

## *Agelastica alni* (L.) (Coleoptera: Chrysomelidae) Larvalarının Beslenme ve Gelişimine Besin Kalitesi ve Tanik Asitin Etkisi

Oğuzhan YANAR<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Ondokuz Mayıs Üniversitesi, Fen-Edebiyat Fakültesi, Biyoloji Bölümü, Samsun, TÜRKİYE

Sorumlu Yazar: [oyanar46@gmail.com](mailto:oyanar46@gmail.com)

Geliş Tarihi: 27.06.2013

Kabul Tarihi: 22.08.2013

### Özet

Bu çalışmada *Agelastica alni*'nin son evre larvalarının beslenme ve gelişmesine yapay besindeki protein, karbohidrat ve tanik asitin etkisi araştırılmıştır. Yapay besindeki protein (P) ve karbohidrat (K) miktarının değiştirilmesi ile biri kontrol besini olmak üzere 8 farklı besin ve kontrol besinine farklı oranlarda tanik asit ilave ederek 3 farklı besin, toplamda 11 farklı besin kullanılmıştır. Toplam besin tüketim miktarı ve pup lipit miktarının tanik asit içeren besinlerle beslenen larvalarda azaldığı bulunmuştur. Pupa ağırlığı kontrol besiniyle beslenen larvalara göre diğer besinlerle beslenen larvalarda (bir grup hariç) azalmıştır. Pupa protein miktarları, kontrol grubuna göre farklıdır. En uzun gelişme süresi tanik asit miktarı en fazla olan (5%) besinle beslenen larvalarda bulunmuştur. Gıdaca dengesiz besinler *A. alni* türünün gelişmesini negatif olarak etkilemekte ve tanik asit, türün hem beslenme hem de gelişmesine olumsuz etki etmektedir.

**Anahtar Kelimeler:** *Agelastica alni*, Tanik Asit, Yapay Besin

## The Effect of Food Quality and Tannic acid on Feeding and Development of the Alder Leaf Beetle, *Agelastica alni* (L.) (Coleoptera: Chrysomelidae)

### Abstract

This study analyzes the effect of tannic acid, carbohydrate and protein in artificial food on the nutrition and growth of *Agelastica alni* larvae of the last instar. 11 different types of food were used in the experiment, 1 of which was control food, 7 of which were made by changing the amount of protein and carbohydrate level in artificial food and 3 of which were made by adding different amounts of tannic acid to the control food. One of the findings of this experiment is that total food consumption and pupal lipid amount decreased in larvae feeding on food containing tannic acid. When compared to larvae feeding on control food, pupal weight decreased in larvae feeding on other foods (except for one group). Pupal protein amounts are different from those of control food. It was found out in the experiment that the larvae feeding on food containing the highest level of tannic acid (5%) have the longest development time. Unbalanced foods has a negative effect on the development of *A. alni* and tannic acid negatively affects both feeding and development.

**Keywords:** *Agelastica alni*, Tannic Acid, Artificial Diet

## GİRİŞ

Hayvanların hayatları boyunca metabolik aktivitelerini başarmak, sürdürmek, gelişmek ve üremek için çeşitli gıdalara ve enerjiye ihtiyaçları vardır (Simpson ve Raubenheimer, 1993a; Simpson ve Raubenheimer, 1999b). Mesela, hayvanların protein gibi gıdaların alımını kontrol edip etmediğini belirlerken, ilgili gıdanın besindeki konsantrasyonunun, besindeki diğer gıdalara oranındaki değişiklik dikkate alınmadan değiştirip değiştirmediğini anlamak zordur (Simpson ve Raubenheimer, 1995).

Besin arayan bir hayvan gıdasal olarak dengesiz bir besinle karşılaştığında bazı ciddi gıdasal kararlar vermek durumunda kalır. Diğer taraftan, besini reddedebilir ve dengeli bir besin aramaya devam edebilir. Gıdasal olarak dengesiz besinlerle beslenme problemi bazı gıdalardan çok az ve/veya bazı gıdalardan çok fazla kabul etmeye mecbur olduğu zor bir durumla bir hayvanın karşılaşmasıdır. Hayvanlar gıdasal olarak dengesiz besinlerle beslendiği zaman bazı gıdaları az bazılarını ise fazla yemek durumunda kalırlar. Böyle bir durumda hayvanların bu dengesizliği en aza indirmek için mekanizmalar geliştirdiğine dair güçlü deliller vardır (Raubenheimer ve Simpson, 2003).

Bu çalışmanın amacı, Türkiye’de Karadeniz bölgesinin doğusunda kızılgaç ormanlarına önemli tahribatlar yapan *Agelastica alni* türünün beslenme davranışını makronutrient içerikleri farklı yapay besinlerle ortaya çıkarmak ve ayrıca sekonder metabolit olarak tanik asitin bu türün beslenme davranışına etkisini araştırmaktır.

## MATERYAL ve METOT

### *Larvaların Toplanması*

*A. alni* türüne ait larvalar, Giresun’un Görele İlçesi Devlet Hastanesi mevkiindeki kızılgaç bitkilerinin yaprakları üzerinden toplanmıştır. Son larva evresinde 10’arlı gruplar halinde pup oluncaya kadar içerikleri farklı yapay besinlerle beslenmiştir.

### *Beslenme Deneyi*

Literatürde birçok çalışma ile (Telang ve ark., 2001; Lee ve ark., 2002; Henriksson ve ark., 2003; Lee ve ark., 2004) benzer şekilde son larva evresindeki beslenme ve gelişmesi araştırılmıştır. Her besin grubunda 10 larva olacak şekilde ayrı ayrı plastik kaplara (5x10x2 cm) alınarak beslenmek istenmiş fakat larva ağırlıklarının

çok küçük olmasından dolayı her besin grubu için 10'arlı gruplar halinde 10 set hazırlanarak beslenme deneyi yürütülmüştür. Tercihsiz beslenme deneylerinde her gün yeni besin 0,001 hassasiyetli terazide tartılarak verilmiş ve kalan besinlerin etüvde kurutulduktan sonra kuru ağırlıkları tartılmış ayrıca her gün larvalardaki ağırlık değişimleri ve dışkıları tartılarak not edilmiş, çalışmaya larvalar pup oluncaya kadar devam edilmiştir.

### **Yapay Besinlerin İçeriği**

Bu çalışmada *A. alni* türüne ait larvaların besin tercihini ortaya koymak için Yamamoto (1969) tarafından geliştirilen yapay besindeki protein ve karbohidrat miktarları değiştirilerek kullanılmıştır. Yamamoto (1969) tarafından geliştirilen modifiye edilen yapay besinde bulunan maddeler Tablo 1'de gösterilmiştir.

**Tablo 1.** Modifiye edilmiş Yamamoto yapay besin içeriği ( 1 kg için)

Besin içeriği	Miktarı
Buğday tohum kabuğu (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

Yapay besindeki protein (P) ve karbohidrat (K) miktarının değiştirilmesi ile biri kontrol besini olmak üzere 8 farklı besin elde edilmiştir. Bundan sonra kontrol besinine farklı oranlarda tanik asit ilave ederek 3 farklı besin daha yapılmıştır. Böylece toplamda 11 farklı besin kullanılmıştır. Bu çalışmada protein-karbonhidrat ve tanik asit içerikleri farklı besinleri birbirinden ayırabilmek için her besine bir harf verilmiştir. Bu besinlerden kontrol besini A ile diğer besinler ise B, C, D, E ve F, G, H harfleriyle tanik asitli besinler ise T<sub>1</sub>, T<sub>2</sub> ve T<sub>3</sub> olarak sembolize edilmiştir. Protein ve karbohidrat miktarları değiştirilen ve tanik asit eklenen 11 farklı besin Tablo 2'de gösterilmiştir.

**Tablo 2. Yapay besinlerin protein: karbohidrat miktarı**

Besin adı	Protein / Karbohidrat(P:K) miktarı
A	30:30
B	10:50
C	50:10
G	40:20
H	20:40
D	15:15
E	10:20
F	20:10
T <sub>1</sub>	30:30 + 1.25 % tanik asit
T <sub>2</sub>	30:30 + 2.50 % tanik asit
T <sub>3</sub>	30:30 + 5.00 % tanik asit

### ***Lipidin Kloroform ile Analizi***

Yukarıda bahsedilen beslenme çalışmalarının sonucunda elde edilen *A. alni* türüne ait puplar kurutulmak üzere 50° C'ye ayarlanmış etüve konmuş ve puplar sabit ağırlığa erişinceye kadar etüv içinde tutulmuş kuruduktan sonra çıkarılmış ve yağ içeriklerinin tespit edilmesi için puplar tüplere konarak yüzey alanını arttırmak için ezilmiş ve sonrasında saf kloroform içinde 24 saat tutulmuş ve bu işlem 3 kez tekrarlanmıştır. Böylece, pup örneklerinden yağ içeriği uzaklaştırılmıştır. Bir sonraki aşamada tekrar etüv içerisine konarak yeniden kurutulmuştur. Kuruyan örnekler tartılarak larvaların lipitsiz ağırlıkları not edilmiştir. Lipitsiz hale gelen puplar üzerinde daha sonraki analizlere devam edilmiştir.

### ***Kjeldahl Metodu ile Protein Analizi***

Lipitleri alınmış *A. alni* türüne ait pupların azot tayini semi-mikro Kjeldahl metodu ile Kjeltec Auto 1030 analizörü (Tecator, Sweden) ile yapılmıştır. Bu işlem sonunda bulunan % N (Azot) miktarları 6,25 sabitiyle çarpılarak % protein miktarları bulunmuştur (Monk, 1987).

### ***İstatistiksel Analiz***

Bu çalışmada *A. alni* türünün tercihsiz beslenme deneylerindeki besin gruplarında beslenen larvalardan elde edilen toplam besin tüketimleri, pup ağırlıkları, pup protein ve lipit miktarları ile gelişme süresi verilerinin farklı olup olmadığı ANOVA testi ile belirlenmiş ve türlerin besin tercihinde A besini kontrol grubu olarak kullanıldığı için çoklu karşılaştırmalarda Dunnet testi kullanılmıştır.

## SONUÇLAR

ANOVA Dunnet testi istatistiksel analiz sonuçlarına göre toplam besin tüketim miktarının sadece C, T<sub>1</sub>, T<sub>2</sub> ve T<sub>3</sub> besininde kontrol besinine (A) göre azaldığı bulunmuştur. B, D, E, F ve H besinleriyle beslenen larvalarda ise toplam besin tüketiminin arttığı bulunmuştur. F besiniyle beslenen larvalar dışında, diğer besin grubuyla beslenen larvalarda pup ağırlığı kontrol besiniyle (A) beslenen larvalara göre azalmıştır (Tablo 3).

**Tablo 3.** *A. alni* larvalarının tercihsiz beslenme deneylerindeki ortalama besin tüketimi, tüketilen protein ve karbonhidrat miktarı, pup ağırlığı, pup protein ve lipit miktarları (mg)

	Besin tipi		Besin tüketimi	Pup ağırlığı	Pup protein miktarı	Pup lipit miktarı	Gelişme süresi (gün)
ortalama± standart hata	A	10	309,2±4,9	126,7±0,5	45,1±2,1	30,1±0,3	7,9±0,2
	B	10	368,4±2,3	119,1±1,2	70,6±0,2	36,0±1,4	9,9±0,3
	C	10	264,9±2,5	83,7±0,4	30,6±0,5	20,0±0,3	6,1±0,2
	D	10	348,2±3,4	115,0±2,2	66,2±1,5	32,0±1,0	9,9±0,2
	E	10	364,1±1,9	108,9±3,8	55,5±0,2	33,4±0,4	9,9±0,3
	F	10	325,9±4,5	122,1±1,8	70,5±0,4	30,0±0,7	9,6±0,2
	G	10	301,1±4,2	97,0±0,4	38,45±0,7	25,3±0,3	6,9±0,2
	H	10	341,3±1,5	110,3±0,4	58,5±2,3	36,3±0,3	9,0±0,2
	T1	10	176,7±2,1	73,8±0,3	24,8±1,1	19,1±0,3	9,8±0,2
	T2	10	126,4±1,1	67,5±0,3	23,8±1,1	14,4±0,3	11,0±0,2
T3	10	119,7±1,5	55,3±0,3	16,0±0,8	12,8±0,3	11,9±0,3	
ANOVA	s.d.*		109	109	109	109	109
	F		963,7	263,8	282,2	195,0	55,1
	P		<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001
	Dunnet Testi		B, C, D, E, F, H, T <sub>1</sub> , T <sub>2</sub> , T <sub>3</sub> <0,001	B, C, D, E, G, H, T <sub>1</sub> , T <sub>2</sub> , T <sub>3</sub> <0,001	B, C, D, E, F, G, H, T <sub>1</sub> , T <sub>2</sub> , T <sub>3</sub> <0,001	B, C, G, H, T <sub>1</sub> , T <sub>2</sub> , T <sub>3</sub> <0,001 E<0,05	B, C, D, E, F, T <sub>1</sub> , T <sub>2</sub> , T <sub>3</sub> <0,001 G, H<0,05

Farklı besin içeriklerine sahip olan B, C, D, E, F, G, H, T<sub>1</sub>, T<sub>2</sub> ve T<sub>3</sub> besinleriyle beslenen larvaların pup protein miktarları kontrol grubuna göre farklıdır. Pupa protein miktarı B, D, E, F ve H besinlerinde kontrol besinine göre artarken; C, G, T<sub>1</sub>, T<sub>2</sub> ve T<sub>3</sub> besinleriyle beslenen larvalarda azalmıştır (Tablo 3). B, C, E, G ve H besinleriyle beslenen larvalarda pup lipit miktarı kontrol grubuna göre farklıdır. C ve G besinleriyle beslenen larvalarda pup lipit miktarı kontrol grubuna göre daha düşüktür. B, E ve H

besinleriyle beslenen larvalarda ise daha yüksektir. T<sub>1</sub>, T<sub>2</sub> ve T<sub>3</sub> besinleriyle beslenen larvaların pup lipit miktarları kontrol grubuna göre daha düşüktür (Tablo 3). Gelişme süresi diğer besinlerle beslenen larvalarda kontrol besiniyle beslenen larvalara göre önemli derecede farklıdır. C ve G besiniyle beslenen larvalarda gelişme süresi azalırken, diğer besin gruplarında gelişme süresi kontrol grubuna göre artmıştır. En uzun gelişme süresi ise T<sub>3</sub> besiniyle beslenen larvalarda bulunmuştur (Tablo 3).

## TARTIŞMA

A. *alni* türünün farklı gıda içeriğine sahip B, C, D, E, F, H, T<sub>1</sub>, T<sub>2</sub> ve T<sub>3</sub> besinleriyle beslenen larvalarının toplam tüketim miktarının kontrol besiniyle beslenen larvalardan farklı olduğu bulunmuştur. C besiniyle beslenen larvaların toplam tüketim miktarları kontrol grubuna göre azdır. C besini, protein bakımından zengin, gıdaca dengesiz bir besin olduğu için tüketim miktarında meydana gelen azalma literatürle benzerdir (Lee ve ark., 2002; Lee ve ark., 2004.) Hahn (2005), *Schistocerca americana* türünün düşük proteinli besinleri (bu çalışmadaki B, D, E, F ve H besini gibi)daha fazla tüketirken; bu çalışmadaki C besini gibi yüksek gıdalı besinleri daha az tükettiğini bulmuştur. *Malacasoma disstria* larvaları ile yapılan çalışmada ise bu çalışmadaki B, D, E, F ve H besini gibi P:K oranı düşük olan besinle beslenen larvalarda toplam besin tüketiminde bir farklılık olmadığı gösterilmiştir (Despland ve Noseworthy, 2006).

Tanik asit eklenmiş besinlerde (T<sub>1</sub>, T<sub>2</sub> ve T<sub>3</sub>) tüketilen toplam besin miktarının azalmasının nedeni, tanik asitin direkt olarak beslenmeyi caydırıcı özelliğinin bulunması olabilir (Simpson ve Raubenheimer, 2001). *M. disstria* larvalarıyla yapılan bir çalışmada bulunan sonuçlar bizim sonuçlarımızla benzerdir (Altun, 2008). Bu çalışmada ve yukarıda atıfta bulunulan diğer çalışmalarda bulunan farklı sonuçlar böcek türleri arasındaki hayat döngüsü farklılığı ile ilgili olabilir. Ayrıca bu durum; böcekler arasında self-seleksiyonun değişkenliği de (Despland ve Noseworthy, 2006) olabilir. A. *alni* larvalarının farklı besin gruplarında bulunan toplam tüketim miktarlarına bakıldığında proteinin tür için daha önemli olduğu söylenebilir.

B, C, D, E, G ve H besinlerinde pup ağırlığı kontrol grubuna göre farklılık göstermektedir. P:K oranı olarak en yüksek iki besin olan C ve G besinleriyle beslenen larvaların pup ağırlığı diğerlerine göre daha düşüktür. Schroeder (1986) tarafından

yapılan çalışmada proteince zengin besinlerle beslenen larvalarda pup ağırlığının azaldığı bulunmuştur. Ayrıca Honek (1993), P:K oranı çok yüksek olan besinlerle beslenen larvalar, dengeli besinlerle beslenen larvalarla karşılaştırıldığında önemli derecede pup ağırlığının düşük olduğunu bulmuştur. B, D, E ve H besinlerinde ise pup ağırlığının düşük olması, türün dengesiz besinlerle beslendiğinde gelişimini tamamlamak için geliştirdiği bir adaptasyon olabilir. Karbohidrat miktarı fazla olan B ve H besinlerinde pup ağırlığının azalmasının nedeni, larvaların aldıkları aşırı karbohidratı solunum hızlarını artırarak harcamaları olabilir (Lee ve ark., 2002).

T<sub>1</sub>, T<sub>2</sub> ve T<sub>3</sub> besinleriyle beslenen larvaların pup ağırlığı kontrol grubuna göre farklıdır. Simpson ve Raubenheimer (2001) *L. migratoria* ile yaptıkları çalışmada, tanik asitli besinlerle beslenip pup olan çekirgelerde besindeki tanik asit miktarı arttıkça pup ağırlığının azaldığını bulmuştur. Bu çalışmada da tanik asitli besinlerle beslenen larvaların pup ağırlığı diğer besin grubuyla beslenip pup olan larvalara göre daha azdır. Sekonder madde içeriğindeki farklılıkların *M. disstria* larvalarının besin tercihini ve performansını açık şekilde değiştirdiği de literatürdeki çalışmalar ile gösterilmiştir (Hemming ve Lindroth, 1995; Hemming ve Lindroth, 2000).

B, C, D, E, F, G ve H besinleriyle beslenen larvaların pup protein miktarları kontrol grubuna göre farklıdır. C ve G besinleriyle beslenen larvaların pup protein miktarları, diğer besin gruplarındaki puplara göre daha azdır. Bunun nedeni, tırtılların yedikleri fazla miktardaki proteini dışkılarıyla ürik asit veya amonyum olarak vücutlarından çıkarmalarıyla açıklanabilir (Lee ve ark., 2002). *A. alni* larvalarının azot kullanımı ile ilgili bir çalışmanın sonuçları da bu durumu desteklemektedir (Firidin and Mutlu, 2009). B, D, E, F ve H besinlerinde ise pup protein miktarları kontrol grubuna göre daha fazladır. Bu besinlerin ortak özellikleri P:K oranlarının kontrol grubuna göre daha küçük olmasıdır. Başka bir ifadeyle bu besinlerdeki protein miktarları kontrol grubuna göre daha azdır. Bu besinlerle beslenen larvaların hepsinde protein miktarının fazla olması türün fizyolojik bir adaptasyonu olabilir. T<sub>1</sub>, T<sub>2</sub> T<sub>3</sub> besinleriyle beslenen larvaların pup protein miktarları kontrol grubundan farklıdır. Bu durum, sekonder maddelerin besinle birlikte alınan gıdaların gelişim için harcanmasını engellemesinden kaynaklanabilir (Zanotto ve ark., 1993; Simpson ve Raubenheimer, 2001).

B, C, E, G, H, T<sub>1</sub>, T<sub>2</sub> ve T<sub>3</sub> besinleriyle beslenen larvaların pup lipit miktarları kontrol grubuna göre farklıdır. Lee ve ark. (2006) yaptıkları çalışmada P:K oranı

azaldıkça, *Heliothis virescens*'in P7:K35 besiniyle beslenen larvaları dışında, *H. virescens* ve *H. subflexa* türlerinin larvalarında lipit miktarının arttığını göstermiştir. Bizim çalışmamızda da P:K oranı azalan besinlerde (B, E, H) ile beslenen larvalarda lipit miktarı artmıştır. P:K oranı en yüksek iki besin olan C ve G besinleriyle beslenen larvalarda lipit miktarı azalmıştır. Simpson ve Raubenheimer (2001) *L. migratoria* ile yaptıkları çalışmada tanik asitin besindeki karbonhidratın vücut yağına dönüşmesini engellemediğini tespit etmiştir. Bu çalışmada ise tanik asitin *A. alni* türü için besindeki karbonhidratın vücut yağına dönüşmesini engellediği bulunmuştur.

*H. virescens* larvalarının P:K oranı yüksek besinlerle beslendiğinde gelişme süresinin kısaldığı gösterilmiştir (Telang ve ark., 2002). Bu çalışmada da *A. alni* larvaları için benzer sonuçlar bulunmuştur. Polifaj *A. alni* larvaları için, P:K oranının düşük olmasına bağlı olarak gelişme süresinin uzaması; besin arama ve beslenme sırasında doğal düşmanlara karşı korumasızlığın artması (Bernays, 1997), gelişme ve beslenmenin uzamasıyla birlikte avlanma/parazitizm riskinin artması (Moran ve Hamilton, 1980; Loader ve Damman, 1991; Benrey ve Denno, 1997) anlamına gelmektedir.

En uzun gelişme süresi T<sub>3</sub> besiniyle beslenen larvalarda görülmüş olup, benzer sonuçlar *L. migratoria* ile yapılan çalışmada da bulunmuştur (Simpson ve Raubenheimer, 2001). Ehrlich ve Raven (1964), ortak evrimleşme sürecinde böceklerin yayılması ve türleşmesini takiben bitkilerin kısımları üzerinde yeni savunma maddelerinin ortaya çıktığını ve sonrasında böceklere karşı savunmaların evrimleştiğini ifade etmektedir. Üretilen yeni savunma maddesine herbivor böceğin er geç adapte olduğu ifade edilse de (Bernays, 1998); bu çalışmada tanik asidin *A. alni* larvalarının gelişme süresi üzerindeki olumsuz etkisi açıktır ve adaptasyona rağmen belki de karalarda bitkilerin herbivorlara göre neden baskın olduğunu anlamamızı kolaylaştırmaktadır.

Sonuç olarak, gıda dengeleme davranışı, Lepidoptera takımı üyelerinin yanında ratlar, çekirgeler, balıklar gibi birçok canlı grubunda gözlenen bir durumdur (Bernays ve Bright, 2001; Ruohonen ve ark., 2007). Coleoptera takımının bir üyesi olan *A. alni* türünün larvalarında da bu davranış görülmektedir.



## KAYNAKLAR

- Allen, S.E., Grimshaw, H.M., Parkinson, J.A., Quarmby, C. and Roberts, J.D. 1986. Chemical Analysis. In: Champman, S.B. (eds) Methods in Plant Ecology pp. 411-466. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Altun, N., 2008. Malacosoma Neustria (Lepidoptera: Lasiocampidae)'nın Besin Seçimi ve Gelişmesine Etki Eden Kimyasal Faktörlerin Geometrik Analizlerle Belirlenmesi Ondokuzmayıs Üniversitesi, Fen Bilimleri Enstitüsü, Samsun, 78s.
- Benrey, B. and Denno, R. F. 1997. The slow-growth-high-mortality hypothesis: a test using the cabbage butterfly. Ecology 78, pp. 987-999.
- Bernays, E. A. 1997. Feeding by lepidopteran larvae is dangerous. Ecological Entomology. 22, pp. 121-123.
- Bernays E. A. 1998. Evolution of feeding behaviour in insect herbivores. Bioscience, 48, pp. 35-45.
- Bernays E. A. and K. L. Bright 2001. Food choice causes interrupted feeding in the generalist grasshopper *Schistocerca americana*: further evidence for inefficient decision-making Journal of insect physiology, 47, pp. 63-71.
- 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
- Ehrlich P.R. and Raven P.H., 1964. Butterflies and plants:A study in coevolution. Evolution, 18, pp. 586-608.
- Firidin, B. and Mutlu, C., 2009. Nitrogen utilization pattern and degradation capability of some plant's secondary metabolites by *Agelastica alni* L. (Coleoptera: Chrysomelidae). Journal of the Entomological Research Society , 11(2) : 1-15.
- Henriksson J., E. Haukioja, V. Ossipov, S. Ossipova, S. Sillanpää, L. Kapari and K. Pihlaja 2003. Effects of host shading on consumption and growth of the geometrid *Epirrita autumnata*: interactive roles of water, primary and secondary compounds. Oikos, 103, pp. 3-16.
- 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, pp. 1210-1219.
- Hemming, J. D. C. and Lindroth, R. L., 1995. Intraspecific variation in aspen phytochemistry – effects on performance of gypsy moths and forest tent caterpillars. Oecologia, 103, pp. 79-88.
- Hemming, J. D. C. and Lindroth, R. L., 2000. Effects of phenolic glycosides and protein on gypsy moth (Lepidoptera: Lymantriidae) and forest tent caterpillar (Lepidoptera: Lasiocampidae) performance and detoxication activities. Environmental Entomology, 29, pp. 1108-1115.
- Honek, A., 1993. Intraspecific variation in body size and fecundity in insects—a general relationship. Oikos, 66, pp. 483-492.
- Lee K.P., Behmer S.T., Simpson S.J. and D. Raubenheimer 2002. A geometric analysis of nutrient regulation in the generalist caterpillar *Spodoptera littoralis* (Boisduval). Journal of Insect Physiology, 48; pp. 655-665.
- Lee, K. P., Simpson, S. J. and Raubenheimer, D. 2004. A comparison of nutrient regulation between solitary and gregarious phases of the specialist caterpillar, *Spodoptera exempta* (Walker). J. Insect Physiol. 50, pp. 1171-1180.
- Lee K. P., Behmer S. T., and Simpson S.J. 2006. Nutrient regulation in relation to diet breadth: a comparison of *Heliothis* sister species and a hybrid. The Journal of Experimental Biology 209, pp. 2076-2084.
- Loader, C. and Damman, H. 1991. Nitrogen content of food plants and vulnerability of *Pieris rapae* to natural enemies. Ecology, 72, pp. 1586-1590.
- Monk, C.D. 1987. Sclerophylly in *Quercus virginiana* Mill, Castanea, 52, 4, pp. 256-261.
- Moran, N. and Hamilton, W. D. 1980. Low nutritive quality as defense against herbivores. J. Theor. Biol. 86, pp. 247-254.
- Raubenheimer D., and Simpson S. 2003. Unravelling the tangle of nutritional complexity. Wissenschaftskolleg zu Berlin Jahrbuch. Vorträge und Schwerpunkte. Pp. 275-294.
- Ruohonen, K., Simpson, S. J. and Raubenheimer, D., 2007. A new approach to diet optimisation: A re-analysis using European whitefish (*Coregonus lavaretus*). Aquaculture, 267, pp. 147-156.
- Schroeder, L. A., 1986. Protein limitation of a tree leaf feeding Lepidopteran. Entomologia Experimentalis et Applicata, 41, pp. 115-120.

- Simpson, S.J., Raubenheimer, D., 1993a. A multi-level analysis of feeding behaviour: the geometry of nutritional decisions. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B* 342, pp. 381–402.
- Simpson, S. J. and Raubenheimer, D., 1999b. Geometric models of Macronutrient selection. In: H.-R. Berthoud and R. J. Seeley (eds), *Neural Control of Macronutrient Selection*, CRC Press, Boca Raton, FL, pp. 29-41.
- Simpson, S. J., Raubenheimer, D. and Chambers, P. G. 1995. The mechanisms of nutritional homeostasis. In: *Regulatory Mechanisms of Insect Feeding* (Ed. by G. De Boer & R. F. Chapman), pp. 251–278. New York: Chapman & Hall.
- Simpson S. J. and D. Raubenheimer 2001. The geometric analysis of nutrient-allelochemical interactions: a case study using locusts. *Ecology*, 82, pp. 422-439.
- Telang A., Booton V., Chapman R.F., and D.E. Wheeler 2001. How female caterpillars accumulate their nutrient reserves. *Journal of Insect Physiology*, 47, pp. 1055–1064.
- Telang,A., Buck, N.A., and Wheeler,D.E., 2002. Response of storage protein levels to dietary protein levels. *Journal of Insect Physiology*, 48, pp. 1021–1029.
- Yamamoto, R. T. 1969. Mass rearing of tobacco hornworm. II. Larval rearing and pupation. *J. Econ. Entomol.*, 62, pp. 1427-1431.
- Zanotto, F. P., S.J. Simpson, and D. Raubenheimer 1993. The regulation of growth by locusts through post-ingestive compensation for variation in the levels of dietary protein and carbohydrate. *Physiological Entomology*, 18, pp. 425-434.