

## Bitkiler, Herbivorlar ve Doğal Düşmanlar Arasındaki Trofik İlişkiler *Trophic Interactions among Plants, Herbivores and Natural Enemies*

Hilal TUNCA, Neşet KILINÇER, Cem ÖZKAN

Ankara Üniversitesi Ziraat Fakültesi Bitki Koruma Bölümü, Ankara

**Özet:** Bitkiler, herbivorlar ve doğal düşmanlar arasında karmaşık trofik ilişkiler mevcuttur. Hem herbivorlar hem de doğal düşmanlar, besinlerini bulmada bitkisel kaynaklı kimyasallardan faydalanır. Bitkiler salgılamış oldukları kimyasallarla herbivorları cezbeder. Bitkiler herbivorların saldırısına uğradıklarında da çeşitli bileşimlerde kimyasallar salgılayıp, yayarlar. Bu yayılan kimyasallar, herbivor saldırısı olmadığı durumlarda ortaya çıkan kimyasallardan nitelik ve nicelik olarak farklıdır. Bu şekilde bitkiler tarafından salgılanan uçucu kimyasal bileşikler, bitkinin çevresi ile olan ilişkilerinin değişimine yol açmaktadır. Doğal düşmanlar (parazitöller ve predatörler), herbivorların beslenmesi sonucu bitkilerin meydana getirdiği kimyasallardan olumlu şekilde etkilenebilmektedir. Ayrıca doğal düşmanlar doğrudan herbivorlar tarafından gelen sinyalleri de, konukçularını ya da avlarını bulmada kullanabilmektedir. Başarılı biyolojik mücadele uygulamaları için bitkiler, herbivorlar ve doğal düşmanlar arasında mevcut trofik ilişkilerin çalışılması gerekmektedir.

**Anahtar kelimeler:** Bitkiler, Herbivorlar, Doğal düşmanlar, Trofik ilişkiler, Biyolojik mücadele

**Abstract:** Plants, herbivorous ve natural enemies consist of complex trophic relationships. Both herbivorous and carnivorous arthropods use plant volatiles when foraging for food. Herbivorous are attracted by the plant volatiles. Plants emit various compound of chemical against attack by herbivore. In response to herbivory, plants emit a blend that may be quantitatively and qualitatively different from the blend emitted when intact. This induced volatile blend alters the interactions of the plant with its environment. Natural enemies (parasitoids ve predators) of herbivore positively affected the result of herbivore feeding in plants caused chemicals. In addition, these natural enemies are used, the signals directly by herbivore, to find hosts or prey. Tritrophic interactions between plants, herbivores and natural enemies should be studied for successful applications of biological control.

**Keywords:** Plants, Herbivorous, Natural enemies, Trophic interactions, Biological control

### 1. Giriş

Ekosistem, yer ve zamana bağlı olarak canlılar arasında karmaşık besin ilişkileri içermektedir. Biyoçeşitlilikteki artışa bağlı olarak besin ağı ilişkisi de artmaktadır. Şimdiye kadar besin ağı ilişkileri genellikle ikili gruplar halinde yani bitkiler ile herbivorlar ya da herbivorlar ile doğal düşmanlar arasında incelenmiştir. Oysa doğada, bir komünite içinde organizmalar arasındaki ilişkiler, karmaşık bir besin zincirinden ibarettir. Bu nedenle besin ağı içerisinde, çoklu ilişkilerin ortaya konulması çok daha önemlidir. Bitkiler, herbivorlar ve onların doğal düşmanları arasındaki üçlü ilişkiler, bu çoklu ilişkiler için iyi birer örnektir. Her bir üçlü ilişki, morfolojik, davranışsal ve fizyolojik ilişkileri içerir ve bunlar asla birbirinden ayrı olarak düşünülemezler. Canlılar arasındaki bu trofik ilişkilerde arthropodlar, içerdikleri çok fazla sayıdaki herbivor ve doğal düşman sayısı ile önemli bir gruba oluşturmaktadır.

Arthropodlar kimyasal bileşiklerin hakim olduğu bir çevrede yaşarlar. Herbivor ve doğal düşmanların, besinlerini bulmada, çevrelerinde bulunan kimyasal özellikteki bilgileri iyi kullanmaları gerekir (Bell ve Cardé, 1984; Cardé ve Bell, 1995; Roitberg ve Isman, 1992; Schoonhoven vd., 1998; Vet ve Dicke, 1992; Visser, 1986). Kimyasal bileşiklerin oluşturduğu bu bilgi ağı, besin ağından çok

daha karmaşık bir yapıya sahiptir. Kimyasal maddelerin bitkilerde savunma, doğal düşmanlarda da saldırı amaçlı kullanıldıkları belirlenmiştir (Dicke ve Vet, 1999; Vet, 1999).

Price vd. (1980)'ın araştırmalarından sonra, bitkilerin trofik ilişkilerde önemini gösteren çalışmalar giderek artmıştır. Bu çalışmalar, herbivor zararından sonra bitkinin vermiş olduğu tepkinin; herbivor ve doğal düşmanları nasıl etkilediği konusundadır (Kessler ve Baldwin, 2001; Thaler, 1999; Turlings vd.,1991; Vet ve Dicke, 1992). Bitkiler, herbivor zararına karşı kompleks yapıdaki uçucu bileşikler sentezleyip salgılayarak bir savunma mekanizması geliştirmişlerdir. Ayrıca bu bileşikler herbivorların doğal düşmanları olan parazitoit ve predatörlerin konukçularını ve avlarını bulabilmeleri için birer kimyasal sinyal niteliği taşımaktadır. Bu durum araştırmacılar tarafından çeşitli şekillerde tanımlanmaktadır. Bunlar: a) Bitkiler ve doğal düşmanlar arasındaki mutual ilişki (Takabayashi vd., 1995), b) Bitkiler için dolaylı savunma (Dicke, 1994), c) Trofik ilişkilerdir (Vet ve Dicke, 1992). Bitkiler ve doğal düşmanlar arasındaki mutual ilişki; herbivor tarafından aktive edilen bitkisel bir kimyasal bileşiğin bitki ve parazitoit arasında karşılıklı olarak yararlı bir etkide bulunması olarak tanımlanmıştır. Dolaylı savunma ifadesi; bitkilerin herbivorların doğal düşmanlarını çekme yeteneğini özel olarak kazandıklarını varsaymaktadır. Trofik ilişkiler ise, maddelerin kimyasal ilişkilerine göre anlam kazanan bir terminolojiye sahiptir. Trofik ilişkiler en az üç trofik düzey (konukçu bitki-herbivor-doğal düşman) arasındaki etkileşimin varlığını ifade eder.

Herbivorlar ile bitkilerin ilişkisi sonrası üretilen ve doğal düşmanları çeken kimyasal maddeler üzerinde oldukça fazla sayıda araştırma yapılmıştır (Dicke vd., 1990; Dicke vd., 1993; Dicke, 1994; Geervliet vd., 1994; Mattiacci ve Dicke, 1995; Turlings vd., 1991). Ancak bu çalışmalarda doğal düşmanlar üzerinde cezbedici etki yaratan çok az sayıda bitkisel bileşik izole edilebilmiştir (Dicke vd., 1990). Doğal düşmanlar için önemli bir ipucu da konukçunun kendisinden gelen sinyallerdir. Parazitoit ve predatör için konukçunun dışkısı, sex feromonları bitkisel sinyallere göre daha özel bilgi kaynaklarıdır. Ancak herbivor tarafından gelen sinyallerin sınırlı bir alana yayılması ve herbivorun kendini doğal düşmandan gizleme yeteneğinin olması, bitkisel sinyalleri daha önemli kılmaktadır. Araştırmacıların bu konudaki çalışmalarının büyük bir bölümü, parazitoitlerin bitkilerde, herbivorlarda ya da bitki ile herbivor kompleksi seçimi konusunda tercihlerini belirlemek yönünde yoğunlaşmıştır (Dicke, 1994; Geervliet vd., 1994; Mattiacci ve Dicke, 1995).

## **2. Bitkiden Gelen Sinyaller**

Günümüzde bitki-böcek ilişkisini konu alan birçok çalışma bulunmaktadır. Bitkilerin herbivora karşı verdiği tepki, savunma ya da tolere etme şeklinde olabilmektedir. Bitkiler, herbivora karşı çok çeşitli morfolojik ve fizyolojik savunma mekanizmasına sahiptir. Bitkilerin savunma reaksiyonunda öncelikle dikkatleri çeken etkenler; toksin, uzaklaştırıcı, beslenmeyi önleyici, sindirim zorlaştırıcı gibi doğrudan kimyasal savunma biçimleri olmuştur.

Bunun yanında bitki tarafından oluşturulan vaks (balmumu) tabakası, pürüzlü yaprak ve dal yüzeyi gibi morfolojik savunma biçimleri de bitki savunma reaksiyonunda önem kazanmaktadır (Smith, 1989). Ayrıca bitkilerin, bu ilişkide bir dizi dolaylı savunma mekanizmalarına da başvurduğu ortaya konmuştur. Dolaylı savunma mekanizması; herbivorlar tarafından saldırıya uğrayan bir bitkinin, doğal düşmanları ava ve konukçuya yönlendiren ipuçlarını sağladığını ortaya koymuştur. Bu noktada; bitki, herbivor ve doğal düşman arasındaki ilişkinin kimyasal bilgiye dayalı olduğu bildirilmektedir (Dicke ve Vet, 1999; Price vd., 1980; Sabelis vd., 1999; Vet ve Dicke, 1992). Çeşitli kültür bitkilerinde biyolojik mücadele stratejilerinin gelişmesiyle, bitkilerin doğal düşmanlar tarafından korunması, araştırmacılar tarafından ayrıntılı olarak çalışılmıştır (DeBach ve Rosen, 1991; Dicke ve Sabelis, 1988; Whitman, 1994). Bitkiler salgıladıkları kimyasal bileşiklerle entomofag arthropodlar ile herbivorlar arasındaki ilişkiye aracılık etmektedir.

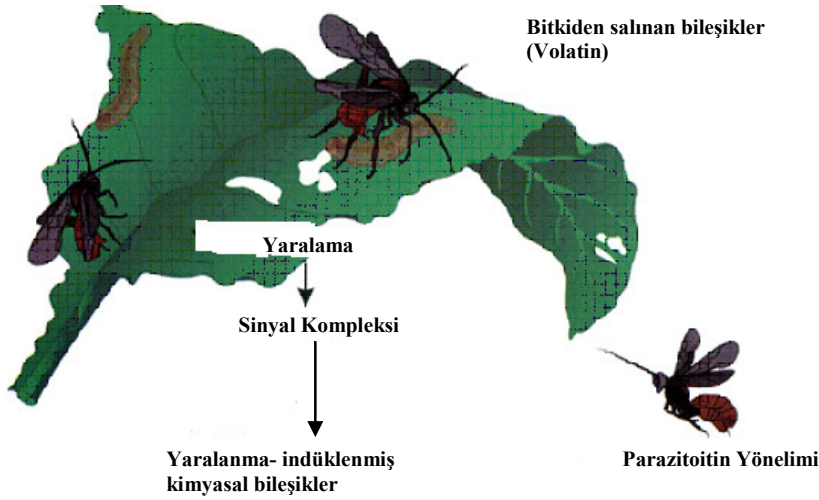
Parazitoitlerin konukçuları tarafından zarar görmüş bitkileri, zarar görmeyen bitkilerden ayırdetmesini sağlayan kimyasal bileşikler algılamasının ve buna göre tepki vermesinin önemli avantajları vardır. Herbivorlar tarafından gerçekleştirilen zarar sonucunda bitkiler tarafından kimyasallar salgılanır. Bunların arasında bazı uçucuları bileşikler ve sekonder bileşikler de yer alır. Bunların birçok parazitoit ve predatör için cezbedici özellikte olduğu bildirilmektedir (Kester ve Barbosa, 1991; Lecomte ve Thibout, 1984; Mattiaci vd., 1994; McAuslane vd., 1991; Steinberg vd., 1993; Udayagiri ve Jones, 1992, 1993). Herbivorların bitkilerde beslenmesi sonucu salınan bileşikler, herbivor varlığını göstermesi açısından güvenilir bir göstergedir ve doğal düşmanların konukçu ve avlarına yaklaşmasını sağlamaktadır.

İki parazitoit, *Cardiochiles nigriceps* (Vier.) (Hymenoptera: Braconidae) ve *Microplitis croceipes* (Cresson) (Hymenoptera: Braconidae) için, herbivorlar tarafından zarar görmüş tütün ve pamuk bitkilerinin cezbedici özellikte olduğu saptanmıştır (De Moraes ve Lewis, 1999). Yapılan seçim testinde parazitoit için zarar görmüş bitkilerden yayılan bileşiklerin, zarar görmemiş bitkilere göre daha çekici özellikte olduğu belirlenmiştir. Benzer şekilde parazitoit *Cotesia marginiventris* (Cresson) dişilerinin de, zarar görmüş bitkiler tarafından üretilmiş kimyasal bileşikler, konukçularını bulmak için kullandığı bildirilmiştir. Herbivor tarafından aktive edilen bu bileşikler, sadece zarar gören bölgeden değil, sistemik olarak zarar görmemiş bölgelerden de yayıldığı belirlenmiştir (Cortesero vd., 1997; De Moraes vd., 1998; Dicke vd., 1990; Röse vd., 1996; Turlings ve Tumlinson, 1992; Turlings vd., 1995).

Bitki zararlısı bir akar türü (*Panonychus ulmi* Koch) (Acarina: Tetranychidae) tarafından zarar görmüş Golden Delicious ve Starking elma ağaçlarından yayılan bitkisel kimyasalların, avcı akarları (*Amblyseius veersoni* Chant ve *Amblyseius californicus* McGregor) cezbediciliği, üç yıl süreyle çalışılmıştır. Zararlı akar saldırısı sonucunda salgılanan bitkisel kimyasalların yoğunluğunun ve yayılma oranının, elma varyetelerine göre farklılık gösterdiği ortaya konmuştur. Starking elma çeşitinde salgılanan bitkisel kimyasal yoğunluğunun ve yayılma oranının önemli düzeyde fazla olduğu ve buna bağlı olarak avcı akar yoğunluğunun bu çeşitte daha fazla tespit edildiği bildirilmiştir. Diğer taraftan gerçekleştirilen olfaktometre testleri sonucunda, avcı akarların (*A. veersoni* ve *A. californicus*), % 85 oranla *P. ulmi* ile zarar görmüş bitkileri, %15 oranla da zarar görmemiş bitkileri tercih ettiği bildirilmiştir. Araştırmacılar, herbivor akarların saldırısı sonucu bitki tarafından salgılanan kimyasalların, avcı akarlar için ipucu niteliği taşıdığını bildirmektedir (Llusià ve Peñuelas, 2001).

Herbivorların beslenmesiyle bitki tarafından salgılanan uçucu kimyasalların miktarının, öncelikle bitki birim biokütlesine bağlı olarak değiştiği bildirilmektedir. Bu uçucu kimyasallar genellikle terpenoid ve indole bileşikleridir. (Turlings vd., 1995). Diğer taraftan bitkideki uçucu kimyasalların etkinliğinin, bitki üzerinde bulunan herbivor yoğunluğuna bağlı olarak değiştiği de ifade edilmektedir. Eğer, zararlı yoğunluğu ve zararlı yoğunluğuna bağlı olarak zarar düzeyi yüksek ise, parazitoit için bitkiden elde edilecek bilginin güvenilirliğinin de o denli yüksek olduğu bildirilmektedir (Steinberg vd., 1993). Aynı bitkiye farklı herbivorların saldırısı durumunda, bitki tarafından salgılanan kimyasal bileşiklerde kantitatif farklılıklar belirlenmiştir (Turlings vd., 1995). Bu çalışmalara göre, herbivor tarafından aktive edilen bitkisel kimyasallar içindeki bileşiklerin oranlarının, herbivor türüne bağlı olarak değişebildiği bildirilmektedir (Dicke, 1994). Söz konusu kantite, bitkide oluşan zararın miktarına göre değişebilmektedir (Ngi-Song vd., 1996). Doğal düşmanın cezbedilmesinde diğer önemli faktör de herbivorun ağız salgısıdır. Türden türe farklılık gösteren ağız salgısı, üretilen bileşikler arasında kalitatif farklılıkların oluşmasına neden olmaktadır. Herbivor saldırısıyla bitkiler tarafından üretilen bileşikler, bitkinin aktif bir tepkisi olarak değerlendirilmektedir (Bolve vd., 1999; Dicke vd., 1990; Paré ve Tumlinson, 1997; Tumlinson vd., 1999).

*H. Tunca vd.*



Şekil 1. Herbivorların bitkilerde beslenmesi sonucu salınan bileşiklerin parazitoitleri çekmesi (De Moraes vd., 2000).

Turlings ve Tumlinson (1992)'a göre, bitkilerdeki indüklenmiş (belirli bir faktöre bağlı olarak başlamış) kimyasal bileşik üretimi, öncelikle herbivorlara karşı bir savunma biçimi olarak ortaya çıkmıştır (Şekil 1). Evrimleşme sürecinde bu bileşiklere parazitoitler de çekicilik özelliği kazanmıştır. Herbivor tarafından indüklenen sinyaller, uzun mesafedeki konukçuların belirlenmesi için önemlidir. Ayrıca bu bileşikler hepsinde olmasa da çalışılan üçlü tritrofik sistemlerin birçoğunda spesifik özelliktedir (Dicke vd., 1990). Bu özellik, uçucu bileşiklerin farklılığını ve/veya farklı herbivor türleri tarafından zarar görmüş aynı türdeki bitkilerin doğal düşmanlar tarafından ayırt edilebilmelerini ifade etmektedir. De Moraes vd., (1998) göre bitkisel salgılar, herbivor türlerine özgü bilgileri iletebilmekte ve bu bilgiler parazitoitler tarafından tespit edilebilmektedir. Pamuk, mısır ve tütünün *Heliothis virescens* (Fabricius) (Lepidoptera: Noctuidae) ve *H. zea* (Boddie) (Lepidoptera: Noctuidae) ile zarar görmesi sonucunda, bitkiler tarafından farklı bileşiklerin salgılandığı belirlenmiştir. Buna ilaveten *H. virescens*'e özelleşmiş bir parazitoit olan *Cardiochiles nigriceps* Viereck (Hymenoptera: Braconidae), kendisine gelen uyarının konukçusundan mı, yoksa diğer tür den mi geldiğini ayırt edebilmekte ve böylece konukçusu *H. virescens*'e yönelmektedir (De Moraes vd., 1998). Ayrıca aynı türe ait konukçu larvaları farklı bitkilere zarar verdiğinde ya da aynı bitkinin değişik gelişme dönemleri ya da farklı bölgeleri (yaprak, çiçek, meyve) zarara uğradığında, meydana gelen kimyasallar da farklı olabilmektedir (Turlings vd., 1993a, 1993b). Bununla beraber aynı araştırmacılar bitki türünün farklı varyetelerinde, salgılanan kimyasal miktarının ve kimyasal maddeyi oluşturan bileşik oranlarının da farklı olduğunu saptamışlardır. Uygun olmayan tarımsal uygulamalar ya da uygun olmayan bazı fizyolojik değişimler, bitkilerin parazitoitler için önemli olan uçucu kimyasalları salgılamamasına neden olabileceği bildirilmiştir. Örneğin çok fazla azotlu gübre kullanımının veya su stresinin, herbivorlar tarafından aktive edilen bileşiklerin yayılmasını engellediği ifade edilmiştir (Cortesero vd., 1997). Herbivorlar tarafından zarar gören bitki sinyallerinin, üç temel özelliğinin olduğu bildirilmiştir. Bunlar; (a) Sinyal, doğal düşmanın ayırt edebileceği ve hissedebileceği kadar saf olmalı, (b) Sinyal, uygun bir konukçunun olduğunu belirleyebilecek kadar spesifik olmalı, (c) Sinyal iletimi, konukçu arama davranışı boyunca sürmelidir (Mattiacci ve Dicke, 1995).

Ayrıca bitkideki kimyasal ve morfolojik özellikler, biyolojik mücadele etmenlerinin etkinliği üzerinde rol oynamaktadır. Bitkideki kimyasal ve morfolojik özellikler, doğal düşmanın popülasyon yoğunluğunu, yaşam süresini, gelişme süresini, doğurganlığını ve parazitlenme gücünü/av tüketimini etkilemektedir (Vinson ve Barbosa, 1987). Konukçu tarafından tüketilen bazı sekonder bileşiklerin, parazitoitleri olumsuz bir biçimde etkileyebileceği bildirilmiştir (Vinson ve Iwantsch, 1980; Duffey vd.,

1986; Kester ve Barbosa, 1991). Örneğin, *Populus* ve *Acer* cinsine ait ağaçlarla beslenen *Lymantria dispar* L. (Lepidoptera: Lymantridae) larvalarının, parazitoit *Cotesia melanoscela* (Hymenoptera: Braconidae)'nin parazitlenme ve çıkış oranlarını etkilediği, *Acer* cinsine ait ağaçlarla beslenen larvalarda parazitlenme ve çıkış oranlarının daha düşük olduğu ifade edilmiştir (Kruse ve Rafe, 1999). Araştırmacılar *Eleusine coracana* L. ve *Sorghum bicolor* L. üzerinde yetiştirilen herbivor *Corcyra cephalonica* (Lepidoptera: Pyralidae)'nin parazitoiti *Trichogramma chilonis*'in ergin çıkışı ve yaşam süresinin önemli ölçüde farklı olduğunu bildirmişlerdir (Nathan vd., 2006).

Diğer taraftan bu sekonder bileşikler, parazitoitler için olumlu özellikte de olabilir. Toksinlerin ve besleyiciliği düşük olan besinlerin, herbivorun bağışıklık sistemini zayıflattığı ve bu nedenle de, parazitoit yumurtalarına karşı savunma yeteneğinin azaldığı ifade edilmiştir (Salt, 1964; Vinson ve Barbosa, 1987). Örneğin, *Pieris rapae* (L.) (Lepidoptera: Pieridae)'nin parazitoit *Cotesia glomerata* (L.) (Hymenoptera: Braconidae)'nin yumurtalarını kapsüllenmesinin, *P. rapae*'nin hangi tür bitki ile beslendiğine bağlı olarak değiştiği bildirilmiştir (Benrey ve Denno, 1997). Ozkan (2006), unlu mamüllerde zararlı olan *Ephestia kuehniella* Zeller (Lepidoptera: Pyralidae)'nin farklı besinlerde beslenmesinin, *E. kuehniella* üzerinde gelişen parazitoit *Chelonus oculator* Panzer (Hymenoptera: Braconidae)'un da gelişme süresini, çıkış oranını ve ergin büyüklüğünü önemli ölçüde etkileyebildiğini göstermiştir.

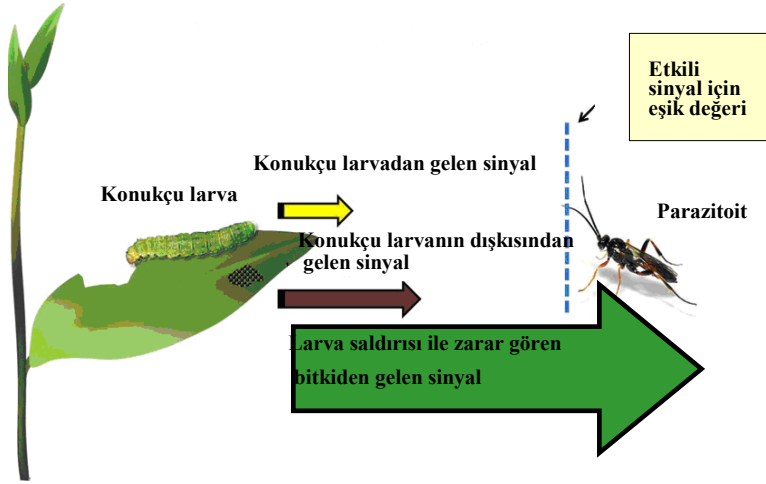
### 3. Herbivordan Gelen Sinyaller

Doğrudan herbivordan gelen uyarılar, genelde en güvenilir bilgi kaynağıdır. Çünkü bu bilgiler parazitoiti ve predatörü; konukçunun kimliği, varlığı ve uygunluğu konusunda bilgilendirmektedir. Konukçunun (herbivor) ya da konukçunun dışkıdaki kimyasal maddelerin bitkisel kimyasallara göre daha güvenilir oldukları bildirilmektedir (Smith vd., 1994) (Şekil 2). Her ne kadar bu tür bir uyarı yüksek derecede güvenilirliğe sahip olsa da, algılanabilme bakımından bir kısıtlılık taşımaktadır. Bu balımsı Doğrudan konukçudan gelen bilgilerin algılanmasındaki zorluk, iki nedenle açıklanabilir. Birinci neden, konukçuların kütle olarak küçük olması, buna bağlı olarak ta salgılanan madde miktarının da düşük olmasıdır (Steinberg vd., 1993). Bu durumda konukçudan elde edilen ipuçlarının uzun mesafeden tespiti zordur ve bu nedenle parazitoitin ya da predatörün konukçuya ve ava daha yakın olması önem kazanmaktadır. İkinci neden ise, herbivorlarda parazitlenme veya saldırıya karşı bazı adaptasyonlarla kendini gizleme yeteneğine sahip oluşudur.

Araştırmacılar parazitoitlerin, herbivorlar tarafından üretilen feromonları kairomon gibi kullanarak, belirli mesafedeki herbivor bölgesini belirleyebildikleri bildirilmiştir (Turlings vd., 1995; Dicke vd., 1993). *Trichogramma* türlerinin belirli bir habitatta konukçu komünitelerini tespit etme stratejisi üzerine bazı araştırmalar yürütülmüştür. Yapılan bir çalışma ile *Trichogramma* türlerinin belirli bir habitatta konukçu varlığını tespit edebildiği gösterilmiştir. Bu durum parazitoitin konukçu tarafından salgılanan seks feromonunun algılanmasıyla gerçekleşmektedir (Dicke, 1994). Diğer bir araştırmada da, yine konukçunun seks feromonunun, parazitoitin konukçuyu aramasında çok önemli bir rolü olduğunu ortaya koymuştur. Bir pamuk tarlasında zararlı olan *Heliothis zea*'ya karşı *H. zea*'nın sentetik cinsiyet feromonunun kullanılması sonucunda, *Trichogramma* türlerinin bu pamuk tarlalarında yoğunlaştığı ve parazitlenme oranlarının da arttığı bildirilmiştir (Dicke vd., 1993).

Doğal düşmana sunulan diğer sinyallerin, vibrataksi (titreşime yönelme) ve görüş özelliği olduğu ifade edilmektedir (Vet vd., 1990). Bu sinyaller konukçunun bitki üzerinde var olduğu sürece devam etmektedir. Ancak bitkilerdeki kimyasal bileşikler, konukçu bitkiyi terk ettiğinde dahi etkisini sürdürmektedir. Vibrataksi ve görüş özelliği ile konukçudan gelen kimyasal bileşikler, konukçu türlerine göre spesifik özelliktedir. Bu spesifiklik, konukçunun gelişme dönemlerine bağlı olarak da değişebilmektedir. Spesifikliğin, doğal düşmanlar için önemli olduğu, böylelikle doğal düşmanların yanlış konukçu türlerini ya da dönemlerini aramakla zaman ve enerji harcamadıkları bildirilmiştir.

Ancak bu spesifik özellikteki sinyallerin daha çok konukçunun etrafındaki mikrohabitatta kullanıldıkları, çünkü tespit edilebilme düzeylerinin kısıtlı olduğu ifade edilmiştir (Vet vd., 1990).



Şekil 2. Parazitoitler için konukçu larva ve bitkiden salgılanan bileşiklerin etkinliği (Holopainen ve Blande, 2010).

#### 4. Sonuç ve Öneriler

Herbivorların bitkilerde beslenmesi sonucu oluşan kimyasal bileşikler üzerine yapılan çalışmalar son derece önemlidir. Herbivorların bitkilerde beslenmesi sonucu oluşan kimyasal bileşiklerin, doğal düşmanlar üzerinde cezbedici etki yarattığını ortaya koyan davranışsal çalışmaların ardından (Dicke ve Groeneveld, 1986; Sabelis ve van de Baan, 1983) gerçekleştirilen analitik kimya çalışmaları, bitkilerin kimyasal bileşiklerin üretiminde önemli bir rol oynadığının anlaşılmasını sağlamıştır (Dicke vd., 1990; Turlings vd., 1990). Herbivor beslenmesine karşılık olarak bitkilerde gözlenen fizyolojik değişiklikler, bileşiklerin kimyasal yapısı ve bunun tritrofik sistemlerdeki etkilerinin araştırıldığı çalışmalar sürmektedir. Bu sayede daha detaylı bir bilgi, doğal ve tarımsal ekosistem anlayışımızın gelişmesini sağlayacaktır. Elektrofizyolojik teknikler ile birleştirilmiş gaz kromatografi ve sonrasında yürütülen kimyasal adlandırma çalışmaları da bu bilgi eksiğini kapatmaya yönelik oldukça önemlidir. Yapılan davranış çalışmalarında, bitkisel bileşiklerin çeşitli besin ağı ilişkilerini de önemli derecede etkilediği bildirilmiştir (Bruin vd., 1995; Dicke ve Vet, 1999; Janssen vd., 1997; Sabelis vd., 1999). Doğal düşmanlarda konukçu ve av arama davranışlarını yöneten mekanizmalar hakkında elde edilecek bilgiler, mücadele programının başarılı olması için oldukça önemlidir. Bu nedenle biyolojik mücadele uygulamalarını geliştirmek ve optimize etmek için doğal düşmanların av ve konukçularını nasıl buldukları ve onlardan nasıl faydalandıkları bilgisini, oluşturulan mekanizmaya dahil etmek gereklidir. Ayrıca, parazitoit türlerinin uygun konukçular üzerindeki rekabeti de bu kapsamda ele alınabilir. Zararlılara karşı biyolojik mücadele aracılığıyla etkili ve kalıcı bir başarı; doğal düşmanlar, herbivorlar ve bitkiler arasındaki kompleks ilişkileri anlama yeteneğimizin ne kadar güçlü olduğuyla paraleldir. Parazitoit ve predatörler, biyolojik mücadele etmeni olarak etkinliği artırılabilir organizmalardır. Şu an kullanılan pestisitlerin etkinliğindeki düşüş, ekoloji ve insan sağlığı üzerindeki artan olumsuz etkileri nedeniyle, etkili biyolojik mücadele uygulamalarını geliştirmeye olanak sağlayacak teknolojiler üzerinde çalışmayı zorunlu hale getirmiştir. Doğal düşman davranışlarını yönlendirerek onların konukçu ve av arama faaliyetlerinin geliştirilmesi, gelecekte zararlı mücadelesi için yürütülen programlarda gerekli bir bileşen haline gelecektir.

## *Bitkiler, Herbivorlar ve Doğal Düşmanlar Arasındaki Trofik İlişkiler*

### **Kaynaklar**

- Bell, W.J. ve Cardé, R.T. 1984. *Chemical Ecology of Insects*. Chapman and Hall, London, 524 pp.
- Benrey, B. ve Denno, R.F. 1997. The slow growth-high mortality hypothesis: A test using the cabbage butterfly. *Ecology*, 78: 987-999.
- Bolve, W., Koch, T., Krumm, T., Piel, J. ve Jux, A. 1999. Induced biosynthesis of insect semiochemicals in plants. In: *Insect-Plant Interactions and Induced Plant Defence*, Chadwick, D. J. and Goode, J. (editors), Wiley, Chichester (Novartis Foundation Symposium 223), p. 110-126.
- Bruin, J., Sabelis, M.W. ve Dicke, M. 1995. Do plants tap SOS signals from their infested neighbours? *Trends in Ecology & Evolution*, 4 : 167-170.
- Cardé, R.T. ve Bell, W.J. 1995. *Chemical Ecology of Insects 2*. Chapman and Hall, New York, 435 pp.
- Cortesero, A. M., De Moraes, C. M., Stapel, J.O., Tumlinson, J.H. ve Lewis, W.J. 1997. Comparison ve contrasts in host-foraging strategies of two larval parasitoids with different degrees of host specificity. *Journal of Chemical Ecology*, 23: 1589-1606.
- De Moraes, C. M. ve Lewis, W.J. 1999. Analyses of two parasitoids with convergent foraging strategies. *Journal of Insect Behavior*, 12: 571-583.
- De Moraes, C. M., Lewis, W.J., Paré, P.W., Alborn, H.T. ve Tumlinson, J. H. 1998. Herbivore-infested plants selectively attract parasitoids. *Nature*, 393: 570-573.
- De Moraes, C.M., Lewis, W.J. ve Tumlinson, J.H. 2000. Examining plant-parasitoid interactions in tritrophic systems. *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil*, 29(2): 189-203.
- DeBach, P. ve Rosen, D. 1991. *Biological control by natural enemies*, 2nd ed. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 440 pp.
- Dicke, M. ve Groeneveld, A. 1986. Hierarchical structure in kairomone preference of the predatory mite *Amblyseius potentillae*: dietary component indispensable for diapause induction affects prey location behaviour. *Ecological Entomology*, 11: 131-138.
- Dicke, M. ve Sabelis, M.W. 1988. How plants obtain predatory mites as bodyguards. *Netherlands Journal of Zoology*, 38: 148-165.
- Dicke, M., van Beek, T.A., Posthumus, M.A., Ben Dom, N., van Bokhoven H. ve de Groot, A.E. 1990. Isolation and identification of volatile kairomone that affects acarina predator-prey interactions. Involvement of host plant in its production. *Journal of Chemical Ecology*, 16: 381-396.
- Dicke, M., Van Baarlen, P., Wessels R. ve Dijkman, H. 1993. Herbivory induces systemic production of plant volatiles that attract herbivore predators: extraction of endogenous elicitor. *Journal of Chemical Ecology*, 19: 581-599.
- Dicke, M., 1994. Local and systemic production of volatile herbivore-induced terpenoids: Their role in plant-carnivore mutualism. *Journal of Plant Physiology*, 143: 465-472.
- Dicke, M. ve Vet, L.E.M. 1999. Plant-carnivore interactions: evolutionary and ecological consequences for plant, herbivore and carnivore. In: *Herbivores: between plants and predators*, Olf, H., Brown V. K., Drent, R. H. (Editors). Blackwell Science, Oxford, UK, p. 483-520.
- Duffey, S.S., Bloem, K.A. ve Campbell, B.C. 1986. Consequences of sequestration of plant natural products in plant-insect-parasitoid interactions, p 31-60. In *Interactions of plant resistance and parasitoids and predators of insects*, Boethel, J., Eikenbary, R. D. (Editors). John Wiley and Sons, New York, 224 pp.
- Geervliet, J.B.F., Vet, L.E.M. ve Dicke, M. 1994. Volatiles from damaged plants as major cues in long-range host-searching by the specialist parasitoid *Cotesia rubecula*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 73: 289-297.
- Holopainen, J.K. ve Blande J.D. 2010. Molecular Plant Volatile Communication. (<http://www.landesbioscience.com/curie/chapter/4935/>).
- Janssen, A., Bruin, J., Jacobs, G., Schraag, R. ve Sabelis, M.W. 1997. Predators use volatiles to avoid prey patches with conspecifics. *Journal of Animal Ecology*, 66: 223-232.
- Kessler, A. ve Baldwin, I. T. 2001. Defensive function of herbivore-induced plant volatile emissions in nature. *Science*, 291:2141-2144.
- Kester, K.M. ve Barbosa, P. 1991. Behavioral and ecological constraints imposed by plants on insect parasitoids: Implications for biological control. *Biological Control*, 1: 94-106.

### *H. Tunca vd.*

- Kruse, J.J. ve Raffa, K.F. 1999. Effect of food plant switching by a herbivore on its parasitoid: *Cotesia melanoscela* development in *Lymantria dispar* exposed to reciprocal dietary crosses. *Ecological Entomology*, 24 (1): 37-45.
- Lecomte, C. ve Thibout, E. 1984. Etude olfactométrique de la réaction de diverses substances allelochimiques végétales dans la recherche de la hôte par *Diadromus pulchellus* (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 35: 295-303.
- Llusà J. ve Peñuelas, J. 2001. Emission of volatile organic compounds by apple trees under spider mite attack and attraction of predatory mites. *Experimental and Applied Acarology*, 25: 65-77.
- Mattiacci, L. ve Dicke, M. 1995. The parasitoid *Cotesia glomerata* (Hymenoptera: Braconidae) discriminates between first and fifth larval instars of its host *Pieris brassicae* on the basis of contact cues from frass, silk, and herbivore-damaged leaf tissue. *Journal of Insect Behavior*, 8: 485-498.
- Mattiacci, L., Dicke, M. ve Posthumus, M.A. 1994. Induction of parasitoid attracting synomones in Brussels sprouts plants by feeding of *Pieris brassicae* larvae: Role of mechanical damage and herbivore elicitor. *Journal of Chemical Ecology*, 20: 2229-2247.
- McAuslane, H.J., Vinson, S.B. ve Williams, H.J. 1991. Stimuli influencing host microhabitat location in the parasitoid *Campoplex sonorensis* (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 58: 267-277.
- Nathan, S. S., Kalaivani, K., Mankin, R.W. ve Murugan, K. 2006. Effects of Millet, Wheat, Rice, and Sorghum Diets on Development of *Corcyra cephalonica* (Stainton) (Lepidoptera: Galleriidae) and Its Suitability as a Host for *Trichogramma chilonis* Ishii (Hymenoptera: Trichogrammatidae). *Environmental Entomology*, 35 (3): 784-788.
- Ngi-Song, A.J., Overholt, W.A., Njagi P.G.N., Dicke, M., Ayertey, J.N. ve Lwande, W. 1996. Volatile infochemicals used in host and host habitat location by *Cotesia flavipes* Cameron and *Cotesia sesamiae* (Cameron) (Hymenoptera: Braconidae), larval parasitoids of stem borers on Graminae. *Journal of Chemical Ecology*, 22: 307-323.
- Ozkan, C. 2006. Effect of Host Diet on the Development of the Solitary Egg-Larval Parasitoid *Chelonus oculator* in superparasitized *Ephesia kuehniella*. *Phytoparasitica*, 34(4):338-346.
- Paré, P. W. ve Tumlinson, J.H. 1997. Induced synthesis of plant volatiles. *Nature*, 385: 30-31.
- Price P.W., Bouton, C.E., Gross, P., McPherson, B.A., Thompson, J.N. ve Weis, A.E. 1980. Interactions among three trophic levels: influence of plants on interactions between insect herbivores and natural enemies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 11:41-65.
- Roitberg, B. D. ve Isman, M. B. 1992. *Insect Chemical Ecology: An Evolutionary Approach*. Chapman and Hall, New York, 345 pp.
- Röse, U.S.R., Manukian, A., Heath, R.R. ve Tumlinson, J.H. 1996. Volatile semiochemicals released from undamaged cotton leaves a systemic response of living plants to caterpillar damage. *Plant Physiology*, 111: 487-495.
- Sabelis, M. W., van Balen, M., Bakker, F. M., Bruin, J., Drukker, B., Egas, M., Janssen, A.R.M., Lesna, I. K., Pels, B., van Rijn, P.C.J. ve Scutareanu, P. 1999. The evolution of direct and indirect plant defence against herbivorous arthropods. In: *Herbivores: Between Plants and Predators*, Olf, H., Brown, V. K., Drent, R. H. (Editors), Blackwell Science, Oxford, UK, p. 109-166.
- Sabelis, M.W. ve van de Baan, H.E. 1983. Location of distant spider mite colonies by phytoseiid predators: demonstration of specific kairomones emitted by *Tetranychus urticae* and *Panonychus ulmi*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 33: 303-314.
- Salt, G., 1964. The ichneumonid parasite *Nemeritis canescens* (Gravenhorst) in relation to the wax moth *Galleria mellonella* (L.). *Transactions of the Royal Entomological Society*, 116: 1-14.
- Schoonhoven, L. M., Jermy, T. ve van Loon, J.J.A. 1998. *Insect - Plant Biology: from Physiology to Evolution*, Chapman and Hall, London. 409 pp.
- Smith, C. M., 1989. *Plant resistance to insects: A fundamental approach*, A Wiley-Interscience Publication, 286 pp.
- Smith, G.S., Allison, J.C.S. ve Pammenter, N.W. 1994. Bioassay study of response by parasitoid to frass and feeding substrates of its host, the stalk borer *Eldana saccharina*. *Annals of Applied Biology*, 125:439-446.
- Steinberg, S., Dicke, M. ve Vet, L.E.M. 1993. Relative importance of infochemicals from first and second trophic level in long-range host location by the larval parasitoid *Cotesia glomerata*. *Journal of Chemical Ecology*, 19: 47-59.
- Takabayashi, J., Takahashi, S., Dicke, M. ve Posthumus, M.A. 1995. Developmental stage of herbivore *Pseudaletia separata* affects production of herbivore-induced synomone by corn plants. *Journal of Chemical Ecology*, 21: 273-287.



### *Bitkiler, Herbivorlar ve Doğal Düşmanlar Arasındaki Trofik İlişkiler*

- Thaler, J.S. 1999. Jasmonate-inducible plant defences cause increased parasitism of herbivores. *Nature*, 399: (6737) 686-688.
- Tumlinson, J.H., Paré, P.W. ve Lewis, W.J. 1999. Plant production of volatile semiochemicals in response to insect-derived elicitors. In: *Insect-Plant Interactions and Induced Plant Defence*, Chadwick, D.J., Goode, J. (Editors), Wiley, Chichester (Novartis Foundation Symposium 223), p. 95-105.
- Turlings, T.C.J., Tumlinson, J.H. ve Lewis, W.J. 1990. Exploitation of herbivore-induced plant odors by host-seeking parasitic wasps. *Science*, 250: 1251-1253.
- Turlings, T.C.J., Tumlinson, J. H., Eller, F.J. ve Lewis, W.J. 1991. Larval-damaged plants: Source of volatile synomones that guide the parasitoid *Cotesia marginiventris* to the microhabitat of its hosts. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 58: 75-82.
- Turlings, T.C.J. ve Tumlinson, J.H. 1992. Systemic release of chemical signals by herbivore injured corn. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 89: 8399-8402.
- Turlings, T.C.J., Wackers, F. L., Vet, L.E.M., Lewis, W. J. ve Tumlinson, J.H. 1993a. Learning of host-finding cues by hymenopterous parasitoids, p. 51-78, in *Insect Learning*, Papaj D. R., Lewis, A.C. (Editors). Chapman and Hall, New York.
- Turlings, T.C.J., McCall, P.J., Alborn, H.T. ve Tumlinson, J.H. 1993b. An elicitor in caterpillar oral secretion that induces corn seedlings to emit chemical signals attractive to parasitic wasps *Journal of Chemical Ecology*, 19: 411-425
- Turlings, T.C.J., Loughrin, J.H., McCall, P.J., Röse, U.S.R, Lewis, W.J. ve Tumlinson, J.H. 1995. How caterpillar-damaged plants protect themselves by attracting parasitic wasps. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 92: 4169-4174.
- Udayagiri, S. ve Jones, R.L. 1992. Role of plant odor in parasitism of European corn borer by braconid specialist parasitoid *Macrocentrus grveii* Goidanich: Isolation and characterization of plant synomones eliciting parasitoid flight response. *Journal of Chemical Ecology*, 18: 1841-1855.
- Udayagiri, S. ve Jones, R.L. 1993. Variation in flight response of the specialist parasitoid *Macrocentrus grveii* Goidanich to odours from food plants of its European corn borer host *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 69: 183-193.
- Vet, L.E.M. 1999. Evolutionary aspects of plant-carnivore interactions. In: *Insect-Plant Interactions and Induced Plant Defence*, Chadwick D. J., Goode, J. (Editors), Wiley, Chichester (Novartis Foundation Symposium 223), p. 3-13.
- Vet, L.E.M. ve Dicke, M. 1992. Ecology of infochemical use by natural enemies in a tritrophic context. *Annual Review of Entomology*, 37: 141-172.
- Vet, L.E.M., Lewis, W.J., Papaj, D.R. ve van Lenteren, J.C. 1990. A variable-response model for parasitoid foraging behavior. *Journal of Insect Behavior*, 3: 471-490.
- Vinson, S. B. ve Barbosa, P. 1987. Interrelationships of nutritional ecology of parasitoids, p. 673-695. In: *Nutritional ecology of Insects, Mites, and Spiders and Related Invertebrates*, Slansky, F., Rodriguez, J.G. (Editors), John Wiley and Sons, New York. 880 pp.
- Vinson, S.B. ve Iwantsch, G.F. 1980. Host suitability for insect parasitoids. *Annual Review Entomology*, 25: 397-419.
- Visser, J.H. 1986. Host odor perception in phytophagous insects. *Annual Review of Entomology*, 31: 121-144.
- Whitman, D. 1994. Plant bodyguards: Mutualistic interactions between plants and the third trophic level, p. 133-159. In: *Functional dynamics of phytophagous insects*, Ananthkrishnan, T.N. (Editor), Oxford and IBH Publishing, New Delhi, 304 pp.