



T. C.  
**SİVAS CUMHURİYET ÜNİVERSİTESİ**  
**FEN BİLİMLERİ ENSTİTÜSÜ**

**EKİN SAP ARISI CEPHUS PYGMEUS LINNAEUS, 1767  
(HYMENOPTERA: CEPHIDAE) TÜRÜNDE KOKU RESEPTÖR  
GENLERİİNİN BELİRLENMESİ**

**YÜKSEK LİSANS TEZİ**

**Gamze TAM**  
**(20169206001)**

**Biyoloji Ana Bilim Dalı**

**Tez Danışmanı: Prof. Dr. Hasan Hüseyin BAŞIBÜYÜK**

**SİVAS**  
**HAZİRAN 2019**

**Gamze TAM'ın hazırladığı "EKİN SAP ARISI CEPHUS PYGMEUS LINNAEUS, 1767 (HYMENOPTERA: CEPHIDAE) TÜRÜNDE KOKU RESEPTÖR GENLERİİN BELİRLENMESİ" adlı bu çalışma aşağıdaki jüri tarafından BİYOLOJİ ANA BİLİM DALI'nda YÜKSEK LİSANS TEZİ olarak kabul edilmiştir.**

**Tez Danışmanı**

**Prof. Dr. Hasan Hüseyin BAŞIBÜYÜK**

Akdeniz Üniversitesi

*M. Başibütük*

**Jüri Üyesi**

**Doç. Dr. Mahir BUDAK**

Sivas Cumhuriyet Üniversitesi

*M. Budak*

**Jüri Üyesi**

**Dr. Öğr. Üyesi Meryem Şenay ŞENGÜL**

**DEMİRAK**

Tokat Gaziosmanpaşa Üniversitesi

*M. Şengül*

Bu tez, Sivas Cumhuriyet Üniversitesi Fen Bilimleri Enstitüsü tarafından **YÜKSEK LİSANS TEZİ** olarak onaylanmıştır.

**Prof. Dr. İsmail ÇELİK**

FEN BİLİMLERİ ENSTİTÜSÜ MÜDÜRÜ

Bu tez, Cumhuriyet Üniversitesi Senatosu'nun 20.08.2014 tarihli ve 7 sayılı kararı ile kabul edilen Fen Bilimleri Enstitüsü Lisansüstü Tez Yazım Kılavuzu (Yönerge)'nda belirtilen kuralara uygun olarak hazırlanmıştır.

*Bu tez Cumhuriyet Üniversitesi Bilimsel Araştırmalar Tezleri (CÜBAP) Komisyonu tarafından **F-499** Nolu tez kapsamında desteklenmiştir.*

Bütün hakları saklıdır.

Kaynak göstermek koşuluyla alıntı ve gönderme yapılabilir.

© Gamze TAM, 2019

Çalışma sırasında bana destek olan aileme ve tüm arkadaşlarımı...

## **ETİK**

Cumhuriyet Üniversitesi Fen Bilimleri Enstitüsü, Tez Yazım Kılavuzu  
(Yönerge)'nda belirtilen kurallara uygun olarak hazırladığım bu tez çalışmasında;

- ✓ Bütün bilgi ve belgeleri akademik kurallar çerçevesinde elde ettiğimi,
- ✓ Görsel, işitsel ve yazılı tüm bilgi ve sonuçları bilimsel ahlak kurallarına uygun olarak sunduğumu,
- ✓ Başkalarının eserlerinden yararlanması durumunda ilgili eserlere, bilimsel normlara uygun olarak atıfta bulunduğumu ve atıfta bulunduğum eserlerin tümünü kaynak olarak gösterdiğim,
- ✓ Bütün bilgilerin doğru ve tam olduğunu, kullanılan verilerde herhangi bir değişiklik yapmadığımı,
- ✓ Tezin herhangi bir bölümünü, Cumhuriyet Üniversitesi veya bir başka üniversitede, bir başka tez çalışması olarak sunmadığımı; beyan ederim.

14.06.2019

Gamze TAM

## **KATKI BELİRTME VE TEŞEKKÜR**

Lisans ve lisansüstü yaşamın boyunca kıymetli bilgi, birikim ve tecrübeleri ile bana yol gösteren, destek olan danışman hocam sayın Prof. Dr. Hasan Hüseyin BAŞIBÜYÜK'e çok teşekkür ederim.

Tez savunmamda jüri üyesi olarak görev alan, deneyimlerini benimle paylaşan ve yapıcı önerileri ile tezimin mevcut hale ulaşmasında önemli katkısı olan Dr. Öğretim Üyesi M. Şenay ŞENGÜL DEMİRRAK'a teşekkürü borç bilirim.

Tez çalışmam süresince değerli bilgilerini benimle paylaşan, kendilerine ne zaman danışsam kıymetli zamanlarını ayırip sabırla ve büyük bir ilgi ile faydalı olabilmek için bana yol gösteren, her sorun yaşadığında yanlarına çekinmeden gidebildiğim, samimiyetlerini ve yardımlarını benden esirgemeyen Sayın Doç. Dr. E. Mahir KORKMAZ ve Doç. Dr. Mahir BUDAK'a çok teşekkür ederim.

Tez çalışmam süresince özellikle laboratuvar çalışmalarımada bana her türlü bilgi ve teknik konularda yardımcı olan Murat GÜLER, Berşan Seçil DUREL, Arş. Gör. Özgül DOĞAN, Dr. Burcu TEMEL ALTUN, Arş. Gör. Bilal AYDEMİR ve sevgili eşi Merve Nur AYDEMİR'e çok teşekkür ederim. Lisansüstü öğrenimim sürecinde tanıştığım ve her zaman yanımada olup bana destek olan arkadaşlarım Fatma Eda TUTAR ve Arş. Gör. Ali DEMİRBAĞ'a teşekkür ederim.

Tez çalışma süresince tüm zorlukları benimle göğüsleyen ve hayatımın her evresinde bana destek olan dedem, babaannem, annem, babam, kardeşim, ablalarım; Senem SONSUZ ve Şehriban TAM ve yeğenim Leylanaz SONSUZ'a çok teşekkür ederim.

Tez çalışmam süresince her türlü manevi desteği sağlayan ve her zaman yanımada olan arkadaşlarım Emre BOSTANCI, Nihal ÇAĞLAR, Kübra BAŞOL, Ahmet Ziya ÇAYIR, Emre AKDAĞ, Birgül AVCI ve Gamze ATACI'ya çok teşekkür ederim.

Tez yazım süresince bana destek olan işyerindeki çalışma arkadaşlarına çok teşekkür ederim.

Bu tez, Cumhuriyet Üniversitesi Bilimsel Araştırma Tezleri (CÜBAP) Komisyonu tarafından F-506 no.lu tez projesi kapsamında desteklenmiştir.

## ÖZET

# EKİN SAP ARISI *CEPHUS PYGMEUS* LINNAEUS, 1767 (HYMENOPTERA: CEPHIDAE) TÜRÜNDE KOKU RESEPTÖR GENLERİNİN BELİRLENMESİ

Gamze TAM

Yüksek Lisans Tezi

Biyoloji Anabilim Dalı

Danışman: Prof. Dr. Hasan Hüseyin BAŞIBÜYÜK

2019, 81+xiv sayfa

Ekin Sap Arısı *Cephus pygmeus* türü önemli bir buğday zararlısıdır. *C. pygmeus* yaygın olarak Avrupa, Asya, Kuzey Afrika ve Kuzey Amerika'da yayılış göstermektedir. Böceklerde, koku duyusu eş bulma, besin bulma ve avı tespit etmek için kullanılır. Koku molekülleri antenlerde bulunan, uzun dendritlere sahip olfaktör duyu nöronlarını içeren ve “sensilla” olarak isimlendirilen özelleşmiş duyu yapıları tarafından tespit edilir. Bir böcek ortamdaki kokuyu sensilla üzerinde yer alan özel koku nöronları tarafından tespit eder. Koku dendritik membrandan taşındıktan sonra koku reseptörleri aktive edilir. Böceklerin çevresel yanıt oluşturmrasında koku reseptörleri oldukça önemlidir. Tezin amacı da *C. pygmeus* türünde konak bulma ve çevresel etkilere yanıt verme davranışları için önemli bir sistem olan koku reseptörlerini kodlayan genleri belirlemek ve dizi bilgisine ulaşımaktır. Bu amaçla, DNA izolasyonu yapılmış, hedef gen dizileri yeni nesil dizileme tekniği ile elde edilmiştir. *C. pygmeus* türüne ait koku reseptörlerinden 25 gen bölgesinin dizisi belirlenmiştir. *C. pygmeus* türüne ait koku reseptör gen dizileri ile Hymenoptera takımında daha önceden koku reseptörleri belirlenmiş olan bazı türlerin gen dizileri karşılaştırılarak benzerlik oranları belirlenmiştir.

**Anahtar kelimeler:** *Cephus pygmeus*, koku reseptörleri, koku duyusu, Hymenoptera, Cephidae

## **ABSTRACT**

### **THE DETERMINATION OF ODORANT RECEPTORS GENES IN THE *CEPHUS PYGMEUS LINNAEUS, 1767 (HYMENOPTERA: CEPHIDAE)***

**Gamze TAM**

**Master of Science Thesis**

**Department of Biology**

**Supervisor: Prof. Dr. Hasan Hüseyin BAŞIBÜYÜK**

**2019, 81+xiv pages**

*Cephus pygmeus* is an important wheat pest in crop fields. *C. pygmeus* is widely distributed in Europe, Asia, North Africa and North America. In insects, the sense of smell is used to detect partner, find food and prey. Odor molecules are detected by specialized sensory structures called “sensilla”, which contain odorant sensory neurons with long dendrites in antennas. An insect detects the odor in the environment by special odorant neurons located on the sensilla. Odorant (olfactory) receptors are activated after the odor has been transported from the dendritic membrane. Odorant receptors are very important in the environmental response of insects. The aim of the thesis is to determine the genes encoding odorant receptors, which is an important system for *C. pygmeus* species for behaviors such as finding its host and respond to environmental impacts. For this purpose, DNA isolation was performed and target gene sequences were obtained by a new generation sequencing technique. The sequence of 25 gene regions encoding the odorant receptors of the species *C. pygmeus* was determined. The gene sequences of odorant receptor in *C. pygmeus* and other previously known hymenopteran species were compared and the similarity ratios were defined.

**Key words:** *Cephus pygmeus*, odorant receptors, olfaction, Hymenoptera, Cephidae

## İÇİNDEKİLER

	<u>Sayfa</u>
KATKI BELİRTME VE TEŞEKKÜR .....	vii
ÖZET.....	viii
ABSTRACT .....	ix
ŞEKİLLER DİZİNİ .....	xi
TABLOLAR DİZİNİ .....	xii
SİMGELER DİZİNİ .....	xiii
KISALTMALAR DİZİNİ.....	xiv
<b>1. GİRİŞ .....</b>	<b>1</b>
1.1 Genel Bilgiler .....	3
1.1.1 Hymenoptera takımı .....	3
1.1.2 Cephidae familyası .....	3
1.1.3 Ekin Sap Arısı <i>Cephus pygmeus</i> Linnaeus, 1767 .....	4
1.1.3.1 Ekin Sap Arısı ( <i>Cephus pygmeus</i> )'nın biyolojisi.....	7
1.1.4 Böceklerde koku alma duyusu.....	10
1.1.5 Periferal koku alma sistemi .....	12
1.1.6 Koku sinyal iletimi .....	13
1.1.7 Koku reseptörleri .....	14
1.1.8 Yardımcı reseptör (ORco).....	18
1.1.9 Hymenoptera takımında koku reseptörleri .....	19
1.1.10 Yeni nesil DNA dizileme .....	19
<b>2. MATERİYAL-METOD .....</b>	<b>21</b>
2.1 Örneklem Seçimi ve Hazırlanması.....	21
2.2 DNA Uygulamaları ve Analizleri.....	21
2.2.1 DNA izolasyonu .....	21
2.2.2 Yeni nesil DNA dizileme, veri hizalama ve gen bölgelerinin tanımlanması .....	22
2.2.5 Veri analizi .....	22
2.2.5.1 Uzaklık analizi .....	22
2.2.5.2 Maksimum olasılık analizleri: .....	23
<b>3. BULGULAR .....</b>	<b>24</b>
3.1 Filogenetik Analizler .....	33
3.1.1 Uzaklık analizleri.....	33
3.1.2 Maksimum olasılık analizleri .....	35
<b>4. TARTIŞMA VE SONUÇ .....</b>	<b>38</b>
<b>KAYNAKLAR .....</b>	<b>44</b>
<b>EKLER .....</b>	<b>53</b>
EK-1 <i>Cephus pygmeus</i> Koku Rezeptör Gen Dizileri.....	53
<b>ÖZGEÇMİŞ .....</b>	<b>81</b>

## ŞEKİLLER DİZİNİ

	<u>Sayfa</u>
<b>Şekil 1.1</b> <i>Cephus pygmeus</i> 'un dünyadaki yayılışı .....	6
<b>Şekil 1.2</b> <i>Cephus pygmeus</i> konak tercihi (Fotoğraf: Ewald Jansen DE, 2010).....	6
<b>Şekil 1.3</b> <i>Cephus pygmeus</i> genel görünüm (Fotoğraf: V.V.Neymorovets). .....	7
<b>Şekil 1.4</b> Böceklerde sensilyumun şematik yapısı (Steinbrech ve ark., 1992'den uyarlanmıştır).....	11
<b>Şekil 1.5</b> Koku molekülünün reseptöre bağlanması ile birlikte bir olfaktör duyu nöronunda meydana gelen sinyal传递 ve sonlanması (Jacquin-Joly ve Merlin, 2004'den alınmıştır).....	14
<b>Şekil 1.6</b> G-proteini ile eşleşen feromon ve kokuyu bağlayan reseptörün şematik yapısı .....	15
<b>Şekil 1.7</b> Bir koku uyaranına karşı sinirsel bir yanıtın oluşumu ve son bulması sırasında sensilyum lümeninde meydana gelen fizyolojik olaylar .....	16
<b>Şekil 3.1</b> <i>C. pygmeus</i> OR genleri nükleotid dizileri temelinde oluşturulan komşu-bağlama (NJ) ağacı. ....	34
<b>Şekil 3.2</b> <i>C. pygmeus</i> ve <i>C. cinctus</i> OR genleri nükleotid dizileri kullanılarak oluşturulan komşu- bağlama (NJ) ağacı.....	35
<b>Şekil 3.3</b> <i>C. pygmeus</i> OR genleri nükleotid dizileri temelinde RAxML kullanılarak inşa edilen ML ağacı. ....	36
<b>Şekil 3.4</b> <i>C. pygmeus</i> ve <i>C. cinctus</i> OR genleri nükleotid dizileri kullanılarak inşa edilen ML ağacı.....	37

## TABLOLAR DİZİNİ

	<u>Sayfa</u>
<b>Tablo 2.1</b> <i>Cephus pygmeus</i> türlerinin bilgileri.....	21
<b>Tablo 3.2</b> Or1a gen bölgesinin diğer türlerle gösterdiği nükleotid dizi benzerlik oranları .....	26
<b>Tablo 3.3</b> Or2b gen bölgesinin diğer türlerle gösterdiği nükleotid dizi benzerlik oranları .....	27
<b>Tablo 3.4</b> Or2d gen bölgesinin diğer türlerle gösterdiği nükleotid dizi benzerlik oranları .....	28
<b>Tablo 3.5</b> Or2j gen bölgesinin diğer türlerle gösterdiği nükleotid dizi benzerlik oranları .....	28
<b>Tablo 3.6</b> Or3a gen bölgesinin diğer türlerle gösterdiği nükleotid dizi benzerlik oranları .....	29
<b>Tablo 3.7</b> Or3e gen bölgesinin diğer türlerle gösterdiği nükleotid dizi benzerlik oranları .....	29
<b>Tablo 3.8</b> Or3f gen bölgesinin diğer türlerle gösterdiği nükleotid dizi benzerlik oranları .....	30
<b>Tablo 3.9</b> Or3h gen bölgesinin diğer türlerle gösterdiği nükleotid dizi benzerlik oranları .....	31
<b>Tablo 3.10</b> Or3l gen bölgesinin diğer türlerle gösterdiği nükleotid dizi benzerlik oranları .....	31
<b>Tablo 3.11</b> Or4a gen bölgesinin diğer türlerle gösterdiği nükleotid dizi benzerlik oranları .....	32
<b>Tablo 3.12</b> Or4b gen bölgesinin diğer türlerle gösterdiği nükleotid dizi benzerlik oranları .....	32
<b>Tablo 3.13</b> <i>C. cinctus</i> ile <i>C. pygmeus</i> türleri arasındaki Or1b, Or1c, Or1d, Or2a, Or2c, Or2e, Or2f, Or2g, Or2h, Or2i, Or3b, Or3c, Or3d ve Or3g gen bölgelerinin nükleotid dizi benzerlik oranları.....	33

## SİMGELER DİZİNİ

<b>KCl</b>	Potasyum klorür
<b>MgCl<sub>2</sub></b>	Magnezyum klorür
<b>ml</b>	Mililitre
<b>NaCl</b>	Sodyum Klorür
<b>rpm</b>	Dakikadaki devir sayısı
<b>sn</b>	Saniye
<b>µl</b>	Mikrolitre
<b>µm</b>	Mikrometre
<b>µg/ml</b>	Mikrogram/mililitre
<b>%</b>	Yüzde
<b>°C</b>	Santigrat derece

## KISALTMALAR DİZİNİ

<b>A</b>	Adenin
<b>BSA</b>	Sığır Serum Albumin
<b>Bç</b>	Baz Çifti
<b>C</b>	Sitozin
<b>CSP</b>	Kimyasal-Duyusal Proteinler (Chemosensory Proteins)
<b>DNA</b>	Deoksiribonükleik Asit
<b>ECCUS</b>	Cumhuriyet Üniversitesi Entomoloji Koleksiyonu
<b>EDTA</b>	Etilen Diamintetra Asetik Asit
<b>EtOH</b>	Etanol
<b>G</b>	Guanin
<b>Genbank</b>	Ulusal Biyoteknoloji Bilgi Merkezi
<b>G-PCRG</b>	G-Protein-Eşleştirilmiş Reseptör
<b>IR</b>	İyonotropik Reseptörler (Ionotropic Receptors)
<b>Kb</b>	Kilo Baz
<b>ML</b>	Maksimum Olasılık
<b>NJ</b>	Komşu Bağlama (Neighbour Joining)
<b>OBP</b>	Koku Bağlayan Proteinleri (Odorant Binding Proteins)
<b>ODE</b>	Koku Parçalayıcı Enzimler (Odorant-Degrading Enzymes)
<b>OR</b>	Koku Reseptörleri (Odorant Receptors)
<b>ORN</b>	Koku Reseptörü Nöronları
<b>PZR</b>	Polimeraz Zincir Reaksiyonu (Polymerase Chain Reaction)
<b>SNMP</b>	Duyusal Nöron Membran Proteinleri
<b>T</b>	Timin
<b>TA</b>	Bağlanma Sıcaklığı
<b>Taq</b>	<i>Thermus Aquaticus</i>
<b>TE</b>	Tris-EDTA
<b>TM</b>	Transmembran
<b>Tm</b>	Erime Sıcaklığı

## 1. GİRİŞ

Ekin sap arısı [*Cephus pygmaeus* L. (Hymenoptera: Cephidae)] ülkemiz buğday ekili alanlarda yaygın olarak görülen önemli zararlardan biridir. Ekin sap arısı (*Cephus pygmaeus*) çoğunlukla Avrupa, Akdeniz, Orta Doğu ülkeleri ve Kuzey Amerika'nın buğday ekim alanlarında bulunmakta olup (Özberk vd., 2005), yumurtalarını buğday bitkisinin sap kısmına bırakırlar. Yumurtadan çıkan larvalar sap içinde beslenerek bitkilerin zayıflamasına, devrilmesine böylece verim ve kalitenin düşmesine sebep olurlar (Miller ve Pike 2002; Özberk vd., 2005; Tülek vd., 2011). *Cephus pygmaeus* çoğunlukla Agropyron (yabani buğday) çayırlarında yayılış göstermekle birlikte, kültürü yapılan *Avena sativa*, *Avena fatua*, *Hordeum vulgare*, *Secale cereale*, *Triticum aestivum*, *Bromus*, *Lepidium draba* ve *Phleum* türlerini de konak olarak tercih etmektedir (Shanower ve Holmer, 2004). *Cephus* türleri Avrupa, Orta Doğu ve Amerika'da tahılların önemli zararları olarak kabul edilmektedirler (Altınayar, 1975; Gol'berg, 1986; Weiss ve Morril, 1992; Ghadiri 1994).

Böceklerde koku alma birçok önemli zararlı davranışa aracılık eder. Böcekler, konakçı bitkileri, eşleri ve yumurtlama yerlerini, kaynaktan üretilen uçucu koku moleküllerini belirli mesafeden tespit eder. Bir böcek ortamındaki kokuları, koku alma organlarında sensillaya yerleştirilmiş özel koku alma nöronları olan periferal koku alma sistemi tarafından tespit eder. Koku almayan nöronların dendritleri, sulu lenfle doldurulmuş içi boş kıl benzeri sensillaya uzanır. Lenflerdeki olfaktörlerle ilgili proteinler, dendrit üzerindeki transmembran reseptörleri kokuları algılar ve sinir uyarılarını başlatırken kokuları azaltır.

Böceklerde kokunun algılanmasında birçok farklı proteinler rol oynamaktadır. Böcek antenleri tarafından koku tespitine katılan başlıca koku ile ilgili proteinler, koku bağlama proteinleri (OBP'ler), duyusal nöron membran proteinleri (SNMP'ler), kimyasal duyu proteinler (CSP'ler), koku reseptörleri (OR'ler), iyonotropik reseptörler (IR'ler), feromon bağlayan proteinler (FBP'ler) ve koku parçalayıcı enzimler (ODE'ler)'dir. OBP sensilladaki sıvı ortam içerisinde feromonlar ve kokuların taşınması ile koku alma sisteminin hassasiyetine katkıda bulunur. Bu ligandları çözündürülmesi ve hidrofobik moleküllerin taşımak için yardımcı olur

(Leal, 2005). Kimyasal-duyusal proteinleri sulu sensillalar aracılığı ile alifatik bileşenlerin, esterlerin ve uzun zincirli feromonların taşınımını kapsar.

Koku reseptörleri (OR) G-proteini ile eşleştirilmiş reseptör (GPCR) ailesine ait olup hücre zarını yedi kez kateden heliks (transmembran heliksler, TM1-TM7) yapısından oluşmaktadır (Bette vd., 2002, Jacquin-Joly ve Merlin 2004). 1980'lerin başlarından bu yana, koku tespitinde rol oynayan gen ürünlerini tanımlamak için birçok araştırma yapılmıştır. OR'ler ilk olarak omurgalı *Rattus norvegicus*'un koku alma epitelinde (Buck ve Axel, 1991) ve daha sonra nematod *Caenorhabditis elegans*'ta (Troemel vd., 1995) keşfedildi. Böcekler de ise OR'ler, ilk olarak dizilenmiş genomdan G-protein-eşleştirilmiş reseptör (GPCR) benzeri koku alma genlerini tespit etmek için tasarlanan biyoinformatik bazlı bir yaklaşım kullanılarak *D. melanogaster*'den keşfedilmiştir (Clyne vd., 1999).

Hymenoptera takımının Symphyta alttakımından *Cephus cinctus* (Cephidae) *Orussus abietinus* (Orussidae) ve *Athalia rosae* (Tenthredinidae) olmak üzere ait 3 familyanın temsilcilerinden koku reseptör gen dizileri bilinmektedir. Apocrita alttakımından ise Vespidae familyasından üç tür *Polistes dominula*, *Polistes canadensis* ve *Polistes dominula*; karıncalardan (Formicidae) *Pogonomyrmex barbatus*, *Monomorium pharaonis*, *Solenopsis invicta*, *Vollenhovia emeryi*, *Acromyrmex echinatior*, *Atta cephalotes*, *Trachymyrmex cornetzi*, *Ooceraea biroi*, *Harpegnathos saltator*, *Dinoponera quadriceps*, *Camponotus floridanus*, *Monomorium pharaonis* olmak üzere 12 tür ve balarılarının da üyesi olduğu Apidae familyasından *Apis florea*, *Apis mellifera*, *Apis cerana*, *Apis dorsata*, *Habropoda laboriosa*, *Bombus impatiens* ve *Eufriesea mexicana* olmak üzere 8 türde koku reseptör genleri çalışılmıştır.

Koku reseptörleri, genellikle yaşam alanlarını bulmak için kullanılan konak bitki kokularını tespit edebilmektedir. Koku reseptörleri Cephidae familyasına ait *C. cinctus* türünün antenlerinde, gövdelerinde ve bütün larvalardaki ekspresyon seviyeleri, RNA-seq kullanılarak analiz edilmiştir. Buğday bitkileri tarafından yayılan bazı yaprak uçucuları, dişi ekin sap arıları için yumurtlama ipuçları olarak tanımlanmıştır (Piesik vd., 2008).

Böceklerin çevresel yanıt oluşturmrasında oldukça önemli olan koku reseptörleri Cephidae familyası içerisinde yalnızca *C. cinctus* türünde belirlenmiştir. Bu çalışma

transkripsiyon düzeyinde koku reseptörlerinin belirlenmesini kapsamaktadır. Cephidae familyasından başka bir türde koku reseptörlerini konu olan bir çalışma yapılmamış olup, koku reseptörlerinin durumu ve evrimi hakkında bilgilerimiz sınırlıdır. Bu nedenle ülkemizde tarım zararlısı olarak tanımlanan *Cephus pygmeus* türünde bu reseptörlerin genlerinin belirlenmesi amaçlanmaktadır. Bu çalışmadan elde edilecek sonuçlar bu reseptörlere ait genlerinin karakterizasyonu, koku reseptörlerinin evrimleşme hızı ve böcek-konak ilişkisinin arka planındaki etkileşimlerin belirlenmesine temel teşkil edecektir.

## **1.1 Genel Bilgiler**

### **1.1.1 Hymenoptera takımı**

Zarkanatlılar olarak bilinen Hymenoptera takımı yaklaşık 250.000 tür ile temsil edilmektedir (Gullan ve Cranston, 2010). Farklı yaşam şekillerine sahip olması nedeni ile ekosistemde oldukça önemli roller üstlenen türlere sahiptir. Biyolojik mücadelede önemli bir role sahip olan parazitoid ve predatör türlerin büyük bir çoğunluğu bu takımda yer almaktadır. Ayrıca, çiçekli bitkilerin tozlaşmasında rol alan polinatör türlerin büyük çoğunluğu da bu takımda bulunur. Hymenoptera takımı Apocrita ve Symphyta olmak üzere iki alt takıma ayrılır.

Küçük ve jeolojik olarak daha eski olan Symphyta alttakımını fitofag olan türler oluştururlar (Rasnitsyn, 1969; Gauld ve Bolton, 1988). Symphyta üyelerinin büyük bir kısmı ekonomik öneme sahip bitkileri konak olarak tercih ederek bu bitkilerde ekonomik zarara yol açmaktadır (Smith, 2006; Çalmaşur, 2007; Korkmaz vd., 2010; Demirözer ve Karaca, 2011). Birçok böcek grubu ile karşılaştırıldığında Symphyta alttakımının küresel açıdan tür zenginliği daha az (Taeger ve Blank, 2011) olmasına rağmen, evrimsel, ekolojik ve tarımsal araştırmalar için gelecek vadeden bir grup olduğu rapor edilmiştir (Viitasaari, 2002; Price vd., 2005; Craig ve Itami, 2008; Nyman, 2010; Budak vd., 2011).

### **1.1.2 Cephidae familyası**

Cephidae familyası Cephidoidea üstfamilyasının tek temsilcisidir. Hymenoptera takımı Apocrita ve Smyphyta olmak üzere iki alttakıma ayrılır. Birçok böcek grubu ile karşılaştırıldığında Symphyta alttakımının küresel açıdan tür zenginliği daha azdır (Taeger ve Blank, 2011). Cephidae familyası Symphyta alttakımında yer almaktadır.

Cephidae familyasına ait fosil formlarına Alt Kretase döneminde rastlanmaktadır (Gauld ve Bolton, 1988). Cephidae familya üyeleri kültüre edilmiş ya da yabanıl Poaceae ve Rosacea üyeleri gibi çeşitli bitkilerin sap ya da genç filizlerine yumurta bırakarak larval ve pupal evrelerini tamamladıkları için Ekin Sap Arıları olarak da bilinmektedir (Altınayar, 1975; Shanower ve Hoelmer, 2004). Cephinae altfamilyasının Hartigiini, Pachycephini ve Cephini olmak üzere 3 tribusu vardır (Benson, 1951). Hartigiini tribusu üyeleri konak olarak Rosaceae ve ağaçsı dikotiledonları kullanır. Pachycephini tribusu Papaveraceae familyasının üyelerini konak olarak kullanır. Cephini tribusunun ise Poaceae familyasının üyelerini konağı olarak kullanmaktadır.

Cephidae familyasına ait 165 kadar tür bulunmaktadır. Bu türlerin 40'dan fazlası Avrupa ve Akdeniz Bölgesi'nde yayılış gösterir. Madagaskar ve Endonezya'da bulunan Athetocephinae altfamilyasına dahil iki tür, Avustralya'da bulunan Australcephinae altfamilyasına ait bir tür dışında, diğer türler Kuzey Yarımküre'de yayılış gösterirler (Benson, 1951; Smith ve Shinohara, 2002; Smith ve Schmidt, 2009; Taeger vd., 2010). Cephidae familyası monofiletik bir gruptur. Cephidae familyası üyeleri için ilk filogenetik öneriler Ries (1937) tarafından sunulmuştur.

### **1.1.3 Ekin Sap Arısı *Cephus pygmeus* Linnaeus, 1767**

Domain:	Eukaryota
Alem:	Metazoa
Şube:	Arthropoda
Altşube:	Uniramia
Sınıf:	Insecta
Takım:	Hymenoptera
Alttakım:	Sympyta
Üstfamilya:	Cephoidea
Familya:	Cephidae
Altfamilya:	Cephinae
Tribus:	Cephini
Cins:	<i>Cephus</i>
Tür:	<i>Cephus pygmeus</i>

*C. pygmeus*, Cephoidea üstfamilyasının tek temsilcisi olan Cephidae familyasının bir üyesidir. Konak bitki olarak buğdayılleri seçikleri için buğday sap arısı (Ekin Sap Arısı) olarak da bilinir. Bu familya; ince bir integumenti, genellikle siyah ya da koyu rengin hakim olduğu abdomen yaygın bir şekilde gözlenen dar ve sarı bantlanmalarla karakterizedir. Bu tür Avrupa, Asya, Afrika ve Kuzey Amerika bölgelerinde geniş ve devamlı bir yayılış alanına sahiptir (Benson, 1946, 1950, 1968; Rashwani, 1984; Zhelochovtsev, 1988; Stange, 1997; Shanower ve Holmer, 2004).

Asya'nın Ermenistan (Gussakovskij, 1935), Azerbaycan (Gussakovskij, 1935), Gürcistan (Gussakovskij, 1935), İran (Benson, 1968), İsrail (Benson, 1968; Avidov and Harpaz, 1969), Kazakistan (Gussakovskij, 1935), Kırgızistan (Gussakovskij, 1935), Suriye (Benson, 1968; Miller et al., 1992), Türkiye (Benson, 1968; Korkmaz vd., 2010a), Türkmenistan (Gussakovskij, 1935) ve Özbekistan (Gussakovskij, 1935) ülkelerinde yayılış göstermektedir. Afrika kıtasında Cezayir'den (Gussakovskij, 1935) kayıtlar vardır. Kuzey Amerika'da Kanada (Smith, 1979), ve ABD'de (Smith, 1979) bölgesel bir dağılım göstermektedir. Avrupa'nın Avusturya (Liston, 1995), Belçika (Liston, 1995), Bulgaristan (Liston, 1995), Danimarka (Liston, 1995), Fransa (Chevin, 1984; Liston, 1995), Almanya (Hoop, 1983; Liston, 1995), Yunanistan (Liston, 1995), Macaristan (Liston, 1995), İtalya (Liston, 1995), Letonya (Liston, 1995), Lüksemburg (Liston, 1995), Moldova (Gussakovskij, 1935), Hollanda (Liston, 1995), Polonya (Miczulski, 1964; Liston, 1995), Portekiz (Liston, 1995), Romanya (Liston, 1995), Rusya (Gussakovskij, 1935), İspanya (Linson, 1995), İsveç (Linson, 1995), İsviçre (Linson, 1995) ve Ukrayna'dan (Gussakovskij, 1935) bildirilmiştir (<https://www.cabi.org/isc/datasheet/12108>).



**Şekil 1.1** *Cephus pygmeus*'un dünyadaki yayılışı  
(<https://www.cabi.org/isc/datasheet/12108>).



**Şekil 1.2** *Cephus pygmeus* konak tercihi (Fotoğraf: Ewald Jansen DE, 2010).

*Cephus pygmeus* çoğunlukla *Agropyron* (yabani buğday) çayırlarında yayılış göstermekle birlikte, kültürü yapılan *Avena sativa*, *Avena fatua*, *Hordeum vulgare*, *Secale cereale*, *Triticum aestivum*, *Bromus*, *Lepidium draba* ve *Phleum* türlerini de konak olarak tercih etmektedir (Shanower ve Holmer, 2004). *Cephus* türleri Avrupa, Orta Doğu ve Amerika'da tahılların önemli zararlıları olarak kabul edilmektedirler (Altınayar, 1975; Gol'berg, 1986; Weiss ve Morril, 1992; Ghadiri 1994). Türkiye'de Cephini tribusuna ait türlerin Marmara ve İç Anadolu Bölgesi'nde zararlara yol açıkları zaman zaman kaydedilmiştir (Alkan, 1948; Tayakısı, 1971; Altınayar, 1975, 1981; Anonymous, 1995; Korkmaz vd., 2010b). Son yıllarda Güneydoğu Anadolu buğday tarlalarında *C. pygmeus* üzerine yapılan bir çalışmada, zarar seviyesinin % 6-

12 arasında değiştiği saptanmıştır (Özberk vd., 2005). Holoarktik yayılış gösteren bu tür ülkemizde de geniş ve devamlı bir yayılış sergilemekte ve özellikle buğday tarlalarında çok sık bir şekilde gözlenmektedir (Korkmaz vd., 2010, 2011).

#### 1.1.3.1 Ekin Sap Arısı (*Cephus pygmeus*)'nın biyolojisi

##### Yetişkin

Yetişkin bir Ekin Sap Arısı, genellikle 8-13 mm uzunluğunda dar ve uzamış bir karına sahiptir. 3 sarı bantlı hafif sıkıştırılmış siyah karakteristik bir gövdesi vardır. Hem erkek hem de dişi yetişkin bireyler zayıf uçuculardır (Ainslie, 1920).



Şekil 1.3 *Cephus pygmeus* genel görünüm (Fotoğraf: V.V.Neymorovets).

Erkek bireylerin kanatları dişi bireylerden çok daha uzundur, ancak kuvvetli rüzgâr ve serin havalarda hem dişi hem de erkek bireyler uçamazlar. Yetişkin bireyler genellikle beslenmez en yakın konakçı bitkiye ucharlar (Sing, 2002). Yetişkin bireyler tipik olarak baş aşağı ve bacakları vücutlarıyla aynı hızda olacak şekilde buğday sapı üzerinde dinlenirler (Ainslie, 1920; Criddle, 1922). Yılda sadece bir döl verirler. Erkek 9 kromozomlu haploid, dişi ise 18 kromozomlu diploid olup, haplodiploid cinsiyet tayini (arrhenotoky) sergilerler. Kişi pupa halinde geçen Ekin Sap Arısı tipik olarak, ılıman iklim kuşağında sıcaklığı bağlı olarak nisan başından haziran ortasına kadar pupadan çıkar (Munro, 1945). Larvadan çıkan Ekin Sap Arıları cinsel olarak olgunlaşmış olup, çiftleşme ve yumurtlama için hazırlırlar. Dişi bireyler çiftleşme sonrası yumurtalarını birkaç saat içinde bırakırlar.

## **Yumurtlama**

Sıcaklık, nem, ışık, rüzgâr ve konak bitki, dişi bireylerin yumurtalarını ne zaman ve nereye bırakacaklarını belirlemede rol oynayabilir. Dişi bireyler genellikle ölüm boyu 30 ila 50 yumurta bırakırlar (Criddle, 1922). Bir dişi bireyin, her sapa sadece bir yumurta bıraktığı bildirilmekte; ancak başka bir dişinin de aynı sapa yumurta bırakıyor olabileceği düşünülmektedir (Nansen ve vd., 2005a, 2005b; Perez ve vd., 2006).

## **Larva**

Larvalar, beslenmeye başlayana kadar başlangıçta şeffaftırlar. Beslendikten sonra sarı-yeşil renkli olurlar. Larvalar koyu kahverengi, sivri çene ve bacaksız soluk kahverengi bir kafaya sahiptir. Larvalar 8 ila 14 mm uzunluğunda ve 1 ila 2 mm çapındadır.

Larva genellikle bitkinin parankima dokusundan beslenmesini sağlar ve karşılaşıkları diğer larvaları ve yumurtayı parçalayabilirler. Tipik olarak her bir bitki sapında bir birey olgunluğa ulaşabilir (Seamans vd., 1944).

Larvalar zemin seviyesine ulaştığında, diyapoz için hazırlardırlar. Larvalar gövdeyi, V-şekilli bir oluk ya da çentik şeklinde, yer seviyesinin biraz üstünde ya da altında keserler (Ruynon vd., 2002). Bu kesim gövdeyi tamamen kırmaz, fakat zayıflatır. Çentik yapıldıktan hemen sonra, larva, fiğ ve diğer bitki materyallerinden bir tıkaç oluşturur. Burada bir yetişkin olarak ortaya çıkana kadar kalır (Ainslie, 1920; Farstad vd., 1949). Zorunlu diyapoz en az 90 gündür ve diyapozun kırılması hava koşullarına bağlı olmaktadır. Larvalar beş tane instardan (iki deri dökme zamanı arasında meydana gelen değişim safhasındaki böcek) geçer. Kış sonunda aktif hale gelen larva, pupa evresine geçer ve ilkbaharda bir yetişkin olarak çıkar (Munro, 1945).

## **Pupa**

Pupa, başlangıçta sütlü-beyaz renkli ve incedir. Ortalama uzunluğu 12 mm ve çapı 1.5 mm'dir. Gelişimin ilk gününden sonra bacaklar ve vücut siyah renge ulaşana kadar daha koyulaşmaya başlar. Pupa evresi 7 ila 14 gün sürmektedir ve ilk birkaç gün boyunca pupa hareketsizdir, daha sonra kışlama odasının içinde hareket etmeye başlar (Ainslie, 1920).

## **Biyolojik Mücadele**

Ekin Sap Arıları 100 yıldan fazla bir süredir önemli tarım zararlarından biri haline gelmiştir (Beres vd., 2011). Kuzey Amerika, Avrupa, Kuzey Afrika ve Asya bölgelerinde farklı Ekin Sap Arısı türlerinin %20'den fazla verim kayıplarına neden olduğu rapor edilmiştir. Bu kayıpların yıllık ekonomik değerinin 100 milyon dolara ulaşlığı belirlenmiştir.

Ekin Sap Arıları çoğunlukla Avrupa, Akdeniz, Orta Doğu ülkeleri ve Kuzey Amerika'nın buğday ekim alanlarında bulunmakta olup (Özberk vd., 2005), yumurtalarını buğday bitkisinin sap kısmına bırakırlar. Buğday sapları içerisinde beslenen Ekin Sap Arıları larvaları bitkiye zarar verir. Beslenme sonucunda iletim dokularını tahrip ederek, bitkilerdeki karbonhidrat ve su iletimi sistemini bozarlar. Zarar görmüş bitkilerdeki başaklardan elde edilen tanelerin sağlamlarına oranla daha hafif oldukları görülmüştür. Yumurtadan çıkan larvalar sap içinde beslenerek bitkilerin zayıflamasına, devrilmesine ve böylece verim ve kalitenin düşmesine sebep olurlar (Miller ve Pike 2002; Özberk vd., 2005; Tülek vd., 2011). Ülkemizin toplam buğday ekiliş alanı içindeki payı yaklaşık %11 (859.500 ha) civarında olan Güneydoğu Anadolu Bölgesi'nde tür ve zarar oranlarını belirlemeye yönelik yapılan çalışmalarda Ekin Sap Arısının önemli oranda artış gösterdiği bazı araştırmacılar (Özberk vd., 2005; Kılıç, 2007; Karaca vd., 2012; Mutlu vd., 2016) tarafından bildirilmektedir.

Ekin Sap Arısı ile mücadelede araştırmacılar henüz ön plana çıkan ve kalıcı bir çözüm üretebilecek bir kontrol yöntemi geliştirememiştir. Tüm zararlı organizmaların kontrolünde olduğu gibi en çok başvurulan yöntem olan pestisitler kullanılmıştır. Ancak pestisitlerin kullanılması durumunda girdilerin artması, kalıntı direnç ve çevrenin olumsuz etkilenmesi gibi sebeplerle uzun vadeli ve kalıcı bir çözüm olarak kabul göremektedir. Ekin Sap Arısı ile kültürel mücadelede genellikle yoğun ve sağlam sapa sahip genotiplerin geliştirilmesi en sağlıklı çözüm olarak görülmüştür (Albert vd., 2014). Ayrıca anız yakarak bitki artıklarının tamamen yok edilmesi veya konukçu bitki sapları arasında yerleşen larva veya pupaların tahrip edilmesini sağlayacak farklı toprak işleme yöntemlerine de rastlanabilemektedir (Shanower ve Hoelmer, 2004). Anız yakma yüzeye yakın faydalı mikroorganizmalara ve çevreye verdiği zarar sebebiyle tercih edilmemelidir. 1930

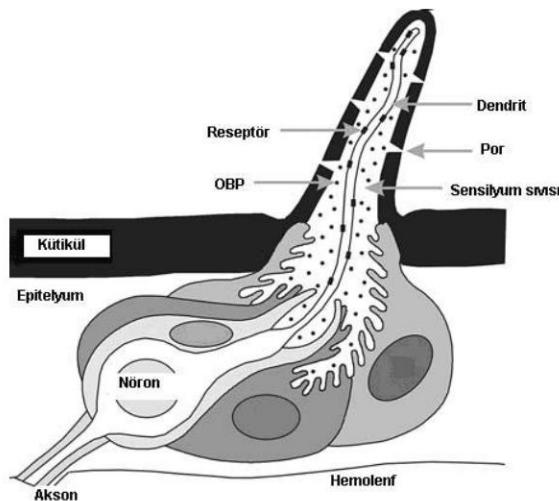
yıldandan bu yana ıslahçılar zararlılara karşı daha dayanıklı genotipler geliştirmek amacıyla sağlam ve içi dolgun saplara sahip genotipler üzerinde çalışmışlardır. Bu amaçla 1946 yılında Avrupa'da Rescue isimli ilk buğday çeşidi tescil edilmiş olup, bunu çok sayıda çeşit takip etmiştir (Berzonsky vd., 2003). Söz konusu temel yaklaşımlara ek olarak münavebe, ekim zamanı, seyrek ekim, sap arısı parazitoitlerinin kullanılması gibi uygulamalarla sorunun çözümüne yönelik çabalar göz ardı edilmemelidir. Tek sıra buğday ekiminin çok sıralıya göre sap arısı yumurtlamasını %50 oranında düşürdüğünü bildirmiştir (Lamb vd., 2002). İlkbaharda veya sonbaharda toprağın işlenmesi, sap arısı popülasyonlarını azaltmada bir miktar başarılı olduğu belirlenmiştir. Ancak toprağın işlenmesi ek bir saha operasyonu gerektirdiği için bunun buğday üretim maliyetlerini ve aynı zamanda toprak erozyon oranlarını artırabileceği düşünülmektedir. Zararının konukçusu olmadığı bilinen bitkilerin ekilmesi zararlı popülasyonunu etkilemektedir. *Triticum durum* gibi zararlı etkisine belirli ölçüde dayanıklı buğday çeşitlerinin seçilmesi gerekmektedir. Zararlı popülasyonunun potansiyel tehlike olarak bulunduğu tarlalar sulanmamalıdır. Anızların sonbahar veya ilkbaharda otlatılması yararlı olmaktadır. Erken ekim ve erken hasadın zararı azalttığı bilinmektedir.

#### **1.1.4 Böceklerde koku alma duyusu**

Koku alma bir organizmanın, uçucu bileşikleri çevrede bulunan çok çeşitli koku yelpazesinden tespit etme ve ayırt etme yeteneğidir. Böceklerde, bu duyusal yetenek eş bulma, yiyecek bulma, yumurta bırakma ve avcıları tespit etme gibi davranışların gerçekleşmesini sağlar.

Böceklerin koku organları anten ve maksillar palps olmak üzere iki ana settir. Antenler böceklerde bulunan önemli koku tespit edici birincil organlardır. Ayrıca ikincil organ olarak kanatlar, bacaklar ve hortum da koku moleküllerinin algılanmasında etkilidir. Ekin Sap Arısı da dahil olmak üzere böceklerin kokuyu tespit etmek için antenlerinde çok sayıda değişik tipte sensilla vardır (Başbüyük ve Quicke, 1999). Böcekler tarafından algılanan koku molekülleri küçük organik moleküller olup genellikle hidrofobik ve uçucudur. Bu moleküller, antenlerde bulunan, uzun dendritlere sahip olfaktör duyu nöronlarını içeren ve “sensilla” olarak isimlendirilen özelleşmiş duyu almacı yapıları tarafından tespit edilir. Böcek antenlerinde birçok farklı tipte sensilla mevcuttur (Steinbrech ve ark., 1992).

Hymenoptera takımında, kemo ve mekanoreseptör olarak işlev gören çok sayıda sensilla vardır. Anten yüzeyindeki sensilla özel bipolar kemosensör nöronları adı verilen tüy benzeri çıktıları; dendrit içi boş sensillaya uzanır ve akson merkezi sinir sistemine uzanır. Her bir sensillum, sensillum lenf adı verilen potasyum ve protein yönünden zengin bir sıvı ile doldurulur. Sensillanın kütikül yüzeyindeki küçük çukurlar veya gözenekler, dış ortamdan kimyasalların lenf aracılığıyla nöron dendritine erişmelerini sağlar (Şekil 1.4).



**Şekil 1.4** Böceklerde sensilyumun şematik yapısı (Steinbrech ve ark., 1992'den uyarlanmıştır)

Kemosensör nöronları ayrıca, temas kemosensasyonunda (tat ve tatma) yer alan tat nöronları ve çevrede bulunan koku yapıcları (uçucu moleküller) tespit eden koku alma nöronları olarak da sınıflandırılır (Schneider, 1964). Koku alma nöronlarının aksonları, ilk olarak koku alma ipuçlarını işleyen anten lobuna yansıtır. Koku almayan sensillumun gözenekli bir dış duvarı vardır ve iç tabaka sensillum lenf olan sulu bir sıvı ile doludur (Breer, 1997). Bipolar koku alma reseptörü nöronunun dendriti, akson anten lobuna çıkarken sensillum lenfine doğru uzanır (Keil, 1999).

Koku alma, böceklerin çevresel işaretlerdeki değişikliklere hızlı bir şekilde yanıt vermelerini ve harici bir biyolojik bileşigi kimyasal bir sensör aracılığıyla tespit etmelerini sağlar. Koku alma sistemi, avdan, avcılardan, konakçı bitkilerden ve belirli bireylerden türetilmiş uçucu kokuları algılar. Herhangi bir bitki organı (yapraklar, saplar, çiçekler, kökler ve meyveler), bitki-böcek etkileşimlerine aracılık edebilecek potansiyel olarak zengin bir uçucu ve uçucu olmayan semiyokimyasal

kaynağıdır (Pichersky vd., 2006). Uçucu semiyokimyasallar böcekler tarafından çok çeşitli amaçlar için kullanılır. Örneğin pollinatörler; çiçekleri polen, nektar alımı ve yer bulmak için kullanır (Pichersky ve Gershenson, 2002; Raguso, 2008; Schiestl, 2010).

Herbivorlar, konakçı bitkileri bulmak, konakçı olmayan bitkiden kaçınmak (Anderson, 2009) ve bitki kalitesini değerlendirmek için uçucu ve uçucu olmayan semiyokimyasallar kullanır (Visser, 1986; Bruce vd., 2005; Bruce ve Pickett, 2011). Arka plandaki kokuların bir habitatın kalitesi hakkında böcekleri bilgilendirmeye yardımcı olabileceği dair kanıtlar vardır (Schroder ve Hilker, 2008). Herbivorlar, uçucu maddeleri, konakçı bitkilerde biriktirmek ve eş bulmak için kullanabilir. Örneğin, bazı böcekler, belirli bir böceğin çekimi için hem bitki uçucularını hem de feromonları kullanır (Reinecke vd., 2002; Reddy ve Guerrero, 2004).

Böcekler, anten üzerinde bulunan olfaktör duyu nöronları aracılığıyla koku sinyallerini ve ipuçlarını tespit eder. Her bir duyusal koku nöronu, hücre zarında kemosensör reseptör proteinlerini eksprese eder (Vosshall vd., 2000; Elmore ve Smith, 2001; Dobritsa vd., 2003).

### **1.1.5 Periferal koku alma sistemi**

Böcek antenleri tarafından koku tespitine katılan başlıca koku ile ilgili proteinler, koku bağlama proteinleri (OBP'ler), duyusal nöron membran proteinleri (SNMP'ler), kimyasal duyu proteinler (CSP'ler), koku reseptörleri (OR'ler), iyonotropik reseptörler (IR'ler), feromon bağlayan proteinler (FBP'ler) ve koku parçalayıcı enzimler (ODE'ler)'dir. OBP'ler sensilladaki sıvı ortam içerisinde feromonlar ve kokuların taşınması ile koku alma sisteminin hassasiyetine katkıda bulunur. Bu ligandları çözündürülmesi ve hidrofobik molekülleri taşımak için yardımcı olur (Leal, 2005). Feromon bağlayan proteinler (FBP'ler), feromonların sensilyumlardan difüzyonunu takiben feromon-protein kompleksinin oluşturulmasıyla feromonun reseptöre taşınması ve sinyal iletiminin gerçekleştirilmesini sağlamaktadır (Kaissling, 2004). IR'ler ilk olarak *Drosophila melanogaster*'de tanımlanan glutamat iyonotropik reseptörler ailesidir (Benton vd., 2009). Kimyasal duyu proteinleri (CSP'ler), kimyasal duyuları duyu lenf sıvısı arasında taşımakta rol oynarlar (Angeli ve ark., 1999). Ayrıca kimyasal duyu proteinleri birçok böcek türünün duyu organlarından izole edilen ve her ortamda çözünebilen küçük moleküller olarak da

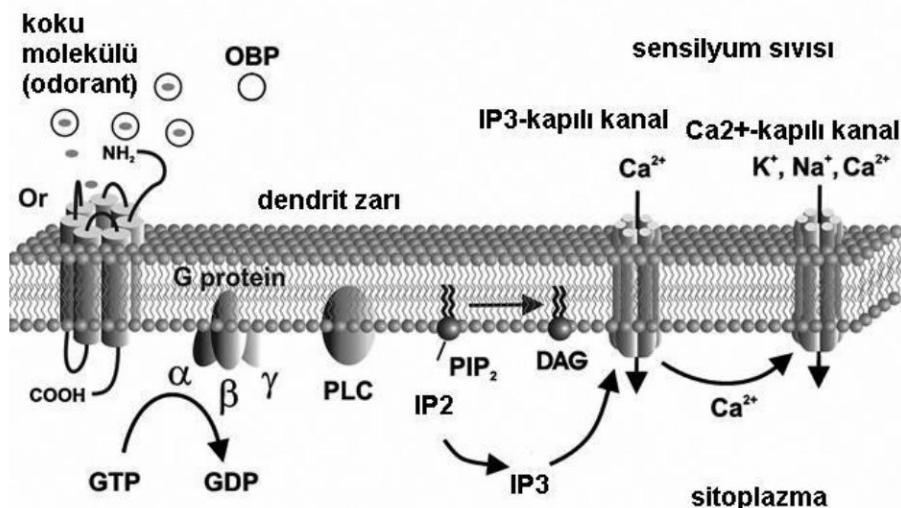
nitelendirilebilmektedirler (Tegoni ve ark., 2004). Koku parçalayıcı enzimler (ODE'ler) sensillum lenfte bulunan ilave bir çözünür protein sınıfıdır (Vogt ve Riddiford, 1981). Koku veren sinyal, nörona iletildikten sonra, koku veren sistemin hassasiyetinin korunabilmesi ve ORN'lerin sürekli ateşlenmesi hassasiyet kaybına yol açabilmektedir. ODE'ler yeni sinyallerin tespit edilebilmesi için koku maddesinin lenften temizlenmesini sağlar.

Mevcut koku alma modeli, anten üzerindeki sensilla kütikülüne temas eden koku verici bir molekülle başlar, daha sonra kütikül yüzeyi boyunca sensilluma girmesine izin veren bir gözeneğe geçer (Steinbrecht, 1997). Sensillum lenfini gözenek girişindeki dış ortamdan ayıran fiziksel bir engel yoktur. Çözülebilen koku molekülleri sadece sensillum lenfte çözülür. Suda çözünmeyen hidrofobik koku molekülleri, hidrofilik sensillum lenf boyunca taşınmasını gerektirir. Bu koku molekülleri, sulu lenf boyunca bir koku verici bağlayıcı protein ailesi (OBP) tarafından, duyusal dendrit zarında bulunan koku alıcı reseptöre (OR) bağlanır ve taşınır (Vogt ve Riddiford, 1981; Vogt, 2003; Tegoni vd., 2004). Ligandın veya ligand-OBP kompleksinin bağlanması üzerine OR, konformasyonu değiştirmekte ve bir sinir impulsuna yol açan sinyal mekanizmasını tetiklemektedir. OR'ün sürekli tetiklenmesini engellemek için koku molekülleri ODE'ler tarafından yıkılır.

### **1.1.6 Koku sinyal传递**

OBP'ler için sensillum lenflerinde kokuların çözünmesi, kokuların lenf boyunca taşınması, kompleksin spesifik OR'ler ile etkileşimi de dahil olmak üzere çeşitli biyokimyasal roller önerilmiştir. OBP'ler sensilladaki porlardan giren hidrofobik koku moleküllerini bağlar. Bu porlar, havadaki hidrofobik koku moleküllerini sensilyum sıvısını içeren bölmedeki reseptörlerle ulaşmasını sağlar. Bir kimyasal haberci molekülün GPCR ile etkileşiminin, ikincil habercilerin (cAMP, cGMP ve İnozitol 1,4,5 trifosfat) üretiminden sorumlu biyokimyasal olaylar zincirini başlattığı ve sonuç olarak bir katyon kanalının açılmasına sebep olduğu gösterilmiştir (Krieger vd., 2003). Koku molekülü ve koku bağlayan proteinin oluşturduğu kompleksin (Koku-OBP) reseptörle birleşmesi G-proteinini aktifleştirir. Aktifleşen G-proteini fosfolipaz C (PLC) enzimi ile etkileşir. PLC, fosfatidil inozitol bifosfat'ı (PIP2) parçalayarak hücre içi ikincil haberciler olan inozitol trifosfat (IP3) ve diaçilgliserolü (DAG) oluşturur. Böylece seçici olmayan katyon kanallarını harekete geçiren ve

sonuçta dendritin depolarizasyonuna sebep olan geçici bir IP<sub>3</sub> sinyali oluşur (Fadool vd., 1992) (Şekil 1.5). IP<sub>3</sub> sinyalinin ani bir şekilde sonlanması DAG tarafından aktifleştirilen fosfokinaz C (PKC) enzimi ile gerçekleştirir. İyon kanalları G-proteinleri aracılığıyla doğrudan koku reseptöryyle (OR) birleşebilir. Kalsiyum ( $\text{Ca}^{2+}$ ) ve voltaja bağlı potasyum ( $\text{K}^+$ ) kanalları dendritin repolarizyonuna katkıda bulunur (Zufall vd., 1991). Bir cAMP yolu, potasyum kanallarını açar ve böylece dendriti aşırı derecede polarize (hiperpolarizasyon) ederek koku nöronlarında aşırı kokunun yarattığı inhibisyonun meydana gelmesini sağlar. Koku-OBP kompleksi muhtemelen reseptör tarafından hızlı bir şekilde okside edilir. Okside edilmiş koku-OBP kompleksi reseptör moleküllerini daha fazla uyaramaz. Sonuçta koku molekülü enzimler tarafından parçalanır.



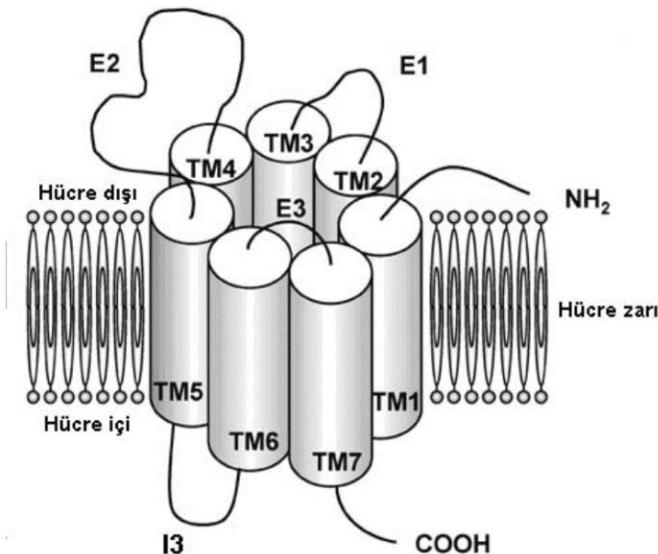
**Şekil 1.5** Koku molekülünün reseptöre bağlanması ile birlikte bir olfaktör duyu nöronunda meydana gelen sinyal传递 ve sonlanması (Jacquin-Joly ve Merlin, 2004'den alınmıştır).

### 1.1.7 Koku reseptörleri

Koku reseptörleri (OR) G-proteini ile eşleştirilmiş reseptör (GPCR) ailesine ait olup hücre zarını 7 kez kateden heliks (transmembran heliksler, TM1-TM7) yapısından oluşmaktadır (Bette vd., 2002, Jacquin-Joly ve Merlin, 2004). Koku alma reseptörleri, 7 adet α-heliksten oluşan ve G-proteini ile eşleşen reseptör ailesine aittir (Şekil 1.6). Hem GPCR'ler hem de böcek OR'leri 7TM alanlarına sahiptir; bununla

birlikte, böcek OR'leri, hücre içi bir N terminaline sahip olan GPCR'lere kıyasla ters bir topolojiye sahiptir. Bu ters topolojiye dair kanıtlar, C ve N terminallerinin epitop etiketlemesi ve hücre içi ve hücre dışı alanları görselleştirmek için *D. melanogaster*'den OR22a'nın öngörülen döngü bölgelerinin ortaya çıkmasından kaynaklanmıştır (Smart vd., 2008). Bu çalışmalar, böcek OR'lerinin GPCR'lardan benzersiz ve farklı olduklarını ve böceklerde özgü sinyal yollarını kullandıklarını göstermiştir.

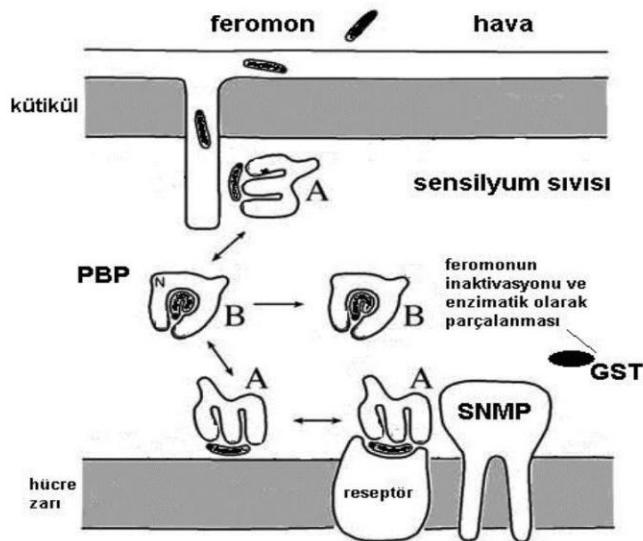
Bu reseptörleri oluşturan helikslerin hücre dışı bölgede ligand bağlayan (E1, E2, E3) ve hücre içi bölgede G protein ile eşleşen (I1, I2, I3) üçer adet bağlayıcı bölgeleri mevcuttur. Bu sınıf reseptör ailesinin ligand bağlayıcı bölgesi (E2), hücre dışı amino ucu bölgesinin büyük bir bölümünü kapsamaktadır (Plettner vd., 2000; Hill vd., 2002).



**Sekil 1.6** G-proteini ile eşleşen feromon ve kokuyu bağlayan reseptörün şematik yapısı (Jacquin-Joly ve Merlin, 2004).

Her sensilyum, sıvı ile doldurulmuş bir boşluk içeren kütüküler duvardan oluşur. Bu yapı hava ve sıvı arasındaki haberleşmeyi sağlayan çok sayıda por içermektedir. Bu boşluklara duyu nöronlarının dendritleri uzanmakta olup, bu dendritlerin zarlarına koku alma reseptörleri yerleşmiştir. Bir olfaktör sensilyum 3 destek hücresi tarafından çevrelenmiş 2 ya da 3 adet olfaktör duyusal nöron içerir. Olfaktör nöronlarının dendritleri kütükül ile çevrelenmiş saç benzeri bir yapının (sil) sıvı dolu

lümenine uzanır. Sensilyumun lümeni bir hücresel engel ile hemolenften ayrılmaktadır (Steinbrecht vd., 1992). Duyu nöronlarının aksonları ise merkezi sinir sistemindeki antennal lob ile bağlantı yapmıştır.



**Şekil 1.7** Bir koku uyarısına karşı sinirsell bir yanıtın oluşumu ve son bulması sırasında sensilyum lümeninde meydana gelen fizyolojik olaylar (Kaissling, 2004'den alınmıştır).

1980'lerin başlarından bu yana, koku tespitinde rol oynayan gen ürünlerini tanımlamak için birçok araştırma yapılmıştır. OR'ler ilk olarak omurgalı *Rattus norvegicus*'un koku alma epitelinde (Buck ve Axel, 1991) ve daha sonra nematod *Caenorhabditis elegans*'ta (Troemel vd., 1995) keşfedildi. Araştırmacılar, OR'lerin G-protein eşli reseptör (GPCR) süper ailesinin üyeleri olacağını ve sadece koku veren dokularda ekspresse edilen genler tarafından kodlandığını varsayıyan yenilikçi bir yaklaşım kullandılar. Aslında, GPCR'ler, hormonal düzenleme, nörotransmisyon ve fotoresepsiyon gibi çeşitli hücresel işlemlerde yer almaktadır.

GPCR ailesinin transmembran bölgelerinde (TM) korunmuş bölgelerle tavlanmak için tasarlanan dejener oligonükleotit primerlerini kullanarak, Buck ve Axel (1991), tamamlayıcı DNA'lari (cDNA'lar) kodlayan veya genleri büyütmek ve tanımlamak için polimeraz zincir reaksiyonunu (PZR) kullandı.

Homoloji temelli yaklaşımlarının başarılı olduğu ve koku alma nöronlarında seçici olarak ekspresse edilen birkaç yüz OR geninin tanımlanmasına yol açtığı kanıtlandı. O zamandan itibaren, OR genleri insanlar (Ben-Arie vd., 1994), balıklar (Ngai vd.,

1993) ve kuşlar da dahil olmak üzere çeşitli omurgalı hayvanlardan tespit edilmiştir (Nef vd., 1996).

Böcekler de ise OR'ler, ilk olarak dizilenmiş genomdan G-protein-eşleştirilmiş reseptör (GPCR) benzeri koku alma genlerini tespit etmek için tasarlanan biyoinformatik bazlı bir yaklaşım kullanılarak *D. melanogaster*'den keşfedilmiştir (Clyne vd., 1999). Böcek OR'lerinin ilk keşfedilmesinden bu yana, böcek kokusunun moleküler temel bilgisi büyük ölçüde genişledi. Çeşitli böcek türlerinin genomları, büyük OR gen ailelerinin güveler, sivrisinekler, karıncalar, bal arıları, yaban arıları ve böceklerden tanımlanmasını kolaylaştırmak için dizilenmiştir (Fox vd., 2001; Nakagawa vd., 2005; Wurm vd., 2010; Robertson ve Wanner, 2006; Robertson vd., 2010; Engsontia vd., 2008). OR'lerin keşfi, genetik ve genomik güçlü araçların kimyasal ekolojiye uygulanmasının en iyi örneklerinden biridir. Koku reseptörleri (OR'ler) böceklerin ortamındaki kokuları moleküllerini tanınmasından sorumlu büyük bir gen ailesidir (Rutzler ve Zwiebel, 2005; Vosshall ve Stocker, 2007; Leal, 2012). OR aminler içeren koku, karboksilik asitler ve aldehitlere yanıt olarak gösterilmiştir ve duyu nöronlarında kombine şekilde bir şekilde ifade edilmiştir (Rytz vd., 2013).

Uçucu odorant moleküllerinin reseptör proteinleri ile etkileşimi ve sinyal transdüksiyonunu böcek beynindeki koku alma merkezlerine doğru iletimi başlatır (Vosshall vd., 2000; Dobritsa vd., 2003). Böcek genomları, her biri özel bir koku setine ayarlanmış benzersiz bir reseptör proteinini kodlayan çeşitli fonksiyonel koku kemosensorisi reseptör genleri ile donatılır (Hallem vd., 2004; Hallem ve Carlson, 2006; Benton vd., 2009; Wang vd., 2008). Böceklerde bulunan kemosensor reseptörlerinin çoğu, Odorant Rezeptör (OR) gen ailesine aittir, ancak aynı zamanda İyonotropik Rezeptörleri (IR'ler) içerir (Sanchez-Gracia vd., 2009; Croset vd., 2010). Böcek genomlarının karşılaştırmalı analizleri, OR genlerinin ve aralarındaki farklılıkların türler arasında değişimlerini göstermiştir. Örneğin; baş bitinde (Kirkness vd., 2010) 10 OR geni mevcut iken karıncada 300 OR (Smith vd., 2011; Smith CR vd., 2011) geni bulunur.

Aslında, OR gen ailesindeki genişleme ve daralma, bazı böcek soylarının duyusal yeteneğindeki değişimlere bağlanmıştır. Böceklerin yeni besin kaynaklarına uyum sağlama bu fikri desteklemektedir (McBride, 2007; McBride ve Arguello, 2007;

Goldman-Huertas vd., 2015). Ayrıca feromon iletişim sistemindeki değişikliklerde OR gen repertuarındaki çevresel değişikliklere aracılık edebilir (Gould vd., 2010). Ek olarak, mevcut OR genlerinin amino asit dizisindeki değişikliklerin, duyusal ayarlamada uyarlamalı kaymalara karşılık geldiği gösterilmiştir (Pellegrino vd., 2011; Leary vd., 2012). Bununla birlikte, böcek OR gen ailesinin çeşitlendirilmesini sağlayan genetik ve moleküler mekanizmalara dair şu andaki veriler birkaç böcek türünden elde edilmiştir (Nei vd., 2008; Sanchez-Gracia vd., 2009). OR gen ailesinin evrimine ait genel ve nesile özgü örüntülerin daha iyi bir resmini elde etmek için daha fazla böcek soyhattının dahil edilmesi gerekmektedir.

Gen ailesinin evrimi, genomik sürüklendirme, doğal seçim ve kromozomal yeniden düzenlemeler dahil olmak üzere çoklu moleküler mekanizmalarla belirlenir. Gen kazancı veya kaybı, bir gen ailesindeki gen sayısını doğrudan etkileyebilir (Nei ve Rooney, 2005). Örneğin, genomik sürüklendirme, gen kopyalaması (gen “kazancı”) yoluyla yeni gen kopyaları üretebilirken, mevcut kopyalar psödogenizasyon veya delesyon (gen “kayıbı”) yoluyla temizlenebilir. Gen duplikasyonu veya gen kaybıyla sonuçlanan yeni mutasyonlar, daha sonra nötr genetik sürüklendirme veya pozitif seçim yoluyla sabitlenebilir (Nei ve Rooney, 2005; Nei vd., 2008; Innan ve Kondrashov 2010). OR gen repertuarı büyülüklükleri çeşitli böcek soyhatlarında yaygın olarak analiz edilmesine rağmen, kazanç ve kayıpların evriminde pozitif seçim ve nötr süreçlerin göreceli katkısı belirsizliğini korumaktadır (Nei vd., 2008; Sanchez-Gracia vd., 2009).

### **1.1.8 Yardımcı reseptör (ORco)**

Koku reseptörü yardımcı reseptör (ORco) ilk olarak *D. melanogaster*'dan OR83b olarak tarif edilmiş ve ortolojiyi böcek takımları arasında tutan tek korunmuş OR olarak tanımlanmıştır (Vosshall ve Hansson, 2011). Türlerin içindeki ve arasındaki OR dizi çeşitliliği yüksek olmasına rağmen, ORco, *D. melanogaster*, *B. mori*, *Apis mellifera* ve *Nasonia vitripennis* gibi böceklerde büyük oranda korunmaktadır (Vosshall vd., 1999; Hill vd., 2002; Robertson ve Wanner, 2006; Robertson vd., 2010). Geniş dizi korunuşu, diğer tüm OR'lerin yardımcı reseptörünün (ORco) kritik işlevi ile açıklanmaktadır. ORco içermeyen meyve sineği mutantları çoğu kokuyu tespit edememektedir; koku alma yetenekleri, bu tek OR geninin eksikliğinden kaynaklanmaktadır.

Son çalışmalar, ORco'nun ligand duyarlılığı veren düzenli OR'lara sahip bir heterodimer oluşturduğu zaman ligand kapılı bir iyon kanalı olarak işlev gördüğünü belirlemiştir. Ortak reseptör ORco ile birlikte, HeLa hücrelerinde birçok farklı böcek OR reseptörünü ifade etmiş (Sato vd., 2008) ve aktivasyon göstergeleri olarak hücre içi kalsiyum konsantrasyonundaki değişiklikleri ve tüm hücre akımlarını kullanan kokuları ile aktivasyonlarını göstermiştir. OR eksprese eden hücreler, bilinen G-protein-bağılı ikinci haberci yollarından bağımsız yeni bir böcek iyon kanalının ilk kanıtını sağlayan, GPCR eksprese eden hücrelere kıyasla 10 kat daha hızlı koku uyarımı ile aktive edildi. Bu cevap, GPCR sinyalleşmesinde yaygın olan cGMP ve cAMP gibi sekonder habercilerden bağımsızdır (Smart vd., 2008). Toplu olarak, bu farmakolojik çalışmalar açıkça ORco-OR kompleksinin, katyon seçici olmayan bir ligand kapılı iyon kanalı olarak işlev gördüğünü açıkça göstermiştir (Sato vd., 2008).

### **1.1.9 Hymenoptera takımında koku reseptörleri**

Koku reseptörleri (OR'ler) ilk olarak 1999 yılında yapılan deneysel ve biyoinformatik yaklaşımlarla *D. melanogaster*'de tanımlanmıştır (Vosshall vd., 1999; Clyne vd., 1999). Koku reseptör dizileri hem türler arasında hem de tür içinde küçük dizi homolojisi ile oldukça farklılık gösterir. Örneğin, koku reseptörleri *D. melanogaster*'de %17-20 amino asit özdeşliği (Vosshall ve Stocker, 2007), *A. mellifera*'da ise sadece %20 amino asit dizisi özdeşliği paylaşır (Wanner, 2006). Başlangıçta *D. melanogaster*'de OR gen ailesinden 57 reseptör içerdığını belirlenmiştir (Vosshal vd., 2000). Ancak sonraki çalışmalarda OR gen ailesinin reseptör sayısının 60 olduğu belirlenmiştir (Robertson vd., 2003). Balarısı, yaban arısı ve iki karınca türü dahil olmak üzere birçok Hymenoptera takımına ait türde, OR gen ailesine ait reseptör içeriği belirlenmiştir. *A. mellifera* genom dizisi, işlevsel 163 OR gen ve 7 tane de işlevsel olmayan gen içerir (Robertson ve Wanner, 2006). *N. vitripennis* işlevsel OR geni 225 genomu kodlar ve 75'i işlevsel olmayan gen içerir (Robertson vd., 2010). *Solenopsis invicta*'in ise 297'sinin işlevsel en az 400'e yakın OR geni içerir (Wurm vd., 2011).

### **1.1.10 Yeni nesil DNA dizileme**

Yeni Nesil Dizileme (YND) yönteminin temeli DNA'nın enzimatik reaksiyonlarla kesilerek çok sayıda DNA parçasıyla bir kütüphane oluşturulması ve kütüphaneyi oluşturan DNA parçalarının çoğaltımasına dayanmaktadır. Milyonlarca küçük DNA

parçasının paralel sekanslama ile eş zamanlı olarak dizilenmesi gerçekleştirilmekte; bu sayede genomdaki her bir bazın birden çok kez okunması mümkün olmakta ve varyasyonlar daha doğru bir şekilde tespit edilebilmektedir (Buermans ve Dunnen, 2014).

Sistem ana hatlarıyla; çalışma yapılacak biyolojik materyalin elde edilmesi, elde edilen biyolojik materyallerden genomik DNA'nın izolasyonu, izole edilen DNA'daki hedef bölgelerin seçilmesi, DNA'nın enzimatik reaksiyonla kesilerek DNA kütüphanesinin oluşturulması, kütüphaneyi oluşturan DNA parçalarının çoğaltılması, DNA parçalarının dizilenmesi, dizileme sonrası ham verinin oluşturulması, kaynak dizi üzerine haritalama, olası değişimlerin tanımlanarak yorumlanması, Sanger dizileme veya NGS ile doğrulama ve ayrışma (segregasyon) analizi, son olarak elde edilen bu verilerin raporlanması basamaklarından oluşmaktadır.

Günümüzde farklı dizileme yöntemi kullanan NGS platformları mevcuttur. Bugün tüm dünyada YND sistemleri olan Illumina Miseq, SOLID, Ion Torrent, Roche 454, Pacific Biosciences yaygın olarak kullanılmaktadır. Bu platformlarda ortak olarak çalışma aşamaları DNA kütüphanesi oluşturma, dizileme, görüntüleme ve elde edilen verilerin analizi basamaklarını kapsamaktadır.

Günümüzde NGS teknolojisi; transkriptom dizileme ve epigenetik çalışmalar dahil birçok alanda kullanılmakta olup; ayrıca kromatin yapısı ve metilasyon paterni çalışmalarında, transkripsiyon faktörlerinin bağlanma bölgelerinin karakterizasyonu, mRNA profili çıkarılması, ekspresyon çalışmaları için RNA dizileme, atasal DNA'yı araştırmak ve metagenomik araştırmalarda sıkça kullanılmaktadır.

## **2. MATERİYAL-METOD**

### **2.1 Örneklem Seçimi ve Hazırlanması**

Tez kapsamında koku reseptör genlerinin belirlenmesinde kullanılan *C. pygmeus* türlerinin bilgileri Tablo 2.1'de sunulmuştur. Örnekler Sivas Cumhuriyet Üniversitesi Entomoloji Koleksiyonu (ECCUS)'da +4 °C'de %100 etanol içerisinde saklanmaktadır.

**Tablo 2.1** *Cephus pygmeus* türlerinin bilgileri

Takım/Alttakım	Familya	Altfamilya	Cins	Tür	Koleksiyon No.
Hymenoptera/ Symphyta	Cephidae	Cephinae	Cephus	<i>Cephus pygmeus</i>	ECCUS 794

### **2.2 DNA Uygulamaları ve Analizleri**

#### **2.2.1 DNA izolasyonu**

*C. pygmeus* türünün tüm vücudu kullanılarak tuzla çöktürme (salting out) yöntemiyle total DNA izolasyonu gerçekleştirilmiştir. Alkolde saklanan dokulardan alkolün uzaklaştırılması amacıyla örnekler iki kez distile su (dH<sub>2</sub>O) ile yıkanarak bir gün boyunca kurutma kâğıdı üzerinde kurutulmuştur. Kurutma işlemi tamamlanan dokular mikrosantrifüj tüplerine aktarılmış ve -80°C'de bir gece boyunca bekletilerek dondurma işlemi uygulanmıştır. Bu aşama küçük boyutlu olan arka bacak dokularının iyi bir şekilde parçalanmasına yardımcı olması amacıyla uygulanmıştır. Dondurulan dokular mikrosantrifüj tübü içerisinde hızlı bir şekilde tamamıyla ezildikten hemen sonra her bir tüpe 300 µl TNES tamponu (50 mM Tris-HCl pH: 7,5; 400 mM NaCl; 20 mM EDTA pH: 8,0; % 0,5 SDS) ve 100 µg/ml proteinaz K eklenmiştir. TNES tamponu eklenen mikrosantrifüj tüpleri hafifçe vorteksle karıştırıldıktan sonra 37°C'de 12-18 saat inkübasyona bırakılmıştır. İnkübasyon sonrasında her bir tüpe 85 µl 5M NaCl eklenmiştir ve homojen dağılması için 15 sn vorteks yardımıyla karıştırılmıştır. Homojen bir şekilde karıştırılan örnekler 14,000 rpm'de 5 dk santrifüj edilmiştir. Santrifüjlenen örneklerin üst fazı başka bir tüpe aktarılıp üzerine bir hacim % 100'lük etanol eklenmiştir. Daha sonra örnekler 16,000 rpm'de 6 dk santrifüj edilmiştir. Santrifüj uygulaması sonucunda elde edilen pelet %

70'lik etanolle yıkandıktan sonra 16,000 rpm'de 2-3 dk santrifüj edilmiştir. Santrifüj sonrası kalan etanol peletten tümüyle uzaklaştırılarak pelet büyüklüğüne bağlı olarak 35-50 µl 1X TE (10 mM Tris-HCl pH: 8,0; 1 mM EDTA pH: 8,0) tamponunda çözünmüştür. İzole edilen DNA örneklerinin NanoDrop cihazında kalitesi ölçülmüştür. İzolasyon işlemi tamamlanan DNA örnekleri -20°C'de saklanmıştır.

### **2.2.2 Yeni nesil DNA dizileme, veri hizalama ve gen bölgelerinin tanımlanması**

Yeni nesil dizileme işlemi araştırmacılar için çok büyük kolaylıklar sağlayan bir yöntem olmasına rağmen elde edilen dizi bilgilerinin daha sonra biyoinformatik süreçlerle işlenmesi aşaması, oldukça yoğun bir çalışma yükünü de beraberinde getirmektedir.

Total genomik DNA izolasyonu gerçekleştirilen örneğin genomu yeni nesil DNA dizileme yöntemi ile elde edilmiştir. *C. pygmaeus* türüne ait yeni nesil dizileme verilerinin ileri ve geri yönlü okumaları Geneious R9 programına aktarılmış, dizi uçları “trim” özelliği de kullanılarak birleştirilmiştir. Birleştirilen dizilerde Odorant Rezeptör gen bölgelerini tanımlayabilmek için daha önce GenBank veri tabanına yüklenmiş olan *C. cinctus* türüne ait ilgili gen bölgeleri referans olarak alınmıştır. “Map to reference” özelliği ile beş adımlı okuma yapılarak Odorant Rezeptör gen bölgeleri belirlenmiştir. Elde edilen dizilerden muğlak olanları birkaç kez bu adımlama işlemine tabi tutularak altı farklı okuma çerçevesi ile protein dizileri de ortaya çıkarılmıştır (EK-1).

### **2.2.5 Veri analizi**

#### **2.2.5.1 Uzaklık analizi**

Komşu birleştirme yöntemi (NJ) Saitou ve Nei (1987) tarafından geliştirilmiştir. Bu yöntemde ise ağaç oluşturmak için birbirine en yakın mesafedeki türleri kullanmasıyla algoritmalar ile aynı olmasına karşın bunlardan farklı olarak türlerin kökten eşit uzaklıkta olduğu varsayımlı temel alınmaz. Bütün türleri tek çatı altında toplayarak ağaç oluşturmaya başlar. Daha sonra mesafenin en kısa olduğu iki türü bir çatı altına alarak kademeli olarak ilk oluşturduğu tek çatıyı bozar. Bu yeni oluşan küme matristen bir türü çıkarılır ve bundan sonra gelen birbirine en yakın türleri çatıya ekler (Sevindik, 2014).

### **2.2.5.2 Maksimum olasılık analizleri:**

Bu metot Felsenstein (1973) ve Farris (1973) tarafından filogeni tahmini için geliştirilmiştir. Bu metoda göre her bir karakterin bir durumdan diğer bir duruma değişmesinin ya da yeni bir karakterin açığa çıkışının belli bir olasılığı vardır. Belli bir grup taksa için açığa çıkan her bir ağaçın, verilen bir veri setine göre belli bir doğru olma olasılığı vardır. Tercih edilecek ağaç bu analiz edilen veri setinden çıkması en olası olan ağaç olmalıdır. Daha çok moleküller veri analizi için kullanılır. Bir DNA dizisinde bir nükleotidin başka bir nükleotidle değişme olasılığı önceden bilinir. Karakterlerin değişme olasılığının az olduğu veri setlerinde parsinomi методu ile benzer sonuçlar verir. Anlamlı bir biçimde morfolojik veri setine uygulanması mümkün değildir. Çünkü bir karakterin bir durumdan başka bir duruma değişmesi olasılıklarının önceden bilinmesini gerektirir. Moleküller verilerin analizinde yaygın olarak kullanılır.

### **3. BULGULAR**

DNA izolasyonu, yeni nesil dizileme ve hizalama uygulamaları sonucu *Cephus pygmeus* türünün koku reseptörlerinden Or1a, Or1b, Or1c, Or1d, Or2a, Or2b, Or2c, Or2d, Or2e, Or2f, Or2g, Or2h, Or2i, Or2j, Or3a, Or3b, Or3c, Or3d, Or3e, Or3f, Or3g, Or3h, Or3l, Or4a ve Or4b olmak üzere 25 gen bölgesinin dizisi elde edilmiştir ve analizler bu diziler üzerinden gerçekleştirılmıştır. Gen bölgesi ve gen dizisi EK-1'de sunulmuştur.

*C. cinctus* türünün OR'leri 1-4 arasındaki pozisyonlara göre alfanümerik bir sistem kullanılarak adlandırılmıştır (1a-d, 2a-j, 3a-l ve 4a-b). Bu adlandırma kuralı, hali hazırda devam etmekte olan bir bütün genom dizileme projesinden açıklanacak olan OR'lerin repertuarına uyumun daha kolay hale getirilmesi için seçilmiştir (Gress, 2014). *C. cinctus* türünün dışı bireylerinin antenlerinde 5-15 kat daha yüksek ifade edilen Or1a, Or1d, Or2e, Or3d ve Or4b genleri yumurtlama için özel olarak konak tanıma için kullanılan bitki kokularını tespit etmektedir (Gress, 2014).

*C. pygmeus* türüne ait koku reseptör gen dizileri ile Hymenoptera takımına ait bu türlerin gen dizileri BLASTn kullanılarak nükleotid dizi benzerliği yüzde oranları belirlenmiştir. 25 gen bölgesinden Or1a, Or2b, Or2d, Or2j, Or3a, Or3e, Or3f, Or3h, Or3l, Or4a ve Or4b gen bölgelerinin nükleotid dizi benzerlik yüzde oranları belirlenmiştir.

**Tablo 3.1** Hymenoptera takımda koku reseptör gen bölgeleri çalışılan türler

Alttakım	Familya	Tür
Symphyta	Cephidae	<i>Cephus cinctus</i>
	Orussidae	<i>Orussus abietinus</i>
	Tenthredinidae	<i>Athalia rosae</i>
Apocrita	Vespidae	<i>Polistes dominula</i>
		<i>Polistes canadensis</i>
		<i>Polistes dominula</i>
	Formicidae	<i>Pogonomyrmex barbatus</i>
		<i>Monomorium pharaonis</i>
		<i>Solenopsis invicta</i>
		<i>Vollenhovia emeryi</i>
		<i>Acromyrmex echinatior</i>
		<i>Atta cephalotes</i>
		<i>Trachymyrmex cornetzi</i>
		<i>Ooceraea biroi</i>
		<i>Harpegnathos saltator</i>
		<i>Dinoponera quadriceps</i>
		<i>Camponotus floridanus</i>
		<i>Monomorium pharaonis</i>
Apidae	Apidae	<i>Apis florea</i>
		<i>Apis mellifera</i>
		<i>Apis cerana</i>
		<i>Apis dorsata,</i>
		<i>Habropoda laboriosa</i>
		<i>Bombus impatiens</i>
		<i>Eufriesea mexicana</i>

**Tablo 3.2** Or1a gen bölgesinin diğer türlerle gösterdiği nükleotid dizi benzerlik oranları

	<i>Cephus pygmeus</i>	<i>Cephus cinctus</i>	<i>Orussus abietinus</i>	<i>Polistes dominula</i>	<i>Pogonomyrmex barbatus</i>	<i>Monomorium pharaonis</i>	<i>Solenopsis invicta</i>	<i>Vollenhovia emeryi</i>
<i>Cephus pygmeus</i>	-	45,6	24,2	25,7	30	24,9	31,5	30,1
<i>Cephus cinctus</i>	45,6	-	30,8	35,9	34,3	30,9	35,4	34,5
<i>Orussus abietinus</i>	24,2	30,8	-	62,7	54,2	48,1	68,3	56,6
<i>Polistes dominula</i>	25,7	35,9	62,7	-	50,8	51,1	68,4	51,8
<i>Pogonomyrmex barbatus</i>	30	34,3	54,2	50,8	-	59,9	84,9	80,6
<i>Monomorium pharaonis</i>	24,9	30,9	48,1	51,1	59,9	-	64,8	63
<i>Solenopsis invicta</i>	31,5	35,4	68,3	68,4	84,9	64,8	-	90,7
<i>Vollenhovia emeryi</i>	30,1	34,5	56,6	51,8	80,6	63	90,7	-

*C. pygmeus* türündeki Or1a gen bölgesi; *C. cinctus* türü ile %45,6, *Orussus abietinus* %24,2, *Polistes dominula* %25,7, *Pogonomyrmex barbatus* %30, *Monomorium pharaonis* %24,9, *Solenopsis invicta* %31,5 ve *Vollenhovia emeryi* türü ile de %30,1 oranında benzerlik göstermektedir. *Solenopsis invicta* türü ile *Vollenhovia emeryi* türü arasındaki Or1a gen bölgesi benzerlik oranı %90,7'dir. *C. pygmeus* türünün en düşük benzerlik gösterdiği tür ise %24,9 ile *Monomorium pharaonis*'dır (Tablo 3.2).

**Tablo 3.3** Or2b gen bölgesinin diğer türlerle gösterdiği nükleotid dizi benzerlik oranları

	<i>Cephus pygmeus</i>	<i>Cephus cinctus</i>	<i>Athalia rosae</i>	<i>Polistes canadensis</i>	<i>Polistes dominula</i>	<i>Acromyrmex echinatior</i>	<i>Apis florea</i>	<i>Apis mellifera</i>	<i>Habropoda laboriosa</i>	<i>Bombus impatiens</i>	<i>Eufriesea mexicana</i>
<i>Cephus pygmeus</i>	-	75,4	35,1	40,6	44,9	41,4	45,3	41,7	48,6	40,9	55,2
<i>Cephus cinctus</i>	75,4	-	42,6	41,3	56,2	53,9	52,9	49,6	59,3	45,1	64,2
<i>Athalia rosae</i>	35,1	42,6	-	41,6	42,5	36,6	43,6	42,3	42,5	39,9	55,3
<i>Polistes canadensis</i>	40,6	41,3	41,6	-	84	53,4	51,8	47,6	58,5	44,7	57,7
<i>Polistes dominula</i>	44,9	56,2	42,5	84	-	44,9	53	47,9	57,6	55,1	59,9
<i>Acromyrmex echinatior</i>	41,4	53,9	36,6	53,4	44,9	-	50,9	49,4	51,8	51,3	62,6
<i>Apis florea</i>	45,3	52,9	43,6	51,8	53	50,9	-	74	69,9	70	79
<i>Apis mellifera</i>	41,7	49,6	42,3	47,6	47,9	49,4	74	-	63,3	65,1	71,4
<i>Habropoda laboriosa</i>	48,6	59,3	42,5	58,5	57,6	51,8	69,9	63,3	-	71,3	80,2
<i>Bombus impatiens</i>	40,9	45,1	39,9	44,7	55,1	51,3	70	65,1	71,3	-	83,2
<i>Eufriesea mexicana</i>	55,2	64,2	55,3	57,7	59,9	62,6	79	71,4	80,2	83,2	-

*C. pygmeus* türündeki Or2b gen bölgesi; *C. cinctus* türü ile % 75,4, *Athalia rosae* % 35,1, *Polistes canadensis* % 40,6, *Polistes dominula* % 44,9, *Acromyrmex echinatior* % 41,4, *Apis florea* % 45,3, *Apis mellifera* % 41,7, *Habropoda laboriosa* % 48,6, *Bombus impatiens* % 40,9 ve *Eufriesea mexicana* türü ile de % 55,2 oranında benzerlik göstermektedir. *Eufriesea mexicana* türü ile *Bombus impatiens* türü arasındaki Or1a gen bölgesi benzerlik oranı % 83,2'dir. *C. pygmeus* türünün en düşük benzerlik gösterdiği tür ise % 35,1 ile *Athalia rosae*'dir (Tablo 3.3).

**Tablo 3.4** Or2d gen bölgesinin diğer türlerle gösterdiği nükleotid dizi benzerlik oranları

	<i>Cephus pygmeus</i>	<i>Cephus cinctus</i>	<i>Ooceraea biroi</i>	<i>Polistes canadensis</i>
<i>Cephus pygmeus</i>	-	75,8	37,5	42,5
<i>Cephus cinctus</i>	75,8	-	53,4	52,5
<i>Ooceraea biroi</i>	37,5	53,4	-	55,9
<i>Polistes canadensis</i>	42,5	52,5	55,9	-

*C. pygmeus* türündeki Or2d gen bölgesi; *C. cinctus* türü ile % 75,8, *Ooceraea biroi* % 37,5 ve *Polistes canadensis* ile de % 42,5 oranında benzerlik göstermektedir. *C. pygmeus* türünün en düşük benzerlik gösterdiği tür ise % 37,5 ile *Ooceraea biroi*'dır (Tablo 3.4).

**Tablo 3.5** Or2j gen bölgesinin diğer türlerle gösterdiği nükleotid dizi benzerlik oranları

	<i>Cephus pygmeus</i>	<i>Cephus cinctus</i>	<i>Ooceraea biroi</i>	<i>Atta cephalotes</i>	<i>Trachymyrmex cornetzi</i>
<i>Cephus pygmeus</i>	-	36,3	34,3	42,3	34,5
<i>Cephus cinctus</i>	36,3	-	48,7	49	48,9
<i>Ooceraea biroi</i>	34,3	48,7	-	61,1	52,4
<i>Atta cephalotes</i>	42,3	49	61,1	-	87,4
<i>Trachymyrmex cornetzi</i>	34,5	48,9	52,4	87,4	-

*C. pygmeus* türündeki Or2j gen bölgesi; *C. cinctus* türü ile % 36,3 *Ooceraea biroi* % 34,3, *Atta cephalotes* % 42,3 ve *Trachymyrmex cornetzi* türü ile de % 34,5 oranında

benzerlik göstermektedir. *C. pygmeus* türünün en düşük benzerlik gösterdiği tür ise % 34,5 ile *Trachymyrmex cornetzi*'dir (Tablo 3.5).

**Tablo 3.6** Or3a gen bölgesinin diğer türlerle gösterdiği nükleotid dizi benzerlik oranları

	<i>Cephus pygmeus</i>	<i>Cephus cinctus</i>	<i>Acromyrmex echinatior</i>	<i>Harpegnathos saltator</i>	<i>Dinoponera quadriceps</i>
<i>Cephus pygmeus</i>	-	75,8	25,8	31,4	13,1
<i>Cephus cinctus</i>	75,8	-	29,4	47,6	50,7
<i>Acromyrmex echinatior</i>	25,8	29,4	-	26,1	8,3
<i>Harpegnathos saltator</i>	31,4	47,6	26,1	-	20,6
<i>Dinoponera quadriceps</i>	13,1	50,7	8,3	20,6	-

*C. pygmeus* türündeki Or3a gen bölgesi; *C. cinctus* türü % 75,8, *Acromyrmex echinatior* % 25,8, *Harpegnathos saltator* % 31,4 ve *Dinoponera quadriceps* türü ile de % 13,1 oranında benzerlik göstermektedir. *Cephus pygmeus* türünün en düşük benzerlik gösterdiği tür ise % 13,1 ile *Dinoponera quadriceps*'dir. *C. pygmeus* türünün en yüksek benzerlik gösterdiği tür ise % 75,8 ile *C. cinctus*'dur (Tablo 3.6).

**Tablo 3.7** Or3e gen bölgesinin diğer türlerle gösterdiği nükleotid dizi benzerlik oranları

	<i>Cephus pygmeus</i>	<i>Cephus cinctus</i>	<i>Apis cerana</i>	<i>Apis florea</i>	<i>Apis dorsata</i>
<i>Cephus pygmeus</i>	-	85,1	36,4	38,4	40,4
<i>Cephus cinctus</i>	85,1	-	51,2	53,8	48,8
<i>Apis cerana</i>	36,4	51,2	-	59,6	43,5
<i>Apis florea</i>	38,4	53,8	59,6	-	46,6
<i>Apis dorsata</i>	40,4	48,8	43,5	46,6	-

*C. pygmeus* türündeki Or3e gen bölgesi; *C. cinctus* türü % 85,1, *Apis cerana* % 36,4, *Apis florea* % 38,4 ve *Apis dorsata* türü ile de % 40,4 oranında benzerlik göstermektedir. *C. pygmeus* türünün en düşük benzerlik gösterdiği tür ise % 36,4 ile *Apis cerana*'dır. *C. pygmeus* türünün en yüksek benzerlik gösterdiği tür ise % 85,1 ile *C. cinctus*'dur (Tablo 3.7).

**Tablo 3.8** Or3f gen bölgesinin diğer türlerle gösterdiği nükleotid dizi benzerlik oranları

	<i>Cephus pygmeus</i>	<i>Cephus cinctus</i>	<i>Polistes canadensis</i>	<i>Eufriesea mexicana</i>	<i>Vollenhovia emeryi</i>	<i>Camponotus floridanus</i>	<i>Linepithema humile</i>
<i>Cephus pygmeus</i>	-	64,6	32,8	25,9	34,2	34,7	36,3
<i>Cephus cinctus</i>	64,6	-	47,3	35,4	48,2	46,8	48,2
<i>Polistes canadensis</i>	32,8	47,3	-	33,4	46,4	44,9	45,5
<i>Eufriesea mexicana</i>	25,9	35,4	33,4	-	35,3	35,1	35,3
<i>Vollenhovia emeryi</i>	34,2	48,2	46,4	35,3	-	65,4	71,3
<i>Camponotus floridanus</i>	34,7	46,8	44,9	35,1	65,4	-	73,6
<i>Linepithema humile</i>	36,3	48,2	45,5	35,3	71,3	73,6	-

*C. pygmeus* türündeki Or3f gen bölgesi; *C. cinctus* türü % 64,6, *Polistes canadensis* % 32,8, *Eufriesea mexicana* % 25,9, *Vollenhovia emeryi* % 34,2, *Camponotus floridanus* 34,7 ve *Linepithema humile* türü ile de % 36,3 oranında benzerlik göstermektedir. *C. pygmeus* türünün en düşük benzerlik gösterdiği tür ise % 25,9 ile *Eufriesea mexicana*'dır. *C. pygmeus* türünün en yüksek benzerlik gösterdiği tür ise % 64,6 ile *C. cinctus*'dur (Tablo 3.8).

**Tablo 3.9** Or3h gen bölgesinin diğer türlerle gösterdiği nükleotid dizi benzerlik oranları

	<i>Cephus pygmeus</i>	<i>Cephus cinctus</i>	<i>Microplitis demolitor</i>	<i>Polistes dominula</i>
<i>Cephus pygmeus</i>	-	49,7	37,1	40,8
<i>Cephus cinctus</i>	49,7	-	61,6	51,5
<i>Microplitis demolitor</i>	37,1	61,6	-	49,2
<i>Polistes dominula</i>	40,8	51,5	49,2	-

*C. pygmeus* türündeki Or3h gen bölgesi; *C. cinctus* türü % 49,7, *Microplitis demolitor* % 37,1 ve *Polistes dominula* türü ile de % 40,8 oranında benzerlik göstermektedir. *C. pygmeus* türünün en düşük benzerlik gösterdiği tür ise % 37,1 ile *Microplitis demolitor*'dir (Tablo 3.9).

**Tablo 3.10** Or3l gen bölgesinin diğer türlerle gösterdiği nükleotid dizi benzerlik oranları

	<i>Cephus cinctus</i>	<i>Cephus pygmeus</i>	<i>Meteorus pulchricornis</i>	<i>Camponotus floridanus</i>
<i>Cephus cinctus</i>	-	70,9	45,5	45,5
<i>Cephus pygmeus</i>	70,9	-	31,1	28,6
<i>Meteorus pulchricornis</i>	45,5	31,1	-	32,7
<i>Camponotus floridanus</i>	45,5	28,6	32,7	-

*C. pygmeus* türündeki Or3l gen bölgesi; *C. cinctus* türü % 70,9, *Meteorus pulchricornis* % 31,1 ve *Camponotus floridanus* türü ile de % 28,6 oranında benzerlik göstermektedir. *C. pygmeus* türünün en düşük benzerlik gösterdiği tür ise % 37,1 ile *Camponotus floridanus*'dur (Tablo 3.10).

**Tablo 3.11** Or4a gen bölgesinin diğer türlerle gösterdiği nükleotid dizi benzerlik oranları

	<i>Cephus pygmeus</i>	<i>Cephus cinctus</i>	<i>Copidosoma floridanum</i>	<i>Dinoponera quadriceps</i>	<i>Polistes dominula</i>	<i>Solenopsis invicta</i>	<i>Acromyrmex echinatior</i>	<i>Atta cephalotes</i>
<i>Cephus pygmeus</i>	-	70	36,1	34,4	37,1	36	31,1	37,6
<i>Cephus cinctus</i>	70	-	47,5	44,6	49,6	47,6	55,8	32,3
<i>Copidosoma floridanum</i>	36,1	47,5	-	43,9	44,8	39,3	47,6	27,7
<i>Dinoponera quadriceps</i>	34,4	44,6	43,9	-	54	37,5	44,2	25,6
<i>Polistes dominula</i>	37,1	49,6	44,8	54	-	46,6	47,5	29,5
<i>Solenopsis invicta</i>	36	47,6	39,3	37,5	46,6	-	48,2	34,7
<i>Acromyrmex echinatior</i>	31,1	55,8	47,6	44,2	47,5	48,2	-	44,2
<i>Atta cephalotes</i>	37,6	32,3	27,7	25,6	29,5	34,7	44,2	-

*C. pygmeus* türündeki Or4a gen bölgesi; *C. cinctus* türü % 70, *Copidosoma floridanum* % 36,1, *Dinoponera quadriceps* 34,4, *Polistes dominula* 37,1, *Solenopsis invicta* % 36, *Acromyrmex echinatior* % 31,1 ve *Atta cephalotes* türü ile de % 37,6 oranında benzerlik göstermektedir. *C. pygmeus* türünün en düşük benzerlik gösterdiği tür ise % 31,1 ile *Acromyrmex echinatior* 'dir. *C. pygmeus* türünün en yüksek benzerlik gösterdiği tür ise % 70 ile *C. cinctus*'dur (Tablo 3.11).

**Tablo 3.12** Or4b gen bölgesinin diğer türlerle gösterdiği nükleotid dizi benzerlik oranları

	<i>Cephus pygmeus</i>	<i>Cephus cinctus</i>	<i>Onthophagus taurus</i>	<i>Monomorium pharaonis</i>
<i>Cephus pygmeus</i>	-	76,4	33,1	32
<i>Cephus cinctus</i>	76,4	-	37,8	36,9
<i>Onthophagus taurus</i>	33,1	37,8	-	38,3
<i>Monomorium pharaonis</i>	32	36,9	38,3	-

*C. pygmeus* türündeki Or4b gen bölgesi; *C. cinctus* türü % 76,4, *Onthophagus taurus* % 33,1 ve *Monomorium pharaonis* türü ile de % 32 oranında benzerlik göstermektedir. *C. pygmeus* türünün en düşük benzerlik gösterdiği tür ise % 32 ile *Monomorium pharaonis*'dır (Tablo 3.11). Or1b, Or1c, Or1d, Or2a, Or2c, Or2e, Or2f, Or2g, Or2h, Or2i, Or3b, Or3c, Or3d ve Or3g gen bölgeleri ise sadece *C. cinctus* türü ile benzerlik göstermektedir (Tablo 3.12). Hymenoptera'dan bilinen diğer türlerle bir homoloji sergilememektedir.

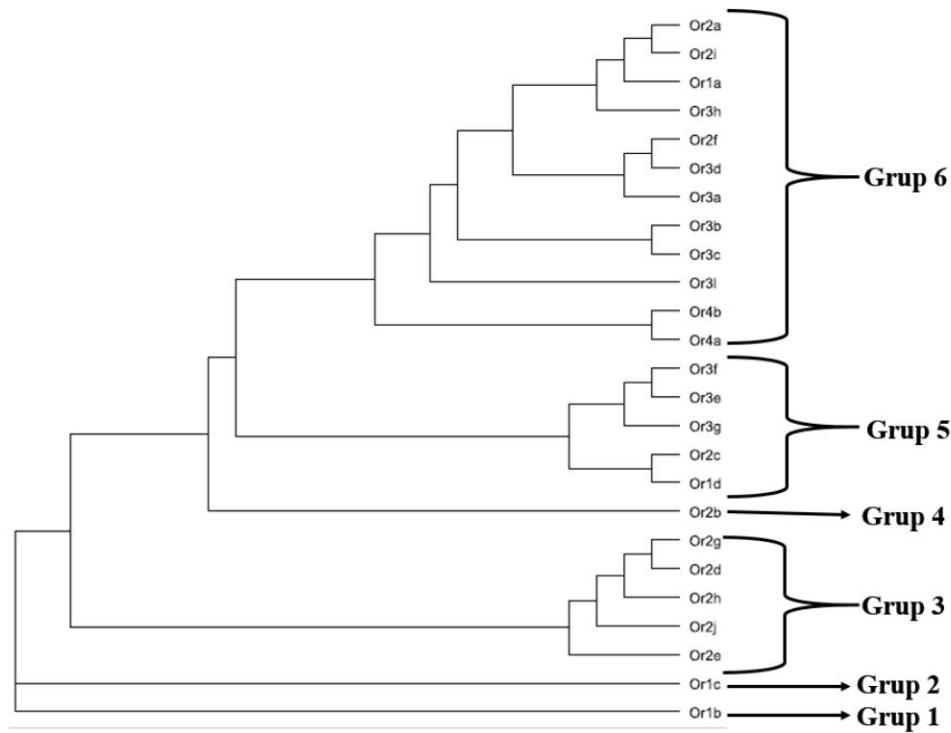
**Tablo 3.13** *C. cinctus* ile *C. pygmeus* türleri arasındaki Or1b, Or1c, Or1d, Or2a, Or2c, Or2e, Or2f, Or2g, Or2h, Or2i, Or3b, Or3c, Or3d ve Or3g gen bölgelerinin nükleotid dizi benzerlik oranları

Gen Bölgeleri	Benzerlik Oranı (%)
Or1b	93,72
Or1c	93,29
Or1d	94,43
Or2a	91,81
Or2c	93,17
Or2e	88,05
Or2f	89,88
Or2g	91,9
Or2h	91,87
Or2i	91,49
Or3b	91,92
Or3c	96,25
Or3d	94,11
Or3g	88,19

### 3.1 Filogenetik Analizler

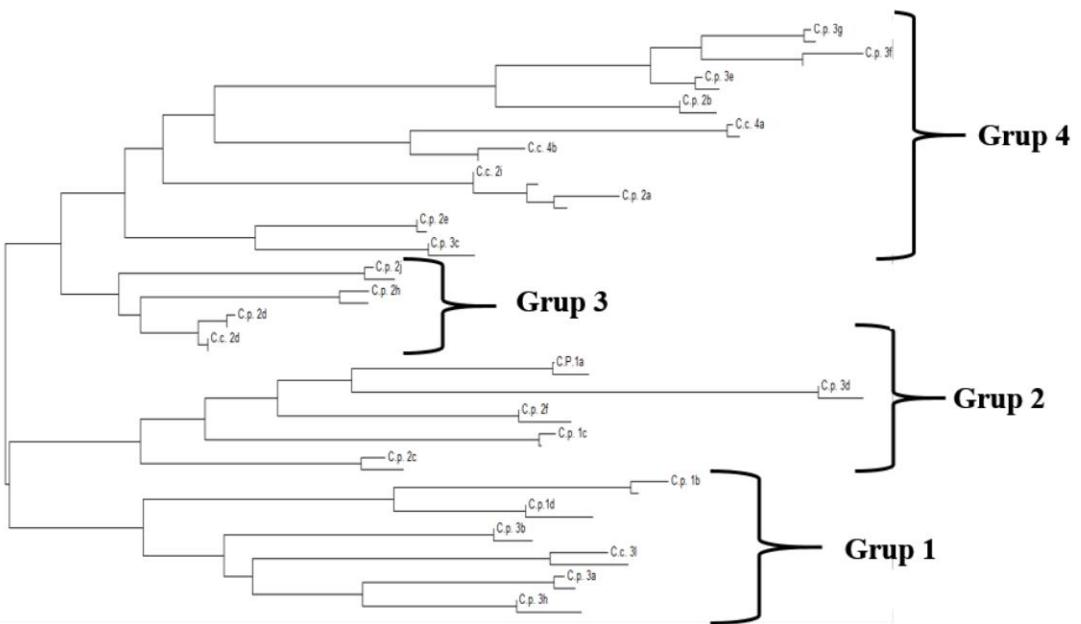
#### 3.1.1 Uzaklık analizleri

Koku reseptörleri gen diziler arasındaki uzaklık matrisi tablosundan yararlanarak kümeleme yapan komşu bağlama (NJ) algoritması, dizi benzerlikleri veya farklılığını ortaya koymak kullanılan uygun yöntemlerden biridir.



**Şekil 3.1** *C. pygmeus* OR genleri nükleotid dizileri temelinde oluşturulan komşu- bağlantı (NJ) ağaçısı.

Komşu- bağlantı (NJ) analizi ile elde edilen ağaçta ağaçta dal destek değerleri çok düşük olduğu için belirtilmemiştir. Grup 1 ile Grup 2 diğer gruptara göre atasal bir pozisyonda yer almaktadır. Grup 3 sadece Or2 gen bögelerini içermektedir. Grup 3 içerisinde en atasal olan gen dizisi Or2e'dir. Grup 4; Grup 5 ve Grup 6'nın ortak atasıyla kardeş gruptur. Grup 6 heterojen bir içeriğe sahiptir. Grup 6 içerisinde Or4a ve Or4b atasal pozisyonu işgal etmektedir.

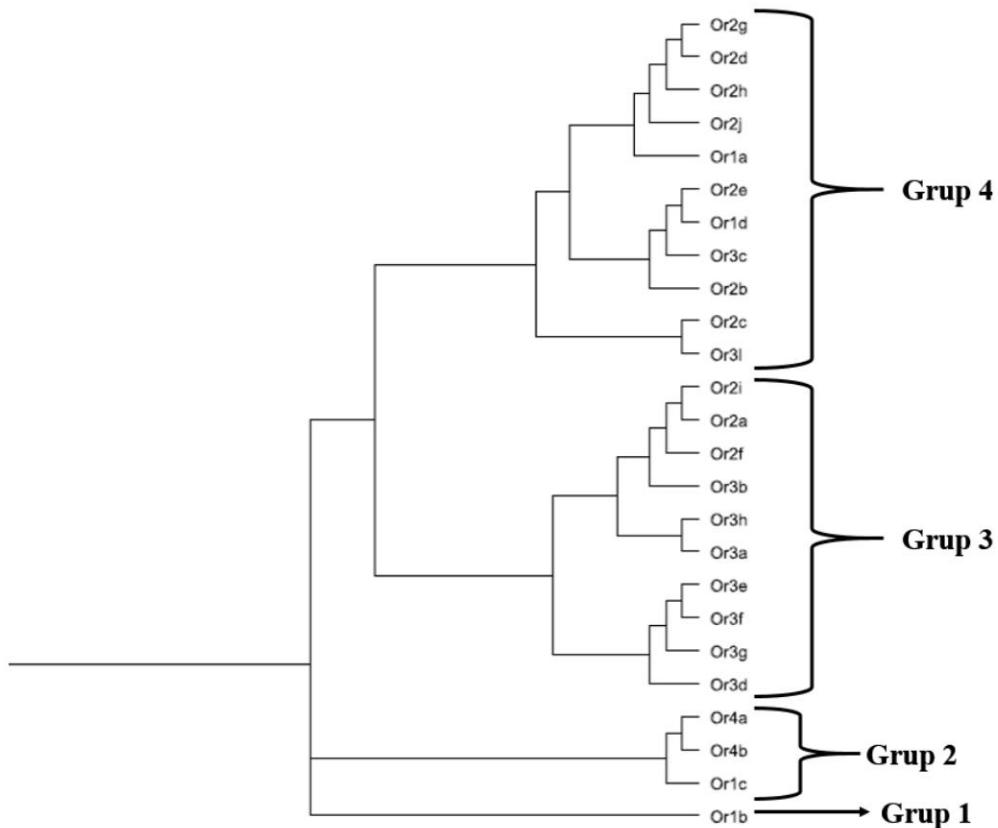


**Şekil 3.2** *C. pygmeus* ve *C. cinctus* OR genleri nükleotid dizileri kullanılarak oluşturulan komşu- bağlama (NJ) ağaçları

Komşu- bağlama (NJ) analizi ile elde edilen ağaçta dal destek değerleri çok düşük olduğu için belirtilmemiştir. Grup 1 içerisinde çoğunlukla *C. pygmeus* türüne ait Or3 ve Or1 gen bölgeleri mevcuttur. Grup 1 *C. cinctus* türüne ait sadece Or3l gen bölgesini içerir. Grup 2 sadece *C. pygmeus* türüne ait gen bölgelerini içerir. Grup 3 içerisinde *C. cinctus* türüne ait Or2d gen bölgesi atasal pozisyonda bulunmaktadır. Grup 3 sadece Or2 gen bölgelerini içermektedir. Grup 4 içerisinde *C. cinctus* türüne ait Or4a ve Or4b gen bölgelerini içermektedir.

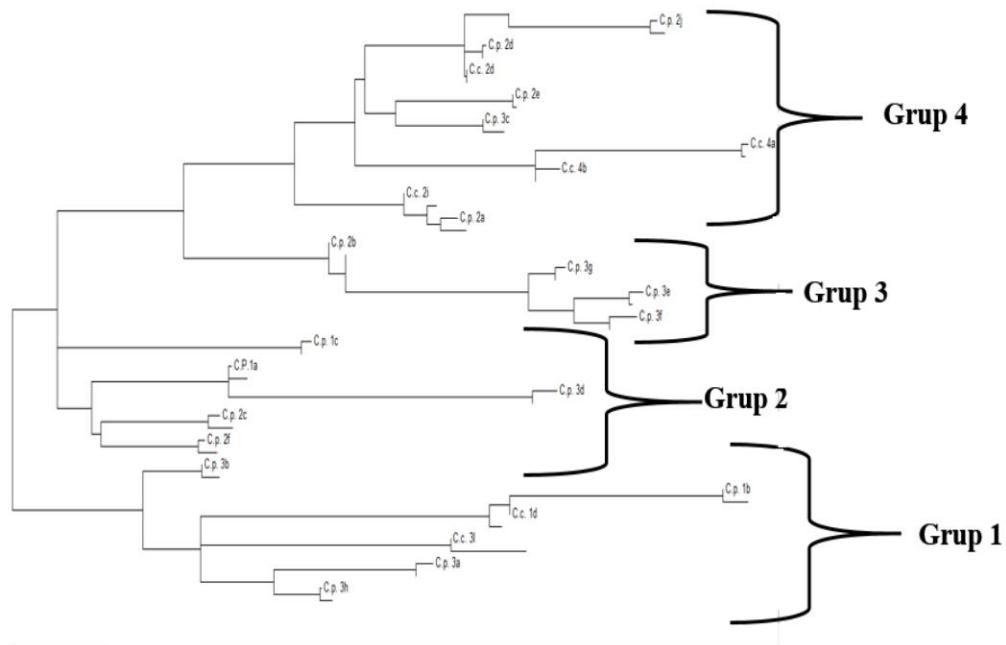
### 3.1.2 Maksimum olasılık analizleri

Bu yöntemin ön-kabulüne göre evrimsel değişimler yani her bir karakterin bir durumdan diğer bir duruma değişmesinin ya da yeni bir karakterin açığa çıkmasının belli bir olasılığı bulunmaktadır. Özellikle DNA dizi verisine dayalı filogeni tahminlerinde oldukça kullanışlı bir yöntemdir. En hızlı ve oldukça güvenilir bir dizi verisine dayalı filogeni programlarından olan RAxML kullanılarak inşa edilen ML ağaçları Şekil 3.2'de sunulmuştur.



**Şekil 3.3** *C. pygmeus* OR genleri nükleotid dizileri temelinde RAxML kullanılarak inşa edilen ML ağaç1.

Maksimum olasılık analizi sonucunda elde edilen ağaçta ağaç dal destek değerleri çok düşük olduğu için belirtilmemiştir. Analiz sonuçları dört ana kladın varlığını ortaya koymuştur. Grup 1 ve Grup 2 diğer gruptara göre atasal pozisyonda bulunmaktadır. Grup 3 ağırlıklı olarak Or3 genlerini içermektedir. Grup 4 ise daha hetorejen bir içeriğe sahiptir. Grup 4 içerisinde Or2c ve Or3l atasal pozisyonda bulunmaktadır.



**Şekil 3.4** *C. pygmeus* ve *C. cinctus* OR genleri nükleotid dizileri kullanılarak inşa edilen ML ağaçları

Maksimum olasılık analizi sonucunda elde edilen ağaçta ağaç dal destek değerleri çok düşük olduğu için belirtilmemiştir. Grup 1 *C. cinctus* türüne ait Or1d ve Or3l gen bölgelerini içermektedir. Grup 2 sadece *C. pygmeus* türüne ait gen bölgelerini içermektedir. Grup 3 çoğunlukla Or3 gen bölgelerini içermektedir. Grup 4 *C. cinctus* türüne ait Or4a ve Or4b gen bölgelerini içermektedir.

#### **4. TARTIŞMA VE SONUÇ**

*C. pygmeus* türünün koku reseptörlerinden Or1a, Or1b, Or1c, Or1d, Or2a, Or2b, Or2c, Or2d, Or2e, Or2f, Or2g, Or2h, Or2i, Or2j, Or3a, Or3b, Or3c, Or3d, Or3e, Or3f, Or3g, Or3h, Or3l, Or4a ve Or4b olmak üzere 25 gen bölgesinin dizisi belirlenmiştir.

Hymenoptera takımının Symphyta altakımından *Cephus cinctus* (Cephidae) *Orussus abietinus* (Orussidae) ve *Athalia rosae* (Tenthredinidae) olmak üzere 3 familyanın temsilcilerinden koku reseptör gen dizileri bilinmektedir. Apocrita altakımından ise eusosyal böcek familyalarından türler çalışılmıştır. Yabanarısı veya eşekarısı olarak bilinen Vespidae familyasından 3 tür *Polistes dominula*, *Polistes canadensis* ve *Polistes dominula*; karıncalardan (Formicidae) *Pogonomyrmex barbatus*, *Monomorium pharaonis*, *Solenopsis invicta*, *Vollenhovia emeryi*, *Acromyrmex echinatior*, *Atta cephalotes*, *Trachymyrmex cornetzi*, *Ooceraea biroi*, *Harpegnathos saltator*, *Dinoponera quadriceps*, *Camponotus floridanus*, *Monomorium pharaonis* olmak üzere 12 tür ve balarlarının da üyesi olduğu Apidae familyasından *Apis florea*, *Apis mellifera*, *Apis cerana*, *Apis dorsata*, *Habropoda laboriosa*, *Bombus impatiens* ve *Eufriesea mexicana* olmak üzere 8 türde koku reseptör genleri çalışılmıştır.

*C. pygmeus* türüne ait koku reseptör gen dizileri ile Hymenoptera takımına ait bu türlerin gen dizileri BLASTn kullanılarak benzerlik yüzde oranları belirlenmiştir. 25 gen bölgesinden Or1a, Or2b, Or2d, Or2j, Or3a, Or3e, Or3f, Or3h, Or3l, Or4a ve Or4b gen bölgelerinin benzerlik yüzde oranları ilgili tablolarda sunulmuştur (Tablo 3.1, Tablo 3.2, Tablo 3.3, Tablo 3.4, Tablo 3.5, Tablo 3.6, Tablo 3.7, Tablo 3.8, Tablo 3.9, Tablo 3.10, Tablo 3.11, Tablo 3.12). Or1b, Or1c, Or1d, Or2a, Or2c, Or2e, Or2f, Or2g, Or2h, Or2i, Or3b, Or3c, Or3d ve Or3g gen bölgeleri ise sadece *C. cinctus* türü ile benzerlik göstermektedir (Tablo 3.13).

Or1b, Or1c, Or1d, Or2a, Or2c, Or2e, Or2f, Or2g, Or2h, Or2i, Or3b, Or3c, Or3d ve Or3g gen bölgelerinin sadece *C. cinctus* ile homoloji göstermesi oldukça ilginç bir bulgudur. Veri tabanlarında kayıtlı iki Symphyta türü (*Orussus abietinus* ve *Athalia rosae*) ve birçok eusosyal Hymenoptera türleri (Apocrita) ile bir homoloji

göstermemesi, bu koku genlerinin sadece Cephidae familyasına özgü olduğunu düşündürmektedir. Bu genlerden Or1b ve Or1c genlerinin her iki ağaçtada basal pozisyonda bulunması bu görüşü destekler niteliktedir.

*C. pygmeus* türünün Or1a gen bölgesi ile *C. cinctus* türünün Or1a gen bölgesi %45,6 oranında benzerlik göstermektedir. Benzer şekilde Formicidae içinde yer alan *Pogonomyrmex barbatus*, *Monomorium pharaonis*, *Solenopsis invicta* ve *Vollenhovia emeryi* türleri arasındaki Or1a gen bölgesi benzerliği de %50'nin üzerindedir (Tablo 3.2). Bu benzerlik oranları yakın akraba iki tür arasında beklenenden azdır. *C. pygmeus* türünün Or2b gen bölgesi ile *C. cinctus* türünün Or2b gen bölgesi %75,4 oranında benzerlik göstermektedir. Bu iki tür arasındaki Or2b gen bölgesi benzerlik oranı Or1a gen bölgesi benzerlik oranından daha yüksektir. Diğer yandan Tenthredinidae familyasından olan *Athalia rosae* ile *C. pygmeus* Symphyta altakımına ait olmasına rağmen Or2b gen bölgesi benzerlik oranı %35,1'dir. Bir karınca türü olan *Acromyrmex echinatior* türü ile *C. pygmeus* türü arasındaki Or2b benzerlik oranı ise %41,4'tür (Tablo 3.3). Vespidae familyası üyesi olan *Polistes canadensis* ve *Polistes dominula* türleri arasındaki Or2b gen bölgesi benzerlik oranı % 84'tür. Diğer yandan Apidae familyası türleri olan *Apis florea*, *Apis mellifera*, *Habropoda laboriosa*, *Bombus impatiens* ve *Eufriesea mexicana* türleri arasındaki Or2b gen bölgesi benzerlik oranı %63'ün üzerindedir.

Bu durum yakın akraba türler arasında bekendiği şekilde dizi benzerliğinin yüksek olduğunu, uzak akraba türler arasında giderek arttığını göstermektedir. Ancak Or1a gen bölgesi dizileri ilginç bir durum sergilemektedir. Yakın akraba türler arasında bile benzerlik oranı % 50 veya daha düşüktür. Filogenetik ağaçlarda taç gruplar (Şekil 3.2, Grup 6 ve Şekil 3.3, Grup 4) içinde yer alan bu genin, yakın türler arasında bile hızla evrimleştiği görülmektedir. Atasal genlerden gen duplikasyonu yoluyla köken aldığı düşünülen bu gen ailesinin büyük olasılıkla niş veya habitat kullanımına bağlı olarak değişken bir evrim hızına sahip oldukları söylenebilir.

*C. pygmeus* türünün Or2d gen bölgesi ile *C. cinctus* türünün Or2d gen bölgesi %75,8 oranında benzerlik göstermektedir. *C. pygmeus* türünün Or2d gen bölgesi *Ooceraea biroi* (Formicidae) % 37,5 ve *Polistes canadensis* (Vespidae) ile de % 42,5 oranında benzerlik göstermektedir. *C. pygmeus* türünün en düşük benzerlik gösterdiği tür *Ooceraea biroi* olup Formicidae familyasına aittir (Tablo 3.4). Diğer yandan *C.*

*pygmeus* ile *C. cinctus* türlerinin Or2j gen bölgesi %36,3 oranında benzerlik göstermektedir. Formicidae familyasından *Ooceraea biroi*, *Atta cephalotes* ve *Trachymyrmex cornetzi* türleri arasında Or2j gen bölgesi benzerlik oranı ise daha yüksek olup % 61'in üzerindedir (Tablo 3.5). Bu durumda Or2j genin de Cephidae familyasında hızlı bir evrim geçirdiğini söyleyebiliriz.

*C. pygmeus* ile *C. cinctus* türlerinin Or3a gen bölgesi %75,8 oranında benzerlik göstermektedir. Ancak Formicidae familyasından *Acromyrmex echinatior* ve *Harpegnathos saltator* türleri arasında Or3a gen bölgesi benzerlik oranı %20,6'dır. *C. pygmeus* türünün Or3a gen bölgesi ile bir karınca olan *Dinoponera quadriceps* türünün Or3a gen bölgesi %25,8 oranında benzerlik göstermektedir (Tablo 3.6). Bu genin *Cephus* cinsi içindeki görelî olarak daha az farklılaşmış, karıncalar içinde ise hızlı evrimleşme göstermiştir. Bu durumun karıncalarda ilgili reseptörün spesifik işlevi ile ilişkisi olabilir.

*C. pygmeus* ile *C. cinctus* türünün Or3e gen bölgeleri %85,1 oranında benzerlik göstermektedir. Apidae familyasına ait *Apis cerana*, *Apis florea* ve *Apis dorsata* türleri ile arasındaki Or3e gen bölgesi benzerlik oranı %43,5'in üzerindedir (Tablo 3.7). *C. pygmeus* ile *C. cinctus* türünün Or3f gen bölgeleri %64,6 oranında benzerlik göstermektedir. Vespidae familyasına ait *Polistes canadensis* türünün Or3f gen bölgesi benzerlik oranı %32,8'dir. Apidae familyasına ait *Eufriesea mexicana* türü ile de Or3f benzerlik oranı %25,9'dur. *Vollenhovia emeryi*, *Camponotus floridanus* ve *Linepithema humile* gibi karınca türleri ile arasındaki Or3f benzerlik oranı %65,4'ün üzerindedir (Tablo 3.8). Bu genlerde yakın türler arasında daha fazla benzerliğin gözlenmesi genel beklentiye uygundur. Ancak *Cephus* türleri için gözlenen Or3f benzerlik oranlarının karıncalarla oldukça benzer olması ilginçtir.

*C. pygmeus* ile *C. cinctus* türünün Or3h gen bölgesi %49,7 oranında benzerlik göstermektedir. Braconidae familyasına ait olan *Microplitis demolitor* türü ile *C. pygmeus* türü arasındaki Or3h benzerlik oranı beklendiği şekilde düşük olup %37,1'dir. Ancak *C. cinctus* ile %61,6 oranındaki benzerlik ilginçtir. Vespidae familyasına ait *Polistes dominula* türü ile de *C. pygmeus* Or3h gen bölgesi benzerlik oranı %40,8'dir (Tablo 3.9).

*C. pygmeus* ile *C. cinctus* türünün Or31 gen bölgesi %70,9 oranında benzerlik göstermektedir. Braconidae familyası üyesi olan *Meteorus pulchricornis* ve Formicidae familya üyesi olan *Camponotus floridanus* türleri ile de *C. pygmeus* Or31 gen bölgesi benzerlik oranı %45,5'dir (Tablo 3.10).

*C. pygmeus* ile *C. cinctus* türünün Or4a gen bölgesi %70 oranında benzerlik göstermektedir. Encyrtidae familya üyesi olan *Copidosoma floridanum* türü ile *C. pygmeus* Or4a gen bölgesi benzerlik oranı %36,1'dir. Vespidae familya üyesi olan *Polistes dominula* ile de arasındaki Or4a gen bölgesi benzerlik oranı %32,8'dir. Ponerinae (Formicidae) altfamilyasına ait olan *Acromyrmex echinatior* türü ile de Or4a gen bölgesi benzerlik oranı %31,1'dir. Yine Formicidae familyasına ait *Dinoponera quadriceps*, *Solenopsis invicta* ve *Atta cephalotes* türleri ile *C. pygmeus* Or4a gen bölgesi arasındaki benzerlik oranı ise %25'in üzerindedir (Tablo 3.10).

*C. pygmeus* türünün Or4b gen bölgesi ile *C. cinctus* türünün Or4b gen bölgesi %76,4 oranında benzerlik göstermektedir. Formicidae familyası üyesi olan *Monomorium pharaonis* türü ile de *C. pygmeus* Or4b gen bölgesi arasındaki benzerlik oranı %32'dir (Tablo 3.11).

Yukarıda tartışılan koku reseptör genleri genel olarak yakın akraba türler arasında daha fazla benzerliğe sahipken, uzak akraba türler arasında farklılaşma eğilimi göstermektedir. Bu genel olarak beklenen bir durumdur. Zaman içerisinde meydana gelebilecek mutasyonların birikmesi ve diğer evrimsel süreçlerin işlemesi sonucu uzak akraba türler arasında daha fazla farklılaşma gözlenir.

Aynı cinse ait *C. cinctus* ve *C. pygmeus* türlerinin Or2j gen bölgesi %36,3, Or1a gen bölgesi %45,6, Or3h gen bölgesi %49,7, Or3f gen bölgesi %64,6, Or4a gen bölgesi %70, Or3l gen bölgesi %70,9, Or2b gen bölgesi %75,4, Or2d gen bölgesi % 75,8, Or3a gen bölgesi %75,8, ve Or4b gen bölgesi %76,4 oranında benzerlik göstermektedir. Bu iki tür arasındaki bazı gen bölgelerinin benzerlik oranı düşük, bazlarının ise oldukça yüksektir. OR dizileri hem türler arasında hem de tür içinde küçük dizi homolojisi ile oldukça farklılık gösterebilmektedir. Bu durum ilgili koku reseptör geninin işlevi ve maruz kaldığı seçim baskıları ile açıklanabilir.

Buğday bitkileri tarafından yayılan bazı yaprak uçucuları, dişi Ekin Sap Arıları için yumurtlama ipuçları olarak tanımlanmıştır (Piesik vd., 2008). OR'ler, genellikle yaşam alanlarını bulmak için kullanılan konak bitki kokularını tespit edebilir. *C. cinctus* türünün dişi bireylerinin antenlerinde 5-15 kat daha yüksek ifade edilen Or1a, Or1d, Or2e, Or3d ve Or4b genleri yumurtlama için özel olarak konak tanıma için kullanılan bitki kokularını tespit etmektedir (Gress, 2014).

Bal arısı *A. mellifera*'da *D. melanogaster*'den daha fazla OR geninin bulunması, eusosyal arıların hem sosyal feromonlar hem de çiçek kokularını algılamak için daha fazla koku reseptör geni bulundurdukları şeklinde yorumlanmaktadır (Robertson ve Wanner, 2006). Bir böceğin yaşam tarihi ve kimyasal ortamla ilişkileri OR'lerin sayısını açıklamak için kullanılmıştır. Ancak, *Nasonia* gibi parazitoid arılar ve balarısı gibi eusosyal böceklerde OR'ların, birkaç soyhattına özgü gen açılımları olduğu sonucuna varılmıştır (Robertson vd., 2010). Bu bir böceğin genomunda kodlanmış OR sayısının kimyasal ekolojisi ile ilişkisi olmayabileceğini düşündürmektedir.

*C. cinctus* türünde yapılan filogenetik analizde anten transkriptomundan tespit edilen 28 koku reseptör geninin oldukça çeşitli olduğu tespit edilmiştir. Bunlar daha modern Apocrita alttakımı türleri olan *A. mellifera* ve *N. vitripennis* ile homoloji sergilemektedir. Bu örtüyü Ekin Sap Arılarında da mevcut olan koku reseptör genlerinin daha gelişmiş Hymenoptera soyhatlarında korunduğunu ve giderek çeşitlendiklerini ortaya koymaktadır (Gress, 2014).

Parafiletik bir soyhattı olan Symphyta alttakımı üyeleri daha ilkel fitofaglar türleri kapsamaktadır (Grimaldi ve Engel, 2005). Apocrita alttakımının özelleşmiş eusosyal yaban arısı ve balarısı türleri ise daha çeşitlenmiş OR genlerine sahiptir (Gress, 2014).

Komşu- bağlama (NJ) ve Maksimum olasılık (ML) analizi sonucunda elde edilen her iki ağacın topolojisine bakıldığı zaman Or1b ve Or1c genlerinin diğer gen dizilerine göre daha atasal bir pozisyonda kaldıkları söylenebilir. Ancak Or4a ve Or4b genleri ML ağacında atasal bir pozisyon işgal ederken, NJ ağaçlarında bir anakladın (Grup 6) atasal dizisi şeklinde konumlanmıştır (Şekil 3.1).

*C. pygmeus* ve *C. cinctus* OR gen dizi bölgelerinin birlikte analizi ile elde edilen ağaçlarda, bu genlerin kökeni ve evrimin ortaya koyan anlamlı bir örüntüye rastlanmamıştır (Şekil 3.2 ve 3.4). Bu önbulgunun doğruluğu tartışmalı olup, daha büyük veri setileri ve daha kapsamlı analizlerle sınanmasına ihtiyaç vardır.

Sonuç olarak, bir gen ailesi olan OR genlerinden bir kısmının atasal diğerlerinin ise ardışık duplikasyonlarla açığa çıktığını ve zaman içerisinde benzer işlevler görmek üzere evrimleşiklerini varsaymak mantıklıdır. Bu durumda karakterin (burada gen dizileri) evrimini bir filogenetik ağaç ile yapılandırmak ve yorumlamak olanaklı hale gelmektedir. NJ algoritması dizi benzerliği (veya farklılığı) oranını dikkate alarak ağaç inşa ettiğinden karakterin evrimi konusunda doğrudan bilgi vermeye elverişli değildir. ML algoritması karakter polaritesini (atasal-gelişmiş) dikkate aldığı için karakterin evrimi konusunda daha fazla bilgi içerir. ML ağaçları incelendiğinde dört ana soyhattının varlığından söz edebiliriz (Şekil 3.2). Bu aynı zamanda kaç kez duplikasyon meydana geldiğine ilişkin de bir fikir verir. Diğer yandan OR genleri için kullanılan terminolojinin (numaralandırmanın) evrimsel bir anlamı bulunduğuuna ilişkin bir bilgiye rastlanmamıştır. Dolayısıyla aynı numaraya sahip genlerin aynı klada ait olarak çıkışmasını beklememek gereklidir. OR genlerinin evrimsel tarihini, filogenisini ve sorumlu evrimsel süreçleri daha iyi anlayabilmek için daha fazla türden dizi bilgisi ve detaylı analizlere ihtiyaç olduğu düşünülmektedir.

## KAYNAKLAR

- Ainslie, C.N.** (1920). The western grass-stem sawfly. USDA. Bull. No. 841.
- Albert, T., Sherman, J., Hofland, M., Lanning, S., Blake, N., Grabbe, R., Lamb, P., Martin, J., Weaver, D.** (2014). Resistance to *Cephus cinctus* Norton, the wheat stem sawfly, in a recombinant inbred line population of wheat derived from two resistance sources. *Plant Breeding*, 133, 427-432.
- Alkan, B.** (1948). Cereal pests in Central Anatolia. Ankara Univ. Publication, 132p, Ankara.
- Altinayar, G.** (1975). Studies on distribution, bio-ecology, crop losses and control methods of wheat stem sawfly [*Cephus pygmeus* (L) and *Trachelus tabidus* (F), Hym: Cephidae] in grain crops in Konya province, Turkey. Research publications: No: 30. Plant Protection Res. Inst., Ankara.
- Anderson, A. R., Wanner, K. W., Trowell, S. C., Warr, C. G., Jaquin-Joly, E., Zagatti, P., Robertson, H., Newcomb, R. D.** (2009) Molecular basis of female-specific odorant responses in *Bombyx mori*. *Insect Biochem Mol Biol* 39: 189–197.
- Angeli, S., Ceron, F., Scaloni, A., Monti, M., Monteforti, G., Minnoci, A., Petacchi, R., Pelosi, P.** (1999). Purification, structural characterization, cloning and immunocytochemical localization of chemoreception proteins from *Schistocerca gregaria*. *Eur. J. Biochem* 262: 745–754.
- Anonymous**, (1995). Plant Protection Technical Guide, General Directorate of Plant Protection, the Min. of Agriculture and Rural Affairs.1, 47–48.
- Başbüyük, H. H., Quickle, L. J. D.** (1999). Gross morphology of multiporous plate pensilla in the Hymenoptera (Insecta). *Zoologica Scripta*, 28, 1-2.
- Ben-Aria, N., Lancet, D., Taylor, C., Khen, M., Walker, N., Ledbetter, D. H., Carrozzo, R., Patel, K., Sheer, D., Lehrach, H.** (1994). Olfactory receptor gene cluster on human chromosome 17: possible duplication of an ancestral receptor repertoire. *Hum. Mol. Genet.* 3,229–235.
- Benson, R.B.** (1946). Classification of the Cephidae (Hymenoptera Symphyta). *Transactions of the Royal Entomological Society of London*, 96, 89–108.
- Benson, R.B.** (1950). An introduction to the natural history of British sawflies. *Transactions of Society for British Entomology*. 10, 45-138.
- Benson, R.B.** (1951). Hymenoptera, Symphyta. Section (a). Handbooks for the Identification of British Insects, 6, 2 (a), 1-49.
- Benson, R.B.** (1968). Hymenoptera from Turkey Symphyta. *Bulletien of the British Museum (Natura History) Entomology*, London.
- Benton, R., Vannice, K.S., Gomez, D. C., Vosshall, L.B.** (2009). Variant ionotropic glutamate receptors as chemosensory receptors in *Drosophila* cell, 136(1), 149–162.
- Beres, B.L., Dosdall, L.M., Weaver, D.K., Cárcamo, H.A., Spaner, D.M.** (2011). Biology and integrated management of wheat stem sawfly and the need for continuing research. *Can Entomol* 143, 105–125.

- Berzonsky, W.A., Ding, H., Haley, S.D., Harris, M.O., Lamb, R.J., McKenzie, R.I.H., Ohm, H.W., Patterson, F.L., Peairs, F.B., Porter, D.R., Ratcliffe, R.H., Shanower, T.G.** (2003). Breeding wheat for resistance to insects. *Plant Breed. Rev.* 22, 222-296.
- Bette S., Breer H., Krieger J.** (2002) Probing a pheromone binding protein of the silkworm *Antheraea polyphemus* by endogenous tryptophan fluorescence. *Insect Biochem. Molec.* 32, 241-246.
- Buermans, H. P., Dunn, J.T.** (2014). Next generation sequencing technology: advances and applications. *Biochim. Biophys. Acta* 1842, 1932-1941.
- Buck, L., Axel, R.** (1991). A novel multigene family may encode odorant receptors: a molecular basis for odor recognition. *Cell* 65, 175–187.
- Budak, M., Korkmaz, E.M., Başbüyük, H.H.** (2011). A molecular phylogeny of the Cephinae (Hymenoptera, Cephidae) based on mtDNA COI gene: a test of traditional classification. *Zookeys*, 130, 363–378.
- Bruce, T. J. A., Wadhams, L. J., Woodcock, C. M.** (2005). Insect host location: a volatile situation. *Trends Plant Sci* 10: 269–274.
- Bruce, T. J. A., Pickett, J. A.** (2011). Perception of plant volatile blends by herbivorous insects - finding the right mix. *Phytochemistry* 72: 1605–1611.
- Breer, H.** (1997). Molecular mechanisms of pheromone reception in insect antennae. In Insect Pheromone Research New Directions, pp. 115–130.
- Clyne, P. J., Warr, C. G., Freeman, M. R., Lessing, D., Kim, J., Carlson, J. R.** (1999). A novel family of divergent seven-transmembrane proteins: candidate odorant receptors in *Drosophila*. *Neuron* 22, 327–338.
- Craig, T.P., Itami, J.K.** (2008). Specialization, speciation, and radiation: the evolutionary biology of herbivorous insects. Tilmon, K. (Ed.) Evolution of preference and performance relationships, *University of California Press*, 360p, ABD.
- Criddle, N.** (1922). The western wheat-stem sawfly and its Control. *Dominion of Canada Department of Agriculture Pamphlet* 6- New Series 3-8.
- Croset, V., Ritz, R., Cummins, S. F., Budd, A., Brawand, D., Kaessmann, H., Gibson, T. J., Benton, R.** (2010). Ancient protostome origin of chemosensory ionotropic glutamate receptors and the evolution of insect taste and olfaction. *PLoS Genet* 6: e1001064.
- Çalmaşur, Ö.** (2007). Erzurum ilinde kiraz sülügü Caliroa cerasi (Linnaeus, 1758) (Hymenoptera: Tenthredinidae)'nin biyolojisi ve zararı. *Atatürk Üniversitesi Ziraat Fakültesi Dergisi*, 38 (1), 59-63.
- Dobritsa, A. A., van der Goes van Naters, W., Warr, C.G., Steinbrecht, R.A., Carlson, J.R.** (2003). Integrating the molecular and cellular basis of odor coding in the *Drosophila* antenna. *Neuron* 37(5), 827-841.
- Demirözer, O., Karaca, İ.** (2011). Population fluctuations of some important pests and natural enemies found in Oil-bearing rose (*Rosa damascena* Miller) production areas in Isparta province (Turkey). *Türkiye Entomoloji Dergisi*, 35(4), 539-558.

- Elmore, T., Smith, D.P.** (2001). Putative *Drosophila* odor receptor OR43b localizes to dendrites of olfactory neurons. *Insect Biochem. Mol. Biol.* 31(8): 791--798.
- Engsontia, P., Sanderson, A.P., Cobb, M., Walden, K.K.O., Robertson, H., Brown, S.** (2008). The red flour beetle's large nose: an expanded odorant receptor gene family in *Tribolium castaneum*. *Insect Biochem Mol Biol* 38: 387–397.
- Fadool, D. A., Ache, B.W.** (1992) Plasma membrane inositol 1,4,5-trisphosphate-activated channels mediate signal transduction in lobster olfactory receptor neurons. *Neuron* 9:907-9 18.
- Farris, J. S.** (1973). A probability model for inferring evolutionary trees. *Systematic Zoology* 22, 250-256.
- Farstad, C., Platt, A. W., McGinnis, A. J.** (1949). Influence of wheat varieties on the sex ratio of the wheat stem sawfly, *Cephus cinctus* Nort. (Hymenoptera: Cephidae). *80th Annual Report of the Entomological Society of Ontario*.
- Felsenstein, J.** (1973). Maximum Likelihood and Minimum-Steps Methods for Estimating Evolutionary Trees from Data on Discrete Characters. *Systematic Zoology*, 22(3), 240.
- Fox, A. N., Pitts, R. J., Zwiebel, L. J.** (2002). A cluster of candidate odorant receptors from the malaria vector mosquito, *Anopheles gambiae*. *Chemical senses*, 27(5), 453–459.
- Gauld, I.D., Bolton, B.** (1988). The Hymenoptera. *British Museum (Natural History)*. Oxford University Pres, New York.
- Ghadiri, V.** (1994). Studies on the biological features of cereal sawflies (*Cephus pygmeus* L.) in Karadj district. *Journal of the Entomological Society of Iran*, 14, 27-33.
- Grimaldi, D., Engle, M.S.** (2005). Evolution of the insects, Cambridge University Press. 755 p.
- Goldman-Huertas, B., Mitchell, R.F., Lapoint R.T., Faucher, C.P., Hildebrand J.D.** (2015). Evolution of herbivory in Drosophilidae linked to loss of behaviors, antennal responses, odorant receptors, and ancestral diet. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 112 (10), 3026-3031.
- Gol'berg, A. M.** (1986). Biology of Stem Sawflies *Trachelus tabidus* and *Cephus pygmeus* in the Negev of Southern Israel. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 40, 117-121.
- Gould, F.** (2010). Sexual isolation of male moths explained by a single pheromone response QTL containing four receptor genes. *Proc Natl Acad Sci U S A.* 107(19), 8660–8665.
- Gullan, P.J., Cranston, P.S.** (2010). Insect systematics: phylogeny and classification. *The Insects: An Outline of Entomology fourth edition*, Wiley-Blackwell, Oxford, 189–222.
- Halle, E.A., Ho, M.G. and Carlson, J.R.** (2004). The molecular basis of odor coding in the *Drosophila* antenna. *Cell* 117, 965–979.

- Hansson, B. S., Stensmyr, M. C.** (2011). Evolution of insect olfaction. *Neuron* 72, 698–711. doi: 10.1016/j.neuron.2011.11.003.
- Hill, E. S., Iwano, M., Gatellier, L., Kanzaki, R.** (2002). Morphology and physiology of the serotonin-immunoreactive putative antennal lobe feedback neuron in the male silk moth *Bombyx mori*. *Chem. Senses* 27, 475–483.
- Innan, H., Kondrashov, F.** (2010). The evolution of gene duplications: classifying and distinguishing between models. *Nat Rev Genet.* 11(2), 97–108.
- Jacquin-Joly E., Merlin C.** (2004) Insect olfactory receptors: Contributions of molecular biology to chemical ecology. *J. Chem. Ecol.* 30, 2359–2397.
- Karaca, V., Gözüaçık, C., Şimşek, Z.** (2012). Güneydoğu Anadolu Bölgesi’nde hububatın entomolojik sorunları ve çözüm önerileri. *Türk Bilimsel Derlemeler Dergisi* 5(2), 154–159.
- Kaissling, K.E.** (2004) Physiology of the pheromone reception in insects (an example of moths). *Anie-Avnp*, 62, 73–91.
- Keil T. A.** (1999). Morphology and development of the peripheral olfactory organs. In: *Insect Olfaction*, edited by Hansson BS, editor. Berlin: Springer. 6–47.
- Kılıç, H.** (2007). Güneydoğu Anadolu Bölgesi tahlil değerlendirme raporu 2006–2007. Güneydoğu Anadolu Tarımsal Araştırma Enstitüsü, Diyarbakır.
- Kirkness, E.F., Haas, B.J., Sun, W., Braig, H.R., Perotti, M.A., Clark, J.M.** (2010). Genome sequences of the human body louse and its primary endosymbiont provide insights into the permanent parasitic lifestyle. *Proc Natl Acad Sci USA* 107, 12168–12173.
- Korkmaz, E.M., Örgen, S.H., Gencer, L., Ülgentürk, S., Başbüyük, H.H.** (2010). Determination of some wheat pests and their parasitoids in wheat fields of Central Anatolia Region. *Türk. Entomol. Derg.* 34, 361–377.
- Krieger, J., Breer, H.** (2003) Transduction mechanisms of olfactory sensory neurons. *Insect Pheromone Biochemistry and Molecular Biology* (Derleyen: Blomquist G. J., Vogt R. G.), s.593-607, Elsevier Academic Press, London.
- Lamb, R.J., Wise, I.L., Smith, M.A.H., McKenzie, R.I.H., Thomas, J., Olfert, O.** (2002). Oviposition deterrence against *Sitodiplosis mosellana* (Diptera: Cecidomyiidae) in spring wheat (Gramineae). *Canadian Entomologist* 134, 85–96.
- Leal, W.S.** (2012). Odorant reception in insects: roles of receptors, binding proteins, and degrading enzymes. *Annu Rev Entomol.* 58, 373–391.
- Leary, G.P.** (2012). Single mutation to a sex pheromone receptor provides adaptive specificity between closely related moth species. *Proc Natl Acad Sci USA.* 109(35), 14081–14086.
- McBride, C.S.** (2007). Rapid evolution of smell and taste receptor genes during host specialization in *Drosophila sechellia*. *Proc Natl Acad Sci USA.* 2007 Mar 20;104(12), 4996–5001.
- McBride, C.S., Arguello, J.R.** (2007). Five *Drosophila* genomes reveal nonneutral evolution and the signature of host specialization in the chemoreceptor superfamily. *Genetics.* Nov;177(3), 1395–416.

- Miller, R.H., Pike, K.S.**, (2002). Insect in wheat-based systems in bread wheat improvement and production. In: Curtis, B. C., Rajaram, S., Gomez Macpherson, H. (Eds.), FAO Plant Production and Protection Series No. 30, Rome.
- Muche, H.** (1981). Die Cephidae der Erde (Hymenoptera: Cephidae). *Deutsche Entomologische Zeitschrift*, 28, 234–295, Berlin.
- Munro, J. A.** (1945). The Wheat Stem Sawfly and Harvest Loss. *North Dakota Agricultural Experimental Station*. Bimonthly Bulletin. 7, 12-16.
- Mutlu, Ç., Karaca, V., Tonga, A., Erol, Ş., Duman, M., Blank, S.** (2016). The studies of wheat stem sawflies (Hymenoptera: Cephidae) in Southeast Anatolia Region, Turkey. *International Conference on Natural Science and Engineering (ICNASE'16)* March 19-20, 2016, Kilis.
- Nakagawa, T., Sakurai, T., Nishioka, T., Touhara, K.** (2005). Insect sex-pheromone signals mediated by specific combinations of olfactory receptors. *Science* 307: 1638–1642.
- Nansen, C., Macedo, T. B., Weaver, D. K., Peterson, R. K. D.** (2005a). Spatiotemporal distributions of wheat stem sawfly eggs and larvae in dryland wheat fields. *Can Entomol.* 137, 428-440.
- Nansen, C., Weaver, D. K., Sing, S. E., Runyon, J. B., Morrill, W. L., Grieshop, M. J., Shannon, C. L., and Johnson, M. L.** (2005b). Within-field spatial distribution of *Cephus cinctus* ((Hymenoptera: Cephidae) larvae in Montana wheat fields. *Can Entomol.* 137, 202-214.
- Nef, S., Allaman, I., Fiumelli, H., De Castro, E., Nef, P.** (1996). Olfaction in birds: differential embryonic expression of nine putative odorant receptor genes in the avian olfactory system. *Mech. Dev.* 55, 65–77.
- Nei, M., Niimura, Y., Nozawa, M.** (2008). The evolution of animal chemosensory receptor gene repertoires: roles of chance and necessity. *Nat Rev Genet.* 9(12), 951–963.
- Nei, M., Rooney, A.P.** (2005). Concerted and birth-and-death evolution of multigene families. *Annu Rev Genet.* 39, 121–152.
- Ngai, J., Dowling, M. M., Buck, L., Axel, R., Chess, A.** (1993). The family of genes encoding odorant receptors in the channel catfish. *Cell* 72, 657–666.
- Nyman, T.** (2010). How common is ecological speciation in plant-feeding insects? A 'Higher' Nematinae perspective. *BMC Evolutionary Biology*, 266(10), 1-13.
- Özberk, İ., Ath, A., Pfeiffer, W., Özberk, F., Coşkun, Y.** (2005). The effect of sunn pest (*E. integriceps*) damage on durum wheat: impact in the market place. *Crop Prot.* 24 (3), 267–2
- Pellegrino, M., Steinbach, N., Stensmyr, M.C., Hansson, B.S., Vosshall, L.B.** (2011). A natural polymorphism alters odour and DEET sensitivity in an insect odorant receptor. *Nature* 478(7370), 511–514.74.
- Pelosi, P., Zhou, J.J., Ban, L.P., Calvello, M.** (2006) Soluble proteins in insect chemical communication. *Cell Mol Life Sci* 63: 1658-1676.

- Perez, J., Weaver, D. K., and Morrill, W. L.** (2006). Infestation of wheat and downy brome grass by wheat stem sawfly and subsequent larval performance. *Environ Entomol.* 35, 1279-1285.
- Plettner, E., Lazar J., Prestwich E. G., Prestwich, G.D.** (2000). Discrimination of pheromone enantiomers by two pheromone binding proteins from the gypsy moth *Lymnatria dispar*. *Biochem.* 39, 8953-8962.
- Pichersky, E. y J. Gershenson.** (2002). The formation and function of plant volatiles: perfumes for pollinator attraction and defense. *Current Opinion in Plant Biology* 5:237-243.
- Pichersky, E., Noel, J.P., Dudareva, N.** (2006). Biosynthesis of plant volatiles: Nature's diversity and ingenuity. *Science* 311: 808-811.
- Price, P.W.** (2005). Adaptive radiation into ecological niches with eruptive dynamics: a comparison of tenthredinid and diprionid sawflies. *Journal of Animal Ecology*, 74(3), 397-408.
- Raguso, R., A.** (2008). Wake up and smell the roses: The ecology and Evolution of floral scent. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 39, 549-69.
- Reddy, G. V. P., Guerrero, A.** (2004). Interactions of insect pheromones and plant semiochemicals. *Trends Plant Sci.* 9: 253-261.
- Reinecke, A., Ruther, J., Tolasch, T., Francke, W., Hilker, M.** (2002). Alcoholism in cockchafers: orientation of male *Melolontha melolontah* towards green leaf alcohols. *Naturwissenschaften* 89: 265-269.
- Robertson, H. M., Obertson, H. M., Warr, C. G., Carlson, J. R.** (2003). Molecular evolution of the insect chemoreceptor gene superfamily in *Drosophila melanogaster*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 100, 14537-14542.
- Robertson, H.M., Wanner, K.W.** (2006). The chemoreceptor superfamily in the honey bee, *Apis mellifera*: expansion of the odorant, but not gustatory, receptor family. *Genome Res.* 16(11), 1395-1403.
- Robertson, H.M., Gadau, J., Wanner, K.W.** (2010). The insect chemoreceptor superfamily of the parasitoid jewel wasp *Nasonia vitripennis*. *Insect Mol Biol.* 19(Suppl 1), 121-136.
- Rashwani, A.** (1984). Introduction to the major insect pests of wheat and barley in the Middle East and North Africa. Technical Manual No. 9., International Center for Agricultural Research in the Dry Area (ICARDA), 98.
- Rasnitsyn, A.P.** (1969). Origin and evolution of the lower Hymenoptera. Transactions of the Paleontological Institute of the Academy of Sciences of the USSR1, Moscow: Nauka Press, 23, 1-195.
- Ries, D. T.** (1937). A revision o f the ne arctic cephidae (Hymenoptera). From the Transactions of The American Entomological Society, LXIII, 259-324.
- Runyon, J. B., Morrill, W. L., Weaver, D. K., Miller, P. R.** (2002). Parasitism of the wheat stem sawfly (Hymenoptera: Cephidae) by Bracon cephi and B. lissogaster (Hymenoptera: Braconidae) in wheat fields bordering tilled and untilled fallow in Montana. *J Econ Entomol.* 95, 1130-1134.

- Rützler, M., Zwiebel, L.J.** (2005). Molecular biology of insect olfaction: recent progress and conceptual models. *J Comp Physiol A Neuroethol Sens Neural Behav Physiol*. 2005 Sep;191(9), 777-90.
- Rytz, R., Croset, V., Benton, R.** (2013). Ionotropic Receptors (IRs): Chemosensory ionotropic glutamate receptors in *Drosophila* and beyond. *Insect Biochem Mol Biol*, 43, 888–897.
- Sanchez-Gracia, A., Vieira, F. G. and Rozas, J.** (2009). Molecular evolution of the major chemosensory gene families in insects. *Heredity* 103, 208–216.
- Saitou, N., Nei, M. (1987).** The neighbor-joining method: A new method for reconstructing phylogenetic trees. *Mol. Biol. Evol.* 4, 406-425.
- Sato, K., Pellegrino, M., Nakagawa, T., Nakagawa, T., Vosshall, L. B., Touhara, K.** (2008) Insect olfactory receptors are heteromeric ligand-gated ion channels. *Nature* 452: 1002–1006.
- Schneider, I.** (1964.) Differentiation of larval *Drosophila* eye-antennal discs in vitro. *J. exp. Zool.* 156, 91-104.
- Schiestl, F. P.** (2010). The evolution of floral scent and insect chemical communication. *Ecology Letters*, 13(5), 643-656.
- Schröder, R., Hilker, M.** (2008). The relevance of background odor in resource location by insects: a behavioral approach. *BioScience* 58: 308-316.
- Seamans, H. L., Manson, G. F., Farstad, C. W.** (1944). The effect of the wheat stem sawfly (*Cephus cinctus* Nort.) on the heads and grains of infested stems. *Ontario Entomol Soc Annu Rpt.* 75, 10-15.
- Sevindik, E.** (2014). Türkiye’ de yetişen *Inula* L. (Asteraceae) türlerinin moleküler sistematik analizi ve ekolojisi, Doktora Tezi, Balıkesir Üniversitesi Fen Bilimleri Enstitüsü, Balıkesir, 53.
- Sing, S. E.** (2002). Spatial and biotic Interactions of the wheat stem sawfly with wild oat and Montana dryland spring wheat. Ph.D. dissertation, Montana State University, Bozeman, Montana.
- Shanower, G. T., Hoelmer, K. A.** (2004). Biological Control of Wheat Stem Sawflies: Past and Future. *Journal of agricultural and urban entomology*, 21, 197-221.
- Smart, R., Kiely, A., Beale, M., Vargas, E., Carraher, C., Králíček, A. V.** (2008). *Drosophila* odorant receptors are novel seven transmembrane domain proteins that can signal independently of heterotrimeric G proteins. *Insect Biochem Mol Biol*. 38, 770–780.
- Smith, C. D., Zimin, A., Holt, C., Abouheif, E., Benton, R., Cash, E.** (2011). Draft genome of the globally widespread and invasive Argentine ant (*Linepithema humile*). *Proc Natl Acad Sci USA* 108, 5673–5678.
- Smith, C. R., Smith, C. D., Robertson, H. M., Helmkampf, M., Zimin, A., Yandell, M.** (2011b). Draft genome of the red harvester ant *Pogonomyrmex barbatus*. *Proc Natl Acad Sci USA* 108, 5667–5672.

- Smith, D. R., Shinohara, A.** (2002). A new genus and new species of Cephidae (Hymenoptera) from Sulawesi Utara, Indonesia. *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 104, 624-628.
- Smith, D.R.** (2006). List of the Sawflies (Hymenoptera: Symphyta) of Virginia. *Virginia Natural History Society*, 28p, Banisteria.
- Smith, D.R., Schmidt, S.** (2009). A new subfamily, genus, and species of Cephidae (Hymenoptera) from Australia. *Zootaxa*. 2034, 56-60.
- Stange, L.A.** (1997). The stem sawflies of Florida (Hymenoptera: Cephidae). Entomology Circular No. 382, Florida Department of Agriculture & Consumer Services Division of Plant Industry.
- Steinbrecht, R. A., Ozaki, M., Ziegelberger, G.** (1992) Immunocytochemical localization of pheromone-binding protein in moth antennae. *Cell Tissue Res.* 270, 287–302.
- Taeger, A., Blank, M.S., Liston, A.D.** (2010). World Catalog of Symphyta (Hymenoptera). *Zootaxa*, 2580, 1-1064.
- Taeger, A., Blank, S.M.** (2011). ECatSym – Electronic World Catalog of Symphyta (Insecta, Hymenoptera). Program version 3.10, data version 38 (07.12.2011). (<http://sdei.de/ecatsym/>). Erişim Tarihi: 14.09.2017.
- Tayakısı, İ.** (1971). Buğdayda zararlı olan ekin saparısı (*Cephus spp.*)'nın Antalya ve Maraş illerinde kıymetlendirme sürveyi, Adana Bölge Zirai Araştırma Enstitüsü, Adana.
- Tegoni, M., Campanacci, V., Cambillau, C.** (2004). Structural aspects of sexual attraction and chemical communication in insects. *Trends Biochem Sci.* 29: 257–264.
- Troemel, E. R., Chou, J. H., Dwyer, N. D., Colbert, H. A., Bargmann, C. I.** (1995). Divergent seven transmembrane receptors are candidate chemosensory receptors in *C. elegans*. *Cell* 83, 207–218.
- Tülek, A., Koçak, E., Akın, K., Kahraman, T.** (2011). Ekin Sap Arısı (*Cephus pygmeus* L. (Hymenoptera: Cephidae))'nın bazı ekmeklik buğday çeşitlerinde kalite ve verim komponentleri üzerine etkisi. Türkiye IV. Bitki Koruma Kongresi Bildirileri (28-30 Haziran 2011, Kahramanmaraş).
- Viitasaari, M.** (2002). A review of the extant families of the Hymenoptera. Sawflies (Hymenoptera, Symphyta). A review of the suborder, the Western Palearctic taxa of Xyeloidae and Pamphilioidae. Viitasaari, M. (Ed.), Tremex Press, 175-195, Helsinki.
- Visser, J. H.** (1986). Host odor perception in phytophagous insects. *Ann. Rev. Entomol.* 31: 121-144.
- Vogt, R. G., Riddiford, L. M.** (1981). Pheromone binding and inactivation by moth antennae. *Nature* 293: 161–163.
- Vogt, R.G.** (2003). Biochemical diversity of odor detection: OBPs, ODEs and SNMPs. In Insect Pheromone Biochemistry and Molecular Biology G. J. Blomquist, R. G. Vogt (eds) pp 391-446. Elsevier Academic Press.

- Vosshall, L.B., Hansson, B.S.** (2011). A unified nomenclature system for the insect olfactory coreceptor. *Chem Senses* 36: 497–498.
- Vosshall L.B., Amrein H., Morozov P.S., Rzhetsky A., Axel, R.** (1999). A spatial map of olfactory receptor expression in the *Drosophila* antenna. *Cell* 96: 725–736.
- Vosshall, L. B., Wong, A. M., Axel, R.** (2000). An olfactory sensory map in the fly brain. *Cell* 102, 147-160.
- Vosshall, L.B., Stocker, R. F.** (2007). Molecular architecture of smell and taste in *Drosophila*. *Annu Rev Neurosci*, 30, 505–533.
- Wang, E. T., Sandberg, R., Luo, S., Khrebtukova, I., Zhang, L., Mayr, C., Kingsmore, S. F., Schroth, G. P., Burge, C. B.** (2008) Alternative isoform regulation in human tissue transcriptomes. *Nature* 456, 470–476.
- Weiss, M. J., Morrill, L. W., Reitz, L. L.** (1992). Wheat stem sawfly (Hymenoptera: Cephidae) *Revisited*. *Am Entomol*, 38(4), 241-245.
- Wurm, Y., Wang, J., Riba-Grognuz, O., Corona, M., Nygaard, S., Hunt, B. G.,** (2011). The genome of the fire ant *Solenopsis invicta*. *Proc Natl Acad Sci USA* 108: 5679–5684.
- Zhelochovtsev, A.N.** (1988). Symphyta, 377-387. In Medvedjev, G.S., ed. Oprrendeliatel Nasekomykh Evropeiskoi Chasti SSSR. III. Perepondhatokrylye 6. Opredeliteli po faune SSSR 158. Nauka Leningrad. (1994, English translation, 27, Order Hymenoptera, Suborder Symphyta (Chalastogastra). In Medvedjev, G.S., ed. Keys to the Insects of the European Part of the USSR. Amerind Publishing Co., Pvt. Ltd., New Delhi. 432.
- Zufall, F., Shepherd, G.M., Firestein, S.** (1991). Inhibition of the olfactory cyclic nucleotide gated ion channel by intracellular calcium. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 246:225–230

## EKLER

### EK-1 *Cephus pygmeus* Koku Reseptör Gen Dizileri

Gen Bölgesi	Gen Dizisi
Or1a	CATTACCTTGGGTACCGTGCACGGTATACCAGGATAG AGTCGTTGGTTGGTCCATGAATCATCCGAGTCCA AAA ATA CTCGATAAAAACAATATCGGTGCGTCCGACGGCTGCTTCC ATCGATGAATCCGTTGTCGTTAACAAACGCGAGCACCG CTCACAGTCAGATTGAGGAACCTTCGGATTCTGTGGC TCTGCAAAGACAGTTATCGTGTGAGAAAATTGTACAG TTCATGGCGTATACCTTATTCAAGCTTCTCCGTGCCATT CCTTCTGAGACTTCGGCCGTATAATTATAGCCTATCTT CCTTGATTATTTCATCGAATAAAAGTCGAGCAATTAG TTCAGTTGAGGTTAATTGCACGGGAAGAAGACAAAGGA ATAAAAGAGAAGTTGGCTCTGCATATTAACATATCCCAGA CTGTGATTATCGTTCTGGTTCTTATGCATAGACAGAAAT GATTAATAAAAGAAAAAAAAGGTTAAGTCATA CAGAGCAGAGAATTCATGTGCAATTAACTGCGGGTAGT CGGGAAAATAAGATTCCACATGGATTTGTCTCAAATT CAACGGTTGGTTTTGTCTGTGGAAATTTCACCGTTG ACAGGCGATGCTACGACATTTCAGCTAAAAACTTAC TCGGCTTCACCTGGATCTTATTCACTATTTCAGCTAAAAACTTAC CGACTTTGGAATTTCGTTACCAACCCAACGCATTTTC AAGACACTACGGTCAACCAGGCTGTAGTCATGACTCTT ATTTCGGTTCTTATATGAACCTACGACGGGGTTGATT TATCGATTGATTGCCAAGATGAACAGCGTTAATCAAT GTCGAAACCTAAAGGAATGTGTGGAGAAGACTGTGAA ACCTTGAGAAACCCCTGAAGCTCTACACGATATTGC TACTGTGACAGTAGTTGTTGCGGTTACCAATT CAAAGTGTGAAGGATCAATTCTACAACGACTTCGTAT ACCTGCTTATATACCTGGACCTTATTGACTGGATTATT TATTGCTGGTATTGTTGAAACAGTGGGTGGATTCTA TACAATTGAAAAAAAGCTATTATTACTGATACACGT CATTACCTTCTTACTGCTCAGTACAAGTATTAAAGCTT GGAACTAATATAATGGGAAAGAACGAAAGTATAAGTT CGAATCGTTGGACAAGAGAGAAAAATCGAAAAGACT GTACAGATATTAAAAAGTGGATTGACATCGAGTTGT AATGGAGTAATATGCTTTCGCTCAAAATTATTAGAC TCGGCATTGACGTTAACCCAAAGACTGTGATCTTAT ATCCAAGCTCAAAATTTCAAAATTAGAGTACAGCCAC GCACGATGCCTTCTACGAAAAATGGTACGCTTACGGTC CATCGACTAACGTATCTCTCAATATTCTCGAATAAAA

	TGGAATGTCGCCCTTCCATGTGTGGAATCGTTGACTCTC TGCCAACCTTCATGGCGGGAACTTCTTACTCAGCTTGC TTGTTCTTACAGGAGTAAAAAGAAGAAGAAAAAGAAA ATATTAAATCCAGCATCCGATTCCAGAGGACTTGACAGT AAAAAAAAGAAGAGAGTGAACAAGAGAATAACGAGTA TCCACGTAGTGCATTATTGCGGATACAATCAAAGTACAT ACGTTCTGATAAAATTTCAAAAGTTCAAGCAGTCATTA GCTTTCACTTTCATGTTACCTTCGTCTGAATGGTCT CGATGGTTGGAGTATCCTCTGGATCCATTACTGTTGAT TGCAGCCACACGAAACTACCAACCCATTGAGTCCATC GCGCAAAGTAGCGGGCTCCTGGACACGTGTCTCACGG ACCAGGAACTCAATCTGGATTGAAATATCTGGTCCC AGTAGACGTTCTCGACCAGATACCTGATACCAGCGTA TTCATCGTTGCGCCGCTGACAGCATGGGGACTTCGCCA GCTGAGCAGTACCTTAGTTTGTAGGATCACACTCTC CGGTATAGCCGGAAGGTCTGAAAGAAGAAAAAGATTAA
Or1b	GATGAGGTTGATCATGCTTCCCACGCCGTACATTGTTAA ATCAATTAGCCATATTACAGCCTGACGATAACAATTCAAG TAGCGTTGAGATGAGATCTTATATGGCAAACATATCAAT ATGCCAATTACTGCATATGTCAGAAAGTAAAATTATAC GGGAATCTGTTGAATATATAATAAGAATATCTATG AAAAAAATTACTCTTTCATATTGACACAACCTTAATCAT AAACCTCGGATATTCATAGACATTATCAATCGATTGTT AACATCTGGCAGGCGTGCATAATTAAACTCCTCGAAC CTTGTAGAGCAATTACTTCTATTATAGCACCAATAAT GGGTGGCTCTTCTATAAATATGTTATCATGTGAGGT GAAACTGTTCAATGGTGTAACTTTCTTAGCTCTCG CGAAGGTTAACCGGCTCTCCACTTGTCAATTGCGACAA TACGGAATACGGTATATTGGAAAATACTAAAGCATCTA TCTATGAAAAGAATCTGAGTAGTCAACCGAATATGTCC CTGATAAAATACCCATGCAATACACACGTTTTATTG AAAATCATTGCTGTTGGCCATACCAAAAGAACGCTTCA AAATTGAGAAAAAATTCAATTTCCTCACTTCTCTTT GTCATCGCGGGATTATTCTTATCTCCATTCAAGCATT GTATATGCAATAATACAGGCGAACGATTGTATAAAGAA ATCTTAAACTTTTCAAAGGTGATATATTGCATGCA GCGGGTAAAGTGGGAATCATGCGGTTGCATCGTCATAA ATTTAGTCGACTCCTCGACGGAGTAGAGAGAGAGTTCAA CTACAGCCTCTGGAGAACCTCTCGGTATCATGAAGAGT ATACTCGCGTGGCAATGTCGCTTATTGGATCTACTA TCAGCGTGTATTATTACATTAGATTATAGTTCAAC CTTCGTGGAAAAAAATCGCAATTCTACCAACTGGGGCC TGGTATCCCTTGATTACAAGAAATCGACGTTTTCTAT ATCCTGGCATATTCCAACAAATTATGCATTACATT

	AGTGGCTGCGCTAGTACTACTGAAATCACCTCGGTGTT TTTATATTCTTGCCTGCGCGAGACTCAAAGTTTACAG CGAAAATTCCGGCAGCTTCTGATAATTCAAACGGTAAT GAGAAGATCATAAGAAGAAGGATCTGCAACTATGTTCA ACAACACTGCGACATATTACGGTATTAAATATAACAG GAACCTATAATAAATTCAAATGGAAGTGATAATAAAT GATGGCGAGTTTCAGGCTAAAACAATTGAAGAATCTGT TTATTACAGCGGTTGGGAGTCATTATCAATAAATTGTCG TAAATTACTTTACAAATCATGGTCATAGTGCTCCTCC TATTAAATTGCGGAACGGAAAAATGGGACTTTAATCTT GGAGAATTATACCACAGTGAGTTAGCTGTCGATCTTA CTTGACGTCTTGCCTCAATTGTGGAACAGTGCTTGC TAAGGGAGGCCAACCTGGCGCAGTCATGAATGCTCTTA ACTTCTCGTCATCAATGAAGTATTCATCATTGTTACTC GAAGATGGTAAGGAAGGCCATTAGTCAGTATCCTA TATTATGAGATAGAAAATGTAATATCTAAATTGAACTA CAAAATAATACATGCCACAATAAAAATTATTTTATTG ATAGTAGTAGTGGGGTTCTGGACASGATTCCGTAA CCGACTATACCGACACTCCAGAACCTCGAAGGTGGGT GTCCGTGCGTTGCCGTCGTGAGCTCTACGATTCCGGAA GTGACGTTCAGGACCCCTCGATTCCAAGAATTTSGC TCGATTCCGGAATTTCACGTACATTCCAGGAATTTCAC GATCGAGAACTTCAACATTCTAGAAACTCTAGAATCT TTAAACTTCGACGGTTCGTGTCCATGCTAAGTGCAG AATCGCTCCCAGAGCCGACGGCCTCTCGCGCGACGTT TGATGGAGCCCCCTGCCCCCCCACCCCGTAAAGCCTTCA GAAGCTTAAACCCCCCTC
Or1c	CCAGAGCCCTGAATTACGCCCGAGAAACGTGACACCTG TCCAAGCAACATTAATGCCGCCATCGTATATTCAATATC CTATAGGGATTCCCCTTCTTCACTCCTCTGGCACCCCTT TCAGCCAAGAGCCAATGGCGCTGCAATCTCTCAAAGT GTTGCCTAAGTGTATCCACAGCATTGATTGAATCGAAAC GATCCATAATAATATGGGATATAGATATAATGCTATATC TACTATACTCTACTTTTCAATTGTAATATTATACGTCA AGGTTGTAACGCCCTGCGTAGCTGCTTGTATCAGTAC ATACGAACGCTTGAGGAACACTGTGCCAAGTGCTCAG TACTTAGAAGTTAGAGTTAGCACGCTTAAAGGATT CGAAATTAACTCTTTTCTCAATTTTTTTCAATT ATATCATTCAACCTTTCTAACGGAACACGTATCTA ATTGAGAGTCATTCTCATTCAATGGAAATCGTCTT GCTATTATTGCGCTTTTTTATGTTTCAATTGCT GTATCAATGGCTGGTTGTACAATATTGCTGGCGCTT CAACCTTATGAGTATTGCTAATAATATAGAATTATTGAG TACCAAGTATTGGAAGAAGTGGAGCAGTTACAAACGG TACTAGAATATAAAATGGAGGTCGAGTGTCTCATGGCA

	GGACTATGGTATCTGTCATCGGACACTTCTGATTGCGTC AAGGTGATTACTGGATTATAATAAAAATTGTCTTGCT GCCATGCCATTAGTGGCATACGGATATT ATCATTAAATTACAAGGATTAGTGACTTCACGGACAGT GGTTGTATTTGTTGGCATACGGTCAGTAAAGTCAAGGATCGACAG ACTTGTCCATTGGTCAGACAGTGTGAGTCTGGACGAG TAATTGGTTGATCCTGCCAATGGCGCTGCTGAACAG ATACAAAATTGAGAAAGGGGACAATCTGGGATTCT CATGTTGGGATGTGTCCTGGTATAGCTCTGATATT TTGTACCAAGAGAAAAGGGAGAACTGCCAACACGTTGT CGGTATCCTTGACACAAACGGTACACCGATGCACCA GATTGTATTGGGATACAGAGCTTGCTGTTGCTGTAGG AATGATGCCATTATTGAAATGGACAATACTGTCTCGT TCTCTGTGGCGTGTGCTGTTCACTGGAAATACTTGC TGCATTTCAAAGTTGTCGCTCGATATTACGCC TGGTGGAAAGATCTGAAACTAACCTGATAAGGATTCA CCTGTTCCGGCACGCAATAGACTGCGGAGGTTTTTG AGAGATACCGGAAGTGCCTGATGCATCATCAATATCTT ATTTTATTAGTTGATGAAGTGAATGATGTATTGGCTCA TCCATGTTCCAATTACTGAGCAGCAGCTTGATTATA TGCTTGACAGGATTATCATCAGGTGGTGGCATGGTAC AAATTAAATTGCCATTACCGAGCAGCTTCAGCCA ATTGCTTATTGGTGGCTGGAAATGAATGTCATCA AGGCGTATTTCAAAGTAAATTAAATTAAAGCAATATATA ATTTCAAAGTCAATCGTTAATATTCTCAGAGTTCC TTACTGGAATCCAATGGAAATCAGGCTGGAAATGCA GCCGGCAAAGAAAGTACTTCATCCAATGGTATTTC GATGAGATCCAAGAAGCTGCTGAAAGCCAATT AATGTCCACAGAGACATTCAACGGTATGAAAAGAAT GAGGATGTATGAATATATTAAAAAATTATTAA CCAAGTTGGTTATTCTTAGCAAATCCTATTCCGTATT GCTTATTAAATAACATGATTGACTGAATATGATTAT TTAACGGCCGGATAACTTCACAATGAAGTCATAAT AATATTAAATATATCAAATCACTGGACTGTGTAAGATT AACACGTAGATTGATTGTTCAATGCAACCAATCATA CATGTTATCCACAAGTCATTAATTCCACTCAGAAA TTGTGAATGATCAAATAACGATAGGGC
Or1d	GATCGTGTAAATTATTAATGTGATTGATTAGTATTTC CAAACACAGTCTTAGTCTGTTGCTTATTGTTGAAAG GTGCAACTAACGTCTGATGCCGTCTGAAATTACATCAT AAAAAAAAAGAACAAAGAAATGTAATGGCGTTCAAGTG ACTCTGTCGCGAGCTATGCAATTGGTAGTCTGTGGA AAAATATCATGTAATTACCAACAAATTGAAAGCCG AAGATACAAACCAATTATCCACGAAATCATGTGGTGA

	TATCTATTCTGTGACAATGAGTTAATAATTCCCTTT TCTGGCAATGTATCACTTCGTGAAGATTGGCAGTATT AACAAAATCAGTGTAGAATCAATGACCGCGACAGATC CACTTTGAATATGATTCTGCAAATTAGAGAGAGCTC GATTACAGGTTATTATTCAAAAAAGATTAACACGAAT ACCAATGCTAAATATGTCGCTACTGATAAAATCATTAT AATGAATTTCAGGTTATTCTCAGTCAGTTGACTTCCACA CTGCATCTCCGTTGAAAAATCTAAACTCAGAAACACG TTGACCAATGCACACCGTTCTACCTGTTCATACTTATT ATTTCACCTGCTGTTGCCCTTCATGCGGGCCCACATCGT ATTGGACAGGCCATTCCGGCTGAAGCGTGGTATCCTTT CTCAACGGATCCACTCCTATCAGGTGTTCCATATACGT GCTTCAAATTGTGGTCATCGCACAAGCCGCGATGTGTAT ACATATGGATTATTGCATTCTTTGTGGTACGCCGC GAGTTTGAAATATTGGGAGAGAAATTCTCGTGTGCG AAAACGAAGTTGATCTCGAAATTGTATTATTCAAGCAGC AGAAATTACTGTAAGTTGATAATACATGACGTATGTATT TTATGCAAAATTATTTGCTTTCAGATTGTTCGAATG AATTGTTCGATACCCTCATGTAACGAATATAAACCA ATCTTAACGTTATCAACTGTCATTATTCAGAGCGAAA ACATCGCTCGTCCGTTACGAATCATCTGGATTGGTA AATCTTCAACGTTCTGAAGAGTCTGAACACATTGTCATAC GAAGAAGTCAAAAACCTCTCATTATTCAATCACTGGC ATACTCCTCCACTGTCCTACGATTTCAGCAAGCGTG AGTGCCAGGTGTACAATTAAACATGGCAACACTGGG CAGAAGGGTCAAGAACCATATGATATTAAATGAATTAA ATATTTCAGTTATCACCAAAGCACTGTCGTTCATCA CGACATTGAAGAGTGTATCAGCGAGAGAATTATCATA CGTATTATCTCTGTAAATGGTCACTCGAAGAATCTA ATAAAAAAAATTATTGATTTCATTGGAAAATAAAATT CCTCAATTGATCTTCATCACCCATCACTGACACGTT CCTTCTCACGTGTTCCGACTGCTATTATCTCAATAATA CACATGCTATACCCTATTCCCTGTTAATTCACTGGCA CCTGGTACTTGTGTCATTATTCAACTCGAAGTACTCT TTGCACTATCGATAACAAATTACTATCCATGCAAAATATA ACACTTGTAAAGAAGTATTATTGTCAATGCGTTACGCAG TGTACAGCGTAACGATAAAATACGTAACGGTACGCAT ATTGTGAATATTATTTAATTGTCTTATCCAGTAAAA TCTTAACCTACA
Or2a	AAGGTAGTCTTATCATATAATACAGAAATCTCTGTGCTT ATCGATTATGCAATTAGCCTCACTTATAATGCACCAT GTTCCCTCCCGTGACATGATTGTAAAATTACTGATATT CTACAAGCGTCTGAACTGCATAACTGCATAAAATTACTG AAGATACATTGGAATAAGGATTACAATGAACGGTACGCAT AAAGAAATACTGGACAAATGCGATACTACAAGTGCCAT

	TGGAATGAGTATTAGCTAGTATCAACTATGCTTAC ATTCATTATTGACGGGACCATACTGGTAAGTCTTA CACTATTCATCTAACAGATTATTGAAGGAACAAACA AAGACCTAAATATCTACCATAATGTCTGATGTG ATCGCAGGAATTAGTATAGGTATTGCAGCATAGCGTT GCCTCGTATCTATTCTACACGTGCATCTTGTTCGGCT ACTTAAAATCTGCAGCGAGAGTTAGAGAASGTGTGC GAGGTAGAATAAAAAGTGTAAACACAAAATCATCATAT AAAATATGATACTATGCTTGATACAAAAACTSAAAA GTGCATCGTCAACATCAACTACTAATTGGTATTGGA TAACTGGAAAGACTATTCTCCTACATATTGTTGATGCTC GTATTATGTCGTATAACTSTGCTTCTGGATTCAA ATAATTGGTAATGGAACCACGAAACTCCATCGTCAA ATTATAAGCGCAGAATTATCATGGCTGCTGGCTGAA ACAGGTCTTCGCTTCTCGTCAATGAAATATTGAA GCAGCGCCGCTATTGGGAAGCTGCGTATCGATGCAAG TGGTACAACCTACCTGTGATGAAAATGGCGAGCACTG AGACAGGGATTGACAATAATGGTCATGAGGTCTACAA CCGTGCTCATTATCTGTTGCAAATTGTCCCATGATC TACAAGTGTTCACCTCCGTAGTGTAAATGAGTTCATATA AAAATTCTATTACTGTGAAATTATTACATCCTTTTA ATGATCTATGCTTGT
Or2b	ATCTTCTATGTATTAAAAAAAGTCACCAGTCGCTCCAT TTTACTATAGTATCGATTGATCGGTCTTACACATTCAA CTTCTGTCAATTAGAAATGACATTAGAAAAGTTACTA GAACAGAATTCTCTGCCACATTCTCCTATATACAGC TGTGTGAATAGCAGTGCTATATACAGCTGGGTGTCGATC CAGCAAAGTTATTCCCTGCTGTTAGAAACTTGAAACAT CAGGCATTATCTTCTCGAGAAATGTACGGTTAAGGTA CAGATTCCCACGTAGAAGTTGATATTCTGATATTCA TCGGGAACGGGAGTACCGGGTTCACGCGCGCCAGAAGT GACCGACAGTATTATCGCGGATTAAACAAAGTT TGTTACAACAAAAAGAAATTCAAGTTGCTCGAAGTAC GTGCAAATACGATAATACCTCGTCATTACGATCGGTTGA ATTATATATCACGTAGCTGTACTTTATCCGGTAA TTATAATCCTGCGAAGCATTACAAAAATGGATGTCCCT TTACATGGCGGGGAGGAATACGATCAATTATAAGCC AGTGTGAATACTATGCAAATAATATCAATATGGCCTCT AGCAGCAGACTGCGGATCTACGAGTATCTCCTCAGAA TCTGCCATCAGATTAAATGTTTGTACGGTTACTA TGTCTATCGTAGTGACAGCTGTTATTACAATTGGGGAA ACATGGACACGGCTACCGAATGTTGCTCATAGCATCT GCCCTCGTTTGTGCTTTACGATTAATGGTACACGT ATCATCAGAAGGATATGAGATACGTGGTCGAAACAATG AGATCTGGGCAGACGCATCCTACGAGGAAAAACAGGT

	TCTGGAAAAATGTTCGCCTGTTGGCAAAATATTCAT TTCTACTGTTGCAATTACTATAGCATTCTTATGGCCTS AGTACGTATATTCTCACTCCGAGGAAAAAATATTACCA TTCGTTGGTACTTCTTCTTAACCATACTCTGTCTCCGA ATTACGAGATGATTATATTGAAATAATTGCCGGCT CTTTCGGAGGCAGCATGATAGCTGGTATCACCAAGTTCA ATCTCGTAGTAATAATGCATGGAGCAGCGAGATTCA GTCTTTACAAAAGAAATTAGAGTCTCTGAATAGGAATGA TCCAGACGTCAACAAGCTTATGGTGAAGTGCATTAAGC TACATCAAGATGCTATCAAGGTATATACTTATGTAGGA TTTTAATGAATATCACCGTATGTTAACCTTCGCAATGA ATCAGTTAACGACCAAGATGTGTATACGTATACTGTACC TGAGAGGTACTTACATTAATGTAATCTTAATAAAGA GCGAAGCTGTCGGCGATGCTGCCTACCGCAGCGATTGG GCCAGTAGTCCTTACTCAGAGTCTGCGAATATTGATG ATGCGAGCTACGTTACCTAGCAGAATCACTGCAGCTAA ATTCTACAGTATGTCCTTGAGAGTTCTCAGCGGTAC GTCATTCTCGTACTCACTGTTCTGAAAGCTGTAAGCGA GGAGACATGGTAGTTCATGTCAGTACATATGTATTACCC ATCAATGGACAAAATTCACTGATTCAATGACTGTGA CTCCATTAAGAACAGGAATCCTTGGAGTCCTCGAAG TTTCACATATATCAGTCTGCTAACCAAATATCCGAGCC TTCAAAGGGCCGCTTAAAGTCTCTGGCCTTCGAGTGG AACAGCGCTAATATGAACACGGACGTACGCTACAGA TAAGTCATGGGTTCTGCGTTACTAACACTGAAG GTGATGTTGATGATCAAAAAAGATCCAGGTCTAATTA TCTCTGTGAGATATATTTCATACAGTTGGCATCGATC AACTCTGTATTACCAAGGGAAAGGTAGGAAACCTCGGA ATTATGTCGAAGACTGGAAAGTATTTGGTATTTG GAAAAAGAACGAGCCAAGATTGGCCAGTCTCCAC TAAGAGATTGAGAAAGTATCGTCGTTGGGTCTGTTAG ATGGGCAGTGGATACAAGATCTGTTACTAATAACTC GGCTAAACAATTG
Or2c	AATGAACAGAGAGATCAAACCTTCCTCGATTCTATAA AAGTTTTATTGACGTTCTGCACGCAAAGCTCGAACCCA GGAAACTCTACCGGTCTAGCATTACTAATGCAAGAAAT TCTTACATGATAGACGGTTACCTGAATATTGGAGTCAA GAAAAGCGCAGGTGCACCTTCATACACATTACACTCGA TAGAAGTTCTGCCGAAAGCTCCGTGGCATTGGCTCGT CAGCTTAGAATCGTGGAGCTTGCAAATGGACGCAGCAG TATGGACAGTGGTGCCTGATTAAAGTCAATTA AAATTAAATTCTGAAAATGTTTCCAAGATCATTAC TTACAAATAGTAATAAAAGACTTAAAAAGACTCGAAA GTTTGTACCAAAATGGAAAATCAGGGGTATTGTTGA AATGATACGGGTGAATCTTTCTGAAATTCTCAGG

	AATAATTCGTGCCTCCGTAGGCAGAATATCCCTGACAG AAATCTTGTCACTTTGGCATTGGATTGTGACAGCAA TGTCTTGCTCCTATTAAAGGGATCTGCTGCTAACTGATA ATATGGAAGTGGCGATGCAATCTTGGCACTTATAATA ACCGGTTTGGAAATACCTTAGATTATATACTGATAGCT AAAAGTCGTGCAAAGCTTGTGACGTATTGGCAACGTT CGAGGATCTTGGGAGTTTGGAAAGTTCAAGAGAACG AGTGCTAATGTCTTACGTACAGTGTGCAGGCCACCCTTT CGTATTCTTATGTCACAGTGTGCAGGCCACCCTTT ATACGCTGGAGCACCGATTATTTGGAAATGGTTTGT CAGGGTCAACGAAATATTACGGACAGGATGTTACCAT ATTCAATTGATCTTGAATGCAAAGACTCACCTGCTATG ACATCCTTATTAATAATAGCAGTTATCAACATAGGTAT CACGTATGTCGGTGTGATACCATTGGCCTGTTTAAT TTTGAUTGTCAGTGGCCATATGAAGATTATCCAAAATCG AATAATGGCATTGGATCGTCCGAGGAATTGAAAATT TCAAAAAACGACAAACTGAAGCGAATATCTGATCACGAA ATTCGCATTTAAGTATTTGGAAATCTTGGAGCC TGTGTCAAGTACCATCAGACTGTTCTAAAGGTAACGC ATTAAAGTCAGGGGTGAATTTCAAAATCTCATT TTCAGACTTGCAAGGACTCTCTCGTTAAATTAAATAAT TCGATTGCTAATACAGACATTAATTGAGGCCAGG CAGTAGCGTATGCTGCATATTGAGACATTGTTACGTGCTTAA GCCCGAGAGACGTCAAAAATCCACAGAAATCATAATA ATGAGAGGGCAACGTGTTGTTACAGCTGGTTTC GCCGAACTGTCATTGGAGACATTGTTACGTGCTTAA AATTGATAAAAAAAATTGGTCAAACATCAAATGAAA TGGAACACTGATATTGAAATTATAGATGGTTCGTC GGCACTGTCTTTTACAGTCCTCAGAAGTATCGAGTG AATTTCACATGTACACATAAGTCAAAAGAGTTAAACG AATCAAATTGGATTAAAGTTCAATTGATGGTAA
Or2d	TTGTTTATCAGGTAGTATTTGATTAAAAAAAAATTCA TATCCCCAAATCAATAATAATTAAATTAAACGTAACTC TAACCTAACAAATCGTCATATCGGAATTGTTCTTTG CTTGATATCTTCTGCATACTAACATACACGCTGCT GGCCAATTCAAATGTTACAACACAGATTGCGATTAGT CTACGACGGTGATAACAAGCAGGAAATGCCAATCACAG ATAAATTACATTGATGAAAGATTCCGAGGAATTAT ATAAAATTCAAACACTGTGTAACACCAGCACAAGATTCT CATCGATTACACAGAAAAAGTGCAGAGTGTCTTACCT ACATTATACTATGTCAAATTAAATATCAAGTCTAATGA TGACCATGGCAGGATTCAAGCACTTCGCTCATGATTCC ATAATCAGACGTCTTATATTATGCCAACACTCGGGT TGCTCGCCCAATTGCTTATTACGTCAACGTGCCAC GAGATCATCATTGAAAGTGGTGGTATTGCCAATGCTGCT

	TACAGTGCTAATTGGGCCAATGCATCCTACGATGACGTC GGAAGGAGCTGCGGATTGGTTACAGCTGGTAATGAT AAGAGCCAGTCGTCCGTGTCATTAAGTGCCGGAGGCT TCTGTCTCGTGTCCCTCGAGACATTCACTGCTGTAATCA GCAGCGTCATACTCACTTGCTACGACAAATCGGTGCC GAAACTGTAATGGATACAAGTGTACTGATACCAGATT ACATAGGAATATAACAAATATTTGTTCTACAAAAAC GAATTACACTGATCTTCCAATTCAAGTACCTATGCTCG TAATGAACACGAACAGAGGAATACAACAAATTCTAAT GATAATTCTAATGATTCTGTTCTATATTCTAACCATAC TGTGCATGGTAAAAAGATGATACATACCTCCTGGCTT TAATATTAAGCCAGAACTGCAGATTACAAAAACGTCTG CTTCAAACACTGCATTCTATCATTCTGTAAACAGAACGA CAAGGTTGATGCATCAAAGAAGTGTACATCTAACTTC GTGGCAGATAATGTCCAAGTGGTAAATAAATTTCAGAA TATGATTTCGTTATCTCAGTTTACAGTCGGACTTAA ATTTATTCTGTACGGTATCGAAATTCTGCGTTAGTCTT GTTCAATTTCACCTAATAATTCTGGCCAAAACCAGA CGACGAATTCCATTGTTATCAGTCGATCACACGTCGATTA ACGACTTTATTCTTGACATATCCCTATATTACATTGT ATCTCCCAACGCTTA
Or2e	CATTATCTGTACCCAGCGATGCGGGGGAGAAACCAAGA ACTTCCTTTCTAAAACGTTCTATAATATCTCTAACCCCTA GATATTTCACAAATTATGCGTACCTTTGAACACTGCAGA GTCGAACAGATTAAATTTCATGATGAACACTACGA GTTCCCTGACAATTGCAAACATACACTGGAAATTCTCA AATGAATAGTACGGTTAGGTTCTTGAGAAGATATAACA GAGCATTGGATACGTAATCTGATATCTCAGCATGCAC AGAAGAGAAATGCAAGAAGAATAAAAAAGAGAGAGAA ACTCGACAATGGGGCAATAAAACGAGAGTCTAGAGA AATCGCTCGATAACCCCACCGCAAATGGCGGGTGGTA CAAATGAAAATTGCCGGCAATTAAATCAATTGAAGAT GCACTACGGGGAAAGAATATTACGGGTGTAAAAAGAATT ACGGGACTAGAGTATCGGAGTTGCACGTGTTGTCAACG GAAAATCTGTTACGCAAGTACAATTAAAGAAACCTAC AGTATCGTATCAACTATCATTCAACAGTGTAGACTTGG GAAATATGAACAGAAACAATTCTGAAGGGACAACGTG ATGATTACAAGTGTCTGGGTTCTGGCCACTCGACTGC GTTGCCAGACGTCTCGAGAACACCCGATATATCCTCGG CTTGACCTCATCGCTGAATCACTGTTCAATGGTCT ACAGTATATCGACCTCTCGTGTGGGGAGACTGGGGAT TTATATCCGAAAATATCAGTGTTCCTTATCTACAGTA TATTCTGTCAGGATTAAAGTATTAAATAGACATAGGAGATA ATATATCTAAGGATTAGATAGAAGTCAAGGAAAATCA ATAATAACAAGAGTGTAGTAAAATTGTTCTAGATTCT

	ACAATCCTGAGATATTGCCAGACGAATAAAAATTGTCT TCGGATGGTCTGCTCTCCTGACTGTCATTATCTTGCATA CCTGGCCAATAGCTTCTATGATATTAAAGGACCCCAATC TGAGAATGCTTGGAGTTCCTGCATATTTCATTTTCAATT AAATTGACAAATTATGCCATTGCTATGTTGTGATCGT TACAGGATCTGTCATGTCTTACACACAGTCAATTTCAC CTTCTTATATCTGCATCCTTTGTCATAGGACGCTTA AGAATTCTACACAGCATAAACAAATATAAAACAGATAGC ATCATCTTACAAATGAAATTCAAGAAGACGTACCAAGG CCCTCAAACATACATTCAACATTATTGTCGGCCATTG CGGAGCATCAAAAAATTATTTGTACATTTTAAGTAA TACTCTTATTCACCTATTAACATTATATTGAAAGGATT CTTTTATAGATTCTGCCAAGTGTGATGGATTCTATGCTCAG TTGGATTATGTTATTGGCTTTCATATATTCTGTCATG TTGTGCTTGGTGGATGCGAATAATTCTGGTCAGGAAA TCACTATCTAGCATATTATTATTGTGATAGTTATAAA CATTCTGTATTACAGATGGACCACATCAATAAAGTTATT CAACTAATGGAATATTGGCAATAATGATGACTCAGAT ATTTCTATATTATTGGCATGGAAACGAGTTGAAACTGGA GGTGATTCAAAAGTATGTAATTCTTATCCTAAACCCGC TTTTTATTTTATTAAAAAAAGATTATATGTTGTAGAGTT AAATTCATGATGCTGCATAACATTGTGATTGGTATAGTT TCGATCGCAATTCTCAACAGACTATGTTATGCGTGGTC AAAAACCGATTATTCTGCAGGAAAATTGTACTATGTCA CTCTTGAGACATT
Or2f	GATGACGTAATCATGCTAAATCGTGTGACACTTCGTGG AGTTGGAATTCTTAAGTTCCAGGATTCCAAAAATCCTC CAGCAAGATAATTCAAGGATTCTGATTGGATTGATGA TGGCGAATGCATTGTACCTAATGATCAGCATGAGCTAC GTATTGATATTCTCAGTAAGCACTACTGCAATGTACTTT GATGCAATCTCTAATTGTCAACTTGACCTAAACTTT TTTTTATCTGTTGGATACATTGCATAATACATAAACAG CGTCACCTACGTATAGATGTTCACTAAGCACTGTAAT GCAGGAAACTCAAATTATCAATACGCACCTAAACTTC TTCATGGACTGTCCATCTGGATACAGTGGCAGAATAAT CAGCGTCACCTAASCACTGTAACGTATAAGGCTCAAAT ATTAAACTGCAGCGTATTTTCCAAGCACTGTAATT CCCATTCGTCATATGGCGCTGGCTTTGACTCCTAA TAAAGCAGCAACATTAAATAATGTAAGTAGAACATAC GACATGACTACATTGCTGAGTACGATGGCACCGCTACT GTCAATTACATCAGGAACGTCACGCTACCTACTGGCAG TGTACAAAGTCTGATAGAACGTATTCTGGAAGTAAAG CAAGTTGGAATTGCGCAACCAAGCAGCAAGACTACGA GACGTTAAAGAACTATGGATTACGTGCGCGAGCACTGA CAGCAATGCTTTGGATCTGCGACACTCACGGTCGTCT

	TCTTTTAGCAACGCCAATTCTAGCAATTACGAATCAGC CTATGGACTTCTACAATTCCACAGGGAATTCGCTCTGC GAGCCCTACCACCTCCAAGTCCATTGAGACTTTTCGT CGCCATATTACGAATTGGCGTACGTTGCTCAAGGAATTG CCACTTGCTACCTCGGAGTTGCAGTTACCACTGTGGATG CACTTCGACAGTGCTTGTAAATACATGGCTGTGGCCAGT TATTGCTCAACAACCGGCTCCTGGAATTGCTCAGCAAG ATTTACAGAGTGCCAGAAATTATTATGGACACCAACGC GCGCGATTCCCTGACTTCCTTCGTTTATCGATCGATTC TGTTTATGTCAAAAAATCGTGTCCCCCTATATTATAAT CATTCTTTTTTACAGAGTACAAACATTGCGTTG CTTTTACAATTGCTCCTGGTACAATTACAAAAGTCTA TTGGAAGTTCTATTCAAATTGCAATTGCACGTTGCAA ATCCAGTTGCATGACTGCAGGAAAGTTGTCATTATGTC GCTGGAAACATTACTCGTTCTCGAGTGCTATGTCAT TTTTGCAGTATTAAAATCAATCAAATTCTATAAGTTCC ACAGAGCGCTAGAAAATGTATGGCACAAGAAAAATTGC ATAAAACGCGAAATACGAAATTACACATGGAATTGCTC TTGTAGATACATCGATGCAATACAATTGACACGAAATA CTATTTTAATTAAAATGACTCATCCCCTTTTC ATTTCAAATCTATTGCCGGAAAGTTTTTATTCTTG TGTTCAACCCCTATTACCATTAGATCTCAAGGGTGGG AATGCGCAGAAACTCTCTTACGATTGGATTGCGCAT TGTAGAGTCACGCCTATGTTATGCTCTACCAATGGCA ATAAAATTAGAAATAACTTATATATTACACTGGGAAT CAATATCTAAATTGTCAGAAATAGCACTGCAAATTGC GCTAGCATTAGGAATGAAGTATGAAATCATATTGCAA TACAAAATTTCAGCACAGATGAATCTGATAAAACGGTA ATAAATTCACTAGAAACTTCGATCCTCTCAACAAATT CTGATAATACGTTGTCAAGCTGATAGTAAAGTACAAAGA TGGCGCCACAATCTGTA
Or2g	TTAATTAAATTAAACAAAAATTCTGCACAGTACCGGTG TATCTCCGAGTATAATAAGATATAGACAGTAGATATT CACTCACAGCACCTGTTCTAATATATTATATAATTCC TCAATATATTCTATTATATCGATATACAGCATTATC ACGATTATAACTCCAGAATTCTACATAAAATCCCAAGTAC AATGTGAAGTCATTCTACAAAGTTAAATATTCTATAACGG AGGCAACTTCACTGCTAGTGAAAATGACAAGAAATGAT TGTAATTGTCATGGAAACTGTCTGACCCCTAGAGAAG TCTGATATCCGCAGGAATATCAATTAGAGGAGGTGTC AAGTTGACGCATACGTATCATTACGTGCCATTACTG GTTGCGTGACGACAGGACATGTAAGGTGCCAGTAGCTA TCACTCCCACGATGGCGTCATACGCGAACAAATATCTGT CGATTAAGTTGGTACGATTTCATGAAGCTAGTTGGCA TTTGGGTGCCAAAAGATAATAAGAACAAATGGATAATG

	AACTGTGCGTTGTCATACACGATACTAATCATATTCTT GCAATGGCTATACAAGGATCCGATATTATTATTGTTGG GGAAATTTTATGTGAGCTATAAGTACATAATGCCAGTG ATTATTGTATTAGCCAAAATATTTCTTGTACGAC GTAAAGTCGTGATGGAGATAATTGAATTACTCAGACA AAATTTGGCAGGGAGATTATGATTCTTATGGGATAAGT GTACTGGATGATATTGATAGAAAAGGTATTCTGCTGAT GTGCACGTTATTTGTCCAAGGAACCCTCGTTGG TTACGTGCTAACACCAATAATTGGTAAGTTGTTATT GAATTTGATAAAAAAAATTCATATCCCCAAAATCAATA ATAATATTAAATCGTAACTCTATAGACTCTAACATCGT CATATCGGAATTGTTCTTGCTTATCTTCTCTGCA TACTCATACACGCTGCTGGCCAATTCAAATGTTACAAC ACAGATTTCGCTTAGTCTACGACGGCAAGCAGGAAATG CCAATCACAGAATTACATTGATGAAAGATTCCGAGGA AATTATATAAAAATTCAAAAATGTTGAAACCCAGCACA AGATTCTCATCGATTACACAGAAAAAGTGCAGAGTGT TTTACCTACATTATACTATGTCATGAAATTAAATCAAGT CTAATGATGACCATGGCAGGATTCAAGCACTCGCTCA TTCCATAATCAGACGTCTTATATTATCGCCCACACTTC GGGTTGCTTCGCCAATTGCTGTTATTACGTCAACGTG CCACGAGATCATCATAAGTGGTGGTATTGCCAATGCTG CTTACAGTGCCTGGCCAATGCATCCTACGACGTCGGA AGGAGCTTGGGATTGGTTACAGCTGGTAATGATAAG AGCCAGTCGTCCGTGTCATTAAGTGCCGGAGGCTTCTG TCTCGTGTCCCTCGAGACATTCACTGCTGTAATTCTG CCTGGCTTAATATTAAAGCCAGAACTGCAGATTACAAA AACGTCTGCTAACTGCATTAACTATAATCATGATTCT CTGTAACAGAACGACAAGGTTGATGCATCAAAGAAGT GTCATCTATTAAAACAATTCTAAGTGGCAGATGTCAA GTGGTAAAATTTCAGAATATGATTTCTTATCTCAGTT TTTACAGTCGGACTATACTTATTCTGTCACGGTATCGA AATTCTGCTGTTCTGTCATTTCACTTTCTGGCCA AAACCAGACGACGAATTCCCTATTGTTTTATCACAC GTCGATTAACGACTTTATTCTTGACATATCCCTATAT TACATTGTATCTCCAAACGCTTACATGTTGCTACTAT CTATCGCATCTGTCGCGATTCCCTTCATTGTAAGCGAG ACAAAAGTCATGAAGGTACGCTTACTTTACGTTAAC GACAACGTGAAGGATATAGATCCACCTGCATTGTTCAAT TTCGCTATCAGAATAATCGCTGTCATCAAAGGACTA AGATTACGTATGTAGACCTGTTATTATCGAAGACCTAT TACCGTAATTACTCCACGGCTCTAGTTAAATGTAACAC
Or2h	TTGTATAACCACAATTTCAGATCACCAAGAAAATATTC CAGCACATCCCTCCAGTTATCATCCAGACACTGTGCGT CTGCTCTATGCTTCCATACGTACAAGACGCCGTAAAA

	<p>GTTCCACTGAAAAGCAATTCTTGATTTCGAAGCAGGTG      AAACATTGGATTATTGATTACCTGTCTCACCTCTGAAC      ATAATATCGAAGACTCCTGTTCTGTCTCTACCAAGG      GACTATAAAATGCAAAAAACAATCAGTTCAAATCCATC      ACTTACGGGCATGAAGAGACGCGGGGAATCGAAAGGCT      TCCAGGATCAAAGAGGTGTCAAGTTGACGAGGCCAAC      GTACCATTATGTGTCGCCATTATCGTAATTGCTGTAGGC      CTGGAGACTCGTTCTGCAGTATCAGCCGTTATCAGACCA      GGCTATGGACACCGCAAACAAACTTTCGATAAAAGG      TGACAAAATTTTATGAAAATCGTTGGCTTATGGCTTC      CAAAAAGCAAGCAACAATTGCTTGGACGTGTCTCTGT      TCGTTACCATCGCTGGCATTATTATTCACTCCTATTGAT      GGTGGATATTACAAATATCCATTTCAGGAAGCAGTTT      ATATAATGTGCAATATACTTACACCAGGTATTGTCTTAT      TCAAGCTATCAATGATCAGACTCAATCGAAAGTCTTAT      ACGAGCTTATCGACATATGCAAACAAATTGGCAC      GACGATTACGAATTGGTATTGCCATTGCAAAGTTGC      GAAACGAAATGTGTCCTTGATTACTCATTATGTCC      TTTGCACTATTACAGCTATTACCTATACTGTACGATCG      ATTATAGGATATTTAACCTTGATTCTGTATTCTGCAA      TCAGATTAATCGTATTATTCGATTGCTGTACTG      ATATAAATTTCATTTAGGAACTATACTGTGCTACTT      GGGAGTCGGTTTTGCATCGACAATTCTTGTATC      AATATTACGTTGCTGCTCAATTCAAATACTCCAAAGC      AAATTGAAAGATTGTGCGGACCAACTGATCGCGAAGA      CGACAAAAAGGATCGTGGATTTCGAGAAAAAAATCAAG      CGACCGTCTTCAAGAATTGAAAGTTGCGTTCAACTGC      ATAAAATGCTTATGTAACGTGGAAAAAGTCGAAGCC      ATCTTAGCCTCATACTCTGTCAAGTGTGATTCAAGTATA      CTCATGTGTCGGCTTCAAGCAGTTCTGGATTCAA      CCCAACGTTGTATTTACTGCTTACGAGTATTGGTTGTT      TTTCAACTATTACTCTACGTCAACGAGCAACGAAAA      TGAAAGTCTGGCACCGACGCGGCTTACGGGCTCATG      GTATATTTCGCTTCAAGAATTGAAAGTTGCGTTCAACTGC      TTCTGCAGGAAAATTCTTGCCGTATCCTAAACATTAC      AAAAGAGGCCGATTGTAATATTGAAAAAAATATATT      AAAATTCCAATATATTACTTAATATTTCAGGTTAGTA      CCACCATATCGTACTATACGTTACGGCAACGTGGAGAG      TCTTCATAGTATATCAACTATAAATCATTATGTAGTATA      TTATGGTTATCTGGACAGAATTATTATTGATAATAAA      TAAATGCGAGAAAAAAACTGGAAAAAAATTTACTCA      AATTCAAAAATCTTCCAGAAAAATGCACACTTTCTT      CTTTTATACAGTACGGTCAAGAGAAAAATCTTCATGA      TAAATTGAAAGGGATCTTGAAATACAGTAATCATC</p>
--	---

	CGGAAAATAATAATCTTAAT
Or2i	GAATTATTTAAATTGCCTTCAGTTAGTAATTACA ATAATTGTTTACTGAACCTTCAGAAATAGGTATTAAT AAATATATTATTGAAATTATAAAAGAATTACAAATAGC TCTGTGGTCTCTTATCTCCCTCTCAATTTCACTTTCTT ATCCAAGTAACCTTAATGGTGTACAGGAATAATGAT AACGCTATTCTATTCTGGAGTTATCTATATGGTATAAT AGACTGCTTCAGTTACGGTGCACTAATGGTCCAAGAGG TCGAAGCTAATTATGGCAAAGAAAAAAATTGCAGC GTAATGACGAGCTCGGTTACATATCAAAGAGATATTGA TCAAAGTGTACACCAGTTCAAAGTGAAAACCTCATTG ATAATGCAAATCTACTCACGATTGGATCCAGTGGAG TTGAAAGAAGGAAAAAGATTAAGGAGAAGAGGAAGC CGCTATTACATTGATCCGGTACTCATTACGTTCTG CTGTTGGCTGCAATAGGACAGTCGTACATCGGCAGTA AGGAAAATGCCAATTGGTGGAAAGGTTACATATCGAC GAAGATATCGCAATTCTAATACACTTGGTATAAACG CGGTAAAACAAACGTGAACAGTAATGACGGTTATTGG TTTACTATTAAGACGGTTAACGCAATGTGTAGAAA ATCGGATTTAATTATTACGGAACGATCTAGACCAT ATAATGCACCATTGTCCTCGCCGTGACATATGATTG TAAAATTACTGATATTCACTGACAGCGTCGTGAAC ATGAACACTGCAGAAATTACTGAAGATAACATTGGAA AAGGATTACAATGAACGGATAAAAGCAATACTAGATAA GTGCGATAGTACAAGTGCCTCCGGAATGAGTACTAT CTGTAAGCAACAATAGTTGCAATTCACTTGGG GACCATACTTAGGTAAGTCTACTATTATCTAACAGAG TCACGGATAAAACAATGAATGTTAATAATTATAATGCG TTACTAGTTGCAGCATTAGTGTAGGTCTGTGCAGCGTA GCGTTGCCCGCGTATCTATTCTACACTTGTACCTCGTT CCGGCCACTTAAAATCTTGCAGCGAGAGTTAGAGAAG TSTGCGAGGTAGAACTAAAAATTAAACACAAAATCGTC ATATAGTAATAATGATACTATGCTTGACATCGAAAAAT CAAAAAGTGCATCGTGCACATCAACTACTAACGGTA TTGGGTAACGGAAAGTCTATTCTACATATTSTA ATGCTCGTATTATGTATCGTACATAACTGTGCTTTCTG GATTTCAAATAATTGGTAATGGAACCACGAAACTCC ATCGTCAAATTATAAGCGCAGAATTATCATGCTGCT GGCTGAAACAGGTCTTCGCTTCTCGTGCATGAAAT ATTGGAAGCAGCGCCGCTATTGGGAGCTGCGTATCG ATGCAAGTGGTACAACCTACCGTGTGATGAAAATGGTC GAGCACTGAGACAGGGATTGACAATAATGGTCATGAGG TCCTACAAACCGTGCCTATTCTGTTGGCAAATTGGTC CCATGATCTACAAGTGTCACTCCGTAGTGTAAATGAG TTCATAATAAAATTCTATTACTGTGAAATTATTATTCAT

	CCTTTTTAATGATCTATGCTTGTT
Or2j	AATCCATTATTCTCCTAGCGAACATTTCTCTCTAAAA ATATCAAACCTTATGCGACCTATGAGGATGCCAAGAG TCCACTGCAATAAAACGTTCTACCATAATGCCGTTG ATTGGTAAAATGGTCTTCAGTATGATTATGGTCAATT GCAAAATTATGCGGTAAAGTCATTGCTCTTTCTCA AGAATGAAATTCAACACAGTACGACAGTCGAGTTTC TATCATGACGTCAAAAGAGAGATATCGGTCGGTAAAAT TTATGCGAATTAAATGAAAATAGTGGCATGTATTATA CCGAAGATCCTCGACGATTGTTACGTGTTGCTTG TATACGCCATTATTGCAATCTTATTGCACTTGCGTAG AGTCGTCCTGTATCACTGTTAGGAGATTTTCGGTAA GTCGTTGAATTAAATTGAAATAAAATCGACGAATAA AACAAACAAAGTCTAAACGATATAAAATTCATATT TCAATTATTCACTCATATCGGAATTATACTTGAAAAT AGACTGTTAGAATTCTAACATCGTCCGAGTCATTCA GGCTGTCATGTACAATTATGCTAACAAATGCCCTGT TATGGTTTGGTGAAGATTGAAATTTTTATTCACTGG AATGTCATGATGTACCTAACATCTCATTGCGAAAATTTC TGGTGCAGATCCGACTTACCCGCGAGGTAATGAAGCG TTGCGACAAATATGGAAAATATTGCTCACCTCTCAC AAATTGGTGTGTCGAGTATTGGATTACATCTTGC ACCAGTTGTGGATCGGAACTTATTATGAAATAACTTAT ACTATACAGGTATTGGATCTTATTACAAGGGCAATTAGT ATTCTAATAATCAGTCAGTCAACACTTACACAGGA ATTGTCAGTGTGCTCTCGATAACTCATATCAGTCTTA AACATTACGTAGCTGGCAGCTGGAAATTGGACAT CGTGTGGAAGCTGTAGCAGACACGTATATGGATATCAC AATGGAGGAGTACGTGTCGGAGAAATCAAATTGAGAC TTTCGTTAACCTCAAAAAATTACAAGCTGTATAAACATC AGCATCAAATCCTCATATCTTATATAGAACAAATGGAA CGTGCTTCACTTGATCTCGCTCGGTGGTTTCAGCTCATGG TGAGAAACAAAGGATTATTCTTACCCCTGCTTCATTGTCA GAATTGTTGCCAGTCGAATTCAAGCTGTATAAACATC GAGCTGCTCCGGAAGTTACATTATTGTCACCTCAT GGSTCGCAAGCAGCTACACGCGTGGTACCTCTGCCAT ACGATGAAACTGGAAAATCGTTGAGAAACGGTCTATTA TTCTTATGCAGAGAGCGCAGCGGCCGTGTCACCTACA GCAGGAAAATTTCACCGATAACACTGCAAACATTAAC TGCAGGAAAAGAAATGGCAATTGGAGTGTCAATT ATGATAAAAGTCGACATTGATGTCAAATATTATT CGTATATGAAAATATTTCACAGATATGTACGGCTAT GTCTTATTACAATGCTACGACAAAGCGAAGACGATG TGTGAAGGGACAGTCGCAAAATCAAAGAAAAATAA

	AAATAGACAATCATAGCACAAAAAATGTGAACTTATT AAATTCAATCAAATGCAAACGTAAAAAAGTATAAGGT TTCAGTTCGGGGACAAAAGTACAAAATTCAAAGAA TCCCCGAAATTGTATGGCAGTCTGAAGATCTATTAAAGTT GTTCCAGGCACCAGAAATTGGTTGTTCGTTGTTAT TCGTTGGAAGGTTCGAGATAAATTGTTAAATGTAG GCAAATGCATTTTTTCATTCAAGGCCAATGAGTTAG GAGTTCTTCACGA
Or3a	GTAACGACGTTCGAACATTTCAGGATTTTACTACT GGATTCGCATTATGGTCTCGAACGTAAGAGATATGG AACTGATAAGACACGATTAAAAGGAAGCTTATTACTG TTGTGAGAAGTCTCTTATTGTTATCTATAAAACTGGTA TTTGTAAATGCCAATGGCTTATATTCTACCGTGTGCAATT TTTATGTAATTGAAATAATGTTGATTGATGCGACTCACT CCGTGATAATGGTCTGGAAAATGTGGAAAACGTAAA CGAATTGTAGCTCGAACATGCGCTCACCGCCTAAAG TTACAGGCACAAAAAAACTATAATATGCAGAGGATGTG GAATAAGTTGACGGTGTAGAGGGGAGGTTGAAAGGA GAATCTTAATGTTCCATTAATAGTGTAAAAGTATCGA GTCGGAAGCTAGCATTACTATTCAATGAGGGCAGAACG GTTGAAATCTTACCAAGACTCCAGGACTTGAGGGATC GACTGCCGTTGCACAATCCCCTGCCACTGTCGCTT GAAGTCACGAGCAACCATTAAATTAGTTGTTCAATCC TCCACGTTTGTGAAGCATCATCTAGGTTCACGGAGTGG AAATCTGAATAAAATCTTACTACAATACTCAATGAGCC GTTCAATATGTATTCTAATTCCGACATATTGTGGCGTAA GCGAGTCTGTCAATTGGCTGGTATTGCCAGAGAGCCC GAATAATTTCGATTTCAATTACCTCTGTACTGTTA TTCAACTGCGCCGAATTGCCGCTCGTACCGAATTG TATTGGAATTGACAAGTCCGTCAGGAACACAGAGTC TATACCCACGGCCATGGTTCAGACGGCGATGTTCCGTA GAAATATGCAGCTGTTGCCGTGTGAAGTCAGA GCAGACAAATTCAACGAGGAAGAGCCAGGAATTGCGTG GTTGTATAATATCATGGAAAGTTGTATACACGTCTCTC CGTCGTCTATTCACTCGTCACGACGATGCTGTACCGAGT ACCGTTATCCCAGTGGATCGTGTGCCAGTGAGTAATAGAT TTATTGCAACTACCTTATCAAATGTATTGCGATTG CATTAACGACTTGCCTAGTCACGTACTGGCGTGTCTCAG TCTATTGCCAATGAGCACAGTTGACAATCGGCTGTAC GGGATCGGATACATTGTTGGTGTCTGATATTCTACCT ATGCCGACAGTTGTATTGCTCTCCGTGCGAATTGAAA CGTCGAGACTGATCCGTTGATTCACCGAACGAAAATGA AACAGCTGATCGAGAGACACGCCAATCTCATATACTCG ATAACCCGTTTGACCTCCAGAGTTCTCGATTGCAA TGCTTGCTATTTCAAACTGGTACCAATTGCCGCCAGA

	CCTCGCCAGGCCAATAATCATCCGATCATGAGATCAC GAAAACCCTGCTTGTACAGCAGGACAATTACGTCT TTTCCCTAGAACATTACAGCTGAAGCGCTTCAT TTACTCCAGCACCATTCCCTCGTGTCAATTGTCATTCTT TCTACTCAGATCATGAAGGGCTCCATGGCGTATCTCG GTCTTGAGAGAAATTAAAGATACTTCATCCAGTAAGTAC ACAGCACGTGCATACGAATCTGATTAAATTCAAGGCCA CTCGCAATTCCATTGCGTACACTGCATAATGCAATAA AAATGCATTTATGCCCTTACCTAACCTACAATAATTCTT ACTCAACAAACATCAAACACACCTTATTCACAGCATA GGATTGCCATATGTCATTGGATCTGCAGCTACATGGGA TCTATAGGAAGGATAGGCTCGAGTCCACTGGTTTTATT ACAACATTGAGTAATAAAAATACTCACAGATAACAAAT TGTTTGAGGAGAAAGAAAATTATTTTATTCAAGAA TGATACATGTACAGTCGATGGAATAACAAATGTTAACG GTTGTGCTGCTCGATAAAGATTATCTGATACTGGTGA AACCGCATATATAGTT
Or3b	TATGTCATACTCGATCGAATCAATTCTGTCTGGGAGGT CACTTCGGTTCATCGAAAGAAACTTGGAGTCGCTGCAA TATGTATGGTTATCTATATGGCAGAGTATACTGTGGAT TTTCATAGGGGCTTCTTGTCTCGGACAACCCCTCGT TGGTGGGGAAAGGTAGGGCTGCACGTAACCAGACAAATT CTTCATTGGTTGAGAAAATCAATAAAAGGGATGGTCA TCCCCTTAAGCAGGGGACGCCTCTCGAGACCAATCGG AACACGGGTATAGTTACTTCGAGGGTTGTAAGAGTCTT TCCCTTCAGTCCGCTGATCTGACGTATAGAATCTTGT GCTTGAGGCAAGTGCATTCAAATGTATCTAAAATTAA ATCTTCAAATATTCGTTACGGAGTAGCGTATAAATA TGATATTGTGATTCAGTTGAGGGTCTTATCTCATCAA CTGTTATCTTCACTGAATTAAAAAAATCTTAA ACTTAAAGTGCATCGAGTTATTGGGAAGTCCGTGAAT GCAACATGAATATGCCAGAAGCTATCAAAGTGTAAACG TGGAAACAAGTGGGTGCTAGAATTCTAGGAATTGGCC ATCCAACGAAAGTCTTCTTCGTTTCCCTCTTCTTCTT GTTGCGTCTATGGCATCTTGTCTTGTGTTATGCGGACTTA ATTATCGTATCTCGACTTAAATACGTCGTTGAAAAT TTAACGGAAAATATCGTATTAAACCTGCTGTGCTGTAAA ATTGGTCTGTACAAATTAAATAGACGATTAATGAAGGA AATATTACTGATATCAAAAAGGATTACGCAATAGAAC TATACAACACAGAGGAACAAAGTCTATCTTTAGCA TACAACAGATTGTCCAAGTTATTCAATTAAACTCAATA ACAACAACGACCGCTCAACGATACTTATTATGCAA CCATTGATGGATCATGTAACACTCCGACAGAAAATGTAA GAGAAATTGTCGATTACCTACGTTGCCTTATCACAT GCGTATGTTTCAACATTACGGAATCGTCGTTATATTA

	TTATATATACGCTTACGAAGGAGTGCTCGTCCCGATTAT CGTATGCGGATATTCCGGCACCGATTGTCTATTGGTGAC ACTGACGCTACATTGTGCAGGGCAGATTCCATTAGC AAATCAAGTGGAAAATTGGCCATTGTACATTCA TCATCTGAAACAAGTTGTCATGCATTCTGAATAATAAG GTAAATTATCATGCAATTGTACTTTGTACTGTGGAAA TCTTCATTAATTATAATTCAATTATATGTACGGA CATATTCAGATTCAAGAGGTATTATACATTTTATT TTATTCAAGCTAAAGTTGAGCGATGCTTTACAATTG CAAATGGTACGTTTCACCGACATACGTCAATCTTATT TTATTGTATACTACGCCAAGGCCACTGTATTAAAC AGCTGCAGGGTTTATACATTTCCCTGCAAAGTTCAC AGATGTGAGTTGAAAATGCGAAGAACATTGAATTCAA GCACTTGGAGTCCCGCTGCACCGAATATGTGGTGGTA CTTGACATTGCTTCAGGATCAAATTGTGCGCGAA GCACCGTAAATTAAATTCTTCAGGATCAAATTATGTA ATTACTATTCCGACAATTACGAGTTCCAAAAGAATCTA CGCATGTAGATAATCGGATCGAACTAAGTATCATGGGT ATTAGGTTCTGGATATCGAAGATGCTCCAGTTAGGATT CTTCTTCAATAAATTGAGTGCATTAGTGTACTACA TCTATGTTGTTGAAGACAAACCTAATTCCCTGGCATT TATGATATAATTATAAATTCAATTGTTCGTGGTCAA ACGTCAATGACTTACTTGTC
Or3c	GATATTTTTATTGGTAAATAAAAATAATAACAAATCC TTTGTCCCCCTTTTTGGGGGGTAGAAGTTATAA TAAACTTGTATTCAATATCGTTATTCTTAAATAGTT TTGATTTTTTAAACTTCACCCCTTAATCCACT GCACGAATATACAATAATGCAGTAACGTAAATTATTTC TGTGATCTTCGGAATTCTAGCATTGAAAAATAATTAC TGATTATTTTCATTCAAATTGTTATTCCCTACTTGAAGAA AGATTATTCCAAGATAGACTCATCACCCCTGCACATACGT AATATATGTATGCTCCAGTAGAATAGTCTCGATGCAT TAGTATTTCACGGAGTACTGCGAATAAAAGTTGCTGA GCATTTCCCTCGTGGCGGTGAACCTCTGCGAGTTGAA AACCCACCACACTCTACTATTACCTCTGGAAATGTCC TGAATCGGCTGTGCAGGCTAATCAATTATGAAAGCAGA GGATGAAACTTCGGTGCAAGCTTACTGCAAACGTACAG TGCATTTCTAGTCTCGAGAGAGTGCATCACACGATGT CAAATACTCGGAAAAGGACCCGGATACTTCTTCCTCA AGTATGCAGATTTCATATAAATCTGTTACGAAAATCAG GATTTATTGATGAAAGGGATATCAAATAAAATCAAC AAGGAACCCACTATATGGGAAGTGCTGCTGGTTCTGAC GTTTCCACTTGCAGTTTCAATTATCATTGGAATT CGCAGCGTTGCAGTACTAGGATCGGATACGGGATT TGTAATTGCTGTTATCAGGCACTCTCACTGGTACTTT

	AAGCATGTCAAAGGTTGCGATACTCACGTCCCATAGAA AAGTCCGTGAGCTTCTGCCTTGTCTGGCTTG AAAAGTCTATAGAGCGACCAGAAAACGTGGACATTATG GTGCAAATGGCTAACATCGAGCGTCTTACCTGAGCAAATG CTATGCCGCCACAGTAGTGATAATGTGCAGCAGCTACT GTATGAATCCCTACGTGTCGTTACACAGTTTATT ACCAAGACGGCAAACAATTGTACAACACTTACTGCTAC TACTTTCCAACCGTCTATCCTTTGATCTGTATATT CCAAAATACGTAGTCTGGATCTTATTGAAACAAGCCGTC TGTCTCCTAACATGACACTCATTGGATTGCCTGCGATACA CTCTTCCTATGTGCGTACGCATCTGCTATACAATTG AAATTACGACGTGACCTGGAGAAGACTACGGAAGTA GACGAATTACGTGAAATCGTTAAAAACAAATCATACT CTTCAGTTGAGTGAAATATTAATTATTGTGATTACTAC TAAATTATAACAAGAACACGTCATAACCTTTATTGAT CTTGCACACGCTGGAAAATATTCAGTC?TTTACAGA CAGAACTCTATATCATGCAGCTTACGAATGGCAGAT CGTGCAAGAAATAATCCATCATATTTTAATATTA CGCTCGAAAAACCATTCACTGTACAGCTTACCACTT TTTCCAGTTGGCTAGTTCAAATCACGACGGTAGGCCA AGTTTCTATTCACGCTTTGAAAACAGTAACAAGCGA ATCAGACAAAGTTATATGCTCGTAAATAATTCACTACT GATGACAGTTACTTTGTGTGATAGATGAAGCATGTATC ATAAAAAGAAAAATAATGAAGACACTCGGTAGTGAGC ACAATAGAGAAACTACGTTATACATATTAAAAAAAT AACAAATCAAGGTAGATTCACAAAATTACTCAAAGCGAT AAGAGCTACCGGTATAACTGGGAGTTGGGTGGAACAG GCCCAACTCCACCAAGAACGAGAGCTCTGACGGAACCT ATCAGACGAGGCAGTTAACGGATCCTTCGATTTGG GGACGCGTAAATCGAGAAACGCAACCGTAGGTGCTCTT TGGGGTCGCGTAAAATCAGCAAACGCAACTGGATACAC GAACGGGAGCGGACGGTACGGAAATGCACGGCCGCTC AGGCTGCGTTGGTAGAGAGAGGGTCGGAGTAAGAGTCCGG CAAATAGTGCAGAGAGACAGAGAGCGACGAACGAGAAC GTACAGAACGAATCTA
Or3d	AATTAGTCATTGCTTCCACGCAGAGTCTTATTATTGTCA GTATCGTCTCGGCACTGGAATGCCGTTGAGAAAGTTC GAGAAAAAGCTCGCTGCGAATTATATTAAAAATAGAA GAACCATGTATGAAGCACACGCTAACATTAATTAAA ATTATATGGCATATATCCAAACGATACTGTTCTCGAGG CGTGGTACAGACTGGATTGCAGGTTGCGACAAAATTAC GAATTGATAGACCGTGGAAACAATTCCCTTATGAATAGT AATGTGAAAACCTATTCCATTTCCTGTTGCAAATGTC ACATTCCCTATAGAATGGTGGAACGAGAGACTTAAACGA GCTGAAGCATTACTTATTCCCTGAGAATAATGATCAGTT

	AATTGTATGTGATTGGTATCTGCACTCACCCATAATGT ATTATCGACATCAACGATTCTCGCGAAGCTCTCAGTT GCGAGCTCGTACTGCCAGAAAGACTTTACAAAAAAAG CAACGGTCGAGCCTACCTACGTAAAAGTAGAACATCGAG ATATTGCATTGCTGCACTTAAACCATTACGATGACGGT ACATCTCTCACCAACTGGAAATTGCAAAGGCCTGGAAG GTCAAGCCTGTTACTCCTGGTGCCTCGCAATTGCGCA CATTAATGGTCTTCACGGGAATCTGGCCGATGGAAGCG CCAACGTTCTATTGAACGTGTGTTATTATTACAACGCA ACAACGTTCACCCCTGTCATTGCGGAATGATGGCCGGC GCTATCAGTGTGATGGACAACACTACGATCTGCTCGTGG CAATCTCAGCATAAATCTGATATTACCGAAATCTTCAT AAAGTCATTCTGATAAAGATTATTGAAACCAACTCTC AAGAGTACTGTCGGTCATGAAATTGATTGGATAAGTC TAAAGGGAAAGGGTCCCATTACGGAGACGTACCTCAA AGCGAGAATATTATGCTCTGCATGCCAATTCCAAGG ATATTTCGTCGCCTACACCGCCCTGCACCTTGGCTT GGACCGCTACAGTGGTGGCGGAGTTCCAGAAAAAGT TCAAAAATGCAAATAGATGCGAGTGCATTCCATGCC CTCTTGGTATCCGTTGAGATGCACTCTACTCCAAATT CGAAGTATACTATACGCCAAATATGCTCTATTATAAA TATCTTTGCTAGCTGCGTAACGAATTATGCTTGGCTT CTATTAGTACGATCGTGTATTCAATCATATCGCATA TTTAATTGTACGCATAACTATTATCATTGCTATAGA ATCGGGTAATTTAAACTATTCCCTCAAGTTTACTCCT GCTAATTGCGATGCTTCAACAGATACTAATATATTGGT TACTGGGGATTATTGTCATCTAAGGTGAGCCGATTGAT GATTATTCTTTGGGGAAAAATCTGAATTAAAGAT AAGACAACATATATTGTAATATTAGTCAGGCCATTG AAGTGCATATACAAAACGAAATGGTACGAGTTGCCAC CTTCGCTAAGTAAAGCCCTAATGTTAATCGCGATTAGGG CGGAACGGCCGTTGGCGTTACAGCTGGAAATTTC CTATGTCTTGGAGAACTTCACGCAAGTAAGTAGCCACT GTGCTAAGCTGCAAAATCGAGTAGATCTGGTACGAAAA TTTGTGTAACCTTCAGAAAACGGCAGCATCGTACCTCT CGGTGTGGCTGTTACAAGAAGTAAATTACAAAGAA AAAAAAAAAGATGTATCTGTACGTACGTTACCTTC GCTATTACGATAATAGTAAATATTACAGTGACCAAGAGG ATATTACTAAAAGGGATAATCTGGTCTCTGGTGAATCA ATTGACTGGAGTATGGATTACAAAATATATTATAAAAT A
Or3e	TTAATTAGAGCAGAACGATTATTATTAATTTAC TATAAGCGGCAATGGCATATCATATTCTCGAACGATCA AAGTATAAGAAAACGAGTCTCACAGGATAATAACA ATGTAATTACAAGCACAGAACATCCAAACATCGTATCAGA

	<p>GAAACTCTCACTTGAAAACACATTACGAATGTGCAACT  CAAATAGAACGGTATATCCAACATGCAATCGATGTT  ACTCATATGTTGCAAATAGAATTGTACCTTACACTCGTA  CACGTGCCTTCCCACGGTACAATTACTTGAAAGTCT  ATGAAGTCAATGGCGACGCAACCCTTATGCCTGTAAA  GAATCACGAAGCAATTGCAGTAATTATATAAGACTA  TACTCGTAATGACAAAGCTCCGTCTGTGAACAAAAAA  AAAATTGAGAAAAACGTCAGTACAGAATCGACCGTGA  AACAGTGAGGATGGAGCATAAAAGAGGGATGGGCCAAA  ATGAAAAGTGTATTCAAAATAAGAATTACGATACGGA  CGTGAATATGCGATAAAATTAAATCGATGGTTATTAA  AACCAATTGGCGTTGCCGTTGGAGTTACGTCAAA  GAACCGAGAGAATTGTCACGATAACTACCGCTGTTACG  TGTTGCCTTTAATGTGTTCGTTAACCATCCATGTT  GCATCGAAATGTTTCGTCCAAAAGGATTAAATCTA  GACTGGAAATGCTGGACCTTCAAGTTTGTCATGG  CTGTTATTAAATTCTTGATTGCGGTAAAGA  AATTAGATTGTATCGATTCCGTCGTTACCGATTGGCG  AAACGTCGACGTACAGGAGGAACGTAATATTATGTTAC  GGACGGCAAAGTCTGCGCGATTATTAACGCGTCTGT  GCACTCTTATGTATTATGGGGCATTAAACTACTACTT  ATTTACCACTAACGACAGCCAAGGCATTATCGACTGAA  AATGTTACCATAGAATTCTACCTATCGTTGCAATTAA  ATACTGTTGATCCGTACCGCCACTGTTTCGACATC  ATTTATTCTGCAATGTTATCCGCTGCTTTATATTCA  CCTTGACGTCGGGAGTGTGCAGCTGGCTGCGAATTAA  TAATTGATGCATGTGGACAGTGTCAAATTATTGGATTAC  TTTGGAAAATCTCGTCGACGGTAGAGGAAATACCTCA  ACTACTCTGAGAAGAGAATAGGTGTTGTCATCGTGC  ACACTTGCAATTGCTGAGGTTGAATTAAAGATTATG  TACATTATCTCGTGGGTTGAACCTAGATTAAAAA  ATTAGATTGTCACACGCGTGGAACAAATCAGTATGTT  ATAATTATAATTATTAATAAAATCATAATAAACTATCA  CATATAATACAGTGTCAAAATTGGAGAAATATCCTAT  ATGATCGATTGGTATCGCATCCAGGAGGCCAAGCCCG  ATTTTAATATTGCTAATTGCTATCGCTAACGACCAAGT  AACAAATCACAGCTGGAAAATCGTCCAACGTCTTTCC  GTGTTTGTATAAAAGCTGCATTAGCTTATCTGAATATG  CTTCGAAAGGTGACCACCATCAAATTAAAGTATTCAAAT  AACATTATAAACATAATTACTCTAACGAAAGAAAAAAACAA  AAACCTAGCAAACGCATTATCACATGAAATTCAAAT  ACCTGTTATTACTGTAACATGTAATTGTTAACGAAATG  TGTTGTTGTGAAGTCGTCTTATGGTCAATTCTTCACCT  TCGGATAAAACTTATCCTGCTTATAAAACTCTAAACTG  AAAAATGATTGGTTAACGGGGATTATCCGGAGGAAT  TTTATCCGAAAGTGAAGAAATTGGCCATACGTTCTAA</p>
--	---

	ATGTTCAAACTTTATTGTACAAATATGTATTCATCG CCGCATCACCTAGTCACAAATCGATTAAGATAACAATA ATAGACTGGCTATATAAATATAGTTTACCAGCAACTTA AAATTACACTTCTACCCTGTTCCGTATACATGTACGAA TTGAATAATGAACCTTTAACCTCTTAGTCAACTTGAA TTTGTCTCTATGGATCACGTAACGATGTGTCCAAATTAT TTGTCCGGTTACAAGTTAAGTA
Or3f	GCTCTAAATACTTCAAAGTTCCACATAACGCCACAAAA GTTCGTATCCGGAGCACCCGGTACATAAGTGAATCGTG TATGACAAACTCGTATTATGATAATAACGTTAAAGTATG CGTACAATTAAACATTAGTGCTAAGAACATCACTGGCAT ACCTAAATATTCTCACAGCAGTTACTGTAATACAAGATA AAATAAAATACATATTACGAGCACAAATCCGGTAGTC GATTGTTATATCAAACGTACTCTATCTAGACCTTATAGT GAAGTAAAACAAAAAAACCACTACAATCGACTCCT ATCTTGAAAAAATTGTACTCTGCACTCGTACACGTGTCT CTTCCCACGATATGGTAATTCCCTTGCACTCCACTAAT AAATCAATTAAAGCGAACCCCTTATCCCCACAACGCC CACGATGCGAACGCATTATGAATATATGTCTATCGA GACGAAGCTCGTGTCTGAATAACATTAAAAAAATT CAGAATCATCAGAGAACCCACCGTCGGACATCAAGGAT GGACCACGAAATAAGCAGTTAAATCAAGACTACCGT TCAGAATAAAACTTGACTCCCGGTGAATACGCGATTA AATTAAATCGCTGGTTATTAAGCCATTGGGATTTGGCC GTTAAATTCTCATCACAAATTGACAGAGGAATATCGT AATTCTCCATCCACTGTTGCCTCCTGCTGTTTCGTGA TATTGTCCTCGTGCAATGTTGTCAGTGAAAAAGATT TTAAAGGAAGACTTGAGATTGTGGGACCCACGAGTTA TTATTATGTTGTTAAATATTTTCTTATCACTCGTG GCGACACTCTAAAATGTGTATCGATACTATAATTAGTG ACTGGAGTAATGTTCAAGCAAAGGAAGAACGTAAAATA ATGTTCAGAAATGCAAAGATTGCTCGATTATTACAATA ATCTGCGTCTCCTCATGTATTGCGGTGGAATTTCAC AGTATTGTTACCTCTGATAACCGCCAATCGTTGACA AATGGCAATAACTGACTATTAGAATTCTGCCATATCGA TGCAATTTCATAATCTTGATCCGTATAGGCGACCAATT TTTGACATCGTGTATGTTGTCATTGCTCTGTAGTGT ATTATGTATTCTATCACAAACGGGCATCTGCAGCTAGCTG CAAGTTGTGATGCATGCCTGTGGACAGTGCAGAACATCG TTATGTCACCTTGAAATCTTATTGACGACAACAAAG AATGCTCTGATATTGTGGAAAGCAAGTTGACTACCATT TTTGCAACATTGCACGTGATCAGGACTAATTACGTA AAAGAAAATGTTCATGTGTATCATGAATTACTTGGA TAACTGACGTGCATGACAGTGCCATCAAATTGGAGAAG CATCATACATCGATTGGTATCGCTCCAGGAACACAA

	GCACGATTCTATTGCTGGCGTCGCAAATCGACCAAGA CTCACAGCTGGTAAATGGTCCAATTCTCTTTCCATGT TTCTGCAACGAAGCAGCAATGGCATACCATTATCAG AACAGTCACCATATGAATATAATAAAACCTGTAGCCTA CAAGATAATATAAAAGTATAATTACGAGCACAGAATCCA GTCGATTGTTGTGTATAATATACATTGTATATCGAACAT ATCATCTCCTAAAGGTATTATAATAAAAGAACACAATC TGTGTCCACTGGCACAATCGATAACTCCTATCTTGAAA CAGAATTGTACTTGTATTACGCATGTACAAGTGTCTCT TCCCACGATATGGCAATTTCATACTCCACGTAAAAAAA CAATTGCAGCCCACCCCTTATGCTTACAGAGTTTCACG ACGCTTATGCACTACGAATAATATATAAGTCTATAGGC GTAGAGACAAAGCTCCGTCTCTGAACATAACAATT AGTAAAATCGTCAGTAGAGAATCGACCGTCGGCATCA AGGATGGACCACGAAATAGAGCAGTGAATCAAGACTAC CGTTCAGAAAAACTCGACTCGGACGTGGAACACGCGA TATTAAATCGTGGTTATTGAAGCCATTGGCATTGGC CGTTAAATTATCGTCGACTCAATTAAAGACTAGTATCAG TAATCTCTCAATTGCTTGCCTGCTTCTATTGCTCTTCAT GATGATTCCGTCCATTATAGAAATGTTGTTGGAAAAAAA TTTTAA
Or3g	TGAAATTAAAAATTAAATTATTATTTGTAGGATTGAA AAAAATTGTCTTAATTGCGTAGCGCTTATACATTCAAT AGCATAATGTTGCACAATACATTATAAAACTCAATATA ACACGGAGGTATTATTGTCTGCTTACGGCCATCGGT ATCTGATTCTATGCGCATCTACGACGCGCAGTATACGT GACTGAAGAGCGTGCTGAGGGGAAGCCTCTCCTCAAG CCACATTATGCGTCAGAATCGTTGAGCCGGGTGT ACGTCGACACCCCTCTAACACGGAAACAAATCATAAAA TATGAACAATGTCCAATGCGCATGCCAGGTGGAATT GCTCATCCAACCTCCAGCCATAAGCGTTCTCCAGTTAA GATTCAAGCTCGAAACAACATGATGGAAATAGAATCG GCAAAAGGATTAAAGCACAAAAAGTACAGAGAACAA AAAATTCAAGACGACATAGAGTATGTCTAAATTGAAT CGCTGGCTGCTGAATCCAATTTCATTATGCCACTCGT CACATGTATCAACACTCAAGAAATCAATTATTATACGA ACAATGTGCTGGTTCTCCTGGCGTTCTAACATAATCCC ACCAAGTCTGCATACGATCCTCGTACAGACGGATCCAA CGTGAAGTTAAAATGATGGACCTTTCTCGTAAT GGTTATCGTGAATATTGCTTCTCGTCTCGTGC ATAAAAATATGCGTCGATATGTTGTACAGACTGGCGC AACGTGAATACGGCTGGATCATGATAAGTGCAAGGAT TCTCGGTATTCACTGCTGCTCTGCACACTCTCATGTAC GCGGTGGTTCTTACGATTCTGCCACTGACAGCATCCA AATCTGTATCGAGTCCGCTACGATAAGGGTGTCCCGT

	ACCCCTGTTATTCTTATCTCGATCCCCAGGTCACTCC TACATACGAAATCGTATTTTGCTCAGATCTGTGCAAC ATTGTCAGGTATTCCACGACATCCGGAGTCTGCAGCTTG GCTGTCGTATTGCAATGCACGTTATGGTATGTCAAG TTTGATGAGATTGGACTCGTCGGCGACAGAGAGA AATCATCAACTTACACCAGAGACTGACCAATCTGTTG TACGTCACCTGCGATTCTCAGGTGAGAATTTCACAGTA ACAGCAACTTATATGTACAATTAGTGCAGCTTTTC ATTGGATGTTCCGGATTCATTGCAGGCTATATCTGC ATACATAGAGATCTCTATTAGGCATTCAAGGAATAAT ATGAAAAAATATATGTTTATGCGACAGTGGCGATCGG ACAGGCGGCATATATGACAGAATGGTACAGATTAGAAG GGAAAAACGCCAGTTAATTGTAAGTAAATTATCATCTCAA ATCGCCAGTATTCTGACAGCTGGAAAAATGATAAAACT TGTCTTCATGTTCCAGGTGATAAAATCATCTTAGC GTACCTGAATATTTACGTCAAGTAACGATGTAAGGTAT TGCAAATTCAAAGGAAAAGCATGTTAGTCATGTTCT CAGTCTACACTAGTCAACGTAATCCAATACGGACACGT GAAATGTTATTTTATTTAAAAGAAAAACCAATTACA AAGTGCAGGAGATCGATACTAAATATTATCTGGTAA AAAATTGTCAACTCTGCAATATATTCTTCTCATAACG CAGCAATTATGCAACATGCGAATTCTTACGCCAAC CCGTCGCCACGAACCTATGGATTATGAAGGAGAAGATC AAACGTGTAAGGACTCTGCTCTAGGAATTCAAATTGT GCTTCGTCAGTCAGCAATCGACCAAGCTGTAAAGATGG GACGGTTATTGAACAGAATCACAGAAAATGTCAGAAAG AATTACAAGTCCAACGTGGAGTACGCCATTAAACCG CTTGGTTAAACGCAATAGGGATATGCCCTTAATTG TCGTCATCGAAATTGACAAATTAGTATCAATAATCTCC CCGATTATCTGCTGCATTATTATCATTGAGTAATT CGTCCATCATTGAATTGTT
Or3h	AAGTTTCGCGTTCAGTTGCTACCGCATGACATT AGCATATAAAGGTATCATTACTCGCATTATCTATCGACC ATGCACAGAAATTGCTTCACTGGAAAAAGAGAAATAT TATGCATGCAGCACCGCAGCCGGAGACGGCAGGTGCAT ATGAAATATGCACATATTGAAAGGAAATTGTTGCAA TGCTTCGATTTGATTGGACAGTGGCATCGTATGACCAA TAGGAGGATTCTGACAATTGTTGGCACCGTTGCAACTG TTTATTTCAGTTACACGTAGTGAACCTGGACACAAA CAATTGCGTTACGATGCACGTGAGTGTGAATTAGACC GTATATTGCAAAATTGCACTTGAATAACTCCACGTTG ATTACTTTCAATTAAATTAAATTGCTATATTACTC TCGAGTTGTATATAAGTTTTGTACTCACGTACTGCA GTCACAAACGTCATGCATTATAGTTAGAAAAATTATT CTTAGGGACAAGACTTCGATCGCGCCGAAATATCATG

	AACTGGAATCATTGGCTCTCGCGATGCTCGGATTTGG CCGGAAAAACCCAGAGACATTGGTTCTGGATAAACTT CGGTTATTTGCGTATCACATGACAATGGAATACGTCGA TCTGTTCTCTTATCGAAATCTCGAGCACGTAATCAT GAACCTAACGAACATGGCGTTTCACAAATTATCCG CATGCTCATGATGCGAGTATAACAATCGTCAATTAGGAG AATTAATAATGGAAATGAGAAAGGATTTCAAGCTCAC AATTACAGATCCGTGGAGCAAAAATATTCTATCGTAT TCAAAGTCGACGTTATGAAACTTTAATGGCGTTGTT GCACTAACCGCATTCTCGTATTACTAAAGCCTATACTT GGAAATTGGGAAATGGGTAAATGGACATGCTTAAGTAC CAATTGACGTTAACTTATTACCGTACCGTTTACTTA CTGCACAGTGTCAACACACATACTTATGATAACTTAT CTTTCTCATCTTCCATTGCTTGTGAGTGGTTTGGTC AGAGCGCAGCAGATTGCTGATGGTCACGCTGGTTTTC ATGTTGCGGACAATTGCTGTGCTAACGTTACGAATCA GCATCAACGACCCGTCCAATGTCAGAATATAAGGAC GTCGTGATGACTCATCAGAGACTGTTGCGGTGAGTTGA TTATTGGACCTAAACTTATTGTTTATTACTGTGTT TAGAGTACCCGAGTCTACGAAGCTTGGTATGATTGTAAT TGGTAAATATGCCAACGGAAAATGCGAGACTTATTCTTT GTATGTCACGATCGAAAAGCCACTTGTTCATCTGGCA AATTGGAATTTTTTCTACACAGGTTAACGGCAA TGGCATATTATCCGTTTGCATCTTCCTGTAGCTCAC ACTGTCATGAATGCAGAATTATGCACTTACACATGTGT TGATTTTATAAAATGCTATTGCTCTATCGAATT ATGAATTTTACTTATTAAAGAATTAACTCGAGCATTAA AGATTAACCTACACACTCCAACCGAGCTAAAATT TTGAAATTTCAGGGTGTAAATTAAAAAATAAAG TTACAAATTACACATTATTGATCCTTAACGTAA CAAATCTTCAAAATTAAATTGCTTTCTGTTAGGTT CTCTCCGTCCTGCAGTAACACAGCGTTAGTGTCTGCATT CCATCTTTGACATGAATCTGACTCCAAAAGATTCTT GAGTTACTATTATCGTTAGTCTGTCTCGGGATT TAAATTCCAAGAAAAGAATGTATTGTTGAACAAA AAATTTCACGAAAATCGCGAAACAGCACCGTCAT ATTCCAAC TGCAATTGAGAGGAATGACAATAAAAAAAA ATTTTAAAAATTAAAAATTTTTTAAGCAGTTAA
Or31	TAATTTCAAATAAAAGTGGTCGATACGTTACAATTTC TAGAGACAATAACCACAGCGCGATCGATCTGAGAACTT TTGAATTAGTCTCCAAGAAAATTCTACAGAAAGAAC AAACTTCGTAATGAATGTAAGAGTGGAGAGGAATCGCT TCAGTTATCATCCAGAGATTGATGAGTTCCAAACGTGA AATATGTGCAAGTTGACTTTAACATAAAATTATTGA AGTGCATTATATGATATTCAAATTCTTTAACGCGGA

	ACTTACGATACTTTAAGATTAAATATCAATCAATCATG TATTCGAAATTAGGAAACTTAATGATAGACTCTGATT ATTATTTAGGTCTGGTCATTAATTGAAAAGTGGAAATT ATTTTTTTATCGTCATTGTTAGCCATGTATATTGT AAAGTACTTGCCATTTCATACTATGTTTGTACTTCATT TTTCATTAATCATCACGCATCGATTGCAACGATAATCG CAATACGAAATTGCATTTTACGAAAAACAGAAATCT CATTATTCAGGATAATAACGATGTACCTAAAATCGTT TTAAATGGAACAAACTATTCTGTCTATTGGTGGAAAC TGGCCCCTAGAACAGCTTATTCAGATTCTCCATATGG ATGTCATTCTTACCTGAATATCAGCCTCTGTATGTG GATCTGTATGAAGTTTGGCAATTGGAACAAATGCTG CTAAATCTCTCAGACAGTGTGATACAAAGCTGATACTT GCGAAGCTGCTGCTCTTCGATTCACTGAACCAGTAGCA CGTTGATTACTGACGCCAAGAAGATATCACAGCCGA AGAGTTGGAAGTCTGGAAGAGAAAAATGCTTCTGG AATATTATCAGCGAGGCAAAATTCTATCAAATAACA ATGCCATGTGTTGCTGCTCACGTATACTTCTTC AAAGGTTAGAAACATATCTGTTCTCAGGTAAAATGAT CAATAACCGAATTGTTAGAGTACAAAGATAACCGAA GCGTGTGCTCAATGCACATGGTACAGTATGCCACTGATC TACCAAAAAGCTTAATAATGTGCATGTTATGTGCACAA AGGCCTTACAATTGACAGCTGCGAAATTACGTATT TCTTAGACAGCTCAATGTGAGTCGACTTGGAAATT TGGAAATTGACGAAATGAATTTCATTTGTACAATT TTGAATTTCAGGTCAATTAAACATCCCTCGCT TACGTATCCATGTTACGTACTGTGGTATAATAATGCAT AGAGAAAAGTGTACAAACATAATTAAAATGGGAAAT GATGTGAATGGCAATTGCAATCAATTATTTCAA ATACGTTTCGTTATCGCATCTGAAAGCTATCAAAT GGTTCCCTCTAACAGTCACTATTATAAGAACACT TATATCAATAATGGTAAAGA
Or4a	GGATGCTGCGTATAATATGAAGTGGACTGAGTTGTCTGT AATTGAAAGAAAAACTCTTGCATTATCATTCAAAGCA CCAGCAGACCAGTAATATTAAATTGCTTCACTATTA GTCTGCCCTCGACGCATATGAATGTAAATAAAAACA GGTTTATTACCTTATCTACGGAAGAGAAATTAAATAACA CTTAATTTCGAGATTCTAGCGTCATATCGACATACAA CTTCTCCAGCGATTCTCCATGGATTAGTTGTGGCAGTA GTCTCTTATTCTGAAATCAATATCTTCGAATATCCCGC ACCTATAGTTACTGGTTATCATAAAAATATTATTGGA GAATGGAAGCCAATCTTTATTATTTCATGTAATAAT GCCTTACAAGGAAAACGTTAAGCCAGTTGCATAAT GTCAGTGCATCCGTTGCATCACTACAAAGAGAATAACC TAACTATTAAATGAGGTACACGACAAAGGCTTCTTCCA

	CTACTATTAGTATCCGATAATCAAAGAAGAACAC CATATCGCAATGCGTATTTGCCAGTGTGTTGTAATT TTCAAATTCTGGGTCTCTGGCGACCAAGTGATTACTTA AGCTGGATGAAAAGTCTACAATATCTACAGCTTGCTA ATCGTCGTTATAATGTACAGTTCATGTTATCGAGTTT ATCGACGTGTTCATCAATACAAAAAGTATTGATGATATC ACGATGAATTCAATTGCTCGTGACGTTGACTAACCGCG TGCTGGCGAGTGGCAAAGATTTGGCGGGACGTGGGAA AATTTAAAAGTGACAAACATGTTGACGTCTGATTATTG TGTACCAGTTGATAAACGGGAAGTGTATACAAGAACTG ATAAAATCTTAGGTGGAATACACTTCGTTATGTAATAT TGGTTCAGATAACAGCTGCACTTATGCTAATTGTACCCC TCTTCAATGAAAGTCGGAAAAGGATTTACCATTAGA GCATGGCTACCTTATGATTATCTCTTAAAATTATTTT GGTTATCCTATGTGCATCAGTGTATGCCAGTATGGCTA CAGCTTACATAATGTGGCTACTGATAGTTCATTCCG GACTTATGATACAAATATGCTCTCAATTGGACATTTGA AATATCGTTGATCAAGCTGCCACATTGTACAATATCA ATCACCGAGATGAATTGGAGTTCTTAACTCAGTGC TTTACACTTACAGATTGCCCGGTAGAGAGTATTCT CCGATTATAATCGTCAGTTGCCTAGTGGCGTTGCA TTATGCTCCAGTGTATCAGTTATCGAAACACAGTGT GCGAAATTATGTCGTTGACACTTATTACTTGTATG CTGTTCCAGCTATTTGTATTGTTGGTACGGGAACGAG GTCATTCTGGTAGATCCAATGAGATGCGGTATACGAAA TGGATTGGATATTATTGGAGAAAAAGGATTTTAATGA TAATGAAACGAAGAAGATCAATTCAAATCAAAGTGGA TATTTATTGCCCTATCTCTCGAGCCGTACATGTATTAA AAGCATCATTACCGCATATGCGCTGCAACAAATTCAA ATTAAATTGGATCATTCAACTATTACATTCCACGTATT ACATGGTCATTGAAAGGAATCGATATTATTACCTAAG ACAAACGATCCCCAACTGCAATTACATAAAGGCTGTT ATTCAAACATTATAGATGACAAAAGACAGTTGTTGTG AAAAAAATTATTTGTTAACTTATACACAAGGAAGTCG AAATGATAATAAAGGGTAGACAGTCTCAAATACAACAT ATTAGGGAGGAAATCATCATCGAGGACGTTCAGTCAG TCAGTACAAGAGTCGACGGACAAATTCAAATGCTA AACAGTCTCTGAGTTTACTGTTCTCAAATCTGTATT AGATGATCAGAGTCATTGTTGTTAAAATCTTTATGG CTATTACACAACATTGTTACTCTCATCATATCTCTG CCGTTGTTGCAACTGTTGACTCCAGATAATGATGACT TATTTCTACCTAATTCCAAGGCAGATTGGCGCTAGTTGT AAAGTCATGAAAACATTAAAAAGGGAAAGACAAATA ATGAACATTGATGAATGTGTAGTTGAAGA
Or4b	ACGACAATTAAACACTTCAAATTGTTACACAAACTG

	TATACAATTATGACTGTGTCTAACATTAGTTATTAT ATTCAAATATCTAGAATTATGAAATATTGTCAAAGTAT CGTTGCGTTACACAGAAATTCTCCAGAAAATATCA TTGAACCACATGGAACCGAAATACCATTTCAAATTCTC TGTAGCATATAACATATGTACAATTGATTCATAACCCAT AGCATTCAACAATCGATATCATTGAGACTCTACACTTCT TGGTACAAATTATCTCCCAGAGAAACAGAAAAATGTCC AATGAATTCTTATTGATAATGCACGAAAATACCCCAA CTCGATATAACAGCATGAGCTACCGTTCAGCATAAAGA CCATCAGTAATAAAATTAAATGGCGTTCATAGTATCAATAG GGAACAGTAAGCACC GGATCAATGTAAAGACTATAGAT GAGAAATTATTAATGGAATCCATCATTGCTGCTCACCTT TGGGTAGCGACAGTCGCCAGTTGAAAATAGTGGGGCGC AACACATCTCGGACATGGAAATCTCCGTTGTGCTTAAG TTGTGGACATTAAGTGGTGTCTGGAGACCAATGCATTAT TGTTCTCCAGTGTCAAATCTTGTACAATCTTACAGT CTTTAGTACTTTACATTGTATAGTTCACATTTTCG AATTCTAGATATTGTATTAATTCGGGTCTCTCGATG ACTTCGCAAACACCGCCTTTACTTTGTCCATGATAA CAAATTGTTGAAAGCGACAAACACTCTGAAAAACGT GCACAAATTATTGAGATACATGATATGCTAAGTGCTGA GATATGCAGAGGTCAAACACAAAGGAGAATTATGC TTATAGATCCAATACGCAAATCTTGTCCATGATATTGGT GTCATGCGAACGTGTCAACTTTGGAATCGTTGCTATA TCACGTGAATGATCGTCACTGCCAATGAAAATTGGTT ACCATATAGTCTTCGTCAATTGACCTTATTTCTCTGTGCG TTTCTGTATCAAGTAGTGAATGAGTTGACTATTCA ATTAACGTAGCAAATAACACGTACATAACTGGTTAAT GATTGAGATTGTGCCAATGGAAATATTACAACACTAC GTTTGATTGAATTACATGAGGCCAAATTTCACAAATGG ACGAGAATTATTCAATTGACAGTCGGGAGAAAGATATTCTC AAAATGTGCATTGACATCATAATCATATTCAAGTTA GTCTATGACCAAAAGATTAAATTCTATAATTAAATTCA GATTGTTACAAGCACATTGGTTCTCGTCACAGCACT AACCCCTGTTAAAGCACGAGATATTAGTATTGAATTGG CTAGTGTGATTGTATTCTTGCAATGTTGCTGAACCT ATTTATATTGTTGGTACGGAAATGAAGTTATTAA GGCAAGTTGCTCAGTACAATATCGATTATGTCAATTGA AAGTTATCGGCTAACATCGCAAT
--	--

## ÖZGEÇMİŞ



### Kişisel bilgiler

Adı Soyadı	Gamze TAM
Doğum Yeri ve Tarihi	Sivas, Yıldızeli, Banaz Köyü, 03.05.1993
Medeni Hali	Bekar
Yabancı Dil	İngilizce
İletişim Adresi	Çorlu, Tekirdağ
E-posta Adresi	gamzecantam@gmail.com

### Eğitim ve Akademik Durumu

Lise	Kongre Lisesi, 2007-2011
Lisans	Cumhuriyet Üniversitesi, Fen Fakültesi, Biyoloji Bölümü, 2011-2015.
Yüksek Lisans	Cumhuriyet Üniversitesi, Fen Bilimleri Enstitüsü, İş Sağlığı ve Güvenliği (Tezsiz), 2016-2017

### İş Tecrübesi

BİOTMGD Tehlikeli Tehlikeli Madde Güvenlik Danışmanı, 2017-Devam	MaddeGüvenlik
Danışmanlığı	ediyor.
Hizmetleri A.Ş.	

### Sertifikalar, Belgeler

Formasyon	Cumhuriyet Üniversitesi Eğitim Fakültesi, 2015-2016
Diksiyon Sertifikası	Milli Eğitim Bakanlığı, 2013-2014
TMGD Sertifikası	Ulaştırma ve Altyapı Bakanlığı, 2017