həmin dövrdən sonra daxil edilməsi, həşəratın preparata qarşı həssaslığını yüzdən min dəfəyə qədər azaldır. Tam metamorfozun xas olduğu həşərat növlərində (*Holometabola*) intensiv differensiasiya prosesləri tırtıl-pupa və pupun-imagoya çevrilmə mərhələlərində baş verir. Lakin növlərin bəzilərində tırtıl-pup metamorfozunun kritik dövrləri son tırtıl yaşının birinci yarısına (amerika ağ kəpənəyi *Hyphantria cunea*, *Agrotis* cinsinə aid olan sovkalar), digərlərində isə orta və ya yaşın ikinci yarısına (tut ipəkqurdu *Bombyx mori*, mum güvəsi *Galleria mellonella*) müvafiq gəlir (*Slama, 1971; Burov və b., 1974*).

Atipik inkişafın xas olduğu bəzi növlərdə (məənə *Acyrtosiphon pisum*) kritik dövrü son yaşdan əvvəlki mərhələdə qeydə alınmışdır (*Sehna, 1976*). Bəzən ekzogen müdaxiləyə qarşı həssaslıq dövrü, son yaşa qabıqdəyişmə ilə deyil, bir başqa amillə müəyyənləşir məsələn, qansoran taxtabiti *Rhodnius prolixus*-da olduğu kimi. Bu növlərdə, kritik dövr yalnız qida qəbulundan sonra baş verir (*Wigglesworth, 1969*).

Tədqiqatların nəticələrinə görə, kritik dövrün başlanması və davamiyyətinə təsir edən amillərdən biri də fototermoperiodik şəraitdir (cədvəl 1). Belə ki, *Noctuidae* və *Pieridae* nümayəndələrində ekzogen müdaxiləyə qarşı ən yüksək həssaslıq dövrü, növlərin yumurta fazasından başlanaraq, inkişaf etdikləri fototermoperiodik şəraitdən asılı olaraq dəyişir (*Kuliyeva, 1999*)

C ə d v ə l 1

**Müxtəlif fototermoperiodik rejimlərdə *Noctuidae*, *Pieridae* tırtıllarında yuvenoidlərə qarşı ən yüksək həssaslıq dövrləri**

N ö v l ə r	Fototermik rejimlər	
	25 <sup>0</sup> C 16 s	20 <sup>0</sup> C 12 s
<i>Heliothis armigera</i>	IV, 2-ci günü	III-IV qabıqdəyişmənin 1-ci günü
<i>Agrotis segetum</i>	VI, 2-3-cü günlər	V-VI yaşlar
<i>Phytometra gamma</i>	V yaşa qabıqdəyişmənin 1-ci günü	III-IV, qabıqdəyişmənin 3-4-cü günləri
<i>Barathra brassicae</i>	V, 3-cü gün – VI, 2-ci günü	V, qabıqdəyişmənin 2-3-cü günləri
<i>Pieris brassicae</i>	V, 1-3-cü günləri	IV, qabıqdəyişmənin 3-4-cü günü, V yaş
<i>Pieris rapae</i>	V, 1-ci günü	IV-V yaşlar

Növlərin çoxusunda pup→imaginal metamorfozun kritik dövrü, pupa qabıqdəyişmədən dərhal sonra başlanır və bu inkişaf mərhələsinin 1/3 dövrünü əhatə edir: nisbətən az sürəkliyə malik olur. Lakin pup diapauzası zamanı onun başlanması müəyyən müddət təxirə salınır (*Riddiford, 1972*). Bir qrup alimlərin əldə etdiyi nəticələri ümumiləşdirən Sehnal (*Sehnal, 1976*) belə bir qanunauyğunluğu aşkar etmişdir ki, farat və ye-

nicə qabıq dıyışmış puplar, yuvenoidlərə qarşı ən yüksək həssaslığa malikdirlər. Lakin bu, həşəratların hamısı üçün belə deyil məsələn, böyük un bəcəyində dərhal qabıqdəyişmədən sonra yuvenoidlə təsir, praktiki olaraq, morfogenetik effekt əmələ gətirmir (*Dedos et al., 1993; Shaaya, 1993*). Belə ki, pupların həssaslığı tədricən artır və 18 saatda maksimuma çatır, 24 saat eyni səviyyədə qaldıqdan sonra 32-saatlıq puplarda kəskin surətdə azalır (*Reddy, Krishnakumaran, 1973*). Həmin müəlliflər qeyd edirlər ki, yenidən formalaşmış pupların həssaslığı, yuvenoidlə eyni zamanda ekdisteronun daxilə inyeksiyası nəticəsində də kəskin yüksələ bilir. Görünür bu qabıqdəyişmə hormon analoqunun sinergetik təsiri, onun pup-imaginal apolizisini tezləşdirmək və epidermal hüceyrələrin inkişafını sinxronlaşdırmaq qabiliyyəti ilə bağlıdır.

Yuvenoidlərin təsiri nəticəsində əmələ gələn effektləri düzgün izah etmək üçün onu nəzərə almaq lazımdır ki, müxtəlif orqanlar və toxumalar kritik dövrü asinxron keçirirlər, yəni eyni vaxtda baş vermir. Çünki zaman baxımından ayrı-ayrı toxumalarda hüceyrə differensiasiyası prosesləri eyni vaxtda getmir. Hətta bədənin ayrı-ayrı hissələrində eyni bir toxumada hüceyrə differensiasiyası müxtəlif vaxtda baş verə bilər (*Seh-nal, 1968*). Ekzogen hormonun daxil edilməsinə qarşı cavab reaksiyası olaraq, epidermal hüceyrələr tırtıl kutikulasını sintez etmək qabiliyyətini itirir və bu, pup kutikulasının əmələ gəldiyi nahiyədə, yəni baş və anal buğumlarda daha aydın biruzə verir. Yuvenil hormonu ilə təsiri bir qədər gecikdirdikdə, bədənin çox hissəsində buna qarşı cavab reaksiyası itir və yalnız qarıncığın orta buğumlarının ön və yan hissələrində epidermal hüceyrələrin hormona qarşı həssaslığını saxlaması müşahidə edilir. Fərdlərin preparatla təsirini daha gec həyata keçirdikdə həmin hormona qarşı həssaslıq yalnız interseqmentar membranalarda aşkarlanır (*Kuliyeva, 1999*).

Analoji qanunauyğunluq inkişafı tam çevrilmə yolu ilə gedən növlərdə (*Holometabola*) sürfə-pup metamorfozunda

qeydə alınır. Belə ki, Slama (*Slama, 1971*) həmin həşərat növlərində imaginal disklər, qanad rüşeymləri, baş və döş çıxıntıları, genetal buğumların epidermal hüceyrələrinin, qarın epidermal hüceyrələrinə nisbətən yuvenoidlərə qarşı daha qısa həssaslıq dövrünə malik olduğunu müəyyənləşdirmişdir. Müəllif bu təzahürü, metamorfozun gedişi zamanı bədən nahiyələrinin daha dərin dəyişikliklərə məruz qalması ilə izah edir.

*Hyalophora cecropia* ipəkqurdunun son yaşlı tırtıllarının epidermal hüceyrələrinin yuvenoidlərə qarşı həssaslığı. qabıqdəyişmə anından 9-10 gün müddətində davam edir. Sonradan kəskin surətdə azalma, bağırsağın boşalması və barama sarıyana kimi (13-14 gün) tamamilə yoxolma qeydə alınır. Bütün bu müddət ərzində tırtılın daxili orqanları heç bir həssaslıq nümayiş etdirmirlər. Lakin barama hazır olduqdan sonra vəziyyət dəyişir və epidermal hüceyrələr yuvenoidlərin ən yüksək dozalarına qarşı heç bir həssaslıq ifadə etmədiyi halda, daxili orqanlar preparata qarşı həssaslığını saxlayır. Xüsusən də bu dövrdə ən yüksək həssaslığa döş əzələsi, bağırsağ, piy cismi, qonadalar və onların əlavə cisimləri malik olur (*Riddiford, 1972*). Bu xüsusiyyət, *Holometabola*-ın bütün növlərinə xas deyil məsələn, arı odlucası *Galleria mellonella*- da tırtıl-pup metamorfozu zamanı həm xarici örtük qatı, həm də daxili orqanları yuvenoidlərə qarşı həssaslığını barama sarıyana kimi saxlayır, sonradan bu həssaslıq tamamilə itir (*Sehnal, Meyer, 1968*). Görünür bu fərqlilik, hər növün pup mərhələsinin sonrakı inkişaf dövrünə xas olan xüsusiyyətlərlə əlaqədardır.

*Galleria mellonella* puplarının inkişafı, tırtıl-pup metamorfozundan sonra 24 saat ərzində başlanır. Bu, tırtıl toxumalarının differensiasiya proseslərinin hələ tırtıl mərhələsində bitməsinə tələb edir. Lakin sekropia ipəkqurdu pupları uzun müddət qeyri-fəal halda qalırlar ki, bunu diapauza halının formalaşması ilə izah etmək lazımdır. Həmin vəziyyət onlara daxili daxili orqanların tırtıl-pup metamorfozunu ləngitməyə



imkan yaradır. Bu halın bitməsi isə bilavasitə öncə gələn qaböqdəyişmədə və ya ondan sonrakında baş verir.

C ə d v ə l 2

**Müxtəlif növ həşəratda yuvenoidlərə qarşı həssaslıq dövrünün sürəkliyi (Sehnal, 1976-a görə)**

N ö v	Yaşı ümumi sürəkliyi, gün	Həssaslıq dövrünün sürəkliyi, %	Təsirin optimal vaxtı, %-lə
<i>Nauphoeta cinerea</i>	27	85	50
<i>Schistocerca gregaria</i>	14	60	10
<i>Pyrrhocoris apterus</i>	7	50	0
<i>Dixippus morosus</i>	20	75	50
<i>Galleria mellonella</i>	8	85	75
<i>Carpocapsa pomonella</i>	10	50	30
<i>Phytometra gamma</i>	9	75	50
<i>Spodoptera litura</i>	7	55	25
<i>Pieris brassicae</i>	7	55	25
<i>Leptinotarsa decemlineata</i>	12	70	-
<i>Trigoderma granarium</i>	13	85	75
<i>Caryedon gonagra</i>	17	85	75
<i>Hylobius abietis</i>	30	90	-
<i>Chironomus thummi</i>	12	75	60

Toxuma və orqanların həssaslığının başlanmasının eyni vaxtda baş verməsi, həşəratın metamorfozun hər mərhələsində yuvenoidlərə qarşı həssaslığı saxlamasına gətirib çıxarır.

Cədvəl 2-də 14 növ üçün tırtıl mərhələsinin son yaş dövründə yuvenoidlərə qarşı həssaslığın davamiyyəti təqdim olunmuşdur. Burada təsirin optimal vaxtı, yəni ən çox morfoqenetik effektin qeyd olunduğu dövr, yaşın ümumi sürəkliyindən faizlə göstərilmişdir.

Yuvenoidlərlə işləyən zaman nəzərə almaq lazımdır ki, növlərin çoxunda kritik dövrlər arasında intervalın az olması onların üst-üstə düşməsinə səbəb ola bilər. Kritik dövrlərin bu cür yaxınlaşması nəticəsində yuvenilizasiyadan sonra əldə olunaçaq bioloji effektləri bütün postembrional inkişaf boyu əldə etmək imkanı vardır. Məsələn, amerika ağ kəpənəyi *Hyphantria cunea* – da bu hal, növün yuvenoidlərə qarşı yüksək həssaslıq dövrünün uzun olması ilə (bir neçə həftə davam edir) nəticələnir və praktiki olaraq, tırtılların son yaşı, pup, imaginal inkişaf fazalarını əhatə edir (*Burov və b., 1976*).

Eksperimental yolla təsdiq olunmuşdur ki, bir kritik dövr ərzində, hətta müxtəlif kritik dövrlərin ardıcıl surətdə gedişi zamanı yuvenoidlərlə təsir, müxtəlif cavab reaksiyalarının alınmasına səbəb olur. Belə ki, ekzogen hormonal müdaxilə, müxtəlif inkişaf mərhələsində olan və bir-birindən həssaslıq dərəcəsinə görə fərqlənən toxumalara təsir göstərir. Metamorfozun eyni mərhələsində yuvenilizasiyadan sonra əmələ gələn morfoqenetik effektlərin çoxşəkilliliyinin səbəbi, ayrı-ayrı toxuma və orqanların *kritik dövrlərinin asinxron* olmasıdır. Metamorfozun müxtəlif mərhələlərində yuvenil hormonu analogu ilə təsir göstərdikdə müşahidə olunan çoxşəkilliliyin əsas səbəbi, toxumaların differensiasiyasının əsas mərhələlərinin gedişi zamanı ardıcılığında *növ spesifikliyi* -nin olmasıdır.

Aşkar edilmişdir ki, *prokosenə* və digər antiyuvenil preparatlara qarşı həssaslığın kritik dövrləri tamamilə fərqlidir və bu, təsir mexanizminin xüsusiyyətləri ilə bağlıdır. Nəzəri cəhət-

dən həmin fərqliliyi, bu tip birləşmələrə qarşı həssaslığın ən yüksək dövrünün, endogen YH-ın maksimal səviyyəsinə uyğun gəlməsi ilə izah etmək olar. Belə ki, eksperimental yol ilə sübut olunmuşdur ki, sürfə (tırtıl) mərhələsinin istənilən yaş dövründə (son yaş müstəsna olmaqla) həmin preparatla ekzogen müdaxilə vaxtsız metamorfozun baş verməsinə, yəni imaginalizasiyaya səbəb olur. Prokosenaların təsirindən sonra yuvenil hormonun titrinin kəskin azalmasına səbəb, əlavə cisimlərin (c.a.) degenerasiyasıdır (*Unnithan et al., 1977; Farag, Varjas, 1981*).

Məlumdur ki, həmin vəzilərin inkişaf səviyyəsi sürfə fazasının yaş dövründən asili olaraq dəyişir, yəni onun tsikli ekzogen müdaxilə zamanı əmələ gələcək effektlərin təzahür dərəcəsi və vaxtına təsir göstərir. Məsələn, südləyən biti *Oncopeltus fasciatus*-un 6-cı yaşa qabıqdəyişmiş 6-saatlıq sürfələrinə prokosena ilə təsir etdikdə vaxtsız metamorfoz baş verir və sonrakı qabıqdəyişmə zamanı (normal halda bir sürfə yaşından digərinə) xarici görünüşündə heç bir dəyişiklik biruzə verməyən imaginal formalar əmələ gəlir. Eyni ilə bu təsiri 24-48-saatlıq sürfələr üzərində apardıqda inkişafın normal gedişi pozulmur, lakin formalaşan yetkin fərdlər steril (dölsüz) olurlar. Ekzogen təsiri 4-cü yaşın sonu-5-ci yaşın əvvəlində apardıqda, ümumiyyətlə heç bir mənfi nəticə, anormallıq müşahidə olunmur (*Masner et al., 1979; Unnithan, Nair, 1979*). Görünür ki, 4-cü yaşın sonunda corpora allata vəzilərinin sekretor fəallığı bu növdə, əhəmiyyətli dərəcədə azalır, amma 5-ci yaş sürfələrdə praktiki olaraq, tamamilə kəsilir. Ehtimal ki, prokosenalar ilə təsir, fəal sekresiyanı həyata keçirən əlavə cisimlərə (*corpora allata*) ingibirləşdirici təsir göstərir və onların atrofiya olunmasına səbəb olur. Qeyri-fəal vəzilərə isə prokosenalar təsir göstərmir, yəni daxili tənzimləyici mexanizmlərin təsiri altında hormonun ifrazını dayandıran zaman, bu effekt əldə olunmur və hətta, sonrakı mərhələlərdə onlar sekretor fəaliyyətin bərpa olunmasına mane olurlar.

Deməli, prokosena tipli birləşmələrə qarşı yüksək həssaslıq dövrü (postembrional inkişafın sürfə fazasının son yaşdan əvvəlki mərhələyə qədər) bir neçə kritik mərhələni əhatə edir. Adətən həmin dövrlər, əlavə cisimlərin ən yüksək sekretor fəaliyyətindən əvvəl formalaşır və yaşın birinci hissəsinə müvafiq gəlir.

Həşəratların *ekdizon* və *ekdizoidlərə* qarşı ən yüksək həssaslıq dövrləri haqqında məlumatlar azdır. Belə hesab edilir ki, kiçik yaşlı sürfələr (tırtıllar) həmin birləşmələrə qarşı ən yüksək həssaslığa malik olurlar. Bunu sürfəarası (tırtıllarası) mərhələlərdə YH-ın titrinin yüksək olması ilə izah edirlər (*Slama et al., 1974*). Ekdizoidlərin təsiri zamanı qeydə alınan effektlər, həşərat metamorfozu keçirən zaman – son yaşlı sürfə (tırtıl) və puplarda müşahidə edilmişdir (*Sehnal, 1971, 1972*).

Metamorfoz zamanı yuvenoidlərlə təsirdən sonra əmələ gələn effektlər, yəni toxumaların differensiasiyası prosesinin pozulması, yubadılması və ya tamamilə qarşısının alınması, bir fazadan digərinə qabıqdəyişmədən sonra öncəki fazanın xarici və ya daxili əlamətlərinin saxlanması ilə nəticələnir. Sonda yuvenoidlərlə təsirə məruz qalmış həşəratlarda qeydə alınan effektləri, *dönər və dönməz proseslər* kimi qiymətləndirmək olar (*Sehnal, 1976*).

*Dönər proseslərə* həşəratların müxtəlif tipli reaksiyalarını aid etmək olar və bu zaman preparatlarla işlənmiş fərdlər öz inkişaflarını bitirmək qabiliyyətini itirmirlər. Adətən bu tip reaksiyalara, tırtılların son yaş dövrünün uzadılması və qidalanma, böyümənin davam etməsi, yaxud əksinə, qidalanmanın dayanması və tırtılların diapauzayabənzər hala düşməsi aiddir. Bu kateqoriyaya, qidalanmanı davamətmə qabiliyyətindən asılı olmadan, əlavə sürfə (tırtıl) yaş dövrlərinin əmələ gəlməsini də aid etmək olar. Əsas odur ki, bütün bu effektlər dönərdirlər və yalnız metamorfozun başlanmasını ləngidə bilirlər: həşəratın inkişafının yetkin mərhələyə çatmasına mane olmurlar.

*Dönməz effektlərlə* xarakterizə olunan proseslər, özündə progressiv inkişafın bəzi əlamətlərini daşıyan natamam formaların (supertırtıl və supersürfələr), yəni tırtıl və sonrakı fazaların səciyyəvi əlamətlərini daşıyan aralıq formaların əmələ gəlməsi ilə fərqlənir. Həmin əlamətlərə zahirən normal görünən, lakin inkişafdan qalmış daxili orqanlara malik olan pup və ya imago-lar da aiddir.

Orqanizmin cavab reaksiyası, hormonal preparatla (və ya onun analoqu ilə) təsir vaxtından, dozasından və sürəkliyindən asılı olaraq dəyişir. Məsələn, “əsgərcik” adlanan taxtabiti *Pyrrhocoris apterus*-da maksimal effekt ( 6-cı yaş sürfənin olması) yalnız ekzohormonal müdaxilə kritik dövrün əvvəlində aparıldıqda və təsirin sürəkliyi (yuvənoidlə ekspozisiya), toxumaların həssaslığının qaldığı dövrə qədər davam etdikdə nail olmaq mümkündür (cədvəl 3).

Hormonal təsiri son yaşa qabıqdəyişmədən dərhal sonra həyata keçirmək lazımdır və ekspozisiyanı 72 saatdan sonra başa çatdırmaq tələb olunur. Bu və ya digər tərəfə yerdəyişmə, effektin zəifləməsi və aralıq sürfə-imago formaların əmələ gəlməsinə gətirib çıxarır (*Williams, Slama, 1966*). Fərdlərin preparatla emalı, qabıqdəyişmədən 72 saat sonra aparıldıqda, farat imagonun inkişafı normal metamorfozla nəticələnir və gözlə görünən pozuntular, dəyişikliklər aşkar olunur (cədvəl 3).

İnkişafı natamam çevrilmə yolu ilə keçən həşəratlarda (*Hemimetabola*) yuvənoidlərin təsirinə qarşı tipik reaksiya – *abdultoidlərin* (sürfə ilə imago əlamətlərini daşıyan aralıq formaların) əmələ gəlməsi, nadir hallarda isə əlavə sürfə yaşının formalaşması təşkil edir. Lakin *Holometabola*-da, yəni postembrional inkişafında 2 metamorfozu keçirən həşərat növlərində cavab reaksiyaları daha geniş spektrin əldə olunması ilə fərqlənir.

Yuvabionla ekzohormonal təsir tırtıl fazasında aparıldıqda növlərin bir qisminə mükəmməl əlavə tırtıl yaşları (bəzən bir neçəsi), digərlərində isə qeyri-mükəmməl supertırtıllar,

aralıq tırtıl-pup, pup-imaginal formalar, eybəcər (anormal) yetkin fərdlər əmələ gəlir (şəkil 46) (Slama, 2013).

### C ə d v ə l 3

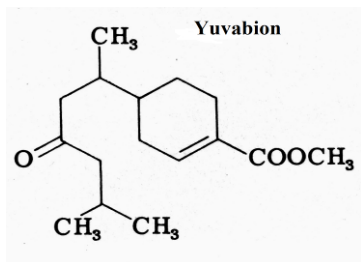
**Morfogenetik effektlərin xarakterinin *Pyrrhocoris apterus* taxtabitinin son yaş sürfələrinə yuvenoidlə təsirin sürəkliyindən asılılığı** (Williams, Slama, 1966-a görə)

Sürfə - V yaş			Fərat imago			Morfogenetik effekt
G ü n l ə r						
1-ci	2-ci	3-cü	4-cü	5-ci	6-cı	
						VI yaş sürfə
						VI yaş sürfə
						Abdultoidlər
						Abdultoidlər
						Abdultoidlər
						Abdultoidlər
						İmago

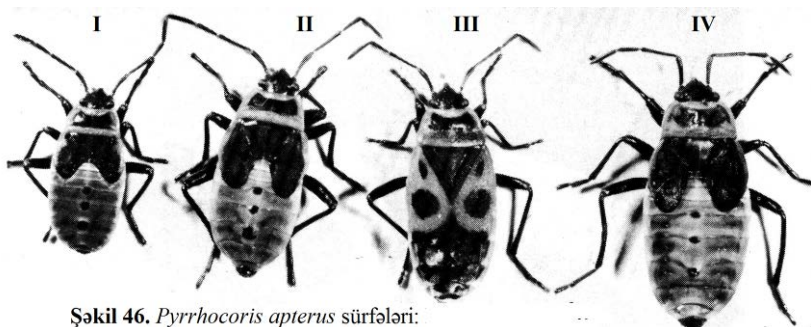
*Qeyd:* rənglənmiş sahələr yuvenoidlə ekspozisiyanın sürəkliyini əks etdirir

Yuvenilizasiya effektinin qiymətləndirilməsi, adətən xüsusi morfogenetik şkalaya görə aparılır. Bu şkalada həşəratın qabıqdəyişmədən sonra ayrı-ayrı orqanlarında baş verən və görünən morfogenetik dəyişiklikləri əsas götürülür. Hazırda müxtəlif növlər üçün hazırlanmış və istifadə olunan müxtəlif şkalalı hesablama sistemləri mövcuddur. Bura sadə 3-ballıq şkaladan tutmuş (effektin olmaması, zəif və güclü effekt) (Jacobson et al., 1972), çox mürəkkəb 12-ballıq şkalaya qədər

(yjuvenilizasiya effekti həşəratın orqanlarına təsirin miqdarı ilə qiymətləndirilir) (Wigglesworth, 1969) aiddir.



*pup-tırtıl abduıtoıdlər*



Şəkil 46. *Pyrrhocoris apterus* sürfələri:  
I- 5-ci yaş; II- normal sürfə; III- 6-cı yaş; IV- abduıtoıd sürfə

Bütün bu sistemləri bir-biri ilə əlaqələndirən əsas əlamət, hamısında sıfır effektin, yəni dəyişikliyin tamamilə olmaması (sonrakı inkişaf fazasında normal fərdlərin əmələ gəlməsi), lakin ali ball – maksimal effekt isə mükəmməl və ya qeyri-mükəmməl superpuplar, supertırtılların formalaşması təşkil edir.

Çoxillik tədqiqatların nəticəsində həşəratları *Noctuidae*, *Pieridae*, *Aphididae* fəsilələrinə aid olan nümayəndələri üzərində yuvenoidlərin morfoloji effekti tədqiq olunmuş, onların metamorfozların gedişi zamanı progressiv inkişaflarının qarşı-

sını almaq imkanları qiymətləndirilmişdir. Ekzohormonal təsirin effektləri Burov, Sazonovun (1987) 5-ballıq şkalasına görə müəyyənlanmışdır. Həmin növlər üzərində aşkar olunmuş yeni anomaliyalar müvafiq gələn aşağıdakı şöbələrə daxil edilmişdir (*Kuliyeva, 1999*):

**0 ball** – heç bir morfoqenetik dəyişiklikləri olmayanlar;

**I ball** – qanadlarında zəif deformasiyası olan, bədən kranial hissəsində pup kutikulasının qalıqları görünən və kopulyativ orqanında zəif deformasiya müşahidə olunan fərdlər;

**II ball** – aralıq formalar, yəni bədən yarısı tırtıl, digər yarısı isə pup və ya pup-kəpənək olanlar, rudument və ciddi deformasiyalı qanadlara, iri və sıx qılıcılıq mandibulalara malik olanlar;

**III ball** – baş və ətraf nahiyələri imaginal differensiasiya əlamətli puplar;

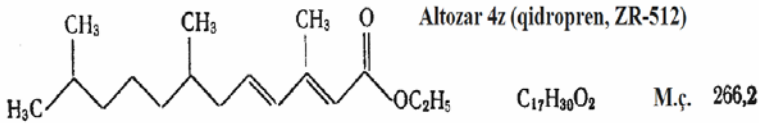
**IV ball** – ikinci puplar, yəni pup fazasına 2-ci dəfə qabıqdəyişən və puplaşan fərdlər.

Məlum olmuşdur ki, müxtəlif növ həşəratın müxtəlif kimyəvi təbiətə malik olan yuvenoidlərlə işlənməsi geniş effektlər spektrinin əmələ gəlməsinə səbəb olur (*Kuliyeva, 1999*). Çox zaman bu dəyişikliklərə növ spesifikliyi xasdır. Konkret olaraq, bu fəsilələrin təhlükəli, zərərli nümayəndələri üçün istifadə olunmuş və sınaqdan çıxarılmış yuvenoidlərin əmələ gətirdiyi bioloji və fizioloji effektlər haqqında məlumat verməyi vacib hesab edirik.

**Altozar 4z və ya qidropren(ZR-512)** preparatı açıq rəngli yağlı mayedir. 20<sup>0</sup>C 0,54 mq/l suda və üzvü həlledicilərdə çox yaxşı həll olur. Altozlarla ekzohormonal təsir aşağıdakı morfoqenetik dəyişikliklərin əmələ gəlməsinə səbəb olur:

*Agrotis segetum* payızlıq sovkasında qanadlar inkişafdan qalır, rudument bıçcıqlar, ayaq buğumlarının birləşməsi və ya inkişafdan qalması baş verir;





*Heliothis (=Helicoverpa) armigera* pambıq sovkasında qanadlar və kopulyativ orqan deformasiyaya uğrayır, bədənin ayrı-ayrı nahiyələrində pup kutikulası saxlanılır;

*Phytometra gamma* sovkasında tırtıl fazasında fərdlərin hərəkət qabiliyyətini itirməsi və tırtıl-pup metamorfozunun gedişi zamanı 95-100% fərdlərin məhv olması qeydə alınır;

*Barathra brassicae* kələm sovkasında gözlə görünən anomaliyaların olmaması, yalnız 15% yetkin fərddə qanadların zəif deformasiyası baş verir;

*Pieris brassicae* kələm kəpənəyində qanadların ciddi deformasiyası, ağız nahiyəsində seqmentasiyanın pozulması, xortumcuğun formasının dəyişilməsi qeydə alınır;

*Pieris rapae* turp kəpənəyində qanadların ciddi deformasiyası, pup fazasında sklerotizasiya prosesinin zəif getməsi və melonizasiyanın pozulması ilə nəticələnir;

*Aphis craccivora* yonca mənənəsi və *Aphis gossypii* baxça mənənəsində morfoloji anomaliyalar müşahidə edilmir.

Eksperimental nəticələr sübut edir ki, pambıq və payızlıq sovkalarının tırtıl fazasında (3-cü, 4-cü yaşlar) altozarla təsir, sonrakı fazaların gedişində az dəyişikliyə səbəb olur. Tırtılların çox hissəsi (75,0-94,2%) metamorfozu normal keçirə bilir və inkişaflarını davam etdirirlər (cədvəl 4-8).

Tədqiq olunmuş növlərdə yuvenilizasiya effekti yalnız metamorfozun gedişində biruzə vermişdir. Belə ki, həmin effekt daha aydın şəkildə *Pieridae* fəsiləsinin nümayəndələrində qeydə alınmışdır (şəkil 47).

Maraqlıdır ki, təsirdən sonra metamorfozun pozulması pambıq və payızlıq sovkalarının yalnız son yaşda olan tırtılla-

rını (5-ci, 6-cı) deyil, həmçinin 3-4-yaşlıları da əhatə etmişdir (cədvəl 4-8).

C ə d v ə l 4

**Altozar 4z yuvenoidinin 0, 01%-li məhlulunun müxtəlif fototer-  
miki rejimlərdə payızlıq sovkasının bioloji inkişafına təsiri (topi-  
kal üsul)**

Təsir vaxtı tirtılın yaşı və sayı	Ölmüş fərdlərin sayı			K ə p ə n ə k l ə r		
	2-3 gündən sonra	Pronimfa mərhləsində	Pup fazasında	normal	anormal	cütləşə bilməyən
<b>15<sup>0</sup>C 12 saat gün uzunluğu</b>						
III, 120	12	30	78 (abdultoid)	-	-	-
Yoxlama, 120	-	1	2	117	-	-
IV, 180	-	20	160 (abdultoid)	-	-	-
Yoxlama, 120	-	-	-	115	-	-
V-VI, 150	18	6	-	30 (steril)	42	24
Yoxlama, 120	3	1	1	113	2	-
<b>25<sup>0</sup>C 16 saat gün uzunluğu</b>						
III, 150	20	10	50	20	50	-
Yoxlama, 100	-	3	2	95	-	-
IV, 120	-	18	18	48 (steril)	-	-
Yoxlama, 120	-	1	2	116	1	-
V-VI, 120	-	18	12	42	30 (steril)	18
Yoxlama, 120	-	-	4	114	2	-

Cədvəllərdən göründüyü kimi, diapauzanın formalaşması ilə nəticələnən rejimlərdə 15-20<sup>0</sup>C və 12 saat gün uzunluğunda ekzohormonal müdaxilə inkişafın davamını təmin etsə də təsir vaxtından asılılıq müşahidə olunur: kritik olmayan dö-

vrlərdə (III-IV) təsir ( $25^{\circ}\text{C}$  16 s müstəsna olmaqla), həssaslığın artması ilə nəticələnir.

C ə d v ə l 5

**Altozar 4z yuvenoidinin 0, 001%-li məhlulunun müxtəlif fototer-  
miki rejimlərdə payızlıq sovkasının bioloji inkişafına təsiri (topi-  
kal üsul)**

Təsir vaxtı tirtilin yaşı və sayı	Ölmüş fərdlərin sayı			K ə p ə n ə k l ə r		
	2-3 gündən sonra	Pronimfa mərhləsində	Pup fazasında	normal	anormal	cütləşə bilməyən
$15^{\circ}\text{C}$ 12 saat gün uzunluğu						
III, 120	-	24	18	60 (steril)	18	-
Yoxlama, 100	-	-	1	98	1	-
IV, 180	-	20	10	110 (steril)	10	30
Yoxlama, 120	-	3	2	114	1	-
V-VI, 120	-	6	6	60 (steril)	30	18
Yoxlama, 100	-	1	1	98	-	-
$25^{\circ}\text{C}$ 16 saat gün uzunluğu						
III, 150	-	30	-	80 (steril)	-	40
Yoxlama, 100	-	-	1	99	-	-
IV, 120	-	12	12	84 (steril)	12	-
Yoxlama, 100	1	-	3	96	-	-
V-VI, 120	-	-	6	60 (steril)	30	24
Yoxlama, 100	-	-	-	98	2	-

Maraqlıdır ki, altozarın təsirindən sonra fərdlərin növ mənsubiyyəti və yuvenilizasiyaya məruz qalmış növlərdə cavab reaksiyasının xarakterindən asılı olmadan, bütün variantlarda 100%-li sterilizasiya müşahidə olunur.

**Altozar 4z yuvenoidinin müxtəlif qatılığının pambıq sovkasının bioloji inkişafına təsiri (topikal üsul)**

Təsir vaxtı tırtılın yaşı və sayı	Ölmüş fərdlərin sayı			K ə p ə n ə k l ə r		
	2-3 gündən sonra	Pronimfa mərhləsində	Pup fazasında	normal	anormal	cütləşə bilməyən
0,1%-li məhlul						
III, 100 Yoxlama,120	25 -	75 -	- 2	- -	- -	- -
IV, 120 Yoxlama,100	12 -	24 1	48 -	- 99	36 -	- -
V, 100 Yoxlama,100	20 -	30 -	50 5	- 95	- -	- -
0,05%-li məhlul						
III, 150 Yoxlama,100	10 1	20 -	110 3	- 91	10 5	- -
IV, 120 Yoxlama,95	- -	- -	78 1	- 94	30 -	12 -
V, 120 Yoxlama,100	- -	- -	18 -	- 98	66 2	36 -
0,01%-li məhlul						
III, 180 Yoxlama,100	- -	- 1	10 1	10 98	100 -	60 -
IV, 150 Yoxlama,90	10 -	- -	30 4	20 85	80 1	10 -
V, 120 Yoxlama,100	- 1	6 1	24 -	78 96	12 2	- -

Onu qeyd etmək lazımdır ki, həssaslıq dövrünün tırtıl fazasının 3-4-cü yaş mərhələlərinə doğru dəyişilməsi, hazırda mövcud olan təsəvvürü, yəni ən yüksək həssaslığın tırtılın son

yaşlarında olması fikrini inkar edir. Altozar üçün əldə edilmiş nəticələr Kojanov, Pralyanın (1979) məlumatlarını təsdiqləyir: yuvenoid qidalanan hüceyrələr və oositlərin differensiasiyasını yalnız kritik dövrlərdə təsir göstərildikdə deyil, həmçinin tırtılın daha ilkin yaşlarında müdaxilə zamanı da poza bilər.

C ə d v ə l 7

**Altozar 4z yuvenoidinin 0, 001%-li məhlulunun müxtəlif fototer-  
miki rejimlərdə pambıq sovkasının bioloji inkişafına təsiri (topikal  
üsul)**

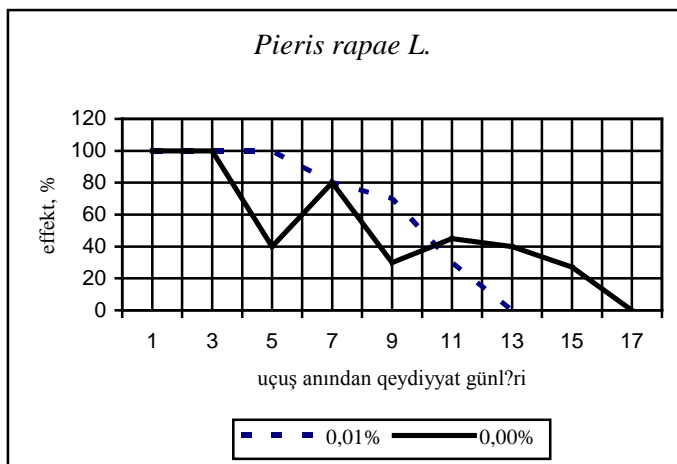
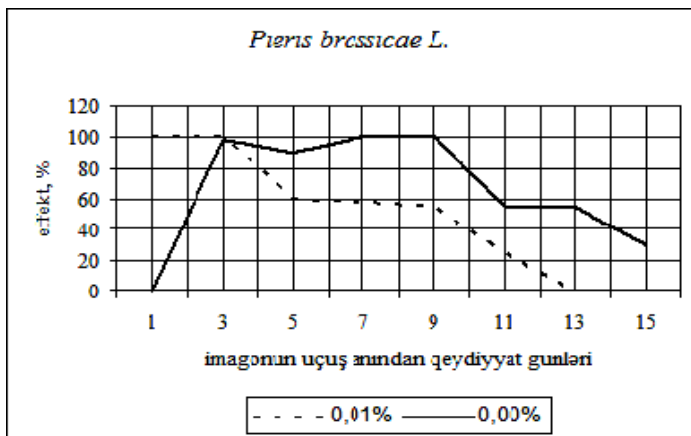
Təsir vaxtı tırtılın yaşı və sayı	Ölmüş fərdlərin sayı			K ə p ə n ə k l ə r		
	2-3 gündən sonra	Pronimfa mərhləsində	Pup fazasında	normal	anormal	cütləşə bilməyən
<b>25<sup>0</sup>C 16 saat gün uzunluğu</b>						
III, 120	-	18	12	72 (steril)	18	-
Yoxlama,90	-	-	1	89	-	-
IV, 180	-	50	-	100 (steril)	10	20
Yoxlama,100	-	3	-	97	-	-
V, 120	-	-	6	66 (steril)	30	18
Yoxlama,100	-	-	3	95	2	-
<b>20<sup>0</sup>C 12 saat gün uzunluğu</b>						
III, 150	18	6	-	48 (steril)	12	36
Yoxlama, 95	-	-	4	91	-	-
IV, 180	20	20	60	50 (steril)	30	-
Yoxlama, 90	-	-	-	90	-	-
V, 180	20	10	50	50 (steril)	50	50
Yoxlama,120	-	10	5	80	5	-

**Altozar 4z yuvenoidinin müxtəlif qatılığının pambıq sovkasının  
bioloji inkişafına təsiri (qidalandırma üsulu ilə)**

Təsir vaxtı törtülün yaşı və sayı	Ölmüş fərdlərin sayı			K ə p ə n ə k l ə r		
	2-3 gündən sonra	Pronimfa mərhləsində	Pup fazasında	normal	anormal	cütləşə bilməyən
0,1%-li məhlul						
III, 120 Yoxlama,90	24 -	42 -	54 -	- 90	- -	- -
IV, 180 Yoxlama,100	20 -	60 3	50 5	- 92	50 -	- -
V, 120 Yoxlama,95	18 -	60 -	42 5	- 90	- -	- -
0,05%-li məhlul						
III, 150 Yoxlama,100	20 -	30 -	90 3	- 92	10 5	- -
IV, 120 Yoxlama,95	- -	13 -	47 -	- 90	40 -	- -
V, 120 Yoxlama,100	12 -	- -	60 3	- 97	48 -	- -
0,01%-li məhlul						
III, 120 Yoxlama,90	7 -	7 -	24 2	60 88	22 -	- -
IV, 120 Yoxlama,100	- -	7 -	30 1	48 99	17 -	18 -
V, 150 Yoxlama,98	- -	30 1	50 1	60 96	10 -	- -

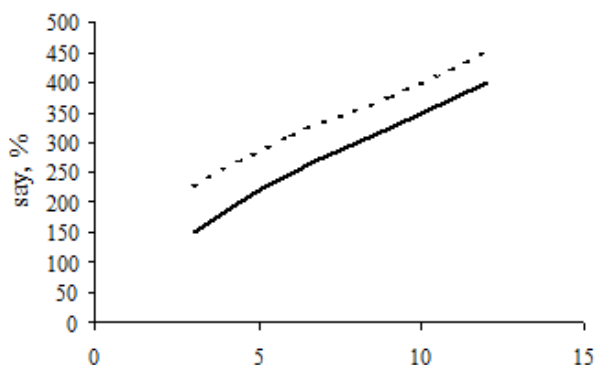
Bu nəticə olduqca böyük əhəmiyyət kəsb edir, belə ki, təhlükəli növlər sayılan pambıq və payızlıq sovkalarının

heterogen populyasiyalarına qarşı mübarizə tədbirlərini həyata keçirən zaman sahələrin həmin preparatla bir dəfə işlənməsi, təsir vaxtının xeyli artması ilə əlaqədar olaraq, yüksək effekt əldə etməyə imkan verir.

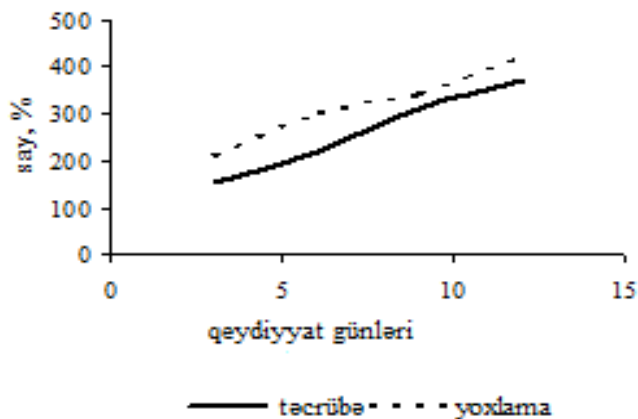


**Şəkil 47.** *Pieridae* kəpənəklərinin 5-ci yaş tırtıllarına altozar yuvenoidi ilə təsir etdikdən sonra morfoqenetik effektli kəpənəklərin uçuş dinamikası (yoxlama variantında anormal fərdlər – 3-5%)

*A. Aphis gossypii* Glov.



*B. Aphis craccivora* Koch.



**Şəkil 48.** Baxça (A) və yonca (B) mənənələrinin heterogen koloniyasına altozarın 0,5%-li məhlulunun təsirindən sonra zərərvericinin say dinamikası

Şəkil 47-dən görüldüyü kimi, *Pieridae* nümayəndələrinin tırtıl fazasında kritik dövrdə ekzohomonal müdaxilə, pup-



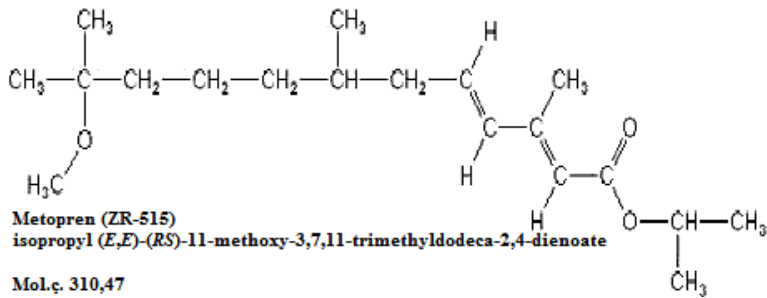
laşmanın ilk günlərində öz effektini göstərir. Məlum olmuşdur ki, puplarda sklerotizasiyanın pozulması nəticəsində anormal fərdlərin uçuşu baş verir: *Pieris brassicae* - 63% (0,01%), 34,5% (0,001%) və *Pieris rapae* – 44,2% (0,01%), 34,5% (0,001%). Maraqlıdır ki, 100% anormal kəpənəklərin uçuşu hər iki variantda ilk günlərdə qeydə alınır (şəkil 47). Morfogenetik dəyişkənliyə məruz qalmış kəpənəklərin uçuşu 5-13 günlərə kimi baş verir və sonradan get-gedə azalmağa başlayır.

Analoji sınaqlar hər iki növ mənənə üzərində aparılmış və müəyyən olunmuşdur ki, heterogen populyasiyanın altozar ilə işlənməsi heç bir morfogenetik dəyişikliklərin baş verməsinə səbəb olmur və bu zaman təcrübə variantları arasında kəskin fərqlər biruzə vermir (şəkil 48). Tədqiqatın nəticələrinə görə, bu preparatla ekzohormonal müdaxilə heç bir morfogenetik dəyişikliklərin baş verməsinə səbəb olmur, lakin az olsa belə, kəmiyyət fərqlərinin əmələ gəlməsi ilə nəticələnir. Belə ki, təcrübə və yoxlama variantları arasında say dinamikasında fərqlər qeydə alınır: baxça mənənəsində üçüncü gündən başlayaraq 80%-dən 50%-ə qədər, yonca mənənəsində isə 67%-dən 35%-ə qədər fərqlilik aşkarlanır.

Deməli, *Aphididae* fəsiləsinin nümayəndələrində altozarla ekzogen təsir gözlə görünən morfogenetik dəyişikliklər əmələ gətirməsə də yetkin formaların reproduktiv inkişafına təsir göstərir və bu, ilk növbədə, fərdlərin sayının təcrübə variantında az olmasında biruzə verir.

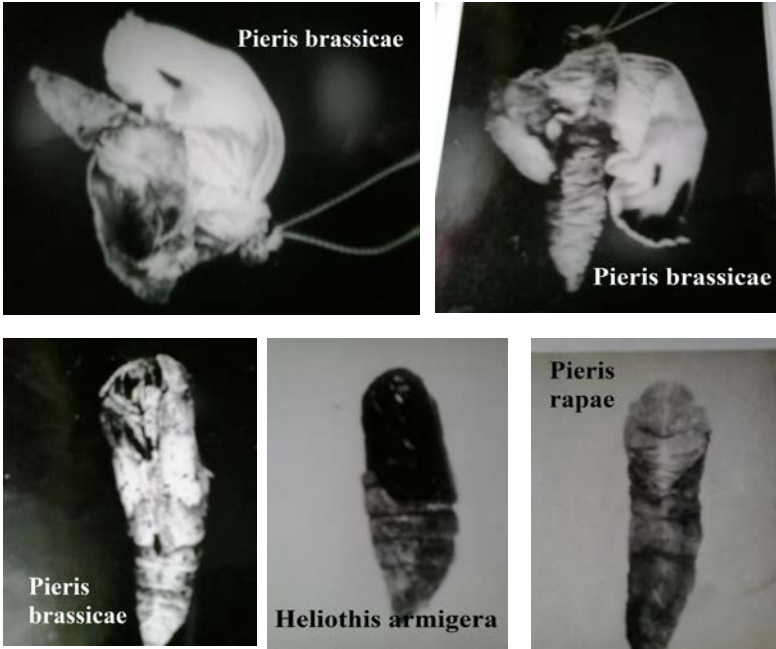
**ZR-515 (altozid və ya metopren)** – altozar kimi, ekoloji təmiz preparatdır. Yəni ətraf mühiti çirkləndirmə göstəricisi sıfıra bərabərdir. Sarımtıl-kəhraba rəngli bu maye 20<sup>0</sup>C-də suda 0,52 mq/l həll olur. Bu yuvenoidlə ekzohormonal müdaxilə aşağıdakı morfogenetik effektlərin baş verməsinə səbəb olur:

*Agrotis segetum* payızlıq sovkasında qanadların dərin deformasiyası, ayaq buğumlarının əyilməsi, xortumcuğun inkişafdan qalması, tamamilə yox olması, mandibulaların böyüməsi və qalın tükcüklərlə örtülməsi



*Heliothis(=Helicoverpa) armigera* pambıq sovkasında qanadların deformasiyası, bədənün kranial (baş) hissəsində pup kutikulasının qalması *Phytometra gamma* sovkasında qanadların ciddi deformasiyası, xortumcuğun inkişafdən qalması və ya əyilməsi, ayaqların deformasiyası, buğumlaşmanın pozulması, mandibulaların sıx tüklülüğü;

*Pieris brassicae* kələm kəpənəyində qanadların ciddi de-  
formasiyası, xortumun struktur dəyişikliyi (spirallaşması), pup-  
larda buğumlaşmanın pozulması;

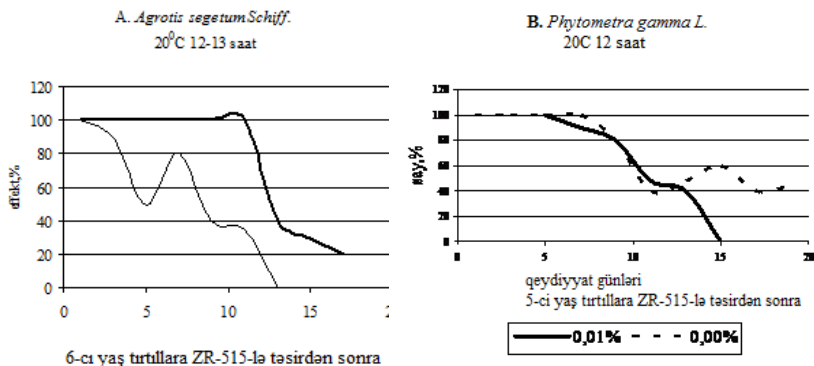


*Pieris rapae* turp kəpənəyində abduktoid formalar – yarıtırtıl-yarıppup fərdlərin əmələ gəlməsi, 12% fərdlərdə qanadların formalaşması prosesinin pozulması;

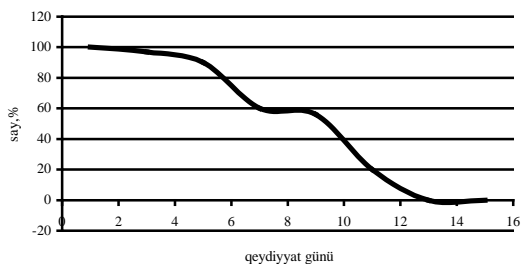
*Aphis gossypii*, *A. craccivora* mənənlərində morfoloji effekt müşahidə olunmur.

Şəkil 49 (A,B,C), 50 (A, B)-də *Noctuidae* və *Pieridae* fəsilələrində morfogenetik anomaliyalı fərdlərin formalaşma dinamikası təqdim olunmuşdur. Eksperimental yolla sübut olunmuşdur ki, imagonun puplardan uçuşunun ilk günlərindən başlayaraq, anormal kəpənəklərin sayı bütün variantlarda 100% təşkil edir. Növ mənsubiyyətindən asılı olaraq, 100% morfogenezin pozulması payızlıq sovkasında 11-ci, qamma və pambıq

sovkalarında isə 7-ci günə qədər müşahidə olunur (ZR-515-in 0,01%-li məhlulu).



C. *Heliothis armigera* Hubn.  
25°C 16 saat  
ZR-515(0,01%), 4-cü yaş tırtıllar  
yoxlama variantı - 0% anormallıq.

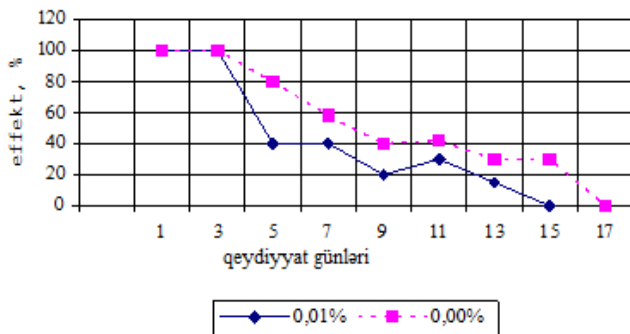


**Şəkil 49.** *Noctuidae* nümayəndələrinə ekzohormonal müdaxilədən sonra morfoqenetik effektiv kəpənəklərin uçuş dinamikası

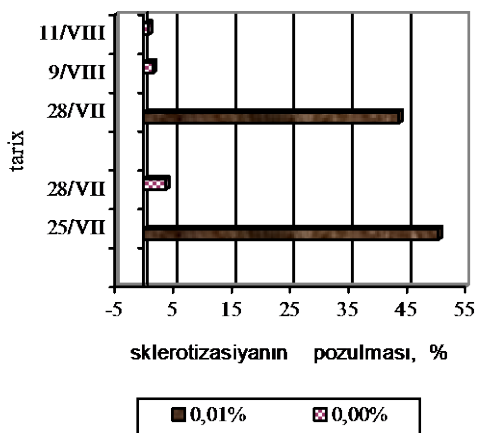
Sonradan qeyd olunmuş morfoqenetik dəyişikliklərə uğramış fərdlərin uçuş faizi tədricən azalmağa başlayır. Preparatın nisbətən zəif qatılıqları sanaqdan çıxarılma zamanı fərqli nəticələr əldə olunur. Şəkil 49-da təqdim olunmuş kimi, ZR-515-ə

qarşı ən yüksək həssaslığı qamma və payızlıq sovkaları göstərir.

**A. *Pieris brassicae* L.**  
20-25<sup>0</sup>C 12-13 saat



**B. *Pieris rapae* L.**  
25<sup>0</sup>C 14-15 saat.

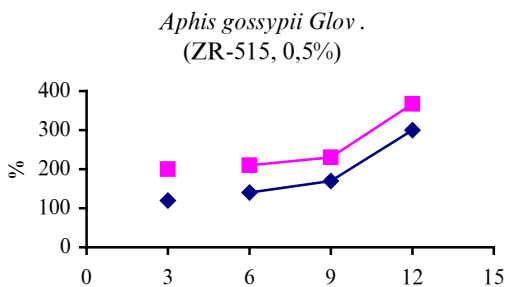


**Şəkil 50.** *Pieridae* fəsiləsi 5-ci yaş tırtıllarına ZR-515 yuvenoidi ilə təsirdən sonra morfoqenetik effektin dinamikası

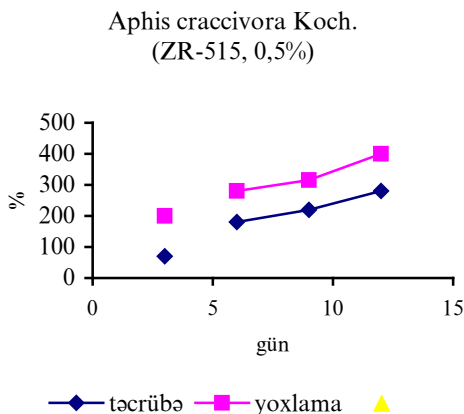
Belə ki, yuvenoidin 0,001%-li məhlulu ilə təsir anormal kəpənlərin uçuş dinamikasının dəyişilməsinə səbəb olur və

həmin təzahür payızlıq sovkasında 15-ci, qamma sovkasında isə 23-cü günə kimi davam edir. Qamma və payızlıq sovkalarından fərqli olaraq, pambıq sovkasında (*Noctuidae*) preparatın aşağı dozaları morfogenezin gedişinə və normal formalaşmaya heç bir pozucu təsir göstərmir. Bu prosesin 100% pozulması yalnız 0,01%-li variantda birinci gün qeydə alınır (şəkil 49, C). Maraqlıdır ki, *Noctuidae* fəsiləsinin qeyd olunan bu növlərindən fərqli olaraq, kələm sovkasında ZR-515-in hər iki qatılığı (0,01% və 0,001%) morfogenezin normal gedişini pozmur.

*Pieridae* nümayəndələrində (şəkil 50, A,B) tırtıl fazasının “kritik dövründə” ZR-515 yuvenoidi ilə təsir, morfogenezin pozulması ilə nəticələnir və aşkarlanan anomaliyaların ən yüksək faizi tırtıl-pup metamorfozunun gedişi zamanı baş verir.



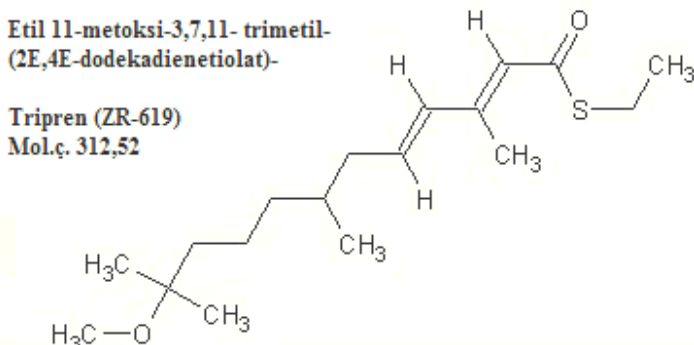
**Şəkil 51.** *Aphididae*-nin heterogen koloniyasının say dinamikası



Məlum olmuşdur ki, *Pieridae*-də aşkar olunmuş morfoloji anomaliyalar (pup fazasında buğumlaşma prosesinin pozulması) əvvəl *Noctuidae*-də qeydə alınmamışdır. Bu zaman anomaliyalı fərdlərin miqdarı müvafiq olaraq, *Pieris brassicae*-də 29,2% (0,01% variant) və 10,0% (0,001% variant) və *Pieris rapae*-də 48,0% (0,01% variant), 38,7% (0,001% variant) (şəkil 50 A, B). Kələm kəpənəyində uçan yetkin fərdlərin 100%-də morfogenезin gedişi pozulur və ekzohormonal müdaxilədə istifadə olunmuş qatılıqdan asılı olmadan, 5-ci günə kimi bu hal davam etmişdir.

*Aphididae*-də ZR-515-in 0,5%-li su məhlulu heç bir morfoloji dəyişiklik əmələ gətirmir, yəni qatılığın az olmadığı bir şəraitdə morfogenез normal həyata keçə bilmişdir. Yalnız ekzogen təsir, heterogen koloniyada kəmiyyət dəyişikliklərinin baş verməsinə səbəb olur (şəkil 51). Belə ki, baxça mənənəsində (*Aphis gossypii*) yoxlama və təcrübə variantları arasında fərq 60-80% təşkil etmişdir (şəkil 51). Baxça mənənəsindən fərqli olaraq, yonca mənənəsində (*Aphis craccivora*) bu fərq dərin olmuş və 79%-dən 11%-ə qədər artmışdır.

**ZR-619- tripren-** selektiv təsirə malik olan analogdur.



20°C-də su və ya üzvü həlledicilərdə (mq l<sup>-1</sup>) həll olması barədə məlumat yoxdur. Preparat yuvenil hormonunun

imitatoru kimi, pambıq sovkası (*Spodoptera littoralis*), çəhrayi qurd (*Pectinophora gossypiella*), çəyirtkəyə (*Schistocerca gregaria*) qarşı istifadə olunur.

Bizim tədqiqatlarda ilk dəfə olaraq, *Noctuidae*, *Pieridae*, *Aphididae* fəsilələrinə aid olan zərərvericilər üzərində sınaqdan çıxarılmışdır və aşağıdakı anomaliyalar aşkar edilmişdir.

*Agrotis segetum* payızlıq sovkasında qanadların güclü deformasiyası, antennaların zəif buğumlaşması, xortumcuğun əyilməsi, birinci cüt ayaqların inkişafdan qalması;



*Heliothis armigera* pambıq sovkasında yarıpup-yarıkəpənək aralıq formaların əmələ gəlməsi, bədən kranial hissəsində kutikulanın qalması;

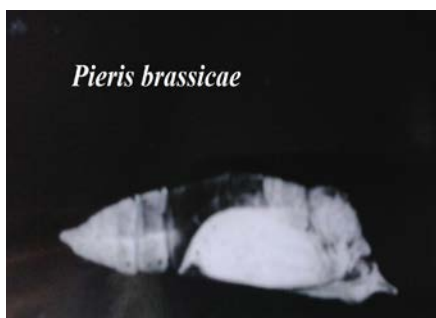
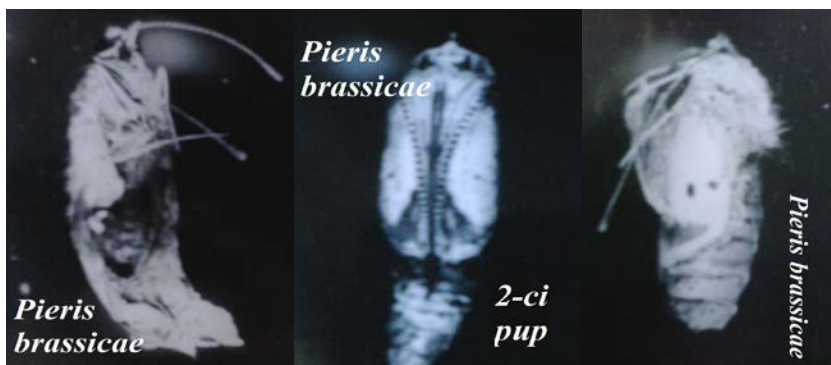
*Phytometra gamma* sovkasında qanadların ciddi deformasiyası, ayaqların əyilməsi və zəif buğumlaşması, antennaların əyilməsi;

*Barathra brassicae* kələm sovkasında morfoloji effekt müşahidə olunmur;

*Pieris brassicae* kəpənəyində qanadlar inkişafdan qalır, əyilir, antennaların elastikliyi pozulur, sallanır, xortumcuq inkişafdan qalır, ikinci puplar (2 dəfə puplaşma) əmələ gəlir, yarıpup-yarıkəpənək formalar qeydə alınır;

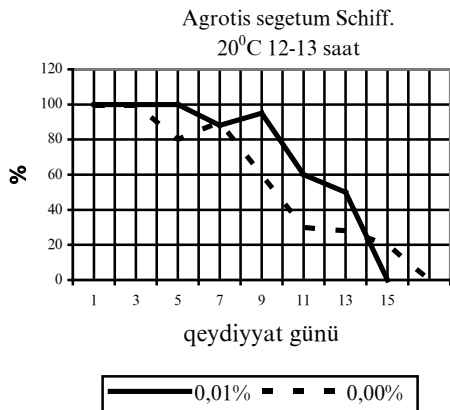


*Pieris rapae* turp kəpənəyində ZR-619 ilə ekzohormonal müdaxilə qanadların güclü deformasiyası, bədəninin, ayaqların və xortumun əyilməsi, spiral şəkildə burulmasına səbəb olur;

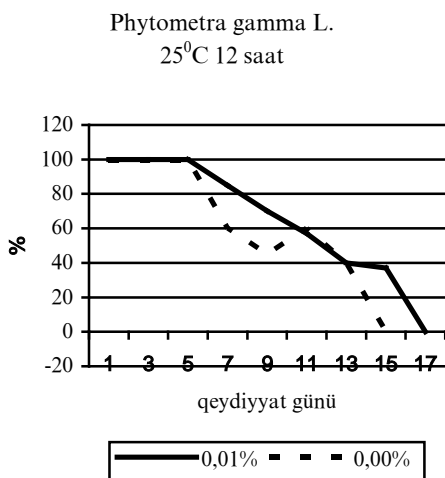


*Aphis gossypii*, *A. craccivora* mənənələrində preparatın təsirdən morfoqenetik dəyişikliklər əmələ gəlmir.

Eksperimental yolla subut olunmuşdur ki, triprenin ase-ton məhlulu (su və digər həlledicilərdə həll olunmur) sovkalar-da morfogenezin gedişini pozur (şəkil 52, 53, 54).

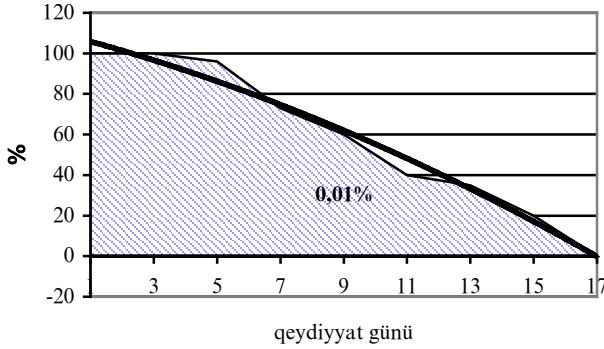


**Şəkil 52.** Payızlıq sovkasında ZR-619 yuvenoidinin təsirindən sonra əmələ gələn morfogenetik anomaliyalı kəpənəklərin uçuş dinamikası



**Şəkil 53.** Qamma sovkasında ZR-619 yuvenoidinin təsirindən sonra morfogenetik effektiv kəpənəklərin uçuş dinamikası

**Şəkil 54.** Pambıq sovkasında ZR-619 yuvenoidinin əmələ gətirdiyi anormal kəpənlərin uçuş dinamikası(25<sup>0</sup>C16 s)



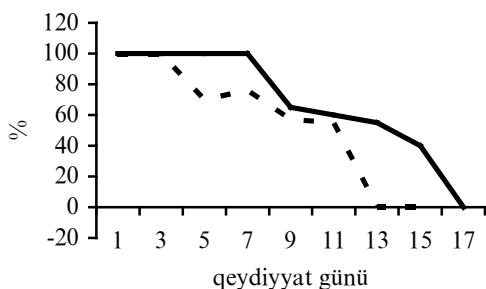
Sübut olunmuşdur ki, ZR-619 yuvenoidinin təsirindən sonra imagonun uçuşunun ilk günləri (kələm və pambıq sovkaları 0,001%-li qatılıq müstəsna olmaqla) morfogenezi 100% pozulur. Növden asılı olaraq, morfogenezin 100% pozulması payızlıq və qamma sovkalarında 7-ci, pambıq sovkasında isə 5-ci qeydiyyat gününə kimi müşahidə olunur. Sonradan morfoloji dəyişikliklərin dərəcəsi asılı olaraq, get-gedə azalma müşahidə olunur. Nəticələrin müqayisəli analizi *Noctuidae* nümayəndələrinin həssaslıq dərəcəsinə müəyyənləşdirməyə imkan verir: ZR-619 yuvenoidinə qarşı ən yüksək həssaslığa qamma və payızlıq sovkaları malikdir.

Məlum olduğu kimi, tripren yuvenoidi (ZR-619) sovkalardan yalnız pambıq sovkasına qarşı endokrinoloji mübarizə tədbirində effektiv preparat kimi istifadə olunur. Maraqlıdır ki, preparatın qatılığının azalması pambıq sovkasının Azərbaycan populyasiyasında (*Heliothis armigera* Hubn.) morfogenezi poza bilməmişdir (Kuliyeva, 1999). Halbuki, kələm sovkasında preparatın sınaqdan çıxarılmış bütün dozaları morfoqenetik dəyişikliklər əmələ gətirməmişdir.

*Noctuidae*-dən fərqli olaraq, *Pieridae* nümayəndələrində bu yuvenoidə qarşı daha yüksək həssaslıq qeydə alınmışdır: sınaqdan çıxarılmış bütün qatılıqları bu həşərat qrupunda morfogenezdə ciddi dəyişikliklər əmələ gətirir (şəkil 55 A,B).

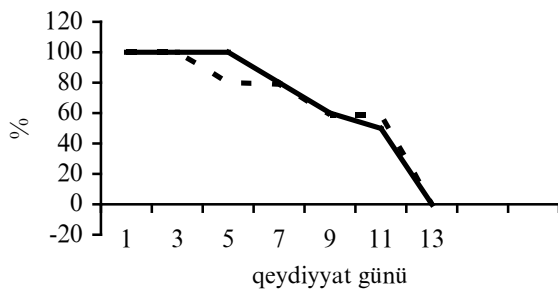
A. *Pieris brassicae* L.

25<sup>0</sup> C 12 saat



B. *Pieris rapae* L.

25<sup>0</sup> C 12 saat



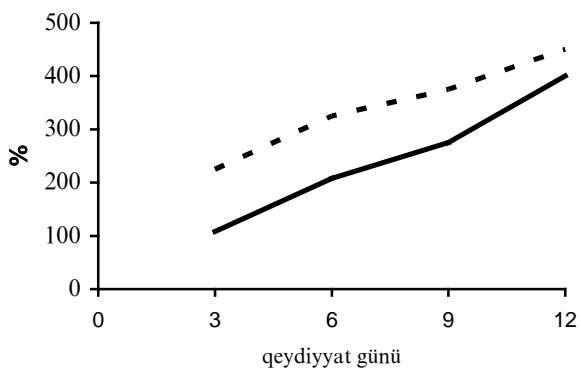
— 0,01%    - - - 0,00%

**Şəkil 55.** *Pieridae* nümayəndələrində ZR-619 yuvenoidlə təsirdən sonra morfogenetik effektiv kəpənəklərin uçuş dinamikası

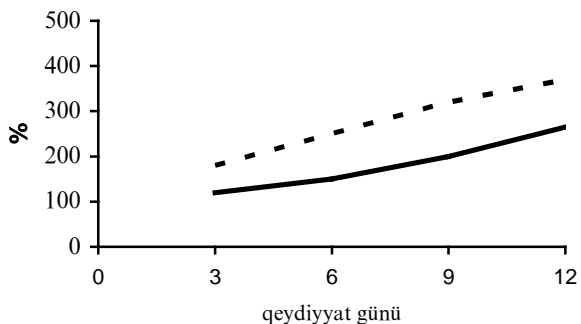
Aşkar edilmişdir ki, ZR-619 yuvenoidi ilə ekzohormonal müdaxilə *Pieridae* nümayəndələrində morfogenozun gedişi-

ni pozur: *P.brassicae*-də 9-cu (0,01%) və 5-ci (0,001%), *P. rapae* –də isə 7-ci (0,01%) və 5-ci (0,001%) günlərə qədər anormal kəpənlərin uçuşu qeydə alınır (şəkil 55). Beləliklə, normal halda (yoxlama variantları) heç bir morfoloji dəyişikliyin müşahidə edilməməsi fonunda, 100-150 ədəd pupdan yalnız 5-15% uçuş qeydə alınmadığı zaman, təcrübə variantlarında ciddi anomalilər baş vermişdir.

*Aphis gossypii* Glov. (ZR-619 0,5%)



*Aphis craccivora* Koch. (ZR-619 0,5%)



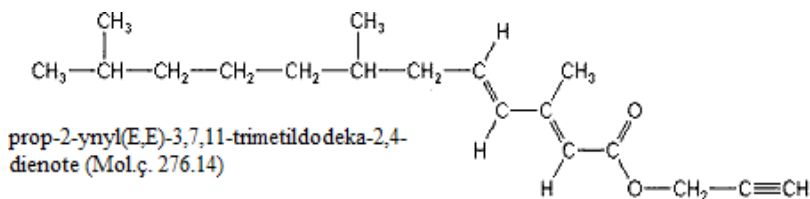
— təcrübə    - - - yoxlama

**Şəkil 56.** Heterogen mənənə koloniyasında ekzogen müdaxilə nəticəsində fərdlərin say dinamikasında baş verən dəyişiklik

Eksperimentlərin nəticələri sübut edir ki, ZR-619 yuvenoidi ilə müdaxilə mənənələrin heterogen koloniyasında morfoloji dəyişikliklərlə müşahidə edilməsə də say dinamikasına təsir göstərir (şəkil 56). Belə ki, baxça mənənəsində populyasiya daxilində fərdlərin sayının 3-cü gündən 12-ci günə kimi azalması (yoxlama variantı arasındakı fərq) 120%-dən 45%-ə müvafiq gəlir. Yonca mənənəsində isə bu göstərici müvafiq olaraq, 65%-dən 105%-i təşkil edir.

Deməli, mənənələrin heterogen koloniyalarına qarşı sınaqdan çıxarılmış altozar, ZR-515, ZR-619 yuvenoidləri morfogenезin gedişini pozmasa da populyasiyanın say dinamikasına təsir göstərir, fərdlərin məhv olması ilə nəticələnir. Analoji mülumatlar şaftalı mənənəsi üçün də əldə olunmuşdur (*Burov, Sazonov, 1987*) və mənənələrə qarşı istifadə olunan yuvenoid kinopren (ZR-777) bizim tədqiqatlarda da sınaqdan çıxarılmışdır.

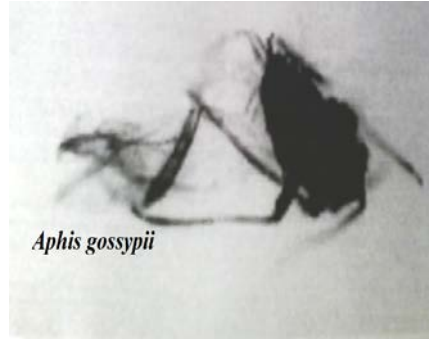
**Kinopten (ZR-777)** sarı kəhrəba rəngli birləşmədir, 20°C-də suda 0,211 mq/l hıll olduğu halda, üzvü həlledicilərdə həllolma xüsusiyyətləri məlum deyil. Ekotoksikliyi çöl şəraitində DT<sub>90</sub> bərabərdir. Tipik halda bu əmsal (təsirdən sonra məhv olan fərdlərin faizi) DT<sub>50</sub>-dir (50% məhvolma), laboratoriya şəraitində 20°C-də DT<sub>50</sub>, çöldə DT<sub>90</sub>-dır.



Tədqiqatlar nəticəsində müəyyən olunmuşdur ki, mənənələrin azərbaycan populyasiyaları üzərində preparatın 0,1%-li məhlulu morfogenetik dəyişikliyin əmələ gəlməsinə səbəb olur. Yəni yuvenoidin letal effekti ilə yanaşı anormal fərdlərin formalaşmasına səbəb olan dozaları da mövcuddur.

*Aphis gossypii* baxça mənənəsində qanadların deformatsiyası, burulması, ayaqların əyilməsi qeydə alınır.

*Aphis craccivora* yonca mənənəsində ümumən bədən deformasiyası, qanadların spiral şəkildə burulması baş verir.



Bu yuvenoidin mənənələr üzərində sınaqdan çıxarılmış 0,3-, 0,5%-li qatılıqları təsirdən sonra ilk 3 gün ərzində populyasiya daxilində fərdlərin sayının 50-75% (baxça mənənəsi LD<sub>50</sub> və LD<sub>75</sub>), yonca mənənəsində isə LD<sub>60</sub> və LD<sub>70</sub> məhv olmasına

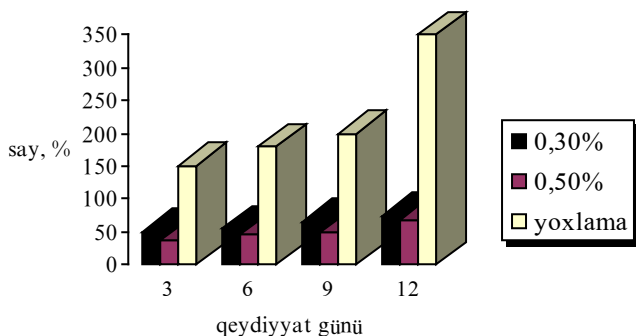
səbəb olmuşdur.

Məlum olmuşdur ki, kinoprenin təsirindən sonra 12-ci günə kimi yoxlama və təcrübə variantları arasında fərq 345-370% (baxça mənənəsi) və 280-300% (yonca mənənəsi) təşkil edir (şəkil 57 A, B).

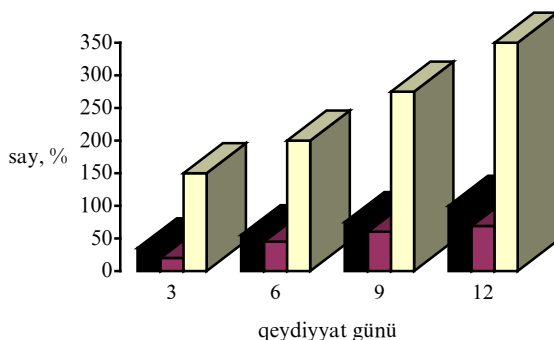
Belə ki, növ mənsubiyyətindən asılı olmadan zərərvericilərin say dinamikası 3-cü gündən 12-ci günə kimi artan əyri xətt üzrə getmişdir. Kinoprenin nisbətən aşağı dozası (0,1%) mənənələrin metamorfozunun normal gedişinə təsir göstərmiş və ətrafların, qanadların deformatsiyasına (92-95% fərddə) səbəb olmuşdur. Bu isə zərərvericilərin bitkilər arasında miqrasi-

yasının pozulması ilə nəticələnmişdir. Deməli, kinoprenin 0,1%-li məhlulu mənənələrin lokalizasiya prosesinə qarşı mübarizə tədbirlərində xüsusi əhəmiyyət kəsb edəcəkdir.

*A. Aphis gossypii* Glov.



*B. Aphis craccivora* Koch.

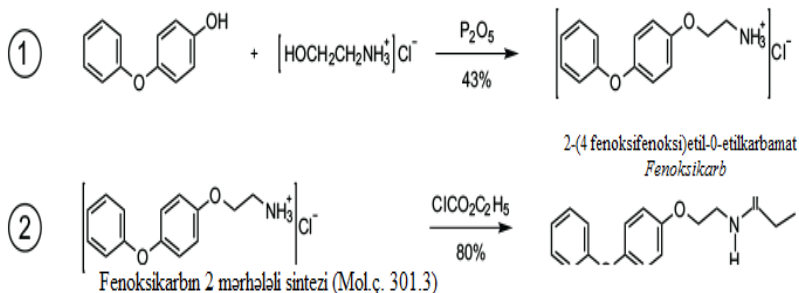


**Şəkil 57.** *Aphididae* nümayəndələrində ZR-777 yuvenoidi ilə ekzo-hormonal müdaxilənin say dinamikasına təsiri

**Fenoxikarb (inseqar)** olduqca yüksək effektlərə malik olan yuvenoiddir ( $C_{17}H_{19}NO_4$ ).  $25^{\circ}C$ -də həm sulu-dispers qranulalı (25%), həm də isladılma qabiliyyəti yaxşı olan toz (25%) preparatları kənd təsərrüfatında istifadə olunur. Pestisid, insek-



tisid və larvisit (sürfələrə qarşı) təsiri vardır. Ən yüksək seçicilik xassəsinə malik olan yuvenoiddir – yırtıcı gənələr, taxtabitlər və entomofaqlara qarşı təhlükəsizdir. 25°C-də suda 0,008 q/l həll olur və suda, torpaqda çox tez parçalanır. Ona görə də ən yaxşı ekoloji təmiz preparat kimi qiymətləndirilir.



Bu yuvenoidin tədqiqat obyektləri olan zərərli həşərat növləri üzərində aparılmış sınaqlarının nəticələri onu göstərir ki, morfogenезin pozulma xüsusiyyətlərinə görə növ spesifikliyi xas olan birləşmədir (*Kuliyeva, 1999*).

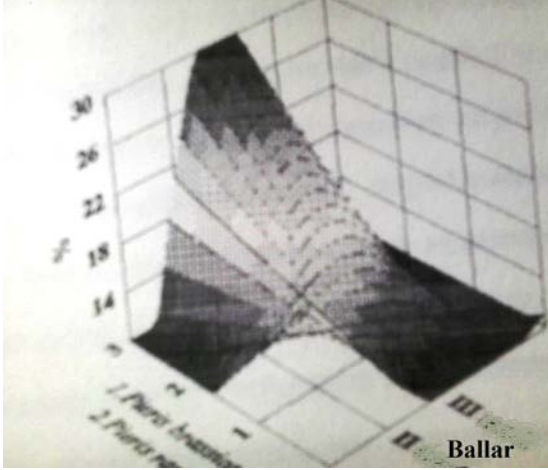
Belə ki, preparatın müxtəlif qatılıqları (0,001-0,0001%-li su məhlulları) sovkalarda həm məhv olma faizi (35% fərddə dərhal effektin biruzə verməsi fonunda), həm də 65% fərddə metamorfozun normal gedişinin pozulması baş verir.

Baxça və yonca mənənələrinin heterogen koloniyasının preparatla işlənilməsi, təcrübədə istifadə edilmiş bütün fazalarda (müxtəlif yaş sürfələr -50, yetkin qanadsız formalar – 40, qanadlı fərddlər – 30) 85-90%-nin məhv olma qeydə alınmışdır: ekzohormonal təsirdən 1 saat sonra 0,001%-li məhlul 100%, 0,0001%-li məhlul isə 80% ölümə səbəb olmuşdur.

Sovka və mənənələrdən fərqli olaraq, ağ kəpənəklərdə (*Pieridae*) fenoksikarb morfoloji dəyişikliklərdən başqa, gecikmiş “müsbət effektin” formalaşmasına səbəb olmuşdur (şəkil 58). Müəyyən olunmuşdur ki, yuvenoidin 0,0001%-li

məhlulu ilə təsirdən sonra kələm və turp ağ kəpənəklərində inkişafın sürəkliyi pozulur (cədvəl 9).

Eksperimental yolla sübut olunmuşdur ki, fenoksikarbın yuvenilizasiya effekti təsirə məruz qalmış zərərli həşərat qruplarında yalnız metamorfozların gedişi zamanı biruzə verir.



**Şəkil 58.**Fenoksikarb yuvenoidi ilə təsirdən sonra *Pieridae* fəsiləsində əmələ gələn anomaliyalı əlamətlərin ballara görə paylanması (%)

Tırtıl fazasının 5-ci yaş dövründə ekzohormonal təsir ağ kələm və turp kəpənəklərində tırtıl-pup metamorfozunun formalaşması və gedişi zamanı 66,0% (*P.brassicae*) və 33,3% (*P.rapae*) fərdlərin ölümünə səbəb olur. Digər fərdlər üzərində aparılan müşahidələr nəticəsində məlum olmuşdur ki, pup-imaqo metamorfozu zamanı morfoloji cəhətdən normal kəpənəklərlə yanaşı eybəcər formalar da əmələ gəlir.

*Pieris brassicae* kələm kəpənəyində bədənin ciddi deformasiyası, qanadların, ayaqların, antennaların inkişafdan qalması, kopulyativ orqanın sklerotizasiyası (II ballıq anomaliya), imago əlamətlərini daşıyan puplar, yəni şəffaf pərdəcik altında aydın şəkildə qanadlar, kəpənəyin kranial hissəsi görünən fərdlər (III ballıq effektlər) qeydə alınır (şəkil 58).

*Pieris rapae* turp kəpənəyində bədənin ciddi deformasiyası, qanadların burulması, ayaqların ayrılışı, xortumcuğun

inkişafdan qalması (II ball), imago əlamətlərini daşıyan pupların əmələ gəlməsi müşahidə olunur.

Şəkil 58-də təqdim olunduğu kimi, kələm kəpənəyində 30% fərddə (50-dən 15-də) aşkarlanan anormallıqlar 17% (II ball) və 13% (III ball) təşkil edir. Preparatın bu təzahürü turp kəpənəyində 40%-dən 12% (II ball) və 28%-ə (III ball) müvafiq gəlir.



Digər fazalarda fenoksikarb vasitəsilə süni yolla juvenil hormonunun titrinin dəyişilməsi konkret morfoqenetik dəyişikliklərlə nəticələnmir – yalnız fərdlərin məhv olmasına səbəb olur (cədvəl 9).

Beləliklə, müxtəlif kimyəvi struktur və xassələrə malik olan yuvenoidlərin bioloji effektinin tədqiqi nəticəsində kənd təsərrüfatı bitkilərinin təhlükəli zərərvericiləri olan fəsilələrin nümayəndələrinin təmsalında bu preparatlara növ spesifikliyinin və müxtəlif fəallıq dərəcələrinin xas olduğu aşkar olunmuşdur.

Bioloji effektlə yanaşı sınaqdan çıxarılmış yuvenoidlərin **fizioloji effekti** də tədqiq olunmuşdur. Məlum olduğu kimi, çox vaxt sintetik birləşmələr gözlə görünən və sağqalma dərəcəsinə təsir göstərən bioloji effekti ifadə etməsə də əhəmiyyətli dərəcədə təsir effekti olan fizioloji xüsusiyyətlərə malik olurlar. Bir çox tədqiqatçılar hazırkı dövrə müxtəlif zərərli həşərat növlərində preparatların fizioloji effektini tədqiq etmişlər. Bu barədə ilk məlumatlar, ətraflı şəkildə arı odlucasının tırtılları

(Sehnal, 1968; Sehnal, Meyer, 1968) və sekropiya ipəkqurdu (Riddiford, 1972) üzərində həyata keçirilmişdir.

Müəyyən edilmişdir ki, juvenilizasiyanı son yaşlı sürfələrin müxtəlif dövrlərində apardıqda normal sürfədən tutmuş normal pupa qədər bütün keçid formalarının əmələ gəlməsi ilə nəticələnir.

#### C ə d v ə l 9

#### ***Pieridae*-nin müxtəlif fazalarında fenoksikarb ilə müdaxilədən sonra pup-imago metamorfozunda baş verən dəyişikliklər**

Təsir fazaları	Təcrübədə olan fərdlərin sayı	Ölmüş fərdlərin sayı	Normal kəpənəklər, %	Effektli fərdlər, %	Morfo-genetik effekt, ball
<i>Pieris brassicae L.</i>					
2-3 günlük V yaş tırtıllar	50	33	4,0	30,0	II, III
Yoxlama	45	11	75,5	-	-
Pronimfa	60	54	10,0	-	-
Yoxlama	60	5	91,7	-	-
2-saatlıq puplar	90	90	-	-	-
Yoxlama	75	2	97,3	-	-
<i>Pieris rapae l.</i>					
2-3 günlük V yaş tırtıllar	90	30	26,7	40,0	II, III
Yoxlama	90	-	100,0	-	-
Pronimfa	50	50	-	-	-
Yoxlama	50	-	100,0	-	-
2-saatlıq puplar	45	45	-	-	-
Yoxlama	40	2	95,0	-	-

Bu zaman fərdlər, normal xarici görünüş ilə yanaşı normal strukturlu daxili orqanlara da malik olurlar. Lakin bu növlərdə ayrı-ayrı toxumaların həssaslıq dövrlərini keçirmə xüsu-

siyyətlərindən asılı olaraq, əldə olunan effektlərin biri digərindən fərqlənir. Arı odlucasının (*Galleria mellonella*) daxili orqanları və epidermisə sinxronlaşmış həssaslıq dövrləri xasdır: onların dəyişiklikləri də biri digəri ilə uyğunluq təşkil edir.

Sekropiya ipəkqurdunda (*Cecropia silkworm*) isə bunlar zaman etibarlı ilə ciddi fərqlilik təşkil edir. Bu növün tırtılları üzərində son yaşın birinci hissəsində yuvenilizasiya apardıqda yalnız morfoloji pozuntular baş verir. Bu zaman tırtılın və ya aralıq formanın örtük qatı saxlanılır. Daxili orqanlar yuvenoidlərə qarşı həssas olmadığı üçün onlar təsirə qarşı cavab reaksiyasına malik olmurlar. Əgər sınaqdan çıxarılan yuvenoidə tez parçalanma xüsusiyyəti xasdırsa, yəni o, yarıparçalanma dövrünə malikdirsə, barama hörülməsinin sonuna yaxın metabolizmə uğrayırsa, bu zaman əmələ gələn tırtıl-pup formalarının pup tipli normal daxili orqanları olur (*Riddiford, 1972*). Əksinə, yaşın ikinci hissəsində aparılmış ekzohormonal təsir zamanı örtük qatı yuvenoidlərə qarşı həssaslığını itirdiyi halda, daxili orqanlar ona malik olurlar. Nəticədə, formalaşan pupların xarici görünüşü normal görünsə də tırtılın anatomiyasını saxlamış olurlar. Hər iki halda əmələ gələn fərdlər normal həyatı funksiyaları yerinə yetirmək qabiliyyətinə malik deyillər. Tırtıl yaşının ortasında yuvenilizasiyanı həyata keçirdikdə, yəni örtük qatı və daxili orqanlarının təsirə qarşı həssaslığa malik olmadığı bir dövrdə apardıqda, yəqin ki, formalaşan pup və yetkin fərdlər heç bir morfoloji, anatomik pozuntulara malik olmayacaqdır.

Qeyd olunan bu məlumatlar, yəni yuvenilizasiyaya qarşı müxtəlif toxumaların asinxron həssaslığı, qetri-tam inkişafa malik olan həşəratlarda da təsdiqlənmişdir. Belə ki, zərərli bağacıq taxtabitinin (*E.integriceps*) sürfələri 5-ci yaşa qabıqdəyişmədən 48 saat sonra yuvenoidlərə qarşı ən yüksək həssaslıq ilə xarakterizə olunur. Elə bu dövrdə yuvenilizasiyanın aparılması həşəratın morfologiyasında və örtük quruluşunda ciddi dəyişikliklər əmələ gətirir. Eyni zamanda, bəzi daxili orqanları məsə-

lən, reproduktiv sistem yuvenoidlərə qarşı həssaslığını 72 saata qədər, hətta yetkin fərdə qaböqdəyişmədən sonrakı ilk günlərdə belə saxlayırlar (*Reutskaya və b., 1979 a,b*). Bu onunla izah olunur ki, yaşın ortası və axırında reproduktiv orqanların daxili hissələrinin imaginal quruluşunun formalaşması ilə əlaqədar daha intensiv proseslər gedir. Metamorfozdan əvvəlki dövrdə yuvenoidlərlə təsir göstərildikdə qonadaların morfogenezində ciddi korrektivlər, düzəlişlər baş verir və yuvenilizasiyanın aparılması vaxtından asılı olaraq, effektlər fərqlənir, hətta bir-birinə əks xarakter daşıya bilər.

Ümumiyyətlə, müxtəlif növlər üzərində aparılmış tədqiqatların nəticələrini müqayisə etdikdə belə bir fikri irəli sürmək mümkündür ki, müxtəlif toksonomik qruplar üçün yuvenoidlərin potensial imkanları istər təsir gücünə, istərsə də cavab reaksiyalarının xarakterinə görə əhəmiyyətli dərəcədə fərqlənirlər. Növlərin çoxu üçün orta həssaslıq  $ID_{50}$  0,01-0,1 mkq/q çəkiyə və ayrı-ayrı növlər üçün isə həssaslıq həddi 1nq-dan 100 mkq/q çəki arasında tərəddüd edir. Bu fərqləri hədəf toxumaların növ xüsusiyyətləri ilə əlaqələndirən Sehna (*Sehna, 1976*) belə bir nəticəyə gəlmişdir ki, bəzi növlər üçün yüksək fəallığa malik olan preparatları sintez etmək mümkün deyildir.

Beləliklə, əməli nöqtəyi-nəzərdən yuvenoidləri istifadə etmək üçün onu bilmək lazımdır ki, tırtıl-pup və ya pup-imago aralıq formaları adətən məhv olmağa məhkumdurlar. Yuvenilizasiya nəticəsində əmələ gələn supertırtıllar və ya əksinə, zəif effekt kimi son yaşın uzanması, metamorfozun normal keçməsi və həyatqabiliyyətli (bəzən çox böyük ölçülərə malik) yetkin fərdlərin əmələ gəlməsi baş verə bilər. Bu imkanları və qanunauyğunluqları nəzərdən qaçırmaq olmaz, çünki yuvenoidlərin müəyyən növ üçün və ya müəyyən faza üçün yararlı olub-olmasını dəqiqləşdirmək üçün bu mühüm elmi məlumatdır.

Bəzən müəlliflər yuvenoidin effektlərini qiymətləndirən zaman səhvə yol verirlər, yəni ona qarşı konkret növün həssas-

lıq dövrünün qısa olduğunu müəyyənləşdirdikdə pessimist nəticəyə gəlirlər: preparatın yararsızlığını zənn edirlər. Adətən növlərin çoxunda kritik dövrlərin öz aralarında yaxınlığını və bir dəfə təsirdən sonra digər inkişaf fazalarında olan həssaslıq dövrlərinə preparatın effektini nəzərdən qaçıırırlar (gecikmiş effekt). Bundan başqa, zərərvericinin populyasiyasına qarşı yuvenoidi tətbiq edərkən sahədə fərdlərin hamısının yüksək həssaslıq dövründə olması vacib deyildir (*Burov və b., 1976; Burov, Pralya, 1979; Kuliyeva, 1999*). Belə ki, yuvenoidlərə qarşı həssaslığa malik olan bəzi növlərdə məsələn, amerika ağ kəpənəyi (*Hyphantria cunea*), salxımlı yarpaqbükən (*Lobesia botrana*), payızlıq sovkası (*Agrotis segetum*), turp kəpənəyi (*Pieris rapae*), qamma sovkası (*Phytometra gamma*), kələm kəpənəyi (*Pieris brassicae*) kimi növlər üzərində yuvenilizasiyanı, kritik dövrlərdən və metamorfoz başlamadan çox əvvəl aparmaq olar. Kiçikyaşlı tırtıllar özləri yuvenoidlərə qarşı həssas olmasalar da bu dövrdə preparatın təsiri 15-20 gündən sonra tırtılın-pupa və ya pupun-kəpənəyə çevrilməsi prosesini poza bilər.

Tırtıl fazasında antiyuvenil preparatlarının əmələ gətirdiyi effektlər, vaxtsız metamorfozun stimulyasiyası ilə nəticələnir. Adətən antiyuvenil preparatlarının təsirindən sonra adultoidlər əmələ gəlir. Bunlar yetkin fərdə xas olan və progressiv inkişaf edən əlamətləri ilə yanaşı tırtılın struktur xüsusiyyətlərini də saxlayırlar. Adultoidlərin və onlarda əmələ gələn imaginal orqanların ölçüləri xüsusən də kiçikyaşlı sürfələrdə protekteli zamanı onlardan fərqlənmirlər. İmaginasiya müəyyən tip toxuma, antennalarda və ayaqlarda buğumların sayı, qanadlarda damarlanmanın əmələ gəlməsi, genital aparatın progressiv inkişafı və s. zamanı biruzə verir.

Preparatın fəallığı, dozası, təsir vaxtından asılı olaraq, effektlərin biruzəvermə dərəcəsi hər yaşda dəyişir. Əlamətlərin tam inkişafı, təsirə məruz qalan sürfələrin (və ya tırtılların) yaş artımına müvafiq olaraq, müşahidə edilir. Zahirən normal görü-

nən, lakin aralıq formanın əlamətlərini daşımayan yetkin fərdləri, yuvenilizasiyanı son yaşda olan sürfələr üzərində apardıqda əldə etmək mümkündür.

Hazırda *Holometabola* –da tırtıl və pup fazalarında antiyüvenil preparatların əmələ gətirdiyi dəyişikliklər məlum deyil. Bəzi növlərdə bu preparatlar, metamorfozun sadə şəkildə pozulmasına səbəb olur.

*Noctuidae*, *Pieridae*, *Aphididae* və həşəratın digər, qeyd olunan nümayəndələrində müəyyənlanmış morfoloji anomaliyalar, bilavasitə əsas fizioloji proseslərin, yəni YH-ın titri baxımından qeyri-əlvərişli şəraitdə yuvenilizasiyanın aparılması nəticəsində baş verən metamorfozların pozulması ilə əlaqədardır. Tədqiqatlar nəticəsində əldə edilmiş məlumatlardan aydın şəkildə görünür ki, yuvenoidlərin kimyəvi təbiətdən asılı olmayaraq, fizioloji effektlər yalnız metamorfozların pozulması ilə bitmir. Daha dərin analiz nəticəsində müəyyənlanmışdır ki, effekt tırtılın çəki dinamikası (maddələr mübadiləsinin intensivliyinin dəyişilməsinin əsas əlamətlərindən biri), sağqalma dərəcəsi, reproduktiv inkişaf, fizioloji sakitlik halı (diapauza) kimi fizioloji göstəriciləri də əhatə edir.

**ALTOZAR 4** z. Cədvəllər 10-16-da təqdim edilmiş nəticələrin müqayisəsi, yuxarıda qeyd olunan məlumatları təsdiqləyir. Belə ki, *Noctuidae*, *Pieridae* fəsilələrinin nümayəndələrinə yuvenoidlə ekzohormonal müdaxilə, cavab reaksiyalarında növ spesifikliyinin ifadə olunduğunu göstərir. Hər növün tırtıl fazasının kritik dövründə yuvenilizasiyadan 48 saat sonra tırtılların çəki artımında intensivləşmə müşahidə olunur və bu dəyişiklik fərdlərin növ mənsubiyyətindən asılıdır (cədvəl 10-16). Məlum olmuşdur ki, tırtılın böyümə dərəcəsiindən asılı olaraq, bu artım tədrici xarakter daşıyır. Müstəsnaqlıq yalnız kələm kəpənəyi üçün qeyd olunmuşdur (cədvəl 14). Belə ki, tırtıllarda qeyd olunan aramsız çəki artımı puplaşma dövrünə kimi davam edir və sonradan diapauza ilə nəticələnir. Bu zaman turp kəpənəyinə aid olan effektlər kələm kəpənəyindən



fərqlənmişdir (cədvəl 14, 15). *Pieridae* –lər üçün aşkarlanmış bu fərqliliyi, fərdlərin inkişaf etdiyi fotoperiodik şəraitin müxtəlifliyi ilə, yəni həmin növlərə xas olan fotoperiodik reaksiyanın (20-18<sup>0</sup>C və 12 saat) qısa gün tipli olması ilə izah etmək olar.

C ə d v ə l 10

**Pambıq sovkasında altozar 4z yuvenoidinin 0,01%-li məhlulunun əmələ gətirdiyi fizioloji effektlər: A.** Tırtılların çəkisi və tırtıl-pup metamorfozuna təsiri ( $p < 0,01 - < 0,001$ )\*

Variantlar və fərdlərin sayı	Təsir vaxtı tırtıl yaşı, çəkisi (mq)	Sonrakı günlərdə çəkisi			Puplaşmada olan fərdlər, %-lə	Ölüm %-lə	Puplaşa bilməyən fərdlər, %
		20.07	23.07	25.07			
Təcrübə, 100	IV-V 128	135,5±5,1	148±8,5	154,5±6,3	72,0	28,0	-
Aseton, 100	IV-V 119	120,8±7,9	129±5,9	135,9±4,8	88,0	10,0	2
Yoxlama, 100	IV-V 82,4	89,9±3,5	92,3±4,5	120,0±9,4	97,0	3	-

\* - p -fərqliliyin dəqiqlik dərəcəsi Fişer cədvəlinə görə;

\*\* - preparatın həlledicisi olan variant

**B. Sağqalma dərəcəsi və pup-imago metamorfozuna təsiri**

Variant və fərdlərin sayı	Təsir vaxtı ölmüş tırtılların yaşı və sayı(%)	2-3 gündən sonra ölmüş fərdlərin sayı (%)	Ölmüş pronimfaların sayı (%)	Ölmüş pupların sayı	Uçmuş kepenəklərin sayı (ədəd)	o cümlədən		
						normal	anormal	steril
Təcrübə, 120	IV-V, -	10,0	50,0	-	48	7	12	29
Aseton, 120	IV-V, -	-	17,5	15,9	80	72	4	4
Yoxlama, 120	IV-V, -	-	-	2	118	-	-	-

**Kələm sovkasında altozar 4z yuvenoidinin 0,01%-li məhlulunun əmələ gətirdiyi fizioloji effektlər: A.** Tırtılların çəkisi və tırtıl-pup metamorfozuna təsiri ( $p < 0,01$ )

Variantlar və fərdlərin sayı	Təsir vaxtı tırtıl yaşı və çəki (mq)	Sonrakı günlərdə tırtılın çəkisi					Puplaşmada olan fərdlər, %-lə	Ölüm, %-lə	Puplaşa bilməyən fərdlər, %
		25/X	28/X	3/XI	7/XI	10/XI			
Təcrübə	V,180,	235±10,8	260±7,9	306±19,	340±15,	400±17,9	85,3	14,7	-
Aseton, 80	V, 170	179±3,9	185±9,9	192±11,	209±7,8	256±19,1	89,0	11,0	-
Yoxlama,85	V,186	200±5,0	240±10,	255±9,2	316±11,	341±14,3	95,0	5,0	-

**B.** Sağqalma dərəcəsi və pup-imago metamorfozuna təsiri

Variant və fərdlərin sayı	Təsir vaxtı ölüm tırtılların yaşı və sayı(%)	2-3 gündən sonra ölüm fərdlərin sayı (%)	Ölmüş pronimfaların sayı (%)	Ölmüş pupların sayı	Uçmuş kepənəklərin sayı (ədəd)	o cümlədən		
						normal	anormal	steril
Təcrübə, 120	V,4	5,8	12,5	9,2	82	71	11	57,3
Aseton 100	V, 3,0	5,0	10,0	4,0	78	75	3	5,0
Yoxlama V, -	-	-	3,0	-	97	96	1	-

**Qamma sovkasında altozar 4z yuvenoidinin 0,01%-li məhlulu-  
nun əmələ gətirdiyi fizioloji effektlər: A.** Tırtılların çəkisi və tırtıl-  
pup metamorfozuna təsiri ( $p < 0,1 - < 0,05$ )

Variantlar və ferdlərin sayı	Təsir vaxtı tırtıl yaşı və çəki (mq)	Sonrakı günlərdə tırtılın çəkisi			Puplaşma da olan ferdlər, %-lə	Ölüm, %-lə	Pup laşa bilmə yən ferd lər,%
		20/VI	25/VI	28/VI			
Təcrübə,90	IV-V, 125	139,5±4,9	156,5± 12,3	165,9±14,7	52,0	16,5	31,5
Aseton, 80	IV-V, 110,5	125,7±10,8	139,5±17,3	144,3±9,33	71,5	19,8	4,0
Yoxlama,85	IV-V, 115,5	135,1±6,9	144,5±11,7	159,8±7,7	89,7	10,3	-

**B.** Sağqalma dərəcəsi və pup-imago metamorfozuna təsiri

Variant və ferdlə- rin sayı	Təsir vaxtı ölüm tırtıl- ların yapı və sayı(%)	2-3 gündən sonra ölüm ferdlərin sayı (%)	Ölmüş pronimfa- ların sayı (%)	Ölmüş pupların sayı	Uçuşmuş kepənek- lərin sayı (ədəd)	o cümlədən		
						normal	anormal	steril
Təcrübə, 100	IV,30	19,0	9,0	27,0	15	5	10	5
Aseton 100	IV,11	3,0	5,0	6,0	75	72	3	3
Yoxlama 100	IV, -	3,0	1,0	15,0	81	81	-	7

**Payızlıq sovkasında altozar 4z yuvenoidinin 0,01%-li məhlulu-  
nun əmələ gətirdiyi fizioloji effektlər: A.** Tırtılların çəkisi və tırtıl-  
pup metamorfozuna təsiri ( $p < 0,05 - < 0,001$ )

Variantlar və fərdlərin sayı	Təsir vaxtı tırtıl yaşı və çəki (mq)	Sonrakı günlərdə tırtılın çəkisi				Qışlayan tırtılların çəkisi, mq	Ölüm, %-lə
		20/IX	27/IX	6/X	12/X		
Təcrübə, 100	V-VI 180	225,7±12,8	320,7±17,8	337,3±20,1	341,5±17,0	312,6±8,7	77,3
Aseton, 100	V-VI 182	195,0±9,8	210,0±8,5	227,3±13,7	231,0±19,0	242,7±21,3	27,8
Yoxlama, 95	V-VI	200,5±14,7	239,8±7,9	305,7±11,6	328,4±21,0	337,3±12,1	13,7

**B.** Sağqalma dərəcəsi və pup-imago metamorfozuna təsiri

Variant və fərdlə- rin sayı	Təsir vaxtı ölüm tırtıl- ların yaşı və sayı(%)	2-3 gündən sonra ölüm fərdlərin sayı (%)	Ölmüş pronimfa- ların sayı (%)	Ölmüş pupların sayı	Uçuşmuş kepənek- lərin sayı (ədəd)	o cümlədən		
						normal	anormal	steril
Təcrübə 90	V-VI 25,6	10,0	11,1	20,0	30	18	12	18
Aseton 90	V-VI 5,6	3,3	5,6	8,9	69	60	5	4
Yoxlama 90	V-VI	-	-	-	87	87	-	-

**Kələm kəpənəyində altozar 4z yuvenoidinin 0,01%-li məhlulunun əmələ gətirdiyi fizioloji effektlər: A.** Tırtılların çəkisi və tırtıl-pup metamorfozuna təsiri ( $p < 0,01 - < 0,001$ )

Variantlar və fərdlərin sayı	Təsir vaxtı tırtıl yaşı və çəki (mq)	Sonrakı günlərdə tırtılın çəkisi					Puplaşma da olan fərdlər, %-lə	Ötüm, %-lə	Puplaşa bilməyən fərdlər, %
		29/IX	1/X	4/X	6/X	8/X			
Təcrübə, 100	V, 217	300±10,2	415±9,8	450±9,8	495±14,0	447±5,5	67,0	23,0	10,0
Aseton, 100	V, 225	249±11,5	305±8,7	325±10,2	345±9,2	339±7,1	79,0	21,0	-
Yoxlama, 100	V, 213	321±6,3	405±11,0	439±5,9	410±12,0	400±8,0	85,0	15,0	-

**B.** Sağqalma dərəcəsi və pup-imago metamorfozuna təsiri

Variant və fərdlərin sayı	Təsir vaxtı ölmüş tırtılların sayı və sayı (%)	2-3 gündən sonra ölmüş fərdlərin sayı (%)	Ölmüş pronimfaların sayı (%)	Ölmüş pupların sayı	Uçuşmuş kəpənəklərin sayı (ədəd)	o cümlədən		
						normal	anormal	steril
Təcrübə, 90	V, -	13,0	25,0	5,0	51,3	13,9	37,4	13,9
Aseton 100	V, 2,2	3,3	5,6	7,8	73,0	65,5	7,5	10
Yoxlama 100	V, -	-	2,0	-	98,0	97	1	-

C ə d v ə l 15

**Turp kəpənəyində altozar 4z yuvenoidinin 0,01%-li məhlulunun əmələ gətirdiyi fizioloji effektlər: A.** Tırtılların çəkisi və tırtıl-pup metamorfozuna təsiri ( $p < 0,01$  -  $< 0,001$ )

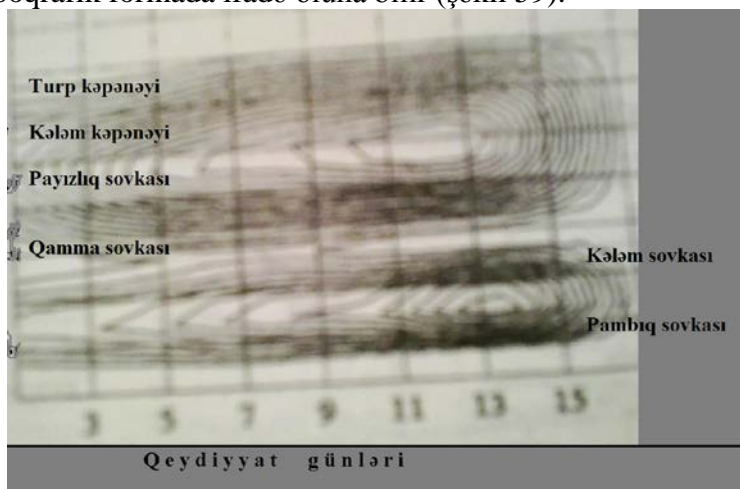
Variantlar və ferdlərin sayı	Təsir vaxtı tırtıl yaş və çəki (mq)	Sonrakı günlərdə tırtılın çəkisi					Puplaşma da olan fərdlər, %-lə	Ölüm, %-lə	Puplaşa bilməyən fərdlər, %
		24/IX	28/IX	4/X	7/X	11/X			
Təcrübə, 100	V, 188	207±7,4	238±13,6	316±10,	320±15,1	331±9,8	69,7	31,0	27,0
Aseton, 98	V, 190,1	198±9,1	201±11,0	210±6,9	219±9,5	225±17,0	85,0	15,0	-
Yoxlama, 100	V, 183,7	197±11	210±7,3	227±5,2	249±11,	259±12,0	89,3	10,7	-

### B. Sağqalma dərəcəsi və pup-imago metamorfozuna təsiri

Variant və ferdlərin sayı	Təsir vaxtı ölmüş tırtılların yaş və sayı (%)	2-3 gündən sonra ölmüş ferdlərin sayı (%)	Ölmüş pronimfaların sayı (%)	Ölmüş pupların sayı	Uçmuş kəpənəklərin sayı (ədəd)	nəticələrdən		
						normal	anormal	steril
Təcrübə, 90	V, 2,2	7,8	21,1	6,7	56,0	16,8	39,2	16,8
Aseton, 87	V, 2,3	2,3	3,4	5,7	75,0	69,0	6	5
Yoxlama V, -	-	-	-	2,2	88,0	88,0	-	-

Məlumdur ki, bəzi hallarda fotoperiodik reaksiyalar tırtılların böyümə sürətini, çəkisini tənzimləyə bilər (*Zaslavski, 1984*). Aparılmış analizin nəticələrinə görə, turp kəpənəyi üçün əldə olunmuş bu məlumat yenidir.

Həşəratın fizioloji halının qiymətləndirilməsində çəki göstəricisi əsas amillərdən biri kimi qəbul olunur. Tədqiqatlarda həşəratın maddələr mübadiləsinin vəziyyəti, intensivliyi və iastiqaməti bu fizioloji göstərici əsasında aparılır. Müəyyən edilmişdir ki, puplaşmadan əvvəl çəkinin azalması, maddələr mübadiləsinin intensivliyinin zəifləməsini göstərir və kələm, turp kəpənəkləri arasında bu fərq (9-11-ci günlər) topoqrafik formada ifadə oluna bilər (şəkil 59).



**Şəkil 59.** Altozar 4z yuvenoidinin 0,01%-li məhlulunun *Noctuidae*, *Pieridae* tırtıllarının çəkisinə təsiri (topoqrafik analiz)

Əldə olunmuş bu nəticələr, fizioloji sakitlik halından əvvəl kəmiyyət fotoperiodik reaksiyalarda (FPR) baş verən fərqliliyi izah etmək üçün əhəmiyyət kəsb edir. Belə ki, çəkinin dəyişilməsi maddələr mübadiləsinin intensivliyinin bir təzahürü kimi, orqanizmin dolayı yolla “biokimyəvi reaktivliyi”-ni və fizioloji halını xarakterizə edir. Müəyyən olmuşdur ki, tırtılları

pup-imaginal metamorfoza qədər altozarın 0,01%-li məhlulu ilə işlədikdə fərdlərin çox hissəsi, əsasən də pronimfa və puplar məhv olurlar (cədvəl 10-15, B). Aşkar olunmuşdur ki, topikal təsirdən sonra letal nəticə, faiz etibarlı ilə sovkalar üçün 31,7%-dən 85%-ə qədər, kələm və turp kəpənəklərində isə 37,8-43,0%-ə bərabərdir (cədvəl 10-15 B). Pup-imaginal metamorfozun pozulmasının ən yüksək faizi *Noctuidae* –dən qamma (66,7%), payızlıq (40,0%) sovkaları və *Pieridae*-də - kələm (72,9%), turp (70,0%) kəpənəklərində müşahidə olunur (cədvəl 13-15, B).

Sınaqdan çıxarılmış bu yuvenoidin digər müsbət nəticəsi, yetkin fərdlərdə sterilizasiya faizinin yüksək olması təşkil edir. Belə ki, bu fizioloji effekt pambıq sovkası 60,4%, kələm sovkası 69,9%, qamma sovkası 33,3%, payızlıq sovkası 60,0%, kələm kəpənəyində isə 27,1% və turp kəpənəyində 30,0%-ə bərabər olmuşdur. Altozarla yuvenilizasiyaya yüksək həssaslıq nümayiş etdirən növlərdə (qamma, payızlıq sovkaları, kələm və turp kəpənəkləri) sterilizasiya faizinin nisbətən aşağı olmasının səbəbini morfoloji cəhətdən normal kəpənəklərin uçuş faizinin çox kiçik olması ilə əlaqədardır. Altozar 4z yuvenoidinin tədqiq olunmuş həşərat qruplarından *Noctuidae*, *Pieridae* nümayəndələrinin reproduktiv inkişafına təsirini əks etdirən nəticələr cədvəl 16-da təqdim olunmuşdur. Həmin nəticələrin müqayisəli analizi zamanı məlum olmuşdur ki, bu yuvenoidə qarşı sovkalar və ağ kəpənəklərin həssaslıq dərəcəsi, fərdlərin inkişaf etdiyi fotoperiodik şərait və növlərin bioekoloji xüsusiyyətləri ilə sıx əlaqədardır, yəni preparatla təsir vaxtı tırtılların fizioloji halından asılıdır.

Cədvəl 16-da təqdim edilmiş eksperimental nəticələrdən görünür ki, tırtıl fazasının kritik dövründə altozarla yuvenilizasiya, metamorfozun gedişini pozur və bununla yanaşı, cütləşmə, dişilərin məhsuldarlığı və yumurtaların həyat qabiliyyətinin aşağı düşməsinə səbəb olur. Belə ki, həşəratların hər iki fəsiləsinin nümayəndələrində (istər laboratoriya, istərcə də təbii



populyasiyalarında) yuvenilizasiya kəpənəklərin puplardan uçuşunu 1,3-8,7 dəfə, cütləşən dişi fərdlərin miqdarının isə 30,0-65,2% aşağı düşməsinə gətirib çıxarır.

C ə d v ə l 16

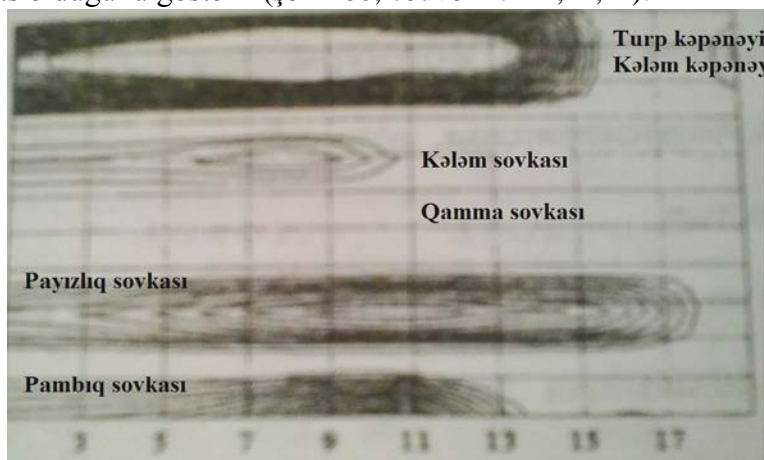
**Altozar 4z yuvenoidinin 0,01%-li məhlulunun *Noctuidae*, *Pieridae* növlərinin laboratoriya və təbii populyasiyalarına təsiri ( \*-bir dişiyə görə yumurtaların sayı; \*\* - bir dişiyə görə)**

Variantlar	Trül yaş və sayı	Pupların sayı	Uçuşmuş kəpənəklər					Orta məhsul darlıq*	Yumurtadan çıxarılmış trülün sayı	
			sayı	Pupa görə %-i	o cümlədən dişilər				c ə m i sayı	orta hesabla**
					mayalanmış	%-i	%-i			
<i>Heliothis armigera</i>										
25°16 s	IV,100	28	20	72,0	9	3	33,3	29	-	-
Yoxlama	IV,100	98	87,7	89,8	69	56	81,1	145	3763	67,2
Bərdə, iyun	IV-V	89	38	42,7	21	10	47,6	33	-	-
Yoxlama	IV-V	114	105	92,1	28	25	89,3	205	2700	108
<i>Agrotis segetum</i>										
20°12 s	V-VI, 150	112	73	65,2	30	9	30,0	28,5	-	-
Yoxlama	V-VI, 150	144	96	66,7	48	46	95,8	90,5	2254	49
Ağdam, iyun	VI,120	92	45	48,9	27	10	37,0	40	-	-
Yoxlama	VI,150	147	140	95,2	58	55	94,8	99,5	2832,5	51,5
<i>Phytometra gamma</i>										
25°12 s	IV-V, 120	30	28	93,3	17	-	-	-	-	-
Yoxlama	IV-V 120	115	98	85,2	51	50	98,0	79,5	2225	44,5
Ağdam, iyun	V,150	53	49	92,4	25	11	44,0	-	-	-
Yoxlama	V,120	118	114	96,6	59	56	94,9	100	2788,8	49,8
<i>Barathra brassicae</i>										
25°16 s	V-VI, 100	65	48	73,8	23	15	65,2	39,5	450	30,0
Yoxlama	V-VI	98	89	90,8	44	40	90,9	121	2440	61,0
Abşeron	V-VI,100	73	56	76,7	38	24	63,2	40	804	33,5
Yoxlama	V-VI 100	97	92	94,8	42	40	95,2	140	2852	71,3
<i>Pieris brassicae</i>										
20°12 s	V, 100	30	-	-	-	-	-	-	-	-
Yoxlama	V, 100	98	94	95,9	41	39	95,1	135	2453	62,9
Abşeron (sentyabr)	V,150	48	15	-	-	-	-	-	-	-
Yoxlama	V,150	135	131	97,0	69	67	97,1	128	4743,6	70,8
<i>Pieris rapae</i>										
20°12 s	V, 100	27	-	-	-	-	-	-	-	-
Yoxlama	V, 100	89	85	95,5	38	36	94,7	118	2545,2	70,7
Abşeron	V, 120	83	31	37,3	13	6	46,1	-	-	-
Yoxlama	V,120	109	104	95,4	55	51	92,7	125	3422,1	67,1

Bundan başqa, dişi kəpənəklərin orta məhsuldarlığı sovkalarda 2,5-6,2 dəfə, ağ kəpənəklərdə isə tamamilə yumurtlama prosesi aradan qaldırılmışdır.

Beləliklə, altozar yuvenoidinə dair əldə olunmuş nəticələr onu sübut edir ki, bu preparata qarşı yüksək həssaslığa qamma sovkası, kələm və turp kəpənəkləri; orta həssaslığa – pambıq, payızlıq və kələm sovkaları malikdir.

**ZR-515 yuvenoidinin fizioloji effektlərinə** dair nəticələrdə həşəratın bu fəsilələrində müxtəlif həssaslıq dərəcəsinin xas olduğunu göstərir (şəkil 60, cədvəl 17-22, A, B).



**Şəkil 60.** ZR-515 yuvenoidinin 0,01%-li məhlulunun *Noctuidae*, *Pieridae* tırtıllarının çəkisinə təsiri (topoqrafik analiz)

ZR-515 yuvenoidi ilə yuvenilizasiyanın nəticələri aydın şəkildə fərdlərin çəki dinamikasında ifadə olunur. Belə ki, bu effektdə növ spesifikliyinin xas olduğu aşkar edilmişdir: yoxlama və təcrübə variantları arasında fərq 1,2-1,3 dəfəyə bərabərdir (cədvəllərin A bəndi). Məlum olmuşdur ki, ZR-515 ilə (0,01%-li məhlul) yuvenilizasiyadan sonra ilkin mərhələyə nisbətən tırtılların çəki artımı sovkalarda, pambıq -24,5%, payızlıq – 16,0%, qamma – 64,5%, kələm – 12,7%, kələm

kəpənəyində - 44,4% və turp kəpənəyində isə 61,7% təşkil edir ( $p < 0,05 - < 0,001$ ) (cədvəl 17-21, A).

C ə d v ə l 17

**Pambıq sovkasında ZR-515 yuvenoidinin 0,01%-li məhlulunun əmələ gətirdiyi fizioloji effektlər: A.** Tırtılların çəkisi və tırtıl-pup metamorfozuna təsiri ( $p < 0,05 - < 0,001$ )

Variantlar və ferdlerin sayı	Təsir vaxtı tırtıl yaş və çəki (mq)	Sonrakı günlərdə tırtılın çəkisi					Puplaşma da olan ferdler, %-lə	Ölüm, %-lə	Puplaşa bilən yeni ferdler, %
		18/VII	20/VII	22/VII	24/VII	27/VII			
Təcrübə, 100	IV,98	122±0,3	131±1,1	169±1,5	248±11,	225±2,1	60,5	54,1	39,5
Yoxlama, 100	IV,79	105±0,9	119±1,3	144±3,9	231±2,7	278±5,1	98,7	7,5	-

## B. Sağqalma dərəcəsi və pup-ımago metamorfozuna təsiri

Variant və ferdlerin sayı	Təsir vaxtı ölmüş tırtılların yaş və sayı(%)	2-3 gündən sonra ölmüş ferdlerin sayı (%)	Ölmüş pronimfaların sayı (%)	Ölmüş pupların sayı	Uçmuş kepaneklerin sayı (ədəd)	o cümlədən		
						normal	anormal	steril
Təcrübə 20C10 s	IV-V, 0,5	-	1,0	98,5	-	-	-	-
Təcrübə 25C16 s	IV, -	-	3,0	70,8	26	7	19	7
Yoxlama 100	IV-V,	-	-	2,0	98	86	-	-

**Payızlıq sovkasında ZR-515 yuvenoidinin 0,01%-li məhlulunun əmələ gətirdiyi fizioloji effektlər: A.** Tırtılların çəkisi və tırtıl-pup metamorfozuna təsiri (  $p < 0,05 - < 0,001$  )

Variantlar və fərdlərin sayı	Təsir vaxtı tırtıl yaşı və çəki (mq)	Sonrakı günlərdə tırtılın çəkisi							Puplaşma da olan fərdlər, %-lə	Ölüm, %-lə
		13/XI	15/XI	17/XI	19/XI	21/XI	23/XI	25/XI		
Təcrübə, 100	IV-V, 175	203±1,2	213±1,9	293±2,5	338±1,4	356±4,0	310±3,3	275±3,8	185±5,6	85,7
Yoxlama, 100	IV-V, 173	189±3,1	211±2,1	254±5,1	300±1,14	-	-	-	diapauza 96,8%	-

**B.** Sağqalma dərəcəsi və pup-imago metamorfozuna təsiri (*saxlanma şəraiti* 20°C 12-13 s)

Variant və fərdlərin sayı	Təsir vaxtı ölmüş tırtılların sayı və sağı (%)	2-3 gündən sonra ölmüş fərdlərin sayı (%)	Ölmüş pronimfaların sayı (%)	Ölmüş pupların sayı	Uçuşmuş kepaneklərin sayı (ədəd)	o cümlədən		
						normal	anormal	steril
Təcrübə 100	V-VI, -	-	1,7	23,3	75	9	66	9
Yoxlama 100	V-VI, -	-	-	7,0	93	93	-	1

**Qamma sovkasında ZR-515 yuvenoidinin 0,01%-li məhlulunun əmələ gətirdiyi fizioloji effektlər: A. Tırtılların çəkisi və tırtıl-pup metamorfozuna təsiri (  $p < 0,05 - < 0,001$  )**

Variantlar və ferdlerin sayı	Təsir vaxtı tırtıl yaşı və çəki (mq)	Sonrakı günlərdə tırtılın çəkisi						Puplaşma da olan fərdlər, %-lə	Ölüm, %-lə	Puplaşa bilən fərdlər, %
		6/X	8/X	10/X	12/X	15/X	17/X			
Təcrübə, 100	IV-V, 37,2	61,2±1,2	60,5±1,1	60,3±0,9	-	-	-	80,0	100,0	-
Yoxlama, 100	IV-V,	57,7±1,3	73,3±2,1	92,0±1,9	144±4	151±3,9	162±5,6	84,5	15,5	-

**B. Sağqalma dərəcəsi və pup-imago metamorfozuna təsiri (saxlanma şəraiti 20-25<sup>0</sup>C 13 s)**

Variant və ferdlerin sayı	Təsir vaxtı ölüm tırtılların yaşı və sayı (%)	2-3 gündən sonra ölüm ferdlerin sayı (%)	Ölmüş pronimfaların sayı (%)	Ölmüş pupların sayı	Uçmuş kepaneklərin sayı (ədəd)	o cümlədən		
						normal	anormal	steril
Təcrübə 100	IV, -	-	27,0	73,0	-	-	-	-
Yoxlama 100	VI,	-	-	15,0	85	85	-	5

**Kələm sovkasında ZR-515 yuvenoidinin 0,01%-li məhlulunun əmələ gətirdiyi fizioloji effektlər: A.** Tırtılların çəkisi və tırtıl-pup metamorfozuna təsiri ( $p < 0,05 - < 0,001$ )

Variantlar və ferdlerin sayı	Təsir vaxtı tırtıl yaş və çəki (mq)	Sonrakı günlərdə tırtılın çəkisi					Puplaşma da olan fərdlər, %-lə	Ölüm, %-lə	Puplaşa bilməyən fərdlər, %
		18/X	20/X	22/X	25/X	27/X			
Təcrübə, 100	V, 110	124±3,0	129±0,15	156±5,3	160±3,3	-	86,3	13,6	-
Yoxlama, 100	V, 115	128±1,9	140±3,2	159±4,8	167±6,0	173±5,8	93,0	22,0	-

**B.** Sağqalma dərəcəsi və pup-ımagο metamorfozuna təsiri

Variant və ferdlerin sayı	Təsir vaxtı ölmüş tırtılların yaş və sayı(%)	2-3 gündən sonra ölmüş ferdlerin sayı (%)	Ölmüş pronimfaların sayı (%)	Ölmüş pupların sayı	Uçmuş kepanakların sayı (ədəd)	o cümlədən		
						normal	anormal	steril
Təcrübə 100	V, 2,9	-	6,0	11,0	80	67	13 zəif	47,5
Yoxlama 100	V, -	-	2,5	-	97	97	-	8,0

**Pieridae** nümayəndələrində ZR-515 yuvenoidinin 0,01%-li məhlulunun əmələ gətirdiyi fizioloji effektlər: A. Tırtılların çəkisi və tırtıl-pup metamorfozuna təsiri ( $p < 0,05 - < 0,001$ )

Variantlar və fərdlərin sayı	Təsir vaxtı tırtıl yaşı və çəki (mq)	Sonrakı günlərdə tırtılın çəkisi						Puplaşma da olan fərdlər, %-lə	Ölüm, %-lə	Puplaşa bilməyən fərdlər, %
		3	5	7	9	11	13			
Kələm kəpənəyi 100	V,277	400±15	454±7,8	509±10,8	548±7,3	474±5,7	445±7,0	71,0	92,2	29,2
Yoxlama, 100	V,245	356±9,0	409±13,	453±6,5	470±10,	425±9,3	-	93,8	6,2	-
Turp kəpənəyi 100	V,235	380±5,8	459±13	558±11,4	569±14	485±18,	395±7,3	40,0	90,0	50,0
Yoxlama,100	V,237	325±6,1	374±11,	477±7,0	455±6,7	400±14,0	-	95,0	5,0	-

B. Sağqalma dərəcəsi və pup-imago metamorfozuna təsiri (2 üsulla-topikal və qidalandırmaqla "sendviç")

Variant və fərdlərin sayı	Təsir vaxtı ölmüş tırtılların sayı və faizi (%)	2-3 gündən sonra ölmüş fərdlərin sayı (%)	Ölmüş pronimfaların sayı (%)	Ölmüş pupların sayı	Uçmuş kəpənəklərin sayı (ədəd)	o cümlədən		
						normal	anormal	steril
Kələm, V, -	-	-	2,0	43,3	57	17	40	17
"sendviç" V, -	-	-	15,0	85,0	-	-	-	-
Yoxlama V, -	-	-	1,5	1,0	98	98	-	-
Turp								
kəpənəyi V, 1,2	-	-	3,1	47,7	48	-	48	-
"sendviç" V, 3,5	4,1	2,7	79,7	10	-	10	-	-
Yoxlama V, -	-	-	1,9	98	98	98	-	-

**ZR-515 yuvenoidinin 0,01%-li məhlulunun *Noctuidae*, *Pieridae* növlərinin laboratoriya və təbii populyasiyalarına təsiri** ( \*-bir dişiyə görə yumurtaların sayı; \*\* - bir dişiyə görə)

Variantlar	Tərəf yaşı və sayı	Pupların sayı	Uçuşmuş kəpənəklər					Orta məhsul darıq*	Yumurtadan çıxmış urtulların sayı	
			sayı	Pupa görə %-i	o cümlədən dişilər				c ə m i sayı	orta hesabla**
					mayalanmış	sayı	%-i			
<i>Heliothis armigera</i>										
25°16 s	IV,125	71	32	45,1	19	7	36,8	60,0	225	32,1
Yoxlama	IV,150	148	127	85,8	58	47	81,0	155,0	3320	70,6
Bərəkət, iyul	IV-V	152	61	40,1	25	11	44,0	81,2	435,5	39,6
Yoxlama	IV-V	445	439	98,6	202	195	96,5	218,5	2230,5	114,3
452										
<i>Agrotis segetum</i>										
25°12 s	V-VI,	58	25	43,1	11	5	45,4	41,6	117	23,4
Yoxlama	113 V-VI,	150	135	90,0	69	60	86,9	98,0	2910	48,5
Ağdam, iyun	VI,	67	39	58,2	13	7	53,8	45,0	158	22,6
Yoxlama	VI,300	271	256	94,5	64	59	92,2	112,0	3300	55,9
<i>Phytometra gamma</i>										
25°12 s	IV-V,	45	19	42,2	5	3	60,0	28,5	43,0	14,3
Yoxlama	120 IV-V	113	100	88,5	57	49	85,9	82,0	1950	39,8
Ağdam, iyun	V,	75	31	41,3	23	11	47,8	35,5	156,5	14,2
Yoxlama	V,	287	258	89,9	131	127	96,9	103,5	6135	48,3
<i>Barathra brassicae</i>										
25°16 s	V-VI,	100	85	85,0	59	47	79,7	117,8	3487	74,2
Yoxlama	100 V-VI	112	90	80,4	63	40	63,5	120,0	3120	78,0
Abşeron	V-VI,100	172	149	86,6	128	93	72,7	110,0	4700	50,5
Yoxlama	V-VI 100	232	181	78,0	70	45	63,6	115,0	3368,9	74,9
<i>Pieris brassicae</i>										
25°12 s	V, 100	71	65	91,5	37	10	27,0	78,5	196,0	19,6
Yoxlama	V, 100	94	91	96,8	43	43	100,0	189,8	8161,0	189,8
Abşeron (sentyabr)	V, 150	79	70	88,6	41	15	36,5	80,0	358,5	23,9
Yoxlama	V, 150	119	105	88,2	55	51	92,7	135,5	6885,0	135,0
<i>Pieris rapae</i>										
25°12 s	V, 100	47	4,7	10,0	3	-	-	-	-	-
Yoxlama	V, 100	89	85	95,5	35	35	100,0	115,0	3025	86,4
Abşeron	V, 120	51	7	13,7	2	-	-	-	-	-
Yoxlama	V, 120	115	113	98,2	50	45	90,0	120,0	4400	97,8



Məlum olmuşdur ki, tədqiq edilmiş növlərdə təcrübə və yoxlama variantları arasında fərqin olmasına baxmayaraq, ekzohormonal müdaxilə cavab reaksiyalarında iki əlamətin təzahür etməsi ilə nəticələnir: ZR-515 vasitəsilə yuvenilizasiya payızlıq sovkası, kələm və turp kəpənəklərində tırtıl fazasının uzanması (əlavə yaşın əmələ gəlməsi) və qamma, kələm sovkalarında isə əksinə, həmin fazanın vaxtından əvvəl bitməsi, yəni metamorfozun tez başlanmasına səbəb olur (cədvəl 18-21, A). ZR-515 yuvenoidinin optimal dozası ilə (0,01%-li məhlulu) təsirdən sonra payızlıq sovkasında tırtıl fazası 7 gün (yuvenilizasiyadan sonra 45-ci gün) qədər uzanmış və bu təzahür, tırtılların çox kiçik çəki ilə (185,0 mq) qışlamaya getməsinə səbəb olmuşdur. Bu zaman yoxlama variantında qış diapauzası 96,8% fərdlərdə normal şəkildə formalaşmışdır. Ekzohormonal təsirin aparıldığı variantlarda fərdlərdə ölüm faizi də yüksək (85,7%) olmuşdur (cədvəl 18, A).

Analoji effekt *Pieridae* nümayəndələrində tırtıl fazasının 3 gün uzanması və metamorfozun 40-70% fərddə normal keçməsi fonunda ölüm faizinin həddən artıq (90,0-92,2%) olması ilə fərqlənmişdir (cədvəl 21, A).

Məlum olmuşdur ki, çəki dinamikasından asılı olmadan, tırtıl fazasının tez bitməsi, yəni yoxlama variantına nisbətən vaxtından əvvəl metamorfozun baş verməsi, qamma və kələm sovkaları üçün səciyyəvi haldır (cədvəl 19-20, A). Belə ki, ZR-515 –lə təsirdən 9 gün sonra çəki artımı, yoxlama variantı ilə müqayisədə 1,5 dəfə artıq olmuş və bu faza, öz inkişafını 7 gün tez bitirmişdir (cədvəl 19, A). Kələm sovkasında inkişaf, yoxlama variantına nisbətən 3 gün tez başa çatmışdır (cədvəl 20, A). Maraqlıdır ki, ZR-515 ilə yuvenilizasiyanın nəticələrinə görə oxşar olan bu sovkaların preparata qarşı həssaslıq dərəcəsi müxtəlif olmuşdur: sağqalma dərəcəsi qamma sovkasında 20,0-80,0%, kələm sovkasında isə cəmi 13,6% təşkil etmiş və yoxlama variantının normal puplarının 93,0%-i fonunda təcrübələrdə bu göstərici 86,3% -ə bərabər olmuşdur (cədvəl 19, 20, A).

Həşəratların *Noctuidae*, *Pieridae* qruplarına aid olan nümayəndələrin ZR-515 yuvenoidinə qarşı fizioloji həssaslığı daha aydın şəkildə cədvəl 17-21, B –də ifadə olunmuşdur. Maraqlıdır ki, əldə olunmuş nəticələrin interpretasiyası yuvenilizasiyanın üsulunun dəyişilməsi ilə həyata keçirilmişdir, yəni tədqiqatlarda həm topikal, həm də preoral (“sendviç”) təsirdən istifadə olunmuşdur.

Tədqiqatlar nəticəsində müəyyən edilmişdir ki, həşəratın bu qruplarında yuvenilizasiyaya qarşı fizioloji cavab reaksiyası, bilavasitə fərdlərin saxlanıldığı fotoperiodik şəraitdən asılıdır. Belə ki, pambıq sovkasının diapauzagen rejimdə (20<sup>0</sup>C10 saat gün uzunluğu) inkişaf edən IV-V yaşlı tırtıllarına preparatla müdaxilə, bütün fərdlərin (əsasən də 98,5% pupların) məhv olmasına səbəb olur. Halbuki, 25<sup>0</sup>C16 s şəraitində saxlanılan fərdlərdə təsirə qarşı müqavimət daha yüksəkdir: həmin variantda kəpənəklərin uçuşu (26 əd) 7 əd morfoloji cəhətdən normal (lakin steril) və 19 əd deformasiyaya uğramış formaların əmələ gəlməsi ilə nəticələnir. Müvafiq olaraq, fəal formalar arasında isə pup-imaginal metamorfozun pozulması (73%) qeydə alınmışdır.

Məlum olmuşdur ki, 20<sup>0</sup>C 12-13 saat və 20-25<sup>0</sup>C 13 saat rejimlərində bəslənən növlərin də ZR-515 yuvenoidinə qarşı həssaslığı analoji cavab reaksiyaları ilə müşayiət olunur (cədvəl 17-21, A). Belə ki, payızlıq sovkası üçün olan variantlarda tırtılların, pronimfaların (1,7%) və pupların (23,3%) ölümü, 88,0% fərddə metamorfozun pozulması ilə nəticələnir. Bu zaman puplardan uçmuş və morfoloji cəhətdən zahirən normal görünən kəpənəklərin (12,0%) hamısı steril olmuşlar (cədvəl 18, B).

Yuvenilizasiyaya qarşı yüksək həssaslıq göstərən qamma sovkasında isə ZR-515 –in 0,01%-li məhlulu letal doza olduğu üçün 0,001%-li məhlul ilə təsir, 100% deformasiyaya uğramış kəpənəklərin puplardan çıxışı ilə nəticələnmişdir.

Aşkar edilmişdir ki, kələm sovkasının tırtıl fazasının kritik dövründə ZR-515 ilə müdaxilə az sayda fərdlərin məhvinə səbəb olur (pronimfa 6%, puplar 11%). Bu növdə yetkin fərdlərin yüksək faizlə uçuşu fonunda (80 əd) 83,8% morfoloji cəhətdən normal və 16,2% deformasiyaya uğramış kəpənəklər qeydə alınır. Bu növdə kəpənəklərdə sterilizasiyanın faizi 59,4% təşkil edir, yəni 50%-dən yuxarı olduğu üçün preparata qarşı orta həssaslıq nümayiş etdirir.

Eksperimental yolla sübut olunmuşdur ki, *Pieridae* nümayəndələri də ZR-515 yuvenoidinə qarşı həssasdırlar (cədvəl 21, A, B). Belə ki, təsirin formasından (topikal və ya preoral, qidalandırmadan) asılı olmayaraq, çox parlaq cavab reaksiyaları alınmışdır. Fərdlərin ölümü 45,3-100,0% təşkil etsə də yüksək uçuş fonunda (57 əd) 70,2% metamorfozun pozulması müşahidə edilmişdir.

Maraqlıdır ki, ZR-515 yuvenoidi ilə ekzohormonal müdaxilə zərərvericilərin reproduktiv inkişafına da ciddi təsir göstərir (cədvəl 22). Hər iki zərərverici qrupunun həm laboratoriya, həm də təbii populyasiyalarında yuvenilizasiya fizioloji effektivlə nəticələnir: tırtıl fazasında preparatla işləmə kəpənəklərin uçuşunun 1,2-18 dəfə, mayalanmış dişi kəpənəklərin faizinin 27,0-79,7%, dişilərin orta məhsuldarlığının 2,6-2,7-dən tamamilə yumurtlamanın aradan qaldırılmasına qədər azaltmışdır. Bu zaman tırtılların yumurtalardan çıxışı 1,5-dən 9,7 dəfəyə qədər (turp kəpənəyində isə 100% ölüm) aşağı enmişdir.

Beləliklə, təqdim olunmuş müqayisəli analizdən görünür ki, hər iki yuvenoidə qarşı həssaslıq təbii populyasiyalarda nisbətən aşağı olur. Yuvenilizasiyaya qarşı həssaslıq dərəcəsinə görə, ən yüksək effekti pambıq, payızlıq, qamma sovkaları, kələm və turp kəpənəkləri nümayiş etdirir. Kələm sovkası digər zərərvericilərdən fərqli olaraq, yuvenoidə qarşı orta həssaslıq effektivinə malik cavab reaksiyana malikdir.

**ZR-619 yuvenoidinin fizioloji effekti** özünəməxsusluğu ilə fərqlənir (şəkil 61, cədvəl 23-26, A, B). Topoqrafik anali-



lulu ilə kələm sovkasının yuvenilizasiyası, kiçik faizlə (14,5%) olsa belə fərdlərin məhv olması və tırtıl-pup metamorfozunun pozulması (12,5%) ilə nəticələnir.

C ə d v ə l 23

**Pambıq və kələm sovkalarında ZR-619 yuvenoidinin 0,01%-li məhlulunun əmələ gətirdiyi fizioloji effektlər: A.** Tırtılların çəkisi və tırtıl-pup metamorfozuna təsiri (  $p < 0,01 - < 0,001$  )

Variantlar və fərdlərin sayı	Təsir vaxtı tırtıl yaşı və çəki (mq)	Sonrakı günlərdə tırtılın çəkisi					Puplaşma da olan fərdlər, %-lə	Ölüm, %-lə	Puplaşa bilən fərdlər, %
		3	5	7	9	11			
Pambıq sovkası, 100	IV,88,5	119±3,2	121±5,1	172±4,8	215±2,1	-	56,6	58	32,7
Yoxlama, 100	IV,87,0	97,5±2,5	110±1,14	135±3,0	195±2,0	225±2,7	98,0	11,5	-
Kələm sovkası 100	V,93,0	105,5±2,9	110±3,6	117,5±0,98	-	-	87,5	14,5	12,5
Yoxlama, 100	V,94,5	99,0±0,87	118±1,7	127±3,7	151±2,4	-	94,5	17,5	-

**B.** Sağqalma dərəcəsi və pup-imago metamorfozuna təsiri

Variant və fərdlərin sayı	Təsir vaxtı ölmüş tırtılların yaş və sayı(%)	2-3 gündən sonra ölmüş fərdlərin sayı (%)	Ölmüş pronimfaların sayı (%)	Ölmüş pupların sayı	Uçmuş kepenəklərin sayı (ədəd)	o cümlədən		
						normal	anormal	steril
sovkası, 100								
20C10s;	IV-V,-	-	25,0	75,0	-	-	-	-
25C16s	IV, 3,0	-	5,0	53,0	39	5	34	5
Aseton, 100	IV-V, 1,0	-	4,0	13,0	73	67	6	-
Yoxlama	IV-V,-	-	-	1,0	99	93	6	-
Kələm sovkası, 100	V, 1,5	-	-	12,5	86	63	23(zəif)	38
Aseton, 100	V, 1,0	5,0	10,0	4,0	80	75	5	12
Yoxlama	V,-	-	1,5	1,5	97	97	-	3,0

**Payızlıq və qamma sovkalarında ZR-619 yuvenoidinin 0,01%-li məhlulunun əmələ gətirdiyi fizioloji effektlər: A.** Tırtılların çəkisi və tırtıl-pup metamorfozuna təsiri (  $p < 0,01 - < 0,001$  )

Variantlar və fərdlərin sayı	Təsir vaxtı tırtıl yaşı və çəkisi (mq)	Sonrakı günlərdə tırtılın çəkisi						Puplaşmada olan fərdlər, %-lə	Ölüm, %-lə	Puplaşa bilməyən fərdlər, %
		3	5	7	9	11	13			
Payızlıq sovkası, 100	IV-V,148	199±5,0	225±3,4	239±4,9	235±3,9	220±1,9	195±2,7	diapauza, qışlama, 99%	75,8	-
Yoxlama, 100	IV-V,139	142±3,5	169±4,0	220±5,1	232±2,7	-	-		16,5	-
Qamma sovkası, 100	IV, 35,6	54,3±0,9	73,3±1,0	92,0±1,5	-	-	-	65,0	100,0	11,3
Yoxlama, 100	IV, 37,5	58,0±1,3	72,0±2,4	94,0±2,9	147±3,9	155±2,8	163±5,5	90,0	20,5	-

**B. Sağalma dərəcəsi və pup-ımagu metamorfozuna təsiri**

Variant ve fərdlərin sayı	Təsir vaxtı ölmüş tırtılların sayı və sayı (%)	2-3 gündən sonra ölmüş fərdlərin sayı (%)	Ölmüş pronimfaların sayı (%)	Ölmüş pupların sayı	Uçmuş kepənlərin sayı (ədəd)	o cümlədən		
						normal	anormal	steril
Payızlıq sovkası, 120	V-VI, 8,0	5,4	1,2	46,2	47	7	40	7
Aseton, 120	- , 4,0	2,5	1,0	16,0	92	84	8	7
Yoxlama	- , -	-	-	9,2	109	109	-	-
Qamma sovkası, 100	IV, 40,0	15,0	9,0	36,0	-	-	-	-
Aseton	IV, -	-	15,0	24,2	61	58	3	7
Yoxlama	IV, -	-	-	23,0	77	71	6	-

**Kələm və turp kəpənəklərində ZR-619 yuvenoidinin 0,01%-li məhlulunun əmələ gətirdiyi fizioloji effektlər: A.** Tırtılların çəkisi və tırtıl-pup metamorfozuna təsiri (  $p < 0,01 - < 0,001$  )

Variantlar və ferdlərin sayı	Təsir vaxtı tırtıl yaşı və çəki (mq)	Sonrakı günlərdə tırtılın çəkisi				Puplaşma da olan fərdlər, %-lə	Ölüm, %-lə	Puplaşa bilən fərdlər, %
		3	5	7	9			
Kələm kəpənəyi, 100	V,255,5	389,0±5,1	421,5±10,0	509,5±7,3	-	87,0	98,7	13,5
Yoxlama, 100	V,237,8	315,0±5,3	427,5±11,0	465,0±4,7	450,0±3,7	97,5	2,5	-
Turp kəpənəyi, 100	V,187,9	263,0±7,7	351,7±9,2	-	-	89,5	90,0	10,5
Yoxlama, 100	V,225,6	271,0±3,7	300,0±4,5	359,0±3,9	400,0±7,7	98,0	2,0	-

**B.** Sağqalma dərəcəsi və pup-ımagο metamorfozuna təsiri

Variant və ferdlərin sayı	Təsir vaxtı ölmüş tırtılların yaşı və sayı(%)	2-3 gündən sonra ölmüş fərdlərin sayı (%)	Ölmüş pronimfaların sayı (%)	Ölmüş pupların sayı	Uçmuş kəpənəklərin sayı (ədəd)	o cümlədən		
						normal	anormal	steril
Kələm kəpənəyi, 100								
topikal -	V,-	-	5,0	25,0	70	-	70	-
'səndviç" V, 23,5		5,7	10,0	80,8	-	-	-	-
Yoxlama, 100 V,-		-	1,0	2,5	96,5	97	-	-
Turp 100 kəpənəyi:								
topikal -	V, 3,1	1,8	7,3	5,5	83	-	83	-
'səndviç" V, 10,0		5,7	11,8	72,5	-	-	-	-
Aseton, 100 V, 4,1		2,3	4,7	10,5	79	75	4	13
Yoxlama V,-		-	-	2,7	97	97	-	2,5

**ZR-619 yuvenoidinin 0,01%-li məhlulunun *Noctuidae*, *Pieridae* növlərinin laboratoriya və təbii populyasiyalarına təsiri**

Variantlar	Tritil yaşı və sayı	Uçuşmuş kəpənəklər						Orta məhsul darlıq*	Yumurtadan çıxışmış tritillərin sayı	
		Pupaların sayı	Pupa görə %-i	o cümlədən dişilər			c ə m i sayı		c ə m i	orta hesabla**
				məyalanmış						
<i>Heliothis armigera</i>										
25 <sup>o</sup> 16 s	IV, 150	85	35	41,2	20	5	25,0	58	148	29,6
Yoxlama	IV, 150	148	131	89,1	60	49	81,7	151	3295	67,2
Bərəkət, iyul	IV-V	118	50	42,3	27	13	48,1	76,5	434,9	33,5
Yoxlama	IV-V	215	198	92,1	53	48	90,6	219,5	5231	108,9
<i>Agrotis segetum</i>										
25 <sup>o</sup> 12 s	V-VI, 150	118	30	25,4	15	7	46,6	35,0	123	17,6
Yoxlama	V-VI, 150	98	93	94,9	51	48	94,1	97,0	2356	49,1
Ağdam, iyun	V-VI	225	47	20,8	27	9	33,3	41,0	168	18,7
Yoxlama	V, 250	198	193	97,4	61	59	96,7	105,0	3048	51,7
<i>Phytometra gamma</i>										
25 <sup>o</sup> 12 s	IV-V, 120	94	33	35,1	19	5	26,3	35,0	92,0	18,4
Yoxlama	IV-V, 120	135	124	91,9	59	53	88,8	85,0	2253	42,5
Ağdam, iyun	V, 250	135	45	33,3	22	9	40,9	33,0	143	15,8
Yoxlama	V, 250	239	230	96,2	129	120	93,0	111,0	6110	50,9
<i>Barathra brassicae</i>										
25 <sup>o</sup> 16 s	V-VI, 100	129	95	73,6	48	38	79,2	120	2253	59,2
Yoxlama	V-VI, 100	148	129	87,2	49	38	77,5	125	2380	62,6
Abşeron	V-VI, 250	170	150	88,2	93	77	82,7	115,5	4400	57,1
Yoxlama	V-VI, 250	239	197	82,4	75	47	62,7	132,0	3105	66,1
<i>Pieris brassicae</i>										
25 <sup>o</sup> 12 s	V, 100	87	83,5	95,9	43	15	34,9	115,5	233,5	15,6
Yoxlama	V, 100	98	96,0	97,9	51	48	94,1	253,0	8453,0	176,0
Abşeron (sentyabr)	V, 150	86	80,0	93,0	31	17	54,8	121,0	3590	21,1
Yoxlama	V, 150	103	98,0	95,1	44	44	100,0	198,8	8712,0	198,0
<i>Pieris rapae</i>										
25 <sup>o</sup> 12 s	V, 100	79	71,1	90,0	37	7	18,9	79,5	156,5	22,4
Yoxlama	V, 100	95,6	95,0	98,9	44	42	95,4	198,6	8316,0	198,0
Abşeron	V, 120	88	79,0	89,8	42	10	23,8	94,5	229,7	22,9
Yoxlama	V, 120	98,5	98,0	98,9	56	55	98,2	221,5	12155,0	221,0



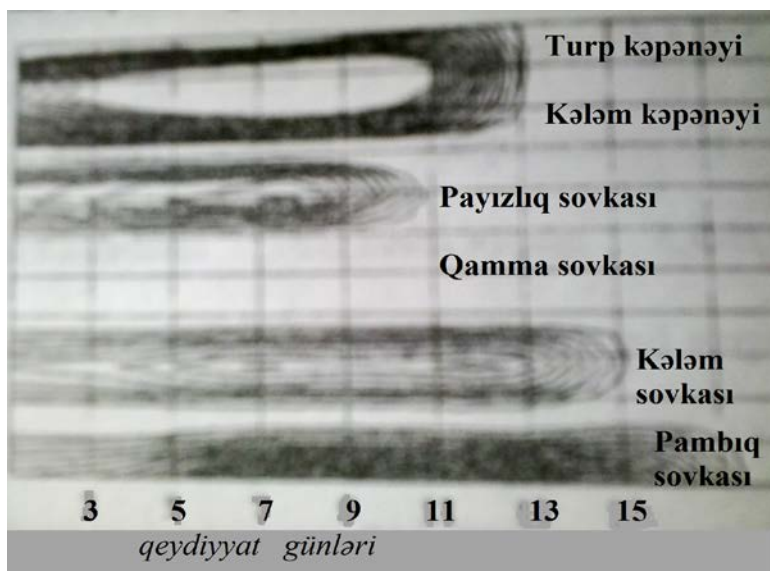
Digər növlər üçün bu göstəricilər fərqli olmuşdur: *Noctuidae*-də - pambıq sovkası 58,0% (ölüm) və 32,7% (metamorfozun pozulması), payızlıq sovkasında - 75,8% (ölüm) və qış diapauzasının qışlama ilə əvəz olunması; qamma sovkasında – 100,0% (ölüm) və 11,3% metamorfozun aradan qaldırılması; *Pieridae* qrupunda müvafiq olaraq, kələm kəpənəyində 98,7% və 13,5%; turp kəpənəyində isə 90,0% və 10,5% təşkil etmişdir (cədvəl 23-25, A).

Eksperimentlər nəticəsində əldə olunmuş məlumatlar sübut edir ki, hər iki qrupda ekzohormonal müdaxilə, təsir zamanı fərdlərin fizioloji halından asılıdır (cədvəl 26). Belə ki, yuvenilizasiyaya məruz qalmış növləri fərqləndirən əsas xüsusiyyətlərdən biri, onların bioekologiyalarıdır. Ona görə də müxtəlif fototermoperiodik şəraitlərdə, onların fəallıq və fizioloji sakitlik mərhələlərinə müxtəliflik xasdır ki, bu, yuvenilizasiya zamanı nəticələrdə aydın şəkildə ifadə olunur: kəpənəklərin uçuşu *Noctuidae* –də 2,2-4,6 dəfə, *Pieridae*-də 1,3-1,5 dəfə azalır, dişilərin orta məhsuldarlığı 2,4-3,4 dəfə (*Noctuidae*) və 1,6-2,5 dəfə (*Pieridae*), həmçinin yumurtalardan tırtılların çıxması, müvafiq olaraq, 2,3-3,3 dəfə və 8,8-11,3 dəfə az olmuşdur. Kələm sovkası bu baxımdan müctəsnaqlıq təşkil edir, belə ki, ZR-619 ilə yuvenilizasiya cütləşən dişilərin sayının yoxlama variantına nisbətən 0,8-1,0% artmasına və məhsuldarlığın cüzi miqdarda azalmasına gətirib çıxarmışdır. Sterilizasiya amili maksimal səviyyədə *Noctuidae*-dən qamma və payızlıq sovkalarında (89,0-93,3%), *Pieridae*-də isə 99,4% (kələm) – 90,1% (turp) kəpənəklərdə müşahidə edilmişdir.

Beləliklə, ZR-619 yuvenoidinə qarşı ən yüksək həssaslığı qamma, payızlıq sovkaları, kələm və turp kəpənəkləri; orta həssaslığı – pambıq sovkası nümayiş etdirmişlər. Kələm sovkası bu yuvenoidə qarşı ən zəif həssaslığa malik olmuşdur.

**Fenoksikarb yuvenoidinin fizioloji effekti** ilk dəfə olaraq, *Noctuidae*, *Pieridae*, *Aphididae* nümayəndələri üzərində

tədqiq olunmuşdur (*Kuliyeva, 1999*). Bu məlumatlar topoqrafik şəkil 62 və cədvəl 27-30-da təqdim olunmuşdur.



**Şəkil 62.** Fenoksikarb yuvenoidinin 0,0001%-li məhlulunun *Noctuidae*, *Pieridae* tırtıllarının çəki dinamikasına təsiri (topoqrafik analiz)

Hazırkı tədqiqatlarda bu yüksək effektivliyə malik olan ekoloji təmiz preparatın yalnız yarpaqbükənlər üzərində sınaqdan çıxarıldığını nəzərə alaraq, yuvenilizasiyanı həm tırtılların kritik dövrlərində, həm də pronimfa, pupların müxtəlif inkişaf dövrlərində aparılmışdır. Təcrübələrdə preparatın letal dozaları deyil, optimal qatılıqlarının (0,001-0,0001%-li məhlullar) fizioloji effektləri müəyyənlanmışdır.

Məlum olmuşdur ki, bu yuvenoidin 0,001%-li məhlulu, tırtılların çəki dinamikasının sabitliyi fonunda, növ mənsubiyyətindən asılı olaraq, fərdlərin inkişafını 8-10 gün qısaltdır. Maraqlıdır ki, digər növlərdən fərqli olaraq, qamma sovkası yuvenilizasiyaya qarşı həmişə yüksək həssaslıq nümayiş etdirməsinə

baxmayaraq (sağqalma dərəcəsi 79,0%), fenoksikarbın təsirdən sonra çəki dinamikasında kəskin dəyişikliklər baş verməmişdir (cədvəl 27).

C ə d v ə l 27

**Noctuidae və Pieridae nümayəndələrində fenoksikarb yuvenoidinin əmələ gətirdiyi fizioloji effektlər: A.** Tırtılların çəkisi və tırtıl-pup metamorfozuna təsiri ( $p < 0,5 - < 0,001$ ) \* -aseton preparatın həlledicisi

Tarix, say və variantlar	Təar vaxtı yaş və çəkisi mq-la	Sonrakı günlərdə tırtılların çəkisi						Pupla jan fərdlər, %lə	Ölüm, %	Pupların kütləsi, %
		3	5	7	9	11	13			
<b><i>Heliothis armigera</i></b>										
15/07, 120	IV-V									
0,001%	120,8	175±10,	230±7,8	301±10,9	-	-	-	-	9,5	90,5
0,0001%	117,5	160±11,	200±7,7	310±14,	341±12	326±9,	300±5,9	270±14	17,8	82,2
Aseton*, 95	IV-V,									
	120,5	128±7,9	131±5,5	140±4,9	145±11,2	-	-	-	90,0	10,0
Yoxlama, 120	97,8	99,5±3,5	100±4,2	126±7,4	141±6,8	-	-	-	98,5	1,5
<b><i>Barathra brassicae</i></b>										
20/10, 100	V, 182,5	198±4,3	229±11,7	-	-	-	-	-	15,5	84,2
0,001%	V, 185,3	235±10,	260±14,	310±9,1	300±8,4	310±5,5	280±7,1	-	27,5	72,5
0,0001%	V, 175,5	180±2,9	190±4,9	195±5,2	215±7,8	255±10,	-	-	89,0	11,0
Aseton, 95	V, 190,0	205±4,0	229±5,1	260±9,0	320±11,	340±4,3	-	-	97,0	3,0
Yoxlama, 100										
<b><i>Phytometra gamma</i></b>										
07/10, 100	IV-V									
0,001%	42,2	76±1,1	78±1,5	75±2,5	59±2,0	61±1,9	-	-	-	100
0,0001%	40,9	70±2,4	80±3,1	83±7,0	79±3,5	76±6,2	75±2,4	-	15,5	84,5
Aseton, 100	38,6	59±1,8	67±2,1	70±1,5	79±2,5	91±3,0	103±2,7	-	72,8	27,2
Yoxlama, 100	36,5	58±1,3	73±2,4	92±1,9	144±4,	151±3,9	162±5,6	-	85,0	15,0
<b><i>Agrotis segetum</i></b>										
04/05, 100	V-VI									
0,001%	181,5	216±3,3	250±2,9	-	-	-	-	-	-	100
0,0001%	180,8	270±4,1	315±7,2	341±2,1	321±9,0	-	-	-	10,0	90,0
Aseton, 100	179,0	185±5,5	200±4,5	225±3,9	240±8,4	240±3,9	235±4,-	-	94,6	5,4
Yoxlama, 97	184,5	200±9,1	240±5,9	300±7,6	325±10,	341±6,4	-	-	89,1	10,9
<b><i>Pieris brassicae</i></b>										
27/09, 100										
0,001%	V, 277,0	413±16,	563±11,0	-	-	-	-	-	-	100
0,0001%	V, 255,0	384±11,	472±15,	554±11,	579±14,	425±15,	-	-	10,0	90,0
Aseton, 120	V, 227	367±9,5	508±13,	487±11,	475±10,	432±12,	358±9,-	-	55,0	45,0
Yoxlama, 100	V, 237,0	325±7,3	474±13,	518±7,0	483±6,6	465±9,4	-	-	90,0	10,0
<b><i>Pieris rapae</i></b>										
27/07, 100										
0,001%	V, 185,5	211±7,4	286±13,	-	-	-	-	-	-	100
0,0001%	V, 190,0	235±11,	310±7,7	335±4,8	400±10,	386±8,1	-	-	33,3	66,7
Aseton, 90	V, 190,5	197±8,1	200±10,	215±6,0	220±7,5	227±10,	-	-	85,0	15,0
Yoxlama, 100	V, 185,7	196±12,	215±7,1	230±5,3	250±6,4	260±10,	-	-	88,5	11,5

*Noctuidae* və *Pieridae* nümayəndələrində fenoksikarb yuvenoidinin əmələ gətirdiyi fizioloji effektlər: sağqalma dərəcəsi və pup-imagometamorfozuna təsiri

Variantlar və fərdlərin sayı	Təsir fazası	Pupların sayı %-i?	Ölmüş pupların sayı %	Uçuş kəpəklərin sayı	o cümlədən			Kəpəklərin ort. sürəkliyi (gün)	
					normal	anormal	steril		
<b><i>Heliothis armigera</i></b>									
0,001%120	pronim	99,5	99,5	-	-	-	-	-	
0,0001%120		72,5	66,0	15	-	15	-	1	
Aseton,100		82,5	-	82	80	2	5	12	
Yoxlama,100		98,0	-	97	97	-	-	14	
<b><i>Barathra brassicae</i></b>									
0,001%115	pronim	28,8	28,8	-	-	-	-	-	
0,0001%115		30,5	21,7	12	12	-	12	2	
Aseton, 100		84,0	5,0	79	75	-	5	14	
Yoxlama, 100		95,0	1,5	92	92	-	-	17	
<b><i>Phytometra qanma</i></b>									
0,001%100	pronim	98,5	98,5	-	-	-	-	-	
0,0001%100		99,0	99,0	-	-	-	-	-	
Aseton,100		99,5	-	93	93	-	7	10-14	
Yoxlama,100		98,0	-	98	98	-	-	14	
<b><i>Agrotis segetum</i></b>									
0,001%100	pronim	25,0	25,0	-	-	-	-	-	
0,0001%100		25,7	10,0	3	-	3	-	1	
Aseton,100		85,5	3,5	82	78	-	10	10	
Yoxlama,100		97,0	2,0	95	95	-	-	10	
<b><i>Pieris brassicae</i></b>									
0,001%98	pronim	Təsir vaxtı 100% ölüm			-	10	-	-	
0,0001%100		90,0	90,0	10	-	-	-	-	
Aseton,90		98,5	-	87	80	-	7	10	
Yoxlama, 100		99,0	-	99	98	1	-	16	
0,0001%100	2-saat liq pup	90,0	90,0	-	-	-	-	-	
0,0001%100		Pup	50,0	24,5	15	15	-	15	8
Aseton,100		93,0	93,0	90	87	3	-	18	
Yoxlama,100		99,5	99,5	97	97	-	-	21	
<b><i>Pieris rapae</i></b>									
0,001%100	pronim	100,0	100,0	-	-	-	-	-	
0,0001%100		94,5	94,5	-	-	-	-	-	
Aseton,100		97,5	-	93	93	-	-	15	
Yoxlama,100		98,5	5,0	94	94	-	-	15	
0,0001%100	2-saat pup	100,0	100,0	-	-	-	-	-	

Görünür ki, qamma sovkasında mübadilə proseslərinin intensivliyi və istiqaməti diapauzaya xas olan (C tipi) növlərdən fərqlənir. Belə ki, qamma sovkasına diapauzasız inkişaf xasdır və fenoksikarbın qatılığından asılı olmayaraq, fərdlərin çox hissəsi məhv olsa da (84,5-100,0%) nəticələri digər, daha dayanıqlı növlərin (pambıq və kələm sovkaları) analoji göstəricilərinə az fərqlənmişdir.

Digər yuvenoidlərdə olduğu kimi, fenoksikarb ilə yuvenilizasiya, yəni təsir nəticəsində orqanizmdə təbii yuvenoidlərin titrinin dəyişilməsi, tırtılların çəkisinin intensiv surətdə artması ilə nəticələnmişdir: müdaxilənin 3-cü günü bu artım *Noctuidae*-də 8,2-78,9%, *Pieridae*-də isə 13,5-50,5% təşkil etmişdir. Yoxlama variantları ilə müqayisədə bu fərq, 0,0001%-li məhlulə nisbətən 1,2-2,3 dəfə təşkil etmiş və əlavə tırtıl yaşları formalaşan variantlar müstəsna olaraq nümayiş etdirmişdir (cədvəl 27).

Tədqiqatlar nəticəsində müəyyən olmuşdur ki, nisbətən yüksək dayanıqlıq nümayiş etdirən kələm sovkasında fenoksikarbın ən zəif qatılıqları belə (0,001-, 0,0001%-li məhlullar) fərdlərin 84,2-72,5%-nin məhv olmasına gətirib çıxarır. Belə ki, yoxlama variantının fonunda (89,0-97,0%) təcrübə variantlarında fərdlərin yalnız 15,5-27,5% -i tırtıl-pup metamorfozunu normal keçirə bilmişlər (cədvəl 27). Pambıq sovkası üçün analoji göstəricilər müvafiq olaraq, 90,5% (ölüm) və 40,7% metamorfozun pozulması ilə səciyyələnmişdir. Təqdim olunmuş nəticələr onu sübut edir ki, digər növlərdə də bu preparatla ekzohormonal müdaxilə az fərqlənmişdir, yəni müvafiq olaraq 25,0-35,0% və 65,0-100,0% ilə ifadə olunmuşdur.

Cədvəl 28-də təqdim olunmuş nəticələrdən görünür ki, fenoksikarbın müxtəlif qatılıqları ilə müdaxilə, təsir vaxtından asılı olaraq dəyişir. Belə ki, preparatın 0,001%-li məhlulu ilə pronimfa və 1-günlük puplarda (pambıq sovkası) müdaxilə, 100,0% ölümlə nəticələndiyi halda, qamma sovkası, kələm və turp kəpənəklərində hər iki qatılıq fərdlərin məhvini gətirib çıxarmışdır. Məlum olmuşdur ki, fenoksikarbın 0,0001%-li məh-

lulu ilə müdaxilə, pambıq sovkasının 72,5% tırtıllarının puplaşmasına imkan vermiş, lakin bu zaman formalaşan pupların 66,0%-i məhv olmuş, uçan kəpənəklər isə steril olmaqla, cəmi 1 gün yaşamışlar.

Eksperimental yolla sübut olunmuşdur ki, fenoksikarbın zəif qatılığı belə kələm sovkasının puplaşmış 30,5% fərdində yalnız 3,7% normal kəpənəklərin uçuşunu təmin etsə də qoyulan yumurtaların hamısı steril olmuşdur. Bu zaman pronimfa mərhələsində ekzohormonal müdaxilə nəticəsində kəpənəklərin orta həyat sürəkliyi 7-14 dəfə qısalmışdır (cədvəl 28). Payıslıq sovkasında da fenoksikarbla təsir zamanı təbii yuvenil hormonlarının titrinin dəyişilməsi, 25,7% fərdin puplaşması və cəmi 0,8% anormal kəpənəklərin uçuşu ilə nəticələnmişdir.

Sovkalarla müqayisədə ağ kəpənəklərin fenoksikarba qarşı həssaslığı bir qədər fərqli olmuşdur. Belə ki, 0,001%-li məhlulla pronimfa və 2-saatlıq pupların işlənilməsi, fərdlərin məhv olması ilə nəticələnir, yalnız kələm kəpənəyində 10,0% deformasiyaya uğramış kəpənəklərin uçuşu qeydə alınır. Bu zaman orta həyat sürəkliyi 8 gün olan (yoxlama variantında 18-21 gün) 30,0% yetkin fərdlərin uçuşu baş verir. Preparatın ən zəif qatılığı (0,0001%) isə 50,0-98,5% fərdlərin normal formalaşmasına imkan verir. Turp kəpənəyində 83,7% puplardan morfoloji cəhətdən normal kəpənəklər uçsa da 100,0% steril olmuşlar və cəmi 2 gün yaşamışlar.

Maraqlıdır ki, əməli əhəmiyyət kəsb edən bu nəticələrin, yəni cavab reaksiyalarının düzgün qiymətləndirilməsi üçün tədqiqatlarda müdaxilə 2 üsulla reallaşmışdır: 1) topikal (kutikula vasitəsilə); 2) preoral, yəni qidalandırılmaqla (cədvəl 29).

Mexanizmin dəqiqləşdirilməsi nəticəsində məlum olmuşdur ki, müdaxilənin üsulundan asılı olmayaraq, *Pieridae*-də V yaş tırtıllarda təbii yuvenil hormonlarının titrinin dəyişilməsi fərdlərin ölümünə səbəb olmur və puplaşma tarixinə təsir göstərmir. Belə ki, hər iki variantda müvafiq olaraq, 33,3-26,7%

ölüm qeydə alınır və yoxlama variantı ilə müqayisədə həmin fazanın davamiyyəti 3 gün qısalır (cədvəl 29).

C ə d v ə l 29

**Fenoksikarbin müxtəlif üsulla turp kəpənəyi və payızlıq sovkasının inkişafına təsiri**

Variantlar tesir faza- sı, fərdlə- rin sayı	2-3 gün den sonra ra ölmüş turtulın sayı, %	Puplaş ma tari- xi	Ölmüş pupla- rın sayı, %	Pup faza sının sü- rəkliyi, gün	İmagonun tek-tek uçuş		o cümlədən		Kəpənək fazasının orta sü- rəkliyi, günlər
					normal	anormal			
<b>Topikal (27.07)</b>									
<i>Pteris rapae</i> , V 100;									
0,0001%	-	31/VII	33,3	4	3/VIII	67	-	2	
Aseton	-	31/VII	1,0	7	5/VIII	90	-	9-10	
Yoxlama	-	1/VIII	-	7-8	5/VIII	97	-	10-15	
<b>"S e n d v i ç" (20.07)</b>									
<i>Pteris rapae</i> V, 100									
0,0001%	-	25/VII	26,7	3-4	28/VII	9	18	1-2	
Aseton	-	25/VII	6,7	6	30/VII	92	1	7	
Yoxlama	-	25/VII	-	7	31/VII	99	-	10-14	
<b>Topikal (04.05)</b>									
<i>Agrotis segetum</i> IV, 100									
0,001%	50,0	-	50,0	-	-	-	-	-	
0,0001%	45,0	6/VII	10,0	45% ölüm	-	-	-	-	
Aseton	5,0	3/VII	-	42	15-20/VII	45	-	18	
Yoxlama	-	3-5/VII	-	45	20/VII	46	-	17-18	
0,001%	15,0	-	85,0	<b>"S e n d v i ç"</b>		-	-	-	
0,0001%	-	6/VII	55,8	44,2% ölüm	-	-	-	-	
Aseton	5,0	3/VII	-	48	17/VII	48	-	15	
Yoxlama	-	7/VII	-	44	15-20.VII (yay diapauzası)	49	-	18	

Müdaxilənin üsulundan asılı olaraq, qeydə alınan dəyişikliklər yalnız kəpənəklərin uçuşundan sonra biruzə verir. Belə

ki, preparatın preoral yolla qəbulu, morfoloji cəhətdən normal imagonun uçuş faizini 86,6% azalmasına səbəb olur.

C ə d v ə l 30

**Fenoksikarbın yonca və baxça mənənələrinin sağqalma dərəcəsinə və reproduktiv inkişafına təsiri (\*-orta hesabla gündə bir dişiyə)**

Variantlar	Fəzalar və fərdlərin sayı		Ölmüş fərdlərin sayı (saatdan sonra)				Yeni nəslin əmələ gəlməsi	
			1	24	48	168 (həftə)		
<i>Aphis craccivora</i> 0,001%	a) müxtəlif yaşlı sürfələr, 50;	b) yetkin qanadsız fərdlər, 40	c) qanadlı formalar, 10	25	25	-	-	-
				6	34	-	-	-
				10		-	-	-
	0,0001%	a) 50	23	-	-	-	-	
		b) 40	5	12	15	23	-	
		c) 10	4		9	1	-	
	Aseton	a) 50	2	3	3	10	2-3*	
		b) 40	3	2	5	15	P<0,05-	
		c) 10	1	5	5	4	0,001	
	Yoxlama	a) 50	-	3	2	7	4-4,5	
		b) 40	-	-	2	10	P<0,05-	
		c) 10	-	3	5	5	0,001	
-			?	2	-			
<i>Aphis gossypii</i> 0,001%	a) 50	b) 50	c) 20	35	-	-	-	
				8	15	-	-	-
				20	20	-	-	-
	0,0001%	a) 50	28	42	12	-	-	
		b) 50	10	-	7	20	-	
		c) 20	9	3	3	-	-	
	Aseton	a) 50	3	10	4	1	6-6,5	
		b) 50	5	3	3	1	P<0,05	
		c) 20	2	13	5	3	-	
	Yoxlama	a) 50	-	5	2	5	8-10	
		b) 50	-	1	3	7	P<0,001	



	c)	10	-	5 1 2 1 2	5	5	
--	----	----	---	-----------------------	---	---	--

Payızlıq sovkasının tırtıllarının 4-cü yaşında ( kritik olmayan dövrdə) yuvenoidlə hər iki üsulla müdaxiləsi ölümlə nəticələnir (ilk günlərdə 45,0-50,0% topikal variantda və 15,0% “sendviç” variantında, sonradan 100,0% letallıq).

*Aphididae* nümayəndələri üzərində fenoksikarbla ekzo-hormonal müdaxilə, təsir fazasından asılı olmayaraq, letal nəticə ilə bitmişdir (cədvəl 30). Belə ki, 0,001%-li məhlulun təsirindən 24 saat sonra bütün fazaların – müxtəlif yaşlı sürfələr (III-IV) yetkin qanadsız fərdlər və qanadlı formaların 100,0% məhv olması müşahidə edilmişdir. Preparatın nisbətən zəif qatılığı (0,0001%) 48 saata qədər fərdlərin tədrici məhv olması ilə nəticələnir. Yuvenoidin təsirinə qarşı fazalar arasında nisbi dayanıqlıq nümayiş etdirən yetkin qanadsız fərdlər olmuşlar: 168 saatdan sonra bunlardan 57,5% (yonca mənənəsi) və 40,0% (baxça mənənəsi) fərd qalır. Qanadlı formalarda isə yuvenilizasiyaya qarşı az dayanıqlılıq qeydə alınmışdır, yəni bir həftəyə cəmi 10,0-15,0% fərd sağ qalmışdır (cədvəl 30).

Məlum olmuşdur ki, fenoksikarblar təsirdən sonra sürfələrin doğulması prosesi dayanır, mənənələrdə yeni nəsl formalaşmır. Eksperimental yolla sübut olunmuşdur ki, mənənələrin yuvenilizasiyaya qarşı ən yüksək həssaslıq nümayiş etdirən fazası – III-IV yaşlı sürfələridir.

Beləliklə, zərərvericilərin tədqiq olunan qruplarında fenoksikarba qarşı yüksək həssaslıq dərəcəsi müəyyənənmişdir.

**Kinopren (ZR-777)** yuvenoidinin fenoksikarbdan sonra mənənələrə qarşı ən effektiv preparat olduğu sübut olunmuşdur

(Kuliyeva, 1999). Bu yuvenoidin fizioloji effekti ilk dəfə olaraq tədqiq edilmişdir və məlum olmuşdur ki, kinoprenin bütün qatılıqları (0,5-, 0,3-, 0,1%-li məhlullar) müsbət nəticə verir. Mənənələrin bu preparata qarşı ən yüksək həssaslığa 3-4-cü yaş sürfələri malikdir. Əldə olunmuş nəticələrin müqayisəli analizi onu göstərir ki, 0,3-0,5%-li məhlullar 24 saatdan sonra fərdlərin məhv olmasına səbəb olur: yonca mənənəsi 33,3-75,0% və baxça mənənəsi 52,0-58,3% (cədvəl 31). Bu göstəricilər, ekzohormonal təsirdən 48 saat sonra mübafiq olaraq, 10,0-38,9% təşkil edir. Məlum olmuştur ki, preparatın sınaqdan çıxarılmış qatılıqları mühüm fizioloji prosesin, qanadlı fərdlərin formalaşmasına mənfi təsir göstərir. Belə ki, yoxlama variantı ilə müqayisədə təcrübə variantlarında 12,1-24,7 dəfə az qanadlı formalar qeydə alınmışdır (cədvəl 31).

C ə d v ə l 31

**Kinopren yuvenoidinin *Aphididae* qrupunda əmələ gətirdiyi fizioloji effekt:** preparatın yonca və baxça mənənələrində metamorfozun gedişinə təsiri (*təsir fazası*: 3-4-cü yaş sürfələr)

Variantlar, fərdlərin sayı	Ölmüş fərdlərin sayı (saatdan sonra)			Qanadlı formalar (%)	O cümlədən	
	1	24	48		normal	anormal
<i>Aphis craccivora</i>						
0,5% - 90	68(75,6%)	10(11,1%)	9(10,0%)	3(3,3%)	3	-
0,3% - 90	30(33,3%)	35(38,9%)	20(22,2%)	5(5,6%)	5	-
0,1%- 120	6(5,0%)	6(5,0%)	-	108(90%)	-	108(90%)
Yoxlama90	-	2	4	74(95,2%)	74	-
<i>Aphis gossypii</i>						
0,5% -120	70(58,3%)	27(22,5%)	18(15,0%)	5(4,2%)	5	-
0,3% -100	52(52,0%)	27(27,0%)	14(14,0%)	7(7,0%)	7	-
0,1%-120	3(2,5%)	7(5,8%)	1(0,8%)	109(90,8%)	2	107(98%)
Yoxlama90	-	-	5	85(94,4%)	85	-

Kinoprenin 0,1%-li məhlulu isə mənənələrdə metamorfozun formalaşmasına və gedişinə təsir göstərmiş, bu zaman

deformasiyaya uğramış qanadlı formalar əmələ gəlmişdir. Bu nəticə əməli əhəmiyyət kəsb edir, belə ki, yuvenilizasiya nəticəsində qeydə alınan anormallıq fərdlərin miqراسiyasının, yayılmasının qarşısını alır.

Yuvenilizasiyada istifadə olunmuş yuvenoidlərin nəticələrindən görünür ki, təsirin istiqamətlərindən biri də reproduktiv inkişafın hər hansı mərhələsində hormonal balansın pozulması nəticəsində tam və ya hissəli şəkildə sterilizasiyanın baş verməsi təşkil edir.

Məlumdur ki, sterilizasiyanın səbəbi, oogeneza və yumurtaqoyma prosesinin pozulması nəticəsində baş verir. Bu hal həm diş fərdlərin yumurtaçıxarıcı yollarının anatomik dəyişkənliyi, həm də bu prosesin hormonal tənziminin pozulması nəticəsində yarana bilər. Yumurtalardan çıxan sürfə (və ya tırtılların) sayının azalması, oogenezdə baş verən pozuntuların (yumurta sarısının toplanması, xorionun əmələ gəlməsində), yaxud inkişafın müxtəlif mərhələsində rüşeymin məhv olması ilə izah olunur. Sterilizasiyanı əmələ gətirən səbəblərdən biri, cütləşmə zamanı hər iki cinsin davranışında normadan kənara çıxma halı ola bilər. Belə ki, bir növdə ontogenezin hansı mərhələsində ekzohormonal müdaxilənin həyata keçirilməsindən asılı olaraq, reproduktiv sistemdə müxtəlif pozuntular, anomaliyalar qeydə almaq olur.

*Hemimetabola*-da hormonal sterilizasiya yuvenoidlərdən istifadə olunmaqla, mənənələr (*Ahmed, Abdel Gawaad, 1975; Bindra, Singh, 1976; Kuliyeva, 1999*) və yasticalarda (*Moreno et al., 1976; Vogel et al., 1976*) qeydə alınmışdır. Diribala verən bu növlər üçün dişilərin məhsuldarlığının aşağı olması nəslin azalması deməkdir ki, buna səbəb, yuvenoidlərin təsirindən sonra yumurtalıqlarda embriogenezin pozulmasıdır.

*Hemiptera* dəstəsinə aid olan *Dysdercus cingulatus*-un diş fərdlərinin sürfə və imaginal fazalarda yuvenilizasiyası, yumurtalıqlarda oositlərin degenerasiyasının baş verməsinə səbəb olur (*Sehna, 1976; Judson et al., 1977*). *Eurygaster integ-*

*riceps* taxtabitisinin cavan fərdlərinin YH analoqu ilə işlənilməsi, oogenezi stimülə edir və imaginal diapauzanın formalaşmasının qarşısını alır. Lakin müəyyən dövrdə (qanadlanmanın ilk 15 günü) reproduktiv sistemin inkişafında dəyişikliklər baş verir (*Burov və b.1972*). Yumurtaqoyan dişilərin preparatla işlənilməsi, oogenezə və məhsuldarlığa təsir göstərməsə də yumurtalar daxilində embriogenezin pozulması nəticəsində onlar məhv olur (*Burov, Şextman,1976*).

Yuvenoidlərin reproduktiv sistemin inkişafına təsirini təsdiqləyən məlumatların əksər hissəsi pulcuqqanadlılara aiddir. Eksperimental yolla sübut olunmuşdur ki, həmin növlərin son yaşda olan tırtılları (*Richmond, 1972; Guerra et al.,1973; Varjas, 1973; Schooneveld, Abdallah,1975; El-Guindy, Bishara, 1976; Sehnal et al., 1976*) və puplarına (*Abdallah et al., 1975; Burov və b. 1976*) ekzohormonal təsir, dişilərdə məhsuldarlığın enməsi və qoyulmuş yumurtaların məhv olması ilə nəticələnir.

Aşkar edilmişdir ki, yuvenilizasiya tırtıllar üzərində aparıldıqda məhsuldarlıq enir və tırtılların yumurtalardan çıxışı zəifləyir, lakin təsir pup fazasında aparılırsa, embrionların məhv olması baş verir (*Wellington, MacIzer, 1967; Kuliyeva, 1999*). Ekzohormonal müdaxilənin alma meyvəyeyəni *Laspeyresia pomonella*-nın yetkin fərdləri üzərində aparılması, embrionların məhv olması və məhsuldarlığın enməsinə səbəb olsa da bu nəticə oogenezin pozulması hesabına baş verməmişdir. Sübut olunmuşdur ki, bu, yumurtaqoyma prosesinin təcrid olunması nəticəsində baş verir (*Sehnal, 1976*).

*Coleoptera* dəstəsinin nümayəndələrindən yalnız *Epilachna varivestis* (*Walker, 1973*) və dənyeyən *Trigoderma granarium* (*Metwally, Landa, 1972; Metwally et al., 1972*) növlərində sterilizasiya qeydə alınmışdır.

*Hymenoptera* dişilərində məhsuldarlığın azalması və sürfələrin əmələ gəlməsi prosesinin pozulması *Habrobracon hebetor*-da aşkar edilmişdir (*Wissinger, Grosch, 1975*).

*Diptera*-dan *Aedes aegypti* ağcaqanadında dişilərin qansormadan 32-36 saat əvvəl yuvenoidlə işlənməsi nəticəsində məhsuldarlığın kəskin şəkildə azalması qeydə alınmışdır (*Patterson, 1975*).

Azsaylı histoloji və sitoloji tədqiqatların nəticələrindən görünür ki, anormallığın xarakteri yuvenilizasiyanın oogenezin hansı mərhələsində aparılmasından asılıdır. Belə ki, amerika ağ kəpənəyi *Hyphantria cunea* – nın son yaşlı tırtıllarının politrof yumurtalıqlarında ooqonilərin oositlərə və qidalandıran hüceyrələrə differensiasiyası baş verir: bu zaman yuvenoidin təsiri oogenezin dayanmasına səbəb olur (*Kojanova, 1978*). Məlum olmuşdur ki, bu növün tırtıl fazasının sonunda corpora allata vəziləri fəal olmadıqlarına görə, ekzogen YH-ın müdaxiləsi, proseslərin normal gedişini pozur. Yuvenoidin təsiri altında ooqonial bölünmənin kəsilməsi və oositlərin differensiasiyasının tormozlanması kitab cücüsü *Thermobia domestica*-nın panoistik ovarıollarında müşahidə edilmişdir (*Rohdendorf, Sehna, 1972, Rohdendorf, 1975*).

Oogenezin daha gec mərhələlərinin pozulması, müxtəlif dövrlərin bir neçə oositlərinin birləşməsi və vitellogenozin zəifləməsi formasında biruzə verir. Belə ki, müxtəlif ovarıol forması xas olan növlərdə - *T.domestica* (*Rohdendorf, Sehna, 1972*), *Dixippus morosus* (*Socha, Gelbiç, 1973*), *E. integriceps* (*Kojanova və b., 1976*), *H.cunea* (*Kojanova, 1978; Kojanova, Pralya, 1979*), *Locusta migratoria* (*Davey, Gordon, 1996*), *Heliothis armigera* (*Kuliyeva, 2001*) anomaliyalar təqdim olunmuşdur.

Ekzohormonal təsirə məruz qalmış həşəratların yumurtalıqlarının histoloji tədqiqi sübut edir ki, zədələnmələr çox vaxt follikulyar hüceyrələrin differensiasiyası və funksiyasının pozulması ilə bağlı olur. Məsələn, amerika ağ kəpənəyində oogenezin əsas əlaməti, oositlərin inkişafının sinxron getməsidir ki, yuvenilizasiyadan sonra follikulyar hüceyrələrin inkişaf dövrləri ilə oogenezin pozulması arasında mövcud olan asılılığı müəyyənləşdirməyə imkan verir. Məlum olmuşdur ki,

yumurta kameraları formalaşan zaman follikulyar hüceyrələr fəal şəkildə bölünüb, miqrasiya edirlər. Cəkkiz cinsi hüceyrədən ibarət olan hər qrupu bu hüceyrələr əhatə edir. Bununla da follikulyar epiteli formalaşır və mexaniki arakəsmələri əmələ gətirirlər. Oogenezin bu mərhələsində yuvenilizasiya, həmin prosesin pozulmasına və bir neçə yumurta kameralarının birləşməsinə səbəb olur. Məlumdur ki, amerika ağ kəpənəyi pulcuqqanadlıların o növünə aiddir ki, bunlarda vitellogenoz pup fazasında tamamilə bitmiş olur, yəni praktiki olaraq, bu zaman endogen YH iştirak etmir. Ekzogen YH-ın vitellogenozə hazırlıq dövründə daxil edilməsi görünür ki, həmin prosesdə follikulyar epitelinin funksiyasını və yumurta sarısının toplanması prosesini pozur, nəticədə follikulyar hüceyrələrin degenerasiyası baş verir, oositlərin vitellogenoz mərhələdə məhv olmasına gətirib çıxarır.

Lakin dişi fərdlərində yumurtalıqları vitellogenoz prosesində olan və ətrafı differensiasiya olunmuş follikulyar epiteli ilə əhatə edilmiş oositləri yerləşən zaman yuvenoidlə təsir, oogenezdə heç bir morfoloji dəyişikliyin baş verməsinə səbəb olmasa da qoyulmuş yumurtalar məhv olur. Bu embrional ölümlərin səbəbi ya oositlərin genetik materialının zəifləməsi, ya da yuvenoidin embrional toxumaların formalaşması prosesinə təsirinin nəticəsidir (*Rohdendorf, Sehna, 1973; Burov, Şextman, 1975; Burov və b., 1983*).

Spermatogeneza yuvenoidlərin təsirinə dair mövcud olan məlumatlar ziddiyyətli. Bəzi növlərdə (*Anagasta kuehniella, Rhodnius prolixus*) ekzohormonal müdaxilə spermatogenezi "istismar" edir (*Nowock, 1973; Dumser, Davey, 1974*). Digər həşərat qrupunda yuvenilizasiya nəticəsində spermatogenezi stimule olunur. Məsələn, *Pterostichus* cinsinə aid olan böcəklərdə yuvenoidin stimule edici effekti, spermatogenezin son mərhələsində biruzə verir. Bu zaman spermatozoidlər dəstlər şəklində birləşirlər (*Ferenz, 1975*). Analoji nəticə zərərli baqacıq

üzərində aparılmış tədqiqatlarda da qeydə almışlar (*Şinyayeva, 1981*).

Sterilizasiya effekti kimi, erkək fərdlərin yuvenilizasiya nəticəsində dişi fərdlərin dölsüzlüyünü, yəni sterilliyini izah etmək maraqlı və çətinidir. Belə ki, amerika ağ kəpənəyi *Hyphantria cunea* (*Burov və b., 1976*) və pambıq sovkası *Heliothis armigera* (*Kuliyeva, 1999*)-nın yetkin erkək fərdlərinin yuvenoidlə işlənilməsi və onların “təmiz” (təsirsiz) dişilərlə cütləşməsi, həyat qabiliyyəti olmayan, dölsüz yumurtaların qoyulması ilə nəticələnir. Halbuki, yuvenoid qeyri-spesifik amil kimi, spermaya təsir göstərsəydi, hüceyrə fiziologiyasının pozulması (hərəkətsizlik) müşahidə olunmalı və bu zaman yumurtalar tamamilə inkişafdan qalmalı idi. Bu tədqiqatın nəticələrindən görünür ki, yumurtalar embriogenezin son mərhələsində məhv olurlar. Belə bir fikir irəli sürülür ki, yuvenoid mutagen kimi təsir göstərmiş və spermalar ona qarşı olduqca həssas olmuşlar (*Burov və b., 1983*).

Ekzohormonal müdaxilədən sonra erkək fərdlərdə qeydə alınan sterilizasiya effektinin bir başqa izahı da vardır. Ola bilsin ki, cütləşmə zamanı preparatın bir hissəsi dişilərə ötürülür və qoyulmuş yumurtaların sitoplazmasında toplanır, orada saxlanır, sonradan embrional toxuma formalaşma prosesində ora qarışır (*Masner et al., 1968*).

Yuvenilizasiyadan sonra müşahidə edilən sterilizəedici effekt, heç də həmişə qonadalarda baş verən dəyişikliklərlə əlaqədar olmur. Preparatla işlənmiş fərdlərdə reproduksiyanın pozulmasına səbəb, cinsi sistemin müxtəlif hissələrində morfoloji və anatomik anomaliyaların olması da ola bilər. *Pyrrhocris apterus* taxtabitinin son yaşda olan sürfələrinin (*Slama, Williams, 1966; Masner, 1968*), *Dysdercus cingulatus* (*Prabhu, John, 1975*), *Eurygaster integriceps* (*Reutskaya et al., 1979 b*) yuvenilizasiyasından sonra qonadaların böyüməsi və differensiasiya prosesinin pozulması baş verir.

Artıq sübut olunmuşdur ki, yuvenoidlərin morfogenetik təsirinə qarşı həssaslıq dövrü, zaman etibarı ilə müxtəlif cinslərdə uyğunsuzluq təşkil edir (*Kuliyeva, 2001*). Belə ki, zərərli bağacığın (*Eurygaster integriceps*) erkək fərdlərində sürfə tipli qonadaları, yalnız sürfələrin 5-ci yaşa qabıq dəyişməsindən sonra, ilk saatlarda təsirin aparıldığı fərdlərdə aşkar etmək mümkün olmuşdur. Preparatla applikasiyanı 5-ci yaş sürfələrə 1-2-ci günlərdə apardıqda cinsi vəzilər sürfə-imaginal quruluşlu olmuşlar və 2 gündən sonra ekzogen müdaxiləyə qarşı indifferetlik göstərmişlər. Ola bilsin ki, bu, morfogenezin müxtəlif templə bitməsi ilə əlaqədardır (*Reutskaya və b., 1979 b*).

*Lepidoptera* nümayəndələrində YH-ın analoqlarının təsirindən sonra cinsi sistemin struktur elementlərinin pup fazasında differensiasiyasının tormozlanması müşahidə edilir. Belə ki, sekropiya ipəkqurdunun (*Hyalophora cecropia*) puplarında inkişafın ilk günlərində YH-ın analoqunun tətbiq edilməsi qonadaların tırtıl-pup dəyişkənliyinə mane olmuşdur.

Yuvenil hormonu analoqlarının təsiri altında cinsi sistemin morfogenezinin pozulması, əlavə cinsi vəzilərin orqanogenezinin və cinsi axarların reduksiyası şəklində biruzə verir (*Kuliyeva, 2001*). Çoxillik tədqiqatların nəticəsində aşkar olunmuşdur ki, sınaqdan çıxarılan həşərat növlərində sterilizasiyanın əsas səbəbi, cinsi sistemin inkişafında kompleks şəkildə pozuntuların baş verməsidir (cədvəl 32). Belə ki, ən effektiv yuvenoid olan fenoksikarb, pambıq sovkasının 1-günlük puplarına təsir etdikdə (kritik dövrdən sonra!) qonadaların inkişafı stimule olunur. Preparatın 0,001%-li məhlulu 6-cı yaş tırtıllar, pronimfa və 1-günlük puplarda 100% letallıqla xarakterizə olunduğu halda, 0,0001%-li qatılığı pambıq sovkasının tırtıl-pronimfalarının əsas hissəsinin (72,5%) puplaşmasına imkan verir. Lakin sonradan, bu effekt 66,0% pupun məhv olması ilə nəticələnir. Bu zaman uçan kəpənəklərdə 100,0% sterilizasiyanın səbəbi, cədvəl 32-də göstərildiyi kimi, cinsi sistemdə struktur elementlərində baş verən kompleks dəyişikliklərdir.



Yuvenilizasiya əməli əhəmiyyət kəsb edən keyfiyyət dəyişiklikləri ilə yanaşı, pambıq sovkasının cinsi sistemində ciddi morfoloji anomalyaların əmələ gəlməsinə səbəb olur. Fenoksikarb ilə (0,0001%-li qatılıq) işlənmiş fərdlərin 2-3-günlük kəpənlərinin yarılmaları nəticəsində müəyyən edilmişdir ki, dişilərdə ovariollar müdaxilədən sonra xeyli qısalır, erkəklərdə isə bu effekt, yəni toxumluğun ölçüsü yoxlama variantına nisbətən 0,76 mm və 1,2 mm (toxumçıxarıcı borunun uzunluğu) fərqə bərabərdir.

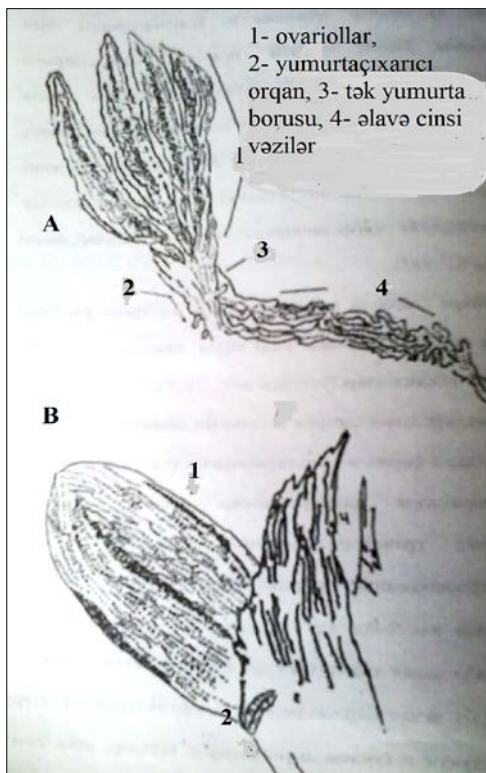
C ə d v ə l 32

**Pambıq sovkasının 2-3-günlük yetkin fərdlərinin cinsi sistemində yuvenoidin 1-günlük puplara təsirindən sonra əmələ gələn dəyişikliklər (metamorfozun pozulması – 40,7%)**

Göstəricilər	Yoxlama	Fenoksikarb (0,0001%)
Ovariolların uzunluğu, mm	$4,7 \pm 0,06$	$4,2 \pm 0,20$
Tək yumurta borusunun uzunluğu, mm	$0,7 \pm 0,08$	$0,5 \pm 0,02$
Toxumluğun uzunluğu, mm	$4,36 \pm 0,19$	$3,6 \pm 0,18$
Toxumçıxarıcı borunun uzunluğu, mm	$2,0 \pm 0,12$	$0,8 \pm 0,01$ (formanın dəyişilməsi)
Əlavə cinsi vəzilərin uzunluğu, mm(♀)	$12,9 \pm 0,21$	$14,4 \pm 0,17$ (formanın dəyişilməsi)
Əlavə cinsi vəzilərin uzunluğu, mm(♂)	$8,7 \pm 0,19$	$4,0 \pm 0,13$
Yumurtaçıxarıcı orqanın uzunluğu, mm	$0,27 \pm 0,05$	$0,5 \pm 0,02$
Kopulyativ orqanın uzunluğu, mm	$0,5 \pm 0,03$	$0,48 \pm 0,02$

Cins mənsubiyyətindən asılı olaraq, yuvenilizasiyaya qarşı cavab reaksiyası cinsi əlavə vəzilərin inkişafında baş verən anormallıqda müəyyənləşir. Erkək fərdlərdə ekzohormo-

nal təsirdən sonra əlavə cinsi vəzilərin ölçüsündə fərq 4,7 mm-ə bərabər olmuş və dişilərdə yumurtaçıxarıcı orqan 0,23 mm qısalmışdır. Bu zaman ovariolların və əlavə cinsi vəzilərin formalaşması prosesinin pozulması nəticəsində yumurta borularının birləşməsi (“spayka”), qalınlaşması və əlavə cinsi vəzilərin şəklinin dəyişilməsi baş vermişdir (şəkil 63). Deməli, yuvenilizasiyaya qarşı ən yüksək həssaslığa əlavə cinsi vəzilər və ovariollar malikdir.



**Şəkil 63.** Pambıq sovkasının reproduktiv sistemi (*Quliyeva, 2001-ə görə*): A- normada; B-fenoksikarbin 0,0001%-li məhlulünün təsirindən sonra

Yuvenoidlərin təsiri nəticəsində yaranan müxtəlif morfoqenetik dəyişikliklər üzündən yaranan funksional sterillik, sınaqdan çıxarılmış həşəratlarda məhsuldarlığın, yəni nəslin əmələ gəlməsinin kəskin azalmasına səbəb olur.

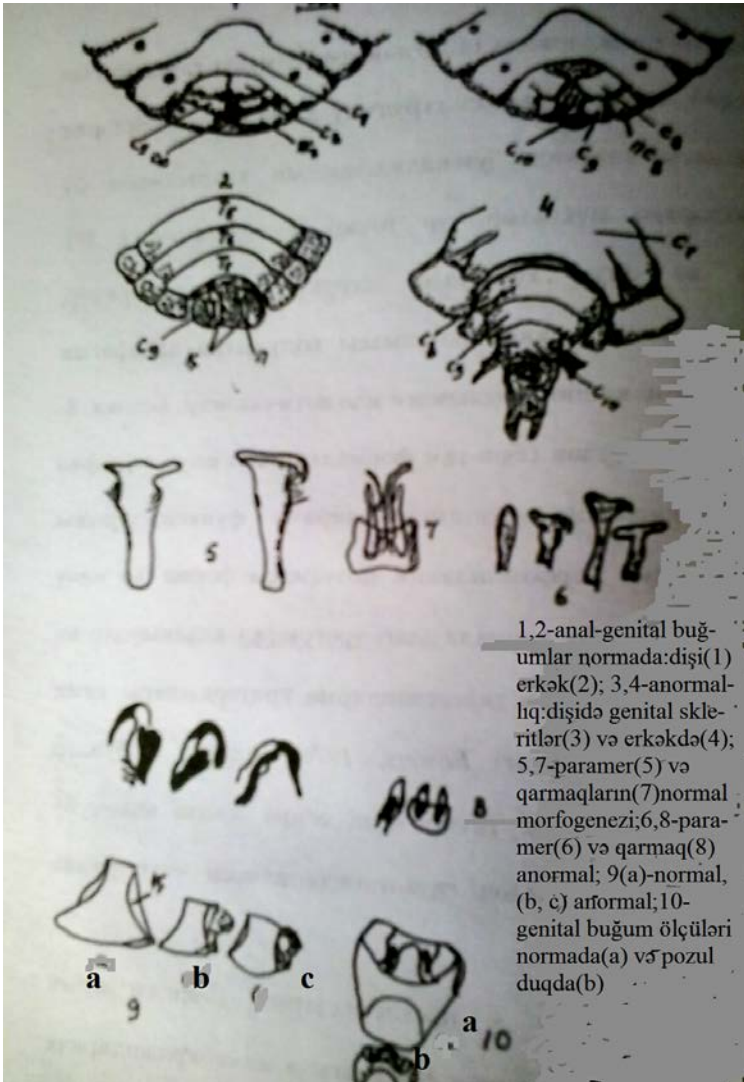
Məlum olmuşdur ki, yuvenilizasiya imajinal differensiasiyaya da təsir göstərir. Buna sübut kimi, cinsi sistemin, genitalilərin formalaşması zamanı qeydə alınan dəyişiklikləri göstərmək olar. Çox vaxt ekzohormonal təsərə məruz qalan fərdlərdə genitalinin (cinsi orqanın) ixtisaslaşmış sklerit-

lərinin inkişafdan qalması müşahidə edilir (şəkil 63, B,2). Bu hal isə cütləşmə və yumurtaqoyma prosesini xeyli çətinləşdirir. Məsələn, *Tineola bisseliella* güvəsinin tırtıllarına yuvenoidlə təsir, qarıncığın son seqmentləri zonasında ciddi anormallığın əmələ gəməsinə səbəb olmuş və bu, kəpənəklərin yumurta qoymasını kəskin azaltmışdır. Altozidin *Sarcophaga bullata* milçəyinin sürfələrinə puparının əmələ gəlməsinə 2-4 saat qalmış təsiri qarıncıq və genitalinin əzələlərinin morfogenezində ciddi pozuntular əmələ gətirir (*Burov və b., 1983*). *Eurygaster integriceps* zərərli bağacığın dişİ və erkək fərdləri üzərində qarıncığın son buğumlarında baş verən dəyişikliklər daha ətraflı şəkildə tədqiq edilmişdir (şəkil 64).

Tədqiqatlar nəticəsində aşkar edilmişdir ki, metamorfoz bitdikdən sonra bu zərərvericinin dişİ fərdlərinin cinsi aparatının hissələri formalaşır: qarıncığın son buğumlarının ixtisaslaşmış skleritləri differensiasiya olur. Genital skleritlərin imaginal transformasiyasının pozulması onların formaları və yerləşməsinin dəyişilməsinə gətirib çıxarır: skleritlər yetkin fərdə xas olan adi vəziyyəti almır və normal ölçülərə çatmır. Daha dərin dəyişikliklər zamanı, nəinki skleritlər inkişafdan qalır, həmçinin bu zaman birləşdirici membranaların strukturu da pozulur, balalıq yolunun toxuması deformasiyaya uğrayır, anal halqa yerini dəyişir və s. baş verir. Genitali hissəsində əmələ gələn ciddi anomaliyalar funksional pozuntularla - cütləşmənin, yumurtlamanın çətinləşməsi ilə nəticələnir.

Zərərli bağacığın erkək fərdlərində qabıqdəyişmə zamanı qarıncığın son buğumları dəyişib, tipik imaginal quruluşa malik olur. Genitalilərin imaginal formalaşma prosesində yuvenilizasiyanın aparılması, bu struktur dəyişikliklərinə müxtəlif cür təsir göstərir (şəkil 64). Genital seqmentin və onun kutikulyar strukturlarının (paramer, qarmaqlar) melanizasiyası prosesinin pozulması, kopulyativ aparatın xitin hissələrinin möhkəmliyinin zəifləməsi ilə nəticələnir. Belə ki, 8-ci buğumun morfoloji cəhətdən qeyri-tam formalaşması, onun müdafiə və

başqa buğumlara nisbətən istiqamətləndirici funksiyalarını zəiflədir. Genital buğumun morfogenezinin pozulması forma və ölçü dəyişikliklərinə səbəb olur. Bu anomaloyalar *uroqomfal dəyişikliklər* adlanır və YH-ın effektlərinin, bu baxımdan, qiymətləndirmə kriteriyaları kimi qəbul olunur (*Bowers, 1976*). Adətən bunlar, yuvenoidlərin kiçik dozalarının təsirindən sonra



**Şəkil 64.** *Eurygaster integriceps* zərərli bağacıqda 5-ci yaş sürfələlə yuvenoidlərin təsirindən sonra anal-genital buğumların quruluşunda əmələ gələn anomaliyalar (Reutskaya və b., 1979 a –ya görə)

əmələ gələn dəyişikliklərin morfoloji cəhətdən qiymətləndirilməsi üçün yeganə kriteriyanı təşkil edir.

Antiyuvenil birləşmələrin, yəni prekosenaların həşərata reproduksiyasına təsiri, corpora allata vəzilərinin fəallığına ingibirləşdirici təsirə əsaslanır (*Bowers, 1976; Muller et al., 1978*).

Xitinnin sintezini ingibirləşdirən diflubensuron (*dimilin*) qrupundan olan birləşmələrin stimuləedici effekti preparatla işlənmiş dişi fərdlərdə məhsuldarlığın azalmasına deyil, yumurtalardan tırtılların çıxması prosesinin pozulmasına yönəldilmişdir (*Novak, Sehna, 1978; Jordan et al., 1979; Burov və b., 1983*).

Ekdizonun təsirindən zərərvericilərdə cinsi yetişkənliyin tormozlanması haqqında məlumatlar vardır ki, bu, sterilizasiya ilə nəticələnir (*Quliyeva, 2001*).

## **II.5. Diapauzanın tənzimi**

Diapauza, orqanizmin metabolik fəallığı dayandırmaq yolu ilə inkişafını tormozlamasıdır. Adi hərəkətsizlik, həşərat orqanizminin ətraf mühit amillərinin dəyişilməsinə qarşı dərhal verilən cavab reaksiyasıdır. Diapauzanı adi hərəkətsizlikdən fərqləndirən əsas cəhət, genetik olaraq proqramlaşdırılmış cavab reaksiyası olmasıdır ki, hər növün müəyyən inkişaf mərhələsində baş verir.

Həşəratda 2 tip diapauza fərqləndirilir – obliqat və fakultativ. Postembrional inkişafı bir ildən artıq olan növlərdə diapauza xarici mühit amillərindən asılı olmayaraq, hər nəsilə baş verir. Əksinə, postembrional inkişafı nisbətən qısa olan növlərdə, yəni ildə bir neçə nəsil verən həşəratlarda diapauza, yalnız bəzi nəsilərdə, inkişafı qeyri-əlverişli şəraitə müvafiq gələn dövrlərdə əmələ gəlir.

Diapauza halı, həşəratın istənilən inkişaf mərhələsində formaləşə bilər – embrional, sürfə(tırtıl), pup və imaginal diapauzalar. Diapauza qeyri-əlverişli fotoperiodik şərait (gün uzun-

luğu), aşağı və yuxarı temperaturlar, yüksək rütubət və ya quraqlıq, aclıq, populyasiya daxilində sıxlığın çox olması nəticəsində baş verir.

Diapauzanın hormonal yolla tənzimi hazırda heç bir şübhə doğurmur. Məlum olmayan, diapauzanın başlanması və bitməsini diktə edən endokrin dəyişikliklərdir. Belə ki, son həddə qədər hormonal tənzimdə bu dəyişikliklər müəyyənləşməmişdir. Məlumdur ki, diapauzaqabağı mərhələdə növlər arasında mövcud olan fərqliliklər, bu prosesi axıra qədər anlamağa imkan vermir.

Həşəratlarda hazırlıq mərhələsində (diapauzanın *preparativ fazası*) həmin prosesə başlanılma qərarı (vaxtı), onu sekvestrasiya mərhələsinə gətirəcək və müşayiət edəcək dəyişiklikləri müxtəlif olur. Bu dəyişikliklərə, enerji ehtiyatı, hidroizolyasiya, həmçinin müəyyən davranış proqramları aiddir ki, bunlar diapauzani keçirmək üçün lazım olan konkret yerin axtarışı, miqrasiya və s. idarə edir. Məsələn, ilkin fazalara aid olan proqramlaşdırılmış endokrinoloji diapauza siqnallarından biri, lipid ehtiyatlarının daha artıq toplanmasına orqanizmin səfərbər olunmasıdır. Eksperimental yolla sübut edilmişdir ki, kutikulada ehtiyat lipidlərin toplanması və karbohidratların sintezi proseslərinin yoxlama nöqtələri (həddləri) diapauzada olan və olmayan fərqlərdə fərqlidir. Bu zaman toplanmış enerji ehtiyatı da müxtəlif olur (*Hahn, Denlinger, 2011*).

Diapauzanın başlanması, yəni “qərarı” mühafizə xarakteri daşıyır. Məlum olduğu kimi, obliqat və fakultativ diapauzalarda bu proses eyni cür getmir. İldə bir nəsil verən növlərdə (məsələn, tək ipəkqurdu *Lymantria dispar* və *Hyalophora cecropia*) diapauza müəyyən mərhələyə xarici mühit amillərindən asılı olmadan başlanır. Lakin fakultativ diapauzanın xas olduğu növlərdə (məsələn, pambıq sovkası *Heliothis armigera*) bu qanunauyğunluq işləmir, yəni orqanizm fərdi inkişafına dair məlumatları, ekoloji amillərin təsirini nəzərə alaraq həyata keçirir ki, bu, növə ildə bir neçə nəsil vermə imkanı verir.

Hazırda sübut olunmuşdur ki, embrional diapauza *Orthoptera*, *Hemiptera*, *Lepidoptera* və *Diptera* –ın (xüsusən də *Aedes* cinsinə aid olan ağcaqanadlarda) bir çox nümayəndələrinə xasdır. Lakin bu növlərdə embrional diapauzanın halı, onun mərhələləri müxtəlif sxemlərlə tənzimlənilir (*Denlinger et al., 2012*).

Embrional diapauzanın hormonal tənzimi intensiv surətdə *Bombyx mori* üzərində tədqiq olunmuşdur (bax: I.9). İlk klassik tədqiqatları 1950-ci ildə Fukuda (1951; 1952) və Haseqava (1952) tərəfindən həyata keçirilmişdir. Lakin son illərin tədqiqatları nəticəsində embrional diapauzanın hormonal, biokimyəvi və molekulyar xarakteristikası tədqiq olunmuşdur (*Yamashita et al., 2001*).

Tut ipəkqurdu üzərində aparılan tədqiqatlarda embrional diapauzanın tənzimi modelində temperatur və gün uzunluğu açar komponentlər kimi qeyd olunur. Bu modeli, embrional diapauzanın formalarının xas olduğu digər növlər üzərində araşdırılan zaman çətinliklər üzə çıxmışdır. Belə ki, *B.mori*-də yüksək temperatur və uzun gün diapauzanın induksiyasına səbəb olduğu halda, aşağı temperatur və qısa gün şəraiti diapauzasız inkişafa gətirib çıxarır. Bu növdə diapauzanın induksiyası “ana nəslin” ciddi nəzarəti altında olur və işığahəssas mərhələ, faktiki diapauza başlamadan çox əvvəl formalaşır: diş embrion və tırtılların inkişafı zamanı mövcud diapauzogen şərait, diş fərdlərin sonradan diapauzada olan yumurtaları qoymağa sövq edir. Yumurta hüceyrələrinin yetişmə dövründə diş fərdin ifraz etdiyi diapauza hormonu (DH) və neyropeptid diapauzada olan yumurtaların qoyulmasına səbəb olur və qoyulan yumurtalarda embrional diapauza G2 hüceyrəvi tsikl ilə xarakterizə olunur (*Nakagaki et al., 1991*).

*B.mori* üzərində dəqiqliklə tədqiq olunmuş bu tənzimləyici mexanizmlər, embrional diapauzanın digər formalarına da aid olduğunu sübut edən dəlil yoxdur. Doğrudur, DH-ın pup diapauzasının tənzimində iştirakı qeyd olunsa da (bax: fəsil I)



geniş diapazona malik mərhələləri olan embrional diapauzaların digər formalarının (ilkin, son mərhələli və s.) tənziminin bir çox alternativ mexanizmləri qeyd olunur. Məsələn, *Lymantria dispar* ipəkqurdunda diapauza farat 1-ci yaş tırtıllarda baş verir (gec embrional diapauza forması). Sübut olunmuşdur ki, 55 kDa bağırsağ zülalının sintezi zamanı *hemolin* adlanan immun zülal diapauzanın biomarkeri kimi iştirak edir (Lee et al., 2002). Öndöş vəzilərinin (PV) bağırsağ kulturasına təsiri nəticəsində fəallaşma baş vermiş və hemolinin sintezi həyata keçmişdir. Hemolinin sintezi in vitro şəraitdə də təcrid olunmuş qarınıcağa 20E və ya ekdisteroid aqonisti RH-5992 ilə təsir etdikdə baş vermişdir. KK-42, imidazol ilə təsir isə əksinə, ekdisteroidin sintezini blokadaya aldığı üçün diapauza aradan qaldırılmışdır (Suzuki et al., 1993; Bell, 1996; Lee, Denlinger, 1996).

Diapauza effekti ekdisteroidlər tərəfindən saxlanılır: farat tırtılların öndöş vəziləri diapauza boyu ekdisteroidləri sintez edir, PV-nin fəaliyyəti dayandırıldıqda diapauza dərhal kəsilir. Embrional diapauza effektinin (embrional inkişafın son mərhələsində formalaşan diapauza forması) ekdisteroidlər tərəfindən tənzimlənməsi paradoksal görünsə də mühüm əhəmiyyət kəsb edir. Belə ki, sürfə (və ya tırtıl) və pup diapauzaları zamanı ekdisteroidlərin olmaması dominantlıq təşkil edir. Məlumdur ki, ekdisteroidlərin titrinin artması digər sistemlərin inkişafı üçün mühüm siqnaldir (Slama, 1980).

Diapauzanın induksiyası ilə ekdisteroidlərin titrinin artması arasında əlaqənin olması digər növlər üçün də təsdiqlənmişdir. Metabolik depressiya *Schistocerca gregaria* çəyirtkəsində embriogeneza zamanı ekdisteroidlərin piki ilə müşayiət olunmuşdur (Slama, 2000). Diapauzaqabağı mərhələdə genlərin tənzimlənməsi yolu ilə embrional diapauzaya təsir *Allo-nemobius socius* –da qeydə alınmışdır (Reynolds et al., 2009).

Maraqlıdır ki, ekdisteroidlərin titrinin kəskin azalması da embrional diapauzanın baş verməsinə gətirib çıxara bilər: avstraliya çəyirtkəsi *Chortoicetes tepminifera* (Gregg et al., 1987)

və miqrasiya edən çəyirtkə *Locusta migratoria* (Tawfik et al., 2002) –in diapauzada olmayan yumurtalarında diapauzada olanlara nisbətən ekdisteroidlərin miqdarı 3 dəfə çoxdur. Embrional diapauzada bu cür ifadə forması, adətən embrional inkişafın əvvəlində baş verir ki, bu zaman ekdisteroidlər bilavasitə “ana mənşəli” olur. Yüksək temperaturun təsirindən sonra diapauzanın, formalaşdığı embrional mərhələdə aradan qaldırılması ekdisteroidlərin titrinin artmasına səbəb olmuşdur (Tawfik et al., 2002).

İlk dəfə olaraq, pup diapauzasının timsalında diapauzanın hormonal tənziminə dair tədqiqatlar Uilyams tərəfindən həyata keçirilmişdir (Williams, 1969). Belə ki, bu alim endokrin vəziləri və beyinin allatektomiyası və implantasiyası, ekstraktların inyeksiyası üsullarından istifadə edərək, pup diapauzası zamanı inkişafın dayanmasının səbəbini öyrənmişdir. Məlum olmuşdur ki, buna səbəb, protorakotrop hormonunun (PTTH) ifrazının ingibirləşməsidir. Bu hormonun olmaması nəticəsində peritraxéal (öndöş) vəzilər ekdizonu sintez etmir, yəni onları fəallaşdıran amil olmur və pupqabağı mərhələdə fərdlər pupa qabıqdəyişmədən əvvəl diapauza halına daxil olurlar.

Uilyams Edkissonla birgə (Williams, Adkisson, 1964) çin ipəkqurdu *Antheraea pernyi*-də pup diapauzasının analogi mexanizminin mövcudluğunu nümayiş etdirmişdir. Həmin tədqiqatlar nəticəsində aşkar olunmuşdur ki, bu növdə pup diapauzasının fotoperiodik tənzimi işığın bilavasitə beyinə təsiri yolu ilə həyata keçir.

Müxtəlif növ həşəratda PTTH-ı ifraz edən NSH-ın diapauzada olan puplarda inaktivləşməsi qeydə alınmışdır (Kind, 1964, 1968, 1980; Kopo, 1973; Kind, Vagina, 1976; Vagina, 1981; Denlinger et al., 2012). Həmin tədqiqatların nəticələri sübut edir ki, neyrosekretor hüceyrələrin inaktivləşməsi müxtəlif səviyyədə baş verir. Belə ki, cökə kəpənəyi *Mimas tiliae* (Highnam, 1958) və sekropia ipəkqurdu *Hyalophora cecropia* (McLeod, Beck, 1963) növlərində diapauzada olan puplarda

neyrosekretor materialın sintezi dayandığı halda, kələm kəpənəyi *Pieris brassicae* (Kind, 1964; Kopo, 1973), *Spilosoma mentastri* (Kind, 1968), quzuqulağı sovkası *Acronicta rumicis* (Kind, Vagina, 1976) neyrosekretor materialın hüceyrədən çıxarılması təcrid olunur.

Bouen və başqaları (Bowen et al., 1984, 1985) müəyyənləşdirmişlər ki, tütün kəpənəyi *Manduca sexta* –da pup diapauzası üçün PTTH-ın ifrazının dayanması və PTV-nin bu hormonun təsirinə qarşı qeyri-həssas olması əsas şərtidir. Müəlliflər tütün kəpənəyinin diapauzada olan və olmayan fərdləri arasında yuvenil hormonunun miqdarına görə fərq aşkar etmişlər.

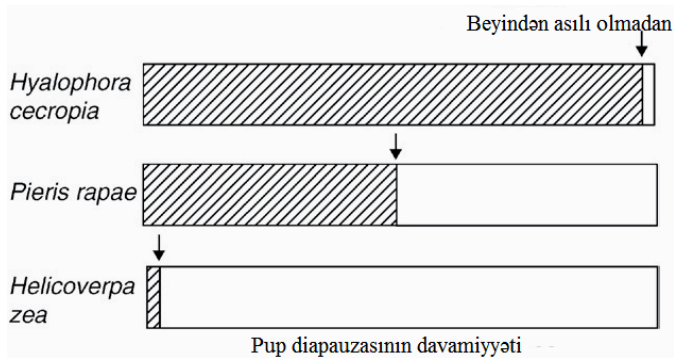
Aparılan tədqiqatların nəticələrinə görə, pup diapauzasının formalaşması üçün əsas amil, ekdisteroidlərin titrinin aşağı olmasıdır (Zdarek, Denlinger, 1987; Richard et al., 1987). Bu zaman peritraxéal vəzilər PTTH-ın təsirinə qarşı cavab reaksiyasına malik olmurlar (Richard, Saunders, 1987; Smith et al., 1987).

Qeyd etmək lazımdır ki, sürfə (və a tırtıl) diapauzasının hormonal tənziminə dair məlumatlar əsasən pulcuqqanadlılara aiddir. Xüsusən də pronimfa mərhələsində baş verən diapauzanın hormonal tənzimi daha yaxşı öyrənilmişdir. Ümumiyyətlə, tırtıl və pup diapauzalarının hormonal tənziminə dair geniş məlumatlar *Lepidoptera* qrupuna aiddir (Quliyeva, 2001). Ən az tədqiq olunmuş qrup *Diptera* –dır. Əldə olunmuş məlumatların analizindən görünür ki, sürfə(tırtıl) və pup diapauzalarının hormonal tənzimində bir çox oxşar, ümumi cəhətlər vardır. Hər iki variantda əsas cəhət, inkişaf etməmək və metamorfik çevrilmələrin baş verməməsidir.

İstər tırtıl, istərsə də pup diapauzalarının hormonal tənzimi məsələsi araşdırılarkən məlum olmuşdur ki, heç də həmişə tənzim yuxarıda göstərilən istiqamətdə getmir, yəni alternativ variantlar da mövcud ola bilər (Denlinger, 2012). Belə ki, beyin, öndöş vəzilərinin(PTV) diapauzada iştirakı danılmazdır.

Ən sadə variantda PTV ekdizonu sintez etmir, yəni beyindən PTTH sintezi stimula olunmur. Son illərdə bəzi həşərat qrupları üçün əldə olunmuş nəticələrə görə, məlumatlar siddiyyətlidir, anlaşılmayan məsələlər mövcuddur. Belə ki, uyğunsuzluqlar üzə çıxır: diapauzada olan fərdin beyinin soyudulması (reaktivasiya zamanı) PTTH-ın ifrazı prosesini stimula edir və bu, inkişaf üçün tələb olunan əsas göstəricidir.

Məlum olmuşdur ki, diapauzada olan pupların beyinin çıxarılması, onlarda daimi diapauza halının qalmasına səbəb olur (Denlinger, 1985). Məsələn, *Manduca sexta*, *Pieris rapae*, *Autheraea polyphemus*-un beyinin diapauzaqabağı mərhələdə və ya birinci ayda çıxarılması, daimi diapauzanın formalaşması ilə nəticələnir. Lakin beyinin bir qədər gec, yəni artıq diapauzanın formalaşdığı dövrdən sonra çıxarılması, bu hala heç bir təsir göstərmir (şəkil 65).



**Şəkil 65.** Bəzi növlərdə pup diapauzası zamanı imaginal inkişafın stimulyasiyası üçün beyindən asılı olmayan vaxt (Denlinger, 1985-ə görə)

Göründüyü kimi, qarğıdalı sovkası *Helicoverpa zea* (sinonim: pambıq sovkası *Helicoverpa armigera*) –ni səciyələndirən xüsusiyyət ondan ibarətdir ki, tırtıllar puplaşandan 4 saat sonra beyinin çıxarılması, bu növdə daimi diapauzanın baş verməsinə səbəb olur. Lakin beyin, puplaşmadan 24 saat sonra

çıxarıldıqda diapauzada olan puplarda heç bir dəyişiklik əmələ gətirmir, yəni beyin diapauza halına təsir göstərmir. Deməli, *Hyalophora cecropia* üçün müəyyənlanmış (və adətən qeyd olunan) model, bu qanunauyğunluğu izah edə bilmir.

Meola və Adkissonun (1977) fikrincə, PTTH *Helicoverpa zea*-də prosesin əvvəlində təsir göstərir və sonradan PTTH-dan siqnal qəbul edən PTV tənzimləyici orqan vəzifəsini yerinə yetirir: yüksək temperatur ( $27^{\circ}\text{C}$ ) şəraiti ekdisteronun sintezinə stimüləedicisi təsir göstərdiyi halda, aşağı temperatur ( $21^{\circ}\text{C}$ ) ekdisteroidlərin sintezinin qarşısını alır. Bu nəticələr onu sübut edir ki, diapauzanın bitməsini, beyinin PTTH-ı ifraz etməsi ilə stimülə olunan hadisə kimi izah etmək mümkün deyil. Yəni hazırda hələ tam şəkildə, beyinlə PTV arasında olan əlaqə tədqiq olunmamışdır.

Deməli, PTTH ekdisteroidlərin sintezində əsas deyil, prosesə köməklik göstərən amildir. Bu fikir, *Drosophila melanogaster* üzərində aparılan tədqiqatların nəticələri ilə də sübut olunur. Belə ki, PTTH-ı sintez edən hüceyrələrin abelyasiyası qabıqdəyişmə və metamorfoza heç bir təsir (effekt) göstərməmişdir (McBrayer et al., 2007). Diapauza zamanı beyinin çıxarılması (bəzi hallarda) diapauzanın bitməsini blokadaya ala bilməz, yəni *Dr.melanogaster*-də ekdisteroidlərin sintezinin stimülə olunması üçün PTTH-ın olması vacib deyil.

Tırtıl diapauzasını səciyyələndirən əsas əlamət, prosesə yuvenil homonlarının qatılmasıdır (Chippendale, 1973, 1977; Yin, Chippendale, 1973; Chippendale, Yin, 1976, 1979; Yagi, 1976; Bean, Beck, 1980; Sieber, Benz, 1980). Lakin tırtıl diapauzası zamanı hormonal tənzimdə YH-ın iştirakı haqqında fikirlər ziddiyyətli xarakter daşıyır. Belə ki, Çippendeyl və Yin (Chippendale, 1973, 1977; Yin, Chippendale, 1973; Chippendale, Yin, 1976) qarğıdalı odlucası *Diatraea grandiosella*-nin diapauzada olan və olmayan son yaş tırtıllarında YH-ın titrini müəyyənləyən zaman aşkar etmişlər ki, fizioloji sakitlik halında olmayan fərdlərdə yuvenil hormonunun miqdarı puplaşmadan

əvvəl kəskin surətdə azalıq. Əksinə, diapauza halını keçirənlərdə əvvəl tədricən azalır, lakin bütün sakitlik dövründə yüksək səviyyədə qalır. Analoji nəticələr ağacovanlar *Chilo suppressalis* (Yagi, Fucaya, 1974), *Chilo partellus* (Schelter, 1976) və qarğıdalı kəpənəyi *Ostrinia nubilalis* (Yagi, 1976) üzərində aparılan tədqiqatlar zamanı əldə olunmuşdur. Bu nəticələrin analizi göstərir ki, YH-ı NSH vasitəsilə ingibirləşdirməklə, yəni PTH-ın sintezini tormozlamaqla, tırtıl diapauzasının induksiyası və dayandırılmasını idarə etmək olar (Eizaguirre et al., 1998, 2005). Lakin Çippendeyl və Yinin (Chippendale, Yin, 1979)-in diapauzada olan sürfələri üzərində aparılan növbəti təcrübələr həmin nəticəni təkzib etmişdir. Belə ki, ekzogen YH və ekdizonun bu fərdlərə applikasiyası zamanı əldə olunmuş məlumatlar YH-ın diapauzanın induksiyasında müəyyən iştirakını inkar etmiş və onun saxlanması, yəni davam etməsində heç bir rolunun olmadığını göstərmişdir.

Qeyd etmək lazımdır ki, həmin müəlliflər yuxarıda göstərilən nəticələri müxtəlif entomoloji obyektlər üzərində aparılan təcrübələr zamanı əldə etmişlər. Bu tədqiqatlar arasında iki müəllifin – Yagi (Yagi, 1976) və Bin və Bekin (Bean, Beck, 1980) nəticələri xüsusi əhəmiyyət kəsb edir. Hər iki işin müəllifləri YH-ın titrini diapauzada olan və olmayan *Ostrinia nubilalis* sürfələri üzərində müəyyənləşdirmişlər və aşkar etmişlər ki, diapauzada olan fərdlərdə bu göstərici çox yüksəkdir. Lakin diapauzada olmayan fərdlərdə, ekzogen YH-ın applikasiyası (topikal təsir) yolu ilə sübut etmişlər ki, bu müdaxilədən sonra diapauzaya oxşar hal formalaşır. Həmin məlumatlara əsaslanan müəlliflər ziddiyyətli nəticəyə gəlmişlər: Yagin (1976) fikrincə, YH diapauzanın induksiyası və saxlanması mühüm rol oynayır; Bin ilə Bekin (1980) interpretasiyasına görə, YH həmin prosesdə iştirak etmir.

Son illərin nəticələri mövcud fərqliliklərə baxmayaraq, YH-ın daha yüksək titrinin diapauzaqabağı mərhələdə və diap-

auzada olan fərdlərdə olduğunu sübut edir (*Denlinger et al., 2012*). Maraqlıdır ki, tırtıl diapauzası zamanı YH-ın titrinin çox aşağı səviyyədə olduğunu göstərən nəticələr vardır (*İsmail et al., 1984; Ghosh et al., 1985*).

İmaginal diapauzanın əsas xüsusiyyəti, çoxalma prosesinin dayanmasıdır. Dişi fərdlərdə bu zaman oositlərin əmələ gəlməsi, erkəklərdə isə cütləşmə qabiliyyəti itir (*Pener, 1992*). Məlum olmuşdur ki, diapauzada olan erkək fərdlərdə toxumluqların fəaliyyəti dayanır və orada spermilər olmur. Hər iki cinsdə diapauza zamanı qonadaların ölçüləri kiçilir. Maraqlıdır ki, həşəratın miqrasiyaetmə qabiliyyəti, diapauzaqabağı mərhələdə (məsələn, *Coleoptera*) və diapauza zamanı qanad əzələləri inkişafdan qalır, yalnız diapauza bitdikdən sonra yenidən regenerasiya olunur. Diapauzada olan yetkin fərdlər adətən hə-rəkətsiz olur, nadir halda, az olsa da yerdəyişirlər.

Cütləşmə yalnız diapauzadan əvvəl və diapauzadan sonra mümkündür. Adətən diapauzadan əvvəl cütləşmə baş verdikdən sonra erkəklər məhv olur, yalnız dişilər diapauzanı normal keçirə bilirlər. Yox, əgər diapauza hər iki cinsdə baş verirsə, onda cütləşmə yalnız diapauza bitdikdən sonra baş verir.

İmaginal diapauzanın hormonal tənziminə həsr olunmuş işlər əsasən YH-a aiddir. İlk dəfə olaraq, bu tədqiqatlar 1950-ci ildə Jan de Wilde və əməkdaşları tərəfindən Niderlandda həyata keçirilmişdir. Bu zaman tədqiqatın model sistemi kimi kolorado böcəyi *Leptinotarsa decemlineata* qəbul olunmuşdur (*de Kort, 1990*). Aşkar edilmişdir ki, diapauza zamanı YH-ın titri imagolar formalaşdıqdan sonra azalır və diapauza bitənə qədər həmin səviyyədə qalır, yalnız diapauzadan sonra yenidən qalxır. Yuvenil hormonlarının imaginal diapauzada iştirakı və əhəmiyyətli rol oynaması, həyata keçirilmiş histoloji tədqiqatlarla da sübut olunmuşdur. Belə ki, sintetik YH və onun analoqlarından istifadə etməklə, müdaxilənin dişi fərdləri yumurta qoymağa təhrik etdiyi aşkarlanmışdır. Diapauzada olan böcəklərdə əlavə vəzilər (*corpora allata*) kiçilir və fəal olmur. Corpo-

ra allata vəzilərinin cərrahi yolla yox edilməsi, uzungün şəraitində saxlanan (yəni diapauza halı proqramlaşdırılmış) fərdlərdə qidalanmanın dayanması və onların torpaq altına getməsinə səbəb olmuşdur. Uzungün rejimində bəslənən böcəklərə prokose-ne II ilə təsir, analoji effektin əmələ gəlməsinə gətirib çıxarmışdır. Diapauzada olan fərdlər üzərində analoji proseslərin aparılması yolu ilə uzungün şəraitində (ətraf mühitdə) signal rolunu həmin amil oynamış və bu zaman çoxalma yenidən bərpa olunmuşdur.

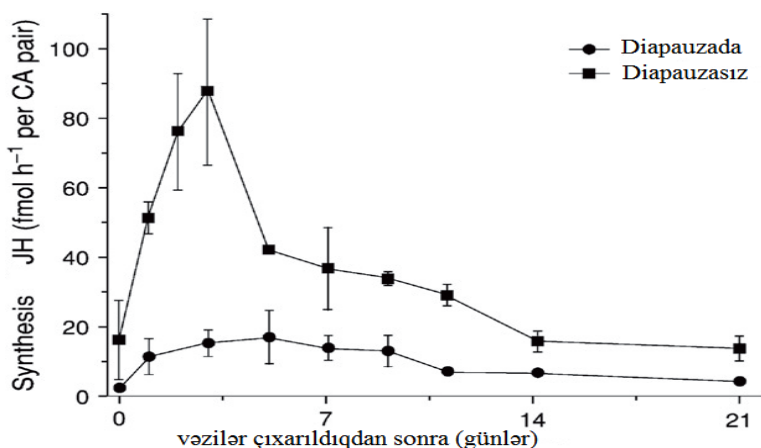
Hazırda belə bir fikir irəli sürülür ki, *Pars cerebralis* ilə *corpora allata* (c.a.) vəziləri arasında olan aksonların kəsilməsi yolu ilə də diapauzaya təsir göstərmək mümkündür, çünki həmin vəzilər sinir deyil, hormonal nəzarət altındadır.

Uzun müddət hesab edirdilər ki, imaginal diapauzaya ekdisteroidlər təsir göstərmir, belə ki, sürfələrin öndöş vəziləri (PTV) yetkin mərhələdə olmur. Lakin 1970-ci ildə məlum oldu ki, imagolar ekdisteroidləri başqa toxumalardan da sintez edə bilir və bu zaman yumurtalıqların fəaliyyəti tənzimlənir. Məlum oldu ki, kolorado böcəyinin hemolimfasında ekdisteroidlərin titri, diapauzanın proqramlaşdırılmış fərdlərində, bu halın gözlənilmədiyi fərdlərinə nisbətən 2 dəfə yüksəkdir. Qabıqdeyişmədən bir neçə gün sonra imagolarda bu titr, kəskin sürətdə azalır. İmagolarda diapauzaqabağı mərhələdə ekdisteroidlərin titrinin yüksək olmasının səbəbi və rolu məlum deyil.

*Corpora allata* vəzilərinin imaginal diapauzada iştirakı, əlbəttə ilk növbədə, YH-ın rolu ilə əlaqədardır. Son illər (2000-2013–cü illər) həşəratın müxtəlif qruplarında imaginal diapauzanın tədqiqinə diqqət artmışdır. Məsələn, *Culex pipiens* (Sim, Denlinger, 2008), kəpənək *Speyeria idalia* (Kopper 10: *Hormonal Control of Diapause* 449 et al., 2001), qara düyü böcəyi *Scotinophara lurida* (Cho et al., 2007), iyli böcək *Plautia stali* (Kotaki et al., 2011), güvə *Caloptilia fraxinella* (Evenden et al., 2007), gavalı zərərvericisi *Conotrachelus nenuphar* (Hoffmann et al., 2007) tədqiqatlarında YH ilə təsir və *corpora allata*



vəzilərinin allatektomiyası yolu ilə YH-in diapauzada rolu müəyyənlanmışdır. *Culex pipiens*-in diapauzada olan fərdlərində əlavə vəzilərin təcrid edilib, in vitro şəraitdə kultivasiya olunması, onların olduqca az miqdarda YH-a malik olduğunu sübut etmişdir (şəkil 66).



**Şəkil 66.** *Culex pipiens* ikiqanadlısının diapauzada olan və olmayan dişilərinin corpora allata vəzilərinin in vitro şəraitdə fəallığı (*Radio et al., 1999-a görə*)

Halbuki, qabıqdəyişmədən bir həftə sonra da diş fərdlərdən əldə olunmuş corpora allata vəziləri kifayət qədər fəal olmuşlar (*Radio et al., 1999*). *C.pipiens* dişilərin bu vəzilərinin allatektomiyadan sonra diapauzogen rejimə keçirilməsi, onlarda diapauzanın davam etməsinə səbəb olmuş və onlar yoxlama variantlarında müşahidə olunan qansorma qeydə alınmamışdır.

Yuvenil hormonlarının imajinal diapauzanın formalaşmasında rolunu təsdiqləyən bir başqa dəlil, tormozlayıcı genlərlə aparılan tədqiqatlar nəticəsində müəyyənlanmışdır (*Sim, Denlinger, 2008*). Belə ki, 2 ribosomal genlərə (S2 və S3a) təsir (nokdaun) diapauzanı əmələ gətirdiyi halda, onların YH-III ilə

aplikasiyası *Culex pipiens* ikiqanadlısında diapauzanı aradan qaldırmışdır (Kim, Denlinger, 2010; Kim et al., 2010).

Məlumdur ki, əlavə vəzilər (c.a.) avtonom şəkildə fəaliyyət göstərmirlər. Onların fəaliyyəti beyin ilə idarə olunur. Beyin həm hormonal, həm də neyronal yolla bunu həyata keçirir. Əlavə vəzilərin fəallığının beyin vasitəsilə tormozlanması *Coleoptera: Leptinotarsa decemlineata* (Khan et al., 1983, 1988); *Diptera: Protophormia terraenovae* (Matsuo et al., 1997); *Heteroptera, Plautia stali* (Kotaki, Yagi, 1989), *Riptotus clavatus* (Morita, Numata, 1997), və *Pyrrhocoris apterus* (Hodkova et al., 2001); *Orthoptera: Locusta migratoria* (Okuda, Tanaka, 1997) növlərdə müəyyənləşmişdir.

Eksperimental yolla təsdiqlənmişdir ki, *Pars lateral* (NSH) neyronlar diapauzada olan *Protophormia terraenovae* fərdlərində diapauzanı tormozladığı halda, *corpora allata* vəzilərinin fəaliyyəti bu halın dayanmasına səbəb olur (Shiga, Numata, 2000).

Diapauza proqramı sinapslara təsir göstərə bilər. Belə ki, kolorado böcəyi *Leptinotarsa decemlineata*-nın bütün həyatı boyu qısa gün şəraitində bəslənməsi, *corpora allata* vəzilərinə neyrosekretor sinapsların həm miqdarı, həm də fəallığını artırır (Khan, Buma, 1985). Diapauzada olan *Pyrrhocoris apterus* fərdlərində neyrosekretor kompleks (*corpora cardiaca-corpora allata*) allatoingibirləşdirici və stimulaedici amilləri daşıya bilər (Hodkova et al., 1996).

Məlumdur ki, yuvenil hormon esteraza (YHE) YH-ın titrinin tənzimlənməsini həyata keçirir (bax: I.11). Aşkar edilmişdir ki, kolorado böcəyinin diapauzada olan fərdlərin hemolimfasında olan YH-ın titri ilə YHE fəallığı arasında əks əlaqə (pik) yalnız diapauzaya qədər baş verir. YHE-nin fəallığının artımı YH-ın titrinin azalması ilə müşayiət olunur (Kramer, 1978). YH və YHE fəaliyyətinin effekti, dolay yolla beyin amillərindən asılıdır.

Yuvenil hormonlarının imaginal diapauzada iştirakını sübut edən bir başqa nəticə, *Polistes* arılarında qeydə alınmışdır (*Hunt et al., 2007*). Göstərilmişdir ki, *hexamerin I* adlanan zülal, inkişaf edən dişilərdə diapauzanın ingibirləşməsini təmin edən YH titrinin dəyişilməsini həyata keçirir. Bu zülalın aşağı səviyyələri YH-ın titrini artırır və qeyri-diapauza fenotipini yaradır, çoxalmanı təmin edir. Əksinə, hexamerinin yüksək səviyyələri YH-defisit diapauza fenotipinə səbəb olub, gələnlə qədər çoxalmanın qarşısını alır. Sübut olunmuşdur ki, hexamerinin ifrazı və toplanması YH və ekdisteroidlər tərəfindən tənzimlənir (*Denlinger et al., 2005*).

Beləliklə, diapauza həşəratda qeyri-əlverişli şəraiti keçirmək və onun təsirinə qarşı davam gətirmək üçün yaranmış və adaptiv xarakter daşıyan, müvəqqəti olaraq inkişafın dayandırılması, yəni fizioloji sakitlik halıdır. Postembrional diapauzanın bütün növlərinin – tırtıl, pup, imagonun əsasını PTH-1 sintez edən neyrosekretor hüceyrələrin fəaliyyətinin tormozlanması təşkil edir ki, bu da fakultativ diapauza zamanı xarici mühitin qeyri-əlverişli amillərinin təsiri altında baş verir.

Qeyd olunan və mübahisə doğuran bəzi məsələləri və əldə olunmuş nəticələri dəqiqləşdirmək məqsədilə, həşəratın tədqiq olunan qruplarının (*Noctuidae, Pieridae*) nümayəndələri üzərində təcrübələr aparılmışdır. Diapauzanın iki tipinin xas olduğu (tırtıl və pup) həmin növlərdə YH-ın rolu müəyyənlanmışdır. Yuvenil hormonlarının müxtəlif analogları vasitəsilə, ekzohormonal müdaxilənin effekti diapauzanın növü, dərinliyi və dayanıqlığından asılı olaraq, *corpore allata* vəzilərinin fizioloji sakitlik halının tənzimlənməsində rolu dəqiqləşdirilmişdir (cədvəl 33).

Məlum olmuşdur ki, *Noctuidae* və *Pieridae* nümayəndələrindən dərin və dayanıqlı pup diapauzasının xas olduğu pambıq, kələm sovkaları, kələm və turp ağ kəpənləri, eyni zamanda dayanıqsız və dərin olmayan tırtıl diapauza keçirən payızlıq sovkası arasında fərqlər mövcuddur.

**Müxtəlif yuvenoidlərin *Noctuidae*, *Pieridae* nümayəndələrində diapauzanın formalaşmasına təsiri (hər seriyada 50 fərd olmaqla)**

Növlər, rejimlər və variantlar	Təsir fazası	Həyat sürəkliyi (gün)	Pronimfa %-lə	Pupların sayı (%)	Diapauza vaxtı Ölmüş fərdlərin sayı, %-lə
1	2	3	4	5	6
<b><i>Heliothis armigera</i></b> 20°C 12 saat Fenoksikarb 0,0001% ZR-515(0,01%) ZR-619(0,01%) Altozar (0,01%) Yoxlama	1-gün puplar V yaş IV-V IV V-VI	15 14 15 18 7 (diapauza 10//XI)	90,8 95,5 72,0 45,0 100,0	50,1 - - 44,4 97,5	100,0 - - 60,5 -
<b><i>Agrotis segetum</i></b> 15°C 12 saat Fenoksikarb 0,0001% ZR-515(0,01%) ZR-619(0,01%) Altozar (0,01%) Yoxlama	V-VI V-VI V-VI V-VI V-VI	15 17 15-17 18 15 (qış diapauzası 25/X)	Tırtıllar: 25,0 70,0 78,5 70,0 96,0	Tırtıllar: - - 63,3 95,8	- - - 30,0 4,2(diapauza)
<b><i>Barathra brassicae</i></b> 18°C 12 saat Fenoksikarb 0,0001% ZR-515(0,01%) ZR-619(0,01%) Altozar (0,01%) Yoxlama	V V V V V	15 17 17 15 15 (diapauza 20/X)	60,0 80,5 88,0 70,0 98,0	20,0 78,0 80,0 65,0 87,5	100,0 20,0 17,0 35,0 12,5

c ə d v ə l 33-ün davamı

1	2	3	4	5	6
<b><i>Pieris brassicae</i></b>					
18°C 12 saat					
Fenoksikarb					
0,0001%	V	15	10,0	-	-
ZR-515(0,01%)	V	15	67,5	38,5	93,7
ZR-619(0,01%)	V	17	80,0	55,0	98,0
Altozar (0,01%)	V	17	60,0	48,5	35,0
Yoxlama	V	15(diapau-za 22/XI)	98,0	98,0	2,0
<b><i>Pieris rapae</i></b>					
18°C 12 saat					
Fenoksikarb					
0,0001%	V	12	35,0,	-	-
ZR-515(0,01%)	V	17	40,5	29,5	<b>87,5</b>
ZR-619(0,01%)	V	16	78,0	62,0	90,0
Altozar (0,01%)	V	17	70,0	43,0	37,0
Yoxlama	V	15(diapau-za 25/XI)	95,5	95,0	5,0

Cədvəl 33-də təqdim olunmuş eksperimental nəticələrdən görünür ki, sınaqdan çıxarılmış növlərdə ekzohormonal yolla vəzilərin fəaliyyətinə müdaxilə fazaların inkişaf sürəkliyi, metamorfozların gedişi və sağqalma dərəcəsi, fizioloji halın formalaşma xüsusiyyətlərinə təsir edir. Belə ki, pambıq sovkasında yoxlama variantının fonunda (7 gün) fərdlərin həyat sürəkliyi 14-18 gün çəkir (cədvəl 33).

Ekzohormonal müdaxilənin tırtıl fazasında aparılması digərlərinə nisbətən aşağı faiz (45,0%) fərdlərin puplaşmasına imkan yaratmışdır. Maraqlıdır ki, ZR-515, ZR-619 variantlarda puplaşmada əsas hissənin (72,0-95,5%) iştiaq etməsinə baxmayaraq, metamorfozun tamamilə aradan qaldırılması 100,0% tırtılların ölümünə səbəb olur. Birgünlük pupların ən effektiv yuvenoid olan fenoksikarbin 0,0001%-li məhlulu ilə işənilməsi, 50,1% puplarda diapauzanın formalaşmasına imkan yaratmış, lakin bu fizioloji halın sonradan tamamilə aradan qaldırılması,

100,0% ölümlə nəticələnmişdir. Fenoksikarbdan fərqli olaraq, altozar yuvenoidinin 0,01%-li məhlulu diapauzanın hissəli şəklidə pozulmasına, yəni 60,5% pupda sakitlik halının formalaşmamasına gətirib çıxarır (cədvəl 33).

Payızlıq sovkasında analoqların vasitəsilə, süni yolla yuvenil hormonlarının titrinin dəyişilməsi, yuvenilizasiyaya qarşı həssaslıq ifadə etmiş növün fərdlərində fenoksikarb variantında 75,0% ölümün baş verməsinə səbəb olur. Digər variantlarda isə bu effekt, yoxlamaya nisbətən az fərqliliklə ifadə olunur. Belə ki, fenoksikarb, ZR-515, ZR-619-dan fərqli olaraq, altozarla müdaxilə 63,3% qışlamaya gedən tırtıllarda diapauzanın formalaşmasına gətirib çıxarmışdır: diapauzaqabağı mərhələdə qeydə alınan letal nəticə, diapauza halında 30,0% təşkil etmişdir.

Nəticələrin müqayisəli analizi onu göstərir ki, eyni variantda payızlıq sovkası üçün fizioloji sakitlik halının aradan qaldırılması (dərin olmayan tırtıl diapauzası!), pambıq sovkasına nisbətən (dərin, dayanıqlı diapauza!) 2 dəfə aşağıdır (cədvəl 33). Konkret olaraq, bu nəticələr onu sübut edir ki, eyni həssaslıq dərəcəsinə malik olmalarına baxmayaraq, hormonal balansın dəyişilməsi tırtıl diapauzasının yalnız 30,0% pozulmasına səbəb olur. Əldə olunmuş bu məlumatlar onu göstərir ki, tırtıl diapauzasının formalaşması və tənzimində yuvenil hormonları ilə yanaşı, digər hormonal nəzarət mövcuddur, yəni hormonal tənzimin kompleks xarakterli olmasını inkar etmək olmaz.

Kələm sovkasına daha dərin və dayanıqlı pup diapauzası xasdər (cədvəl 33). Sovkalardan fərqli olaraq, ağ kəpənəklərdə (*Pieridae*) kritik yaşda yuvenil hormonlarının balansının pozulması, fərdlərin həyat sürəkliyində ciddi dəyişikliklər əmələ gətirmir (yalnız fenoksikarb 0,0001%-li məhlulu turp kəpənəyində 12 gün təşkil etmişdir). Qış diapauzasını keçirən bu növlərdə fenoksikarb yuvenoidi 100,0% bu halın pozulmasına gətirib çıxarır. Ən yüksək effekt ağ kəpənəklərdə qeydə alınır: 87,5-

98,0% diapauza aradan qaldırılır. Kələm sovkası üçün bu effekt yalnız 17,0-20,0% təşkil edir.

Maraqlıdır ki, altozlarla müdaxilə növ mənsubiyyətindən asılı olmayaraq, diapauzanın formalaşmasını hissəli şəkildə pozur: kələm sovkası və *Pieridae* –də diapauzanın aradan qaldırılması 35,0-37,0% fərdlərdə müşahidə edilir (cədvəl 33).

Beləliklə, eksperimental nəticələr onu göstərir ki, yuvenil hormonlarının titrinin süni yolla dəyişdirilməsi zamanı zərərvericilərin növ mənsubiyyəti, həssaslıq dərəcəsi ilə yanaşı, onların konkret preparata qarşı cavab reaksiyalarının müxtəlif olduğu nəzərə alınmalıdır. Həmin amilləri nəzərə almaq şərti ilə belə bir fikri dəqiqliklə təsdiqləmək olar ki, yuvenilizasiya diapauzanı ya tamamilə aradan qaldırır, ya da hissəli şəkildə pozur.

Deməli, yuvenil hormonlarının əsas rolu və iştirakı bilavasitə diapauzaqabağı mərhələnin formalaşması ilə bağlıdır. Qeyd olunmuş mübahisəli ədəbiyyat məlumatları və hazırkı eksperimentlərin nəticələrinin dəqiqləşdirilməsi üçün yuvenilizasiyanın biokimyəvi effekti müəyyənləşməlidir.

## FƏSİL III

### HORMONLAR VƏ ONLARIN ANALOQLARININ MÜBADİLƏ PROSESLƏRİNƏ TƏSİR MEXANİZMLƏRİ

Hormonlar həşərat orqanizmində maddələr mübadiləsinin inteqrasiyasını həyata keçirir, yəni orqanizmin müxtəlif orqan və toxumalarında gedən kimyəvi reaksiyaların qarşılıqlı əlaqəsini və tabeliyini tənzimləyir. Müxtəlif hormonların təsiri altında zülal və nuklein turşuların mübadilə prosesləri həyata keçir. Bu baxımdan, steroid hormonları həşəratda genomun ekspressiyasının tənzimlənməsində mühüm rol oynayır. Bu zaman ekdisteroidlərin təsirinə qarşı hədəf-toxuma hüceyrələrinin cavab reaksiyası təmin olunur. Lakin həşərat ontogenezinə minlərlə genin fəallığının genetik ekspressiyası və koordinasiyasının nəzarəti, molekulyar səviyyədə, demək olar ki, tədqiq olunmamışdır. Həşərat hüceyrələrinin böyümə və differensiasiyası, sonradan ixtisaslaşması ekdisteroidlər tərəfindən tənzimlənir, yəni hüceyrələrə müəyyən mərhələ və inkişafın sonrakı fazalarında iş proqramı bu hormonlar tərəfindən verilir. Ona görə də həşəratın inkişafının müxtəlif mərhələlərində eyni hüceyrələr steroid hormonların iştirakına müxtəlif cür reaksiya göstərilir (*Riddiford, 1984*).

Maraqlıdır ki, bu zaman ekdisteroidlərlə yanaşı, yuvenil hormonları da inkişafın proqramlaşdırılmasında mühüm rol oynayırlar. Deməli, həşərat orqanizmində zülal və nuklein turşularının mübadilə prosesləri bilavasitə ekdisteroidlər və yuvenil hormonları tərəfindən tənzimlənir.

Adətən mübadilə proseslərinin gedişində hormonların iştirakı və təsirini müəyyənləşdirmək istiqamətində tədqiqatlar həm tam orqanizm, həm də toxumalar səviyyəsində əsasən də piy cismi, hipoderma, tüpürcək vəziləri və imaginal disklərdə, hüceyrə kulturalarında aparılır.



Bu tədqiqatların nəticələri göstərmişdir ki, həşəratın hüceyrə kulturaları hormonların təsirinə qarşı daha yüksək həssaslığa malikdir, ona görə də genetik fəallığın tənzimində hormonların iştirakı bu yolla öyrənilir. Artıq sübut olunmuşdur ki, hormondan asılı zülallar hüceyrələrin morfoloji dəyişikliklərində mühüm rol oynayırlar (Couderc, 1980; Berger et al., 1981; Couderc et al., 1983).

Analoji yolla steroid hormonların hüceyrə membranasının qlikoproteinlərinin sintezində rolu müəyyənləşmişdir (Filippoviç, Kutuzova, 1985). Belə ki, ekdizon, ekdisteron və ponasteron A ilə hüceyrə kulturasında lizosomun xarici membranının qlikoproteinlərinin tərkibində dəyişikliklər müəyyən edilmişdir (Dennis, Haustein, 1982).

İnkişafı tam çevrilmə yolu ilə baş verən həşərat növlərində imaginal disklərin zülallarının sintezində **ekdisteroidlərin** rolu tədqiq olunmuşdur. Məlumdur ki, imaginal disklər differensiasiya olunmamış hüceyrələr qrupundan formalaşır və embrional fazaya aid olan bu struktur elementi tırtılın bütün inkişafı boyu proliferasiyaya (böyüməyə) uğrayır. İmaginal disklərdən imagonun orqanlarının formalaşması steroid hormonların nəzarəti altında baş verir. Bir çox tədqiqatçılar ekdisteroidlərin təsiri altında baş verən biokimyəvi çevrilmələri tədqiq etmək üçün həmin disklərdən istifadə edirlər.

Aşkar edilmişdir ki, ekdisteroidlə təsirdən 1-2 saat sonra disklərdə zülalların sintezində dəyişikliklər baş verir. Ekdisteronla təsirdən 4 saat sonra isə qanadlarda olan imaginal disklərdə iki zülalın biosintezi prosesi dəyişilmişdir. Bu zaman digər zülal qrupunda sintez prosesi yalnız 12 saatdan sonra  $\beta$ -ekdizonun təsiri altında baş vermişdir.

Sübut olunmuşdur ki, drozofilanın (*Diptera*) izolə edilmiş tüpürcək vəzilərinin xromosomlarında 3-saatlıq fasilədən sonra 20-hidroksiekdizonla ekspozisiya, sonra əmələ gələn pufların ardıcılığında dəyişikliklər əmələ gətirir (Ashburner, Richards, 1976 a,b). Belə ki, ilkin pufların əmələ gəlməsi ekdistero-

nun bilavasitə təsirinin nəticəsidir və bu, ilkin pufların reqressiyaya uğradan və sonrakı pufların yaranmasını tezləşdirən zülalların sintezinə səbəb olur. Bu zaman ilkin puflar zülal məhsulları, steroid-reseptor komplekslərin əmələ gəlməsini təmin edən steroid hormonların reseptorlarıdır. Bu zülalların sintezi yalnız ekdisteronun iştirakı ilə həyata keçir. Güman edilir ki, ekdisteronla ilk təsir zamanı tırtıl qlikoproteinlərinin biosintezinə nəzarət edən genlərin (pufların) qrupu fəallaşır. Belə bir nəticə əldə edilmişdir ki, bir sıra pufların əmələgəlmə prosesləri, spesifik sekretor zülalların ifrazı üçün lazım olan nuklein turşularının sintezinin sürəti artır (*Nakano, Natori, 1978; Fressez, 1979*).

Bəzi həşəratda ekdisteron vasitəsilə pufinqin induksiyası prosesində qeyri-histon zülalların aminturşulu radikallarının (metilləşmə və fosforlaşma zamanı) modifikasiyası aşkar olunmuşdur. (*Legarelli-Schmidt, Goodman, 1981*).

Məlumdur ki, həşəratın piy cismi, onurğalılarda piy toxuması və qaraciyərin bəzi funksiyalarını yerinə yetirir. Ona görə də bu orqandan, morfoqenetik hormonlar – ekdizon və yuvenil hormonlarının təsirini öyrənmək üçün ən yaxşı eksperimental sistem kimi istifadə edilir. Müəyyən edilmişdir ki, drozofilanın 3-cü yaş sürfələrinin piy cismi kulturasında LCP-2 və P<sub>1</sub> genləri, ekdisteronun təsiri altında güclü ekspressiyaya uğrayır, nəticədə bu genlərin transkriptlərin sayı artır. Bu zaman ekdisteronun maksimal induksiya effekti, təsirdən 2 saat sonra qeydə alınmışdır və burada əmələ gələn transkriptlərin uzunluğu in vivo şəraitdə olanlarla eyni olmuşdur (*Nakanishi, Garen, 1983*).

Hüceyrəvi proseslərin biokimyası və kutikulanın əmələ gəlməsində ekdizonun morfoqenetik rolu ətraflı şəkildə bütün haf kəpənəyi (*Manduca sexta*) tırtı və pupları üzərində öyrənilmişdir (*Riddiford, 1984*). Məlum olmuşdur ki, ekdisteron və YH-ın iştirakı ilə sintez olunan epidermis zülalları 20-hidroksiekdizonun təsiri altında sintez olunan zülallardan fərq-

lənir. Həmin fərqliliyin əsas səbəbi məlum deyil, belə ki, sonradan sintez olunan bəzi zülallar, kutikulyar olmamışlar.

Həşəratlarda, digər heyvanlarda olduğu kimi, ehtiyat zülalların sintezinə nəzarət edən hormonal sistem fəaliyyət göstərir ki, həmin sistemin tədqiqi nəticəsində həşərat hormonlarının təsir mexanizminə dair əhəmiyyət kəsb edən məlumatlar əldə edilmişdir.

Məlumdur ki, vitellogeninlərin biosintezinin fəallaşmasında ekdisteron iştirak edir (bax: II.3). Sübut olunmuşdur ki, ekdisteron vitellogeninlərin piy cismi və örtük toxumalarının hüceyrələrində biosintezi üçün vacib olan transkriptlərin toplanmasını gücləndirir, lakin bağırsağ, malpigi boruları, toxumluqlar və yumurtalıqların hüceyrələrinə təsir göstərmir. Hormonun erkək fərdlərə inyeksiyasından 24 saat sonra mRNT –nin toplanma dinamikasına dair tədqiqatların nəticələri sübut edir ki, bu zaman vitellogeninlərin biosintezi həm transkripsiyon, həm də posttranskripsiyon səviyyədə tənzimlənir (*Filippoviç, Kutuzova, 1985*). Əksinə, drozofilanın erkək fərdlərinin inkişafın birinci üç günündə YH analoqu ilə işlənməsi, piy cisminə nə sarılıq zülallarının sintezində hiss olunan dəyişikliyə, nə də onların genlərinin transkriptlərində fəallaşmaya səbəb olmamışdır (*Shirk et al., 1983*).

Ekdisteroidlərin DNT-nin sintezinə təsiri haqqında məlumatlar çox azdır. Lakin ekdisteroidlərin qabıqdəyişmə və metamorfoz hormonları olduğu üçün onların hüceyrələrin multiplikasiyası, metamorfozu həyata keçirmək üçün DNT-nin biosintezinin həcmi və tempi ilə bağlılığı məsələlərinin araşdırılması əhəmiyyət kəsb edir.

İkiqanadlıların (*Diptera*) hüceyrə xəttləri üzərində aparılmış tədqiqatlar nəticəsində müəyyən olunmuşdur ki, ekdisteron hüceyrənin morfoloqiyasında mühüm dəyişikliklərin baş verməsini induksiya edir. Belə ki, ekdisteronun  $10^{-8}$  qatılığı, hüceyrələrin bölünməsinin qarşısını almış və ölçülərinin anormallığına səbəb olmuşdur.

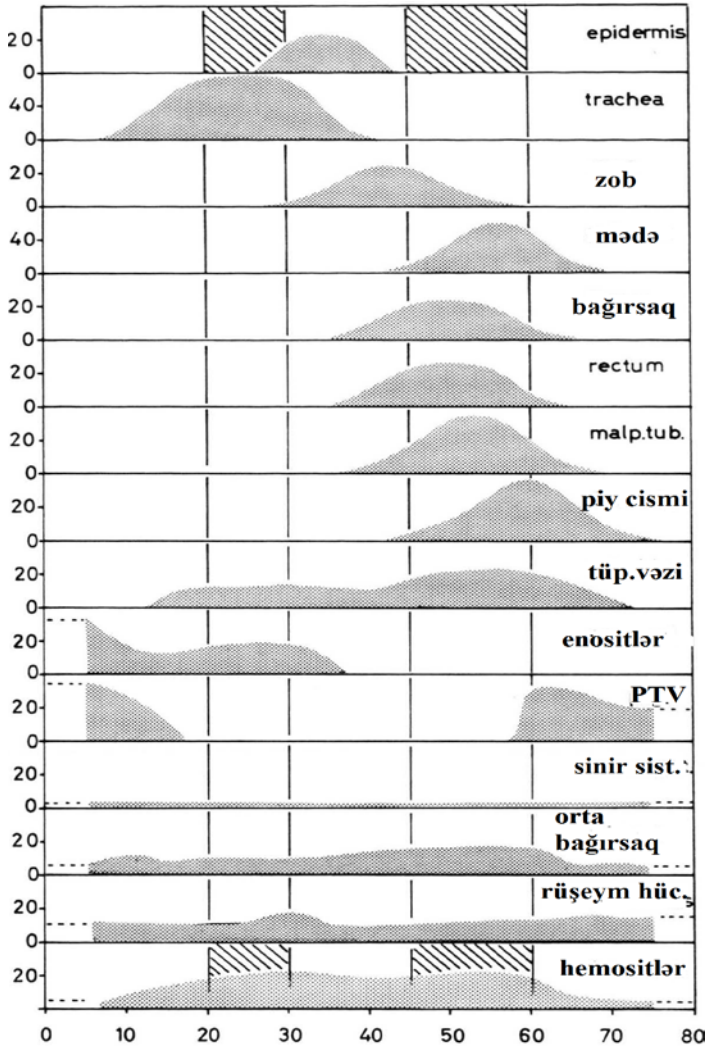
Nişanlanmış timidinin DNT-yə daxil edilməsi yolu ilə hüceyrələrin bölünməsinin əsas səbəbinin DNT-nin replikasiyasının zəifləməsi olduğu sübut edilmişdir (*Rosset, 1978; Best-Belpomme, Courgeon, 1980*).

Həşəratın imaginal diskləri üzərində aparılmış tədqiqatların nəticəsində məlum olmuşdur ki, morfogenez prosesində hormonun optimal qatılığının saxlanması, normal differensiasiyanın həyata keçirilməsi üçün vacibdir. Hüceyrələrin differensiasiyasında yeni mərhələnin formalaşmasından əvvəl DNT-nin miqdarı artır və sonradan mitozlar başlanır. Göstərilmişdir ki, un xırıldağ böcəyi *Tenebrio molitor*-un son yaş sürfələrində DNT-nin sintezi zamanı 2 pik qeydə alınır: birinci pik mitozla assosasiya olunursa, ikinci artımın mitozla əlaqəsi olmur (*Dela-chambre et al., 1980*). Bu zərərvericinin pup inkişaf mərhələsində DNT-nin sintezi, tırtıl pikində olduğu kimi, pup mitotik dalğa ilə üst-üstə düşür.

*Manduca sexta*-nın son yaşlı tırtıllarında DNT-nin sintezi, hüceyrə bölünməsindən əvvəl müşahidə edilir və DNT-nin epidermal sintezinin yeni artımı isə hüceyrələrin yenidən proqramlaşması ilə üst-üstə düşür. Ümumiyyətlə, bu növdə DNT-nin sintezinin mərhələləri ilə ekdisteroidlərin titrinin artması arasında zəif korrelyasiya qeydə alınır.

Məlumatların analizi onu sübut edir ki, ekdisteroidlərin titrinin aşağı səviyyəsi DNT-nin sintezini stimülə edir, əksinə yüksək səviyyəsi prosesin təcrid olunması ilə nəticələnir.

Qabıqdəyişmə hormonlarının DNT-nin sintezinə təsirinə dair məlumatlar ziddiyyətli olsa da müxtəlif toxumalarda (*Gryllus bimaculatus* timsalında) DNT-nin sintezinin həmi ilə ekdisteroidlərin titri arasında əlaqəni öyrənmişlər (*Romer, Eisenbeis, 1983*). Bu müəlliflər, hormonal statusa cavab verən və tədqiq olunmuş toxumaları 3 kateqoriyaya bölmüşlər: 1) DNT-nin sintezi ilə ekdisteroidlərin səviyyəsi arasında asılılıq olmayanlar - sinir sistemi, orta bağırsaq, qonadalar və hemositlər;



**Şəkil 67.** *Gryllus bimaculatus*-un 3-cü yaş sürfələrində DNT-nin sintezi ilə hormonun titrinin maksimumları (diagonal zolaqlar) arasında əlaqə (Romer, Eisenbeis, 1983-ə görə): abs.oxu. qabıqdəyişmədən sonra yaş; ord.oxu: nişanlanmış hüceyrələrin miqdarı %-lə

2) DNT-nin sintezinin səviyyəsi ilə hormonal maksimum arasında müəyyən əlaqə olanlar - örtük toxumaları, traxeyalar, arxa bağırsağ (rectum), piy cismi və malpigi boruları; 3) aydın şəkildə qabıqdəyişmə hormonları ilə DNT-nin sintezi arasında tərs mütənasib asılılıq olanlar – öndöş vəziləri (PTV) və enositlər.

Bir çox tədqiqatların nəticələrinə görə, ekdizonlar RNT-nin sintezini stimula edir (*Filippoviç, Kutuzova, 1985*). Müəyyən edilmişdir ki, RNT-nin sintezində hormonal effekt, həşəratın inkişaf etdiyi fazadan asılıdır. Hormonla induksiya olunmuş RNT-nin sintezi, əhəmiyyətli dərəcədə həm hormonun titrin-dən, həm də hormon reseptorlarının sayından asılıdır. Belə ki, ekdisteron *Sarcophaga peregrina*-nın piy cismi və tüpürcək vəzilərinin nüvələrində RNT-polimerazanın fəallığını induksiya edir. Bu zaman ribosomal RNT-nin sintezinin fəallaşması həşəratın müxtəlif toxumalarında ekdisteronun ilkin təsirinin ümumi prosesi ola bilər.

Belə hormonal təsir, genetik proqrama müvafiq olaraq, spontan yolla həyata keçirilən tırtıl toxumalarının sonrakı diferensiasiyasının işə salınması anıdır (*Nakano, Natori, 1978*).

**Yuvenil hormonları** və onların analoqlarının həşəratda maddələr mübadiləsinə təsiri məsələlərinin tədqiqinə metodik baxımdan 2 cür yanaşılır. Birinci yanaşmada, müxtəlif növ həşəratda ontogenezi boyu maddələr mübadiləsinin səviyyəsi və endogen YH-ın titrinin müqayisəli analizi həyata keçirilir. Bu yanaşma, həşəratın yalnız müəyyən kritik inkişaf dövrlərində, yəni YH-ın maksimal və minimal titrlərində effektivdir.

İkinci yanaşma, əlavə vəzilərin (c.a.) allatektomiyası, ekzogen YH və onun analoqları ilə müdaxilə və sonradan baş verən biokimyəvi dəyişikliklərin test-obyekt üzərində analizindən ibarətdir. Bu metodik yanaşmada çox vaxt kimyəvi allatektomiyadan, yəni endogen YH-ın mənbəyi olan *corpora allata* vəzilərinin prekosen (ona həssas olan növlərdə) və ya digər al-

latotropinlər və ya proallatosidinlər vasitəsilə parçalanmasından istifadə olunur.

Məlumdur ki, YH-ın təsiri həşərat orqanizmində zülal, nuklein turşuları, karbohidratlar, yağlar (lipidlərin) mübadiləsinə əhatə edir. Belə ki, *Gryllotalpa gryllotalpa*-nın allatektomiyasından, yəni əlavə vəzilər çıxarıldıqdan sonra yağlar, xolesterin və qlikogenin ümumi fraksiyalarının miqdarı artmışdır. Bu zaman zülalların ümumi miqdarı, turş fosfatəzinin fəallığı isə əhəmiyyətli dərəcədə azalmışdır (*Mandal, 1982*). Əksinə, intakt həşəratların YH-ın analoqu ilə işlənilməsi yağlar, xolesterin, qlikogenin miqdarının azalması və zülalların miqdarı, turş fosfatəzinin fəallığının artmasına səbəb olmuşdur.

Sübut olunmuşdur ki, bəzi həşərat növlərində feromonların biosintezi, YH və onun analoqlarının təsiri altında güclənir (*Bridges, 1982*). Əksinə, *Platynola stultana* –nın mayalanmamış dişi fərdlərinin YH-I, YH-II, YH-III və altozlarla topikal təsir, feromonların ifrazını aşağı salmışdır (*Webster, Carde, 1984*).

Hesab edilir ki, yuvenil hormonları həşəratın çoxalması ilə əlaqədar olan davranış reaksiyalarının dəyişilməsinin biokimyəvi mexanizmlərində də iştirak edir. Adətən yuvenil hormonlarının biokimyəvi təsir mexanizmlərini tədqiq edən zaman onların sintetik analoqlarından istifadə olunur. Belə ki, bu birləşmələr, təbii hormonlara nisbətən in vivo şəraitdə daha stabilirlər və üstün effektə malikdirlər.

Qeyd etmək lazımdır ki, YH və onun analoqlarının (YHA) amin turşuların çevrilmə proseslərinə təsiri barədə məlumatlar məhduddur. Çox vaxt YH və YHA-nın amin turşuların mübadiləsinə təsiri, tirozin mübadiləsində baş verən dəyişikliklərlə əlaqələndirilir. Göstərilir ki, yuvenil hormonları tirozin ilə protekatex turşusu arasında biosintetik yolun fəaliyyətinə təsir göstərir (*Shaaya, Sekeris, 1970*). *Periplaneta americana* tarakanının imaginal fazanın əvvəlində allatektomiyası, toxumalarda sidik turşusunun artmasına səbəb olmuşdur. Tut ipəkqurdu

*Bombyx mori* tırtıllarında triptofanın mübadiləsinə metapren analoqunun təsiri təsdiq olunmuşdur (Ohashi et al., 1983). Görünür ki, YH-ın tədqiq olunmuş amin turşuların mübadiləsinə təsiri, başqa birləşmələrin vasitəsilə həyata keçir.

Yuvenil hormonlarının zülalların mübadiləsinə, əsasən də biosintezinə təsiri daha ətraflı öyrənilmişdir. İlkin mərhələdə aparılan tədqiqatlarda əsasən nişanlanmış amin turşularından istifadə olunmuşdur. Məlum olmuşdur ki, böyük un xırıldıq böcəyi *Tenebrio molitor* puplarında YH və onun analoqları tirozinin sintez olunan zülalların tərkibinə daxilolma prosesini ingibirləşdirir. Halbuki leysitinin daxil edilməsi əvvəlki səviyyədə qalır (İlan et al., 1970).

İlan əməkdaşları ilə birgə (1970) apardığı tədqiqatların nəticəsində aşkar edilmişdir ki, kutikulyar zülallarda amin turşularının nisbətinin dəyişilməsi, sonrakı inkişafın (pup və ya imaginal) xarakterini müəyyənləşdirir. Lakin Andersenin (Andersen, 1976) tədqiqatlarının nəticələri bu məlumatların doğru olmadığını göstərdi. Belə ki, *Tenebrio molitor*-un pup və yetkin fərdinin kutikulasının zülallarında tirozin ilə leysin nisbəti başqa cür olmuşdur. Yuvenil hormonlarının *in vitro* şəraitdə ipəkəyirən vəzilərin zülalına nişanlanmış sələflərin daxilolma fəallığına təsiri tədqiq olunarkən aşkar olmuşdur ki, YH nişanlanmış qlisinin daxil olmasına mane olur.

Yuvenil hormonlarının təsiri altında həşərat toxumasında zülalların miqdarının dəyişilməsi adətən metamorfoz və vitellogenoz prosesləri ilə əlaqədar olur. Yuvenil hormonu analoqu ilə həşəratların ekzohormonal təsiri, hemolimfada çox vaxt zülalların miqdarının azalması ilə müşayiət olunur. Məsələn, *Spodoptera litura* sovkasının tırtıllarının altozid yuvenoidi ilə işlənilməsi, hemolimfada 24 saatdan sonra zülal fraksiyalarının 16-ı, yoxlama variantının 19-u ilə müqayisədə azalması və 48 saat keçdikdən sonra isə hemolimfada zülalların ümumi miqdarının yenidən azalmasına səbəb olmuşdur (Sundaramurthy, Mushtag, 1978). Altozarın təsiri altında *Bombyx mori*-nin



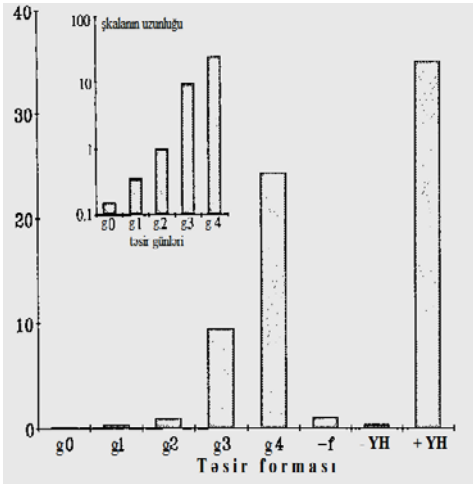
piy cismində zülalların miqdarının azalması müşahidə edilmişdir (*Rawash et al., 1977*). Altozid yuvenoidi tut ipək-qurdunun piy cismində ehtiyat zülalların effektiv ingibitoru kimi çıxış etmişdir. Zülalların sintezinə YH və yuvenoidlərin ingibirləşdirici təsiri drozofila və ağcaqanadların (*Aedes aegyptii*) imaginal disklərində müşahidə olunmuşdur (*Fristrom et al., 1976*). Eyni zamanda yuvenoidin təsiri altında ipəkqurdu tırtıllarının piy cismində və bağırsağın divarında zülalların miqdarının əhəmiyyətli dərəcədə artması qeyd olunmuşdur. Həmin orqanların zülalları sonradan ipəkayırın vəzidə fibroin və serisinin sintezinə istifadə olunur. YH-I təsiri altında *Melanophus sanguinipes* erkəklərinin əlavə cinsi vəzilərində zülalın sintezinin stimulyasiyası və toplanması baş vermişdir (*Venkatesh., Gillott, 1983*).

Yuvenil hormonlarının genomun transkripsiya fəallığına təsirinin molekulyar mexanizmlərinin öyrənilməsi zamanı ən əlverişli model, həşərat orqanizmində vitellogeninlərin sintezi-dir. Həşərat sinfinin demək olar ki, bütün dəstələrində YH-ın vasitəsilə vitellogeninlərin sintezinin tənzimi tədqiq olunmuşdur. Belə ki, *Locusta migratoria* (*Chen, 1976*), *Leucophaea maderae* (*Della-Cioppa, Engelmann, 1984*) piy cismində vitellogenin sintezinə YH və yuvenoidlərin induksiyaedici təsiri müəyyən olmuşdur.

Çəyirtkə *Locusta migratoria*-nın piy cismində vitellogenin DNT-nin sintezinin güclənməsi və hüceyrələrin poliploidləşməsi şəraitində baş verir. Bu zaman prekosen vasitəsilə müdaxilə, YH-ın mənbəyi olan əlavə cisimlərin parçalanması və vitellogeninlərin sintezinin qarşısının alınması ilə nəticələnir, DNT-nin sintezi və piy cismi hüceyrələrinin poliploidləşməsi tormozlanır. Fərs olunur ki, yuvenil hormonları bu növün piy cismində zülalların sintezi prosesinə nəzarəti, genlərin amplifikasiyası, yəni xromosom DNT-nin əlavə hissələrinin əmələgəlməsi hesabına həyata keçirir ki, bu isə hüceyrələrin əlavə bölünməsinin tələb olunmadığı şəraitdə zülalı sintez edən

sistemin inqredientlərinin işləməsini təmin edir (Irvine et al., 1980).

Yuvenoidlərin təsiri altında vitellogeninlərin sintezinin sürətlənməsi bir çox həşərat növündə məsələn, *Locusta migratoria*, *Leucophaea maderae*, *Oncopeltus fasciatus*, *Diploptera punctata* üzərində müəyyən olmuşdur. Belə ki, metaprenin təsiri altında *Locusta migratoria* çəyirtkəsinin piy cismində vitellogeninin sintezinin sürəti in vitro şəraitdə artmışdır (Abu-Hakima, 1981). Məlum olmuşdur ki, YH çəyirtkənin və tarakanın piy cismində (şəkil 68) həm in vivo, həm də in vitro şəraitlərdə vitellogeninin sintezi zamanı vitellogenin genlərinin transkripsion fəallığını tənzimləyir (Chen et al., 1979; Iyengar, Kunkel, 1995).



**Şəkil 68.** *Blattella germanica*-da follikulaların inkişafı dövründə CaM transkripsiyası və YH tərəfindən tənzimlənməsi (Iyengar, Kunkel, 1995-ə görə): *ord.oxu* – CaM transkripsiyası/piy cismi vahidinə; g0-g4 qidalandırılmadan sonrakı günlər, -f – ac fərdlər, -YH- baş hissəsinə liqatura qoyulmuş fərdlər, +YH – yuvenil hormonu daxil edilmiş fərdlər

Tırtıl və imaginal fazalarda *Oncopeltus fasciatus*-un yuvenoidlə topikal təsirin nəticələri sübut edir ki, yuvenil hormonu piy cismi və yumurtalıqlarda vitellogenin sintezini yalnız imaginal qabıqdəyişmədən sonra induksiya edə bilər. Müəyyən edilmişdir ki, YH-in təsiri nəticəsində imaginal genomun repressiyasında iştirak edən qeyri-histon zülalın DNT ilə əlaqəsi zəifləyir və o, xaric olmuş qeyri-histon zülallar tərkibində müşahidə olunur.

Yuvenil hormonları piy cismində vitellogenizi və yumurtalıqlarda qeyri-spesifik zülalların sintezini tənzim etməkdən başqa, hemolimfada oositlər tərəfindən vitellogeninlərin məni-  
mənilməsinə də nəzarət edir. Bu proses follikulyar epitelinin fəallaşması yolu ilə həyata keçir (*Ferenz, Kaufner, 1981*). *Rhodnius prolixus* triatomidinin oositlərinin follikulyar epitelisində hüceyrəarası məsamələrin YH tərəfindən tənzimlənməsi in vitro şəraitdə müəyyən olmuşdur. Məlum olmuşdur ki, YH-ın həmin taxtabitinin follikulyar epitelisinə təsiri  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ , ATF-aza vasitəsilə həyata keçir.

Ümumiyyətlə, həşərat orqanizmində yuvenil hormonlarının zülalların sintezinə təsiri inkişafın müəyyən mərhələsində spesifik funksiyaların əmələ gəlməsini gücləndirməklə məhdudlaşır.

Yuvenil hormonları və yuvenoidlərin həşərat orqanizmində DNT-nin sintezinə təsiri haqqında ilk məlumatlar Slama və b. tərəfindən (*Slama et al., 1974*) tərəfindən ümumiləşdirilmişdir. Sübut olunmuşdur ki, yuvenil hormonları həşərat toxumalarının çoxunda imagoqabağı mərhələlərdə DNT-nin replikasiyasına, hətta hormonun maksimal səviyyədə olduğu dövrlərdə belə, ciddi təsir göstərmir, lakin yetkin dişilərin follikulalarında DNT-nin sintezini stimule edir. Hazırda da bu nəticələr öz qüvvəsində qalır və yeni məlumatlarla zənginləşməmişdir.

Məlumdur ki, *Leucophaea maderae*-də əlavə vəzilərin (c.a.) çıxarılması dişi fərdlərin yumurtalıqlarının follikulyar hüceyrələrində DNT-nin, piy cismində isə vitellogeninlərin sintezinin zəifləməsi ilə nəticələnir (*Chen et al., 1979; Koeppe et al., 1980*). Allatektomiya olunmuş fərdlərə YH-I ilə inyeksiya DNT-nin sintezi və hüceyrələrin poliploidləşməsinin güclənməsinə səbəb olur.

Qeyd etmək lazımdır ki, *Antheraea polyphemus*-da yuvenil hormonu DNT-nin sintezinə və hüceyrələrin proliferasiyasına spesifik təsir göstərməmişdir (*Koeppe et al., 1980*). *Bombyx mori*-nin tırtıllarına YH-I ilə inyeksiya piy cismində

DNT-nin səviyyəsinə təsir göstərməmişdir, yalnız ipəkayran vəzilərdə onun sintezini əhəmiyyətsiz dərəcədə ingibirləşdirmişdir. *Manduca sexta*-nin epidermal hüceyrələrində YH-ın iştirak etməməsi, hipodermanın pup potensiyasına malik olması ilə nəticələnmişdir və bu da DNT, RNT, zülalların sintezinin güclənməsi ilə səciyyələnmişdir (*Filippoviç, Kutuzova, 1985*).

Deməli, həşərat orqanizmində YH və onun sintetik analoqlarının DNT-nin sintezinə təsiri, toxuma- və fazaspesifikliyinə malik xarakter daşıyır.

Həşərat kulturasında YH və analoqlarının ribonuklein turşularının sintezinə təsiri tədqiq edilmiş və müəyyən olmuşdur ki, YH-I, metopren, farnezol RNT-nin sintezini ingibirləşdirir. Belə ki, bu birləşmələr, drozofilanın hüceyrə strukturunda RNT-nin sintezinə və imaginal disklərin böyüməsinə güclü ingibirləşdirici təsir göstərmişdir. RNT-nin yuvenilizasiyadan sonra sintezinin ingibirləşməsinin əsas səbəbi, zülalların biosintezinin tormozlanması ilə əlaqədardır. Məlum olmuşdur ki, pulcuqqanadlılarda hüceyrə kulturası səviyyəsində zülalın və RNT-nin sintezi YH-ın təsirindən sonra ingibirləşir. Bu məlumatlara əsasən belə bir fikir irəli sürülür ki, RNT-nin sintezinin ingibirləşməsi, polisomların parçalanması ilə bağlı ola bilər (*Himeno et al., 1979*). Sübut olunmuşdur ki, aktomisin-D vasitəsilə DNT-nin sintezinin ingibirləşməsi, həşəratın hüceyrə kulturasında RNT-nin əmələ gəlməsinə təsir edir.

Fristrom və b. (*Fristrom et al., 1976*) *Drosophila melanogaster*-in imaginal disklərində RNT-nin sintezinə YH-III ilə təsirinə dair təcrübələrindən aşağıdakı qanunauyğunluqları formalaşdırmışdır:

- 1) YH-III RNT-polimerazanın fəallığını gücləndirir;
- 2) RNT-polimerazanın fəallığının artması zülalın sintezi ilə əlaqəsi yoxdur,  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ -dan asılı olan ATF-azanın fəallığı ilə bağlıdır.  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ -dan asılı olan ATF-aza uridinin nəql olunmasını gücləndirir ki, bununla da RNT-nin sintezini güclən-

dirən və RNT-polimerazanın reaksiyalarının həyata keçməsinə təmin edən şəraiti yaradır.

Tut ipəkqurdunun (*Bombyx mori*) tırtıl fazasında 5-ci yaşa qabıqdəyişmədən sonra yuvenilizasiya, ilkin mərhələdə ipəkayıran vəzilərin böyüməsi və zülalın, RNT-nin sintezinin güclənməsinə, sonradan optimal səviyyəyə enib, fazanın sonunda DNT ilə birlikdə kəskin sürətdə artmasına səbəb olmuşdur. Yuvenil hormonunun ekdizonla birlikdə ipəkayıran vəzilərin fəaliyyətində rolu araşdırılarkən məlum olmuşdur ki, həmin vəzilər, əsasən YH-ın spesifik hədəfidir. Tırtıllara 5-ci yaşın əvvəlində yuvenoidlə təsir olunması, vəzilərin fəaliyyətinə stimullaşdırıcı effekt verir, lakin həmin yaşın sonunda ekzohormonal müdaxilə ipəyin sintezi prosesini tormozlayır.

RNT-nin sintezinin yuvenil hormonları tərəfindən stimullaşdırılması *Calliphora erythrocephala* (Karlson, 1971), *Locusta migratoria* (Rinterknecht, Roussel, 1978) fərdlərinin piy cismində nüvələr səviyyəsində müəyyən olmuşdur. *Locusta migratoria*-nın piy cismində YH və metopren vitellogeninlər və vitellogenin-mRNT-nin toplanması prosesini stimullaşdırır.

Məlumdur ki, yuvenil hormonları *Galleria mellonella*-nın degenerasiyaya uğrayan ipəkayıran vəzilərində RNT-nin transkripsiyasını stimullaşdırır (Crzelak, Szczesna, 1982). Müəlliflər bu növdə vəzilərin transkripsion fəallığının regenerasiyasına YH-ın təsiri mexanizmini izah etməyə çalışmışlar və 2 fərziyyəni irəli sürmüşlər. Birinci fərziyyəyə görə, yuvenil hormonları birbaşa qabıqdəyişmənin mRNT-nin transkripsiyasını stimullaşdırıb bilər. İkinci halda, YH-ın xromatin strukturunun saxlanması imkan yaratmaqla, digər amillərin vasitəsilə, transkripsiyanın güclənməsinə şərait yaradırlar. Bu fərziyyələrin hansının daha düzgün olması hələ məlum deyil.

Beləliklə, yuxarıda təqdim olunan məlumatlar ziddiyyətli olsa da YH və onun sintetik analoqlarının transkripsiya proseslərinə əhəmiyyətli dərəcədə təsir göstərdiyi barədə şübhə doğurmur.

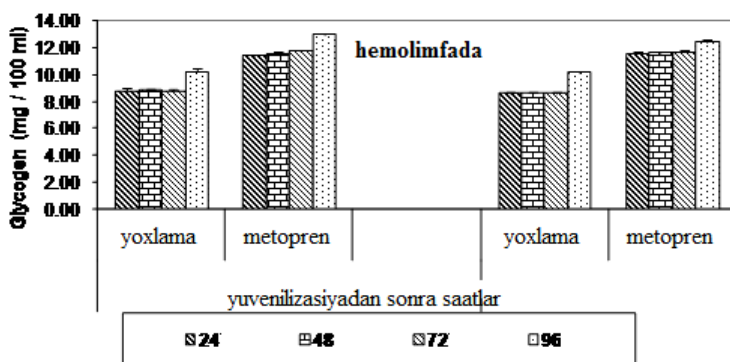
Yuvenil hormonları və yuvenoidlərin təsiri altında karbohidratlar, yəni qlikogen, monosaxaridlər və onların çevrilmələrinin məhsulları olan birləşmələrin tərkibində dəyişikliklər baş verir.

Aşkar olunmuşdur ki, allatektomiya həşəratın piy cisminə qlikogenin toplanması ilə nəticələnir. Tut ipəkqurdunun 5-ci yaş tırtıllarının əlavə vəzilərinin çıxarılması, yumurtalarda qlikogenin miqdarının artmasına səbəb olduğu halda, hemolimfada şəxərlərin səviyyəsinin aşağı düşməsinə gətirib çıxarmışdır (*Morohoshi et al., 1969*).

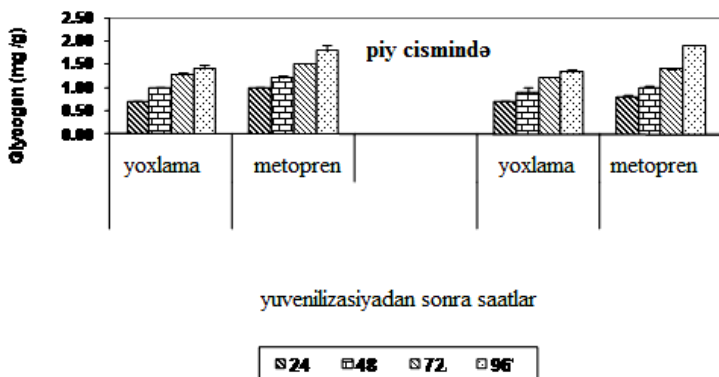
*Pyrrhocoris apterus*- un dişi fərdlərində kardial (c.c.) və əlavə (c.a.) vəzilərin çıxarılması döş əzələləri, piy cismi və bağırsağ divarında qlikogenin miqdarının artması, hemolimfada isə sərbəst şəxərlərin səviyyəsinin azalmasına səbəb olur.

*Aedes aegyptii* ağcaqanadının 4-cü yaş sürfələrinə metoprenlə təsir nəticəsində hemolimfada qlükozanın qatılığının əhəmiyyətli səviyyədə artması və 24-saatlaq puplarda bu göstəricinin azalması qeydə alınmışdır (*Gordon, Burford, 1984*).

*Bombyx mori* tırtıllarının metoprenlə yuvenilizasiyası yoxlama variantına nisbətən təcrübədə qlikogenin 24-saatdan 96-saatlıq variantlarında müvafiq surətdə artmasına səbəb olmuşdur (*Begum et al., 2011*)(şəkil 69, 70).



Şəkil 69. *Bombyx mori*-də metoprenlə yuvenilizasiyadan sonra qlikogenin qatılığının dəyişilməsi (*Begum et al., 2011-ə görə*)



**Şəkil 70.** *Bombyx mori*-də metoprenlə yuvənizasiyadan sonra qlikogenin qatılığının dəyişilməsi (*Begum et al., 2011-ə görə*)

Yuvenoidlə işlənmiş sürfələrin piy cismində qlikogenin miqdarı, yoxlama variantına nisbətən aşağı olmuşdur ki, müəlliflərin fikrincə bu, morfogenezin tormozlanması ilə əlaqədardır. Eksperimental yolla sübut olunmuşdur ki, yuvenil hormonları və yuvenoidlərin karbohidratların metabolizminə təsiri ikinci dərəcəli xarakter daşıyır. Belə ki, YH-ın qlikogenfosforilaza, qlikogensintetaza və karbohidratların mübadiləsinin digər açar fermentlərinin fəallığına bilavasitə təsiri dəqiqləşdirilmişdir (*Gordon, Burford, 1984*).

Məlum olmuşdur ki, vəzilərin allatektomiyası lipidlərin də toplanmasına səbəb olur. Belə ki, yuvenil hormonları *Leucophaea maderae*, *Locusta migratoria*-nın piy cisminə lipidlərin sintezini ingibirləşdirir (*Gilbert, 1967; Gilbert et al., 1977; Hill, İzatt, 1974*). Eyni zamanda sübut olunmuşdur ki, piy cisminə toplanmış lipidlərin mənimsənilməsi YH olmadıqda pozulmur. YH-ın lipidlərin sintezinə ingibirləşdirici təsiri, piy cisminin lipidlərinə nişanlanmış yağ turşularının daxilolma sürətinə görə də təsdiq olunmuşdur.

Qeyd etmək lazımdır ki, yağ turşularının sintezi pentozafosfat tsiklinin funksiyası ilə sıx əlaqədardır. Ona görə də

miqrasiya edən çəyirtkənin erkək fərdlərinin piy cismində qlükoza-6-fosfatdehidrogenazanın fəallığının artmasına səbəb olan allatektomiya, lipidlərin sintezinin artdığı bir şəraitdə baş verir. Eyni zamanda, Krebs tsiklinin fermentlərinin fəallığı da YH-dan asılı olaraq dəyişir.

Lipidlərin biosintezinə YH və yuvenoidlərin təsirinə dair məlumatlar ziddiyətlidir. Lakin fərz olunur ki, həşərat orqanizmində doymuş yağ turşularının miqdarı ilə YH titri arasında asılılıq mövcuddur. Yağ turşularının qatılığının artması, diqliseridlərin sintezinə və piy cismində triqliseridlərin akkumulyasiyasına şərait yaradır. Əksinə, qatılığın azalması bu prosesi ingibirləşdirir (*Stephen, Gilbert, 1970; Gilbert et al., 1977*).

Farnezilmetil efiri vasitəsilə *Malacosoma phiviale*-nin farat yetkin fərdlərdə qlükozanın ali yağ turşularına çevrilməsi prosesinə təsiri, triqliseridlərin sintezinin sürətlənməsinə gətirib çıxarmışdır. Müəyyən edilmişdir ki, *Leucophaea maderae*-nin dişi fərdlərində YH piy cisminin hüceyrələrinin endoplazmatik retikulumunun membranalarında fosfolipidlərin sintezini stimulla edir. Halbuki, hormonla təsirdən sonra sürfələrin piy cismi, orta bağırsağ və döş əzələlərində fosfolipidlərin sintezi dəyişilməmişdir. Bu növün allatektomiya olunmuş dişi fərdlərinin YH ilə yuvenilizasiyası, fosfatidilxolinin tərkibinə nişanlanmış xolinin daxilolma sürətini 5 dəfə artırmışdır. Fosfatidilxolin, piy cisminin hüceyrə endoplazmatik retikulum membranasının əsas fosfolipididir. Deməli, fosfolipidlərin biosintezində də yuvenil hormonları əsas rol oynayır.

Maraqlıdır ki, *Lohita grandis* imaqolarının allatektomiyasından sonra piy cismində xolesterinin toplanması baş verir. Bu, ekdizonun sintezinin tormozlanması ilə əlaqədar ola bilər (*Mandal, Choudhuri, 1982*). Yuvenoidlərlə topikal təsir allatektomiyanın nəticələrini aradan qaldırmışdır. Ona görə də belə bir fikir irəli sürülür ki, yuvenil hormonları həşərat orqanizmində xolesterin mübadiləsinin tənzimlənməsində iştirak edirlər.



## FƏSİL IV

### HƏŞƏRATDA FERMENTATİV FƏALLIĞIN HORMONAL TƏNZİMİ

Həşəratın müxtəlif fizioloji hallarında fermentativ fəallığa yüksək dəyişkənlik xasdır. Bu dəyişkənlik, heyvanlar aləminin spesifikliyi ilə fərqlənən və ətraf mühitin təsirinə qarşı yüksək həssaslıq nümayiş etdirən sinfinin nümayəndələrində maddələr mübadiləsinin ekoloji plastikliyini və tez uyğunlaşma qabiliyyətini təmin edir. Həmin metabolik prosesləri proqramlaşdıran və onlara nəzarət edən hormonlar, fermentativ fəallığın tənzimində mühüm rol oynayır. Bu nəzarət, aydın şəkildə həşəratın hormon komponentli toxuma və orqanlarının tədqiqi zamanı biruzə verir.

Hazırda fermentativ fəallığın hormonal tənziminə dair mövcud olan məlumatların çoxusu ümumi fəallığa təsiri əks etdirir. Halbuki, həşərat orqanizmində hormonal təsirin molekulyar mexanizmlərin müəyyənləşməsində ən perspektivli istiqamət, hormonal signal vasitəsilə, ontogenezdə və genomun ekspressiyası zamanı konkret fermentin çoxsaylı formalarının görünməsi və ya yoxolması arasındakı əlaqənin araşdırılması təşkil edir (*Verbrat, Whitt, 1975; Korochkin, 1975*). Əgər həmin tədqiqatların nəticələri, fermentin çoxsaylı forma dəsti və bu dəstin hüdudunda ayrı-ayrı formaların nisbətinin hormonlar tərəfindən tənzimləndiyini sübut etsə, həşərat orqanizmində mübadilə proseslərinin inteqrasiyası anlayışında yeni bir səhifə açılmış olacaqdır.

Müəyyənləşmiş peptid təbiətli hormonların hamısı adenilattsiklazla mexanizminə əsasən təsir göstərir. Həşəratın orqanizmində oktopamin-, dofamin- və serotonin həssaslıqlı adenilattsiklazalar identifikasiya edilmiş, xarakterizə olunmuşdur (*Filippoviç, Kutuzova, 1985*). Adenilattsiklazla mexanizminin işti-

rakı ilə hormonal effektlərin sonrakı realizasiyası, bəzi hallarda sAMF-asılı proteinkinazalar vasitəsilə həyata keçirilir.

*Locusta migratoria* çəyirtkənin piy cismində tsiklik nukleotidlər tərəfindən fəallaşdıran proteinkinaza aşkar edilmişdir. Həmin proteinkinazanın miqdarı tərkibində adipokinetik hormon olan kardial cisimlərin ekstraktının təsirindən sonra artmışdır (*Pines et al., 1981*). *Periplaneta americana* tarakanının piy cismində sAMF-asılı proteinkinazanın 2 forması aşkarlanmışdır: hər ikisi kardial cisimlərin ekstraktının təsiri altında stimulla olunmuşdur.

Həşəratlarda bir sıra fermentlərin fəallığına ekdisteroidlər, yuvenil hormonların, həmçinin onların analoqlarının hormonal təsirinin xarakteri bütöv orqanizm, izolə olunmuş orqanlar və hüceyrə kulturaları səviyyəsində tədqiq edilmişdir.

#### **IV.1. Ekdisteroid-asılıqlı fermentlər**

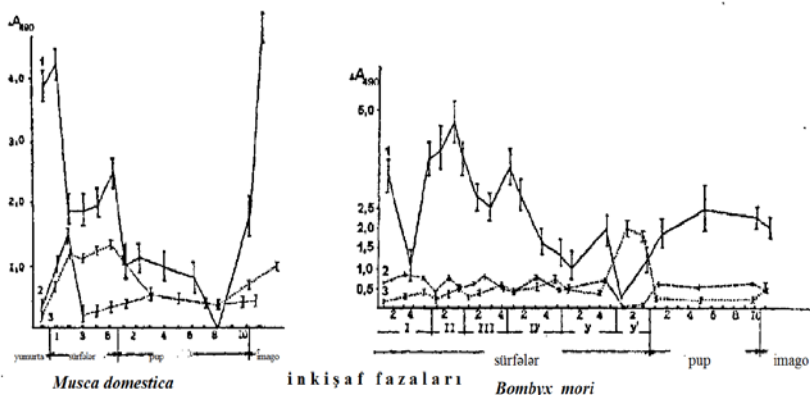
Bu xüsusiyyətli fermentlər birinci üç sinfin nümayəndələri arasında aşkar olunmuşdur: bunlar oksireduktazalar, transferazalar və hidrolazalardır. Birinci sinfə aid olan bəzi fermentlərin (ekdizonoksidaza, ekdizon-20-monooksidaza, sitoxrom P-450 və NADFH-sitoxrom reduktaza ilə) fəallığı steroid hormonların metabolizmi ilə əlaqədardır.

Tam ardıcılığı ilə tirozin mübadiləsində iştirak edən fermentlərin fəallığına ekdizonun təsiri öyrənilmişdir. Belə ki, bu zaman kutikilada baş verən sklerotizasiya prosesləri ilə endogen steroid hormonların titrinin yüksəlməsi arasında əlaqə vardır.

Məlumdur ki, həşərat orqanizmində kutikulanın sklerotizəedici “agenti” xionlardır ki, bunlar tirozindən əmələ gəlir. Müxtəlif inkişaf mərhələlərində tirozin, tirozinaminotransferazanın təsiri altında n-hidroksifenilpropion t-na çevrilir. Onurğalılarda tirozinaminotransferazası (TAT) klassik model kimi hormonal induksiyanın tədqiq olunmasında istifadə olunur. Onur-

ğalılarla müqayisədə həşəratda, TAT fəallığı istər normada, istərsə də hormonun təsirindən sonra zəif tədqiq olunmuşdur. Aşkar edilmişdir ki, *Phylosamia cynthia ricini*-nin 4-cü yaşın sonunda və 5-ci yaşın əvvəlində sürfələrinin müxtəlif toxumalarında ekdisteron və yuvenil hormonunun analoqu (ZR-515) yuvenilizasiya tirozinaminotransferazanın fəallığını stimulə edir (Hsu Ting-seng, Xie-Wei-jun, 1982).

Həşərat orqanizmində sürfə mərhələsinin son yaşında tirozin metabolizmi, sklerotizasiya proseslərinin təmin olunmasına yönəlir. Tirozinin ilk çevrilmə mərhələsini xiononların biosintezi və ilk reaksiya, onun monofenolmonooksidaza tərəfindən tənzimlənən DOFA-nın əmələgəlməsi olur (şəkil 71, cədvəl 34).



**Şəkil 71.** Həşəratda tirozindekarboksilaza (1), tirozinaminotransferaza (2) və monofenolmonooksidaza (3), fermentləri fəallığının dinamikası (Kutuzova, 2006-a görə): MFMO -  $\Delta A_{490}$  vahid /dəq/mq zülalə  $\times 10^2$ ; TAT- nmol n-hidroksibenzaldehyd /dəq/mq zülalə; TDK – nq tiramin/dəq/mq zülalə

*Calliphora erythrocephala*-nın son yaş sürfələrində ekdizonun titri ilə fenoloksidazanın fəallığı arasında asılılığın olduğu müəyyən edilmişdir. Belə ki, həmin növün fenoloksidaza si-

stemi komponentlərinin ətraflı öyrənilməsi zamanı aşkar olunmuşdur ki, ekdizonun titri ilə korrelyasiya, kutikulada lokalizə olunmuş profenoloksidazanın zülal aktivatoru tərəfindən həyata keçirilir (*Shaaya, Sekeris, 1965; Shaaya et al., 1991*).

C ə d v ə l 34

***Bombyx mori*** –nin 3-cü yaş tırtıllarında ekdisteron və altozidin monofenol-monooksigenazanın (MFMO) fəallığına təsiri (*qeyd*: I – fermentin fəallığı  $\Delta E_{490}/d\text{əq}/m\text{q}$  zülalə  $\times 10^2$ ; II – aktivləşmə və ya ingibirləşmə %-lə)

Təcrübə variantları	Təsir vaxtı (saatlarla)							
	8		24		48		72	
	I	II	I	II	I	II	I	II
Örtük toxumaları								
Yoxlama	7,20 ±0,22		7,33 ±0,31		8,33 ±0,30		7,87 ±0,32	
Altozid	8,00 ±0,26	+11,1	7,26 ±0,28	-1,0	7,13 ±0,24	-14,4	7,07 ±0,31	-10,2
Yoxlama	8,53 ±0,35		7,66 ±0,39		9,00 ±0,51		7,87 ±0,48	
Ekdisteron	8,13 ±0,40	-4,7	7,93 ±0,43	+3,5	10,15 ±0,48	+12,7	8,92 ±0,52	+13,3
Hemolimfa								
Yoxlama	17,13 ±0,70		18,33 ±0,67		16,93 ±0,65		19,33 ±0,79	
Altozid	17,53 ±0,68	+2,3	13,35 ±0,62	-27,0	15,93 ±0,67	-5,9	17,66 ±0,70	-8,6
Yoxlama	17,66 ±0,74		18,36 ±0,78		17,66 ±0,76		19,00 ±0,84	
Ekdisteron	18,20 ±0,71	+3,1	22,75 ±0,79	+23,8	26,20 ±0,81	+48,3	22,66 ±0,89	+19,3

Göründüyü kimi, ekzogen hormonların tut ipəkqurdu tırtıllarına təsiri hemolimfa və örtük toxumalarında MFMO-nun fəallığının dəyişilməsinə səbəb olur. Əldə olunmuş nəticələri müqayisə etdikdə, hemolimfa MFMO-nun örtük toxumaları MFMO-na nisbətən tırtıl inkişaf fazasında ekdisteroidin təsirinə qarşı daha həssas olduğu müəyyənləşir (*Kutuzova, 2006*). Bu nəticələr göstərir ki, ekdisteron aktivator-fermentin molekullarının sintezini örtük toxumada fəallaşdırır, sonradan onlar hemolimfaya keçib, profermenti fəal formaya çevirirlər. Müəllifin

əldə etdiyi nəticələr mövcud fərziyyəni təsdiqləyir (*Ashida, Do-hke, 1980; Asano et al., 1998*).

C ə d v ə l 35

***Bombyx mori*-nin 5-ci yaş tırtıllarında tirozinaminotransferaza-nın (TAT) fəallığına ekdisteron və altozidin təsiri** (qeyd: I –TAT fəallığı nmol n-hidroksibenzaldehyd/dəq/mq zülalə; II- aktivləşmə və ya ingibirləşmə %-lə)

Təcrübə variantları	Təsir vaxtı (saatlarla)							
	8		24		48		72	
	I	II	I	II	I	II	I	II
<b>Örtük toxumaları</b>								
Yoxlama	0,56 ±0,01		0,50 ±0,02		0,42 ±0,01		0,65 ±0,02	
Altosid	0,69 ±0,01	+23,2	0,52 ±0,01	+4,0	0,40 ±0,01	-4,8	0,64 ±0,02	0,0
Yoxlama	0,78 ±0,02		0,52 ±0,01		0,30 ±0,01		0,50 ±0,01	
Ekdisteron	0,64 ±0,01	-18,0	0,63 ±0,02	+21,2	0,38 ±0,01	+26,6	0,42 ±0,01	-16,0
<b>Hemolimfa</b>								
Yoxlama	0,26 ±0,01		0,73 ±0,02		0,33 ±0,01		0,28 ±0,01	
Altosid	0,29 ±0,01	+11,5	0,60 ±0,02	-17,8	0,30 ±0,01	-9,1	0,43 ±0,01	+53,6
Yoxlama	0,28 ±0,01		0,91 ±0,02		0,32 ±0,01		0,34 ±0,01	
Ekdisteron	0,26 ±0,01	-7,1	0,99 ±0,02	+9,0	0,49 ±0,02	-53,1	0,45 ±0,01	+32,4

Ekzogen hormonal müdaxilədən sonra tut ipəkqurdunun 5-ci yaş tırtıllarının piy cismi, örtük toxumaları və hemolimfasında TAT-ın ümumi fəallığı dəyişir və müxtəlif effektlər təzahür edir. Belə ki, bu zaman ekdisteron və altozidin antoqonist təsiri daha aydın şəkildə ifadə olunur, müdaxilədən 8-24 saat sonra tırtıllarda hormonal effektin inversiyası qeydə alınır (cədvəl 35). Bu inversiyaya səbəb, 5-ci tırtıl yaşının ortasında ekdisteroid və yuvenil hormonlarının titrinin nisbətində dəyişikliyin baş verməsidir. Hormonal kod fərziyyəsinə görə, bu, həşərat orqanizmində inkişafın sonrakı proqramını müəyyənləşdirir və morfogenetik dəyişiklikləri təmin edir (*Kutuzova, 2006*).

Həmin müəllif ekdisteron vasitəsilə MFMO fəallığının hormonal tənzimin mexanizmini tut ipəkqurdu tırtıllarının 3-cü və 5-ci yaşında hemolimfada, TAT-ı piy cisminə, TDK-nı isə baş hissəsində, tıstirdən 24 və 48 saat sonra tədqiq etmişdir. Bu zaman transkripsiyanın ingibitoru olan aktinomisin-D və translyasiyanın ingibitoru olan puromisindən iastifadə etmişdir. Sübut olunmuşdur ki, MFMO, TAT və TDK fəallığının hormonal tənzimi, ekdisteronun təsiri altında transkripsion-translyasiya səviyyəsində həyata keçir.

*Bombyx mori* və *Phylosamia cynthia ricini*-də onların inkişaf fazasından asılı olaraq,  $\beta$ -ekdizon və ZR-515-nin poli-fenoloksidaza fəallığına stimüləedici təsiri müəyyən edilmişdir. Lakin qeyd olunmuş proseslərin, çevrilmələrin mexanizmi məlum deyil. Yalnız belə bir fikir irəli sürülmüşdür ki, ekdizon kütikulada fermentin aktivatorunun sintezini induksiya edib, hemolimfaya daxil olur və profermentin fəal formasına çevrilir. Həşəratda fenoloksidaza sisteminin komponentlərinin fəallığının hormonal tənzimi isə faza- və toxumaspesifikliyinə malikdir.

Sklerotizasiyanın ikinci əsas fermenti, DOFA-dekarboksilazadır. Bu ferment, dioksifenilalaninin dekarboksilləşməsi və dioksifenilaminə çevrilmə reaksiyasını katalizə edir. *Calliphora erythrocephal*-da bu fermentin 90%-i hipodermada toplanır. İlk dəfə olaraq, 1965-ci ildə bu təhlükəli ikiqanadlıda DOFA-dekarboksilazanın fəallığının inkişaf mərhələsi və ekdizonun titrindən asılılığı aşkar olunmuşdur. Belə ki, zülal sintezində nişanlanmış sələf birləşmələrdən istifadə etməklə, immunokimyəvi üsulların köməyiylə, DOFA-dekarboksilazanın fəallığının *de novo* şəraitdə, fermentin molekullarının sintezi hesabına artdığı nümayiş edilmişdir. Bu zaman ekdisteronun təsiri, onurğalılarının steroid hormonlarının təsiri ilə eynilik təşkil etmişdir (*Fr-agoulis, Sekeris, 1985; Poulidakos et al., 2002*). Görünür ki, steroid hormonun molekulası zülal-repressor ilə birləşir, nəticədə struktur geni transkripləşmə üçün əlverişli olur. Yəqin hormon,

əvvəl spesifik reseptorla kompleks əmələ gətirir, sonradan bu hormon-reseptor kompleksi birbaşa və ya aralıq qarşılıqlı təsir zənciri vasitəsilə, operona depressiya edir. Nəticədə, müvafiq zülalların sintezinin sürəti tez bir zamanda artır.

Sklerotizasiya prosesində DOFA-dekarboksilazadan sonra əhəmiyyət kəsb edən ferment dofamin-N-asetiltransferazadır. Bu ferment dioksifenilaminin N-asetildioksifenilaminə çevrilməsini katalizə edir. Dofamin-N-asetiltransferazanın fəallığının dinamikası endogen ekdizonun titri ilə aydın şəkildə korrelyasiya etmir. Lakin *Drosophila melanogaster* –in müəyyən temperaturlarda ekdizonu ifraz edən *esd D.melanogaster* mutantları ilə aparılmış təcrübələr nəticəsində məlum olmuşdur ki, dofamin-N-asetiltransferazanın fəallığı ekdizon tərəfindən də nəzarət olunur. Məlum olmuşdur ki, dofamin-N-transferazanın geni DOFA-dekarboksilazanın genindən fərqli yolla tənzimlənir, yəni onlar müxtəlif operonların tərkibinə daxil olurlar və müxtəlif genlərə-operatorlara malikdirlər (*Kraminsky et al., 1980*).

Maraq doğuran nəticələrdən biri də *Manduca sexta*-nın liqatura qoyulmuş tırtıllarının qarınıcığına 2%-li ekdisteron məhlulu ilə inyeksiyasının  $\beta$ -D-qlükopiranozil-0-L-tirozinin miqdarının azalması və hemolimfada sərbəst tirozinin səviyyəsinin artmasına səbəb olmasıdır. Bu, qlükozid-tirozin-hidrolazanın fəallığının stimule edilməsi ilə bağlıdır. Aşkar olunmuşdur ki, bu hidrolaza əsasən piy cismində toplanır və onun fəallığı pupa qabıqdəyişmədən sonra maksimal səviyyəyə çatır (*Ahmed et al., 1983*). Müəlliflər həmin nəticələrə əsaslanaraq, pup kutikulasının formalaşmasında istifadə olunan sərbəst tirozinin səviyyəsinin ekdizon tərəfindən tənzimləndiyini göstərir.

Transferazalar arasında maddələr mübadiləsinin ekdizondan asılı olan fermentlərdən biri də DNT-asılı RNT-polymerazadır. Belə ki, zülalların, o cümlədən katalitik fəallığa malik olanların da biosintezinin tənzimlənməsi, ekdisteroidlərin

təsiri altında transkripsion səviyyədə həyata keçir. Ona görə də haf kəpənəyinin hipoderma və piy cisminə, həmçinin palıd ipəkqurdunun qanad əzələlərinin embrional disklərində müəyyən olmuş DNT-dən asılı RNT-polimerazanın fəallığının artması gözlənilməz məlumat olmamışdır (*Sridhara et al., 1978; Riddiford, 1980; Riddiford, 1981*). Aşkar edilmişdir ki, *Calliphora vicina*-nın sürfələrinin piy cisminin nüvələrindən ayrılmış RNT-polimerazanın fəallığı ilə endogen ekdisteroidlərin titri arasında asılılıq vardır.

*Drosophila*nın hüceyrə kulturaları üzərində aparılmış təcrübələr nəticəsində müəyyən olmuşdur ki, ekdisteronun inkubasion mühitə əlavə edilməsi zamanı hüceyrələrin bölünmə prosesinin dayanmasına səbəb, DNT-nin sintezində iştirak edən 2 ferment – DNT-polimeraza və timidinkinazanın fəallığının ingibirləşməsidir (*Kutuzova, 2006*).

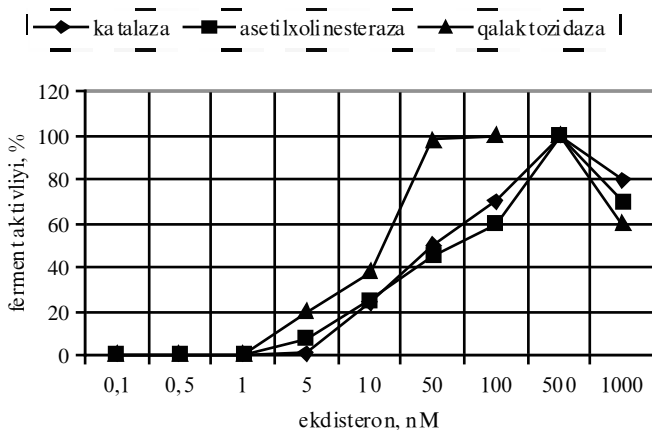
Sübut olunmuşdur ki, amin turşularının metabolizmində iştirak edən fermentlərin fəallığına ekdisteron stimulyedici təsir göstərir. Belə ki, *Musca domestica* və *Bombyx mori* fərdlərində hormonun aktivləşdirici təsiri, qlütamin-oksiturşu-aminotransferazanın fəaliyyətində öyrənilmişdir (*Bodnaryk, Brouskoll, 1974*).

Həşəratda hormonal tənzimin mühüm aspektlərindən biri də ekdisteroidlərin litik kompleksin fermentlərinin fəallığına təsiridir. Bu fermentlər, metamorfoz zamanı histoliz və histogenez proseslərini tənzimləyir. Litik kompleksin ferment fəallığına ekdisteroidlərin hormonal təsiri, *Drosophila melanogaster*-in hüceyrə kulturasının üzərində tədqiq olunmuşdur. Bu zaman həmin hüceyrə xəttlərindən ekdisterona qarşı həssas olan və olmayan, yəni rezistent klonlar ayrılmışdır. Həssas klonlarda ekdisteron asetilxolinesterazanın fəallığını induksiya etmişdir. Hüceyrə klonlarının 2 gündən sonra  $10^{-6}$ M qatılıqda ekdizonla işlənməsi, fermentin fəallığının 50 dəfə artmasına səbəb olmuşdur (*Cherbas et al., 1977*). *Drosophila*nın ekdisterona-həssas hüceyrə klonlarında ikinci hormon-indusibel ferment,



yəni orqanizmin yerləşdiyi mühitdən asılı olaraq, sintezinin sürəti dəyişən ferment -  $\beta$ -qalaktozidaza aşkar olunmuşdur (Treyer, Munsch, 1980). Müəyyən edilmişdir ki, fermentlərin fəallığının induksiyası ekdisteronun qatılığından asılıdır və tərkibində 250 nM ekdisteron olan məhlulda inkubasiya olunan hüceyrə kulturasında bu fəallıq, maksimal səviyyəyə çatır.

Maraqlıdır ki, drozofilanın ekdisterona qarşı həssas olan hüceyrə xəttlərində, hormon-İndesibel fəallığa malik katalaza aşkar edilmişdir. Həşərat orqanizmində katalaza bir çox funksiyaları yerinə yetirir. Əvvəla, peroksidaza xüsusiyyətlərinə malik olduğu üçün toxumalarda etanolun metabolizmində iştirak edir. Digər tərəfdən, superoksiddismutaza kimi, hüceyrələrdə toksiki maddələri oksidləşdirir (Best-Belpomme, Ropp, 1982). Müəyyən edilmişdir ki, katalazanın biosintezinin hormonal induksiyası ilə ekdisteron tərəfindən  $\beta$ -qalaktozidaza və asetilxolinesteraza fermentlərinin əmələgəlmə prosesinə təsiri arasında korrelyasiya mövcuddur (şəkil 72).



**Şəkil 72.** *Drosophila melanogaster* –in hüceyrə kulturasında ekdisteronun katalaza, asetilxolinesteraza və  $\beta$ -qalaktozidaza fəallığına təsiri (Best-Belpomme, Ropp, 1982-ə görə)

Xüsusi maraq doğuran təcrübələrdən biri də ekdisteronun lizosomal ferment-marker olan turş fosfatazanın fəallığına təsirinin tədqiqidir (Sömina, 2000). Belə ki, həşəratın metamorfozu zamanı lizosomal sistem zülallar və hüceyrə orqanellərinin deqradasiyasında iştirak edir. Həşərat sürfələrinin piy cisminə pupari əmələ gəlməmişdən əvvəl turş fosfatazanın fəallığının induksiyası qeydə alınmışdır (Dean, 1978). Turş fosfatazanın fəallığına hormonal induksiya metamorfoz zamanı drozofila sürfələrinin piy cisminə müəyyən olmuşdür. Dəqiqliklə, *Calliphora erythrocephala* sürfələrinin piy cisminə normal inkişaf və liqatura qiylulmuş halda turş fosfataza fəallığının ekdisteronla induksiyası tədqiq olunmuşdur (Priester et al., 1979). Məlum olmuşdur ki, liqaturanın qoyulması, piy cisminə turş fosfatazanın qranulalarının əmələ gəlməsinin qarşısını alır. Lakin ekdisteronun inyeksiyası, sürfələrdə lizosomal aparatın inkişafına və turş fosfatazanın autofaq fəallığının induksiyasına şərait yaradır. Ekdisteronla turş fosfatazanın fəallığının stimule edilməsi *Sarcophaga bullata*-nın orta bağırsağı, *Stomoxys calcitrans* ın homogenatında (Loach et al., 1981), *Periplaneta americana*, *Tenebrio mollitor*-da (Sömina, 2000) qeydə alınmışdır.

Eksperimental yolla sübut olunmuşdur ki, ekdisteronun təsiri yalnız turş fosfatazanın fəallığına induksiyaedici təsirlə bitmir, litik fermentlərdən olan qələvi fosfataza (*Aedes aegyptii*), treqalaza (*Bombyx mori*),  $\beta$ -qlükozidazanın (*Stomoxys calcitrans*) fəallığının artmasına səbəb olur.

Müəyyən olunmuşdur ki, *Bombyx mori* tırtıllarının ęrtük toxumalarında ekdisteron xitinaza fermentinin fəallığını tənzimləyir (Kimura, 1973). Qeyd etmək lazımdır ki, steroid hormonların təsiri altında hidrolitik fermentlərin fəallığı praktiki olaraq dəyişmir. Belə ki, *Galleria mellonella*-nın sürfələrində 20-hidroksi ekdizonun təsiri altında ipəkayıran vəzilərin deqradasiyası sürətlənir və bu effekt, proteinaza, RNT—azanın fəallığının artması ilə əlaqədar olmur (Sehnal, Michalik, 1984).

Steroid hormonlarının təsir mexanizminin membran nəzəriyyəsinə görə (genomun fəallığının dəyişilməsi  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$  ionlarının hüceyrədaxili qatılığının modifikasiyası yolu ilə baş verməsi),  $\beta$ -ekdizonun  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ , ATF-azanın fəallığına təsiri drozofilanın imaginal disklərində tədqiq olunmuşdur (*Fristrom, Kelly, 1976*). Məlum olmuşdur ki,  $\beta$ -ekdizon imaginal disklərin differensiasiyasını induksiya edir, lakin bu zaman  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ , ATF-azanın fəallığına təsir göstərmir. Ekdisteronun antoqonisti olan yuvenil hormonlarının effektiv dozaları imaginal disklərin differensiasiyasını ingibirləşdirir və  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ , ATF-azanın fəallığını artırır.

Steroid hormonların liazaların fəallığına təsirini əks etdirən məlumatlar azdır, ekdisteroidlərlə izomeraza və liqazaların fəaliyyəti arasında qarşılıqlı təsir haqqında məlumatlar praktiki olaraq yoxdur.

Hazırda tədqiq olunmamış, lakin öyrənilməsi əhəmiyyət kəsb edən məsələlərdən biri də həşərat orqanizmində steroid hormonlar ilə sAMF sisteminin funksiyası arasında qarşılıqlı təsirin müəyyənəlməsidir. Belə ki, ekdisteroidin təsiri altında adenilattsiklazanın stimulyasiyası *Hyalophora cecropia* ipəkqurdunun puplarının qanad epidermisində qeydə alınmışdır (*Gilbert et al, 1980*). Tütün haf kəpənəyinin 5-ci yaş tırtıllarında  $\beta$ -ekdizonun təsiri altında adenilattsiklazanın fəallığı artmış və sAMF-nin miqdarı yüksəlmişdir. *Manduca sexta*-nın 48-saatlıq tırtıllarına 20-hidroksiekdizonun yeridilməsi, piy cismi hüceyrələrində vaxtsız autofaqositozun baş verməsinə və sAMF-nin qatılığının kəskin surətdə yüksəlməsinə səbəb olmuşdur. Məlumdur ki, ekdisteron tərəfindən nəzarət olunan metamorfoz zamanı, həşəratın piy cismində autofaqositozun tənzimində sAMF sistemi mühüm rol oynayır. Sübut olunmuşdur ki, drozofilanın imaginal disklərində ekdisteroidlərin təsiri sAMF-nin qatılığının dəyişilməsi və metabolizmi ilə heç bir əlaqəsi yoxdur (*Bielinska, Piechowska, 1978*). *Drosophila melanogaster*-in də sürfələrinin ekdisteroidin olduğu mühitdə inkubasiyasın-

dan sonra təcrid olunmuş piy cismində sAMF sistemində ciddi fərqlər aşkar olunmamışdır.

## IV.2. YH- və YHA-həssaslıqlı fermentlər

Ekdisteroidlərin təsiri altında fermentlərin biosintezinin induksiyası və repressiyasına dair çoxtərəfli məlumatların fonunda, yuvenil hormonları (YH) və yuvenoidlərin (YHA) analogi effektivinə həsr olunmuş nəticələr çox deyil. XX əsrin 80-90-cı illərində aparılan tədqiqatlarla sübut olunmuşdur ki, YH-I və YH-III *Leucophaea maderae*-nin diş fərdlərinin yumurtalıqlarında *de novo* şəraitdə timidinkinazanın sintezini tənzimləyir. Lakin son onillikdə sınaq tədqiqatlar nəticəsində əldə olunmuş məlumatlardan görünür ki, yuvenil hormonu və onun sintetik analoglarına qarşı bir çox fermentlər həssaslıq nümayiş etdirirlər (*Kuliyeva, 1999; Kutuzova, 2006; Gilbert, 2012*). Bu hormonal effektlər hədəf-toxumalarda müxtəlif cür təzahür edir və həşəratın inkişaf fazası, metabolik proseslərin ümumi halından asılı olur.

Yuvenoidlərin oksireduktazalara təsirini əks etdirən nəticələrdən görünür ki, onların bəziləri məsələn, dehidrogenazalar YHA-ya qarşı həssasdırlar. Belə ki, böyük un xırılacaq bəcəyinin puplarına farnezil turşusunun metil efiri ilə təsir etdikdə, qlükoza-6-fosfatdehidrogenazanın fəallığı stimülə olunur. Halbuki, bu zaman malatdehidrogenaza və laktatdehidrogenazanın fəallığında dəyişiklik baş vermir (*Emmerich et al., 1965*). *Locusta migratoria*-nın erkək fərdlərində əlavə vəzilərin (c.a.) çıxarılması, piy cismində qlükoza-6-fosfatdehidrogenazanın fəallığının artmasına səbəb olmuşdur. Həmin zərərvericinin 5-ci yaş sürfələrinə əlavə vəzilərin implantasiyası qanad əzələsində laktatdehidrogenazanın fəallığının yüksəlməsi ilə nəticələnmişdir. Farnezolun təsiri altında *Pieris brassicae* kəpənəyinin tırtıllarında alkoqoldehidrogenaza, oktanoldehidroge-

naza və aldehiddehidrogenazanın fəallığının dəyişilməsinə gətirib çıxarmışdır (*Filippoviç, Kutuzova, 1985*).

Məlum olmuşdur ki, qliserol-1-fosfatdehidrogenaza,  $\alpha$ -alfahidroksiasil-KoA-dehidrogenaza, qliseraldehidfosfatdehidrogenaza və suksinaddehidrogenazanın səviyyəsi, kolorado böcəyinin (*Leptinotarsa decemlineata*) diapauzada olan fərdləri ilə müqayisədə, diapauzada olmayan fərdlərində yüksək olur. Maraqlıdır ki, həmin növün hər iki fizioloji halı corpora allata vəzilərinin nəzarəti altındadır (*Gilbert, 2012*).

Məlum olmuşdur ki, diapauzada olan kələm ağ kəpənəyi *Pieris brassicae*-nin puplarına formalaşdığı ilk günlərdə YHA ilə təsir etdikdə oksidoreduksiya prosesləri kəskin sürətdə yüksəlir. Müəlliflərin (*Kuuzik və b., 1980*) fikrincə, YHA respirator fermentlərin vasitəsilə, birbaşa qaz mübadiləsinə (tənəffüs proseslərinə) təsir göstərir. Qeyd etmək lazımdır ki, çox sayda oksireduktazalar hormonlar, onların analoqları və antihormonların metabolizmində iştirak edir. Məsələn, həşəratlarda mono-oksigenazalar endogen hormonlar vasitəsilə böyümə və çoxalmanı tənzimləyirlər. Lakin bu zaman hormonlar və onların aralıq məhsulları, sintez və parçalanma proseslərində fermentlərin fəallığını induksiya edə bilirlər. *Blaberus giganteus*-da YH-III sintezində mikrosomal oksidazaların qarışıq funksiyalarla iştirakı sübut olunmuşdur.

Əhəmiyyət kəsb edən məsələlərdən biri rezistent fərdlərdə, ekzogen YH-I –in oksidləşməsində oksidazaların iştirak etməsidir. Oksidləşdirici metabolik yolların öyrənilməsi olduqca böyük əhəmiyyət kəsb edir, çünki yuvenoidlərin inaktivləşməsi və zərərvericilərdə cavab reaksiyası olan rezistentliyin inkişafına səbəb ola bilər.

YH və YHA-ya qarşı həssas olan fermentlərdən transferazalar da vardır. Belə ki, *Lohita grandis* və *Schizodactylus monstrosus* taxtabitilərinin allatektomiyası L-alanin: 2-oksoqlutarat aminotransferaza və L-aspartat: 2-oksoqlutarat aminotransferaza fəallığının azalmasına səbəb olmuşdur; allatekto-

miya olunmuş həşəratların YHA ilə işlənilməsi həmin fermentlərin fəallığını bərpa etmişdir (*Pratt et al., 1980; Mandal et al., 1982*).

*Philosamia cynthia ricini* –nin 4-cü yaşın sonunda sürfələrin altozidlə işlənilməsi, tirozinaminotransferaza fəallığının artmasına səbəb olmuşdur. Böyük un xırıldağ böcəyi puplarının farnezil t-nun metil efiri ilə işlənilməsi aspartataminotransferazanın fəallığına stimüləedici təsir göstərmişdir.

*Hyalophora cecropia* ipəkqurdu erkəklərinin əlavə vəzilərində (c.a.) aşkar edilmiş S-adenozilmethionin: YH-turşu metiltransferaza, YH-turşunun əmələ gəlməsi və yuvenil hormonunun toplanmasına səbəb olur (*Weirich, Culver, 1979*). Metiltransferazanın fəallığı *Antheraea pernyi* və *Manduca sexta* –nin əlavə cinsi vəzilərində aşkar olunmamışdır, çünki bu növlərdə YH-ın toplanması qeydə alınmamışdır. Deməli, bu ferment YH-ın cinsi vəzilərdə toplanmasını təmin edən mexanizmin əsas komponentlərindən biridir.

Sintezi de novo şəraitdə YH tərəfindən tənzimlənən fermentlərdən biri də timidinkinazadır. Belə ki, *Leucophaea maderae* –nin terminal follikulalarının yetişmə prosesində bu fermentin fəallıq dinamikası DNT-nin sintezi ilə korrelyasiya təşkil edir. Başı təcrid olunmuş fərdlərdə timidinkinazanın fəallığı olmadığı halda, YH-I, YH-III ilə 25-50 mkq inyeksiyasından sonra bu fermentin fəallığı bərpa olunmuş, ekdisteron isə (2-4 mkq) heç bir təsir göstərməmişdir (*Filippoviç, Kutuzova, 1985; Sömina, 2000*).

YH- və YHA-həssas fermentlərin çoxusu hidrolitik fermentləridir. Bunlar ilk növbədə, həzm sisteminin fermentləridir. Metoprenin *Dysdercus cingulatus* bitki taxtabitisi və *Hybleae puera* tırtıllarının həzm fermentlərinə təsiri, orta bağırsaqda amilolitik fermentlərin fəallığını gücləndirmişdir (*Muraleedharan, Prabhu, 1981*). Bu təcrübələr zamanı məlum olmuşdur ki, allatektomiya orta bağırsaqda invertaza və proteaza fəallığına təsir etmir.

Müəyyən olmuşdur ki, YH və onun analoqları ekdisteroidlər kimi, qələvi və turş fosfatazanın fəallığını stimülə edir. Tütün haf kəpənəyi (*Manduca sexta*) sürfələrinin nüvə, mikrosomal və mitoxondrial fraksiyalarında YH-I təsiri altında nukleaza fəallığının dəyişməsi qeydə alınmışdır. Bu zaman YH-həssaslığına daha çox nüvə və mitoxondrial fraksiyaların RNK-aza və DNK-aza fermentləri malik olmuşlar. Məlum olmuşdur ki, YH-I mitoxondrilərin nukleazalarına aktivləşdirici, nüvə RNK-aza və DNK-azasına isə ingibirləşdirici təsir göstərir (*Ferkovich, 1976*). *Galleria mellonella* sürfələrində ZR-512 ilə təsir, bir müddətdən sonra (132 saat) DNT və RNT (20 və 144 saat) miqdarının artmasına səbəb olmuşdur.

Belə hesab edirlər ki, *Bombyx mori* sürfələrinin YH və YHA ilə işlənilməsindən sonra ipəkayırın vəzilərdə RNT-nin sintezinin sürətlənməsi, birbaşa ipəyin ifrazı və RNT-nin parçalanma prosesinin zəifləməsi ilə bağlıdır, yəni müvafiq nukleozanın fəallığının azalması baş verir. Metoprenin (ZR-515) təsirindən sonra tut ipəkqurdu 5-ci yaş sürfələrinin orta bağırsağı və ipəkayırın vəzilərində treqalozanın fəallığı yüksəlir. Bundan başqa, tırtıllara metopren (1 və 10 mq/ fərd) ilə müdaxilə, ipəkayırın vəzilərdə treqalozanın toplanması prosesini tormozlamışdır (*Shimada, Kamada, 1980*).

*Dystercus cingulatus* bitki taxtabitisində YHA təsiri ilə  $\beta$ -qlükozidaza fəallığının artması arasında əlaqə, sürfələrin bağırsağı və yetkin fazada sübut olunduğu halda, hemolimfa və piy cismində bu qarşılıqlı əlaqə müəyyənləşməmişdir. *Bombyx mori* sürfələrinin piy cismində ZR-515 arqinaza fəallığının artmasına səbəb olmuşdur.

XX əsrin 60-cı illərində YH və YHA-nın hüceyrə membranasının keçiriciliyinə təsiri intensiv şəkildə tədqiq olunmağa başlamışdır. Bu zaman əsas diqqət, “natrium nasosu” adlanan və  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$  -un hüceyrələrdə qatılığını tənzimləyən ferment,  $\text{Mg}^{2+}$ -asılı ATF-azanın tədqiqinə həsr olunmuşdur. Belə ki, YH və YHA-nın *Locusta migratoria* çəyirtkəsinə təsiri,

natrium nasosunu stimula edirdi və ATF-aza fəallığını aşağı salırdı. Bu zaman müvafiq olaraq, ATF-in fosforlaşdırıcı fəallığı da artırdı. Ədəbiyyatda YH və YHA-nın ATF-aza kompleksi fermentlərinə təsiri haqqında məlumat çoxdur. Belə ki,  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$  və ATF-aza fəallığının 4 dəfə artmasını, *Rhodnius prolixus* triatomid taxtabitisinin yumurtalıqlarının YH ( $10^{-4}$  mkq/l) ilə inkubasiya olunması zamanı qeydə alınmışdır. Məlum olmuşdur ki, hormon vitellogenoz prosesində follikulyar epitel hüceyrələrinin arasında böyük məsələlərin əmələ gəlməsinə səbəb olur. Hormonal təsir həmin hüceyrələrin ölçülərinin də normal ölçülərə nisbətən 2 dəfə kiçilməsinə gətirib çıxarır.

*Drosophila melanogaster*-də YH-ın fizioloji dozaları imaginal disklərin differensiasiya prosesini ingibirləşdirir və  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$  və ATF-aza fəallığını 2 dəfə artırır (*Filippoviç, Kutuzova, 1985*). Liyalardan 2 ferment sinfi – ornitindekarboksilaza və epoksihidrataza həşərat orqanizmində YH-ın fəaliyyəti ilə əlaqədardır.

Beləliklə, YH və YHA-həssas fermentlərin müdaxiləyə qarşı cavab reaksiyası ya miqdarı, ya da fəallıq dəyişkənliyi formasında ifadə olunur. Qeyd etmək lazımdır ki, hazırkı dövrə qədər YH-ın fermentativ fəallığa təsir mexanizmi dəqiqliklə öyrənilməmişdir. Mövcud nəticələrdən görünür ki, həmin təsir əsasən litik fermentlərin fəallığının dəyişilməsinə səbəb olur. Belə bir fikir vardır ki, yuvenilizasiya, tsiklik nukleotidlərin vasitəsilə həyata keçir və ikinci xarakter daşıyır.

Əlbəttə, nəticələr sübut edir ki, yuvenilizasiya məməlilərdə olduğu kimi, həşəratlarda da çoxsaylı ferment formalarının selektiv (seçici) hormonal induksiya və sintezi prosesinin repressiyası şəklində həyata keçir.

Eksperimental yolla sübut olunmuşdur ki, YHA-ın təsirindən bir saat keçdikdən sonra fəal inkişaf halında olan fərdlərdə (*Noctuidae, Pieridae, Aphididae*) suksinatdehidrogenaza (SDG) fəallığı dəyişir (*Kuliyeva, 1999*). Belə ki, müxtəlif təbiətli YHA-nın vasitəsilə, endogen YH-ın titrinin süni surətdə



dəyişilməsi, bu növlərdə SDG-nin fəallığının ingibirləşməsinə səbəb olmuşdur (cədvəl 36, a-f).

Cədvəl 36

**Noctuidae, Pieridae, Aphididae zərərvericilərində suksinatdehidrogenaza fermentinin fəallığına (nmol/dəq/mq zülalə) yuvenoidlərin ekzo hormonal təsiri ( $p < 0,01 - < 0,001$ )**

Variantlar	Təsir fazası	Hemolimfa			Homogenizat		
		1 s	24 s	48s	1s	24s	48s
<i>Heliothis armigera</i> Altozar 0,01% Yoxlama 0,01% Yoxlama 0,001% Yoxlama 0,001% Yoxlama	Tırtıl: III	-	-	-	0,10± 0,01	0,07± 0,001	0,05± 0,001
	III	-	-	-	0,12± 0,001	0,10± 0,01	0,08± 0,003
	IV-V	-	-	-	0,12± 0,004	0,09± 0,004	0,04± 0,001
	IV-V	-	-	-	0,07± 0,005	0,06± 0,001	0,06± 0,005
	III	-	-	-	0,09± 0,001	0,07± 0,001	0,06± 0,001
	III	-	-	-	0,11± 0,01	0,10± 0,002	0,08± 0,003
	IV-V	-	-	-	0,05± 0,002	0,11± 0,001	0,18± 0,003
	IV-V	-	-	-	0,07± 0,001	0,06± 0,005	0,07± 0,001
<i>Agrotis segetum</i> Altozar 0,01% Yoxlama 0,01% Yoxlama 0,001%	Tırtıl: III	0,09± 0,01	0,19± 0,01	0,25± 0,02	0,50± 0,01	0,89± 0,01	1,25± 0,05
	III	0,15± 0,03	0,28± 0,07	0,35± 0,01	0,78± 0,003	1,15± 0,003	1,50± 0,07
	IV-V	0,18± 0,002	0,19± 0,001	0,19± 0,001	1,59± 0,01	1,00± 0,005	0,88± 0,009
	IV-V	0,55± 0,01	0,63± 0,04	0,75± 0,03	1,20± 0,05	1,23± 0,01	1,27± 0,01
	III	0,07± 0,001	0,11± 0,01	0,18± 0,01	0,35± 0,07	0,95± 0,009	1,15± 0,03

<b>(a)</b> Yoxlama 0,001%	III	0,13± 0,01	0,30± 0,007	0,33± 0,004	0,88± 0,003	1,17± 0,005	2,00± 0,14
	IV-V	0,10± 0,001	0,17± 0,004	0,25± 0,03	0,24± 0,01	1,00± 0,001	5,00± 0,21
	IV-V	0,20± 0,006	0,25± 0,01	0,27± 0,01	1,25± 0,006	1,25± 0,07	1,28± 0,07
<b><i>Pieris brassicae</i></b> Altozar 0,001%	Tirtul:						
	V	-	0,06± 0,003	0,05± 0,001	-	0,28± 0,01	0,30± 0,007
	Aseton	V	-	0,73± 0,02	0,75± 0,01	-	2,75± 0,05
Yoxlama	V	-	0,78± 0,01	1,19± 0,03	-	2,89± 0,01	3,45± 0,01
<b><i>Heliothis armigera</i></b> ZR-515 0,01%	Tirtul:						
	IV-V	-	-	-	0,42± 0,001	0,18± 0,01	0,37± 0,05
	Yoxlama	IV-V	-	-	2,35± 0,17	2,00± 0,01	2,19± 0,17
<b><i>Agrotis segetum</i></b> ZR-515 0,01%	Tirtul:						
	V-VI	-	-	-	0,02± 0,003	-0,03± 0,001	0,05± 0,001
	Yoxlama	V-VI	-	-	1,39± 0,01	1,42± 0,05	1,35± 0,02
<b><i>Barathra brassicae</i></b> ZR-515 0,01%	Tirtul:						
	V-VI	-	-	-	1,58± 0,14	1,34± 0,003	1,53± 0,11
	Yoxlama	V-VI	-	-	4,45± 0,05	4,37± 0,15	4,83± 0,27
<b><i>Phytometra Gamma</i></b> ZR-515 0,01%	Tirtul:						
	IV-V	-	-	-	0,35±	0,21±	0,26±

<b>(b)</b> Yoxlama	IV-V	-	-	-	<u>0,004</u> 4,99± 0,21	0,007 4,68± 0,05	0,001 4,75± 0,27
	<i>Pieris brassicae</i> ZR-515 0,01%	Tırtıl: V	0,02± 0,001	0,06± 0,001	1,00± 0,001	0,21± 0,001	0,13± 0,004
Yoxlama	V	1,15± 0,01	0,78± 0,01	1,59± 0,01	3,05± 0,05	2,89± 0,01	3,25± 0,04
<i>Pieris rapae</i> ZR-515 0,01%	Tırtıl: V	-	-	-	0,58± 0,01	0,63± 0,001	1,00± 0,03
	Yoxlama	V	-	-	2,00± 0,03	1,57± 0,003	1,85± 0,14
<i>Aphis gossypii</i> ZR-515 0,01%	Sürfə: III-IV	-	-	-	0,16± 0,002	0,09± 0,005	0,05± 0,006
	Yoxlama	III-IV	-	-	0,96± 0,05	0,85± 0,01	0,77± 0,02
	0,01%	Yetkin qanadsız forma	-	-	0,20± 0,001	0,17± 0,01	0,15± 0,01
	Yoxlama	-	-	-	1,01± 0,01	0,95± 0,05	0,90± 0,01
<i>Heliothis armigera</i> ZR-619 0,01%	Tırtıl: IV-V	-	-	-	1,00± 0,03	0,57± 0,005	0,71± 0,01
	Aseton	IV-V	-	-	0,73± 0,01	0,47± 0,003	0,95± 0,002
	Yoxlama	IV-V	-	-	2,35± 0,17	2,00± 0,01	2,19± 0,17
	<i>Agrotis segetum</i> ZR-619 0,01%	Tırtıl: V-VI	-	-	-	0,05± 0,01	0,08± 0,002

(c)							
Aseton	V-VI	-	-	-	0,19± 0,001	0,14± 0,001	0,17± 0,04
Yoxlama	V-VI	-	-	-	1,39± 0,01	1,42± 0,05	1,35± 0,02
<b><i>Barathra brassicae</i></b> ZR-619 0,01%	Tirtul: V-VI	-	-	-	0,48± 0,008	0,39± 0,01	0,44± 0,02
Aseton	V-VI	-	-	-	2,00± 0,11	0,97± 0,02	1,38± 0,07
Yoxlama	V-VI	-	-	-	4,45± 0,05	4,37± 0,15	4,83± 0,05
<b><i>Phytometra gamma</i></b> ZR-619 0,01%	Tirtul: IV-V	-	-	-	0,85± 0,01	0,43± 0,005	0,57± 0,008
Aseton	IV-V	-	-	-	1,69± 0,08	0,76± 0,009	1,00± 0,01
Yoxlama	IV-V	-	-	-	4,99± 0,21	4,68± 0,05	4,75± 0,27
<b><i>Pieris rapae</i></b> ZR-619 0,01%	Tirtul: V	-	-	-	0,71± 0,003	0,39± 0,007	0,13± 0,01
Aseton	V	-	-	-	0,93± 0,01	1,62± 0,02	0,11± 0,01
Yoxlama	V	-	-	-	2,00± 0,03	1,57± 0,003	1,85± 0,14
<b><i>Aphis craccivora</i></b> ZR-777 0,3%	Sürfə: III-IV	-	-	-	2,00± 0,01	1,27± 0,009	0,27± 0,005
0,1%	III-IV	-	-	-	1,57± 0,001	1,43± 0,004	0,26± 0,02

<b>(d)</b> Yoxlama	III-IV	-	-	-	3,59± 0,14	3,37± 0,15	3,15± 0,03
0,3%	Yetkin qanadsız forma	-	-	-	2,11± 0,12	1,67± 0,004	1,19± 0,01
0,1%		-	-	-	2,01± 0,01	1,95± 0,005	0,58± 0,001
Yoxlama		-	-	-	3,00± 0,19	2,66± 0,01	2,55± 0,11
<b><i>Aphis gossypii</i></b> ZR-777	Sürfə:						
0,3%	III-IV	-	-	-	0,96± 0,05	0,85± 0,01	0,77± 0,02
0,1%	III-IV	-	-	-	0,05± 0,003	0,02± 0,006	0,01± 0,001
Yoxlama	III-IV	-	-	-	2,00± 0,01	1,75± 0,004	1,48± 0,01
0,3%	Yetkin qanadsız forma	-	-	-	1,01± 0,01	0,95± 0,05	0,90± 0,01
0,1%		-	-	-	0,17± 0,001	0,14± 0,003	0,10± 0,009
Yoxlama		-	-	-	2,57± 0,02	2,13± 0,14	2,00± 0,11
<b><i>Agrotis segetum</i></b> Fenoksikarb	Tırtıl:						
0,001%	IV	-	0,05± 0,001	0,46± 0,02	-	0,02± 0,003	0,10± 0,01
0,0001%	IV	-	0,07± 0,002	0,48± 0,007	-	0,02± 0,002	0,05± 0,001
Aseton	IV	-	0,08± 0,00	0,23± 0,004	-	0,04± 0,001	0,07± 0,004
Yoxlama	IV	-	1,01± 0,01	0,96± 0,005	-	1,42± 0,05	1,35± 0,02
<b><i>Barathra brassicæ</i></b> 0,001%	V-VI	-	0,73± 0,02	0,81± 0,02	0,93± 0,01	0,69± 0,02	1,08± 0,05

(e)								
0,0001%	V-VI	-	0,91± 0,01	0,99± 0,10	1,35± 0,07	0,89± 0,01	1,15± 0,02	
Aseton Yoxlama	V-VI V-VI	-	1,08± 2,06± 0,14	1,16± 3,11± 0,18	2,00± 4,45± 0,05	0,97± 4,37± 0,15	1,77± 5,16± 0,21	
<b><i>Phytometra gamma</i></b> Fenoksikarb 0,001%	Tırtıl: IV	-	0,05± 0,003	0,11± 0,005	-	0,15± 0,01	0,18± 0,007	
0,0001%	IV	-	0,08± 0,005	0,14± 0,007	0,23± 0,008	0,13± 0,004	0,27± 0,01	
Aseton	IV	-	0,89± 0,01	0,95± 0,05	1,25± 0,05	1,69± 0,08	1,56± 0,12	
Yoxlama	IV	-	1,75± 0,11	1,84± 0,10	4,99± 0,21	4,68± 0,07	4,73± 0,25	
<b><i>Heliothis armigera</i></b> Fenoksikarb 0,0001%	Tırtıl: IV-V	-	-	-	0,98± 0,01	0,58± 0,009	0,62± 0,003	
Aseton	IV-V	-	-	-	0,73± 0,02	0,47± 0,008	0,95± 0,002	
Yoxlama	IV-V	-	-	-	2,35± 0,17	2,00± 0,01	2,19± 0,09	
<b><i>Pieris brassicae</i></b> Fenoksikarb 0,0001%	Tırtıl: V	-	0,04± 0,002	0,10± 0,005	-	0,08± 0,002	0,21± 0,01	
Aseton	V	-	0,73± 0,02	0,77± 0,01	-	2,75± 0,05	2,99± 0,11	
Yoxlama	V	-	0,78± 0,01	0,91± 0,03	-	2,89± 0,01	3,41± 0,18	
<b><i>Pieris rapae</i></b> Fenoksikarb 0,0001%	Tırtıl: V	-	-	-	0,83± 0,05	0,52± 0,009	0,65± 0,008	
Aseton	V	-	-	-	0,93±	0,62±	1,11±	

(f)					0,02	0,01	0,006
Yoxlama	V	-	-	-	2,00± 0,03	1,57± 0,003	1,85± 0,14
-----							
<b><i>Aphis craccivora</i></b>							
Fenoksikarb 0,001%	Südfə: III-IV	100%	ölüm				
0,0001%	III-IV	-	-	-	-	1,07± 0,004	0,47± 0,01
Yoxlama	III-IV	-	-	-	-	3,37± 0,15	3,15± 0,03
0,0001%	Yetkin qanadsız forma	-	-	-	1,61± 0,01	0,93± 0,02	-
Yoxlama					2,66± 0,01	2,55± 0,11	-
-----							
<b><i>Aphis gossypii</i></b>							
Fenoksikarb 0,001%	Südfə: III-IV	100%	lüm	-	-	-	-
0,0001%	III-IV	-	-	-	0,03± 0,002	0,14± 0,01	0,09± 0,003
Yoxlama	III-IV	-	-	-	0,96± 0,05	1,07± 0,03	1,00± 0,09
0,0001%	Yetkin qanadsız forma	-	-	-	0,04± 0,001	0,68± 0,01	0,51± 0,01
Yoxlama		-	-	-	1,01± 0,008	1,12± 0,09	1,05± 0,05

Ekzohormonal təsirdən 48 saat keçdikdən sonra sovkalarda altozarın 0,001%-li məhlulu variantında SDG-nin fəallığının bərpası +183,3; +257,1% (pambıq sovkası) və +24,5; +25,6% (payızlıq sovkası) müşahidə olunur (cədvəl 36). Bu effekti, metamorfozdan əvvəl həmin zərərvericilərin orqanizmin-

də gedən fizioloji dəyişikliklər və YHA-nın böyük yaşlı tırtıllarında tez hidrolizi ilə izah etmək lazımdır. Məlum olmuşdur ki, tırtıl fazasında yaş dövründən asılı olaraq, altozar 4z yuvenoidi suksinatdehidrogenaza fəallığının dinamikasında qeyri-ordinar dəyişikliklər əmələ gətirir. Belə ki, 0,01%-li variantda pambıq sovkasında fərdlərin yaş dövründən asılı olmadan, SDG-nin dinamikası daima enən xətt üzrə dəyişir. Preparatın 0,001%-li qatılığı böyük yaşlı tırtıllarda fermentin fəallığı 1-dən 48 saata qədər fasiləsiz artır. Bu artım, dəqiqliklə yoxlama fərdlərinə nisbətən 3,6 dəfə artıq olur ( $p < 0,001$ ).

Payızlıq sovkasında altozarın 0,01%-li məhlulu ilə 3-cü yaş tırtılların işlənilməsi, onların hemolimfa və homogenizatında SDG-nin fəallığının müvafiq olaraq, 56,0-66,7% (1 saatdan sonra), 29,2-47,3% (24 saatdan sonra) və 20,0-40,0% (48 saatdan sonra) ingibirləşməsinə səbəb olmuşdur. Həmin effekt 4-cü və 5-ci yaş tırtıllarda -205,6%; +24,5% (1 saatdan sonra), -231,6%; -23,0% (24 saatdan sonra) və -294,7%; -44,3% (48 saatdan sonra) müvafiq gəlmişdir (cədvəl 36, a). Homogenizattan fərqli olaraq, hemolimfada ekzohormonal təsirdən sonra fermentin kəskin surətdə inaktivləşməsi qeydə alınmışdır. Tırtılların yaşından asılı olmayaraq, suksinatdehidrogenazanın fəallığı, yoxlamaya nisbətən 1,8-5,2 dəfə az olur.

Qeyd etmək lazımdır ki, suksinatdehidrogenazanın fəallığının ən kəskin azalması kələm sovkasının tırtıl fazasında baş verir. Analoji effekt, ZR-515 və ZR-619 yuvenoidləri vasitəsilə yuvenilizasiya zamanı müşahidə olunmuşdur (cədvəl 36, a-c). Yuvenilizasiyanın ən yüksək biokimyəvi effekti, payızlıq sovkasında qeydə alınmışdır. Belə ki, yoxlama variantına nisbətən SDG-nin fəallığı 69,5 (ZR-515) və 27,0-47,3 (ZR-619) dəfə aşağı olmuşdur.

Eksperimental nəticələrə görə, *Noctuidae*, *Pieridae* fəsilələrindən olan zərərvericilərin tırtıl fazasında, əsasən də kritik dövrlərdə ekzohormonal müdaxilə, cavab reaksiyasının 48 saata qədər davam etməsinə səbəb olur. Belə ki, sovkalarda ingibi-



rləşmə -82,1-dən -98,6% (1-48 saat), ağ kəpənəklərdə -46,0-dan -98,3% (1-48 saat), mənənələrdə sürfə fazasında -80,2-dən -93,5% (1-48 saat) təşkil etmişdir. ZR-619 yuvenoidi ilə ekzo-hormonal müdaxilə zamanı inaktivasiya effekti yoxlamaya nisbətən aşağı olmuşdur: *Noctuidae*-də -57,4-dən -96,4% (1-48 saat), *Pieridae*-də -64,5-dən -93,0% (1-48 saat) (cədvəl 36).

Maraqlıdır ki, mənənələrlə mübarizədə ən effektiv hesab olunan ZR-777 yuvenoidinin müxtəlif qatılıqları fermentin inaktivləşməsini -26,7%-dən -91,7%-ə qədər (yonca mənənəsi) və -52,0%-dən -97,5% -ə (baxça mənənəsi) çətdirmişdir (cədvəl 36, c, d).

Eksperimental yolla sübut olunmuşdur ki, sınaqdan çıxarılmış zərərvericilər qrupunda ən effektiv YHA fenoksikarbdir (cədvəl 36, d-f). Fenoksikarb vasitəsilə zərərvericilərin kritik dövrlərində müdaxilə, aşağıdakı biokimyəvi effektin formalaşması ilə nəticələnmişdir.

Payızlıq sovkasında SDG-nin hemolimfada ingibirləşməsi -52,1%-dən -99,0%-ə qədər, hemolimfada -92,6%-dən -98,6%-ə qədər, yəni yoxlama ilə müqayisədə fəallıq 4,2-12,6 dəfə (asetona görə) və 19,3-35,5 dəfə (təsirsiz fərdlər) aşağı olmuşdur.

Kələm sovkasında fenoksikarbin biokimyəvi effekti sukcinatdehidrogenaza fəallığının hemolimfada -64,6% və -74,0%, homogenizatda -79,1% və -84,2% ingibirləşməsi ilə bitmişdir. Bu effekt hər iki yoxlama – aseton və YHA ilə işlənilməmiş təmiz fərdlərlə olan variantlarında (1,9-32 dəfə) fərqli olmuşdur (cədvəl 36, d, e).

*Pieridae* fəsiləsinə aid olan zərərvericilərdə inaktivləşmə effekti YHA-nın qatılığından asılı olaraq, -89,1-lə -94,9% və -97,2 ilə -93,8% (kələm kəpənəyi); -58,5% və -64,9% (turp kəpənəyi) bərabər olmuşdur.

*Aphididae* nümayəndələrində müxtəlif yaşlı sürfələrin fenoksikarb (0,0001%) işlənilməsi fermentin xarakterik ingibirləşməsini yetkin fərdlərə nisbətən -68,2%, -85,1% (yon-

ca mənənəsi) və -96,9%, -86,9%, -91,0% (baxça mənənəsi) çatdırmışdır (cədvəl 36, f).

Beləliklə, eksperimental nəticələr göstərir ki, YHA-nın təbiətindən asılı olmayaraq, suksinatdehidrogenaza fəallığı 48 saata qədər tədricən bərpa oluna bilir və bu proses, böyükyaşlı tırtıllarda daha sürətlə baş verir. Yuvenilizasiyadan sonra SDG-nin fəallığının bərpa olunma sürəti preparatın qatılığı və tırtıl yaşı ilə düz mütənəsnəlik təşkil edir. Məlum olmuşdur ki, böyük yaşlı tırtıllarda metamorfozla əlaqədar olaraq, yuvenoidlərin hidrolizi daha intensiv sürətdə həyata keçir.

Hər üç həşərat qrupunda turş fosfataza və onun çoxsaylı formalarının metabolik proseslərinin gedişində rolu böyükdür. Sınaqdan çıxarılmış müxtəlif təbiətli YHA ilə müdaxilə, bu fermentə induksiyaedici təsir tədqiq olunmuşdur (cədvəl 37).

Məlum olmuşdur ki, hər 3 qrupun nümayəndələrinin kritik yaş dövrlərində ekzohormonal müdaxilə, turş fosfatazanın xüsusi fəallığını yoxlama variantına nisbətən 1,3-6 dəfə aşağı salmışdır. Təsirdən 48 saat keçdikdən sonra həmin fermentin fəallığı bərpa olunmuşdur. Bu zaman payızlıq, qamma sovkalı və baxça mənənəsi (feniksikarb, ZR-777 variantlarında) müstəsna hal kimi qeydə alınmışdır. Belə ki, bu növlərdə ingibirləşmə davam etmiş və ferment fəallığı 1,2-1,5 dəfə azalmışdır (cədvəl 37).

Müəyyən edilmişdir ki, mənənələrdə yuvenilizasiyanın nəticələri, YHA-nın struktur müxtəlifliyindən deyil, fərdlərin növ mənsubiyyətindən asılıdır. Belə ki, turş fosfatazanın xüsusi fəallıq dinamikası zərərvericinin növündən asılı olaraq dəyişmişdir. Baxça mənənəsində bütün variantlarda fermentin fəallığı +7,6-dan +41,0%-ə qədər artdığı halda, yonca mənənəsində bu göstərici yoxlama ilə eynilik təşkil etmişdir. Belə ki, kinoprenin (ZR-777) 0,3- və 0,1%-li məhlulları variantlarında ingibirləşdirici effektin baş verməsinə baxmayaraq, fermentin xüsusi fəallığı 1-48 saat ərzində tədricən qanunauyğun şəkildə artmışdır.

*Noctuidae*, *Pieridae* və *Aphididae* nümayəndələrinə turş fosfatazanın xüsusi fəallığına ( $\text{mkmol } 10^3/\text{dəq/mq zülal}$ ) YHA-nın təsiri ( $p < 0,01$ )

Təsir fazası və variantlar	Hemolimfa			Homogenizat		
	1s	24s	48s	1s	24s	48s
<b><i>Heliothis armigera</i></b> Tırtıl: IV-V	$\times 10^{-3}$	$\times 10^{-3}$	$\times 10^{-3}$	$\times 10^{-3}$	$\times 10^{-3}$	$\times 10^{-3}$
Yoxlama	-	11,4	10,1	-	15,4	19,0
Aseton	-	7,8	9,5	-	12,4	13,2
F 0,0001%	-	4,5	5,1	-	-	-
F 0,001%	-	8,8	9,0	-	-	-
ZR-515(0,01%)	-	2,7	3,5	-	2,7	11,5
ZR-619(0,01%)	-	7,1	8,2	-	8,4	14,3
<b><i>Agrotis segetum</i></b> Tırtıl: V	$\times 10^{-3}$	$\times 10^{-3}$	$\times 10^{-3}$	$\times 10^{-3}$	$\times 10^{-3}$	$\times 10^{-3}$
Yoxlama	8,4	7,2	11,1	-	17,2	18,1
Aseton	8,2	5,7	10,8	-	10,5	13,4
F 0,0001%	8,8	6,9	8,9	-	17,0	12,9
F 0,001%	9,8	8,2	9,7	-	15,0	14,8
ZR-515(0,01%)	-	-	-	-	6,1	14,2
ZR-619(0,001%)	-	-	-	-	5,0	12,5
<b><i>Phytometra gamma</i></b> Tırtıl: IV	$\times 10^{-3}$	$\times 10^{-3}$	$\times 10^{-3}$	$\times 10^{-3}$	$\times 10^{-3}$	$\times 10^{-3}$
Yoxlama	-	-	-	-	19,3	15,5
Aseton	-	-	-	-	15,6	14,8
F 0,0001%	-	-	-	-	3,2	2,7
ZR-515(0,01%)	-	-	-	-	6,5	11,5
ZR-619(0,01%)	-	-	-	-	3,5	12,3
<b><i>Barathra brassicae</i></b> Tırtıl: V-VI	$\times 10^{-3}$	$\times 10^{-3}$	$\times 10^{-3}$	$\times 10^{-3}$	$\times 10^{-3}$	$\times 10^{-3}$
Yoxlama	-	-	-	-	40,5	45,9
Aseton	-	-	-	-	27,2	47,3
ZR-515(0,01%)	-	-	-	-	13,5	15,7
ZR-619 0,01%	-	-	-	-	16,2	18,2

a)						
<b><i>Pieris brassicae</i></b>	x 10 <sup>-3</sup>	x 10 <sup>-3</sup>	x 10 <sup>-3</sup>	x 10 <sup>-3</sup>	x 10 <sup>-3</sup>	x 10 <sup>-3</sup>
Tırtıl: V						
Yoxlama	-	4,7	5,0	-	5,7	7,1
Aseton	-	4,4	4,9	-	5,2	6,6
F 0,0001%	-	3,1	3,5	-	7,5	8,7
ZR-515 (0,01%)	-	5,7	6,4	-	8,8	9,5
ZR-619(0,01%)	-	4,0	5,5	-	5,3	6,8
Altozar(0,01%)	-	2,5	3,2	-	6,5	7,7
<b><i>Aphis gossypii</i></b>	x 10 <sup>-3</sup>	x 10 <sup>-3</sup>	x 10 <sup>-3</sup>	x 10 <sup>-3</sup>	x 10 <sup>-3</sup>	x 10 <sup>-3</sup>
Sürfə: III-IV						
Yoxlama	-	-	-	-	3,9	5,9
ZR-515(0,01%)	-	-	-	-	4,7	5,5
ZR-619(0,01%)	-	-	-	-	5,5	3,7
F 0,0001%	-	-	-	-	4,2	3,0
<b><i>Aphis craccivora</i></b>						
Sürfə: III-IV						
Yoxlama	-	-	-	12,2	21,2	22,5
ZR-777(0,3%)	-	-	-	1,5	3,8	4,0
ZR-777(0,1%)	-	-	-	1,8	5,9	6,2
Yetkin qanadsız formalar:						
Yoxlama	-	-	-	11,8	18,0	20,0
ZR-777(0,3%)	-	-	-	11,4	13,3	15,1
ZR-777(0,1%)	-	-	-	17,0	17,8	18,5

Turş fosfataza fəallığının hormonal induksiyası və ya ingibirləşməsi qanunauyğunluqları araşdırılarkən müəyyən edilmişdir ki, kələm sovkasında fermentin fəallığı ən yüksək ingibirləşdirici təsir variantında, ZR-515 (0,01%) -50,5% həm ümumi, həm də ayrı-ayrı formalar (Rf 0,31; 0,45; 0,64) səviyyəsində baş verir. Maraqlıdır ki, ən yüksək inaktivasiya Rf 0,22 forma üçün (-49,5%) ZR-619 variantında qeydə alınır. Bu zaman ZR-515-də +6,25% induksiya qeydə alınır. Görünür, turş fosfatazanın bu forması funksional xüsusiyyətləri ilə əlaqə-

dar olaraq, ekzogen hormonal müdaxiləyə qarşı daha yüksək həssaslıq dərəcəsinə malikdir (cədvəl 38, a-i).

C ə d v ə l 38

*Noctuidae, Pieriae, Aphididae* zərərvericilərində fermentlərin molekulyar formalarının fəallığına (şərti vahid) yuvenoidlərin ekzohormonal təsiri (24 saatdan sonra) \*\*\*- ümumi fəallıq

Ferment və şifri	<i>Hemolimfa</i>				<i>Homogenizat</i>			
	Rf	Yoxla- ma- aseton	Təc- rübə	Fəal. və ya ingib.	RF	Yoxla- ma – aseton	Təc- rübə	Fəal. və ya ingib.
<b><i>Heliothis armigera</i> (IV-V yaşlı tırtıllar) – Altozar (0,01%)</b>								
Esteraza kompleksi 3.1.1.	0,02	1,61± 0,11	1,16± 0,10	- 28,0				
	0,08	12,6± 0,40	6,00± 0,55	-52,4				
	0,33	-	-	-				
	0,42	8,85± 0,45	9,85± 0,20	+ 11,3				
	0,50	19,5± 0,35	18,7± 0,13	- 4,1				
	0,63	10,9± 0,33	10,2± 0,25	- 6,4				
	***	53,4± 0,41	45,9± 0,58	- 14,2				
	<b><i>Heliothis armigera</i> (2-3-günlük puplar) – Altozar (0,01%)</b>							
Esteraza kompleksi 3.1.1.	0,10	5,10± 0,25	4,50± 0,15	- 11,8				
	0,20	5,25± 0,15	5,00± 0,25	- 4,8				
	0,33	6,05± 0,31	5,10± 0,30	- 15,7				
	0,43	7,01± 0,20	15,2± 0,40	+116,8				
	0,75	6,85± 0,10	6,55± 0,33	- 4,4				
	0,85	15,3± 0,55	17,1± 0,13	+ 11,8				
	***	45,5± 0,25	73,6± 0,85	+61,6				

<i>Agrotis segetum</i> (IV-V yaşlı tırtıllar) – Altozar (0,01%)								
Esteraza kompleksi 3.1.1.	0,05	7,18± 0,13	6,40± 0,20	- 10,9	0,07	-	-	-
	0,15	10,3± 0,40	9,85± 0,55	-4,4	0,13	11,8± 0,39	5,65± 0,13	- 52,1
	0,35	-	-	-	0,25	-	3,12±	+100,0
	0,45	9,85± 0,25	15,1± 0,22	+ 53,2	0,45	-	0,11	
	0,50	10,3± 0,90	11,5± 0,31	+ 11,7	0,58	1,63± 0,07	3,59± 0,05	+120,2
	0,60	18,5± 0,47	20,3± 0,24	+ 9,7	0,76	1,49± 0,10	4,09± 0,39	+174,5
	***	55,9± 0,35	63,1± 0,85	+ 12,7	0,91	2,53± 0,19	4,83± 0,21	+ 90,9
					0,95	2,60± 0,10	6,81± 0,32	+161,9
					***	20,1± 1,19	28,1± 1,55	+ 40,1
	<i>Agrotis segetum</i> (2-3-günlük puplar) – Altozar (0,01%)							
Esteraza kompleksi 3.1.1.	0,10	7,09± 0,28	4,29± 0,26	- 39,5				
	0,20	5,48± 0,50	3,35± 0,31	- 38,9				
	0,33	7,82± 0,42	5,90± 0,21	- 24,6				
	0,43	-	7,00± 0,04	+100,0				
	0,50	23,1± 0,15	21,4± 0,65	- 7,4				
	0,75	6,30± 0,10	6,74± 0,29	+ 6,9				
	0,87	15,0± 1,00	17,1± 0,15	+ 14,0				
	***	64,7± 0,74	65,8± 1,20	+ 1,6				

<b><i>Barathra brassicae</i> ( V yaşlı tırtıllar) – Altozar ( 0,01%)</b>				
Esteraza kompleksi 3.1.1.	0,07	2,63± 0,03	3,24± 0,06	- 23,2
	0,25	1,36± 0,05	5,23± 0,17	+284,6
	0,46	2,10± 0,19	2,23± 0,13	+ 6,2
	0,48	2,14± 0,17	1,19± 0,05	- 44,4
	0,72	-	-	-
	***	8,30± 0,33	12,0± 0,56	+ 44,5
<b><i>Barathra brassicae</i> (V-VI yaşlı tırtıllar) – ZR-619 (0,01%)</b>				
Esteraza kompleksi 3.1.1.	0,05	3,01± 0,10	2,40± 0,18	- 20,3
	0,09	5,20± 0,05	3,36± 0,30	- 35,4
	0,20	2,30± 0,11	3,22± 0,17	+ 40,0
	0,24	2,50± 0,15	3,90± 0,22	+56,0
	0,31	-	4,80± 0,10	+100,0
	0,47	10,9± 0,49	5,72± 0,49	- 47,5
	0,55	5,79± 0,33	6,00± 0,15	+ 3,6
	0,62	7,48± 0,13	2,28± 0,18	-69,5
	0,67	3,69± 0,24	2,80± 0,11	- 24,1
	***	40,9± 0,72	34,5± 0,55	-15,7

<i>Barathra brassicae</i> ( V yaşlı tırtıllar) – ZR-619 (0,01%)								
Turş fosfataza 3.1.3.2.	0,18	6,22± 0,24	8,59± 0,27	+38,1				
	0,22	8,78± 0,17	4,43± 0,15	- 49,5				
	0,31	7,11± 0,21	3,20± 0,11	- 55,0				
	0,36	-	5,07± 0,14	+100,0				
	0,45	-	-	-				
	***	22,2± 0,35	21,5± 0,31	- 3,2				
<i>Phytometra gamma</i> ( IV yaşlı tırtıllar) – ZR-619 (0,01%)								
Esteraza kompleksi 3.1.1.					0,07	0,29± 0,01	1,31± 0,05	+352,0
					0,13	6,45± 0,23	2,54± 0,14	-60,6
					0,25	-	2,03± 0,10	+100,0
					0,44	7,02± 0,19	3,95± 0,18	- 43,7
					0,78	2,15± 0,09	1,63± 0,12	- 24,2
					***	16,0± 1,09	11,5± 1,31	- 28,1
Turş fosfataza 3.1.3.2.	0,15	6,02± 0,25	8,79± 0,31	+ 46,0				
	0,22	7,98± 0,07	5,14± 0,24	- 35,6				
	0,31	6,01± 0,21	1,13± 0,02	- 81,2				
	0,36	-	3,06± 0,07	+100,0				
	0,45	4,13± 0,19	2,12± 0,01	- 48,7				
	***	24,5± 1,54	21,0± 0,89	- 14,3				



<b><i>Barathra brassicae</i> (V-VI yaşlı tırtıllar) – ZR-515 (0,01%)</b>					
Esteraza kompleksi 3.1.1.	0,02	2,55± 0,01	1,18± 0,04	- 53,7	
	0,05	2,88± 0,13	2,30± 0,09	+ 99,2	
	0,09	4,01± 0,22	3,31± 0,15	- 17,5	
	0,12	3,00± 0,17	4,02± 0,07	+ 34,0	
	0,20	2,20± 0,11	4,19± 0,23	+ 90,5	
	0,24	1,18± 0,19	3,12± 0,05	+164,4	
	0,31	-	4,00± 0,12	+100,0	
	0,47	8,52± 0,31	6,09± 0,07	- 28,5	
	0,55	4,78± 0,16	1,18± 0,01	-75,3	
	0,62	6,59± 0,09	4,23± 0,14	- 35,8	
	***	37,0± 0,39	33,9± 1,51	- 8,3	
	<b><i>Barathra brassicae</i> (V-VI yaşlı tırtıllar) – ZR- 515 (0,01%)</b>				
	Turş fosfataza 3.1.3.2	0,22	9,6± 0,31	10,2± 0,17	+ 6,25
		0,31	8,39± 0,28	3,09± 0,05	- 63,2
		0,36	-	7,86± 0,44	+100,0
0,45		8,36± 0,14	4,22± 0,14	- 49,5	
0,64		7,78± 0,11	3,20± 0,21	- 58,9	
***		42,1± 0,79	20,9± 0,31	- 50,5	

<i>Phytophthora gamma</i> ( IV yaşlı tırtıllar) – ZR-515 (0,01%)								
Esteraza kompleksi 3.1.1.				0,07	izlər	3,00± 0,17	+100,0	
				0,13	6,45± 0,20	3,58± 0,20	- 44,5	
				0,38	-	-		
				0,44	8,61± 0,44	2,19± 0,05	- 74,6	
				0,78	0,95± 0,05	izlər	-100,0	
				***	16,4± 0,57	8,81± 0,19	- 46,3	
	Turş fosfataza 3.1.3.2				0,15	5,32± 0,17	4,18± 0,05	-21,4
					0,22	8,13± 0,10	9,62± 0,13	+ 18,3
					0,31	-	5,05± 0,01	+100,0
					0,45	8,25± 0,09	6,03± 0,21	- 27,0
				0,64	9,55± 0,18	3,15± 0,03	- 67,0	
				***	31,3± 1,34	29,0± 1,05	- 7,4	
<i>Pieris brassicae</i> ( V yaşlı tırtıllar) – ZR- 515 (0,01%)								
Esteraza kompleksi 3.1.1					0,07	3,10± 0,18	6,13± 0,22	+ 97,7
				0,25	2,03± 0,05	2,13± 0,19	+ 4,9	
				0,46	2,10± 0,10	1,48± 0,14	- 29,5	
				0,65	1,15± 0,09	1,05± 0,03	- 8,7	
				***	9,00± 0,26	11,8± 1,01	+ 31,1	

<i>Aphis craccivora</i> (III-IV yaşlı sürfələr) – ZR-515 (0,01%)							
Esteraza kompleksi 3.1.1.				0,33	4,50± 0,27	0,30± 0,01	- 93,3
				0,45	0,88± 0,05	0,10± 0,005	- 88,6
				0,64	1,67± 0,10	-	-100,0
				***	7,11± 0,21	0,45± 0,05	- 93,7
<i>Aphis craccivora</i> ( yetkin qanadsız formalar) – ZR-515 (0,01%)							
Esteraza kompleksi 3.1.1				0,33	2,02± 0,04	1,51± 0,10	- 25,2
				0,45	3,15± 0,17	1,91± 0,03	- 39,4
				0,64	5,69± 0,29	2,72± 0,23	- 52,2
				***	10,9± 0,13	6,24± 0,41	- 42,5
<i>Aphis craccivora</i> (III-IV yaşlı sürfələr) – ZR-515 (0,01%)							
Turş fosfataza 3.1.3.2				0,13	6,15± 0,57	7,03± 0,24	+ 14,3
				0,40	-	-	-
				0,56	3,41± 0,12	2,70± 0,05	- 20,8
				0,74	2,00± 0,23	1,27± 0,05	- 36,5
				0,93	1,89± 0,13	1,63± 0,10	-13,8
				***	13,5± 0,79	12,7± 1,00	- 5,9
<i>Aphis craccivora</i> ( yetkin qanadsız formalar) – ZR-515 (0,01%)							
Turş fosfataza 3.1.3.2				0,13	4,19± 0,20	5,65± 0,17	+ 34,8
				0,55	3,00± 0,16	3,22± 0,05	+ 7,3

cədvəl 38 g

					0,74	1,52± 0,11	2,59± 0,21	- 70,4
					0,93	1,19± 0,07	2,05± 0,10	+70,4
					0,93	1,19± 0,07	2,05± 0,10	+ 72,3
					***	10,1± 0,42	13,6± 0,55	+ 35,2
<b><i>Aphis gossypii</i> ( III-IV yaşlı sürfələr) – ZR-515 (0,01%)</b>								
Esteraza kompleksi 3.1.1					0,33	4,23± 0,41	11,5± 0,77	+171,9
					0,64	3,00± 0,16	2,19± 0,08	- 27,0
					0,71	2,45± 0,14	0,70± 0,05	- 71,4
					***	10,1± 1,21	14,3± 0,68	+ 42,0
Turş fosfataza 3.1.3.2					0,13	5,09± 0,27	6,05± 0,01	+18,9
					0,30	-	-	
					0,56	3,00± 0,20	3,15± 0,09	+ 5,0
					0,74	1,79± 0,15	3,00± 0,25	+ 67,6
					0,93	0,95± 0,04	1,29± 0,11	+ 35,8
					***	10,8± 0,51	14,0± 1,31	+ 29,3
<b><i>Aphis gossypii</i> ( III-IV yaşlı sürfələr) – F 0,001%</b>								

Esteraza kompleksi 3.1.1					0,33	4,23± 0,41	2,94± 0,11	- 30,5
					0,64	3,00± 0,16	5,16± 0,35	+ 72,0
					0,71	2,45± 0,14	0,87± 0,05	- 64,5
					0,84	7,23± 0,44	8,97± 0,06	+ 24,1
					***	17,0± 1,19	18,1± 2,00	+ 6,5
<b><i>Barathra brassicae</i> (V-VI yaşlı tırtıllar) – F 0,001%</b>								
Esteraza kompleksi 3.1.1	0,05	3,01± 0,10						-100,0
	0,09	5,20± 0,05	6,44± 0,12	+ 23,8				
	0,20	2,30± 0,11	6,50± 0,31	+182,6				
	0,24	2,50± 0,15	-	-100,0				
	0,47	10,9± 0,49	7,59± 0,18	- 30,4				
	0,55	5,79± 0,33	2,51± 0,09	- 56,6				
	0,62	7,48± 0,13	2,78± 0,11	- 62,8				
	0,67	3,69± 0,24	izlər	-100,0				
	***	40,9± 0,72	25,8± 0,39	- 36,9				
	<b><i>Barathra brassicae</i> (V-VI yaşlı tırtıllar) – F 0,0001%</b>							
Esteraza kompleksi 3.1.1	0,05	3,01± 0,10	2,88± 0,13	-4,3				
	0,09	5,20± 0,05	2,20± 0,17	-57,7				
	0,20	2,30± 0,11	1,80± 0,005	-21,7				
	0,24	2,50± 0,15	1,73± 0,10	- 30,8				
	0,34	-	1,62± 0,07	+100,0				
	0,47	10,9± 0,49	2,40± 0,14	- 78,0				

	0,55	5,79± 0,33	3,25± 0,21	- 43,9				
	0,62	7,48± 0,13	2,80± 0,12	- 62,5				
	0,67	3,69± 0,24	izlər	-100,0				
	***	40,9± 0,75	18,7± 0,27	- 54,3				
<b><i>Aphis craccivora</i> ( III-IV yaşlı sürfələr) – ZR-777 (0,1%)</b>								
Esteraza kompleksi 3.1.1					0,07	-	-	
					0,33	4,50±	3,53±	- 21,6
						0,27	0,14	
					0,45	0,88±	0,90±	+ 2,3
						0,05	0,05	
					0,64	1,67±	1,95±	+ 16,8
					0,10	0,19		
					***	7,11±	6,55±	- 7,9
						0,21	0,10	
<b><i>Aphis gossypii</i> ( III-IV yaşlı sürfələr) – ZR-777 (0,1%)</b>								
Esteraza kompleksi 3.1.1					0,33	4,23±	5,36±	+ 26,7
						0,41	0,22	
					0,64	3,00±	3,06±	+ 2,0
						0,16	0,07	
					0,71	2,45±	4,00±	+ 63,3
						0,14	0,26	
					0,84	-	1,36±	+100,0
						0,05		
					***	9,75±	14,0±	+ 43,6
						0,44	1,42	

Anoloji effekt, qamma sovkası üçün də müşahidə olunmuşdur, belə ki, həmin fermentin fəallığının + 18,3% stimulyasiyası baş vermişdir (cədvəl 38, c, e). Tədqiqatlar onu göstər-

mişdir ki, ekzohormonal təsirdən 24 saat keçdikdən sonra fermentin həm ümumi, həm də molekulyar formalarının (Rf 0,64-67,0%-ə qədər) fəallığı inaktivləşir: maksimal hormonal induksiya orta elektroforetik hərəkətli formada Rf 0,31 (+100,0%) müşahidə olunur.

Qeyd etmək lazımdır ki, yonca mənənəsinin müxtəlif yaşlı sürfələrində ZR-515 yuvenoidinin stimüləedici effekti (Rf 0,13-də +14,3%) müəyyən olmuşdur, lakin baxça mənənəsində turş fosfataza fəallığının ingibirləşdirici effekti aşkarlanmamışdır. Bu növdə ZR-515 yuvenoidinin biokimyəvi cavab reaksiyası əsasən molekulyar formaların stimulyasiyası ilə xarakterizə olunmuşdur (cədvəl 38, f, g). Nəticələrin müqayisəli analizi onu sübut edir ki, mənənələrdə faza müxtəlifliyindən asılı olmayaraq, fosfatazanın 0,74 forması ekzohormonal təsirə qarşı yüksək həssaslıq nümayiş etdirir.

Beləliklə, turş fosfatazanın ayrı-ayrı formalarının induksiyası və ya ingibirləşməsi, əsasən inkişaf mərhələsi və YH, YHA-nın təsiri altında baş verən metabolik proseslərin ümumi səviyyəsindən asılıdır.

Turş fosfatazanın fəallığına fenoksikarbın təsiri (*Pieridae* timsalında) həm ümumi, həm də molekulyar formaların 48 saata qədər fəallaşması (+3,3-dən +13,6%-ə qədər) ilə səciyyələnmişdir. Fenoksikarbın optimal qatılığının (0,0001%) təsirinə qarşı ən yüksək həssaslıq, Rf 0,19 formasında qeydə alınmışdır. Bu zaman yeganə ingibirləşmə (-1,1%) turp kəpənəyində 24 saatdan sonra müşahidə olunmuşdur. Ümumiyyətlə, bu YHA turş fosfatazanın orqanizmdə səviyyəsinə stimüləedici təsir göstərir: ən yüksək Rf 0,19 üçün kələm kəpənəyində +26,2% (48 saat) və turp kəpənəyində +26,6%; Rf 0,45 formada +30,9% (48 saat) və Rf 0,63-də isə +23,6% (24 saat) qeydə alınmışdır (cədvəl 39).

Maraqlıdır ki, müxtəlif təbiətli YHA vasitəsilə hər 3 qrupa ekzohormonal müdaxilə esteraza kompleksi ferment forma-

larına da əhəmiyyətli dərəcədə təsir göstərmişdir (cədvəl 38, 39).

Cədvəl 39

***Pieridae*-in 5-ci yaş sürfələrinin hemolimfasında esteraza və turş fosfatazanın çoxsaylı formalarına fenoksikarbın təsiri ( fəallıq – şərti vahid) \*\*\*- ümumi fəallıq**

Fermentin adı	24 saat				48 saat		
	Rf	Yoxl. aseton	0,0001%	Fəal Ing.	Yoxl. aseton	0,0001%	Fəal. Ing.
<b><i>Pieris brassicae</i></b>							
Turş fosfataza 3.1.3.2	0,19	8,00± 0,07	8,21± 0,03	+2,6	7,85± 0,30	9,91± 0,12	+26,2
	0,25	-	-		-	-	
	0,46	9,29± 0,14	9,34± 0,24	+0,5	9,00± 0,17	9,79± 0,07	+ 8,8
	0,62	15,2± 0,31	16,0± 0,25	+5,4	15,3± 0,28	15,8± 0,18	+ 3,1
	***	32,5± 0,29	33,5± 0,41	+3,3	32,2± 0,79	35,5± 0,41	+10,4
<b><i>Pieris rapae</i></b>							
Turş fosfataza 3.1.3.2	0,19	5,36± 0,14	5,30± 0,23	- 1,1	4,81± 0,19	6,09± 0,34	+26,6
	0,25	-	-		-	-	
	0,45	8,22± 0,31	8,39± 0,17	+ 2,1	7,48± 0,55	9,79± 0,48	+30,9
	0,63	15,1± 0,50	18,7± 0,4	+ 23,6	17,2± 0,30	17,6± 1,14	+ 2,5
	***	28,7± 0,81	32,3± 0,48	+ 12,8	29,5± 0,77	33,5± 0,58	+ 13,6
<b><i>Pieris brassicae</i></b>							
Esteraza kompleksi 3.1.1	0,07	3,63± 0,03	3,83± 0,03	+ 5,5	4,10± 0,04	4,50± 0,11	+ 9,8
	0,19	4,65± 0,15	3,90± 0,21	- 16,1	5,17± 0,01	4,57± 0,32	- 11,6



Cədvəl 39 a

Esteraza kompleksi 3.1.1	0,29	4,28± 0,19	3,64± 0,15	- 15,0	4,46± 0,12	5,17± 0,29	+15,9
	0,50	5,75± 0,41	5,55± 0,28	- 3,5	5,41± 0,22	5,62± 0,14	+ 3,9
	0,96	5,83± 0,17	7,52± 0,07	+ 28,9	8,72± 0,50	10,3± 0,7	+17,5
	***	24,1± 0,32	24,4± 0,13	+ 1,2	27,9± 1,12	30,1± 0,23	+8,1
	<i>Pieris rapae</i>						
Esteraza kompleksi 3.1.1	0,15	5,85± 0,10	3,90± 0,17	-33,3	0,60± 0,05	izlər	-100,
	0,29	9,60± 0,15	7,39± 0,09	-23,0	4,10± 0,21	5,05± 0,51	+23,2
	0,50	1,50± 0,04	izlər	-100,0	7,58± 0,37	7,00± 0,28	- 7,7
	0,96	12,5± 0,23	15,3± 0,22	+22,1	17,1± 0,43	19,1± 0,67	+12,1
	***	29,5± 0,31	26,6± 1,05	+ 9,8	29,3± 0,80	31,2± 0,59	+ 6,2

Fenoksikarbin optimal qatılığının təsirinə qarşı ən yüksək həssaslığı Rf 0,19 forması göstərmişdir. Bu zaman yeganə inaktivləşmə (-1,1%) turp kəpənəyində 24 saatdan sonra qeydə alınmışdır. Ümumiyyətlə, bu YHA turş fosfatəzinin orqanizmdə səviyyəsinə stimüləedici təsir göstərir: ən yüksək effekt Rf 0,19 üçün kələm kəpənəyində +26,2% (48 saat) və turp kəpənəyində +26,6%; Rf 0,45 formada +30,9% (48 saat) və Rf 0,63-də isə +23,6% (24 saat) qeydə alınmışdır (cədvəl 39, a).

Beləliklə, turş fosfatəza fermentinin fəallığına istər ümumi, istərsə də molekulyar formalar səviyyəsində yuvenizasiya

nəticələri sübut edir ki, həşərat sinfinin *Noctuidae* zərərvericilərinə ingibirləşdirici, *Pieridae*-də stimüləedici, *Aphididae*-də isə növ, faza mənsubiyyətindən asılı olaraq, fəallaşdırıcı biokimyəvi cavab reaksiyası xarakterikdir.

Məlum olmuşdur ki, YHA vasitəsilə yuvenil hormonlarının titrinin dəyişdirilməsi, esteraza kompleksi fermentlərində dəyişikliklərlə müşayiət olunur. Belə ki, altozar 4z yuvenoidi pambıq və payızlıq sovkaları tırtıllarının hemolimfasında ilk 24 saat ərzində esteraza fəallığına ingibirləşdirici təsir göstərir: Rf 0,02 (-28,0%), 0,08 (-52,4%), 0,05 (-10,9%), 0,15 (-4,4%). Kiçik elektroforetik hərəkətli formalardan fərqli olaraq, orta Rf-lilərdə həmin effekt kəskin surətdə artır: müvafiq olaraq +11,3% və +53,2% (cədvəl 38). Analoji effekt, pambıq sovkasında 0,42-0,43 molekulyar formalarda və payızlıq sovkasında 0,43-0,45 formalarda 2-3-günlük puplarda qeydə alınır. Belə ki, ekzohormonal təsir esterazaların bu formasının +116,8% və 100,0% induksiyasına səbəb olur.

Böyük elektroforetik hərəkətə malik olan esteraza formaları da bu effekti nümayiş etdirmişlər. Pambıq sovkasının tırtıl fazası müstəsnaqlıq təşkil etməklə (ingibirləşmə -4,1% və -6,4%), payızlıq sovkasının (+11,7%, +9,7%) tırtıllarında və hər iki növün pup mərhələsində (+11,8%, +6,9%, +14,0%) stimüləedici effekt baş vermişdir. Maksimal nəticə, yəni esteraza qrupunun fəallığına induksiyaedici təsir, payızlıq sovkasının homogenizatında +90,9%-dən +174,5%-ə qədər effektivlə qeydə alınmışdır. Hemolimfadan fərqli olaraq, burada əlavə böyük Rf-li esterazalar identifikasiya olunmuşdur (cədvəl 38).

Sübut olunmuşdur ki, YHA-nın sovkalara xas olan bu biokimyəvi effekti ağ kəpənəklərə də aiddir. Bu zərərvericilərin hemolimfasında esterazaların ümumi fəallığı +44,5% artmış və yuvenilizasiyaya qarşı daha güclü cavab reaksiyasına 0,25 (+284,6%) malik olmuşlar.

Kələm sovkası tırtıllarının hemolimfasında ZR-515 və ZR-619 yuvenoidlərin təsirindən sonra yoxlama variantında

müəyyənləşməyən yeni bir molekulyar forma, Rf 0,31 qeydə alınmışdır (cədvəl 38, d). Görünür bu forma, (payızlıq və qamma sovkalarında Rf 0,25) YH və YHA-ya qarşı esteraza fəallığına malikdir və yuvenoidlərin hidrolizini həyata keçirir (*Schafellner et al., 2008*).

Məlum olmuşdur ki, YHA-nın biokimyəvi effekti tədqiq olunan zərərvericilərdən kələm sovkasının tırtıl hemolimfasında YHA kiçik Rf-ə malik formaları ingibirləşdirir: ZR-515 variantında 0,05 (-20,3%), 0,09 (-35,4%), 0,02 (-53,7%) və 0,05 (-99,2%), 0,09 (-17,5%) ZR-619 variantında.

Deməli, ZR-515 və ZR-619 yuvenoidləri kiçik elektroforetik hərəkətli esterazalara qarşı (0,12-0,24) əsasən fəallaşdırıcı təsirə malikdir. Bu zaman orta- və böyük Rf-li formalarda (0,47 və 0,55-0,67) fəallıq kəskin sürətdə azalır. Bu zaman müstəsnalığı 0,55 forma (cüzi stimulyasiya +3,6%) ZR-619 variantında nümayiş etdirir (cədvəl 38, b).

Qamma sovkasında (*Phytometra gamma*) yuvenilizasiyaya qarşı ən yüksək həssaslığa 0,07 esteraza formasında ifadə etmişdir: stimələdicici effekt +35,2% və +100,0%. Lakin orta- və böyük Rf-li molekulyar formalar, o cümlədən də ümumi esteraza fəallığı müdaxilədən sonra ingibirləşdirici effektlə kifayətlənmişdir.

Maraqlıdır ki, kələm kəpənəyinin 5-ci yaş tırtıllarında, qamma sovkasında olduğu kimi, yuvenilizasiyaya qarşı fəallaşdırıcı effekt 0,07 formada (+97,7%) qeydə alınır. Görünür ki, kələm kəpənəyində aşkar olunan stimələdicici effekt (+31,1%) həmin fəallaşma hesabına baş verir, çünki digər orta- və böyük Rf-li esterazalar ingibirləşməyə məruz qalırlar (cədvəl 38, e).

Nəticələrin analizi belə bir qənaətə gəlməyə imkan vermişdir ki, *Aphididae* zərərvericilərində YH-ın titrinin sintetik analoqlar vasitəsilə dəyişilməsinə qarşı cavab reaksiyası YHA-nın kimyəvi təbiətindən asılıdır. Belə ki, ZR-515-in müxtəlif inkişaf fazalarına təsiri, yonca mənənəsində eyni biokimyəvi nəticəni, yəni esterazaların maksimal səviyyədə ingibirləşməsinə

səbəb olmuşdur (-42,5%-dən -100,0%-ə qədər) (cədvəl 38, f). Baxça mənənəsində bu biokimyəvi effekt bir qədər fərqlidir. Belə ki, maksimal hormonal induksiya orta Rf-li forma 0,33-də (+171,9%) müşahidə olunur. Bu fəallaşma, esterazaların ümumi fəallığına təsir göstərir (+42,0%), halbuki ekzohormal müdaxilə böyük Rf-ə malik olan esterazalarda kəskin surətdə ingibirləşməyə məruz qalır.

Fenoksikarb 0,001%-li məhlulu baxça mənənəsində 0,33 esterazasının -30,5% inaktivləşməsinə səbəb olur (cədvəl 38, g, h). Bu zaman böyük Rf-li esterazalar da müxtəlif nəticə nümayiş etdirir: inaktivləşmə yalnız 0,71 (-64,5%) formada baş verir, digər esterazalarda (0,64 və 0,84) əsasən fəallıq stimula (+24,1 və +72,0%) olunur.

Kələm sovkasında bu effekt (cədvəl 38, h), esterazaların fəallığının kəskin azalması, hətta 0,05; 0,24; 0,65 formaların yox olması ilə müşayiət olunur. Maksimal hormonal induksiya 0,20 formada (+182,6%) baş verir. Qeyd etmək lazımdır ki, kələm sovkasının hemolimfasında fenoksikarbin optimal qatılığı, ona həssas olan (YH-esteraza) formanı Rf 0,34 müəyyənləşdirməyə imkan vermişdir. Həmin cədvəldə mənənələrə qarşı sınaqdan çıxarılmış kinopren YHA (ZR-777) esterazalara qarşı yüksək effekti nümayiş etdirmişdir. Belə ki, mənənənin növ mənsubiyyətindən asılı olaraq, Rf 0,33 esteraza (-21,6% - yonca və +26,7% baxça mənənəsində) fəallığına görə fərqlənmişdir.

Deməli, *Aphididae*-də bu esteraza forması, yuvenoidlərin təsirinə qarşı ən yüksək həssaslığa malikdir və bu nəticə, YH-ın metabolizmində həmin esterazanın xüsusi funksional əhəmiyyət kəsb etdiyini sübut edir. Ən mühüm nəticələrdən biri mənənələrdə fərqli esteraza forması, Rf 0,84 müəyyənləşməsidir (YHE).

Effektiv yuvenoid fenoksikarbin *Pieridae* zərərvericilərində esteraza kompleksinə təsiri fərqli olmuşdur (cədvəl 39). Belə ki, kələm və turp kəpənəklərinin 5-ci yaş tırtıllarına prepa-

ratın optimal dozası ilə təsirdən 24 saat sonra kiçik- və orta elektroforetik hərəkətə malik olan esterazaların ingibirləşməsi müşahidə olunur. Maraqlıdır ki, müdaxilədən sonra turp kəpənəyində 0,50 esteraza forması tamamilə itir. Böyük Rf-li esteraza 0,96 müvafiq olaraq, +28,9% və +22,1% stimule olunur. Ekzohormonal təsirdən sonra 48 saatdan sonra kələm kəpənəyində esteraza fəallığının stimuleedici effekti dəyişilməz qalır və 24 saatdan sonra inaktivləşmə orta Rf formalarda stimulyasiya ilə (+15,9% və +3,9%) əvəz olunur. Bu formalar, fenoksikarba qarşı yüksək həssaslığı turp kəpənəyində də nümayiş etdirir.

### **IV.3. Diapauzanın formalaşması və gedişi prosesində fermentlərin fəallığına yuvenoidlərin təsiri**

Həşəratın fizioloji sakitlik halına YHA ilə ekzohormonal müdaxilənin nəticələri, zərərvericilərə qarşı mübarizə tədbirlərinin işlənilib hazırlanmasında mühüm əhəmiyyət kəsb edir. Sübut olunmuşdur ki, YHA təsiri nəticəsində təzahür edən çoxşəkili cavab reaksiyaları, əsasən də həşəratın fizioloji sakitlik halından asılıdır. Diapauza zamanı, yəni bioloji fəal maddələrin mənbələrinin təcrid edildiyi zaman, metabolizm müxtəlif dərəcədə, təkamülcə daha qədim olan qlikolitik proseslərlə əvəz olunur. Ona görə də belə bir şəraitdə əhəmiyyət kəsb edən fermentlərin fəallığının hormonal induksiyasının tədqiqi xüsusən maraqlıdır. Yuvenil hormonlarının inkişaf prosesini tormozlayıb, diapauza mexanizminin işə salınmasında passiv rolunu nəzərə alaraq, bu halın formalaşması və gedişində mühüm rol oynayan fermentlərin fəallığına yuvenilizasiyanın təsirinin öyrənilməsi xüsusi əhəmiyyət kəsb edir.

Tədqiqatda *Noctuidae*, *Pieridae* fəsilələrinə aid olan dərin və dayanıqlı pup diapauzası xas olan növlərlə yanaşı, qeyri-dayanıqlı tirtil diapauzası (*Agrotis segetum*) keçirən zərərverici sınaqdan çıxarılmışdır (cədvəl 40). Göründüyü kimi, diapauza-

qabağı mərhələdə və diapauzanın gedişi zamanı bir sıra mühüm dəyişikliklər baş verir.

C ə d v ə l 40

**Noctuidae, Pieridae zərərvericilərində diapauzanın formalaşması və gedişi zamanı turş fosfatazanın xüsusi fəallığına (mkmol·10<sup>-3</sup>/dəq·mq/zülalə) yuvenoidlərin ekzohormonal təsiri**

Növlər və təsir fazası	Variantlar	Diapauzaqabağı mərhələ	Diapauza
<b><i>Heliothis armigera</i>:</b> 2-3 günlük puplar	Altozar (0,01%)	21,5 · 10 <sup>-3</sup>	55,4 · 10 <sup>-3</sup>
	ZR-515 (0,01%)	11,2	30,0
	ZR-619 (0,01%)	7,8	51,2
	F 0,0001%	4,1	27,4
	Yoxlama	58,3	81,5
<b><i>Barathra brassicae</i>:</b> 2-3 günlük puplar	Altozar (0,01%)	12,3 · 10 <sup>-3</sup>	71,2 · 10 <sup>-3</sup>
	ZR-515 (0,01%)	22,5	88,9
	ZR-619 (0,01%)	18,7	107,2
	F 0,0001%	7,7	45,3
	Yoxlama	39,7	215,0
<b><i>Agrotis segetum</i>:</b> qışlayan tırtıllar	Altozar (0,01%)	10,1 · 10 <sup>-3</sup>	48,8 · 10 <sup>-3</sup>
	ZR-515 (0,01%)	8,8	50,7
	ZR-619 (0,01%)	6,9	53,5
	F 0,0001%	10,9	53,9
	Yoxlama	41,0	79,5
<b><i>Pieris brassicae</i>:</b> 2-3 günlük puplar	Altozar (0,01%)	3,5 · 10 <sup>-3</sup>	73,3 · 10 <sup>-3</sup>
	ZR-515 (0,01%)	7,3	373,3
	ZR-619 (0,01%)	6,9	306,7
	F 0,001%	2,5	103,3
	F 0,0001%	2,9	133,3
	Yoxlama	27,3	300,0
<b><i>Pieris rapae</i>:</b> 2-3 günlük puplar	Altozar (0,01%)	4,2 · 10 <sup>-3</sup>	93,3 · 10 <sup>-3</sup>
	ZR-515 (0,01%)	6,1	80,0
	ZR-619 (0,01%)	6,3	100,0
	F 0,001%	3,8	66,7
	F 0,0001%	3,1	100,0
	Yoxlama	28,1	213,3

Belə ki, maksimal fəallıq ( $373,3 \cdot 10^{-3}$ ) *Pieris brassicae* kəpənəyində qeydə alınmışdır. Fermentin nisbətən yüksək fəallığı kələm, turp kəpənəklərində və kələm sovkasında ZR-619, fenoksikarb(F 0,0001%) variantlarında müşahidə edilmişdir. Turş fosfatazanın minimal xüsusi fəallığı isə ağ kəpənəklərin fenoksikarb yuvenoidinin təsiri nəticəsində baş vermişdir (cədvəl 40). Göründüyü kimi, ekzohormonal müdaxilə diapauzanın formalaşması və diapauzaya hazırlıq dövründə turş fosfatazanın fəallığının ingibirləşməsinə səbəb olur. Bu biokimyəvi effekt, ayrı-ayrı növlər üçün aşağıdakı kimi xarakterizə olunur: pambıq sovkası -63,1-93,0%, kələm sovkası -69,0-80,6%, payızlıq sovkası -75,4-83,2%, kələm kəpənəyi -73,3-89,4%, turp kəpənəyi -77,6-89,0% (cədvəl 40).

Məlum olmuşdur ki, ingibirləşdirici effektin ifadə olunmasına baxmayaraq, bu zaman təcrübə variantlarında diapauzanın gedişi prosesində fosfatazanın fəallığı artır və həmin göstərici sabit qalır. Belə ki, bu qanunauyğunluq *Noctuidae* fəsiləsinin nümayəndələrindən pambıq sovkasında -2,6-6,6 dəfə, kələm sovkasında -4,0-5,9 dəfə, payızlıq sovkasında -4,8-7,6 dəfə, *Pieridae* növlərindən kələm kəpənəyi -20,9-51,5 dəfə və turp kəpənəyində isə 13,1-32,3 dəfəyə bərabər olmuşdur.

Deməli, turş fosfataza fermentinin fəallığı, diapauza zamanı ağ kəpənəklərdə sovkalara nisbətən yüksək olur. Nəticələrin müqayisəli analizi sübut edir ki, turş fosfatazanın fəallığında baş verən dəyişikliklər həm diapauzaqabağı mərhələdə zülal mübadiləsi və metabolizm üçün vacib olan fermentlərin fəallığı arasında asılılıq ilə, həm də diapauza zamanı üsvü birləşmələrin qarşılıqlı çevrilmə proseslərinin ekoloji amillərdən, xüsusən də temperaturdan asılılığını nəzərə alsaq, inaktivləşdirici effekt hesabına onun həmin reaksiyalarda iştirakının pozulması ilə əlaqədardır.

Fizioloji sakitlik halının formalaşması və gedişində mühüm əhəmiyyət kəsb edən ferment suksinatdehidrogenazdır (SDG).

*Noctuidae, Pieridae* zərərvericilərində diapauzanın formalaşması və gedişi mərhələsində suksinatdehidrogenazın fəallığının (nmol/dəq 1 mq zülalə) YHA-nın ekzohormonal təsiri ( $p < 0,01 - < 0,001$ )

Növlər və variantlar	Diapauzaqabaqı mərhələ	HOMOGENİZAT		PİY CİSMİ	
		D i a p a u z a		D i a p a u z a	
		başlanğıc	son	başlanğıc	son
<b><i>Heliothis armigera</i></b> 2-günlük pup					
Yoxlama	2,3±0,14	2,09±0,0	1,63±0,0	-	-
Aseton	0,73±0,0	0,38±0,0	0,10±0,0	-	-
ZR-515 0,01%	0,30±0,0	0,18±0,0	0,11±0,0	-	-
ZR-619 0,01%	0,61±0,0	0,21±0,0	0,18±0,0	-	-
F 0,0001%	0,27±0,0	0,17±0,0	0,09±0,0	-	-
Altozar 0,01%	0,06±0,0	0,38±0,0	0,25±0,0	-	-
<b><i>Agrotis segetum</i></b> VI yaş tırtıllar					
Yoxlama	1,85±0,1	2,45±0,2	1,89±0,0	0,58±0,0	0,76±0,05
Aseton	1,56±0,0	2,11±0,1	0,98±0,0	0,31±0,0	0,58±0,01
ZR-515 0,01%	1,30±0,0	1,20±0,0	0,25±0,0	-	-
ZR-619 0,01%	0,98±0,0	0,71±0,0	0,13±0,0	-	-
F 0,0001%	1,24±0,0	0,95±0,0	0,73±0,0	0,11±0,0	0,36±0,02
Altozar 0,01%	0,24±0,0	1,13±0,0	0,55±0,0	-	-
<b><i>Barathra brassicae</i></b> 2-günlük pup					
Yoxlama	4,00±0,2	3,66±0,1	2,56±0,0	2,11±0,0	2,59±0,01
Aseton	3,47±0,1	2,89±0,2	1,46±0,0	0,73±0,0	1,15±0,0
ZR-515 0,01%	1,48±0,1	1,33±0,1	0,65±0,0	-	-
ZR-619 0,01%	0,65±0,0	0,41±0,0	0,15±0,0	-	-
F 0,0001%	0,64±0,0	0,30±0,0	0,12±0,0	0,28±0,0	0,13±0,006



Cədvəl 41 a

<b><i>Phytometra gamma</i></b> V yaş tırtıl (qışlama)					
Yoxlama	1,79±0,0	2,35±0,1	2,08±0,0	-	-
Aseton	1,44±0,0	1,75±0,0	1,09±0,0	-	-
ZR-515 0,01%	0,29±0,0	0,15±0,0	0,11±0,0	-	-
ZR-619 0,01%	0,40±0,0	0,25±0,0	0,17±0,0	-	-
<b><i>Pieris brassicae</i></b> 2-günlük pup					
Yoxlama	3,53±0,0	3,91±0,2	2,85±0,1	3,34±0,1	4,8±0,14
Aseton	3,00±0,2	3,14±0,0	1,17±0,0	1,96±0,1	2,12±0,0
ZR-515 0,01%	0,62±0,0	0,31±0,0	0,27±0,0	1,63±0,1	1,75±0,0
ZR-619 0,01%	0,48±0,0	0,94±0,0	0,19±0,0	0,63±0,0	0,08±0,0
F 0,0001%	1,59±0,0	1,15±0,1	0,29±0,0	0,31±0,0	0,23±0,0
Altozar 0,01%	0,25±0,0	0,79±0,0	0,29±0,0	1,06±0,0	0,35±0,0
<b><i>Pieris rapae</i></b> 2-günlük pup					
Yoxlama	5,31±0,2	4,68±0,2	3,15±0,0	4,73±0,1	4,95±0,2
Aseton	4,86±0,0	4,11±0,1	0,87±0,0	3,35±0,2	3,57±0,0
ZR-515 0,01%	0,32±0,0	0,25±0,0	0,18±0,0	0,19±0,0	0,27±0,0
ZR-619 0,01%	0,91±0,0	0,61±0,0	0,2±0,01	0,62±0,0	0,33±0,0
F 0,0001%	0,3±0,01	0,23±0,0	0,08±0,0	0,21±0,0	0,25±0,0

Müəyyən edilmişdir ki, YHA-nın optimal qatılıqları ilə 2-günlük puplara və son yaş mərhələsində olan tırtıllara ekzo-hormonal təsir diapauza zamanı (*Pieridae* –də isə həmçinin diapauzaqabağı mərhələdə) bu fermentin fəallığının kəskin azalmasına səbəb olur (cədvəl 41, a). Məlumdur ki, SDG qlikolitik proseslərin, həmçinin anaerob şəraitdə gedən çevrilmələrin əsas biokimyəvi göstəricilərindən biridir. Aşkar edilmişdir ki, biokimyəvi effekt yoxlama varizntına nisbətən *Noctuidae* fəsilə-

sində - pambıq sovkası 3,7-37,5, payızlıq sovkası 1,2-7,7, kələm sovkası 2,7-6,3, qamma sovkasında, yəni diapauzasız inkişafın xas olduğu növdə 4,5-6,2 dəfə; *Pieridae* fəsiləsində isə kələm kəpənəyi 2,2-14,1 və turp kəpənəyi 5,8-17,7 dəfə təşkil edir.

Eksperimental yolla təsdiqlənmişdir ki, fizioloji sakitlik halının başlanması ilə əlaqədar olaraq, SDG-nin fəallığı, yoxlama variantlarının (təmiz və aseton) dinamikasından asılı olmadan, həmişə eyni qanunauyğunluqla dəyişir. Bu, həm bütöv orqanizm səviyyəsində (homogenizat), həm də piy cismində diapauzanın sonuna qədər fasiləsiz inaktivləşmənin davam etməsidir ( $p < 0,01 - < 0,001$ ). Bu zaman müstəsnalığı ZR-515 variantında kələm kəpənəyinin piy cismində qeydə alınmışdır: yoxlama və təcrübə nəticələri arasında eyni qanunauyğunluq, yəni müvafiq olaraq +7,4% və 42,1% stimulyasiya müşahidə olunur.

Beləliklə, nəticələr sübut edir ki, fototermoperiodik baxımından, qeyri-əlverişli şəraitdə anaerob proseslərin inaktivləşməsi baş verir və pup ilə tırtıl diapauzaları arasında suksinatdehidrogenaza fəallığının dinamikasında kəskin fərq olmur. Nəticələrdən göründüyü kimi, yuvenil hormonları metabolik proseslərin xarakterinin müəyyənləşməsində (oksibiozla hidrolizin nisbətində) iştirak edirlər. Belə ki, süni yolla YH-ın titrinin dəyişilməsi, metabolik proseslərin lazım olan dövrdə (qabıqdəyişmə, metamorfoz, diapauza) birinin-digəri ilə əvəz olunmasını pozur və bununla da fərdlərin qışlaması üçün anormal şərait yaranır.

## F Ə S İ L V

### KƏND TƏSƏRRÜFATINDA HORMONLAR VƏ ONLARIN SİNTETİK ANALOQLARININ TƏTBİQİ

Hormonlar və onların fəal analoqlarının çoxsaylı sınaqları göstərir ki, bu birləşmələr həm bitki mühafizəsi sistemində zərərvericilərin sayının azalması, həm də xeyirli həşərat növlərinin (tut ipəkqurdu, bal arısı, trixoqramma) məhsuldarlığının yüksəldilməsi və xəstəliklərə qarşı dözümlü olmaları üçün müvəffəqiyyətlə istifadə edilə bilirlər.

Həşəratın böyümə və inkişafını tənzimləyən amil kimi, bu birləşmələrin tətbiqinin effektivliyi, preparatın seçilmiş dozəsindən, fərdi inkişafın fazasından, konkret növün həssaslıq dərəcəsindən asılıdır. Malik olduqları bir sıra nadir xüsusiyyətlərinə görə, yəni bioloji fəallıq, növ spesifikliyi və onurğalı heyvanlar üçün az toksiki olmaları, hormonabənzər preparatları, bitkilərin zərərvericilərdən mühafizəsi sistemində, o cümlədən də xeyirli növlərin həyat fəaliyyətinin tənzimlənməsində mühüm yer tutmalarına imkan verir.

Xeyirli həşərat növlərində YHA-nın istifadəsi ilkin mərhələdə ipəkçilik sahəsində sınaqdan çıxarılmışdır. Belə ki, XX əsrin 40-cı illərində YH-I vasitəsilə (inyeksiya və ya topikal) müdaxilə (0,1-10 mkq/fərdə) nəticəsində baramanın çəkisinin artması, RNT-nin sintezinin güclənməsi və DNT-nin isə ingibirləşməsinə nail olmuşlar (*Akai et al., 1973*). Sonrakı tədqiqatlar nəticəsində müəyyənlanmışdır ki, YH-ın 5-ci yaş tırtıllara təsiri mühitin temperatur və işıq şəraitindən asılıdır. Metoprenin (ZR-515) ipəkqurdunun məhsuldarlığına təsiri tədqiq olunarkən aşkar edilmişdir ki, tırtıl fazasının 5-ci yaşın əvvəlində fərdlərin preparatla işlənməsi (0,1-1 mkq/fərdə), qidalanma dövrünün 5-24 saata qədər uzanmasına və baramanın, həmçinin də ipək qatının çəkisinin artımına səbəb olur. YHA ilə təsiri 5-ci yaşın ortalarında apardıqda maksimal artım əldə olunmuşdur. Lakin

bu zaman baramanın toxunmasında nisbətən az sayda tırtıl iştirak etmişdir. Belə ki, metoprenlə yuvenilizasiya 5-ci yaşın sonunda aparıldıqda fərdlərin kütləvi şəkildə barama toxuması ilə yanaşı, baramaların çəkisinin də ən yüksək artımı qeydə alınmışdır. Metoprenin təsirinə qarşı erkək fərdlər daha yüksək həssaslıq nümayiş etdirmişlər (*Kamada et al., 1979*).

Yuvenil hormonunun digər analogları, xüsusən də 734-II, 738, ZR-512 (altozar) əhəmiyyətli dərəcədə bioloji fəallıq nümayiş etdirmişlər, yəni bu zaman tırtıl fazasında 5-ci yaş dövrünün uzanması, ipək qatının kütləsi və sapın uzunluğunun artması baş vermişdir (*Akai, 1979*). Bu baxımdan, ən perspektiv YHA kimi “Manta” preparatı hesab olunur. Bu birləşmə, tut ipəkqurdunun məhsuldarlığını artırmaq məqsədilə, metoprenin əsasında sintez olunmuşdur (*Kobari, Akai, 1978*).

Beləliklə, ipəkqurdu məhsuldarlığını artırmaq məqsədilə, YHA-dan istifadə zamanı yüksək nəticə əldə etmək üçün əsas şərtləri yerinə yetirmək lazımdır: 1) preparatın optimal dozalarını; 2) tırtılların təsir vaxtını; 3) ekzihormonal təsirdən sonra tırtılların saxlanma şəraiti; 4) preparata qarşı cinsin və ya hibridin həssaslıq dərəcəsini müəyyənləşdirmək lazımdır (*Kutuzova və b., 1981; İvanova və b., 1983*).

İlk dəfə olaraq, həşəratın qabıqdəyişmə hormonuna qarşı olan maraq, yeni növ insektisidləri sintez etmək problemini gündəmə gətirmişdir. Belə ki, ekdizonlar öz xüsusiyyətlərinə görə, III nəsil insektisidlərə qarşı olan tələblərə cavab verirdilər, yəni onar istiqanlı heyvanlar üçün toksiki deyil, onlara növ spesifikliyi xasdır və təsirdən sonra zərərli həşəratlarda rezistentlik inkişaf etmir.

Xeyirli həşəratların çoxalması zamanı qidaya fitoekdizonların əlavə edilməsi nəticəsində say artımına nail olunması xəbəri mühüm məlumatlardan biri idi. Hazırda fitoekdizonlar YHA ilə birlikdə kompleks şəkildə ipəkçilikdə məhsuldarlığın artırılması üçün istifadə edilir. Tut ipəkqurdunun 5-ci yaş tırtıllarının yalnız yuvenoidlə işlənilməsi, baramanın toxunması

müddətinin uzadılmasına şərait yaratdığı halda, fərdlərin qidasına fitoekdizonların əlavə edilməsi bu prosesin sinxronlaşmasına səbəb olur (*Wei-shan Chou, Horng-sheng Lu, 1980*).

Uzun illər boyu aparılmış tədqiqatların nəticəsində məlum olmuşdur ki, ekzogen qabıqdəyişmə hormonları tut ipəkqurdunun virus infeksiyalarına qarşı davamlılığını artırır. Belə ki, 4-cü yaşda sitoplazmatik poliedroz virusu ilə yoluxmuş fərdlərə 5-ci yaşda ekdisteronun daxil edilməsi, xəstə tırtılların faizini xeyli aşağı salmışdır. *Heliothis virescens*-də isə xəstə fərdlərə ekdisteronun daxil edilməsi tamamilə bu infeksiyanın inkişafının qarşısını almışdır. Müəlliflərin fikrincə, ekzogen ekdisteron sahibin hüceyrələrində zülalların və nuklein turşularının mübadiləsini stimula etməklə, onların metabolitlər uğrunda rəqabət hesabına viruslara qarşı davamlılığını artırır (*Çernış, 1983*).

Hazırda tut ipəkqurdunda ipək hasilatının endokrin aspektləri əməli surətdə tədqiq olunmamışdır. Bu problemi araşdırarkən qarşıya çıxan əsas suallar bunlardır: 1) Ekdizonlar və ya YH real olaraq ipək ifrazına cəlb olunurmu? 2) Fibroin və seritsin genlərinin fəallaşması və inaktivləşməsinə cavabdeh olan xüsusi bir amil varmı?

Fibroin mRNT-nin sintezi dinamikasının tədqiqi nəticəsində məlum olmuşdur ki, fibroin genlərinin transkripsiyasının kəsilməsi son tırtıl qabıqdəyişməsi dövrünə təsadüf edir. Bundan sonra fibroinin mRNT molekulları tamamilə parçalanır (*Filippoviç, Kutuzova, 1985*).

Fibroin genlərinin transkripsiyası yenidən yalnız qabıqdəyişmədən sonra tırtılların fəal qidalanma dövründə işə salınır. Bu, ipəyin fibroin molekullarının kiçik molekulyar fraqmentini kodlaşdıran mRNT-nin səviyyəsinin dəyişildiyini sübut edir.

Endogen qabıqdəyişmə hormonları ilə ipəkayırın vəzilərin funksional fəallığının müqayisəli analizi nəticəsində mü-

əyyən edilmişdir ki, ipəkayırın vəzilərin hüceyrələri ekdi-steroidlər üçün hədəf deyil (*Garel, 1983*).

Qeyd etmək lazımdır ki, YH-ın fibroin və seritsinin biosintezində rolu fərqlidir. Belə bir fikir irəli sürülür ki, ipəkayırın vəzilər YH üçün hədəf toxumadır. Belə ki, nişanlanmış YH-ın 5-ci yaşın üçüncü günü inyeksiyası göstərmişdir ki, 24 saatdan sonra nişanənin çox hissəsi ipəkayırın vəzinin arxa hissəsində müəyyənləşdiyi halda, bağırsağın və piy cisminin intequmentində tamamilə aşkar edilməmişdir. Nişanlanmış metopren də *Bombyx mori* –nin bədəninə tez daxil olaraq, bütün toxumalarda yayılmış və 24 saatdan sonra absorbsiya edilmiş yuvenoidin yarısı bədəndən xaric olmuşdur (*Shimada et al., 1981*).

Yuvenoidlərin ipəkayırın vəzilərin böyüməsinə və ipək zülallarının sintezinə təsirinin nəticələrinin ətraflı tədqiqi onu göstərmişdir ki, preparatlarla applikasiyanı tırtılların 5-ci yaşının əvvəlində apardıqda, öncə vəzilərin böyüməsi zəifləyir və burada ipək zülallarının sintezi ingibirləşir. Lakin bu göstəricilər çox tez bir zamanda bərpa olunur, hətta yoxlama variantının tırtıllarına nisbətən əvvəlki miqdardan da yüksək olur. Maraqlıdır ki, yuvenilizasiya 5-ci yaşın sonunda aparıldıqda ipək zülallarının sintezi kəskin surətdə azalır və sonradan ilkin səviyyəyə çatmır.

Aşkar edilmişdir ki, YH-I ilə işlənmiş tırtıllara ekdisteronun inyeksiyası pupun inkişaf proqramını açır (*Calvez, 1981*). Deməli, tut ipəqurdunun son tırtıl yaşının birinci mərhələsində sıx YH-ın fəaliyyəti ilə bağlı olur. Bu, pup proqramının realizə olunmasına mane olur və tırtıl fazasının halını saxlayır. Hər iki proqramın realizə oluna bildiyi ikinci mərhələ ərzində pup proqramının inkişafı stabil olmur, çünki kifayət qədər YH-ın iştirakı genomun ekspressiyasına mane olur. Görünür, son yaşın sonunda tırtıllar ekzogen YH-a qarşı həssas olurlar və bu zaman pup proqramının stabilləşməsi üçün ekdisteronun təsiri kifayət edir. İkinci mərhələdə proqramın realizə

olunmasında dəyişikliklər yalnız ekdisteronun inyeksiyası nəticəsində mümkündür. Bu, yuxarıda qeyd olunan konsepsiyayı təsdiqləyir, yəni tut ipəkqurdu tırtıllarının genomunun reprodüksiyası YH-ın iştirak etmədiyi bir şəraitdə ekdisteronun təsiri nəticəsində baş verir.

Müasir dövrdə müxtəlif zərərli həşərat qruplarına qarşı mübarizədə ətraf mühit, xeyirli növlər və insan üçün daha təhlükəsiz ekoloji preparatların axtarışı, hormonlar, onların analogları və antihormonlardan insektisid kimi istifadə fikrini formalaşdırmışdır. Məlumdur ki, bu birləşmələr həşəratların böyümə və inkişaf tənzimləyiciləridir. Zərərli həşərat növlərinin sayına nəzarət konsepsiyası mahiyyətinə və əhəmiyyətinə görə fundamental xarakterə malikdir. Belə ki, onun sayəsində III, IV və V nəsil insektisidlərin yaranması üçün prinsipial cəhətdən yeni və çox ümid verən üsul formalaşmışdır. Bu insektisidlərin təsiri həşərat orqanizminin hormonal statusunun pozulmasına əsaslanır.

Hazırda qəti şəkildə qeyd etmək olar ki, bu yeni konsepsiya “pestisid sindromu” adlandırılan çətinliyin aradan qaldırılmasına imkan yaratmışdır. “Pestisid sindromu” istifadə olunan I və II nəsil insektisidlərin təsirinin nəticələri ilə bağlı idi. Belə ki, bu preparatların təsiri həşəratda fermentativ proseslərin yatırılmasına əsaslandığı üçün onların sistematik şəkildə istifadə edilməsi zərərvericilərin çox davamlı populyasiyalarının formalaşmasına şərait yaradırdı.

İlk dəfə olaraq, YH-ın potensial insektisid kimi tətbiqinin mümkünlüyü fikri Vilyams tərəfindən (*Williams, 1959, 1961*) irəli sürülmüşdür. Belə ki, o, *Hyalophora cecropia* ipəkqurdunun qarınıcığında YH ekstraktını əldə etdikdən sonra bu müəllif belə nəticəyə gəlmişdir ki, həşəratlar öz hormonlarına qarşı davamlı ola bilməzlər. Bu fikirdən sonra intensiv surətdə yuvenil hormonlarının kimyəvi tərkibi tədqiq olunmağa başlanmışdır. Bu zaman *Tenebrio molitor*-un ekskrementlərindən YH fəallığına malik olan farnezol və farnezal birləşmələri əldə

edilmişdir (*Filippoviç, Kutuzova, 1985*). Sonradan *Pyrrohocoris apterus* taxtabitisinin biologiyası öyrənilərkən Çexoslavakiya və ABŞ-da Slama tərəfindən həmin növün sürfələrinin inkişafını tormozlayan amilin kağız olduğu müəyyənlanmışdır. Həmin kağızın fəal komponenti – yuvabion identifikasiya edilmişdir (*Slama, Williams, 1966*). Məlum olmuşdur ki, yuvabion yalnız *Pyrrohocoridae* fəsiləsinə qarşı spesifik təsirə malikdir, digər yaxın fəsilələrin nümayəndələrinə qarşı belə fəallıq göstərmir.

Beləliklə, həmin dövrdən kənd təsərrüfatı bitkilərinin zərərvericilərinə seçici təsir göstərən, lakin xeyirli həşərat növləri üçün zərərli olmayan YHA-nın fəal axtarışı başlanmışdır.

Hazırda təbii YH-ın təsirini imitasiya edən, müxtəlif kimyəvi struktura malik olan və “III nəsil pestisidlər” adlanan 5000-dən artıq YHA sintez edilmişdir. İlk dəfə olaraq, Slama və əməkdaşları (*Slama et al., 1974*) yuvenoidlərin təsnifatı, xarakteristikasını yaratmağa və sintez sxemini tərtib etməyə cəhd etmişlər. Müasir dövrdə yuvenoid fəallığına malik olan çoxlu sayda birləşmələr müəyyənlanmışdır ki, onlar 14 qrup şəkildə V.N. Burov tərəfindən (*Burov, 1983*) xarakterizə olunmuşdur.

Qeyd etmək lazımdır ki, sintez edilmiş yuvenoidlərin irihəcmli bioloji sınaqları əsasında müxtəlif zərərvericilərə qarşı mübarizədə yüksək fəallığa malik olan daha effektiv preparatlar əldə olunmuşdur. Lakin əməli surətdə yalnız bir hissəsi tətbiq üçün yararlı hesab olunur. Belə ki, meyvə və sitrus bitkilərinin zərərvericilərinə qarşı mübarizədə istifadə olunanlar ZR-512, ZR-777 5E, epofenap (R 010-3108) və metoprendir (ZR-515). Fenoksikarb yeni sintez olunmuş və sınaqdan tam şəkildə çıxarılmamış yuvenoiddir ki, ilk dəfə olaraq *Noctuidae, Pieridae, Aphididae* fəsilələrinin azərbaycan populyasiyaları üzərində sınaqdan çıxarılmışdır (*Kuliyeva, 1999*).

Çoxillik tədqiqatlar nəticəsində (1989-1998-ci illər ərzində) həşərat sinfinin *Noctuidae, Pieridae* və *Aphididae* zərərvericilərinin azərbaycan populyasiyaları üzərində yuvenoidlər



ZR-512, ZR-515, ZR-619, ZR-777 və fenoksikarb (insekar) sınaqdan çıxarılmış, onların morfoloji, fizioloji və biokimyəvi effektlərinin əsasında Azərbaycan şəraitində tətbiqi sxemləri tərtib edilmişdir (№ 5-7). Həmin sxemlərdə YHA-dan istifadənin vaxtı, üsulları, preparata qarşı zərərvericilərin həssaslıq dərəcəsi və c. təqdim olunmuşdur (*Kuliyeva, 1999*). Tərtib olunan sxemlərdə YHA-dan istifadənin vaxtı və təsirin fazası (sxem № 5,a) Azərbaycanın konkret regionları səviyyəsində təqdim olunur.

S x e m № 5

***Noctuidae, Pieridae, Aphididae*-nin təbii populyasiyalarına qarşı Azərbaycanda yuvenoidlərdən istifadənin ən effektiv vaxtları**

N ö v l ə r	Təsir fazası	Nəsil və YHA-nın təsirin tarixi	R a y o n l a r
<i>Heliothis armigera</i>	Tırtıl IV-V	II (8-15/VII) III (5-12/VIII) II (10-17/VII) III (8-15/ VIII)	Neftçala, Sabirabad Bərdə, Ağdam
<i>Barathra brassicae</i>	Tırtıl V	I (10-15/V) II (17-20/VII) III (17-22/IX) I (27/VI-10/VII) II(25-30/VIII) III (18-22/X)	Quba, Xaçmaz Abşeron
<i>Agrotis segetum</i>	Tırtıl V-VI IV-V V-VI	I (25/VI-10/VII) II (17-25/VIII) III (15-20/X) I (15-20/VI) II(yay diapauzası 25-75% fərdə) III (12-17/IX)	Quba, Xaçmaz, Qusar Abşeron
<i>Phytometra gamma</i>	Tırtıl IV-V	II (17-20/V) III (17-20/VI) IV (15-17/IX) II (15-17/V)	Ağdam, Bərdə Abşeron

Sxem № 5 (a)

<i>Phytometra gamma</i>	Tırtıl IV-V	III (13-17/VI) IV (15-20/VIII) V (17-20/IX)	Abşeron
<i>Pieris brassicae</i>	Tırtıl V	I (15-20/VI) I (20-25/V)  I (15-20/VI) II (17-20/VII) III (17-20/VIII) IV (25-27/IX)	Bərdə, Ağdam Lənkəran  Abşeron Ağdam Bərdə
<i>Pieris rapae</i>	Tırtıl V	I (20-25/V) II (17-25/VI) III (25-25/VIII) IV (20-25/IX) (27/IX-10/X)	Ağdam, Bərdə Abşeron
<i>Aphis gossypii</i>	Sürfələr	May ayının II dekadasından iyun ayının I dekadasına- dək  10-12/VII	Ağdam, Bərdə  Abşeron
<i>Aphis craccivora</i>	Sürfələr	May ayının II-III dekadasından iyunun I dekadasınadək	Ağdam, Bərdə və Abşeron

Mənənə populyasiyalarına asinxronluğun xas olduğunu nəzərə alaraq, yuvenilizasiyanın nəticələri həyat tsiklinin sürəkliyindən asılı olur. Birinci 2-3 nəsildə qanadlı fərdlərin üstünlük təşkil etdiyi üçün yuvenilizasiyanı vizual yoxlamadan sonra aprel-may aylarından aparmaq məqsəduyğundur.

Yuvenilizasiya zamanı əhəmiyyət kəsb edən ikinci göstərici, növ üçün preparatın optimal dozasının müəyyənlişməsidir. Yuvenilizasiyanın məqsədi dərhal zərərvericinin məhv edil-

məsi deyil, onun morfogenezi və reproduktiv inkişafının pozulması olduğu üçün preparatın optimal dozasının tapılması və qiymətləndirilməsi vacibdir.

Eksperimental yolla sübut olunmuşdur ki, həşəratların müxtəlif qruplarına YHA selektiv təsir göstərir və effektlər eyni cür olmur, çünki növlərin preparata qarşı həssaslıq dərəcəsi fərqlidir. Morfofizioloji və biokimyəvi effektlərin ballara görə qiymətləndirilməsi nəticəsində (bax: II.4) həssaslıq dərəcəsini müəyyənləşdirmək olar (sxem 6).

S x e m № 6

**Fizioloqo-biokimyəvi effektlər əsasında *Noctuidae*, *Pieridae*, *Aphididae* zərərvericilərinin müxtəlif YHA-ya qarşı həssaslıq dərəcəsi**

Yuvenoidlər	H ə s s a s l ı q d ə r ə c ə s i		
	yüksək	orta	zəif
Altozar 4z	Qamma sovkası, kələm və turp kəpənəyi	Pambıq, payızlıq və kələm sovkaları	Yonca və baxça mənənələri
ZR-515	Pambıq, qamma və payızlıq sovkaları, kələm və turp kəpənəkləri	Kələm sovkası, baxça və yonca mənənələri	-
ZR-619	Payızlıq, qamma sovkaları. Kələm və turp kəpənəkləri	Pambıq sovkası, baxça və yonca mənənələri	Kələm sovkası
ZR-777	Baxça və yonca mənənələri	-	-
Fenoksikarb	Pambıq, payızlıq, qamma, kələm sovkaları; kələm və turp kəpənəkləri; yonca və baxça mənənələri	-	-

## S x e m № 7

**Azərbaycan şəraitində pambıq və tərəfəz bitkilərinin zərərvericilərdən (*Noctuidae*ç *Pieridae*ç *Aphididae*) mühafizə sistemində yuvenoidlərdən istifadə** (\*-su məhlulu;\*\*-aseton yalnız laboratoriya populyasiya üçün, təbiətdə yağ məhlulu)

N ö v l ə r	Sayın qeydiyyat üsulu	Təsir metodu	Preparat (optimal dozası %-lə)
<i>Heliothis armigera</i>	vizual	Çiləmə və preparat çöküntüsü ilə kontakt	ZR-515(0,01%)*, ZR-619 (0,01%), altozar (0,01%), Fenoksikarb (0,0001%)**
<i>Agrotis segetum</i>	vizual	1:100 nisbətində yuvenoid+kombikorm cəlbədiçi qarışıqla	ZR-515, ZR-619, altozar (50kq/h normada); Fenoksikarb(0,0001%)
<i>Phytometra gamma</i>	vizual	Çiləmə	ZR-515(0,01%), ZR-619 (0,01%), altozar (0,01-0,001%); fenoksikarb (0,0001%)
<i>Barathra brassicae</i>	vizual	Çiləmə və preparat çöküntüsü ilə kontakt	Fenoksikarb (0,0001%)
<i>Pieris brassicae</i>	vizual	Çiləmə və preparat çöküntüsü ilə kontakt	ZR-515(0,01%), ZR-619 (0,01%), altozar (0,01-0,001%); fenoksikarb (0,0001%)
<i>Pieris rapae</i>	vizual	Çiləmə və preparat çöküntüsü ilə kontakt	ZR-515(0,01%), ZR-619 (0,01%), altozar (0,01-0,001%); fenoksikarb (0,0001%)
<i>Aphis gossypii</i>	vizual	Çiləmə	ZR-777 (0,3-,0,1%) Fenoksikarb (0,0001%)
<i>Aphis craccivora</i>	vizual	Çiləmə	ZR-777 (0,3-,0,1%) Fenoksikarb (0,0001%)

Müəyyən edilmişdir ki, YHA-ın bioloji fəallıq spektri olduqca genişdir və metamorfoz, embriogenez, reproduktiv inkişaf, məhsuldarlıq, diapauza, polimorfizm, davranış reaksiyalarının pozulmasına səbəb olur (*Polivanova, 1979; Burov və b., 1983*). Lakin YH və YHA insektisid kimi istifadə olunduqda qarşıya bəzi problemlər çıxır. Əvvəla, yuvenoidlər zərərvericilərə qarşı tamamilə toksiki olmadıqları və ya az olduqları üçün onların təsiri dərhal təzahür etmir. Ona görə də YHA-nı zərərvericinin həddən artıq çox sayda olduğu bir şəraitdə istifadə edib, dərhal nəticə əldə etmək mümkün deyil (*Bowers, 1983*). İkincisi, zərərvericilərin inkişafının istənilən fazası üçün effektiv və çox yaxşı məlum olan insektisidlərdən fərqli olaraq, YHA həşəratın həyat tsiklinin onlara qarşı həssas olan müəyyən dövrlərində (“kritik dövr”) tətbiq edilməlidir. Üçüncüsü, bu qrupun preparatlarının çoxusu işıq, yüksək temperatur, su məhsulları və c. təsirinə qarşı kimyəvi cəhətdən qeyri-stabildirlər. Dördüncüsü, ən mühüm əhəmiyyəti YHA-nın kutikuladan keçməsinin təmin olunması və hədəf-organizmdə onların metabolizminin xarakteri, tempi kəsb edir.

Yuvenoidlərin bioloji fəallığını çox vaxt onların əmələ gətirdikləri (sonda tırtıl qabıqdəyişməsi və ya metamorfoz zamanı fərdin məhv olması ilə nəticələnən) morfogenetik effektlərə görə qiymətləndirirlər. Lakin bu zaman yuvenoidlərin sterilizator kimi tətbiqinin potensial imkanlarını da nəzərdən qaçıрмаq lazım deyil. Hormonabənzər birləşmələrin unikal təsir effektini nəzərə alaraq, tədqiqatçılar belə qənaətə gəlmişlər ki, onlar hədəf zərərvericilərdə rezistentliyi yarada bilməzlər (*Kuuzik. Koqerman, 1979*). Lakin milçəklər, ağcaqanadlar və digər növlərə qarşı istifadə edilən yuvenoidlərə qarşı rezistentliyin formalaşma ehtimalı vardır (*Alekseev, 1981; Bowers, 1983; Mokrousova, 1984*).

Qabıqdəyişmənin normal gedişini təmin edən ekdizonlar hazırda insektisid kimi geniş surətdə tətbiq olunmur. Bununla belə, ekzogen birləşmələrin köməyiylə ekdizonların titrinin po-

zulması yolu ilə zərərvericinin məhv olması, sterilliyi və ya yetkin fazaya çatmamasına nail olmaq olar.

Antihormonların tədqiqi Bauers bə əməkdaşları (Bowers, et al., 1976; Bowers, 1983) tərəfindən *Ageratum hortostonianum* bitkisindən antiyüvenil fəallığına malik olan birləşməni əldə etdikdən sonra başlanmışdır. Bauersin kəşfi Bunyol (Bounhiol, 1983) və Fukuda (Fukuda, 1944) fiziologiya sahəsində apardıqları tədqiqatlara əsaslanırdı. Bu müəllif tut ipək qurdunun kişiyəşli tırtıllarında corpora allata vəzilərinin çıxarılması yolu ilə vaxtsız metamorfozun baş verməsinə nail olmuşdur. Nəticədə tırtıllar bir və ya iki inkişaf mərhələsini keçmədən çox kiçik, miniatür yetkin fərdlərə çevrilmişlər. Adətən diş fərdlər steril olmuşlar. Bauers də əldə etdiyi ekstraktların fəallığını sınaqdan çıxaran zaman həşəratlarda vaxtsız metamorfozun gedişini və yetkin fərdlərin steril olduğunu müşahidə etmişdir. Bu yol ilə endogen hormonların hasil olunmasına mane olan birləşmələr - *prekosenalar* aşkar olunmuşdur.

Prekosenaların kimyəvi strukturunun tədqiqi nəticəsində onların xromenlər olduğu müəyyən edilmişdir. Maraqlıdır ki, bu birləşmələrin sintetik üsulla əldə edilməsinə təbii prekosenaların allatosid fəallığı (həşəratın corpora allata vəzilərinə spesifik sitotoksiki təsiri zamanı digər toxumalar zədələnmir!) aşkar edilməmişdən çox əvvəl məlum olmuşdur (Emmerich, Hartmann, 1973).

Prekosenaların bioloji effekti ondan ibarətdir ki, ona qarşı həssas olan həşəratda vaxtsız metamorfozu əmələ gətirir və sıra ilə gələn qabıqdəyişmənin ardıcılığını, başlanmasını pozur. Bundan başqa, prekosenalar və onların analoqları davranış reaksiyaları, miqrasiya fəallığı və diapauzanın gedişinə təsir göstərirlər (Miall, 1980; Rankin, 1980; Polivanova, 1982).

Prekosenaların biokimyəvi mexanizmi, praktiki olaraq, az tədqiq olunmuşdur. Məlumdur ki, prekosenanın II *Locusta migratoria*, *Oxya japonica*-nın erkək və diş fərdlərinin piy cismində sülallanın sintezinə ingibirləşdirici təsir göstərir.

Bundan başqa, prekosena II *Oncopeltus fasciatus*-un hemolimfasında turş fosfatazanın fəallığını tormozlayır (Lee, Tan, 1981; Feir, Hayek, 1982).

İlk dəfə olaraq, N.M. Kutuzova (*Kutuzova və b., 1984 a, b; Kutuzova, 2006*) prekosena II-nin fermentativ proseslərin gedişinə təsirini öyrənmişdir. Həmin tədqiqatları səciyyələndirən və maraqlı doğuran əlamətlərindən biri odur ki, bu birləşmənin biokimyəvi effekti ekdisteron, YH-I və altozlarla birlikdə tədqiq olunurdu. Həmçinin hormonlar və antihormonların turş fosfatazanın fərdi formalarına və DNT-aza, esteraza fəallığına malik olan konkret zülal zonalarına təsir edirdi.

Hazırda həşəratların YH və qabıqdəyişmə hormonlarının sintezini ingibirləşdirən birləşmələrə dair məlumatlar qeyd olunur. Belə ki, onurğalılarda xolesterinin biosintezini ilkin mərhələlərdə tormozlayan fformevalonolakton 6 növ pulcuqqanadlılarda antiyüvenil təsiri göstərmişdir. YH-ın sintezinə antoqonist təsir göstərən belə birləşmələrdən piperonilbutiksidi (oksidaza ingibitoru), bistiokarbamat, ariltiokarbamat və etil-4-[2-(tertbutilkarboniloksi)butoksi] benzoat (ETB) –ı göstərmək olar (*Kramer, Staul, 1981; Kramer et al., 1983; Kutuzova, 2006*).

Xüsusi maraqlı doğuran birləşmələrdən biri də həşərat xitininin sintezini ingibirləşdirən diftorbenzuron və onun analoglarıdır. *Dimilin* adlanan bu birləşmə, kənd təsərrüfatı bitkilərinə ziyan vuran 30 həşərat növünə qarşı istifadə olunur (*İvanova, 1981; Kutuzova, 2006; Gilbert, 2012*).

Xitin sintezinin ingibitorları, larvisid və ovosid xüsusiyyətləri ilə fərqlənir, belə ki, sterilizəedici, latent effektdə malikdirlər. Deməli, bu birləşmələrlə müdaxilə zərərvericinin sonrakı populyasiyalarına təsir göstərir (*Sazonov, Karetnikova, 1984; Sazonov və b., 1984*). *Dimilin* və onun analogları az dozalarda tətbiq olunur, uzun müddət bioloji fəallığını itirmir, işıq və suyun təsirinə qarşı stabildir. Ona görə də zərərvericinin küllü miqdarda çoxaldığı dövrlərdə inteqrirlənmiş mübarizə sistemində istifadə olunması çox effektivdir.

Dimilinin təsir mexanizminə dair məlumatlardan görünür ki, bu birləşmələr, seçicilik prinsipi əsasında təsir göstərir və yetkin fərdlərdə sterilizəedici effekti yaradır, sistem təsirinə malik deyillər. Yəni sorucu ağız aparatı olan buğumayaqlılara heç bir təsir göstərmirlər.

Son zamanlar həşəratın neyroendokrin sisteminə hədəf kimi təsir göstərən insektisidləri sintez etmişlər. Belə ki, neyrohormonlar və sinir impulsunu ötürən mediatorlardan V nəsil insektisidlər kimi istifadə potensial imkanı yaranmışdır. Bu ideya neyropeptidlərin, xüsusən də *proktolinin* həşəratların mərkəzi və periferik sinir sisteminin bəzi hissələrində neyromediator rolunu oynaya bilməsi aşkar edildikdən sonra yaranmışdır. Həşəratlarda xlororqanik və fosforqanik insektisidlərin təsiri altında bir sıra neyrohormonların (*diuretik, hiperqlikemik, hipoqlikemik, adipokinetik* və kutukulanı plastikləşdirən amil) ifrazının güclənməsi barədə məlumatlar, real imkan kimi bu birləşmələrdən orqanizmin neyrohormonal balansının dəyişdirilməsində istifadəsinə şərait yaradır. Bir perspektiv istiqamət kimi, həşəratda *proktolin* və *oktopaminin* təsirini ingibirləşdirən birləşmələrin axtarışı başlanılmışdır (*Mandall, 1980; Rauşenbax, 1990; Gilbert, 2012*).

Beləliklə, bitki mühafizəsi sahəsində istifadə edilən bu yeni sahə hələ nisbətən zəif tədqiq olunmuşdur. Lakin onun əhəmiyyəti böyükdür, mahiyyəti həşərat orqanizminin fizioloji və biokimyəvi sistemlərində daha zəif olan yerlərin axtarışı, yeni insektisidlər nəslinin yaranması və istifadəsi ilə bağlıdır. Sürətlə inkişaf edən həşəratların endokrinologiyası, elmi nailiyyətləri ilə ümumi endokrinologiyanı zənginləşdirir, inkişafın biologiyasını dərk etmək üçün yeni yolların, həmçinin maddələr mübadiləsinin hormonal tənzimi sahəsində yeni ideya və konsepsiyaların mənbəyinə çevrilir.



## Ə D Ə V İ Y U Y A T

- Quliyeva H.F.** Həşəratların böyümə və inkişafının neurohormonal tənzimi// Bakı, Elm nəşr., 2001.- 408 s.
- Алексеев Л.М.** Современные направления медицинской дезинсекции и дератизации// М., 1981.- С.81-88.
- Айзенштадт Т.Б.** Рост ооцитов и вителлогенез// Современные проблемы оогенеза.-М.- 1977.- С.5-50.
- Барбье М.** Введение в химическую экологию//М., Мир.- 1978.- 89-99.
- Буров В.Н.** Синтетические аналоги гормонов// Тр.ВЭО.- 1983.- т.64.- С.128-140.
- Буров В.Н.,** Реутская О.Е., Сазонов А.П. Активация диапаузирующих клопов вредной черепашки (*Eurygaster integriceps Put.*) при помощи аналогов ювенильного гормона// ДАН СССР.- 1972.-т.204.- № 1.- С.253-256.
- Буров В.Н.,** Гампер М.Н., Сазонов А.П. Гормональные препараты в борьбе с вредными насекомыми//М.- 1974.- С.57 с.
- Буров В.Н.,** Шехтман А.В. Нарушение эмбриогенеза вредной черепашки путем обработки самок аналогами ювенильного гормона// Тр.ВИЗР.- 1976.- 45.- С.80-92.
- Буров В.Н.,** Праля И.И. Нарушение метаморфоза американской белой бабочки при воздействии ювеноида на гусениц младших возрастов// Тр.ВИЗР.- 1979.- С.76-80.
- Буров В.Н.,** Войняк В.И., Праля И.И. Нарушение метаморфоза и репродуктивных функций американской белой бабочки *Hypantia cunea Drury.*(*Lepidoptera, Arctiidae*) путем обработки ювеноидами//Бюлл.ВИЗР.- 1976.-№38.- С.36-42.
- Буров В.Н.,**Кожанова Н.И., Реутская О.Е. Действие аналогов гормонов на метаморфоз, репродуктивное развитие и сезонные циклы//Гормональная регуляция развития.-Л., 1983.- С.140-158.
- Буров В.Н.,** Сазонов А.П. Биологически активные вещества в защите растений// М.,1987.- 196 с.
- Вагина Н.П.** Морфология и функциональная активность нейро-секреторной системы соснового шелкопряда *Dendrolimus pini* (*Lepidoptera, Lasiocapidae*)// Энтотомол. обозрение.-1981.- т.60.- С.34-42.

- Грузова М.Н.** Цитология и генетика мейоза//М., 1975.- С.113-137.
- Грузова М.Н.** Ядро в оогенезе (структурно-функциональный аспект)// Современные проблемы оогенеза.-М., 1977.- С.51-98.
- Данилова Л.В.** Сперматогенез у диплоидов и полиплоидов тутового шелкопряда// М., 1976.- 163 с.
- Заславский В.А.** Фотопериодический и температурный контроль развития насекомых//Л., 1984.- 178 с.
- Иванова Г.Б.** Химические средства защиты растений// М., 1981.- 21с.
- Иванова Г.Б.,** Золотова Т.Б., Рославцева С.А., Климова И.В. Пестициды и их применение// М.,1983.- С.83-92.
- Кинд Т.В.** Нейросекреторная система некоторых чешуекрылых в связи с диапаузой и метаморфозом// Нейросекреторные элементы и их значение в организме.- М.: Л., 1964.- С.178-183.
- Кинд Т.В.** Функциональная морфология нейросекреторных систем насекомых при активном развитии и при различных типах диапаузы// Фотопериодические адаптации у насекомых и клещей.- Л., 1968.- С.153-191.
- Кинд Т.В.** Возможные пути регуляции активности эндокринной системы насекомых при фотопериодической индукции диапаузы// Фотопериодические регуляции сезонных явлений у членистоногих и растений.- Л., 1980.- С.105-142.
- Кинд Т.В.,** Вагина Н.П. Нейросекреторная система мозга в период куколочной диапаузы и метаморфоза совки, *Acronycta rumicis* (*Lepidoptera, Noctuidae*)//Энтомологический обзор.- 1976.- т.55.- С.286-299.
- Кожанова Н.И.,** Грузова М.Н., Хохлов Г.Н. Влияние аллатэктомии и аналога ювенильного гормона на оогенез клопа *Eurygaster integriceps* Put.//Цитология.- 1976.- т.18.- С.824-833.
- Кожанова Н.И.,** Праля И.И. Нарушение репродуктивных функций американской белой бабочки аналогом ювенильного гормона//Гормональная регуляция развития насекомых и пути ее нарушения в целях борьбы с вредителями.- Л., 1979.- С.64-76.
- Кожанова Н.И.,** Реутская О.Е. Гормональная регуляция репродуктивного развития// В кн.: Тр.ВЭО «Гормональная регуляция развития насекомых.- 1983.- т.64.- С. 64-82.

- Кожанова Н.И., Пасичник М.И.** Дифференцировка ооцитов и питающих клеток в телетрофных овариолах жука *Coccinella septempunctata*// Цитология.- 1979.- т.21.- с.1145-1149.
- Кулиева Х.Ф.** Эколого-физиологическая и биохимическая характеристика некоторых опасных вредителей сельхозкультур (*Noctuidae, Pieridae, Aphididae*) и разработка научно-обоснованных схем применения ювеноидов в системе борьбы с ними в условиях Азербайджана// Автореф.докт.дис.,1999.- 379 с.
- Кулиева Х.Ф.** Гормональный контроль фотопериодических адаптаций у тутового шелкопряда *Bombyx mori* L.1.Влияние *corpora allata* на количественные проявления фотопериодизма у гусениц тутового шелкопряда моновольтинной породы//Bilgi. Jour.ser. Chem.Biol. and Med., 2003. -№ 2.
- Кулиева Х.Ф.** Гормональный контроль фотопериодических адаптаций у тутового шелкопряда *Bombyx mori* L.. 2.Выяснение роли *corpora allata* в регуляции количественных ФПР у моновольтинных пород тутового шелкопряда// Bilgi. Jour. Ser. Chem. Biol. and Med., 2004. -№ 1.
- Кулиева Х.Ф., Агамалиев Ф.Г.** Выяснение роли прилежащих тел (*corpora allata*) в регуляции количественных фотопериодических реакций у моновольтинной расы тутового шелкопряда «Юбилейная»//BDU-nun Xəbərçəri, № 3, 2004.
- Кутузова Н.М.** Гормональная регуляция активности некоторых ферментативных систем у насекомых// Автореф.докт. дис., М., 2006.- 52 с.
- Кутузова Н.М., Рославцева С.А., Иванова Г.Б.** Исследование действия димилина и его аналогов на ферментные системы комнатных мух// Тр.ВЭО.- Л., 1981.- т.63.- С.193-196.
- Кутузова Н.М., Клунова С.М., Шамшина Т.Н., Лаптева Т.И. и др.** Молекулярные механизмы влияния экдистерона, ювенильного гормона -1 и его аналогов на продуктивность тутового шелкопряда// Тр.IX съезда ВЭО.-К., 1984 а.-т. 1.- 274 с.
- Кутузова Н.М., Шамшина Т.Н., Голубева Е.Ю.** Взаимодействие экзогенных гормонов (ювенильного гормона и экдистерона) и антигормона (прекоцена II) в регуляции активности некоторых ферментов тканей и органов тутового шелкопряда// Биохимия насекомых.- М., 1984 б.- 24.- С.58-74.

- Кутузова Н.М.** Характер и функции эстераз насекомых/ Деп. ВИНТИ, 2002, 37 с.
- Кутузова Н.М.** Гормональная регуляция активности некоторых ферментных систем насекомых// Автореф. докт. дис., Москва.- 2006.- 52 с.
- Масленникова В.А.** Гормональная регуляция диапаузы у *Pieris brassicae* L.// Докл.АН СССР.- 1970.- т.192.-С.412-414.
- Мокроусова Е.П.** Регуляторы роста и развития насекомых в борьбе с с.х вредителями// Л., 1984.- С.23-34.
- Панов А.А.** Нейросекреторные клетки головного мозга тутового шелкопряда и их реакции на голодание// Докл.СССР.- 1966.- т.170.- С.952-955.
- Панов А.А.** Реакция на голодание А-нейросекреторных клеток тутового шелкопряда в период факультативного питания// Докл.СССР.- 1967.- т.176.- С.195-198.
- Поливанова Е.Н.** Становление функций органов насекомых в эмбриогенезе и его адаптивные черты (на примере вредной черепашки)// Автореф.докт.дис.- 1979.- 60с.
- Полужктова Е.В., Бакунина Э.Д., Митрофанов В.Г., Какпаков В.Т.** Действие гормонов насекомых на пуффинг хромосом слюнных желез *Drosophila virilis* Sturt., культивируемых in vitro. Сообщ.IV Модификация гормонального последствия в брюшке самок// Онтогенез.-1981.-т.12.- С.273-282.
- Полужктова Е.В., Митрофанов В.Г., Какпаков В.Т.** Действие гормонов насекомых на пуффинг хромосом слюнных желез *Drosophila virilis* Sturt., культивируемых in vitro. Сообщ.II. Действие экдистерона и ювенильного гормона// Там же.- 1980 а.- Т.11.- С.392-401
- Полужктова Е.В., Митрофанов В.Г., Какпаков В.Т.** Действие гормонов насекомых на пуффинг хромосом слюнных желез *Drosophila virilis* Sturt., культивируемых in vitro. Сообщ. III. Первичный эффект гормонов// Там же.- 1980 б.- Т.11.- С.600-607
- Раушенбах И.Ю.** Генетико-эндокринная регуляция развития *Vkыщцзршдф* в экстремальных условиях среды. Сообщ.VI. Хромосомная локализация гена, регулирующего активность ЮГ-эстеразы *D.virilis*/Генетика.- 1984.- т.20.- С.247-253.

**Раушенбах И.Ю.** Нейроэндокринная регуляция развития насекомых в условиях стресса (генетико-физиологические аспекты)// Н., 1990.- 157 с.

**Раушенбах И.Ю.,** Лукашина Н.С. Генетико-эндокринная регуляция развития *Drosophila* в экстремальных условиях среды. Сообщ.4. Выживаемость, гормональный статус и активность ЮГ-эстеразы *D.virilis* при развитии личинок на обедненной питательной среде// Генетика.- 1983.- т.19.- С.1995-2001.

**Раушенбах И.Ю.,** Лукашина Н.С. Стрессоподобная реакция насекомых на экстремальные воздействия// Журн., общ. биология.- 1984.- т.45.- С.536-544.

**Раушенбах И.Ю.,** Лукашина Н.С., Корочкин Л.И. Роль ЮГ-эстеразы в регуляции гормонального статуса *D.virilis* в условиях высокой температуры// Журн. общ. биология- 1981.-т.42.- С.136-146.

**Раушенбах И.Ю.,** Лукашина Н.С., Корочкин Л.И. Генетико-эндокринная регуляция развития *Drosophila* в экстремальных условиях среды. Сообщ.1. Исследование гормонального статуса и активности ЮГ-эстеразы у линии *D.virilis* отселекционированной на устойчивость к высокой температуре// Генетика.- 1983 а. - т.19.-С.749-755.

**Раушенбах И.Ю.,** Лукашина Н.С., Корочкин Л.И. Генетико-эндокринная регуляция развития *Drosophila* в экстремальных условиях среды. Сообщ. 2. Генетический контроль уровня активности ЮГ-эстеразы и выживаемости *D.virilis* в условиях высокой температуры// Генетика.- 1983 б.- т.19.- С.756-760.

**Реутская О.Е.,** Сазонов А.П., Ондрачек Я. Некоторые скрытые эффекты действия ювеноидов на природную популяцию вредной черепашки// Гормональная регуляция развития насекомых и пути ее нарушения в целях борьбы с вредителями.- Л., 1979 а.- С.42-54.

**Реутская О.Е.,** Сазонов А.П., Шиняева Л.И. Нарушение развития гонад вредной черепашки при обработке личинок аналогами ювкнильного гормона// Тр.ВИЗР.- 1979 б.- С.54-63.

**Рузен-Ранге Э.** Сперматогенез у животных// М., 1980.- С.90-110.

**Сазонов А.П.,** Каретникова И.Н. Регуляторы роста и развития насекомых в борьбе с сельскохозяйственными вредителями//Л., 1984.- С.54-58.

**Сазонов А.П.,** Праля И.И., Никулина Л.И. Регуляторы роста и развития насекомых в борьбе с сельскохозяйственными вредителями//Л., 1984.-С. 34-47.

**Семина Н.В.** Исследование влияния пептидных гормонов и биогенных аминов на активность ферментов углеводного и липидного обменов// Автореф.канд.дис., М.- 2000.- 22 с.

**Тыщенко В.П., Кинд Т.В.** Гормональная регуляция развития насекомых// В сб.: Труды Всесоюзного энтомологического общества Л., Наука, 1983, 64, 82-118.

**Филиппович Ю.Б., Кутузова Н.М.** Гормональная регуляция обмена веществ у насекомых// М., 1985.- т.21.- 226 с.

**Чернышь С.И.** Реакция нейроэндокринной системы на повреждающее воздействие// Тр.ВЭО.-Л., 1983.- т.64.- С.118-127.

**Шиняева Л.И.** Сперматогенез у вредной черепашки *Eurygaster integriceps* в период преддипаузы и становления диапаузы// Зоол.ж.,-1980.- т.59.- № 7.- С.1025-1032.

**Abdallah M.D., Zaazou M.H., El-Tantawi M.** Reduction in fecundity of adult females and hatchability of egg larvae of *Spodoptera littoralis* Boisid. After exposure of pupae and eggs to juvenile hormone and analogues// Z. angew. Entomol.-1975.-vol.78.-P.176-181.

**Abu-Hakima R.** Vitellogenin synthesis induced in locust fat body by juvenile hormone analog in vitro//Experientia.- 1981.- 37.- N 12.- P. 1309-1311.

**Adams T.S. J.** Insect Physiol.- 1970.- Vol.16.- p.349-360.

**Adams T.S.** Advances in invertebrate reproduction (Ed.W.H. Clark, T.S. Adams).- New York, 1980.- p.109-125.

**Adams W.B.** Mechanical funing of the acoustic receptor of *Prodenia eridania* (Gramer) (Noctuidae)//J.Exp.Biol.-1972.-vol.57.- N 2.- P.297-304.

**Adams T.S.** Advances in invertebrate reproduction// New York.- 1980.- P.109-125.

**Ahmed S.M., Abdel Gawaad A.A.** Anz.Scadlingsk. Pflanz und Unweltschutz.-1975.- bd.48.-P.148-150.

**Akamatsu Y., Dunn P.E., Kezdy F. et al.** Biochemical aspects of juvenile hormone action in insect//Control Mechanizms and Development.-N.Y.; L., 1975.- P.123-149.

- Akamatsu Y., Dunn P.E., Kezdy F. et al.** Biochemical aspects of juvenile hormone action in insect//Control Mechanisms and Development.- N.Y.;L.,1975.- P.123-149.
- Akai H.** The influence of analogues juvenile hormones (734-II, 738, ZR-512) on the reproductive of *Bombyx mori*// J.Insect Physiol.- 1978.- vol.13.- N 2.- P.116-122.
- Akai H., Kiguchi K., Mori K.** Increased accumulation of silk protein accompanying JH-induced prolongation of larval life in *Bombyx mori* L.(*Lepidoptera:Bombycidae*)// Bull.Sericult. Exp.Stat.- 1973.- vol.25.-N 5.- P.287-305.
- Anderson K.,L., Woodruff R.I.** A gap junctionally transmitted epithelial cell signal regulates endocytic yolk uptake in *Oncopeltus fasciatus*// Elsevier, doi:10.1006/dbio.2001.0433.
- Anthony C.Clark, Marta L.del Campo, John Ewer.** Neuroendocrine control of Larval Ecdysis Behaviour in *Drosophila*: Complex Regulation by Partially Redundant Neuropeptides. The Journ.of Neuroscence,2004, 24(17), 4283-4292.
- Andersen S.O.** The insect integument// Amsterdam, 1976.- P.121-144.
- Allegret P.** Perodes de fonctionnement apparent et de fonctionnement reelet utile des gonades chez les Lepidoptres// Ann. Zool. Ecol. Anim.- 1971.-vol.3.- N 4.- P.417-423.
- Alzouma I.**Etude de la differenciation des trophocytes et des ovocytes au cours du developement ovarien de *Tenebrio molitor* (*Coleoptera: Tenebrionidae*)//These doct. Univ.Paris.- 1977.- 33p.
- Ashida M., Dohke K.** Insect Biochem., 1980.- 10.- N 1.- P.37-47.
- Applin D.Q.** Longterm effects of died on the neuroendocrine system of the sheep blowfly *Lucilla sericata*// Phys.Entomol.- 1981.- vol.6.- P.129-134.
- Ashburner M., Richards G.** The role of ecdysone on the control of gene activity in the politene chromosomes of *Drosophila*// Insect development.- Oxford; L.; Edinburgh; Melburne, 1976 a.-P.203-225.
- Ashburner M., Richards G.** Sequential gene activation by ecdysone in politens chromosomes of *D. melanogaster*. III. Consequences of ecdysone withdrawal// Dev.Biol.-1976 b.-vol.54.- P.241-255.
- Barber, R. F., Downer, R. G. H., Thompson, R. G. H.** Perturbation of phospholipid membranes by juvenile hormone//Biochim. Biophys. Acta. -1981.- vol.643.-P. 593-600.

- Baker F.C., Tsai L.W., Reuter C.C., Schooley D.A.** In vivo fluctuations of JH, JH acid, and ecdysteroid titer, and JH- esterase activity, during development of fifth stadium *Manduca sexta*// Insect Biochemistry.- 1987.-Vol. 17.-P. 989–996.
- Bean D.W., Beck S.D.** The role of juvenile hormone in the larval diapause of the European corn borer. *Ostrinia nubilalis*// J. Insect Physiol.-1980.- vol.26.- P.579-584.
- Beckemeyer E.F., Lea A.O.** The regulation of insect reproduction// Praha, 1978.- Abstracts.
- Bell, R. A.** Manipulation of diapause in the gypsy moth, *Lymantria dispar* L., by application of KK-42 and precocious chilling of eggs//J. Insect Physiol. 1996.- 42.- 557–563.
- Bell W.J.** Dual role of juvenile hormone in the control of yolk formation in *Periplaneta americana*// J.Insect Physiol.- 1969.- vol.15.- N 8.- P.1279-1290.
- Bells W., Sams G.R.** Factors promoting vitellogenic competence and yolk deposition in the cockroach ovary: larval-adult transition// J.Insect Physiol.-1975.-vol.21.- N 1.- P.173-180.
- Benz G.** Failure to demonstrate sterilans effect of juvenile hormone mimetics in *Pieris brassicae* and *Galleria mellonella*// Experientia.- 1971.- vol.27.-P.581-582.
- Bentz F., Girardie A.** Action de la pars intercerebralis et des corpora allata sur les proteines ovariennes de *Locusta migratoria migratorioides* (Orthoptera) au cours de la vitellogenese//C.r.Acad. Sci.-1969.- D 269.- N 20.- P.2014-2017.
- Berry S.J., Krishnakumaran A., Oberlander H., Schneiderman H.A.** Effects of hormones and injury on RNA synthesis in Saturniid moths. J.Insect Physiol., 1967, v.13, pp.1511-1524.
- Berger E., Ringler R., Stamatis., Frank M.** an ecdysteroid-induced alteration in the cell cycle of cultured *Drosophila* cells. Dev.Biol., 1978, 62, 498-511.
- Berger B.J., Jamieson G.C., Ratcliff M., Schooley D.A.** JH Zero: new naturally occurring insect juvenile hormone from developing embryos of the tobacco hornworm. Science, 1980, 210, 336-338.
- Berger, E. M., Dubrovsky, E. B.** Juvenile hormone molecular actions and interactions during development of *Drosophila melanogaster*// Vitam. Horm. 2005.- vol.73.-P. 175–215.



- Berreur P., Porcheron P., Berreur-Bonnenfant J., Dray F.** External factors and ecdyson release in *Calliphora erythrocephala*// *Experientia*-1979.- vol.35.- P.1031-1032.
- Best-Belpomme M., Courgeon A.M., Ramback A.** The action of ecdysteroid on the enzyme activity in vitro of *Dr.melanogaster*// *Proc.Nat.Acad.Sci., USA*, 1978.-vol.75.- N 12.- P.6102-6106.
- Begum A.N., Moorthy S.M., Venkat S., Kumar S.N., Qadri M.H.** Influence of juvenile hormone analogue, methoprene on the biochemical changes and economic characters of silkworm *Bombyx mori L.*//*Inter.J.of Plant, animal and Environm.Sci.*-2011.- 1.- P.171-178.
- Bhaskaran G., Sparagana S.P., Barrera P., Dahm K.H.** Change in corpus allatum function during metamorphosis of the tobacco hornworm *Manduca sexta* regulation at the terminal step in juvenile hormone biosynthesis// *Arch.Insect Biochem.Physiol.*-1986.- Vol.3.- P.321-338.
- Bhaskaran G., Jones G., Jones D.** Neuroendokrine regulation of corpus allatum activity in *Manduca sexta* sequential neurohormonal and nervous inhibition in last instar larva// *Proc.Nat.Acad.Sci.USA.*- 1980b.-Vol.77.- P.4407-4411.
- Bhaskaran G., De Leon G., Looman B. et al.** Activity of juvenile hormone acid in brainless, allatectomized diapausing *Cecropia* pupae// *Gen.Comp.Endocrinol.*- 1980.- Vol.42.- P.23-29.
- Bielinska M., Piechowska M.J.** *Bull. Acad. Bol. Sci. Ser. Sci. Biol.*- 1978.- 26.- N 5.- P.289-294.
- Bier K., Kunz W., Pibbert D.** *Chromosoma.*- 1967.- Bd.23.- S.214-254.
- Blight M.M., Wenham M.J.** Identification of JH III in haemolymph from adults and larvae of *Schistocerca gregaria*. *Insect Biochem.* 1976, v.6, 35-38.
- Bollenbacher W.E., Granger N.A., Katahira E.J., O'Brien M.A.** Developmental endocrinology of larval moulting in the tobacco hornworm, *Manduca sexta*//*J.Exp.Biol.*-1987.- Vol.128.- P.175-192.
- Bodnaryk R.P., Brouskoll J.F.** *J.Insect Physiol.*- 1974.- 20.- P.167-183. **Bosquet G., Calvez B.** Juvenile hormone modification of gene expression in the fat body and posterior silk glands of *Bombyx mori*// *J.Insect Physiol.*-1985.- Vol.31.-P.603-610.

- Bührlen U., Emmerich H., Rembold H.** Titer of juvenile hormone III in *Drosophila hydei* during metamorphosis determined by GC-MS-MIS// Z.Naturforsch.-1984.- Vol.39c.- P.1150-1154.
- Browder M.H., D'Amico L.J., Nijhout H.F.** The role of low levels of juvenile hormone Esterase in the metamorphosis of *Manduca sexta*//Entomol.Soc.America.- 2001. DOI.
- Bogus M., Cymborowski B.** Chilled *Galleria mellonella* larvae: mechanism of supernumerary moulting// Physiol. Entomol.- 1981.- vol.6.- P.343-448.
- Bogus M., Cymborowski B.** Induction of supernumerary moults in *Galleria mellonella*: evidence for an allatotrapic function of the brain// J. Insect Physiol.- 1984.- 557-561.
- Bogus M., Scheller K.** Chilling stress affects the juvenile hormone synthesizing system in *Galleria mellonella* larvae// Endocrin.front.in physiol.insect ecology.- Wroclaw, 1988.- vol.1.- P.221-225.
- Bogus M., Wisniewski J.R., Cymborowski B.** Effect of injury to the neuroendocrine system of last instar larvae of *Galleria mellonella* // J.Insect Physiol.- 1986.- vol.32.-P.1011-1018.
- Bounhiol J.J.** The action of allatotomy corpora allata on the larvae in during of metamorphoses of *Bombyx mori*// Bull Biol.- 1983.- vol.24. P.1-199.
- Bowers W.S.** The juvenile hormones// N.Y., London, 1976.- P.394-408.
- Bowers W.S.** Pesticide Chemistry// Oxford e.a., 1983.- vol.2.- P.29-36.
- Calvez B.** The action of JH-I and ecdysteroids on the program of during of *Bombyx mori*// J.Insect Physiol.- 1981.- vol.27.- N 4.- P.233-239.
- Böhm G.-A.** -Zool.Jahr.Abt. allg.Zool. und Physiol. Tiere.- 1979.- Bd.83.- S.361-378.
- Büning J.** Z.Zelforsch.,- 1972.- Bd.128.- S.241-282.
- Cassier P** Morphology, histology and ultrastructure of YH-producing glands in insects. In A.Gupta (Ed.) Morphogenetic hormones of Arthropods// New Brunswick,NJ: Rutgers Univ.Press.- 1985.- P.83-194.
- Cassier P.** the corpora allata of insects// Int.Rev.Cytol.-1979.- Vol.57.-P. 1-73.
- Catania M.** Researcher determine structure of secret hormone that hardens insects outer shells. J.Exploration of Vanderbilt Univ., 2004.

- Chen T.T., Couble P., Abu-Hakima R., Wyatt G.R.** Juvenile hormone controlled vitellogenin synthesis in *Locusta migratoria* fat body//Dev.Biol.-1979.- 69.- N 1.- P.59-72.
- Cho, J. R., Lee, M., Kim, H. S., Boo, K. S.** Effect of the juvenile hormone analog, fenoxycarb on termination of reproductive diapause in *Scotinophara lurida* (Burmeister)(*Heteroptera: Pentatomidae*)// J. Asia\_Pacific Entomol.2007.- 10.- P.145-150.
- Cherbas P., Cherbas L., Williams C.M.** Gene regulation by steroid hormones// Science.- 1977.- 197.- P.275-277.
- Copenhaver P.F., Truman J.W.** The role of eclosion hormone in the larval ecdyses of *Manduca sexta*. J.Insect Physiol. 1982, 28, 695-701.
- Courgeon A.M.** L'activite mitotique en culture organotypique dans les disques oculo antennaires de larves de *Calliphora erythrocephala* Meig.// C.R. Acad.Sci., Paris.- 1969.- Vol.268.- P.950-952.
- Cymborowski B., Stolarz G.** The role of juvenile hormone during larval-pupal transformation of *Spodoptera littoralis*;switchover in the sensivity of the prothoracic gland to juvenile hormone// Ibid.- 1979.- Vol.25.- P. 939-942.
- Clever U., Clever J., Storbeck J., Young N.L.** The apparent requirement of two hormones, alpha- and beta-ecdysone for moulting induction in insects//Develop.Biol.- 1973.- Vol.31.- P.47-60.
- Clarke K.U., Langley P.** Factors Concerned in the Initiation of Growth and Moulting in *Locusta migratoria* L.// Nature.- 1962.- Vol.194.- P.160-162.
- Chen T.T., Couble P., De Lucca F.I.,Wyatt G.R.** Juvenile hormone control of vitellogenin synthesis in *Locusta migratoria*// The Juvenile Hormones.- N.Y.: L., 1976.- P.505-529.
- Chen T.T., Couble P., Abu-Hakima R., Wyatt G.R.** Development Biology.- 1979.- vol.69.- N 1.- P.59-72.
- Chen T.T., Baumann H,** Untersuchungen Uber das Vorkommen des Sexpeptids bei verschiedenen *Drosophila*// Rev. Suisse zool.- 1972.- vol.79.- P.333-341.
- Chippendale G.M.** Diapause of the southwestern corn borer, *Diatraea grandiosella*: utilization of fat body and haemolymph reserves// Entomol.Exp. Appl.- 1973.- vol.16.- P.395-406.

- Chippendale G.M., Yin C.-M.** Endocrine interactions controlling the larval diapause of the southwestern corn borer, *Diatraea grandiosella*// J.Insect Physiol.- 1976.- vol.22.- P.289-295.
- Chippendale G.M., Yin C.-M.** Larval diapause of the European corn borer, *Ostrinia nubilalis*: further experiments examining its hormonal control// Ibid.-1979.- vol.25.- P.53-58.
- Church N.S.** Hormones and termination and reinduction of diapause in *Cephus cinctus* Nort. (Hymenoptera: Cephidae)// Canad. J. Zool.- 1955.- vol.33.- P.339-369.
- Couderc J.L., Sobrier M.L., Giraur G. et al.** Action gene expression is modulated by ecdysterone in *D. melanogaster*// J. Molec. Biol.- 1983.- vol.164.- P.419-430.
- Cymborowski B., Bogus M., Beckage N.E. et al.** Juvenile hormone titres and metabolism during starvation-induced supernumerary larval moulting of the tobacco hornworm, *Manduca sexta*// Ibid.-1982.- vol.28.- P.129-135.
- Crzelak K., Szczesna E.** Action of juvenile hormone of transcription RNA in the silk-bearing glands of *Galleria mellonella* // Mol. Cell. Endocrinol.- 1982.- vol.26.- N 3.- P. 341-351.
- Cumming M.R., King R.C.** Journal Morphology.- 1970.- vol.130.- P.467-478.
- Cummings M.R.** Z.Zellforsch., 1972.- Bd. 127.- S.175-188
- Davey K.G., Gordon D.R.B.** Fenoxycarb and thyroid hormones have JH-like effect on the follicle cells of *Locusta migratoria* in vitro// Arch. Insect Biochem. And Physiol.-1996.-vol.31.-N 3-4.- P.613-622.
- Davis K.T., Shearn A.** In vitro growth of imaginal discs from *Drosophila melanogaster*// Science.-1977.-Vol.196.-P.438-440.
- De Kord C.A.D., Kramer S.J., Wieten M.** Regulation of juvenile hormone titers in the adult Colorado beetle: Interaction with carboxylesterases and carrier proteins// Comp.Endocr.- Amsterdam, 1978.- P.507-510
- De Kord C.A.D., Wieten M., Kramer S.J.** The occurrence of juvenile hormone specific esterases in insect. A comparative study// Proc.K.Ned.Akad.Wet.Ser.C.- 1979.- vol.82.- P.325-331.
- De Kort C.A.D.,Kramer S.J., Wieten M.** Regulation of juvenile hormone titers in the adult Colorado beetle: Interaction with

carboxylesterases and carrier proteins// Comparative Endocrinology.- Amsterdam,1978.- P.507-510.

**De Kort, C. A.D.** Thirty-five years of diapause research with the *Colorado potato beetle*//Entomol.Exp. Applic.1990.- 56.- P.1–13.

**De Loof A., Huybrechts R., Stoppie P.** In: Regulation of insect reproduction. Praha, 1978.- Abstracts.

**Dean R.L., Bollenbacher W.E., Lochem et al.** Haemolymph ecdysteroid levels and cellular events in the inter-moult|moult swquence of *Calpodesehtlius*//J.Insect Physiol.-1980.-vol.26.- P.267-280.

**Delinger D. L., Yocum G.D., Rinehart J.P.** Hormonal control of Diapause// Elsevier B.V. All Rights Reserved. – 2012.- P.430-453

**Denlinger, D. L.** Hormonal control of diapause// In G. A. Kerkut, & L. I. Gilbert (Eds.), Comprehensive Insect Physiology, Oxford: Pergamon Press.- Biochemistry and Pharmacology.- 1985.- vol. 8.P. 353–412.

**Denlinger, D. L., Yocum, G. D., Rinehart, J. P.** Hormonal control of diapause// In L. I. Gilbert, K. Iatrou, S. S. Gill (Eds.), Comprehensive Molecular Insect Science.- 2005.-vol. 3. – P. 615–650.

**Dennis R.D., Haustein D.** Insect Biochem.- 1982.- 12.- N 1. – P. 83–89.

**Dean R.L.** Influence of ecdysterone on the acid phosphatase of *Drosophila melanogaster*// Jour.Insect Physiol.- 1978.-24.- P. 439-449.

**Dedos S.G., Ashina M., Fugo H.** Effect of fenoxycarb application on the pupal-adult development of the silkworm, *Bombyx mori*// Nihon sanshigaku zasshi. J.Scric.Sci. Jap.-1993.-vol.62.-N 4.-P.276-285.

**Delachambre J., Besson M.T., Connat J.I.,Delbecque J.P.** Progress in ecdysone research// Amsterdam,1980.-P.211-234.

**Della-Cioppa G., Engelmann F.** Wilhelm Roux's// Arch. Develop. Biol.-1984.-vol.193.-N 1.- P.78-85.

**De Wilde J., De Kort C.A.D., De Loof A.** The significance of juvenile hormone titers.- Mitt.Schweiz.Entomol.Ges.-1971.- vol.44.- p.79-86

- De Wilde J., Staal G.B., De Kort C.A.D. et al.** Juvenile hormone titre in the haemolymph as a function of photoperiodic treatment in the adult Colorado beetle// Proc.K.Ned.Acad. Wet.Ser.C.- 1968.- Vol.71.- P. 321-326
- De Wilde J., De Loof A.** Reproduction endocrine controle// The physiology of Insects.-N.Y.;L.,1973.-vol.1.- P.97-157.
- De-Wilde J.** The physiology of insects// N.Y., 1964.-vol.1-P.59-90.
- De-Wilde J** Hormones and diapause // Proc.Intern.Cong."Prpgress in Endocrinology".-1968.-vol.84.- P.356-304.
- Delachambre J. J.-** Z.Zellforsch.,1967.-Bd.81.-S.114-134
- Davey, K. G.** The modes of action of juvenile hormones: some questions we ought to ask// Insect Biochem. Mol. Biol.2000.-vol. 30.-P. 663–669.
- De Loof, A.** Ecdysteroids, juvenile hormone and insect neuropeptides: Recent successes and remaining major challenges// Gen. Comp. Endocrinol.2008.- vol. 155.- P.3–13.
- Dobryszycycki P., Kolodziejczyk R., Krowarsch D.,Gapinski J et al.** Unfolding and Refolding of Juvenile Hormone Binding Protein// J.Biophys.- 2004.- 86.- N2.- P.1138-1148
- Dumser J.B., Davey K.G.** The action of juvenile hormones on the vitellogenesis in insects// Can.J. Zool.-1974.-vol.52.- P.1011-1022.
- Dutrieu J., Gourdoux L.** Role des corps cardiaques et des corps allates le metabolisme du glycogene et du trchalose au cours du development du coleoptera *Tenebrio molitor*// Ann.endocrinol.- 1974.-vol.35.-N3.- P.375-382.
- Economopolos A.P.** Mating activity and mortality in normal and chemosterilized *Oncopeltus fasciatus* males// J.Econ. Enyomol.- 1970.-vol.63.- N 5.- P.1695-1696.
- Eizaguirre, M., Schafellner, C., López, C., Sehna, F.** Relationship between an increase of juvenile hormone titer in early instars and the induction of diapause in fully grown larvae of *Sesamia nonagrioides*// J. Insect Physiol.2005.- 51.- P. 1127–1134.
- El-Guindy M.A., Bishara S.I.** Effect of treating immature stages of the American bollworm, *Heliothis armigera* Hbn. With juvenile hormone analogue R-20458 on adult fertility// Z.ang. Entomol.- 1976.-vol.81.- P.75-78.

- Emmerich H., Hartmann R.** A carrier lipoprotein for juvenile hormone in the haemolymph of *Locusta migratoria*// J.Insect Physiol.- 1973.- vol.19.- P.1663-1675.
- Emmerich H., Schilek P., Lahn A.** The action of juvenile hormone analogues on the pupae of *Tenebrio molitor*//J.Insect Physiol.- 1965.- vol.11.-P.1161-1168.
- Engelmann F.** Female specific protein: biosynthesis controlled by corpus allatum in *Leucophaea modesta*// Sci.-1969.-vol.165.-N 3891.- P.407-409.
- Engelmann F., Hill L.A., Wilkens J.L.** Juvenile hormone control of female specific protein synthesis in *Leucophaea modesta*, *Schistocerca gregaria*, and *Sarcophaga bullata*// J.Insect Physiol.- 1971.- Vol.17.- P.2179- 2191.
- Engelmann F.** The physiology of insect reproduction// Oxford, N.Y.; Toronto, 1970.-400 p.
- Engelmann F.** Induction of the insect vitellogenin in vivo and in vitro// The Juvenile hormones, N.Y.;L., 1976.-P.470-485.
- Engelmann F.** The juvenile hormones // Adv.Insect Physiol.-1979.- vol.14.- P.49-108.
- Evenden, M. L., Armitage, G., Lau, R.** Effects of nutrition and methoprene treatment upon reproductive diapause in *Caloptilia fraxinella* (*Lepidoptera: Gracillariidae*)// Physiol. Entomol.2007.- 32.- P. 275–282.
- Farag A.J., Varjas L.** Regulation of insect development and behaviour// Int.Conf. Karpacz.Wroclaw. 1981.- vol.1.- P.411-421.
- Fain M., Riddiford L.M.** Reassessment of the critical periods for prothoracotropic hormone and juvenile hormone secretion in the larval molt of the tobacco hornworm *Manduca sexta*// Gen. Comp. Endocrinol.-1976.- Vol.30.- P.131-141
- Fain M., Riddiford L.M** Juvenile hormone titres in the haemolymph during late larval development of the tobacco hornworm, *Manduca sexta*// Biol.Bull Marine Biol.Lab.Hole.- 1975.- Vol.149.- P.506-521.
- Ferkovich S.M.** The juvenile hormones (Ed.L.J. Gilbert)// N.Y., Plenum Press.- 1976.- P.349-351.
- Fogal W., Frankel G.** – J.Insect Physiol.- 1969.- Vol. 15.- P.1235-1247.
- Fragoulis E.G., Sekeris C.E.** Biochem.J., 1985.- 146.- N 1.-P.121-126.

- Feyereisen R., Friedel T., Tobe S.S.** Farnesoic acid stimulation of C<sub>16</sub> juvenile hormone biosynthesis by corpora allata of adult female *Diploptera punctata*// Insect Biochem. And Mol.Biology.-1981.- Vol.11.- N 4.- P.401-409.
- Ferenz H.-J.** Corpus allatum hormone induced maturation in males of three carabid species of the genus *Pterostichus* (Coleoptera, Carabidae)// J.Insect Physiol.-1975.- vol.21.- P.331-334.
- Ferenz H.-J., Kaufner I.** Juvenile hormones biochemistry// Amsterdam, 1981.-P.135-145.
- Ferkovich S.M.** The juvenile hormones// N.Y., 1976.-P.349-351.
- Fristrom J.W., Keely L.** The action of ecdysone on the transcription of gene activity in glands of *Chironomus tentans*// J.Insect Physiol.-1976.- vol.22.-N 2.- P.1697-1709.
- Fristrom J.W., Chihara C.J., Kelly L., Nishiura J.T.** The juvenile hormones// N.Y.;L.,1976.- P.432-448.
- Fukuda S.** The hormonal mechanism of larval molting and metamorphosis in the silkworm// J.Fac.Sci. Tokyo Univ., Sec.IV.- 1944.- vol.6.- P.477-532.
- Furtado A.** The hormonal control of mitosis and meiosis during oogenesis in a blood-sucking bug *Panstrongylus megistus*// Insect Physiol.- 1979.- Vol.25.- P.561-570.
- Fukuda S., Endo K.** Hormonal control of the development of seasonal forms in the butterfly, *Polygonea caureum* L.// Proc.Japan Acad.- 1966.- Vol. 42.- P.1082-1087.
- Gade, G., Hoffmann, K. H., Spring, J. H.** Hormonal regulation in insects: Facts, gaps, and future directions// Physiol. Rev.1997.-vol. 77.- P.963-1032.
- Gande .R., Morgan E.D., Wilson I.D.** -. J.Insect Physiol.-1980.- Vol.25.-P.669-675.
- Gelbič L.,Sehnal F.** The effects of the chemosterilant metepa on the development of ovaries of *Dixippus morosus*// Bull.Entomol. Res.-1973.-vol.63.-P.7-16.
- Gehring W.J., Nötiger R.** The imaginal discs of *Drosophila*// Developmental system.Insects.- L.;N.Y.,1973.- Vol.2.-P.212-291.
- Goodman, W. G.** Juvenile hormone regulation of *Drosophila* epaca guanine nucleotide exchange factor// Mol. Cell. Endocrinol.,-2009.-vol.305.-P. 30-37.



- Goodman W., Gilbert L.I.** The haemolymph titer of juvenile hormone binding protein and binding sites during the fourth larvae instar of *Manduca sexta*// Gen.Comp.Edocr.-1978.- Vol.35.- P.27-34
- Goodman W., O'Hern P.A., Zaugg R.R., Gilbert L.I.** Purification and characterization of a juvenile hormone binding protein from the haemolymph of the fourth instar larvae of *Manduca sexta*// Mol.Cell Endocr.- 1978.- Vol.11.- P.225-242.
- Goodman W.G., Trost J.T., Reiter C.T. et al.** Hemolymph transport of the juvenile hormones// Biosynthesis, metabolism and mode of action of invertebrate hormones.- Berlin,1984.- P.426-437.
- Goodman C.L., Wagner R.M., Nabli H., Wright-Osment M.K., Okuda T. et al.** Partial morphological and functional characterization of the corpus allatum-corpora cardiaca complex from the two-spotted stinkbug, *Perillus bioculatus* (Hemiptera, Pentatomidae)// In vitro Cell Dev.Biol.Anim.-2005.- Vol.41.- P.71-76
- Goodman W.G., Cusson M.** The Juvenile hormones// In: Insect Endocrinology. Acad.Press of Elsevier.- 2012.- P.311-341
- Gordon R., Burford I.R.** The action of methoprene on the metabolism of carbohydrates in the larvae of *Aedes aegypti* and *Musca domestica*//J.Insect Physiol.-1984.-vol.30.- N 4.- P.279-286.
- Ghosh M.K., Roachoudhury N., Chakravorty S.** Effects of hydro-methoprene, methoprene and precocene-II on the developmental and metamorphosis of diapausing rice stem borer larvae of four *Pyralid* species// Zool.Anz.Jena.- 1985.-vol.215.-P.240-252.
- Gilbert L.I.** Insect endocrinology// Elsevier.- 2012.- pp. 577.
- Gilbert L.I., Goodman W., Bollenbacher W.E.** Biochemistry of regulatory lipids and steroids in insects// Intern.rev.of biochem.Biochemistry of lipids II. Baltimore, 1977.- vol.14.-P.1-50.
- Gilbert L.I., Bollenbacher W.E., Granger N.A.** Insect Endocrinology^ Regulation of Endocrine glands, hormone titer, and hormone Metabolism. Ann.Rev.of Physiol., 1980, vol.42, 493-510.
- Gilbert L.I., King D.S.** Physiology of growth and development: endocrine aspects// The physiology of Insects.N.Y., L.; 1973.- Vol.1.- P.249-370.
- Gilbert L.I., Goodman W., Bollenbacher W.E.** Biochemistry of regulatory lipids and steroids in insects// International review of biochemistry. Biochemistry of lipids II.- Baltimore, 1977.- Vol.14.- P.1-50.

- Gilbert L.I., Goodman W., Granger N.** Regulation of juvenile hormone titre in Lepidoptera// *Comp. Endocrinology*.- Amsterdam, 1978.- P.471-486.
- Gilbert, L. I., Granger, N. A., Roe, R. M.** The juvenile hormones: historical facts and speculations on future research directions// *Insect Biochem. Mol. Biol.*-2000.-30.- P.617-644.
- Gilbert, L. I., O'Connor, M. B.** Prothoracicotropic hormone regulates developmental timing and bodysize// *Dev. Cell.* 2007.- 13.- P. 857-871.
- Girardie A.** Controle de l'activite genitale chez *L.migratoria* Mise en evidence d'un facteur gonadotrope et d'un facteur allatotrope dans la Pars intercerebralis// *Bull.Soc.zool.France*, 1966.-vol.91.-N 3.- P.423-439.
- Girardie A., Joly L.** Dosage biologique de l'hormone juvenile dans e'hemolymphes d'adultes d'*Anacridium aegyptium* (insecte, orthoptera) sains et parasites, pendant et apres la rupture experimentale de la diapause//*C.r. Acad. Sci.*-1975.- D.281.- N 11.- P.719-722.
- Granger N.A., Niemiec S.M., Gilbert L.I., Bollenbacher W.E.** Juvenile hormone III biosynthesis by the larval corpora allata of *Manduca sexta*// *J.Insect Physiol.*- 1982.-Vol.28.- P.385-391
- Granger N.A., Bollenbacher W.E., Vince R. et al.** In vitro biosynthesis of juvenile hormone by the larval corpora allata of *Manduca sexta*: quantification by radioimmunoassay// *Mol.Cell. Endocrinol.*-1979.- Vol.16.- P.1-17.
- Granger N.A., Sehna F.** Regulation of larval corpora allata in *Galleria mellonella*// *Nature*.- 1974.- Vol.251.- P.415-417.
- Gregg, P. C., Roberts, B., Wentworth, S. L.** Levels of ecdysteroids in diapause and non-diapause eggs of the Australian plague locust, *Chortoicetes terminifera* (Walker).//*J. Insect Physiol.*- 1987.-33.- P.237-242.
- Gruntenko N.E., Wilson T.G., Raushenbach I.Yu.** Hormones and Metabolism in insect Stress. "CRS Press", 1991, 184 p.
- Gruetzmacher M.C., Gilbert L.I., Bollenbacher W.E.** Indirect stimulation of the prothoracic glands of *Manduca sexta* by juvenile hormone: evidence for a fat body stimulatory factor// *J.Insect Physiol.*- 1984.- Vol.30.- P.771-778.

- Guerra A.A., Wolfenbarger D.A., Garcia R.D.** Activity of juvenile hormone analogues against the tobacco budworm// J.Econ. Entomol. -1973.-vol.66.-P.833-835.
- Gunaman S., Engelman F.** Esterolytic degradation of juvenile hormone in the haemolymph of the adult female of *Leucophaea maderae*//Insect Biochem.-1984.- Vol.14.- P.601-607.
- Gzelak R., Kumaran A.K.** The effect of 20-hydroecdysone and juvenile hormone on transcription and specific gene expression in larval fat body in *Galleria*//Ibid.-1985.- Vol31.- P.315-322
- Gzelak R., Kumaran A.K.** Developmental changes in the larval fat body during metamorphosis in *Galleria mellonella*// Ibid.-1986.- V.32.- P.445-452. **Hadorn E., Garcia-Bellido A.** Zur proliferation von *Drosophila* – zellkulturen in adultmilieu// Revue Suisse Zool.-1964.- Vol.71.- P.576-582
- Hadorn E.** Differenzierungsleistung wiederholt fragmentierter Teilstücke Männlicher Genitalscheiben von *Drosophila melanogaster* nach Kultur in vivo// Dev.Biol.- 1963.-Vol.7.- P.617-629
- Hagedorn H.H., Fallon A.M., Laufer H.H.** Vitellogenin synthesis by the fat body of the mosquito *Aedes aegypti*: evidence for transcriptional control//Develop.Biol. 1973.- Vol.- 31.- P.285-294
- Hagedorn H.H.** The control of Vitellogenesis in the Mosquito, *Aedes aegypti*//Amer.Zool., 1974.- Vol.14.- P.1207-1217.
- Hagenguth H., Rembold H.** Identification of juvenile hormone 3 as the only JH homolog in all developmental stages of honey bee// Z.Naturforsch.- 1978.- Vol.33.- P.475-505.
- Hagedorn H.H., Kunkel J.G.** Vitellogenin and vitellin in insects// Ann. Rev.Entomol.- 1979.- vol.24.- P.475-505.
- Hammock D.D., Jones G et al.** Regulation of juvenile hormone esterase in the cabbage looper, *Trichoplusia ni*// Regulation of Insect Development and Behavior.- Wroclaw.,Poland, 1981.- P.219-235.
- Hasegawa K., Yamashita O.** Studies of the mode of action of the diapa315 p.use hormone in the silkworm, *Bombyx mori* L.VI. The target organ of the diapause hormone// J.Exp. Biol.- 1965.- vol.43.- P.271-277.
- Hahn, D. A., Denlinger, D. L.** Energetics of diapause// Annu. Rev. Entomol.-2011.- 56.- 103–121.

- Handler A.M., Postlethwait J.M.** J.exp.Zool., 1977, vol.202, P.389-401.
- Handke B., Szabad J., Lidsky P.V., Hafen E., Lehner Ch.F.** Towards long Term Cultivation of *Drosophila* Wing Imaginal Discs in vitro// PloS ONE 9(9):e 107333 DOI:10.1371/journal PONE.2014.
- Hammock B.D.** NADPH dependent epoxidation of methylfarnesoate to juvenile hormone in the cockroach *Blaberus giganteus* L.// Life Sci.- 1975.- Vol.17.- P.323-328
- Hammock B.D., Nowock J., Goodman W et al.** The influence of haemolymph-binding protein on juvenile hormone stability and distribution in *manduca sexta* fat body and imaginal discs in vitro// Mol.Cell.Endocr.- 1975.- Vol. 3.- P. 167-184. **Hoffman K.H.** Hormone titer regulation in reproductive adults and embryos of crickets, *Gryllus bimaculatus*// 19 th Cong.Entomol.Beijing, Proc.:Abstr.Beijing, 1992.- P.88
- Hammock B.D., Sparks T.C., Mumby S.M.** Selective inhibition of JH-esterase from cockroach haemolymph// Pest..Biochem.Physiol.- 1977.-Vol.7.- P.517-530
- Hammock B.D.** Regulation of juvenile hormone titer: degradation// Comp.insect physiol.,biochem.,and pharmacology.- Oxford; N.Y.;Toronyo; Sydney;P.;Frankfurt, 1985.-Vol.7.-P.431-472
- Hayakawa Y., Chino H.** Temperature dependent interconversion between glycogen and trehalose in diapausing pupae of *Phylosamia cynthia ricini* and *pryeri*.. Insect Biochem. 1981, v.11, N 1, 43-47
- Hori M., Hiruma K., Riddiford L.M.** Insect Biochem., 1984, 14, N 3, 267-274
- Hsiao T.H., Hsiao C.** Simultaneous determination of molting and juvenile hormone titers of the greater wax moth// J.Insect Physiol.- 1977.- vol.23.- P.89-93
- Hiruma K.** Possible role of juvenile hormone in the prepupal stage of *Mamestra brassicae*// Gen.Comp.Endocrinol.-1980.- Vol.41.- P.392-399.
- Hiruma K.** Possible roles of juvenile hormone in the prepupal stage of *Mamestra brassicae*// Gen.Comp.Endocrinol.-1980.- Vol.41.- P.392-399

- Hiruma K.** Factors affecting change in sensitivity of prothoracic glands to juvenile hormone in *Mamestra brassicae*// J.Insect Physiol. -1982.- Vol.28.- P.193-199
- Highnam K.C., Hill L.** The comparative endocrinology of the invertebrates//Londonş- 1977
- Highnam K.C., Hill L.** The comparative Endocryology of the Invertebrates// Ed.Arnold.-1977.- 357 pp.
- Hodkova, M., Okuda, T., Wagner, R.** Regulation of corpora allata in females of *Pyrrhocris apterus* (*Heteroptera*) (a mini-review)//In vitro Cell. Devel. Biol.2001.- 37.-P.560-563.
- Hodkova, M., Okuda, T., Wagner, R.** Stimulation of corpora allata by extract from neuroendocrine complex: comparison of reproducing and diapausing *Pyrrhocris apterus* (*Heteroptera: Pyrrhocroridae*)// Eur. J. Entomol.1996.- 93.- P. 535-543.
- Hoffmann, E. J., VanderJagt, J., Whalon, M. E.** Pyriproxyfen activates reproduction in pre-diapause northern strain plum curculio (*Conotrachelus nenuphar Herbst*)// Pest Manag. Sci.2007.- 63.- P. 835-840.
- Hsu Ting-seng, Xie Wei-jun.** Acta Biochem. Biophys. Sin., 1982.- 14.- N4.- P.367-374.
- Hunt, J. H., Kensinger, B. J., Kossuth, J. A., Henshaw, M.T., Norberg, K., Wolschin, F., Amdam, G. V.** A diapause pathway underlies the gyne phenotype in *Polistes wasps*, revealing an evolutionary route to caste-containing insect societies//Proc. Nat'l. Acad. Sci.2007.- USA, 104.- P. 14020-14025.
- Hwang-Hsu K., Reddy G., Kumaran A.K.** Correlation between juvenile hormone esterase-activity, ecdysone titer and cellular reprogramming in *Galleria mellonella*//Ibid.-1979.- Vol.25.- P.105-111.
- Highnam K.C.** Activity of the brain (corpora cardiaca system) during pupal diapause “break” in *Mimas tiliae*// Quart. J.Micr. Sci.- 1958.- vol.99.-P.73-88
- Highnam K.C., Hill L.** The comparative Endocrinology of the Invertebrates// L.,1969.- 315 p.
- Highnam K.C., Mordue A.J.** Estimates of neurosecretory activity by an autoradiografic method in adult female *Schistocerca gregaria* (*Forsk*)// Gen and Comp. Endocrinol.- 1970.- vol.15.-N 1.- P.31-38.

- Hill L., Izatt M.E.G.** The relationships between corpora allata and fat body and haemolymph lipids in the adult female desert locust// J.Insect Physiol.- 1974.- vol.20.- N 11.- P.2143-2156.
- Himeno M., Fakahashi L., Komano T.** The action of juvenile hormone on the synthesis proteins and RNA in the cells structure of *Drosophila melanogaster*// Agric. Biol. Chem.-1979.- vol.43.-N 6.- P.1285-1292.
- Hsu Ting-seng, Xie Wei-jun.** The action of the  $\beta$ -ecdysone and ZR-515 on the activity polyphenoloxydase in *Philosamia cynthia ricini*// Acta Biochem. Biophys.sin.- 1982.- vol.14.- N 4.-P.367-374.
- Ireland R.C., Berger E.M.** Synthesis of low molecular weight heat shock peptides stimulated by ecdysterone in a cultured *Drosophila* cell line. Proc.Natl.Acad.Sci. USA. Feb.1982,79 (3), 855-859.
- Irvine D.J., Brasch K., Wyatt G.R.** Eur.J.Cell Biol.- 1980.- 22.- N 1.- P.106.
- Iyengar A.R., Kunkel J.G.** Follicle Cell Calmodulin in *Blattella germanica*: transcript accumulation during vitellogenesis regulated by juvenile hormone// Dev.Biol.-1995.- 170.- P. 314-320.
- Ivanovič J., Jankovič-Hladni M.I., Milanovič M.P.** Effect of constant temperature on survival rate, neurosecretion and endocrine cells, and digestive enzymes in *Morimus funereus* larvae (Cerambycidae:Coleoptera)// Ibid.-1975.- vol. 50A.- P.125-130.
- Ivanovič J., Jankovič-Hladni M.I., Stanič V., Kalafatic D.** Differences in the sensitivity of protocerebral neurosecretory cells arising from the effect of different factors in *Morimus funereus* larvae// Comp.Biochem. Physiol.- 1985.- vol.80 A.- P.107-113.
- Ilan J., Ilan L., Patel N.** The juvenile hormones// N.Y.; L., 1972.- P.43-68.
- Jacobson M., Beroza M., Bull D., Bullock M et al.** Insect juvenile hormones// N.Y.; L., 1972.- P.249-303.
- James T.Nishiura, James W. Fristrom.** Effect of insect hormones on RNA-polymerases of mass-isolated imaginal discs of *Drosophila melanogaster* cultured in vitro. Proc.Natl.Acad.Sci.USA, 1975,72, 8, 2984-2988.
- Jankovič-Hladni M.I., Ivanovič J., Nenadovic V.** The celective response of the protocerebral neurosecretory cells of the *Cerambyx cerdo* larvae to the effect of different factors// Comp. Biochem. Physiol.- 1983.- vol.74A.- P.131-136.

- Johnson R.A., Hill L.** Activity of the corpora allata in the adult female migratory locust// *J.Insect Physiol.*-1975.- Vol.21.-P.1517-1519. **Jones D., Jones G., Hiremath S.** An in vitro system for studying juvenile hormone induction of juvenile hormone esterase from fat body of *Trichoplusia ni* (Hubn.)//*Insect Biochem.*-1987.- Vol.17.- P.897-904.
- Jones G., Chu Y.X., Schelling D., Jones D.** Regulation of the juvenile hormone esterase gene by a composite core promoter// *Biochem.J.*-2000.- Vol.346.- P.233-240
- Jones G., Click A.** Development regulation of juvenile hormone esterase in *Trichoplusia ni*: its multiple electrophoretic forms occur during each larval ecdysis// *J.Insect Physiol.*- 1987.- Vol.33.- P.207-213
- Jones G** The role of juvenile hormone esterase in terminating larval feeding and initiating metamorphic development in *Trichoplusia ni*// *Entomol.Exp.Appl.*-1985.- Vol.39.- P.171-176.
- Jones D., Jones G., Wing K.D., Rudnicka M., Hammock B.D.** Juvenile hormone esterases of Lepidoptera. I. Activity in the haemolymph during the last larval instar of 11 species// *J.Comp.Physiol.*- 1982.- Vol. B148.- P. 1-10
- Jones D., Hammock B.D.** Critical roles of prepupal juvenile hormone and its esterase// *Archs.Biochem.Physiol.*-1985.-Vol.2.- P.397-404.
- Jones D., Jones G., Wing K.D., Rudnicka M., Hammock B.D.** Juvenile hormone esterases of Lepidoptera. I.Activity in the haemolymph during the last larval instar of 11 species// *J.Comp.Physiol.*- 1982.- Vol.B148.- P.1-10.
- Jordan A.M., Trewern M.A., Borkovec A.B., De Milo A.B.** The juvenile hormones of insects// *Bull. Entomol. Res.*- 1979.- vol.69.- P.55-64.
- Judy K.J., Schooley D.A., Dunham L.L., Hall M.S., Bergot B.J., Siddall J.B.** Isolation structure and absolute configuration of a new natural insect juvenile hormone from *Manduca sexta*. *Proc.Natl.Acad. Sci. USA.* 1973, 70, 1509-1513.
- Judson P., Divakar J.B., Kishen R.B.** *Curr. Science* (Indian).- 1977.- vol.46.- P.44.

- Kamada A., Shimada S., Asano S.** The action of methoprene on the productive in *Bombyx mori* L// J. sericult. Sci. Jpn.- 1979.- vol.48.- N 2.- P.129-136.
- Karlson P., Congote L.F., Sekeris C.E.** The role juvenile hormones in RNA synthesis in *Calliphora erythrocephala*// Mitt Schweiz.entomol.Ges.- 1971.- vol.44.-N 1-2.- P.171-176.
- Karlson P.** In: Progress in ecdysone research, Ed.J.Hoffmann, Amsterdam, Biomedical Press, 1980, pp. 1-12.
- Kato Y.** Further study re-examining whether larval epidermis can omit the secretion of a pupal cuticle, using the silkworm, *Bombyx mori*// Dev.Growth and Different.- 1973 b.- Vol.15.- P.193-199.
- Kato Y.** Can larval epidermis omit the secretion of a pupal cuticle in a saturnid moth, *Samia cynthia Ricini*// J.Insect.Physiol.- 1973 a.- Vol.19.- P.495-504.
- Kai H., Kawai T., Mizushima T.** J.Fac.Agric., Tottori Univ., 1984, 19, 20-23.
- Kaizer H.** Licht- und Elektronenmikroskopische Untersuchung der corpora allata der Eintagsfliege *Ephemera danica* Müll. (Ephemeroptera:Ephemeridae) Während der Metamorphose// Int/J.Insect Morphol. Embryol.- 1980.- Vol. 9.- P.395-403.
- Khan M.A., Koopmanschap A.B., Privee H., De Kort C.A.D.** The mode of regulation of the corpus allatum activity during starvation in adult females of the Colorado potato beetle, *Leptinotarsa decemlineata*(Say)//J.Insect Physiol.-1982.-Vol.28.-P.791-796.
- Khan, M. A., Buma, P.** Neural control of the corpus allatum in the Colorado potato beetle, *Leptinotarsa decemlineata*: an electron microscope study utilizing the in vitro tannic acid Ringer incubation method// J. Insect Physiol.1985.-31.- P. 639-645.
- Kiguchi K., Riddiford L.M.** A role of juvenile hormone in pupal development of the tobacco hornworm, *Manduca sexta*// J. Insect Physiol.-1978.- Vol.24.- P.673-680
- Kikukawa S., Tobe S.S.** Juvenile hormone biosynthesis in female larvae of *Diploptera punctata* and the effect of allatectomy on haemolymph ecdysteroid titre// Ibid.- 1986.- Vol.32.- P.981-986.
- Kim, M., Denlinger, D.** L.A potential role for ribosomal protein S2 in the gene network regulating reproductive diapause in the mosquito *Culex pipiens*// J. Comp. Physiol.2010.- B, 180.- P. 171-178.



**Kim, M., Sim, C., Denlinger, D. L.** RNA interference directed against ribosomal protein S3a suggests a link between this gene and arrested ovarian development during adult diapause in *Culex pipiens*.// *Insect Mol. Biol.*2010.- 19.- P.27–33.

**Klages G., Emmerich H.** Juvenile hormone binding-proteins in the haemolymph of 3<sup>rd</sup> instar larvae of *D.hydei*// *Insect Biochem.*-1979a.- Vol.9- P.23-30.

**Klages G., Emmerich H.** Juvenile hormone metabolism and juvenile hormone esterase titer in haemolymph and peripheral tissues of *Drosophila hydei*// *J.Comp.Physiol.*-1979 b.- Vol.132.- P.319-325

**Klages G., Emmerich H., Rembold H.** Identification and titer of juvenile hormones in the fruitfly, *Drosophila hydei*//*Regulation of Insect Development and Behavior.*-Wroclaw, Poland, 1981.- P.207.

**Kloc M., Matuszewski B.** W. Roux's Arch. Entwicklungsmech. Organismen.-1977.- Bd.183.- P.351-368.

**Kopper, B. J., Shu, S., Charlton, R. E., Ramaswamy, S. B.** Evidence for reproductive diapause in the fritillary *Speyeria idalia* (*Lepidoptera: Nymphalidae*)// *Ann. Entomol. Soc. America* 2011.- 94.- P. 427–432.

**Kotaki, T., Shinada, T., Kaihara, K., Ohfune, Y., Numata, H.** Biological activities of juvenile hormone III skipped bisepoxide in last instar nymphs and adults of a stink bug, *Plautia stali*// *J. Insect Physiol.*, 2011

**Kotaki, T., Yagi, S.** Hormonal control of adult diapause in the brown-winged green bug, *Plautia stali* Scott (*Heteroptera: Pentatomidae*)// *Appl. Entomol. Zool.*1989.- 24.-P. 42–51.

**Kramer, S. J.** Regulation of the activity of JH specific esterases in the Colorado potato beetle, *Leptinotarsa decemlineata*// *J. Insect Physiol.*1978.- 24.- P. 743–747.

**Kramer S.J., Dunn P.E., Peterson R.C. et al.** Purification and characterization of the carrier protein for juvenile hormone from the haemolymph of the tobacco hornworm, *Manduca sexta*// *J. Biol. Chem.*-1976.-Vol.251.- P.4979-4985.

**Kramer K.J., De Kort C.A.D.** Age-dependent changes in juvenile hormone esterase and general carboxyesterase activity in the haemolymph of the colorado potato beetle, *Leptinotarsa decemlineata*// *Mol.Cell.Endocrinol.*-1976.- Vol.4.- P.43-53.

- Kramer S.J., Childes C.N.** Interaction of juvenile hormone with carrier proteins and hydrolases from insect haemolymph // *Insect Biochem.*-1977.- Vol.7.- P.397-403
- Kramer K.J., De Kord C.A.D.** Juvenile hormone carrier lipoproteins in the haemolymph of the colorado beetle, *Leptinotarsa decemlineata*// *Insect Biochem.*-1978.- Vol.8.- P.87-92
- Kramer S.J., De Kort C.A.D.** *Life Sci.*, 1976.- Vol.-19.- N 2.- P. 211-216.
- Kramer K.J., Sanburg L.I., Kezdy F.J., Law J.H.** The juvenile hormone binding protein in the haemolymph of *Manduca sexta*//*Proc.Nat.Acad.Sci.USA.*-1974.- Vol.71.- P.493-497.
- Kramer S.J., Staul G.B.** Juvenile hormone biochemistry// Amsterdam, 1981.- P.425-437.
- Kramer S.J., Baker F.S., Miller C.A., Cerf D.C. et al.** Pesticide Chemistry// Oxford, 1983.-vol.2.- P.177-182.
- Kraminsky G.P., Clark W.C., Estelle M.A. et al.** Induction of translatable mRNA for dopa decarboxylase in *drosophila*: An early response to ecdysterone// *Proc. Nat. Acad. Sci.- USA*, 1980.- vol.77.- P.4175-4179.
- Kroeger, H.**Gene activities during insect metamorphosis and their control by hormones// In W. Etkin, & L. I. Gilbert (Eds.), *Metamorphosis: A Problem in Developmental Biology* New York: Appleton-Century-Crofts.- 1968.- P. 185-220.
- Käuser G., Enderic U., Reum I., Koolman J.** The action of steroid hormones on the genome activity in insects// *Acta.Endocrinol.*-1983.- vol.102.- p.63.
- Kimura S.** The action of ecdysterone on the enzymes activity in *Bombyx mori* L// *J. Insect Physiol.*- 1973.- vol.19.- N1.- P.115-132.
- King R.C.** *Insect reproduction*// London, 1964.- P.13-25.
- King R.C.** *International review of cytology*// N.Y.; L., 1970.- vol.28.- P.125-168.
- King R., Akai H.** Spermatogenesis in *Bombyx mori* L. II. The ultrastructure of synapsed bivalents// *J. Morphol.*- 1971.- vol.134.- N 2.- P.181-194.
- Kingan T.G., Gray W., Zittnat D., Adams M.E.** Regulation of ecdysis-triggering hormone release by eclosion hormone// *J.Exp.Biol.*-1997.- vol.200.- N 24.- P.3245-3256.

- Kobari Y., Akai H.** The action of juvenoid "Manta" on productive of *Bombyx mori* L// J. Ser.Sci.Jpn.- 1978.- vol.47.- N 4.- P.315-319.
- Koesterer R., Feir D.** The action of juvenile hormone on the activity acid phosphatase in fractions of larvae// Ann. Entomol. Soc. Am.- 1980.- vol.73.- N 3.- P.279-282.
- Koeppel J.H., Brantley S.G., Nijhout M.M.** The action of juvenile hormones on synthesis DNA in *Antheraea polyphemus*// J. Insect Physiol.// 1980.- vol.26.- N 11.- P.749-753.
- Kono Y.** Light and electron microscopic studies on the neurosecretory control of diapause incidence in *Pieris rapae crucivora*// J. Insect Physiol.- 1973.- vol.19.- P.255-272.
- Korochkin L.I.** Izozymes// N.Y., 1975.- vol.3.- P.99-117.
- Kort de C.A., Racek C.J.** The regulation of enzymes activity in *Leptinotarsa decemlineata*// Endocrinol.exp.- 1971.- vol.5.- N 1.- P.57-61.
- Kozhanova N.I., Pralia I.I.** Reproduction disturbances in the fall webworm treated with juvenile hormone analog.-1979.- P.64-75.
- Kumaran A.K.** The Regulation of insect reproduction// Praha, 1978.
- Kuliyeva H.F.** Reproduction disturbances in *Heliothis armigera* Hubn. Treated with juvenile hormone analog-fenoxycarb// J. Bilgi.- 2001.- N 1.
- Kuliyeva H.F.** Some aspects of the Hormonal Control of Quantitative and Qualitative Displays of Photoperiodism in Silkworm *Bombyx mori* L.// Jour.Entomology Res.Soc.- 2005.- vol.7.- N1.
- Kumaran A.K.** Relationship between DNA synthesis, juvenile hormone and metamorphosis in *Galleria* larvae// The Juvenile Hormones.- N.Y.; L., 1976.- P. 184-197.
- Kuwano, E.** Termination of diapause in pharate first instar larvae of the gypsy moth *Lymantria dispar japonica* by an imidazole derivative KK-42.// J. Insect Physiol.1993.- 39.- P.107-110.
- Zitnan A., Adams M.E.** Neuroendocrine Regulation of Ecdysis// In: Insect Endocrinology. Acad.Press of Elsevier.-2012.- P.253-301.
- La Pointe M.C., Koeppel J.K.** The action JH-I and JH-III on the timidinkinase activity of insects// Insect Biochem.- 1984.- vol.14.- N 1.- P.55-63.
- Lanzrein B., Hashimoto M., Parmalovich V et al.** Identification and quantification of juvenile hormones from different development

stages of the cockroach *Nauphoeta cinerea*. Life Science.-1975.-v.16.-p.1271-1284.

**Lawrence P.A.** Development Biology.- 1969.- vol.19.- P.12-40.

**Lee, K.-Y., Denlinger, D. L.** Diapause-regulated proteins in the gut of pharate first instar larvae of the gypsy moth, *Lymantria dispar*, and the effects of KK-42 and neck ligation on expression// J. Insect Physiol.-1996.- 42.- P.423-431.

**Lee S.S., Tan M.J.** The action prekocena II on the synthesis of protein in *Oxya japonica*// Acrida.- 1981.- vol.10.-N 1.- P.25-32.

**Leezi M.** Regulation of growth of nurse nuclei of egg follicles in insects// Chromosoma.- 1967.- vol.21.-P.109-122.

**Leezi M., Frigg M.** Specific effects of juvenile hormone on chromosome function// Mitt.Schweiz.entomol. Ges.- 1971.-vol.44.- N 1-2.- P. 163-170.

**Leezi M., Gilbert I.** The antagonism between juvenile hormone and ecdysone// Proc. Nat. Acad. Sci.-1969.- vol.64.- P.498-503.

**Li Y.** Stimulation of YH biosynthesis by corpora allata of adult female *Aedes aegyptii* *in vitro*: effect of farnesoic acid and Aedes-allatotropin.- J.Exp. Biol. 2003.- Vol. 206.- P. 1825-1832.

**Loof A. de., Lagasse A.** The ultrastructure of the follicle cells of the ovary of the *Colorado beetle* in relation to yolk formation// J. Insect Physiol.- 1970.- vol.16.- P.211-220.

**Loof A. de., Lagasse A., Bohyn W.** Protein yolk formation in the *Colorado beetle* with special reference to the mechanism of the selective uptake of haemolymph proteins// Proc. Kon. ned. akad. weten. sci.- 1972.- vol.75.- N 2.- P.125-143.

**Lynn D.E., Miller S.G., Oberlander H.** Establishment of a cell line from lepidopteran wing imaginal discs: Induction of newly synthesized proteins by 20-hydroxyecdysone. Proc.Natl.Acad.Sci. USA. 79, 2589-2593.

**Maddrell S.H.** Insect neurobiology and pesticide action (Neurofax 79)// Soc. Chem.Ind.; London, 1980.- P.329-334.

**Mahowald A.P.** Developmental systems: Insects/ N.Y.,; L., 1972.-vol.1.- P.1-47.

**Mala Y., Sehnal F., Kumaran A.K., Granger N.** Effects of starvation, chilling and injury on endocrine gland function in *Galleria mellonella*// Arch. Insect Biochem.- 1987.- vol.4.- P.113-128.

- Mandal S.** The action allatectomy on the fractions of lipids, cholesterine, glycogene and total proteins, acid phosphatases activity in fat body of *Gryllotalpa gryllotalpa*// *Proc.Indian Nat.Sci.Acad.*- 1982.- vol.48.- N 4.- P.486-492.
- Masner P.** The inductors of differentiation of prefollicular tissue and the follicular epithelium in ovarioles of *Pyrrhocoris apterus* (*Heteroptera*)// *J. embriol.exp. morph.*- 1968.- vol.20.- P.1-13.
- Masner P., Hangartner W., Suchy M.** The juvenile hormones// *N. Y.;L.*, 1976.- P.234-251.
- Masner P., Slama K., Landa V.** Sterility induced in insects by analogues of juvenile hormones// *Nature.*- 1968.- vol.219.- P.395-396.
- Matuszewski B.** Regulation of growth of nurse nuclei in the development of egg follicles in *Cecidomyiidae* (*Diptera*), *Chromosoma.*- 1968.- vol.25.- N 4.- 429-469.
- Masner P., Hangartner W., Suchy M.** The juvenile hormones// *New York; London*, 1976.- P.234-251.
- Matsuo, J., Nakayama, S., Numata, H.** Role of the corpus allatum in the control of adult diapause in the blow fly, *Protophormia terraenovae*. *J. Insect Physiol.*, 43, 211–216.
- Mayer R.T., Meola S.M., Coppage D.L., Deloach J.R.** The pupal instar of *Stomoxys calcitrans*: Cuticle deposition and chitin synthesis//*J.Insect Physiol.*- 1979.- Vol.25.- P.677-683
- Marc J., Klowden.** *Endocrine Regulation of Insect Reproduction*// *Encyclopedia of Entomology.*- 2008.- pp.1315-1319.
- Matsumoto S., Isogai A., Suzuki A., Ogura N., Sonobe H.** N-terminal amino acid sequence of an insect neurohormone. *Insect Biochem.*, 1981, 11, 725-733.
- Mauchamp B., Lafont R., Jourdain D.** *J.Insect Physiol.*-1979.- Vol.25.- P.545-550.
- McCaleb D.C., Kumaran A.K.** Control of juvenile hormone esterase activity in *Galleria mellonella* larvae// *Ibid.*-1980.- Vol.26.- P.171-177
- McBrayer, Z., Ono, H., Shimell, M. J., Parvy, J.-P., Beckstead, R. B., Warren, J. T., Thummel, C. S., Dauphin-Villemant, C., Eizaguirre, M., Prats, J., Abellana, M., Lopez, C., Llovera, M.,**

- et al.** Juvenile hormone and diapause in the Mediterranean corn borer, *Sesamia nonagrioides*// J. Insect Physiol.1998.-44.- P. 419–425.
- McLeod D.G.R., Beek S.D.** The anatomy of the neuroendocrine complex of the European corn borer, *Ostrinia nubilalis* and its relation to diapause// Ann. Entomol. Soc.Am.-1963.- vol.56.- P.723-727.
- Mihaescu A., Stancioiu N., Aaler A.** Ann.Univ.Buewresti.Biol., 1983, 32, 63-66.
- Mitsui T., Riddiford L.M.** Pupal cuticle formation by *Manduca sexta* epidermos in vitro: patterns of ecdysone sensitivity// Dev.Biol.- 1976.- Vol.54.- P.72-186.
- Mitsui T., Riddiford L.M.** Hormonal requirements for the larval-pupal transformation of the epidermis of *Manduca sexta* in vitro// Dev.Biol.- 1978.- Vol.62.- P.193-205.
- Meyer A.S., Schneiderman H.A., Hansman E., Ko J.H.** The two juvenile hormones from the cecropia silk moth. Proc.Natl.Acad.Sci.USA. 1968, 60, 853-860.
- Meola, R. W., Adkisson, P. L.** Release of prothoracicotropic hormone and potentiation of developmental ability during diapause in the bollworm, *Heliothis zea*// J. Insect Physiol., 1977.- 23.- P.683–688.
- Mellanby K.** Acclimatization and the thermal death point in insects//Nature.- 1954.- vol.173.-P.582-583.
- Metwally M.M., Landa V.** Sterilization of the kharpa beetle, *Trogoderma granarium*, with juvenile hormone analogues// Z. ang. Entomol.- 1972.- vol.72.- P.97-109.
- Miall R.C.** The action of the prekocena and its analogues on behavior reactions// J. Insect Physiol.- 1980.0 vol.26.- N 9.- P.607-612.
- Moreno D.S., Fargerlund J., Shaw J.C.** Journal Econom. Entomology.- 1976.- vol. 69.- P.292-297.
- Morohoshi S., Shimada J.** –Proc.Japan Acad.-1975.- Vol.-51.- P.744-747
- Morgan E.D., Poole C.F.** – The extraction and determination of ecdysones in arthropods// Adv.Insect Physiol.- 1976.-Vol.-12.- P.17-62.

- Morita, A., Numata, H.** Role of the neuroendocrine complex in the control of adult diapause in the bean bug, *Riptotus clavatus*// Arch. Insect Biochem. Physiol.1997.- 35.- P.347–355.
- Morohoshi S., Lijima T.** Induction of supernumerous ecdysis by the injection of ecdysones in *Bombyx mori L.*// Proc. Japan. Acad.- 1969.- vol.45.- N4.- P.314-317.
- Morohoshi S., Kiguchi K.** Effect of the corpus allatum hormone on lipid metabolism in *Bombyx mori*// Proc. Japan. Acad.- 1969.- vol.45.- N4.- P. 323-327.
- Morohoshi S., Lijima T. , Kikuchi S., Ikeda S.** Effect of corpus allatum hormone on carbohydrate and nitrogen metabolism in *Bombyx mori*// Proc. Japan. Acad.- 1969.- vol.45.- N4.- P. 328-333.
- Müller P.J., Masner P., Kálin M.** regulation of Insect Reproduction// Praha, 1978.- E.
- Muraleedharan D., Prabhu V.K.K.** The action of methoprene on enzymes activity in *Dysdercus cingulatus* and larvae of *Hybleae puera*// Physiol. Entomol.- 1981.- vol.6.- N 2.- P.183-189.
- Nakano T., Natori S.** The action of the ecdysterone on DNA synthesis in the salivary glands of the larvae *Sarcophaga peregrina*//Insect Biochem.- 1978.- vol.4.- N 5.- P.375-381.
- Nakagaki, M., Takei, R., Nagashima, E., Yaginuma, T.** Cell-cycles in embryos of the silkworm, *Bombyx mori*: G2 arrest at diapause stage// Roux's Arch. Devel. Biol.- 1991.- 200.- P. 223–229.
- Nakanishi Y., Garen A.** Proc.Nat.Acad. Sci. USA, 1983.- 80.- N 10.- P. 2971-2975.
- Nijhout H.F.** A threshold size for metamorphosis in the tobacco hornworm, *Manduca sexta*//Int.J.Insect Morphol.and Embryol.- 1975a.- Vol.4.-P.821-831
- Nijhout H.F** Dynamics of juvenile hormone action in larvae to the tobacco hornworm, *Manduca sexta*// Biol.Bull.- 1975b.- Vol.3.- P.568-579
- Nijhout H.F** Insect hormones// Princeton Univ.Press.,1998. 280 pp
- Nijhout H.F** Insect hormones// Princeton N.J.: Princeton Univ. Press.-1994.
- Nijhout H.F., Williams C.M.** Control of moulting and metamorphosis in the tobacco hornworm, *Manduca sexta (L)*: Cessation

of juvenile hormone secretion for pupation//J.Exp.Biol.-1974a.- Vol.61.- P.481-491.

**Nijhout H.F.** Dynamics of juvenile hormone action in larvae of the tobacco hornworm, *Manduca sexta*// Biol.Bull. Woods Hole Mass.- 1975.- Vol.149.- P.568-579.

**Nijhout H.F.** . The role of ecdysone in pupation *manduca sexta*//J.Insect Physiol.- 1976.-Vol.22.- P.453-463.

**Nijhout H.F., Williams C.M.** Control of molying and metamorphosis in the tobacco hornworm, *Manduca sexta* (L): Cessation of juvenile hormone secretion as a trigger for pupation// Ibid.- 1974 b.- vol.61.- P.493-501.

**Nowock J., Goodman W., Bollenbacher W.E., Gilbert L.I.** Synthesis of juvenile hormone binding protein by the body of *Manduca sexta*// Gen.Comp.Endocrinol.- 1975.- Vol.27.- P. 230-239

**Nowock J., Hammock B.D., Gilbert L.I. I.** The binding protein as a modulator of juvenile hormone stability and uptake// The Juvenile Hormone.- N.Y., 1976.- P.354-373.

**Newitt R.A., Hammock B.D.** Relationship between juvenile hormone and ecdysteroid in larval-pupal development of *Trichoplusia ni*//J.Insect Physiol.-1986.- Vol.32.-P.835-844.

**Novak V.J.A.** Insect hormones// Methuen &Co.LTD, London, 1966.- 477p.

**Novak V.J.A.** Insect hormones// L.;Chapman and Hall,1975.- 600

**Novak V.J.A., Sehnal F.** Action of the juvenile hormone analogues on *Euproctis chrysorrhoea* and *Yponomeuta malinella* under field conditions// Acta entomol.bohemoslov.- 1978.- vol.75.- P.349-351.

**Nowock J. W.** Roux'Arch. Entwicklungsmech. Organismen, 1973.- Bd. 172.- P.303-316.

**Oberlander H., Schneidermann H.A.** Hormonal control of growth and differentiation of insect tissues cultured in vitro// J. Insect Physiol.- 1966.- vol. 12.- P.37-41.

**Okuda, T., Tanaka, S.** An allatostatic factor and juvenile hormone synthesis by corpora allata in *Locusta migratoria*// J. Insect Physiol.1997.- 43.- P. 635-641.

**O'Neill M.P., Holman G.M., Wright J.E.** J.Insect Physiol.- 1977.- Vol.23.- P.1243-1244.



- Ohtaki T.** On the delayed pupation of the fleshfly, *sarcophaga peregrina* Robineau Desvoidy// Jap. J. Med. Sci. Biol.,-1966.- vol.19.- P.97-104.
- Ohtaki T., Tsusue M., Kiguchi K.** The action of methoprene on the triptophan metabolism in the larvae of *Bombyx mori*// Insect Biochem.- 1983.- vol.13.- N 2.- P.123-127.
- O’Kasha A.Y.K.** Effect of high temperature on *Rhodnius prolixus* (*Stal.*)// Nature.- 1964.- vol.204.- P. 1221-1222.
- O’Kasha A.Y.K.** Effect of sub-lethal high temperature on insect, *Rhodnius prolixus*. I. Induction of delayed moulting and defects// J. Exp. Biol.- 1968a.- vol.48.- P.455-463.
- O’Kasha A.Y.K.** Effect of sub-lethal high temperature on insect, *Rhodnius prolixus*. II. Mechanism of cessation and delay of moulting// Ibid.- 1968 b.- vol.48.- P.464-474.
- O’Kasha A.Y.K.** Effect of sub-lethal high temperature on insect, *Rhodnius prolixus*. III. Metabolic changes and their bearing on the cessation and delay of moulting// Ibid.- 1968 c.- vol.48.- P.475-486.
- Ozeki K.** control of secretion of juvenile hormone in earwig, *Dermaptera*//Zool.Physiol. (Berlin).- 1965.- Vol.71.-P.641-646
- Ozeki K.** The brain controls of the corpus allatum function of earwig,*Anisolabismeritima*//Sci.Pap.Coll.Gen.Educ.Univ.Tolyo,1979 Vol.29.- P.55-58.
- Pan M.L.** The synthesis of vitellogenin in the cecropia silkworm// J. Insect Physiol.- 1971.- vol.17.- N 4.- P.677-689.
- Pan M.L., Wyatt G.R.** Juvenile hormone induces vitellogenin synthesis in the monarch butterfly// Science.- 1971.- vol.174.- N 4008.- P.503-505.
- Pan M.L., Bell W.J.Telfer W.H.** Vitellogenic blood protein synthesis in the monarch butterfly// Science.- 1969.- vol.165.-N 389.- P.393-394.
- Pant R., Morris I.D.** Variation in in glycogen, total free sugars, protein, alkaline and acid phosphatases, citrate and inorganic phosphorus level in fat body of *Philosomia ricini* (*eri-silkworm*) during development// J. Biochem.- 1972.- vol.71.- N 1.- P.1-8.
- Patterson J.W.** The juvenile hormones of insects// J. Insect Physiol.- 1975.- vol.70.- P.2095-2106.

- Pappas C., Fraenkel G.** Hormonal aspects of oogenesis in the flies *Phormia regulata* and *Sarcophaga bullata* L.// J.Insect Physiol., 1978.- vol.24.- P. 75-80.
- Pener, M. P.** Environmental cues, endocrine factors, and reproductive diapause in male insects// Chronobiol. Int. 1992.-9.- P. 102–113.
- Petryk Anna.** Shade is the Drosophila P450 enzyme that mediates the hydroxylation of ecdysone to the steroid insect molting hormone 20-hydroxyecdysone. Current Issue, 2014, vol.100, N 24, 13773-13778.
- Peterson R.C., Reich M.F., Dunn P.E. et al.** Binding specificity of juvenile hormone carrier protein from haemolymph of *Manduca sexta*// Biochemistry.- 1977.- Vol.16.- P.2305-2311.
- Pipa R.** Neural inhibition of corpus allatum activity during metamorphosis of *Periplaneta americana*: a reassessment// Ann. Entomol. Soc.Amer.-1980.-Vol.73.- P.275-278.
- Poulikakos P., Vassilacopoulou D., Fragoulis E.G.** A membrane-associated form of L-DOPA decarboxylase in the white prepuparium and adult eclosion developmental stages of the Mediterranean fruit fly, *Ceratitidis capitata* // Biogenic Amines.- 2002.- vol.17.- P.15-24.
- Pszczolkowski, M. A., Peterson, A., Srinivasan, A., Ramaswamy, S. B.** Pharmacological analysis of ovarian patency in *Heliothis virescens*.// J. Insect Physiol. 2005.-vol. 51,-P. 445–453.
- Phillips J.E.** apparent transport of water by insect excretory systems// Amer. Zool.- 1970.- vol.10.- N 3.- P.413-436.
- Pratt G.E., Tobe S.S., Weaver R.J., Finney J.R.** Spontaneous synthesis and release of C16 juvenile hormone by isolated corpora allata of female cockroach *Periplaneta americana*// Gen. Comp. Endocrinol.- 1975.- Vol.26.- P.478-484.
- Pines M., Yietz A., Weintraub U. et al.** action of the synthesis hormone of crustacea on protein kinase activity of *Locusta migratoria*//Gen.Comp.Endocrinol.-1981.-vol.43.-N 4.-P.427-431.
- Pratt G.S., Davey K.G.** The corpus allatum and oogenesis in *Rhodnius prolixus*// J. Exp. Biol.- 1972.- vol.56.- N 1.- P.223-237.
- Pratt G.S., Tobe S.S., Weaver R.J.** Relative oxygenase activities in juvenile hormone biosynthesis of corpora allata of an African locust and American cockroach// Experientia.- 1975 a.- vol.31.- N 1.- P.120-122.

- Priester de W.E., Pelt-Verknil Van Locuw de G.** The studies action of ecdysterone on acid phosphatases activity on the normal and ligaturated larvaes of *Calliphora erythrocephala* //Cell. Tissue Res.- 1979.- vol.200.- P.435-442.
- Qirui Zhang** Disruption of insect diapause using agonists and an antogonist of diapause hormone. Current Issue, vol.108, N 41, 16922-16926.
- Raabe M.** La Recherche.- 1977.- t.8.- P.684-685.
- Raabe M.** Neurosecretion and neuroendocrin activity// Berlin; Heidelberg; N.Y., 1978.
- Rankin M.A.** Juvenile hormones of insects// J.Insect Physiol. – 1980.- vol.26.- P.67-73.
- Rauschenbach I.Y.** Genetic control of hormone production and breakdown during metamorphosis under stress// Endocr.frontiers in physiol.insect ecology.- Wroclaw, 1988.- vol.1.- P.169-182.
- Rauschenbach I.Y., Golosheilkina L.B., Korochkina L.I.** Genetic of esterases in *Drosophila*. V. Characteristics of the “Pupal” esterase in *Dr.virilis* // Biochem. Genet.- 1977.- vol.15.- P.531-548.
- Rauschenbach I.Y., Lukashina N.S., Korochkin L.I.** Role of pupal esterase in the regulation of the *Dr.virilis* stosks differing in response to high temperature// Dev. Genel.- 1980.- vol.1.- P.295-310.
- Rauschenbach I.Y., Lukashina N.S., Budker V.G., Korochkin L.I.** Genetics of esterases in *Drosophila*. IX. Characterization of JH-esterase in *Dr.virilis*// Ibid.- 1987.- vol.25.- P.687-705.
- Rawash I.A., Gaaboud I.A., Mostafa S.M.** Action of altozar on the total proteins in the haemolymph of *Bombyx mori* //J. Agric. Sci.- 1977.- vol.89.- N 2.- P.157-160.
- Rëller H., Dahm K.H., Sweely C.C., Trost B.M.** The structure of the juvenile hormone. Angew.Chem.(Int.Ed.) 1967, 6, 179-180.
- Rudnica M., Sehnal F., Jorolim V., Kochman M.** Hydrolysis and binding of the juvenile hormone in the haemolymph of *galleria mellonella*//Insect Biochem.- 1979.- Vol.9.- P. 75-86
- Richards G.** Insect hormones in development//Biol.Rew.-1981.- Vol.56.-P.501-549
- Reddy G., Kumaran A.K.** The effect in juvenile hormone and its antaogonisms on JH-esterase activity in *Tenebrio molitor*// Entomol.Exp.et Appl.- 1985.-Vol.37.-P.213-218

- Retnakaran A., Joly P.** Neurosecretory control of juvenile hormone inactivation in *Locusta migratoria*// Collog.Int.CNRS.- 1976.- Vol.251.- P.317-323.
- Readio, J., Chen, M.-H., Meola, R.** Juvenile hormone biosynthesis in diapausing and nondiapausing *Culex pipiens* (Diptera: Culicidae)// J. Med. Entomol. 1999.- 36.- P.355–360.
- Reynolds, J. A., Hand, S. C.** Embryonic diapause highlighted by differential expression of mRNAs for ecdysteroidogenesis, transcription and lipid sparing in the cricket *Allonemobius socius*// J. Exp. Biol. 2009.- 212.- P. 2075–2084.
- Reddy G., Krishnakumaran A.** Oxidase activity in waxmoth larvae during metamorphosis: effect of juvenile hormone and injury// Insect Biochem.- 1974.- vol.4.- N 4.- P.355-362.
- Reddy G., Hwang-Hsu K., Kumaran A.K.** Factors influencing juvenile hormone esterase activity in the wax moth, *Galleria mellonella*// J.Insect Physiol.-1979.- vol.25.- P.65-71.
- Reutskaya O.E., Sazonov A.P., Shiniayeva L.I.** Morphogenetic disturbances of gonads of the sunn pest arising from larval treatment with juvenile hormone analogues// J.VIZR.- 1979.- P.54-62.
- Richards G.** Sequential gene activation by ecdysone in polytene chromosomes of *Drosophila melanogaster*. VI. Inhibition by juvenile hormone// Ibid.-1978.- Vol.66.- P.32-42.
- Riddiford L.M** Biol.Bull.- 1975.- Vol.148.- P. 429-439.
- Riddiford L.M.** Juvenile hormones control of epidermal commitment in vivo and in vitro. In: The juvenile hormones//N.Y., L.: 1976.- P.198-219
- Riddiford L.M.** When is weight critical?// J.Exp.Biol.- 2011.-Vol. 214.- P.1613-1615
- Riddiford, L. M.** Juvenile hormone: the status of its “status quo” action// Arch. Insect Biochem. Physiol.-1996.- vol. 32.-P. 271–286.
- Riddiford, L. M.** Juvenile hormone action: A 2007 perspective. J. Insect Physiol.-2008.- vol. 54.-P. 895–901.
- Riddiford L.M.** Juvenile hormone in relation to the larval—pupal transformation of the *Cecropia silkworm*//Biol.Bull.-1972.-vol.142.- N2.-P.310-325.
- Riddiford L.M.** Hormonal control of epidermal cell development// Amer.Zool.-1981.-vol.21.-P.751-762.

- Riddiford L.M.** Biosynthesis metabolism and mode of action of Intervertebrate hormones// Berlin, Heidelberg, 1984.-P.265-272.
- Riddiford L.M.** Juvenile hormone^ the status of its "status quo" action// Arch.Insect Biochem. And Physiol.-1996.-vol.31.-N 3-4.-P.271-286.
- Richmond C.E.** Juvenile hormone analogues tested on larvae of western spruce budworm// J.econ.entomol.- 1972.-vol.65.-P.950-953.
- Richard D.S., Warren J.T., Saunders D.S., Gilbert L.I.** Haemolymph ecdysteroid titers in diapause and nondiapause destined larvae and pupae of *Sargophaga argyrostoma*// Ibid.- 1987.- vol.33.-P.115-122.
- Rinterknecht E., Roussel J.P.** The role juvenile hormones in the ribosomal synthesis fat body of *Locusta migratoria*// Bull. Soc. Zool.-1978.-vol.103.N 4.- P.359-366.
- Rohdendorf F.B.** Histological changes in the ovaries of *Thermobia domestica* (*Thysanura*) following application of juvenoids//Acta ent.bohemoslov.-1975.-vol.72.-P.209-220.
- Rohdendorf F.B., Sehnal F.** The induction of ovarian disfunctions in *Thermobia domestica* (*Thysanura*) by the cecropia juvenile hormones// Experientia.-1972.-vol.28.-P.1099-1101.
- Rohdendorf F.B., Sehnal F.** The role of the juvenile hormones in ovarian disfunctions of insects// J.Insect Physiol.-1973.-vol.19.-P.37-56.
- Romer F., Eisenbeis J.** DNA Content and Synthesis in Several Tissues and Variation of Moulting Hormone-Level in *Gryllus bimaculatus* DEG (Ensifera, Insecta) //Z. Naturforsch.-1983.- 38.-P.112-125.
- Rosset R.** The action of ecdysterone on DNA replications of *Drosophila*// Exp.Cell Res.- 1978.-vol.111.-P.31-36.
- Sanburg L.I., Kramer K.J., Kezdy F.J., Law J.H.** Juvenile hormone-specific esterases in the haemolymph of tobacco hornworm, *Manduca sexta*//Ibid.-1975.- Vol.21.- P.873-887.
- Safranek L., Cymborowski B., Williams C.M.** Effect of juvenile hormone on ecdysone-dependent development in the tobacco hornworm, *Manduca sexta*//Biol.Bull.-1980.- Vol.158.-P.248-256.
- Schwartz M.B., Imberski R.B., Kelly T.J.** Analysis of metamorphosis in *Drosophila melanogaster*: Characterization of giant, an ecdysteroid-deficient mutant// Dev.Biol.- 1984.-Vol.103.- P.85-95.

- Schooley D.A., Bergot B.J., Goodman W., Gilbert L.I.** Synthesis of both optical isomers of insect juvenile hormone III and their affinity for the juvenile hormone-specific binding protein of *Manduca sexta*// Biochem., Biophys.Res.Commun.- 1978.- Vol.81.- P. 743-749.
- Sanburg L.I., Kramer K.J., Kezdy F.J. et al.** Role of juvenile hormone esterases and carrier proteins in insect development// Nature.- 1975.- Vol.253.- P. 266-267.
- Sanburg L.L., Kramer K.J., Kezdy F.J., Law J.H.** Juvenile hormone-specific esterases in the haemolymph of tobacco hornworm, *Manduca sexta*//Ibid.- 1975 a.- Vol.21.- P.873-887.
- Sanburg L.L., Kramer K.J., Kezdy F.J., et al.** Role of juvenile hormone esterases and carrier proteins in insect development// Nature.- 1975 b.-Vol.-253. P.266-267.
- Sahota T.S.** Hormonal control of ovarian development and metamorphosis in *Malocosoma pluviale*//Canad.J.Zool.-1969.-vol.47.-N5.- P.917-920.
- Sahota T.S.** Yolk deposition in DauglasOfir beetle cocytes: possible role of RNA synthesis in the follicular epithelium// J.Insect Physiol.- 1973.-vol.19.-P.1087-1095.
- Sahota T.S., Mansingh A.** Cellular response to ecdysone: RNA and protein synthesis in larval tissues of oak silkworm *Antheraea pernyi* // J.Insect Physiol.- 1970.-vol.16.- N 8.-P.1649-1654.
- Schneiderman H.A., Gilbert L.I.** Control of growth and development in insects// Science.- 1964.- Vol.143.- P.325-333.
- Schiller K., Mascheck P., Schenkel H.** In.:Progress in ecdysone research, Ed.J.Hoffmann, Amsterdam, Biomedical Press, 1980, 393-408.
- Sehnal F., Michalik J.** Control of activity and regression of the silk glands in the last-larval of *Galleria mellonella*// J. Insect Physiol.- 1984.- 30.- N2.- P.119-126.
- Sehnal F., Granger N.A.** Control of corpora allata function in larvae of *Galleria mellonella*// Biol.Bull.Woods Hole Mass.-1975.- Vol.148.- P. *Galleria mellonella*// 106-116.
- Shimada S., Kamada A.** Influence of methoprene (ZR-515) on the silk glands and biochemical changes in *Bombyx mori L.*// Appl.Entomol.Zool.-1980.- 15.- N 3.- P.270-274.

- Shirk P.D., Minoo P., Postlethwait J.H.** Proc.Nat.Acad. Sci. USA.- 1983.- 80.- N 1.- P. 186-190.
- Shiga, S., Numata, H.** The role of neurosecretory neurons in the pars intercerebralis and pars lateralis in reproductive diapause of the blowfly, *Protophormia terrae-novae*// Naturwissenschaften.- 2000.- 87.- P.125–128.
- Shaaya E., Sekeris C.E.** Jour. Insect Physiol.- 1970.- 16.- N 2.- P.323-330.
- Shooley D.A., Baker F.C., Tsai L.W. et al.** Juvenile hormones 0, I, II exist only in Lepidoptera// Biosynthesis metabolism and mode action invertebrate hormones.- Berlin,1984.- P.373-383.
- Shaaya E., Bodenstein D.** The function of the accessory sex differentials in *Periplaneta americana*. II. The role of juvenile hormone in the synthesis of protein and protocatechiuc acid glucose// J.Exp.Zool.-1969.-Vol.170.- P.281-292.
- Slama K.** Acta entomol.bohemoslov.// 1980.- Vol.77. P.145-169.
- Slama K.** Insect hormones: more than 50-years after the discovery of insect juvenile hormone analogues (JHA, juvenoids)// Terrestrial Arthropod Rev., 2013.- vol.6.- N 4.- P. 257-333
- Slama, K.** Homeostatic functions of ecdysteroids in ecdysis and oviposition// Acta Entomol. Bohem.-1980.-77.-P. 145–168.
- Slama, K.** Correlation between metabolic depression and ecdysteroid peak during embryogenesis of the desert locust, *Schistocerca gregaria* (Orthoptera: Acrididae)//Eur. J. Entomol., 2000.- 97.- P. 141–148.
- Sim, C., Denlinger, D. L.** Insulin signaling and FOXO regulate eh overwintering diapause of the mosquito *Culex pipiens*// Proc. Natl. Acad. Sci., USA, 2008.- 105.-P. 6777–6781.
- Sim, C., Denlinger, D. L.** A shut-down in expression of an insulin-like peptide, ILP-1, halts ovarian maturation during overwintering diapause in the mosquito *Culex pipiens*//Insect Mol. Biol.2009.- 18. P. 325–332.
- Sieber R., Benz G.** Hormonal regulation of population in the colding moth, *Laspeyresia pomonella*// Physiol.Entomol.-1980.-Vol.5.- P.283-290.
- Sparks T.S., Hammock B.D.** Induction and regulation of juvenile hormone esterase during the last instar of cabbage looper, *Trichoplusia ni*//Ibid.- 1979.- Vol.25.- P.65-71

- Sparks T.S., Hammock B.D.** Comparative inhibition of juvenile hormone esterase from *Trichoplusia ni*, *Tenebrio molitor*, *Musca domestica*//Pestic.Biochem.Physiol.- 1980.- Vol.14.- P.290-302.
- Srivastava U.S., Singh S.V.** The effect of juvenile hormone of the metamorphic changes of *Sarcophaga ruficornis*// Nat.Acad.Sci.Lett., India.- 1979.- Vol.2.- P.197-198
- Sundaramurthy V.T., Mushtag A.** Effect of altosid on the blood protein of caterpillar of *Spodoptera litura* Fb. (*Noctuidae*<sup>^</sup> *Lepidoptera*)//Curr.Sci.- 1978.- 47.-N 5.- P. 170-171.
- Suzuki K., Miya K.** Nucleotide pools related to embryogenesis and diapause in eggs of the silkworm *Bombyx mori*. J.Sericult. Sci.Jpn.,1983, 52,N 1,13-21
- Suzuki, K., Nakamura, T., Yanbe, T., Kurihara, M., Kiguchi K., Riddiford L.M.** J.Insect Physiol.-1978.- Vol.24.- P.673-680
- Scheltes P.** Aestivation diapause in *Chilo partellus* (*Swinhoe*) and *Chilo orichalcociliella*(*Strand.*)//Ann.Rep.Intern.Cent.Insect Physiol. Ecol.-1976.- vol.3.-P.210-217.
- Scheller K., Karlson P., Bodenstein D.** The action of ecdysone on DNA synthesis in *Calliphora vicina*// Z. Naturforsch.-1977.-vol.32.- N 3-4.-P.252-260.
- Schooneveld H., Abdallah M.D.** Effects of insect growth regulation with juvenile hormone activity on metamorphosis, reproduction and egg fertility of *Adoxophyes orana*// J.econ.entomol.-1975.-P.529-533.
- Sehnal F.** Influence of the corpus allatum on the development of internal organs in *Galleria mellonella*// J.Ins.Physiol.-1968.-vol.14.- N 1.-P.73-85.
- Sehnal F.** Action hormone of the corpus allatum on the development of insects// Arch.zool.exp.et gen.-1971.- 112.-P.565-577.
- Sehnal F.** The hormones of insects// Acta entomol.bohemoslov.- 1972.-vol.69.-P.143-155.
- Sehnal F., Mayer A.S.** The juvenile hormones// Science.-1968.- vol.159.-P.981-984.
- Sehnal F., Novak V.J.A.** Morphogenesis of the integument in the waxmoth (*Galleria mellonella*) its analysis by means of juvenile hormone// Act.entomol.bohemoslov.-1969.-vol.66.-N3.-P.127-137.
- Sehnal F., Romanuk M., Streinz L.** Potent juvenoids with cyclohexane moiety in the molecule// Acta entom. bohemoslov.- 1976.-vol.73.-N 1.-P.1-12.



- Sehnal F., Delbecq J.-P., Maroy P., Mala J.** Ecdysteroid titres during larval life and metamorphosis of *Galleria mellonella*// Insect Biochem.-1986.-vol.16.-P.157-162.
- Sell D.K., Whitt G.S., Metcalf R.L. et al.** Enzyme polymorphism in the corn earworm, *Heliothis zea* (*Lepidoptera: Noctuidae*)// Entomol.-1974.-vol.106.-N 7.- P.701-709.
- Shaaya F.** Interference of the insect growth regulator methoprene in the process of larval-pupal differentiation// Arch.Insect Biochem. And Physiol.-1993.-vol.22.- N 1-2.-P.233-243.
- Shaaya F., Calderon M., Pisarev V., Spindler K.D.** Effect of a juvenile hormone analogue on the life span egg laying and ecdysteroid titer of virgin *Ephestia cautella* females// Arch.Insect Biochem and Physiol.- 1991.- vol.17.- N 2-3.- P.183-188.
- Shimada S., Kamada A.** The cocoon trehalase of the silkworm *Bombyx mori* // Insect Biochem.-1980.-vol.10.-P.49-52.
- Shimada S., Kamada A., Asano S.** The studies response of methoprene in the larvae of *Bombyx mori*// J.Ser.Sci.Jpn.-1981.-vol.50.-N 5.-P.391-395.
- Sieber R., Benz G.** Hormonal regulation of population in the colding moth, *Laspeyresia pomonella*// Physiol.Entomol.-1980.-vol.10.-P.49-52.
- Slama K.** Physiology of sawfly metamorphosis. 2. Hormonal activity during diapause and development// Acta soc.entomol.Czech.- 1964.-vol.61.-P.210-290.
- Slama K.** Insect juvenile hormone analogues// Ann.Rev.Biochem.-1971.-vol.40.-P.1079-1102.
- Slama K.** Insect juvenile hormones//7<sup>th</sup> Conf.of European Comp. Endocrinol. Budapest, 1973.-P.278-279.
- Slama K., Williams C.M.** Juvenile hormone activity for the bug *Pyrrhocoris apterus*// Proc.Nat.Acad.Sci.-1966.-vol.54.-P.411-414.
- Slama K., Romanuk M., Sorm F.** Insect hormones and bioanalogues// N.Y.; Springer-Veriag, 1974.-P.217-274.
- Socha R., Gelbič I.** Stages in differentiation of ovarian development in *Dixippus morosus* as revealed by the effects of juvenoids// Acta entomil.bohemoslov.- 1973.-vol.70.-P.303-312.
- Smith W.A., Gilbert L.I., Bollenbacher W.E.** Calcium cycle AMP interaction in prothoracicotropic hormone stimulation of ecdysone synthesis// Mol.Cell.Endocrinol.-1985.-vol.39.-P.71-78.

- Sundaramurthy V.T., Mushtag S.M.** The action of the juvenile hormone analogue-althozide on the protein fractions of *Spodoptera litura*// Curr.Sci.- 1978.-vol.47.-N 5.-P.170-171.
- Spates G.E., Wright J.E.** Action of the juvenile hormone analogue on phosphatases activity in the pupae of *Stomoxys calcitrans*// J.Insect Physiol.-1975.- vol.21.- N 11.-P.1789-1792.
- Sridhara S., Nowock J., Gilbert I.I.** Biochemical endocrinology of insect growth and development// Int.Rev.Biochem.-1978.-vol.20.-P.133-188.
- Tawfik, A. I., Tanaka, Y., Tanaka, S.** Possible involvement of ecdysteroids in embryonic diapause of *Locusta migratoria*// J. Insect Physiol.-2002.- 48.- P. 743–749.
- Takeuchi H., Chen J., O'reilly D., Rees H., Turner P.** Regulation of ecdysteroid signalling: molecular cloning, characterization and expression of 3-dehydroecdysone 3 $\alpha$ -reductase, a novel eukaryotic member of the short-chain dehydrogenases/reductases superfamily from the cotton leafworm, *Spodoptera littoralis* //Biochem. J. -2000.-vol.349.- P. 239–245.
- Telfer W.H.** Development and physiology of the oocyte-nurse cell syncytium//Adv.Insect Physiol. 1975.- Vol.11.- P. 223-319.
- Tobe S.S., Pratt G.E.** The influence of substrate concentrations on the rate of insect juvenile hormone biosynthesis by insect corpora allata// Cell Tissue Res.- 1974.- Vol.183.- P.25-32.
- Tobe S.S., Stay B.** Structure and function of the corpus allatum// Adv.Insect Physiol.-1985.- Vol.18.- P.303-438.
- Truman J.W., Riddiford L.M., Safranek L.** Temporal patters of response to ecdysone and juvenile hormone in the epidermis of the tobacco hornworm// Develop.Biol.-1974.- Vol.39.- P.247-262.
- Truman J.W., Mumby S.M., Welch S.K.** Involvement of cyclic GMP in the release of stereotyped behaviour patterns in moths by a peptide hormone. J.Exp.Biol., 1980, 84, 201-212.
- Truman J.W.** Interaction between ecdysteroid, eclosion hormone and bursicon titers in *Manduca sexta*. Amm.Zool., 1981, 21, N 3, 655-661.
- Treyer D.C., Munsch N.** Immunoautographic study of the synthesis of an ecdysteroid amplified protein in *Drosophilla* cell line and a clone in vitro// Febs Letter.- 1980.- vol,117.- P. 19-22.

- Tufail M., Takeda M.** Molecular characteristics of insect vitellogenins// Jour.of Insect Physiol.-2008.- Vol.54.- P.1447-1458.
- Unnithan G.C., Nair K.K., Bowers W.S.** Effects of prekocena in the during of development insects// J.Insect Physiol.-1977.-vol.23.-P.1081-1094.
- Unnithan G.C., Nair K.K.** Action of juvenile hormone analogues on the metamorphosis of insects// Ann. Entomol.Soc.Amer.-1979.-vol. 72.-P.38-40.
- Varjas I.** Effect of substances with juvenile hormone activity on the metamorphosis of *mamestra brassicae* L.(*Lepidoptera: Noctuidae*)// 7<sup>th</sup> Conf.of European Comp. Endocrinol. Budapest, 1973.- P.281.
- Venkatesh K., Gillott C.** *Int. Invertebr. Reprod.*- 1983.-6.- N 5725.- P.317-325.
- Verbrat Sh.S., Whitt G.S.** *Ixozymes*// N.Y., 1975.-vol.3.-P.131-143.
- Vogel W., Masner P., Frischknecht M.L.** Hormonal regulation of reproductive systems insects// Bull.Soc.Entomol.-1976.vol.49.- P.245-252.
- Vincent J.F.** Effects of bursicon on cuticular properties in *Locusta migratoria* L.// J.Insect Physiol.- 1971.- Vol.17.- P. 625-636.
- Vince R.K., Gilbert L.I.** Juvenile hormone esterases activity in precisely timed last instar larvae and pharate pupae of *Manduca sexta*// *Insect Biochem.*- 1977.-Vol.7.- P.115-120.
- Vitek M.P., Morganelli C.M., Berger E.** Stimulation of cytoplasmic actin gene transcription and translation in cultured *Drosophila* cells by ecdysterone. *J.Biol.Chem.*, 1984, 259, 3, 1738-1743.
- Wang, J., Lindholm, J. R., Willis, D. K., Orth, A., Wheeler, D. E., Nijhout, H. F** A perspective for understanding the modes of juvenile hormone action as a lipid signaling system// *Bioessays.*-2003.- vol. 25.- P.994–1001.
- Walker W.F.** Mexican bean beetle: compounds with juvenile hormone activity (juvegens) as potential control agents// *J.Econ.Entomol.*-1973.-vol.66.-P.30-33.
- Walkymario de P.L., Francisco de S.R., Jose E.S., Jose C.Z.** Morphology of female reproductive tract of the predator *Podisus nigrispinus* (Dallas) (*Heteroptera, Pentatomidae*) fed on different diets// *Braz.arch.biol.technol.*- 2005.- Vol.48.- N1.

- Watson R.D., Whisenton L.R., Bollenbacher W.E., Granger N.A.** Interendocrine regulation of the corpora allata and prothoracic glands of *manduca sexta*// Insect Biochem.- 1986.- Vol.16.- P. 149-158.
- Weirich G., Wren J. , Siddall J.B.** Development changes of the juvenile hormone esterase activity in haemolymph of *Manduca sexta*// Insect Biochem.-1973.-Vol.3.-P.397-407
- Weirich G., Wren J.** Juvenile hormone esterase in insect development: A comparative study// Physiol.Zool.-1976.-Vol.49.- P.341-350.
- Webster R.P., Carde R.T.** Jour. Insect Physiol.- 1984.- 30.- N 2.- P.113-118.
- Weirich Y.F., Culver M.Y.** Arch. Biochem. Biophys.- 1979.- 198.- N 1.- 175-181.
- Wei-shan Chou, Horng-sheng Lu.** Progress in ecdysone research.- Amsterdam,1980.-P.281-297.
- Wielgus J.J., Gilbert L.J.** Epidermal cell development and control of cuticle deposition during the last larval instar of *Manduca sexta*// J.Insect Physiol.-1978.- Vol.24.- P.629-637
- Wilson, T. G.** The molecular site of action of juvenile hormone and juvenile hormone insecticides during metamorphosis: how these compounds kill insects.// J. Insect Physiol.-2004.- vol.50,-P.111–121.
- Wellington W.G., Maelser D.A.** Effects of farnesil methyl ether on the reproduction of the western tent caterpillar, *Malacosoma pluviale*: some physiological, ecological and practical implications// Can Entomol.-1967.-vol.99.-P.249-263.
- Wisniewski J.R., Rudnicka M., Kochman M.** Tissue specific juvenile hormone degradation in *Galleria mellonella*// Insect Physiol.- 1986.- Vol.16.- P.843-849.
- Wigglesworth V.B.** The function of the corpus allatum in the growth and reproduction of *Rhodnius prolixus*// Quart.J.Micr.Sci.-1936.-vol.79.-P.91-121.
- Wigglesworth V.B.** J.Exp.Biol.- 1940.- Vol.17.- P.201-222.
- Wigglesworth V.B.** Hormone balance and the control of metamorphosis in *Rhodnius prolixus*// Ibid.-1952.-vol.29.-P.620-631.
- Wigglesworth V.B.** The physiology of insect metamorphosis// Cambridge: Univ.Press, 1954.-152p.

- Wigglesworth V.B.** High temperature and arrested growth in *Rhodnius*; Quantitative requirements for ecdysone// J.Exp.Biol.-1955.-vol.32.-P.649-655.
- Wigglesworth V.B.** Chemical structure and juvenile hormone activity: comparative test on *Rhodnius prolixus*// J. Insect Physiol.-1969.-vol.15.-N 1.-P.73-94.
- Wigglesworth V.B.** The principles of Insect Physiology.-L.:Methuen and Cold, 1970 a.-172 p.
- Whisenton L.R., Granger N.A., Bollenbacher W.E.** Regulation of juvenile hormone biosynthesis by 20-hydroxyecdysone during the fourth larval instar of the tobacco hornworm, *manduca sexta*// Gen.Comp.Endocrinol.1987.- Vol.66.- P.62-70
- Whithmore L.R., Gilbert L.I.** Haemolymph lipoprotein transport of juvenile hormone// J.Insect Physiol.-1972.- Vol.11.- P.201-210.
- Wilkins J.L.** The endocrine control of protein metabolism as related to reproduction in the fleshfly *Sarcophaga bullata* L.// J.Insect Physiol.- 1969.- Vol.15.- P. 1015-1024.
- Willis J.H.** Hormonal regulation of insects// J.Embryol.and Exp. Morphol.-1969.-vol.22.-P.27-44.
- Williams C.M.** The juvenile hormone.I. Endocrine activity of the corpora allata of the adult *Cecropia* // Ibid.-1959.-vol.116.-P.323-338.
- Williams C.M.** The juvenile hormone II. Its role in the endocrine control of molting, pupation and adult development in the *Cecropia silkworm*//Ibid.-1961.-vol.121.P.572-585.
- Williams C.M.** Photoperiodism and the endocrine aspects of insect diapause// Symp.Soc.Exp.Biol.- 1969.-vol.23.-P.285-300.
- Williams C.M., Adkisson P.L.** Physiology of insect diapause. XIV. An endocrine mechanism for the photoperiodic control of pupal diapause in the oak silkworm *Antheraea pernyi*//Biol.Bull. Woods Hole.-1964.-vol.128.-P.511-525.
- Williams C.M., Slama K.** The juvenile hormone. IV. Effect of the "paper factor" on the growth and metamorphosis of the bug *Pyrrhocoris apterus*// Biol.Bull.-1966.-vol.130.-P.247-253.
- Williams C.M., Kafatos F.C.** Theoretical aspects of the action of juvenile hormone// Mitt.Schweiz.entomol.Ges.-1971.- Bd.44.- S.151-162.

- Wilson T.G., Gelbert L.I.** Metabolism of juvenile hormone I in *D.melanogastre*// Comp.Biochem.Physiol.-1978.- Vol.60A.-P.85-89
- Wissinger W.L., Grosch D.S.** hormonal regulation of insects// J.Insect Physiol.-1975.-vol.21.-P.1559-1564.
- Wright J.E., Kaplanis J.N.** Ann Rev.Entomology Soc.Amer.-1970.-vol.63.-P.622-623.
- Wyatt G.R., Dhadialla T.S., Roberts P.E.** Vitellogenin synthesis in locust fat body^ juvenile hormone-stimulated gene expression// Biosynthesis metabolism and mode of action of interbrate hormones.- Berlin, 1984.- P.475-484.
- Yagi S.** The role of juvenile hormone diapause and phase variation in some lepidopterous insects// The juvenile hormone.-N.Y.,1976.-P.288-300.
- Yagi S., Fukuda M.** Juvenile hormone as a key factor regulation larval diapause in the rice stem borer, *Chilo suppressalis* (*Lepidoptera:Pyralidae*)//Appl. Entomol.Zool.-1974.-vol.9.P.247-255.
- Yagi S., Kondo E., Fukaya M.** Hormoal effect on cultivated insect tissus. I. Effect of ecdysterone on cultivated testes of diapausing rice stem born larvae (*Lepidoptera:Pyralidae*)//App.Entomol.and Zool.-1969.-vol.4.-P.70-78.
- Yagi S., Kuramochi K.** Appl.Entomol. Zool.- 1976.- Vol.11.- P. 133-138.
- Yamamoto, C. K., Chadarevian, A., Pellegrini, M.**Juvenile hormone action mediated in male accessory glands of *Drosophila* by calcium and kinase// C. Science.-1988.- vol. 239,-P.916-919.
- Yamashita, O., Shiomi, K., Ishida, Y., Katagiri, N., Niimi, T.** Insights for future studies on embryonic diapause promoted by molecular analyses of diapause hormone and its action in *Bombyx mori*// In D. L. Denlinger, J. Giebultowicz, & D. S. Saunders (Eds.), Insect Timing: Circadian Rhythmicity to Seasonality. Amsterdam: Elsevier. - 2001.- P. 145-153.
- Yin C.-M., Chippendale G.M.** Yuvenile hormone regulation of the larval diapause of the southwestern corn borer, *Diatraea grandiosella*//J. Insect Physiol.-1973.-vol.19.-P.2403-2420.
- Yin C.-M., Chippendale G.M.** Hormonal control of larval diapause and metamorphosis of the south western corn borer, *Diatraea grandiosella*//J.Exp.Biol.-1976.- vol.64.-P.303-310.

**Yin C.-M., Chippendale G.M.** Hormonal control of diapause// J.Insect Physiol.-1979.-vol.25.-P.513-523.

**Yu S.J., Terrier L.C.** A possible hormone epoxide hydase in the house flies, flesh flies and blow flies// Insect Biochem.-1978 a.-vol.8.-P.349-352.

**Yu S.J., Terrier L.C.** Metabolism of juvenile hormone-I by microsomal oxidase, esterase and epoxide hydase of *Musca domestica* and some comparisons with *Phormia regina* and *Sarcophora bullata*// Res.Biochem.Physiol.-1978 b.-vol.9.-P.237-246.

**Zdarek J., Frankel C.** Overt and covert effect of endogenous and exogenous ecdysone in puparium formation of flies// Proc. Nat. Acad.Sci.USA.-1970.-vol.67.-P.331-337.

## NÖVLƏRİN LATİN DİLİNDƏ GÖSTƏRİCİSİ

- Acronicta rumicis* 248  
*Acyrtosiphon pisum* 156  
*Aedes aegyptii* 47, 136, 137,147,235, 271, 276  
*Agrotis* 156  
*Agrotis segetum* 157, 166, 167, 170, 174, 178,180,182,183,198, 199-209,210, 211,212,213,214,215-222,223,226,231, 258, 259,295-301,302-310, 323  
*Allonemobius socius* 247  
*Anthereae pernyi* 20, 248  
*Anthereae polyphemus* 273  
*Anopheles stephensi* 47  
*Anticarsia gemmatalis* 93  
*Anagasta kuehniella* 80, 141  
*Anisolabis maretima* 74  
*Aphididae* 21,166, 167, 173, 175, 178,199,231, 232,233, 295, 302, 320,321  
*Apatele auricoma* 68  
*Aphis mellifera* 119  
*Aphis gossypii* 174, 178,180,181, 182,183,188, 190, 191,195,231,232,295-301,302-310  
*Aphis craccivora* 170, 174,178,180, 181, 182,183,188,190, 191, 195,231,232,295-301,302-310  
*Autheraea polyphemus*, 250
- Blaberus giganteus* 291  
*Blattella germanica* 108,148,154  
*Blatta orientalis* 148,154  
*Blattoptera* 148  
*Blattoidea* 154  
*Bombyx mori*,16,17,18,22,26,53, 61,64,67,68,72,73,88,109,110,146,152,156, 245-247, 270,273,275, 281, 282, 283,286, 288, 293, 332



Caudra cautella, 84  
Callosamia pronethea 250  
Calpodes ethlius 119  
Calliphora erythrocephala 15,18,31,121, 122, 275, 281  
Calliphora vicina 30,35,49,50, 286  
Carpocapsa pomonella 160  
Caryedon gonagra 160  
Caloptilia fraxinella 254  
Ceratitis capitata 289  
Cecropia silkworm 195, 196  
Cerura vinula 22  
Coleoptera 22,72, 152, 235, 253,256  
Chironomus tentans 38,89, 123  
Chironomus thummi 38, 123, 160  
Creophilus maxillosus 133  
Chortoicetes terminifera 248  
Chilo suppressalis 252  
Chilo partellus 252  
Culex pipiens 254  
Conotrachelus nenuphar 254

Danaus plexippus,144,145, 154,160  
Deilephila nerli 63  
Diptera 15,26,57, 59, 72, 80,96,145, 148, 151, 245,249, 265  
Diptera punctata 272  
Diptera 235, 245,256  
Dixippus morosus 236  
Diatraea grandiosella 22, 251  
Drosophila melanogaster 16,18,38,39,41,42,43,44,46,  
47,88,148, 151,251, 264, 285, 286, 287, 294  
Drosophila viridis 38,72,96  
Drosophila hydei 76, 77,87,97,98  
Dermestes maculatus 108  
Dysdercus koenigii 152  
Dysdercus cingulatus 234, 238, 292

Epilachna varivestis 235  
Ephectia cautella 30  
Eurygaster integriceps 152,154,196,234, 238, 242, 243  
E.kuchniella 152

Galleria mellonella 30,39,93,99,116, 135,156,159,160, 194, 195, 288  
72,78,90,93,100,156,160, 275, 293  
Glossina austeni 146  
Gryllus bimaculatus 25  
Gryllus bimaculatus 49  
Gialophora cecropia 71,194  
Gryllus bimaculatus 266  
Gryllotalpa gryllotalpa 269

Holometabola 10,43,52,74,108,115,156,159,199, 234  
Hemimetabola,10,26,75,108,115, 156, 234  
Helicoverpa zea 250,251  
Hemiptera, 20, 72,234, 245  
Heteroptera 256  
Heliothis armigera 119, 136, 137, 157, 160-223,225,226,  
236,245,251, 258, 259,295-301,302-310  
Heliothis verescens 331  
Hybleae puera 292  
Hylobius abietis 160  
Hyphantria cunea 198, 236  
Hymenoptera 235,256  
Hyalophora cecropia 14, 22,25,37,38,54,73,85,91,93,99, 119, 159,  
194  
Hyalophora glovery 79,91,99  
Hyloicus chersis 84, 116

Isoptera, 84

Junonia coenia 94

Laspeyresia pomonella 88,235  
Leucophaea maderae 271, 272, 273, 276,290  
Lepidoptera 20,72,75,96,145, 152,157, 166, 167, 239, 245, 249  
Leucania separata 61  
Leptinotarsa decemlineata 154,160, 253, 254, 256, 291  
Locusta migratoria 15,35,74,90,100,142, 144, 236, 248, 256, 271,  
272,275, 276, 280, 290, 340  
L.loreyi 61  
Locusta maderae 142,143  
Lohita monstrosus 291  
Lohita grandis 277  
Lohita grandis 291  
Lobesia bothrana 198  
Lucilia caesar 15  
Lucilia caesar 30 ,32  
Lymantria dispar 13, 245

Manduca sexta 15, 16,17,18,19,20,21, 22,24,25,30,32,34,36,  
37,39,52,53,59,63,71,75,78,79,80,93,95,105,107,111, 145, 266, 274,  
289, 292  
Mamestra (=Barathra)brassicae 17,22,61,157,209-222,258, 259,  
302-310  
Manduca quinquemaculata, 84  
Malacosoma pluviale 146  
Megoura vicia, 16  
Musca domestica 138,139, 148, 281, 286  
Melanopus sanguinipes 139, 144, 154, 271  
Mimas tiliae 248

Nauphoeta cinerea 160  
Noctuidae 9,10,119,157, 166, 169, 170, 174, 178,182,192, 199, 209,  
216, 217-222,226, 295, 302, 303, 320,323,325, 327

Oncopeltus. fasciatus 151,152,162, 272, 340

Orthoptera 84, 148, 245,256  
Ostrinia nubilalis 18, 22, 252  
Oxya japonica 340

Panstrongylus megistus 134  
Paramielois transitella 84  
Pectinophora gossypiella 183  
Periplaneta americana 59,60,75,78, 143,154, 269, 280, 288  
Phormia terrae-novae 30,32  
Philosamia cynthia pryeri 67  
Phytometra gamma 157,160, 167, 166, 172, 173, 178,179,  
180,181,182,198,199-209,210, 211,212,213,214,215-222,223,  
225,226,295-301,302-310, 317,321  
Phormia regina.146  
Phylosamia cynthia ricini-281, 292  
Pieridae) 9,10,84, 116,157, 166. 167, 170,181, 182, 192, 198, 199,  
216, 217,226, 260, 295, 302, 303, 317, 318, 320,323,325, 327  
Pieris rapae 157,160, 166, 167, 170, 173, 178,180, 181,  
182,183,185,186, 187,190, 194, 198, 199-209, 210, 295-  
301,211,212,213,214,215-220,223,225,226,231,258, 260,295-301  
Pieris brassicae 84, 116, 119, 145,157, 160, 166, 167, 170, 173,  
177, 180, 181, 182, 183, 185, 188, 190, 194, 198,199-209, 210,  
211,212,213,214,215-222,223,225,226, 248, 258, 260, 290,295-  
301,302-310  
Plodia interpunctella 84  
Platynola stultana 269  
Plautia stali 254, 256  
Pterostichus nigrita 154  
Pterostichus 237  
Protophormia terraenovae 256  
Pyrrhocoris apterus 137, 160, 238, 256 164, 165, 276, 334

Rhodnius prolixus 13,16,18,19,23, 70, 84,104,137, 138,139,  
143, 144,148, 152, 237, 239,245, 248,251, 289, 292, 294, 333

*Riptotus clavatus* 256

*Samia cynthia ricini* 85, 121, 123, 194

*Sarcophaga ruficornis* 15

*Sarcophaga vicina* 30

*Sarcophaga peregrina* 269

*Sarcophaga bullata* 30, 31, 32, 51, 139, 144, 146, 147, 241, 288

*Schistocerca gregaria* 154, 160, 183, 247

*Samia cynthia* 17, 93

*Scotinophara lurida* 254

*Schizodactylus grandis* 291

*Schizodactylus monstrosus* 291

*Spodoptera litura* 61, 153, 160, 166, 170, 174, 178, 183, 245, 270

*Spilosoma mentastri* 248

*Speyeria idalia* 254

*Stomoxys calcitrans* 119, 288

*Tenebrio molitor* 30, 93, 135, 137, 144, 266, 288, 290, 333

*Thysanura* 85, 194

*Thysanura* 148

*Thermobia domestica* 236, 237

*Tineola bisseliella* 241

*Trichoplusia ni* 44, 75, 77, 93, 94, 97, 98, 99, 100

*Trigoderma granarium* 160, 235

## M Ü N D Ə R İ C A T

Ön söz.....	3
Qısdadılmış adların siyahısı.....	5
Giriş.....	6
<b>Fəsil I. Həşəratların inkişafının hormonal tənzimi.....</b>	<b>9</b>
I.1. İnkişafın fenomenologiyası.....	9
I.2. Hormonal tənzimin klassik sxemi.....	11
I.3. Protorakotrop hormonu.....	12
1.3.1. PTTH-ın mənbəyi.....	14
1.3.2. PTTH-ın kimyəvi təbiəti.....	16
1.3.3. PTTH-ın titrinin tənzimlənməsi.....	18
1.3.4. PTTH-ın təsir mexanizmi.....	24
I.4. Qabıqdəyişmə hormonu.....	26
1.4.1. QH-ın mənbəyi.....	27
1.4.2. QH-ın titrinin tənzimlənməsi.....	29
1.4.3. QH-ın təsir mexanizmi.....	36
1.4.4. Ekdisteroidlərin mübadilə proseslərinə təsiri.....	40
I.5. Pupaşmanın hormonal amilləri.....	51
I.6. Çıxış hormonu.....	52
I.7. Sklerotizasiya hormonu.....	57
I.8. Melanizasiya hormonu.....	61
I.9. Diapauza hormonu.....	63
I.10. Yuvenil hormonu.....	68
1.10.1. YH-ın mənbəyi.....	68
1.10.2. YH-ın titrinin tənzimlənməsi.....	72
1.10.3. YH-ın təsir mexanizmi.....	84
I.11. YH-esterazanın həşəratın inkişafında rolu.....	91
<b>Fəsil II. Həşəratlarda fizioloji proseslərin hormonal tənzimi.....</b>	<b>102</b>
II.1. Qabıqdəyişmənin tənzimi.....	103
II.2. Metamorfozun tənzimi.....	110

II.3. Reproduktiv inkişafın tənzimi.....	130
II.4. Hormon analoqlarının metamorfoza və reproduktiv inkişafa təsiri.....	154
II.5. Diapauzanın tənzimi.....	244
<b>Fəsil III. Hormonlar və onların analoqlarının mübadilə proseslərinə təsir mexanizmləri.....</b>	<b>262</b>
<b>Fəsil IV. Həşəratda fermentativ fəallığın hormonal tənzimi.....</b>	<b>279</b>
IV.1 Ekdisteroid-asılıqlı fermentlər.....	280
IV.2. YH- və YHA-həssaslıqlı fermentlər.....	290
IV.3. Diapauzanın formalaşması və gedişi prosesində ferment fəallığına YHA-nın təsiri.....	323
<b>Fəsil V. Kənd təsərrüfatında hormonlar və onların sintetik analoqlarının tətbiqi.....</b>	<b>329</b>
Ədəbiyyat siyahısı.....	343
Növlərin latın dilində göstəricisi.....	390

Monoqrafiyada həşəratların neyroendokrin sisteminin strukturu, metamorfoz hormonlarının kimyəvi təbiəti və həyat fəaliyyətinin ən mühüm proseslərinin tənzimində iştirakı barədə məlumat verilir. Kitabda qabıqdəyişmə, metamorfoz, reproduktiv inkişaf, maddələr mübadiləsi, həmçinin növlərin mövsümi tsikllərinin hormonal tənzimi mexanizmləri analiz edilir. Xüsusi bölmələrdə hormonların funksional fəallığını imitasiya edən sintetik analoqlardan inkişafı tənzimləmə proseslərində istifadə imkanları da müzakirə olunur. Təqdim olunan elmi məlumatlar, entomoloqlar və bitki mühafizəsi sahəsində çalışan mütəxəssislər üçün maraqlıdır belə ki, zərərvericilərə qarşı endokrinoloji mübarizə tədbirinin işləmə hazırlanmasında əhəmiyyət kəsb edirlər.



#### **Quliyeva Hökümə Fərman qızı**

Biologiya elmləri doktoru, professor – 40 il elmi (Azərbaycan MEA Zoologiya institutu) və 15 il pedaqoji (Bakı Dövlət Universiteti) iş stajı olan mütəxəssis, monoqrafiyalar, ixtiralar, dərsliklər, dərs vəsaitləri, tədris proqramları, elmi-əməli tövsiyələr və elmi məqalələrin müəllifi