

***POECILIMON SIMILIS* (ORTHOPTERA: TETTIGONIIDAE)'İN
DOĞU KARADENİZ POPULASYONLARI ARASINDAKİ
GENETİK ÇEŞİTLİLİK-COĞRAFİ DAĞILIM İLİŞKİSİNİN
MERKEZ-PERİFER HİPOTEZİ ÇERÇEVESİNDE SINANMASI**

**TESTING THE CENTRAL-PERIPHERAL HYPOTHESIS ON
THE GENETIC DIVERSITY-GEOGRAPHIC DISTRIBUTION
RELATIONSHIP BETWEEN POPULATIONS OF
POECILIMON SIMILIS (ORTHOPTERA: TETTIGONIIDAE)
IN EASTERN BLACKSEA REGION**

DUYGU PEMBE ÖKSÜZ

PROF. DR. SELİM SÜALP ÇAĞLAR

Tez Danışmanı

Hacettepe Üniversitesi
Lisansüstü Eğitim-Öğretim ve Sınav Yönetmeliğinin
Biyoloji Anabilim Dalı için Öngördüğü

YÜKSEK LİSANS TEZİ olarak hazırlanmıştır.

2014

Duygu Pembe Öksüz'ün hazırladığı "*Poecilimon similis* (Orthoptera:Tettigoniidae)'in **Doğu Karadeniz Populasyonları Arasındaki Genetik Çeşitlilik-Coğrafi Dağılım İlişkisinin Merkez-Perifer Hipotezi Çerçevesinde Sınanması** " adlı bu çalışma aşağıdaki jüri tarafından **BİYOLOJİ ANABİLİM DALI**'nda **YÜKSEK LİSANS TEZİ** olarak kabul edilmiştir.

Prof. Dr. İrfan KANDEMİR

Başkan

.....

Prof. Dr. Selim Süalp ÇAĞLAR

Danışman

.....

Prof. Dr. Nurdan Özer

Üye

.....

Doç. Dr. Ergi Deniz ÖZSOY

Üye

.....

Yrd. Doç. Dr. Yusuf Orhan MERGEN

Üye

.....

Bu tez Hacettepe Üniversitesi Fen Bilimleri Enstitüsü tarafından **YÜKSEK LİSANS TEZİ** olarak onaylanmıştır.

Prof. Dr. Fatma SEVİN DÜZ
Fen Bilimleri Enstitüsü Müdürü

Büyüdüğüm şehre...

ETİK

Hacettepe Üniversitesi Fen Bilimleri Enstitüsü, tez yazım kurallarına uygun olarak hazırladığım bu tez çalışmada;

- tez içindeki 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 yararlanılması durumunda, ilgili eserlere, bilimsel normlara uygun olarak atıfta bulunduğumu,
- atıfta bulunduğum eserlerin tümünü kaynak olarak gösterdiğimi,
- kullanılan verilerde herhangi bir değişiklik yapmadığımı,
- ve bu tezin herhangi bir bölümünü bu üniversite veya başka bir üniversitede başka bir tez çalışması olarak sunmadığımı

beyan ederim.

13/06/2014

Duygu Pembe Öksüz

ÖZET

***POECILIMON SIMILIS* (ORTHOPTERA: TETTIGONIIDAE)'İN DOĞU KARADENİZ POPULASYONLARI ARASINDAKİ GENETİK ÇEŞİTLİLİK-COĞRAFI DAĞILIM İLİŞKİSİNİN MERKEZ-PERİFER HİPOTEZİ ÇERÇEVESİNDE SINANMASI**

Duygu Pembe Öksüz

Yüksek Lisans, Biyoloji Bölümü

Tez Danışmanı: Prof. Dr. Selim Süalp Çağlar

Haziran 2014, 109 sayfa

Poecilimon similis, Retowski, 1889 (Orthoptera: Tettigoniidae), Doğu Karadeniz Bölgesi'ne endemik bir çalı çekirgesi türüdür. Bu tür, Fırtına Vadisi boyunca birbiriyle kısmen etkileşimde olan büyük populasyonlar halinde; vadi dışında ise Doğu Karadeniz Bölgesi'nin batı ve doğu sınırına doğru daha küçük populasyonlar şeklinde parçalı bir dağılım göstermektedir. Doğu Karadeniz Bölgesi'nin özgün topografik ve iklimsel yapısının mikroevrimsel süreçler üzerindeki önemli etkisi göz önünde bulundurulduğunda, bu bölgede alansal genetik ve morfolojik varyasyon çalışmalarının gerekli olduğu görülmektedir. Bu bağlamda, *P. similis* türü morfolojik ve nötral genetik varyasyon ile farklılaşmanın coğrafi dağılımını sınavan Merkez-Perifer Hipotezi'nin çalışılması için oldukça uygun bir organizmadır.

Bu tez çalışmasında, *P. similis* türünün nötral genetik yapısı ile coğrafi dağılımı arasındaki ilişki mtDNA COI gen bölgesi verisi kapsamında incelenmiştir. Elde edilen bulgulara göre, genetik varyasyon Fırtına Vadisi populasyonlarının olduğu merkez bölgeden, dağılım alanının doğu ve batı sınırını oluşturan her iki perifer bölgeye doğru azalmaktadır. Büyük oranda populasyon içi varyasyondan kaynaklanan tür içi çeşitlilik oranı verilerine göre,

Fırtına Vadisi ve İkizdere Vadisi'nin, *P. similis* türünün gelecekteki varlığı için büyük önem arzeden biyoçeşitlilik sıcak noktaları oldukları tespit edilmiştir. Bunun yanı sıra, merkez bölge (Fırtına Vadisi populasyonları) ile perifer bölgeler (batı ve doğu sınırda bulunan populasyonlar) arasında ve merkez bölge içerisinde yüksek derecede genetik farklılaşma olduğu görülmüştür. Ayrıca, doğu-perifer ve batı-perifer populasyonların, Merkez-Perifer Hipotezi'nin farklı önermeleriyle paralellik gösterdiği tespit edilmiştir. Edinilen sonuçlara göre, *P. similis* türünde anlamlı derece nötralliteden uzaklaşma ve uzaklığa bağlı genetik izolasyon örüntüsü gözlenmemektedir. Türün alansal genetik yapı örüntüsünün, büyük oranda, dağılım alanının topografik özelliklerine ve BIOCLIM modelleme yöntemi ile belirlenen iklimsel parametrelerin işaret ettiği değişken mikroçevresel koşullara bağlı olarak şekillendiği sonucuna varılmıştır.

Bunun yanı sıra *P. similis* türünde erkek bireylerdeki alansal vücut büyüklüğü dağılımı, ektoterm türler için iklimsel değişkenlere bağlı olarak tanımlanan, Bergman, Ters Bergman ve gradiyent-karşıt modelleri gibi temel vücut büyüklüğü örüntüleri kapsamında incelenmiştir. Sonuçlara göre, *P. similis* türünde vücut büyüklüğü varyasyonunu büyük oranda açıklayan mevsimsel sıcaklık ve yıllık yağış değişkenlerine odaklanılarak, tür genelinde gradiyent-karşıt modelin hakim olduğuna dair destekleyici kanıtlar olduğu görülmüştür. Ayrıca bu türde nötral genetik varyasyon ile vücut büyüklüğü arasında görülen korelasyon, dağılım alanındaki özgün iklimsel ve vejetasyon yapılaşması ile tür arasındaki etkileşimler ışığında açıklanmıştır. Sonuç olarak, bu tez çalışması ile *P. similis* türünün alansal genetik yapısı ve vücut büyüklüğü örüntüleri olası genetik faktörler ve çevresel etkenler çerçevesinde ortaya konmuştur.

Anahtar Kelimeler: *Poecilimon similis*, Merkez-Perifer Hipotezi, sıcaklık-vücut büyüklüğü modelleri, genetik varyasyon ve farklılaşmanın coğrafi dağılımı, mevsimsellik, mtDNA, COI

ABSTRACT

TESTING THE CENTRAL-PERIPHERAL HYPOTHESIS ON THE GENETIC DIVERSITY-GEOGRAPHIC DISTRIBUTION RELATIONSHIP BETWEEN POPULATIONS OF *POECILIMON SIMILIS* (RETOWSKI,1889) (ORTHOPTERA: TETTIGONIIDAE) IN EASTERN BLACKSEA REGION

Duygu Pembe Öksüz

Master of Science, Department of Biology

Supervisor: Prof. Dr. Selim Süalp Çağlar

June 2014, 109 pages

Poecilimon similis (Orthoptera: Tettigoniidae) is a bush cricket species which is endemic to East Black Sea Region of Turkey. The distribution pattern of the species is defined as continuous inside Fırtına Valley and as fragmented along eastward and westward from the valley. East Black Sea Region has a characteristic topographic and climatic structure that profoundly impacts the whole eco-evolutionary dynamics of organisms. Thereby, *P. similis* is an appropriate model organism to test Central-Peripheral/Marginal Hypothesis that has statements about the versatile interactions between the genetic-morphologic structure and the geographical range of species.

This study unravels the neutral genetic variation and differentiation patterns of *P. similis* based on COI gene region data. According to the results, the genetic variation reduces from centre (Fırtına Valley) to both peripheries (east and west limits of distribution) in the region. The variation profile of the species, which is mostly originated from within population, indicates that both Fırtına Valley and İkizdere Valley can be assessed as the biodiversity hotspots for the species. In addition, there are high levels of genetic differentiation between centre and both peripheries and also among the central

populations. This research also suggest two contrasting structures for peripheral populations with in the context of Central-Peripheral/Marginal Hypothesis. Results do not demonstrate a significant value for departure from the neutrality and the pattern of isolation by distance neither. The whole genetic structure of *P. similis*, which elucidates many departures from the general model of the hypothesis, is moulded by both climatic variables that are determined by BIOCLIM models and topographic factors.

Furthermore, body size pattern in male individuals, which potentially follows the countergradient variation, has strong correlations with temperature seasonality and annual precipitation rate. Besides, the relation between the body size and neutral genetic structure across the geographical range supports the influence of environmental variables on the eco-evolutionary dynamics of central and peripheral populations of *P. similis*. In conclusion, this population-based research assess the spatial body size and the neutral genetic structure of *P. similis* focusing on both molecular and environmental process.

Keywords: *Poecilimon similis*, Central-Peripheral/Marginal Hypothesis, body size clines, spatial genetic variation and differentiation, seasonality, mtDNA, COI

TEŞEKKÜR

Tez çalışmasının planlanmasında ve yürütülmesinde büyük emekleri olan danışmanım Prof. Dr. Selim Sualp Çağlar'a ve Dr. İsmail Kudret Sağlam'a, tezin sonuçları ile ilgili sunduğu görüş ve önerileri ile önemli katkılar yapan Dr. Çağaşan Karacaoğlu'na, laboratuvar ve arazi çalışmaları sırasında yardımları olan Dr. Arda Cem Kuyucu'ya, arazi çalışmaları sırasında sağladıkları imkanlar ve keyifli sohbetleri için İdris Duman ve tüm Otel Doğa çalışanlarına, moleküler çalışmalardaki destekleri için Prof. Dr. Celal Ülger'e, Prof. Dr. Fatih Şimşek'e, Araş. Gör. Sare İlknur Cihangir'e, Araş. Gör. Fatma Günerkan'a ve Araş. Gör. Serap Şenol Tuncay'a teşekkür ederim.

Yüksek lisans dönemi boyunca benden desteklerini esirgemeyen tüm dostlarıma ve de maddi ve manevi fedakarlıklarıyla bu çalışmanın yapılmasını mümkün kılan babam Hüseyin Öksüz'e, annem Ferda Öksüz'e ve kardeşlerim Onur Öksüz ile Özgül Yahyaoğlu'na en içten sevgi ve saygılarımı sunarım.

İÇİNDEKİLER

	<u>Sayfa</u>
ÖZET	i
ABSTRACT	iii
TEŞEKKÜR	v
İÇİNDEKİLER	vi
ÇİZELGELER DİZİNİ	viii
ŞEKİLLER DİZİNİ	ix
SİMGELER VE KISALTMALAR	xii
1. GİRİŞ	1
1.1. Genel Bilgi	5
1.1.1. Rastgele Genetik Sürüklenme ve Nötral Genetik Varyasyon	5
1.1.2. Darboğaz Etkisi, Kurucu Etkisi ve Geçerli/Efektif Populasyon Büyüklüğü	7
1.1.3. Gen Akışı ve Genetik farklılaşma	8
1.1.4. Mitokondriyel DNA (mtDNA) ve Sitokrom c Oksidaz I (COI)	9
1.1.5. Metapopulasyon Yapısı	9
1.1.6. Doğu Karadeniz Bölgesi'nin Coğrafi ve İklimsel Yapısının Türün Dağılımı ve Populasyon Dinamikleri Üzerine Etkileri	9
1.1.7. Genetik Yapının Coğrafi Dağılımı ve Merkez-Perifer/Marjinal Hipotezi	12
1.1.8. Ektoterm Türlerde Sıcaklığa Bağlı Vücut Büyüklüğü Örüntüleri	19
1.1.9. Model Canlı; <i>Poecilimon similis</i> (Orthoptera: Tettigoniidae)	22
1.2. Materyal ve Yöntem	26

1.2.1. Arazi Çalışmaları	26
1.2.2. Vücut Büyüklüğü Ölçümleri	26
1.2.3. Moleküler Çalışmalar	29
1.2.3.1. DNA Eldesi	29
1.2.3.2. Polimeraz Zincir Tepkimesi (PZT) Uygulamaları	30
1.2.3.3. Jel Elektroforezi	31
1.3. Analiz	33
1.3.1. Dizi Verilerinin Düzenlenmesi, Genetik Çeşitlilik ve Farklılaşmanın Hesaplanması	33
1.3.2. Vücut Büyüklüğünün Analizi	34
2. SONUÇLAR	36
2.1. Bulgular	36
2.1.1. Populasyon Genetiği Verileri	36
2.1.2. Vücut Büyüklüğü Verileri	51
2.2. Tartışma	60
2.2.1. Tür İçi Genetik Varyasyon	60
2.2.2. Populasyonlar Arası Genetik Farklılaşma	68
2.2.3. Vücut Büyüklüğü Örüntüsü	69
2.3. Sonuç	75
KAYNAKLAR	78
ÖZGEÇMİŞ	94

ÇİZELGELER DİZİNİ

	<u>Sayfa</u>
Çizelge 1.1. Örneklem noktalarına ait enlem, boylam, yükseklik verileri ile moleküler ve morfolojik çalışmalara dâhil edilen birey sayıları	28
Çizelge 1.2. Tez kapsamında kullanılan mtDNA COI gen bölgesine ilişkin primerler	30
Çizelge 1.3. Polimeraz Zincir Tepkimesi (PZT) döngüsü.....	30
Çizelge 1.4. Polimeraz Zincir Tepkimesi (PZT) çözeltisi.....	31
Çizelge 2.1. Haplotip dizileri.....	37
Çizelge 2.2. <i>Poecilimon similis</i> türünde populasyonlara göre haplotip dağılım tablosu....	42
Çizelge 2.3. Her populasyon için örneklem sayısı (N), yer değiştiren bölge sayısı (Y.D.B.S), haplotip sayısı (Hap. Say.), genetik çeşitlilik (θ_π) ve nötraliteden uzaklaşma	43
Çizelge 2.4. Populasyonlar arası farklılaşma, F_{st} verileri.....	44
Çizelge 2.5. Populasyonlar arası farklılaşmanın anlamlılık değerleri	44
Çizelge 2.6 Tür içinde moleküler varyans analizi (AMOVA) sonuçları	46
Çizelge 2.7. Erkek bireylere ait femur boyu, pronotum boyu ve eni ile temel bileşenler analizi (TB) sonucu elde edilen vücut büyüklüğü verileri.....	51
Çizelge2.8 Örneklem yerlerine ait yükseklik ve iklimsel verilerin standardize edilmiş değerleri	52

ŞEKİLLER DİZİNİ

	<u>Sayfa</u>
Şekil 1.1. Bir türün temsili merkez ve perifer popülasyonları	2
Şekil 1.2. Merkez-Perifer Hipotezinin ilk önermesine göre genetik çeşitlilik ve farklılaşmanın şematik gösterimi	14
Şekil 1.3. Merkez-Perifer Hipotezinin ilk önermesine göre lokal adaptasyonun şematik gösterimi	15
Şekil 1.4. Merkez-Perifer Hipotezi'nin alternatif önermesine göre lokal adaptasyonun şematik gösterimi	16
Şekil 1.5. Merkez ile perifer bölgeler arasındaki gen akış yönüne (simetrik/asimetrik) bağlı olarak görülebilecek farklı popülasyon yapıları	17
Şekil 1.6. Enlem ile merkez-perifer farklılaşması faktörlerinin genetik varyasyon üzerindeki eklemeli etkisi	18
Şekil 1.7. Genetik yapının coğrafi dağılımının değişen alansal ve iklimsel faktörler ile etkileşimi	19
Şekil 1.8. <i>Poecilimon</i> cinsinin dünya genelindeki dağılımı	23
Şekil 1.9. <i>Poecilimon similis</i> türünün erkek ve dişi bireyi	24
Şekil 1.10. Erkek birey pronotum yapısı	25
Şekil 1.11. Dişi birey pronotumu yapısı	25
Şekil 1.12. Doğu Karadeniz Bölgesi'nde yapılan arazi çalışmasına ait örnekleme Noktaları	27
Şekil 1.13. Arka femur (3. bacak) ve referans (landmark) noktaları	29
Şekil 1.14. Erkek birey pronotumu ve referans (landmark) noktaları	29
Şekil 1.15. PZT ile çoğaltılan COI bölgesinin jel elektroferez görüntüleri	32
Şekil 2.1. Popülasyonlara göre genetik varyasyon (θ_{π}) dağılımı	43

Şekil 2.2.	Tür içinde genetik farklılaşma (F_{st}) değerlerinin dağılımı	45
Şekil 2.3.	<i>Poecilimon similis</i> türünde uzaklığa bağlı izolasyon (UBİ) ilişkisi	46
Şekil 2.4.	Yükseklik ile genetik varyasyon arasındaki korelasyon grafiği	47
Şekil 2.5.	Yıllık ortalama sıcaklık (Y.O.S) ile genetik varyasyon arasındaki korelasyon grafiği	48
Şekil 2.6.	Yıllık yağış (Y.Y.) ile genetik varyasyon arasındaki korelasyon grafiği	48
Şekil 2.7.	Mevsimsel sıcaklık (Mev. Sıc.) ile genetik varyasyon arasındaki korelasyon grafiği	49
Şekil 2.8.	En kuru aydaki yağış (E.K.A.Y.) ile genetik varyasyon arasındaki korelasyon grafiği	49
Şekil 2.9.	En yağışlı dönemdeki ortalama sıcaklık (E.Y.D.S.) ile genetik varyasyon arasındaki korelasyon grafiği	50
Şekil 2.10.	Mevsimsel yağış (Mev. Yağ.) ile genetik varyasyon arasındaki korelasyon grafiği	50
Şekil 2.11.	Nötral genetik varyasyon ve iklimsel değişkenler arasında yapılan geri adımsal çoklu regresyon sonuçları	51
Şekil 2.12.	Vücut büyüklüğünün popülasyonlara göre dağılımı ve tek yönlü varyans analizi (ANOVA) sonucu	53
Şekil 2.13.	Yüksekliğe göre vücut büyüklüğü dağılımı grafiği ve korelasyon değeri	54
Şekil 2.14.	Yıllık ortalama sıcaklığa (Y.O.S) göre vücut büyüklüğü dağılımı korelasyon değeri	54
Şekil 2.15.	Mevsimsel sıcaklığa göre vücut büyüklüğü dağılımı korelasyon değeri	55
Şekil 2.16.	En kuru aydaki yağışa göre vücut büyüklüğü dağılımı korelasyon değeri	55
Şekil 2.17.	En yağışlı dönemdeki ort. sıcaklığa göre vücut büyüklüğü dağılımı korelasyon değeri	56
Şekil 2.18.	Yıllık yağışa göre vücut büyüklüğü dağılımı korelasyon değeri	56
Şekil 2.19.	Mevsimsel yağışa göre vücut büyüklüğü dağılımı korelasyon değeri	57
Şekil 2.20.	Yükseklik ve iklim değişkenlere göre vücut büyüklüğü için ön ve geri	

adimsal çoklu regresyon analizi sonuçları	58
Şekil 2.21. Merkez bölge (Fırtına Vadisi) içinde vücut büyüklüğünün yüksekliğe göre dağılımı ve korelasyon değeri	59
Şekil 2.22. Batı-perifer bölge (ER, YD, AY) içinde vücut büyüklüğünün yüksekliğe göre dağılımı korelasyon değeri	59
Şekil 2.23. <i>Poecilimon similis</i> türünde nötral genetik varyasyon ile vücut büyüklüğü arasındaki korelasyon grafiği	60

SİMGE ve KISALTMALAR

N	Örneklem sayısı
p	İstatistiksel anlamlılık değeri
Fst	Populasyonlar arası genetik farklılaşma değeri
H	Heterozigotluk
HT	Tür içi ortalama toplam heterozigotluk oranı
HS	Populasyon içi heterozigotluk oranı
Ne	Efektif populasyon büyüklüğü
Nm	Populasyonlar arası gen akışı oranı
p, q	Alel frekansları
D, Fs	Nötraliteden uzaklaşma değerleri
Y.D.B.S.	Yer değiştiren bölge sayısı
μ	Mutasyon
C	Sitozin
T	Timin
G	Guanin
A	Adenin
COI	Sitokrom c oksidaz I
mtDNA	Mitokondriyal DNA
dNTP	Deoksiribonükleotid
ddH ₂ O	Distile su
PZT	Polimeraz Zincir Tepkimesi
θ_{π}	Genetik çeşitlilik birimi
r, r ²	Korelasyon oranı
TT _D	Gelişim (development) için gerekli minimum sıcaklık eşik değeri
TT _G	Büyüme (growth) için gerekli minimum sıcaklık eşik değeri
Hap	Haplotip
Y.O.S.	Yıllık ortalama sıcaklık
Y.Y	Yıllık Yağış
Mev. Sıc.	Mevsimsel (Mayıs-Eylül) sıcaklık
E.K.A.Y.	En kuru aydaki yağış

E.Y.D.S.	En yağışlı dönemdeki ortalama sıcaklık
Mev. Yağ.	Mevsimsel (Mayıs-Eylül) yağış
M	Merkez
P	Perifer
AMOVA	Moleküler Varyans Analizi (Analysis of Molecular Variance)
ANOVA	Varyans analizi (Analysis of Variance)
UBİ	Uzaklığa bağlı izolasyon derecesi
TB1	Temel bileşen 1
MHC	Majör doku uygunluk kompleksi (Major histocompatibility complex)
SNP	Tek nükleotid polimorfizmi (Single-nucleotide polymorphisms)
t	Zaman
mM	Milimolar
mV	Milivolt
rpm	Dakikadaki döngü sayısı (Rotation per minute)

1. GİRİŞ

“Biology occupies a position among the sciences at once marginal and central. Marginal because — the living world constituting but a tiny and very “special” part of the universe — it does not seem likely that the study of living beings will ever uncover general laws applicable outside the biosphere. But if the ultimate aim of the whole of science is indeed, as I believe, to clarify man’s relationship to the universe, then biology must be accorded a central position”

Jacques Monod,

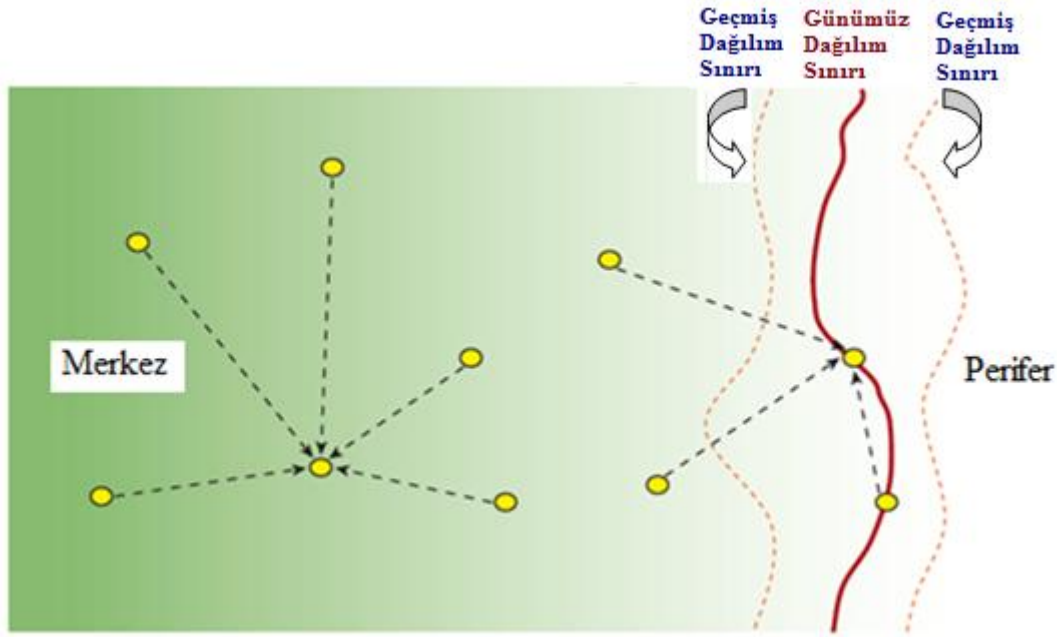
“Chance and Necessity: An Essay on the Natural Philosophy of Modern Biology” 1971

Bir populasyonun genetik yapısı, doğal seçilim ve genetik sürüklenme gibi temel mikro evrimsel süreçler ile şekillenir. Bu moleküler süreçler, populasyonun demografik yapısı, alansal dağılım dinamikleri, dispersal ve göç davranışı ile sürekli etkileşim halindedir [1-4].

Doğada çoğu tür birbirinden doğal ya da yapay bariyerlerle ayrılır ve birçok faktör açısından farklı populasyon yapıları halinde parçalı bir dağılım gösterirler [5, 6]. Aynı şekilde doğal populasyonların büyüklüğü de birçok etkenden dolayı zaman içinde dalgalanmalar gösterir [7]. Kısacası, laboratuvar ortamında olmadığı sürece, populasyonlar büyüklük ve dağılım açısından birçok kez değişime uğrayabilirler [8] ve tüm bu değişiklikler populasyonların genetik yapısını da etkiler [6, 9, 10]. Genetik, demografik ve alansal olarak sınıflandırılabilen bu çok katmanlı populasyon yapısının dinamiklerini tüm olası sebep ve sonuçlarıyla analiz etmek, ekolojinin temel araştırma alanlarından biridir [7, 11]. Bir türün iki esas dinamiği olan genetik yapı ile coğrafi dağılım ilişkisini anlama çabası, biyolojinin uzun süredir tartışılan ve “Genetik çeşitliliğin ve genetik farklılaşmanın coğrafi dağılımı” olarak tanımlanan konularından birinin temelini oluşturmuştur [10-16].

Genetik varyasyonun ve farklılaşmanın coğrafi dağılımı konusu, adaptasyonun ne ölçüde lokal olabildiği ve bir türün dağılımının sınırlandığı bölgelerde işleyen evrimsel ve ekolojik mekanizmaların neler olduğu gibi temel soruları da kapsamı açısından önem arz etmektedir [17]. Tüm bu sorular genellikle, bir türün ana dağılım alanındaki populasyonlar (merkez populasyonlar) ile dağılımın sınırlandığı perifer/kenar bölgelerdeki populasyonların (perifer populasyonlar) genetik yapılarını karşılaştırarak

cevaplandırılmaya çalışılmıştır (Şekil 1.1). Bu konu önce Merkezde Toplanma Modeli [18], sonra da daha kapsamlı haliyle Merkez-Perifer/Marjinal Hipotezi [16,19] başlıkları altında incelenmiştir. Bu kapsamda bir türün dağılım alanı içerisindeki merkez ve perifer popülasyonlarının genetik çeşitlilik ve farklılaşma seviyeleri arasındaki fark; popülasyonlar arasındaki gen akış oranları, dispersal etkinliği, lokal adaptasyon kapasitesi gibi parametreler çerçevesinde araştırılmıştır [20-25].



Şekil 1.1. Bir türün temsili merkez ve perifer popülasyonları. Kesikli çizgiler olası gen akışını göstermektedir [26].

Genetik yapının coğrafi dağılımını açıklayan modeller, günümüzde Merkez-Perifer Hipotezi'nin sunduğu iki ana model kapsamında çalışılmaktadır. Hipotezin sunduğu bir modele göre; perifer popülasyonlar ana popülasyona göre daha az varyasyon içeren, genetik olarak farklılaşmış, genellikle kendileşme çöküntüsü riski altında olan ve kolonize olma-yok olma döngüsündeki popülasyonlardır. Bir diğer modele göre ise, söz konusu türün dispersal etkinliğine ve adaptif/uyarlanımsal özelliklerinin genetik ve çevresel altyapılarına bağlı olarak, perifer popülasyonlar ana popülasyona yakın seviyede genetik varyasyona sahip olup, yeni çevresel koşullara uyum sağlayabilmektedirler. Ayrıca, önerilen ikinci model kapsamında perifer popülasyonların düşük genetik varyasyon içermelerine rağmen lokal adaptasyon sağlayabilme ve yeni bir biyoçeşitlilik birimi oluşturabilme potansiyelinde olabilecekleri belirtmektedir. Kısaca, Merkez-Perifer Hipotezi, türün yaşam öyküsü karakterlerine ve varolan farklı çevresel dinamiklere göre,

perifer popülasyonların genetik olarak pek çok alternatif örüntüye sahip olabileceklerini ifade etmektedir [16, 24].

Genetik yapının coğrafi dağılımını incelemek, bir türün yayılım alanı içerisinde genetik çeşitliliğin düşük ve yüksek olduğu bölgelerin tanımlanmasını sağlamaktadır. Genetik varyasyonun en yüksek olduğu yaşama alanları o tür için biyoçeşitlilik sıcak noktalarının (biodiversity hotspots) [27]; düşük olduğu habitatlar ise yok olmak üzere ya da yeni bir adaptasyon geliştirmiş olan perifer popülasyonların tespit edilmesi demektir. Türün genetik varyasyonunun en yüksek ve en düşük olduğu bölgelerin tespiti, türün koruma biyolojisi kapsamındaki çalışmalar açısından oldukça önemlidir [23, 28, 29, 30]. Ayrıca, özellikle genetik farklılaşma ile alansal dağılım ilişkisinin çalışılması popülasyonlar arası gen akış oranlarını ortaya koymakta, böylece dağılım alanında türün dispersalini engelleyen veya kısıtlayan doğal ve insan kaynaklı bariyerlerin belirlenmesinde de rol oynamaktadır [5, 31, 32].

Tez çalışmasının model organizması olan *Poecilimon similis* Retowski, 1889 (Orthoptera: Tettigoniidae), Doğu Karadeniz Bölgesi'ne endemik ve uçamayan bir çekirge türüdür [33-36]. Bu tür, Fırtına Vadisi'nde birbiriyle kısmen etkileşimde olan büyük popülasyonlar; Fırtına Vadisi dışında ise Doğu Karadeniz Bölgesinin batı ve doğu sınırında olmak üzere, nispeten daha küçük popülasyonlar şeklinde parçalı bir dağılım göstermektedir. Bu nedenle, Merkez-Perifer Hipotezi kapsamında yer alan varsayımların sınanmasına uygun bir metapopülasyon yapısı ve dağılım örüntüsü göstermektedir [16]. Çalışma alanı olan Doğu Karadeniz Bölgesi de, sahip olduğu özgün topografik ve iklimsel bir yapısı nedeniyle, türlerin gösterdikleri genotipik ve fenotipik varyasyonların oluşumunda önemli derecede etkili olma potansiyeli taşımaktadır [37, 38]. Tüm bu özellikler göz önüne alındığında, *P. similis* morfolojik ve nötral genetik yapının coğrafi dağılımını araştırmak için oldukça uygun bir organizmadır.

Yine aynı kapsamda olmak üzere, moleküler çalışmaların yanı sıra, birkaç çalışmada nötral genetik varyasyon ile yaşam öyküsü karakterleri arasındaki etkileşim başta iklimsel değişkenler olmak üzere çeşitli faktörlerin etkisi altında çalışılmıştır [16]. Bu bağlamda Merkez-Perifer Hipotezi kapsamında yapılan çalışmalarda temel yaşam öyküsü karakterleri arasında yer alan ve tür için adaptif olarak tanımlanan vücut büyüklüğü [39], diyapoz süresi ve sıklığı [40] ve direnç kapasitesi [41] gibi ekolojik / morfolojik karakterler ölçülerek, tür içi varyasyon ve bunun adaptif potansiyeli hakkında bilgi edinilebilir.

Bu noktadan hareketle, tez çalışması kapsamında *P. similis*'in vücut büyüklüğü de dağılımı ektoterm türler için yüksekliğe/enleme ve iklimsel değişkenlere bağlı olarak tanımlanan Bergman, Ters Bergman ve Gradyent-karşıt modelleri gibi temel vücut büyüklüğü örüntüleri kapsamında incelenmiştir [42]. Ayrıca, merkez ve perifer popülasyonlardaki nötral genetik varyasyon ile vücut büyüklüğü arasındaki olası bir korelasyon, bu iki ayrı popülasyon dinamiğinin çalışma alanı içindeki özgün iklimsel ve vejetasyon yapılaşması ile olan etkileşimleri üzerine odaklanılarak sınanmıştır.

Bu tezin amacı, *P. similis* türünün nötral genetik yapısı ile coğrafi dağılımı arasındaki ilişkiyi mtDNA COI gen bölgesi verisi kapsamında olmak üzere Merkez-Perifer Hipotezi çerçevesinde sınamak ve vücut büyüklüğü karakterinin sıcaklık-vücut büyüklüğü modelleri açısından gösterdiği örüntüyü sorgulamaktır. Özetle, bu çalışmada aşağıda belirtilen soruların cevapları aranmıştır:

- 1- Merkez ve perifer popülasyonları, nötral genetik varyasyon ve genetik farklılaşma açısından nasıl bir örüntü göstermektedir?
- 2- Çalışma alanının doğu ve batı sınırında bulunan iki perifer popülasyonu, Merkez-Perifer Hipotezi'nin önerdiği farklı perifer popülasyon modellerinden hangisi/hangileri ile paralellik göstermektedir?
- 3- Vücut büyüklüğü karakteri, merkez ve perifer popülasyonlarında yüksekliğe ve iklimsel değişkenlere göre nasıl bir örüntü sergilemektedir?

1.1. Genel Bilgi

“Many laws regulate variation, some few of which can be dimly seen”

Charles Darwin,

On the origin of species, 1859

1.1.1 Rastgele Genetik Sürüklenme ve Nötral Genetik Varyasyon

Bir populasyonda genetik çeşitliliğin nasıl oluştuğunu ve sürdürüldüğünü anlamak, doğal seçilim mekanizmasının açıklanması ile başlamak üzere, uzun süre biyolojinin odak noktası olmuştur . Bu bağlamda, genetik varyasyonun çoğunlukla zararlı ve nadir mutasyonlarla yürütüldüğünü savunan klasik hipotez ve genetik varyasyonu genelde zararsız olan mutasyonların seçilimiyle açıklayan denge hipotezi yaklaşık olarak 1960’lı yıllara kadar tartışılmıştır [1]. Doğal seçilim, genetik çeşitlilik üzerinden işler ve bir populasyondaki farklı genotiplerin hayatta kalma ve üreme başarısına bağlı olarak zaman içindeki değişimleri ile sonuçlanır [43]. Bunun aksine, rastgele genetik sürüklenme, alel frekanslarında şansa bağlı olarak gerçekleşen değişimlerdir ve bu yüzden canlıların üreme ve yaşamasını etkileyen karakterlerin ya da diğer bir deyişle adaptif/uyumsal karakterlerin oluşumunda rol almaz [44].

R.C. Lewontin ve H.J. Hubby (1966), çalıştıkları *Drosophila pseudoobscura* türünün genomunda %39 gibi yüksek oranda genetik çeşitlilik içeren lokus olduğunu tespit etmişlerdir. Bu çalışma, böyle yüksek orandaki genetik çeşitliliğin doğal seçilim ile sürdürülemeyeceği tartışmalarını doğurmuştur [45]. Buna paralel olarak, Motoo Kimura’nın belirli proteinlerin farklı soy hatlarında benzer evrimleşme hızına sahip olduklarını göstermesiyle birlikte, doğadaki genetik varyasyonun nasıl sürdürüldüğüne dair doğal seçilime alternatif bir görüş belirlemiştir [46]. Bunun sonucunda doğal seçilime alternatif olarak ortaya konulan Moleküler Evrimin Yansız Alel Kuramı, DNA dizilerindeki çeşitliliğin doğal seçilimden ziyade çoğunlukla genetik sürüklenme ile oluştuğunu açıklamak suretiyle oluşturulmuştur. Bu kurama göre ister DNA dizi düzeyinde ister enzim düzeyinde açıklansın, doğadaki genetik çeşitliliğin büyük bir kısmı seçilim açısından yansız, yani nötraldir ve bu nötral genetik varyasyon mutasyon ve genetik sürüklenme arasındaki dengeyle sürdürülmektedir [44, 47]. Başka bir ifadeyle, moleküler evrimin nötral kuramı, populasyon içindeki genetik çeşitliliğin mutasyon ile oluşan yeni

alellerin tamamen şans faktörüne bağlı olarak popülasyonda sabitlenmesi ya da yok olmasını sağlayan genetik sürüklenme ile sürdürüldüğünü açıklamaktadır. Bu durumda, genetik sürüklenmenin etkisiyle bir alel tamamen şansa bağlı olarak popülasyonlarda ya kaybolur ya da sabitlenir ve sonuç olarak genetik çeşitlilik azalır. Sonuçta, doğal seçim bir nedene bağlı olarak farklı üreme ve hayatta kalma başarıları modellerini açıklarken, genetik sürüklenme tamamen şans faktörüne bağlı olarak farklı üreme ve hayatta kalma başarıları durumları ile açıklanır ve seçilimsel olmayan bir evrimsel mekanizmadır [1,2,3].

Hardy-Weinberg dengesindeki varsayımlardan biri olan sınırsız popülasyon büyüklüğü kavramının doğada karşılığının olmaması genetik sürüklenmenin temelidir [1, 48]. Bu durumu önce istatistikte açıklanan örneklem hatası kavramı çerçevesinde açıklayacak olursak, bilindiği üzere farklı birimlere sahip olan sabit büyüklükteki bir ana örneklemden rastgele bir ikinci örneklem oluşturulduğunda, ana örneklem ile ikinci örneklem içindeki farklı birimlerin oranı büyük olasılıkla aynı olmayacaktır. Bu durumu canlı bir birim yani tür bazında düşünersek, popülasyonlar sınırlı bir büyüklükte olduğu sürece t-1 zamanındaki bir kuşaktaki farklı alellerin, şans eseri olarak, sadece bir kısmı bir sonraki kuşağa yani t zamanındaki bir kuşağa aktarılır. Örneğin, bir popülasyonda belirli bir zamanda A1 aleli 0.6, A2 aleli 0.4 sıklıklarına sahipken genetik sürüklenme sonucu zaman içinde sıklıklar 0.8:0.2, 0.9:0.1, 0.3:0.7 şeklinde değişebilir. Sonuç olarak, bir alelin popülasyon içindeki sıklığı zaman içinde tamamen şans eseri olarak farklılıklar gösterecektir. Bu rastgele salınım popülasyonda genetik varyasyon üzerinden işleyen tek mekanizma olarak devam ettiğinde, alellerden biri sabitlenecek diğeri ise yok olacaktır. Zaman içinde gerçekleşen genetik sürüklenme sonucu her bir alelin sıklığı 0 ile 1 arasında bir değerde değişecek ve sonuçta ya 0 ya da 1'e eşitlenecektir.

Çeşitliliğin azalması kuramsal olarak şu şekilde açıklanabilir. Rastgele çiftleşmenin olduğu bir popülasyonda, A1 alel frekansını p, A2 alel frekansını q=1-p olarak ifade edilir. Bu durumda bireyler rastgele çiftleştiğinde heterozigotların frekansı p'nin bir fonksiyonu olarak şu şekilde ifade edilir: $2p(1-p)$. Bu durumda heterozigotluk oranının en yüksek olduğu durum, alel frekanslarının p=0.5, q=0.5 olduğu durumdur. Bu eşitliğe göre A1 alel frekansının sıklığının 0'a ya da 1'e doğru değiştiği durumda heterozigotluk azalacaktır.

$$H_{t+1} = H_t (1 - 1 / 2N)$$

Yukarıdaki eşitlikte; H_{t+1} bir sonraki kuşaktaki popülasyonun heterozigotluk oranı, H_t şimdiki popülasyonun heterozigotluk oranı, N ise popülasyondaki birey sayısıdır. Nötral

genetik çeşitlilik ile populasyon büyüklüğü ilişkisini anlamak için genetik sürüklenmeyi geçmişte birleşme kavramı içinde düşünmek gerekir. Bir populasyonun şu andaki tüm gen kopyaları, geçmişteki atasal gen kopyalarından türemişlerdir. Diğer bir deyişle tüm gen hatları geçmişteki tek bir ortak atada birleşir. Rastgele sürüklenme sonucu bir alelin sürecin sonunda sabitleneceğini düşünürsek, bu durumda başlangıçta ne kadar çok atasal alel varsa bir alelin sabitlenmesi için geçen süre de daha uzun olacaktır. Yani bir populasyon ne kadar küçükse, o kadar az farklı alel barındıracağından, bir alelin sabitlenmesi yani çeşitliliğin azalması o kadar kısa sürede gerçekleşir. N sayıdaki bireye sahip bir populasyon 2N sayıda gen kopyasına sahiptir. Bir alelin sıklığı olan $1/2N$ oranı onun aynı zamanda sabitlenme ya da kaybolma oranı olarak tanımlanır. Dolayısıyla, $H_{t+1} = H_t (1 - 1 / 2N)$ eşitliğinin de belirttiği üzere bir sonraki kuşaktaki heterozigotların frekansı şimdikinden daha az olacaktır. Bu durumu genetik sürüklenmenin etkili olduğu küçük populasyonlar için ele alacak olursak, alel sıklıkları kısa bir zaman içinde değişim gösterecek ve sonuçta populasyondaki heterozigotluk oranı büyük populasyonlara göre daha hızlı bir şekilde azalacaktır [1].

1.1.2 Darboğaz Etkisi, Kurucu Etkisi ve Geçerli/Efektif Populasyon Büyüklüğü

Populasyon darboğazı, bir populasyonun büyüklüğünün nesiller boyunca azalması sonucu oluşur. Darboğaz etkisi sonucu ya da yeni kolonize olan bir populasyonda ortaya çıkan genetik sürüklenmeye ise kurucu etkisi adı verilir [49]. Genetik sürüklenmenin en net şekilde gözleneceği populasyonlar, yeni kolonize olan kurucu populasyonlardır. Çünkü ana populasyondan ayrılarak yeni alanlara giden kurucu populasyonların büyüklükleri genelde düşüktür. Örneklem hatası kavramı açıklanırken belirtildiği üzere, aynen farklı zamandaki kuşaklara ait populasyonlarda olduğu gibi, bir kurucu populasyon da ana populasyonun küçük bir örneğidir. Bu sebeple, kurucu populasyondaki gen havuzu tamamen şansa bağlı olarak daha az bir çeşitlilik oranıyla temsil edilir.

Efektif populasyon büyüklüğü (N_e) bir populasyondaki çiftleşen ve bir sonraki kuşağa yavru veren bireylerin sayısını tanımlar. Efektif populasyon büyüklüğü (N_e), genellikle asıl populasyon büyüklüğünden (N) küçük olup, doğal olarak asıl populasyon büyüklüğündeki (N) dalgalanmalardan etkilenir. Efektif populasyon büyüklüğü ve asıl populasyon büyüklüğü arasındaki farkın oluşmasında; eşeyssel seçilim, 1:1'den farklı eşey oranı, doğal seçilim, kuşak örtüşmesi gibi faktörler rol oynar. Daha önceki bölümde belirtildiği üzere, asıl populasyon büyüklüğü azaldıkça genetik sürüklenme etkisi daha etkin görülür.

Dolayısıyla kurucu populasyonlar gibi küçük populasyonların efektif populasyon büyüklükleri, oluşan genetik varyasyon kaybından daha güçlü bir şekilde etkilenir [50].

1.1.3 Gen Akışı ve Genetik Farklılaşma

Doğada görülen alansal dağılım modelleri, genelde farklı populasyonların parçalı dağılımı şeklindedir [5, 6]. Bu durumun oluşmasında doğal etkenler ya da insan faaliyetleri sonucu değişen bariyer etkinliği rol oynamakla birlikte, türün karakteristik özellikleri ve çevresel faktörlerle değişen besin dağılımı da rol oynar [26, 51]. Parçalı dağılım gösteren farklı populasyonlar, türün dispersal kapasitesi ve içinde buldukları coğrafi alandaki bariyer etkinliğine bağlı olarak, aralarında gen akışı faaliyetinde bulunabilirler ya da birbirlerinden tamamen izole halde kalabilirler [5, 52, 53]. Daha önce de bahsedilen örneklem hatası kavramında olduğu gibi, ana populasyondan ayrılan populasyonlar, türün toplam genetik çeşitliliğinin bir kısmını barındırırlar. Bu durumda tamamen şans faktörüne bağlı bir şekilde genetik çeşitliliğin azalmasına ilave olarak, büyük bir populasyondan ayrılan birkaç küçük populasyonun farklı çeşitlilik birimlerini de içerebileceği sonucu çıkmaktadır [1]. Her bir populasyon içerisinde de yine sadece genetik sürüklenmenin etkin olduğu varsayılırsa, her populasyonda farklı bir genotip sabitlenebilir. Bu durumda, eğer farklı geneotiplerin baskın olduğu iki ayrı populasyon aralarında gen akışında bulunamaz durumdaysalar, zamanla bu iki populasyon genetik farklılaşma yoluna gideceklerdir. Sonuç olarak ana populasyondan ayrılan her bir populasyon, kurucu populasyonun genetik yapısına bağlı olarak genetik sürüklenme etkisiyle farklılaşacaktır [1, 54]. Bu farklılaşma toplam genetik varyasyon ve populasyon içi genetik varyasyon açısından ifade edilecek olursa;

$$F_{st} = HT - HS / HT$$

Burada, HT bir türdeki ortalama toplam heterozigotluk oranını, HS ise heterozigotluğun her bir populasyon için hesaplanması durumundaki ortalamayı gösterir. F_{st} ise populasyonlar arası farklılaşma değerini ifade eder ve değeri 0 ile 1 arasında değişir. Genetik farklılaşma populasyonlar arası gen akış oranına bağlı olarak $F_{st} = 1 / 4N_m + 1$ şeklinde ifade edilir. Bu eşitlikte, F_{st} yine populasyonlar arası farklılaşma değeri, N_m ise populasyonlar arası gen akışı oranını ifade eder [54].

1.1.4 Mitokondriyal DNA (mtDNA) ve Sitokrom c Oksidaz I (COI)

Mitokondriyal DNA (mtDNA), çoğunlukla anadan kalıtılan ve çekirdek DNA 'sına göre daha hızlı evrimleşen bir yapıdadır [55, 56, 57]. Sitokrom oksidaz ya da Kompleks IV enzimi, mitokondride bulunan büyük bir transmembran proteindir [11]. Mitokondriyal sitokrom c oksidaz I (COI) gen bölgesi, elektron transfer zincirinde işlev görmekte ve bu yüzden de yüksek derecede korunmuş bir bölge olup nötralite göstermektedir [44]. Bu sebeple, COI gen bölgesi evrensellik göstermekte ve böylece bu gen bölgesi referans alınarak oluşturulan primerler, türlerin çoğunluğunda DNA barkodlama amacıyla kullanılabilir [58, 59]. Ayrıca, COI gen bölgesi, populasyon genetiği çalışmalarında genetik varyasyon ve farklılaşma derecesinin ölçümü için de belirteç (marker) olarak sıklıkla kullanılmaktadır [60, 61].

1.1.5 Metapopulasyon Yapısı

Metapopulasyon yapısı, bir türe ait bireylerin dağılım alanı içinde farklı populasyonlar halinde yayılmasıyla oluşan populasyon yapısıdır. Lokal populasyonlar adını alan bu farklı populasyonların bazıları birbirinden tamamen izole halde, bazıları ise farklı seviyelerde gen alışverişinde bulunan populasyonlar halinde dağılım gösterebilirler. Metapopulasyon yapısı genelde bir ana populasyon ve küçük lokal populasyonlar halindeki bir yapı olarak tanımlanır. Bu durumdaki metapopulasyon yapısında kurucu etkisinde bahsedilen duruma benzer bir yapılaşma görülürken birlikte, lokal populasyonlar da populasyon büyüklüğündeki dalgalanmalardan fazlaca etkilenip yok olma-yeniden kolonize olma döngüsünde olabilirler [62, 63].

Bu temel tanımın dışında bir lokal populasyonun, diğer lokal populasyonlarla ya da ana populasyonla olan gen akışı derecesine ve yeni çevresel koşulların etkisinde şekillenen farklı seçilimsel koşullara göre, oldukça farklı genetik yapı çeşitliliği ve yüksek farklılaşma oranı olabilir. Sonuç olarak, metapopulasyon yapısı, türün karakteristik özellikleri ve çevresel faktörlerle etkileşim halinde olan dinamik bir yapıdır [64, 65].

1.1.6 Doğu Karadeniz Bölgesi'nin Coğrafi ve İklimsel Yapısının Türün Dağılımı ve Populasyon Dinamikleri Üzerine Etkileri

Doğu Karadeniz Bölgesi, dünyanın biyoçeşitlilik sıcak noktalarından biri olan Kafkas biyoçeşitlilik bölgesine dahildir. Bu bölgenin topografik yapısı temelde Kuzey ve Güney Kafkaslar ile Doğu Karadeniz Dağları ile şekillenmekte olup, tür çeşitliliğinin incelenmesi

açısından ayrı bir öneme sahiptir [66, 67]. Genel olarak dağlık bölgelerde yüksekliğin artmasıyla sıcaklık düşerken; rüzgâr, hava nemi ve direkt solar radyasyon miktarı artmaktadır. Buna bağlı olarak yükseklikle birlikte vejetasyon süresi de kısalmakta ve çeşitli subalpin ve alpin gibi farklı habitat tipleri ortaya çıkmaktadır [68]. Bu durumun bir göstergesi olarak, Kafkas bölgesindeki dağ sıralarının etkisiyle, yakın mesafelerde dahi yüksekliğe bağlı olarak çok farklı iklimsel özelliklere ve buna bağlı olarak da çalılık, yaprak döken ve iğne yapraklı orman gibi çok farklı vejetasyon yapılarına rastlanılmaktadır [67].

Benzer şekilde, Doğu Karadeniz dağ sırasının etkisiyle kıyı ve iç kesimler arasında önemli derecede yağış farklılıkları bulunmakta ve buna bağlı olarak farklı mikroiklim ve vejetasyon yapılaşmalarının olduğu gözlenmektedir [37, 38]. Örneğin, bu tezin çalışma alanının büyük bir kısmını oluşturan Fırtına Vadisi boyunca yapılan sıcaklık ölçümlerinde, yükseklik artışıyla birlikte toprak ve bitki örtüsü sıcaklıkları ile nem oranının da düştüğü gözlenmiştir. Buna bağlı olarak; Fırtına Vadisi'nde bölgenin aşağı kesimlerinde (400-1500 m) daha yüksek sıcaklık ve daha fazla yağış oranı ile birlikte büyük oranda çalı formu görülürken, daha yukarı bölgelerinde (1500-2000 m) sıcaklığın ve yağış seviyelerinin düşmesiyle birlikte ağaç formuna, subalpin ve alpin vejetasyona geçiş söz konusudur [69]. Aynı şekilde örnekleme alanının batı sınırındaki Aşağıyuvalı (1885 m) ve Sultanmurat (1843 m) bölgelerinde de, benzer yüksekliklerdeki diğer alanlar gibi, oldukça seyrek bir vejetasyon yapısının hâkim olduğu görülmektedir. Ayrıca, çalışma alanının doğu sınırını oluşturan bölgede, Doğu Karadeniz bölgesi ile Doğu Anadolu bölgesi arasında bir geçiş oluşturan Çoruh Vadisi, görece daha kurak bir iklim etkisi oluşturarak Akdeniz maki vejetasyonunun bölgede görülmesine sebep olmaktadır [37,70].

Çalışma alanında görülen genel duruma göre, yükseklik arttıkça sıcaklık ve yağış miktarı düşmektedir. Ayrıca yüksekliğe bağlı olarak mevsimsellik ise artmakta yani yaz dönemi süresi kısalmaktadır. Mevsimsellik arttıkça, canlıların büyümesi için gereken süre kısalmakta ve bu durum özellikle yılda bir kez üreyen (univoltin) böcek türleri için önemli değişken olarak karşımıza çıkmaktadır [42]. İklimsel değişiklikler, vejetasyon yapısıyla doğrudan etkileşim halindedir. Bu nedenle kısa mesafede görülen bu çevresel farklılıklar, özellikle dispersal kapasitesi düşük ve vejetasyona yüksek oranda bağımlı olan *P. similis* gibi böcek türleri için, dağılımı ve dolayısıyla populasyon büyüklüğü ile genetik yapıyı etkileyen temel faktörler haline gelmektedir [71, 72]. Bu bağlamda iklimsel ve vejetasyona

bağlı değişiklikler; çekirge türlerinin gelişim ve üreme sürecini de kapsayan tüm yaşam öyküsü karakterlerini ve davranışlarını, bir diğer anlamda türün adaptasyonunu önemli ölçüde etkilemektedir [73]. Bu konudaki bir örnek çalışmada, *Drosophila serrata* türünün genetik yapısının alansal dağılımının yüksek oranda yağış miktarına bağımlı olduğu ve bu durumun türün soğuğa karşı direnç kapasitesi ile ilişkili olduğu açıklanmıştır [41]. Anlaşılabacağı üzere, türlerin hem nötral hem de adaptif genetik varyasyon yapıları çevresel faktörler ile etkileşim halindedir.

Doğu Karadeniz Bölgesi'nin bir diğer önemli özelliği son buzul maksimumu dönemindeki etkinliğidir. Kuzey yarımküre buzulları yaklaşık 2,8 milyon yıl önce oluşmuştur ve bu dönemden sonra, Kuaterner boyunca buzul oluşumu ve gerilemesi döngü halinde uzun yıllar boyunca devam etmiştir [74-76]. Tüm bu buzullaşma ve buzullar arası dönem gibi temel iklimsel değişikliklerin, türlerin dağılımı üzerindeki etkileri büyüktür [77]. Buzul örtülerinin güney kesimlere doğru ilerlemesi nedeniyle Anadolu coğrafyası, başta Doğu Karadeniz Bölgesi olmak üzere, birçok tür için sığınak bölge olarak kullanılan temel bölgelerden biri haline gelmiştir [77-79]. Yapılan pek çok çalışmada da Anadolu'nun buzul ve buzullar arası dönemlerdeki etkinliğinin, birçok farklı türün dağılım örüntüsünü nasıl şekillendirdiği gösterilmiştir [80-87]. Yaklaşık 21 bin yıl önceki son buzul maksimumu döneminde oluşan buzulların Anadolu için yaklaşık 1600 m'ye kadar indiği belirlenmiştir [88,89]. Son buzul maksimumunun ve buzullar arası dönemin, özellikle 40. paraleller arasında kalan dağlık habitatlarda yaşayan türlerin dağılım ve genetik yapıları üzerindeki etkileri izlenebilmektedir [76, 90].

Günümüzdeki pek çok tür; yaklaşık 140-120 bin yıl önce yaşanan son buzullar arası dönemde geniş habitatlara yayılmış yüksek derecede gen akışına sahip büyük popülasyonlar halinde dağılım gösterirken, yaklaşık 21 bin yıl önceki son buzul maksimumu döneminde uygun habitatların azalmasına bağlı olarak, parçalı bir dağılım örüntüsü göstermişlerdir [91-94]. Daha sonra, yaklaşık 19 bin yıl önce, tekrar sıcaklıkların artmasıyla birlikte türler sığınak bölgelerden kurucu popülasyonlar halinde çıkarak dağılım alanlarını genişletmişlerdir. Buzul-buzullar arası dönemlerin etkisiyle değişen topografya ve iklim sebebiyle, özellikle dispersal aktivitesi sınırlı olan türlerin günümüzdeki dağılımları gökyüzü/dağ adaları (sky islands) olarak tabir edilen ve yüksek kesimlerdeki sınırlı habitatları tanımlayan alanlarla kısıtlıdır [27, 95, 96]. Bu tip bir dağılım, kısıtlı ya da hiç olmayan gen akışı ile birlikte pekişen genetik sürüklenme etkisiyle, düşük genetik

varyasyon [79, 97] ve dağ blokları arasında yüksek derecede genetik farklılaşma ile temsil edilen populasyon yapısını ortaya çıkarmaktadır [9].

Buzul ve buzullar arası dönemlerin etkisiyle dağılımları daralan ve sonra tekrar genişleyen türlerde, birbirinden izole halde kalan populasyonların kısmen tekrar bir araya gelmeleriyle birlikte değişen dağılım ve genetik yapı örüntüleri ortaya çıkmaktadır [98, 99, 100]. Bu bağlamda genetik çeşitliliğin alansal dağılımı üzerine yapılan pek çok çalışma ile birçok türün son buzul dönemde kullanmış olabileceği potansiyel sığınak bölgeler ve buzullar arası dönemde populasyonların izledikleri dağılım rotaları belirlenmiştir [21, 24, 91, 101, 102]. Tür için edinilen bu tarihsel perspektif populasyonların günümüzdeki yapılarından elde edilen bilgi ile birleştirildiğinde, geleceğe yönelik iklim değişikliği senaryoları altında türün genetik çeşitliliğinin ve farklılaşmasının alansal dağılımının nasıl değişebileceğine dair modelleme yapılması da mümkün olabilmektedir [31, 103, 104, 105].

Sonuç olarak, Doğu Karadeniz Bölgesi'nin buzul-buzullar arası dönemin etkileriyle birlikte şekillenen günümüz özgün topografik yapısının ve buna bağlı olarak görülen iklim ve vejetasyona bağlı değişikliklerin oluşturduğu keskin niş farklılıkları, alanda etkili çevresel faktörlerin olduğunu göstermektedir. Doğal olarak, bu güçlü çevresel etkilerin, populasyonların genetik ve fenotipik varyasyon yapıları üzerinde önemli etkilerinin olması beklenen bir sonuçtur. Bu durumun bir göstergesi olarak, tüm Kafkasya bölgesinde olduğu üzere, Doğu Karadeniz Bölgesi'nde de tür içi çeşitlilik seviyesi ve tür genelinde endemizm oranı oldukça yüksektir [67, 106].

1.1.7 Genetik Yapının Coğrafi Dağılımı ve Merkez-Perifer/Marjinal Hipotezi

Genetik çeşitliliğin alansal dağılımı ile ilgili ilk araştırmalar, farklı *Drosophila* türlerinde yapılan kromozom çeşitliliği çalışmalarına dayanmaktadır. Bu ilkin çalışmalar, genelde tek bir model ortaya çıkararak türün dağılım alanının sınırlandığı bölgelerdeki perifer populasyonlardaki genetik varyasyonların, merkez populasyonlara oranla daha düşük olduğunu vurgulamışlardır [14]. A. B. Da Cunha ve arkadaşları [107] ile T. Dobzhansky [108] bu modele ekoloji perspektifinden yola çıkarak destek vermişler ve çalışmalarında kromozomal polimorfizm derecesinin türün yararlanabildiği ekolojik niş miktarıyla orantılı olduğunu belirtmişlerdir. Merkezde, perifere göre her zaman daha fazla niş çeşitliliği olacağı belirtilmiş ve bu durum niş çeşitliliği ile yüksek orandaki genetik varyasyon ile ilişkilendirilmiştir. Populasyonların, türün gereksinim duyduğu abiyotik faktörlerin optimum olduğu merkez alandan ayrıldıklarında her zaman daha düşük varyasyon

içermesi, genel bir durum olarak kabul görmüş ve uzun süre perifer bölgelerde, genetik çeşitliliğin yüksek olamayacağına yönelik pek çok benzer hipotez öne sürülmüştür [12, 13, 14, 109].

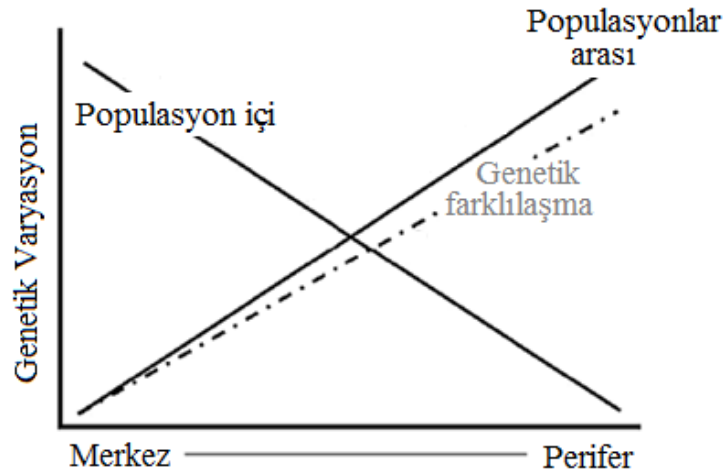
Tüm bu çalışmalar genetik yapının alansal dağılımının genel profilini çıkarmak amacıyla derlendiğinde, ilk olarak Merkezde Toplanma Modeli çerçevesinde tartışılmıştır [18]. Bu model, türün merkez popülasyonlarını, popülasyon büyüklüğü ve genetik çeşitlilik oranı yüksek ve çevresine maksimum düzeyde uyum sağlamış popülasyonlar olarak tanımlar. Merkez popülasyonun yüksek genetik çeşitliliği, efektif popülasyon büyüklüğünün ve gen akışı oranının yüksek olmasına dayandırılır [110] (Şekil 1.1). Merkezde Toplanma Modeli, bir türün popülasyon büyüklüklerinin merkez alandan dağılımın sınırlandığı alanlara doğru giderek azalacağını önerir. Popülasyon büyüklüklerinin azalmasıyla birlikte nötral genetik çeşitliliğin azalacağını belirten bu önerme, uzun yıllar biyocoğrafya alanında genel bir kural olarak kabul görmüştür [19]. Türün dağılım alanının sınırındaki perifer popülasyonlar ise düşük popülasyon büyüklüğüne sahip olmanın bir sonucu olarak yüksek genetik sürüklenmenin ve düşük genetik çeşitliliğin görüldüğü popülasyonlar olarak tanımlanır [6, 9, 20, 23, 27, 40].

Bununla beraber merkez popülasyonlara yakın veya daha fazla oranda genetik çeşitliliğe sahip olan perifer popülasyonların olduğunun da tespit edilmesiyle birlikte, genetik çeşitliliğin ve farklılaşmanın coğrafi dağılımı konusunda birbiriyle çelişen sonuçlar olduğu ifade edilmiştir [19, 22, 30, 111, 112]. Daha sonra [19], merkez popülasyonlarda her zaman daha fazla sayıda birey bulunduğu dair görüşün doğada sadece %39 oranında karşılık bulabildiği tespit edilmiş ve bu konudaki araştırmaların odak noktasının çevresel faktörlere, ekosistem dinamiklerine, türün fenotipik esneklik gösteren karakterlerine ve perifer bölgelerin kendi aralarında gösterdikleri farklılıklara yönlendirilmesi gerektiği belirtilmiştir.

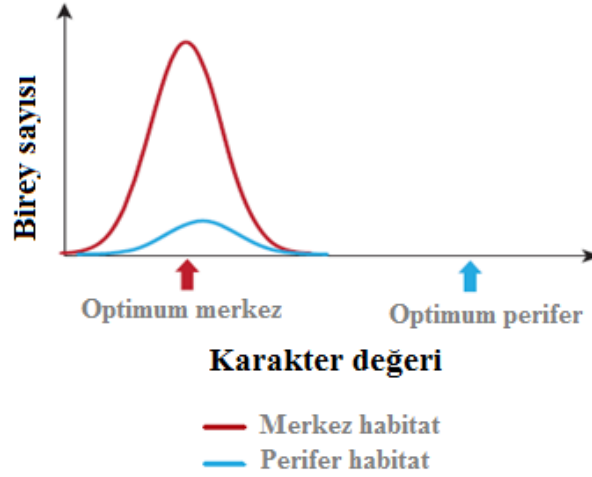
Anlaşılabileceği üzere çok farklı hayat öyküleri olan türler ve süregelen çevresel farklılıkları barındıran habitatlar ile çalışıldığında, bu konuda ortak bir modele varılamamakta ve birbiriyle çelişen sonuçlar ortaya çıkmaktadır [113]. Tüm bu karşıt durumlar, genetik yapının coğrafi dağılımını açıklayabilecek daha kapsamlı bir modelleme yapılması gerektiğini ortaya çıkarmıştır. Bu amaçla oluşturulan Merkez-Perifer Hipotezi, Merkezde Toplanma Modeli'nde birbirine karşıt görünen durumları da içeren kapsamlı bir tahmin derlemesidir. Bu hipotez bir türün popülasyonlarının, büyüklük, genetik çeşitlilik oranı,

genetik ve morfolojik farklılaşma seviyesi ve lokal adaptasyon kapasitesi gibi özelliklerini ele alarak, türün alansal dağılım alanı içinde nasıl farklılıklar gösterebileceği üzerine önermelerde bulunmaktadır [16, 24].

Bu hipotezin perifer popülasyonlar ile ilgili olarak, tek bir genelleme yerine pek çok faktöre göre değişken olmak üzere çeşitli önermeleri vardır. İlk önerme, perifer popülasyonların düşük genetik varyasyona sahip ve merkez popülasyonlardan genetik veya morfolojik olarak farklılaşmış oldukları yönündedir (Şekil 1.2). Azalan genetik çeşitliliğin, popülasyonun adaptasyon kapasitesini de düşüreceğini öngören bu ilkin önerme, perifer popülasyonları çoğunlukla yok olma-yeniden kolonize olma döngüsündeki birimler olarak tanımlar [16, 22, 114, 115]. Perifer popülasyonların adaptasyon sağlayamamalarının sebebi, genelde artan genetik sürüklenme etkisiyle popülasyonun çeşitliliğini büyük oranda kaybedeceği için, yeni seçilimsel koşullara cevap veremeyecek olmasına dayandırılır. Perifer popülasyonlarda genellikle yönlü seçilimin görüldüğü, bu yüzden de belli alellerin sürekli sabitlendiği ve bu durumun eklemeli genetik varyansı azaltarak adaptif özelliklerin kalıtılabilirliğini de azaltan bir durum oluşturduğu belirtilir (Şekil 1.3.) [116, 117, 118].



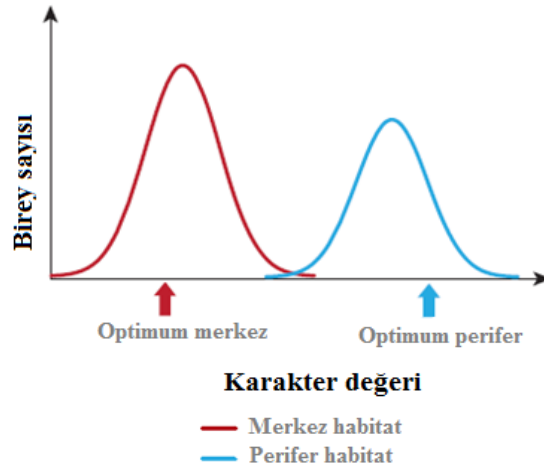
Şekil 1.2. Merkez-Perifer Hipotezinin ilk önermesine göre merkezden perifere doğru popülasyon içi genetik varyasyon azalmakta, popülasyonlar arası genetik farklılaşma ise artmaktadır [119].



Şekil 1.3. Merkez-Perifer Hipotezinin ilk önermesine göre, perifer populasyonlar yeni seçilimsel koşullara cevap veremeyerek lokal adaptasyon sağlayamamaktadır [120].

Bununla birlikte, genetik varyasyonu azalmış kurucu populasyonların beklenenin aksine lokal adaptasyon gösterebildiği durumların gözlenmesi üzerine, merkez populasyondan genetik/morfolojik olarak farklılaşmış perifer populasyonların türleşmeye neden olabilecek yeni varyasyonların kaynağı olabilme ihtimalleri de Merkez-Perifer Hipotezi kapsamına dahil edilmiştir (Şekil 1.4) [16, 121, 122, 123]. Ayrıca kurucu etkisiyle düşük genetik çeşitliliğe sahip populasyon tanımlarına alternatif olarak, E. Mayr [124] ve H. L. Carson [125] kurucu etkisinin bazı koşullarda türleşmenin önemli bir çeşidi haline gelebileceğini savunmuşlardır [126]. E. Mayr [124], merkez populasyonun genetik yapısındaki lokuslar arası epistatik etkileşim dinamiklerinin, kurucu populasyonun değişen genetik yapısı ve yeni çevresel koşulları göz önüne alındığında, perifer bölgede büyük oranda değişebileceğini belirtmiştir. Bununla birlikte kurucu populasyon için yeni olan çevresel baskıların, populasyonun genetik yapısında normalden daha hızlı değişimlere önyak olabileceğini ve kurucu populasyonda yeni şekillenen genetik yapı içindeki bu epistatik değişikliğin yeni seçilimsel faktörlere cevap vermesinin de mümkün olabileceğini açıklamıştır. H. L. Carson [125] ise perifer bölgelerde düşük orandaki rekabet ve daha fazla niş çeşitliliği varlığında kurucu populasyonların büyüklüklerindeki artışın genetik çeşitlilikteki artış ile paralel olacağını belirterek, kurucu populasyonların yeni türleşme birimleri potansiyelinde olabileceklerini açıklamıştır. Bu bağlamda kurucu populasyonların büyüklüklerini artırarak yüksek genetik çeşitliliğe sahip olabilecekleri ve populasyonun

eklemeli genetik varyansının artabileceği dolayısıyla lokal adaptasyonun mümkün olabileceği birçok çalışmada ifade edilmiştir (Şekil 1.4) [126].

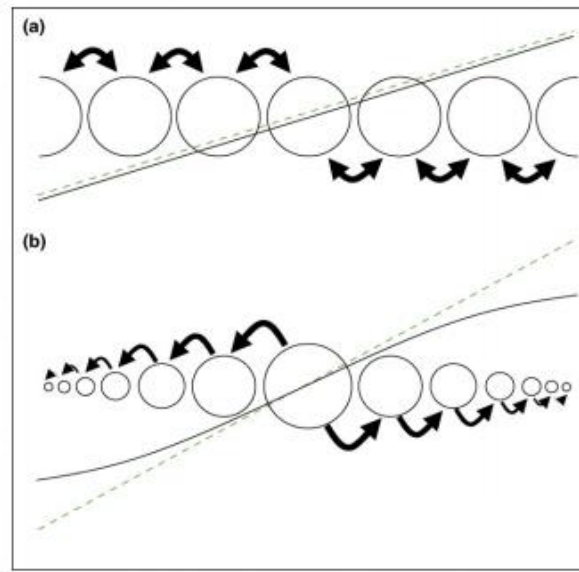


Şekil 1.4. Merkez-Perifer Hipotezi'nin alternatif önermesinde belirtildiği üzere, perifer popülasyonlar lokal adaptasyon gösterebilirler [120].

Diğer yandan bu hipotez kapsamında, perifer bölgeye yeni kolonize olan bir popülasyonun türün dispersal kapasitesine bağlı olarak, diğer popülasyonlarla olan gen akış oranının değişiklik gösterebileceği ve bu sayede varyasyon ve farklılaşma düzeylerinin ilk önermede belirtilen durumdan farklı olabileceği de ifade edilmiştir. Yine pek çok çalışmada da güçlü dispersal etkinliği sonucu popülasyonlar arasında yeterli oranda gen akışı olduğu takdirde, merkez popülasyona yakın oranda genetik varyasyon içeren perifer popülasyonların varolduğu belirtilmiştir [31, 40, 127].

Hipotez kapsamında perifer popülasyonların lokal adaptasyon kapasitelerinin; popülasyon içi genetik çeşitlilik seviyesi [40, 128], merkez popülasyondan devam eden gen akış oranı ([129, 130, 131, 132], adaptif özelliklerin genetik altyapıları ile türün fizyolojik-gelişimsel kısıtlamaları [120] ve türün toplam genetik varyans düzeyi [22, 41] gibi birçok farklı parametreye bağlı olduğu belirtilir [133]. Bu farklı parametrelerin türler ve aynı türe ait farklı popülasyonlar arasında büyük oranda değişkenlik sergilediği görülmüştür [130]. Bu parametrelerden biri olan gen akışı, yeni kolonize olan perifer popülasyonlar söz konusu olduğunda iki yönlü olarak değerlendirilmelidir. Bazı durumlarda gen akışı lokal popülasyonun genetik çeşitliliğini artırarak olumlu bir etki yaratsa da, asimetric gen akışı (sadece merkez popülasyondan perifer popülasyona doğru devam eden gen akışı) genetik

varyasyonu azaltan bir etki oluşturabilmekte ve perifer populasyonda yeni alellerin sabitlenmesini engelleyerek populasyonun lokal adaptasyon sağlayabilme potansiyelini kısıtlayabilmektedir [118, 131] (Şekil 1.5). Bu durumda, gen akışı oranı, adaptif özelliğin ifade edildiği lokus büyüklüğü ile ilişkilendirilir. Eğer söz konusu adaptif özellik büyük etkiye sahip bir ana lokus ile ifade ediliyorsa ve merkez populasyondan gen akışı oranı düşükse, seçilimin hızlı olacağı ve lokal adaptasyonun gelişebileceği (Şekil 1.3); özellik küçük etkilere sahip birkaç lokus tarafından ifade ediliyorsa ve merkez populasyondan gen akışı yüksek oranda devam ediyorsa, bu durumda da lokal adaptasyonun engelleneceği şeklinde genel olarak ifade edilir (Şekil 1.4) [116, 117, 118].



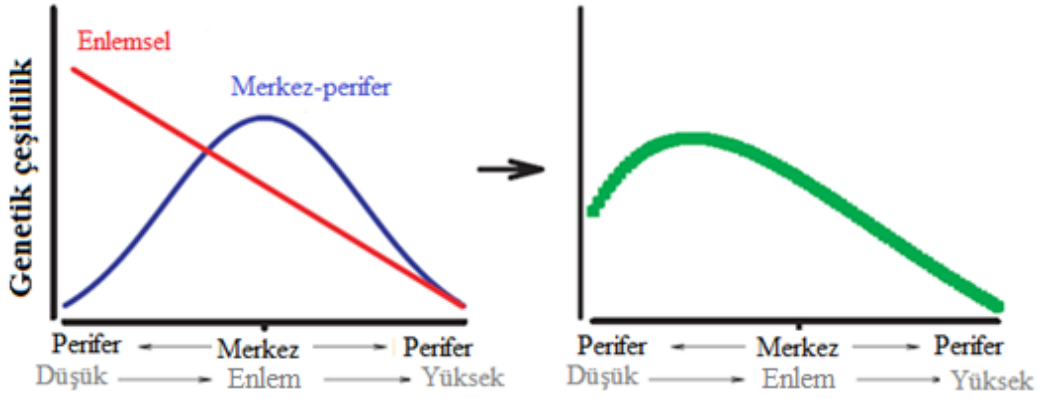
Şekil 1.5. Merkez ile perifer bölgeler arasındaki gen akışı yönüne(simetrik /asimetrik) bağlı olarak görülebilecek farklı populasyon yapıları.

Siyah eğriler adaptif karakterin optimum değerini; kesikli çizgiler ise adaptif karakterin merkez ve perifer bölgelerdeki optimum değerini ifade etmektedir. Dairelerin büyüklüğü populasyon büyüklüğünü temsil etmektedir.

- Merkez ve perifer populasyonlar arasında simetrik gen akışı vardır. Perifer populasyonlar, merkez populasyona yakın oranda genetik varyasyon içermekte ve lokal adaptasyon sağlayabilmektedir.
- Merkez ve perifer populasyonlar arasında asimetrik gen akışı vardır. Bu durum perifer populasyonlar için genetik varyasyonu azaltan bir etki oluşturmakta ve lokal adaptasyonu kısıtlamaktadır [118].

Ayrıca bu hipoteze de alternatif olarak genetik çeşitliliğin coğrafi dağılımı; çoğu çalışmada yer almayan enlemsel varyasyona [119, 134], farklı örnekleme metodlarına ve filogenetik

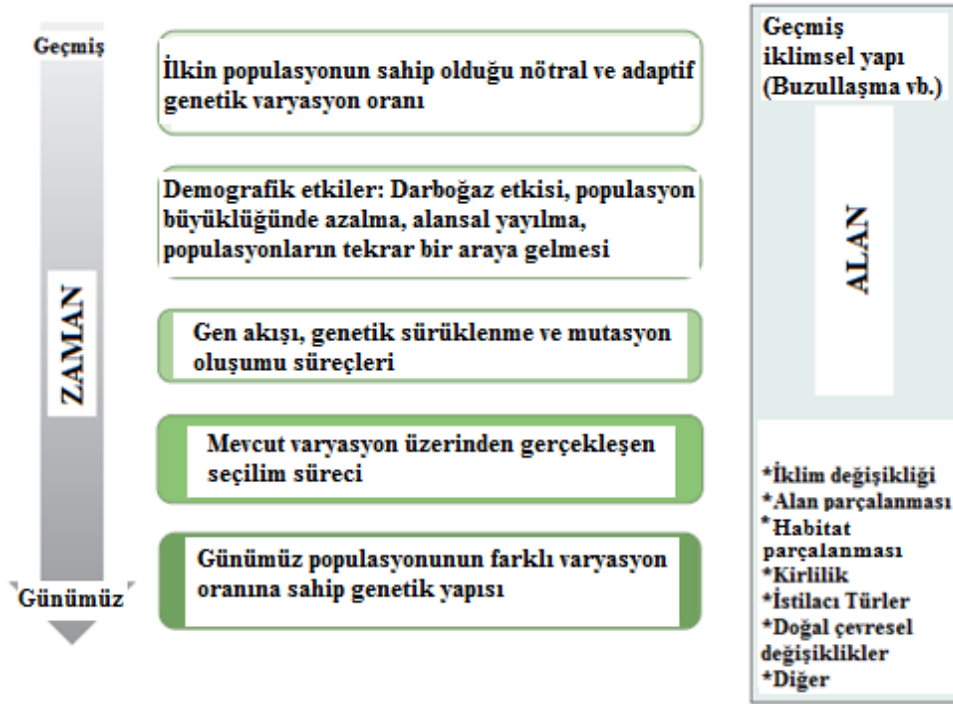
yanlılığa bağlı olacak şekilde çok farklı açılardan da değerlendirilmiştir [16]. Genetik çeşitlilik ve farklılaşmanın enlemsel dağılıma bağlı olarak gösterdiği örüntü, genelde buzul-buzullar arası dönemin etkileri göz önüne alınarak açıklanmıştır. Özellikle alpin türlerin kurucu populasyonları, buzullar arası dönemde artan ısınmayla birlikte tekrar kuzeye doğru genişleyen bir dağılım gösterdikleri için, düşük enlemlerdeki perifer populasyonların yüksek enlemlere göre daha büyük oranda genetik varyasyon ve farklılaşma düzeyi göstermesi beklenmektedir [76] (Şekil 1.6).



Şekil 1.6. Genetik çeşitlilik ve farklılaşmanın enlemsel dağılıma bağlı olarak görülen örüntüsü.

Soldaki grafikteki mavi eğri, Merkez-Perifer Hipotezinin ilk önermesini temsil etmektedir (merkezden periferlere doğru azalan genetik varyasyon oranı). Kırmızı eğri ise Buzullar arası dönemde artan ısınmayla birlikte tekrar yüksek enlemlere doğru dağılımlarını genişleten populasyonlar için enlem-genetik varyasyon ilişkisini göstermektedir. Sağdaki grafikteki yeşil eğride de, enlem ile merkez-perifer farklılaşması faktörlerinin genetik varyasyon üzerindeki eklemeli etkisi gösterilmektedir [119].

Sonuç olarak, tüm bu alternatif durumlar göz önüne alındığında, Merkez-Perifer Hipotezi; bir türün genetik yapısının coğrafi dağılımının, hem türün tüm yaşam öyküsü karakterleri ile hem de bulunduğu çevredeki etkin topografik ve mikroiklimsel değişiklikler ile etkileşim halinde olduğunu ve bu sebeple pek çok farklı perifer populasyon yapısının olabileceğini ifade etmektedir (Şekil 1.7).



Şekil 1.7. Genetik yapının coğrafi dağılımı, değişen alansal ve iklimsel faktörler ile etkileşim halinde olan mikroevrimsel süreçlerle zaman içinde farklılaşmaktadır [135].

1.1.8 Ektoterm Türlerde Sıcaklığa Bağlı Vücut Büyüklüğü Örüntüleri

Ektoterm canlılar için öncelikli bir çevresel etken olan ortam sıcaklığı, türe özgü yaşam öyküsü karakterleri ve eşeysel seçim dinamikleri ile yakından ilişkilidir [136, 137, 138]. Özellikle ektoterm türlerde görülen vücut büyüklüğü varyasyon örüntüleri, yüksekliğe bağlı olarak değişen sıcaklık farklılıkları ile doğrudan etkileşim halindedir [139, 140]. Bu tez kapsamında da çalışılan ve başlıca yaşam öyküsü karakterlerinden biri olan vücut büyüklüğü, canlıların hayatta kalma, gelişim ve üreme dönemlerini kapsayan tüm ekolojik ve evrimsel süreçlerde etkin bir karakterdir [141].

Ektoterm türlerin çoğunluğunun, Bergman Kuralı olarak tanımlanan genel ifadeyle belirtildiği üzere, yükseklik arttıkça düşen sıcaklık düzeyine vücut büyüklüklerini artırarak cevap verdikleri görülmüştür [142-145]. Bergman Kuralı'na göre bazı canlılar için moleküler ve fizyolojik süreçler doğrultusunda, düşük sıcaklıklarda daha büyük vücutta sahip olmak daha avantajlı bir durumdur [146, 147]. Uyumsal açıdan düşünüldüğünde, büyük vücutlu olan canlıların hayatta kalma ve çiftleşme başarısının ve yumurta üretiminin daha fazla olduğu belirtilmektedir [141]. Bununla birlikte, büyük vücut ile ilişkilendirilen

bu uyumsal kazanımların, yüksek sıcaklıklarda olmaması gibi bir durum gözlenmemiştir, bu yüzden bahsedilen uyumsal özelliklerin sıcaklık ile olan ilişkisi tartışmalı bir durumdur [42, 148, 149].

Orthoptera takımına ait çoğu türde, amfibilerde ve Coleoptera takımına ait bazı türlerde ise Bergman Kuralı'nın belirttiği durumun tam tersi şekilde bir örüntü görülmektedir, yani bazı ektoterm türlerin vücut büyüklükleri yükseklik artışına bağlı olarak azalmaktadır [150-152] ve bu farklı örüntü "Ters Bergman Kuralı" olarak tanımlanmaktadır. Bergman Kuralı'nın temeli sıcaklığa, Ters Bergman Kuralı'nınki ise mevsimselliğe yani canlıların aktif oldukları mevsimin süresine dayanmaktadır [42].

Enlem veya yükseklik artışıyla birlikte mevsimsellik artmakta, diğer bir deyişle yaz dönemi kısalıp kış mevsimi daha erken gelmektedir. Sonuç olarak, yükseklik artışıyla birlikte canlılar için büyüme süresi kısıtlanmaktadır [153]. Bu durumda, Ters Bergman Kuralı'na göre, enlem/yükseklik artışıyla birlikte mevsimsellik farklılaşmasının etkisiyle vücut büyüklüğü azalmaktadır [139, 154, 155]. Bu kuralın, adaptasyonla ilişkilendirilen bir açıklaması vardır [156, 157]. Eğer bir canlının büyümesi daha uzun sürede gerçekleşiyorsa canlı daha büyük vücuda ve buna bağlı olarak daha verimli bir üreme başarısına sahip olacaktır. Buna karşılık, canlının büyüme süreci uzadıkça daha geç ergin hale gelecek ve bu yüzden hayatta kalma şansı da azalacaktır. Sonuç olarak canlının vücut büyüklüğü arttıkça, artan üreme başarısı ve azalan hayatta kalma şansı arasında bir ödünleşme (trade-off) ilişkisi doğacaktır. Bunun tersi olarak, eğer mevsimsellik yani büyüme için gereken süre kısa ise vücut büyüklüğü enlem ve yükseklik artışıyla azalacaktır. Bu durumda ödünleşme (trade-off) ilişkisi, azalan üreme başarısı ile artan hayatta kalma oranı arasında olacaktır [157]. Ters Bergman Kuralı, genellikle yılda tek kuşak veren (univoltin) ve mevsimselliğin çok yüksek olduğu bölgelerde yaşayan ektotermik canlılarda görülmektedir [42].

Ektotermik canlılarda görülen bir başka vücut büyüklüğü örüntüsü de Gradient-Karşıt Varyasyon'dur [42, 158]. Bu örüntü enlem ya da yükseklik artışıyla birlikte kısalan mevsimsellik süresine, canlının düşen büyüme oranına karşı cevap verebilmek için daha hızlı büyüme süreci geliştirmesiyle oluşur. Bu durumda yüksek enlemde ya da irtifada yaşayan bu bireyler, daha alçak kesimde daha uzun büyüme sürecine sahip bireylerle aynı oranda büyüme oranına sahip olarak bir dengeleme yoluna giderler. Eğer hemen hemen birebir dengeleme söz konusuysa, o tür için yükseklik/enlem ve vücut büyüklüğü arasında

bir ilişki gözlenmez [159]. Fakat eğer aşırı dengeleme görülürse, örüntü Bergman Kuralı'na [160, 161]; yeteri derecede dengeleyememe görülürse Ters Bergman Kuralı'na uygunluk gösterir [162].

Görüldüğü üzere sıcaklık-vücut büyüklüğü ilişkisi, ektoterm türler arasında bir hayli farklılık göstermektedir. Tüm bu varyasyonları açıklayabilmek için, büyüme ve gelişim için gereken minimum sıcaklık eşik değerleri ilişkisine dayanan bir biyofiziksel model öne sürülmüştür. Bu modele göre bir canlının büyümesi için gerekli olan minimum sıcaklık eşik değeri ($TT_{G, \text{growth} = \text{büyüme}}$) ile gelişimi için gerekli minimum sıcaklık eşik değeri ($TT_{D, \text{development} = \text{gelişme}}$) arasındaki ilişki, türün hangi sıcaklık-vücut büyüklüğü örüntüsünü izleyeceğini belirlemektedir. Şöyle ki tür, $TT_D - TT_G > 0$ olduğu durumda Bergman Kuralı'nı; $TT_D - TT_G < 0$ olduğu durumda ise Ters Bergman Kuralı'nı izlemektedir. $TT_D - TT_G = 0$ olduğu durumda ise türde sıcaklık ve vücut büyüklüğü açısından bir örüntü olmadığı gözlenmektedir. Diğer bir deyişle bu modele göre canlılar, gelişimin büyümeye oranla daha hızlı ilerlediği sıcaklık aralıklarında Bergman örüntüsüne; gelişimin büyümeden daha yavaş ilerlediği sıcaklık aralıklarında ise bu Ters Bergman örüntüsüne uymaktadırlar [149, 163].

Bu biyofiziksel modelin temeli büyüme ile gelişimin bağlı olduğu farklı hücresel mekanizmaların varlığına dayanmaktadır. Hücre büyümesi ile ilgili süreçlerin büyük oranda protein sentezine; hücre farklılaşması ile ilgili süreçlerin ise büyük oranda DNA sentezine bağlı olduğu ve DNA sentezi ile ilgili süreçlerin sıcaklığa çok daha yüksek oranda bağımlı olduğunu belirtilmektedir [163]. Bunun bir sonucu olarak araştırmacılar, kesin olmamakla birlikte, gelişim için gereken minimum sıcaklık eşik değerinin (TT_D) büyüme için gereken sıcaklık eşik değerinden (TT_G) daima daha yüksek çıkacağını belirtmektedirler. Bu bağlamda, Ters Bergman örüntüsünde olması gerektiği varsayılan durum, büyüme için gerekli sıcaklık eşik değerinin (TT_G) daha fazla olmasıdır [149, 164, 165]. Bu durumun görülme sebepleri arasında ise termal seçim sürecinin etkili olduğu düşünülmektedir. Buna göre yüksek kesimlerde mevsimselliğin arttığı ve değişken hava koşullarının etkisinin görüldüğü yerlerde, gelişim süresi daralan univoltin türler, bu doğal seçim sürecine büyüme için gerekli minimum sıcaklık değerlerini (TT_G) artırarak cevap vermektedirler [166].

Bu açıdan düşünüldüğünde ektoterm türlerde görülen vücut büyüklüğü örüntüleri, canlıların gelişimi ile doğrudan ilişkili olan hücre çoğalması ve farklılaşması süreçlerinin

sıcaklıkla büyük oranda etkileşim halinde olması ile de açıklanabilmektedir. Örnek olarak Avrupa ve Asya'nın ılıman bölgelerinde dağılım gösteren *Chorthippus brunneus* (Orthoptera: Acrididae) türü ile yapılan bir araştırmada, gelişim ve büyüme için gereken minimum sıcaklık karşılaştırması türün yaşam öyküsü karakterleri kapsamında çalışılmıştır. Bu araştırmaya göre; gelişim için gereken minimum sıcaklığın büyüme için gereken minimum sıcaklıktan küçük olduğu aralıklarda, yüksek sıcaklıklarda yetiştirilen bireylerin vücut büyüklüğünde artış olduğu tespit edilmiştir ($TT_D - TT_G < 0$) [149]. Ayrıca, sıcaklık-vücut büyüklüğü örüntüleri ile ilgili olarak yapılan moleküler çalışmalarda, tra-3 geninde görülen tek nükleotid değişimi ile oluşan F96L mutasyonunun, hücresel seviyede düşük sıcaklığın algılanmasını engellediği tespit edilmiş ve bu durumun canlının sıcaklık değişimlerine vücut büyüklüğü açısından cevap verebilme kapasitesini kısıtladığı belirtilmiştir [167].

Bu tez çalışmasının bir amacı da, Doğu Karadeniz Bölgesi'nin özgün mikroiklimsel koşulları içinde değişen sıcaklık ve mevsimsellik faktörleri göz önünde bulundurularak, *Poecilimon similis* türünde vücut büyüklüğünün sıcaklığa bağlı olarak izlediği örüntüyü sorgulamaktır.

1.1.9 Model Canlı: *Poecilimon similis* Retowski, 1889 (Orthoptera: Tettigoniidae)

Poecilimon cinsi, Barbitistini tribüsü içerisinde *Isophya* cinsi ile birlikte en yüksek tür çeşitliliği ile temsil edilen iki cinsten biridir [168]. Bu iki cinse ait tür sayısı, taksonun %82'sini oluşturmakta olup, her iki cins de körelmiş kanatlar ve kompleks akustik davranış özellikleriyle temsil edilmektedirler [169]. Morfolojik [170, 171], sitogenetik [172] ve moleküler [173] açıdan olmak üzere yapılan pek çok çalışmaya rağmen, *Poecilimon* ve *Isophya* cinslerinin filogenileri hala tartışmalı bir durumdadır [168]. Bununla birlikte, Anadolu'nun son buzul maksimumu ve buzullararası dönemlerdeki etkinliği de göz önünde bulundurulduğunda, tez çalışmasının yapıldığı bölgenin, iki cinsin de ana çeşitlenme merkezlerinden biri olduğu belirtilmektedir [168, 174]. *Poecilimon* cinsinin dünya genelindeki dağılımı Şekil 1.8'de gösterilmiştir. Bu tez çalışmasının model organizması olan *Poecilimon similis* Retowski, 1889 (Orthoptera: Tettigoniidae), Doğu Karadeniz Bölgesi'ne endemik bir türdür [175-178] ve türün sistematik durumu aşağıdaki gibidir:

Takım: Orthoptera

Alt Takım: Ensifera

Üst Familya: Tettigonioidea

Familya: Tettigoniidae

Alt Familya: Phaneropterinae

Tribüs: Barbitistini

Genus: *Poecilimon* Fischer, 1854

Tür: *Poecilimon similis* Retowski, 1889



Şekil 1.8. *Poecilimon* cinsinin dünya genelindeki dağılımı [179].

Poecilimon similis; yeşil ve sarı renklerde, körelmiş kanatlara sahip, uçamayan univoltin (bir yılda sadece bir kuşak veren) bir çekirge türüdür [34, 175] (Şekil 1.9). Bu tür Fırtına Vadisi'nde birbiriyle kısmen etkileşimde olan populasyonlar halinde iken, vadi dışında ise parçalı olarak yaklaşık 350 ile 2000 metre arasındaki uygun habitatlarda dağılım göstermektedir (Şekil 1.12 ve Çizelge 1.1). Türün bireyleri genelde *Rubus* spp., *Sambucus nigra*, *Plantago lanceolata*, *Rumex* ve *Salvia* gibi bitkilerin olduğu alanlarda ve *Poecilimon schmidtii*, *Isophya rizeensis*, *Isophya redtenbacheri*, *Pholidoptera griseoptera*, *Phonochorion uvarovi*, *Phonochorion satunini* ve *Phonochorion artvinensis* gibi diğer çayır çekirgeleri ile kısmen simpatrik olarak bulunmaktadır.



Şekil 1.9. *Poecilimon similis* türünün erkek ve dişi bireyi.

Poecilimon similis dişileri, yumurtalarını bitki örtüsüne ya da toprağa bırakır ve yumurtalar kış mevsimini diyapozda geçirirler. Nimfler, genelde yüksekliğe bağlı olarak değişmekle birlikte, Haziran ayında görülmeye başlamaktadır. Haziran, Temmuz ve Ağustos ayları boyunca gözlenen ergin bireyler, Eylül ayı ile birlikte ortadan kalkmaktadır. *P. similis*'in erkek bireylerinde pronotum orta kısımda içbükey, dişilerde ise daha düz bir yapıdadır (Şekil 1.10 ve 1.11). Ovipositor ventralde düz, uç kısmında ise yukarı doğru kıvrık olmak üzere dişlidir (Şekil 1.9). Türün erkek bireyleri körelmiş kanatları birbirine sürterek çağrı sesi çıkarmaktadır [36, 175].



Şekil 1.10. Erkek bireylerde pronotum yapısı.



Şekil 1.11. Dişi bireylerde pronotum yapısı.

1.2 Materyal ve Yöntem

1.2.1 Arazi Çalışmaları:

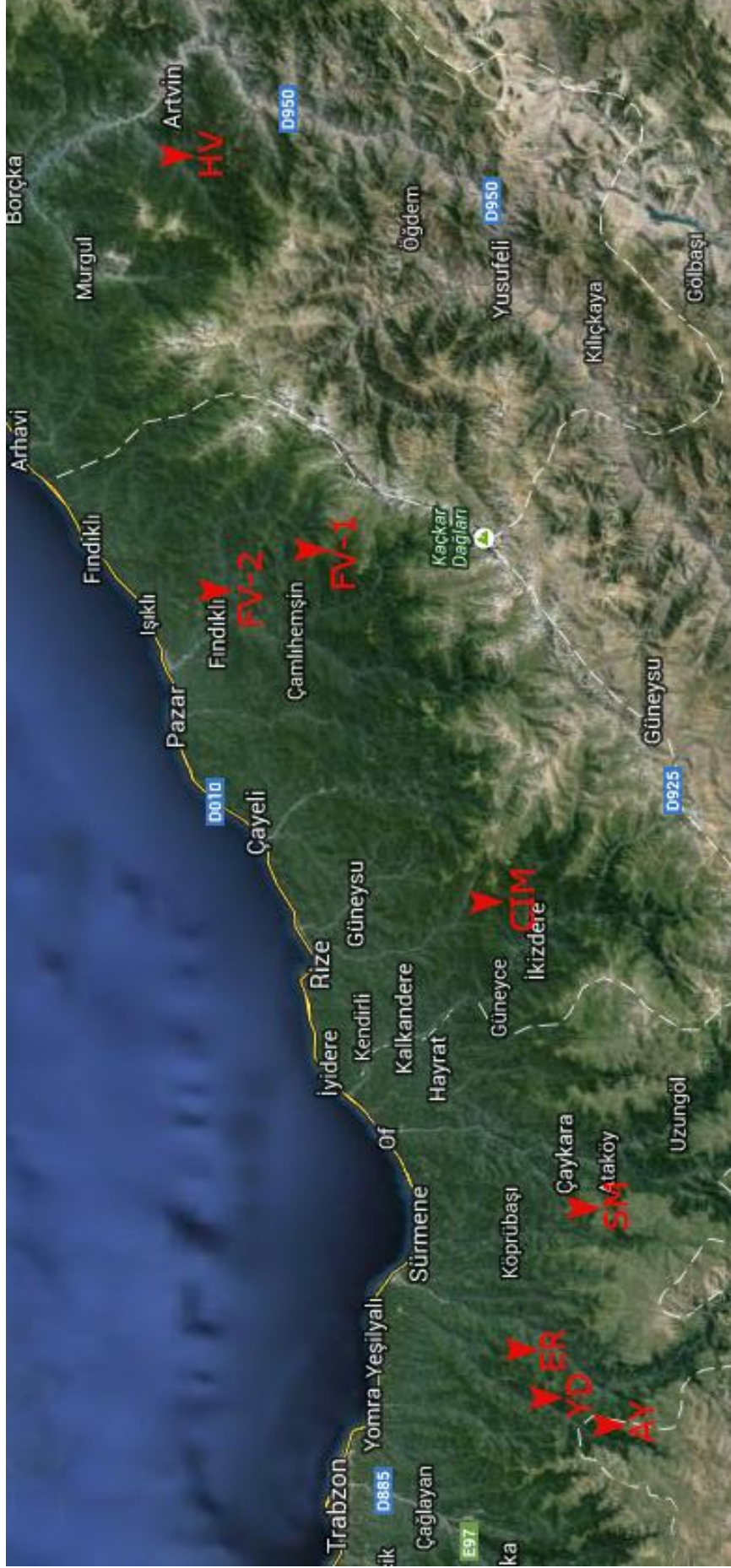
Bu tezin arazi çalışmaları Doğu Karadeniz Bölgesi'nde Gümüşhane ili Yağmurdere ilçesinden Artvin ili Hatila Vadisi Milli Parkı'na kadar olan alanı kapsamaktadır. Arazi çalışmaları 2012 yılının Haziran, Temmuz ve Ağustos aylarında olmak üzere üç dönem halinde yürütülmüştür. Örnekleme noktaları Şekil 1.12'de gösterilmiş, örnekleme noktalarına ait bilgiler Çizelge 1.1'de verilmiştir. Araziden toplanan örnekler morfometrik ve moleküler çalışmalarda kullanılmak üzere %96'lık alkol içeren kaplar içerisine alınmış ve Hacettepe Üniversitesi Biyoloji Bölümü Ekolojik Bilimler Araştırma Laboratuvarlarına getirilmiştir. Örnekler %96'lık alkol içinde +4°C'de muhafaza edilmiştir.

Çalışmanın başlangıcında, Merkezde Toplanma Modeli ve Merkez-Perifer Hipotezi'nin de belirttiği üzere, populasyon büyüklüklerine göre Fırtına Vadisi merkez (M), dağılımın batı (Erikli, Yağmurdere, Aşağı Yuvalı) ve doğu yönünde (Hatila Vadisi) sınırlandığı iki bölge ise perifer (P) olarak kabul edilmiştir (Şekil 1.12 ve Çizelge 1.1).

1.2.2 Vücut Büyüklüğü Ölçümleri

Belirlenen istasyonlardan toplanan bireylerin pronotum, sol ve sağ arka femur bölgeleri LeicaMZ7₅ model stereo-mikroskop kullanılarak 0.64 büyütme oranında fotoğraflanmıştır. Her bireyin femur uzunluğu, pronotum uzunluğu ve genişliği ölçümleri için TPSDig (Version 1.34) [180] programı kullanılmıştır. Ölçümler için pronotumda 9, femur için ise 2 referans noktası (landmark) belirlenmiştir (Şekil 1.13. ve 1.114.) [181].

Şekil 1.12. Doğu Karadeniz Bölgesi'nde yapılan arazi çalışmasına ait örnekleme noktaları

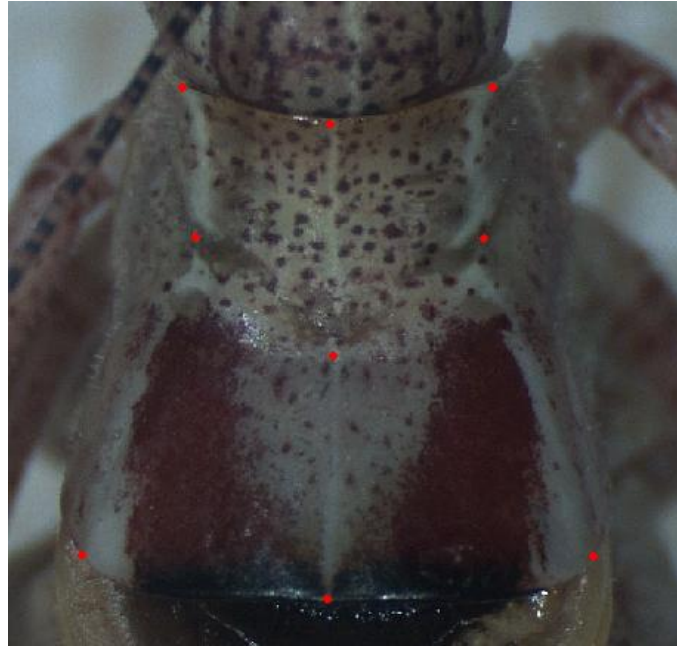


Çizelge 1.1. Örneklem noktalarına ait enlem, boylam, yükseklik verileri ile moleküler ve morfolojik çalışmalara dâhil edilen birey sayıları. Perifer (P), Merkez (M).

Örnekleme Noktası	Enlem	Boylam	Yükseklik (m)	Moleküler Analizlerde Kullanılan Örnek Sayısı (N)	Morfolojik Analizlerde Kullanılan Örnek Sayısı (N)
ER - Erikli (P)	40° 62'26"	39° 93'75"	1130	6	13
AY - Aşağı Yuvalı (P)	40° 53'74"	39° 87'93"	1885	6	4
YD - Yağmurdere (P)	40° 60'85"	39° 90'28"	1200	5	5
SM - Sultanmurat	40° 67'89"	40° 19'11"	1843	6	6
CML – Cimil	40° 79'17"	40° 63'07"	749	5	7
FV-1 Fırtına Vadisi (M)				29	45
A-Çiçekli Yayla Yolu	40° 80'58"	40° 95'49"	1950	3	13
B-Çiçekli Yayla Yolu	40° 83'91"	40° 94'70"	1550	6	5
C-Kale Yolu-2	40° 81'78"	40° 94'46"	1810	5	4
D-Kale Yolu-1	40° 84'19"	40° 94'53"	1467	5	14
E- Çat	40° 85'39"	40° 94'67"	1300	10	9
FV-2 Fırtına Vadisi (M)				10	20
A-Ülküköy 2	40° 98'57"	40° 96'46"	500	5	9
B- Ülküköy 1	41° 00'89"	40° 99'23"	388	5	11
HV - Hatıla Vadisi (P)	41° 10'43"	41° 59'71"	1552	10	12



Şekil 1.13. Arka femur (3. bacak) ve referans (landmark) noktaları



Şekil 1.14. Erkek birey pronotumu ve referans (landmark) noktaları

1.2.3 Moleküler çalışmalar

1.2.3.1 DNA Eldesi

İstasyonlardan toplanan bireylerin arka femurları kullanılarak DNA izolasyonu yapılmıştır. DNA izolasyonu için, femur bölgeleri vücuttan ayrılmış ve alkolün uçması sağlanmıştır. Daha sonra dokular, 600 µl, 2 x TE (20 ml 10 mM TrisHCl, 4 ml 20 mM EDTA, 976 ml

ddH₂O) tamponu içinde parçalanmış ve kitin tabakasının ayrılması sağlanmıştır. Tampon içindeki doku 13.000 rpm hızında 3 dakika santrifüj edilerek çöktürülmüştür. Santrifüj işleminden sonra, üstte kalan süpernatant kısım atılarak elde edilen doku Invitrogen PureLink™ Genomic DNA izolasyon kiti ile DNA izolasyonuna tabi tutulmuştur. Elde edilen DNA örnekleri +4°C de saklanmıştır.

1.2.3.2 Polimeraz Zincir Tepkimesi (PZT) Uygulamaları

Birçok böcek türünde Polimeraz Zincir Tepkimesi (PZT) işleminin başarı ile yapılabildiği LCO1490 ve HCO2198 primerleri seçilerek [59], (Çizelge 1.2) mitokondriyal DNA (mtDNA)'nın COI gen bölgesine ait yaklaşık 675 baz çiftlik bir bölgesi çoğaltılmıştır. Bu işlemde, uygulanan PZT döngüsü ve her örnek için toplam hacmi 25 µl olacak şekilde hazırlanan PZT çözeltisinin içeriği Çizelge 1.3. ve Çizelge 1.4'de verilmiştir. Yapılan her PZT çalışmasında kontaminasyonu kontrol etmek için, DNA hariç olmak üzere, PZT karışımı içeren bir negatif kontrol kullanılmıştır. Bunun haricinde, daha önce çalıştığı bilinen, DNA örneği içeren bir PZT karışımı da her reaksiyonda pozitif kontrol olarak yer almıştır.

Çizelge 1.2. Tez kapsamında kullanılan mtDNA COI gen bölgesine ilişkin primerler

Primer	Gen Bölgesi	Primer Dizisi
LCO1490	COI	GGTCAACAAATCATAAAGATATTGG
HCO2198		TAAACTTCAGGGTGACCAAAAAATCA

Çizelge 1.3. Polimeraz Zincir Tepkimesi (PZT) döngüsü

SICAKLIK- AŞAMA	SÜRE	DÖNGÜ SAYISI
94°C - ön denatürasyon	2 dk	1
94°C - denatürasyon	30 sn	35
45°C - bağlanma	30 sn	35
72 C - uzama	45 sn	35
72°C - son uzama	5 dk	1

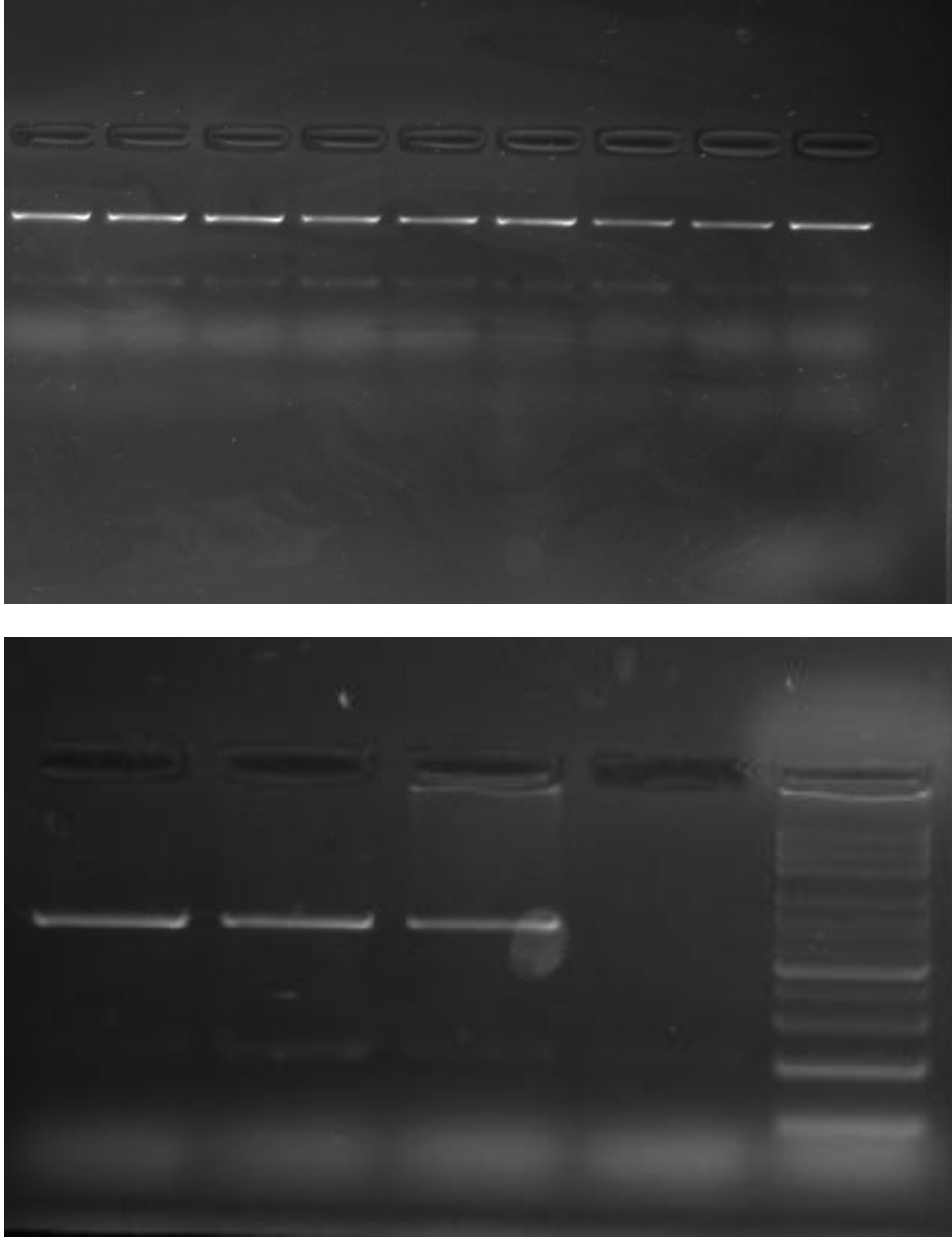
Çizelge 1.4. Polimeraz Zincir Tepkimesi (PZT) çözeltisi (bir döngü için).

BİLEŞEN	MİKTAR (µl)
ddH ₂ O	17,5
10 X Tampon (Bioron, Complete)	2,5
50 mM dNTP karışımı	1
50 mM MgCl ₂	1,5
İleri Primer	0,4
Geri Primer	0,4
Taq polimeraz (Bioron)	0,2
DNA	1,5

1.2.3.3 Jel Elektroforezi

Çoğaltılan DNA örnekleri, %2'lik agaroz jel (1 gr Agaroz; 0.5X 50 ml TBE c-Tris bazı, Borik asit, Etilen daimin tetraasetik asit, EDTA-; 1.4 µl Etidiyum bromür) kullanılarak 80 mV'da elektroforeze tabi tutulmuştur (Şekil 1.15).

mtDNA'nın COI gen bölgesi PZT ile başarılı bir şekilde çoğaltılan örnekler, Invitrogen Kiti ile saflaştırıldıktan (pürifikasyon) sonra dizi analizlerinin yapılması için MACROGEN firmasına gönderilmiştir.



Şekil 1.15: Üst; Fırtına Vadisi-1 (FV-1) örneklerine ait PZT ile çoğaltılan COI bölgelerinin jel elektroferez görüntüleri. Alt; Hatıla Vadisi (HV) bireyelerine ait PZT örnekleridir; ilk örnek pozitif kontrol, belirteçten önceki ilk örnek ise negatif kontrol örnekleridir.

1.3 Analiz

1.3.1. Dizi Verilerinin Düzenlenmesi, Genetik Çeşitlilik ve Farklılaşmanın Hesaplanması

Elde edilen DNA dizileri Clustal X v.2.0 [182] ve BioEdit v.7.2 [183] programları kullanılarak düzeltilmiş ve hizalanmıştır. Hizalanan diziler, GenBank'da sırasıyla, JQ917909.1 ve EF540820.1 kodlarıyla kayıtlı *Mecopoda elongata* (Orthoptera: Tettigoniidae: Mecopodinae) [184] ile *Isophya altaica* (Orthoptera: Tettigoniidae: Phaneropterinae) türlerine ait COI dizi verisi [185] ile kontrol edilmiş ve 659 baz çiftlik veri, analize hazır hale getirilmiştir. Dizilerdeki haplotip gruplaması ise DnaSP v.5 [186, 187] programı kullanılarak belirlenmiştir.

Populasyonun genetik yapısına ilişkin bütün analizler, Arlequin v.3.5 [188] programı kullanılarak yapılmıştır. Bu program ile her bir populasyon için genetik varyasyon, Tajima'nın π [189] ve Watterson'ın θ [190] parametreleri ile hesaplanmıştır. Watterson'ın θ değeri, populasyonda mutasyon ve populasyon büyüklüğü parametrelerine göre, $\theta=4N\mu$ şeklinde ifade edilir. Tajima [189], populasyondaki her haplotip çifti arasındaki beklenen ortalama farklılığın oranını $E_{\text{expected}}=\text{beklenen } (\pi) = \theta$ olarak belirtmiştir. Bu durumda θ_{π} değeri, populasyondaki her haplotip çifti arasındaki ortalama farklılığın tahminini temsil etmektedir. Populasyonlar arası genetik farklılaşma hesaplamaları için ise Pairwise (ikili) F_{st} değeri kullanılmıştır [1, 191, 192].

Bu türde, COI bölgesi için nötraliteden uzaklaşma olup olmadığını tespit etmek için, Tajima'nın D [193] ve Fu'nun F_s [194] değerleri hesaplanmıştır. Bu değerler populasyon büyümesini ölçen parametrelerdir. Zaman içinde büyüme gösteren populasyonların nötraliteden uzaklaştıkları kabul edilir. Tajima'nın nötralite testinde $D = 0$ ifadesi, populasyon büyüklüğünde bir değişiklik görülmediğini; $D < 0$ ifadesi, populasyonun büyüdüğünü; $D > 0$ ifadesi ise yakın zamanda populasyonun darboğaz etkisi altına girdiğini belirtir. Fu'nun F_s değeri, populasyon büyümesine çok daha duyarlı bir parametredir. Negatif F_s değeri, son zamanlarda olmuş bir populasyon büyümesine; pozitif F_s değeri ise yakın zamanda olmuş bir populasyon darboğazına işaret etmektedir. Fu'nun F_s değeri için anlamlılık değeri, $p < 0.02$; Tajima'nın D değeri için ise $p < 0.05$ olarak tanımlanır [193, 194].

Türün genelindeki varyasyonun bileşenleri olarak tanımlanan; herbir populasyon içindeki, populasyonlar arasındaki ve merkez-perifer bölgeler arasındaki varyasyon yüzdeleri AMOVA (Analysis of Molecular Variance) analizi ile hesaplanmıştır [195]. Ayrıca türün genetik yapısının uzaklığa bağlı izolasyon derecesini ölçmek için kullanılan Mantel Testi de ARLEQUIN v.3.5 [188], IBD (Isolation By Distance) ve Geographic Distance Matrix Generator v.1.2.3 programları kullanılarak yapılmıştır [196].

Bunlarla birlikte nötral genetik çeşitlilik ile yükseklik ve iklimsel veriler arasındaki ilişki, serpilme diyagramı (Scatter plot) ve adimsal çoklu regresyon analizleri kullanılarak incelenmiştir. Analizlerde kullanılan iklimsel değişkenler; *P. similis*'in dağılımını sınırlayan yıllık ortalama değerleri, ekstrem değerleri ve mevsimselliği ifade eden değişkenleri tanımlamakta olup, *P. similis*'in alandaki dağılımına göre BIOCLIM modelleme yönteminde kullanılan iklimsel parametreler [197] arasından seçilmiştir [198, 199, 200]. Buna göre kullanılan iklimsel değişkenler; yıllık ortalama sıcaklık (Y.O.S), yıllık yağış (Y.Y), mevsimsel (Mayıs-Eylül) sıcaklık (Mev. Sıc.), en kuru aydaki yağış (E.K.A.Y.), en yağışlı dönemdeki ortalama sıcaklık (E.Y.D.S.) ve mevsimsel (Mayıs-Eylül) yağış (Mev. Yağ.) olarak belirlenmiştir [197].

1.3.2 Vücut Büyüklüğünün Analizi

TPSDig programı [180] kullanılarak; arka femur boyu, pronotum boyu ve eni ölçülen bireylerin verileri STATISTICA (StatSoft) programında analiz edilmiştir. Vücut büyüklüğü analizleri için, düşük örneklem büyüklüğüne sahip olduğundan dişi bireylere ait veriler kullanılmamıştır. Erkek bireylere ait üç uzunluk ölçümünü (femur boyu, pronotum boyu ve eni) standardize etmek için Temel Bileşen Analizi (Principal Component of Analysis) yapılmıştır [201]. Buna göre, elde edilen TB1 (temel bileşen 1) verisi vücut büyüklüğünün temsili olarak kabul edilmiş ve bu veri kullanılarak vücut büyüklüğünün alansal olarak varyasyon gösterip göstermediğini anlamak için Tek Değişkenli Varyans Analizi (one-way ANOVA) yapılmıştır.

Ayrıca TB1 verisi kullanılarak, vücut büyüklüğünün iklimsel değişkenlere [yıllık ortalama sıcaklık (Y.O.S), yıllık yağış (Y.Y), mevsimsel (Mayıs-Eylül) sıcaklık (Mev. Sıc.), en kuru aydaki yağış (E.K.A.Y), en yağışlı dönemdeki ortalama sıcaklık (E.Y.D.S), mevsimsel (Mayıs-Eylül) yağış (Mev. Yağ.) ve yüksekliğe göre dağılımı incelenmiştir. Bu dağılım örüntüleri incelenirken, önce değişkenlerin tek tek vücut büyüklüğü ile korelasyonu serpilme diyagramı (Scatter plot) kullanılarak incelenmiş, daha sonra da her bir değişkenin

vücut büyüklüğü varyasyonunu hangi oranda açıklayabildiğini ortaya çıkarmak için Adımsal (forward-backward stepwise) Çoklu Regresyon Analizleri (Multiple Regression Analysis) yapılmıştır. Ayrıca, her bir populasyona ait nötral genetik varyasyon ile vücut büyüklüğü verileri arasındaki korelasyon serpilme diyagramı (Scatter plot) kullanılarak incelenmiştir.

2. SONUÇLAR

2.1 Bulgular

2.1.1 Populasyon Genetiği Verileri

Analize dahil edilen dizilerin içerdiği 25 adet haplotip, Çizelge 2.1’de verilmiştir. Haplotiplerin populasyonlara dağılımları ise Çizelge 2.2’de görüldüğü şekildedir. Tür için, ortalama genetik varyasyon, $\theta_{\pi}= 9.7113$ olup, Çizelge 2.3’den de görüleceği üzere, en yüksek genetik varyasyon seviyesi merkez bölgedeki Fırtına Vadisi-2 ($\theta_{\pi}= 19.50$) populasyonlarında bulunmaktadır. Fırtına Vadisi içindeki populasyonların ortalama olarak varyasyon oranı ($\theta_{\pi (ort)}= 15.51$), hem batı-perifer hem de doğu-perifer bölgelerindeki populasyonlara göre daha fazladır. Bununla birlikte, batı-perifer populasyonlar (ER, $\theta_{\pi}= 7.00$; YD, $\theta_{\pi}= 12.00$; AY, $\theta_{\pi}= 10.00$), merkez populasyona nispeten yakın bir varyasyon oranı içerirken, doğu-perifer populasyon (HV, $\theta_{\pi}= 1.333$) çok daha az oranda varyasyon içermektedir. En düşük genetik çeşitlilik ise merkez bölge ile batı-perifer arasında kalan Sultanmurat (SM) populasyonuna aittir ($\theta_{\pi}= 1.000$) (Şekil 2.1).

Nötraliteden uzaklaşma derecesini ifade eden Tajima’nın D değeri, batı-perifer populasyonları (ER, YD, AY), Sultanmurat (SM), Cimil (CİM) ve doğu-perifer populasyonu (HV) için 0 değerinde; Fırtına Vadisi populasyonları (FV-1 ve FV-2) için ise sıfırdan büyüktür. Fu’nun Fs değerleri, batı-perifer (ER, YD, AY) populasyonları ile Cimil (CİM) ve Fırtına Vadisi-2 populasyonları için pozitif iken, doğu-perifer (HV) populasyonu ile Fırtına-Vadisi-1 populasyonları için negatiftir (Çizelge 2.3). Tür genelinde nötraliteden uzaklaşma değerleri $D= 0.22733$, $p>0.05$; $F_s= 0.71.56$, $p>0.05$ olup, tür için nötraliteden anlamlı derecede bir uzaklaşma tespit edilmemiştir.

Populasyonlar arası genetik farklılaşmayı ölçmek için kullanılan Pairwise Fst hesaplamalarına göre, farklılaşma hem iki merkez populasyonu arasında hem de merkez ile her iki perifer bölge arasında yüksek seviyededir (Şekil 2.2). Fırtına Vadisi-1 populasyonları ile Fırtına Vadisi-2, Cimil (CİM), batı-perifer (Erikli – ER) ve doğu-perifer (Hatila Vadisi - HV) populasyonları arasındaki farklılaşma değerleri anlamlıdır (Çizelge 2.4 ve Çizelge 2.5).

Çizelge 2.1. Haplotip dizileri.

	10	20	30	40	50	60	70	80	90	100	110	120	130	140	150
[*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Hap_1	C	G	T	T	A	T	T	T	T	A	A	T	T	T	T
Hap_2	C	G	T	T	A	T	T	T	T	A	A	T	T	T	T
Hap_3	C	G	T	T	A	T	T	T	T	A	A	T	T	T	T
Hap_4	C	G	T	T	A	T	T	T	T	A	A	T	T	T	T
Hap_5	C	G	T	T	A	T	T	T	T	A	A	T	T	T	T
Hap_6	C	G	T	T	A	T	T	T	T	A	A	T	T	T	T
Hap_7	C	G	T	T	A	T	T	T	T	A	A	T	T	T	T
Hap_8	C	G	T	T	A	T	T	T	T	A	A	T	T	T	T
Hap_9	C	G	T	T	A	T	T	T	T	A	A	T	T	T	T
Hap_10	C	G	T	T	A	T	T	T	T	A	A	T	T	T	T
Hap_11	C	G	T	T	A	T	T	T	T	A	A	T	T	T	T
Hap_12	C	G	T	T	A	T	T	T	T	A	A	T	T	T	T
Hap_13	C	G	T	T	A	T	T	T	T	A	A	T	T	T	T
Hap_14	C	G	T	T	A	T	T	T	T	A	A	T	T	T	T
Hap_15	C	G	T	T	A	T	T	T	T	A	A	T	T	T	T
Hap_16	C	G	T	T	A	T	T	T	T	A	A	T	T	T	T
Hap_17	C	G	T	T	A	T	T	T	T	A	A	T	T	T	T
Hap_18	C	G	T	T	A	T	T	T	T	A	A	T	T	T	T
Hap_19	C	G	T	T	A	T	T	T	T	A	A	T	T	T	T
Hap_20	C	G	T	T	A	T	T	T	T	A	A	T	T	T	T
Hap_21	C	G	T	T	A	T	T	T	T	A	A	T	T	T	T
Hap_22	C	G	T	T	A	T	T	T	T	A	A	T	T	T	T
Hap_23	C	G	T	T	A	T	T	T	T	A	A	T	T	T	T
Hap_24	C	G	T	T	A	T	T	T	T	A	A	T	T	T	T
Hap_25	C	G	T	T	A	T	T	T	T	A	A	T	T	T	T

Çizelge 2.1. Haplotip dizileri (devam ediyor).

	160	170	180	190	200	210	220	230	240	250	260	270	280	290	300
Hap_1	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T
Hap_2	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T
Hap_3	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T
Hap_4	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T
Hap_5	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T
Hap_6	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T
Hap_7	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T
Hap_8	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T
Hap_9	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T
Hap_10	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T
Hap_11	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T
Hap_12	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T
Hap_13	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T
Hap_14	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T
Hap_15	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T
Hap_16	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T
Hap_17	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T
Hap_18	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T
Hap_19	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T
Hap_20	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T
Hap_21	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T
Hap_22	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T
Hap_23	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T
Hap_24	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T
Hap_25	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T

Çizelge 2.1. Haplotip dizileri (devam ediyor).

[310	320	330	340	350	360	370	380	390	400	410	420	430	440	450
[*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Hap_1	TTAGTTGAAAATGGAGCTGGAAACAGGATGAACCGTTTACCCACCATTATCAGCTGGAAATGCCCAATGGAGTGCCTCAGTTGATTTAGCTAICTTCCCTTCATTTAGCTGGTATTTCCATCCATTTTAGGAGCCGTAATACTTCATTACTAC														
Hap_2														
Hap_3														
Hap_4														
Hap_5G.....														
Hap_6T..A.....								
Hap_7T..A.....				T.....			
Hap_8T..A.....				T.....			
Hap_9G.....					T..A.....				T.....			
Hap_10T..A.....				G.....			
Hap_11T..A.....				G.....			
Hap_12T..A.....				T.....			
Hap_13A..T.....				A.....T.....			
Hap_14G.....					T..A.....				T.....			
Hap_15T.....				C.....			
Hap_16T.....				C.....			
Hap_17T.....				C.....T.....			
Hap_18T.....				C.....			
Hap_19A.....				C.....			
Hap_20T.....T.....				T.....T.....			
Hap_21T.....T.....				T.....C.....			
Hap_22T.....G.....T.....				T.....T.....			
Hap_23T.....G.....T.....				T.....T.....			
Hap_24T.....T.....T.....				T.....T.....			
Hap_25T.....T.....T.....				T.....T.....			

Çizelge 2.1. Haplotip dizileri (devam ediyor).

[460	470	480	490	500	510	520	530	540	550	560	570	580	590	600
[
Hap_1	ACAACAATTATAATACGAAACACCTGGTAATATCCTTAGACCAAAACCCCTTTTGGTGTAGCAATCACAGCAITTTTACTTCTCTTCCCTGTTTCAGGGGCAATTACTTAATCTTAACTGATCGTAACCTTAAATAC														
Hap_2															
Hap_3															
Hap_4															
Hap_5															
Hap_6															
Hap_7															
Hap_8															
Hap_9															
Hap_10															
Hap_11															
Hap_12															
Hap_13															
Hap_14															
Hap_15															
Hap_16															
Hap_17															
Hap_18															
Hap_19															
Hap_20															
Hap_21															
Hap_22															
Hap_23															
Hap_24															
Hap_25															

Çizelge 2.1. Haplotip dizileri (devam ediyor).

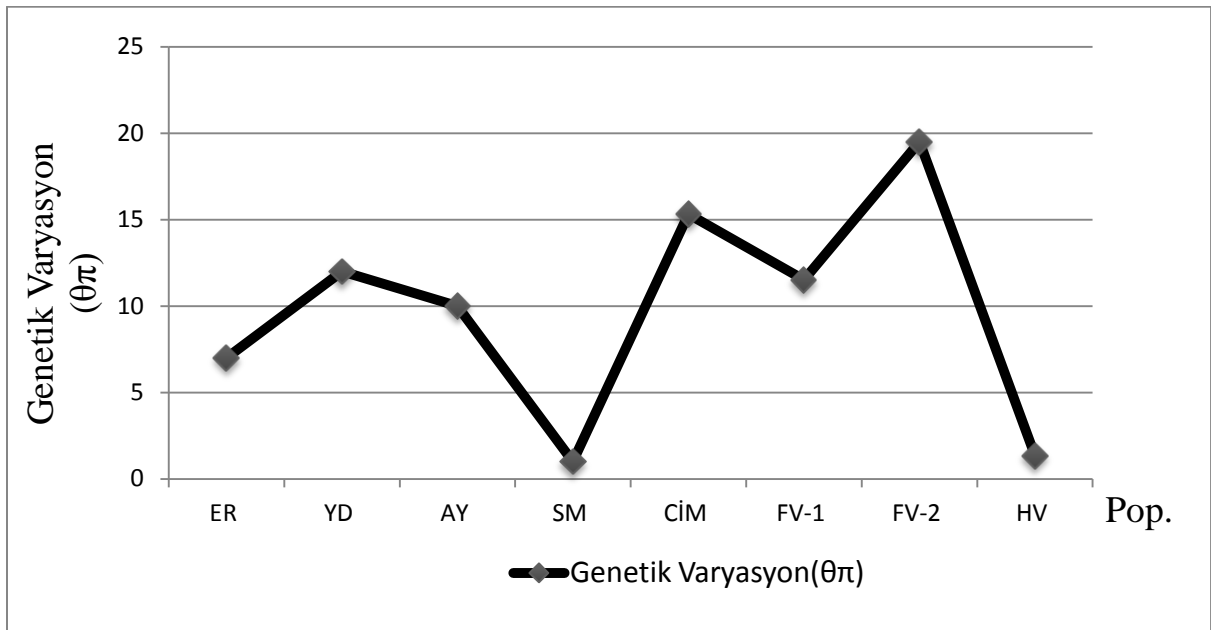
	610	620	630	640	650
[*	*	*	*	*
[
Hap_1	ACTTCATTTTGGATCCTGCTGGAGGAGGAGATCCTATTCTATACCACACTTATTTGA				
Hap_2				
Hap_3C.....				
Hap_4C.....				
Hap_5				
Hap_6C.....C.....				
Hap_7C.....C.....C.....				
Hap_8C.....C.....C.....				
Hap_9C.....C.....C.....				
Hap_10C.....C.....C.....				
Hap_11C.....C.....C.....				
Hap_12C.....C.....G.....T.....				
Hap_13C.....C.....G.....T.....				
Hap_14C.....C.....				
Hap_15C.....C.....C.....				
Hap_16C.....C.....C.....				
Hap_17C.....C.....C.....				
Hap_18C.....C.....C.....				
Hap_19C.....C.....C.....				
Hap_20C.....C.....C.....				
Hap_21C.....C.....T.....				
Hap_22C.....C.....G.....T.....				
Hap_23C.....C.....G.....T.....				
Hap_24C.....C.....T.....				
Hap_25C.....C.....T.....				

Çizelge 2.2. *Poecilimon similis* türünde populasyonlara göre haplotip dağılım tablosu

Haplotip	ER	YD	AY	SM	CİM	FV-1	FV-2	HV
Hap 1								3
Hap 2								4
Hap 3								3
Hap 4		2						
Hap 5			5					
Hap 6						6		
Hap 7		2						
Hap 8		1						
Hap 9						3		
Hap 10				4				
Hap 11				2				
Hap 12	5							
Hap 13	1							
Hap 14			1					
Hap 15						1		
Hap 16						12	4	
Hap 17						3		
Hap 18						3		
Hap 19						1		
Hap 20							1	
Hap 21							3	
Hap 22					3			
Hap 23					1			
Hap 24							2	
Hap 25					1			

Çizelge 2.3. Her populasyon için örneklem sayısı (N), yer değiştiren bölge sayısı (Y.D.B.S), haplotip sayısı (Hap. Say.), genetik çeşitlilik (θ_π) ve nötraliteden uzaklaşma (Tajima'nın D ve Fu'nun Fs değerleri; $p>0.05$) verileri.

Populasyon	N	Y.D.B.S	Hap.Say.	θ_π	D	Fs
ER	6	7	2	7	0	1,9459
YD	5	18	3	12	0	1,3322
AY	6	10	2	10	0	2,3025
SM	6	1	2	1	0	0
CİM	5	23	3	15,33	0	1,5888
FV-1	29	23	7	11,52	1,2854	-1,3141
FV-2	10	34	4	19,5	0,5331	1,0864
HV	10	2	3	1.333	0	-1,2164



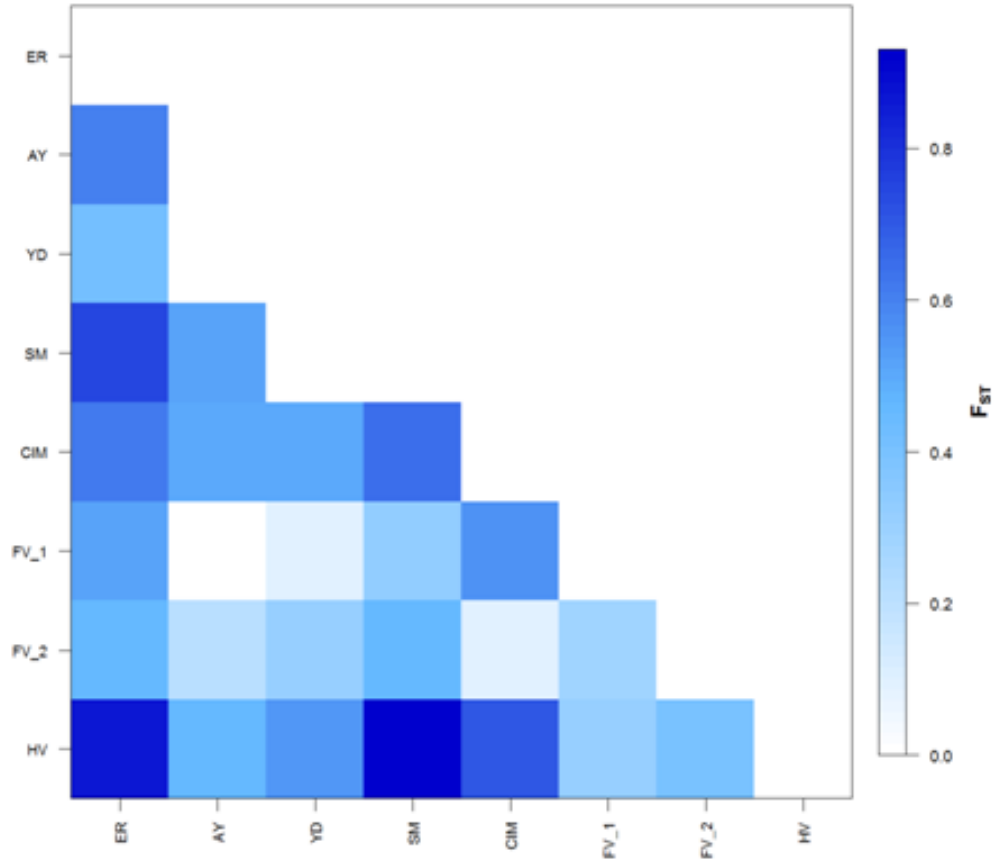
Şekil 2.1. Populasyonlara göre genetik varyasyon (θ_π) dağılımı.

Çizelge 2.4. Populasyonlar arası farklılaşma - F_{st} verileri. (*) Anlamlı F_{st} değerleri; $p < 0.05$

Populasyonlar	ER	AY	YD	SM	CİM	FV-1	FV-2	HV
ER	—							
AY	0.604	—						
YD	0.413	0.009	—					
SM	0.741	0.521	0.013	—				
CİM	0.611	0.503	0.505	0.639	—			
FV-1	0.511*	0.006	0.099	0.324	0.557*	—		
FV-2	0.463	0.204	0.316	0.453	0.098	0.280*	—	
HV	0.863	0.462	0.541	0.930	0.698	0.318*	0.403	—

Çizelge 2.5. Populasyonlar arası farklılaşmanın anlamlılık değerleri (p değerleri). (*) $p < 0.05$

Populasyonlar	ER	AY	YD	SM	CİM	FV-1	FV-2	HV
ER	—							
AY	0.261	—						
YD	0.063	0.243	—					
SM	0.315	0.261	0.585	—				
CİM	0.198	0.144	0.081	0.198	—			
FV-1	0.000*	0.513	0.216	0.162	0.000*	—		
FV-2	0.117	0.099	0.063	0.054	0.288	0.036*	—	
HV	0.126	0.054	0.099	0.054	0.090	0.018*	0.072	—



Şekil 2.2. Tür içinde genetik farklılaşma (F_{st}) değerlerinin dağılımı.

Tür içinde moleküler varyansın analizi (AMOVA) için populasyonlar, merkez ve iki perifer bölgeye (batı ve doğu) ait olmak üzere, aşağıda belirtildiği gibi gruplandırılmışlardır. Tür genelindeki varyasyonun kaynağı büyük oranda (**%55.94**) populasyonlar içinde bulunmakta olup, merkez ve her iki perifer grup arasındaki varyasyon ise toplam varyasyonun sadece **%9.51**'ini oluşturmaktadır (Çizelge 2.6).

Grup 1 Populasyonları: ER, YD, SM, AY

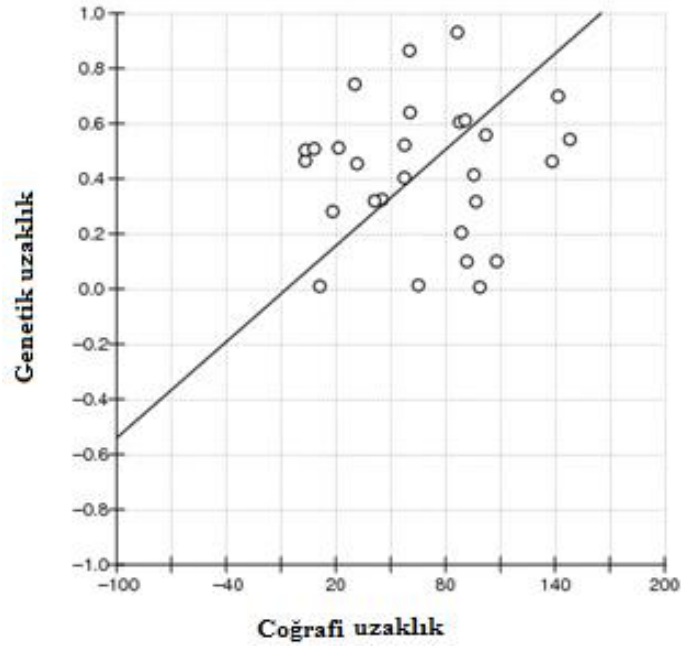
Grup 2 Populasyonları: CİM, FV-1, FV-2

Grup 3 Populasyonu : HV

Çizelge 2.6. Tür içinde moleküler varyans analizi (AMOVA) sonuçları.

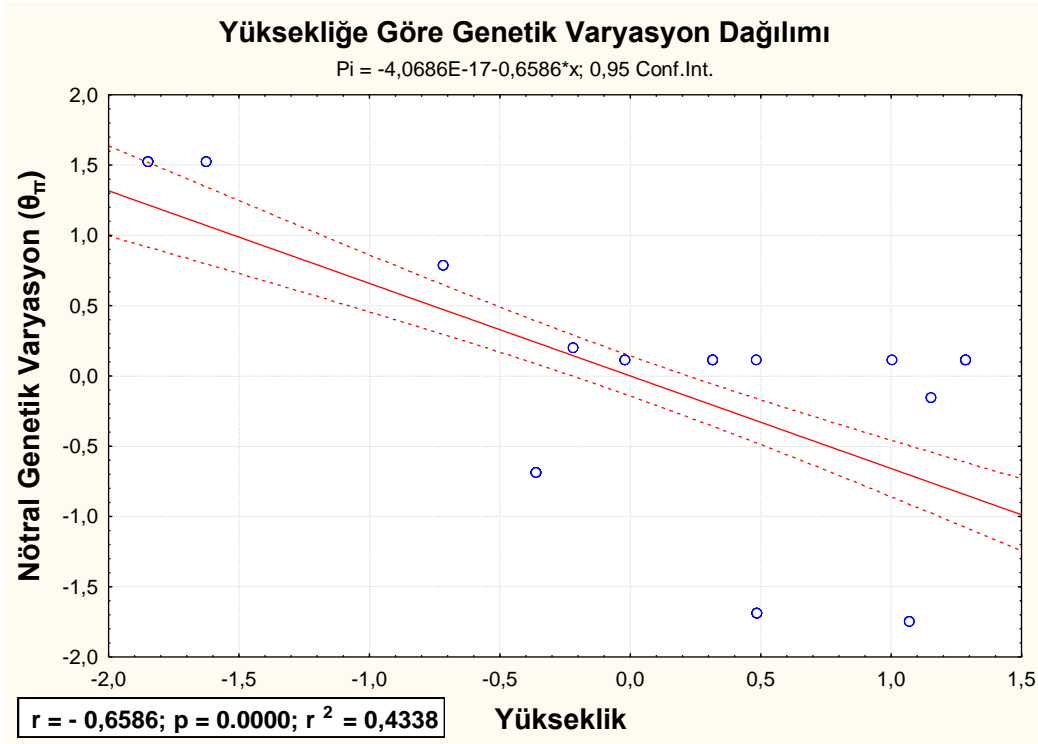
Tür içi varyasyonun kaynakları	Serbestlik derecesi	Kareler toplamı	Varyans bileşenleri	Varyans yüzdeleri
Gruplar Arası	2	48.701	0.95885 Va	9,51
Gruplar içinde, popülasyonlar arası	5	81.734	3.48112 Vb	34,54
Popülasyonlar içinde	18	101.488	5.63823 Vc	55,94
TOPLAM	25	231.923	10,0782	100

Poecilimon similis türünde uzaklığa bağlı izolasyon örüntüsü olup olmadığını anlamak için yapılan Mantel Testi'nde, popülasyonların birbirinden uzaklıkları (km) ile genetik olarak farklılaşma oranları (Fst) arasındaki ilişki irdelenmiştir (Şekil 2.3). Sonuç olarak, *P. similis*'de coğrafi uzaklığa bağlı bir genetik farklılaşma tespit edilmemiştir ($Z = 831.0933$; $r = 0.0500$; $p = 0.397$).

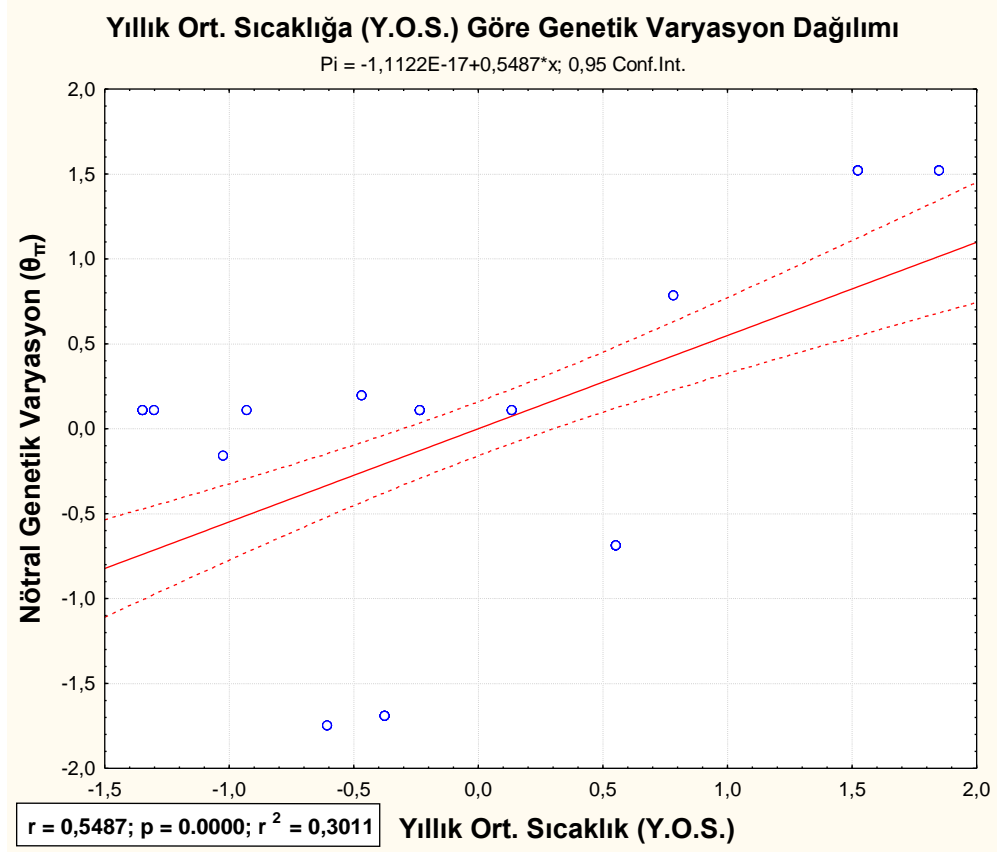


Şekil 2.3. *Poecilimon similis* türünde uzaklığa bağlı izolasyon (UBİ) ilişkisi.

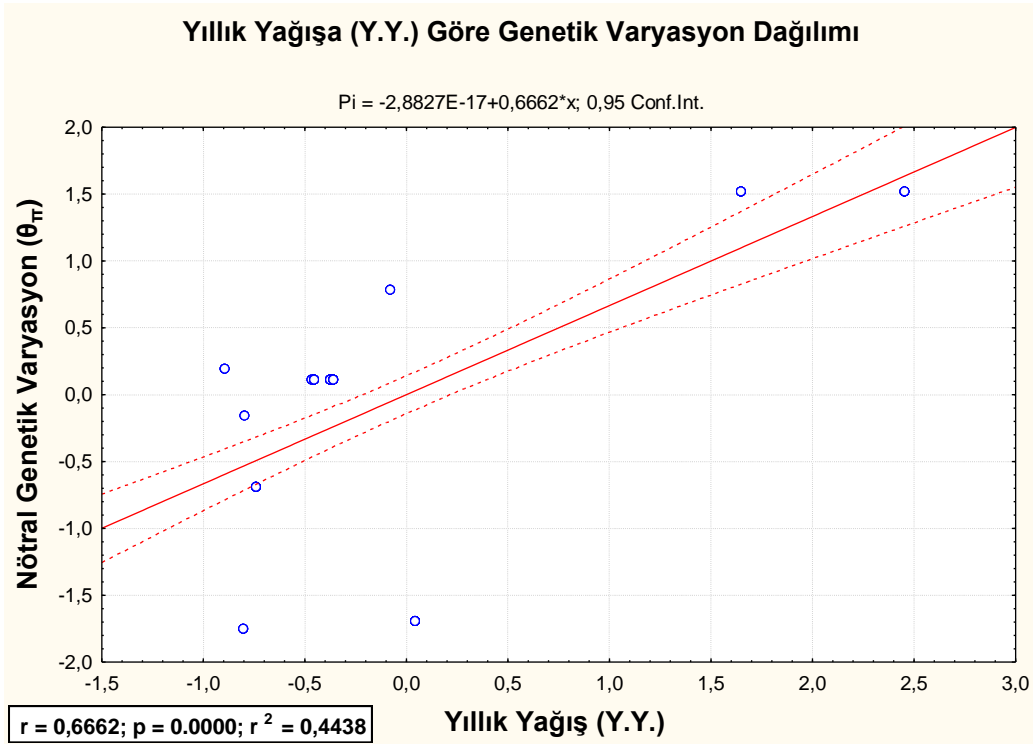
Tür genelindeki genetik varyasyon ile yükseklik ve iklimsel değişkenler [yıllık ortalama sıcaklık (Y.O.S), yıllık yağış (Y.Y), mevsimsel (Mayıs-Eylül) sıcaklık (Mev. Sıc.), en kuru aydaki yağış (E.K.A.Y.), en yağışlı dönemdeki ortalama sıcaklık (E.Y.D.S.) ve mevsimsel (Mayıs-Eylül) yağış (Mev. Yağ.)] arasındaki ilişkiyi gösteren serpilme diyagramı (scatter plots) grafikleri ve adımsal çoklu regresyon analizi sonuçları Şekil 2.4-2.11’de gösterilmiştir. Bu sonuçlara göre, *Poecilimon similis*’de nötral genetik varyasyon ile yükseklik ve tüm iklimsel değişkenler arasında anlamlı bir korelasyon vardır. Nötral genetik varyasyon ve iklimsel değişkenler arasında yapılan geri adımsal çoklu regresyon sonuçlarına göre nötral genetik varyasyon büyük oranda yükseklik ile olmakla birlikte, yıllık yağış, mevsimsel sıcaklık ve en yağışlı dönemdeki ortalama sıcaklık değişkenleri ile açıklanmaktadır. Çalışma alanı içinde yükseklik arttıkça genetik çeşitlilik azalmaktadır.



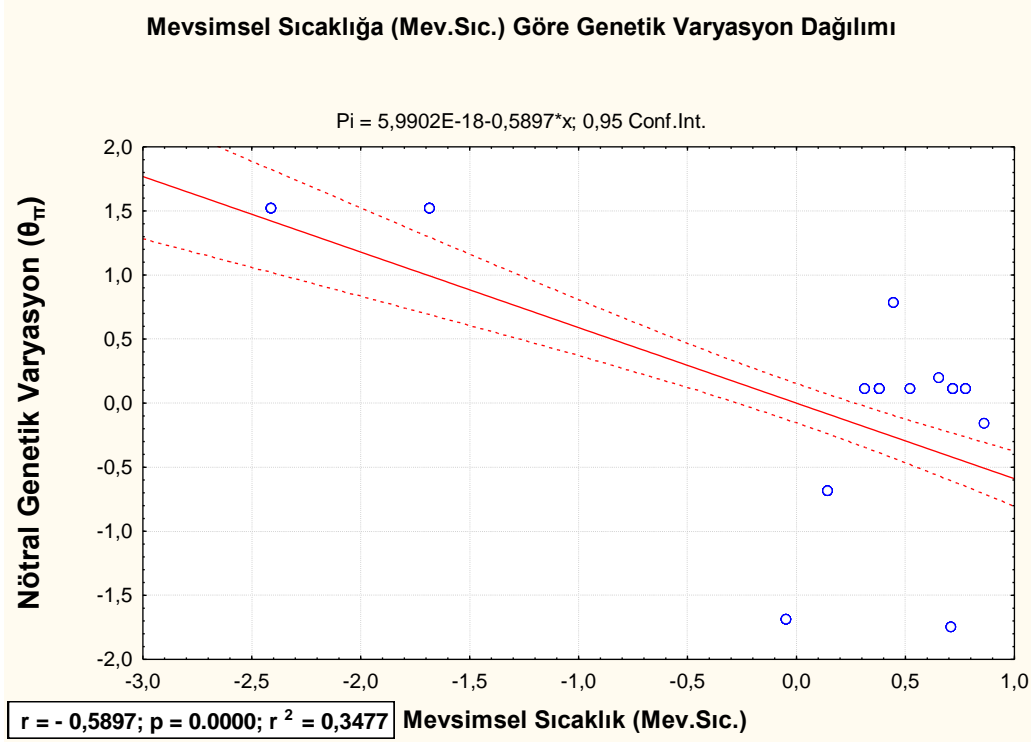
Şekil 2.4. Yükseklik ile genetik varyasyon arasındaki korelasyon grafiği



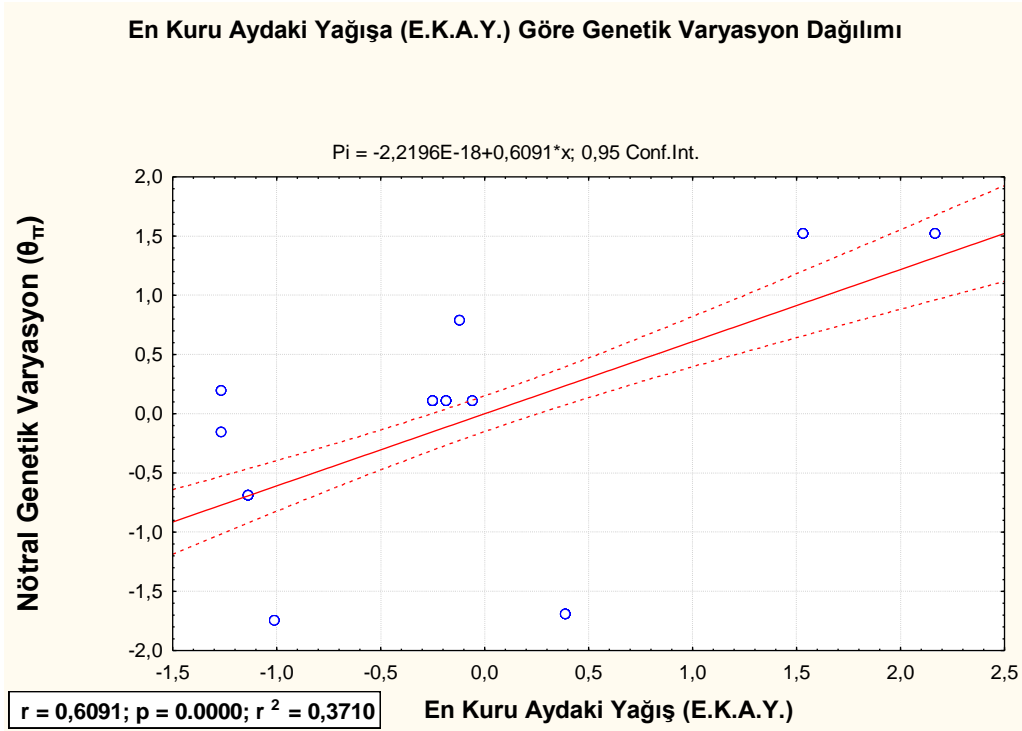
Şekil 2.5. Yıllık ortalama sıcaklık (Y.O.S) ile genetik varyasyon arasındaki korelasyon grafiği.



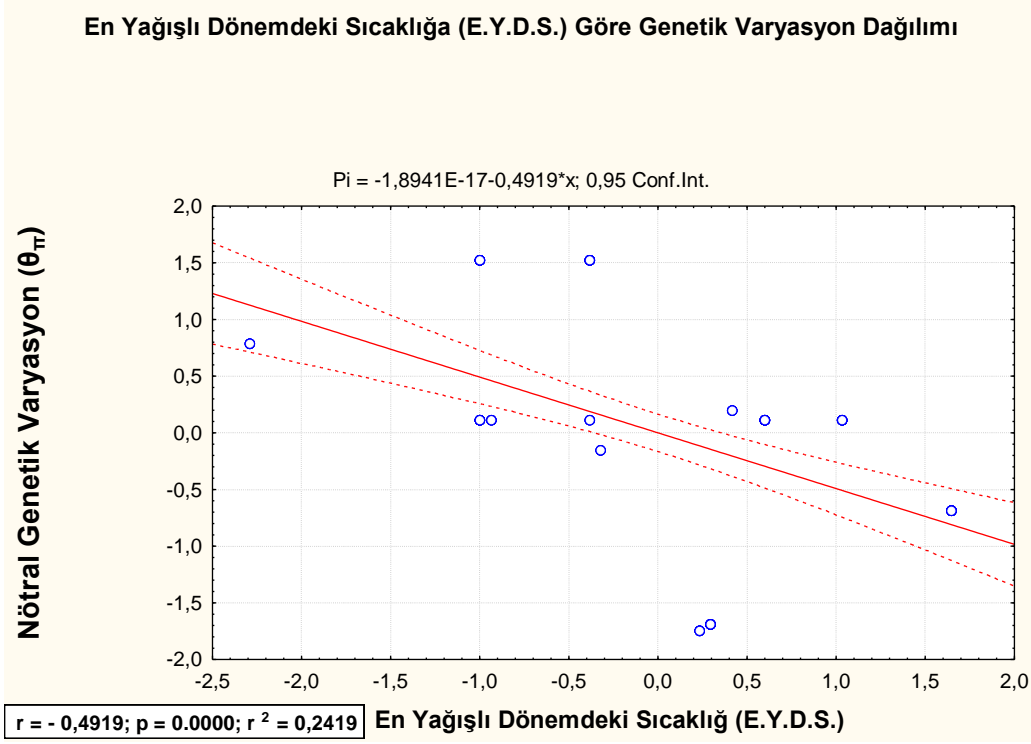
Şekil 2.6. Yıllık yağış (Y.Y.) ile genetik varyasyon arasındaki korelasyon grafiği.



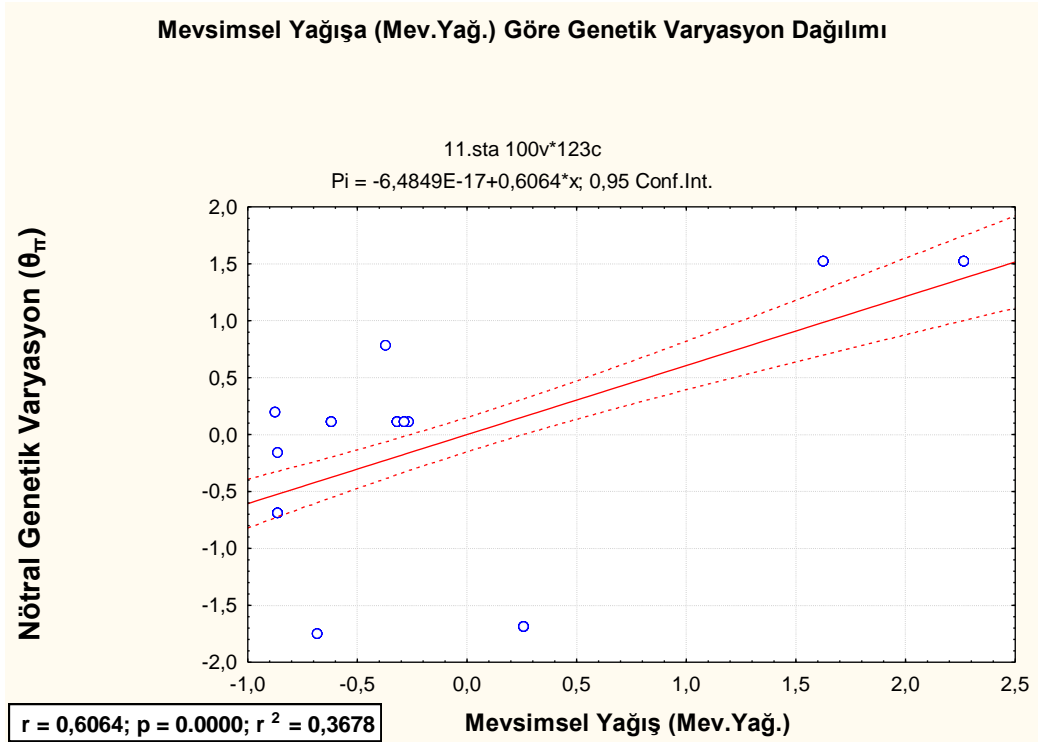
Şekil 2.7. Mevsimsel sıcaklık (Mev. Sıc.) ile genetik varyasyon arasındaki korelasyon grafiği.



Şekil 2.8. En kuru aydaki yağış (E.K.A.Y.) ile genetik varyasyon arasındaki korelasyon grafiği.



Şekil 2.9. En yağışlı dönemdeki ortalama sıcaklık (E.Y.D.S.) ile genetik varyasyon arasındaki korelasyon grafiği.



Şekil 2.10. Mevsimsel yağış (Mev. Yağ.) ile genetik varyasyon arasındaki korelasyon grafiği

Çoklu Regresyon Analizi (Geri Adımsal) R= ,83032865 R²= ,68944567 Adjusted R²= ,67451517
F(5,104)=46,177 p<0,0000 Std.Error of estimate: ,57051

N=110	Beta	Std.Err. of Beta	B	Std.Err. of B	t(104)	p-level
Intercept			-0,000000	0,054396	-0,00000	1,000000
Yükseklik	-0,521510	0,103427	-0,521510	0,103427	-5,04230	0,000002
Y.Y.	2,409272	0,565542	2,409272	0,565542	4,26011	0,000045
Mev.Sic.	1,393859	0,297448	1,393859	0,297448	4,68605	0,000008
E.K.A.Y.	-0,962915	0,298657	-0,962915	0,298657	-3,22415	0,001688
E.Y.D.S.	-0,303532	0,068862	-0,303532	0,068862	-4,40783	0,000025

Şekil 2. 11. Nötral genetik varyasyon ve iklimsel değişkenler arasında yapılan geri adımsal çoklu regresyon sonuçları.

2.1.2 Vücut Büyüklüğü Verileri

Erkek bireylere ait femur boyu, pronotum boyu ve enine ait ölçümler ve yapılan temel bileşenler analizi sonucunda, vücut büyüklüğü indeksi olarak kullanılan TB1 verileri Çizelge 2.7’de gösterilmiştir. Vücut büyüklüğü, farklı örnekleme lokalitelerine göre anlamlı derecede varyasyon göstermektedir (Şekil 2.12). (ANOVA, F=14,079; p= 0.000). Buna göre, Aşağı Yuvalı (AY) popülasyonu hariç olmak üzere, her iki perifer popülasyonun ortalama vücut büyüklüğü değerleri, merkez popülasyonlara göre daha fazladır.

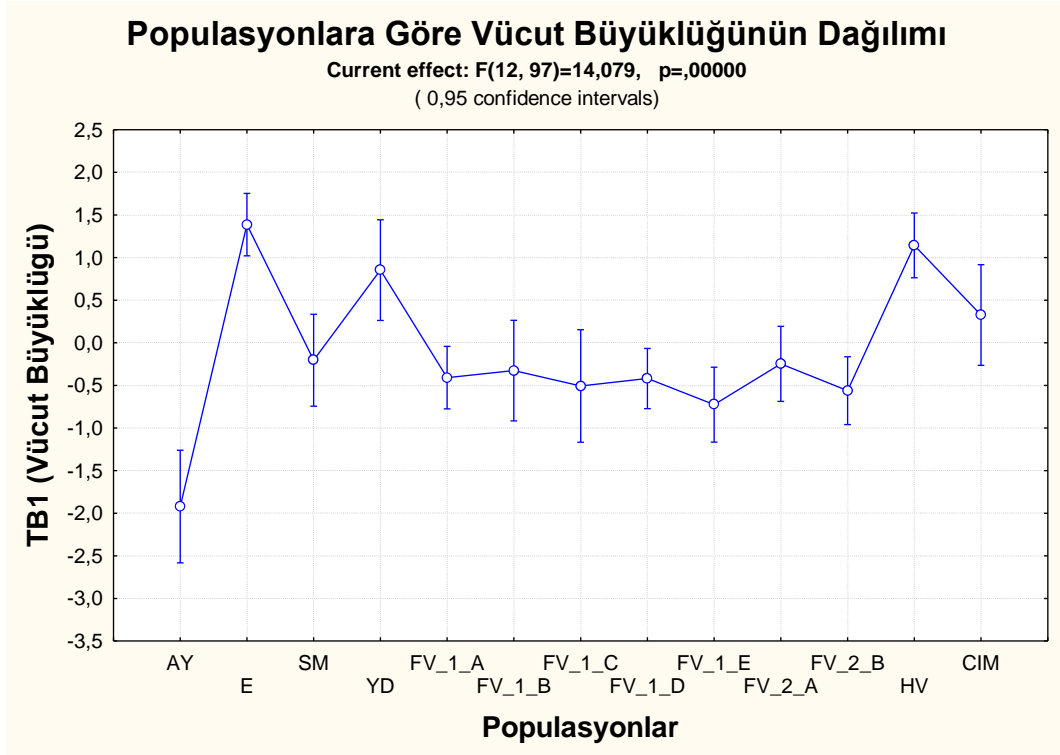
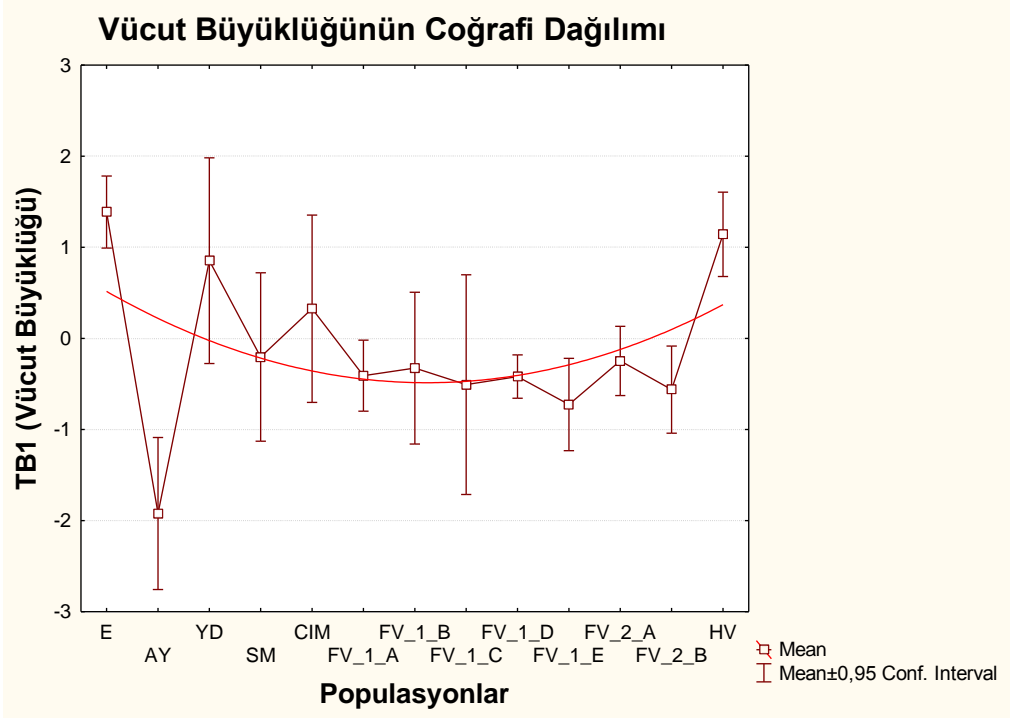
Çizelge 2.7. Erkek bireylere ait femur boyu, pronotum boyu ve eni ile temel bileşenler analizi (TB) sonucu elde edilen vücut büyüklüğü verileri.

Popülasyonlar	Femur Boyu (mm)	Pronotum Boyu (mm)	Pronotum Eni (mm)	TB1
ER	18,08	4,85	3,14	1,38
AY	14,23	4,51	2,78	-1,92
YD	17,49	4,55	3,15	0,85
SM	16,49	4,89	2,91	-0,2
CİM	16,83	4,91	3,02	0,33
FV-1	15,85	4,96	3,12	-0,47
FV-2	15,91	4,79	2,91	-0,41
HV	17,87	5,11	3,08	1,14

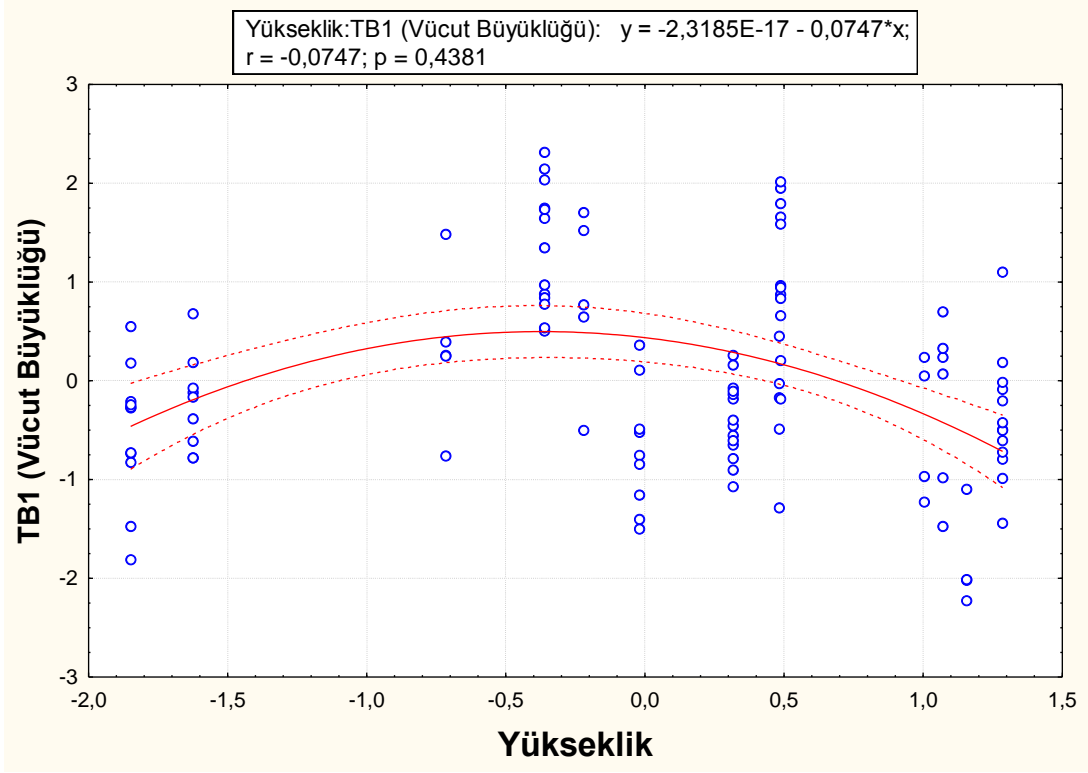
Her örnekleme noktasına ait yükseklik, yıllık ortalama sıcaklık (Y.O.S), yıllık yağış (Y.Y), mevsimsel (Mayıs-Eylül) sıcaklık (Mev. Sıc.), en kuru aydaki yağış (E.K.A.Y), en yağışlı dönemdeki ortalama sıcaklık (E.Y.D.S), mevsimsel (Mayıs-Eylül) yağış (Mev. Yağ.) verileri Çizelge 2.8’de gösterilmektedir. Her bir değişken ile vücut büyüklüğü arasındaki korelasyonu gösteren grafikler Şekil 2.13-2.19’da verilmiştir.

Çizelge 2.8. Örneklem yerlerine ait yükseklik ve iklimsel verilerin standardize edilmiş değerleri.

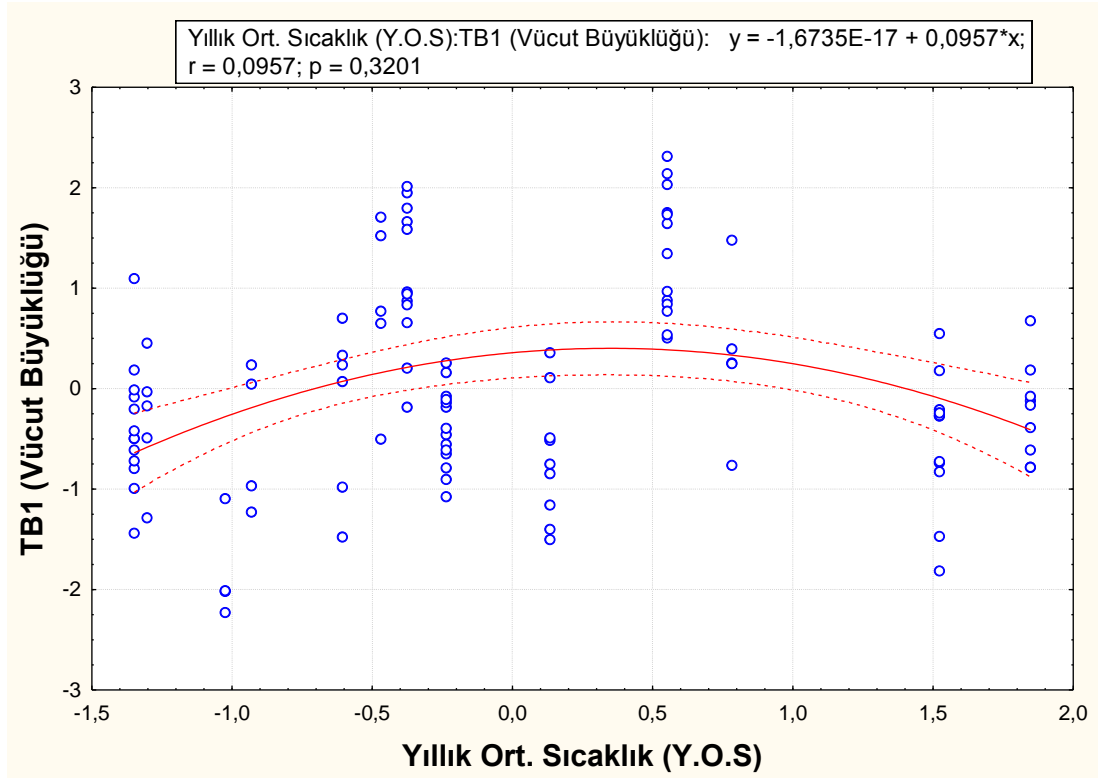
Populasyonlar	Yükseklik	Y.O.S.	Y.Y.	Mev.Sıc.	E.K.A.Y.	E.Y.D.S.	Mev.Yağ.
ER	-0,3597	0,5508	-0,7416	0,1436	-1,1369	1,6493	-0,8629
AY	1,1553	-1,0241	-0,7987	0,8617	-1,264	-0,3193	-0,8629
YD	-0,2192	-0,4682	-0,8939	0,654	-1,264	0,4189	-0,8736
SM	1,071	-0,6072	-0,8035	0,7104	-1,0098	0,2343	-0,6813
CİM	-0,7169	0,7824	-0,0801	0,4463	-0,1201	-2,2881	-0,3714
FV-1-A	1,2858	-1,3484	-0,3752	0,3821	-0,2472	-0,9961	-0,6172
FV-1-B	0,4831	-1,302	-0,3609	0,3129	-0,1837	-0,9345	-0,318
FV-1-C	1,0048	-0,9315	-0,4656	0,5232	-0,2472	-0,3808	0,2646
FV-1-D	0,3165	-0,2366	-0,4561	0,7181	-0,1837	0,6034	0,318
FV-1-E	-0,0185	0,1339	-0,3609	0,7771	-0,0566	1,0341	-0,286
FV-2-A	-1,6239	1,8478	2,4515	-2,4106	2,1675	-0,3808	1,6263
FV-2-B	-1,8487	1,5236	1,6472	-1,6821	1,532	-0,9961	2,2673
HV	0,4871	-0,3756	0,0435	-0,046	0,3882	0,2958	0,2588



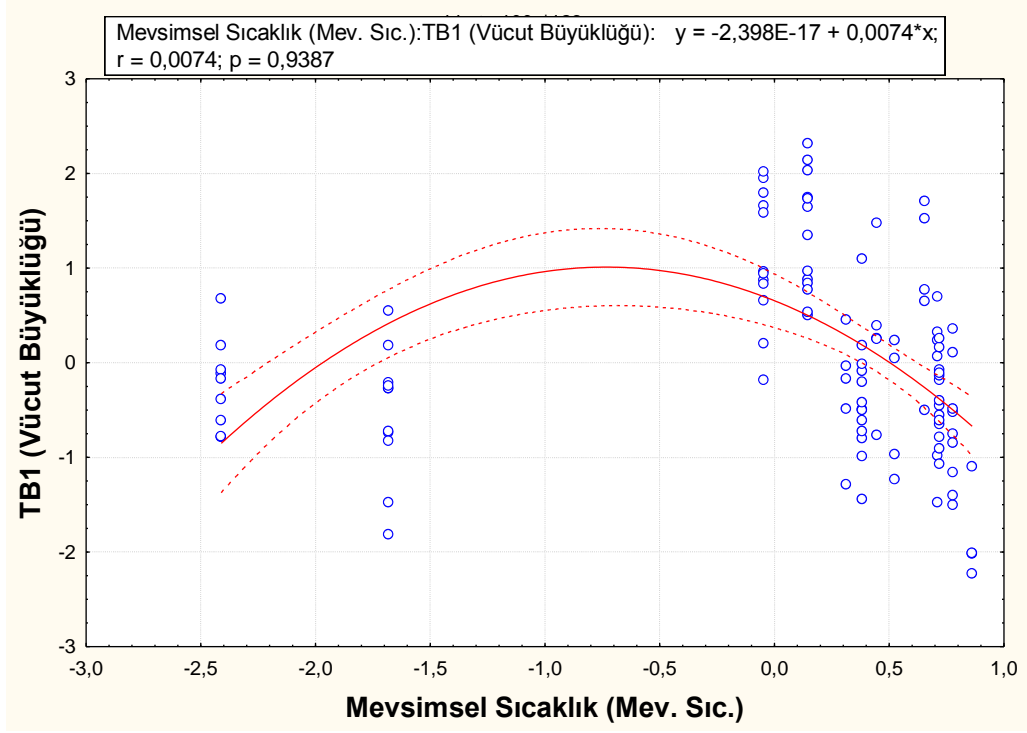
Şekil 2.12. Vücut büyüklüğünün populasyonlara göre dağılımı ve tek yönlü varyans analizi (ANOVA) sonucu.



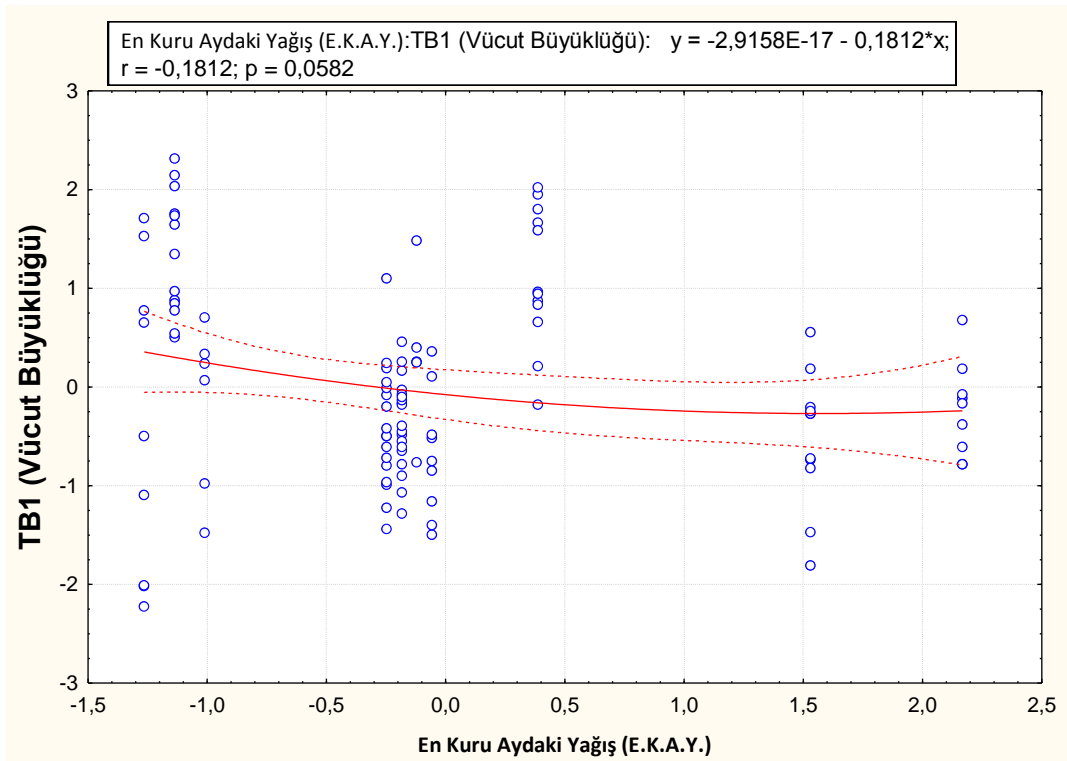
Şekil 2.13. Yüksekliğe göre vücut büyüklüğü dağılımı grafiği ve korelasyon değeri.



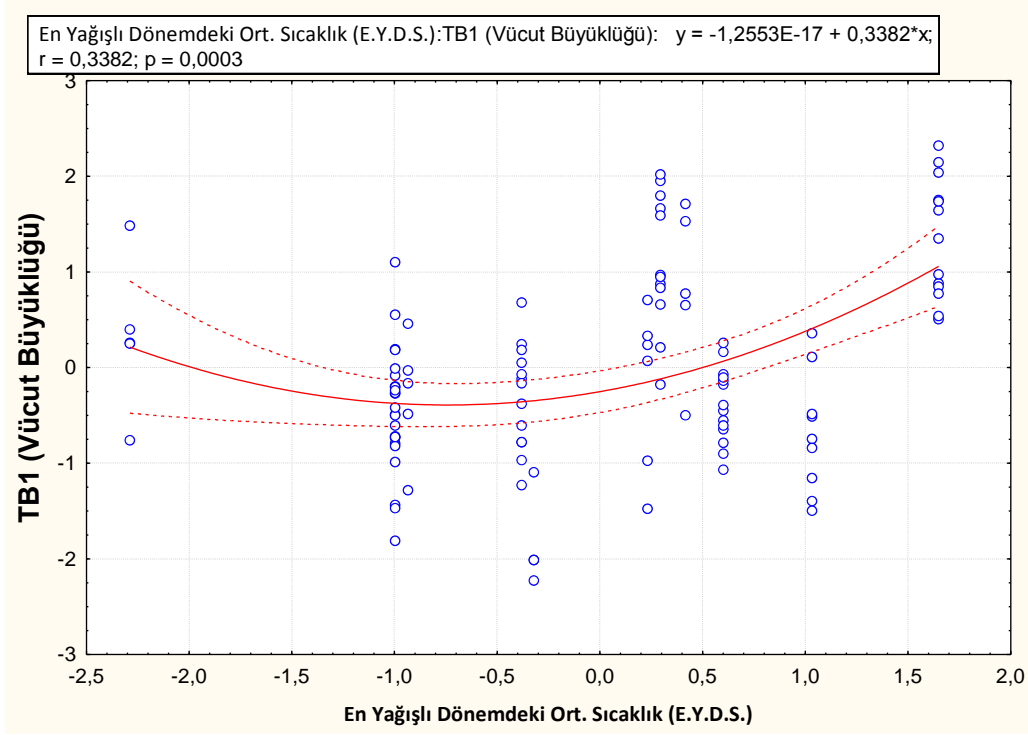
Şekil 2.14. Yıllık ortalama sıcaklığa (Y.O.S) göre vücut büyüklüğü dağılımı ve korelasyon değeri.



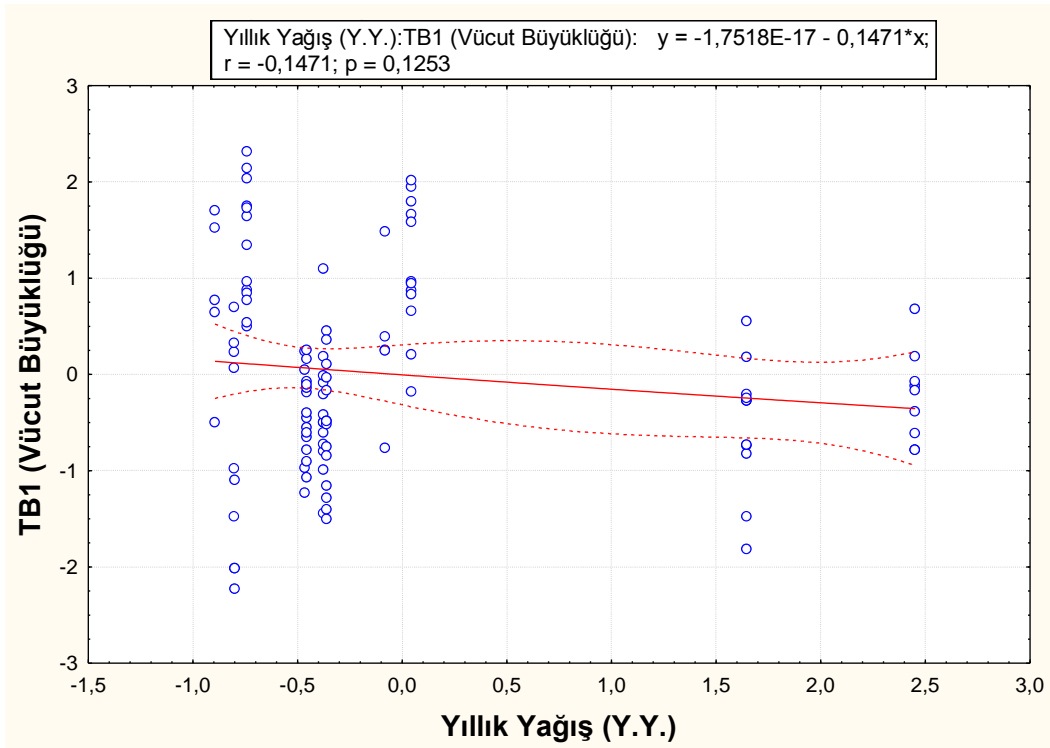
Şekil 2.15. Mevimsel sıcaklığa (Mev. Sıc.) göre vücut büyüklüğü dağılımı ve korelasyon değeri.



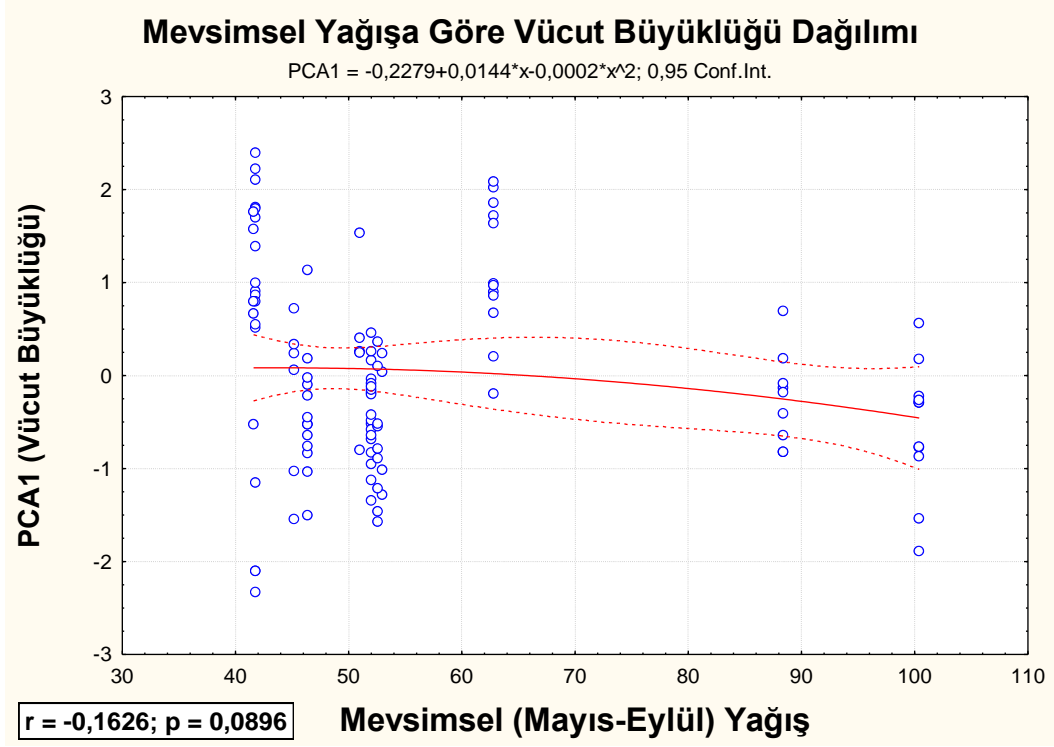
Şekil 2.16. En kuru aydaki yağışa (E.K.A.Y.) göre vücut büyüklüğü dağılımı ve korelasyon değeri.



Şekil 2.17. En yağışlı dönemdeki ortalama sıcaklığa (E.Y.D.S.) göre vücut büyüklüğü dağılımı ve korelasyon değeri.



Şekil 2.18. Yıllık yağışa (Y.Y.) göre vücut büyüklüğü dağılımı ve korelasyon değeri.



Şekil 2.19. Mevsimsel yağışa (Mev. Yağ.) göre vücut büyüklüğü dağılımı ve korelasyon değeri.

Sonuçlara göre, vücut büyüklüğü, korelasyon oranı düşük olmakla birlikte, sadece en yağışlı dönemdeki ortalama sıcaklık (E.Y.D.S) ile anlamlı olarak ilişkilidir ($r= 0,3382$; $p<0,0003$) (Şekil 2.17). Vücut büyüklüğünün dağılımını etkileyen faktör/faktörleri ortaya çıkarmak amacıyla yükseklik ve iklimsel değişkenler ile TB1 verisi kullanılarak yapılan adımsal (forward-backward stepwise) çoklu regresyon analizlerinin sonuçları da Şekil 2.20’de verilmiştir. Bu yöntemle göre, varyasyonu açıklamada zayıf kalan değişkenler elenerek analiz sonucunda görülmemektedir. Buna göre bahsedilen tüm değişkenler analize katıldığında vücut büyüklüğündeki değişkenlik; en yüksek oranda mevsimsel sıcaklık ve yıllık yağış ile olmak üzere, en kuru aydaki yağış ve mevsimsel yağış değişkenleri ile açıklanmaktadır.

Vücut büyüklüğünün, merkez ve batı-perifer bölge içinde yüksekliğe bağlı olarak dağılımını gösteren serpilme diyagramı grafikleri ise Şekil 2.21 ve Şekil 2.22’de gösterilmiştir. Merkez bölge (Fırtına Vadisi) içinde vücut büyüklüğü ve yükseklik arasında tür genelinde olduğu gibi bir örüntü gözlenmez iken; batı-perifer bölge içinde yükseklik arttıkça vücut büyüklüğü azalmaktadır. Nötral genetik yapı ile vücut büyüklüğü arasındaki

ilişki de yine serpilme diyagramı kullanılarak sınanmış ve düşük bir korelasyon oranına sahip olmakla birlikte ($r = -0,3996$; $p = 0,0000$, $r^2 = 0,1597$), nötral genetik varyasyon arttıkça vücut büyüklüğü azaldığı tespit edilmiştir (Şekil 2.23).

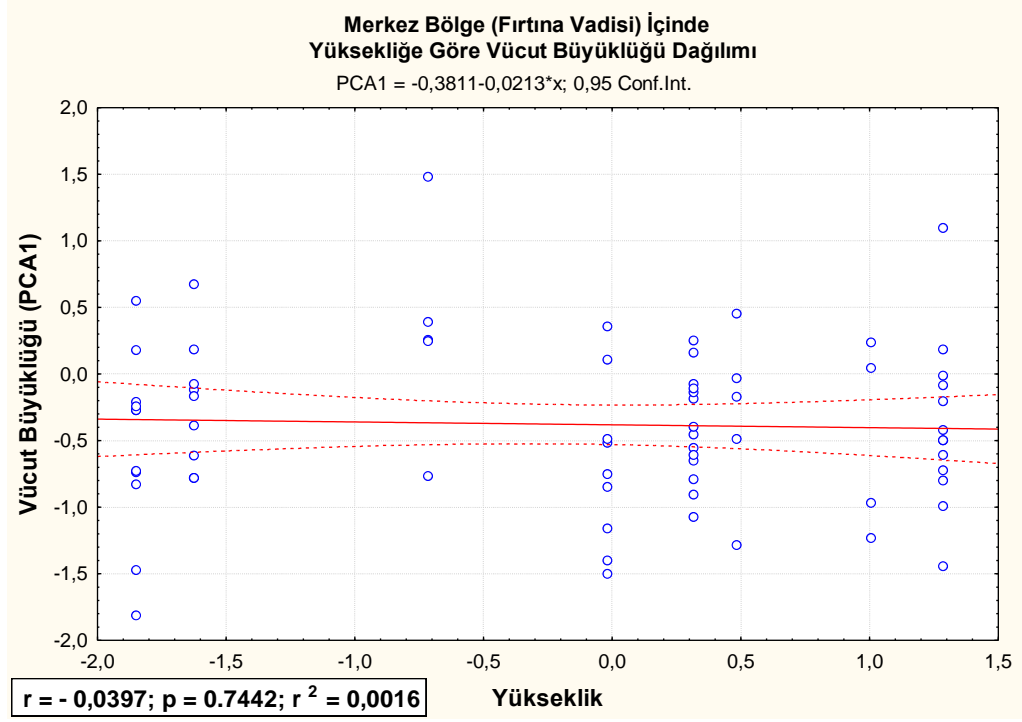
Çoklu Regresyon Analizi (Ön Adımsal) ,
 $R = ,70564007$ $R^2 = ,49792790$ Adjusted $R^2 = ,46347197$
 $F(7,102) = 14,451$ $p < ,00000$ Std.Error of estimate: ,73248

N=110	Beta	Std.Err. of Beta	B	Std.Err. of B	t(102)	p-level
Intercept			0,00000	0,069839	0,00000	1,000000
E.Y.D.S.	-0,19425	0,108559	-0,19425	0,108559	-1,78936	0,076525
Yükseklik	-0,08660	0,286456	-0,08660	0,286456	-0,30233	0,763015
Mev.Yağ.	-0,81888	0,250351	-0,81888	0,250351	-3,27093	0,001463
Mev.Sıc.	-3,41297	0,417404	-3,41297	0,417404	-8,17666	0,000000
Y.Y.	-6,13247	0,816123	-6,13247	0,816123	-7,51415	0,000000
E.K.A.Y.	2,88502	0,457853	2,88502	0,457853	6,30119	0,000000
Y.O.S	0,73462	0,303513	0,73462	0,303513	2,42041	0,017271

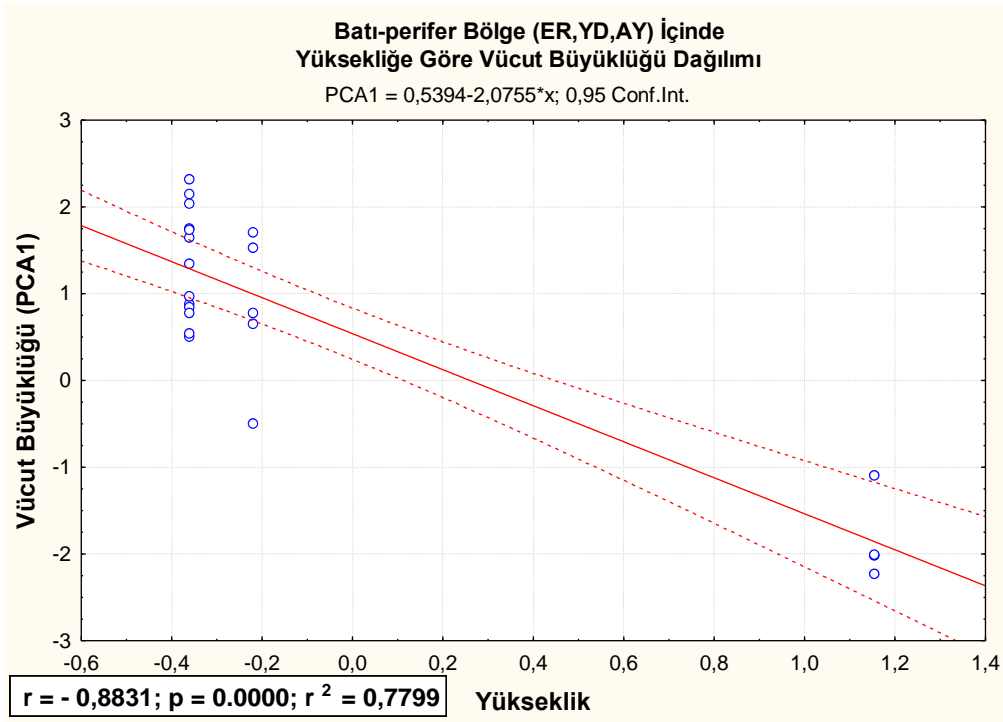
Çoklu Regresyon Analizi (Geri Adımsal) ,
 $R = ,65749749$ $R^2 = ,43230295$ Adjusted $R^2 = ,41067640$
 $F(4,105) = 19,989$ $p < ,00000$ Std.Error of estimate: ,76767

N=110	Beta	Std.Err. of Beta	B	Std.Err. of B	t(105)	p-level
Intercept			0,00000	0,073195	0,00000	1,000000
Y.O.S	0,53496	0,127334	0,53496	0,127334	4,20120	0,000056
Y.Y.	-5,17287	0,705924	-5,17287	0,705924	-7,32780	0,000000
Mev.Sıc.	-2,82633	0,373278	-2,82633	0,373278	-7,57163	0,000000
E.K.A.Y	1,97895	0,395670	1,97895	0,395670	5,00151	0,000002

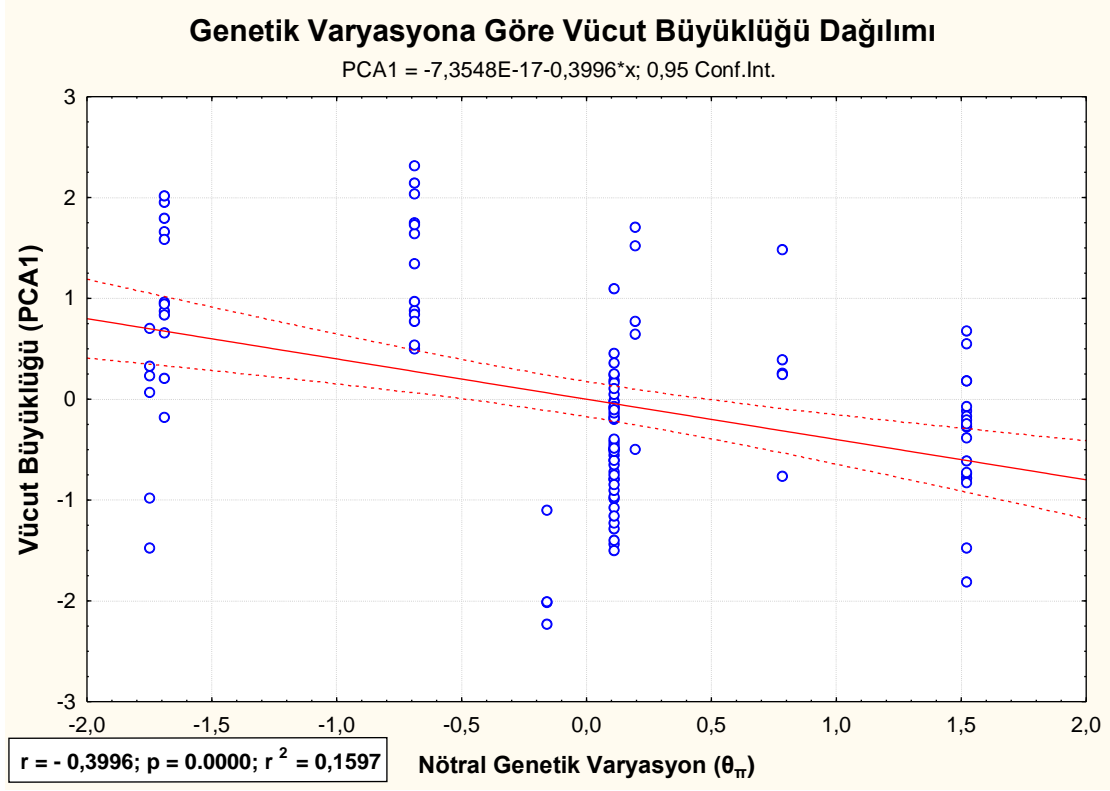
Şekil 2.20. Yükseklik ve iklim değişkenlere göre vücut büyüklüğü için ön ve geri adımsal çoklu regresyon analizi sonuçları.



Şekil 1.21. Merkez bölge (Fırtına Vadisi) içinde vücut büyüklüğünün yüksekliğe göre dağılımı ve korelasyon değeri.



Şekil 2.22. Batı-perifer bölge (ER, YD, AY) içinde vücut büyüklüğünün yüksekliğe göre dağılımı ve korelasyon değeri.



Şekil 2.23. *Poecilimon similis* türünde nötral genetik varyasyon ile vücut büyüklüğü arasındaki korelasyon grafiği.

2.2 Tartışma

“It seems that Nature has taken pleasure in varying the same mechanism in an infinity of different ways... She abandons one class of production only after having multiplied the individuals of it in all possible forms”

Denis Diderot,

Pensées sur l’Interpretation de la Nature, 1753.

2.1 Tür İçi Genetik Varyasyon

Tür genelinde, özellikle Fırtına Vadisi ve Cimil popülasyonlarında olmak üzere, oldukça yüksek bir genetik varyasyon seviyesinin olduğu görülmektedir (Şekil 2.1, Çizelge 2.3). Bu sonuç, Phaneropterinae altfamilyası içinde oldukça yüksek çeşitlilik oranıyla temsil edilen *Poecilimon* cinsi ile paralellik göstermektedir [168]. Günümüz türleri için en önemli

tarihsel zaman dilimi, Kuaterner boyunca gerçekleşen buzullaşma ve buzullararası döngüleri şeklinde görülen dönemlerdir. Son buzul maksimumu döneminde sığınak bölgede kalan türler, buzullar arası dönemde sığınak bölgelerden çıkarak kurucu popülasyonlar halinde dağılım göstermişlerdir [77, 79]. Bu sebeple, günümüz türlerinde görülebilecek en yüksek düzeydeki genetik varyasyon oranı, son buzul maksimumu boyunca sığınak olmuş bölgelerdeki popülasyonlara ait olacaktır [5, 96, 202]. Çalışılan birçok türde de, günümüzde genetik varyasyonun en yüksek olduğu bölgeler ile buzul dönemde sığınak olarak kullanılma potansiyeline sahip bölgelerin eşleştiği gösterilmiştir [96, 97]. Dolayısıyla, bir tür içinde genetik varyasyonun yüksek olduğu yerleri, diğer bir deyişle biyoçeşitlilik sıcak noktalarını, belirlemek, o türün günümüz canlılarının son buzul maksimumunda sığınak olarak kullandığı bölgeler hakkında bilgi vermesi açısından da önemlidir. Bu açıdan elde edilen sonuçlara bakıldığında (Çizelge 2.3), Fırtına Vadisi ve Cimil bölgesinin de dâhil olduğu İkizdere Vadisi'nin, *P. similis* için biyoçeşitlilik sıcak noktaları olarak kabul edilmesi gerektiğini söyleyebiliriz. Bu durum, bu iki vadinin son buzul maksimumunda *P. similis* için sığınak görevi görmüş olabileceğine işaret etmektedir.

Bu tezin amaçlarından biri *P. similis*'in merkez ve perifer popülasyonlarında, genetik çeşitlilik açısından nasıl bir örüntünün var olduğunu ve perifer popülasyonların Merkez-Perifer Hipotezi'nin hangi önermesi ile paralellik gösterdiğini sorgulamaktır. Bu açıdan sonuçları değerlendirdiğimizde, Merkez-Perifer Hipotezi'nin ilkin önermesinin de ifade ettiği üzere (Şekil 1.2), hem batı hem de doğu-perifer bölgelerdeki popülasyonlar merkez popülasyonlara göre daha az genetik çeşitlilik içermektedir (Şekil 2.1, Çizelge 2.3). Bununla birlikte perifer bölgeler farklı varyasyon seviyeleri sergilemektedirler. Batı-perifer popülasyonlar merkez popülasyonlara yakın genetik varyasyon düzeyi içerirken, doğu-perifer popülasyonda ise varyasyon oranı oldukça düşüktür. Perifer popülasyonların bu farklı yapıları, Merkez-Perifer Hipotezi'nin çok faktörlü değerlendirme tutumunun doğru olduğunun bir örneğidir [16, 19, 111, 113]. Hipotez kapsamında da belirtildiği üzere, farklı iklimsel yapı ve çevresel koşullar yanında dağılım alanının topografik etkisine göre değişen bariyer etkinliği gibi etkenler de, *P. similis*'in batı ve doğu perifer popülasyonları arasındaki bu genetik yapı farklılığını açıklamak için göz önünde bulundurulmalıdır (Şekil 1.7) [16, 26, 113, 203, 204].

Özellikle türün dispersal kapasitesini belirleyen bariyer etkinliği ve buna bağlı olarak popülasyonlar arasındaki gen akış oranlarındaki farklılık perifer popülasyonlar açısından

oldukça önemlidir [6, 203, 205]. *Poecilimon similis* için çalışma alanı içindeki bariyer ve gen akış etkinliğini değerlendirecek olursak; türe öncelikle batı-perifer bölgede 940-1850 m aralığında birden çok örnekleme noktasında rastlanırken; bu türün doğu-perifer bölgede -Hatila Vadisi- 1500 m'ye kadar görülmemesi ve bulunduğu dar bir alanda da düşük populasyon büyüklüğüne sahip olması önemli bir farklılıktır (Çizelge 1.1). Her ne kadar, doğu-perifer bölgede başka alanlarda, arazi çalışmaları yapıldığı halde, örnek toplanması mümkün olamadığından tek bir örneklem lokalitesi üzerinden değerlendirme yapmak tezin önemli bir kısıtlaması olsa da, Çoruh Vadisi'nin güçlü bariyer etkinliğinden dolayı alansal izolasyonun, batı perifer bölgeye göre, doğu perifer bölgede çok daha etkin olduğu açıktır. Bunun yanı sıra, Çoruh Vadisi, Doğu Karadeniz Bölgesi'nin karakteristik nemli ve yağışlı ikliminin tersine, yarı kurak bir iklim etkisi oluşturarak, fiziksel bariyer kadar güçlü olabilecek bir iklimsel bariyer etkisi de yaratmaktadır [37, 70, 206]. Dolayısıyla doğu-perifer bölgenin alansal izolasyonunun daha etkin olması, hem bölgeye olası gen akışı oranının hem de populasyon büyüklüğünün kısıtlanmasına sebep olmuş olabilir ve bu durum doğu-perifer bölgede görülen oldukça düşük genetik çeşitlilik verisini açıklayabilir (Şekil 2.1, Çizelge 2.3).

Poecilimon similis uçamayan bir çekirge türüdür, bu açıdan türün dispersal etkinliğini göz önünde bulunduracak olursak, her iki perifer bölge ile merkez bölge arasında gen akışının günümüzde devam etmesi mümkün görünmemektedir. Bununla birlikte tarihsel dönemleri de düşünerek iki perifer bölgeye doğru yönelmiş olabilecek gen akışı oranları açısından bir karşılaştırma yaparsak, batı-perifer populasyonu ile merkez populasyon arasında bulunan Sultanmurat populasyonu, uzun bir süre boyunca hem merkez hem de batı-perifer populasyonlar ile gen akışına devam etmiş olabilir. Diğer yandan batı-perifer populasyonlar, nispeten birbirine yakın mesafelerle daha geniş bir alanda dağılım gösteren ve aralarında gen alışverişi bulunma potansiyelinde olan populasyonlardır (Şekil 1.1). Bu durumda batıda dağılım gösteren perifer populasyonlar, doğu-perifer populasyonun aksine, hem kendi aralarında hem de merkez populasyonla daha uzun süre veya daha büyük oranda olmak üzere gen alışverişinde bulunmuş olabilirler. Bu sebeple batı-perifer populasyonların, merkez populasyonlara oldukça yakın oranda genetik varyasyon içermeleri mümkündür (Şekil 1.5, Şekil 2.1, Çizelge 2.3).

Dağılım alanlarındaki bariyer etkinliğine bağlı olarak gen akış oranlarındaki farklılıkların, farklı perifer populasyon yapılarının ortaya çıkmasındaki rolünü açıklayan pek çok çalışma

bulunmaktadır [6, 26, 51]. Örneğin, çoğunlukla Avrupa'da dağılım gösteren *Ameletus inopinatus* (Ephemeroptera)'un Karpat Dağları'nın oluşturduğu kara bağlantısının iki ucunda bulunan perifer popülasyonları, aralarında gen alışverişine devam edebilmektedirler. Bu sebeple, bu iki perifer popülasyon merkez popülasyona yakın genetik varyasyona sahip ve aralarında anlamlı derecede bir farklılaşma yoktur. Fakat, aynı türün Almanya ve Fransa sınırındaki iki perifer popülasyonu, aralarındaki çok daha az mesafeye rağmen, Rhine Nehri 'nin bariyer oluşturması sebebiyle yüksek derecede genetik farklılaşma göstermektedirler [31].

Çalışmamızda en düşük genetik varyasyonun görüldüğü Sultanmurat (SM) popülasyonu, çalışma alanının merkez bölgesi ile batı-perifer bölgesi arasında bulunmaktadır (Şekil 1.12, Şekil 2.1, Çizelge 2.3). Daha önce de belirtildiği gibi, gen akışının popülasyonlar üzerinde olumlu ve olumsuz olmak üzere iki olası etkisinden söz etmemiz mümkündür (Şekil 1.5) [116, 118]. Merkez bölgeden gelenlerin katkısı ya da batı perifer popülasyonlarının kendi aralarındaki gen akış oranının yüksek olması, olumlu bir etki oluşturarak batı-perifer popülasyonlar için nispeten yüksek derecede genetik varyasyonun sürdürülmesine olanak sağlamış olabilir. Fakat genetik yapıları oldukça farklı olan iki bölgeden devam etmiş olabilecek gen akışının, birçok türde varyasyonu düşüren bir etki yarattığı da görülmüştür [118, 131]. Sultanmurat popülasyonu, konumu dolayısıyla uzun süre her iki bölgeden de asimetric gen akışına maruz kalmış ve bu sebeple düşük genetik çeşitlilik ve lokal adaptasyon kapasitesine sahip olmuş olabilir (Şekil 1.3, Şekil 1.5). Örneğin, univoltin bir çekirge türü olan *Allonemobius socius* (Orthoptera: Gryllidae) ile yapılan bir çalışmada, merkez popülasyondan perifer doğru devam eden asimetric gen akışının, türün diyapoz adaptasyonunu kısıtladığı gösterilmiştir [131]. Eldeki genetik veri ile Sultanmurat popülasyonunun diğer popülasyonlar ile gen alışverişinde bulunduğu dair kesin yorum yapılamasa da, benzer durumların görülmesi, bu türün genetik yapısını ortaya koyacak daha kapsamlı bir çalışmanın yapılmasını gerekli kılmaktadır.

Bunun yanı sıra tüm çalışma alanın son buzul maksimumu ile buzullararası dönemin etkisinin özellikle önem arz ettiği 40. paraleller arasında bulunmaktadır [76, 90]. Özellikle alpin türlerin kurucu popülasyonları, buzullar arası dönemde artan ısınmayla birlikte tekrar kuzeye doğru genişleyen bir dağılım göstermektedirler. Kurucu popülasyonlar için, düşük popülasyon büyüklüğü sonucu artan genetik sürüklenme etkisi ile, daha yüksek enlemlere doğru çıkıldıkça, popülasyonların daha düşük genetik çeşitlilik içermeleri beklenir [27, 40,

98, 99, 100]. Enlemsel farklılığın tür içi ve türler arası genetik çeşitliliğe olan etkisi, P.R Martin ve J.R. McKay [134] tarafından, 45° güney ile 74° kuzey enlemleri arasında dağılan farklı şubelere ait 62 türün mtDNA verisi kullanılarak çalışılmıştır. Bu çalışmada, tür içi varyasyon açısından 62 türün 45'inde (%73) tür içi varyasyonun düşük enlemlerde daha büyük oranda olduğu bulunmuştur.

Buna bağlı olarak enlemsel farklılığın da Merkez-Perifer Hipotezi'ne dahil edilmesi gerektiğini öngören modellemede; bir türün dağıldığı alandaki populasyonlardan yüksek enlemde bulunan perifer populasyonunun alçak enlemde bulunan perifer populasyonuna göre daha düşük genetik varyasyona sahip olacağı belirtilmektedir (Şekil 1.6.) [119]. Bu görüşe göre, bir tür içinde hem merkezdekilere yakın derecede hem de merkezden daha düşük genetik varyasyon gösteren perifer populasyon yapısı, farklı enlem derecelerinde olmaları ile açıklanabilmektedir. Bu konuda yapılan temel çalışmalarda söz konusu enlem değişkenliği en az 8 derecelik bir fark ile ifade edilmektedir ve çalışmalar türlerin geçmiş ve olası gelecek dağılımlarını açıklayan niş modellemeleriyle birlikte desteklenen kapsamlı genetik varyasyon verilerine dayanmaktadır [134]. *Poecilimon similis*'in perifer populasyonları arasında sadece bir derecelik fark olup, batı-perifer populasyonu 40. paralelde, doğu perifer populasyon ise 41. paralelde bulunmaktadır. Bu bağlamda, *Poecilimon* cinsinin farklı enlemlerde dağılım gösteren türlerinde yapılacak genom düzeyindeki genetik varyasyon ve niş modellemesi çalışması yardımıyla, bu cins içindeki farklı perifer populasyon yapıları incelenebilir. Yine buna benzer bir diğer çalışmada *Rana temporaria* türünün İsveç'te dağılım gösteren populasyonlarının merkezden perifere doğru azalan genetik varyasyon oranları enlemsel dağılıma göre incelendiğinde, tür içindeki genetik varyasyon oranlarının enlem artışıyla düştüğü görülmüştür [207].

Genetik çeşitliliğin alansal dağılımını incelerken, öncelikle genetik sürüklenme ve gen akışı faktörleri ele alınmakla birlikte, iklimsel değişkenler başta olmak üzere çevresel faktörlerin de nötral ve adaptif varyasyonun alansal dağılımını pek çok yönden ortaya çıkardığı giderek artan sayıda çalışmada belirtilmektedir [203, 204, 208, 209, 210]. Çevresel faktörler niş yapısının öncelikli belirleyicisidirler, bundan dolayı iklimsel faktörlere bağlı habitat değişiklikleri tür için fiziksel bir bariyer kadar etkili olabilmekte ve tüm mikroevrimsel süreçleri etkileyebilmektedir. Bilhassa, parçalanmış ve izole haldeki dağlık habitatlarda görülen özgün topografik yapının ve mikroiklimsel yapılaşmanın, türlerin evrimsel sürecini önemli ölçüde etkilediği bilinmektedir [203, 206, 210]. Buna

paralel olarak, sıcaklık, yağış ve mevsimsellik faktörlerinin, türlerin tüm yaşam öyküsü karakterlerini kapsayan adaptasyon mekanizmalarının sürdürülmesinde doğrudan etkisi olduğu pek çok çalışmada gösterilmiştir. Örnek olarak, 400-2000 m arasında dağılım gösteren alpin bir tür olan *Omocestus viridulus* (Orthoptera: Acrididae) türünde, yükseklik arttıkça kısalan mevsimsellik etkisiyle yumurtadan çıkış ve üreme süreçlerinin kısaldığı gözlenmiştir [73, 140]. Nematod türüyle (*Pristionchus pacificus*) yapılan bir diğer çalışmada, nötral genetik varyasyon ile iklimsel değişkenlerin anlamlı derecede korelasyon gösterdiği ve türün genetik yapısının coğrafi dağılımının büyük oranda iklimsel verilerle açıklandığı belirtilmiştir [211]. Yine benzer bir çalışmada, *Ischnura elegans* (Odonata: Coenagrionidae) türünde moleküler çeşitliliğin alansal dağılımını belirleyen faktörün, yıllık yağış değişkenliğinin belirlediği gen akışı farklılaşmasının olduğu gösterilmiştir [212].

Dolayısıyla, Doğu Karadeniz Bölgesi'ndeki özgün topografik ve mikroçevresel koşulların da, türlerin seçilimsel ve nötral genetik yapıları üzerinde etkisi olması kuvvetle muhtemeldir. Ayrıca *P. similis* türünde uzaklığa bağlı izolasyon derecesine bakıldığında, nötral genetik yapının coğrafi uzaklıkla bir örüntü göstermemesi, bu türde rastgele genetik sürüklenmenin yanında seçilimsel süreçlerin de populasyonlar üzerinde etkili olduğuna işaret ediyor olabilir (Şekil 2.3). Beklentilerle uyumlu olarak, nötraliteden uzaklaşma testlerinin sonucuna göre hem perifer hem de merkez populasyonlarda seçilimsel süreçlerin etkili olduğuna dair izler olduğu görülmüştür (Çizelge 2.3). Tür genelinde anlamlı derecede nötraliteden uzaklaşma tespit edilmemiştir. Fakat bu sonucun görülmesine, çalışmanın sadece tek bir gen bölgesine ait veri ile yapılması ve farklı yıllara ait örneklemelerin elde bulunmaması gibi kısıtlamaların sebebiyet vermiş olması muhtemeldir. Buna ilave olarak, dispersal kapasitesi sınırlı türlerde değişken çevresel koşullar arasındaki etkileşimlerin, uzaklığa bağlı izolasyon örüntüsü üzerinde maskeleyici etkisi olduğu da görülmüştür [213].

Çalışma alanı içerisinde yükseklik arttıkça mevsimsellik artmakta ve sıcaklık ile yağış miktarı düşmektedir (Çizelge 2.8). *Poecilimon similis* için genetik çeşitlilik seviyesi de tüm iklimsel değişkenlerle anlamlı derecede korelasyon göstermekte olup (Şekil 2.5-2.10), yükseklik arttıkça genetik varyasyon oranı düşmektedir (Şekil 2.4). Genetik varyasyon en büyük oranda yükseklik, yıllık yağış, mevsimsel sıcaklık ve en yağışlı dönemdeki ortalama sıcaklık ile açıklanmaktadır (Şekil 2.11). Benzer bir sonuç, *Myrmeleon immaculatus*

(Neuroptera) türünde vücut büyüklüğü varyasyonu ile iklimsel veriler arasında yapılan çoklu regresyon analizinde de görülmüştür. Sonuçlara göre, bu tür için allozim çeşitliliğinin yağış ve sıcaklık ile negatif korelasyon gösterdiği bulunmuştur [214].

Daha önceki bölümlerde de belirtildiği üzere çalışma alanı içinde yükseklik arttıkça yağışın azalmasıyla birlikte, vejetasyon yapısı çalı formundan subalpin/alpin yapıya doğru farklılaşmaktadır. *Poecilimon similis*'in, benzer çekirge türlerinde olduğu gibi vejetasyona olan yüksek orandaki bağımlılığı düşünülecek olursa [72], habitatın azaldığı yüksek kesimlerde daha düşük populasyon büyüklüğüne ve dolayısıyla düşük nötral genetik varyasyona sahip olması beklenen bir durumdur. Bunun dışında, artan mevsimsellik etkisi büyüme, gelişim ve üreme dönemlerinin kısalmasına sebep olduğu için, çoğu tür bu duruma yaşam öyküsü karakterlerinin fenotipik esneklik kapasitesi ve sahip olduğu toplam genetik varyasyona göre farklı cevaplar vermektedir [7, 206, 215].

Türlerin genetik yapılarının, seçilimsel ve rastgele olan mikroevrimsel süreçlerin etkileşimi ile şekillendiğini düşünecek olursak [1, 96, 103], *P. similis* üzerinde önemli derecede etkili olma potansiyeline sahip seçim süreçlerinin, populasyonun demografik dolayısıyla nötral genetik yapısı üzerindeki etkisi göz önünde bulundurulmalıdır [216]. Yapılan varyans analizi sonuçlarını değerlendirdiğimizde, tür genelinde görülen varyasyonun büyük oranda populasyon içi varyasyondan kaynaklanması da bu durumun bir göstergesidir (Çizelge 2.6).

Tür için zorlayıcı çevresel koşulların olduğu ortamlarda, genetik çeşitliliğin karakter evrimine etkisi artmaktadır ve bunun sonucunda gerçekleşen yönlü seçilimin baskısıyla toplam genetik varyasyonda azalma görülebilir [22, 114]. Özellikle perifer populasyonlar için evrimsel süreçleri hızlandıran bu zorlayıcı çevresel ve genetik koşullar arasında; sıcaklık, yağış ve mevsimselliğe bağlı habitat değişikliklerinin [51, 215, 217], gen akışının kısıtlanmasına sebep olabilecek bariyer etkinliğinin [130, 132] ve tüm bu koşullarla birlikte değişen ekosistem etkileşimlerinin olduğu belirtilmektedir [51, 217].

Bu konudaki çalışmaların çoğunda adaptif özelliklerin birbirleriyle olan etkileşimleri, dolaylı genetik etkilerin genetik varyasyon üzerindeki etkileri, laboratuvar koşullarında yapılan kalıtım hesaplamalarının tam olarak çevresel faktörlerin etkisini yansıtamaması gibi durumlar sebebiyle birbiriyle çelişen örnek çalışmalar bulunmaktadır [215]. Bununla birlikte, genetik yapının coğrafi dağılımı konusunun çevresel değişiklikleri mutlaka kapsamaması gerektiği de önemle belirtilmektedir [16, 208].

Bu açıdan düşündüğümüz zaman, doğu-perifer popülasyonunda artan mevsimsellik ve güçlü alansal izolasyon koşulları daha küçük popülasyon büyüklüğünün ve düşük nötral genetik varyasyonun görülmesini açıklayabilir. Benzer şekilde mevsimselliğin arttığı Sultanmurat popülasyonunda, türün adaptif ve fizyolojik kısıtlamaları düşük genetik varyasyona zemin oluşturabilir. Yine, merkez bölgedeki FV-1 popülasyonundaki varyasyon düşüşü, FV-1 bölgesinde yıllık yağış oranının ve sıcaklığın keskin bir şekilde azalmasına ve buna bağlı olarak vejetasyonun farklılaşmasına bağlı olarak canlıların seçilimsel ve demografik olarak verdiği cevapların bir yansıması olarak düşünülebilir. Buzullar arası dönemde Kuzey Afrika'daki sığınak bölgeden çıkıp İberya'ya yayılan *Mercurialis annua* (Euphorbiaceae) türünde yapılan bir çalışma, toplam genetik varyasyon oranı ve adaptasyon ilişkisine önemli bir örnek teşkil etmektedir; bu türde perifer popülasyonların nötral genetik varyasyon düzeyindeki düşüşün, erkek üretkenliğindeki eklemeli genetik varyansın azalması ile yani adaptif özelliğin varyasyonundaki azalma ile paralel olduğu tespit edilmiştir [115].

Buna karşılık, yine Merkez-Perifer Hipotezi'nin de belirttiği üzere, yeni çevresel koşullar türün eklemeli genetik varyasyonunu artırıcı bir etki de oluşturabilir. Yeterli derecede var olan genetik çeşitlilik eğer türün hareket kabiliyeti de kısıtlı yani tür ekolojik faktörlere yüksek oranda bağımlı ise lokal adaptasyonun gerçekleşmesini sağlayabilme potansiyelinde olur [218]. Batı-perifer bölgede mevsimselliğin yüksek olduğu Aşağı Yuvalı popülasyonunda görülen merkez bölgeye yakın genetik çeşitlilik bu duruma örnek oluşturabilir (Şekil 2.1, Çizelge 2.3) Diğer bir deyişle, genetik çeşitliliğin azalması her zaman için lokal adaptasyon düzeyinin de azalacağı anlamına gelmemektedir. Örnek olarak, nötral (mtDNA) ve adaptif (MHC lokusu, major histocompatibility complex) genetik çeşitliliğin analiz edildiği *Lycaon pictus* (Carnivora: Canidae) türünde, güçlü genetik sürüklenme etkisi sonucu düşük nötral genetik çeşitlilik olduğu tespit edilmiş, fakat MHC lokusu için seçim değerinin düşük olmadığı görülmüştür [128]. Benzer şekilde, Amerika'da geniş bir coğrafi alanda düşük genetik varyasyona sahip kurucu popülasyonları olan *Wyeomyia smithii* (Culicidae) türünde de ergin öncesi gelişme süresinde varyasyon olduğu ve türün farklı diyapoz süreçleri ile lokal adaptasyon sağladığı açıklanmıştır [40]. Ayrıca, lokal adaptasyon düzeyinin, maruz kalınan koşullara bağlı olarak, aynı türe ait farklı popülasyonlarda da varyasyon gösterebileceği de belirtilmiştir [130].

2.2.2 Populasyonlar Arası Genetik Farklılaşma

Tür içi genetik farklılaşma sonuçlarına göre, hipotezin ilkin önermesinin de belirttiği üzere (Şekil 1.2.) merkez ve perifer populasyonlar arasında anlamlı derece farklılaşma vardır (FV-1 ile ER VE HV) (Şekil 2.2., Çizelge 2.4. ve 2.5.). Bu sonuç, genetik varyasyonun ve farklılaşmanın coğrafi dağılımına dair yapılmış çalışmalar arasından 48 hayvan ve 67 bitki türüne ait sonuçları değerlendiren Eckert ve arkadaşlarının vardıkları genel sonuçlar ile de uyumludur [16]; genel olarak merkezden perifere doğru genetik çeşitlilik azalmakta, genetik farklılaşma ise artmaktadır ve düşük genetik çeşitliliğin görüldüğü çoğu perifer populasyonda, yüksek derecede genetik farklılaşmanın olduğu görülmektedir. Merkezden perifere doğru artan genetik farklılaşma düzeyi, çoğu zaman bariyer etkinliği ile azalan gen akışı oranına dayandırılmaktadır [9, 10, 215]. Bu bağlamda, daha önce de bahsedildiği üzere, merkez ve her iki perifer bölge arasındaki bariyer etkinliğinin ve dolayısıyla bu durum ile doğrudan etkileşim içinde olan topografik yapının, *P. similis*'in genetik yapısını şekillendiren temel bir etken olduğu düşünülmektedir.

Bununla birlikte, Fırtına Vadisi'nin kendi içindeki iki grubu (FV-1 ve FV-2) arasında ve merkez populasyonlar ile Cimil populasyonu arasındaki farklılaşma oranları da yüksektir. Daha önce de bahsedildiği üzere, dağlık habitatlardaki değişken çevresel koşulların türlerin populasyon dinamikleri üzerindeki etkisi büyüktür [71, 208]. Tanımlanabilir bariyer etkisinin olmadığı alanlarda görülen populasyonlar arasındaki yüksek derecedeki farklılaşma, abiyotik faktörlere ve iklimsel etkenlere bağlanır [206, 217]. Bu durum yine daha önce de bahsedildiği üzere, özellikle iklimsel etkenlere oldukça bağımlı olan ektoterm türler için beklenen bir sonuçtur [71, 206, 219]. Merkez ile her iki perifer bölge arasında olduğu kadar, merkez bölge içinde de, (FV-1 ve FV-2 bölgeleri), yani kısa mesafelerde dahi farklılaşmanın oldukça yüksek değerlerde olması, *P. similis*'in dağılımında iklimsel faktörlerin ve vejetasyon yapısındaki değişikliklerin birincil derecede önemli olduğuna işaret etmektedir. Bu açıdan düşündüğümüzde, tüm çalışma alanı içindeki en yüksek miktarda yağışın görüldüğü FV-2 bölgesinden FV-1 bölgesine geçildiğinde, yağış miktarının ve sıcaklığın yarılanarak keskin bir şekilde azalması dikkat çekici bir durumdur (Çizelge 2.8.).

Bu bağlamda, yapılan bir çalışmada çevresel koşulların seçilimsel olduğu kadar nötral genetik yapı üzerinde de izler bırakacağı düşünülmüş ve iklimsel veriler ile kodominant belirteçlerle elde edilen (SNP -Single-nucleotide polymorphisms-, mikrosatellit ya da

allozim) genetik farklılaşma verisi arasındaki ilişki test edilmiştir. Bu çalışmada, yıllık yağış miktarı verileri ile genetik farklılaşma arasında yüksek derecede korelasyon olduğu görülmüş ve bu durumun türün niş kullanımını etkilediği için populasyon büyüklüğüne doğrudan etkisi olduğu belirtilmiştir [212].

Sonuç olarak, elde edilen ilkin sonuçlara göre, *P. similis* türünde nötral genetik varyasyon ile çevresel faktörler yüksek derecede korelasyon göstermektedir (Şekil 2.5-2.11). Bu durumun görülmesi çoğu zaman seçilimsel süreçlerin de tür içinde etkili olduğunu belirtir [211, 212]. Bu sebeple, daha sonraki çalışmalarda, genom düzeyinde bir varyasyon bilgisini içeren kapsamlı bir genetik veri ile desteklenen [220, 221] bir niş modellemesi çalışmasının yapılması, türün genetik yapısının alansal dağılımının daha kapsamlı bir şekilde ortaya konmasına olanak sağlayacaktır [99, 102, 222-224]. Bunun yanı sıra, giderek daha çok türde çalışılabilir hale gelen Next Generation Sequencing methodu ile genom düzeyinde bir varyasyon çalışmasının yapılması ile bu türde populasyonlar arası görülen bu yüksek derecedeki farklılaşma ve populasyona özgü haplotip yapısı daha net bir şekilde ortaya çıkacaktır [220, 221, 225].

Özetle, ortaya çıkan sonuçlara göre *P. similis* türünde genetik varyasyonun ve farklılaşmanın alansal dağılımının genetik ve çevresel olmak üzere iki temel süreç üzerinden değerlendirilmesi gerektiği açıktır.

2.3 Vücut Büyüklüğü Örüntüsü

Poecilimon similis türünde, vücut büyüklüğü ile iklimsel değişkenler - (yıllık ortalama sıcaklık (Y.O.S), yıllık yağış (Y.Y), mevsimsel (Mayıs-Eylül) sıcaklık (Mev. Sıc.), en kuru aydaki yağış (E.K.A.Y.), en yağışlı dönemdeki ortalama sıcaklık (E.Y.D.S.), mevsimsel (Mayıs-Eylül) yağış (Mev. Yağ.))- arasındaki korelasyon sonuçlarına bakıldığında, en yağışlı dönemdeki sıcaklık (E.Y.D.S.) hariç olmak üzere vücut büyüklüğü diğer değişkenler ile anlamlı derecede ilişkili görünmemektedir (Şekil 2.14–2.19)

Bununla birlikte, tüm değişkenlerin vücut büyüklüğü üzerindeki göreceli etkisine bakıldığında, birbirine paralel etkisi olan mevsimsel sıcaklık ve yıllık yağış değişkenlerinin vücut büyüklüğü ile yüksek derecede korelasyon gösterdiği ortaya çıkmıştır (Şekil 2.20.). Bu durumda, en yağışlı dönemdeki ortalama sıcaklık, mevsimsel sıcaklık ve yıllık yağış değişkenlerinin *P. similis* türünde vücut büyüklüğü dağılımını sınırlayan faktörler oldukları görülmektedir (Şekil 2.17, Şekil 2.20.).

Poecilimon similis için vücut büyüklüğünün yüksek oranda bağımlı olduğu değişkenlerden biri olan yıllık yağış miktarı faktörünü, canlıların kuruma stresine karşı geliştirdikleri direnç üzerinden değerlendirmek gerekir. Yağışın azalması ile birlikte canlılarda su kaybetme oranı artmakta ve böylece kuruma stresi oluşmaktadır [226, 227]. Büyük vücutlu canlıların kurumaya karşı daha hassas oldukları düşünülecek olursa, yağışın azalması ile birlikte vücut büyüklüğünün de azalması gerekir [144]. Bununla birlikte *P. similis* için, yükseklik arttıkça azalan yağış miktarı ile birlikte vücut büyüklüğü artmaktadır (Şekil 2.18). Diğer yandan, vücut büyüklüğünün yüksek oranda korelasyon gösterdiği bir diğer faktör olan mevsimsel sıcaklık etkisini ele aldığımızda, artan yükseklik ve mevsimsellik etkisiyle birlikte vücut büyüklüğü azalmaktadır (Şekil 2.13 ve 2.15).

Ektotermlerde vücut büyüklüğünün sıcaklık ile ilişkisine bağlı olarak açıklanan üç temel örüntü, Bergman Kuralı, Ters Bergman Kuralı ve gradiyent-karşı varyasyon modeli olarak tanımlanmaktadır [42, 144]. W.U. Blanckenhorn ve M. Demont vücut büyüklüğü varyasyonunu inceledikleri 11 farklı takıma ait olan 46 böcek türüne ait çalışmada, bu türlerin %37'sinin Bergman Kuralı'nı; %63'ünün ise Ters Bergman Kuralı'nı izlediklerini ve bu durumun, türlerin sıcaklık ve mevsimsellik değişkenlerine verdikleri farklı adaptif cevapların yansıması olduğunu açıklamışlardır [42]. Buna benzer bir başka çalışmada, Chown&Gaston 9 farklı takımdan 74 böcek türüne ait çalışma sonuçlarını incelediklerinde, yine tek bir model yerine çok farklı örüntüler olduğunu gözlemlemişlerdir [144].

Poecilimon similis türünde vücut büyüklüğü alansal olarak farklılık göstermektedir; elde edilen sonuçlara göre Aşağıyuvalı popülasyonu hariç olmak üzere, her iki perifer popülasyonda, vücut büyüklüğü merkezdeki popülasyonlara göre daha büyüktür (Şekil 2.12). Tür genelinde yükseklik ile vücut büyüklüğü arasında doğrudan bir örüntü yoktur (Şekil 2.13). Bu durumda, *P. similis* için vücut büyüklüğü örüntüsünün gradiyent-karşı varyasyon modeline daha yakın olduğunu söyleyebiliriz. Batı-perifer ve merkez popülasyonlar için ayrı ayrı vücut büyüklüğü-yükseklik ilişkisine bakıldığında ise, merkez popülasyonda yine bir örüntü gözlenmemekte (Şekil 2.21); batı-perifer bölgede ise Ters Bergman Kuralı'na paralel bir örüntü olduğu görülmektedir (Şekil 2.22).

Gradyent-karşı vücut büyüklüğü modeli genellikle ile türün diğer yaşam öyküsü karakterleri ve çevresel faktörler arasındaki etkileşimler ile ilişkilendirilmiştir. Örneğin, Avrupa'da dağılım gösteren *Enallagma cyathigerum* (Odonata) türünün güney-kuzey yönünde dağılan popülasyonlarının gösterdiği gradiyent-karşı model örüntüsünün yaşam

döngüsünde görülen varyasyonlar ile ilişkili olduğu görülmüştür. Bu türde, vücut büyüklüğünün enleme bağlı olarak azalan büyüme süresine göre azalması beklenirken, türün kuzey populasyonlarında gözlenen, hayat döngüsündeki fenotipik esneklik örüntüsü ile azalan sıcaklık faktörünün etkileşimi sonucu vücut büyüklüğünün enlem artışına göre net bir Bergman ya da Ters Bergman örüntüsü göstermediği belirtilmiştir [228]. Benzer bir çalışmada, *Polyommatus icarus* (Lycaenidae: Polyommataini) türünde üç farklı enlemden örneklenen populasyonlar üzerinden yapılan vücut büyüklüğü ölçümlerine göre, bu türde de yükseklik ve vücut büyüklüğü arasında gradiyent-karşıt varyasyon örüntüsünün olduğu görülmektedir. Enlem artışıyla yaşam döngüsünde bivoltinden (yılda iki kez üreme) univoltine (yılda bir kez üreme) geçiş olduğu gözlenen bu türde, vücut büyüklüğü en düşük enlemdaki büyüklük değerlerine göre, belli bir enlem artışına kadar küçülmekte, daha sonra ise büyümektedir [229].

Çalışma alanı içinde, vücut büyüklüğünün yüksekliğe bağlı olarak azaldığı batı perifer bölgede her üç populasyon için de (ER, YD, AY), merkez bölgeye göre, sıcaklık ve yağış miktarları düşmekte ve mevsimsellik ise artmaktadır (Çizelge 2.8). Diğer yandan, tüm çalışma alanı içindeki, en alçak bölgedeki FV-2 populasyonunun vücut büyüklüğü verilerine göre karşılaştırma yaptığımız zaman, Erikli (ER) ve Yağmurdere (YD) populasyonlarında vücut büyüklüğü artmakta; Aşağı Yuvalı (AY) populasyonunda ise azalmaktadır. Aşağı Yuvalı bölgesini diğer batı-perifer populasyonlarından ayıran nokta çok daha yüksekte bulunmasıdır (Çizelge 1.1). Bu sebeple, Aşağı Yuvalı, merkez bölgeye göre daha düşük yağış oranına sahip olmasının yanı sıra, diğer iki batı-perifer populasyonundan (ER ve YD) daha düşük sıcaklık verisine sahiptir ve çok daha yüksekte bulunduğu için mevsimsellik etkisi de daha fazla oranda görülmektedir (Çizelge 2.8). Bu durumda, tür genelinde var olduğunu tahmin ettiğimiz gradiyent-karşıt modeli kapsamında bir değerlendirme yaptığımız zaman, FV-2 populasyonuna göre daha küçük vücut büyüklüğüne sahip olan Aşağı Yuvalı populasyonunda, kısalan büyüme süresine karşı oluşmuş yetersiz dengeleme sürecinin işlemesi sebebiyle, Ters Bergman örüntüsünün olduğu sonucuna varabiliriz. Aynı durum, yağışın ve sıcaklığın yarı yarıya azaldığı FV-1 populasyonu için de geçerli görünmektedir. Burada da aradaki farklılık daha az olmakla birlikte, FV-2 populasyonuna göre daha küçük vücut büyüklüğü olduğu görülmektedir (Şekil 2.12. ve Çizelge 2.7).

Bu tezin çalışma alanının enlemsel ve yükseklik özelliklerine benzer bir alanda (1 derecelik enlemsel fark ve 400-1800 m yükseklik aralığı) yapılan bir diğer çalışmada, *P. thessalicus* türünün Yunanistan'da dağlık bölgelerde dağılım gösteren 9 farklı popülasyonunda vücut büyüklüğü dağılımı incelenmiştir. Sonuç olarak, tür genelinde Ters Bergman örüntüsünde olduğu gibi vücut büyüklüğünün en yüksek oranda mevsimsellik faktöründen etkilendiği ve mevsimsellik arttıkça vücut büyüklüğünün azaldığı görülmüştür [230]. Benzer bir araştırma sonuçlarına göre, Arjantin'de dağılım gösteren *Dichroplus vittatus* (Orthoptera: Acrididae) türünde vücut büyüklüğündeki varyasyonun enlem, yükseklik ve mevsimsellik değişkenleriyle bağlantılı olarak Ters Bergman Kuralı'nı izledikleri görülmektedir [151].

Yine bu tez çalışmasıyla benzer sonuçlara sahip bir başka veri, Anadolu'da Akdağlar dağ sırasında dağılım gösteren *Oedipoda miniata*, *Poecilimon birandi* ve *Chorthippus vagans* türlerine ait popülasyonlarla yapılan çalışmada mevcuttur. *Oedipoda miniata* ve *Poecilimon birandi* türlerinde Ters Bergman örüntüsü gözlenirken; *Chorthippus vagans* türünde vücut büyüklüğü ile yükseklik arasında bir ilişki gözlenmemiştir. Bu vücut büyüklüğü varyasyonu, türlerin buldukları habitattaki tür içi rekabete ve popülasyon yoğunluğuna dayandırılarak dolaylı yoldan abiyotik faktörlerle ilişkilendirilmiştir [231].

Diğer yandan, FV-2 popülasyonuna göre daha büyük vücuda sahip olan batı-periferdeki Erikli, Yağmurdere ve merkez bölgeye yakın olan Cimil ile doğu-perifer bölgedeki Hatila Vadisi popülasyonlarında, yine gradiyent-karşıt model çerçevesinde fazla oranda telafi sürecinin devam etmesi sonucu Bergman örüntüsünün ortaya çıktığı sonucuna varılabilir (Şekil 2.12 ve Çizelge 2.7). Aşağıyuvallı ile benzer bir yüksekliğe sahip olan Sultanmurat popülasyonunda da, yine merkez popülasyona göre sıcaklık ve yağış oranı düşmekte ve mevsimsellik etkisi artmaktadır. Bununla birlikte, bu popülasyonun vücut büyüklüğü verilerine bakıldığında Erikli, Yağmurdere ya da Hatila Vadisi popülasyonları kadar büyük farklarla olmasa da yine FV-2'den daha büyük vücuda sahip oldukları görülmektedir.

Batı ve doğu perifer bölgeleri vücut büyüklüğü açısından karşılaştıracak olursak, her iki perifer bölgede de sıcaklık miktarı merkez bölgedeki alçak kesimlere göre düşüktür (Şekil 2.12) Bununla birlikte, doğu-perifer bölgede, yağış oranı daha az oranda azalmıştır (Çizelge 2.8). Bu bağlamda, daha önce bahsedilen kuruma stresini göz önünde bulundurursak, batı-periferdeki Erikli ve Yağmurdere popülasyonlarına göre artan mevsimsellik etkisine rağmen, yağış oranının daha fazla olması, bu popülasyonda yine

büyük vücut örüntüsünün görülmesine sebep olmuş olabilir. Bulduğumuz sonuçlara benzer şekilde, Bergman örüntüsünün varlığı pekçok ektoterm türde gösterilmiştir. Örnek olarak, Afrika'dan örneklenen erkek *Drosophila melanogaster* bireylerinde yükseklik artışıyla vücut büyüklüğünün arttığı gözlenmiştir. Bu türe ait populasyonlar ile iki farklı sıcaklıkta yaşam süresi ve üretkenlik parametrelerine dayalı yapılan seçim deneylerinde, düşük sıcaklıkta vücut büyüklüğünü arttıran bireylerin daha uyumlu oldukları gösterilmiştir [148].

Crotalus viridis (Viperidae) türünde yapılan bir başka çalışmada, bu tez çalışmasında olduğu gibi geri adımsal çoklu regresyon analizi ile vücut büyüklüğündeki değişkenliğin en çok mevsimsellik ile açıklandığı ortaya çıkarılmıştır [232]. Buna göre Erikli, Yağmurdere ve Hatila Vadisi populasyonlarında görüldüğü gibi artan mevsimsellik ile vücut büyüklüğü artmaktadır. Bu çalışmada artan mevsimselliğe rağmen azalmayan vücut büyüklüğü, yüksek kesimlerde daha uzun olan hibernasyon süresinin gerektirdiği bir özellik olarak tanımlanmıştır [232].

Ektotermelerde Bergman örüntüsünün görülme sebepleri arasında, kısalan büyüme süresine yaşam öyküsü karakterlerinin verdiği karşıt yöndeki uyumsal cevapların yanısıra, mevsimselliğin arttığı bölgelerde azalan sıcaklık ve yağış etkisiyle azalan vejetasyon oranının etkili olması da yer almaktadır. Vejetasyon yapısındaki değişikliklere bağlı olarak, tür için besin ve habitat kaynaklarının kısıtlanması ve buna bağlı olarak da stres faktörlerinin etkilerinin yoğunlaşmasına karşı canlıların daha büyük vücuda sahip olma ile uyumsal cevaplar verdikleri görülmüştür [233].

Bu tezin çalışma alanı içindeki merkez bölge olan Fırtına Vadisi'nde, *P. similis* ile simpatrik yayılan *Isophya rizeensis* türünün erkek bireylerinde renk polimorfizmi görülmekte olup, alçak kesimlerde (1000 m'ye kadar) türün koyu renkli bireyleri dağılıken daha yüksek kesimlerde ise açık renkli bireyler dağılım göstermektedir. Bu türde, koyu renkli bireylerde vücut büyüklüğü ve yükseklik arasında bir örüntü gözlenmezken; türün açık renkli bireylerinde mevsimsellik artıkça vücut büyüklüğünün arttığı gözlenmiştir. Açık renkli bireylerde gözlenen bu durum kısalan aktif döneme canlıların fazla oranda hızlı büyüme süreci ile cevap vermiş olabilecekleri yönünde yorumlanmıştır. Bu tür içinde farklı örüntülerin gözlenmesi kesinlik kazanmamakla birlikte türdeki renk polimorfizmine ve kuruma stresi parametrelerine atfedilmiştir [234]. *Poecilimon similis* için bu şekilde bir renk polimorfizm örüntüsü gözlenmemektedir, fakat daha önce bahsedilen benzer

araştırma sonuçlarına dayanarak, merkez ve her iki perifer bölge arasındaki sıcaklık ve yağış farklılıklarının, populasyon büyüklük farklılıklarına dayalı besin kullanımı ve rekabet yoğunluğundaki farklılıkların, tür içinde farklı vücut büyüklüğü örüntülerinin gözlenmesinin temelinde yatan sebepler olmaları kuvvetle muhtemeldir.

Ayrıca, vücut büyüklüğü ile kromozomal varyasyonun birlikte çalışıldığı *Dichroplus pratensis* türünde, perifer populasyonda daha fazla genetik ve morfolojik varyasyon olduğu tespit edilmiştir [235]. Ters Bergman örüntüsünün hakim olduğu bu türde eşleşen genetik ve morfolojik varyasyon durumu, *P. similis* için özellikle batı-perifer bölge için elde edilen sonuçlarla uyumludur. Batı-perifer populasyonda hem merkeze yakın genetik varyasyon oranı gözlenmekte hem de merkez populasyona göre iki şekilde farklılık gösteren vücut büyüklüğü varyasyonu gözlenmektedir. Merkez bölgede yani Fırtına Vadisi'nde ise vücut büyüklüğünde yüksekliğe bağlı bir örüntünün gözlenmiyor olması (Şekil 2.21), tür genelinde de olduğu üzere gradiyent-karşıt varyasyon modelinin bu bölgedeki populasyonlarda hâkim olduğuna işaret ediyor olabilir.

Daha önce de belirtildiği üzere, yüksek kesimlerde artan mevsimsellik etkisi ya da azalan yağışla birlikte değişen ve seyrekleşen vejetasyon yapısı gibi zorlayıcı çevresel faktörler türlerin genetik ve morfolojik varyasyonu üzerinde büyük oranda etkilidir ve dolayısıyla tüm yaşam öyküsü karakterleri ile etkileşim halindedir [73, 206, 210]. Vücut büyüklüğünün yükseklikle bir korelasyon göstermemesi yine iklimsel değişkenlere odaklanılması gerektiği göstermektedir [214]. Bu bağlamda, Merkez-Perifer Hipotezi'nde de belirtildiği üzere, perifer populasyonlara özgü farklı çevresel faktörler, bazı durumlarda populasyonlardaki genetik varyasyonu hızlı bir şekilde artırıcı bir etki oluşturabilir. Bu durumda, batı-perifer populasyonlarda görülen yüksek genetik çeşitliliğin lokal adaptasyonu kolaylaştırıcı bir etki oluşturduğu düşünülebilir [16, 126].

Bunun yanı sıra, tür genelindeki nötral genetik varyasyon dağılımı mevsimsel sıcaklık ve yıllık yağış verileri ile korelasyon göstermektedir. Vücut büyüklüğündeki varyasyonun da büyük oranda bu veriler ile açıklanması ve ayrıca düşük korelasyona sahip olsa da nötral genetik varyasyon ile vücut büyüklüğü arasında anlamlı bir ilişkinin olduğunun gözlenmesi (Şekil 2.23.), bu tür için yine seçilimsel süreçlerin işlediğine işaret etmektedir [211, 212].

Bu tez çalışmasının kısıtlamalarından biri de düşük örneklem büyüklüğü sebebiyle dişi bireylerin vücut büyüklüğü ölçümlerine dâhil edilememesi ve bu sebeple varyasyonun büyük oranda kaybedilmesidir. Dolayısıyla bu çalışmanın birden fazla arazi döneminde

gerçekleşebilecek ve daha fazla erkek ve dişi bireylerin örneklenebileceği bir şekilde yapılması, bu türde vücut büyüklüğünün alansal dağılımını daha doğru bir şekilde ortaya koymamızı sağlayacaktır. Ayrıca, hem bu örüntüler ile ilgili olarak temel yargılara varabilmek hem de gözlenen örüntülerin temelindeki potansiyel seçim ya da fenotipik esneklik süreçlerinden hangisinin işlediğini anlamak için, Bergman, Ters Bergman ve gradiyent-karşıt örüntülerinin görülmesinin olası sebepleri olarak açıklanan uyumsal ve biyofiziksel modellerin sınanması gereklidir. Bu bağlamda, bu türde seçim süreçlerini, gelişim ve büyüme sıcaklık için gereken minimum sıcaklık aralıklarını ve F96L mutasyon taramasını ortaya koyacak deneysel çalışmaların yapılması gerekmektedir.

2.3 Sonuç

“Whatever the ups and downs of detail within our limited experience, the larger whole is primarily beautiful.”

Gregory Bateson,

Steps to an Ecology of Mind, 1973.

Tez çalışmasının ilk amacı doğrultusunda, *Poecilimon similis* türünde nötral genetik yapının coğrafi dağılımı Merkez-Perifer Hipotezi kapsamında test edilmiştir. Buna göre türün çalışma alanındaki tüm popülasyonların nötral genetik çeşitlilik ve popülasyonlar arası farklılaşma seviyeleri ortaya konulmuştur. Elde edilen bulgulara göre, bu konuda yapılan çalışmaların büyük bir kısmına benzer şekilde [16], genetik varyasyon merkezden her iki perifer bölgeye doğru azalmakta olup, merkez bölge ile perifer bölgeler arasında yüksek derecede genetik farklılaşma vardır. Aynı zamanda merkez bölgede bulunan iki popülasyon arasında da, anlamlı derecede genetik farklılaşma olduğu görülmüştür.

Merkezde Toplanma Modeli ve Merkez-Perifer Hipotezi'nin de önerdiği şekilde [16, 18] kesintisiz bir dağılım gösteren ve büyük popülasyonlara sahip olan Fırtına Vadisi, çalışmanın başında merkez bölge olarak kabul edilmiştir. Bununla birlikte, çalışma sonunda elde edilen genetik varyasyon örüntüleri Fırtına Vadisi'nin hemen batısında yer alan İkizdere Vadisi'nde de (Cimil popülasyonu) oldukça yüksek derecede varyasyon olduğunu göstermiştir. Bu noktadan hareketle, Fırtına ve İkizdere vadilerinin *P. similis*'in gelecekteki varlığı için büyük önem arzeden biyoçeşitlilik sıcak noktaları oldukları tespit

edilmiştir. Diğer yandan yüksek oranda farklılaşmış haplotipler ve nispeten yüksek varyasyon içeren batı-perifer popülasyonları ile yine özgün haplotiplere sahip ancak düşük genetik varyasyon içeren ara bölgedeki Sultanmurat popülasyonları ve doğu-perifer bölgede yer alan Hatıla Vadisi popülasyonlarının, türün genetik yapısını hassas olarak tanımlayabilecek önemli bileşenleri oluşturdukları görülmüştür. Bu sonuçlara göre, Fırtına Vadisi ve İkizdere Vadisi başta olmak üzere türün dağılım gösterdiği tüm Doğu Karadeniz Bölgesi'nin, koruma biyolojisi kapsamında öncelikli olarak çalışılması gereken bir bölge olduğu açıktır [29, 39, 113, 236].

Tez çalışması başlangıcında sorulan ikinci soru doğrultusunda, çalışma alanının batı ve doğu sınırlarını oluşturan iki perifer popülasyonun pek çok yönden farklılık gösterdiği tespit edilmiştir. Batı ve doğu perifer bölgelerin genetik yapıları, Merkez-Perifer Hipotezi'nin alternatif önermelerinde belirtilen paralel ve karşıt yapılaşmalar ile kıyaslanmış [16] ve bu durumun görülmesine sebep olabilecek olası moleküler ve çevresel etkenler incelenmiştir. Buna göre, tespit edilen farklı perifer popülasyon yapılarının dağılım alanının topografik özelliklerine bağlı gen akış oranı farklılıkları ve değişken mikroiklimsel koşullar çerçevesinde değerlendirilmesi gerektiği sonucuna varılmıştır.

Genetik yapının coğrafi dağılımı konusunda, kapsamlı genetik veri ile yapılan araştırmaların yaygın olduğu görülmektedir [10, 16, 113]. Bununla birlikte, yaşam öyküsü karakterlerinin alansal dağılımının bu kapsama dahil edildiği çalışmaların oldukça yetersiz olduğu pek çok araştırmacı tarafından ifade edilmiştir [16, 51, 113]. Bu sebeple, literatürde bu konudaki eksiklik göz önünde bulundurularak, tez çalışmasında, *P. similis*'in vücut büyüklüğünün alansal dağılımı da incelenmiştir. Sonuçlara göre, bu türde vücut büyüklüğü varyasyonunu büyük oranda açıklayan mevsimsel sıcaklık ve yıllık yağış değişkenlerine odaklanıldığında, *P. similis*'de alansal vücut büyüklüğü dağılımının gradiyent-karşıt modele paralellik gösterdiğine ve buna bağlı olarak türün popülasyonlarında Ters Bergman ve Bergman örüntülerinin var olduğuna dair destekleyici kanıtlar olduğu görülmüştür.

Bu çalışma ile *P. similis*'de nötral genetik varyasyonun iklimsel değişkenler ve vücut büyüklüğüyle anlamlı derecede korelasyon gösterdiği tespit edilmiş ve bu bağlamda tez çalışması yeni soruları da beraberinde getirmiştir. Bu yeni soruları cevaplayabilmek için *P. similis*'de; hayat döngüsü, hayatta kalma ve üreme başarısı gibi parametrelerin sınanabileceği deneysel çalışmalar yapılmalıdır. Ayrıca, perifer popülasyon dinamiklerini tam olarak ortaya koyabilmek için, türün nötral ve seçilimsel genetik yapısı arasındaki tüm

etkileşimleri ve özellikle türün dağılımında etkin olan yaşam öyküsü karakterlerinin moleküler ve fizyolojik altyapılarını da kapsayan uzun dönemli demografi çalışmalarının yapılması gerektiği açıktır [6, 25, 26,216, 237].

Bilhassa, perifer bölgelerdeki lokal dinamiklerin seçilimsel ve nötral süreçler açısından nasıl işlediğini anlamak, son dönemde görülen kritik iklimsel değişikliklerin türün gelecekteki dağılımı üzerindeki etkilerini öngörebilmek açısından önem arz etmektedir. Birçok çalışmada belirtildiği üzere bir türün adaptasyon kapasitesini belirleyebilmek ve bu bağlamda alansal dağılımına dair modelleme yapabilmek için, türün toplam genetik varyasyonu ile çevresel etkilerin arasındaki etkileşimlerin ortaya çıkarılması gerekir [10, 135]. Diğer yandan, *P. similis* türünün yanı sıra, bu tür ile belli derecelerde simpatrik dağılım gösteren *P. schmidtii*, *Isophya rizeensis*, *Phonochorion uvarovi*, *Ph. satunini*, *Ph. artvinensis* türlerinde de Merkez-Perifer Hipotezi'nin sınanması ile bu çalışmanın sonuçları daha açıklayıcı bir boyut kazanabilir.

Sonuç olarak bu tez çalışması ile *P. similis* türünün alansal genetik yapısı ve vücut büyüklüğü örüntüleri, olası genetik faktörler ve çevresel etkenler çerçevesinde ortaya konmuş ve böylece son dönemlerde üzerinde önemle durulan populasyon düzeyindeki araştırmaların sonuçlarıyla uyumlu olarak, evrimsel ekoloji perspektifinden bakıldığında bir türde çok farklı populasyon dinamiklerinin olabileceği gösterilmiştir. Bu çalışma, genetik ve morfolojik yapının coğrafi dağılımını, moleküler ve çevresel kaynaklı süreçlerin etkileşimleri çerçevesinde tümüyle ortaya çıkarabilecek kapsamlı bir araştırmanın ön çalışması niteliğindedir.

KAYNAKLAR

- [1] Hartl D. L., Clark, A. G. *Principles of Population Genetics*, 4th ed. Sinauer Associates, Inc. Publishers, **2007**.
- [2] Futuyma, D. J. *Evolution*, 1th ed. Sinauer Associates, Inc. Publishers, **2005**.
- [3] Freeman S., Herron, J. C. *Evolutionary Analysis*. Pearson Education, Inc., **2007**.
- [4] Svensson E. I., Abbott, J. “Evolutionary dynamics and population biology of a polymorphic insect” *Journal of Evolutionary Biology*, vol. 18, no. 6, pp. 1503–14, **2005**.
- [5] Ibrahim, K. M. Nichols, R. A. and Hewitt, G. M. “Spatial patterns of genetic variation generated by different forms of dispersal during range expansion” *Heredity*, 77, no., pp. 282–291, **1996**.
- [6] Excoffier, L. Foll, M., Petit, R. J. “Genetic Consequences of Range Expansions” *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, vol. 40, no. 1, pp. 481–501, **2009**.
- [7] Fox, C. W. Roff, D. A., Fairbairn, D. J. *Evolutionary Ecology: Concepts and Case Studies* by. Oxford University Press, **2001**.
- [8] Frankham R., “Relationship of Genetic Variation to Population Size in Wildlife” *Conservation Biology*, vol. 10, no. 6, pp. 1500–1508, **1996**.
- [9] Vucetich, J. A., Waite, T. A. “Spatial patterns of demography and genetic processes across the species’ range: Null hypotheses for landscape conservation genetics” *Conservation Genetics* 4: 639–645, **2003**.
- [10] Charlesworth, B. Charlesworth, D., Barton, N. H. “The effects of genetic and geographic structure on neutral variation” *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, vol. 34 pp. 99–125, **2003**.
- [11] Beebe T. and Rowe,G. *An Introduction to Molecular Ecology*. Oxford University Press, **2005**.
- [12] Carson, H. L. “Genetic Conditions Which Promote or Retard the Formation of Species” *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, vol. 24, pp. 87–105, **1959**.
- [13] Soule, M. “The epistasis cycle: A theory of marginal populations” *Annual Review of Ecology and Systematics*, vol. 4, pp. 165–187, **1973**.
- [14] Brussard, P. F. “Geographic patterns and environmental gradients: the central-marginal model in *Drosophila* revisited” *Annual Review of Ecology and Systematics*, vol. 15, pp. 25–64, **1984**.
- [15] Holt, R. D. Keitt, T. H. Lewis, M. A. Maurer, B. A.,Taper, M. L. “Theoretical models of species’ borders: single species approaches” *Oikos* 108: vol. 1, **2005**.
- [16] Eckert, C. G. Samis, K. E., Loughheed,S. C. “Genetic variation across species’ geographical ranges: the central-marginal hypothesis and beyond” *Molecular Ecology*, vol. 17, no. 5, pp. 1170–88, **2008**.

- [17] Sutherland, W. J. ve ark. "Identification of 100 fundamental ecological questions" *Journal of Ecology*, vol. 101, no. 1, pp. 58–67, **2013**.
- [18] Sagarin, R. D., Gaines, S. D. "The 'abundant centre' distribution: to what extent is it a biogeographical rule?" *Ecology Letters*, vol. 5, no. 1, pp. 137–147, **2002**.
- [19] Sagarin, R. D. Gaines, S. D., Gaylord, B. "Moving beyond assumptions to understand abundance distributions across the ranges of species" *Trends in Ecology & Evolution*, vol. 21, no. 9, pp. 524–30, **2006**.
- [20] Hutchison, D. W. "Testing the Central/Peripheral Model: Analyses of Microsatellite Variability in the Eastern Collared Lizard (*Crotaphytus collaris collaris*)" *The American Midland Naturalist*, vol. 149(1), pp. 148–162, **2003**.
- [21] Blevins, E. Wisely, S. M., With, K. A. "Historical processes and landscape context influence genetic structure in peripheral populations of the collared lizard (*Crotaphytus collaris*)" *Landscape Ecology*, vol. 26, no. 8, pp. 1125–1136, **2011**.
- [22] Blows M. W., Hoffmann. A. A., "The Genetics of Central and Marginal Populations of *Drosophila serrata* . I . Genetic Variation for Stress Resistance and Species Borders" *Evolution* vol. 47, no. 4, pp. 1255–1270, **1994**.
- [23] Cassel A., Tammaru T. "Allozyme variability in central , peripheral and isolated populations of the scarce heath (*Coenonympha hero* : Lepidoptera , Nymphalidae): Implications for conservation" *Conservation Genetics* 4: 83–93, 2003. pp. 83–93, **2003**.
- [24] Garner, T. W. J., Pearman, P. B., Angelone, S. "Genetic diversity across a vertebrate species' range: a test of the central-peripheral hypothesis" *Molecular Ecology*, vol. 13, no. 5, pp. 1047–53, **2004**.
- [25] Kawecki, T. J., Ebert, D. "Conceptual issues in local adaptation" *Ecology Letters*, vol. 7, no. 12, pp. 1225–1241, **2004**.
- [26] Sexton, J. P., McIntyre, P. J. Angert, A. L., Rice, K. J. "Evolution and Ecology of Species Range Limits" *Annual Review Ecology, Evololution and Systematics*, vol. 40, no. 1, pp. 415–436, **2009**.
- [27] Shafer, A. B. A., Côté, S. D. and Coltman, D. W. "Hot spots of genetic diversity descended from multiple Pleistocene refugia in an alpine ungulate" *Evolution*, vol. 65, no. 1, pp. 125–38, **2011**.
- [28] Moritz, C. "Applications of mitochondrial" *Molecular Ecology* 3, pp. 401-411 **1994**.
- [29] Bunnell, F. L. Campbell, R. W., Squires,K. A. "Conservation priorities for peripheral species : the example of British Columbia" *Canadian Journal of Forest Research* 34: 2240–2247 **2004**.
- [30] Lesica, P., Allendorf, F. W. "When Are Peripheral Valuable Populations for Conservation ?" *Conservation Biology*, vol. 9, no. 4, pp. 753–760, **2012**.
- [31] Taubmann, J. Theissing, K. Feldheim, K. A. Laube, I. Graf, W., Haase, P. Johannesen, J., Pauls, S. U. "Modelling range shifts and assessing genetic diversity distribution of the montane aquatic mayfly *Ameletus inopinatus* in Europe under climate change scenarios" *Conservation Genetics*, vol. 12, no. 2, pp. 503–515, **2010**.

- [32] Diekötter, T. ve ark. “Landscape and management effects on structure and function of soil arthropod communities in winter wheat” *Agriculture, Ecosystems & Environment*, vol. 137, pp. 108–112, **2010**.
- [33] Retowski, “Verzeichnis der von mir auf meiner Reise von Konstantinopel nach Batum gesammelten Orthopteren” *Bericht der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft*, pp. 217–223, **1889**.
- [34] Ünal M., “Phaneropterinae (Orthoptera : Tettigoniidae) from Turkey and the Middle East II” *Transactions of the American Entomological Society* Vol . 136 , No.1 pp. 125–183, **2010**.
- [35] Karabag, T. *The Orthoptera fauna of Turkey. A synonymic and Distributional Catalogue of Turkish Orthoptera*. T. C. Ankara Üniversitesi Fen Fakültesi Yayınları p. 198, **1958**.
- [36] Salman, S. “Ağrı, Kars ve Artvin illerinin Orthoptera (Insecta) faunası üzerine taksonomik araştırmalar” Doktora tezi. Atatürk Üniversitesi Fen Fakültesi. **1978**.
- [37] Atalay, I. “The Effects of Mountainous Areas on Biodiversity : A Case Study from the Northern Anatolian Mountains and the Taurus Mountains” *Grazer Schriften der Geographie und Raumforschung*, Band 41 / 2006 pp. 17 - 26. **2006**.
- [38] Sarıkaya, M. A. Zreda, M., Çiner, A. “Glaciations and paleoclimate of Mount Erciyes, central Turkey, since the Last Glacial Maximum, inferred from ³⁶Cl cosmogenic dating and glacier modeling” *Quaternary Science Reviews*, vol. 28, pp. 2326–2341, **2009**.
- [39] Cassel-Lundhagen, A. Tammaru, T., Windig, J. J., Ryrholm, N., Nylin, S. “Are peripheral populations special? Congruent patterns in two butterfly species” *Ecography (Cop.)*, vol. 32, no. 4, pp. 591–600, **2009**.
- [40] Armbruster, P., Bradshaw, W. E., Holzapfel, C. M. “Effects of Postglacial Range Expansion on Allozyme and Quantitative Genetic Variation of the pitcher-plant mosquito, *Wyeomyia smithii*” *Evolution* vol. 52, no. 6, pp. 1697–1704, **1998**.
- [41] van Heerwaarden, B., Kellermann, V., Schiffer, M., Blacket, M., Sgro, C. M., Hoffmann, A. A. “Testing evolutionary hypotheses about species borders: patterns of genetic variation towards the southern borders of two rainforest *Drosophila* and a related habitat generalist” *Proceedings of the Royal Society Biological Sciences*, vol. 276, no. 1661, pp. 1517–1526, **2009**.
- [42] Blanckenhorn, W. U., Demont, M. “Bergmann and converse bergmann latitudinal clines in arthropods: two ends of a continuum?” *Integrative and Comparative Biology*, vol. 44, no. 6, pp. 413–24, **2004**.
- [43] Fisher, R. A. *The Genetical Theory of Natural Selection*. Clarendon Press, Oxford, **1930**.
- [44] Kimura, M. *The Neutral Theory of Molecular Evolution*. Cambridge University Press, **1984**.
- [45] Lewontin RC, Hubby JL. “A molecular approach to the study of genic heterozygosity in natural populations. II. Amount of variation and degree of heterozygosity in natural populations of *Drosophila pseudoobscura*” *Genetics*, vol. 54(2):, pp. 595–609., **1966**.

- [46] Kimura, M. “Evolutionary Rate at the Molecular Level” *Nature*, vol 217, pp. 0–2, **1968**.
- [47] Kimura, M. “Genetic variability maintained in a finite population due to mutational production of neutral and nearly neutral isoalleles” *Genetics Research*, vol. 11, pp. 247–270, **1968**.
- [48] Edwards, A. W. F. “Anecdotal, historical and critical commentaries on genetics” *Genetics*, vol. 168, no. 3, pp. 1097–104, **2004**.
- [49] Nei, M. , Maruyama, T. and Chakraborty, R. “The Bottleneck Effect and Genetic Variability in Populations” *Evolution*, vol. 29, no. 1, pp. 1–10, **1975**.
- [50] Maruyama, T., Kimura, M., “Genetic variability and effective population size when local extinction and recolonization of subpopulations are frequent” *Proceedings of Proceedings of the National Academy of Sciences U. S. A.*, vol. 77, no. 11, pp. 6710–4, **1980**.
- [51] Hardie, D. C., Hutchings J. A., “Evolutionary ecology at the extremes of species’ ranges” *Environmental Reviews*, vol. 18, no. NA, pp. 1–20, **2010**.
- [52] Diekötter, T. ve ark. “Effects of landscape structure on movement patterns of the flightless bush cricket *Pholidoptera griseoptera*” *Environmental Entomology*, vol. 36, no. 1, pp. 90–8, **2007**.
- [53] Diekötter, T. H. ve ark. “Patterns of habitat occupancy, genetic variation and predicted movement of a flightless bush cricket, *Pholidoptera griseoptera*, in an agricultural mosaic landscape” *Landscape Ecology*, vol. 25, no. 3, pp. 449–461, **2009**.
- [54] Wright, S. “The Interpretation of Population Structure by F-Statistics with Special Regard to Systems of Mating” *Evolution*, vol. 19, no. 3, pp. 395–420, **1965**.
- [55] Wolff, J. N., Nafisinia, M., Sutovsky, P., Ballard, J. W. O. “Paternal transmission of mitochondrial DNA as an integral part of mitochondrial inheritance in metapopulations of *Drosophila simulans*” *Heredity (Edinb)*, vol. 110, no. 1, pp. 57–62, **2013**.
- [56] Morgan, J. A and Blair, D. “Relative merits of nuclear ribosomal internal transcribed spacers and mitochondrial CO1 and ND1 genes for distinguishing among *Echinostoma* species (Trematoda)” *Parasitology*, vol. 116, pp. 289–97, **1998**.
- [57] Moritz, C. “Evolution of animal mitochondrial DNA : relevance for population” *Annual Review of Ecology and Systematics* vol. 18, no. May, pp. 269–292, **1987**.
- [58] Hebert, P., Cywinska, D. N. A., Ball, S. L., deWaard, J. R. “Biological identifications through DNA barcodes” *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, vol. 270, no. 1512, pp. 313–21, **2003**.
- [59] Folmer, O., Black, M., Hoeh, W., Lutz, R., Vrijenhoek, R. “DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates” *Molecular marine biology and biotechnology*, vol. 3, no. 5, pp. 294–9, **1994**
- [60] Forsdyke, D. R. “Base composition, speciation, and barcoding” *Trends in Ecology & Evolution*, vol. 28, no. 2, pp. 73–4, **2013**.

- [61] Lunt, D. H, Zhang D.X., Szymura J.M., Hewitt G.M., “The insect cytochrome oxidase I gene: evolutionary patterns and conserved primers for phylogenetic studies” *Insect Molecular Biology*, vol. Volume 5, no. Issue 3, pp. 153–165, **1996**.
- [62] Hanski, I. *Metapopulation Ecology*. Oxford University Press, **1999**.
- [63] Levins, R. “Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control” *Bulletin of the Entomological Society of America* 15, 237±240, **1969**.
- [64] Hanski, I., Gaggiotti, O. E. *Ecology, Genetics, and Evolution of Metapopulations*. ELSEVIER Academic Press, **2004**.
- [65] Petranka, J. W. “Evolution of complex life cycles of amphibians: bridging the gap between metapopulation dynamics and life history evolution” *Evolutionary Ecology*, vol. 21, no. 6, pp. 751–764, **2007**.
- [66] Tarkhnishvili, D. N. “The distribution and ecology of the amphibians of Georgia and the Caucasus: a biogeographical analysis” *Zeitschrift für Feldherpetologie* 3:167-196 no. 1, pp. 167–196, **1996**.
- [67] Mcginley, M. “Biological diversity in the Caucasus” <http://www.eoearth.org/view/article/150637>, **2008**.
- [68] Sari, D. “Biyçeřitlilik ve floristik çeřitlilik aısından alpin alanların önemi” III. Ulusal Karadeniz Ormancılık Kongresi Cilt: IV pp. 1447–1455, **20-22 Mayıs 2010**.
- [69] Sağlam, I.K., “*Isophya rizeensis* (Orthoptera:Tettigoniidae)'de yüksekliğe baėlı ekolojik yayılıř ve renk polimorfizmi üzerine arařtırmalar” Yüksek Lisans tezi, Hacettepe University, **2004**.
- [70] Zengin, M., Kopar, I., Karahan, F. “Determination of bioclimatic comfort in Erzurum–Rize expressway corridor using GIS” *Building and Environment*, vol. 45, no. 1, pp. 158–164, **2010**.
- [71] Pitt, C. W. “Effects of multiple vertebrate predators on grasshopper habitat selection: trade-offs due to predation risk, foraging, and thermoregulation” *Evolutionary Ecology*, vol. 13, pp. 499–515, **1999**.
- [72] Holzhauer, S. I., Wolff, J. K., Wolters, V. “Changes in land use and habitat availability affect the population genetic structure of *Metrioptera roeselii* (Orthoptera: Tettigoniidae)” *Journal of Insect Conservation*, vol. 13, no. 5, pp. 543–552, **2008**.
- [73] Willott, S. J., Hassall, M. “Life-history responses of British grasshoppers(Orthoptera : Acrididae) to temperature change” *Functional Ecology* pp. 232–241, **1998**.
- [74] Zachos, J., Pagani, M., Sloan, L., Thomas, E., Billups, K. “Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present” *Science*, vol. 292, no. 5517, pp. 686–93, **2001**.
- [75] Lynn, R., Lister, A. *Evolution on Planet Earth: Impact of the Physical Environment*. Academic Press, London, **2003**.
- [76] Hewitt, G. M. “Genetic consequences of climatic oscillations in the Quaternary” *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, vol. 359, no. 1442, pp. 183–95; discussion 195, **2004**.

- [77] Hewitt, G. M. “The genetic legacy of the Quaternary ice ages” *Nature* vol 405 22, **2000**.
- [78] Demirsoy, A. *Genel ve Türkiye Zoocoğrafyası*, 3th ed. Meteksan, Ankara, **2002**.
- [79] Hewitt, G. M. “Post-glacial re-colonization of European biota” *Biological Journal of the Linnean Society*, vol. 68, no. 1–2, pp. 87–112, **1999**.
- [80] Bilgin, R. “Back to the suture: the distribution of intraspecific genetic diversity in and around anatolia” *International Journal of Molecular Sciences*, vol. 12, no. 6, pp. 4080–103, **2011**.
- [81] Çıplak, B. “Distribution of Tettigoniinae (Orthoptera, Tettigoniidae) bushcrickets in Turkey: the importance of the Anatolian Taurus Mountains in biodiversity and implications for conservation” *Biodiversity Conservation*, vol. 12, pp. 47–64, **2003**.
- [82] Gündüz, I. ve ark. “Multigenic and morphometric differentiation of ground squirrels (*Spermophilus*, Scuridae, Rodentia) in Turkey, with a description of a new species” *Molecular Phylogenetics and Evolution*, vol. 43, no. 3, pp. 916–35, **2007**.
- [83] Kosswig, C. “Zoogeography of the Near East” *Systematic Biology*, vol. 4, pp. 49–73, **1955**.
- [84] Kryštufek, B., Ivanitskaya, E., Arslan, A., Arslan, E., Bužan, E. V. “Evolutionary history of mole rats (genus *Nannospalax*) inferred from mitochondrial cytochrome b sequence” *Biological Journal of the Linnean Society*, vol. 105, no. 2, pp. 446–455, **2012**.
- [85] Rokas, A., Atkinson, R. J., Webster, L., Csoka, G., Stone, G. N. “Out of Anatolia: longitudinal gradients in genetic diversity support an eastern origin for a circum-Mediterranean oak gallwasp *Andricus quercustozae*” *Molecular Ecology*, vol. 12, no. 8, pp. 2153–2174, **2003**.
- [86] Sert, H., Suchentrunk, F., Erdoğan, A. “Genetic diversity within Anatolian brown hares (*Lepus europaeus* Pallas, 1778) and differentiation among Anatolian and European populations” *Mammalian Biology*, vol. 70, no. 3, pp. 171–186, **2005**.
- [87] Hrbek, T., Küçük, F., Frickey, T., Stölting, K. N., Wildekamp, R. H., Meyer, A. “Molecular phylogeny and historical biogeography of the *Aphanius* (Pisces, Cyprinodontiformes) species complex of central Anatolia, Turkey” *Molecular Phylogenetics and Evolution*, vol. 25, no. 1, pp. 125–137, **2002**.
- [88] Akçar, N., Yavuz, V., Ivy-Ochs, S., Kubik, P. W., Vardar, M., Schlüchter, C. “Paleoglacial records from Kavron Valley, NE Turkey: Field and cosmogenic exposure dating evidence” *Quaternary International*, vol. 164–165, pp. 170–183, **2007**.
- [89] Akcar, N., Yavuz, V., Kubik, P. W., Vardar, M., Schluchter, C. “A case for a downwasting mountain glacier during Termination I, Verc northeastern Turkey” *Journal of Quaternary Science* 23(3) 273–285 **2008**.
- [90] Pamilo, P., Savolainen, O. U. T. “Post-glacial colonization, drift, local selection and conservation value of populations : a northern perspective” *Hereditas* 130: 229-238, **1999**.

- [91] Cossios, D., Lucherini, M., Ruiz-García, M., Angers, B. “Influence of ancient glacial periods on the Andean fauna: the case of the pampas cat (*Leopardus colocolo*)” *BMC Evolutionary Biology*, vol. 9, p. 68, **2009**.
- [92] Canestrelli, D., Cimmaruta, R., Nascetti, G. “Population genetic structure and diversity of the Apennine endemic stream frog, *Rana italica*--insights on the Pleistocene evolutionary history of the Italian peninsular biota” *Molecular Ecology*, vol. 17, no. 17, pp. 3856–72, **2008**.
- [93] Lunt, D. H., Ibrahim, K. M., Hewitt, G. M. “mtDNA phylogeography and postglacial patterns of subdivision in the meadow grasshopper *Chorthippus parallelus*” *Heredity (Edinb.)*, vol. 80 pp. 633–41, **1998**.
- [94] Trewick, S. A. G. ve ark. “Phylogeographical pattern correlates with pliocene mountain building in the alpine scree weta (Orthoptera: Anostostomatidae)” *Molecular Ecology*, vol. 9, no. 6, pp. 657–66, **2000**.
- [95] Worley, K., Strobeck, C., Arthur, S., Carey, J., Schwantje, H., Veitch, A., Coltman, D. W., “Population genetic structure of North American thimblehorn sheep (*Ovis dalli*)” *Molecular Ecology*, vol. 13, no. 9, pp. 2545–56, **2004**.
- [96] Galbreath, K. E., Hafner, D. J., Zamudio, K. R. “When cold is better: climate-driven elevation shifts yield complex patterns of diversification and demography in an alpine specialist (American pika, *Ochotona princeps*)” *Evolution*, vol. 63, no. 11, pp. 2848–63, **2009**.
- [97] Pinho, C., Harris, D. J., Ferrand, N. “Contrasting patterns of population subdivision and historical demography in three western Mediterranean lizard species inferred from mitochondrial DNA variation” *Molecular Ecology*, vol. 16, no. 6, pp. 1191–205, **2007**.
- [98] Knowles, L. L. “Did the pleistocene glaciations promote divergence? Tests of explicit refugial models in montane grasshoppers” *Molecular Ecology*, vol. 10, no. 3, pp. 691–701, **2001**.
- [99] Knowles, L. L., Carstens, B. C., Keat, M. L. “Coupling genetic and ecological-niche models to examine how past population distributions contribute to divergence” *Current Biology*, vol. 17, no. 11, pp. 940–6, **2007**.
- [100] De Chaine E. G., Martin, A. P. “Historical biogeography of two alpine butterflies in the Rocky Mountains: broad-scale concordance and local-scale discordance” *Journal of Biogeography*, vol. 32, no. 11, pp. 1943–1956, **2005**.
- [101] Garcí’a, P. E. ve ark. “Extensive range persistence in peripheral and interior refugia characterizes Pleistocene range dynamics in a widespread Alpine plant species (*Senecio carniolicus*, Asteraceae)” *Molecular Ecology*, vol. 21, pp. 1255–1270, **2012**.
- [102] Soto, A., Robledo-Arnuncio, J. J., González-Martínez, S. C., Smouse, P. E., Alía, R. “Climatic niche and neutral genetic diversity of the six Iberian pine species: a retrospective and prospective view” *Molecular Ecology*, vol. 19, no. 7, pp. 1396–409, **2010**.
- [103] Provan, J., Bennett, K. D. “Phylogeographic insights into cryptic glacial refugia” *Trends in Ecology & Evolution*, vol. 23, no. 10, pp. 564–71, **2008**.

- [104] Etterson J. R., Shaw, R. G. “Constraint to adaptive evolution in response to global warming” *Science*, vol. 294, no. 5540, pp. 151–4, **2001**.
- [105] Parmesan, C. “Ecological and Evolutionary Responses to Recent Climate Change” *Annual Review Ecology, Evolution and Systematics*, vol. 37, no. 1, pp. 637–669, **2006**.
- [106] Şekercioğlu, Ç. H. ve ark. “Turkey’s globally important biodiversity in crisis” *Biological Conservation*, vol. 144, no. 12, pp. 2752–2769, **2011**.
- [107] Da Cunha ve ark., “Genetics of Natural Populations . XXVIII . Supplementary Data on the Chromosomal Polymorphism in *Drosophila willistoni* in its relation to the Environment” *Evolution* vol. 13, no. 3, pp. 389–404, **1959**.
- [108] Dobzhansky, T., “Genetics of Natural Populations . XXVI . Chromosomal Variability in Island and Continental Populations of *Drosophila willistoni* from Central America and the West Indies” *Evolution* vol. 11, no. 3, pp. 280–293, **1959**.
- [109] Brown, J. H. “On the Relationship between Abundance and Distribution of Species” *The American Naturalist*, vol. 124, no. 2, pp. 255–279, **1984**.
- [110] Palstra, F. P., Ruzzante, D. E. “Genetic estimates of contemporary effective population size: what can they tell us about the importance of genetic stochasticity for wild population persistence?” *Molecular Ecology*, vol. 17, no. 15, pp. 3428–3447 **2008**.
- [111] Gaston, K. J. *The Structure and Dynamics of Geographic Ranges*, 1th ed. Oxford University Press, **2003**.
- [112] Samis, K. E., Eckert, C. G. “Testing the Abundant Center Model Using Range-Wide Demographic Surveys of Two Coastal Dune Plants” *Ecological Society of America* vol. 88, no. 7, pp. 1747–1758, **2007**.
- [113] Kark, S., Hadany, L., Safriel, U. N., Noy-meir, I., Eldredge N., Tabarroni, C., Randi, E. “How does genetic diversity change towards the range periphery? An empirical and theoretical test” *Evolutionary Ecology Research* 10: 391–414, **2008**.
- [114] Hoffmann, A., Blows M., “A reassessment of Genetic Limits to Evolutionary Changes” *Ecology*, vol. 86, no. 6, pp. 1371–1384, **2005**.
- [115] Pujol, B., Pannell, J. R. “Reduced responses to selection after species range expansion” *Science*, vol. 321, no. 5885, p. 96, **2008**.
- [116] Barton, N. “Adaptation at the edge of a species’ range” in *Integrating Ecology and Evolution in a Spatial Context*, Eds. J. Silvertown and J. Antonovics, Blackwell Science, Oxford, UK., pp. 365–392, **2001**.
- [117] Kirkpatrick, M., Barton, N. H. “Evolution of a species’ range” *American Naturalist*, 150, 1–23, **1997**.
- [118] Bridle, J. R., Vines, T. H. “Limits to evolution at range margins: when and why does adaptation fail?” *Trends in Ecology & Evolution.*, vol. 22, no. 3, pp. 140–7, **2007**.
- [119] Guo, Q. “Incorporating latitudinal and central-marginal trends in assessing genetic variation across species ranges.” *Molecular Ecology*, vol. 21, no. 22, pp. 5396–403, **2012**.

- [120] Kawecki, T. J. “Adaptation to Marginal Habitats” *Annual Review Ecology, Evolution and Systematics*, vol. 39, no. 1, pp. 321–342, **2008**.
- [121] Channell, R., Lomolino, M. V. “Dynamic biogeography and conservation of endangered species” *Nature*, vol. 403, no. 6765, pp. 84–6, **2000**.
- [122] Wagner, C. E., McCune, A. R. “Contrasting patterns of spatial genetic structure in sympatric rock-dwelling cichlid fishes” *Evolution*, vol. 63, no. 5, pp. 1312–26, **2009**.
- [123] Fitzpatrick, J. M., Carlon, D. B., Lippe, C., Robertson, D. R. “The West Pacific diversity hotspot as a source or sink for new species? Population genetic insights from the Indo-Pacific parrotfish *Scarus rubroviolaceus*” *Molecular Ecology*, vol. 20, no. 2, pp. 219–34, **2011**.
- [124] Mayr, E. “Change of genetic environment and evolution” in *Evolution as a Process*, Eds. J. Huxley, H. AC, and F. EB. Princeton University Press., pp. 157–180, **1954**.
- [125] Carson, H. L. “The population flush and its genetic consequences” in *Population Biology and Evolution.*, Ed. Lewontin RC, Syracuse University Press, Syracuse, NY, pp. 123–137, **1968**.
- [126] Templeton, A. R. “The reality and importance of founder speciation in evolution” *Bioessays*, vol. 30, no. 5, pp. 470–9, **2008**.
- [127] Assis, J. ve ark. “High and distinct range-edge genetic diversity despite local bottlenecks” *PLoS One*, vol. 8, no. 7, **2013**.
- [128] Marsden, C. D. ve ark. “Spatial and temporal patterns of neutral and adaptive genetic variation in the endangered African wild dog (*Lycaon pictus*)” *Molecular Ecology*, vol. 21, no. 6, pp. 1379–93, **2012**.
- [129] Slatkin, M. “Gene flow and the geographic structure of natural populations” *Science*, vol. 236, no. 4803, pp. 787–792, **1987**.
- [130] Postma, E., van Noordwijk, A. J. “Gene flow maintains a large genetic difference in clutch size at a small spatial scale” *Nature*, vol. 433, no. 7021, pp. 65–8, **2005**.
- [131] Fedorka, K. M., Winterhalter, W. E., Shaw, K. L. Brogan, W. R., Mousseau, T. A. “The role of gene flow asymmetry along an environmental gradient in constraining local adaptation and range expansion” *Journal Evolutionary Biology*, vol. 25, no. 8, pp. 1676–85, **2012**.
- [132] Blondel, J., Thomas, D. W., Charmantier, A. Bourgault, P., Lambrechts, M. M. “A Thirty-Year Study of Phenotypic and Genetic Variation of Blue Tits in Mediterranean Habitat Mosaics” *BioScience*, Vol. 56, No. 8, pp. 661-673, **2006**.
- [133] Kellermann, V. ve ark. “Very low additive genetic variance and evolutionary potential in multiple populations of two rainforest *Drosophila* species” *Evolution* vol. 60, no. 5, pp. 1104–1108, **2006**.
- [134] Martin, P. R., McKay, J. K. “Latitudinal variation in genetic divergence of populations and the potential for future speciation” *Evolution*, vol. 58, no. 5, pp. 938–45, **2004**.
- [135] Schoville, S. D., Bonin, A., François, O., Lobreaux, S., Melodelima, C., Manel, S. “Adaptive Genetic Variation on the Landscape: Methods and Cases” *Annual Review Ecology, Evolution, Systematics*, vol. 43, no. 1, pp. 23–43, **2012**.

- [136] Stevenson R.D. “Body size and limits to daily range of body temperatures in terrestrial ectotherms” *American Naturalist* 125: 102–117, **1985**. in
- [137] Forsman, A. “Clutch size versus clutch interval: life history strategies in the colour-polymorphic pygmy grasshopper *Tetrix subulata*” *Oecologia* Volume 129, Issue 3, pp. 357–366, **2001**.
- [138] Willmer, P. “Thermal biology and mate acquisition in ectotherms” *Trends in Ecology & Evolution*, vol. 6, pp. 396–399, **1991**.
- [139] Chown, S. L., Klok, C. J. “Altitudinal Body Size Clines: Latitudinal Effects Associated with Changing Seasonality Altitudinal body size clines: latitudinal effects associated with changing seasonality” *Ecography* vol. 26, no. 4, pp. 445–455, **2003**.
- [140] Berner, D., Körner, C., Blanckenhorn, W. U. “Grasshopper Populations across 2000 m of Altitude: Is There Life History Adaptation?” *Ecography* vol. 27, no. 6, pp. 733–740, **2004**.
- [141] Roff, D.A., *The Evolution of Life Histories*. Chapman and Hall, New York., **1992**.
- [142] Atkinson, D. “Temperature and organism size” *Advances in Ecological Research*, vol. 25, pp. 1–58, **1994**.
- [143] Angilletta, M. J., Dunham, A. E. “The temperature-size rule in ectotherms: simple evolutionary explanations may not be general” *The American Naturalist*, vol. 162, no. 3, pp. 332–42, **2003**.
- [144] Chown, S. L., Gaston, K. J. “Body size variation in insects: a macroecological perspective” *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society*, vol. 85, no. 1, pp. 139–69, **2010**.
- [145] Kingsolver J. G., Huey, R. B. “Size, temperature, and fitness: three rules” pp. 251–268, *Evolutionary Ecology Research*, **2008**.
- [146] van Voorhies, W. A. “Bergmann Size Clines: A Simple Explanation for Their Occurrence in Ectotherms” vol. 50, no. 3, pp. 1259–1264, **1996**.
- [147] Atkinson D., Sibly R. M. “Why are organisms usually bigger in colder environments? Making sense of a life history puzzle” *Trends in Ecology & Evolution*, vol. 12, pp. 235–239, **1997**.
- [148] Reeve, M. W., Fowler, K., Partridge, L. “Increased body size confers greater fitness at lower experimental temperature in male *Drosophila melanogaster*” *Journal of Evolutionary Biology*, vol. 13, pp. 836–844, **2000**.
- [149] Walters, R. J., Hassall, M. “The temperature-size rule in ectotherms: may a general explanation exist after all?” *The American Naturalist*, vol. 167, no. 4, pp. 510–23, **2006**.
- [150] Mousseau T.A. “Ectotherms follow the converse to Bergmann’s rule” *Evolution* 51:, 630–632 **1997**.
- [151] Bidau, C.J., Marti, D.A. “*Dichroplus vittatus* (Orthoptera: Acrididae) follows the converse to Bergmann’s rule although male morphological variability increases with latitude” *Bulletin of Entomological Research* 97, 69–79pp. **2007**.

- [152] Adams, D. C., Church, J. O. “Amphibians do not follow Bergmann’s rule” *Evolution*, vol. 62, no. 2, pp. 413–20, **2008**.
- [153] Johansson, F., Stoks, R., Rowe, L., De Block, M. “Life History Plasticity in a Damselfly : Effects of Combined Time and Biotic Constraints” *Ecology*, 82(7), pp. 1857-1869, **2001**.
- [154] Masaki S. “Climatic adaptation and species status in the lawn ground cricket.II. Body size.” *Oecologia* 35: 343-356, **1978**.
- [155] Dingle, H., Mousseau, T. A., Scott, S. M. “Altitudinal variation in life cycle syndromes of California populations of the grasshopper, *Melanoplus sanguinipes*” *Oecologia* pp. 199–206, **1990**.
- [156] Mousseau T.A. Roff D.A., “Adaptation to seasonality in a cricket: Patterns of phenotypic and genotypic variation in body size and diapause expression along a cline in season length” *Evolution (N. Y.)*, vol. 43, pp. 1483–1496, **1989**.
- [157] Blanckenhorn, W. U. Fairbairn, D. J. “Life history adaptation along a latitudinal cline in the water strider *Aquarius remigis* (Heteroptera: Gerridae)” *Journal of Evolutionary Biology*, vol. 8, no. 1, pp. 21–41, **1995**.
- [158] Conover, D. O., Present, T. M. C. “Countergradient variation in growth rate : compensation for length of the growing season among Atlantic silversides from different latitudes” *Oecologia* 83 : 316-324 pp. 316–324, **1990**.
- [159] Merila, J., Laugen, A. T., Ra, K. “Latitudinal countergradient variation in the common frog (*Rana temporaria*) development rates – evidence for local adaptation” *Journal of Evolutionary Biology* vol. 16, pp. 996–1005, **2003**.
- [160] Berven. K., “The genetic basis of altitudinal variation in the wood frog *Rana sylvatica*. I. An experimental analysis of life history traits” *Evolution (N. Y.)*, vol. 36, pp. 962–983, **1982a**.
- [161] Berven. K., “The genetic basis of altitudinal variation in the wood frog *Rana sylvatica*. II. An experimental analysis of larval development” *Oecologia*, vol. 52, pp. 360–369, **1982b**.
- [162] Brennan J. M., Fairbairn D. J. “Clinal variation in morphology among eastern populations of the water strider, *Aquarius remigis say* (Hemiptera: Gerridae)” *Biological Journal of the Linnean Society*, vol. 54, pp. 151–171, **1995**.
- [163] van de Have T. M., de Jong, G. “Adult Size in Ectotherms : Temperature Effects on Growth and Differentiation” *Journal of Theoretical Biology*, volume 183, Issue 3, pp. 329–340, **1996**.
- [164] Huey, R., Hertz, P. “Is a jack-of-all temperatures a master of none?” *Evolution (N. Y.)*, vol. 38, pp. 441–444, **1984**.
- [165] Gilchrist, G. “A quantitative genetic analyses of thermal sensitivity in locomotor performance curve of *Aphidius ervi*” *Evolution (N. Y.)*, vol. 50:, pp. 1560– 1572, **1996**.
- [166] Addo-Bediako A., ve ark. “Metabolic cold adaptation in insects: a large-scale perspective” *Functional Ecology* 16 332-338, **2002**.

- [167] Kammenga, J. E. ve ark. “A *Caenorhabditis elegans* wild type defies the temperature-size rule owing to a single nucleotide polymorphism in *tra-3*” *PLoS Genetics*, vol. 3, no. 3, p. e34, **2007**.
- [168] Grzywacz, B., Chobanov, D. P. A., Maryńska-Nadachowska, T. V., Karamysheva, K., Heller, G., Warchałowska-Śliwa, E. “A comparative study of genome organization and inferences for the systematics of two large bushcricket genera of the tribe Barbitistini (Orthoptera: Tettigoniidae: Phaneropterinae)” *BMC Evolutionary Biology*, vol. 14, no. 1, p. 48, **2014**.
- [169] Bailey R. D., *The Tettigoniidae: biology, systematics and evolution*. Ed. Bathurst W.J., (Crawford House Press) & Berlin et al: Springer, **1990**.
- [170] Heller, K., Sevgili, H., Reinhold K. “A re-assessment of the *Poecilimon syriacus* group (Orthoptera Tettigonioidae, Phaneropteridae) based on bioacoustics, morphology and molecular data” *Insect Systematics & Evolution* 39:4, **2008**.
- [171] Kaya, S. “*Poecilimon bosporicus* group (Orthoptera, Phaneropterinae): iteration of morpho-taxonomy by song characteristics” *Zootaxa* 3225: 1–71, **2012**.
- [172] Warchałowska-Śliwa E. ve ark. “Chromosome evolution in the genus *Poecilimon* (Orthoptera, Tettigonioidae, Phaneropteridae)” *Folia biology*, vol. 48, pp. 127–136, **2000**.
- [173] Ullrich, B. ve ark. “Secondary structure and phylogenetic analysis of the internal transcribed spacers 1 and 2 of bush crickets (Orthoptera: Tettigoniidae: Barbitistini)” *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, vol. 48, no. 3, pp. 219–228, **2010**.
- [174] Ciplak, B. “Biogeography of Anatolia the marker group Orthoptera” *Memorie della Societa Entomologica Italiana*, vol. 82(2), pp. 357–372, **2004**.
- [175] Bei-Bienko, G. Y. “Fauna of the U.S.S.R. (Phaneropterinae, Tettigonioidae: Orthoptera)” *Proceedings of the Zoological Institute of the USSR Academy of Sciences*, vol. 59, pp. 1–375, **1954**.
- [176] Ramme, W. “Revision der Phaneropterinen-Gattung *Poecilimon* Fisch. (Orth.Tettigon.)” *Mitteilung aus dem Zoologischen Museum in Berlin*, vol. 19, pp. 497–575., **1933**.
- [177] Heller, K. G., Willemse, F., “Notes on systematics of Greek species of *Poecilimon* Fischer, 1853 (Orthoptera: Phaneropterinae)” *Tijdschrift voor entomologie*, vol. 135, pp. 299–315, **1992**.
- [178] Eades D.C., Otte D., Cigliano M.M., Braun H. “Orthoptera Species File Online” Version 2.0/4.1. Available from: <http://Orthoptera.SpeciesFile.org/> **18.10.2013**.
- [179] The Global Biodiversity Information Facility (GBIF) <http://www.gbif.org/species/1688084>, **2011**.
- [180] Rohlf, F. J. “TPSseries software for morphometric data; TPSdig v.1.34.” Department of Ecology and Evolution, SUNY, at Stony Brook, NY, **2003**.
- [181] Bookstein, F. L. *Morphometric tools for landmark data: geometry and biology*. Cambridge Univ. Press: New York., p. 435, **1991**.
- [182] Larkin, M. A. ve ark., “Clustal W and Clustal X version 2.0” *Bioinformatics*, vol. 23, no. 21, pp. 2947–8, **2007**.

- [183] Hall, T. A. "BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT" *Nucleic acids symposium series*, no:41, Oxford University Press, **1999**.
- [184] Zhou, Z. J., Yang, M. R., Chang, Y. L., "<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/>" **2013**.
- [185] Netesova, C., Blinov, A., "<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/>" **2007**.
- [186] Rozas, J., Rozas, R. "DnaSP version 2.0: a novel software package for extensive molecular population genetics analysis" *Computer Applications In The Biosciences*, vol. 13(3), pp. 307–311, **1997**.
- [187] Librado, P., Rozas, J. "DnaSP v5: a software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data" *Bioinformatics*, vol. 25, no. 11, pp. 1451–2, **2009**.
- [188] Excoffier, L., Laval, G., Schneider, S. "Arlequin (version 3.0): an integrated software package for population genetics data analysis" *Journal of Evolutionary Bioinformatics Online*, vol. 1, pp. 47–50, **2005**.
- [189] Tajima F., "Evolutionary relationship of DNA sequences in finite populations" *Genetics* 105: 437-460, **1983**.
- [190] Watterson, G. A. "On the Number of Segregating Sites in Genetical Models without recombination" *Theoretical Population Biology* 7, 256-276, **1975**.
- [191] Reynolds, J., Weir, B. S., Cockerham, C. C. "Estimation of the coancestry coefficient: basis for a short-term genetic distance" *Genetics*, vol. 105, no. 3, pp. 767–79, **1983**.
- [192] Slatkin, M. "Inbreeding coefficients and coalescence times" *Genetical Research*, vol. 58, pp. 167–175, **1991**.
- [193] Tajima, F. "Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism" *Genetics*, vol. 123, no. 3, pp. 585–95, **1989**.
- [194] Fu, Y. X. "Statistical Tests of Neutrality of Mutations Against Population Growth, Hitchhiking and Background Selection" *Genetics*, 147(2):915-25, **1997**.
- [195] Excoffier, L., Smouse, P. E., Quattro, J. M. "Analysis of Molecular Variance Inferred From Metric Distances Among DNA Haplotypes: Application" *Genetics* 131: 479-491, **1992**.
- [196] Bohonak, A. J. "Computer Note IBD (Isolation by Distance): A Program for Analyses of Isolation by Distance" *The Journal of Heredity* : 93, pp. 153–154, **2002**.
- [197] WorldClim - Global Climate Data, <http://www.worldclim.org/bioclim>.
- [198] Nix, H. A. "A biogeographic analysis of Australian elapid snakes" *In Atlas of Elapid Snakes of Australia.*, R. Longmor., *Australian Flora and Fauna Series Number 7: Australian Government Publishing Service: Canberra*, pp. 4–15, **1986**.
- [199] Busby, J. R., "A biogeoclimatic analysis of *Nothofagus cunninghamii*" (Hook.) Oerst. in southeastern Australia, *Australian Journal of Ecology*, 11(1), p. 1-7, **1986**.
- [200] Beaumont, L. J., Hughes, L., Poulsen, M. "Predicting species distributions: use of climatic parameters in BIOCLIM and its impact on predictions of species' current and future distributions" *Ecological Modelling*, vol. 186, no. 2, pp. 251–270, **2005**.

- [201] Bookstein, F. “ ‘Size and shape’ : a comment on semantics” *Systematic Zoology*, vol. 38, pp. 173–180, **1989**.
- [202] Gaston, K. J. “Geographic range limits: achieving synthesis” *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, vol. 276, no. 1661, pp. 1395–406, **2009**.
- [203] Guo, Q., ve ark. “Spatial-temporal population dynamics across species range : from centre to margin” *Oikos* 108: 47-57, **2005**.
- [204] Howes, B. J., Loughheed, S. C. “Genetic diversity across the range of a temperate lizard” *Journal of Biogeography*, vol. 35, no. 7, pp. 1269–1278, **2008**.
- [205] Bahn, V., Connor, R. J. O., Krohn, W. B. “Effect of dispersal at range edges on the structure of species ranges” *Oikos*, 115, pp. 89–96, **2006**.
- [206] Hodkinson, I. D. “Terrestrial insects along elevation gradients: species and community responses to altitude” *Biological Reviews*, vol. 80, no. 03, p. 489, **2005**.
- [207] Johansson, M., Primmer, C. R., Merilä, J. “History vs. current demography: explaining the genetic population structure of the common frog (*Rana temporaria*)” *Molecular Ecology*, vol. 15, no. 4, pp. 975–83, **2006**.
- [208] Palo, J. U. “Latitudinal divergence of common frog (*Rana temporaria*) life history traits by natural selection: evidence from a comparison of molecular and quantitative genetic data” *Molecular Ecology* 12, pp. 1963–1978, **2003**.
- [209] Tonsor, S. J. “Population genomics and the causes of local differentiation” *Molecular Ecology*, vol. 21, no. 22, pp. 5393–5, **2012**.
- [210] Webb, T. J., Gaston, K. J. “On the heritability of geographic range sizes” *The American Naturalist*, vol. 161, no. 4, pp. 553–66, **2003**.
- [211] McGaughran, A., Morgan, K., Sommer, R. J. “Environmental variables explain genetic structure in a beetle-associated nematode” *PLoS One*, vol. 9, no. 1, p. e87317, **2014**.
- [212] Wellenreuther, M., Sánchez-Guillén, R. A., Cordero-Rivera, A., Svensson, E. I. Hansson, B. “Environmental and climatic determinants of molecular diversity and genetic population structure in a coenagrionid damselfly” *PLoS One*, vol. 6, no. 5, p. e20440, **2011**.
- [213] Kittlein, M. J., Gaggiotti O. E. “Interactions between environmental factors can hide isolation by distance patterns: a case study of *Ctenomys rionegrensis* in Uruguay” *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, vol. 275, no. 1651, pp. 2633–2638, **2008**.
- [214] Arnett, A. E., Gotelli, N. J. “Bergmann’s rule in the ant lion *Myrmeleon immaculatus* DeGeer (Neuroptera: Myrmeleontidae): geographic variation in body size and heterozygosity” *Journal of Biogeography*, vol. 26, no. 2, pp. 275–283, **1999**.
- [215] Hoffman A., Kellermann, V. “Revisiting heritable variation and limits to species distribution: recent developments” *The Israel Journal of Ecology & Evolution*, vol. 52, pp. 247–261, **2006**.

- [216] Lamy, T., Pointier, J. P., Jarne, P., David, P. “Testing metapopulation dynamics using genetic, demographic and ecological data” *Molecular Ecology*, vol. 21, no. 6, pp. 1394–1410, **2012**.
- [217] Wiens, J. J. “The niche, biogeography and species interactions” *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, vol. 366, no. 1576, pp. 2336–2350, **2011**.
- [218] Rundle, H. D., Nosil, P. “Ecological speciation” *Ecology Letters*, vol. 8, no. 3, pp. 336–352, **2005**.
- [219] Whitman, D. W. “The significance of body size in the Orthoptera : a review The significance of body size in the Orthoptera : a review” vol. 17, no. 2, pp. 117–134, **2008**.
- [220] Li Y. F. ve ark., “ ‘Reverse ecology’ and the power of population genomics” *Evolution.*, vol. 62, pp. 2984–2994, **2008**.
- [221] Feulner, P. G. D. ve ark. “Genome-wide patterns of standing genetic variation in a marine population of three-spined sticklebacks” *Molecular Ecology*, vol. 22, no. 3, pp. 635–649, **2013**.
- [222] Vandergast, A. G., Bohonak, A. J., Weissman, D. B., Fisher, R. N. “Understanding the genetic effects of recent habitat fragmentation in the context of evolutionary history: phylogeography and landscape genetics of a southern California endemic Jerusalem cricket (Orthoptera: Stenopelmatidae: Stenopelmatius)” *Molecular Ecology*, vol. 16, no. 5, pp. 977–992, **2007**.
- [223] Storfer, A., Murphy, M. A., Spear, S. F. Holderegger, R., Waits, L. P. “Landscape genetics: where are we now?” *Molecular Ecology*, vol. 19, no. 17, pp. 3496–514, **2010**.
- [224] Manel, S., Schwartz, M. K., Luikart, G., Taberlet, P. “Landscape genetics: combining landscape ecology and population genetics” *Trends in Ecology & Evolution*, vol. 18, no. 4, pp. 189–197, **2003**.
- [225] Orsini, L., Andrew, R., Eizaguirre, C. “Evolutionary ecological genomics” *Molecular Ecology*, vol. 22, no. 3, pp. 527–31, **2013**.
- [226] Stillwell, R. C. “Are latitudinal clines in body size adaptive?” *Oikos*, vol. 119, p. 1387–1390, **2010**.
- [227] Gunderson, A. R. ve ark., “Tests of the contribution of acclimation to geographic variation in water loss rates of the West Indian lizard *Anolis cristatellus*” *Journal of Comparative Physiology B: Biochemical, Systemic & Environment*, vol. 181, p. 956–972, **2011**.
- [228] Johansson, F. A. “Latitudinal shifts in body size of *Enallagma cyathigerum* (Odonata)” *Journal of Biogeography* Volume 30, Issue 1 pages 29–34, **2003**.
- [229] Nygren, G. H., Bergström, A., Nylin, S. “Latitudinal body size clines in the butterfly *Polyommatus icarus* are shaped by gene-environment interactions” *Journal of Insect Science* Vol. 8 | Article 47 no. 47, pp. 1–13, **2008**.
- [230] Lehmann, G. U. C., Lehmann, A. W. “Variation in body size among populations of the bushcricket *Poecilimon thessalicus* (Orthoptera : Phaneropteridae): an ecological adaptation” vol. 17, no. 2, pp. 165–169, **2008**.

- [231] Ciplak, B., Sirin, D., Taylan, M. S., Kaya, S. “Altitudinal Size Clines , Species Richness and Population Density: Case Studies in Orthoptera” *Journal of Orthoptera Research*, vol. 17, no. 2, pp. 157–163, **2008**.
- [232] Ashton, K. G. “Body Size Variation among Mainland Populations of the Western Rattlesnake (*Crotalus viridis*)” *Evolution* vol. 55, no. 12, pp. 2523–2533, **2001**.
- [233] Stillwell, R. C., Morse, G. E., Fox, C. W. “Geographic variation in body size and sexual size dimorphism of a seed-feeding beetle” *The American Nature*, vol. 170, no. 3, pp. 358–69, **2007**.
- [234] Çağlar, S. S., Karacaoğlu Ç., Kuyucu, A. C., Sağlam, İ.K. “Humidity and seasonality drives body size patterns in males of the bush cricket *Isophya rizeensis* Sevgili, 2003 (Orthoptera: Tettigoniidae: Phaneropterinae)” *Insect Science*, **2013**.
- [235] Miño, C. I., Gardenal, C. N., Bidau, C. J. “Morphological, genetic, and chromosomal variation at a small spatial scale within a mosaic hybrid zone of the grasshopper *Dichroplus pratensis* Bruner (Acrididae)” *Journal of Heredity*, vol. 102, no. 2, pp. 184–95, **2011**.
- [236] Peterman, W. E., Feist, S. M., Semlitsch, R. D., Eggert, L. S. “Conservation and management of peripheral populations: Spatial and temporal influences on the genetic structure of wood frog (*Rana sylvatica*) populations” *Biological Conservation*, vol. 158, pp. 351–358, **2013**.
- [237] Schoville, S. D. Lam, A. W., Roderick, G. K. “A range-wide genetic bottleneck overwhelms contemporary landscape factors and local abundance in shaping genetic patterns of an alpine butterfly (Lepidoptera: Pieridae: *Colias behrii*)” *Molecular Ecology*, vol. 21, no. 17, pp. 4242–56, **2012**.

ÖZGEÇMİŞ

Kimlik Bilgileri

Adı Soyadı : Duygu Pembe ÖKSÜZ

Doğum Yeri : Tatvan / Bitlis

Medeni Hali : Bekar

E-posta : dpo06@hacettepe.edu.tr

Adresi : Tunahan Mah. 210. Sok. 8/9, Eryaman/ANKARA

Eğitim

Lise : Bornova Anadolu Lisesi, İzmir (2002-2006)

Lisans : Hacettepe Üniversitesi Fen Fakültesi Biyoloji Bölümü (2006-2011)

Yüksek Lisans: Hacettepe Üniversitesi Fen Bilimleri Enstitüsü Ekoloji ABD (2011-2014)

Yabancı Dil ve Düzeyi

İngilizce: İleri Düzey

İş Deneyimi

-

Deneyim Alanları

Populasyon genetiği, Evrimsel Ekoloji, Moleküler Ekoloji

Tezden Üretilmiş Projeler ve Bütçesi

-

Tezden Üretilmiş Yayınlar

-

Tezden Üretilmiş Tebliğ ve/veya Poster Sunumu ile Katıldığı Toplantılar

Duygu Pembe Öksüz, Selim Sualp Çağlar (Poster Sunumu), “Spatial Genetic and Body Size Variation Patterns for *Poecilimon similis*” Matematiksel Evrim Çalıştayı, Şirince, İzmir, Türkiye, Eylül 2013.