

Derleme (Review)**Böcek yumurtası ve konukçu bitki arasındaki karşılıklı ilişkiler**

Insect egg-host plant interactions

Ali Kemal BİRGÜCÜ^{1*} Yakup ÇELİKPENÇE¹ İsmail KARACA¹**Summary**

Insects are in interactions with their host plants throughout their life. These interactions come out by the reason of the requirement of performing their vital activities, and they begin before adult female deposits eggs on the host plant. That is, insects do not have any interactions with their host plants only during actively feeding stages but also during egg stage. This interaction between the host plant and insect egg is not unidirectional. While the host plant affects insect egg quality and embryonic development, insect eggs can change the primary and secondary metabolites of the host plant. In this review, insect-host plant interactions are discussed and especially interactions between the host plant and insect eggs have been compiled. Also, the importance of these interactions have been attempted to be explained in terms of plant protection.

Keywords: Insect egg, host plant, allomone, kairomone, synomone

Özet

Böcekler yaşamı boyunca konukçu bitkileri ile karşılıklı ilişki içerisindedirler. Bu ilişki böceklerin bir takım yaşamsal faaliyetlerini gerçekleştirme ihtiyacı nedeniyle ortaya çıkmakta ve henüz ergin dişi birey yumurtasını konukçu bitki üzerine bırakmadan önce başlamaktadır. Yani böcekler sadece aktif olduğu dönemde değil, yumurta döneminde de konukçu bitkileriyle ilişki içerisindedirler. Konukçu bitki ile böcek yumurtası arasındaki bu ilişkiler tek yönlü olmayıp, konukçu bitkiler böcek yumurtasının kalitesi ve embriyosunun gelişimini etkilerken, böcek yumurtaları da konukçu bitkinin primer ve sekonder metabolitlerini değiştirebilirler. Bu çalışmada böcek ile konukçu bitki arasındaki ilişkilere değinilmiş ve özellikle böcek yumurtası ile konukçu bitki arasındaki karşılıklı ilişkiler incelenmiştir. Ayrıca bitki koruma açısından bu ilişkinin önemi açıklanmaya çalışılmıştır.

Anahtar sözcükler: Böcek yumurtası, konukçu bitki, allomon, kairomon, synomon

¹ Süleyman Demirel Üniversitesi, Ziraat Fakültesi, Bitki Koruma Bölümü, 32260, Isparta, Türkiye

* Sorumlu yazar (Corresponding author) e-mail: alibirgucu@sdu.edu.tr

Alınış (Received): 09.05.2014

Kabul edilmiş (Accepted): 21.10.2014

Giriş

Böcekler diğer canlılarda olduğu gibi birbirleriyle ve çevreleri ile her zaman madde ve enerji bakımından karşılıklı ilişki içerisindedirler. Bu açıdan bakıldığında böcekler en çok, üzerinde yaşam faaliyetlerini sürdürdükleri, konukçu bitkileri ile karşılıklı bir ilişkiye sahiptirler. Böcekler ve diğer canlılar arasında basit ve karmaşık gibi çok farklı besin ağları bulunmaktadır. Artan biyolojik çeşitlilikten dolayı bu besin ağları daha karmaşık hale gelmektedir (Kansu, 2005). Bu besin ağının temelinde üreticiler olarak bilinen bitkiler bulunmaktadır. Böcekler hayatları boyunca bitkilerle daha çok beslenme açısından ilişki içerisindedirler. Ancak doğrudan beslenmeyen böcekler de, dolaylı olarak bitkilerle bağlantı içindedirler (Kansu, 2005). Bitkiler, canlılara hem besin kaynağı hem de bazı canlı gruplarına barınma yeri olarak görev yaparlar. Bu canlı grupları içerisinde en başta böcekler gelmektedir. Böcekler yumurta bırakmak, beslenmek ve kışı geçirmek gibi nedenlerden dolayı bitkilerle sürekli karşılıklı ilişki içerisindedirler (Kansu, 2005).

Böcekler yumurtalarını bitkinin hemen her kısmına bırakırlar. Örneğin, Hemiptera, Lepidoptera, Coleoptera ve Hymenoptera takımında bulunan birçok herbivor böcek türü yumurtalarını yapraklara bırakırlar (Uygun et al., 2013). Bazı Orthoptera ve Coleoptera takımına ait herbivor böcekler ise larvaları köklerde beslendiği için yumurtalarını kök bölgesine yakın toprağa bırakırlar (Yaşar, 2005). Herbivor böcekler genellikle yumurtalarını bitki aksamına bıraktıkları için sürekli olarak bitkilerle karşılıklı ilişki içerisinde bulunurlar (Firidin et al., 2013). Herbivor böceklerin bir bitki üzerine yumurta bırakması, bu konukçu bitki üzerinde yeni bir herbivor böcek neslinin başlaması anlamına gelmektedir. Bu sayede herbivor böcekler nesillerinin devamlılığını sağlamaktadırlar. Bitki açısından bakıldığında ise bitkinin üzerine herbivor böcek tarafından yumurta bırakılması, yeni bir böcek istilasının gerçekleşmesi anlamına gelmektedir. Bu şekilde böcek yumurtası ile bitki arasında meydana gelen karşılıklı ilişkiler, henüz yumurta bırakma aşamasına gelmeden önce başlamaktadır. Ergin dişi birey tarafından konukçu bitki üzerine bırakılan yumurta, bitkiyi etkilediği gibi konukçu bitki de bu yumurtayı etkilemektedir.

Yukarıda değinildiği gibi böcekler sadece aktif olduğu biyolojik dönemlerinde değil yumurta döneminde de konukçu bitki ile karşılıklı ilişki içerisindedirler. Bu nedenle bu çalışmada böcek ile konukçu bitki arasındaki ilişkilere değinilmiş ve özellikle böcek yumurtası ile konukçu bitki arasındaki karşılıklı ilişkiler incelenmiştir. Ayrıca bitki koruma açısından bu ilişkinin önemi açıklanmaya çalışılmıştır.

Böcek ve bitki arasındaki karşılıklı ilişkiler

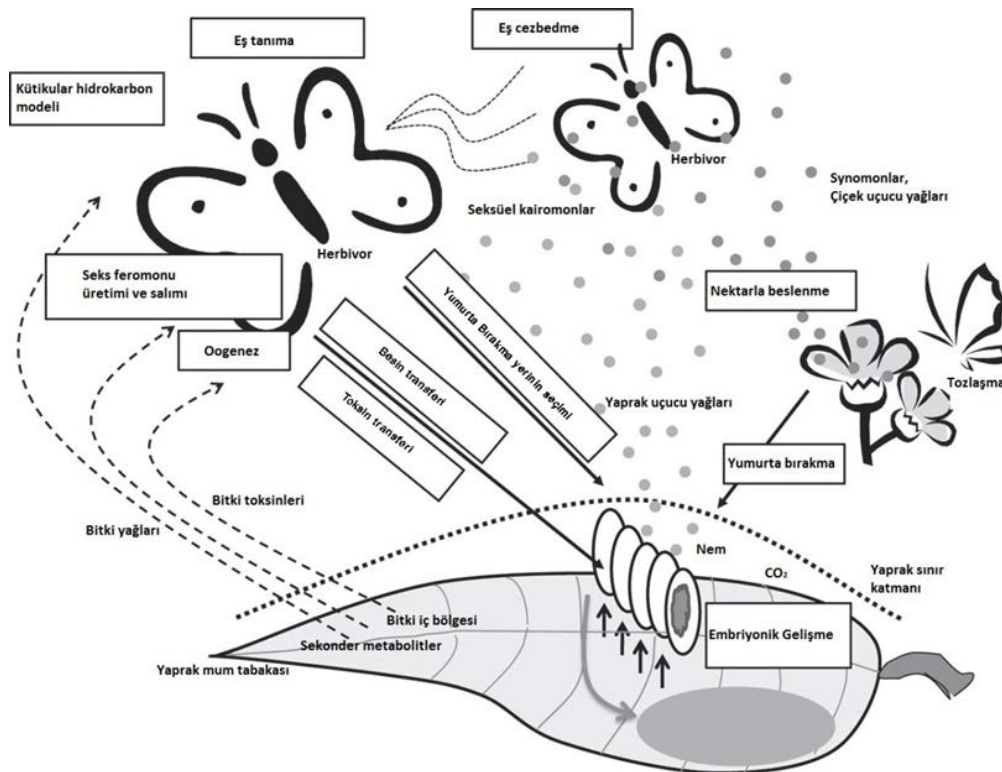
Böceklerin bitkilerle olan ilişkisinin, Karbonifer kömür yataklarında bulunan fosillerin sayesinde, yaklaşık 300 milyon yıllık bir geçmişe sahip olduğu anlaşılmaktadır. Böcekler sürekli olarak bitkilerle karşılıklı ilişki içerisinde bulunurlar. Örneğin, böcekler ilişki içinde olduğu bitkilerden besin sağlarken, polen taşıma, uygun çimlenme yerine tohum taşıma gibi özelliklerden dolayı bitkilerin üremesine yardımcı olurlar (Gullan & Cranston, 2005).

Böceklerle bitkiler arasındaki ilişkiler ortak yaşam (Mutualism), uyuşmazlık (Antagonism), tek yönlü yararlanma (Commensalism), çekişme (Competition), tek yönlü zararlanma (Amensalism), birlikte yararlanma (Protocooperation) ve etkisizlik (Neutralism) olmak üzere yedi farklı tipte incelenmektedir (Önder, 2004). Ayrıca böceklerin bitkilerle olan ilişkisi beslenme, dinlenme, barınma ve yumurta bırakma gibi yaşamsal faaliyetlerini yerine getirme isteğinden kaynaklanmaktadır. Tüm canlılarda olduğu gibi böcekler de faaliyetlerini sürdürmeleri için gereksinim duydukları enerjiyi besinden sağlarlar. Besin, yeterli miktarda bulunmadığı durumlarda, gelişme ve çoğalmayı sınırlayıcı bir faktör olarak ortaya çıkmaktadır. Böceklerde yumurta bırakma ve bireylerin boy uzunluklarında besin miktarının etkili olduğu belirlenmiştir. Örneğin, sineklere gerektiğinden az besin verildiğinde 240 yumurta yerine 90 yumurta verdiği görülmüştür (Oğurlu, 2001). Böcekler hava sıcaklığının düşmesiyle beraber korunaklı yerlere sığınma ihtiyacı duyarlar ve genellikle de odunsu bitkilerin kabuk altlarını, kuru yaprak altlarını ve yabancı otları barınak olarak

tercih ederler (Kansu, 2012). Ayrıca böcekler uzun süre uçtuklarında dinlenme ihtiyacı da duyarlar. Bunun için de habitatlarında bulunan ancak konukçusu olmayan bitkilerin üzerinde de dinlenme amaçlı bulunabilirler. Örneğin, sivrisinekler günün belli zamanlarında dinlenmek ve güneşten korunmak için okaliptüs bitkisinin yaprakları altında bulunurlar. Bir başka örnekte, kral kelebekleri Amerika kıtasının bir ucundan diğer ucuna göç ederken dinlenmek için bitkileri kullanırlar (Ciesla, 2011). Bitkilerin böceklerle olan ilişkisi, böceklerin yumurta bırakma yapıları olmaları nedeniyle de önemlidir. Böcekler yumurta bırakmak için oldukça özenli davranırlar. Tüm böcekler, nesillerini devam ettirebilmek için, yumurtalarını korunaklı ve yumurtadan çıkan yavru bireylerin besin bulabileceği yerlere bırakırlar (Pehlivan, 1981). Böylelikle böcek yumurtası ile konukçu bitki arasındaki ilişki daha dişi birey yumurtayı bırakmadan önce başlar.

Böcek Yumurtası ve Konukçu Bitki İlişkisi

Herbivor böcekler tüm yaşamı boyunca bitkiler ile karşılıklı ilişki içerisindeyler. Böceklerin larva ve ergin dönemlerinin konukçu bitkilerle olan ilişkileri üzerine birçok çalışma bulunmaktadır (Jermy, 1984; Fernandes, 1990; Mayhew, 1997; Berenbaum & Zangerl, 1998; Awmack & Leather, 2002; Mello & Silva-Filho, 2002; West & Cunningham, 2002; Percy et al., 2004; Zu Dohna, 2006; Lo Giudice et al., 2010). Ancak en hassas oldukları yumurta döneminde konukçu bitkileri ile olan ilişkileri üzerine yeterince çalışma bulunmamaktadır. Kısacası, böcekler sadece aktif olduğu dönemde değil, yumurta döneminde de konukçu bitki ile bir ilişki içerisindeyler (Şekil 1). Konukçu bitki ile böcek yumurtası arasındaki ilişkiler tek yönlü olmayıp, konukçu bitkiler böcek yumurtasının kalitesi ve embriyosunun gelişimini etkilerken, böcek yumurtası da konukçu bitkinin primer ve sekonder metabolitlerini değiştirebilir (Hilker & Meiners, 2011). Bu çalışmada bu ilişki konukçu bitkinin böcek yumurtası üzerine etkisi ve böcek yumurtasının konukçu bitki üzerine etkisi olmak üzere iki grupta ele alınmıştır.



Şekil 1. Böcek yumurtası ve konukçu bitki arasındaki karşılıklı ilişkiler (Hilker & Meiners, 2011).

Konukçu bitkinin böcek yumurtası üzerine etkisi

Herbivor böceklerin büyük bir çoğunluğu yumurtalarını konukçu bitkilerin çeşitli kısımlarına bırakırlar. Yumurtadan çıkan yavru bireylerin beslenmesi ve gelişerek yeni nesil verebilmeleri için ergin dişi bireyler, yumurta bırakacakları yeri özenle ararlar ve yumurtalarını en güvenli gördükleri yere bırakırlar (Pehlivan, 1981). Dişi birey yumurtalarını bitki üzerine bıraktıktan sonra, bitkiler bırakılan yumurtalara karşı doğrudan veya dolaylı olarak tepki gösterme eğiliminde bulunurlar (Hilker & Meiners, 2010). Bu durum öncelikle bitkinin morfolojisinden kaynaklanan tepki olarak ortaya çıkmaktadır. Bitkiler yumurtalarla, morfolojik olarak yapraklarının tüylü olması, bitkinin gür ve kuvvetli olması, yaprak kütükula yapısının kalın olması, sap ve gövde dokularının kalın olması ve yaprak yüzeyinin mumlu olması gibi özelliklerle tepki gösterirler (Pehlivan, 1978). Bitkiler ayrıca, dişi herbivor böceklerin bırakmış oldukları yumurtalara karşı kimyasal yollarla da tepki verebilirler. Herbivor böceğin yumurta bırakırken salgıladığı sıvı bitkide savunma mekanizmalarının tetiklenmesine neden olur (Fürstenberg-Hägg et al., 2013). Bitkiler, yumurtanın kalitesi ve içindeki embriyonun gelişmesi üzerine (E)-b-Farnesene, (E)-b-Caryophyllene gibi kimyasal gazlar salgılayarak olumsuz etkide bulunabilirler (Hilker & Meiners, 2011). Herbivor bir böceğin yumurta bırakmasına karşılık olarak bazı konukçu bitkiler, yumurtanın bırakıldığı yerde neoplazma denen anormal doku büyümesi gerçekleştirerek onların aşağı düşmesine neden olur (Doss, et al., 2000). Ayrıca ovisit etkili bileşikler salgılayarak yumurtaların ölümüne de neden olabilirler (Seino, et al., 1996; Yamasaki et al., 2003). Bu nedenlerle konukçu bitkinin böcek yumurtası üzerine etkisi yapısal ve kimyasal etkiler olarak iki grupta incelenebilir.

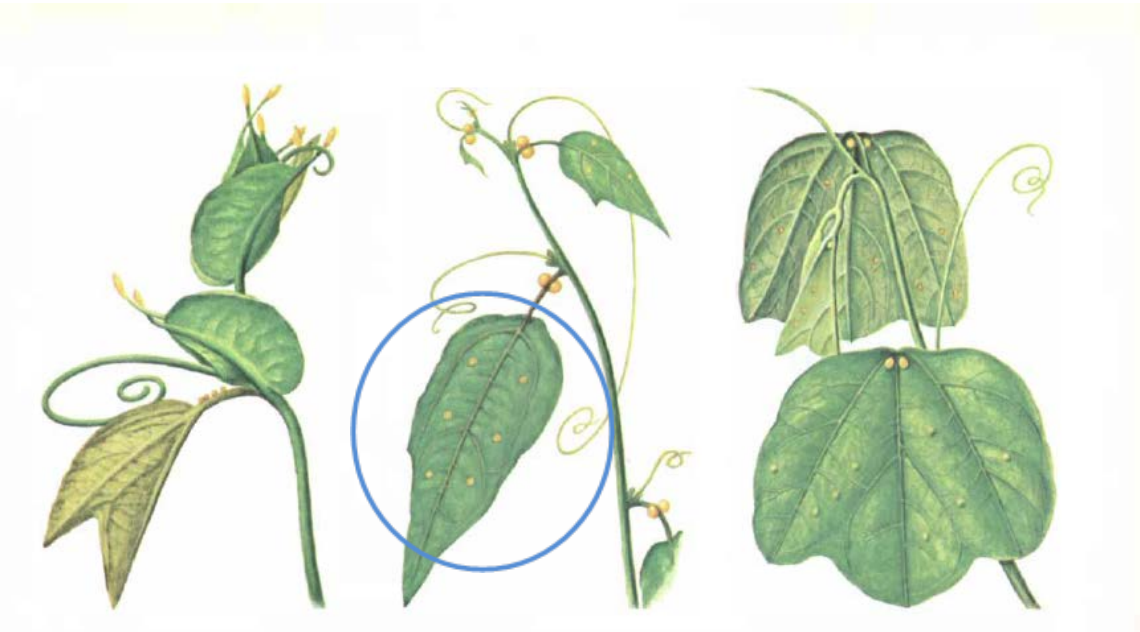
Konukçu bitkinin yapısal özelliklerinin böcek yumurtası üzerine etkileri

Bitkilerin herbivor böceklerin yumurta bırakmasına karşı göstermiş olduğu tepkilerden bazıları morfolojik yapılardan kaynaklanmaktadır. Bu morfolojik yapılardan en fazla vermiş oldukları tepki hareketi, doku uzantılarının ve yapraklarının tüylü olmasından ileri gelmektedir (Keçeci et al., 2007; Sharma et al., 2009; He et al., 2011). Bitkilerde yapraklarının tüylü olması, böceklerin tutunmasına, beslenmesine ve yumurta bırakmasına doğrudan etki edebilir (Handley et al., 2005; War et al., 2012). Bazı bitkilerde böcek zararından sonra oluşan yapraklarda bulunan tüy yoğunluğunda artış meydana gelir (Agrawal, 1999; Dalin & Björkman, 2003). Bitkilerin bu morfolojik özelliği, böceklerin yumurta bırakması açısından hem olumlu hem de olumsuz etki göstermektedir (Handley et al., 2005; Keçeci et al., 2007). Örneğin, *Helicoverpa zea* (Boddie) (Lepidoptera: Noctuidae) ve *H. virescens* (Boddie) (Lepidoptera: Noctuidae) yumurta bırakmak için yaprağı tüylü olan pamuk çeşitlerini tercih etmektedir (Pehlivan, 1978). Aynı zamanda *Tuta absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera: Gelechiidae) ergin dişi bireyleri de yumurtalarını domates bitkisinin kök bölgesi hariç tüm aksamına bırakırken, en fazla yaprakları tercih etmektedirler (Öztemiz, 2012). Bazı böcek türleri de yumurta bırakmak için tüysüz yaprak yüzeyini ya da çok az tüylü yaprak yüzeyini tercih ederler. Örneğin, *Empoasca* spp. (Hemiptera: Cicadellidae)'nın dişi ergin bireyleri yumurtalarını bırakırken yaprağı tüysüz olan pamuk çeşitlerini tercih ederler (Yaşar, 2005).

Bitkilerin, herbivor böceklerin yumurta bırakmasına karşı koymak için, oluşturduğu morfolojik özelliklerinden bir diğeri de bitki dokularının gür ve kuvvetli olmasından kaynaklanır. Örneğin, Mısır bitkisinin hibrit türleri anaca göre daha gür yapılıdır. Bonnemaision (1962)'ye atfen Pehlivan (1978) *Ostrinia nubilalis* (Hübner) (Lepidoptera: Pyralidae)'in hibrit mısır türlerine anaç türe göre daha az yumurta bıraktığını belirtmiştir. Bazı bitkilerde görülen sıkı morfolojik yapı, bazı böcek grupları için avantaj sağlayabilir. Örneğin, *Lobesia botrana* Denn. & Schiff. (Lepidoptera: Tortricidae)'nın 3. döl larvalarının, daha sık daneli salkımlarda, seyrek danelilere göre daha çok zarar oluşturduğu ve yumurta bıraktığı görülmüştür (Pehlivan, 1978; Birgücü, 2014).

Herbivor böcek neslinin canlılığını ve gelişimini sürdürmesini doğrudan etkileyeceği için konukçu bitki seçimi son derece önemlidir. Böcekler konukçu bitki tercihinde bulunurken, hem kendisinin beslenmesini hem de bıraktıkları yumurtadan çıkan bireylerin beslenmelerini kolaylaştırmak açısından, yumuşak yapılı bitkileri tercih ederler. Örneğin, *Curculio nucum* L., (Coleoptera: Curculionidae), kabuğu kalın ve sert olması nedeniyle karafındık çeşitlerini, kavuz dane kısmını sıkı sardığından dolayı da kara sivri çeşidini tercih etmemektedir (Pehlivan, 1978). Aynı şekilde Saruhan & Şen (2012) farklı fındık çeşitlerinde *C. nucum*'un zarar oranı üzerine yaptıkları bir çalışmada, zararlının foşa ve mincane çeşitlerini karafındık çeşidine göre daha çok tercih ettiğini belirtmişlerdir.

Passiflora bitkisi ile *Heliconius* cinsine bağlı herbivor böcekler arasındaki sıra dışı ilişki bitkilerin morfolojik özelliklerinin zararlı böceğin yumurta bırakmasına engelleyici özelliğini açıklamak bakımından güzel bir örnektir (Şekil 2). *Heliconius* cinsine bağlı herbivor böcekler daha önceden bir miktar yumurta bırakılmış bitkilere tekrar yumurta bırakmayı tercih etmezler. Passiflora bitkisi yapraklarında oluşturduğu sarı renkli yumurta benzeri lekeler (mimikri) ile bu zararlının yumurta bırakmasını engellemeye çalışır (Gilbert, 1982).



Şekil 2. *Heliconius* cinsine bağlı herbivor böceklerin yumurta bırakmasını engellemek amacıyla Passiflora bitkisinin yapraklarında oluşturduğu sarı renkli yumurta benzeri lekeler (Gilbert, 1982'den).

Bitkilerin hem su dengesini sağladığı hem de böceklerle ve patojenlere karşı dayanıklılık sağladığı yapılardan birisi de yaprak yüzeyinin mum tabakası ile kaplı olmasıdır. Örneğin, *Phyllotreta albionica* (J. L. LeConte) (Coleoptera: Chrysomelidae) yaprağı mum tabakası ile kaplı olan lahana çeşitlerinde, mum tabakası ile kaplı olmayan çeşitlere göre daha az zarar yaptığı, bazen de hiç zarar yapmadığı, böylelikle de yumurta bırakımında bir azalma olduğu gözlenmiştir (Pehlivan, 1978). Böceklerin bitki üzerine yumurta bırakması, yukarıda da değinildiği gibi, bitki tarafından çeşitli morfolojik yollarla engellendiği gibi, bazı kimyasal yollarla da engellenebilmektedir (Hilker et al., 2002; Stotz et al., 2002; van Poecke & Dicke, 2002; Traw & Bergelson, 2003; Bruinsma et al., 2007; Geiselhardt et al., 2009; Zhao et al., 2009; Hilker & Meiners, 2011; Chamarthi et al., 2011; Fürstenberg-Hägg et al., 2013; War et al., 2013).

Konukçu bitkinin kimyasal özelliklerinin böcek yumurtası üzerine etkileri

Bitkilerin, böceklere karşı savunma yollarından bir diğeri de salgılamış oldukları kimyasal maddeler aracılığıyla gerçekleşmektedir. Bitkiler bu kimyasal maddelerle, böceklerin beslenmesine, çiftleşmesine, yumurta bırakmasına, bıraktıkları yumurtanın embriyosunun gelişmesine ve yumurtanın kalitesi üzerinde etkilidirler (Hilker & Meiners, 2011). Bitki yüzey kimyasalları ve uçucu maddeler herbivor böceğin yumurta bırakma davranışı üzerine önemli bir etkiye sahiptir (Hilker et al., 2002; Chamarthi et al., 2011). Antiksenosis (zararlı böcek davranışını olumsuz etkileyen direnç) herbivor böceklerin yumurta bırakmasına karşı en önemli bitki savunma mekanizmasıdır (War et al., 2013).

Bitkilerin ayrıca tat ve koku içeren alkaloidler, esans yağlar, reçineler gibi kimyasal bileşikleri zararlıları cezbedici veya kaçırıcı özelliğe de sahiptirler. Kaçırıcı özellik bitkinin dayanıklılığının, cezbedici özellik de bitkinin hassasiyetinin göstergesidir. Örneğin, Cruciferae familyası bitkilerinde bulunan sinigrin ve sinelbin gibi glikozitler *Pieris* spp. (Lepidoptera: Pieridae) için cezbedici etki gösterdiğinden dolayı, bu türler bu familyadaki bitkilerde zarar yapmaktadırlar. Aynı şekilde, yabancı bitki olan *Solanum demissum*'un içerdiği demisin ve tominin'in *Leptinotarsa decemlineata* (Say) (Coleoptera: Chrysomelidae)'ya zehirli etkiye sahip olduğu ve o bitkide daha az zarar yaptığı saptanmıştır (Pehlivan, 1978).

Böcekler yaşamsal faaliyetlerini sürdürebilmeleri, konukçu bitkilerini ve karşı eşeyini bulabilmeleri için bir aracıya gereksinim duyarlar (Schoonhoven et al., 1976; Wood, 1982; Büyükgüzel et al., 2006; Kesdek & Yıldırım, 2006). Bu kimyasal araçlar semiyokimyasallar olarak adlandırılırlar. Semiyokimyasallar allelokimyasallar ve feromonlar olmak üzere iki ana gruba ayrılırlar. Türler arası kimyasal iletişimi sağlayan allelokimyasallar ise allomon, kairomon ve synomon olmak üzere üç gruba ayrılır (Büyükgüzel et al., 2006). Allomonlar salgılayan organizmaya yarar sağlarken kairomonlar algılayan organizmaya yarar sağlarlar. Synomonlar ise hem salgılayan hem de algılayan organizmaya yarar sağlayan allelokimyasallardır (Wood, 1982; Kogan, 1994). Tür içi kimyasal iletişimi sağlayan feromonlar, hormonlar gibi yaşamsal faaliyetlerde görev alırlar. Ancak hormonlardan farklı olarak bir kanal vasıtasıyla vücut dışına salgılanırlar. Feromonlar bir çeşit kimyasal uyarıcılardır. Feromon kelimesi eski Yunancada uyarı taşıyan (phero: taşımak, hormone: uyarı) anlamına gelmektedir.

Böceklerin nesillerini devam ettirmek amacıyla yumurta bırakması, konukçu bitkiden almış oldukları sinyaller sayesinde meydana gelmektedir. Kogan (1994) bitkiden salgılanan allelokimyasalların, böceklerin konukçu bitkiyi bulmalarına ve yumurta bırakımına etkisinin fazla olduğunu gözlemlemiştir. Böcekler, bitkilerden salgılanan bu kimyasallar sayesinde, yumurtalarını güvenli bir yere bırakmak için, özverili bir şekilde konukçularını ararlar. Örneğin, beyazsinekler, yeşil, sarı, turuncu renkler sayesinde ve şeker içeriğine göre yumurtalarını konukçu bitki üzerine bırakmaya karar verirler. Bir başka örnekte, Lepidoptera takımına bağlı *Pieris* spp. (Pieridae) ve *Plutella* spp. (Plutellidae) ile Hemiptera takımına bağlı *Brevicoryne* spp. (Aphididae) cinslerine ait bireylerin yumurta bırakmasını teşvik eden, Brassicaceae familyasına ait bitkilerden salgılanan sinigrin kairomonudur (Kesdek & Yıldırım, 2006). Dişi ergin böcek, yumurtalarını konukçu bitki üzerine bırakmadan önce, başka bir böceğin yumurta bırakıp bırakmadığını anlamak için, konukçu bitki üzerinde koklama reseptörleriyle incelemede bulunur. Herhangi bir risk görmediği durumda yumurtalarını korunaklı gördüğü yere bırakır (Pehlivan, 1981).

Bitkilerden salgılanan kimyasal maddeler sekonder metabolitler olarak ifade edilmektedir. Bu sekonder metabolitler, monoterpenler, seskiterpenler, aromatikler, alifatikler, monominler, diaminler, indol ve pirolizidin alkaloitlerden oluşmaktadır (Baydar, 2013). Bazı böcek türlerinde, bitkilerin sekonder metabolitleri, başarılı bir çiftleşmede etkili olan seks feromonlarının biyosentezi için, doğrudan gereklidirler. Örneğin, Lepidoptera takımındaki Arctiidae familyasına ait bireylerin larvaları, bitki prolizidin alkaloidini taşıyarak seks feromonu olarak kullanılmaktadırlar. Aynı zamanda, Arctiidae familyasına ait erkek bireyler, bu alkaloidleri kur yapma feromonu olarak salgırlar. Bir başka örnekte, Diptera takımındaki Tephrididae familyasına ait bireyler de feromon biyosentezi için bitki sokonder metabolitlerini

kullanırlar (Hilker & Meiners, 2011). Bu iki takıma ait erkek bireyler bitkiden taşımış oldukları maddeleri anüs salgı bezinde biriktirerek, çiftleşme zamanında seks feromonu olarak kullanırlar. Ayrıca bir bitkinin yağ asidi yapıları da böceklerde eş tanıma sinyali olarak görev yapabilir. Böcekler, eş belirlemede etkili olabilen kütiküler hidrokarbon karışımını üretmek için bitkilerin yağ asidi yapılarını kullanırlar (Hilker & Meiners, 2011). Örneğin, *Phaedon cochleariae* (F.) (Coleoptera: Crysomelidae)'nin kütiküler hidrokarbon profili, üzerinde beslendiği konukçu bitki türleri tarafından önemli bir şekilde etkilenir. Yapılan bir çalışmada bu türe ait iki farklı konukçu bitki (Çin lahanası, tere) üzerinde beslenen iki farklı erkek birey grupları çiftleşmek için, aynı konukçu bitki türü üzerinde beslenen dişi bireyleri, 4 farklı konukçu bitki türü üzerinde beslenen dişi bireylere göre daha çok tercih etmiştir (Geiselhardt et al., 2009). Ayrıca yine aynı çalışmada, erkek bireylerin, tercih edilen dişi bireylerin kütiküler hidrokarbon ekstraktı ile muamele edilmiş cam mankenlerle daha sık çiftleşme girişiminde bulunduğu gözlenmiştir (Geiselhardt et al., 2009). Böceklerin kendilerine ait kokuları da mevcuttur. Bu kokular, birbirlerini ve yuvalarını bulmada oldukça önemli bir yere sahiptir. Bu kokular sayesinde parazitöitler konukçularını bulurlar ve yumurtalarını bırakırlar. Örneğin, Schneirla (1953)'e atfen Pehlivan (1981) *Trichogramma evanescens* Westwood (Hymenoptera: Trichogrammatidae)'in yanığı ile yumurtalarını konukçu larva yerine kum parçaları ve bitki tohumları üzerine bıraktığını belirtmiştir. Bu nedenle, bitki kimyasının herbivor böceklerin çiftleşme başarısını ve böylece de onların yeni nesil üretimini etkilediği ortaya konmuştur. Yeni böcek nesli için uygun besin göstergesi olan bitki uçucu gazlarının bazı herbivor böceklerin seks feromonu üretimini düzenlediği bilinmektedir. Bu uçucu gazların varlığı yalnızca feromon üreten bireyi değil alıcı bireyi de etkileyebilir. Bitki uçucu gazları seksüel kairomon olarak görev yapabilirler ve böceklerde seks feromonlarını arttırabilirler (Kesdek & Yıldırım, 2006).

Bitki kimyasalları yalnızca çiftleşme başarısını etkilemez, bunun yanı sıra herbivor böceklerin doğrudan yumurta üretimini de etkilerler. Bitki yüzeyindeki bileşikler de, bitki içerisindeki kimyasallar kadar yumurta bırakma yapılarının seçiminde önemlidir (Hilker & Meiners, 2011). Bazen de bitki yüzeyinde bulunan bileşikler böceklerin beslenmesini teşvik ederken, yumurta bırakmasını engellerler. Örneğin, bitkilerden salgılanan bileşikler, ağustosböcekleri ve çekirgelerinin beslenmesini teşvik ederken, yumurta bırakmalarına olumsuz etki gösterirler. Patates böceğinin ise, beslenmesi ve yumurta bırakması, patatesten salgılanan solanidin alkaloidi tarafından olumlu yönde etkilenmektedir (Kesdek & Yıldırım, 2006).

Jasmonik asit, salisilik asit, etilen ve Jasmonate bitki savunma mekanizmalarında görev alan ve hem monokotiledon hem de dikotiledon bitkilerde bulunan önemli bitki hormonlarıdır (Stotz et al., 2002; Traw & Bergelson, 2003; Bruinsma et al., 2007; Zhao et al., 2009; Fürstenberg-Hägg et al., 2013). Jasmonik ve salisilik asit bitki hormonları toksik özellikli sekonder metabolitleri ve besleyici değeri bulunmayan bileşiklerin salgılanmasını tetikleyerek beslenmeyi engellemesi yanı sıra dişi ergin bireylerin yumurta bırakmasını da engellemiş olurlar (Bruinsma et al., 2007). Örneğin, octadecanoid jasmonik asit, phenylpropanoid ise salisilik asit aracılığıyla bir miktar aracı bileşikler salgılar. Bu bileşiklerin bazıları herbivor böcek üzerine antibiyotik etki gösterirken, diğerleri yumurta bırakma davranışı üzerine olumsuz etkide bulunurlar (van Poecke & Dicke, 2002; Bruinsma et al., 2007).

Temas yoluyla böceklerin yumurta bırakmasına etki eden bitki kimyasallarının yanı sıra, hem çiçekler hem de vejetatif kısımlardan salınan bitki uçucu gazları da dişi böceklerin yumurta bırakma davranışında çok önemli rol oynarlar. Çiçeklere rengini veren pigmentler ve salgıladıkları kimyasal kokular, böcekleri cezbetmekte, böceklerin beslenmesinde ve yumurta bırakmasında oldukça etkili bir yer tutmaktadır (Baydar, 2013). Aynı zamanda beslenme zararı sonucu ortaya çıkan uçucu gazlar ise repellent olarak görev yapabilirler (Baydar, 2013).

Konukçu bitkilerden salınan uçucu gazların yanı sıra konukçu olmayan bitkilerden salınan uçucu gazlar da herbivor böceklerin yumurta bırakma davranışını ve onların parazitöitlerini etkileyebilirler. Bu yüzden konukçu olmayan bitkiler konukçu bitki ile birlikte ekimde sıkça kullanılırlar (Hilker & Meiners, 2011).

Dişi böcekler yumurtalarını bitki üzerine bıraktıktan sonra bitkilerin yumurtalar üzerinde çeşitli kimyasal etkileri başlar. Parthenogenetik şekilde üreyen böcekler dışında üreme gösteren herbivor böceklerde, verimli yumurtaların üretimi, başarılı bir çiftleşme sonucunda gerçekleşir. Bitkilerin kokusu, rengi ve salgıladıkları uçucu gazlar, dişi böceklerin konukçularını bulmalarına kılavuzluk ederler ve böylece yumurta bırakacakları bitki kısmının seçilmesine olanak sağlamış olurlar (Kesdek & Yıldırım, 2006). Yumurtalar kendi ebeveynlerinin bir besinden kazıdığı bitki toksinlerinden yararlanabilirler. Çünkü yaprak üzerine bırakılan yumurtalar yaprağın yüzey bölgesi tarafından kuşatılır. Bu bölgedeki yaprak uçucu gazları ve atmosfer gazlarının konsantrasyonu, yumurta içindeki embriyonik gelişmede özellikle etkili olabilirler. Bir yaprağın yüzey bölgesindeki nem ve gaz konsantrasyonu yumurta gelişimini önemli derecede etkiler. Uçucu gaz olan bitki terpenleri gibi bileşiklerin yüksek konsantrasyonu, en dış katmandaki aerofil yoluyla yumurtaya giriş yapabilir. Daha sonra scleroprotein yapıdaki chorion'dan içeri salınarak bir sonraki katmana gelir ve oradan da vitellin zarının arkasında bulunan embriyoya kadar ulaşabilirler (Hilker & Meiners, 2011).

Dişi böceklerin bırakmış oldukları yumurtalara konukçu bitkilerin etkileri olduğu gibi, böcek yumurtalarının da üzerinde bulunduğu konukçu bitkilere etkileri olabilmektedir.

Böcek yumurtasının konukçu bitki üzerine etkisi

Böcek yumurtalarının konukçu bitki üzerindeki etkisi, daha böcek yumurtası bırakılma aşamasındayken başlamaktadır. Yani böcekler yumurta bırakırken, konukçu bitkileri üzerinde zarara neden olabilirler. Örneğin, *Curculio nucum* L. yumurtalarını yeşil fındık meyvelerinin içine bırakırken, önce hortumu ile meyveyi deler ve ovipozitörü ile açmış olduğu deliğe yumurtalarını bırakır (Akça & Tuncer, 2004; 2005). Aynı şekilde, *Thrips* spp. yumurtalarını bitki dokusu içine bırakmak için önce ağız parçaları ile bitki dokusunu zedelerler ve yumurtalarını bırakırlar (Lodos, 1993; Uygun et al., 2013). Bir başka örnekte, *Empoasca* spp. pamuk çeşitleri üzerine yumurta bırakmak için öncelikle bitki dokusunu tahrip eder ve yumurtalarını doku içine bırakır (Yaşar, 2005). Böylelikle böcekler bırakmış oldukları yumurtaları ile bitkinin iletim demetlerinin tıkanmasına sebep olabilirler. Ayrıca bazı böcekler bıraktıkları yumurtalarla bitkinin kurummasına sebep olabilirler. Ağustos böcekleri ovipozitörleri ile ağaçların bir yıllık sürgünlerine yarıklar açarak yumurtalarını bırakırlar. Örneğin, *Ceresa bubalus* Fabr. (Hemiptera: Membracidae) türleri genellikle elma ağaçlarının bir yıllık sürgünlerinde yarıklar açarak yumurtalarını koyar ve böylelikle bu sürgünlerin kurumalarına neden olurlar (Pehlivan, 1981).

Böceklerde bitki dokusu içine yumurta bırakma davranışı, bitkilerde gal oluşumuna da sebep olabilir. Böceklerde ve akarlarda görülen bu durum, genellikle beslenme ve yumurta bırakma sırasında, bitkilerin vermiş olduğu tepki olarak ortaya çıkmaktadır. Örneğin, *Viteus vitifolii* (Fitch) (Hemiptera: Phylloxeridae) yaprakta (fundatrigenia) parthenogenetik olarak yumurta bırakmak suretiyle, yaprakların alt tarafında gal oluşumuna neden olurken aynı şekilde *Colomerus vitis* (Pagenstecher) (Acarina: Eriophyidae) akarı da beslenmesi ve yumurta bırakması sebebiyle, asma yapraklarının üstünde gallere sebep verebilirler. Aynı zamanda, *Eriophyes pyri* (Pagenstecher) (Acarina: Eriophyidae) akarı da armut yaprağının epidermisi arasına girerek beslenir ve bitkide gal oluşumuna sebep olur (Uygun et al., 2013).

Böceklerin konukçu bitki üzerine bırakmış oldukları yumurtalar, bitkilerin gaz alışveriş mekanizmasında da etkili olabilirler. Isırcı-çiğneyici ve emici ağız yapılarına sahip herbivor böcekler, bırakmış oldukları yumurtalar sayesinde hem lokal olarak yumurtanın bırakıldığı yaprakta hem de sistemik olarak yumurta bırakılan yaprağa bitişik yapraklarda fotosentez aktivitesinin azalmasına sebep olabilirler (Hilker & Meiners, 2011). Örneğin, Schröder et al. (2005) *Diprion pini* L. (Hymenoptera: Diprionidae) tarafından *Pinus silvestris* L.'in yumurta bırakılan dallarına bitişik olan dallarındaki fotosentez oranında da sistemik bir azalma görüldüğünü bildirmiştir. Aynı şekilde Velikova et al. (2010) de *Murgantia histrionica* (Hahn.) (Hemiptera: Pentatomidae) tarafından *Brassica oleracea* L. bitkisinin

yapraklarına bırakılan yumurtanın bitkinin fotosentez oranında lokal bir azalmaya neden olduğunu belirtmiştir. Verilen bu örneklerde olduğu gibi konukçu bitki üzerine bırakılan böcek yumurtaları, bitkinin gaz alışverişini etkileyerek fotosentez aktivitesinde aksamaya neden olabilmektedirler.

Yukarıda da değinildiği gibi böcekler yumurtalarını bitkilerin çeşitli aksamalarına bırakarak ve farklı yumurta bırakma davranışları sergileyerek konukçularında çeşitli zararlara neden olabilirler. Böcek yumurtalarının konukçu bitkilerle karşılıklı ilişkileri zararlıların mücadelesinde kullanılacak yöntem seçimi ve zamanlamasında önemli ipuçları verebilmektedir. Bu nedenle bitki koruma açısından bu karşılıklı ilişkinin irdelenmesinde yarar vardır.

Böcek Yumurtası ve Konukçu Bitki Arasındaki İlişkinin Bitki Koruma Açısından Önemi

Tarımsal üretimde zararlılarla mücadele, tarımın ilk başlangıcından günümüze kadar süregelen bir şekilde devam etmektedir. Birim alandan daha fazla ve daha kaliteli ürün alabilmek amacıyla yeni çeşitlerin ıslahı ve yeni yetiştirme tekniklerinin uygulanması, beraberinde zararlılara karşı kültür bitkilerinin hassasiyetini de artırmıştır. Bu durum da bitki koruma uygulamalarının daha çok önem kazanmasına neden olmuştur. Bir zararlı ile mücadelede ilk basamak zararlının tanılanmasıdır. Bu sayede zararlının morfolojisi, biyolojisi, davranışı gibi özelliklerine göre mücadele yönteminin ve zamanının seçimi mümkün olmaktadır. Bu açıdan bakıldığında zararlının konukçu bitki ile ilişkisi de zararlı ile mücadelede önem kazanmaktadır. Daha önceden de belirtildiği gibi zararlının konukçusu ile ilişkisi sadece aktif olduğu dönemlerde değil yumurta dönemi gibi pasif olduğu biyolojik döneminde de önemlidir. Böcek yumurtasının konukçu bitkisi ile olan karşılıklı ilişkisinin bitki koruma açısından önemi birçok örnekle ifade edilebilir. Örneğin, konukçu bitkilerin morfolojik özelliklerinden yararlanarak zararlılara karşı mücadele yapmak mümkündür. Zararlının tercihine göre kültürü yapılacak bitkinin tüylü veya tüysüz yaprak çeşitleri seçilebilir. Yine kültür bitkisinin seçiminde, zararlı türüne göre sık bitki dokusuna veya sık bir morfolojik yapıya sahip çeşitler kullanılabilir. Ayrıca bitkinin yaprak yüzeyinin mum tabakası ile kaplı olması da çeşit seçiminde önemli olabilmektedir.

Kültür bitkisinin morfolojik özelliklerinden kaynaklanan böcek yumurtası ile ilişkileri dışında, kimyasal özelliklerinden kaynaklanan ilişkilerinden de bitki koruma açısından yararlanmak mümkündür. Buna verilecek en güzel örnek konukçu bitki tarafından salgılanan uçucu yağların dişi böceğin yumurta bırakma davranışını olumlu veya olumsuz yönde etkilemesidir. Pehlivan (1981) böceklerin, bitkilerden gelen sinyallere göre besin ve yumurta bırakma yeri tercihinde bulunduğunu ve bu özelliklerden dolayı da böceklerle mücadele etmenin kolaylaştığını bildirmiştir. Örneğin, turuncgillerde zarara sebep olan, *Ceratitis capitata* (Wiedemann) (Diptera: Tephritidae)'ya karşı kullanılan protein hidrolizat maddesi ile zehirli madde karıştırılıp böceklerin bu tatlımsı maddeye gelmesi sağlanarak mücadele yapılmaktadır (Uygun et al., 2013). Ayrıca, bitkiler tarafından salgılanan kimyasallar sayesinde, bazı bitkilerin zararlılara karşı mücadele kapsamında tuzak bitki olarak kullanılabilirdiği bildirilmiştir (Güçlü et al., 1997; Hilker & Meiners, 2011). Bununla birlikte, eğer konukçu bitkiden elde edilecek bu kimyasal madde konukçu olmayan bir bitkiye sürülecek olursa, zararlının konukçu olmayan bu bitkiye de yumurta bırakması sağlanabilir (Pehlivan, 1981). Push-pull tekniği olarak da bilinen bu mücadele yönteminde zararlı tarafından tercih edilen bitkiden salgılanan kimyasal madde kullanılarak zararlının yumurta bırakma davranışı üzerine etkide bulunmaktadır (Cook et al., 2007).

Yukarıda bahsedilenlerin dışında konukçu bitki, zararlı ve doğal düşman arasındaki kimyasal trofik ilişkiden de zararlı ile mücadelede yararlanılabilir (Tunca et al., 2011). Örneğin, konukçu bitki üzerinde bulunan zararlı herbivor böcekler doğrudan kendi salgıladıkları kimyasallarla veyahut beslenme veya yumurta bırakma esnasında konukçu bitkiye verdiği zarar sonucu bitkiden salgılanan kimyasallarla ya da zararlının konukçu üzerine bıraktığı dışkılarından salınan kimyasallarla doğal düşmanlarına sinyal

verebilirler (Pehlivan, 1981; Hilker & Meiners, 2011; Tunca et al., 2011). Örneğin, Benrey & Denno (1997) *Cotesia glomerata* L. (Hymenoptera: Braconidae)'nın *Pieris rapae* (L.) (Lepidoptera: Pieridae)'nin yumurtalarını kapsüllemesinin, zararlı böcek ve doğal düşman arasındaki kimyasal trofik ilişkiye verilebilecek bir diğer güzel örnek *Arabidopsis thaliana*, Lahana kelebeği *Pieris brassicae* (L.) (Lepidoptera: Pieridae) ve yumurta parazitoiti *Trichogramma brassicae* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) arasındaki ilişkidir. Herbivor böcek *P. brassicae* konukçu bitkisi *A. thaliana*'nın yapraklarına yumurta bırakması epikütikular mum tabakasının yoğunluğunda bir miktar değişikliğe neden olur. Bu değişiklik tetratriakontanoik asit miktarında artışa neden olurken tetrakosanoik asit miktarında ise azalmaya neden olur. Bu Karboksil grubundan olan organik asit miktarlarının değişimi de yumurta parazitoiti *T. brassicae*'nin cezbedilmesine yol açar (Blenn et al., 2012).

Konukçu bitkiden salgılanan kimyasal maddenin doğrudan böcek yumurtası üzerindeki etkisinden de bitki koruma açısından yararlanılabilir. Dişi ergin bireyin bitki üzerine bıraktığı yumurta içindeki embriyo yaprak yüzey bölgesindeki nem ve gaz katmanından etkilenmektedir (Hilker & Meiners, 2011). Böcek yumurtası ve konukçu bitki arasındaki bu gaz alışverişinden yararlanılarak zararlı ile mücadele olanaklarının araştırılmasında yarar vardır.

Sonuç ve Öneriler

Ovipar olarak çoğalan herbivor böceklerde biyolojik döngünün ilk basamağı yumurta dönemidir. Doğal olarak zararlı ile konukçu arasındaki ilişki henüz bu dönemde başlamakta ve bir sonraki döle ait yumurtaların bırakılmasına kadar devam etmektedir. Diğer biyolojik dönemler gibi zararlı yumurta dönemi de mücadelede hedef durumunda olabilmektedir. Böcek yumurtasının konukçusu ile karşılıklı ilişkisi zararlıya karşı yapılacak mücadele yönteminin ve zamanının belirlenmesinde önemlidir.

Sonuç olarak, böcek yumurtası ve konukçu bitki arasındaki ilişkiler daha detaylı olarak ele alınmalı ve üzerinde yapılacak araştırmalarda, zararlı türüne göre yumurta ve konukçu bitki ilişkisinin nasıl değiştiği, yumurta dönemindeki bu ilişkiden daha sonraki biyolojik dönemlerin nasıl etkilendiği ve zararlı ile mücadelede bu ilişkilerden nasıl yararlanılabileceği üzerine çalışılmasında yarar olabileceği düşünülmektedir.

Yararlanılan Kaynaklar

- Agrawal, A.A., 1999. Induced responses to herbivory in wild radish: effects on several herbivores and plant fitness. *Ecology*, 80: 1713-1723.
- Akça, İ. & C. Tuncer, 2004. "Fındık kurdu (*Curculio nucum* L., Col.,Curculionidae)'nun morfoloji ve biyolojisi üzerinde araştırmalar, 107". Türkiye I. Bitki Koruma Kongresi (8-10 Eylül 2004, Samsun) Bildirileri, 255 s.
- Lodos, N. & M. Boulard, 1987. "Bazı Cicadidae (Homoptera: Auchenorrhyncha) türlerinin tanınmalarında sesin taksonomik karakter olarak kullanılması üzerinde bir araştırma, 643-648". Türkiye I. Entomoloji Kongresi (13-16 Ekim 1987, İzmir) Bildirileri, Entomoloji Derneği Yayın No: 3, 754 s.
- Akça, İ. & C. Tuncer, 2005. Biological and morphological studies on Nut Weevil (*Curculio nucum* L., Col.,Curculionidae). *Acta Horticulture*, 686: 413-419.
- Awmack, C.S. & S.R. Leather, 2002. Host plant quality and fecundity in herbivorous insects. *Annual Review of Entomology*, 47: 817-844.
- Baydar, H., 2013. Tıbbi ve Aromatik Bitkiler Bilimi ve Teknolojisi. SDÜ Yayınları, Yayın No: 51, Isparta, 303 s.
- Benrey, B. & R.F. Denno, 1997. The slow growth-high mortality hypothesis: A test using the cabbage butterfly. *Ecology*, 78: 987-999.
- Berenbaum, M.R. & A.R. Zangerl, 1998. Chemical phenotype matching between a plant and its insect herbivore. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 95: 13743-13748.

- Birgücü, A.K., F. Turanlı, E. Gümüş, B. Güzel & Y. Karsavuran, 2014. Telli terbiye sisteminin *Lobesia botrana* Den. & Schiff. (Lepidoptera: Tortricidae) üzerine etkisi. Süleyman Demirel Üniversitesi Ziraat Fakültesi Dergisi, 9 (1): 111-117.
- Blenn, B., M. Bandoly, A. Küffner, T. Otte, S. Geiselhardt, N.E. Fatouros & M. Hilker, 2012. Insect egg deposition induces indirect defense and epicuticular wax changes in *Arabidopsis thaliana*. Journal of Chemical Ecology, 38: 882-892.
- Bruinsma, M., N.M. Van Dam, J.J.A. Van Loon & M. Dicke, 2007. Jasmonic acid-induced changes in *Brassica oleracea* affects oviposition preference of two specialist herbivores. Journal of Chemical Ecology, 33: 655-668.
- Büyükgüzel, E., H. Tunaz & K. Büyükgüzel, 2006. Bazı böcek türlerinde kimyasal iletişimi sağlayan proteinlerin moleküler yapıları ve biyokimyasal fizyolojileri. Türk Biyokimya Dergisi, 31 (4): 194-206.
- Chamarthi, S.K., H.C. Sharma, P.M. Vijay & L.M. Narasu, 2011. Leaf surface chemistry of sorghum seedlings influencing expression of resistance to sorghum shoot fly, *Atherigona soccata*. Journal of Plant Biochemistry and Biotechnology, 20: 211-216.
- Ciesla, W.M., 2011. Forest Entomology: A Global Perspective. Willey-Blackwell Publishing Ltd., UK, 400 pp.
- Cook, S.M., Z.R. Khan & J.A. Pickett, 2007. The use of push-pull strategies in integrated pest management. Annual Review of Entomology, 52: 375-400.
- Dalin, P. & C. Björkman, 2003. Adult beetle grazing induces willow trichome defense against subsequent larval feeding. Oecologia, 134: 112-118.
- Doss, R.P., J.E. Oliver, W.M. Proebsting, S.W. Potter, S.R. Kuy, S.L. Clement, R.T. Williamson, J.R. Carney & E.D. De Vilbiss, 2000. Bruchins: insect-derived plant regulators that stimulate neoplasm formation. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 97: 6218-6223.
- Fernandes, G.W., 1990. Hypersensitivity: A neglected plant resistance mechanism against insect herbivores. Environmental Entomology, 19 (5): 1173-1182.
- Firidin, B., O. Yanar & H. Yılmaz, 2013. Herbivor böceklerin besin dengeleme mekanizmaları. Türk Bilimsel Derlemeler Dergisi, 6 (2): 103-105.
- Fürstenberg-Hägg, J., M. Zagrobelny & S. Bak, 2013. Plant defense against insect herbivores. International Journal of Molecular Sciences, 14: 10242-10297.
- Geiselhardt, S., T. Otte & M. Hilker, 2009. The role of cuticular hydrocarbons in male mating behavior of the mustard leaf beetle, *Phaedon cochleariae* (F.). Journal of Chemical Ecology, 35: 1162-1171.
- Gilbert, L.E., 1982. The coevolution of a butterfly and a vine. Scientific American, 247: 110-121.
- Gullan, P.J. & P.S. Cranston, 2005. The Insects: An Outline of Entomology. 3rd ed., Blackwell Publishing Ltd., UK, 511 pp.
- Güçlü, Ş., G. Tozlu & L. Gültekin, 1997. Entegre zararlı yönetiminde tuzak bitki kullanımı. Ankara Üniversitesi Ziraat Fakültesi Dergisi, 28 (2): 318-330.
- Handley, R., B. Ekbom & J. Agren, 2005. Variation in trichome density and resistance against a specialist insect herbivore in natural populations of *Arabidopsis thaliana*. Ecological Entomology, 30: 284-292.
- He, J., F. Chen, S. Chen, G. Lv, Y. Deng, Z. Fang, Z. Guan & C. He, 2011. Chrysanthemum leaf epidermal surface morphology and antioxidant and defense enzyme activity in response to aphid infestation. Journal of Plant Physiology, 168: 687-693.
- Hilker, M. & T. Meiners, 2010. How do plants 'notice' attack by herbivorous arthropods? Biological Reviews, 85: 267-280.
- Hilker, M., C. Kobs, M. Varma & K.K. Schrank, 2002. Insect egg deposition induces *Pinus sylvestris* to attract egg parasitoids. Journal of Experimental Biology, 205: 455-461.
- Hilker, M. & T. Meiners, 2011. Plant and insect eggs: How do they affect each other? Phytochemistry, 72: 1612-1623.
- Jermey, T., 1984. Evolution of Insect/Host Plant Relationships. The American Naturalist, 124 (5): 609-630.
- Kansu, İ.A., 2005. Böcek Çevrebilimi. Ankara Üniversitesi Ziraat Fakültesi Yayınları, Yayın No: 302, Ankara, 338 s.
- Kansu, İ.A., 2012. Genel Entomoloji. Ankara Üniversitesi Ziraat Fakültesi Yayınları, Yayın No: 358, Ankara, 494 s.

- Keçeci, M., Ö. Baysal, M. Soysal & İ. Tekşam, 2007. Bitkilerde böceklerle dayanıklılık mekanizmaları. Batı Akdeniz Tarımsal Araştırma Enstitüsü Derim Dergisi, 24 (1): 19-31.
- Kesdek, M. & E. Yıldırım, 2006. Bitki kairomonlarının entomolojik yönden önemi. Atatürk Üniversitesi Ziraat Fakültesi Dergisi, 37 (1): 137-144.
- Kogan, M., 1994. "Plant Resistance in Pest Management, Chapter 4, 73-128". In: Introduction to Insect Pest Management, 3rd edition (Eds.: R.L. Metcalf & W.H. Luckman). John Wiley & Sons Publishing, New York, 642 pp.
- Lo Giudice, D., E. Peri, M. Lo Bue & S. Colazza, 2010. Plant surfaces of vegetable crops mediate interactions between chemical footprints of true bugs and their egg parasitoids. Communicative & Integrative Biology, 3 (1): 70-74.
- Lodos, N., 1993. Türkiye Entomolojisi III (Genel, uygulamalı ve faunistik). Ege Üniversitesi Ziraat Fakültesi Yayınları, Yayın No:456, İzmir, 167 s.
- Mayhew, P.J., 1997. Adaptive patterns of host-plant selection by phytophagous insects. Oikos, 79 (3): 417-428.
- Mello, M.O. & M.C. Silva-Filho, 2002. Plant-insect interactions: an evolutionary arms race between two distinct defense mechanisms. Brazilian Journal of Plant Physiology, 14 (2): 71-81.
- Oğurlu, İ., 2001. Böcek Ekolojisi. Süleyman Demirel Üniversitesi Yayınları, Yayın No: 9, Orman Fakültesi Yayın No: 2, Isparta, 187 s.
- Önder, F., 2004. Bitki Zararlılarının Ekolojisi ve Epidemiyolojisi. Meta Basım Matbaacılık, Bornova-İzmir, 81 s.
- Öztemiz, S., 2012. Domates güvesi *Tuta absoluta* Meyrick (Lepidoptera: Gelechiidae) ve biyolojik mücadelesi. Kahramanmaraş Sütçü İmam Üniversitesi Doğa Bilimleri Dergisi, 15 (4): 47-57.
- Pehlivan, E., 1978. Kültür bitkilerinin zararlı böceklerle karşı dayanıklılığının prensipleri. Türkiye Bitki Koruma Dergisi, 2 (1): 43-54.
- Pehlivan, E., 1981. Böceklerde çeşitli davranış şekilleri ve bunlardan yararlanma olanakları. Türkiye Bitki Koruma Dergisi, 5 (4): 243-252.
- Percy, D.M., R.D.M. Page & Q.C.B. Cronk, 2004. Plant-insect interactions: double-dating associated insect and plant lineages reveals asynchronous radiations. Systematic Biology, 53 (1): 120-127.
- Saruhan, İ. & M. Şen, 2012. Farklı fındık çeşitlerinde fındık kurdunun (*Curculio nucum* Col.: Curculionidae) zarar oranı. Anadolu Tarım Bilimleri Dergisi, 27 (2): 70-75.
- Schoonhoven, L.M., N.M. Tramper & W. van Drongelen, 1976. Functional diversity in gustatory receptors in some closely related *Yponomeuta* species (Lep.). Netherlands Journal of Zoology, 27 (3): 287-291.
- Schröder, R., M. Forstreuter & M. Hilker, 2005. A plant notices insect egg deposition and changes its rate of photosynthesis. Plant Physiology, 138: 470-477.
- Seino, Y., Y. Suzuki & K. Sogawa, 1996. An ovicidal substance produced by rice plants in response to oviposition by the whitebacked planthopper, *Sogatella furcifera* (Horváth) (Homoptera: Delphacidae). Applied Entomology and Zoology, 31: 467-473.
- Sharma, H.C., G. Sujana & D.M. Rao, 2009. Morphological and chemical components of resistance to pod borer, *Helicoverpa armigera* in wild relatives of pigeonpea. Arthropod-Plant Interactions, 3: 151-161.
- Stotz, H.U., T. Koch, A. Biedermann, K. Weniger, W. Boland & T. Mitchell-Olds, 2002. Evidence for regulation of resistance in *Arabidopsis* to Egyptian cotton worm by salicylic and jasmonic acid signaling pathways. Planta, 214: 648-652.
- Traw, B.M. & J. Bergelson, 2003. Interactive effects of jasmonic acid, salicylic acid, and gibberellins on induction of trichomes in *Arabidopsis*. Plant Physiology, 133: 1367-1375.
- Tunca, H., N. Kılınçer & C. Özkan, 2011. Bitkiler, herbivorlar ve doğal düşmanlar arasındaki trofik ilişkiler. Ankara Üniversitesi Çevre Bilimleri Dergisi, 3 (2): 37-45.
- Uygun, N., M.R. Ulusoy, İ. Karaca & S. Satar, 2013. Meyve ve Bağ Zararlıları. Akademisyen Kitabevi, Ankara, 347 s.
- van Poecke, R.M.P. & M. Dicke, 2002. Induced parasitoid attraction by *Arabidopsis thaliana*: involvement of the octadecanoid and the salicylic acid pathway. Journal of Experimental Biology, 53: 1793-1799.

- Velikova, V., V. Salerno, F. Frati, E. Peri, E. Conti, S. Colazza & F. Loreto, 2010. Influence of feeding and oviposition by phytophagous pentatomids on photosynthesis of herbaceous plants. *Journal of Chemical Ecology*, 36: 629-641.
- War, A.R., B. Hussain & H.C. Sharma, 2013. Induced resistance in groundnut by jasmonic acid and salicylic acid through alteration of trichome density and oviposition by *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae). *AoB PLANTS* 5: plt053; doi:10.1093/aobpla/plt053
- War, A.R., M.G. Paulraj, T. Ahmad, A.A. Buhroo, B. Hussain, S. Ignacimuthu & H.C. Sharma, 2012. Mechanisms of plant defense against insect herbivores. *Plant Signaling & Behavior*, 7 (10): 1306-1320.
- West, S.A. & J.P. Cunningham, 2002. A general model for host plant selection in phytophagous insects. *Journal of Theoretical Biology*, 214: 499-513.
- Wood, D.L., 1982. The role of pheromones, kairomones, and allomones in the host selection and colonization behavior of bark beetles. *Annual Review of Entomology*, 27: 411-446.
- Yamasaki, M., A. Yoshimura & H. Yasui, 2003. Genetic basis of ovicidal response to whitebacked planthopper (*Sogatella furcifera* Horváth) in rice (*Oryza sativa* L.). *Molecular Breeding*, 12: 133-143.
- Yaşar, B., 2005. Endüstri Bitkileri Zararlıları. Süleyman Demirel Üniversitesi Ziraat Fakültesi Yayınları, Yayın No: 24, Ders Notu Yayın No: 9, Isparta, 57 s.
- Zhao, L.Y., J.L. Chen, D.F. Cheng, J.R. Sun, Y. Liu & Z. Tian, 2009. Biochemical and molecular characterizations of *Sitobion avenae*-induced wheat defense responses. *Crop Protection*, 28: 435-442.
- Zu Dohna, H., 2006. The distribution of eggs per host in a herbivorous insect–intersection of oviposition, dispersal and population dynamics. *Journal of Animal Ecology*, 75: 387-398.