

JAN BOCZEK

Instytut Ochrony Roślin SGGW, Warszawa

MARIA GWIAZDA

Instytut Przemysłu Organicznego, Warszawa

HORMONY OWADÓW I PERSPEKTYWY ICH STOSOWANIA JAKO ŚRODKÓW DO ZWALCZANIA GATUNKÓW SZKODLIWYCH

Wstęp

Hormony są substancjami endogennymi produkowanymi przez sam organizm, fizjologicznie aktywnymi w znikomych nawet ilościach. Są one transportowane przez ciecze ciała, gdyż narządy docelowe, tj. organy, w których przejawia się ich działanie są oddalone od miejsc ich powstawania (15). Wydzielanie specyficznych „fermentów tkankowych” u zwierząt zaobserwowano już w drugiej połowie 18 wieku, a pierwsze wzmianki o występowaniu hormonów także u owadów ukazały się przed około 50 laty. Najwcześniejsze odkrycia dotyczyły hormonów związanych z metamorfozą: hormonu produkowanego przez komórki neurosekrecyjne mózgu, następnie hormonu juwenalnego, będącego produktem *corpora allata* i wreszcie hormonu linienia wytwarzanego przez gruczoły protorakalne. W ostatnim dwudziestoleciu nastąpiło niezwykle nasilenie prac badawczych nad hormonami owadów, a Novak (15) podsumowując odkrycia z tej dziedziny do 1965 r., odnotowuje występowanie następujących grup substancji wydzielania wewnętrznego:

1. P r o t o h o r m o n y

- a) hormony genowe, tj. substancje chemiczne związane z ontogenezą kształtu, barwy itp. cech;
- b) czynniki neurohumoralne, występujące w znikomych ilościach na synapsach zakończeń nerwowych (acetylocholina) lub w większych ilościach w komórkach neurosekrecyjnych pewnych części układu nerwowego, skąd wydzielane są do krwi regulując ak-

tywność niektórych narządów, np. pulsowanie serca lub perystaltykę jelita;

c) różne inne protohormony, jak np. ommohormony wpływające na pigmentację oczu u form imaginalnych.

2. Hormony właściwe:

a) hormony tkankowe, produkowane przez różne tkanki niegruczołowe, np. hormon produkowany przez ciało tłuszczowe, hormon ciała żółtego hamujący dojrzewanie jaj, hormon warunkujący składanie jaj, substancje wydzielone przez encyty, hormon stymulujący akcję serca;

b) neurohormony: hormon adenotropowy, neurohormony A, C, hormon diapauzy,

c) hormony gruczołowe: hormon linienia (ekdyson), hormon juwenalny.

3. Egzohormony, jak substancje hamujące dojrzewanie płciowe owadów socjalnych (pszczoły, termity).

Jedne hormony (np. ekdysony, hormony juwenalne) działają wolno, wpływają na aktywność genomu, inne — działają szybko (np. regulujące akcję serca i inne (11).

W 1957 r. Willams (23) uwypuklił znaczenie hormonów metamorfozy i zasugerował możliwość ich bezpośredniego stosowania jako środków walki ze szkodliwymi gatunkami owadów.

Hormony metamorfozy

Już w 1917 r. nasz rodak J. Kopeć stwierdził po raz pierwszy w świecie, pracując nad brudnicą nieparką (*Lymantria dispar* L.), że metamorfoza jest regulowana hormonalnie. Czasowa sekwencja procesów linienia jak również jakościowy obraz linień (czy to jest larwa — larwa, larwa — poczwarka lub poczwarka — imago) są regulowane hormonami. Hormony te są wytwarzane w *corpora allata* i gruczołach protorakalnych. Te ostatnie rozpoczynają swą działalność pod wpływem wydzielin komórek neurosekrecyjnych mózgu.

Do hormonów metamorfozy zalicza się więc (14, 15):

1. Hormon aktywujący zwany także adenotropowym, wytwarzany przez komórki neurosekrecyjne mózgu, znajdujące się w środkowej części *protocerebrum*, tj. w *pars intercerebralis*. Wydzieliny tych komórek dostają się do *corpora cardiaca*, gdzie są gromadzone i prawdopodobnie zmieniane a następnie przekazywane do hemolimfy. Substancje te oddziałują

na różne organy i procesy, np. kontrolując akcję serca, ruchy perystaltyczne jelita i cewek Malpighiego, gospodarkę wodną i aktywność zwojów nerwowych (17).

Jak już wspomnieliśmy, aktywują one również gruczoły protorakalne pobudzając je do wydzielania hormonu linienia.

2. Drugim hormonem metamorfozy jest hormon linienia, wytwarzany w gruczołach protorakalnych. Hormon ten wyodrębniono i poznano jego budowę, jako steroidu o nazwie ekdyson, mającego charakter ketonu z 5 grupami hydroksylowymi. Oddziałuje on na wydzielenie komórek epidermy i tkanek pochodzenia ektodermalnego, indukując w ten sposób proces linienia. Stąd też hormon ten jest obecny stale, w ciągu całego przebiegu metamorfozy.

3. W 1936 r. Wigglesworth, pracując na *Rhodnius prolixus* Stal stwierdził obecność czynnika hamującego metamorfozę u młodych larw i nazwał go hormonem juwenalnym (10). To ważne odkrycie przyczyniło się do zrozumienia mechanizmu rządzącego tworzeniem się form młodzieńczych bądź imaginalnych.

Hormon juwenalny, określony jako neotenina produkowany jest przez — zwykle parzysty — gruczoł *corpora allata*. Określa on efekt linienia.

W normalnym przebiegu metamorfozy duże stężenie tego hormonu warunkuje linienia larwa — larwa, przy małej ilości lub praktycznym jego braku w stadium larwy dochodzi do przeobrażenia larwy w poczwarkę i wreszcie — przy dalszej jego nieobecności — poczwarki w imago.

Hormon juwenalny pojawia się w hemolimfie już w stadium imago, a także znajduje się w jajach. Kiedy jednak system wydzielania hormonu juwenalnego ulegnie zakłóceniu i jego stężenie wzrośnie nadmiernie, lub też przedłuży się czas jego wydzielania, może powstać dodatkowe stadium larwalne, tzw. superlarwa lub formy pośrednie między larwą a poczwarką, czy larwą a imago. Tak np. hormon juwenalny *Tenebrio molitor* L. był aktualny przy dawkach 0,01 μg . Sto milionów wyższe dawki powodowały wyląg drugiej poczwarki, a dawki pośrednie dawały formy pośrednie między poczwarką a imago (18).

W przeciwnym przypadku dochodzi do przedwczesnej metamorfozy w imago o znacznie zmniejszonych rozmiarach ciała i nie wykształconym jeszcze układzie rozrodczym. A więc hormon juwenalny sprzyja syntezie struktur larwalnych, a przeciwdziała różnicowaniu imago.

Działanie jego warunkuje proporcjonalny wzrost w okresie larwalnym, a praktycznie ingeruje on we wszystkie ważne procesy zachodzące w organizmie owada.

W badaniach nad wpływem ilości hormonu juwenalnego na samice stonki ziemniaczanej (*Leptinotarsa decemlineata* Say) de Wilde i wsp. (22) stwierdzili, że wiele funkcji u tego owada podporządkowanych jest dzia-

łalności *corpora allata*. Wysoki poziom aktywności tego gruczołu warunkuje żerowanie owadów, niski zaś — zakopywanie się w ziemi. Duża zawartość hormonu juwenalnego sprzyja normalnemu przebiegowi vitellogenety, a także rozwojowi mięśni grzbietowych poruszających skrzydła. Przy niskim poziomie aktywności *corpora allata* następuje degeneracja tych mięśni.

Na poziomie subcelularnym duże stężenie hormonu juwenalnego powoduje zwiększenie syntezy specyficznego białka, koniecznego dla procesu tworzenia się żółtka.

Przypuszcza się obecnie, że hormon juwenalny wpływa na transkrypcję specyficznego mRNA (8), a istota jego działania polega na odnawianiu zdolności replikacji tych cząsteczek kwasu DNA, które ją utraciły w czasie morfogenezy (15). De Kort (11) wyraża pogląd, że sposób działania hormonu juwenalnego polega na zmianie szybkości syntezy białek enzymów regulując tym samym metabolizm w komórce.

Analogi hormonu juwenalnego

W 1956 r. Williams (23) wyekstrahował z odwłoków dorosłych osobników męskich *Hyalophora cecropia* L., motyli z rodziny Saturniidae, substancję, która wywoływała efekt podobny do skutków działania hormonu juwenalnego.

Stwierdzono, że jest to hormon wydzielany przez *corpora allata*, później zaś określono jego budowę chemiczną jako estru metyloвого kwasu d,1-trans, trans, cis-10-11-epoksy-7-etylo-3,11-dimetylotridekadien-2,6-owego, przy czym naturalny hormon jest prawdopodobnie mieszaniną form d- i l- (4).

Prace nad hormonami owadów podjęło wielu badaczy i informacje z tej dziedziny zaczęły szybko narastać. Wkrótce też okazało się, że liczne związki chemiczne i ekstrakty z różnych tkanek owadów i innych zwierząt bezkręgowych, a także z roślin, wielu gatunków mikroorganizmów, a nawet z mleka krów powodują efekty podobne do wywoływanych przez hormon młodzieńczy. W 1961 r. Schmialek (2) wyekstrahował z odchodów mącznika młynarka (*Tenebrio molitor* L.) związek mający aktywność hormonu juwenalnego, którym okazał się stosunkowo prosty alkohol pochodzenia roślinnego, farnezoł, o budowie cząsteczki:



Wykazał on następnie, że eter metylovery i dwuetylomina — pochodne farnezołu — były bardziej aktywne od alkoholu wyjściowego. Bowers (2)

podaje, że aktywny był także heksahydrofarnesol i jego eter metylowy, a ponadto kilka prostych nasyconych alkoholi i ich eterów metylowych, szczególnie zaś eter dodecylo-metylowy. Próby oznaczenia hormonu juwenalnego z ekstratów *H. cecropia* doprowadziły do syntezy trans, trans-10,11-epoksy-metylo-farnezynianu, związku wykazującego także dużą efektywność. Wyekstrahowano również z jodły *Abies balsamea* (L.) Miller (16), a także z innych drzew szpilkowych w Kanadzie (3, 13) związek, który po wyizolowaniu nazwano juwabionem. Był to pierwszy monocykliczny seskwiterpen wykazujący działanie hormonu juwenalnego w bardzo małych stężeniach i odznaczający się wysoką specyficznością w odniesieniu do pluskwiaków z rodziny *Pyrrhocoridae*.

Te odkrycia wzbudziły duże zainteresowanie i obecnie znanych już jest ponad 500 związków o różnej budowie chemicznej, mających jednak cechy biokatalizatorów, wykazujących efekty morfogenetyczne odpowiadające hormonowi młodzieńczemu. Wiele spośród nich charakteryzuje się specyficznością działania, lecz niektóre są efektywne w stosunku do wielu gatunków owadów. Slama (16) podzielił je, w zależności od budowy chemicznej, na 8 następujących grup:

1. Substancje podobne do wyizolowanej z odwłoków *Hyalophora cecropia*, oznaczonej przez Röllera i wsp. (16) jako ester metylowy kwasu 10-epoksy-7-etylo-3,11-dimetylo-2,6-tridekadienowego. Charakterystyczna jest grupa epoksy przy atomach C_{10} i C_{11} oraz rodnik etylowy przy C_7 . Wielu autorów uważa ten związek za autentyczny hormon juwenalny, choć inni nie podzielają ich zdania. Są one efektywne w stosunku do *Lepidoptera*, *Orthoptera* i *Coleoptera*.

Tutaj należą także pochodne monoalkilamidowe (7), przejawiające aktywność u owadów z rzędu *Diptera*, *Coleoptera* i *Orthoptera*, a nie działające na przedstawicieli rzędów *Hemiptera* i *Lepidoptera* oraz pochodna dwuhydrochlorowa, której aktywność stwierdzono na *T. molitor* L. (6) i *Dysdercus fasciatus* Say (5).

2. Niektóre kwasy tłuszczowe zarówno nienasycone, jak i nasycone oraz ich pochodne. Są to związki o raczej słabej aktywności.

3. Monocykliczne seskwiterpenoidy, do których zalicza się juwabion. Wszystkie są aktywne dla pluskwiaków z rodziny *Pyrrhocoridae*.

4. Aromatyczne pochodne juwabionu, których działanie ograniczone jest również tylko do *Pyrrhocoridae*.

5. Acykliczne terpenoidy zbliżone do hormonu *H. cecropia*, będące pochodnymi kwasu farnezynowego, lecz nie posiadające grupy etoksy oraz podstawione rodnikami metylowymi przy atomach C_7 i C_{11} . Tutaj należą związki, w których atomy węgla w łańcuchu zostały zastąpione atomami tlenu lub azotu. Odznaczają się one bardzo wysoką aktywnością.

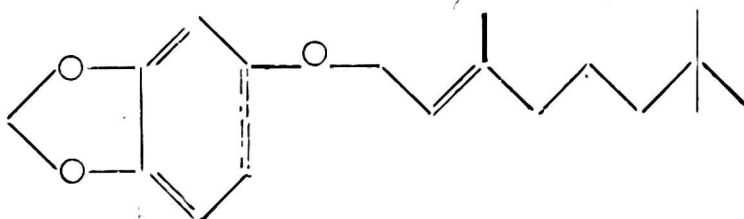
6. Najliczniejszą grupę analogów hormonu juwenalnego stanowią aromatyczne etery terpenoidowe, tioetery, aminy itp. Większość z nich to związki podstawione pochodnymi fenoli lub aniliny w pozycji para, posiadające acykliczny mono- lub seskwiterpenowy łańcuch z różnymi podstawnikami. Analogi te cechuje na ogół bardzo wysoka aktywność i specyficzność w stosunku do poszczególnych grup owadów.

7. Związki acykliczne typu eterów dodecyłowych z łańcuchem prostym, nierozgałęzionym, jak np. synergetyki dla insektycydów typu sesamexu.

8. Substancje o strukturze peptydowej, złożone z 2 lub 3 aminokwasów i rozgałęzionej reszty alifatycznej. Związki te wykazują również działanie selektywne w stosunku do *Pyrrhocoridae*.

Analizując budowę cząsteczek oraz efektywność badanych związków (16), najkorzystniejsza wydaje się obecność łańcucha rozgałęzionego przy każdym 4 atomie węgla, jak w przypadku substancji izoprenoidowych. Większą specyficzność zdają się wykazywać związki z podwójnymi wiązaniami. Aktywność wydaje się być związana z pewnymi miejscami cząsteczek, jak np. w substancjach pochodnych terpenów miejscem takim jest 3-rzędowy atom węgla, w którym się zwykle łańcuch rozgałęzia. Również niektóre podstawki tych miejsc, jak np. atomy chloru, tlenu, grupy epoksy, alkoksy lub alkilowe mogą wpłynąć na zwiększenie aktywności związku, choć może ona się przejawiać tylko w stosunku do niektórych gatunków, natomiast w odniesieniu do innych może nastąpić nawet obniżenie aktywności.

Ponieważ mieszaniny niektórych analogów hormonu młodzieńczego z synergetykami insektycydów o budowie metylenodwuoksyfenylowej, jak butoksyłan piperonylu, sesamex, a także Niagara 16388 wykazały zwiększenie aktywności, zsyntetyzowano związki, będące połączeniem terpenoidu i synergetyka. Tak powstał m. in. eter sezamylo-geranylo-epoksydowy (2):



a także szereg innych związków o bardzo wysokiej efektywności, przewyższającej nieraz efektywność naturalnych hormonów (9).

Możliwości praktycznego zastosowania hormonów i ich analogów

Koncepcję użycia hormonu juwenalnego lub jego aktywnych analogów jako środków owadobójczych oparto na fakcie, że hormon ten w procesie rozwoju owadów pojawia się okresowo.

Jak wykazano eksperymentalnie, przez zastosowanie hormonów juwenalnych lub ich analogów, uzyskiwano rozmaite efekty; zawsze jednak skutek ich był letalny.

Mogły one zapobiegać wylęganiu się larw z jaj, lub — przy niższych dawkach — powodować śmierć larwy przed lub bezpośrednio po wylęgu. U *Diptera* i *Lepidoptera* po zastosowaniu kropelkowo wysokich dawek analogów hormonu składane jaja były nie zapłodnione, natomiast płodność nie została obniżona. Sterylizujące działanie tych związków zauważono także u niektórych pluskwiaków i *Tineola* (12). Obserwowano również różnorodne efekty metamorficzne w postaci form pośrednich, dodatkowych linień larwy w larwę lub poczwarki w poczwarkę.

Hormon juwenalny u *T. molitor* kontrolował produkcję fermonu płciowego samicy (14).

U mszyc stwierdzono wpływ na formowanie się zawiązków skrzydeł (21) a w związku z tym trudności w tworzeniu się form uskrzydłonych.

Każde stadium rozwojowe owada charakteryzuje się okresem największej wrażliwości. Stadium embriogenezy jest najwrażliwsze w okresie aż do wystąpienia blastokinezy (9). Może to trwać od kilku godzin, jak np. w jajach *Coleoptera*, do kilku dni, jak w jajach *Hemiptera*.

Jaja niektórych chrząszczy były szczególnie wrażliwe na te substancje w pierwszym okresie ich rozwoju, przy czym różnie reagowały jaja różnych gatunków i przy różnych formach stosowania i dawkach (20). U innych gatunków owadów zaobserwowano działanie stymulacyjne na rozwój jaj w jajnikach (12).

Najbardziej wrażliwym okresem w metamorfozie z larwy w imago lub z poczwarki w imago jest zwykle pierwsze ćwierćokresu trwania danego stadium rozwojowego. Przeobrażenie larwy w poczwarkę jest w tym względzie zwykle dużo bardziej skomplikowane, występują tu bowiem różne okresy wrażliwości dla poszczególnych narządów i części ciała, tak, że tylko dłuższe działanie hormonu juwenalnego może doprowadzić do wylęgu dodatkowej larwy. Stwierdzono jednak wiele wyjątków (19). Tak np. u *Diptera* nie można uzyskać większej liczby stadiów larwalnych, a wprowadzenie hormonu w ostatnim stadium larwy nie wpływa na zapoczwarczenie, lecz na metamorfozę w imago. Zastosowanie tegoż hormonu na ostatnie stadium larwalne nie zapobiega tworzeniu się poczwarki, lecz wylęgły owad jest często zniekształcony. Niektóre gatunki owadów (*Manduca sexta*, *H. cecropia*) nie są wrażliwe na obecność hormonu juwenalnego w stadium larwalnym, natomiast reagują silnie w stadium poczwarki.

Można już więc dziś stwierdzić, że wiele gatunków szkodliwych owadów reaguje silnie na hormony juwenalne i ich analogi. Bowers (2) podaje także możliwość użycia ekdysonu, hormonu linienia, w celu zakłócenia

procesów rozwoju, reprodukcji i diapauzy u szeregu gatunków. Zsyntetyzowano już jego analogi, równie skuteczne, lecz o znacznie prostszej budowie od hormonu naturalnego. Ostatnio wysunięto hipotezę (17) o możliwości zwalczania owadów przez spowodowanie zaburzeń koordynacji wydzielania hormonu linienia i hormonu juwenalnego drogą ingerencji w system aktywacji i inaktywacji gruczołów produkujących te hormony przez wydzieliny komórek neurosekrecyjnych. Efekt taki można by uzyskać przez zastosowanie związków chemicznych zmieniających normalne wydzielanie neurosekrecyjne.

Wielokrotnie wykazano, że analogi hormonu juwenalnego były aktywniejsze, a także odznaczały się większą specyficznością. W badaniach natknięto na szereg trudności i niespodzianek. Okazało się np. (16, 19), że oczyszczone analogi hormonu juwenalnego łatwo przenikały przez skórę owadów. Stosowane jako zastrzyki były efektywne tylko wtedy, gdy podano je w postaci rozcieńczonych roztworów olejowych. Czyste związki, emulsje lub rozcieńczenia mieszające się z wodą były zupełnie nieaktywne. Stwierdzono także, że bardziej efektywne było ciągłe (dłuższe) podawanie małych ilości, niż jednorazowe zastosowanie wysokiej dawki. Jest to zrozumiałe, gdyż związki te ulegają prawdopodobnie bardzo szybkiej degradacji w organizmie, jak to już wykazano przy wstrzyknięciu hormonu *H. cecropia*. Bardzo skuteczną formą aplikacji okazała się fumigacja (19), przynęty (2, 7), podawanie do gleby.

Ogólnie można stwierdzić, że najlepszym sposobem zastosowania analogów hormonów jest użycie takiej formy, z której by się te związki mogły uwalniać powoli, stopniowo, zapewniając kontakt w ciągu dłuższego okresu czasu.

W ostatnich latach przeprowadzono już doświadczenia polowe, m. in. na bawełnie. Rezultaty były znikome, gdyż substancje okazały się wrażliwe na działanie światła słonecznego i szybko się rozkładały, a rozwój badanych populacji szkodników miał charakter asynchroniczny.

Należało by więc w pierwszym rzędzie skoncentrować uwagę na populacjach szkodników o względnie synchronicznym okresie rozwoju lub na populacjach o krótkim okresie życia (np. komary 19). Ponadto najbardziej celowe wydaje się przeprowadzenie prób nad skutkami wywoływanymi przez analogi hormonu juwenalnego w stadium embriogenezy, ich wpływu na reprodukcję oraz zapobieganie diapauzie.

Badania są kontynuowane, obecnie już na większą skalę w warunkach polowych. Szereg firm zachodnich (USA, Szwajcaria) podjęło syntezę większych ilości tych związków, mimo wysokich kosztów produkcji. Nadzieje na wprowadzenie do ochrony roślin, zwierząt i człowieka związków o efektywności hormonu juwenalnego oparte są już na wielkiej liczbie eksperymentów, w których wykazano, że skutki ich działania wyrażają się bądź

w redukcji liczebności populacji szkodników, bądź w ograniczeniu możliwości ich rozprzestrzeniania się, żerowania lub reprodukcji.

Należy przy tym podkreślić cenne zalety hormonów juwenalnych i ich analogów. Efektywność ich jest często wyższa od znanych insektycydów, a większość z nich odznacza się wysoką specyficnością. Są one uważane za nieszkodliwe w stosunku do ludzi i zwierząt kręgowych. Niektórzy autorzy (23) sugerowali, że ta droga pozwoli uniknąć powstawania populacji opornych, problem jednak okazał się bardzo złożony i wnioskowanie a priori nie zawsze bezpieczne. Benskin i Plapp (1) stwierdzili mianowicie, iż u odpornej na insektycydy populacji muchy domowej, u której oporność ta była związana z wysokim poziomem enzymów oksydacyjnych, wystąpiła także oporność na hormon juwenalny. Bezsporne jednak walory tych związków usprawiedliwiają coraz większe zainteresowanie nimi.

LITERATURA

1. Benskin J., F. W. Plapp Jr.: Juvenile hormone resistance in houseflies, ESA Los Angeles Meeting, 78, 1972.
2. Bowers W. S.: Insect hormones and their derivatives as insecticides, Bull. Wld Hlth Org. 44, 381—389, 1971.
3. Bowers W. S., H. M. Fales, M. J. Thompson, E. C. Uebel: Juvenile hormone: identification of an active compound from balsam fir, Science: 154, 1020—1022, 1966.
4. Cizin Ju. S., A. A.: Drabkina Juwenilnyj gormon nasekomych i ego analogi, Usp. Chim.: 39, 1074—1094, 1970.
5. Critchley B. R., D. G. Champion: Effects of a juvenile hormone analogue on growth and reproduction in the cotton stainer *Dysdercus fasciatus* Say, Bull. ent. Res., 61: 49—53, 1971.
6. Critchley B. R., D. G. Champion: Effects of synthetic juvenile hormone and a juvenile hormone analogue, methyl farnesoate dihydrochloride, on pupal development of the yellow mealworm *Tenebrio molitor* L., Bull. ent. Res., 61: 293—297, 1971.
7. Cruickshank P. A.: Insect juvenile hormone analogues: effects of some terpenoid amide derivatives, Bull. Wld Hlth Org., 44, 395—396, 1971.
8. Engelmann F.: Endocrine control of insect reproduction, a possible basis for insect control, Acta Phytopathol. Acad. Sci. Hung. 6, 211—217, 1971.
9. Fales J. H., O. F. Bodenstern, W. S. Bowers: Seven juvenile hormone analogues as synergists for pyrethrins against house flies, J. econ. Entom. 63: 1379, 1970.
10. Gilbert L. I.: Physiology of growth and development: endocrine aspects, In: The physiology of insects, M. Rockstein I, Academic Press, 1964.
11. de Kort C. A. D.: Hormonal regulation of metabolism in insects, Meded. Fak. Landbouw. Gent, 36 (3/4): 848—857, 1971.

12. Maag R., W. Vogel, B. Pyer U. Schwieter: Neue Untersuchungen an Schadinsekten mit Juvenilhormonen — Derivaten, Res. VII Congr. Int. Prot. Pl. Paris, 452—454, 1970.
13. Maningh A., T. S. Sahota, D. A. Shaw: Juvenile hormone activity in the wood and bark extracts of some forest trees, Can. Ent.: 102, 49—53, 1970.
14. Menon M.: Hormone — pheromone relationships in the beetle *Tenebrio molitor*, J. Ins. Physiol. 16: 1123—1139, 1970.
15. Novak V. J. A.: Insect Hormones, Methuen Co Ltd, London, 1966.
16. Novak V. J. A.: Juvenile hormone analogues and their theoretical and practical significance, Acta Phytopathol. Acad. Sci. Hung.: 6, 203—210, 1971.
17. Schooneveld H.: Insects neurosecretory systems and prospects of pest control by brain hormones, Meded. Fak. Landbouw. Gent 36 (3/4): 838—847, 1971.
18. Socha R., F. Sehnal: Inhibition of adult development in *Tenebrio molitor* by insect hormones and antibiotics, J. Ins. Physiol., 18 : 317—337, 1972.
19. Staal G. B.: Practical aspects of insect control by juvenile hormone. Bull. Wld Hlth Org. 44, 391—394, 1971.
20. Walkers W. F., W. S.: Bowers Syntheticjuvenile hormones as potential *Coleopteran* ovicides, J. econ. Ent. 63: 1231—1233, 1970.
21. White D. F.: *Corpus allatum* activity associated with development of wing-buds in cabbage aphid embryos and larvae, J. Ins. Physiol. 17: 761—773, 1971.
22. de Wilde J., C. A. D. de Kort, A. de Loof: The significance of juvenile hormone titers, Mitteil. Schweiz. Entom. Ges. 44: 79—86, 1971.
23. Williams C. M.: The juvenile hormone of insects, Nature 178: 212, 1956.