



Bitki Sekonder Maddelerinin Herbivor Böceklere Etkileri

Elif Fatma Topkara^{1*}, Oğuzhan Yanar

Ondokuz Mayıs Üniversitesi, Fen-Edebiyat Fakültesi, Biyoloji Bölümü, 55139 Samsun, Türkiye

MAKALE BİLGİSİ

Derleme Makale

Geliş 30 Eylül 2016

Kabul 21 Aralık 2016

Anahtar Kelimeler:

Herbivor böcekler

Bitki

Sekonder bileşikler

Beslenme

Tanen

*Sorumlu Yazar:

E-mail: topkaraelif@hotmail.com

ÖZET

Bitkiler, herbivora karşı etkili olan mekanik ve kimyasal savunma stratejileri geliştirmiştir. Bitkiler, organizmaların üremelerine, gelişmelerine, büyümelerine doğrudan karışmayan fakat türlerin hayatta kalmalarını, gelişmelerini, davranışlarını etkileyen ve sekonder metabolit (allelokimyasal) olarak bilinen kimyasalları içermektedir. Bu bileşikler genellikle ekolojik görevleri üstlenirler ve bitkiler türler arası rekabette hastalıklara, parazitlere ve avcılara karşı bu bileşikleri kullanılırlar. Herbivor böceklerin beslenmesiyle elde edilen gözlemlerden bu bileşiklerin herbivora karşı caydırıcı olarak görev yaptıkları ya da onlara karşı toksik oldukları bilinmektedir. Herbivor böcekler için beslenme en temel ve en önemli davranışlardan biridir. Herbivora konak bitki tercihi kısmen gıdalara dayansa bile geniş ölçüde bitkilerin sekonder kimyasına bağlıdır. Herbivor böceklere bitki sekonder maddelerinin etkileri olumlu ya da olumsuz olabilmektedir.

Turkish Journal Of Agriculture - Food Science And Technology, 5(2): 153-158, 2017

The Effects of Plant Secondary Compounds on Herbivorous Insects

ARTICLE INFO

Review Article

Received 30 September 2016

Accepted 21 December 2016

Keywords:

Herbivore insects

Plant

Secondary compounds

Feeding

Tannin

*Corresponding Author:

E-mail: topkaraelif@hotmail.com

ABSTRACT

Plants have developed mechanical and chemical defense strategies that are effective against herbivores. Plants contain chemicals that are known as secondary metabolites (allelochemical) and these chemicals do not directly involve in organisms' reproduction and growth, on the other hand, they affect survival, growth and behavior of species. These compounds usually take ecological tasks and plants use these compounds against diseases, parasites, and predators for interspecies competition. It is known through the observations on feeding of herbivorous insects that these compounds act as deterrent chemicals or they are toxic against them. Feeding is one of the most fundamental and the most important behaviors for herbivorous insects. Even though host plant preference of herbivores is partially depend on nutrients, this behavior greatly depends on secondary chemistry of plants. Effects of secondary compounds on herbivorous insects can be positive or negative.

Giriş

Doğal populasyonlarda bitkiler, kendilerine saldıran düşmanlarından kaçamadıkları, saklanamadıkları ya da daha uygun yerlere göç edemedikleri için, kendilerini korumak ve adaptasyon göstermek zorundadırlar (Nagy ve Schäfer, 2002; Scheel ve Wasternack, 2002).

Bitkiler herbivora karşı etkili olan mekanik ve kimyasal savunma stratejileri geliştirmiştir. Herbivor böceklerin saldırılarını önlemek amacıyla bitkiler tarafından oluşturulan caydırıcı direnç olan antioksenozize örnek olarak yaprak tüylülüğü, gövde sertliği, keskin dikenler ve trikomal verilebilir (Cooper ve Owen-Smith, 1986). Bir bitki türünün, zararlı böceklerin biyolojisini olumsuz etkileyecek bileşikler bulundurmaıyla

oluşturulan direnç olan antibiyoziz, bitkilerle beslenen böceklerin üremesini, gelişimini ve hayatını sürdürmesini azaltma kabiliyetidir. Genellikle bitki dokularındaki toksik sekonder metabolitlerin üretilmesiyle ortaya çıkar.

Bitkiler, organizmaların üremelerine, gelişmelerine, büyümelerine doğrudan karışmayan fakat türlerin hayatta kalmalarını, gelişmelerini, davranışlarını etkileyen ve sekonder metabolit (allelokimyasal) olarak bilinen kimyasalları içermektedir. Bu kimyasallar genellikle primer metabolit ürünlerin sentez ürünleridir (Whittaker, 1970). Bu bileşikler genellikle ekolojik görevleri üstlenirler ve bitkiler türler arası rekabette hastalıklara, parazitlere ve avcılara karşı bu bileşikler kullanılırlar.

Herbivor böceklerin beslenmesiyle elde edilen gözlemlerden bu bileşiklerin herbivorlara caydırıcı olarak görev yaptıkları ya da onlara karşı toksik oldukları bilinmektedir (Fraenkel, 1959; Ehrlich ve Raven, 1964). Bu toksik maddeler, non-protein aminoasitler, siyanojenik glikozitler, glikosiyanatlar, alkaloidler, çeşitli peptidler, proteinlerden kardiyak glikozitleri, terpenler, saponinler, flavonoidler, poliasetilenler ve aflatoksinlerden ve diğer fenolik maddelerden (tanenler ve ligninler dâhil) ibarettir.

Herbivor Böcek Beslenmesi

Herbivor böcekler ekolojik olarak oldukça önemlidir. Herbivorlar doğrudan ya da dolaylı olarak bitkilerin birbirleriyle rekabet yeteneğini önemli derecede azaltmaları, parazitoid ve avcı omurgasız türlerini hemen hemen eşit miktarda beslemeleri ve kuşlara, kertenkelelere ve bazı küçük memelilere geniş oranda temel besin kaynakları sağlamaları açısından önem arz etmektedirler. Herbivor böceklerdeki bu çeşitlilik besin ve beslenme davranışlarında farklılıklara yansımaktadır. Herbivor böcekler için beslenme en temel ve en önemli davranışlardan biridir. Herbivor böceklerin neler yiyebileceklerine ve besinlerini nasıl elde edebileceklerine etki eden birçok karmaşık davranış biçimleri evrimleşmiştir (Bernays, 1998). Bu davranış biçimlerinin tümüne “besin arama davranışları” denir. Büyüme ve üremeye belirgin etkileri olduğu için besin arama davranışları güçlü evrimsel baskılar altındadırlar.

Bazı herbivor böcekler birbiriyle ilişkisiz bitki familyalarından farklı bitki türleriyle beslenirler ve bunlar polifaj olarak adlandırılırlar. Bazı herbivorlar ise çok sınırlı bitki türleriyle beslenirler; yalnızca bir familyaya ait birbirine yakın türlerin bir grubuyla (oligofaj) veya hatta sadece bir türle beslenenler bile vardır. Monofaj olarak adlandırılan bu grubun çoğu yaprak, kök veya üreme organları gibi bitkilerin belirli kısımlarında, daha küçük böcekler ise floem, parankima veya gelişen tohumlar üzerinde beslenmek için sınırlanmış olabilirler (Bernays, 1998).

Herbivor Böceklerin Bitki Sekonder Maddelerinin Etkileri

Bitkilerin herbivor böceklerin populasyon dinamikleri üzerindeki etkisinin, herbivorların bitki populasyon dinamikleri üzerindeki etkisinden daha fazla olduğu ileri sürülmektedir (Leimu ve Lehtilä, 2006). Bitkiler farklı herbivorların geniş bir sınıfı tarafından çoğunlukla tüketilmektedir. Yaprak herbivorları bitki yaşam döngüsünün bütün evrelerine etki edebilmekte (Crawley, 1989) ve buna karşın farklı evrelere bitkilerin cevabı da muhtemelen farklı olmaktadır (Horvitz ve Schemske, 2002). Bu etkiler olumlu ya da olumsuz olabilmektedir.

Olumlu Etkiler

Herbivorların konak bitki tercihi kısmen gıdalara dayansa bile geniş ölçüde bitkilerin sekonder kimyasına bağlıdır (Bernays, 1998). Konak bitki savunmaları polifaj herbivorları genellikle negatif olarak etkilerken, monofajlar ve oligofajlar savunma maddeleriyle cezbedilebilir veya bunlardan etkilenmeyebilir ve hatta bu herbivorlar belirli kimyasalları yüksek oranda tercih

edebilirler (Bowers, 1984; Bowers ve Puttick, 1988; Van Zandt ve Agrawal, 2004).

Karşılıklı evrimleşmeden dolayı monofaj ve oligofaj herbivorlar, konak bitkilerindeki savunma maddelerini detoksifike edebilmekte ya da tolere edebilmektedir (Rhoades, 1979; Berenbaum ve Zangerl, 1998). Monofaj ve oligofaj herbivorların konak bitkilerin kimyasal kompozisyonuna adapte olduğu ve bu yüzden bunların konak bitkilerinin kimyasal varyasyonundan çok az etkilendiği varsayılmaktadır (Fox, 1981). Eğer monofaj herbivorlar savunma maddelerinden etkilenmiyorsa veya bunları daha yüksek konsantrasyonlarda tercih ediyorlarsa bu durum, konak bitkilerin savunmasını arttırmayı seçmesine sebep olmaz.

Vincetoxicum hirundinaria (Asclepiadaceae) bitkisi sitotoksik aktiviteye sebep olan antofin alkaloidine sahiptir. (Eibler ve ark., 1995; Stærk ve ark., 2000; Stærk ve ark., 2002; Rausher ve ark., 1993; Agrawal, 1999) ve bu yüzden memeliler ve birçok polifaj böcek için oldukça zehirlidir (Solbreck ve Sillén-Tullberg, 1990). *V. hirundinaria*, monofaj *Abrostola asclepiadis* (Lepidoptera) için Kuzey Avrupa’da konak bitkidir. *A. asclepiadis* larvaları besin kaynağı olarak tamamen *V. hirundinaria*’ya bağlıdır (Förare, 1995) ve bu yüzden, bu böceklerin konak bitki türüne büyük oranda adapte oldukları varsayılmaktadır.

Monofaj ve oligofajlar en yüksek içerikler ile bitkilere cezbedilmişlerse, bitkiler için düşük seviyelerdeki antofin de bitkiler için faydalı olabilir (Malcolm, 1992; Martel ve Malcolm, 2004). *A. asclepiadis*’in antofin alkaloidinin yüksek seviyelerini tercih etmesi, çevrelerindeki polifaj herbivorların düşük seviyedeki savunma maddelerini içeren konakları seçmesinden olabilir. Konak bitki populasyonlarındaki artan alkaloid seviyesi *A. asclepiadis*’in larva büyümesini ve yaprak tüketimini etkilememiştir. *A. asclepiadis*’in larva gelişimini konak bitki kalitesindeki varyasyonların etkilemediği ileri sürülmüştür (Förare, 1995; Förare ve Engqvist, 1996).

Sekonder maddeler, beslenmek veya yumurta bırakmak için özellikle uygun konak bitkiyi tanımayı öğrenmede bir böcek tarafından alınan işaret olarak hizmet eder. Örneğin, kırlangıçkuyruklu kelebekler arasında *Papilio* türleri belirli kimyasallarla konak familyaları tanıyıp bulabilmektedirler (Feeny, 1991). Bu gruptan bir kelebek türü olan *Papilio troilus*, yumurtalarını Lauraceae familyasındaki bitkilere bırakır. *Sassafras albidum*, *Calycanthus occidentalis*, *Persea borbonia* ve *Cinnamomum camphora* bu tür için bilinen konak bitkilerden dördüdür. Tercihsiz testlerde, *P. troilus* dişileri yumurtalarını bu dört konağın her birinin yapraklarına bırakır. İki-tercihli deneylerde, dişiler genellikle diğer üç konakla karşılaştırılan *S. albidum*’un yaprağına yumurta bırakmayı tercih ederler. Yapılan bir çalışmada ilk olarak 3-caffeoil-muko-kuinik asit (3-CmQA) gibi *S. albidum* yaprağında bir ovipozisyon uyarıcısı olarak rol oynayan konak bitki kimyasallarından biri test edilmiş ve diğer üç konağın *S. albidum*’daki bu bileşiği içermediği gösterilmiştir. *S. albidum* ekstraktına yalnızca 3-CmQA ilavesi ovipozisyon aktivitesini arttırmazken bu, konaklar ve konak olmayanlar arasındaki ayrımı arttırmıştır. *P. troilus* ekstraktına 3-CmQA ve diğer sinerjistik uyarıcıları içeren ekstraktların bir karışımı eklendiğinde, *S. albidum* ekstraktı için tercih

kaydedilmiş ve bu sonuçlar analiz deneylerinde *P. troilus* konak bitkileri arasında ovipozisyon kimyasında farklılıkların var olduğunu ve bu farklılıkların ovipozisyon seçimini etkilediğini göstermiştir (Carter ve Feeny, 1999).

Monofaj *Melitaea cinxia* düşük akubin konsantrasyonlu *Plantago lanceolata* yerine daha yüksek akubin konsantrasyonuna sahip *P. lanceolata* bitkilerine yumurtalarını bırakmaktadır (Nieminen ve ark., 2003). *M. cinxia* yüksek seviyede iridoid glikozit (IG) ile beslendiğinde gelişme süresinin daha kısa olduğu görülmüştür (Harvey ve ark., 2005).

Kimi zaman ise bitki sekonder maddeleri herbivor böcekleri avcılarına karşı korumada iş görmektedir. Asclepiadaceae familyasından olan süt otu bitkisiyle beslenen kral kelebeği *Danaus plexippus* süt otu bitkisinde bulunan kardiyak glikozitlerini vücutlarında özellikle de kanatlarında depo ederek bunları avcılara olan kuşlara (alakargalara) karşı kullanmaktadır. Kelebeği yiyen karga bir süre sonra zehirlenmekte ve daha sonra aynı kelebek türünün başka bireyi besin olarak sunulduğunda beslenmeyi reddetmektedir. Aynı zamanda bu kardiyak glikozitleri dişi kral kelebekleri için yumurta bırakma uyarıcısı olarak görev yapmaktadır.

Olumsuz Etkiler

Bazı monofaj ve oligofaj herbivor böceklerin konak bitkilerin kaynak popülasyonunun belirlediği savunmaya daha fazla adapte olduğu ve böylece bu böceklerin ortalama derecede savunmaya sahip olan bitkileri tüketmeyi tercih ettikleri ileri sürülmektedir (Rhoades, 1979). Bazı sekonder maddelerin yüksek konsantrasyonu, monofaj ve oligofaj herbivorların büyüme ve gelişimi üzerinde olumsuz etkiye sahiptir. Örneğin, *P. lanceolata*'nın iridoid glikozit konsantrasyonundaki varyasyonlar, *Junonia coenia* kelebeğinin hayatta kalma oranı ile sıkı ilişkilidir. İridoid glikozitlerinin düşük konsantrasyonu, *J. coenia* için bir beslenme uyarıcısıdır; fakat larvalar, glikozit konsantrasyonu yüksek bitkilerle beslenip büyütüldüğünde larvaların hayatta kalma oranı düşmektedir (Berenbaum ve Zangerl, 1998). İridoid glikozit içeren diyetlerde *Lymantria dispar* gibi adapte olmamış herbivorların beslenmesi sonucunda, bu herbivorların gelişme sürelerinin uzadığı ve pupa ağırlıklarının azaldığı bulunmuştur (Bowers, 1991). *Spodoptera exigua*'nın da yüksek seviyede iridoid glikozit içeren bitkilerle beslendiğinde pupa ağırlığının düştüğü bulunmuştur (Harvey ve ark., 2005).

Sekonder metabolitler arasında, bitki fenollerini savunma bileşiklerinin en yaygın grubundan biridir ki bunlar, böcekler dâhil herbivora karşı konak bitki direncinde temel bir rol oynarlar (Usha Rani ve Jyothsna, 2010; War ve ark., 2011a,b; Sharma ve ark., 2009).

Lignin sentezinin herbivor ya da patojen saldırısıyla indüklendiği ve herbivor fekunditesini ya da patojenin artışı olumsuz etkilediği bulunmuştur (Johnson ve ark., 2009). Fenollerin oksidasyonuyla şekillenen kinonlar yaprak proteinlerini kovalent olarak bağlarlar ve herbivordalarda protein sindirimini önlerler (Bhonwong ve ark., 2009). Ayrıca, kinonlar böceklere direkt toksisite de gösterirler (Duffey ve Stout, 1996; Bhonwong ve ark., 2009).

Polifaj herbivorların habitatlarındaki kullanılabilir

kaynaklar arasında tercih yapmalarıyla beslenme bakımından çeşitli faydalar sağlamaları muhtemeldir (Bernays ve Bright, 2001). Farklı bitki türleriyle beslenebilen böceklerin, çeşitli bitki sekonder maddelerinin potansiyel olumlu ve olumsuz etkileri için farklı hassasiyete sahip olduğu bilinmektedir. Polifaj beslenen herbivorlar sekonder metabolitleri belirli besin tiplerinin sinyali olarak kullanabilirler; bu sinyal bileşikler bireyleri belirli bir besin çeşidiyle beslenmeden caydırırsa besin tercihini değiştirmeye sebep olurlar (Singer ve ark., 2002). Yeni besin çeşitlerinin daha çok tercih ve kabul edilmesinin nedeni herbivorların son zamanlarda karşılaştıkları sekonder metabolitlerin ya o bitkide bulunmaması ya da farklı bir sekonder metabolitin bitkide bulunmasından kaynaklanabilir (Singer ve ark., 2002).

Ağaç yapraklarıyla beslenen tırtılların besinlerden bol miktarda tanen alabileceğine; hâlbuki tırtıl midisinin pH'sının genellikle yüksek olduğuna işaret edilmiştir. Yüksek pH'dan dolayı tanen-protein bağlanması engellendiğinden, yüksek pH'nın uyumlu bir adaptasyon olduğu; tanen miktarı yüksek besinlerle beslenen tırtıllarda tanenlerin sindirimi önleyici etkileri azalttığı ileri sürülmüştür (Feeney, 1970; Berenbaum, 1980).

Doğal olarak tanence zengin bitkilerle beslenen böceklerin orta bağırsak epitelinde koruyucu bir kitin tabakası ya da protein peritrofik membranı adı verilen koruyucu bir tabakanın var olduğu gösterilmiştir (Bernays ve ark., 1989). Bu membranın tanenlerin direkt etkisinden orta bağırsak epitelini bir barikat gibi koruduğu ve bağırsak lümeninde tanenleri seçici olarak tuttuğu bilinmektedir (Bernays ve ark., 1989). Bunun sunucunda dışkıyla proteinlerin yapısında bulunan azot kaybedilir. Sonuçta, bu böceklerin besinlerindeki proteinlerden daha az yararlandıkları görülür. Bu da muhtemelen sindirimi önleyici etkilerin artması ve sindirimin yavaşlamasından dolayı ortaya çıkar (Bernays ve ark., 1989). Çekirgelerle yapılan araştırmalar peritrofik membranın tanenleri emip sindirim enzimleri ya da besinlerin proteinleriyle bağ kurmada bu tanenleri etkisiz hale getirdiğini göstermiştir (Bernays ve Chamberlain, 1980).

Polifaj *Hyphantria cunea* larvalarının yapay besinle beslendikleri bir çalışmada, besindeki tanik asit miktarının artmasıyla toplam besin tüketim miktarında, pupa ağırlığında ve gelişme sürelerinde farklılık meydana geldiği bulunmuştur. Besindeki tanik asit konsantrasyonu arttıkça (%1,25, 2,5 ve 5) toplam tüketim miktarının ve pupa ağırlığının kontrol besinine göre azaldığı, gelişme süresini ise uzadığı bulunmuştur (Firidin, 2003).

Polifaj *Lymantria dispar* türünün dişi larvalarının tanik asit ilaveli yapay besinde beslenmeleriyle yapılan bir çalışmada ise, tanik asit eklenen 3 besinle (%1,25, 2,5 ve 5) beslenen larvalarda toplam besin tüketim miktarında ve pupa ağırlığında azalma meydana geldiği bulunmuştur (Yanar, 2007).

İkisi de polifaj Lepidopter olan *Malacosoma disstria* Hübner (Lasiocampidae) ve *Orygia leucostigma* Smith (Lymantriidae)'in 3 ağaç türünde beslenmesi araştırılmıştır (Stehr ve Cook, 1968; Baker, 1972; Nicol ve ark., 1997; Panzuto ve ark., 2001). Yaprak döken bitkilerin yapraklarında yaygın olarak bulunan ve yazın konsantrasyonu artan fenolün, ağaç yaprakları üzerinde beslendiğinde ortabağırsak sıvısında *M. disstria* larvalarından, *O. leucostigma* larvalarının daha yüksek

konsantrasyonda antioksidana sahip olduğu hipotezi incelenmiştir. *O. leucostigma* larvaları kuru ağırlık olarak %8'lik tanık asitli besinin tüketiminden etkilenmezken, %0,5 gibi çok düşük miktarda tanık asitli besinin *M. disstria* larvalarının, tüketim ve sindirim oranını düşürdüğü ve bunun sonucu olarak da büyüme oranını azalttığı bulunmuştur. (Karowe, 1989). *O. leucostigma* larvalarının ortabağırsak sıvısındaki antioksidanların yüksek konsantrasyonu ile ilişkili olarak fenol oksidasyonu sınırlanmakta ve yenen tanenleri tolere edebilme yeteneği artmaktadır (Barbehenn ve Martin, 1992; Barbehenn ve ark., 2001). Bunun aksine *M. disstria* larvalarının ortabağırsak lümeninde aşırı fenol oksidasyonu meydana gelmektedir.

Bitki savunmalarının bir başka yolu, herbivorların doğal düşmanlarını cezp eden (Sabelis ve ark., 1999) uçucu kimyasalların salgılanmasıyla başarılıdır. Bitkiler tozlaşma, rekabet ve zarardan sorumlu herbivorların doğal düşmanlarını cezp eden uçucular üretirler (Farmer, 2001). Herbivorların istila ettikleri bitkilerden salınan uçucuların bazıları monoterpenler ve sesquiterpenler, indol ve metil salisilat gibi aromatik metabolitlerdir (Paré ve Tumlinson, 1997). Bu uçucular kimyasallar, herbivorların doğal düşmanlarını cezp etmenin yanı sıra, herbivorların ovipozisyonunda caydırıcı olmalarıyla da işlev görmektedirler (Dicke ve Vet., 1999).

Spodoptera exigua mısır bitkisiyle beslendiğinde, en azından 2 parazitoid türünü (*Cotesia marginiventris* ve *Microplitis croceipes*) cezp eden kimyasal uçucuların sistemik salımını indükler (Turlings ve ark., 1990; Turlings ve Tumlinson, 1992). Yapay zarar tek başına önemli uçuşu üretimini indüklemeyebilir. Tırtıl tükürüğündeki bir madde tırtılın düşmanlarını cezp eden uçuşu sinyallerin sistemik (volisitinin mısırdaki indol emisyonu ve terpenoid biyosentezi için genleri aktifleştirir) üretimini indükler.

Diğer bitkilerin mısır tarafından sergilenen çoğu özelliği sergilediği görülür. Örneğin, örümcek akarı *Tetranychus urticae*'ya maruz kalan lima fasülyesi bitkileri avcı akar olan *Phytoseiulus permilis*'i cezp eden herbivorların indüklediği sistemik bir uçuşu salgılar (Dicke ve ark., 1993).

Gall yapıcı böcekler bitkilerde son derece değişik şekillere neden olmaktadır (Shorthouse ve Rohfritsch, 1992; Williams, 1994). Şekillerindeki farklılıktan dolayı bitki gallerini kesin bir şekilde ifade etmek zordur. Redfern (1997) bir bitki galinin, bitki hücrelerinin hipertrofi (genişleme) ve/veya hiperplasiden (çoğalma) meydana gelen bir yumru olduğunu ve bu yumrunun organizma için nutrient/besin ve barınak sağladığını açıklamıştır. Bitkiler gall böceklerine karşı tamamen savunmasız değildir. Morfolojik, histolojik ve biyokimyasal değişimleri içeren bitki metabolizmasının yönlendirmesiyle büyük ve hızlı bir değişim tarafından konağın cevabı verilmektedir ki bunun sonucunda saldırılan doku ölür. Gall tüketen böceklerdeki ölüm oranının araştırılmasına yönelik bir çalışmadaki sonuçlarca kanıtlanan benzer tepkilerin önemi odunsu 8 bitki türünde belirlenmiştir. Bitki türlerine dayanan bu çalışma, istilacı böceklerin %12-94'ünün konak bitkiler tarafından aşırı duyarlılığın bir sonucu olarak buna dayanamadıklarını gösterir (Fernandes ve Negreiros, 2001).

Kaynaklar

- Agrawal AA. 1999. Induced responses to herbivory in wild radish: Effects on several herbivores and plant fitness. *Ecology*, 80: 1713-1723.
- Baker WL. 1972. Eastern Forest Insects. USDA miscellaneous publication. No: 1175, Washington, DC.
- Barbehenn RV, Bumgarner SL, Roosen EF, Martin MM. 2001. Antioxidant defenses in caterpillars: Role of the ascorbate-recycling system in the midgut lumen. *Journal of Insect Physiology*, 47: 349-357.
- Barbehenn RV, Martin MM. 1992. The protective role of the peritrophic membrane in the tannin-tolerant larvae of *Orgyia leucostigma* (Lepidoptera). *Journal of Insect Physiology*, 12: 973-980.
- Berenbaum M. 1980. Adaptive significance of midgut pH in larval Lepidoptera. *American Naturalist*, 115: 138-146.
- Berenbaum MR, Zangerl AR. 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.
- Bernays EA. 1998. Evolution of feeding behaviour in insect herbivores. *Bioscience*, 48: 35-45.
- Bernays EA, Bright KL. 2001. Food choice causes interrupted feeding in the generalist grasshopper *Schistocerca americana*: further evidence for inefficient decision-making. *Journal of Insect Physiology*, 47: 63-71.
- Bernays EA, Chamberlain D. 1980. A study of tolerance of ingested tannin in *Schistocerca gregaria*. *Journal of Insect Physiology*, 26: 415-420.
- Bernays EA, Cooper-Driver G, Bilgener M. 1989. Herbivores and plant tannins. *Advances in Ecological Research*, 19: 263-275.
- Bhonwong A, Stout MJ, Attajarusit J, Tantasawat P. 2009. Defensive role of tomato polyphenol oxidases against cotton bollworm (*Helicoverpa armigera*) and beet armyworm (*Spodoptera exigua*). *Journal of Chemical Ecology*, 35: 28-38.
- Bowers MD. 1984. Iridoid glycosides and host-plant specificity in larvae of the buckeye butterfly, *Junonia coenia* (Nymphalidae). *Journal of Chemical Ecology*, 10: 1567-1577.
- Bowers MD. 1991. Iridoid glycosides. In: (Rosenthal GA, Berenbaum MR), *Herbivores: Their interactions with secondary plant metabolites*. Academic Press, San Diego. p. 297-325.
- Bowers MD, Puttick GM. 1988. Response of generalist and specialist insects to qualitative allelochemical variation. *Journal of Chemical Ecology*, 14: 319-334.
- Carter M, Feeny P. 1999. Host-Plant Chemistry Influences oviposition choice of the spicebush Swallowtail Butterfly. *Journal of Chemical Ecology*, 25(9): 1999-2009.
- Cooper SM, Owen-Smith N. 1986. Effects of plant spinescence on large mammalian herbivores. *Oecologia*, 68: 446-455.
- Crawley MJ. 1989. Insect herbivores and plant population dynamics. *Annual Review of Entomology*, 34: 531-564.
- Dicke M, Van Baarlen P, Wessels R, Dijkman H. 1993. Herbivory induces systemic production of plant volatiles that attract predators of the herbivore: extraction of endogenous elicitor. *Journal of Chemical Ecology*, 19: 581-600.
- Dicke M, Vet LEM. 1999. Plant-carnivore interactions: Evolutionary and ecological consequences for plant, herbivore and carnivore. In: (Olff H, Brown VK, Drent RH), *Herbivores: Between plants and predators*. Blackwell Science, Oxford. p. 483-520.
- Duffey SS, Stout MJ. 1996. Antinutritive and toxic components of plant defense against insects. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 32: 3-37.

- Ehrlich PR, Raven PH. 1964. Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution*, 18: 586-608.
- Eibler E, Tanner U, Mayer KK, Wiegrebe W, Reger H. 1995. HPLC-analysis of alkaloids from *Cynanchum vincetoxicum*. *Acta Pharmaceutica (Zagreb)*, 45: 487-493.
- Farmer EE. 2001. Surface-to-air signals. *Nature*, 411: 854-856.
- Feeny P. 1970. Seasonal changes in oak leaf tannins and nutrients as a cause of spring feeding by winter moth caterpillars. *Ecology*, 51: 565-581.
- Feeny P. 1991. Chemical constraints on the evolution of swallowtail butterflies. In: (Price PW, Lewinshon TM, Fernandes GW, Benson WE), *Plant-animal interactions*. p. 315-340.
- Fernandes GW, Negreiros D. 2001. The occurrence and effectiveness of hypersensitive reaction against galling herbivores across host taxa. *Ecological Entomology*, 26: 46-55.
- Firidin B. 2003. Besin kalitesinin *Hyphantria cunea* (Lepidoptera:Arctiidae)'nin üreme ve gelişmesine etkisi. Ondokuzmayıs Üniversitesi Fen Bilimleri Enstitüsü. Yüksek Lisans Tezi.
- Fraenkel GS. 1959. The raison d'être of secondary plant substances. The odd chemicals arose as a means of protecting plants from insects and now guide insects to food. *Science*, 129: 1466-1470.
- Fox LR. 1981. Defense and dynamics in plant-herbivore systems. *American Zoologist*, 21: 853-864.
- Förare J. 1995. The biology of the noctuid moth *Abrostola asclepiadis* Schiff. (Lepidoptera, Noctuidae) in Sweden. *Ent. Tidskriften*, 116: 179-186.
- Förare J, Engqvist L. 1996. Suboptimal patch and plant choice by an ovipositing monophagous moth-an insurance against bad weather? *Oikos*, 77: 301-308.
- Harvey JA, Van Nouhuys S, Biere A. 2005. Effects of quantitative variation in allelochemicals in *Plantago lanceolata* on development of a generalist and a specialist herbivore and their endoparasitoids. *Journal of Chemical Ecology*, 31: 287-302.
- Horvitz CC, Schemske DW. 2002. Effects of plant size, leaf herbivory, local competition and fruit production on survival, growth and future reproduction of a neotropical herb. *Journal of Ecology*, 90: 279-290.
- Johnson MTJ, Smith SD, Rausher MD. 2009. Plant sex and the evolution of plant defenses against herbivores. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106: 18079-18084.
- Karowe DN. 1989. Differential effect of tannic acid on two tree-feeding Lepidoptera: Implications for theories of plant-herbivore chemistry. *Oecologia*, 80: 507-512.
- Leimu R, Lehtilä K. 2006. Effects of two types of herbivores on the population dynamics of a perennial herb. *Basic and Applied Ecology*, 7: 224-235.
- Malcolm SB. 1992. Prey defence and predator foraging. In: (Crawley MJ), *Natural enemies: The population biology of predators, parasites and diseases*. Blackwell Scientific, Oxford, UK. p. 458-475.
- Martel JW, Malcolm SB. 2004. Density-dependent reduction and induction of milkweed cardenolides by a sucking insect herbivore. *Journal of Chemical Ecology*, 30: 545-561.
- Nagy F, Schäfer E. 2002. Light perception and signal transduction. In: (Scheel D, Wasternack C), *Plant signal transduction*. Oxford University Press, Oxford. p. 6-19.
- Nicol RW, Arnason JT, Helson B, Abou-Zaid MM. 1997. Effect of host and nonhost trees on the growth and development of the forest tent caterpillar, *Malacosoma disstria* (Lepidoptera: Lasiocampidae). *Canadian Entomologist*, 129: 991-999.
- Nieminen M, Suomi J, Van Nouhuys S, Sauri P, Riekkola M. 2003. Effect of iridoid glycoside content on oviposition host plant choice and parasitism in a specialist herbivore. *Journal of Chemical Ecology*, 29: 823-844.
- Panzuto M, Lorenzetti F, Mauffette Y, Albert PJ. 2001. Perception of aspen and sun/shade sugar maple leaf soluble extracts by larvae of *Malacosoma disstria*. *Journal of Chemical Ecology*, 27: 1963-1978.
- Paré PW, Tumlinson JH. 1997. De novo biosynthesis of volatiles induced by insect herbivory in cotton plants. *Plant Physiology*, 114: 1161-1167.
- Rausher MD, Iwao K, Simms EL, Ohsaki N, Hall D. 1993. Induced resistance in *Ipomoea purpurea*. *Ecology*, 74: 20-29.
- Redfern M. 1997. Plant galls: an intimate association between animals and plants. *Antenna*, 21: 55-63.
- Rhoades DF. 1979. Evolution of plant chemical defense against herbivores. In: (Rosenthal GA, Janzen DH), *Herbivores: Their interaction with secondary plant metabolites*. Academic Press, New York, USA.
- Sabelis MW, Van Baalen M, Bakker FM, Bruin J, Drukker B, Egas M. 1999. The evolution of direct and indirect plant defence against herbivorous arthropods. In: (Olf H, Brown VK, Drent RH), *Herbivores: Between plants and predators*. Blackwell, Oxford. p. 109-166.
- Scheel D, Wasternack C. 2002. Signal transduction in plants: cross-talk with the environment. In: (Scheel D, Wasternack C), *Plant signal transduction*. Oxford University Press, Oxford. p. 1-5.
- Sharma HC, Sujana G, Rao DM. 2009. Morphological and chemical components of resistance to pod borer, *Helicoverpa armigera* in wild relatives of pigeonpea. *Arthropod-Plant Interact*, 3: 151-161.
- Shorthouse JD, Rohfritsch O. 1992. *Biology of insect-induced galls*. Oxford University Press, New York.
- Singer MS, Bernays EA, Carriere Y. 2002. The interplay between nutrient balancing and toxin dilution in foraging by a generalist insect herbivore. *Animal Behaviour*, 64: 629-643.
- Solbreck C, Sillén-Tullber B. 1990. Population dynamics of a seed feeding bug, *Lygaeus equestris*. 1. Habitat patch structure and spatial dynamics. *Oikos*, 58: 199-209.
- Stærk D, Christensen J, Lemmich E, Duus JØ, Olsen CE, Jaroszewski JW. 2000. Cytotoxic activity of some phenanthroindolizidine N-oxide alkaloids from *Cynanchum vincetoxicum*. *Journal of Natural Products*, 63: 1584-1586.
- Stærk D, Lykkeberg AK, Christensen J, Budnik BA, Abe F, Jaroszewski JW. 2002. In vitro cytotoxic activity of phenanthroindolizidine alkaloids from *Cynanchum vincetoxicum* and *Tylophora tanakae* against drug-sensitive and multidrug-resistant cancer cells. *Journal of Natural Products*, 65: 1299-1302.
- Stehr FW, Cook EF. 1968. A Revision of the Genus *Malacosoma* Hübner in North America (Lepidoptera: Lasiocampidae): Systematics, Biology, Immatures, Parasites. Smithsonian Institution Press, Washington, DC.
- Turlings TCJ, Tumlinson JH. 1992. Systemic release of chemical signals by herbivore-injured corn. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 89: 8399-8402.
- Turlings TCJ, Tumlinson JH, Lewis WJ. 1990. Exploitation of herbivore-induced plant odors by host-seeking parasitic wasps. *Science*, 250: 1251-1253.
- Usha Rani P, Jyothsna Y. 2010. Biochemical and enzymatic changes in rice as a mechanism of defense. *Acta Physiol Plant*, 32: 695-701.
- Van Zandt PA, Agrawal AA. 2004. Specificity of induced plant responses to specialist herbivores of the common milkweed *Asclepias syriaca*. *Oikos*, 104: 401-409.
- War AR, Paulraj MG, War MY, Ignacimuthu S. 2011a. Jasmonic acid- mediated induced resistance in groundnut (*Arachis hypogaea* L.) against *Helicoverpa armigera* (Hubner) (Lepidoptera: Noctuidae). *Journal of Plant Growth Regulation*, 30: 512-523.

- War AR, Paulraj MG, War MY, Ignacimuthu S. 2011b. Herbivore- and elicitor-induced resistance in groundnut to Asian armyworm, *Spodoptera litura* (Fab.) (Lepidoptera: Noctuidae). *Plant Signaling and Behavior*, 6: 1769-1777.
- Whittaker RH. 1970. The biochemical ecology of higher plants. In: (Sondheimer E, Simeone JB), *Chemical ecology*. Academic Press, Boston. pp. 43-70.
- Williams MAJ. 1994. *Plant Galls: Organisms, Interactions, Populations*. Clarendon, Oxford.
- Yanar O. 2007. Meşe güvesi *Lymantria dispar* L. (Lepidoptera: Lymantriidae) ve Amerikan Beyaz Kelebeği *Hyphantria cunea* (Drury) (Lepidoptera: Arctidae)'de besin seçimi ve gelişimine etki eden kimyasal faktörlerin geometrik analizlerle belirlenmesi. Doktora tezi, Ondokuz Mayıs Üniversitesi Fen Bilimler Üniversitesi, 84.