

T.C.
RECEP TAYYİP ERDOĞAN ÜNİVERSİTESİ
FEN BİLİMLERİ ENSTİTÜSÜ

Agelastica alni (COLEOPTERA: CHRYSOMELIDAE)
LARVALARININ İMMÜN SİSTEMİNDE VE GELİŞİMİNDE
MEYDANA GELEN BESİN ETKENLİ DEĞİŞİKLİKLER

RUKİYE USTA

TEZ DANIŞMANI

YRD. DOÇ. DR. NURVER ALTUN

TEZ JÜRİLERİ

YRD. DOÇ. DR. RENA HÜSEYİNOĞLU

YRD. DOÇ. DR. ÖZLEM FAİZ

YÜKSEK LİSANS TEZİ
BİYOLOJİ ANABİLİM DALI

RİZE-2016

Her hakkı saklıdır

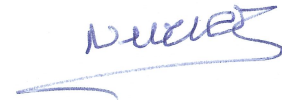
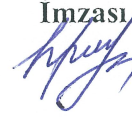
T.C.
RECEP TAYYIP ERDOĞAN ÜNİVERSİTESİ
FEN BİLİMLERİ ENSTİTÜSÜ

Agelastica alni (COLEOPTERA: CHRYSOMELIDAE) LARVALARININ
İMMÜN SİSTEMİNDE VE GELİŞİMİNDE MEYDANA GELEN BESİN
ETKENLİ DEĞİŞİKLİKLER

Yrd. Doç. Dr. Nurver ALTUN danışmanlığında, Rukiye USTA tarafından hazırlanan bu çalışma, Enstitü Yönetim Kurulu kararıyla oluşturulan jüri tarafından 25/11/2016 tarihinde Biyoloji Anabilim Dalı'nda YÜKSEK LİSANS tezi olarak kabul edilmiştir.

Jüri Üyeleri	Unvanı	Adı Soyadı
Başkan	: Yrd. Doç. Dr.	Rena HÜSEYİNOĞLU
Üye	: Yrd. Doç. Dr.	Özlem FAİZ
Üye	: Yrd. Doç. Dr.	Nurver ALTUN

İmzası




Doç. Dr. Ferhat KALAYCI
FEN BİLİMLERİ ENSTİTÜ MÜDÜRÜ

ÖNSÖZ

Agelastica alni (Coleoptera: Chrysomelidae) Larvalarının İmmün Sisteminde ve Gelişiminde Meydana Gelen Besin Etkenli Değişikliklerinin araştırıldığı bu çalışma, Recep Tayyip Erdoğan Üniversitesi, Fen Bilimleri Enstitüsü, Biyoloji Anabilim Dalı'nda "Yüksek Lisans Tezi" olarak hazırlanmıştır.

Çalışma konunun belirlenmesinden başlayarak tezimin tüm aşamaları boyunca değerli bilgilerini, daimi desteğini ve sabrını benden esirgemeyen değerli danışman hocam Sayın Yrd. Doç. Dr. Nurver ALTUN'a en içten teşekkürlerimi sunarım. Ayrıca çalışmalarımda bana yardımcı olan değerli hocalarım Yrd. Doç. Dr. Özlem FAİZ ve Arş. Gör. Şule GÜZEL'e teşekkür ederim. Çalışmalarımın her aşamasında maddi ve manevi desteklerini esirgemeyen değerli arkadaşlarım Leyla KILCI ve Ebru YAZICI'ya içtenlikle teşekkür ederim. Son olarak beni bugünlere getiren, desteğini esirgemeyen kıymetli aileme çok teşekkür ederim.

Rukiye USTA

TEZ ETİK BEYANNAMESİ

Tarafımdan hazırlanan “*Agelastica alni* (Coleoptera:Chrysomelidae) Larvalarının İmmün Sisteminde ve Gelişiminde Meydana Gelen Besin Etkenli Değişiklikler” başlıklı bu tezin, Yükseköğretim Kurulu Bilimsel Araştırma ve Yayın Etiği Yönergesindeki hususlara uygun olarak hazırladığımı ve aksinin ortaya çıkması durumunda her türlü yasal işlemi kabul ettiğimi beyan ederim. 25/11/2016



RUKİYE USTA

Uyarı: Bu tezde kullanılan özgün ve/veya başka kaynaklardan sunulan içeriğin kaynak olarak kullanımı, 5846 sayılı Fikir ve Sanat Eserleri Kanunundaki hükümlere tabidir.

ÖZET

***Agelastica alni* (COLEOPTERA: CHRYSOMELIDAE) LARVALARININ İMMÜN SİSTEMİNDE VE GELİŞİMİNDE MEYDANA GELEN BESİN ETKENLİ DEĞİŞİKLİKLER**

Rukiye USTA

**Recep Tayyip Erdoğan Üniversitesi
Fen Bilimleri Enstitüsü
Biyoloji Anabilim Dalı
Yüksek Lisans Tezi
Danışmanı: Yrd. Doç. Dr. Nurver ALTUN**

Bu çalışmada karbonhidrat ve protein içerikleri bakımından dengesiz yapay besinlerle beslenen *Agelastica alni* larvalarının bağışıklık sistemi ve gelişiminde meydana gelen besin etkenli değişiklikler araştırılmıştır. Farklı oranlarda protein ve karbonhidrat (P:K) içeren 8 adet besin hazırlanmıştır. 1P:1K, 2P:1K, 1P:0,5K, 1P:3K, 1P:5K, 0,5P:1K, 3P:1K, 5P:1K besinleri ile beslenme deneyleri yürütülmüştür.

Elde edilen sonuçlara göre, en fazla besin tüketimi 2P:1K ve 1P:0,5K besinleri ile beslenen larvalarda, en az tüketim ise 1P:3K ve 1P:5K besinleri ile beslenen larvalarda görülmüştür. En yüksek kuru pup ağırlığı 0,5P:1K besini ile en düşük ise 3P:1K besini ile beslenen larvalarda belirlenmiştir. En az pup lipit miktarı 1P:0,5K ve 1P:3K besinleri ile en fazla pup lipit miktarı ise 1P:5K ve 0,5P:1K besinleri ile beslenen larvalarda görülmüştür. Pupa protein miktarının en az 3P:1K besini ile en fazla protein ise 5P:1K besini ile beslenen larvalarda olduğu tespit edilmiştir. 1P:0,5K ve 5P:1K besinleriyle beslenen larvaların PO aktiviteleri diğer besinlerle kıyasladığımızda belirgin derece de farklılık göstermektedir.

2016, 68 sayfa

Anahtar Kelimeler: *Agelastica alni*, Beslenme, Gıdaca Dengesiz Besin, Fenol Oksidaz, İmmunokompetans

ABSTRACT

FOOD-MEDIATED MODULATION AT DEVELOPMENT AND IMMUNITY OF *Agelastica alni* (COLEOPTERA: CHRYSOMELIDAE) LARVAE

Rukiye USTA

Recep Tayyip Erdoğan University
Graduate School of Natural and Applied Sciences
Department of Biology
Master Thesis
Supervisor: Assist. Prof. Dr. Nurver ALTUN

In this study, food-induced changes in the immune system and development of *Agelastica alni* larvae that reared on unbalance artificial foods were examined. 8 Artificial diets having different protein and carbohydrate ratios were prepared to feed the larvae. The feeding experiments were carried out with 1P:1C; 2P:1C; 1P:0.5C; 1P:3C; 1P:5C; 0,5P:1C; 3P:1C; 5P:1C foods.

According to results, the maximum food consumptions were obtained by the larvae feeding on 2P:1C ve 1P:0.5C foods. The minimum food consumptions were obtained by the larvae feeding on 1P:3C and 1P:5C foods. The maximum dry pupal weights were obtained by larvae feeding on 0.5P:1C food and the minimum dry pupals weights were obtained by the larvae feeding on 3P:1C food. The minimum pupal lipid contents were measured in the larvae feeding on 1P:0.5C and 1P:3C foods and the maximum pupal lipid contents were obtained in the larvae feeding on 1P:5C and 0.5P:1C foods. The pupal protein contents were the highest in the larvae which were reared on 5P:1C food. The pupal protein contents were in the minimal level in the larvae which were reared on 3P:1C food. PO activity of the larvae which were reared on 1P:0.5C and 5P:1C and were different from the others.

2016, 68 pages

Key words: *Agelastica alni*, Feeding, Imbalanced Food, Phenol Oxidase, Immunocompetence

İÇİNDEKİLER

ÖNSÖZ	II
ETİK BEYANNAMESİ	II
ÖZET	III
ABSTRACT.....	IV
İÇİNDEKİLER	V
ŞEKİLLER DİZİNİ	VII
TABLolar DİZİNİ.....	VIII
SEMBOLLER ve KISALTMALAR DİZİNİ	IX
1. GENEL BİLGİLER	1
1.1. Giriş	1
1.2. <i>Agelastica alni</i> L. (Coleoptera: Chrysomelidae)'nin Karakteristik ve Ekolojik Özellikleri	2
1.3. Gıdaların Beslenmedeki Rolü	4
1.3.1. Karbonhidratlar	7
1.3.2. Proteinler.....	8
1.3.3. Gıdaca Dengeli ve Dengesiz Besinler	10
1.4. Böceklerde İmmun Sistem.....	12
1.4.1. Humoral (Antibakteriyal Protein) İmmun Sistem	14
1.4.2. HücreSEL İmmun Sistem.....	17
1.5. Literatür Tarama	19
2. YAPILAN ÇALIŞMALAR.....	28
2.1. Materyaller.....	28
2.1.1. Türün SistematiKteki Yeri.....	28
2.1.2. Çalışma Alanı	28
2.2. Metod.....	29
2.2.1. Larvaların Toplanması ve Laboratuvar da Yetiştirilmesi.....	29
2.2.2. Yapay Besin İçerikleri	29
2.2.3. Beslenme Deneyleri.....	31
2.2.4. Kloroform Lipit Analizi.....	32
2.2.5. Protein Analizi	32
2.2.6. Immünite Deneyleri	33

2.2.6.1. Lowry Protein Tayini.....	33
2.2.6.2. PO Etkinliđi Ölçümü	35
2.2.7. İstatistiksel Analizler	35
3. BULGULAR.....	36
3.1. Besin Tüketimi ve Larva Gelişimi.....	36
3.2. Fenol Oksidaz Aktivitesi	44
4. TARTIŞMA ve SONUÇ.....	49
KAYNAKLAR	56
ÖZGEÇMİŞ	68

ŞEKİLLER DİZİNİ

Şekil 1.	a) <i>A. alni</i> larvası	3
	b) <i>A. alni</i> genel görünüşü.....	3
	c) <i>A. alni</i> yandan genel görünüşü.....	3
Şekil 2.	a) <i>A. alni</i> yumurtaları	3
	b) Yumurtalardan çıkan <i>A. alni</i> larvaları	3
Şekil 3.	a) <i>A. alni</i> larvalarının beslenmesi.....	3
	b) Ergin <i>A. alni</i> erginlerinin beslenmesi	3
Şekil 4.	Çalışma alanı	28
Şekil 5.	Gıda bakımından dengesiz besinlerle beslenen larvaların son larva dönemlerindeki tüketim miktarı (mg)	38
Şekil 6.	Gıda bakımından dengesiz besinlerle beslenen larvaların kuru pup ağırlığı (mg).....	39
Şekil 7.	Gıda bakımından dengesiz besinlerle beslenen larvaların pup lipit miktarı (mg).....	41
Şekil 8.	Gıda bakımından dengesiz besinlerle beslenen larvaların protein miktarı (mg).....	43
Şekil 9.	Karbonhidrat ve proteince dengesiz besinlerle beslenen larvalardaki PO aktivitesi (ünite).....	44
Şekil 10.	Karbonhidratça dengesiz besinlerle beslenen larvaların PO aktivitesi (ünite)	45
Şekil 11.	Proteince dengesiz besinlerle beslenen larvaların PO aktivitesi (ünite).....	46

TABLolar DİZİNİ

Tablo 1.	Omurgasızlarda bulunan temel immünolojik savunma sistemleri.....	13
Tablo 2.	Yamamoto tarafından geliştirilen yapay besinin menüsündeki madde miktarları (1 kg için).....	30
Tablo 3.	Yapay besinlerin isimlendirilmesi.....	31
Tablo 4.	Kullanılacak reaktifler ve miktarları	34
Tablo 5.	Standart bir kalibrasyon eğrisi.....	34
Tablo 6.	<i>A. alni</i> larvalarının karbonhidrat ve protein ihtiva ettiği besinlerde; tüketilen besin miktarı (mg), pup lipit miktarı (mg), pup protein miktarı (mg), pup kuru ağırlığı (mg) ortalama ve standart hataları.....	37
Tablo 7.	Farklı oranlarda karbonhidrat ve protein içeren besinlerle beslenen larvaların son larva dönemindeki tüketim miktarı (mg) SPSS TUKEY testi sonuçları	38
Tablo 8.	Farklı oranlarda karbonhidrat ve protein içeren besinlerle beslenen larvaların kuru pup ağırlığı (mg) SPSS Tukey testi.....	40
Tablo 9.	Farklı oranlarda karbonhidrat ve protein içeren besinlerle beslenen larvaların pup lipit miktarı (mg) SPSS Tukey testi.....	42
Tablo 10.	Gıda bakımından dengesiz beslenen larvaların pup protein miktarı (mg) SPSS Tukey testi	43
Tablo 11.	<i>A. alni</i> larvalarının karbonhidrat ve protein ihtiva ettiği besinlerde; tüketilen besin miktarı (mg), pup lipit miktarı (mg), pup protein miktarı (mg), pup kuru ağırlığı (mg) ve PO aktivitesi (ünite) SPSS korelasyon sonuçları.....	47

SEMBOLLER ve KISALTMALAR DİZİNİ

$^{\circ}\text{C}$	Santigrad derece
α	Alfa
β	Beta
g	Gram
kg	Kilogram
K	Karbonhidrat
mg	Miligram
ml	Mililitre
P	Protein
PO	Fenol Oksidaz
vd.	ve diğeri

1. GENEL BİLGİLER

1.1. Giriş

Beslenme sağlık, refah ve organizmaların üreme başarısını etkileyen sonuçlarıyla birlikte patojenlere karşı bağışıklık, savunma ve direnç için kritik öneme sahiptir (Ponton, 2011) ve aynı zamanda ekolojik ve evrimsel etkileri vardır (Sheldon ve Verhulst, 2011). Hayvanlarda besinin değeri, besindeki gıda öğelerinin miktarına, besin içerisindeki sekonder madde miktarına ve yaşam evresine bağlı olarak değişiklik gösterir (Simpson ve Raubenheimer, 2001). Herbivor böceklerin besininin kalitesi, vitamin ya da sterol miktarına, aminoasit dengesine, toplam azot miktarına ve su miktarına göre değişir. Besin protein kalitesi fitofaj böceklerin yaşam döngüsünde önemli bir belirleyicidir (Lee vd., 2008). Bitki türleri ve bitki bünyesinde dokular arasındaki bitkisel protein kalitesi oldukça değişkendir ve bitkisel protein kalitesi aminoasit bileşimleri ile belirlenmiştir (Felton, 1996).

Hayvanların tümünde bağışıklık mekanizması olmasına rağmen omurgalı ve omurgasız hayvanların bağışıklık sistemlerinde önemli derecede farklılıklar vardır. Omurgalı hayvanlar yabancı organizmalara karşı özel antibodyler (özellikle proteinler) oluştururken omurgasız hayvanlarda böyle bir durum söz konusu değildir. Bu yüzden omurgasızların bağışıklık mekanizmalarının olmadığı düşünülmüştür. Fakat özel antibody üretememeleri omurgasız hayvanların bağışıklık mekanizmasına sahip olmadığı anlamına gelmez. Örneğin, böcekler ve diğer omurgasızlarda hastalık oluşturan mikroorganizmalara karşı bağışıklık mekanizması oluşmaktadır. Fenoloksidaz (PO) etkinliği ve lizozim gibi antibakteriyel aktiviteler (Moret ve Schmid, 2001), böceklerde doğuştan gelen bağışıklık sisteminin önemli bileşenleridir ve potansiyel patojen saldırılarına karşı ifade edilmektedir (Lee vd., 2008).

Çalışmamızda gıda kalitesinin *A. alni* larvalarının bağışıklık sistemlerine olan etkilerini inceledik. Bu zamana kadar yapılan çalışmalarda besinlerle birlikte alınan mikroorganizmaların böceklerin immun sistemine etkileri araştırılmıştır. Fakat gıda

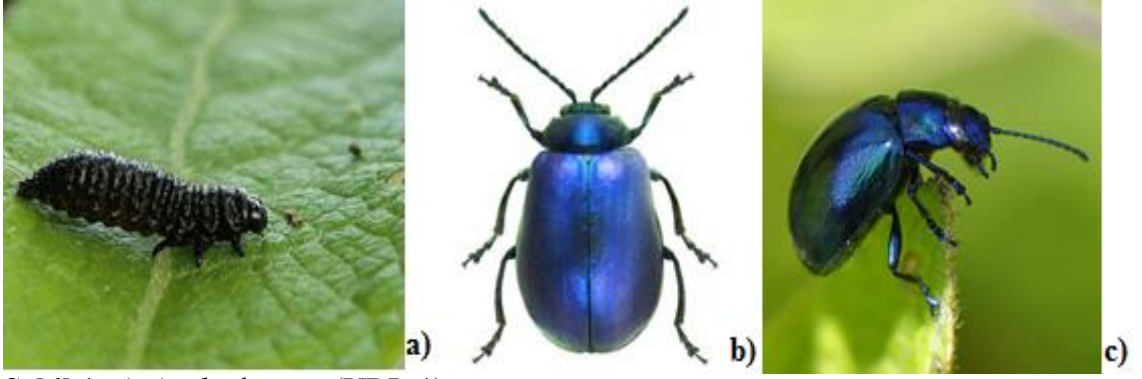
kalitesinin immun sistemine etkileriyle ilgili sadece bir çalışma mevcuttur (Lee vd., 2008).

1.2. *Agelestica alni* L. (Coleoptera: Chrysomelidae)'nin Karakteristik ve Ekolojik Özellikleri

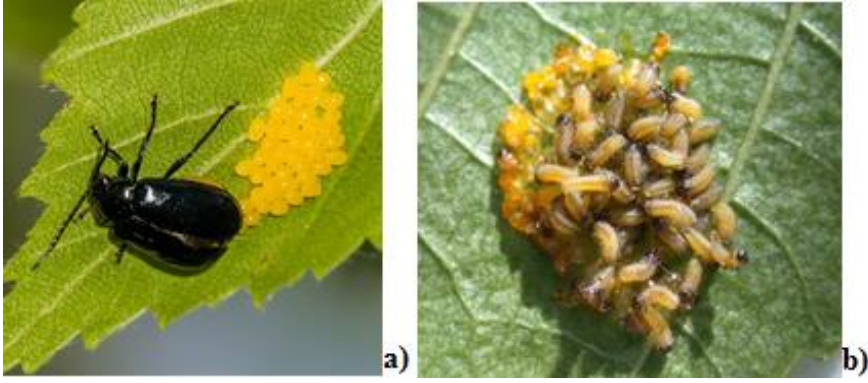
Genellikle kızılalağaç (*Alnus sp.*) ve söğüt (*Salix sp.*) türlerinde populasyonun patlamasıyla meydana çıkan (Tischler, 1977) oligofaj bir yaprak böceği olan *A. alni* her yıl hemen hemen düzenli olarak kızılalağaçlarda önemli derecede yaprak kayıplarına sebep olmaktadır (Tischler, 1977). Bu nedenle bazı yıllarda *A. alni* tarafından kızılalağaçların yapraksızlaştığı görülmektedir.

Kışı kuytu, korunaklı yerlerde ve toprakta geçiren erginler, ilkbaharda havalar ısınınca fındık tepe yaprakları üzerinde görünürler. Mayıs ayından sonra kızılalağaçların gölgede kalan dip yapraklarını tercih ederler. 15-20 gün beslendikten sonra çiftleşen dişiler yumurtlamaya başlarlar. Yumurtlama süreleri de yaklaşık 1,5 ay kadardır. Bu sürede ise bir dişi ortalama olarak 600 kadar yumurta bırakır (Şekil 2a). Yumurtalar yaprağın alt yüzeyinde gruplar halindedir (Şekil 2b). Yumurtaların kuluçka süreleri ortalama 7 gündür. Yaprak alt yüzeyinden toplu olarak beslenen larvalar 3 kez deri değiştirip 25-30 günde olgunlaşırlar. *A. alni* larvaları siyah renkte, az tüylü ve 12 mm kadardır (Şekil 1a). Olgunlaşan larvalar toprağa iner ve hazırladığı yüksük içerisinde pupa olurlar. Bu pupalardan temmuz ve ağustos ayında erginler çıkar. Kızılalağaç yaprak böceği, parlak mor görünüşlü, mavi renkte 7 mm boyundadır (Şekil 1b, Şekil 1c). Bir kısım erginler ikinci döl verirler. İkinci döl larvaları eylülde toprağa girip ergin olursa da burada kışı geçirirler. Diğer erginler ise muhtelif korunaklı yerlerde kışlarlar (Vassiliev, 1912; Makhnovskii, 1955).

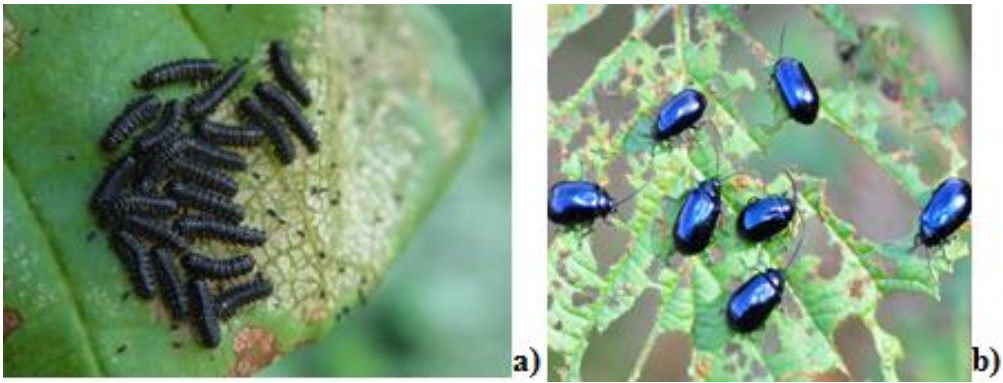
A. alni larvaları rahatsız edildiklerinde birinci ve sekizinci abdominal segmentler arasında dorso lateral olarak yer alan ekzokrin bezlerinden bir sıvı salgılar. Bu salgı birçok polifaj ve predatörden sakınmaya yarayan kimyasal savunma sistemini teşkil eder (Baur ve Rank, 1996).



Şekil 1. a) *A. alni* larvası (URL-1)
b) *A. alni* genel görünüşü (URL-2)
c) *A. alni* yandan genel görünüşü (URL-3)



Şekil 2. a) *A. alni* yumurtaları (URL-4)
b) *A. alni* larvalarının yumurtadan çıkmış hali (URL-5)



Şekil 3. a) *A. alni* larvalarının beslenmesi (URL-6)
b) Ergin *A. alni* erginlerinin beslenmesi (URL-7)

Yılda bir kez döl veren *A. alni*, erginleri ve larvaları konak bitki yapraklarıyla beslenirler. Erginler kızılâğaç yapraklarında 3-5 mm çapında delikler açarlar (Şekil 3b). Larvalar ise yaprağın ince damarlarına dokunmadan alt yüzeyinden kemirerek, dantel

haline getirirler (Şekil 3a). *A. alni*, kavak söğüt ve huş ormanlarının büyüklüğünü azaltarak dağ erozyonları başta olmak üzere önemli ortam değişikliklerine sebep olur. Zararlıının verdiği erozyon zararına orman kemerleri engel olur. Ayrıca şehirlerde tarlalara vermiş olduğu zararın yanı sıra şehir estetiğine de önemli ölçüde zarar verir (Yıldız, 2013)

A. alni salgın yaptığı dönemlerde ikincil konak olarak fındık bitkisini de tercih etmektedir. Bu özelliğinden dolayı, salgın dönemlerinde yörede kültürü yapılan fındık bitkisinin zarar görmesi, zararlıının ekonomik önemini arttırmaktadır (Firidin, 2008).

A. alni, herhangi bir bölgesel bitki koruma organizasyonu tarafından ilan edilen bir zararlı değildir. Daha önce birçok SSCB güney ülkelerinde zararlı olarak kabul edilmiştir. Özellikle Avrupa ve Akdeniz Bitki Koruma Organizasyonu (EPPO) için Avrupa kısmının doğu ve güney alanlarındaki birçok orman ve meyve bitkilerini korumak oldukça önemlidir. Potansiyel EPPO üyesi olarak kabul edilen ülkeler; Kırgızistan; Kazakistan, Kırgızistan, Özbekistan, Tacikistan, Türkmenistan, Çin, İran ve Afganistan'dır(Orlinski, 2016).Ülkemizde ise genellikle Karadeniz sahil şeridinde yayılış göstermektedir (Firidin, 2008).

A. alni'nin bölgemizde özellikle kızılbaş bitkisini tercih etmesinin, bu bitkinin kimyasal özelliklerinin, zararlıının besinsel ihtiyaçlarını karşılamada doğrudan ya da ekolojikilişkilerini ilgilendiren dolaylı etkilerinin olabileceği düşüncesini doğurmaktadır.

1.3. Gıdaların Beslenmedeki Rolü

Organizmalar, ömürleri boyunca büyüme ve üreme için enerjiye ihtiyaçları vardır. Bu nedenle detüm canlıların hedefi, büyüme ve üreme için gerekli olan gıdaların temin edilmesidir. Beraber yaşayan böcekler; bitki, hayvan ve küçük canlılar da dahil olmak üzere besin kaynaklarına geniş bir yelpazede yayılırken, bireysel olarak yaşayanlar büyümek ve üremek için gerekli enerjiyi daha sınırlı kaynaklardan sağlarlar. Böceklerin aldıkları besin kaynaklarının kullanılabilirliği; yoğunluk ve böceklerin

algılanabilmesi gibi çevre koşullarına bağlı olarak farklılık göstermektedir (Scriber, 1984).

Böcekler; bitki, hayvan ve ölü organik maddeler olmak üzere çok çeşitli kaynaklarla beslenmektedirler. Birçok canlı grubunda olduğu gibi böceklerde ihtiyaçları olan maddeleri protein, karbonhidrat ve yağ olmak üzere üç kısımda toplanabilirler. Protein, karbonhidrat ve yağın dışında mineral maddelerin ve suyun alınması da böcekler için oldukça önemlidir. Tüm böcekler için gerekli olan gıda maddelerini aminoasitler, kolesterol, B vitamini ve P, K, Ca, Na vb. gibi inorganik maddeleri için gerekli olan gıda maddelerini oluşturur (Chapman, 2003; Sterner ve Elser, 2002). Mikro gıdalarında yine benzer şekilde böceklerin gelişme sürecinde önemli bir fonksiyona sahip olduğu bilinmektedir (Scriber, 1984).

Tüm canlılarda olduğu gibi herbivor böceklerin hayatlarını devam ettirebilmek için suya ihtiyaçları vardır. Suyun görevlerini şu şekilde sıralayabiliriz: hücrelerin görevlerini yerine getirebilmeleri için gerekli olan katı maddelerin çözünmesini sağlama, metabolik faaliyetler sonucu hücrelerde oluşan atık maddeleri boşaltım organlarına taşıyarak vücut dışına atılımını sağlama, vücut ısısını dengede tutma, kan hacmini dengeleme, besinlerin sindirimine yardımcı olma suyun görevlerindedir. Besinin içerisindeki su miktarı arttıkça larva tarafından o besinin kullanılabilirliğinin de arttığı ileri sürülmektedir (Gelperin, 1966).

Aşırı beslenme bağışıklık sistemini bozabilir ve buna bağlı metabolik bozukluklar görülür. Simbiyotik ve kommensal mikrobiyota ile ilişkisini bozabilir ve bulaşıcı hastalık yatkınlığını artırır. Bu karmaşıklığın üç ana boyutu var: (i) gıda, konak patojenler ve kommensaller için karmaşık çok boyutlu bir problemdir; (ii) konak bağışıklığı karmaşık, çok boyutlu bir özelliktir; (iii) gıda ve bağışıklık konak mikroorganizmalarıyla doğrudan ve dolaylı yollarla etkileşim içindedir (Panton vd., 2011).

Konağın beslenme davranışı, konağın beslenme durumu, patojen sayısının artışı, konakla bağlantılı mikrobiyal topluluk, konakçının bağışıklık fonksiyonundaki

değişiklikler ve sonuç olarak konak ve mikrobiyallerin birlikte evrimsel seçim süreçleri diyetin besin kalitesine dahildir. Beslenmenin bağırsak mikrobiyotası üzerinde güçlü bir etkisi vardır. Hem mikroorganizmalar için bir vektör olarak rol oynar, hem de bağırsağın fiziksel, kimyasal ve yapısal özelliklerini etkiler (Ponton, 2011).

Beslenme yetersizse büyüme ya da üreme kapasitesi azalacaktır (Joern ve Behmer, 1997). Ayrıca hayatta kalma başarısı da diyet kalitesine bağlı olarak değişir (Joern ve Behmer, 1997). Çekirgeler, gıda seçerken aynı anda, su dahil olmak üzere diğer besinler ile birlikte protein ve enerji elde ederler (Dadd, 1985).

Bitkilerin herbivorlara karşı savunma amaçlı ürettikleri maddeler ise sekonder maddelerdir (Harbome, 1994). Bitkiler, sekonder bileşikleri böcekler için hem beslenme caydırıcısı hemde beslenme cezbedicisi olarak kullanılabilir (Bernays, 1998). Bunun dışında sekonder maddeler, böceklerin beslenme davranışında da yumurta bırakacağı uygun konak bitkiyi öğrenme işareti olarak görev yapabilir (Bernays, 1998).

Canlıların yapı taşlarını oluşturan organik moleküller primer metabolitlerdir. Karbonhidratlar, lipitler, proteinler ve vitamin olmak üzere primer metabolitler 4 ana grup altında incelenir. Organizmanın bütün hücrelerinde var olan; büyüme, gelişme ve çoğalma için gerekli olan maddelerdir.

Eşeyssel olgunluğa ulaşma ve yumurta üretimi için birçok böcek türünde lipitlere gereksinim duyulduğu bilinmektedir (Vanderzant vd.,1964; Candy vd., 1975). Organizmanın ihtiyacı olan bu lipitler, besin yoluyla alınmalarının yanında vücutlarında depo edilmiş protein ve karbonhidrat kaynaklarından da sentezlenirler (Werren, 1987). Yüksek yapılı hayvanlarda olduğu gibi böcekler de doymuş ve doymamış yağ asitlerini benzer sentez yoluyla sentezleyebilirler (Thompson, 1979). Bunların dışında sentezleyemedikleri ileri sürülen bazı aşırı doymamış yağ asitlerini de sentezleyebildikleri görülmüştür (Başhan, 1996). Özellikle linoleik ve linolenik asit gibi temel aşırı doymamış yağ asitlerine ihtiyaç duyduğu (Dadd, 1983), böcek embriyogenesi sırasında lipitlerin başlıca enerji kaynağı olarak kullanıldığı tespit edilmiştir (Gilbert, 1967). Böcek biyokimyasında lipitlerin, hormonların yapısal

bileşikleri ve enerji kaynağı olarak da anahtar rol oynadıkları bilinmektedir. Yağ asitlerinin bütün organizmalarda görülen enerji depolama, mobilizasyon, transport ve biyomembranların yapısal bileşenleri olma gibi görevlerine ek olarak böceklerde özel olan bazı görevleri de vardır. Böcek integümentindeki mumların, feromonların ve eikosanoidlerin biyosentezinde yağ asitleri öncü rol oynamaktadır (Wakayama vd., 1980).

İşlev olarak böceklerde yağ doku omurgalıların karaciğer dokusuna benzemekte ve çevresel, hormonal ve büyüme faaliyetlerinde de metabolik homeostaziyi devam ettirmektedir. Yağ dokusunun tek bir hücre tipini içerdiği tespit edilmiştir ve bu hücre lipit, glikojen ve proteinleri harekete geçirmekte, depolamakta ve sentezlemektedir (Başhan, 1996). Bir böceğin ihtiva ettiği lipit miktarı ve toplam lipit bileşimine giren yağ asitleri böceğin gelişme evresine, besinine ve yaşına bağlıdır (Barlow, 1966; Moore ve Taft, 1970).

Bütün hayvanlar, enerji gereksinimini enerji alımı ile dengelemek zorundadırlar. Metabolizma, büyüme ve üreme için gerekli olan protein, karbonhidrat ve lipid alımı eşleşmelidir.

1.3.1. Karbonhidratlar

Böceklerde en fazla ihtiyaç duyulan besin maddesi karbonhidratlardır. Böceklerin başlıca enerji kaynağı karbonhidratlardır (Cooter vd., 2010). Çoğu canlı için ilk başvuru enerji ve karbon kaynağıdır. Karbonhidratların en önemli etkileri enerji sağlama ve iştah açıcı rol oynamaktır. Beslenme uyarıcısı olarak görev yaparlar (Dursun, 2009). Böceklerin stres hallerindeki karbonhidrat alımlarının değiştiği ve enerji ihtiyaçlarının bu durumda arttığı gözlemlenmiştir.

Karbonhidratlar, fotosentez sonucunda meydana gelen ilk bileşiklerdir. Canlı hücrelerin tümünde bulunur. Karbonhidratlar, DNA, RNA ve ATP'nin yapısına da katılır. Çoğunlukla yağ doku ve uçuş kasları gibi metabolik ve fizyolojik aktiviteleri yüksek dokularda depolanmaktadır. Karbonhidratlar, vücut yağlarının ve bazı temel

olmayan amino asitlerin üretilmesinde de kullanılır (O'Brien, 2002). Glikozun bir kısmı glikojene dönüştürülerek vücutta depo edilmektedir. Lazım olduğunda ise glikojenden glikoza dönüştürmek yerine disakkarit olan trehaloza dönüştürerek böceklerin vücut sıvılarında gerekli faaliyetler için kullanılmaktadır. Özellikle uçabilen böceklerin uçuş kaslarında gerekli olan enerjinin elde edilmesinde rol oynamaktadır (Aksoy vd., 2015).

1.3.2. Proteinler

Böceklerin gelişimlerinde de yüksek organizasyonlu hayvanlarda olduğu gibi proteine ihtiyaç vardır (Lee, 2015). Herbivor ekolojisinde karbonhidratların ve proteinlerin etkisi oldukça fazladır. Böceklerin performansında ve besin seçiminde etkili bir gıdadır (Simpson, 1990). Organizmalar için enzim üretimi, savunma mekanizması ve büyüme için önemli bir azot ve metabolik enerji kaynağıdır. Yani metabolik enerjinin ana kaynağı olarak kullanılırlar. Bunun dışında yapısal amaçlar için de kullanılırlar. Herbivorlar için azot içeriği hayati öneme sahiptir. Proteinler zar yapısı, genetik kodlama gibi metabolik faaliyetlerde görev yaptığı için canlıların gelişiminde rol oynayan önemli bir elementtir (Mattson, 1980).

Proteinler besin yönünden önemli bir bileşik olmasına rağmen, böceklerin proteinlerin tadı ile uyarıldıkları konusunda yeterli bilgi mevcut değildir. Böcekler duyu reseptörleri ile bazı aminoasitlerin tadına bakabilmektedir. Ancak bu bileşikler güçlü uyarıcı etkilere sahip olmalarına rağmen, şeker bileşiklerine oranla bu etkilerinin düşük olduğu bilinmektedir (Yarşlı ve Sarı, 2006).

Bitki türleri ve bitki bünyesinde dokular arasındaki bitkisel protein kalitesi oldukça değişkendir ve bitkisel protein kalitesi amino asit bileşimleri ile belirlenmiştir (Felton, 1996). Proteinin kalitesi de herbivorların hayatta kalması, büyümesi ve çoğalması için önemli bir faktördür (Southwood, 1978). Herbivorlar gelişimleri için gerekli proteini alım hedefine ulaşabilmek için diğer gıdaları fazla tüketerek büyük performans harcarlar.

Yüksek kaliteli proteinlerin tüketimi düşük kaliteli proteinlerin tüketimine oranla daha azdır. Yani düşük kaliteli proteinlerin tüketimi daha fazladır. Çünkü ihtiyacı olan amino asitleri elde edebilmek için gereğinden daha fazla yeme davranışı gösterirler (Zanotto vd., 1994). Düşük kaliteli besinlerle beslenen larvalar vücut azot alımını dönüştürme konusunda yüksek kaliteli besinlere göre çok daha az verimlidir (Lee, 2007). Besindeki protein dengesizliğinde; amino asiti eksikliği, sindirimin ve emilimin azalmasına yani katabolizma olaylarının artışına neden olabilir (Lee vd., 2008). Proteinin kalitesi yüksek olan besinlerle beslenen böceklerin hayatta kalmalarının da yüksek olduğu görülmektedir. Bu ilişki; bağışıklık metabolizması üzerinde besinin kalitesinin etkisinin göstergesidir (Lee vd., 2008). Bağışıklık sistemini protein aktifleştirir (Lee vd., 2006). Buna paralel olarak düşük kaliteli besin ile beslenen larvaların iç protein rezervlerinin ve eş zamanlı olarak patojen direnç mekanizmalarının gücünün azalması da beklenen sonuçtur. Ayrıca gıdalarda protein ve karbonhidrat alımının değişiklik göstermesi bağışıklık özelliklerini belirgin şekilde etkileyebilir (Vogelweith vd., 2015). Diğer besin maddelerinin, omurgalı (Chew ve Park, 2004) ve omurgasız (Babin vd., 2010) hayvanların bağışıklık tepkilerine etkileri tespit edilmiştir. Bu nedenle, fitofaj böcekler arasında patojenlere karşı bağışıklık savunma ve direnci doğal bir varyasyondur ve kısmen konak bitkiye bağımlı olabilir (Lee, 2008).

Herbivor populasyon yoğunluğunu etkileyen önemli faktörlerden biri azottur. Bu nedenle bitkilerin azot içeriği arttıkça herbivorların populasyon dinamiğinin de arttığı görülmektedir. Besinlerdeki yüksek azot içeriği afitlerde büyümenin artmasını ve gelişmenin hızlanmasını teşvik eder (Scriber, 1984).

Bitkilerin ihtiva ettiği azot içeriğinin azalması ise herbivorların üreme kapasitesini de etkiler. Yılda bir döl veren (univoltin) türlerde; herhangi bir yılda konak bitkilerin besin içeriğindeki değişme, konak bitkiyle beslenen böceklerin bir sonraki yıldaki populasyon yoğunluğunu etkileyebilir (Scriber, 1984). Azot miktarının önemli olmasının yanında azotun kullanılabilirliği de oldukça önemlidir. Azotun kullanılabilirliğini su miktarı ve sekonder metabolitler etkiler (Mattson, 1980).

1.3.3. Gıda Bakımından Dengeli ve Dengesiz Besinler

Besin unsurları, bir organizmanın enerji elde etmesi, gelişmesi ve üremesini sağlayan kimyasallar olarak tanımlanır. Bu kimyasalların büyük çoğunluğu beslenme ile alınırken diğer bir kısmı ise böcek tarafından sentezlenir (Chapman, 1998). Gıdaların metabolik ihtiyaçları karşılamak için yetersiz olduğu besinlere gıda bakımından dengesiz besin adı verilir (Ditzenberger, 2009).

Gıdaların çok boyutlu interaktif etkileri göz önüne alındığında; her hayvan temel gereksinimlerine göre besin alımını düzenler. Böcekler küçük farklılıklar haricinde çoğunlukla büyük hayvanlarla aynı besinsel gereksinimlere sahiptir. Çalışmalar birçok böceğin yaşamında gıda dengelenmesinin çok önemli olduğunu ortaya koymuştur (Firidin vd., 2013). Gıda dengesini anlamak için; gerekli olan makro ve mikro gıdaların alımı sağlık ve rahatsızlık için gereklidir (Simpson vd., 2015). Besin alımı ve doğuracağı sonuçlar; değişen çevre koşullarında organizma ve nüfus düzey tepkisinin anlaşılmasına en iyi şekilde olanak sağlayarak sistemin bir parçası olarak modellenmiştir (Lihoreau vd., 2014). Hayvanlar, ihtiyacına göre bazı gıdaları çok bazılarını az tüketme ile dengelemek zorundadır. Gıdaların önceliklerini anlama ve sağlıklarına etkilerini tahmin etmek ciddi bir öneme sahiptir (Simpson vd., 2015). Sürekli değişmekte olan ve çeşitli metabolik ihtiyaçlarına karşı farklı kimyasal bileşenlerin yerlerinin belirlenmesi, seçilmesi, yenilmesi ve kullanmasıyla dengelenmesi temel bir gıda kontrol problemidir (Simpson ve Raubenheimer, 1999).

Gıdaların bazılarının sınırlandırılarak diğer gıdaların fazla yenmesinden dolayı az tüketilen gıdaların yeterince beslenmemesi durumu ile karşı karşıya kalınca; çeşitli gıdaların alınımı dengelemeye ve büyümeyi ayarlamaya yönelik gıda ayarlama tepkileri geometrik analizlerle incelenmiştir. Bu analizle, gıda bileşenleri, besin çeşitliliği, organizmanın gıda ihtiyacı, gıdaların zararları, belirli gıdaların alımını, organizmadaki bileşimi ve hayvanın kendi performansından kaynaklanan hayvanın beslenmesindeki değişiklikleri içeren gıda açısından önemli özellikleri tek bir sistem içerisinde birleştirmeye imkan sağlar (Simpson ve Raubenheimer, 1999). Geometrik analiz, çoklu besin bileşenlerini bütünleştirir. Bunun yanında moleküler, hücre, organ, organizma,

nüfus ve ekosistem üzerinde de ayarlama yapar (Simpson ve Raubenheimer, 2012). Geometrik analiz, hayvanların besin kompozisyonundaki değişimin gelişimsel, ekonomik, evrimsel ve ekolojik nedenlerini daha geniş araştırmak için kullanılır (Simpson vd., 2015). Sindirime uğramış besinlerin gıdalar arasındaki ilişkilerinin azaltılması ya da engellenmesi en önemli sorundur. Örneğin, hayvanların protein gibi besinlerin alımını kontrol edip edemediği belirlenirken, ilgili gıdanın besin konsantrasyonunun, gıdadaki diğer besinlerin oranındaki değişikliği dikkate almadan degistirip degistirmedigini anlamak oldukça güçtür (Simpson ve Raubenheimer, 1999). Özetle geometrik analiz, gıdanın islevsel, düzenleniş, ontogenetik ve karşılaştırmalı yönlerini açıklar.

Yaprak azot içeriği, birçok herbivor böcek için bitkinin besin kalitesini değerlendirmede genellikle uygun bir indikatördür. Herbivor böcekler çoğunlukla, azot içeriği yüksek olan bitkilerle beslenmeyi tercih eder ve bu bitkilerle yaşam faaliyetlerini en uygun şekilde sağlar (Mattson, 1980). Herbivor böceklerin, genelde eşit miktarda protein ve karbonhidrata ihtiyaç duymasına rağmen floem ve tahıl böceklerinin ise yüksek oranda karbonhidrata ihtiyaç duyduğu bilinmektedir. Bir böceğin besinsel gereksinimleri; göç dönemlerine, gelişimlerine, diapoz ve üreme dönemlerine bağlı olarak değişebilmektedir. Böcek larvalarının ihtiva ettiği azot erken evrelerde, geç evrelere oranla daha fazla olduğu görülmektedir.

Birçok böcek grubunun, besin unsurları açısından dengesiz bir besinle beslendiğinde çeşitli reaksiyonlar gösterdiği bilinmektedir. Böcekler bu gıda dengesizliğine; tükettikleri besin miktarını değiştirme, besin öğelerinin oranı farklı olan bir besin kaynağına yönelme ya da besin öğelerini etkin bir şekilde kullanmak suretiyle üç farklı reaksiyon gösterirler (Dadd, 1985). Ancak konak bitkinin kalitesinde doğal bir değişim gerçekleştiğinde, herbivor böceklerin gıdaların kullanımını nasıl dengeleyebildiği tam olarak bilinmemektedir. Örneğin, protein ağırlıklı besinlerde azot kullanımının sınırlandırılması, aynı besinlerdeki karbonhidrat eksikliğinin, tüketilen proteinin bir kısmının glikoneogenesis yoluyla karbonhidratlara dönüştürülmesinden kaynaklanabileceği düşünülmüştür (Thompson ve Redak, 2000).

Böcek gruplarından elde edilen veriler, böceklerin dengeli besinlerle beslenme mekanizmalarında hemolenfin önemli bir rolünün olduğunu göstermektedir (Simpson ve Raubenheimer, 1993). Böcek hemolenfinin, hayvanın o anda ki gıda durumunun bir indikatörü olduğu belirlenmiştir (Abisgold ve Simpson, 1988). Sindirimden sonra bağırsaktaki gıdalar ya yağ dokularında depo edilir ya da bir süre bağırsakta tutularak atılır. Sonuç olarak vücut sıvısı böceğin gıda durumu hakkında sürekli değişen bilgiler sağlar. Gıda dengelenmesindeki bu durumlar, özel gıdaların (özellikle aminoasitler ve şekerler) hemolenf konsantrasyonlarından ve hemolenfin çözünebilir konsantrasyonunu belirten hemolenf osmolalitesinden etkilenen beslenme davranışının açıklanabilmesini sağlar (Firidin vd., 2013).

Böceklerin gelişme sürecinde tuz ve vitaminler gibi mikrogıdaların önemli rollere sahip olduğu bilinmektedir. Makrogıda olarak protein ve karbonhidratın alım hedefine karşı, mineral tuzların alımının araştırıldığı bir çalışmada *Locusta migratoria* nimflerinin besinler arasında besin değiştirme şansı verildiğinde; makrobesinlerin ve tuzların alımını ayarlamaktayken, sadece dengesiz bir besin verildiğinde ise mineral tuzları ayarlamaktan vazgeçerek öncelikli olarak protein ve karbonhidrat alımını ayarladığı gösterilmiştir (Trumper ve Simpson, 1993).

1.4. Böceklerde İmmun Sistem

Hayvanlar doğada sürekli karşı karşıya kaldıkları patojenleri içeren; fungus, bakteri, virüs ve protozoalar gibi mikroorganizmalara karşı önemli fizyolojik özelliklerinden birisi bunlara karşı korunmaları ve bağışıklık mekanizması oluşturmalarıdır. 1970'lerde virüsler, parazitler sadece parazitologların ilgisini çekmiştir. 2000'li yıllardan itibaren konak bitki kalitesinin böceklerin bağışıklık sistemine karşı nasıl etkili olduğu incelenmeye başlanılmıştır (Zuk ve Stoehr, 2002).

Omurgasız hayvanlar, adaptif immün sistemden yoksun hayvanlardır. Bunun yerine doğal immünite denilen bir savunma sistemi geliştirmişlerdir. Bu savunma sistemi patojenlerin hücre yüzeyinde bulunan antijenlere yanıt veren başka bir biyolojik savunma yöntemidir. Fungal ve viral patojenlere karşı ilk yanıt doğal immün sistem

oluşturmaktır. Çok hücreli tüm organizmaların yaşamlarını sürdürebilmelerinin temelini bu savunma sistemi oluşturur.

İmmüoglobulinlere sahip olmayan omurgasız hayvanlar, mikrobiyal yüzey antijenlerini (lipopolisakkaritler, lipoteikoik asitler, lipoproteinler, peptidoglikan ve (1,3) β -D-glukanlar gibi) tanıyan ve yanıt oluşturan benzersiz yöntemler geliştirmişlerdir. Bunun dışında, farklı mikrobiyal hücre duvarı komponentlerinin türe ve hücre tipine özel olarak farklı farklı savunma sistemlerini öğrendiği de bilinir. Omurgasızlardaki temel savunma mekanizmaları Tablo 1’de gösterilmiştir (Iwanaga ve Lee, 2005).

Tablo 1. Omurgasızlarda bulunan temel immünolojik savunma sistemleri

-
1. Hemolenf pıhtılaşma sistemi
 2. Pro-fenoloksidaz (pro-PO) aktivasyon sistemi
 3. Lektin-kompleman sistemi
 4. Agglutinin-lektin sistemi
 5. Toll-benzeri reseptörler ve peptidoglikan bağlayıcı protein (PGBP) aracılı antibakteriyel, antifungal ve antiviral sistemler
 6. Reaktif oksijen üreten sistem
 7. Fagositik sistem
-

Omurgasızlar hayvanlarda hemolenf pıhtılaşması, reseptör aracılı antimikrobiyal peptit üretimi, melanin oluşumu ve lektin aracılı kompleman aktivasyonu öne çıkan bağışıklık savunma yanıtlarıdır. Bu enzim kaskad elementlerine ilave olarak çeşitli reaktif oksijen üretimi, fagositik sistemler ve agglutinin-lektin ilişkileri istilacı patojenlere karşı immünolojik reaksiyonlarla işbirliği içerisinde. Bu sistemler tarafından algılanan istilacılar sonunda fagositler (makrofaj-benzeri, nötrofil-benzeri ve dendritik hücreler gibi) tarafından yutulur, özümser ve sonucunda öldürülür (Iwanaga ve Lee, 2005).

Böcekler hastalık oluşturabilen mikroorganizmalara karşı kan hücrelerinin oluşturduğu ve hücreli olarak bilinen iki temel aktif bağışıklık sistemi geliştirmektedirler. Bunlar humoral (antibakteriyal protein) immun sistem ve hücreli immun sistem olarak adlandırılır (Gupta, 1986).

1.4.1. Humoral (Antibakteriyal Protein) İmmun Sistem

Humoral immün sistemden sorumlu olan proteinlerin çözünmüş plazma proteinlerinin oldukları bilinmektedir. Humoral immun sistemde görev yapan en önemli enzimler arasında fenoloksidaz (PO) olduğu bilinmektedir. Bu enzim omurgasız melanogenezis aktivasyonundan sorumludur. Ayrıca çeşitli patojenlere karşı kullanılan bir araçtır (Santoyo ve Aguilar, 2011). PO dışında lizozim benzeri aktivite de böcek immun sisteminin önemli bileşenidir. Böceklerde, hemolenfteki PO ve/veya lizozim benzeri aktivite hastalıklara karşı direncin tahmin edilmesinde kullanılır (Adamo, 2004; Srygley vd., Vogelweigh, 2011). PO aktivitesi türler arasında bazı parazit/patojenlere karşı dirençle (Nigam vd.i 1997) ilişkilidir. Cinsiyetler arasında, farklı yaş sınıflarında (Adamo vd., 2001) ve farklı renk morfolojilerinde (Reason vd., 1998) farklılık gösterir.

Fenoloksidaz sayesinde, kademeli bir şekilde serin proteaz tarafından aktif formuna dönüştürülen enzim siyah pigment olan melanin şeklinde katalizlenir (Vilmos ve Kurucz, 1998). Fenoloksidazın ana işlevi fenollerin oksitlenmesidir ve bu enzim tirozinaz grubunun bir üyesidir. Farklı türlerden tirozinaz proteinleri arasında yapısal özellikleri, dağıtım ve hücreli konum açısından çeşitlilik vardır (Santoyo ve Aguilar, 2011).

PO aktivasyon ve inhibisyon farklı hücre tiplerini, PO zimogenleri, proPO enzim önleyicisi, sinyal molekülleri içerir. Fenoloksidazlar tüm böceklerde inaktif zimogen olarak ifade edilir ve gerektiğinde aktif PO dönüştürülür (Ashida ve Brey 1997). Eklem bacaklılarda proPOs salgılanması, hemosit lizis sonucunda bir peptid eksikliğinden olabilir (Kanost ve Gorman, 2008). ProPO sentezi gerçekleştiğinde hemositin dayanıklılığı da değişir. Hemosit lizis bir yaralanma veya enfeksiyondan hemen sonra ortaya çıkar. Hemolimf proPO standart seviyelerini korumak için, yaralanma ya da

enfeksiyon yokluğunda bile düşük oranda salgılanabilir. Önositoidlere sahip böceklerde proPO bazal düzeylerini değerlendirmek zordur (Ashida ve Brey, 1997). Lepidopteralarda, proPO çoğunlukla hemolenfte görülür. Çekirge ve hamamböcekleri gibi gruplarda, hemosit patojen salınmasına proPO esas olarak depolandığı görülür (Santoyo ve Aguilar, 2011).

PO sisteminin üretim ve bakım maliyeti, iki nedenden dolayı yüksek olabilir. Bunlardan ilki, proPO aktive sisteminin ana bileşiği olan tirozin, sadece tüketilen gıdadan elde edilebilen fenilalaninden elde edilmiştir (Chapman, 1998). İkincisi ise profenoloksidazı aktive eden nihai bir ürün olan melanin, azot bakımından zengindir ve sentezi için önemli azot ya da protein yatırımı gereklidir. Bu sebeple proPO aktivite sisteminin üretim ve bakımının gıdaya bağlı olduğu görülmektedir (Santoyo ve Aguilar, 2011). Örneğin *Anabrus simplex* ile yapılan bir çalışmada karbonhidrat oranına göre yüksek proteinle beslenen hayvanların daha yüksek PO aktivitesine sahip olduğu görülmektedir (Santoyo ve Aguilar, 2011). Protein, PO'nun kendisi de dahil olmak üzere proPO aktive sisteminin çeşitli bileşiklerinin sentezi için kullanılabilir (Abisgold ve Simpson, 1987).

Yaralanmalara ya da parazit saldırılarına karşı melanin sentezi dışında en önemli savunma biçimi hemolenf pıhtılaşmasıdır. Böceklerde pıhtılaşma mekanizması iki tiptir. Bir hamam böceği türü *Leucophaea maderae* ve çekirge türü olan *Locusta migratoria*'da pıhtılaşan proteinlerin polimerizasyonu hemositlerden salınan Ca^{2+} bağlı transglutaminaz tarafından katalizlenirler. Burada pıhtılaşan proteinler lipoforin ve vitellogenin benzeri proteinlerdir. Diğer tip pıhtılaşma ise en iyi, eklembacaklı türü olan *Lymulus polyphemus*'ta çalışılmış ve *Drosophila*'da da bu sistemin varlığı düşünülmektedir (Coustau vd., 1996). Bu pıhtılaşma mekanizmasının üç aşamalı serin proteaz basamakları ile aktif hale geldiği gözlemlenmiştir.

Fizyolojik hastalıklara karşı böceklerin meydana getirdikleri antibakteriyel proteinlerin sayısı kesin olarak bilinmemektedir. Fakat bu sayının oldukça yüksek olduğu tahmin edilmektedir. En iyi bilinen ve fizyolojik olarak böceklerin oluşturduğu antibakteriyel proteinler lizozomlar, sekropinler ve attasinlerdir (Tunaz, 2004).

Böceklerde, humoral bağışıklık hastalık oluşturan mikroorganizmaların saldırıları sonucunda vücutlarında attasin (attacins), dipterisin (dipterocins), difensinler (defensins) ve sekropin (cecropins) gibi antibakteriyel proteinlerin biyosentezlenmesi ile olmaktadır. Omurgalıların ürettiği antibadilerin aksine bahsedilen antibakteriyel peptitler ve proteinler çok sayıda bakteri türüne karşı etkilidirler.

Antibakteriyel proteinden oluşan sekropinler; bir deneysel aşılama sonunda ilk defa *Hyalophora cecropia* L. (Lepidoptera: Saturniidae)'nın pupalarından alınan hemolenften izole edilmiştir. Sekropinler küçük peptitlerdir. Yaklaşık 33 amino asitten oluşan bu sekropinler bakteri hücre zarını eritirler. Sekropinler aynı zamanda bakterilerde prolin yükselişini de engeller ve zayıf hücre zarı oluşumuna neden olur. Diğer bir antibakteriyel protein olan attasinler de *H. cecropia* ve Lepidoptera takımına bağlı bazı türlerden izole edilmiştir. İzole edilen bu attasinler büyük proteinlerdir. Bir kaç bakteri türüne karşı antibakteriyel aktivite göstermektedir. Dipterisinler ve difensinler ise günümüze kadar çeşitli dipter türlerinden elde edilmişlerdir. Bunların dışında diğer bazı böcek türleri de antibakteriyel protein üretirler. Örneğin bazı hemipterler, prolini zengin olan ve metalnikowins olarak bilinen antibakteriyel proteinler üretmektedirler (Chernysh vd., 1996).

Hastalık oluşturan mikroorganizmalara karşı böcekler aynı zamanda lizozom üretirler. Bu lizozomlar enzimatik olarak bakterilere saldırır ve öncelikle hücre duvarını hidrolize ederler (Dunn, 1986). Lizozomlar da diğer antibakteriyel proteinler gibi mikroorganizmaların böceklere bulaşmasından kısa bir süre sonra böcek hemolenfinde oluşur. Fakat diğer antibakteriyel proteinlere göre lizozomların oluşması fizyolojik olarak farklıdır. Dunn ve Drake (1983) lepidopter larvalarının hemolenfinde lizozomların düşük miktarda bulunmasına rağmen bu düşük miktar bakteri bulaşması ile önemli ölçüde yükseldiğini göstermişlerdir. Başka bir çalışmada ise, lizozomlardan elde edilen antibakteriyel peptitlerin etki gösterebilmeleri için bakteri hücreleri tarafından uyarılmalarına gerek olmadığı belirtilmiştir (During vd., 1999). Böceklerin bakterilere karşı humoral bağışıklığın oluşabilmesi için 6-12 saat gereklidir (Glinski ve Jarosz, 1997).

Böceklerle yapılan antibakteriyel protein çalışmaları birkaç tane sürpriz buluşa da neden olmuştur. Bunlardan bir tanesi *H. cecropia* pupası ile yapılan antibakteriyel protein çalışmasının sonucunda bu böceğin hemolenfindeki C-4 olarak bilinen maddenin de bakteri bulaşması sonucu bir antibakteriyel protein olduğu sonucu ortaya çıkmıştır (Boman ve Hultmark, 1987). Başka bir buluş ise Lowenberger vd., (1996) *Aedes aegypti*'nin hemolenfinde sentezlenen defensins'ninde *Brugia malayi* (Spirurida: Filariidae)'nin gelişmesini engellediğini göstermişlerdir. Genetik çalışmalar için bağışıklık proteinleri çok uygundur. Leem vd., (1996) bağışıklık kazanmış olan *Sarcophaga peregrina* Fallen. (Diptera: Sarcophagidae)'da yaptıkları çalışmada bakteriyel bulaşmalara karşı antibakteriyel protein genlerinin kodlanmasının yanı sıra, bu genlerin gelişme sırasında değişime uğradığını ispatlanmıştır. Meister ve Richard (1996)'nin *Drosophila sp.*'de yapmış olduğu bir çalışmada dipterisin gen ekspresyonunun, ektison hormonunun salgılanmasına bağlı olduğunu ortaya koymuşlardır. Benzer şekilde Russel ve Dunn (1996) lizozomlar için değişen gen ekspresyon çalışmasını yapmışlardır. Aynı çalışmada, *Manduca sexta*'nin başkalaşım sırasında pupa döneminde *E. coli*'ye karşı orta bağırsak epitel hücrelerinin, hemolin, fenoloksidaz (phenoloxidase) ve antibakteriyel proteinlerden lizozom sentezlediği ortaya konulmuştur.

1.4.2. Hücresel İmmun Sistem

Böceklerin bağışıklık sisteminin en önemli savunma mekanizmalarından biri de fagositozdur. Granüler hücreler ve plazmatositler fagositozda görev alan hücrelerdir. Nodülasyon ve kapsül içine hapsedme de fagositoz dışında hemositler tarafından gerçekleştirilmektedir. Hemositler bakterileri tuzağa düşürmek için toplanırlar, bu olay nodül oluşumuna neden olur (Goldsworthy vd., 2003). Tütün boynuz kurdu *Manduca sexta*'da yapılan bir çalışmada skolektin adında bir böcek lektininin nodül oluşumunda görev yaptığı tespit edilmiştir. Bakteriyel enfeksiyon durumlarında ya da epidermal ve orta bağırsak hücreleri tarafından meydana gelen yaralanmalarda skolektin üretilmektedir.

Kapsül içine hapsetme çok hücreli bir savunma mekanizmasıdır. Parazitik böceklerin larvalarının ya da protozoonlar, nematodlar ve yumurtalarının etrafında hemosit katmanlarının üst üste binmesiyle bir kapsül meydana getirerek oluşturduğu bir savunma biçimidir. Buna karşın çeşitli mekanizmalar geliştirerek konak böceğin kapsül oluşturma mekanizmasını parazitler atlatabilmektedirler.

Bağışıklık sistemi kan hücrelerinden oluşur. Yine bu bağışıklık sistemi bakteri hücreleriyle ve kan hücrelerinin doğrudan ilişkisi sonucunda oluşmaktadır. Böceklerde bulunan kan hücrelerinin tanımlanması ve sınıflandırılması araştırmacılar tarafından yapılan birçok çalışma ile ortaya konmuştur (Stanley, 1994a; Stanley, 1994b; Stanley, 1994c). Fakat bilim adamları arasında farklı görüşler vardır. Mesela Dunn (1986) bir lepidopter türü olan *Manduca sexta* L. (Lepidoptera: Sphingidae)'da yaptığı çalışma da beş değişik kan hücresi olduğunu belirtmiştir. Bunlar granulositler (granulocytes), inositler (enocytoids), plazmositler (plasmotocytes), prohemositler (prohemocytes) ve sferulositlerdir (spherulocytes). Gupta (1991) ise bu kan hücrelerinden sadece plazmositler ve granulositlerin hücrel bağışıklıkta önemli rolleri olduğunu belirtmiş ve bunların birleşik olarak (immunocytes) tanımlanmasını önermiştir. Ama bu iki kan hücresinin bağışıklıktaki görevleri arasında kesin farklılıkların bulunması sebebiyle iki değişik grup olarak tanımlanmıştır.

Hemositler, hücrel bağışıklığın fizyolojik temelini oluşturan, dolaşan kan hücreleridir (Lackie, 1986;1988). Hemositler tarafından mikroplara karşı koyma üç değişik şekilde olur. Bunlar; nodulasyon, enkapsülasyon ve fagositik özellik oluşmasıdır (Gupta, 1986; 1991). Fagositik özellik ise, hemositlerin böceğe bulaşan yabancı maddelerin ve bakteri hücrelerinin içine işleme demektir. Bir hemosit olan plazmositler, fagositik özelliğin oluşmasında ana sorumlu olan hücrelerdir. Ayrıca fagositik özellik, kan hücrelerinin doğrudan bakteri hücrelerini öldürmesi anlamına gelmemektedir. Bakteri hücrelerinin ölümü, kan hücrelerinin bakteri hücrelerinin içine işlenmesiyle bakteri hücrelerindeki oksijen reaksiyonuna bağlı olarak meydana gelmektedir (Horohov ve Dunn, 1983).

Böceklerde nodulasyon, bakteri, fungus ve protozoa'ların saldırılarına karşı oluşmaktadır. Hemositlerin toplanıp bir grup (microagerasyon) oluşturarak bakteri hücrelerini hapsedmesi ile nodulasyon başlar; bu genellikle hastalık yapan mikroorganizma hücrelerinin ve granulositlerin bir araya gelmesidir. Microagerasyon çok sayıda hemositin çok sayıda patojen mikroorganizma hücrelerini hapsedmesiyle daha da büyür. Bu durum plazmosit tabakalarının bağlanması ile son bulur ve bu plazmositler profenoloksidaz aktivitesi sonunda melanize olur. Gelişmiş nodulasyonun genellikle yağ dokusu gibi dokuların hücre duvarına bağlanmış şekilde olduğu görülmektedir. Böceklerde nodulasyon oluşmasında eikosanoid'lerin (20 karbonlu yağ asitleri) görev yaptığı değişik böcek türleri ile yapılan çalışmalarla ortaya konmuştur (Tunaz, 2004). Böceklerde enkapsülasyon oluşması, böcek hemositlerinin kendilerinden daha iri yapıda olan yabancı maddelere karşı oluşturdukları bir hücrenel bağışıklık şeklidir. Bu durum kan hücrelerinin yabancı nesnelere hapsedmesi anlamına gelmektedir ve yine melanize olayı nodulasyon olduğu gibi enkapsülasyon oluşmasında da görülmektedir (Vinson, 1990).

Böceklerde enkapsülasyon ve nodulasyon ile yapılan başka bir çalışma da, hemositlerin oluşturduğu enkapsülasyon ve nodulasyonun bakteri hücrelerini oksijene bağlı ve oksijenden bağımsız olarak öldürdüğü ortaya koymuştur (Nappi ve Vass, 1998).

1.5. Literatür Özeti

Borzoui vd. (2015), farklı diyetlerin khapra böceğinin, *Trogoderma granarium* Everts (Coleoptera: Dermestidae), biyoloji ve sindirim fizyolojisini nasıl etkilediğini incelemiştir. Besin olarak arpa, pirinç, çavdar, buğday ve cevizi kullanmışlardır. Sonuçlar cevizin *T. granarium* beslenmesi ve gelişimi için en uygun besin olduğunu göstermiştir.

Paoli vd. (2014), yetişkin işçi bal arısı olan *Apis mellifera*'da esansiyel amino asitler ve karbonhidrat beslenme dengesinin yaşa bağlılığını araştırmışlardır. Sonucunda

ise karbonhidratlı besinleri tercih ettikleri ve karbonhidrat oranının yüksek olduğu besinlerde hayatta kalmanın da yüksek olduğu gözlemlenmiştir.

Roeder ve Behmer (2014), gıdanın protein-karbonhidrat içeriğinin herbivor bir böcekteki ömür uzunluğunu incelemişlerdir. P:K oranının dengeli olduğu ve protein taraflı besinlerde pupa performansının ve yumurta üretiminin yüksek olduğu görülmüştür. Populasyon büyüklüğü ve ömür uzunluğunun P:K oranı dengesizleştikçe azaldığını gözlemlenmiştir.

Tremmel ve Müller (2013), monofaj yaprak böceğinde alternatif beslenmenin performans ve besin tercihlerine olan etkisini araştırmışlardır. Farklı besin konsantrasyonlarının *Brassica rapa*'da karşılaştırılabilir bir performansa yol açtığı, ancak deneyimli geri bildirimlerin değişiklik gösterdiği görülmektedir.

Dussutour ve Simpson (2006), besindeki protein karbonhidrat oranının ve yüksek protein içeren gıdalara maruz kalma süresinin ömür uzunluğunu nasıl etkilediğini araştırmışlardır. Karbonhidrat eksikliği yerine yüksek protein alımı işçi karıncaların ömür uzunluğunun azalmasında etkili olmuştur.

Jensen vd. (2010), kurt örümceği, *Pardosa prativaga*'nın farklı besinlerle beslenmesi sonucu beslenme ve açlık metabolik sonuçlarını incelemişlerdir. Sonucunda da bu örümceklerin av besin kompozisyonu değiştiğinde sabit vücut kompozisyonunu korumak için metabolizmasını ayarlamadığını göstermektedir. Bu sonuç, lipid depolamasının artması ve fırsatçı beslenme stratejisinin bir sonucu olarak ortaya çıkabilir.

Morehouse ve Rutowski (2010), değişken besin kompozisyonuna kelebeklerin gelişim tepkilerini araştırmışlar. Makrogıdaların mevcut durumuna bağlı olarak larva tepkileri ile genetik varyans arasında ilişki olduğunu ortaya koymaktadır.

Firidin vd. (2008), değişik besin kalitesindeki kızılâğaç, salkım söğüt ve fındık yapraklarının *Agelastica alni* (L.)'nin beslenme ve gelişimine etkisi araştırmıştır.

Çalışmalarının sonucunda *A. alni* larvalarının avlanma riskini de azaltan gelişmiş bir azot homeostazisine sahip olduğunu ve muhtemelen konak bitkilerindeki caydırıcı sekonder kimyasallara karşı sindirim metabolizmasında düzenleyici mekanizmalar geliştirdiğini ortaya koymaktadır.

Downer vd. (2006), karbonhidrat ve protein besinlerinin sulfakinine ve omurgasızlardaki nöroproteinlere etkisini incelemişlerdir. Bu çalışmanın amacı, karbonhidrat ve proteinle doyurulmuş *Phormia regina*'da sulfakinin varlığını incelemektir. Proteinle beslemenin drosulfakinin üzerinde önemli etkisinin olduğu görülmüş ve dişi ya da erkeklerde önemli bir inhibisyon olduğunu saptamışlardır.

Bernays vd. (2003), polifaj bir larva olan *Grammia geneura*'da tat reseptör hücresi duyarlılık değişikliklerinin karbohidrat değil, protein dengesizliğini yansıttığını belirlemişlerdir.

Farklı besin çeşitlerinin *Chelonus oculator* Panzer (Hymenoptera: Braconidae)'un ergin yaşam süresine etkileri Tunca ve Gökçek, (2002) tarafından çalışılmıştır. Bu çalışmanın ana materyalini *C. oculator* Panzer (Hymenoptera: Braconidae) ve *E. kuehniella* Zeller (Lepidoptera: Pyralidae) oluşturmuştur. Denemelerde 0-6 saat yaşlı ergin erkek ve ergin dişi parazitoidler kullanılmıştır. Ergin parazitoidlere besin olarak; bal, glikoz, fruktoz, laktoz (%10' luk solüsyon) ve sükroz (%10'luk solüsyon) sunulmuştur. Sükroz ve laktoz ergin yaşam süresini etkilemezken; bal, glikoz ve fruktoz ergin yaşam süresini önemli ölçüde artırmıştır. Ayrıca denenen besin çeşidine bağlı olarak çiftleşme ve konukçu yumurtası sunulması erkek ve dişi parazitoidin yaşam süresini önemli ölçüde etkilediği görülmüştür.

Fontellas ve Zucolotoergin (1999), *Anastrepha obliqua* (Diptera, Tephritidae) ergin bireyleri için farklı karbonhidratlı besinlerin beslenmedeki önemini çalışmıştır. Bu çalışmada glukoz, fruktoz ve sükroz arasında ergin bireylerin sükrozu diğerlerine göre daha çok tükettiklerini gözlemişlerdir.

Mehmetođlu ve Bařhan (1999), *Melanogryllus desertus*'un karbonhidrat ihtiyaını saptamak iin bceđin byme, hayatta kalma ve ergin evreye ulařma sresine 24 farklı karbonhidratın etkisini incelemiřlerdir. Denenen karbonhidratların, bceđin bymesi ve yařaması zerine farklı etkilere sahip olduđu gzlenmiřtir. Ramnoz ve laktoz inhibitr (engelleyici) etkiye sahiptir. Oysa; riboz, arabinoz, ksiloz, galaktoz, sorboz, sellobioz, inlin ve dulsitol etkisizdir. Bununla birlikte; skroz, maltoz, glukoz, mannoz, trehaloz, dekstrin, glikojen, niřasta, sorbitol ve mannitoln ise pozitif bir etkiye sahip olduđu gzlenmiřtir. Raffinoz, mellibioz ve inositolun, karaekirge tarafından ok dřk dzeyde kullanıldıđı gzlenmiřtir. Monosakkaritler arasında en iyi etkiyi glukoz, disakkaritler arasında skroz ve polisakkaritler arasında dekstrinin oluřturduđu grlmřtir.

Joern ve Behmer (1997), bir ekirge tr olan *Ageneotettix deorum* yetiřkinlerinde; azot ve karbonhidratın hayatta kalma, byme ve reme zerindeki nemini arařtırmıřlar. Byme, hayatta kalma ve yumurta retimi gibi temel zellikler besin azot ieriđine karřılık olarak deđiřmektedir. Karbonhidratlar aık bir enerji sađlamak iin gerekli iken, yeterli azot ihtiyalarını karřılamak iin tketildiđinde yeterli enerji elde edildiđini grlr.

Karbonhidratların *Pimpla turionellae* L. ergin diřilerinde total glikojen ve protein miktarına etkileri incelenmiřtir (zalp ve Emre, 1996). Denenen karbonhidratlar arasından ksiloz, riboz, ramnoz, maltoz, mannoz, sellebioz, melezitoz, raffinoz, glikojen, dulsitol ve mannitolun bceđin total glikojen miktarını nemli derecede dřrdđ ve arabinoz, fruktoz, galaktoz, glukoz, sorboz, laktoz, melibioz, trehaloz, niřasta ve sorbitoln ise nemli bir etkide bulunmadıđını tespit etmiřler. Ergin diři bireylerin toplam protein miktarını ksilozun artırdıđı fakat glukozun azalttıđını grmřler. Diđer karbonhidratların ise bceđin protein miktarına fazla bir etkide bulunmadıđını gzlemlemiřlerdir.

Beck (1960), *Galeria mellonella*'nın besinsel ihtiyaları, ekolojik adaptasyonu ve geliřme zellikleri ile entomolojik arařtırmalarda ok tercih edilen bir tr olduđunu

belirtmiştir. *G. mellonella* için hazırladığı sentetik besinin gıda içeriğinde değişiklikler yaparak, besine kolesterol ilavesinin larva evresi sayısını azalttığını tespit etmiştir.

Clissold vd. (2009), bir besin dengeleme organ olan gastrointestinal sistemi incelemişlerdir. Gıdaların seçimini ve tüketimini ayarlayarak besin dengesi elde edilebilir fakat bu durum besin sınırlı iken mümkün olmayabilir. Dengesiz besin alımı sonrası yeniden dengelenmesi için mekanizmalar gereklidir. Bu mekanizmaların ilk aşaması ise, mevcut besin için farklı sindirim enzimlerinin salımının gerçekleşmesidir. Beslenme durumuna tepki olarak proteazlar ve karboksilazların görev yaptığını tespit etmişlerdir.

Simpson ve Raubenheimer (2009), makro gıdaların dengesi ve yaşam süresi üzerinde çalışmışlardır. Beslenme ve ömür uzunluğu arasındaki ilişkinin temel belirleyicisinin, protein-karbonhidrat dengesi olduğu tespit etmişlerdir. Ve yine bu oranın sadece ömür uzunluğunu değil toplam enerji alımını, metabolizmayı, bağışıklığı ve obeziteyi hatta obeziteyle ilişkili metabolik bozuklukları da etkilediğini tespit etmişlerdir.

Lee (2007), protein kalitesinin ve makro gıda dengesizliğinin, herbivor bir böceğin besin dengesine olan etkisini araştırmıştır. Bu çalışmada, protein kalitesinin etkilerini ve sindirimi kolay olan karbonhidrat ile proteinin oranının; herbivor bir böcekteki homeostasi ve besin seçimine olan etkisinin değerlendirilmesi yapılmıştır. Çalışmada besindeki P:K oranının azalması ve düşük kaliteli protein ile beslenmenin böceğin gelişmesini, büyümesini ve hayatta kalmasını olumsuz etkilediği, gözlemlenmiştir.

Mayntz ve Toft (2006), generalist yırtıcılarda besin değeri, açlığın rolü ve besin dengesizliğinin kannibalizme eğilimlerini incelemişlerdir. Çalışma sonucunda ise kannibalizm eğilimlerinin azaldığını gözlemlenmişlerdir.

Raubenheimer ve Jones (2003), besin dengesizliğinin ekstrem generalist omnivor olan *Blatella Germanica*'de gıda seçimi ile geri kazanımı ve toleransı nasıl etkilediğini

incelemişlerdir. Çalışmalarının sonucunda ise tüm böceklerin hayatta kaldığı fakat bununla birlikte gelişmenin yavaşladığını ve vucüt kompozisyonlarında ise farklılar gözlemlenmiştir.

Formica ve Chan (2015), *Mycetophagus beetle* fenoloksidaz faaliyetlerine konak türlerinin etkisi üzerinde çalışmışlardır ve PO aktivitesinde; yaş, genotip, hastalık yaygınlığı ya da doğum ortamı gibi diğer faktörlerin bireyler arasında değişkenliğe sebep olduğunu göstermektedir.

Vogelweith vd. (2015), fitofaj bir böcek olan *Eupoecilia ambiguella*'nın gıda kaynaklı bağışıklık modülasyonunu, beslenmeden ziyade paraziter kirlenmenin etkisini araştırmışlardır. Yapılan çalışma sonucunda *E. ambiguella*'nin bağışıklık savunmasının konak bitkiler arasında beslenme farkından ziyade mikroorganizma bolluğundan kaynaklandığı görülmüştür.

Vogelweith vd. (2013), fitofag bir güve de larva vücut büyüklüğü ile immünokompetansın artışını incelemişlerdir. Bakteriyel bağışıklık mücadelesinden sonra daha fazla hemosit ve fenoloksidaz seferber edilir ve bu immun efektör seferberliğinin bireysel vücut bütünlüğü arasında pozitif bir korelasyon olduğu gözlemlenmiştir.

Vogelweith vd. (2011), fitofag bir böceğin bağışıklık sistemine ev sahibi bitki varyasyonunun etkilerini incelemişlerdir. Konukçu bitki kalitesinin bağışıklık savunmalarını etkileyebildiğini sonucuna varmışlardır.

Barthel vd. (2014), polifaj ve monofaj herbivor böceklerin bağışıklık savunma sistemlerini araştırmışlardır. Polifaj türler, entomopatojenik bakterilere karşı yüksek bir tolerans göstermektedir. Bu durum daha etkin bir hücre-aracılı bağışıklık tepkisi ile ilişkilidir. Besin genişliği ve ilişkili çevresel faktörler bağışıklığı yönlendirebilir.

Sezen (2014), Coleoptera takımına ait fındık zararlılarında virüs tespiti ve biyolojik mücadelede kullanım potansiyeli üzerinde çalışma yapmıştır. Çalışma

sonucunda dünyada ikinci ve Türkiye için ilk ve tek izolat olan *M. melolontha* entopopovirüsün, *Melolontha melolontha* larvaları ile biyolojik mücadelede etkili bir ajan olarak kullanılabilceđi sonucunu ortaya koymuřtur.

Pasquale vd. (2013), bal arılarının sađlıđı üzerinde polen beslenme etkisi yani polen kalitesinin ve çeřitliliđinin etkisi üzerinde alıřmıřlardır. alıřma; polen kalitesin ve çeřitliliđinin arı fizyolojisini řekillendirebilir fikrini desteklemektedir. Bunun yanında daha iyi tarım ve arazi kullanımını kuvvetlendirme arıların sađlıđı üzerinde beslenmenin etkisini anlamaya yardımcı olabilir.

řenel (2013), denizkestanesi, *Paracentrotus lividus*'un immun sistem hücrelerinde glikan profilinin cAPLC-esı-ms/ms sistemi ve floresan mikroskobu ile belirlemeye alıřmıřtır. Denizkestanesi bađıřıklık sisteminde görev alan immün hücrelerinin glikan yapılarının belirlenmesi ve diđer omurgasız ve omurgalı sistemlerle benzerliklerinin açıklanması ile yüksek omurgalıların bađıřıklık sisteminin eksik ve karmařık noktalarının anlaşılması açısından önemli olduđu sonucuna varmıřtır.

Ponton vd. (2011), böceklerde beslenme ve bađıřıklıđın bütünleřtirici etkilerini incelemiřlerdir. Böceklerde besin kompozisyonu; bađıřıklık, hastalık ve mikrobiyota arasındaki iliřkileri tanımlamayı ve bunun yanında beslenme-immünoloji bütünleřtirici ve çok boyutlu bir yaklařımı benimser.

Cotter vd. (2011), alıřmalarında makrođıda dengesinin bađıřıklık fonksiyonu ve yařam öyküsü özellikleri arasındaki iliřkisini incelemiřlerdir. Makrođıda içeriđinin bađıřıklık sisteminin tüm bileřenlerini optimize edebildiđini gözlemlemiřlerdir. Yani hastalıklara karřı mikrođıdaların iyileřtirme etkilerinin olduđunu tespit etmiřlerdir.

Cotter vd. (2010), *Spodoptera littoralis*'in bađıřıklık fonksiyonu ve yařam öyküsü özellikleri arasındaki iliřkilere makro gıdaların etkisini incelemiřlerdir. Sonuç olarak; bađıřıklık özelliklerinin besinin makrobesin içeriđinden etkilendiđini ve hiçbir besinin aynı anda bađıřıklık sisteminin tüm bileřenlerini optimize edemeyeceđi sonucuna vardılar.

Alaux vd. (2009), *Apis mellifera*'da gıda-immünokompetans etkilerini incelemişlerdir. Bal arılarında proteinle beslenme ve bağışıklık sistemi arasında kaynak durumunun kritik bir rol oynadığını ileri sürmektedirler.

Srygley vd. (2009), *Anabrus simplex*'de diyet protein içeriğinin immünokompetansa etkilerini araştırmışlardır. Enkapsülasyon cevabı ve lizozim benzeri aktivite doğrudan vücut kütlesi ile orantılıdır, ancak kısa vadeli diyetlerden etkilenmez. PO aktivitesinin, protein eksikliğinde sınırlandırılabilceği sonucuna ulaşmışlardır.

Klemola vd. (2007), konak bitki kalitesinin herbivor bağışıklık savunmasına etkilerini incelemişlerdir. Herbivor böceklerin doğuştan gelen bağışıklık sistemi üzerinde gıda olan bitki türlerinde doğal varyasyona neden olduğunu göstermişlerdir.

Van Ooik vd. (2007), geometrid güve *Epirrita autumnata*'nın büyüme ve immün yanıt üzerindeki ağır metal kirliliğinin beslenme-kaynaklı etkileri üzerinde çalışma yapmışlardır. Çalışma sonucunda araştırmacılar otçul böceğin bağışıklık fonksiyonunun ağır metalle kirlenmiş çevrede arttığı ve böceğin bazı özelliklerinin kirli ortama uyum potansiyeli gözlemlenmiştir.

Graham vd. (2006), çekirgelerle yaptığı çalışmada; çekirgelerin biopestisit olan mantarlara karşı korunmak için karbonhidrat tüketimini artırıp artırmadığını araştırmıştır. Mantarlarla savaşta karbonhidrat tüketimlerinin protein tüketimine oranla daha fazla olduğunu gözlemlenmiştir.

Lee vd. (2006) tarafından böceklerde besin protein kalitesinin melanizasyon ve bağışıklık fonksiyonuna etkisi *Spodoptera littoralis* türü üzerinde araştırıldı. Beslenmenin böceklerde melanizasyonu etkilediği ve hayatta kalma ile bağlantılı önemli fizyolojik işlevler ile arasında aracılık eden bir faktör olduğu sonucuna ulaşmışlardır.

Adamo (2004), cırcırböceđi *Gryllus texensis*'de PO ve lizozim benzeri aktivite ve hastalık direnci üzerinde bir alıřma yapmıřtır. Bu alıřma sonucunda bireylerde toplam PO ve bazal lizozim benzeri aktivite arasında bir korelasyon belirlemiřtir.

Zuk ve Stoehr (2002), bađıřıklık savunması ve yařam öyküsü hakkında arařtırma yapmıřlardır. Yařam öyküsü özelliđi olarak hastalık direnci evrimsel bađlamda bađıřıklık yanıtı üzerine odaklanmıřtır ve bununla birlikte üreme abası gibi diđer özellikleri de dengelediđi sonucuna varılmıřtır. Fakat omurgasızlarda bađıřıklık savunması ekolođi alıřmalarında ihmal edilmiřtir.

Gül (1990), *Agrotis segetum*'da (Lepidoptera:Noctuidae) yapmıř olduđu hücrel bađıřıklık alıřmalarında hemosit, plazmatosit ve granülasit sayılarının artmıř olması, bunların yabancı materyale karřı daha aktif bir hücrel faaliyet gösterdiklerini oraya koymaktadır.

2. YAPILAN ÇALIŞMALAR

2.1. Materyaller

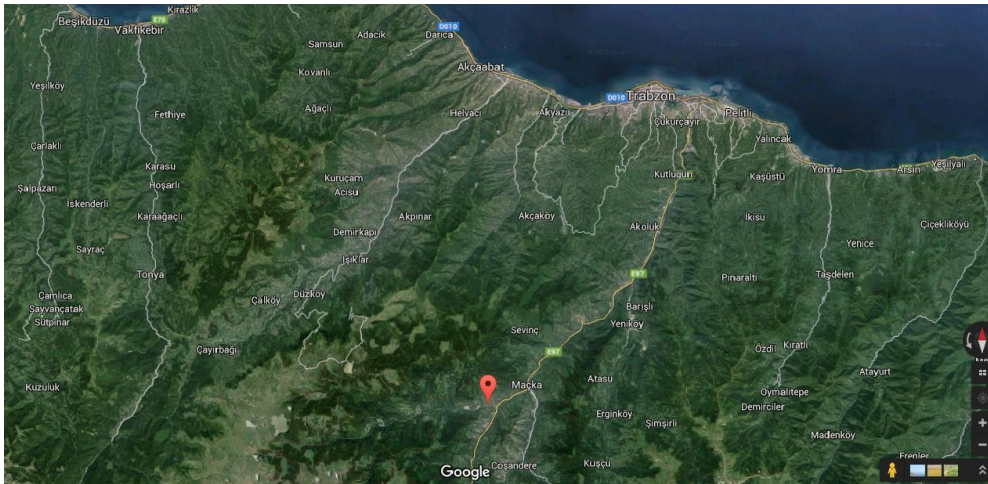
Çalışmamızda *A. alni* larvalarının immun sistemlerinin üzerinde makro gıdalardan protein ve karbonhidratın etkisi incelenmiştir.

2.1.1. Türün Sistematikteki Yeri

Regnum	: Animalia
Phylum	: Arthropoda
Classis	: Insecta
Ordo	: Coleoptera
Familia	: Chrysomelidae
Genus	: <i>Agelastica</i>
Species	: <i>Agelastica alni</i>

2.1.2. Çalışma Alanı

Çalışmamızda kullanılan örnek *Agelastica alni* (L.) larvaları, Doğu Karadeniz bölgesinde bulunan Çatak köyü, Maçka ilçesi, Trabzon'dan toplanmıştır (Şekil 4).



Şekil 4. Çalışma alanı

2.2. Metod

2.2.1. Larvaların Toplanması ve Laboratuvar da Yetiştirilmesi

A. alni (L.) larvaları, Doğu Karadeniz bölgesinde bulunan Maçka/Trabzon Çatak köyünden, 2015 yılı Mayıs ayının ilk haftasında konak bitki üzerinde beslenirken toplanmıştır. Larvalar, yeterince geniş ve ışık geçirebilen ortak bir toplama kabına alınarak Recep Tayyip Erdoğan Üniversitesi, Biyoloji Bölümü Zooloji Araştırma Laboratuvarına getirilmiştir. Birinci gelişim evresinde olan larvalar için beslenme deneylerine başlanılmıştır.

Birinci gelişim evresinde olan larvalarla iki ayrı beslenme yapılmıştır. Tüketim miktarlarını ve gelişim değerlerini belirlemek için tekli gruplar halinde; immun sistem fonksiyonlarını belirleyebilmek için de toplu beslenme deneyleri yapılmıştır. Tekli beslenme deneyleri için, çalışmanın amacına uygun olarak çalışılacak olan her besin tipi için 10'lu setler halinde, her yetiştirme kabına 1 larva düşecek şekilde beslenme deneyleri yapılmıştır. Toplu beslenme deneyleri içinse çalışılacak besin tipi için larvalar üçerli ve beşerli gruplar halinde toplu beslenmişlerdir.

2.2.2. Yapay Besin İçerikleri

Çalışmamızda kullanılan yapay besinler, Yamamoto (1969) tarafından geliştirilen besinin modifiye edilmesiyle hazırlanmıştır. Yamamoto (1969)'nun geliştirdiği besindeki gıdaların içeriği ve miktarları Tablo 2'de verilmiştir.

Yamamoto (1969) tarafından geliştirilen yapay besin içeriğinde bulunan maddeler; buğday ruşeymi, protein olarak kazein, torula mayası, vitamin karışımı, tuz karışımı, kolesterol, sorbik asit, metil paraben, keten yağı, agar, su ve karbonhidrat olarak da; sükröz kullanılmıştır (Tablo 2).

Tablo 2. Yamamoto tarafından geliştirilen yapay besinin menüsündeki madde miktarları (1 kg için)

Besin maddesi	Miktar
Buğday ruşeymi (Wheat germ)	80 g
Kazein (Sigma (C-6554))	30 g
Sükroz	30 g
Torula mayası (Sigma (Y-4625))	16 g
Vitamin karışımı (Vanderzant vitamin mixture Sigma (V-1007))	10 g
Tuz karışımı (Wesson salt mixture Sigma (W-1374))	8 g
Kolesterol (Sigma (C-2044))	0.2 g
Sorbik asit (Sigma (S-1626))	2 g
Metil paraben (Sigma (H- 3647))	1 g
Keten yağı (Sigma (L-3026))	1 ml
Agar	20 g
Su	800 ml

Deneylede kullanılan yapay besinler farklı oranlarda karbonhidrat (K) ve protein (P) içermektedirler. *A. alni* larvalarında gıdaca dengesiz besinlerin bağışıklık sistemi üzerindeki etkilerinin belirlenmesi amaçlanmıştır. Bu nedenle de farklı içeriklerde yapay besinler hazırlanmıştır.

Larvaları beslemek amacıyla Yamamoto (1969) tarafından geliştirilen yapay besin kontrol besini olarak kullanılmış ve A harfi ile sembolize edilmiştir. Kontrol besinindeki protein miktarı iki katına çıkarılarak fakat karbonhidrat miktarı değiştirilmeden B besini hazırlanmıştır. Proteinsiz ve karbonhidrat miktarı kontrol

besinindeki oranın yarısı, 3 katı ve 5 katı olacak şekilde sırasıyla C, D ve E yapay besinleri hazırlanmıştır. Benzer şekilde karbonhidratsız ve protein miktarları kontrol besinindeki oranın yarısı, 3 katı ve 5 katı olacak şekilde sırasıyla F, G ve H yapay besinleri hazırlanmıştır.

Tablo 3. Yapay besinlerin isimlendirilmesi

HARFLER	BESİN İÇERİĞİ
A (KONTROL BESİNİ)	P:K
B	2P:1K
C	1P:0,5K
D	1P:3K
E	1P:5K
F	0,5P:1K
G	3P:1K
H	5P:1K

2.2.3 Beslenme Deneyleri

Beslenme deneyleri için iki farklı grup oluşturulmuştur. Birinci set, gıda bakımından dengesiz besinlerde larvaların besin tüketimlerini, gelişimleri belirlemek için oluşturulmuştur. İkinci set ise immunité deneylerinde kullanılacak larvaları farklı besin tiplerinde beslemek için oluşturulmuştur.

Birinci setteki *A. alni* larvaları, her bir besin çeşidi için 10 tane larva olacak şekilde plastik kaplara besinlerle birlikte konulup üzerleri tülbentle kapatılmıştır ve beslenme deneylerine başlanmıştır. Gün aşırı yeni besinler verilerek 0,001 g hassasiyetli terazide tartılmıştır. Önceki günden kalan besinler üzerlerine tarihi ve hangi besine ait olduğunu gösteren alüminyum folyolara konularak paketlenmiştir. Daha sonra bu paketler etüvde kurutulduktan sonra kuru ağırlıkları tartılmıştır. Bu işlemler gün aşırı

yapılırken de larvaların ağırlıkları da gün aşırı tartılarak ağırlık değişimleri not edilmiş ve bu işlemlere larvalar pup oluncaya kadar devam edilmiştir. Bağışıklık deneylerinde kullanılmak üzere, hemolenfi alınacak olan larvalar ise; 3'erli, 5'erli gruplar halinde toplu halde beslenmiştir. Besinleri uygun miktarda verilmiş ve gün aşırı değiştirilmiştir.

2.2.4. Kloroform Lipit Analizi

Beslenme çalışmaları sonucu elde edilen *A. alni* puplarının depo lipitlerinin miktarı pupların kloroform ile ekstraksiyonuyla belirlenmiştir (Simpson ve Raubenheimer, 2001). Puplar, kurutulmak üzere 50 °C'ye ayarlanmış etüve konmuş ve sabit ağırlığa erişinceye kadar etüv içinde tutularak kurutulmuştur. Pupların kuru ağırlıkları 0,001 g hassasiyetli terazide tartılarak not edilmiştir. Puplar kapaklı tüpler içerisine yerleştirilerek üzerlerini geçecek şekilde kloroform ilave edilmiş, tüplerin kapakları kapatılmıştır. Otomatik çalkalayıcı üzerine yerleştirilerek 24 saatte bir bu işlem yenilenmiştir ve işlem 3 kez tekrarlanmıştır. Böylece, pup örneklerinden depo lipit içeriği uzaklaştırılmıştır. Puplar tekrar etüv içerisine konarak yeniden kurutulmuştur. Kurutulan pupların lipitsiz ağırlıkları not edilmiştir. Kloroform ekstraksiyonundan sonra pupların azot analizleri yapılmıştır.

2.2.5. Protein Analizi

Lipitleri uzaklaştırılmış *A. alni* puplarının azot tayini Dumas yönteminin temel alındığı Thermo Scientific FLASH 2000 Series - NCS Analyzers cihazıyla yapılmıştır (Allen vd., 1986). Yaklaşık 2,5 mg ağırlığında tartılan öğütülmüş kuru örnekler ince kalay kapsül içine konup, kapsül kapatılmıştır. Kapsüller daha sonra cihazın autosampler kısmına yerleştirilmiştir. Örnek, yanma reaktörüne girdiğinde 900 – 1000 C' ye kadar ısıtılmış özel fırın içerisine girer ve az miktarda saf Oksijen ve Helyum gazı sisteme eklenerek örneklerin yanması sağlanır. Bu durumda örnekler elementel (basit) gaz haline dönüşürler. Kolondaki ayrılma ve TCD dedektör yardımıyla kompleks bir ayırma sistemine gerek kalmadan element konsantrasyonu belirlenir. TCD dedektör sayesinde oluşan gaz kolon üzerine aktarılır ve kolonda oluşan pikler yardımıyla N

değerleri hesaplanır. Bu işlem sonunda bulunan % N (Azot) miktarları 6,25 sabitiyle çarpılarak % protein miktarları bulunmuştur (Monk, 1987).

2.2.6. Immünite Deneyleri

İmmünite deneyleri için fenol oksidaz aktivitesine bakılmıştır. Fenol oksidaz aktivitesi için son larva evresine gelmiş larvalar 20 dakika süre ile buz üzerinde soğutuldu, donduruldu. Daha sonra her bir larvadan, larvaların karın tarafında arka bacağına açılan bir yarıktan steril bir cam kılcal kullanılarak hemolenf alınmıştır.

2.2.6.1. Lowry Protein Tayini

Fenol oksidaz analizi için öncelikle Lowry Protein Tayini yapılarak hemolenfteki protein içeriği belirlenmiştir. Lowry Protein Tayini (Lowry vd., 1951)'nin esasları iki basamaklı bir reaksiyondur.

Bazı bir ortamda Cu^{2+} proteinlerin peptid bağları ile kompleks oluşturur ve Cu^{+} 'e indirgenir. Cu^{+} ile Tyr, Trp ve Cys birimlerinin R grupları Folin reaktifi ile (Fosfomolibtik-phosphotungustik reaktifi) ile reaksiyon verir. Bu reaktif önce kararsız bir ürün üzerinden molibden-tungsten mavisine indirgenir. Bu çözeltileri asidik yapan bazı reaktifler, tamponlar bakır ile şelat oluşturacak bileşikler (EDTA gibi) veya bakırın indirgenmesine sebep olan maddeler (merkaptolanol, ditiyotritol ve fenoller gibi) denemeyi bozabilirler. Proteinler özellikle Trp ve Tyr içeriklerine bağlı olarak farklı renk yoğunluklarını üreteceklerdir.

Sensitivitesi: 0.2 $\mu\text{g}/\text{mL}$

Tayin Sınırları: 1-100 $\mu\text{g}/\text{gL}$

Tablo 4. Kullanılacak reaktifler ve miktarları

REAKTİFLER	MİKTAR
O,1 N NaOH içerisinde %2 Na ₂ CO ₃	12,5 mL
%1 CuSO ₄ .5H ₂ O (Saf Suda)	0,25 mL
%2 sodyum-potasyum tartarat	0,25 mL
1 kısım B + 1 kısım C (Taze olamlı)	
Kullanıldan biraz önce	0,25 mL D + 12,5 mL A

İşlem1: Standart BSA (1mg/mL) Çözeltisi: çok hassasiyetle 5mg Bovine Serum Albumin 5 mL saf suda çözülür. 280 nm'deki absorbansı ve Albuminin molar absorblama katsayısı yardımıyla tam kullanım için dondurucuda saklanır.

Aşağıda belirtilen ve standart bir kalibrasyon eğrisi elde edilecek şekilde etiketlenmiş eppendorf tüplerde bu BSA çözeltisinden uygun miktarlarda seyreltilir.

Tablo 5. Standart bir kalibrasyon eğrisi

BSA (mg/mL)	0	10	20	30	40	50	µL
0,1 N NaOH, %0,1 SDS	500	490	480	470	460	450	µL
Final BSA Konsantrasyonu	0	20	40	60	80	100	µg/mL

İşlem 2: Analiz edilecek protein içeren örnek: 10 µL protein örneği 490 µL 0,1N NaOH, %0,1 SDS içeren çözelti ile 500 µL'ye seyreltilerek bazikleştirilir.

İşlem 3: Hem BSA standartlarına ve hem de örneğe sırasıyla 1'er mL E karışımından ilave edilir, hemen vortekslenir ve 5-10 dakika beklenir.

İşlem 4: 1:1 oranında dd H₂O ile seyreltilmiş Folin reaktifinde bu standartlara ve örneğe 100 µL ilave edilir ve hemen vortekslenir. Yaklaşık 30 dakika sonra, sırasıyla önce BSA standartlarının ve daha sonra da örneğin 650 nm'deki absorbansları kaydedilir.

Hesaplama: Kalibrasyon eğrisinden örnek için elde edilen konsantrasyon değeri, bu işlemdeki seyreltme faktörü olan 50 ile (10 µL→ 500 µL) çarpılarak orijinal ekstraktaki protein içeriği belirlenir.

2.2.6.2. Fenol Oksidaz Etkinliği Ölçümü

PO etkinliğinin ölçmek için (Lee vd., 2008), plastik bir eppendorf içine 8 µL hemolenf ve üzerine 400 µL buz soğukluğunda fosfat tamponlu serum fizyolojiktan (PBS, pH 7.4) konuldu. Tamponlu hemolenften 100 µL başka bir eppendorf içine alındı ve içerisine 10 mM 100 µL L-Dopa (substrat) ilave edildi. Elde edilen bu karışım 25 °C 'de 20 dakika inkübe edildikten sonra, absorbansı bir mikropilaya okuyucusu ile 492 nm'de ölçülmüştür. PO için bir ünite ünite dakikada 0.001 absorbans artışı meydana getiren enzim miktarıdır.

2.2.7. İstatistiksel Analizler

A. alni larvalarının beslenme deneylerinde; farklı besin gruplarında beslenen larvaların toplam besin tüketimleri, pup ağırlıkları, pup protein ve lipit miktarlarının farklı olup olmadığı ANOVA testi ile belirlenmiş ve türlerin besin tercihinde A besini kontrol grubu olarak kullanılmıştır. *A. alni* larvalarının karbonhidrat ve protein ihtiva ettiği besinlerde; tüketilen besin miktarı, pup lipit miktarı, pup protein miktarı, pup kuru ağırlığı ve PO aktivitesi arasındaki ilişki varlığı korelasyon ile belirlenmiştir. Çoklu karşılaştırmalarda ise TUKEY testi kullanılmıştır. Bu testler için SPSS 17.0 versiyonu kullanılmıştır.

3. BULGULAR

3.1. Besin Tüketimi ve Larva Gelişimi

A. alni larvaları, her besin grubu için 10 larva olacak şekilde 8 farklı besin grubunda beslenmiştir. Farklı besin grupları ile beslenen larvaların tükettikleri besinler sonucunda ihtiva ettikleri tüketim miktarları, protein miktarları, lipit miktarları ile birlikte fenol oksidaz aktiviteleri belirlenirken protein ve karbonhidrat gıdaları bakımından dengeli bir besin olan A (P:K) besini kontrol grubu olarak kullanılmıştır.

A. alni larvalarının Protein ve karbonhidrat bakımından (gıdaca) dengesiz besinlerde son larva dönemindeki tüketim miktarı (mg), pup lipit miktarı (mg), pup protein miktarı (mg), pup kuru ağırlığı (mg) değerleri Tablo 6'da verilmiştir.

En fazla tüketim B (2P:1K) ve F (1P:0,5K) besinleri ile beslenen larvalarda, en az tüketim ise D (1P:3K) ve E (1P:5K) besinleri ile beslenen larvalarda görülmüştür. En fazla kuru pup ağırlığı F (0,5P:1K) besini ile beslenen larvalarda; en düşük kuru pup ağırlığı ise G (3P:1K) besini ile beslenen larvalarda olduğu belirlenmiştir. En az pup lipit miktarı C (1P:0,5K) ve D (1P:3K) besinleri ile beslenen larvalarda görülmüştür. Tam tersi şekilde en fazla pup lipit miktarı ise E (1P:5K) ve F (0,5P:1K) besinleri ile beslenen larvalarda görülmüştür. En az pup protein miktarının G (3P:1K) besini ile beslenen larvaların puplarında olduğu gözlenmiştir. En fazla protein ise H (5P:1K) besini ile beslenen larvalarda gözlenmiştir (Tablo 6).

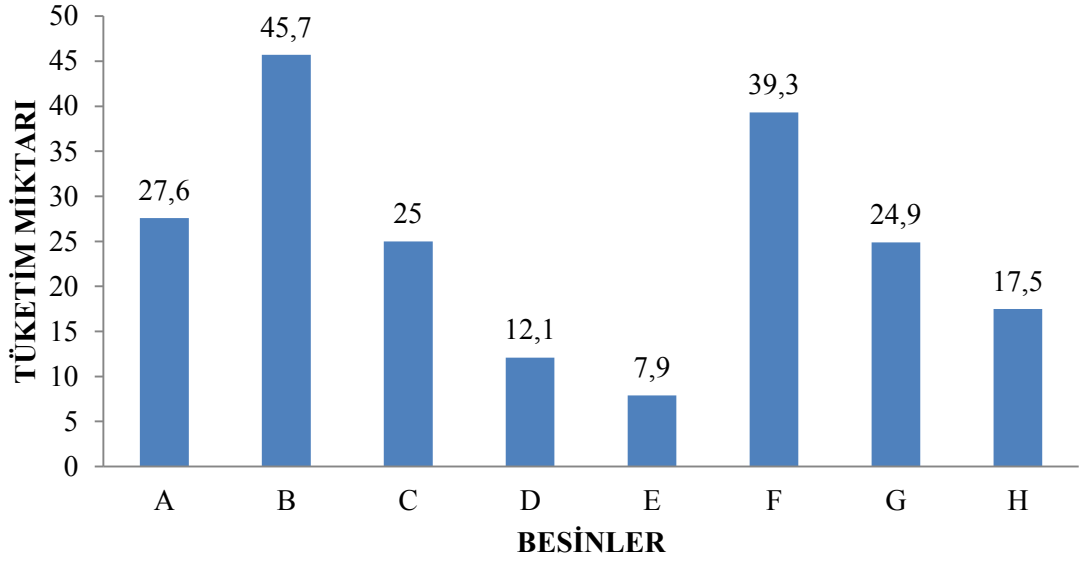
Pup kuru ağırlığının en fazla olduğu F (0,5P:1K) besini ile beslenen larvalarda pup lipit miktarının da en fazla olduğu gözlemlenmiştir. Pup kuru ağırlığının en az olduğu G (3P:1K) besini ile beslenen larvalarda pup protein miktarının da en az olduğu gözlemlenmiştir (Tablo 6).

Tablo 6. *A. alni* larvalarının karbonhidrat ve protein ihtiva ettiği besinlerde; tüketilen besin miktarı (mg), pup lipit miktarı (mg), pup protein miktarı (mg), pup kuru ağırlığı (mg) ortalama ve standart hataları

BESİN TİPİ	N	BESİN TÜKETİMİ (mg)	PUP LİPİT MİKTARI (mg)	PUP PROTEİN MİKTARI (mg)	PUP KURU AĞIRLIK (mg)	TÜKETİLEN PROTEİN MİKTARI (mg)
A	10	27,65±1,34	0,82±0,17	1,79±0,5	3,76±0,43	4,2
B	10	45,68±2,32	0,69±0,19	1,68±0,48	3,02±0,37	4,5
C	10	25,04±1,77	0,44±0,16	1,31±0,66	2,93±0,36	2,9
D	10	12,04±1,16	0,34±0,16	1,4±0,37	3,19±0,43	1,1
E	10	7,97±0,92	1,09±0,21	1,73±0,27	3,21±0,47	0,6
F	10	39,31±2,61	1,18±0,22	1,87±0,76	3,78±0,4	4,5
G	10	24,89±1,86	0,55±0,16	1,22±0,31	2,6±0,27	2,2
H	10	17,46±1,22	0,71±0,71	2,1±0,45	3,5±0,28	1,3

Gıda bakımından dengesiz besinlerle beslenen larvaların son larva dönemlerindeki tüketim miktarı (mg) Şekil 9’de; farklı besinlerde tüketim miktarının TUKEY testi sonuçları ise Tablo 7’de verilmiştir.

En fazla tüketim miktarı B (2P:1K) besini, en az tüketim ise E (1P:5K) besini ile beslenen larvalarda gözlenmektedir (Şekil 9, Tablo 7). Şekil 2’de görüldüğü gibi B (2P:1K) ve F (0,5P:1K) besinleri karbonhidrat ve protein gıdalarınca dengeli besin olan A (1P:1K) besinine göre daha fazla tüketilmiştir. Tam tersi şekilde de D (1P:5K), E (1P:0,5K) ve H (5P:1K) besinlerinin kontrol besinine (1P:1K) göre daha az tüketildiği görülmektedir. C (1P:3K) ve G (3P:1K) besinlerinin tüketim miktarları ise kontrol besininin (1P:1K) tüketim miktarına yakın olduğu görülmektedir (Şekil 9, Tablo 7).



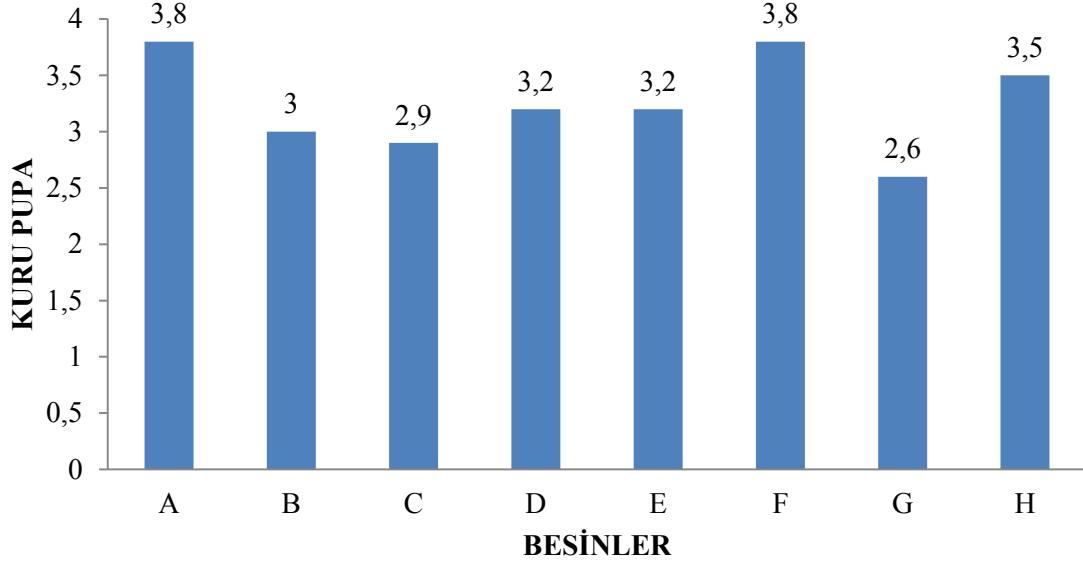
Şekil 5. Gıda bakımından dengesiz besinlerle beslenen larvaların son larva dönemlerindeki tüketim miktarı (mg)

Tablo 7’de farklı besinlerde beslenen larvaların tüketim miktarlarının çoklu SPSS TUKEY testi sonuçları verilmiştir. Buna göre C (1P:0,5K) ve G (3P:1K) besinleri hariç diğer besinlerin farklı aralıklarda olduğu tespit edilmiştir. Yalnız C (1P:0,5K) ve G (3P:1K) besinlerinin tüketim miktarları aynı aralıktadır. En fazla tüketim B (2P:1K) besininde en az tüketim ise E (1P:5K) besininde gözlenmektedir (Şekil 5, Tablo 7).

Tablo 7. Farklı oranlarda karbonhidrat ve protein içeren besinlerle beslenen larvaların son larva dönemindeki tüketim miktarı (mg) SPSS TUKEY testi sonuçları

LARVA	N	Subset for alpha = 0.05						
		1	2	3	4	5	6	7
E	10	7,97 (a)						
D	10		12,04 (b)					
H	10			17,46 (c)				
G	10				24,89 (d)			
C	10				25,04 (d)			
A	10					27,65 (e)		
F	10						39,31 (f)	
B	10							45,68(g)
Sig.		1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000

Gıda bakımından dengesiz besinlerle beslenen larvaların pup kuru ağırlığı (mg) Şekil 6’te; farklı besinlerde pup kuru ağırlığı SPSS TUKEY testi sonuçları ise Tablo 8’de verilmiştir.



Şekil 6. Gıda bakımından dengesiz besinlerle beslenen larvaların kuru pup ağırlığı (mg)

En yüksek kuru pup ağırlığı A (1P:1K) besini ile yani kontrol besini ile ve F (0,5P:1K) besini ile beslenen larvalarda; en düşük kuru pup ağırlığı ise G (3P:1K) besini ile beslenen larvalar da görülmektedir (Şekil 6). Yine Şekil 10’da görüldüğü gibi F (0,5P:1K) besini ile karbonhidrat ve proteince dengeli besin olan A (1P:1K) besini ile beslenen larvaların kuru pup ağırlıklarının aynı olduğu görülmektedir. Ayrıca F (0,5P:1K) besini hariç diğer besinlerle beslenen larvaların kuru pup ağırlığı dengeli besin olan A (1P:1K) besininden daha az olduğu görülmektedir (Şekil 6).

Proteinin sabit karbonhidratın ise farklı oranlarda olduğu besinlerle beslenen larvaların kuru pup ağırlıklarını kendi içlerinde kıyasladığımızda, karbonhidrat oranı arttığında kuru pup ağırlığının da arttığı gözlenmektedir (Şekil 6). Karbonhidratın sabit proteinin ise farklı oranlarda olduğu besinlerle beslenen larvaların kuru pup ağırlıklarını kendi içlerinde kıyasladığımızda, aralarında doğrusal bir ilişkinin olmadığı gözlenmiştir. Fakat protein oranının en fazla olduğu H (5P:1K) besininde ise kuru pup ağırlığının arttığı gözlemlenmiştir (Şekil 6).

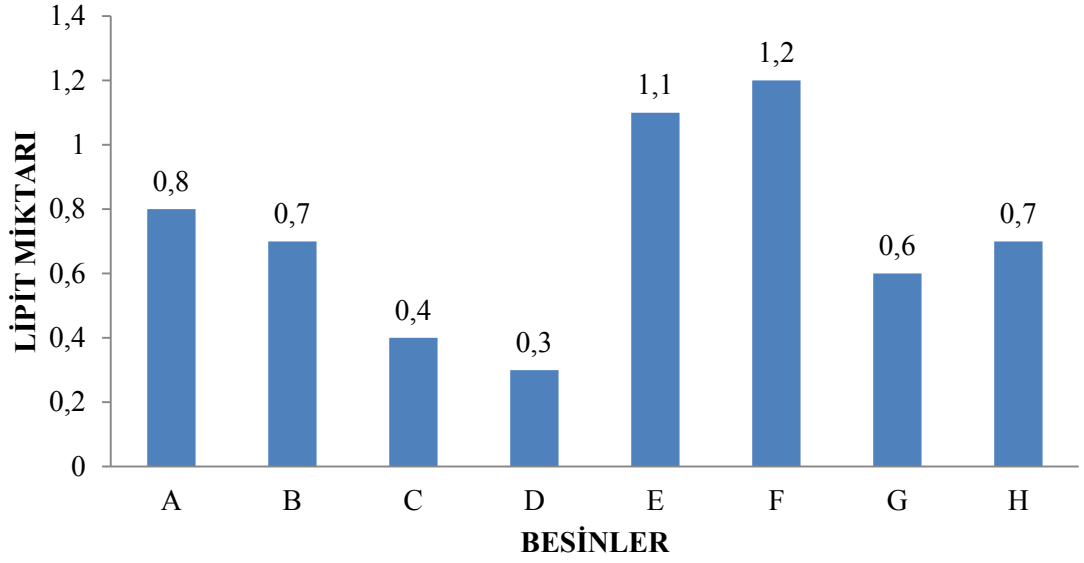
Tablo 8’de farklı besinlerde beslenen larvaların kuru pup ağırlıkları çoklu SPSS Tukey testi sonuçları verilmiştir. Tablo 8’ye göre B (2P:1K), C (1P:0,5K) ve G (3P:1K) besinleri kuru pup miktarları bakımından aynı aralıkta bulunmaktadır. B (2P:1K) ve C (1P:0,5K) besinleri, G (3P:1K) besininden farklı olarak, D (1P:3K) ve E (1P:5K) besinleriyle de aynı aralıkta bulunmaktadır. G (3P:1K) besini, D (1P:3K) ve E (1P:5K) besininden kuru pup değeri bakımından farklılık göstermektedir. Yine B (2P:1K), D (1P:3K), E (1P:5K) ve H (5P:1K) besinleri aynı aralıkta olmasına rağmen H (5P:1K) besini diğerlerinden farklı olarak kontrol (1P:1K) ve F (0,5P:1K) besinleriyle de aynı aralıkta bulunmaktadır.

Ayrıca belirtecek olursak, B (2P:1K), C (1P:0,5K), D (1P:3K), E (1P:5K) ve H (5P:1K) besinleri ile beslenen larvaların kuru pup ağırlıklarının geniş aralıkta olduğu fakat bu besinlerin içinde en geniş aralıkta olanın B (2P:1K) besininin olduğu görülmektedir (Tablo 8).

Tablo 8. Farklı oranlarda karbonhidrat ve protein içeren besinlerle beslenen larvaların kuru pup ağırlığı (mg) SPSS Tukey testi

LARVA	N	Subset for alpha = 0.05			
		1	2	3	4
G	10	2,60 (a)			
C	10	2,93 (a,b)	2,93 (a,b)		
B	10	3,02 (a,b,c)	3,02 (a,b,c)	3,02 (a,b,c)	
D	10		3,190 (b,c)	3,19 (b,c)	
E	10		3,21 (b,c)	3,21 (b,c)	
H	10			3,50 (c,d)	3,50 (c,d)
A	10				3,76 (d)
F	10				3,78 (d)
Sig.		,224	,720	,105	,720

Gıda bakımından dengesiz besinlerle beslenen larvaların pup lipit miktarı (mg) Şekil 7’de; farklı besinlerdeki pup lipit miktarı SPSS TUKEY testi sonuçları ise Tablo 9’de verilmiştir.



Şekil 7. Gıda bakımından dengesiz besinlerle beslenen larvaların pup lipit miktarı (mg)

Gıda bakımından dengesiz besinlerle beslenen larvalarda en fazla pup lipit miktarı F (0,5P:1K) besini ile en az pup lipit miktarı ise D (1P:3K) besini ile beslenen larvalarda gözlenmektedir. E (1P:5K) ve F (0,5P:1K) besinleri ile beslenen larvalardaki pup lipit miktarı kontrol besini (1P:1K) ile beslenen larvalarınkinden daha fazla olduğu görülmektedir. Pup lipit miktarı yüksek olan bu iki besinden biri karbonhidratın en fazla bulunduğu E (1P:5K) diğeri ise proteinin en az bulunduğu F (0,5P:1K) besinleridir. Ayrıca E (1P:5K) ve F (0,5P:1K) besinleriyle beslenen larvaların pup lipit miktarı birbirinden farklılık göstermemektedir (Şekil 7).

Yine Şekil 11’de göre, B (2P:1K) ve H (5P:1K) besinleri ile beslenen larvaların pup lipit miktarı aynıdır ve kontrol besini (1P:1K) ile beslenen larvalarınkinden yakınlık göstermektedir.

Dengesiz besinlerle beslenen larvaların pup lipit miktarı SPSS TUKEY testi sonuçlarına göre, E (1P:5K) ve F (0,5P:1K) besinleri ile beslenen larvaların pup lipit miktarları aynı ve dar aralıktadır (Tablo 9). C (1P:0,5K), D (1P:3K) ve G (3P:1K) besinleri ile beslenen larvaların lipit miktarları aynı aralıkta bulunmaktadır. G (3P:1K) besini C (1P:0,5K) ve D (1P:3K) besinlerinden farklı olarak B (2P:1K) ve H (5P:1K) besinleriyle de aynı aralıkta bulunmaktadır. Yani C (1P:0,5K) ve D (1P:3K) besinleri B

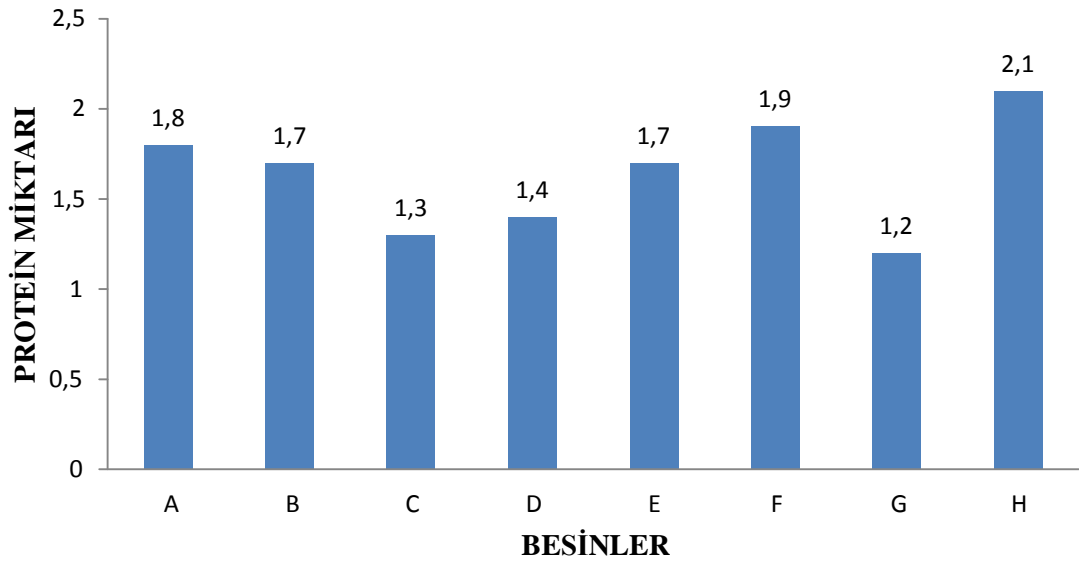
(2P:1K) ve H (5P:1K) besinlerinden pup lipit miktarı bakımından farklılık göstermektedir. Ayrıca, C (1P:0,5K), D (1P:3K) ve G (3P:1K) besinleriyle beslenen larvaların ihtiva ettikleri lipit miktarı diğer besinlerle beslenen larvalara kıyasla azdır (Tablo 9).

Tablo 9. Farklı oranlar da karbonhidrat ve protein içeren besinlerle beslenen larvaların pup lipit miktarı (mg) SPSS Tukey testi

LARVA	N	Subset for alpha = 0.05			
		1	2	3	4
D	10	0,34 (a)			
C	10	0,44 (a)			
G	10	0,55 (a,b)	0,55 (a,b)		
B	10		0,69 (b,c)	0,69 (b,c)	
H	10		0,71 (b,c)	0,71 (b,c)	
A	10			0,82 (c)	
E	10				1,09 (d)
F	10				1,18 (d)
Sig.		,142	,456	,709	,942

Gıda bakımından dengesiz besinlerle beslenen larvaların pup protein miktarı (mg) Şekil 8’de; bu besinlerde beslenen larvaların pup protein miktarı TUKEY testi sonuçları ise Tablo 10’da verilmiştir.

G 3P:1K) besini ile beslenen larvaların pup protein miktarı en fazla iken G (3P:1K) besini ile beslenen larvaların pup protein miktarı en azdır. H (5P:1K) besini ile beslenen larvaların pup protein miktarının kontrol besinine (1P:1K) göre daha fazla olduğu görülmektedir. Tam tersi şekilde C (0,5K:1P), D (1P:3K) ve G (3P:1K) besinleri ile beslenen larvaların pup protein miktarları daha azdır. Yine benzer şekilde B (2P:1K) ve E (1P:5K) besinleri ile beslenen larvaların pup protein miktarı A besini ile yani kontrol besini (1P:1K) ile birbirine yakınlık göstermektedir (Şekil 8).



Şekil 8. Gıda bakımından dengesiz besinlerle beslenen larvaların protein miktarı (mg)

Tablo 10’da gösterilen pup protein miktarı SPSS TUKEY testi sonuçlarına göre pup protein değerleri sadece iki grupta toplanmaktadır. A (1P1:K), B (2P:1K), C (1P:0,5K), D (1P:3K), E (1P:5K), F (0,5P:1K) ve G (3P:1K) besinleri ile beslenen larvaların pup protein miktarlarının aynı aralıkta olmasına rağmen C (1P:0,5K), D (1P:3K) ve G (3P:1K) besinleri diğerlerinden farklılık göstermektedir.

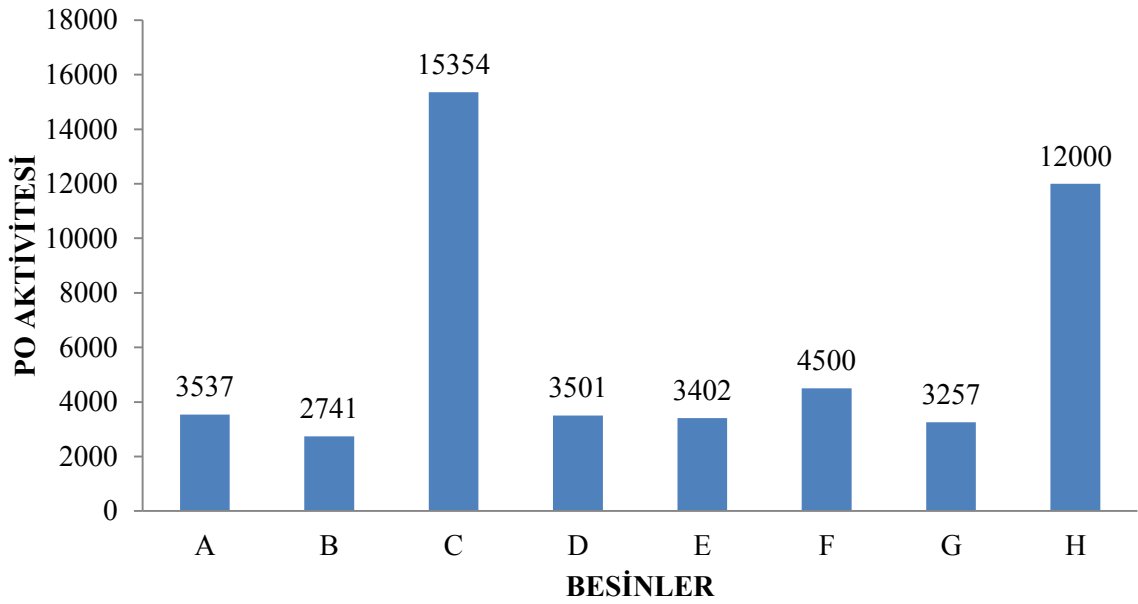
Tablo 10. Gıda bakımından dengesiz beslenen larvaların pup protein miktarı (mg) SPSS Tukey testi

LARVA	N	Subset for alpha = 0.05	
		1	2
G	10	1,22 (a)	
C	10	1,31 (a)	
D	10	1,40 (a)	
B	10	1,68 (a,b)	1,68 (a,b)
E	10	1,73 (a,b)	1,73 (a,b)
A	10	1,79 (a,b)	1,79 (a,b)
F	10	1,87 (a,b)	1,87 (a,b)
H	10		2,10 (b)
Sig.		,086	,570

A (1P1:K), B (2P:1K), E (1P:5K), F (0,5P:1K) ve H (5P:1K) besinleri ile beslenen larvaların pup protein miktarları aynı aralıkta olmasına rağmen H (5P:1K) besini diğerlerinden farklılık gösterdiği görülmektedir. A (1P1:K), B (2P:1K), E (1P:5K) ve F (0,5P:1K) besinleri ile beslenen larvalar pup protein miktarları bakımından geniş aralıktadır (Tablo 10).

3.2. Fenol Oksidaz Aktivitesi

Fenol oksidaz aktivitesi sonuçları Şekil 8’de verilmiştir. Bu grafiğe göre fenol oksidaz aktivitesi en fazla C (1P:0,5K) en az ise B (2P:1K) besinleri ile beslenen larvalarda gözlemlenmiştir.



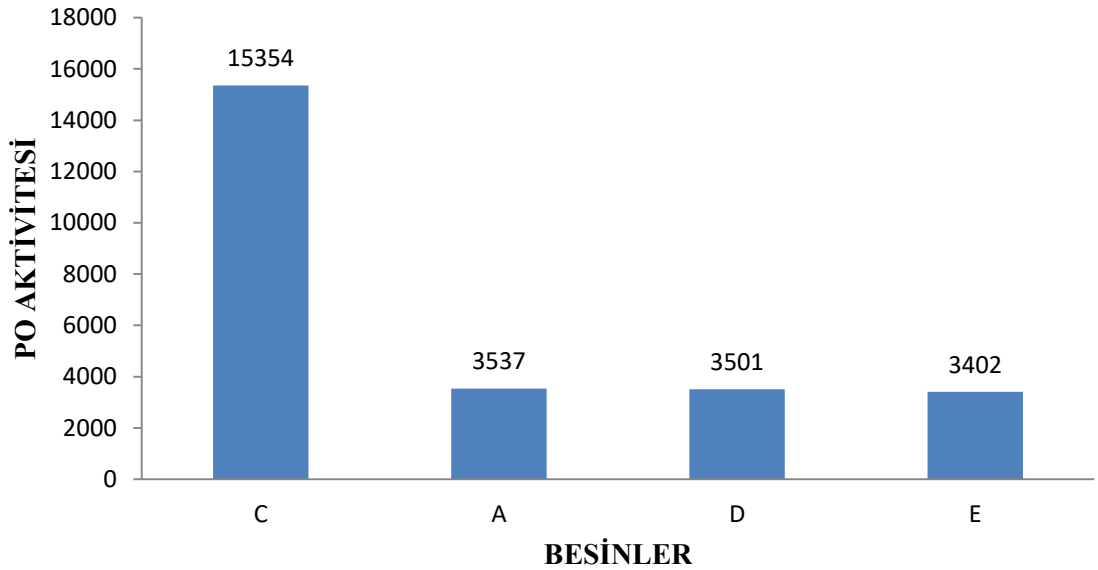
Şekil 9. Karbonhidrat ve proteince dengesiz besinlerle beslenen larvalardaki PO aktivitesi (ünite)

Genel itibariyle D (1P:3K), E (1P:5K), F (0,5P:1K) ve G (3P:1K) besinleri ile beslenen larvalarda fenol oksidaz aktivitesi ile kontrol besini ile beslenen larvaların fenol oksidaz aktivitesine yakındır (Şekil 9).

Karbonhidrat oranının en az olduğu C (1P:0,5K) ve protein oranının en fazla olduğu H (5P:1K) besinleri ile beslenen larvalarda fenol oksidaz aktivitesinin fazla

olduğu gözlenmiştir. Protein oranının en fazla olduğu ve karbonhidrat oranının en düşük olduğu besinlerle beslenen larvaların fenol oksidaz aktivitelerinin karbonhidratça ve proteince dengeli besin olan kontrol besinine (1P:1K) göre çok fazla olduğu görülmektedir (Şekil 9).

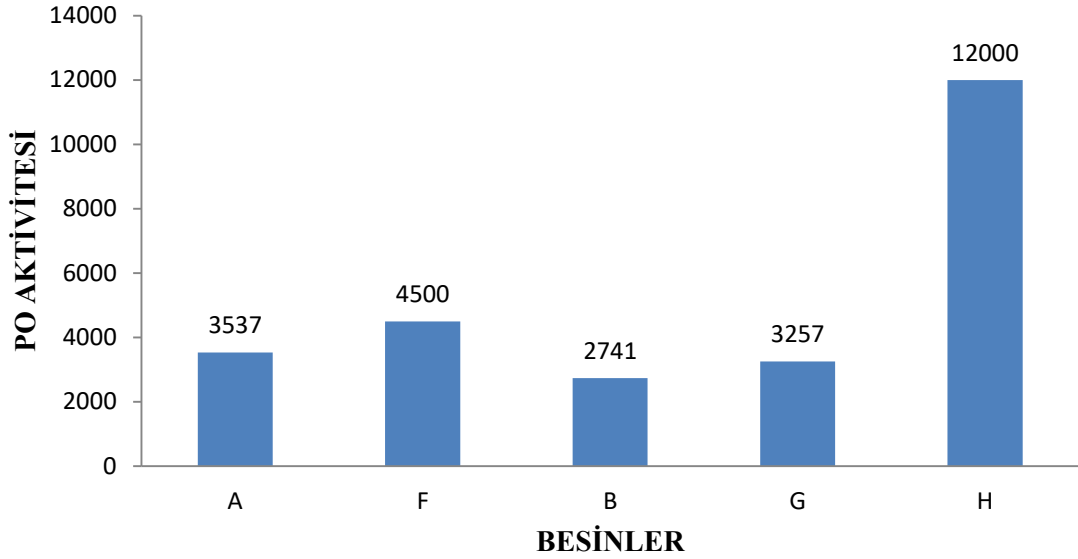
Protein oranının sabit tutulup karbonhidrat oranının değiştirildiği besinlerle, C (1P:0,5K); A (1P:1K); D (1P:3K); E (1P:5K), beslenen larvaların fenol oksidaz aktivitesi kendi içlerinde karşılaştırıldığında karbonhidrat oranının arttıkça fenol oksidaz aktivitesinin düştüğü belirlenmiştir. Benzer şekilde proteinin farklı oranlarda karbonhidratın ise sabit olduğu besinlerle beslenen larvaların fenol oksidaz değerleri incelendiğinde doğrusal bir azalış ya da bir artış görülmemektedir. Fakat protein oranının en az olduğu F (0,5P:1K) besini ve protein oranının en fazla olduğu H (5P:1K) besinleri ile beslenen larvaların fenol oksidaz aktivitesinin kontrol besinine göre daha fazla olduğu görülmektedir (Şekil 10).



Şekil 10. Karbonhidratça dengesiz besinlerle beslenen larvaların PO aktivitesi (ünite)

Sonuç olarak, hemolenf fenol oksidaz aktivite sonuçları incelendiğinde besindeki karbonhidrat miktarının artışının (A (1P:1K), D (3K:1P), E (5K:1P)) fenol oksidaz aktivitesini önemli oranda etkilemediği; fakat besinde çok düşük oranda karbonhidrat olması (C (0,5K:1P)) durumunda fenol oksidaz oranının ciddi oranda artış

gözlendiği tespit edilmiştir (Şekil 11). Protein oranının değişmesi ise fenol oksidaz aktivitesini değiştirmiştir. Protein iki kat artırıldığında PO aktivitesinin azaldığı, 3-5 kat artırıldığında ise kontrol grubuna göre artış görüldüğü belirlenmiştir. Yine karbonhidrat sonuçlarına benzer şekilde proteinin kontrol grubuna göre yarıya indirilmiş olması PO aktivitesini tetiklemiştir (Şekil 11).



Şekil 11. Proteince dengesiz besinlerle beslenen larvaların PO aktivitesi (ünite)

A. alni larvalarının karbonhidrat ve protein ihtiva ettiği besinlerde; tüketilen besin miktarı, pup lipit miktarı, pup protein miktarı ve pup kuru ağırlığının arasında ilişkinin olup olmadığı SPSS korelasyon testi ile belirlenmiştir. Bu testin sonuçları ise Tablo 11’de gösterilmiştir.

Tablo 11’e göre; *A. alni* larvalarının tüketim miktarı ile tüketilen protein miktarı arasında pozitif yönde bir korelasyon mevcutken tüketim miktarı ile pup lipit miktarı, pup protein miktarı, pup kuru ağırlığı ve PO aktivitesi arasındaki ilişki önemsizdir. Benzer şekilde pup protein miktarı ile pup lipit miktarı ve kuru pup ağırlığı arasında pozitif korelasyon mevcutken pup protein miktarı ile tüketim miktarı, tüketilen protein miktarı ve PO aktivitesi arasındaki ilişki önemsizdir.

Tablo 11. *A. alni* larvalarının karbonhidrat ve protein ihtiva ettiği besinlerde; tüketilen besin miktarı (mg), pup lipit miktarı (mg), pup protein miktarı (mg), pup kuru ağırlığı (mg) ve PO aktivitesi (ünite) SPSS korelasyon sonuçları

	Tüketilen Besin Miktarı (mg)	Pup Lipit Miktarı (mg)	Pup Protein Miktarı (mg)	Pup Kuru Ağırlığı (mg)	Tüketilen Protein Miktarı (mg)	PO Aktivite (ünite)
Tüketilen Besin Miktarı (mg)	1 Pearson Korelasyon Sig. (2-tailed) N 8					
Pup Lipit Miktarı (mg)	0,206 Pearson Korelasyon Sig. (2-tailed) N 8	1 8				
Pup Protein Miktarı (mg)	0,283 Pearson Korelasyon Sig. (2-tailed) N 8	0,723* 0,043 8	1 8			
Pup Kuru Ağırlığı (mg)	0,099 Pearson Korelasyon Sig. (2-tailed) N 8	0,538 0,169 8	0,841** 0,009 8	1 8		
Tüketilen Protein Miktarı (mg)	0,931** Pearson Korelasyon Sig. (2-tailed) N 8	0,244 0,561 8	0,306 0,460 8	0,304 0,465 8	1 8	
PO Aktivite (ünite)	-0,146 Pearson Korelasyon Sig. (2-tailed) N 8	-0,341 0,409 8	-0,028 0,947 8	-0,076 0,858 8	-0,147 0,728 8	1 8

** . Korelasyon 0,01 seviyesinde anlamlı (2-tailed).

* . Korelasyon 0,05 seviyesinde anlamlı (2-tailed).

Pup lipit miktarı ile tüketim miktarı, pup kuru ağırlığı, tüketilen protein miktarı ve PO aktivitesi arasında; pup kuru ağırlığı ile tüketim miktarı, pup lipit miktarı, tüketilen protein miktarı ve PO aktivitesi arasında; tüketilen protein miktarı ile pup lipit

miktarı, pup protein miktarı, pup kuru ağırlığı ve PO aktivitesi arasında; PO aktivitesi ile tüketim miktarı, pup lipit miktarı, pup protein miktarı, pup kuru ağırlığı ve tüketilen protein miktarı arasında önemli derecede bir ilişki belirlenmemiştir (Tablo 11).

4. TARTIŞMA ve SONUÇ

Çalışmamızda, *A. alni* larvalarının gıda bakımından dengesiz 8 farklı besinle beslenme sonuçlarının pup protein miktarı, pup lipit miktarı ve immun sistem fonksiyonlarına olan etkisi araştırılmıştır. Bu çalışmanın temel amacı ise besin protein kalitesinin böceğin immun sistem faaliyetlerine olan etkileridir. Besin kalitesi ile tüketim miktarı, pup ağırlığı, pup lipit miktarı, pup protein miktarı ve fenol oksidaz aktivitesi arasındaki nedensel ilişkileri keşfetmek çalışmamızın amaçlarındandır. Bulgularımız, sindirim sonrası düzenlenmeler ve gelişimin larvaların tüketmiş olduğu gıdalara bağlı olarak değiştiğini ve farklı gıdalarla beslenmenin immun sistem fonksiyonlarını etkilediğini göstermektedir. *A. alni* larvaları tüketmiş olduğu besinlerdeki gıda içeriğine bağlı olarak immun sistem faaliyetlerini düzenlemeye çalışmaktadır.

Gıda bakımından dengesiz besinlerle beslenen larvaların son larva dönemlerindeki tüketim miktarına baktığımızda, gıdaca dengeli besin olan A (1P:1K) kontrol besinine göre farklı oldukları gözlemlenmiştir. B (2P:1K) ve F (0,5P:1K) besinlerindeki tüketim miktarının kontrol besinine göre daha fazla olduğu belirlenmiştir. Davranışsal ve fizyolojik çalışmalar; herbivor böceklerin farklı kalitedeki gıda kaynaklarını kolayca ayırt edebildiklerini göstermiştir (Behmer ve Joern, 1993, 1995). Buna ek olarak, böcekler besinlerdeki dengesizlikleri gıdalardan eksik besinleri sağlayarak telafi edebilir (Waldbauer ve Friedman, 1991). Yani böcekler, gıda konsantrasyonundaki azalmaya karşı genellikle tolerans yeteneğine sahiptirler. Gıda konsantrasyonundaki düşüşü ya besin tüketimini artırarak (Yanar, 2008) ya da gıda kullanım verimini değiştirerek kalıtsal olmayacak şekilde telafi ederler. Bu durum gıda konsantrasyonunun düşük olduğu F (0,5P:1K) besiniyle beslenen larvaların kontrol besini olan A (1P:1K) besinine göre tüketim miktarını artırmaları ile uygunluk göstermektedir. Gıda konsantrasyonu düşük olan F (0,5P:1K) besininin tüketimindeki artış, telafi edici beslenme ile açıklanabilir (Bernays, 1998). Despland ve Noseworthy (2006), *Malacosoma disstria* larvaları ile yaptıkları çalışmada B (2P:1K), C (1P:0,5K) ve F (0,5P:1K) besinlerinde olduğu gibi P:K ortalaması düşük olan besinle beslenen larvalar ile P:K değerleri dengeli besinle beslenen larvaların toplam besin tüketimi

arasında fark olmadığını göstermişlerdir. Bu yönüyle çalışmamızdan farklılık göstermektedir. Yanar (2007), *Lymantria dispar* ile yapmış olduğu çalışmada, larvaların P:K değerleri düşük olan besinle beslendiklerinde, larvaların besin tüketimini arttırdıklarını belirlemiştir. Bu durum bizim çalışmamızdaki B (2P:1K) ve F (0,5P:1K) besinleri ile beslenen larvaların tüketim miktarlarının fazla oluşuyla uygunluk göstermektedir. F (0,5P:1K) besinleri gibi P:K değerleri düşük besinlerde toplam tüketim miktarının kontrol besinine göre artması; “telafi edici beslenme” gerekli gıdaların düşük konsantrasyonda olduğu zaman daha çok yenmesi muhtemelen böceklerin tipik bir özelliğidir (Bernays, 1998).

P:K dengesizliği fazla olan D (1P:3K), E (1P:5K), G (3P:1K) ve H (5P:1K) besinlerinde tüketim miktarının azalması literatür ile uygunluk göstermektedir (Altun, 2008). Larva, gıda dengesizliği fazla olan bu besinlerde, tüketim miktarını besinde fazla olan gıda miktarına göre ayarlamış olabilir.

Çekirge (*Ageneotettix deorum*), düşük konsantrasyonda azot ihtiva eden besinlerle beslenmesine karşın vücut dokularındaki toplam azot seviyesini korumaktadır (Joern ve Behmer, 1997). Bizim çalışmamızda da F (0,5P:1K) besini ile beslenen larvalarda daha fazla tüketim görülmüş ve yine bu besinle beslenen larvalarda pup protein miktarının fazla ama kontrol besinine yakın bir değer olduğu gözlemlenmiştir. Vücut gereksinimleri ve besindeki gıda miktarı arasındaki konsantrasyon farklarını telafi etmek için, besinin önemli miktarda dönüştürülmesi gerekir (Joern ve Behmer, 1997). Çalışmamızda, *A. alni* larvaları düşük konsantrasyonda protein içeren besinle beslenmesine rağmen yüksek pupa ağırlığına ve pupa protein miktarına ulaşmıştır. Besindeki protein ve karbonhidratı etkili bir şekilde dönüştürmüş olabilir.

Çalışmamızda pup ağırlığının en fazla dengeli besin olan A (1P:1K) ve dengesiz besin olan F (0,5P:1K) besinleri ile beslenen larvalarda olduğu gözlemlenmiştir. Bunun dışında proteinin sabit karbonhidratın ise farklı konsantrasyonlarda olduğu besinlerle beslenen larvaların kuru pup ağırlıklarını kendi içlerinde kıyasladığımızda, karbonhidrat konsantrasyonu arttığında kuru pup ağırlığının da arttığı gözlenmektedir. Literatürde, protein miktarının fazla olduğu besinlerle beslenen larvaların gıda bakımından dengeli

besinlerle beslenen larvalarla karşılaştırıldığında önemli derecede küçük puplar olduğuna ilişkin sonuçlar mevcuttur (Honek, 1993; Lee vd., 2002). Bizim çalışmamızda ise en küçük pup ağırlığı, protein miktarının en fazla olduğu H (5P:1K) besini ile beslenen larvalarda değil G (3P:1K) besini ile beslenen larvalarda gözlemlenmiştir. Başka bir çalışmada ise Schroeder (1986), katabolize edilen ve dışkılanan fazla proteinin metabolik faaliyetlerini artırdığını ve bu nedenle proteini fazla olan besinlerde beslenen larvaların pup ağırlıklarının azaldığını ileri sürmüştür. Çalışmamızda, G besinindeki tüketim miktarının H besinine göre daha fazla olduğu tespit edilmiştir (Tablo 6). Tüketim miktarı fazla olmasına karşılık pupa kuru ağırlığı H besininde beslenen larvaların pup kuru ağırlıklarından daha düşüktür. 3P:K (G) besin çeşidiyle beslenen larvalar, beslenme esnasında almış oldukları fazla karbonhidratı glukoneogenez yoluyla depolamış ya da solunum ile karbonhidratın fazlasını harcamış olabilirler (Altun, 2008). Benzer şekilde, karbonhidrat miktarı fazla olan D (1P:3K) ve E (1P:5K) besininde pup ağırlığının azalmasının nedeni de larvaların tükettikleri aşırı karbonhidratı solunum hızlarını artırarak harcamaları olabilir (Lee vd., 2002).

Çalışmamıza göre protein miktarının en az olduğu F (0,5P:1K) ve karbonhidrat miktarının en fazla olduğu E (1P:5K) besinleri ile beslenen larvalardaki pup lipit miktarının dengeli bir besin olan A (1P:1K) besinine göre daha fazla olduğu tespit edilmiştir. Bu sonuç, Raubenheimer ve Simpson'un (2003), *L. migratoria* ile yapmış oldukları çalışma ile uygunluk göstermemektedir. Kurt örümceklerinin (*L. migratoria*) proteini az besinlerle beslenmesi sonucu lipit birikiminin düşük olduğu tespit edilmiştir (Mayntz ve Toft, 2001). Bu sonuç da çalışmamızdan farklılık göstermektedir. Larvalar ve çekirgelerle (Raubenheimer ve Simpson, 2003) ve Raubenheimer ve Jones'in (2006) *Blatella germanica* ile yapmış olduğu çalışmalarda proteine göre aşırı miktarda karbonhidrat içeren besinlerle beslenen larvaların puplarının lipit içeriğinin artış gösterdiği ifade edilmiştir. Çalışmamızda da E (1P:5K) besini ile beslenen larvaların pup lipit içeriğinin dengeli besine olan A (1P:1K) besinine göre daha fazla lipit içermesi literatürü destekler niteliktedir (Yanar, 2007; Altun, 2008). E (1P:5K) besini gibi yüksek karbonhidrat içeriğine sahip besinlerle beslenen larvalar, karbonhidratın bir kısmını dönüştürüp lipit olarak depolamış olabilir. Yine başka bir çalışmada; aşırı karbonhidrat alımı vücutta yağ olarak depolanır; bu da obezite ile sonuçlanabilir (Altun,

2008). Çalışmamızda da karbonhidrat içeriğinin fazla olduğu E (P:5K) besini ile beslenme sonucu pup lipit miktarının fazla olduğu görülmektedir. Aşırı alınan gıdalardan kaçınmanın bir yolu, bazı herbivor ve omnivorlarda görüldüğü gibi fakültatif beslenmeye bağlı termogenez olarak bilinen bir yöntem ile düşük protein içeriği olan besin ile beslenen canlılarda alınan aşırı karbonhidratı yakmak için metabolizma hızının artırılmasıdır (Trier ve Mattson, 2003). Fakültatif beslenmeye bağlı termogenez, büyük ölçüde yağ depolama maliyetleri arasında dengeyi yansıtacak şekilde ve yağ depoları uzun vadede meydana gelen gıda kıtlıklarında enerji rezervleri olarak istihdam edilmesi beklenebilir (Warbrick vd., 2006).

Protein içeriği fazla olan B (2P:1K), G (3P:1K) ve H (5P:1K) besinlerindeki larvaların pup lipit miktarlarının kontrol grubuna göre önemli derecede düşük olduğu görülmektedir. Protein içeriği karbonhidrat içeriğine göre nispeten fazla olan besinlerle beslenen larvalarda azotun lipite dönüşme veriminde dikkat çekici bir azalma görülmektedir. Bu durum, larvaların yedikleri fazla miktardaki proteini dışkılarıyla ürik asit veya amonyum olarak vücutlarından çıkarmalarıyla açıklanabilir (Lee vd., 2002).

Agelastica alni larvalarında korelasyon sonuçlarına göre tüketilen besin miktarıyla tüketilen protein miktarı arasında pozitif bir korelasyon tespit edilmiştir (Tablo 11). Bu sonuçlar Altun (2008)'in *Malacosoma neustria* larvalarıyla yapmış olduğu çalışmanın sonuçlarını destekler niteliktedir. Larvalar için protein ve karbonhidrat iki önemli makromoleküldür. Fakat, fekondite ve gelişim için tüketilen protein miktarı daha önemlidir (Roeder vd., 2014). Hahn (2005), *schistocerca americana* larvalarıyla yapmış olduğu çalışmasında larva evresinde alınan gıdaların lipid depolama ve büyüme üzerinde etkili olduğunu belirlerken protein depolama üzerinde etkili olmadığını tespit etmiştir. Sonuçlarımıza göre tüketilen besin dolayısıyla tüketilen protein miktarı hem lipid depolamada hem de protein depolamada etkilidir. Pupa protein miktarıyla pup kuru ağırlığının ilişkili olmasının nedeni de bu bağlantı olabilir.

Beslenme; sağlık, refah ve organizmaların üreme başarısını etkileyen sonuçlarıyla birlikte patojenlere karşı bağışıklık, savunma ve direnç için kritik öneme sahiptir ve aynı zamanda derin ekolojik ve evrimsel etkileri vardır (Ponton vd., 2011).

Fitofaj böcekler için besin kalitesinde farklılıklar muhtemeldir. Çalışmalar, immün yeteneğinde besin miktarından ziyade besin kalitesinin etkili olduğunu göstermiştir (Klemola vd., 2007; Kapari vd., 2006). Protein ve karbonhidrat gibi makroğdaların böceklerin bağışıklık sistemi ile yabancı bileşenleri arasındaki mücadeleyi hafiflettiği bilinmektedir (Ponton vd., 2011). Çalışmamızda, farklı gıda kalitesindeki besinler kullanılarak beslenmenin immün sistem elemanlarından birisi olan PO aktivitesi üzerine olan potansiyel etkisi incelenmiştir.

Omurgasız bağışıklık sistemi, fenoloksidaz-profenoloksidaz (PO–PPO) sistemi içerir. PO, ökaryotik parazitlere karşı kullanılan oksidatif ve melanizm bir savunma bileşenidir (Cerenius ve Soderhall, 2004). Bu aktivite böceklerde doğuştan gelen bağışıklık sisteminin önemli bileşenidir ve potansiyel patojen saldırılarına karşı ifade edilmektedir (Lee vd., 2008). PO, virüsler, bakteriler, mantarlar ve metazoan parazitler gibi parazitler bir dizi karşı aktivite çok daha geniş bir spektruma sahip olduğu görülmektedir (Wilson vd., 2001). PO enzimleri kendinden olmayanları tanıma, yara iyileşmesi, sertleşme, sitotoksik aktiviteleri ve hem humoral hem hücrel kapsülleme gibi aktivitelerin aralığında etkili olduğu görülmüştür. Bu da farklı konsantrasyonlardaki gıdalarla beslenen larvaların immün sistem fonksiyonlarını değerlendirmek için fenoloksidaz etkinliğinin ölçülmesini desteklemektedir.

Şekil 9’da görüldüğü üzere farklı kalitedeki besinlerle beslenen larvaların PO aktiviteleri farklılık göstermektedir. Bu sonuçlara göre, en yüksek PO aktivitesi C (1P:0,5 K) ve H (5P:1K) besinlerinde beslenen larvalarda tespit edilmiştir. İki besinin ortak özelliği, protein miktarının karbonhidrat miktarına göre fazla olmasıdır. Diyetdeki protein eksikliği böceklerin immün sistemini etkileyebilir (Srygley vd., 2009). Protein bakımından zengin besinlerle beslenen Spodoptera larvaları karbonhidratça zengin olan besinlerle beslenen larvalara göre viral patojenlere karşı daha dirençlidir (Lee vd., 2006). Hemolenfteki PO aktivitesi hastalıklara karşı direncin ölçülmesinde kullanılabilir (Adamo, 2004). Dolayısıyla da PO aktivitesinin yüksek oluşu patojenlere karşı direncin yüksek olması şeklinde yorumlanabilir. İmmün savunması, enerjiye ihtiyaç duyar ve bu durum proteinlerin kaybıyla sonuçlanır (Lochmiller ve Deerenberg, 2000). Laboratuvar çalışmaları, Spodoptera larvalarının bağışıklık yeteneğinde proteinin karbonhidrattan

daha önemli olduğu göstermiştir (Lee vd., 2006). Srygley vd. (2009), aşırı miktarda protein içeren besinlerle beslenen mormon çekirgelerinin gıda yoksunluğunun bir sonucu olarak PO aktivitesinin arttığını belirlemişlerdir. Lee vd. (2008), mormon çekirgelerinde protein eksikliğinin PO aktivitesinin azalmasına neden olduğunu tespit etmişlerdir. Çalışmamız, literatürdeki bu sonuçları destekler niteliktedir. Protein miktarı karbonhidrat miktarına göre fazla olan besinlerde beslenen larvaların PO aktivitesinin artışının nedeni, gıda dengesizliğini larvaların stres durumu olarak algılaması olabilir. Tıpkı popülasyon yoğunluğunda veya parazitlere karşı verdiği tepki gibi PO aktivitesini artırmış olabilir (Klemola vd., 2007). Karbonhidrat miktarının protein miktarına göre fazla oluşu da gıda dengesizliği durumudur. Fakat, larvalar için PO aktivitesini belirleyen husus protein miktarıdır (Lee vd., 2006). Benzer sonuçlar, Klemola vd. (2007) sonbahar güvesiyle yapmış oldukları çalışmalarda da tespit edilmiştir. Düşük kaliteli besinler, sonbahar güvelerinin strese girmelerine dolayısıyla da yüksek PO aktivitesi göstermelerine neden olmaktadır.

Povey vd. (2009), Spodoptera larvalarının patojenlere karşı tepki protein alımlarını artırdığını tespit etmişlerdir. Çalışma sonuçlarımızda ise böyle bir genellemeden bahsetmek mümkün değildir (Tablo 6).

Klemola vd. (2007), sonbahar güvesinde pupa ağırlığıyla PO aktivitesi arasında negatif bir korelasyon tespit etmiştir. Sonuçlarımıza göre *A. alni* larvalarında pupa ağırlığıyla PO aktivitesi arasında bir korelasyon tespit edilememiştir (Tablo 11).

Çalıştığımız yapay besinlerle beslenen larvaların tüketim miktarı incelendiğinde B (2P:K) besiniyle beslenen larvaların tüketim miktarının en fazla olduğu, buna karşılık fenol oksidaz seviyesinin en düşük olduğu tespit edilmiştir. Fenol oksidaz-profenol oksidaz sistemi ökaryotik organizmalara karşı savunma amaçlı olarak kullanılan bir sistemdir (Vogelweith vd., 2015). Dolayısıyla fenol oksidaz seviyesinin düşük olması hastalıklara yatkınlığı artırabilir. Bu bulgudan da anlaşılacağı üzere aşırı beslenme bağışıklık fonksiyonunu bozabilir ve buna bağlı metabolik bozukluklar, simbiyotik ve ortakçı mikrobiyota ilişkisini bozabilir ve bulaşıcı hastalık yatkınlığı artırır (Amar vd., 2007).

C (1P:0,5K), H (5P:1K) ve F (0,5P:1K) besinleri ile beslenen larvaların fenol oksidaz aktivite sonuçlarında görüldüğü gibi gıdalarda protein ve karbonhidrat alımının değişiklik göstermesi bağışıklık özelliklerini belirgin şekilde etkileyebilir (Cotter vd., 2011). Böcek biyolojisinin sayısız yönleri ile immuokompetansın önemi göz önüne alındığında, bu bulgu böceklerin beslenme, organizma fonksiyonları ve ekoloji arasındaki bağlantıları anlamak için önemli etkileri vardır (Lee vd., 2008).

Beslenme, konak bağışıklık tepkisinin önemli bir modülatörü olarak görünmektedir. Örneğin, gıdaca yoksunluk bağışıklık yanıtının azalmasına, patojen enfeksiyon direncinin düşmesine ve bazen patojenik enfeksiyona daha fazla toleransa yol açar. Ayrıca gıdalarda protein ve karbonhidrat alımının değişiklik göstermesi bağışıklık özelliklerini belirgin şekilde etkileyebilir (Vogelweith vd., 2015).

KAYNAKLAR

- Abisgold, J. D. and Simpson, S. J., 1987.** The physiology of compensation by locust for changes in dietary protein. *Journal of Experimental Biology*, 129, 329-346.
- Abisgold, J. D. and Simpson, S. J., 1988.** The effect of dietary protein levels and haemolymph composition on the sensitivity of maxillary palp chemoreceptors of locust. *Journal of Experimental Biology*, 135, 215-229.
- Adamo, S. A., 2004.** Estimating disease resistance in insects: phenoloxidase and lysozyme-like activity and disease resistance in the Cricket *Gryllus texensis*. *Journal of Insect Physiology*, 50, 209–216.
- Adamo, S. A., Jensen, M. and Younger, M., 2001.** Changes in lifetime immunocompetence in male and female *Gryllus texensis* (formerly *G. integer*): Trade-Offs Between Immunity and Reproduction. *Animal Behaviour*, 62, 417–425.
- Aksoy, H. A., Bahadırođlu, C. and Kayabaşı, R., 2015.** X-ışınının *Sesamia nonagrioides* Lefebvre (Lepidoptera: Noctuidae)'nın pupalarında toplam protein, karbonhidrat ve lipit miktarına etkileri üzerine arařtırmalar. *Adıyaman Üniversitesi, Fen Bilimleri Dergisi*, 5, 14-23.
- Alaux, C., Ducloz F., Crauser D. and Conte D., 2009.** Diet effects on honeybee immunocompetence. *Abeilles et Environnement, Laboratoire Biologie et Protection de L'abeille, Domaine Saint-Paul, 84914 Avignon, France.* DOI:10.1098/2009.0986.
- Allen, S.E., Grimshaw, H. M., Parkinson, J. A., Quarmby, C. and Roberts, J. D., 1986.** Blackwell Scientific Publications, Oxford. *Chemical Analysis*. In: Champman, S.B. (Eds) *Methods in Plant Ecology*, 411-466.
- Altun, N., 2008.** *Malacosoma neustria* L. (Lepidoptera:Lasiocampidae)'nın besin seçimi ve gelişmesine etki eden kimyasal faktörlerin geometrik analizlerle belirlenmesi. *Ondokuz Mayıs Üniversitesi, Fen Bilimleri Enstitüsü, Samsun*, 78 s. and Hall, London. 307 pp.
- Amar S., Zhou Q., Shaik-Dasthagirisaheb Y. and Leeman S., 2007.** Diet-induced obesity in mice causes changes in immune responses and bone loss manifested by bacterial challenge. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 104, 20466–20471.
- Ashida, M. and Brey, P. T., 1997.** Recent advances in research on the insect prophenoloxidase cascade. *Molecular Mechanisms of Immune Responses in Insects* (eds D. Hultmark & P.T. Brey), pp. 135–172. Chapman and Hall, London.
- Babin, A., Biard, C. and Moret, Y., 2010.** Dietary supplementation with carotenoids improves immunity without increasing its cost in a crustacean. *The American*

Naturalist, 176, 234–241.

- Barlow, J. S., 1966.** Effects of diet on the composition of body fat in *Lucilia sericata* (Meigen). *Nature*, 212, 1478-1479.
- Barthel, A., Kopka I., Vogel H., Zipfel P., Heckel D. G. and Groot A. T., 2014.** Immune defence strategies of generalist and specialist insect herbivores. *Proceedings of the Royal Society Biological Sciences*, 281, 20140897.
- Başhan, M., 1996.** Effects of various diets on the total lipid compositions the black cricket *Melanogryllus desertus* Pall. *Turkish Journal of Zoology*, 20, 376-379.
- Baur, R. and Rank, N. E., 1996.** Influence of quality and natural enemies on the life history of the alder leaf beetles *Agelastica alni* and *Linnaeidae aenea*. In Jolivet PHA. and Cox M (eds) *Chrysomelidae Biology*. *Ecological Studies*, 173-194. SPB Academic Publishing, Amsterdam.
- Beck, S. D., 1960.** Growth and development of the greater wax moth, *Galleria mellonella* (L.)(Lepidoptera: Galleriidae). *Wisconsin Academy of Sciences, Arts & Letters*, 49, 137-149.
- Behmer, S. T. and Joern, A., 1993.** Diet choice by a grass-feeding grasshopper based on the need for a limiting nutrient. *Functional ecology*, 522-527.
- Behmer, S. T. and Joern, A., 1994.** The influence of proline on diet selection – sex-specific feeding preferences by the grasshoppers *Ageneotettix deorum* and *Phoetaliotes nebrascensis* (Orthoptera: Acrididae). *Oecologia*, 98, 76–82.
- Bernays, E. A., 1998.** Evolution of feeding behaviour in insect herbivores. *Bioscience*, 48, 35-45.
- Bernays, E. A., 2003.** *Comprehensive insect physiology biochemistry and pharmacology*. Regulation: Digestion, Nutrition, Excretion. 4, 1-28. ISBN 008026501.
- Boman, H. G., Hultmark, D., 1987.** Cell-free immunity in insects. *Annual Review of Microbiology*, 41, 103-126.
- Borzoui, E., Naseri, B. and Namin, F. R., 2015.** Different diets affecting biology and digestive physiology of the *Khapra beetle*, *Trogoderma granarium* everts (Coleoptera: Dermestidae). *Journal of Stored Products Research*, 62, 1-7.
- Candy, D. J. and Kilby, B. A., 1975.** *Insect biochemistry and function* Chapman and Hall, London. 307 pp.
- Cerenius, L. and Soderhall, K., 2004.** The prophenoloxidase-activating system in invertebrates. *Immunological Reviews*, 198, 116–126.

- Chambers M. C. and Schneider D. S., 2012.** Pioneering immunology: insect style. *Current Opinion in Immunology*, 2012, 24:10–14. DOI:10.1016/j.coi.2011.11.003.
- Chapman R. F., 1998.** The insects: structure and function. 4th Edition. Cambridge University Press, UK. 770 pp.
- Chapman R. F., 2003.** Contact chemoreception in feeding by phytophagous insects. *Annual Review of Entomology*, 48, 455–84.
- Chernysh, S., Cociancich, S., Briand, J. P., Hetru, C. and Bulet, P. 1996.** The inducible antibacterial peptides of the hemipteran insect *Palomena prasina*: identification of a unique family of proline-rich peptides and of a novel insect defensin. *Journal of Insect Physiology*, 42, 81-89.
- Chew, B. P. and Park, J. S., 2004.** Carotenoid action on the immune response. *American Society for Nutrition*, 134, 2575–2615.
- Cotter S. C., Simpson S. J., Raubenheimer D. and Wilson K., 2010.** Macronutrient balance mediates trade-offs between immune function and life history traits. *Functional Ecology*, 25, 186–198.
- Cotter, S. C., Simpson, S. J., Raubenheimer, D. and Wilson, K., 2011.** Macronutrient balance mediates trade-offs between immune function and life history traits. *Functional Ecology*, 25, 186–198.
- Coustau, C., Carton, Y., Nappi, A., Shotkoski, F. and ffrench-Constant, R., 1996.** Differential induction of antibacterial transcripts in *Drosophila* susceptible and resistant to parasitism by *Leptopilina boulardi*. *Insect Molecular Biology*, 5(3), 167-172.
- Dadd, R. H., 1983.** Essential fatty acids: insects and vertebrates compared in metabolic aspects of lipid nutrition in insects (Ed. By Mittler, T. E. and Dadd, R. H.). 107-147. Westview Pres, Boulder, Colorado.
- Dadd, R. H., 1985.** Nutrition: organisms. In: Kerkut GA, Gilbert LI (eds) *Comparative Insect Physiology, Biochemistry and Pharmacology*, vol 4. Pergammon, Oxford, 177-217.
- Despland E. and M. Noseworthy., 2006.** How well do specialist feeders regulate nutrient intake? Evidence from a gregarious tree-feeding caterpillar. *The Journal of Experimental Biology*, 209, 1301-1309.
- Ditzenberger, G. 2009.** Nutritional support of very low birth weight newborns. *Critical Care Nursing Clinics of North America*, 21(2), 181–94.
- Downer, R. G. H. and Matthews, J. R., 1976.** Patterns of lipid distribution and utilization in insect. *American Zoologist*, 16, 733-745. DOI: 10.1093/icb/16.4.733.

- Dunn, P. E., 1986.** Biochemical aspects of insect immunology. Annual Review of Entomology, 31, 321-339.
- Dunn, P. E. and Drake, D. R., 1983.** Fate of bacteria injected into naive and immunized larvae of the Tobacco Hornworm *Manduca sexta*. Journal of Invertebrate Pathology, 41, 77- 85.
- During, K., Porsch, P., Mahn, A., Brinkman, O. and Gieffers, W., 1999.** The non-enzymatic microbial activity of lysozymes. FEBS Letter, 449, 93-100.
- Dursun, O., 2009.** DDVP' nin (Dichlorvos) subletal dozlarının *Galleria mellonella* (L.)' nin protein, lipit ve karbohidrat düzeyine etkileri. Yüksek Lisans Tezi. Çukurova Üniversitesi, Fen Bilimleri Enstitüsü, Biyoloji Anabilim Dalı, Adana, Türkiye, 30s.
- Dussutour, A., and Simpson S. J., 2006.** School of biological sciences and centre for mathematical biology. The University of Sydney, Sydney, New South Wales 2006, Australia. DOI:10.1098/2012.0051.
- Felton, G. W., 1996.** Nutritive quality of plant protein: sources of variation and insect herbivore responses. Archives of Insect Biochemistry and Physiology, 32, 107–130.
- Firidin, S., 2008.** Değişik besin kalitesindeki kızılâğaç, salkım söğüt ve fındık yapraklarının *Agelastica alni* (L.) (Coleoptera: Chrysomelidae)'nin beslenme ve gelişimine etkisi. Doktora Tezi. Karadeniz Teknik Üniversitesi, Fen Edebiyat Fakültesi, Trabzon, Türkiye. 113s.
- Firidin, B., Yanar, O. ve Yılmaz H., 2013.** Herbivor böceklerin besin dengeleme mekanizmaları. Türk Bilimsel Derlemeler Dergisi, 6(2), 103-105, 2013.
- Firidin, B., Yanar, O., Bilgener, M., Altun, N. and İnce, İ.A., 2008.** The effect of nutritional quality of some plants leaf on the feeding and development of *Hyphantria cunea* (Drury). International Journal of Natural and Engineering Science, 3.
- Fontellas, T. M. L. and Zucoloto, F. S., 1999.** Nutritive value of diets whit different carbohydrates for adult *Anastreptera obliqua* (Macquart) (Diptera, Tephiridae). Revista Brasileira de Zoologia, 16, 4, 1135-1147. DOI: 10.1590/S0101-81751999000400023.
- Formica, V. and Chan A., 2015.** No effect of host species on phenoloxidase activity in a *Mycophagous Beetle*. Department of Biology, Swarthmore College, Swarthmore, Pennsylvania, United States of America.
- Gelperin, A., 1966.** Control of crop emptying in the blowfly. Journal of Insect Physiology, 12, 331-345.

- Gilbert, L. I., 1967.** Lipid metabolism and function in insects. *Advances Insect Physiology*, 4, 69-211.
- Glinski, Z. and Jarosz, J., 1997.** Advances in studies on structure and function of insect immune antimicrobial polypeptides. *Postepy Biologii Komorki*, 24, 417-434.
- Goldsworthy, G., Mullen, L., Opoku-Ware, K., and Chandrakant, S., 2003.** Interactions between the endocrine and immune systems in locusts. *Physiological Entomology*, 28, 54-61.
- Gupta, A. P., 1986.** Hemocytic and humoral immunity in arthropods. Wiley, New York. Gupta, A. P. 1991. *Immunology of Insects and Other Arthropods*. CRC Press, Boca Raton, FL.
- Gupta, A. P., 1991.** *Immunology of insects and other arthropods*. CRC Press, BocaRaton, FL.
- Gül N., 1990.** *Agrotis segetum*'da (Lepidoptera: Noctuidae) hücresel bağışıklık üzerine arařtırmalar. Yüksek Lisans Tezi. Ankara Üniversitesi, Fen Bilimleri Enstitüsü, Ankara, Türkiye, 36s.
- Hahn D. A., 2005.** Larval nutrition affects lipid storage and growth, but not protein or carbohydrate storage in newly eclosed adults of the grasshopper *Schistocerca americana*. *Journal of Insect Physiology*, 51, 1210–1219.
- Harborne, J. B., 1994.** Introduction to ecological biochemistry. Academic Press Çeviri: Bilgener, M., 2002. *Ekolojik Biyokimyaya Giriş*, sayfa 126. Ondokuzmayıs Üniversitesi Yayınları. Samsun.
- Honek, A., 1993.** Intraspecific variation in body size and fecundity in insects-a general relationship. *Oikos*, 66, 483–492.
- Horohov, D. W., Dunn, P. E., 1983.** Phagocytosis and nodule formation by hemocytes of *Manduca sexta* following injection of *Pseudomonas aeruginosa*. *Journal of Invertebrate Pathology*, 41, 203-213.
- Iwanaga, S. and Lee, B. L., 2005.** Recent advances in the innate immunity of invertebrate animals. *Journal of Biochemistry and Molecular Biology*, 38(2),128-150.
- Jensen K., Mayntz D., Wange T., Simpson S. J. and Overgaard J., 2010.** Metabolic consequences of feeding and fasting on nutritionally different diets in the wolf spider *Pardosa prativaga*. *Journal of Insect Physiology*, 56, 1095–1100.
- Joern A. and Behmer S. T., 1997.** Importance of dietary nitrogen and carbohydrates to survival, growth, and reproduction in adults of the Grasshopper *Ageneotettix deorum* (Orthoptera: Acrididae). *Department of Entomology*, 112, 201±208.

- Joern, A. and Behmer, S. T., 1997.** Impact of diet quality on demographic attributes in adult grasshoppers and the nitrogen limitation hypothesis. *Ecological Entomology*, DOI: 10.1046/j.1365-2311.1998.00112.x
- Kanost, M. R., and Gorman M. J., 2008.** Phenoloxidases in insect immunity. *Insect Immunology* (ed. by N Beckage), 69–96. Academic Press, San Diego, CA, USA.
- Klemola, N., Klemola, T., Rantala, M.J. and Ruuhola, T., 2007.** Natural host-plant quality affects immune defence of an insect herbivore. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 123, 167–176.
- Lackie, A. M., 1986.** Transplantation immunology in arthropods: is immunorecognition merely wound healing. In: *Immunity in Invertebrates*, (Ed., M. Brehelin) Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg, 125-136.
- Lee, K. P., 2007.** The interactive effects of protein quality and macronutrient imbalance on nutrient balancing in an insect herbivore. *The Journal of Experimental Biology*, 210, 3236-3244. DOI:10.1242/jeb.008060.
- Lee, K. P., Behmer, S. T., Simpson S. J. and Raubenheimer, D., 2002.** A geometric analysis of nutrient regulation in the generalist caterpillar *Spodoptera littoralis* (Boisduval). *Journal of Insect Physiology*, 48, 655–665.
- Lee, K. P., Simpson, J. S. and Wilson K., 2008.** Dietary protein-quality influences melanization and immune function in an insect. *Functional Ecology*, 22, 1052–1061.
- Lee, K. P., 2007.** The interactive effects of protein quality and macronutrient imbalance on nutrient balancing in an insect herbivore. *Journal of Experimental Biology*, 210, 3236–3244.
- Lee, K. P., 2015.** Dietary protein: carbohydrate balance is a critical modulator of lifespan and reproduction in *Drosophila melanogaster*: A Test Using a Chemically Defined Diet. *Journal Insect Physiology*, 75, 12-19.
- Lee, K. P., Cory, J. S., Wilson, K., Raubenheimer, D. and Simpson, S. J., 2006.** Flexible diet choice offsets protein costs of pathogen resistance in a caterpillar. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, 273, 823–829.
- Leem, J. Y., Nishimura, C., Kurata, S., Shimada, I., Kobayashi, A. and Natori, S., 1996.** Purification and characterization of n-beta-alanyl-5-s-glutathionyl- 3,4-dihydroxyphenylalanine, a novel antibacterial substance of flesh fly *Sarcophaga peregrina*. *Journal of Biological Chemistry*, 271, 13573-13577.
- Lihoreau, M., Buhl, J., Charleston, M. A., Sword, G. A., Raubenheimer, D., and Simpson, S. J., 2014.** Modelling nutrition across organizational levels: from individuals to superorganisms. *Journal Insect Physiology*, 69, 2–11.

- Lochmiller, R. L. and Deerenberg, C., 2000.** Trade-offs in evolutionary immunology: just what is the cost of immunity. *Oikos*, 88, 87–98.
- Lowenberger, C. A., Ferdig, M. T., Bulet, P., Khalili, S., Hoffmann, J.A. and Christensen, B.M., 1996.** *Aedes aegypti* induced antibacterial proteins reduce the establishment and development of *Brugia malayi*. *Experimental Parasitology*, 83, 191-201.
- Lowry, O. H., Rosebrough N. J., Farr A. L. and Randall R. J., 1951.** Protein measurement with the folin phenol reagent. *Journal of Biological Chemistry*, 193, 265–75.
- Makhnovskii, I. K., 1955.** Pests of protecting forest plantations in central Asia and their control. Tashkent, State Editing Office of Uzbek SSR, 195.
- Mattson, W. J., 1980.** Herbivory in relation to plant nitrogen content. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 11, 119±161.
- Mayntz, D. and Toft S., 2006.** Nutritional value of cannibalism and the role of starvation and nutrient imbalance for cannibalistic tendencies in a generalist predator. *Journal of Animal Ecology*, 75, 288–297.
- Mayntz, D. and Toft, S., 2001.** Nutrient composition of the prey's diet affects growth and survivorship of a generalist predator. *Oecologia*, 127, 207–213.
- Mehmetoğlu, R. and Başhan, M., 1999.** The Carbohydrate requirements of *Melanogryllus desertus* Pall.(Orthoptera: Gryllidae). *Turkish Journal of Biology*, 23, 1, 91-100.
- Meister, M. and Richards, G., 1996.** Ecdysone and insect immunity: the maturation of the inducibility of the dipteracin gene in *Drosophila* Larvae. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 26, 155-160.
- Monk, C. D., 1987.** Sclerophylly in *Quercus virginiana* Mill, *Castanea*, 52, 4, 256-261.
- Moore, R. F. and Taft, H. M., 1970.** Fatty acid in lipid fractions of early and late stage larvae of *Heliothis zea* and in the diet. *Annals of the Entomological Society of America*, 63, 1275-1279.
- Morehouse, R, F. and Rutowski R. L., 2010.** Developmental responses to variable diet composition in a butterfly: the role of nitrogen, carbohydrates and genotype. *Journal compilation*. DOI: 10.1111/j.1600-0706.2009.17866.x.
- Moret, Y. and Schmid-Hempel, P., 2001.** Immune defence in bumble-bee offspring. *Nature*, 414, 506.

- Nappi, A. J. and Vass, E., 1993.** Melanogenesis and the generation of cytotoxic molecules during insect cellular immune reactions. *Pigment Cell Research*, 6, 117–126.
- Nigam, Y., Maudlin, I., Welburn, S. and Ratcliffe, N.A., 1997.** Detection of phenoloxidase activity in the hemolymph of tsetse flies, refractory and susceptible to infection with *Trypanosoma brucei rhodesiense*. *Journal of Invertebrate Pathology*, 69, 279–281.
- O'Brien, N. M. and Aherne, S. A., 2002.** Dietary flavonols: chemistry, food content, and metabolism. *Nutrition*, 18, 1, 75–81. DOI: 10.1016/S0899-9007(01)00695-5.
- Orlinski, A., 2016.** Outcomes of the EPPO Project on Quarantine Pests for Forestry. DOI: 10.1111/j.1365-2338.2006.01050.x
- Özalp, P., 1996.** *Pimpla turionellae* (L.) ergin dişilerinde karbohidratların yaşam süresi, yumurta üretimi ve açılımı ile total protein ve glikojen miktarına kalitatif ve kantitatif etkileri. Doktora Tezi, Çukurova Üniversitesi, Fen Bilimleri Enstitüsü, Türkiye, Adana. TÜBİTAK. The Turkish Journal of Biology, 22 (1998) 15-19.
- Paoli, P. P., Donley D., Stabler D., Saseendranath A., Nicolson S. W., Simpson S. J. and Wright G.A., 2014.** Nutritional balance of essential amino acids and carbohydrates of the adult worker honeybee depends on age. *The New England Journal of Medicine*, 46, 1449–1458. DOI: 10.1007/s00726-014-1706-2.
- Pasquale, G. D., Salignon M., Contel Y., Belzunces L. P., Decourtyel A., Kretzschmar A., Suchail S., Brunet J. and Alaux C., 2013.** Influence of pollen nutrition on honey bee health: do pollen quality and diversity matter. DOI:10.1371/journal.pone.0072016.
- Ponton, F., Wilson, K., Cotter, S. C., Raubenheimer, D. and Simpson, S. J., 2011.** Nutritional immunology: a multi-dimensional approach. *PLOS Pathogens*, 7(12): e1002223. DOI:10.1371/1002223.
- Povey, S., Cotter, S. C., Simpson, S. J., Lee, K. P. and Wilson, K., 2009.** Can the protein costs of bacterial resistance be offset by altered feeding behaviour? *Journal of Animal Ecology*, 78, 437–446.
- Raubenheimer, D. and Jones S. A., 2003.** Nutritional imbalance in an extreme generalist omnivore: tolerance and recovery through complementary food selection. *Animal Behaviour*, 71, 1253–1262. DOI: 10.1016/j.anbehav.2005.07.024.
- Raubenheimer, D. and Simpson S.J., 1993.** The geometry of compensatory feeding in the locust. *Animal Behaviour*, 45, 953–964.

- Raubenheimer, D. and Jones, S. A., 2006.** Nutritional imbalance in an extreme generalist omnivore: tolerance and recovery through complementary food selection. *Animal Behaviour*, 71, 1253–1262.
- Raubenheimer, D. and Simpson, S. J., 1999.** Integrating nutrition: a geometrical approach. In *Proceedings of the 10th International Symposium on Insect-Plant Relationships*, Springer Netherlands, 67-82.
- Raubenheimer, D. and Simpson, S. J., 2003.** Nutrient balancing in grasshoppers: behavioural and physiological correlates of dietary breadth. *The Journal of Experimental Biology*, 206,1669-1681.
- Reeson, A. F., Wilson, K., Gunn, A., Hails, R. S. and Goulson, D., 1998.** Baculovirus resistance in the noctuid *Spodoptera exempta* is phenotypically plastic and responds to population density. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 265, 1787–1791.
- Roeder, K. A. and Behmer S. T., 2014.** Lifetime consequences of food protein-carbohydrate content for an insect herbivore. *Functional Ecology*, 2014, 28, 1135–1143 DOI: 10.1111/1365-2435.12262.
- Russell, V. and Dunn, P.E., 1996.** Antibacterial proteins in the midgut of *Manduca sexta* during metamorphosis. *Journal of Insect Physiology*, 42, 65-71.
- Santoyo, I. G. and Aguilar A. C., 2011.** Phenoloxidase: a key component of the insect immune system. DOI: 10.1111/j.1570-7458.2011.01187.x.
- Scriber, M., 1984.** Host-plant suitability. In: Bell WJ, Carde RT (eds) *Chemical ecology of insects*. Sinauer, Sunderland, Mass, 159±202.
- Sezen, K., 2014.** Coleoptera takımına ait fındık zararlılarında virüs tespiti ve biyolojik mücadele kullanım potansiyeli. Doktora Tezi. Karadeniz Teknik Üniversitesi, Fen Bilimleri Enstitüsü, Trabzon, Türkiye. 71s.
- Sheldon, B. C. and Verhulst, S., 1996.** Ecological immunology: costly parasite defences and trade-offs in evolutionary ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, 11, 317–321.
- Simpson, S. J. and Raubenheimer D., 2001.** The Geometric analysis of nutrient allelochemical interactions: a case study using locusts. *Ecology*, 82, 422-439.
- Simpson, S. J. and Raubenheimer D., 2012.** The nature of nutrition: a unifying framework from animal adaptation to human obesity. Princeton: Princeton University Press. In press.
- Simpson, S. J. and Raubenheimer, D., 1993.** The central role of the haemolymph in the regulation of nutrient intake in insects. *physiology entomology*, 18, 395-403.

- Simpson, S. J. and Simpson, C. L., 1990.** The mechanism of nutritional compensation by the phytophagous insects. In: Bernays, E. A. (ed), *Insect-Plant Interactions*, 111-160.
- Southwood, T. R. E., 1978.** *Ecological methods, with particular reference to the study of insect populations.* London: The English Language Book Society and Chapman and Hall.
- Srygley, R. B., Lorch P. D., Simpson S. J. and Sword G. A., 2009.** Immediate protein dietary effects on movement and the generalised immunocompetence of migrating mormon crickets *Anabrus simplex* (Orthoptera: Tettigoniidae). *Ecological Entomology*, 34, 663–668 DOI: 10.1111/j.1365-2311.2009.01117.x
- Stanley-Samuelson, D.W., 1994a.** Assessing the significance of prostaglandins and other eicosanoids in insect physiology. *Journal Insect Physiology*, 40, 3-11.
- Stanley-Samuelson, D.W., 1994b.** Prostaglandins and related eicosanoids in insects. *Advances Insect Physiology*, 24, 115-212.
- Stanley-Samuelson, D.W., 1994c.** The biological significance of prostaglandins and related eicosanoids in invertebrates. *American Zoologist*, 34, 589- 598.
- Sterner, R. W. and Esler, J. J., 2002.** *Ecological stoichiometry.* Princeton University Press, Princeton, NJ, USA.
- Summers, M.D. and Dib-Hajj, S.D., 1995.** Polydnavirus-facilitated endoparasite protection against host immune defenses. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 92(1), 29-36.
- Şenel, E., 2013.** Denizkestanesi, *Paracentrotus lividus*'un immun sistem hücrelerinde glikan profilinin caplc-es1-ms/ms sistemi ve floresan mikroskobu ile belirlenmesi. Yüksek Lisans Tezi. Ege Üniversitesi, Fen Bilimleri Enstitüsü, İzmir, Türkiye,49s.
- Thompson, S. N. and Redak, R. A., 2000.** Interactions of dietary protein and carbohydrate determine blood sugar level and regulate nutrient selection in the insect *Manduca sexta* (L.). *Biochimica et Biophysica Acta*, 1523, 91- 102.
- Thompson, S. N., 1979.** Effect of dietary glucose on in vivo fatty acid metabolism and in vitro synthetase activity in the insect parasite, *Exeristes roborator* (Fabricius). *Insect Biochemistry*, 9, 6, 645-651.
- Tischler, W., 1977.** Kontinuitat, des biosystems erle (Alnus) erlenblattkafer (*Agelastica alni*). *Zeitschrift fuer Angewandte Zoologia*, 64, 69 -92.
- Tremmel, M. and Müller C., 2013.** The consequences of alternating diet on performance and food preferences of a specialist leaf beetle. *Journal of Insect Physiology*, 59, 840–847.

- Trier, T. M., Mattson, W. J., 2003.** Diet-induced thermogenesis in insects: a developing concept in nutritional ecology. *Environmental Entomology*, 32(1), 1-8.
- Trumper, S. and Simpson, S. J., 1993.** Regulation and salt intake by nymphs of *Locusta migratoria*. *Journal of Insect Physiology*, 39, 857-864.
- Tunaz, H., 2004.** Mechanism of insect immunity. *Journal of Science and Engineering*, 7(2)-2004.
- Tunca, H., Gokcek, N. and Ozkan, C., 2002.** The effects of different nutrients on the longevity of parasitoid *Chelonus oculator* Panzer (Hymenoptera: Braconidae). In Proceeding of the 5th Turkish National Congress of Biological Control, 4-7.
- URL-1, 2016.** <http://www.cebe.be/Chrysomelidae> (09 Ekim 2016).
- URL-2, 2016.** <http://www.colpolon.biol.uni.wroc.pl/agelastica%20alni.htm> (09 Ekim 2016).
- URL-3, 2016.** <http://www.uniprot.org/taxonomy/131577> (09 Ekim 2016).
- URL-4, 2016.** https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Agelastica_alni.jpg (09 Ekim 2016).
- URL-5, 2016.** <http://www.coleoptera.org.uk/species/agelastica-alni> (09 Ekim 2016).
- URL-6, 2016.** https://www.flickr.com/photos/aik/7366252518_ (09 Ekim 2016).
- URL-7, 2016.** https://www.flickr.com/photos/pasha_k/8012978909 (09 Ekim 2016).
- Van Ooik, T., Rantala, M.J. and Saloniemi, I., 2007:** Diet-mediated effects of heavy metal pollution on growth and immune response in the geometrid moth *Epirrita autumnata*. *Environmentak Polluted*, 145, 348-354.
- Vanderzant, E. S. and C. D. Richardson., 1964.** Nutrition requirements of the adult boll weevil: lipid requirements. *Journal Insect Physiology*, 10, 267-272.
- Vassiliev, I. V., 1912.** Oriental leaf beetle *Agelastica orientalis* baly and walnut moth *Sarothrips musculana* ersch. *Two Pests of Turkestan horticulture*. Sankt 60.
- Vilmos, P. and Kurucz, E., 1998.** Insect immunity: evolutionary roots of the mammalian innate immune system. *Immunology Letters*, 62, 59-66.
- Vinson, S. B., 1990.** Immunosuppression in new direction in biological control: alternatives for suppressing. *Agricultural Pests and Diseases*, (Ed., Alan R. Liss). Inc., USA, 517- 535.
- Vogelweith, F., Thiery D., Moret Y. and Memoreau J., 2013.** Immunocompetence increases with larval body size in a phytophagous moth. *Physiological*

Entomology, 38, 219–225. DOI: 10.1111/phen.12025.

- Vogelweith, F., Thiery, D., Quaglietti, B., Moret, Y. and Moreau, J., 2011.** Host plant variation plastically impacts different traits of the immune system of a phytophagous insect. *Functional Ecology*, 25, 1241–1247.
- Wakayama, E. J., Dillwith, J. E. and Blomquist, G. J., 1980.** In vitro biosynthesis of prostaglandins in the reproductive tissues of the male house fly, *Musca domestica* (L.). *Zeitschrift fuer Angewandte Entomologie*, 1010.
- Waldbauer, G. P. and Friedman, S., 1991.** Self- Selection of optimal diets by insects. *Annual Review of Entomology*, 36, 43-63.
- Warbrick-Smith, J., Behmer, S. T., Lee, K. P., Raubenheimer, D. and Simpson, S. J., 2006.** Evolving Resistance to obesity in an Insect. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 103, 14045–14049.
- Werren, J. H., 1987.** Labile sex ratios in wasps and bees. *Bioscience*, 9, 37, 7, 498-506. DOI: 10.2307/1310422.
- Wilson, K., Cotter, S. C., Reeson, A. F. and Pell, J. K., 2001.** Melanism and disease resistance in insects. *Ecology Letters*, 4, 637–649.
- Yamamoto, R. T., 1969.** Mass rearing of Tobacco Hornworm. II. larval rearing and pupation. *Journal of Economic Entomology*, 62, 1427-1431. DOI: 10.1093/jee/62.6.1427.
- Yanar, O., 2007.** Meşe güvesi *Lymantria dispar* L. (Lepidoptera:Lymantriidae) ve Amerikan beyaz kelebeği *Hyphantria cunea* (Drury) (Lepidoptera:Arctiidae)'de besin seçimi ve gelişimine etki eden kimyasal faktörlerin geometrik analizlerle belirlenmesi. Doktora Tezi, Ondokuzmayıs Üniversitesi, Fen Bilimleri Enstitüsü, Samsun, Türkiye, 84s.
- Yarşı, G. and Sarı, N., 2006.** Aşılı fide kullanımının sera kavun yetiştiriciliğinde beslenme durumuna etkisi. *Alata Bahçe Kültürleri Araştırma Enstitüsü Müdürlüğü, Alatarım Dergisi*, 5, 2, 1-8.
- Yıldız, D., 2013.** Kızılağaç yaprak böceği *Agelasticea alni* (L.) (Coleoptera: Chrsomelidae)'nin besin tercihinde gıda-alelokimyasal ilişkisi. Yüksek Lisans Tezi. Recep Tayyip Erdoğan Üniversitesi, Fen Bilimleri Enstitüsü, Rize, Türkiye. 71s.
- Zanotto, F. P., Raubenheimer, D. and Simpson, S. J., 1994.** Selective egestion of lysine by locusts fed nutritionally unbalanced foods. *Journal Insect Physiology*, 40, 3, 259-265. DOI: 10.1016/0022-1910(94)90049-3.
- Zuk M. and Stoehr A. M., 2002.** Immune defense and host life history. *The American Naturalist*, Vol. 160, No. S4, Consequences of infection forecology and evolution of hosts a Symposium Organized by Nancy A. Moran(October 2002), 9-22.

ÖZGEÇMİŞ

Rukiye USTA, 1990 tarihinde Rize’de doğdu. İlköğretimi 2004 yılında Rize’de Denizciler İlköğretim Okulu’nda ve lise öğretimini Rize’de 2008 yılında Rize Anadolu Lisesi’de tamamlamıştır. 2008 yılında yılında başladığı lisans eğitimini 2013 yılında 19 Mayıs Üniversitesi Fen Fakültesi Biyoloji Bölümü’nde tamamladı. 2014 yılında Recep Tayyip Erdoğan Üniversitesi Fen Bilimleri Enstitüsü Biyoloji Anabilim Dalı’nda yüksek lisans öğrenimi halen devam ettirmektedir.