

**İSTİLACI BİR DROSOPHILID TÜRÜ OLAN *ZAPRIONUS
TUBERCULATUS*'UN DOĞAL POPÜLASYONLARINDA
NÖROSENSÖR KILLARIN DAR-ANLAMLI
KALITSALLIĞININ GÖSTERİLMESİ**

**NARROW-SENSE HERITABILITY OF THE
NEUROSENSORY BRISTLES IN NATURAL
POPULATIONS OF AN INVASIVE DROSOPHILID SPECIES
*ZAPRIONUS TUBERCULATUS***

ÖZGE SEZER

Doç. Dr. ERGİ DENİZ ÖZSOY
Tez Danışmanı

Hacettepe Üniversitesi
Lisansüstü Eğitim – Öğretim ve Sınav Yönetmeliğinin
Biyoloji Anabilim Dalı İçin Öngördüğü
YÜKSEK LİSANS TEZİ
olarak hazırlanmıştır.

2013

ÖZGE SEZER'in hazırladığı “İstilacı Bir Drosophilid Türü Olan *Zaprionus tuberculatus*'un Doğal Popülasyonlarında Nörosensör Kılların Dar-Anılamlı Kalıtsallığının Gösterilmesi”adlı bu çalışma aşığıdaki jüri tarafından **BİYOLOJİ ANABİLİM DALI**'nda **YÜKSEK LİSANS TEZİ** olarak kabul edilmiştir.

Başkan

(Prof. Dr. Hasan SEVGİLİ)

Danışman

(Doç. Dr. Ergi Deniz ÖZSOY)

Üye

(Prof. Dr. Hacer ÜNLÜ)

Üye

(Prof. Dr. Nurdan ÖZER)

Üye

(Prof. Dr. Ertunç GÜNDÜZ)

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

Prof. Dr. Fatma SEVİN DÜZ

Fen Bilimleri Enstitüsü Müdürü

Bana her zaman destek olan canım aileme...

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 tahrifat yapmadığımı,
- ve bu tezin herhangi bir bölümünü bu üniversite veya başka bir üniversitede başka bir tez çalışması olarak sunmadığımı

beyan ederim.

16 / 07 / 2013

Özge SEZER

ÖZET

İSTİLACI BİR DROSOPHILID TÜRÜ OLAN *ZAPRIONUS TUBERCULATUS*'UN DOĞAL POPÜLASYONLARINDA NÖROSENSÖR KILLARIN DAR-ANLAMLI KALITSALLIĞININ GÖSTERİLMESİ

ÖZGE SEZER

Yüksek Lisans, Biyoloji Bölümü

Tez Danışmanı: Doç. Dr. ERGİ DENİZ ÖZSOY

Temmuz 2013, 56 sayfa

Bu çalışmada, model organizma olarak kullanılan *Drosophila melanogaster*'in uzak akrabası ve istilacı bir Drosophilid türü olan *Zaprionus tuberculatus*'un doğal popülasyonlarında abdominal sternitler üzerinde bulunan, duyu işlevine sahip kılların sayısının değişkenliği, dar anlamli kalıtsallığı ve evrimleşebilirliği araştırılmıştır. Kullanılan popülasyonlar Türkiye'nin Adana ilinin dört farklı yüksekliğinden toplanarak izodışı soylar şeklinde 12. kuşağa kadar laboratuvar ortamında yetiştirilmiştir.

Zaprionus tuberculatus dişilerinde A2, A3, A4, A5, A6 ve A7 sternitleri; erkeklerinde ise A2, A3, A4 ve A5 sternitleri üzerinde kıl bulunur. Her popülasyondan 10'ar izodışı soy hattı kullanılarak yapılan deneylerde, herbir soy hattından 10 dişi ve 10 erkek bireye ait kıl sayıları bahsedilen sternitler için stereomikroskopla sayılarak belirlenmiştir.

Popülasyonların her birinde her iki eşey için de sternitler arasında anlamlı bir farklılık olduğu belirlenmiştir. Tüm popülasyonlarda en fazla kıl sayısına sahip sternitin dişilerde A3, erkeklerde ise A5 sterniti; en az kıl sayısına sahip sternitin dişilerde A7; erkeklerde ise A2 sterniti olduğu belirlenmiştir. Dişilerde abdomen sonuna doğru sternitler üzerinde bulunan kıl sayısı giderek azalırken, erkeklerde ise artmaktadır ve bu örüntü dört popülasyonda da korunmaktadır. Popülasyon çiftleri arasındaki yüksek anlamlı Pearson korelasyon katsayıları da bu veriyi desteklemektedir.

Herbir sternit için hesaplanan en yüksek varyasyon katsayıları (CV) da her iki eşeyde de en az kıl sayısına sahip sternitte gözlenmiştir. Bu durum, gelişimsel kanalizasyonun düşük olmasıyla ilgili olabilir. Tür için hesaplanan dar-anlamlı kalıtsallık (h^2) değerlerinin (dişilerde 0,202 ve erkeklerde 0,256) daha önce *D. melanogaster*'le yapılan çalışmalarla karşılaştırıldığında görece düşük olması

Z.tuberculatus'ta kıl sayısını etkileyen genlerdeki seçim baskısının bir sonucu olabilir. Tür için hesaplanan evrimleşebilirlik (I_A) değerlerinin (dişilerde 0,0037 ve erkeklerde 0,0049) ise *Drosophila*'da hesaplanan değerlere oldukça yakın olmasının bu iki türde kıl sayısı için evrimsel korunmuşluğun bir göstergesi olduğu düşünülmektedir.

Anahtar Kelimeler: *Zaprionus tuberculatus*, abdominal kıl sayısı, dar-anlamlı kalıtsallık, evrimleşebilirlik.

ABSTRACT

NARROW-SENSE HERITABILITY OF THE NEUROSENSORY BRISTLES IN NATURAL POPULATIONS OF AN INVASIVE DROSOPHILID SPECIES *ZAPRIONUS TUBERCULATUS*

ÖZGE SEZER

Master of Science, Department of Biology

Supervisor: Assoc. Prof. Dr. ERGİ DENİZ ÖZSOY

July 2013, 56 pages

In the present study, natural populations of *Zaprionus tuberculatus*, an invasive Drosophilid distantly related to the model organism *Drosophila melanogaster* were investigated with respect to the variation, narrow-sense heritability and evolvability of the bristle number on the abdominal sternites. Populations were sampled from Adana region which represented four different altitudes and maintained at the laboratory as isofemale lines. All measurements were taken at the 12th generation per population.

Females have their bristles on six consecutive sternites while the males have them on four. Those sternites are marked as A2, A3, A4, A5, A6, A7 and A2, A3, A4, A5, respectively. For each population, 10 isolines were picked up and 10 individual flies were scored for each of their sternites per sex. A stereo microscope at an appropriate magnification was used in scoring.

Results show that in each populations the differences between sexes for each sternite bristle number were significant. In all the populations, the sternite with the highest bristle number was A3 in females, while that of the males was A5. The sternites with smallest number of bristle was A7 and A2 in females and males, respectively. The number of bristles per sternite becomes smaller from the start of the abdomen in females, while the opposite is true in the males. This sexually dimorphic pattern is highly conserved in all the populations. This conservation is further emphasized by the highly significant Pearson correlations between population pairs.

In each sex, the sternite with the smallest mean bristle number is the most variable with respect to the coefficient of variations (CV). This situation may be a consequence of the lower canalization of the phenotypic variation of the bristle number in these sternites.

When the population and sternite specific narrow-sense heritabilities (h^2) of *Z. tuberculatus* of the present study were averaged to obtain a species value per sex (i.e. 0,202 and 0,256 for females and males, respectively), they turned out to be smaller than those estimated for *D. melanogaster*. This situation could be taken to indicate a relatively higher selection pressure on the abdominal sternite bristle number in *Z. tuberculatus*. On the other hand, a more better estimate of selection response, the evolvability (I_A), has species values (i.e. 0,0037 and 0,0049 for females and males, respectively) quite similar to those obtained for *D. melanogaster*. This clearly indicates that the abdominal bristle number is similarly evolutionarily conserved in both species.

Keywords: *Zaprionus tuberculatus*, abdominal bristle number, narrow-sense heritability, evolvability.

TEŞEKKÜR

Öncelikle bilimin ışığında bana yol gösteren ve bu çalışmanın ortaya çıkmasında katkısı oldukça büyük olan sevgili danışmanım Doç. Dr. Ergi Deniz ÖZSOY'a çok teşekkür ederim. Onun sayesinde öğrendiğim bilgi ve deneyimin ilerleyen yaşamımda da bana oldukça yararlı olacağını biliyorum.

Birçok konuda sık sık kapısını çalıp danıştığım, çalışmalarım süresince de benden destek ve yardımlarını esirgemeyen değerli hocam Prof. Dr. Hacer ÜNLÜ'ye çok teşekkür ederim.

Kafama takılan her konuda ilk başladığım günden itibaren bana destek ve katkılarını sunan değerli hocalarım Uzm. Dr. Güzin EMECEN ve Araş. Gör. Dr. Banu Şebnem ÖNDER'e teşekkürü bir borç bilirim. Ayrıca yaptığımız laboratuvar toplantılarında tezimle ilgili bana görüşlerini iletterek zihnimde yeni ışıkların yanmasına sebep oldukları için de ayrıca teşekkür ederim.

Laboratuvara alışma sürecinde ve sonrasında benden destek ve yardımlarını esirgemeyen sevgili çalışma arkadaşlarım Bahar PATLAR, Esra DURMAZ, Başak KOÇ, Pınar GÜLER, Nazlı AYHAN, Alper ORHAN ve Hadi ESHRAGHI'ye de ayrı ayrı teşekkür ederim. Yapılan arazi çalışmalarında emeği geçen sevgili hocam Dr. Murat YILMAZ, arkadaşlarım Bahar PATLAR ve Başak KOÇ'a teşekkür ederim. Tür teşhisinde kuşkusuz en fazla emek harcayan arkadaşım Bahar PATLAR'a bunun için de ayrıca teşekkür ederim.

Aramızdaki mesafelere rağmen hep yanımda olduğunu hissettiğim canım dostum Nur YORGANCI'ya da beni hiç yalnız bırakmadığı için çok teşekkür ederim.

Son olarak benim bugünlere gelmemdeki katkısı şüphesiz en büyük olan sevgili annem Sultan SEZER, babam Adnan SEZER ve babaannem Ayşe SEZER'e sonsuz sevgi ve saygılarımı sunarken; bana hayatımın her anında destek oldukları için de bir kez daha teşekkür ederim. Doğumundan itibaren hayatımın hızla değiştiği ve güzelleştiği canım kardeşim Ömür SEZER'e de, en mutsuz ve umutsuz olduğum anlarda dahi yüzümün gülümsemesine sebep olduğu için çok teşekkür ederim. İyi ki varsınız...

İÇİNDEKİLER

	<u>Sayfa</u>
ÖZET	i
ABSTRACT	iii
TEŞEKKÜR	v
İÇİNDEKİLER.....	vi
ŞEKİLLER DİZİNİ.....	viii
ÇİZELGELER DİZİNİ.....	ix
SİMGELER VE KISALTMALAR	x
1. GİRİŞ.....	1
2. GENEL BİLGİLER	3
2.1. <i>Zaprionus tuberculatus</i> 'un Sınıflandırılması	3
2.2. Nörosensör Kıllar	6
2.2.1. Nörosensör Kılların Yapısı ve Gelişimi	6
2.2.2. Nörosensör Kılların İşlevi	10
2.2.3. Nörosensör Kıl Sayısının Genetiği	11
2.2.4. Nörosensör Kıl Sayısının Dar-Anlamlı Kalıtsallığı ve Evrimleşebilirliği ...	14
3. GEREÇ VE YÖNTEM.....	17
3.1. Popülasyonların Elde Edilmesi	17
3.2. <i>Zaprionus tuberculatus</i> Türünün Teşhisi.....	18
3.3. <i>Zaprionus tuberculatus</i> Bireylerinin Abdominal Kıl Sayılarının Belirlenmesi	18
3.4. İstatistiksel Yöntemler	19
4. BULGULAR.....	22
4.1. Popülasyon İçi Kıl Sayısı Değişkenliği	22
4.1.1. Adana Popülasyonu İçin Popülasyon İçi Kıl Sayısı Değişkenliği	22
4.1.2. Kozan Popülasyonu İçin Popülasyon İçi Kıl Sayısı Değişkenliği	24
4.1.3. Düzağaç Popülasyonu İçin Popülasyon İçi Kıl Sayısı Değişkenliği	26

4.1.4. Horzum Popülasyonu İçin Popülasyon İçi Kıl Sayısı Değişkenliği.....	28
4.2. Popülasyonlar Arası Kıl Sayısı Değişkenliği	30
4.3. Dar-Anlamlı Kalıtsallık Hesaplamaları.....	32
4.4. Evrimleşebilirlik Hesaplamaları	39
5. SONUÇLAR VE TARTIŞMA	41
5.1. Popülasyon İçi ve Popülasyonlar Arası Kıl Sayısı Değişkenliği	41
5.2. Abdominal Kıl Sayısının Dar-Anlamlı Kalıtsallığı (h^2).....	43
5.3. Abdominal Kıl Sayısının Evrimleşebilirliği (I_A)	44
KAYNAKLAR	47
EKLER.....	55
ÖZGEÇMİŞ	56

ŞEKİLLER DİZİNİ

	<u>Sayfa</u>
Şekil 2.1. <i>Zaprionus tuberculatus</i> bireyinin frons ve mezonotumu üzerinde bulunan uzun, beyaz çizgiler	3
Şekil 2.2. Drosophilidae ailesinin filogenetik ağacı	5
Şekil 2.3. Ergin bireyde vücut segmentlerinin morfolojilerini belirleyen bithorax genleri ve bu genlerin kontrol ettiği vücut segmentleri	7
Şekil 2.4. <i>Drosophila</i> embriyosundaki parasegmentler ve erginde karşılık geldiği vücut segmentleri	8
Şekil 2.5. Kılı meydana getiren hücreler	9
Şekil 2.6. <i>Drosophila</i> abdomeninin dorsal bir segmentindeki mekanosensör alıcılar	10
Şekil 3.1. Deneylerde kullanılan popülasyonların toplandığı bölgelerin harita üzerinde gösterimi	17
Şekil 3.2. <i>Zaprionus tuberculatus</i> 'un sırasıyla dişi ve erkek bireylerinde abdomenin ventral görünümü ve sternitleri üzerinde bulunan nörosensör kıllar	19
Şekil 3.3. Sternitler üzerindeki kılların daha yakından görünümü	19
Şekil 4.1. Adana popülasyonu dişi ve erkeklerinin abdominal sternitlerindeki ortalama kıl sayısı ve %95 güven aralıkları	23
Şekil 4.2. Kozan popülasyonu dişi ve erkeklerinin abdominal sternitlerindeki ortalama kıl sayısı ve %95 güven aralıkları	25
Şekil 4.3. Düzağaç popülasyonu dişi ve erkeklerinin abdominal sternitlerindeki ortalama kıl sayısı ve %95 güven aralıkları	27
Şekil 4.4. Horzum popülasyonu dişi ve erkeklerinin abdominal sternitlerindeki ortalama kıl sayısı ve %95 güven aralıkları	29
Şekil 4.5. Dört popülasyonda her iki eşey için ortalama kıl sayıları grafikleri	31

ÇİZELGELER DİZİNİ

	<u>Sayfa</u>
Çizelge 3.1. Deneyleerde kullanılan popülasyonların toplandıđı bölgelerin yükseklik ve koordinatları.....	17
Çizelge 4.1. Adana popülasyonunun diři ve erkeklerine ait abdominal kıl sayılarının ortalama ve varyasyon katsayısı (CV) deđerleri.....	23
Çizelge 4.2. Adana popülasyonu diři ve erkeklerinin abdominal kıl sayıları için varyans analizi (ANOVA) tablosu	24
Çizelge 4.3. Kozan popülasyonunun diři ve erkeklerine ait abdominal kıl sayılarının ortalama ve varyasyon katsayısı (CV) deđerleri.....	25
Çizelge 4.4. Kozan popülasyonu diři ve erkeklerinin abdominal kıl sayıları için varyans analizi (ANOVA) tablosu	26
Çizelge 4.5. Düzađaç popülasyonunun diři ve erkeklerine ait abdominal kıl sayılarının ortalama ve varyasyon katsayısı (CV) deđerleri.....	27
Çizelge 4.6. Düzađaç popülasyonu diři ve erkeklerinin abdominal kıl sayıları için varyans analizi (ANOVA) tablosu	28
Çizelge 4.7. Horzum popülasyonunun diři ve erkeklerine ait abdominal kıl sayılarının ortalama ve varyasyon katsayısı (CV) deđerleri.....	29
Çizelge 4.8. Horzum popülasyonu diři ve erkeklerinin abdominal kıl sayıları için varyans analizi (ANOVA) tablosu	30
Çizelge 4.9. Dört popülasyon için sternitlerin sayısal büyüklüklerinin dađılımları arasındaki Pearson korelasyon katsayıları	31
Çizelge 4.10. Dört popülasyonda her bir sternit için ve tüm sternitler üzerinden hesaplanmış ortalama varyasyon katsayısı deđerleri.....	32
Çizelge 4.11. Dar-anlamlı kalıtsallık ve evrimleşebilirlik hesaplamasında kullanılan varyans bileşenlerinin elde edildiđi ANOVA sonuçları. $p < 0,05$	33
Çizelge 4.12. Diři bireyler için dar-anlamlı kalıtsallıđın ve evrimleşebilirliđin hesaplanmasında kullanılan varyans bileşenleri ve popülasyonlardaki her bir sternit için kalıtsallık, ortalama kalıtsallık, evrimleşebilirlik deđerleri ve tür için ortalama kalıtsallık ve evrimleşebilirlik deđerlerinin karşılaştırmalı gösterilmesi.....	37
Çizelge 4.13. Erkek bireyler için dar-anlamlı kalıtsallıđın ve evrimleşebilirliđin hesaplanmasında kullanılan varyans bileşenleri ve popülasyonlardaki her bir sternit için kalıtsallık, ortalama kalıtsallık, evrimleşebilirlik deđerleri ve tür için ortalama kalıtsallık ve evrimleşebilirlik deđerlerinin karşılaştırmalı gösterilmesi.....	38

SİMGELER VE KISALTMALAR

Simgeler

COII	Sitokrom oksidaz alt ünite II
Adh	alkoldehidrogenaz Geni
En	engrailed Geni
Hh	Hedgehog Geni
Ci	cubitus interruptus Geni
Ptc	patched Geni
Dpp	decapentaplegic Geni
Wg	wingless Geni
BX-C	Bithorax Kompleksi Genleri
Ubx	Ultrabithorax Geni
abd-A	abdominal-A Geni
abd-B	abdominal-B Geni
ASC	Achaete-scute Kompleksi Genleri
DI	Delta Geni
H	Hairless Geni
emc	extramachrochaetae Geni
H	hairy Geni
h^2	Dar-Anlamlı Kalıtsallık (Narrow-Sense Heritability)
V_A	Eklemeli Genetik Varyans (Additive Genetic Variance)
V_b	Soylar Arası Varyans (Between-line Variance)
V_w	Soyiçi Varyans (Within-line Variance)
V_E	Çevresel Varyans (Environmental Variance)
V_G	Genetik Varyans (Genetic Variance)
V_P	Toplam Genetik Varyans (Total Genetic Variance)
CV_A	Eklemeli Genetik Varyasyon Katsayısı (Coefficient of Additive Genetic Variation)

I_A Evrimleşebilirlik (Evolvability)

Kısaltmalar

ANOVA Varyans Analizi (Analysis of Variance)

PNS Çevresel Sinir Sistemi (Peripheral Nervous System)

CNS Merkezi Sinir Sistemi (Central Nervous System)

QTL Kantitatif Özellik Lokusları (Quantitative Trait Loci)

A Anterior

P Posterior

P/A Posterior/Anterior

SOPs Sensory Organ Precursors

RIL Rekombinant İzogenik Soyhatları (Recombinant Isogenic Lines)

1. GİRİŞ

Kantitatif özellikler, çok sayıda genin etkisiyle belirlenen bir fenotip dağılımına ilişkindir ve sürekli varyasyon gösterirler. Bu sürekli varyasyon nicel olarak ölçülebilir ve kantitatif özelliklerin kalıtımının araştırılmasında kullanılır. Bir başka deyişle, fenotiplerinin çeşitliliği sürekli dağılım gösteren ya da meristik olup genetik temeli süreklilik arz eden özellikler kantitatif genetiğin hammadeleridir. *Drosophila*'da abdominal sternitler üzerindeki nörosensör kılların sayısı da uzun yıllardır popülasyon genetikçileri tarafından kantitatif özelliklerin çalışılmasında model bir sistem olarak kullanılmaktadır [1]. *Drosophila*'da çevresel sinir sistemi (PNS: Peripheral Nervous System), dış duyu sinirleri (mekanoreseptörler ve kemoreseptörler), kordotonal reseptörler, çoklu dendridik nöronlar, Bolwig's organı (larval fotoreseptör), antenal koklama duyu organları ve duyu aksonlarından oluşur [2; 3]. Sternitler üzerinde bulunan kıllar da çevresel sinir sisteminin dış mekanosensör organlarıdır ve duyu alma işlevine sahiptir. *Drosophila*'da toraksın her iki yanında bulunan sternopleural kıllar ve abdominal sternitler üzerinde bulunan abdominal kılların, diğer bir deyişle dış mekanosensör organlarının sayısı, popülasyon içinde oldukça varyasyon gösteren bir özelliktir ve bu sebeple de kantitatif varyasyonun genetik temelini belirlemede 50 yılı aşkın süredir kullanılmaktadır [4]. Bunun bir diğer sebebi de, bu kılların kolay sayılabilmesi ve eklemeli genetik varyasyonla yüksek derecede kalıtılabilir olmasıdır [5]. Ayrıca, *Drosophila* genomunun önemli bir kısmının kıl sayısı varyasyonunu etkilemesi sebebiyle de kısa [6; 7] ve uzun süreli [8] seçilim teorilerini kontrol etmek ve yeni mutasyonların kantitatif genetik varyasyona katkılarını belirlemek amacıyla da yine kıl sayısı varyasyonu kullanılır [9]. Bunun yanı sıra, kantitatif özellik lokuslarının (QTL: Quantitative trait loci) introgresyonla (geri melezleme olarak da bilinir, bir genin bir türün gen havuzundan başka bir türün gen havuzuna tekrarlanmış geri çaprazlamayla akışı olarak tanımlanabilir) belirlenmesinde kullanılan ilk özelliktir [10]. Uzun yıllardır çalışılan bir özellik olması, bu özelliği etkileyen önemli mutasyonların da belirlenmiş olmasını sağlamıştır [11; 12]. Öte yandan, kıl sayısı fenotiplerinin gelişimsel temeli de bu süreçte iyi bir şekilde ortaya konmuştur [13; 14].

Kantitatif genetiğin çoğu uygulamasında doğal popülasyonlarda incelenen özelliğin varyasyonunu etkileyen kantitatif özellik lokuslarının (QTL) belirlenmesi gerekir.

Kantitatif özellik lokusu analizleri (QTL analizleri), fenotipik veri ve genotipik veri arasında bağlantı kuran istatistiksel bir metottur. Fenotipik veriler, ilgili özelliğe ait ölçüm değerlerini içerirken; genotipik veriler ise o özelliğe ait moleküler işaretleyicileri (markerları) içerir [5; 15].

Drosophila doğal popülasyonlarında, kıl sayısı özelliğini etkileyen kantitatif özellik lokuslarında çeşitlilik olduğu belirlenmiştir ve bu konuda da geçmişten günümüze birçok araştırma yapılmış ve yapılmaya devam edilmektedir [4; 12; 16; 17; 18; 19; 20; 21; 22].

Yapılan çalışmalarının çoğunda her iki eşey için de yalnızca abdomenin tek bir segmenti ya da son iki segment üzerinde bulunan kıl sayılarının varyasyonu çalışılmış, ancak tüm segmentlerin ayrı ayrı kıl sayısı varyasyonu tek bir çalışma harici [23] göz ardı edilmiştir.

Bu çalışma kapsamında ise *Drosophila*'nın uzak akrabası olan, şimdiye kadar üzerinde fazla çalışma yapılmamış ve istilacı bir tür olması sebebiyle tercih edilen *Zaprionus tuberculatus* türü kullanılmıştır. Türkiye'nin Akdeniz Bölgesi'nde bulunan Adana ilinin çevresindeki dört farklı yükseklikten toplanan ve sonrasında Hacettepe Üniversitesi'ndeki *Drosophila* laboratuvarında izodişi soylar olarak örneklenen *Zaprionus tuberculatus* popülasyonlarında abdominal kıl sayısı varyasyonu çalışılmıştır. Deneylede popülasyonlar arasında ve her bir popülasyon içindeki farklı soy hatları arasında, abdominal sternitlerde bulunan kıl sayıları bakımından bir farklılık olup olmadığı araştırılmış ve her bir sternit için kıl sayısı özelliğinin kalıtılabilirliği ve evrimleşebilirliği hesaplanmıştır. Böylelikle kıl sayısı varyasyonunun genetik alt yapısı araştırılmış, bu özellikteki fenotipik değişkenliğin ne ölçüde birikimsel genetik varyasyona bağlı olduğu ve seçilime verdiği cevabın tahmini büyüklüğü öngörülmüştür. Ayrıca ilerde bu tür ile yapılması düşünülen çalışmalara bir katkı sağlaması amaçlanmıştır. Öte yandan, Türkiye'de daha önce kaydı olmayan ancak istilacı bir tür olması sebebiyle yakın bir zamanda bölge çevresinde de sayıca artış göstermesi olası bu türle ülkemizde yapılmış ilk çalışmalardan biri olma özelliği de taşımaktadır.

2. GENEL BİLGİLER

2.1. *Zaprionus tuberculatus*'un Sınıflandırılması

Zaprionus cinsi, Insecta sınıfının, Diptera takımının Drosophilidae ailesi içinde sınıflandırılan bir sinek cinsidir. Bu cins ilk olarak 1902 yılında Daniel William Coquillette tarafından tanımlanmıştır [24]. Frons ve mezonotumları üzerinde bulunan uzun, beyaz çizgilerle karakterize edilir (Şekil 2.1). Bu beyaz mezonotal çizgilerin tek ya da çift sayıda olması durumuna göre sırasıyla *Anaprionus* ve *Zaprionus* alt cinslerine ayrılır [25]. *Anaprionus* alt cinsi Oryantal ve Avustralasyan bölgede bulunurken; *Zaprionus* alt cinsi Afrotropikal bölgede yayılım gösterir. Moleküler belirleyicilerle yapılan filogeni sınıflamasına göre; cinsin Oryantal bölgesindeki son kökeninin 10-13 milyon yıl öncesine dayandığı, daha sonra ise Hint okyanusunda bulunan adaların kıyı rotası boyunca Afrika'ya 7 milyon yıl öncesinde yayılmış olduğu belirlenmiştir [26]. *Zaprionus* alt cinsi Afrika'da oldukça yaygın olmasına rağmen [27]; son yıllarda üç Afrika türü (*Z. indianus* Gupta, *Z. tuberculatus* Malloch ve *Z. ghesquierei* Collart) Palearktik bölgeye de giriş yapmıştır [28].



Şekil 2.1. *Zaprionus tuberculatus* bireyinin frons ve mezonotumu üzerinde bulunan uzun beyaz çizgiler.

Oryantal kökenli *Anaprionus* alt cinsi 10 tür içerirken [25; 29; 30]; Afrotropikal kökenli *Zaprionus* alt cinsi ise 49 tür içerir [25; 26; 31]. Chassagnard ve Tsacas'a göre [32], *Zaprionus* alt cinsi ön femurlarının düz veya dikenli olması durumuna

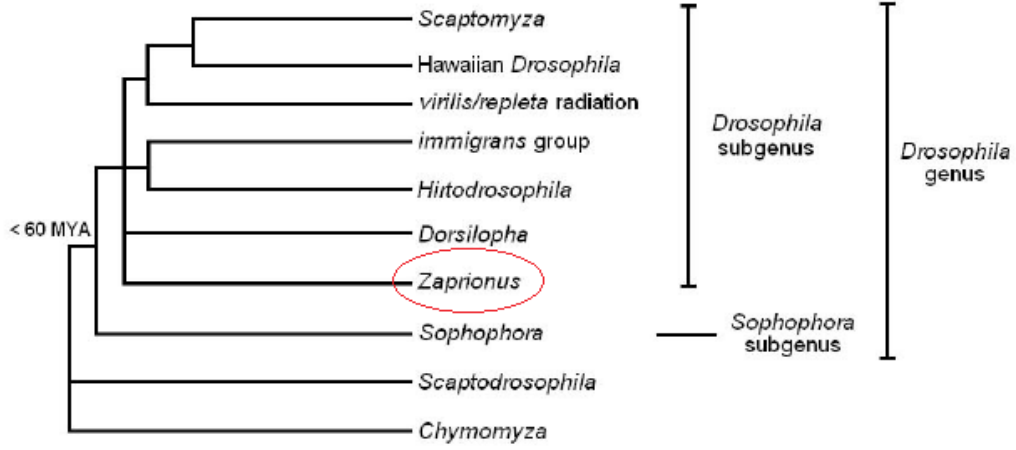
göre *inermis* ve *armatus* olmak üzere iki grup altında sınıflandırılırken; *armatus* grubu da kendi içinde *armatus*, *tuberculatus* ve *vittegar* alt gruplarına ayrılır. Ancak son yapılan filogenetik sınıflamaya göre, *Zaprionus* alt cinsi *armatus* ve *inermis* tür gruplarını içerirken, *vittegar* alt grubu tür grubu seviyesine çıkarılmış; *tuberculatus* alt grubu ise *armatus* grubundan *inermis* grubuna taşınmıştır [33]. Yassin [34]'e göre *tuberculatus* alt grubu, testis boyunun kısa ya da uzun olmasına göre sırasıyla *sepsoides* ve *tuberculatus* tür komplekslerinden oluşur. *Sepsoides* tür kompleksi iki tür içerirken; *tuberculatus* tür kompleksi üç tür içerir. Bu çalışmada kullanılan *Zaprionus tuberculatus* türü de, *inermis* grubu içinde, *tuberculatus* alt grubuna dahildir. Önceleri ön ayaklarındaki tüberkül yapısı sebebiyle *armatus* grubu içinde sınıflandırılan *Zaprionus tuberculatus*'un moleküler filogenetik revizyon çalışmalarıyla *inermis* grubuna taşındığı; ön ayaklarındaki tüberkül yapısının ise *armatus* grubundaki diğer türlerle homolog olmadığı belirlenmiştir [34].

Zaprionus alt cinsinin iki grubunun da tropikal Afrika'da evrimleştiği bilinip, *inermis* grubunun ilk olarak (6,9±0,8 milyon yıl önce) Hint Okyanusu'nun adalarında evrimleştiği; *armatus* grubunun ise daha sonraları (4,4±0,9 milyon yıl önce) erken Pliosen süresince Afrika'nın merkezinde ortaya çıktığı bilinmektedir [35]. *Zaprionus* alt cinsinin Afrika'daki ve Hint Okyanusu adalarındaki bu çeşitliliği, *Drosophila* cinsinde *melanogaster* grubundaki *melanogaster* alt grubunun türlerinin evrimiyle paraleldir [36; 37].

Yapılan bazı moleküler çalışmalara göre *Zaprionus*'un, *Drosophila* türlerinin çoğunu içeren *Dorsilopha* alt cinsinin kardeş taksonu olduğu ve model organizma olarak kullanılan *Drosophila melanogaster*'in de bulunduğu *Sophophora* alt cinsine yakın olduğu belirlenmiştir [38]. Şekil 2.2.'de *Drosophilidae* ailesine dahil olan tür gruplarının filogenetik ağaçları görülmektedir. Bilindiği gibi, *Drosophila melanogaster* biyolojide kullanılan en önemli model organizmalardan biridir ve 1900'lü yıllardan bu yana türleşme, popülasyon genetiği, moleküler evrim ve evrimsel gelişim gibi konularda da model bir sistem olarak kullanılır [39; 40; 41; 42; 43].

Zaprionus alt cinsinin atalarının Orta Miyosen'den Erken Miyosen'e kadar Tropikal Afrika'da çeşitlenmeden önce Oryantal bölgelerde ortaya çıktığı ve *melanogaster* alt grubuyla ortak yer ve zamanı paylaştığı bilinmektedir [26; 37]. Bu sebeple de

Zaprionus cinsinin, *melanogaster* alt grubuyla yapılan karşılaştırmalı çalışmalarda iyi bir model olacağı düşünülmektedir [44]. Genellikle *Zaprionus* cinsiyle yapılan çalışmaların çoğunda oldukça yaygın olan; Asya, Afrika, Kuzey ve Güney Amerika'da geniş yayılım gösteren *Zaprionus indianus* türü [35] kullanılmıştır.



Şekil 2.2. Drosophilidae ailesinin filogenetik ağacı [44].

Drosophila ile *Zaprionus* arasında *mariner* transpozonunun türlerarası geçiş yaptığına dair bazı kanıtlar bulunmaktadır. Bu transpozon büyük ölçüde *melanogaster* alt grubunda bulunmasına rağmen *melanogaster* tür grubu dışında yapılan sekanslama çalışmalarında yalnızca *Zaprionus* cinsinde güçlü DNA hibridizasyonu gözlenmiştir. *Zaprionus tuberculatus* ve *Drosophila mauritiana* arasında %97 özdeşlik gözlenirken, yine *melanogaster* alt grubu üyelerinden *Drosophila tsacasi* ile *Drosophila mauritiana* arasında %92 özdeşlik görülmektedir. *D. tsacasi* ve *D. mauritiana*'nın *Zaprionus*'a göre çok daha yakın ilişkili olması, *mariner* transpozonunun yatay transfer sonucu geçmiş olabileceğini düşündürmektedir. Yine *Drosophila*'nın bu iki türü ve *Zaprionus*'un alkoldehidrogenaz (Adh) sekansları karşılaştırıldığında *Z. tuberculatus* ve *D. mauritiana*'nın Adh sekansı açısından %82 özdeş olduğu, *D. mauritiana* ve *D. tsacas*'ın ise %90 özdeş olduğu görülmüştür. Bu da yatay transfer olduğu fikrini güçlendirmiştir [45]. Transpozonların yatay transferle geçiş yapabilmesi için alansal, zamansal ve ekolojik çakışma olması gerekir. *Melanogaster* grubunun türleri beslenmek ve çiftleşmek için çürümüş meyve, çiçek ve diğer bitki kısımlarını

kullanırlarken; *Zaprionus* cinsinin türleri de çiçek ve meyve üzerinde çiftleşir [38]. Bunun yanı sıra, bu materyaller ve ayrışmayı sağlayan mikroorganizmalar üzerinden beslenirler. Bu mikroorganizmalar dışkıyla atılıp üreme alanlarında ve yumurtaların yüzeyinde birikir [46; 47]. Bu sebeple çevre de transpozonların yatay transferi için olası vektörlerce zengin olur. Ekolojik olarak paylaşılan özellikler dışında tarihsel olarak da *melanogaster* alt grubunun türleri ile *Zaprionus* alt cinsi aynı dönemde birlikte yaşamışlardır ve bu iki grubun türlerinin çeşitlenmesi süresince transpozonların geçişine izin verilecek kadar zaman geçmiştir [35].

Zaprionus tuberculatus ve *Zaprionus sepsoides* türleri morfolojik seviyede oldukça benzerdir ve yalnızca testis uzunluğu gibi iç anatomik yapılara bakılarak ayırım yapılabilir. Mitokondrial sitokrom oksidaz alt ünite II (COII) geninin moleküler analizine göre [34] bu iki sibling türün 0,73 milyon yıl önce ayrıldığı tespit edilmiştir. Bu iki türün Sahra'nın güneyinde, Afrika kıtasının geniş bir kısmında yayıldığı bilinmekte olup, son zamanlarda Madagaskar'a da giriş yaptığı gözlenmiştir [48].

Daha önceden Türkiye'de kaydı olmayan *Zaprionus tuberculatus* türü ilk olarak 2009 yılında Adana ve çevresine yapılan arazi çalışmasında az sayıda gözlenmiş olup, 2011 yılında yine aynı bölgeye yapılan arazi çalışmasında çok sayıda bireye rastlanmıştır. İstilacı olduğu bilinen ve incir gibi tarımsal öneme sahip bitkilere zarar veren bu türün iki yıl kadar kısa sürede sayıca artış göstermiş olması oldukça dikkat çekicidir [49].

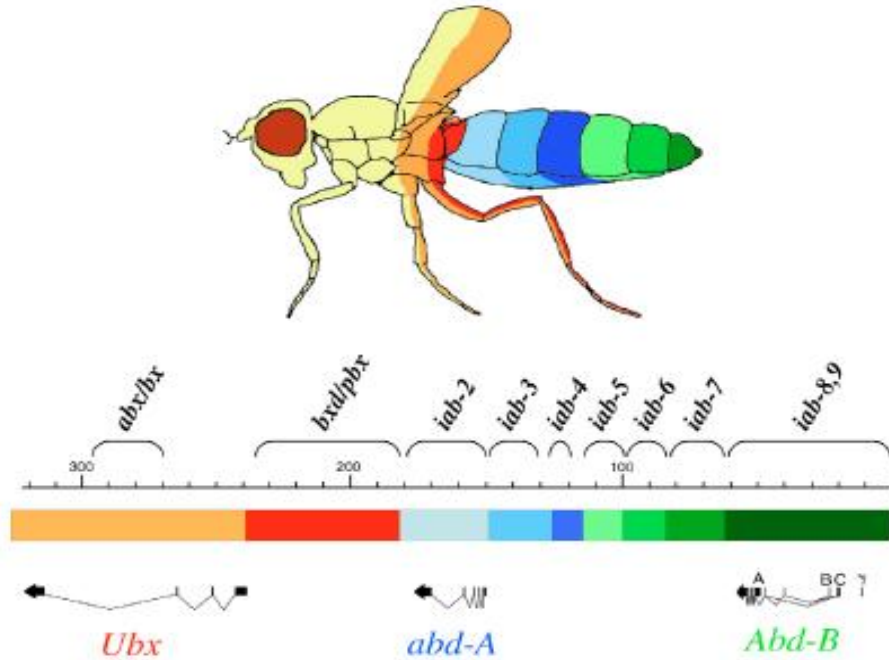
2.2. Nörosensör Kıllar

2.2.1. Nörosensör Kılların Yapısı ve Gelişimi

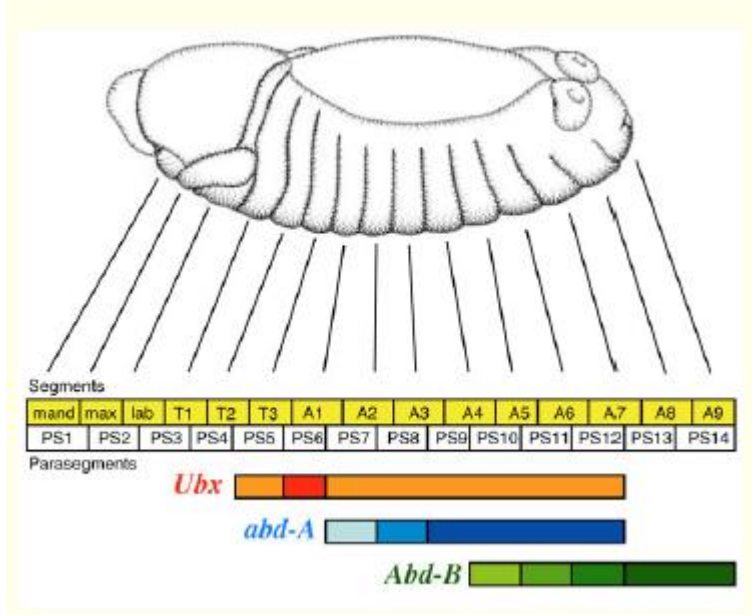
Drosophila'da ergin bireyin abdomeninin kütikulası, poliploid larval epidermise gömülü ve larval süreç boyunca mitotik olarak aktif olmayan histoblast kümeleri adı verilen diploid hücrelerin küçük grupları tarafından oluşturulur. Pupa evresinden sonra histoblastlar hızlıca çoğalarak larval epidermis hücreleriyle yer değiştirir. Herbir larval epidermis hücresi yalnızca üzerine temas eden histoblast ile yer değiştirdiği için tek katlı epidermis metamorfoz süresince devam ettirilir. Ergin epidermisinin oluşumu puparyumun oluşumundan 40-42 saat sonra tamamlanır. Morfolojik farklılaşma ve kütikula birikimi ise bundan kısa bir süre sonra gerçekleşir [50]. Her bir vücut segmenti posterior ve anterior bölüm olmak üzere iki bölüme ayrılmıştır. Posterior bölüm *engrailed* (*en*) seçici genini ifade

ederken, anterior bölüm ifade etmez [51]. Bölüm sınırlarının özelliklerinin düzenlenmesi ilk olarak *Hedgehog (Hh)* sinyaliyle yapılır. *Hh* geninin ifadesi, posterior bölümdeki hücrelerin *engrailed* tarafından aktive olmasını sağlar [52]. *Hh* proteini anterior bölümde yayılır ve hedef genlerin ifade olmasını sağlar. Bu genler *cubitus interruptus(ci)*, *patched (ptc)*, *decapentaplegic (dpp)* ve *wingless(wg)* genleridir [53; 54; 55; 56] ve ifadeleri posterior bölgede *engrailed* tarafından önlenir.

Bithorax kompleksinin *Ultrabithorax (Ubx)*, *abdominal-A (abd-A)*, *abdominal-B (abd-B)* homeotik genleri ergin abdomeninde farklı segment morfolojilerini belirler [57]. *BX-C* genleri, bir segmentin posterior bölümüyle sonraki segmentin anterior bölümünü oluşturan parasegmentlerin gelişimini kontrol eder. *Ubx*, ilk abdominal segmentin (A1) anterior bölümünü de içeren altıncı parasegmentin belirlenmesini kontrol eder. *Abd-A* öncelikle parasegment 7-9 arasında işlev görürken (A2-A4), aynı zamanda parasegment 10-12'nin belirlenmesine de katkıda bulunur. Ancak parasegment 10-12'nin asıl belirleyicisi *abd-B*'dir. Bu genlerin kontrol ettiği vücut segmentleri Şekil 2.3.'te; parasegmentler ve karşılık geldiği vücut segmentleri ise Şekil 2.4.'te görülmektedir.



Şekil 2.3. Ergin bireyde vücut segmentlerinin morfolojilerini belirleyen bithorax genleri ve bu genlerin kontrol ettiği vücut segmentleri [58].

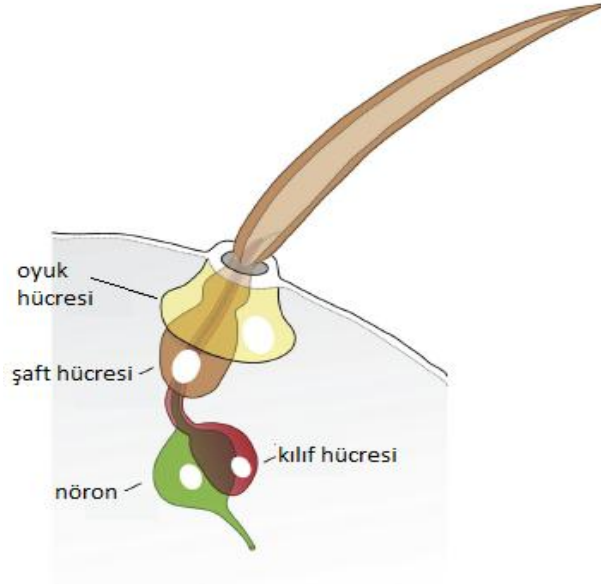


Şekil 2.4. *Drosophila* embriyosundaki parasegmentler ve erginde karşılık geldiği vücut segmentleri [58].

Periferel duyu sistemi artropodlarda segmentlere ayrılmıştır. Nöronlar, epidermiste bulunan segmental gruplardaki sensillalardan köken alır ve her birinin aksonları merkezi sinir sistemindeki (CNS: Central Nervous System) segmental gangliyonlarla bağlantı kurar [59]. Bunun yapılabilmesi için de her bir segmentten ya da bölümden gelen sinirlerin komşu bölümlerdeki sinirlerle karışmaması gerekir [60; 61]. Diğer artropodlarda olduğu gibi sineklerin epidermisi de *anterior* (A) ve *posterior* (P) bölümlerine ayrılır ve P/A sınır bölgesi tam bir segmental sınır olup [62] embriyonik sinir sistemi gelişirken nöronlar tarafından tanınır [63; 64].

Drosophila ergin bireylerinin abdomenlerindeki mekanosensör kıllar epidermisen A bölgesinde bulunur ve duyu organının öncül hücreleri olarak gelişir [65; 66]. Kıllar, kümelenmiş histoblast hücrelerinden köken alır. Pupal evrede mitozla sayıca çoğalan histoblast hücreleri, ergin birey gelişimi süresince larval epidemisle yer değiştirir ve böylece ergin epidermisi şeklini alır [50]. Göç ettiklerinde anterior bölgedeki bazı epidermal hücreler sensör organ öncülleri (SOPs: Sensory Organ Precursors) olarak belirginleşmeye başlar. Her bir sensör organ öncülü kıl hücrelerini oluşturmak için bir seri asimetrik bölünme geçirir [59; 67]. Bu seri bölünmeler sonucu oluşan nörosensör kıllar en az dört hücrenin bir araya gelmesiyle oluşur. Bu hücrelerden kıl şaftını meydana getirenler trikojen hücreleri, kıl oyuğunu meydana getirenler tormojen hücreleri, bir veya daha fazla sayıda

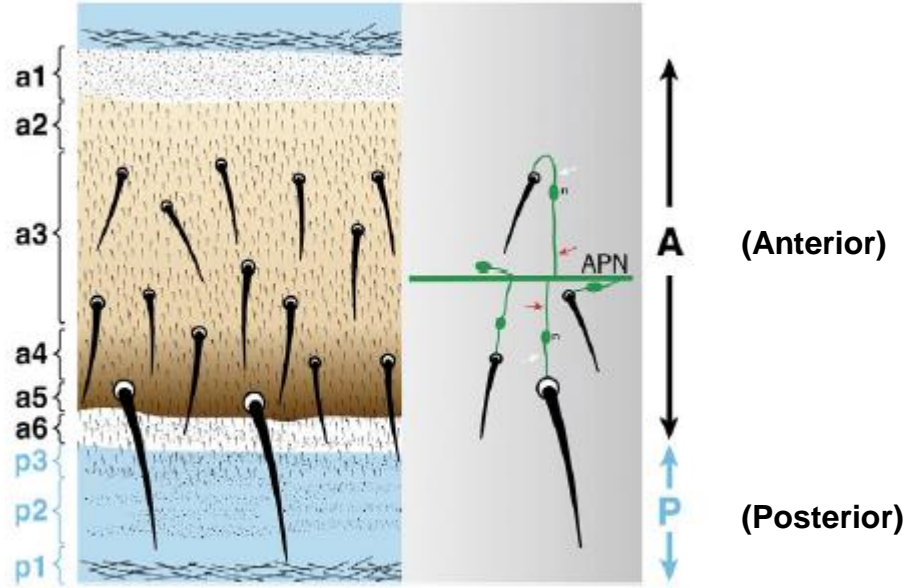
nöronlar ve bu nöral hücrelerin etrafında bir kılıf oluşturan ise tekojen hücreleridir [68; 69]. Şekil 2.5.'te bir nörosensör kılın yapısı görülmektedir.



Şekil 2.5. Kılı meydana getiren hücreler [66].

Pupasyonun ilk evrelerinde kıllar şekillenirken trikojen hücreleri genişleyerek kıl şaftını oluşturur. Trikojen hücrelerinin bu sitoplazmik uzantısında, hücrenin periferinde 8-12 F- aktin filament demetiyle çevrelenen mikrotübüllerin oluşturduğu merkezi bir çekirdek bulunur [70; 71]. Kıl genişlemesinden sonra kıl şaftı etrafına ergin kütikula materyali salgılanır. Kütikula şekillenip katılaştığında genişlemiş şaftın sitoplazması geri çekilir ve uzun, içi boş kıllar oluşur [68].

Dış hücrelerden şaft hücresi uzun bir kıl şaftı meydana getirir. Bir diğer dış hücre olan oyuk hücresi ise şaftın altını çevreleyen bir oyuk meydana getirir. İç hücrelerden kılıf hücresi nöronu sarar ve büyük olasılıkla görevi omurgalılarıdaki glia hücrelerine benzerdir. Mekanosensör nöronların dendritleri şaftın altına bağlanır ve aksonları ise merkezi sinir sistemine (CNS: Central Nervous System) uzanır. Bu aksonlar köken aldıkları bölüm içinde kalırlar ve vücut eksenine göre yönelim gösterirler. A bölgesi içinde daha anteriorda kalan kılların aksonları geriye doğru büyürken; posteriordaki kılların aksonları ileri doğru büyür. Bu sebeple, her iki akson takımı da A bölgesinin ortasında bir segmental sinir demeti oluşturmak üzere toplanır [66]. Şekil 2.6.'da *Drosophila* abdomeninin dorsal bir segmentindeki nörosensör kıllar ve bu kıllarla ilişkili nöronlar görülmektedir.



Şekil 2.6. *Drosophila* abdomeninin dorsal bir segmentindeki mekanosensör alıcılar [72].

Kılların daima aralıklı bir örüntü gösterdikleri bilinir ancak, genel bir kural olarak biri diğerine bağlı konumlanırken araya giren epidermal hücrelerle ayrılırlar. Bu da lateral inhibisyon denilen bir mekanizma sayesinde olur. Lateral inhibisyon kıllar gelişirken, başlangıç kıl öncülleri sayesinde komşu hücrelerin kıl hücrelerine dönüşümünü önler [73].

2.2.2. Nörosensör Kılların İşlevi

Periferal sinir sistemi duyu nöronlarını içerir. İki tip nöron vardır; tip I nöronlar duyu organlarına bağlanır ve onlarla bağlantı kurar. Duyu organlarının herbirinin bir ya da birkaç monodentrik nöron ve birkaç destekleyici hücreden meydana gelen tek bir ektodermal öncülden (sensör organ öncülü - SOP) köken aldığı düşünülür. Tip I duyu organları iki büyük grup altında sınıflandırılır. İlki mekano ya da kemosenör organ olarak adlandırılır ve kıllar, campaniform ve basiconical duyu sinirleri (dış duyu organları); ikincisi ise kordotonal organlar gibi içte bulunan reseptörlerdir. Buna ek olarak, larval çevresel sinir sistemi de çoklu dentride sahip çok sayıda tip II nöron içerir. Bu nöronlar bir istisna dışında destek hücreleriyle ilişkili değildir. Çoklu dentridik nöronlar üç kaynaktan köken alır. Birinci grup dış duyu organları, ikincisi ise kordotonal nöronlardır. Üçüncüsünün duyu organlarıyla bağlantısı yoktur [74]. Periferal sinir sistemindeki organlar;

- Dış duyu sinirleri
 - Mekanoreseptörler (trikoid duyu sinirleri)
 - Kemoreseptörler (campaniform reseptörler)
- Kordotonal reseptörler (Stretch reseptörler)
- Çoklu dentridik nöronlar (Stretch reseptörler)
- Bolwig's organı (larval fotoreseptör)
- Antenal koklama duyu organları
- Duyu aksonlarıdır [2], [3].

2.2.3. Nörosensör Kıl Sayısının Genetiği

Çalışılan bir özelliğin fizyolojik ve biyokimyasal temellerinin anlaşılması ve o özelliğe etki eden genlerin belirlenerek haritalanmasında, yüksek derecede farklı soy hatları ve bu soy hatlarının çaprazları kullanılır. Kendileşmiş soylar kullanılarak yapılan yapay seçilim deneyleriyle çalışılan kantitatif özelliğe etki eden mutasyon oranı, mutant genlerin pleiotropik (bir genin birden fazla fenotipik özelliği etkilemesi durumu) etkileri ve büyüklüğü tahmin edilebilir. Bu da kantitatif genetik varyasyonun temelini anlaşılmasına katkıda bulunur [75].

Kantitatif özelliklerdeki mutasyondan kaynaklanan varyansın büyüklüğü, hem doğal popülasyonlarda sürdürülen varyans düzeylerinin anlaşılması, hem de seçilime verilecek cevabın tahmin edilmesinde önemlidir. Seçilim deneyleri temel bir kendileşmiş popülasyonla başlayıp, ya hemen ya da mutasyonların birikebileceği sayıda jenerasyon sayısı geçtikten sonra mutasyonel varyansın tahmin edilmesinde kullanılabilir [76].

Öte yandan, doğal popülasyonlarda ya da doğal popülasyonlardan kurulan laboratuvar popülasyonlarında kantitatif özellikleri etkileyen genlerin sayısının ve frekansının belirlenmesi önemlidir. Bunu belirlemek için de seçilim deneylerinden yararlanılabilir [75].

Mather [77], *Drosophila melanogaster* soylarını kullanarak yaptığı seçilim deneylerinde dört ve beşinci sternitler üzerinde bulunan kıl sayılarını kullanarak bu özellikteki varyasyonun kısmi olarak kalıtılabildiğini yani poligenik bir özellik olduğunu belirlemiştir.

Clayton, Morris ve Robertson'ın [6] *Drosophila melanogaster*'de abdominal kıl sayısı özelliğini kullanarak yaptığı kısa süreli (diğer bir deyişle beş ya da daha az sayıda jenerasyonla yapılan) seçilime cevap deneyleri sonucunda toplam hesaplanan varyansın %35'inden fazlasının sternitleri ayrı olarak etkilediğini tespit etmeleri bu karakteri etkileyen genlerin eklemeli olabileceği sonucuna varmalarını sağlamıştır.

Kantitatif özellik lokusları (QTL), kantitatif özelliklerin kalıtımından sorumlu genlerin bulunduğu bölgelerdir. Bir QTL tek bir lokus olmayıp, çalışılan özelliği etkilediği bilinen bir ya da daha fazla sayıda lokusun oluşturduğu çok sayıda gen içeren kromozom aralığı anlamına gelir. *Drosophila*'da abdominal ve sternopleural kıl sayıları da kantitatif bir özellik olup uzun yıllar model bir sistem olarak çalışılmıştır [4]. Çoğu lokus kıl sayısı üzerine küçük etkilere sahipken; birkaçı ise daha büyük etkilere sahiptir ve genetik varyasyonun çoğuna bu lokuslar sebep olurlar. Kıl gelişiminde görevli aday lokuslar çoğunlukla kıl sayısı üzerine büyük etkilere sahiptirler. Kıl sayısını etkileyen kantitatif özellik lokuslarındaki (QTL) alellerin dominanslığının derecesi değişken olup birbirleriyle etkileşim içindedirler ve uyumla ilişkili diğer kantitatif özellikleri de etkilerler. Bu model sistemden öğrenilen bilgiler ışığında diğer türlerde de kantitatif varyasyonun genetik temeli çalışılarak karşılaştırma yapmak mümkündür [1].

Kıl oluşumu ve düzenlenmesinde rol oynayan genlerin çoğu belirlenmiş, klonlanmış ve karakterize edilmiştir. Bu genler; kıl sayısındaki kantitatif varyasyona katkıda bulunan ve seçilime cevap veren, alelik varyasyonun doğal olarak meydana geldiği aday lokuslarda bulunur. Sinerjistik sisteminin gelişiminde rolü olan bu lokusların QTL haritalamasıyla belirlenmesi, moleküler seviyedeki varyasyonla kantitatif varyasyonun ilişkisinin anlaşılmasını sağlar. Çok sayıda yabancı *Drosophila melanogaster*'le kurulmuş laboratuvar stokları kullanılarak yapılan yapay seçim sonucu az ve çok sayıda kıl barındıran laboratuvar popülasyonlarının elde edilmesiyle kıl sayısı farklılığına sebep olan gen bölgelerini saptamak daha kolay olmuştur [78].

Yüksek sayıda kıl barındıran soylarla düşük sayıda kıl barındıran soylar arasındaki farklılıkları incelemek için X kromozomu ve 3. kromozomdaki transpozonların belirteç olarak kullanılmasıyla oluşturulan rekombinant izogenik soylar (RIL: recombinant isogenic lines) ile yapılan QTL analizinde, 53 QTL belirlenmiştir.

Bunlardan 33 tanesi sternopleural kıl sayısını, 31 tanesi abdominal kıl sayısını, 11 tanesi de her ikisini birden etkilemektedir [22].

Nöral gelişimde etkili olan, iyi karakterize edilmiş birkaç lokustaki moleküler varyasyonun kıl sayısında doğal olarak meydana gelen kantitatif varyasyonla ilişkili olduğu bilinmektedir. Nöral gelişim süresince ifade edilen genlerden biri *scabrous* (*sca*) genidir. Bu gen, ergin PNS'nin gelişimi için gereklidir ve meydana gelen mutasyonlar gözde ommatidyanın dizilişinin düzensiz olmasına sebep olur. Bunun yanı sıra, homozigot sineklerde ergin kütikulası üzerindeki duyu kıllarının genellikle ikili olduğu bilinmektedir [79].

Lateral inhibisyon sürecini etkilediği bilinen bazı genlerdeki mutasyonlar duyu organlarında fonksiyon kaybı ya da kazancına sebep olur. *Achaete-scute* kompleksi (ASC) olarak bilinen genler, *Drosophila*'da sinir sistemi gelişiminde gerekli bir transkripsiyon faktörünü kodlar [80]. *Drosophila*'da periferel sinir sisteminin gelişimi, pronöral kümeler (proneural clusters) olarak bilinen küçük hücre gruplarında *Achaete-scute* kompleksinin pronöral genlerinin aktivasyonu ile başlar. ASC'de meydana gelen fonksiyon kaybı mutasyonlarının pronöral bölgenin boyutunu azalttığı ve buna bağlı olarak da ergin sinek üzerindeki kıl sayısını azalttığı bilinmektedir [81]. *Notch* lokusunun gen ürünü bir transmembran proteini olup *Delta* gen ürünü için reseptör görevi yapar [82]. *Notch* geninin en iyi anlaşılan rolü, sinir hücrelerinin oluşumu (nörogenez) süresince lateral inhibisyona sebep olmasıdır [83]. Bunun yanı sıra, *Notch* genindeki fonksiyon kaybı mutasyonu kıl sayısında artışa sebep olur [11]. *Delta* (*dl*) lokusu da kıl oluşturma potansiyeline sahip bölgelerde hücre sonunu belirlemede önemli inhibitör sinyali sağlayan bir proteini kodlar [84]. Bu lokusta meydana gelen fonksiyon kaybı mutasyonları kıl sayısında artışa neden olur [85]. *Hairless* (*H*) geni de *Delta*'ya oldukça yakın bağlı olup hem *Notch*, hem de *DI* ile genetik etkileşime girer [11] ve PNS gelişiminin sonraki basamaklarından birinde rolü olduğu düşünülen [82] bir çekirdek proteini kodlar [86]. *H* geninde meydana gelen fonksiyon kaybı mutasyonları, ergin *Drosophila*'nın kıl duyu sinirinde iki farklı mutant fenotipe sebep olur. Kıl kaybı fenotipinde, vücut yüzeyindeki kıllar çıkmaz ve bu da sensör organ öncülü (SOPs) hücrelerinin özelleşmesinin hatalı olması sonucu gerçekleşir. Diğer fenotip ise "double socket" fenotipi olarak adlandırılır ve şaft hücrelerinin ikinci bir kıl oyuğuna dönüşümüyle sonuçlanır [87].

bobbed rRNA lokusu da tandem (peşpeşe) düzenleniş gösteren bir lokus olup X ve Y kromozomlarının çekirdekçik düzenleyici bölgelerinde yer alır. Tandem düzenleniş gösteren genler, bir kromozom üzerinde peşpeşe çok sayıda kopya içeren genlerdir. Çok yüksek mutasyon hızına sahip olduğu bilinen *bobbed* lokusunda meydana gelen fonksiyon kaybı mutasyonları kıl sayısında azalışa sebep olur [88]. *Achaete-scute kompleksinde (ASC)*, transkripsiyonun negatif düzenleyicisi olan temel bir helix-loop-helix proteinini kodlayan *extramachrochaetae (emc)* geninde [89] fonksiyon kaybı mutasyonları meydana gelirse kıl sayısında artış görülür [90]. Aday genlerden biri olan *hairy(h)* ise ASC'nin negatif regülatörü olan bir helix-loop-helix proteini kodlar [91] ve *hairy* genindeki fonksiyon kaybı mutasyonu da kıl sayısının artışıyla sonuçlanır [92].

2.2.4. Nörosensör Kıl Sayısının Dar-Anlamlı Kalıtsallığı ve Evrimleşebilirliği

Evrimsel bir değişimden bahsedebilmek için, seçilen özelliğin kalıtılabilir bir varyasyonunun olması ve doğal seçilime yanıt vermesi en temel koşuldur [93]. Bir özelliğin dar-anlamlı kalıtsallığı, eklemeli genetik varyansın fenotipik varyansa oranı (V_A/V_P) olarak ifade edilir [5] ve bir özelliğin ne ölçüde evrimleşebileceğinin önemli bir göstergesidir. Kalıtılabilirlik sabit olmayıp, gen frekanslarındaki değişimlerle değişebildiği gibi çevresel koşullarla da değişiklik gösterebilir [94]. Genetik değişkenliğin diğer bir ölçümü ise yine çevresel koşullara göre değişiklik gösteren ve “evrimleşebilirlik” olarak ifade edilen, ortalamaya ilişkin eklemeli genetik varyans olarak tanımlanır ($I_A = \frac{V_A}{\bar{x}^2}$) [95].

Drosophila melanogaster'de hızlı kendileşen, yavaş kendileşen ve kendileşmemiş soylar kullanılarak yapılan ve sternopleural kıl sayısı özelliğinin kullanıldığı çalışmada, kendileşmenin soy içerisindeki eklemeli genetik varyansı azalttığı, çevresel varyansı ise arttırdığı bulunmuştur. Kalıtsallığın da bu sebeplere bağlı olarak kendileşmeyle birlikte azaldığı tespit edilmiştir. Bunun bir sonucu olarak kendileşmiş popülasyonlar çevresel değişimlere daha duyarlıdır ve değişen koşullara daha az uyum sağlayabilirler. Öte yandan, çevresel duyarlılık kendileşme hızının artmasıyla artar. Fenotipik varyans ise kendileşmeyle azalmasına rağmen kendileşme hızı tarafından etkilenmez. Yani iki farklı kendileşmiş uygulamada V_A ve V_E farklı da olsa, toplamları olan V_P aynıdır [94].

Drosophila ile yapılan nörosensör kıl odaklı dar-anamlı kalıtsallık çalışmalarında genellikle sternopleural kıl sayısı ve abdomenin son iki sterniti üzerindeki toplam kıl sayısı ya da tek bir sternit (genellikle son sternit) üzerindeki kıl sayısı göz önüne alınmıştır. Her bir sternit için ayrı ayrı dar-anamlı kalıtsallığın hesaplandığı bir çalışma bulunmamaktadır. Yaşam öyküsü karakterleri, fizyolojik özellikler, davranış özellikleri ve morfolojik özellikler kalıtsallık açısından karşılaştırıldığında; kıl sayısı gibi morfolojik özelliklerin kalıtsallık değerlerinin daha yüksek olduğu görülmüştür [96].

Drosophila melanogaster'de; Clayton, Morris ve Robertson, laboratuvarda kıl sayısının kalıtsallığını 0,5'e yakın hesaplamışlardır [6]. Doğadan toplanmış popülasyonlar ve laboratuvar popülasyonları kullanılarak, kanat uzunluğu ve abdominal kıl sayısı (son iki sternit üzerindeki toplam kıl sayısı) için dar-anamlı kalıtsallığın hesaplandığı önemli bir çalışmada, kanat uzunluğu için doğadan toplanan popülasyonlarda laboratuvar popülasyonlarına göre kalıtsallık daha düşükken, kıl sayısı için iki popülasyon arasında benzer sonuçlar gözlenmiştir [97].

Drosophila melanogaster'de stres koşullarında (besiyerine ethanol eklenmesi, azaltılmış maya ve 90 dakika 1 °C soğuğa maruz bırakılma) beş morfolojik özellik için (damarlar arası uzunluk, kanat genişliği, kanat uzunluğu, sternopleural kıl sayısı ve dış orbital kıl sayısı) kalıtsallık ve evrimleşebilirliğin (I_A) karşılaştırıldığı bir çalışmada, stres koşulları altında kalıtsallığın kanat özelliklerinde oldukça düşük olduğu; kıl sayısı özelliklerinde ise koşullardan etkilenmediği gözlenmiştir. Evrimleşebilirliğin ise damarlar arası uzunluk haricinde diğer özellikler için her iki koşulda da benzer olduğu görülmüştür [98]. Stres koşulları altında (13 °C, kontrol: 25 °C) yapılan bir diğer çalışmada ise üç morfolojik özellik (toraks uzunluğu, kanat uzunluğu ve sternopleural kıl sayısı) ve iki yaşam öyküsü özelliği (gelişim zamanı ve larvadan ergine yaşayabilirlik) için dar-anamlı kalıtsallık ve evrimleşebilirlik karşılaştırılmıştır. Genetik varyasyonda her iki çevre koşulunda da istatistiksel olarak anlamlı bir farklılık gözlenmezken, düşük sıcaklıkta sternopleural kıl sayısı ve yaşayabilirlik için dar-anamlı kalıtsallığın arttığı gözlenmiştir. Evrimleşebilirlik değerlerinin de (CV_A ve I_A) sternopleural kıl sayısı için düşük sıcaklıkta artma eğiliminde olduğu gözlenmiştir. Bu artışın da, stres koşullarında eklemeli genetik varyansın (V_A) bazı özellikler için (kanat uzunluğu, toraks uzunluğu, sternopleural kıl sayısı ve yaşayabilirlik) artışından kaynaklanabileceği sonucuna varılmıştır [99].

Üç farklı larval yoğunlukta (düşük, ara ve yüksek yoğunluk) dört morfolojik özellik (toraks ve kanat uzunluğu, sternopleural ve abdominal kıl sayısı) için fenotipik ve genetik varyasyonun karşılaştırıldığı çalışmada yüksek larval yoğunluğun tüm özellikler için fenotipik varyasyonu artırdığı bulunurken, abdominal kıl sayısı (beşinci tergite bulunan kıl sayısı) açısından çevresel varyansı artırdığı, genetik varyansa ise etki etmediği gözlenmiştir. Abdominal kıl sayısı için evrimleşebilirliğin de (I_A) larval yoğunluktan etkilenmediği belirlenmiştir. Buna bağlı olarak metrik özelliklerin (toraks uzunluğu, kanat uzunluğu) meristik özelliklerden (sternopleural ve abdominal kıl sayısı) daha fazla larval yoğunluktan etkilendiği söylenebilir [100].

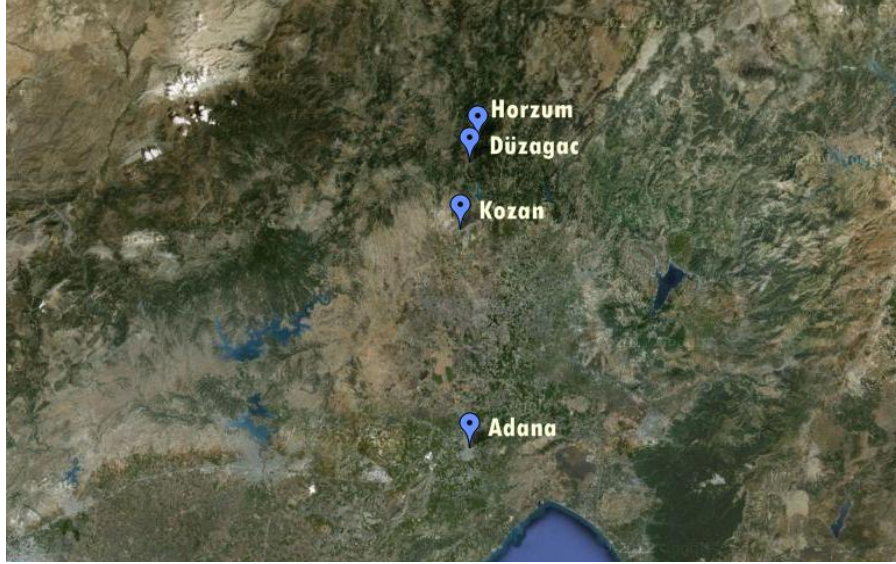
GEREÇ VE YÖNTEM

3.1. Popülasyonların Elde Edilmesi

Tez deneylerinde kullanılan *Zaprionus tuberculatus* soyları, 2011 yılının Ağustos ayında Türkiye'nin Akdeniz Bölgesi'nde bulunan Adana ilinin farklı yüksekliklerinden elde edilmiştir (Çizelge 3.1.), (Şekil 3.1) [49].

Çizelge 3.1:Deneylerde kullanılan popülasyonların toplandığı bölgelerin yükseklik ve koordinatları [49].

Coğrafik Bölgeler	Habitat	Yükseklik	Enlem (Kuzey)	Boylam (Doğu)
Adana	Kentsel	35 m.	37° 1' 48"	35° 49' 12"
Kozan	Kentsel ve kırsal arası	150 m.	37° 27' 00"	35° 48' 00"
Düzağaç	Ormanlık-kırsal alan	500 m.	37° 34' 48"	35° 49' 12"
Horzum	Ormanlık-kırsal alan	700 m.	37° 37' 12"	35° 50' 24"



Şekil 3.1. Deneylerde kullanılan popülasyonların toplandığı bölgelerin harita üzerinde gösterimi.

Arazi çalışması sonucunda toplanan sinekler, her tüpe bir birey olacak şekilde konulmuştur ve böylelikle dişi bireylerin yumurtlamasına olanak sağlanarak izodışı soyları başlatılmıştır. Arazi çalışması sırasında tür ve eşey ayrımı yapılamadığı için, toplanan sinekler bu şekilde Hacettepe Üniversitesi Biyoloji Bölümü'ndeki

Drosophila laboratuvarına getirilmiş ve aktarıldıkları besiyerlerinde üreme olup olmadığı gözlenmiştir. Tür teşhisi, doğadan yakalanıp laboratuvara getirilen ve üreme olduğu gözlenen tüplerdeki birinci kuşak yavrular kullanılarak yapılmıştır.

3.2. *Zaprionus tuberculatus* Türünün Teşhisi

Zaprionus tuberculatus bireylerinin tür teşhisi Yassin ve David'in [33] tür teşhis anahtarına göre yapılmıştır. *Zaprionus tuberculatus*'u sibling türü olan *Zaprionus sepsoides*'ten ayırt etme yöntemi, daha önce de belirtildiği gibi, testis uzunluğudur. Yapılan testis ölçümlerine göre elimizdeki türün *Zaprionus tuberculatus* olduğu belirlenmiştir.

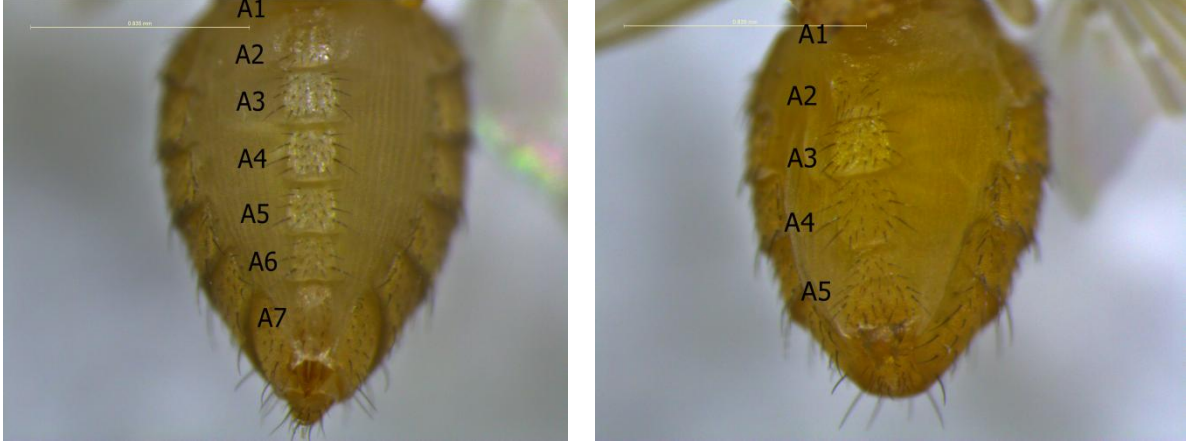
3.3. *Zaprionus tuberculatus* Bireylerinin Abdominal Kıl Sayılarının Belirlenmesi

Tez deneyleri öncesinde araziden toplanıp laboratuvara getirilen ve tür teşhisleri yapılan izodişi soylar, Grotech GR 2 markalı iklim odasında, 12 saat aydınlık-12 saat karanlık periyotta, 23 °C sıcaklıkta, %47 bağıl nemde 12 kuşak boyunca kendileştirilmiştir. Deneylerde, dört popülasyonun her biri için rastgele belirlenen 10 izodişi soyun 12. kuşak ergin bireyleri kullanılarak, yine aynı sıcaklık ve bağıl nemde deneyler gerçekleştirilmiştir.

Deneylerin ilk aşamasında herbir izodişi soydan ergin bireyler, agarlı yumurtlama kaplarına alınarak yaklaşık 5-6 saat süresince çiftleşmelerine olanak tanınmış ve bu süreç sonunda ergin bireyler uzaklaştırılmıştır. Herbir bireyin eş larval yoğunluktan gelmesi ve aynı gelişimsel örüntüden geçmesi amaçlandığı için, yumurtalar agarlı yumurtlama kaplarından, içlerinde standart *Drosophila* besiyeri (İçeriği Ek 1'de verilmektedir) bulunan tüplere aktarılmıştır. Her soy hattı için 120 yumurta yerleştirilmiştir. Yumurta yerleştirilen tüplerden ergin birey çıkışları yaklaşık 15-16 gün sonra olmuştur. Çıkan ergin bireyler 3-4 gün yaşlandırıldıktan sonra her bir soy hattı için 10 dişi ve 10 erkek birey ayrı ayrı ependorflara alınarak sayım yapılacak güne kadar -20 °C'de bekletilmiştir.

Nörosensör kıllar, dişi bireylerin A2-A7 segmentleri üzerinde bulunurken; erkek bireylerin abdomenlerinin A2-A5 segmentleri üzerinde bulunur. Her iki eşeyin de A1 segmentinde kıl bulunmaz. Toplanan tüm örneklerin dişileri için bu belirtilen altı segment, erkekleri için ise dört segment üzerindeki kıl sayıları, Leica Marka M205 C görüntüleme sistemine sahip stereomikroskopla sayılarak not edilmiştir. Sayım

yapılırken abdomeni görmeyi engelleyen bacaklar iğne ve pens yardımıyla koparılmıştır.



Şekil 3.2. *Zaprionus tuberculatus*'un sırasıyla dişi ve erkek bireylerinde abdomenin ventral görünümü ve sternitleri üzerinde bulunan nörosensör kıllar.



Şekil 3.3. Sternitler üzerindeki kılların daha yakından görünümü.

3.4. İstatistiksel Yöntemler

Zaprionus tuberculatus türüne ait popülasyonların her biri için her iki eşeyde de belirtilen abdominal sternitler üzerindeki kıl sayılarının aritmetik ortalamaları ve ortalamaların standart hataları hesaplanmıştır. Her bir sternit için hesaplanan standart sapmanın o sternit için ortalama kıl sayısına göre % kaç değişim gösterdiğini belirlemek amacıyla varyasyon katsayıları hesaplanmıştır. Her popülasyonda ayrı ayrı dişilerin 6 sterniti (A2, A3, A4, A5, A6 ve A7), erkeklerin ise 4 sterniti (A2, A3, A4, A5) arasında anlamlı bir farklılık olup olmadığını belirlemek için tek yönlü varyans analizi (ANOVA) kullanılmıştır. Sternitler arası değişkenliğin hangi sternitten ya da sternitlerden kaynaklandığını belirlemek için uygun Post-hoc

testi (Bonferroni ya da Games-Howell) yapılmıştır. Popülasyonlar arasındaki örüntünün değişip değişmediğini ve örüntüde benzerlik varsa örüntü benzerliğinin örneklenen popülasyondan görece bağımsız bir özellik dağılımı durumuna işaret edip etmediğini belirlemek için her popülasyon için Pearson korelasyon katsayıları %1 ($\alpha=0,01$) anlam düzeyinde hesaplanmış ve popülasyonlar arası karşılaştırmalar yapılmıştır.

Dar-anamlı kalıtsallık, eklemeli genetik varyansın toplam fenotipik varyansa oranı olarak tanımlanır [5]. Toplam fenotipik varyans ise genetik varyans ve çevresel varyansın toplamına eşittir [93]. Her bir popülasyon için her iki eşeyde de ayrı ayrı, üzerinde kıl bulunan sternitler için yapılan tek yönlü varyans analizinden (ANOVA) elde edilen soylar arası ve soy içi varyans bileşenleri kullanılarak bu hesaplamalar yapılmıştır. Varyans analiziyle elde edilen soy içi varyans, çevresel varyansa (V_E) eşittir. Genetik varyans (V_G) ise yine ANOVA ile hesaplanan varyans bileşenleri kullanılarak, soylar arası varyans ve soy içi varyans farkının birey sayısına bölünmesiyle ($V_G = (V_b - V_w) / n$) elde edilir. Kendileşmiş soylarda genetik varyans $V_G = 2 \times F \times V_A$ olarak tanımlanır [5]. F , kendileşme katsayısıdır ve bu deneyde kullanılan soyların yeterince kendileşmiş olduğu kabul edildiği için 1'e eşittir. Bu sebeple eklemeli genetik varyans (V_A), genetik varyansın yarısına eşit olur ($V_A = V_G / 2$). Daha önce de belirtildiği gibi, dar-anamlı kalıtsallık (h^2), eklemeli genetik varyansın toplam fenotipik varyansa oranı olduğundan ($h^2 = V_A / V_P$) iki eşeyde de her bir sternit için bu yöntemle hesaplanmıştır.

Evrimleşebilirlik, popülasyonların doğal seçilim ya da eşeyssel seçilime cevap verebilme yeteneği olarak tanımlanır. Bu da özelliğin ifadesinin altında yatan eklemeli genetik varyasyon miktarıyla ilişkilidir [95]. Houle [95]'un önerdiği eklemeli genetik varyasyon katsayısı (CV_A) evrimleşebilirliğin standardize edilmiş ölçümlerinden yola çıkarak farklı özellikler ve taksonlar arasında karşılaştırma yapmayı sağlar. CV_A eklemeli genetik varyasyonun kare kökünün özelliğin fenotipik ortalamasına bölünmesiyle elde edilir ($CV_A = \frac{\sqrt{V_A}}{\bar{X}}$) [101].

Evrimleşebilirliğin bir diğer standardize edilmiş ölçüsü de I_A olarak tanımlanır ve eklemeli genetik varyasyon katsayısının karesine (CV_A^2) eşittir. Diğer bir deyişle, $I_A = \frac{V_A}{\bar{X}^2}$ şeklinde ifade edilebilir. CV_A ve I_A birbirleriyle ilişkili olmalarına rağmen farklı niceliklerdir [95]. I_A seçilimin bir birim gücü altında beklenen oransal değişim

olarak yorumlanabilir ve bu sebeple de evrimleşebilirliğin ölçüsü olarak I_A 'nın kullanılması tercih edilir [102]. Bu çalışmada da dişiler için A2, A3, A4, A5, A6 ve A7; erkekler için ise A2, A3, A4 ve A5 sternitleri üzerinde bulunan kıl sayıları için CV_A ve I_A değerleri yukarıda bahsedilen şekilde hesaplanmıştır.

4. BULGULAR

4.1. Popülasyon İçi Kıl Sayısı Değişkenliği

Abdominal sternit kıl sayısının değişkenliğini, popülasyonlar arası örüntülerden yola çıkarak özellikle tür düzeyinde saptamak için öncelikle popülasyon içi kıl değişkenliğinin ortaya konması gerekir. Tez kapsamında yapılan ölçümlerde popülasyon içi kıl sayısı değişkenliğine ilişkin analizlerin sonuçları aşağıda verilmektedir.

4.1.1. Adana Popülasyonu İçin Popülasyon İçi Kıl Sayısı Değişkenliği

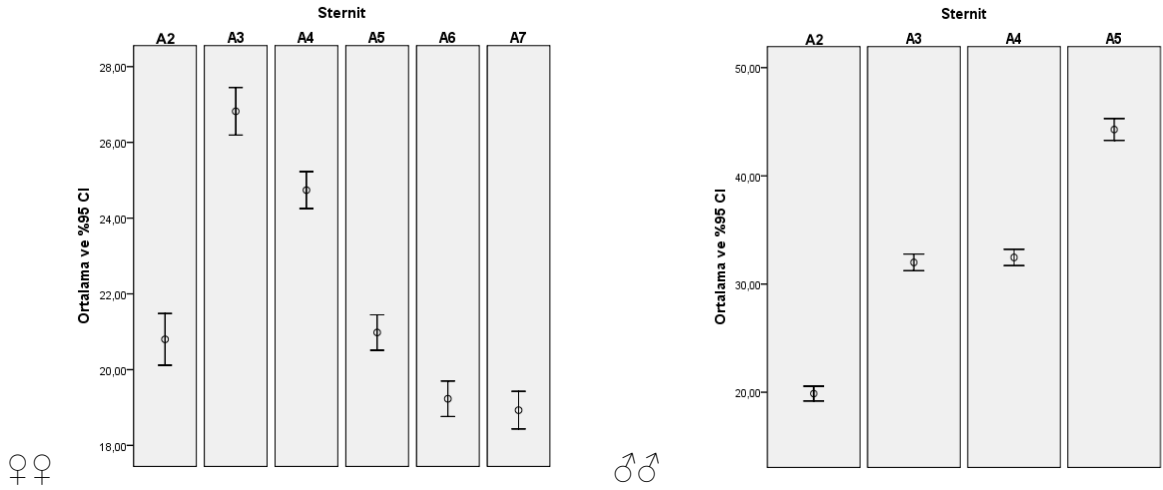
Adana popülasyonu dişilerinin A2, A3, A4, A5, A6 ve A7 sternitleri; erkeklerinin ise A2, A3, A4 ve A5 sternitleri üzerinde bulunan kıl sayısı ortalamaları ve ortalamalarının standart hataları Çizelge 4.1'de verilmektedir. Şekil 4.1'deki grafiklerde ise sırasıyla dişi ve erkek bireyler için abdominal sternitler üzerindeki ortalama kıl sayıları ve %95 güven aralıkları görülmektedir.

Sternitler arasındaki kıl sayısı farklılığını ortaya koymak amacıyla hesaplanmış olan varyasyon katsayıları da yine Çizelge 4.1'de gösterilmektedir.

Adana popülasyonu için yapılan hesaplamalarda, en fazla kıl sayısına sahip sternitin dişilerde A3, erkeklerde ise A5 olduğu görülebilmektedir. En az kıl sayısına sahip sternit ise dişilerde A7, erkeklerde ise A2 sternitidir (Çizelge 4.1, Şekil 4.1). Popülasyon içinde en fazla varyasyon gösteren sternit ise hem dişilerde, hem de erkeklerde A2 sternitidir (Çizelge 4.1).

Çizelge 4.1: Adana popülasyonunun dişi ve erkeklerine ait abdominal kıl sayılarının ortalama ve varyasyon katsayısı (CV) değerleri

Eşey	Sernit	N	Ortalama±Standart Hata	CV (%)
Dişi	A2	100	20,800±0,344	16,558
	A3	100	26,820±0,317	11,808
	A4	100	24,740±0,246	9,943
	A5	100	20,980±0,235	11,215
	A6	100	19,230±0,335	12,231
	A7	100	18,930±0,251	13,270
	Toplam		600	21,917±0,163
Erkek	A2	100	19,880±0,346	17,399
	A3	100	32,000±0,387	12,100
	A4	100	32,460±0,378	11,654
	A5	100	44,280±0,510	11,515
	Toplam		400	32,155±0,478



Şekil 4.1. Adana popülasyonu dişi ve erkeklerinin abdominal sternitlerindeki ortalama kıl sayısı ve %95 güven aralıkları

Adana popülasyonunda iki eşey için de sternitler arasında kıl sayısı açısından anlamlı bir farklılık olup olmadığını göstermek amacıyla yapılan varyans analizi (ANOVA) sonuçları Çizelge 4.2'dedir. Her iki eşey için de sternitler arasında anlamlı bir farklılık olduğu gözlenmiştir ($p < 0,05$).

Çizelge 4.2: Adana popülasyonu dişi ve erkeklerinin abdominal kıl sayıları için varyans analizi (ANOVA) tablosu

Eşey		Kareler Toplamı	Serbestlik Derecesi	Kareler Ortalaması	F	Sig.
Dişi	Sternitler Arası	5027,653	5	1005,531	133,139	,000
	Sternit İçi	4486,180	594	7,552		
	Toplam	9513,833	599			
Erkek	Sternitler Arası	29780,830	3	9926,943	590,290	,000
	Sternit İçi	6659,560	396	16,817		
	Toplam	36440,390	399			

Farklılığın hangi sternitler arasında olduğunu belirlemek için öncelikle varyansların homojen dağılıp dağılmadığı belirlenmiştir. Varyanslar homojen dağılmadığı için Games-Howell testi uygulanmıştır. Dişilerde A2-A5 ve A6-A7 sternitleri arasında anlamlı bir farklılık gözlenmezken, diğer tüm sternitler arasındaki fark anlamlıdır. Erkeklerde ise yine varyanslar homojen dağılmadığı için Post-hoc testi olarak Games-Howell testi tercih edilmiş ve sonuçlarına göre A3 ve A4 sternitleri arasında anlamlı bir farklılık gözlenmezken; diğer tüm sternitler arası fark istatistiksel olarak anlamlıdır ($p < 0,05$).

4.1.2. Kozan Popülasyonu İçin Popülasyon İçi Kıl Sayısı Değişkenliği

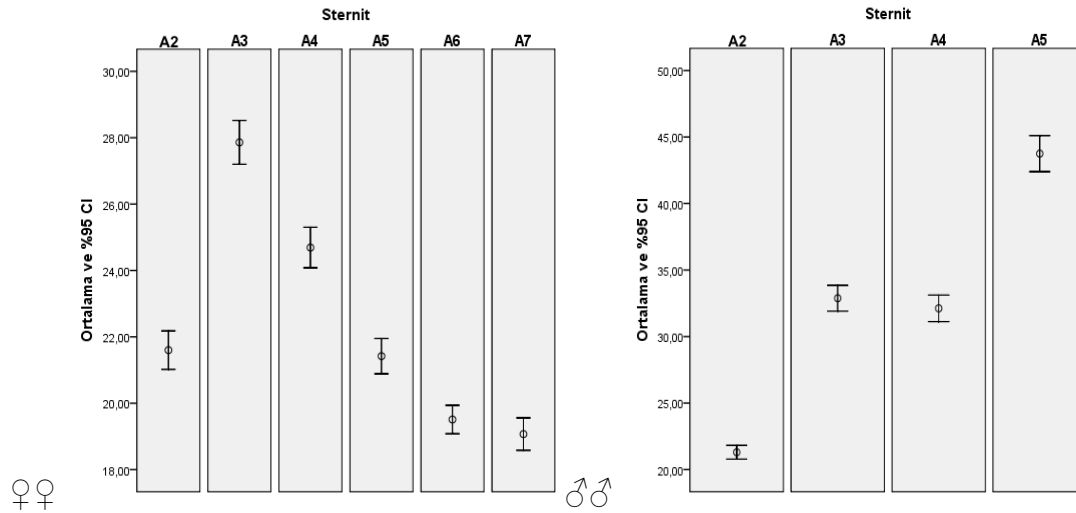
Kozan popülasyonunun dişi bireyleri için A2, A3, A4, A5, A6 ve A7 sternitleri; erkek bireyleri için de A2, A3, A4 ve A5 sternitleri üzerinde bulunan kıl sayısı ortalamaları ve ortalamaların standart hataları Çizelge 4.3'te gösterilmektedir. Dişi ve erkek bireyler için abdominal sternitler üzerinde bulunan kıl sayılarının ortalamaları ve %95 güven aralıkları Şekil 4.2'deki grafiklerde görülmektedir. Sternitler arasındaki kıl sayısı farklılığını ortaya koymak için hesaplanan varyasyon katsayıları (CV) da yine Çizelge 4.3'tedir.

Kozan popülasyonu için yapılan analizler sonucunda en fazla kıl sayısına sahip sternit dişilerde A3; erkeklerde ise A5'tir. En az kıl sayısına sahip sternitin ise dişilerde A7, erkeklerde A2 sterniti olduğu görülmektedir (Çizelge 4.3, Şekil 4.2).

Varyasyon katsayıları karşılaştırıldığında en fazla varyasyon gösteren sternit dişilerde A2; erkeklerde ise A4'tür.

Çizelge 4.3: Kozan popülasyonunun dişi ve erkeklerine ait abdominal kıl sayılarının ortalama ve varyasyon katsayısı (CV) değerleri

Eşey	Sternit	N	Ortalama±Standart Hata	CV (%)
Dişi	A2	100	21,600±0,292	13,532
	A3	100	27,860±0,333	11,942
	A4	100	24,690±0,308	12,462
	A5	100	21,420±0,268	12,521
	A6	100	19,510±0,216	11,087
	A7	100	19,070±0,246	12,895
	Toplam		600	22,358±0,169
Erkek	A2	100	21,300±0,262	12,277
	A3	100	32,880±0,488	14,851
	A4	100	32,120±0,501	15,610
	A5	100	43,750±0,682	15,586
	Toplam		400	32,513±0,471



Şekil 4.2. Kozan popülasyonu dişi ve erkeklerinin abdominal sternitlerindeki ortalama kıl sayısı ve %95 güven aralıkları

Kozan popülasyonda iki eşey için de sternitler arası anlamlı bir farklılık olup olmadığı değerlendirilen varyans analizi (ANOVA) sonuçları Çizelge 4.4'te gösterilmektedir. Her iki eşey için de sternitler arasında anlamlı bir farklılık söz konusudur ($p<0,05$).

Çizelge 4.4: Kozan popülasyonu dişi ve erkeklerinin abdominal kıl sayıları için varyans analizi (ANOVA) tablosu

Eşey		Kareler Toplamı	Serbestlik Derecesi	Kareler Ortalaması	F	Sig.
Dişi	Sternitler Arası	5608,668	5	1121,734	143,191	,000
	Sternit İçi	4653,290	594	7,834		
	Toplam	10261,958	599			
Erkek	Sternitler Arası	25229,068	3	8409,689	328,787	,000
	Sternit İçi	10128,870	396	25,578		
	Toplam	35357,938	399			

Sternitler arası farklılığın hangi sternitlerden kaynaklandığını belirleyebilmek için öncelikle varyans homojenite testi yapılmış ve her iki eşeyde de varyansların homojen dağılmadığı gözlenmiştir. Games-Howell Post-hoc testi uygulandığında dişilerde A2-A5 ve A6-A7 sternitleri arasında fark gözlenmezken; diğer tüm sternitler arası fark anlamlıdır. Erkeklerde ise A3-A4 sternitleri arasında fark yoktur, diğer tüm sternitler arası fark istatistiksel olarak anlamlıdır ($p < 0,05$).

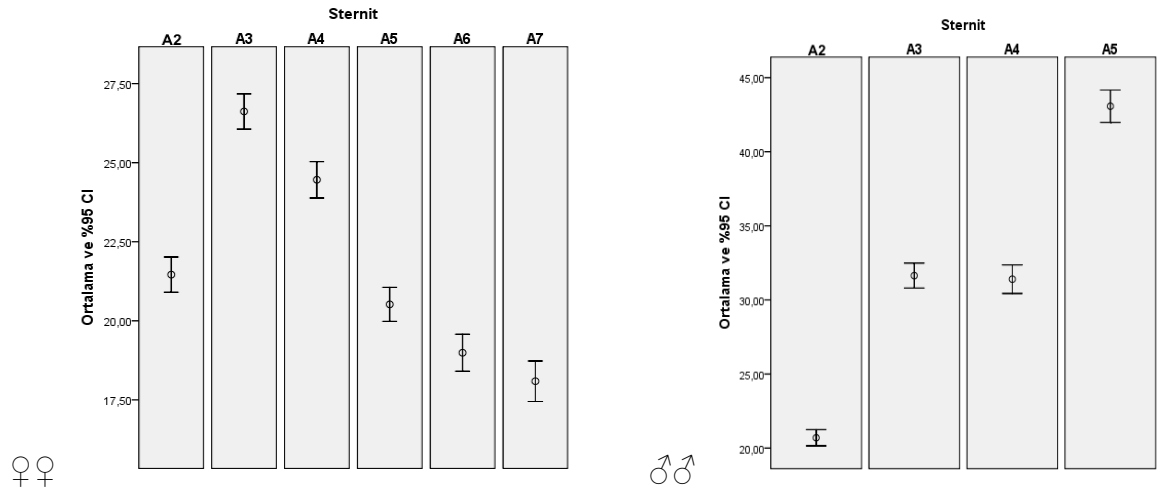
4.1.3. Düzağaç Popülasyonu İçin Popülasyon İçi Kıl Sayısı Değişkenliği

Düzağaç popülasyonu dişilerinin A2, A3, A4, A5, A6 ve A7 sternitleri; erkeklerinin A2, A3, A4 ve A5 sternitleri üzerinde bulunan kıl sayısı ortalamaları ve ortalamanın standart hataları Çizelge 4.5'te verilmektedir. Dişi ve erkeklerin her bir sterniti üzerinde bulunan kıl sayısı ortalamaları ve %95 güven aralıkları Şekil 4.3'teki grafiklerde görülmektedir. Ayrıca sternitler arasındaki kıl sayısı farklılığını gösteren varyasyon katsayıları (CV) da Çizelge 4.5'tedir.

Düzağaç popülasyonunda en fazla kıl sayısına sahip sternit dişilerde A3; erkeklerde A5'tir. En az kıl sayısına sahip sternit ise dişilerde A7, erkeklerde ise A2 sternitidir (Çizelge 4.5; Şekil 4.3). Varyasyon katsayıları karşılaştırıldığında kıl sayısı açısından en fazla varyasyon gösteren sternitin dişilerde A7; erkeklerde A4 sterniti olduğu görülmektedir (Çizelge 4.5).

Çizelge 4.5: Düzağaç popülasyonunun dişi ve erkeklerine ait abdominal kıl sayılarının ortalama ve varyasyon katsayısı (CV) değerleri

Eşey	Sternit	N	Ortalama±Standart Hata	CV (%)
Dişi	A2	100	21,460±0,281	13,103
	A3	100	26,620±0,281	10,556
	A4	100	24,460±0,290	11,844
	A5	100	20,520±0,271	13,226
	A6	100	18,990±0,294	15,492
	A7	100	18,090±0,323	17,850
	Toplam	600	21,690±0,170	13,679
Erkek	A2	100	20,700±0,275	13,290
	A3	100	31,640±0,426	13,451
	A4	100	31,400±0,485	15,443
	A5	100	41,070±0,550	12,775
	Toplam	400	31,703±0,454	13,740



Şekil 4.3. Düzağaç popülasyonu dişi ve erkeklerinin abdominal sternitlerindeki ortalama kıl sayısı ve %95 güven aralıkları

Düzağaç popülasyonunda iki eşey için de sternitler arası anlamlı bir farklılık olup olmadığını ortaya koyan varyans analizi (ANOVA) sonuçları Çizelge 4.6'da görülmektedir. Düzağaç popülasyonunda da her iki eşey için kıl sayıları açısından sternitler arasında anlamlı bir farklılık söz konusudur ($p < 0,05$).

Çizelge 4.6: Düzağaç popülasyonu dişi ve erkeklerinin abdominal kıl sayıları için varyans analizi (ANOVA) tablosu

Eşey		Kareler Toplamı	Serbestlik Derecesi	Kareler Ortalaması	F	Sig.
Dişi	Sternitler Arası	5364,960	5	1072,992	127,131	,000
	Sternit İçi	5013,380	594	8,440		
	Toplam	10378,340	599			
Erkek	Sternitler Arası	25037,048	3	8345,682	420,119	,000
	Sternit İçi	7866,550	396	19,865		
	Toplam	32903,598	399			

Düzağaç popülasyonunda sternitler arası farklılığın hangi sternitten kaynaklandığını belirleyebilmek için öncelikle varyans homojenliği testi uygulanmış ve dişilerde varyanslar homojen çıktığı için Bonferroni testi uygulanmıştır. Erkeklerde ise varyanslar homojen olmadığı için Games-Howell testi uygulanmıştır. Buna göre, dişilerde yalnızca A6 ve A7 sternitleri arasında farklılık gözlenmezken diğer tüm sternitler arasında anlamlı bir farklılık vardır. Erkeklerde ise A3 ve A4 sternitleri arasında anlamlı bir farklılık gözlenmezken, diğer tüm sternitler arası fark istatistiksel olarak anlamlıdır ($p < 0,05$).

4.1.4. Horzum Popülasyonu İçin Popülasyon İçi Kıl Sayısı Değişkenliği

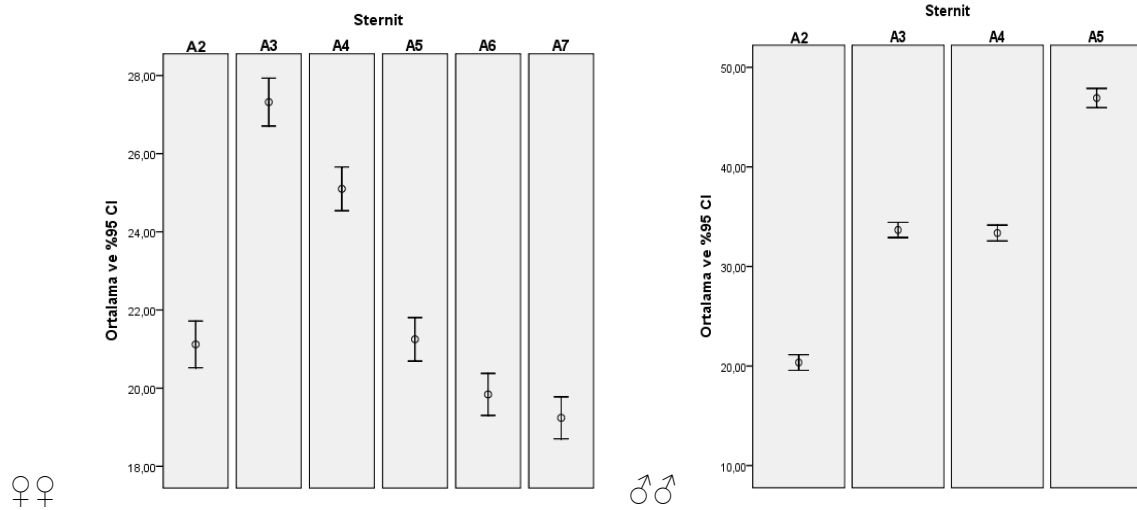
Horzum popülasyonu dişilerinin A2, A3, A4, A5, A6 ve A7 sternitleri; erkeklerinin A2, A3, A4 ve A5 sternitleri üzerinde bulunan kıl sayısı ortalamaları ve ortalamanın standart hataları Çizelge 4.7'dedir. Dişi ve erkeklerin her bir sterniti üzerinde bulunan kıl sayısı ortalamaları ve %95 güven aralıkları Şekil 4.4'te gösterilmektedir. Sternitler arasındaki varyasyonu göstermek amacıyla hesaplanan varyasyon katsayıları da (CV) yine Çizelge 4.7'dedir.

Horzum popülasyonunda en fazla kıl sayısına sahip sternit dişilerde A3; erkeklerde A5'tir. En az kıl sayısına sahip sternit ise dişilerde A7, erkeklerde ise

A2'dir(Çizelge 4.7; Şekil 4.4). Popülasyon içinde en fazla varyasyon gösteren sternit hem dişi, hem de erkeklerde A2 sternitidir (Çizelge 4.7).

Çizelge 4.7: Horzum popülasyonunun dişi ve erkeklerine ait abdominal kıl sayılarının ortalama ve varyasyon katsayısı (CV) değerleri

Eşey	Sternit	N	Ortalama±Standart Hata	CV (%)
Dişi	A2	100	21,120±0,301	14,247
	A3	100	27,320±0,308	11,288
	A4	100	25,100±0,283	11,263
	A5	100	21,250±0,281	13,214
	A6	100	19,840±0,270	13,624
	A7	100	19,240±0,271	14,075
	Toplam		600	22,312±0,166
Erkek	A2	100	20,360±0,395	19,406
	A3	100	33,670±0,387	11,491
	A4	100	33,360±0,404	12,116
	A5	100	46,920±0,489	10,422
	Toplam		400	33,578±0,515



Şekil 4.4.Horzum popülasyonu dişi ve erkeklerinin abdominal sternitlerindeki ortalama kıl sayısı ve %95 güven aralıkları

Horzum popülasyonunda iki eşey için de kıl sayısı açısından sternitler arası anlamlı bir farklılık olup olmadığını gösteren varyans analizi (ANOVA) sonuçları

Çizelge 4.8'dedir. Horzum popülasyonunun her iki eşeyi için de kıl sayısı açısından sternitler arası anlamlı bir farklılık vardır ($p<0,05$).

Çizelge 4.8: Horzum popülasyonu dişi ve erkeklerinin abdominal kıl sayıları için varyans analizi (ANOVA) tablosu

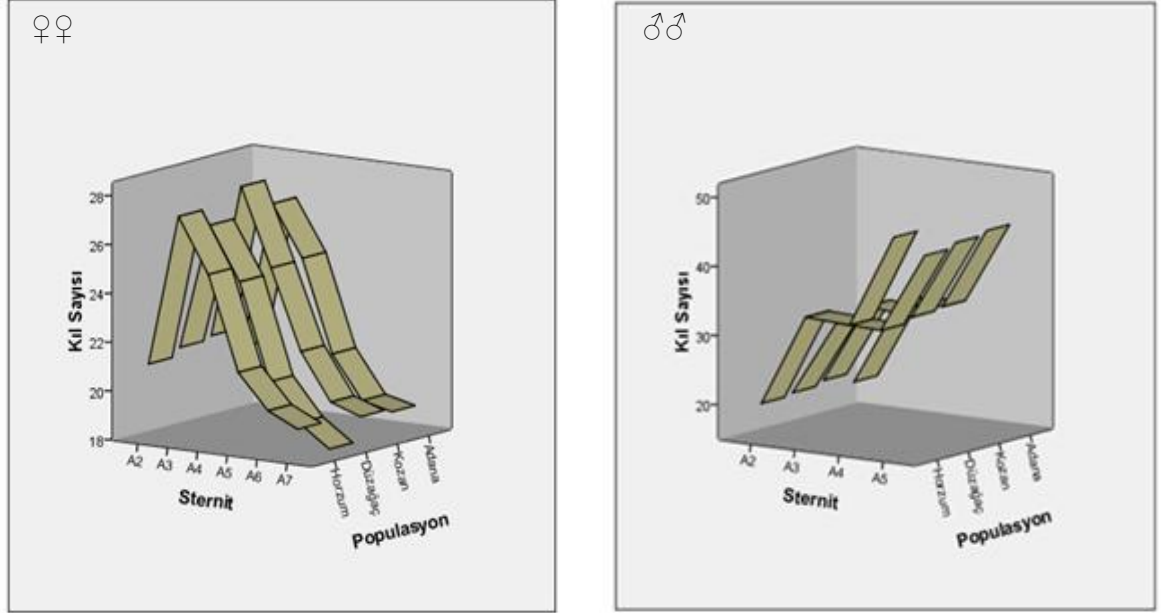
Eşey		Kareler Toplamı	Serbestlik Derecesi	Kareler Ortalaması	F	Sig.
Dişi	Sternitler Arası	5094,968	5	1018,994	124,550	,000
	Sternit İçi	4859,750	594	8,181		
	Toplam	9954,718	599			
Erkek	Sternitler Arası	35278,048	3	11759,349	664,147	,000
	Sternit İçi	7011,550	396	17,706		
	Toplam	42289,598	399			

Horzum popülasyonunda sternitler arası farklılığın hangi sternitten kaynaklandığını belirleyebilmek için yapılan varyans homojenliği testinde dişilerde varyanslar homojenken, erkeklerde varyanslar homojen değildir. Dişilerde varyanslar homojen olduğu için Bonferroni testi uygulanmış ve A6 ve A7 sternitleri arasında farklılık olmadığı, diğer tüm sternitler arasındaki farkın istatistiksel olarak anlamlı olduğu belirlenmiştir. Erkeklerde ise varyanslar homojen olmadığı için Games-Howell testi uygulanmış, A3 ve A4 sternitleri arasında fark olmadığı, diğer tüm sternitler arasında anlamlı bir farklılık olduğu gözlenmiştir ($p<0,05$).

4.2. Popülasyonlar Arası Kıl Sayısı Değişkenliği

Tez kapsamında kullanılan izodişi soyları farklı popülasyonlardan örneklenmiştir ve dolayısıyla sternit sayılarının popülasyondan popülasyona nasıl bir değişim örüntüsü gösterdikleri de çalışma sorunsalının önemli bir ayağı kabul edilerek incelenmiştir. Bu doğrultuda, dişilerin A2, A3, A4, A5, A6 ve A7; erkeklerin A2, A3, A4 ve A5 sternitleri üzerinde bulunan kıl sayılarının dört popülasyonda sergilediği

örüntüler Şekil 4.5'te verilmektedir. Şekilden de görüleceği üzere, hem dişi hem de erkeklerin sternit büyüklüklerini ifade eden örüntüler son derece benzerdir.



Şekil 4.5. Dört popülasyonda her iki eşey için ortalama kıl sayıları grafikleri

Dolayısıyla, bu örüntü benzerliğinin örneklenen popülasyondan görece bağımsız bir özellik dağılımı durumuna işaret edip etmediğini belirlemek amacıyla popülasyon çiftleri açısından Pearson korelasyon katsayıları hesaplanmıştır. Çizelge 4.9'da bu korelasyonlar verilmektedir. Buna göre her iki eşey için de tüm popülasyonlar arasında $p < 0,01$ seviyesinde anlamlı bir korelasyon vardır. Bir başka deyişle, sternitteki kılların sayısal büyüklüklerinin dağılımı popülasyondan popülasyona değişmemektedir.

Çizelge 4.9: Dört popülasyon için sternitlerin sayısal büyüklüklerinin dağılımları arasındaki Pearson korelasyon katsayıları

		Adana	Kozan	Düzağaç	Horzum
Dişi	Adana		,564 ^a	,473 ^a	,498 ^a
	Kozan	,564 ^a		,613 ^a	,429 ^a
	Düzağaç	,473 ^a	,613 ^a		,475 ^a
	Horzum	,498 ^a	,429 ^a	,475 ^a	
Erkek	Adana		,733 ^a	,778 ^a	,820 ^a
	Kozan	,733 ^a		,793 ^a	,724 ^a
	Düzağaç	,778 ^a	,793 ^a		,765 ^a
	Horzum	,820 ^a	,724 ^a	,765 ^a	

(^a) $p < 0,01$

Popülasyonların birlikte ifade edilmesiyle türdeki sternit değişkenlik farkları daha iyi görülebilir. Bu nedenle, daha önce her bir popülasyon için ayrı ayrı verilen varyasyon katsayıları tüm popülasyonlardaki dişiler ve erkekler için hesaplanmış ortalama değerleriyle birlikte Çizelge 4.10'de verilmektedir.

Çizelge 4.10: Dört popülasyonda her bir sternit için ve tüm sternitler üzerinden hesaplanmış ortalama varyasyon katsayısı değerleri

♀	A2	A3	A4	A5	A6	A7	Ortalama
Adana	16,558	11,808	9,943	11,215	12,231	13,27	12,504
Kozan	13,532	11,942	12,462	12,521	11,087	12,895	12,407
Düzağaç	13,103	10,556	11,844	13,226	15,492	17,85	13,679
Horzum	14,247	11,288	11,263	13,214	13,624	14,075	12,952
Ortalama	14,360	11,399	11,378	12,544	13,109	14,523	12,886

♂	A2	A3	A4	A5	Ortalama
Adana	17,399	12,1	11,654	11,515	13,167
Kozan	12,277	14,851	15,61	15,586	14,581
Düzağaç	13,29	13,451	15,443	12,775	13,740
Horzum	19,406	11,491	12,116	10,422	13,359
Ortalama	15,593	12,973	13,706	12,575	13,712

Popülasyonların tümüne bakıldığında en fazla varyasyon gösteren sternitin dişilerde A7 sterniti; erkeklerde ise A2 sterniti olduğu görülür. Öte yandan, tüm sternitlerin varyasyon katsayılarının bütün popülasyonlar üzerinden hesaplanan ortalamalarına bakıldığında, tür içindeki dişi ve erkek değişkenliğinin %13-14 (12,886 ve 13,712) civarında olduğunu söylemek mümkündür (Çizelge 4.10).

4.3. Dar-Anlamli Kalıtsallık (h^2) Hesaplamaları

Her bir popülasyon için dar-anlamli kalıtsallık ve evrimleşebilirliğin hesaplanmasında kullanılan varyans bileşenlerinin elde edildiği tek yönlü ANOVA sonuçları Çizelge 4.11'de gösterilmektedir. Çizelge 4.12 ve Çizelge 4.13'te ise her bir popülasyon için sırasıyla dişiler ve erkeklerin üzerinde kıl barındıran sternitleri için tek yönlü varyans analizi sonuçlarından elde edilen varyans bileşenleri, bu varyans bileşenleri kullanılarak hesaplanan dar-anlamli kalıtsallık, ortalama dar-anlamli kalıtsallık, evrimleşebilirlik değerleri gösterilmektedir. Buna ek olarak, tür için ortalama dar-anlamli kalıtsallık ve evrimleşebilirlik değerleri tüm popülasyonlar üzerinden hesaplanmıştır.

Çizelge 4.11: Dar-anamlı kalıtsallık ve evrimleşebilirlik hesaplamasında kullanılan varyans bileşenlerinin elde edildiği ANOVA sonuçları. $p < 0.05$.

ADANA

Eşey	Sternit		Kareler Toplamı	Serbestlik Derecesi	Ortalama Kare
Dişi	A2	Soylar Arası Soy İçi	587,400	9	65,267
			586,600	90	6,518
	A3	Soylar Arası Soy İçi	309,360	9	34,373
			683,400	90	7,593
	A4	Soylar Arası Soy İçi	220,840	9	24,538
			378,400	90	4,204
			128,760	9	14,307
			419,200	90	4,658
			64,210	9	7,134
	A6	Soylar Arası Soy İçi	483,500	90	5,372
			93,610	9	10,401
	A7	Soylar Arası Soy İçi	530,900	90	5,899
	Erkek	A2	Soylar Arası Soy İçi	717,160	9
467,400				90	5,193
A3		Soylar Arası Soy İçi	768,200	9	85,356
			715,800	90	7,953
A4		Soylar Arası Soy İçi	561,840	9	62,427
			855,000	90	9,500
A5		Soylar Arası Soy İçi	975,760	9	108,418
			1598,400	90	17,760

Çizelge 4.11'in devamı.

KOZAN

Eşey	Sternit		Kareler Toplamı	Serbestlik Derecesi	Ortalama Kare	
Dişi	A2	Soylar Arası	326,800	9	36,311	
		Soy İçi	519,200	90	5,769	
	A3	Soylar Arası	572,040	9	63,560	
		Soy İçi	524,000	90	5,822	
	A4	Soylar Arası	510,690	9	56,743	
		Soy İçi	426,700	90	4,741	
	A5	Soylar Arası	359,760	9	39,973	
		Soy İçi	352,600	90	3,918	
	A6	Soylar Arası	163,890	9	18,210	
		Soy İçi	299,100	90	3,323	
	A7	Soylar Arası	300,810	9	33,423	
		Soy İçi	297,700	90	3,308	
	Erkek	A2	Soylar Arası	246,200	9	27,356
			Soy İçi	430,800	90	4,787
A3		Soylar Arası	1502,760	9	166,973	
		Soy İçi	857,800	90	9,531	
A4		Soylar Arası	1741,760	9	193,529	
		Soy İçi	746,800	90	8,298	
A5		Soylar Arası	3232,450	9	359,161	
		Soy İçi	1370,300	90	15,226	

Çizelge 4.11'in devamı.

DÜZAĞAÇ

Eşey	Sternit		Kareler Toplamı	Serbestlik Derecesi	Ortalama Kare	
Dişi	A2	Soylar Arası	200,640	9	22,293	
		Soy İçi	582,200	90	6,469	
	A3	Soylar Arası	305,160	9	33,907	
		Soy İçi	476,400	90	5,293	
	A4	Soylar Arası	379,840	9	42,204	
		Soy İçi	451,000	90	5,011	
	A5	Soylar Arası	354,960	9	39,440	
		Soy İçi	374,000	90	4,156	
	A6	Soylar Arası	424,490	9	47,166	
		Soy İçi	432,500	90	4,806	
	A7	Soylar Arası	710,290	9	78,921	
		Soy İçi	321,900	90	3,577	
	Erkek	A2	Soylar Arası	358,600	9	39,844
			Soy İçi	390,400	90	4,338
A3		Soylar Arası	980,240	9	108,916	
		Soy İçi	812,800	90	9,031	
A4		Soylar Arası	1456,600	9	161,844	
		Soy İçi	871,400	90	9,682	
A5		Soylar Arası	1250,010	9	138,890	
		Soy İçi	1746,500	90	19,406	

Çizelge 4.11'in devamı.

HORZUM

Eşey	Sternit		Kareler Toplamı	Serbestlik Derecesi	Ortalama Kare	
Dişi	A2	Soylar Arası	491,960	9	54,662	
		Soy İçi	404,600	90	4,496	
	A3	Soylar Arası	462,160	9	51,351	
		Soy İçi	479,600	90	5,329	
	A4	Soylar Arası	472,000	9	52,444	
		Soy İçi	319,000	90	3,544	
	A5	Soylar Arası	405,850	9	45,094	
		Soy İçi	374,900	90	4,166	
	A6	Soylar Arası	446,240	9	49,582	
		Soy İçi	277,200	90	3,080	
	A7	Soylar Arası	353,440	9	39,271	
		Soy İçi	372,800	90	4,142	
	Erkek	A2	Soylar Arası	932,440	9	103,604
			Soy İçi	612,600	90	6,807
A3		Soylar Arası	860,410	9	95,601	
		Soy İçi	621,700	90	6,908	
A4		Soylar Arası	922,440	9	102,493	
		Soy İçi	694,600	90	7,718	
A5		Soylar Arası	1009,160	9	112,129	
		Soy İçi	1358,200	90	15,091	

Çizelge 4.12: Dişi bireyler için dar-anlamli kalıtsallığın ve evrimleşebilirliğin hesaplanmasında kullanılan varyans bileşenleri ve popülasyonlardaki her bir sternit için kalıtsallık, ortalama kalıtsallık, evrimleşebilirlik değerleri ve tür için ortalama kalıtsallık ve evrimleşebilirlik değerlerinin karşılaştırmalı gösterilmesi.

Popülasyon	Sternit	V_G	V_A	V_E	h^2	Ortalama h^2	CV_A	I_A
ADANA	A2	5,875	2,938	6,518	0,237	0,111	0,082	0,0068
	A3	2,678	1,339	7,593	0,130		0,043	0,0019
	A4	2,033	1,017	4,204	0,163		0,047	0,0022
	A5	0,965	0,482	4,658	0,086		0,033	0,0011
	A6	0,176	0,088	5,372	0,016		0,015	0,0002
	A7	0,450	0,225	5,899	0,035		0,025	0,0006
	A2-A7							
KOZAN	A2	3,054	1,527	5,769	0,173	0,220	0,057	0,0032
	A3	5,774	2,887	5,822	0,249		0,061	0,0037
	A4	5,200	2,600	4,741	0,262		0,065	0,0042
	A5	3,606	1,803	3,918	0,240		0,063	0,0039
	A6	1,489	0,744	3,323	0,155		0,044	0,0020
	A7	3,012	1,506	3,308	0,238		0,064	0,0041
	A2-A7							
DÜZAĞAÇ	A2	1,582	0,791	6,469	0,098	0,215	0,041	0,0017
	A3	2,861	1,431	5,293	0,176		0,045	0,0020
	A4	3,719	1,860	5,011	0,213		0,056	0,0031
	A5	3,528	1,764	4,156	0,230		0,065	0,0042
	A6	4,236	2,118	4,806	0,234		0,077	0,0059
	A7	7,534	3,767	3,577	0,339		0,107	0,0115
	A2-A7							
HORZUM	A2	5,017	2,508	4,496	0,264	0,261	0,075	0,0056
	A3	4,602	2,301	5,329	0,232		0,056	0,0031
	A4	4,890	2,445	3,544	0,290		0,062	0,0039
	A5	4,093	2,046	4,166	0,248		0,067	0,0045
	A6	4,650	2,325	3,080	0,301		0,077	0,0059
	A7	3,513	1,757	4,142	0,230		0,069	0,0047
	A2-A7							
					Tür h^2	0,202	Tür I_A	0,0037

Çizelge 4.13:Erkek bireyler için dar-anlamlı kalıtsallığın ve evrimleşebilirliğin hesaplanmasında kullanılan varyans bileşenleri ve popülasyonlardaki her bir sternit için kalıtsallık, ortalama kalıtsallık, evrimleşebilirlik değerleri ve tür için ortalama kalıtsallık ve evrimleşebilirlik değerlerinin karşılaştırmalı gösterilmesi.

Popülasyon	Sternit	V_G	V_A	V_E	h^2	Ortalama h^2	CV_A	I_A
ADANA	A2	7,449	3,725	5,193	0,295	0,223	0,097	0,0094
	A3	7,740	3,870	7,953	0,247		0,061	0,0038
	A4	5,293	2,646	9,500	0,179		0,050	0,0025
	A5	9,066	4,533	17,760	0,169		0,048	0,0023
	A2-A5							
KOZAN	A2	2,257	1,129	4,787	0,160	0,291	0,050	0,0025
	A3	15,744	7,872	9,531	0,312		0,085	0,0073
	A4	18,523	9,262	8,298	0,345		0,095	0,0090
	A5	34,394	17,197	15,226	0,347		0,095	0,0090
	A2-A5							
DÜZAĞAÇ	A2	3,551	1,775	4,338	0,225	0,246	0,064	0,0041
	A3	9,989	4,994	9,031	0,263		0,071	0,0050
	A4	15,216	7,608	9,682	0,306		0,088	0,0077
	A5	11,948	5,974	19,406	0,191		0,060	0,0035
	A2-A5							
HORZUM	A2	9,680	4,840	6,807	0,294	0,262	0,108	0,0117
	A3	8,869	4,435	6,908	0,281		0,063	0,0039
	A4	9,478	4,739	7,718	0,276		0,065	0,0043
	A5	9,704	4,852	15,091	0,196		0,047	0,0022
	A2-A5							
					Tür h^2	0,256	Tür I_A	0,0049

Dar-anlamlı kalıtsallık değerleri için popülasyonların tümüne bakıldığında değerlerin hem dişi, hem de erkeklerde popülasyonlar arasında değişkenlik gösterdiği ortaya çıkmaktadır. Bu değerlerin dişilerde 0,016-0,339; erkeklerde ise 0,160-0,347 arasında değiştiği görülmektedir (Çizelge 4.12, 4.13). Dişiler için her bir popülasyon ayrı ayrı karşılaştırılacak olursa, Adana popülasyonunda kalıtsallık değeri en düşük olan sternit A6 iken, en yüksek sternit A2'dir. Kozan popülasyonunda kalıtsallığı en düşük sternit A6, en yüksek sternit ise A4'tür.

Düzağaç popülasyonunda A2 sterniti en düşük kalıtsallık değerine sahipken, A7 en yüksek kalıtsallık değerine sahiptir. Horzum popülasyonunda ise A7 sterniti en düşük kalıtsallık değerine sahipken, en yüksek kalıtsallık değerine sahip sternit A6'dır (Çizelge 4.12).

Erkeklerde her bir popülasyon için kalıtsallık değerlerini karşılaştırsak; Adana popülasyonunda en düşük kalıtsallığa sahip sternitin A5, en yüksek kalıtsallığa sahip sternitin ise A2 olduğu görülmektedir. Kozan popülasyonunda A2 sterniti en düşük kalıtsallığa sahipken, en yüksek kalıtsallık değerine sahip sternit A5'tir. Düzağaç popülasyonunda en düşük kalıtsallık değerine sahip sternitin A5, en yüksek kalıtsallık değerine sahip sternitin ise A4 olduğu görülmektedir. Horzum popülasyonunda A5 sterniti en düşük kalıtsallığa sahipken, A2 sterniti en yüksek kalıtsallığa sahiptir (Çizelge 4.13). Ortalama kalıtsallık değerleri dişilerde Adana popülasyonu hariç diğer popülasyonlarda hemen hemen birbirine yakındır (Çizelge 4.12). Erkeklerde ise tüm popülasyonlarda ortalama kalıtsallık değerlerinin birbirine yakın olduğu gözlenmiştir (Çizelge 4.13). Dört popülasyonda da sternitlerin dar-anlamlı kalıtsallık değerleri için belli bir örüntü gözlenmemektedir.

Tüm popülasyonlar üzerinden sternitlerin tamamı kullanılarak elde edilen popülasyonlar ortalaması şeklindeki tür dar-anlamlı kalıtsallıkları dişilerde 0,202 ve erkeklerde 0,256 değerindedir (Çizelge 4.12 ve Çizelge 4.13).

4.5. Evrimleşebilirlik Hesaplamaları

Evrimeleşebilirlik, özelliğin seçilime verdiği yanıt olarak tanımlanabilir. Her bir sternit için hesaplanan CV_A ve I_A değerleri dişiler ve erkekler için sırasıyla Çizelge 4.12 ve 4.13'te görülmektedir. Genetik çeşitliliğin bir ölçüsünü veren CV_A değeri tüm popülasyonlar göz önüne alındığında dişilerde 0,015-0,107 arasında, erkeklerde ise 0,047-0,108 arasında değişmektedir. Öte yandan I_A ise dişilerde 0,0002-0,0115; erkeklerde ise 0,0022-0,0117 değerleri arasında değişmektedir.

CV_A değeri dişilerde Adana popülasyonunda A6 sternitinde en düşük iken, A2 sternitinde en yüksektir. Kozan popülasyonunda en düşük CV_A değeri A6 sternitinde gözlenirken, en yüksek ise A4 sternitinde gözlenmiştir. Düzağaç popülasyonunda en düşük CV_A değeri A2, en yüksek ise A7 sternitindedir. Horzum popülasyonunda ise en düşük A3, en yüksek ise A6 sternitindedir.

Erkeklerde CV_A deęerlerini her popülasyonda her bir sternit için karşılaştırırsak Adana popülasyonunda en düşük CV_A deęerine sahip sternitin A5, en yüksek sternitin ise A2 olduęu görülür. Kozan popülasyonunda en yüksek CV_A deęeri A2 sternitindedir. A3 ve A4 sternitleri için hesaplanan CV_A birbirine eşit olup popülasyon içindeki en yüksek CV_A deęerleri bu sternitlerde gözlenir. Düzaęaç popülasyonunda en düşük CV_A deęeri A5 sternitinde görölmekte olup en yüksek deęer ise A4 sternitindedir. Horzum popülasyonunda ise en düşük CV_A deęeri A5 sternitinde, en yüksek ise A2 sternitinde görölmektedir. I_A deęeri CV_A deęerinin karesine eşit olduęundan onun için de aynı sonuçlar gözlenmektedir (Çizelge 4.12, 4.13). Öte yandan, daha önce de belirtildięi gibi evrimleşebilirlik karşılaştırılmasında temel alınan deęer I_A deęeridir. I_A deęerleri açısından dört popülasyonda da sternitler için belli bir örüntü gözlenmemektedir. Tüm popülasyonlar üzerinden tür için hesaplanan ortalama evrimleşebilirlik deęerleri ise dişilerde 0,0037 ve erkeklerde 0,0049 olarak bulunmuştur (Çizelge 4.12 ve Çizelge 4.13).

5.SONUÇLAR VE TARTIŞMA

Çevresel sinir sisteminin dış mekanosensör alıcıları olan abdominal kılların sayısı popülasyon içi ve popülasyonlar arasında oldukça değişkenlik gösteren kantitatif bir özellik olup uzun yıllar *Drosophila melanogaster*'de model bir sistem olarak kullanılmıştır [1]. Bu çalışmada frons ve mezonotumu üzerindeki uzun, beyaz çizgilerle karakterize edilen, *Drosophila* türlerinin çoğunu içeren *Dorsilopha* alt cinsinin kardeş taksonu olan ve önemli model organizma *Drosophila melanogaster*'in de içinde bulunduğu *Sophophora* alt cinsine yakın olduğu bilinen *Zaprionus* cinsine ait [38] *Zaprionus tuberculatus* türüyle çalışılmıştır. Çalışma kapsamında, Türkiye'nin Akdeniz Bölgesi'nde bulunan Adana ili ve çevresindeki dört farklı yükseklikten toplanan ve izodişi soylar olarak laboratuvarında sürdürülen *Zaprionus tuberculatus* türüne ait soylar kullanılarak her iki eşey için de abdominal sternitler üzerindeki kıl sayıları belirlenmiştir. Dişilerde üzerinde kıl bulunan altı sternit (A2, A3, A4, A5, A6, A7); erkeklerde ise dört sternit (A2, A3, A4, A5) bulunmaktadır. Her iki eşey için de ayrı ayrı popülasyon içi farklılıklar belirlenmiştir. Buna ek olarak dört popülasyonda da sternitler üzerinde bulunan kıl sayıları açısından benzer bir örüntü gözlenmiştir. Popülasyon çiftleri için Pearson korelasyon katsayıları hesaplanarak bu örüntü benzerliğinin popülasyondan bağımsız olarak dağılıp dağılmadığı belirlenmiştir. Bunun yanı sıra dört popülasyonda da her iki eşey için bahsedilen sternitler üzerinde bulunan kıl sayılarının dar-anlamlı kalıtsallığı ve evrimleşebilirliği araştırılmıştır. Şimdiye kadar *Drosophila melanogaster*'le yapılan çalışmalarda genellikle tek bir sternit ya da son iki sternit üzerinde bulunan kıl sayılarının toplamı çalışılmış, ancak bir çalışma dışında [23] tüm sternitler üzerindeki kıl sayısı varyasyonu çalışılmamıştır. Dört popülasyon için hesaplanan dar-anlamlı kalıtsallık (h^2) ve evrimleşebilirlik (I_A) değerlerinden yola çıkılarak *Z. tuberculatus* türü için her iki eşeyde de ortalama kalıtsallık ve evrimleşebilirlik değerleri hesaplanmıştır.

5.1. Popülasyon İçi ve Popülasyonlar Arası Kıl Sayısı Değişkenliği

Zaprionus tuberculatus türüne ait dört popülasyonda iki eşey de kendi içinde değerlendirilmiş ve eşeyler arası karşılaştırılma yapılmamıştır. Popülasyonların her birinde her iki eşey için de benzer şekilde sternitler arasında abdominal kıl sayısı açısından anlamlı bir farklılık olduğu belirlenmiştir. Dişilerde dört popülasyonda da en fazla kıl sayısına sahip sternit A3; en az kıl sayısına sahip sternit ise A7'dir.

Erkeklerde de tüm popülasyonlarda en fazla kıl sayısına sahip sternit A5, en düşük kıl sayısına sahip sternit ise A2'dir. *Zaprionus tuberculatus* türünde kur davranışı sırasında kopulasyondan önce erkek kur şarkısına devam ederken mezotorasik bacağıyla dişinin abdomeninin üçüncü sternitinin ventralini ovar. Bu masajın kopulasyon öncesi ve başlangıcında dişinin abdomeninin uzamasını sağladığı düşünülmektedir [103]. Dişilerde en fazla kıl sayısına sahip olan sternitin A3 olması, bu sternitin diğer sternitlere göre daha duyarlı olmasını sağlayarak üreme başarısına yapılan bir katkıyı ifade ediyor olabilir.

Her iki eşey için de tüm popülasyonlarda benzer örüntüler gözlenmiştir (Şekil 4.5). Dişilerde abdomenin başından sonuna doğru sternitler üzerindeki ortalama kıl sayılarına bakıldığında A3 sternitinde artış olduğu, diğer sternitlerde ise kıl sayısının abdomen sonuna doğru giderek azaldığı gözlenmektedir. Erkeklerde ise abdomen başından sonuna doğru sternitler üzerindeki kıl sayıları dişilerdekinin aksine giderek artmaktadır (Şekil 4.5). Sternitlerin abdominal sıralanmaya göre gösterdiği bu eşeyssel dimorfizm örüntüsü popülasyondan popülasyona değişmemektedir. Popülasyon çiftleri şeklindeki bu örüntü karşılaştırmalarının her iki eşey için de yüksek anlamlı korelasyon katsayıları vermeleri bu çıkarılamayı doğrulamaktadır (Çizelge 4.9). Dolayısıyla, popülasyonlar arasında her bir sternit için benzer örüntülerin gözlenmesi de demek olan bu durum, özelliğe etki eden seçim düzeylerinin benzer olabileceğini akla getirmektedir: Popülasyonların toplandığı bölgelerdeki ekolojik yapının farklı olmasına ve buna bağlı olarak da popülasyonların maruz kaldığı çevresel faktörlerin değişken olmasına rağmen örüntünün popülasyondan popülasyona değişmemesi, popülasyonların değişen çevre koşullarına benzer seçilimsel tepkiler vermesinin sonucu olabilir. Bununla birlikte, alternatif bir yaklaşım, türün az sayıda bireyle ülkemiz coğrafyasına girmiş olması ve dolayısıyla çalışma alanına olan yayılımın da efektif popülasyon büyüklüğündeki bu düşmeyi yansıtan bir genetik sürüklenmeyi ifade ettiğinin kabul edilmesi şeklinde kurulabilir. Ancak aşağıda görülebileceği gibi, seçim yanıtının bir göstergesi olan dar-anlamlı kalıtsallıkların (h^2) ve özellikle evrimleşebilirlik değerlerinin (I_A) büyüklükleri daha çok seçim alternatifinin söz konusu olabileceğine işaret etmektedir.

5.2. Abdominal Kıl Sayısının Dar-Anlamalı Kalıtsallığı (h^2)

Tez kapsamında, dört farklı yükseklikten toplanan popülasyonlarda her iki eşeyde de abdominal sternitlerdeki kıl sayıları için dar-anlamalı kalıtsallık değerleri hesaplanmıştır. Hesaplanan kalıtsallık değerleri daha önce de belirtildiği gibi, toplam fenotipik varyanstaki eklemeli genetik varyansın (V_A) miktarını göstermektedir. Bir diğer ifadeyle, kalıtsallık hesabıyla, her bir sternitteki kıl sayısı fenotipinin genlerin birimsel eklemeli etkisi sonucu ne ölçüde şekillendiği ortaya konulmaya çalışılmıştır.

Clayton, Morris ve Robertson [6], *Drosophila melanogaster*'de abdominal kıl sayısı için (4 ve 5. sternitler üzerinde bulunan kıl sayılarının toplamı için) dar-anlamalı kalıtsallığı 0,5'e yakın hesaplamışlardır. Bu tez kapsamında her bir sternit için *Zaprionus tuberculatus* için hesaplanan kalıtsallık değerleri bu değerden daha küçüktürler. Dar-anlamalı kalıtsallığın düşük olması, bu özellikteki fenotipik varyansa katkıda bulunan eklemeli genetik varyansın düşük olduğunu göstermektedir [5]. Yine *Drosophila melanogaster* kullanılarak, 5. sternit üzerinde bulunan kıl sayısı için dar-anlamalı kalıtsallığın hesaplandığı çalışmada kalıtsallık değeri ilk kuşakta 0,42 olarak hesaplanmış; sonrasında yapılan seçilim deneyleri sonucunda ise ortalama sternital kalıtsallık değeri 0,26 civarında hesaplanmıştır [104]. Bu son değer *Zaprionus tuberculatus* türü için hesaplanan ortalama kalıtsallık değerlerine (dişilerde 0,202; erkeklerde 0,256) yakındır (Çizelge 4.12 ve Çizelge 4.13). Bu durum, *Z. tuberculatus*'un deneylerde kullanılan soylarının oldukça kendileşmiş oldukları düşünüldüğünde, geçen laboratuvar kuşağı sayısının dar-anlamalı kalıtsallık değerini düşürdüğüne işaret edebilir. Ancak *Z.tuberculatus*'un *D.melanogaster*'in oldukça uzak bir akrabası olduğu düşünüldüğünde ve *Drosophila melanogaster*'in bu değerinin (0,26) yalnızca tek bir sternit üzerinden elde edildiği göz önüne alındığında kendileşme ile yapay biçimde kalıtsallığın düşmesi zayıf bir ihtimal olarak kalmaktadır. Ayrıca, *D. melanogaster*'de elde edilen bu değerlerin hemen ikinci kuşaktaki büyük bir düşüşü ifade etmesi, ilgili deneyin güvenilirliğini de iyice şüpheli kılmaktadır. Dahası, tüm deney seti üzerinden bakıldığında, tez kapsamında kullanılan izodişi soyunun yüksek sayıda olması (4 popülasyon x popülasyon başına 10 soy = 40 soy) önemli bir genetik varyasyon düzeyinin elde edildiğinin bir göstergesidir ve bu durum *Z.tuberculatus* için burada elde edilen kalıtsallık değerlerinin laboratuvardaki

kendileşmenin yapay sonucu olabileceği şeklindeki varsayımınla çelişir. En yalın hipotez, *Z. tuberculatus*'un kozmopolit bir tür olan *D. melanogaster*'e oranla, nörosensör kıl sayısını etkileyen bir seçilime daha yoğun maruz kaldığıdır. Kozmopolit bir yaşam şekli son derece farklı olabilen çevrelerdeki farklı seçim biçimlerinin spesifik baskılarından daha kolay çıkışı sağlayacağından, nörosensör kıllardaki dar-anamlı kalıtsallıkla ifade edilen toplam genetik varyasyon miktarının kozmopolitlerde yüksek olması daha olası bir durumdur. Sonuç olarak, çevresel sinir sisteminin dış mekanosensör organları olan ve duyu işlevi gören abdominal kılların evrimleşme hızının *D.melanogaster*'de *Z.tuberculatus*'a göre daha yüksek olduğu söylenebilir. Özetle, *Z. tuberculatus*'un görece düşük toplam (tür) abdominal kıl kalıtsallığına sahip olması (Çizelge 4.12 ve Çizelge 4.13), bu türdeki kıl sayısını etkileyen genlerdeki toplam eklemeli genetik varyasyonun düşüklüğünden, dolayısıyla ilgili seçim baskısının yoğunluğundan kaynaklanıyor olabilir.

Bir başka nokta, dört farklı yükseklikten toplanan bu dört popülasyon arasında kalıtsallık değerleri açısından belli bir örüntünün bulunmamasına karşın, her bir sternit için hesaplanan kalıtsallık değerlerinin farklı popülasyonlarda (farklı rakımlarda) aşağı yukarı aynı olmasıdır. Bu durum abdominal segmentlerdeki kıl sayısını etkileyen gelişimsel genlerin ya da gen ağlarının benzer ya da büyük ölçüde aynı olmasının bir sonucu olmalıdır.

5.3. Abdominal Kıl Sayısının Evrimleşebilirliği (I_A)

Evrimleşebilirlik daha önce de bahsedildiği gibi, bir özelliğin ifadesinin altında yatan eklemeli genetik varyasyon miktarıyla ilişkili olup; o özelliğin seçilime cevap verebilme yeteneği olarak tanımlanır [95]. Tez kapsamında dört farklı yükseklikten toplanan popülasyonların her birinden 10'ar soy hattı kullanılarak her iki eşeyde de üzerinde kıl bulunan sternitler için evrimleşebilirliğin bir ölçüsü olarak CV_A ve I_A değerleri hesaplanmıştır (Çizelge 4.12; Çizelge 4.13). Evrimleşebilirliğin karşılaştırılmasında genellikle I_A değeri tercih edilir [102]. Buna göre, popülasyonlar arasında hesaplanan I_A değerleri hemen hemen birbirine yakındır. Eşeyler arasında bir karşılaştırma yapılırsa erkeklerdeki I_A değeri aralığı dişilere göre daha geniştir. Sonuç olarak yükseklik farklarına rağmen dört popülasyon arasında evrimleşebilirlik değerleri açısından keskin farklar bulunmadığı

söylenbilir. *Drosophila melanogaster*'le yapılan çalışmalarda sıklıkla sternopleural kıl sayısı için evrimleşebilirlik değerleri hesaplanmıştır. Bublik ve Loeschcke'nin [105] çalışmasında, 25 °C'de, sternopleural kıl sayısı için I_A değeri 0,003136 ve 32 °C'de 0,007922 (Çalışmada 10^4 ile çarpılarak verilmiştir) olarak hesaplanmıştır. Yine Hoffman ve Schiffer'in 1998'de [98] yaptığı çalışmada da sternopleural kıl sayısı için evrimleşebilirlik değeri dişilerde 0,005791 ve erkeklerde ise 0,006496 (Çalışmada 10^4 ile çarpılarak verilmiştir) olarak hesaplanmıştır. Imasheva ve Bublik, 2003 yılında [100] *Drosophila melanogaster*'de farklı larval yoğunluklarda hem sternopleural, hem de abdominal kıl sayısı (5. tergitte bulunan kıl sayısı) için evrimleşebilirlik değerlerini hesaplamışlardır. Evrimleşebilirlik değerleri sternopleural kıl sayısı için düşük, orta ve yüksek larval yoğunlukta sırasıyla 0,0058, 0,00603 ve 0,01088 (Çalışmada bu değerler 10^3 ile çarpılarak verilmiştir) olarak hesaplanmıştır. Abdominal kıl sayısı (5. tergitte bulunan kıl sayısı) için evrimleşebilirlik değerleri ise düşük, orta ve yüksek larval yoğunlukta sırasıyla 0,00703, 0,00787 ve 0,00667 (Çalışmada bu değerler 10^3 ile çarpılarak verilmiştir) olarak hesaplanmıştır.

Yukarıdaki verilerle karşılaştırıldığında, *Z. tuberculatus*'u ele alan bu tez çalışması kapsamında tür için hesaplanan evrimleşebilirlik değerleri (dişilerde 0,0037 ve erkeklerde 0,0049) görece düşük olmakla birlikte, *Drosophila melanogaster*'de hesaplanan değerlere oldukça yakındır (Çizelge 4.12 ve Çizelge 4.13). Bu durum, iki türün farklı dar-anlamalı kalıtsallık değerlerine sahip olmalarına karşın, eklemeli genetik varyasyonun ilgili özellik açısından her iki türdeki gen ifadesi düzeyinin aşağı yukarı aynı olduğunu düşündürmektedir. Her iki türün benzer evrimleşme hızlarına sahip olması, abdominal kıl sayısının evrimsel korunmuşluğunun yaygınlığına işaret ediyor olabilir.

Son olarak, fenotipik değişkenliğin bir ifadesi olan varyasyon katsayıları (CV), popülasyonlar üzerinden karşılaştırıldığında hemen hemen yakın değerler arz ettikleri görülmektedir (Çizelge 4.10). Dişilerde ortalama varyasyon katsayısı en yüksek değerini A7 sternitinde gösterirken, erkeklerde ise A2 sterniti en yüksek katsayıya sahiptir. Bu durum, her ikisinin de buldukları eşeye göre, tüm popülasyonlarda, en az kıl sayısına sahip sternitler olmaları göz önüne alındığında son derece ilginçtir. Bu durum, öncelikle bu sternitlerdeki gelişimsel kanalizasyonun görece düşük olmasının bir işareti olabilir. Kanalizasyon, çevre ya

da genotipteki çeşitliliğe bağlı olmaksızın bir popülasyonun aynı fenotipi üretebilme yeteneği olarak tanımlanabilir [106]. Bir başka deyişle, bir özellikteki fenotipik varyasyon miktarı, genoma katılan genetik (mutasyonel) varyansa karşın, gelişimsel süreçlerinin evrimsel bağlantılılığının getirdiği bir kararlılık nedeniyle çok fazla değişmeyebilir [107]. Bir tür tamponlanma etkisini ifade eden bu evrimsel yanıtın tipik bir durumu, belli bir fenotipik miktarın oluşması için ilgili genlerin ifadesinin bir eşik düzeyini aşması gerekliliğine dayanır [107]. Böylece, genetik ifade olarak eşik düzeyinin bir şekilde aşılamadığı durumlarda, fenotipik ifade de belli bir düzeyin altında kalacaktır. Buna göre, çalışmada en az kıl içerdiği saptanan sternitlerdeki kıl sayısı, böyle bir tamponlanma derecesindeki eksikliğe bağlı bir düşüşü yansıtıyor olabilir. Her iki sternitteki varyasyon katsayısının ilgili eşeylerdeki en yüksek katsayılar olması da bu çıkarımı destekliyor gözükmektedir, zira kanalizasyonun yarattığı kararlılığın (süreç olarak tamponlanmanın) düzensizleşmesinin bir sonucu da fenotipik varyanstaki görece artıştır [107].

Sonuç olarak, bu tez kapsamında ele alınan *Zaprionus tuberculatus* açısından bir ilk niteliğindeki abdominal kıl varyasyonu ve kantitatif genetiği çalışılmıştır. Bu çalışma ayrıca tüm sternitleri kullanan ilk kalıtsallık ve evrimleşebilirlik çalışması olma özelliğine de sahiptir. Tezin ortaya koyduğu sonuçların ileri moleküler popülasyon genetiği ve gen ifadesi çalışmalarıyla daha da derinleşmesinin, genetiği daha kolay çalışılabilir model organizmaların kantitatif özellik lokusu (QTL) perspektiflerinin ilgili özellik açısından katkısı kuşkusuz büyük olacaktır. Zira *Z.tuberculatus* ve *D. melanogaster* arasındaki abdominal kıl sayısına ilişkin bu tez çalışmasında ortaya konan zıtlık ve benzerlikler model organizma (*D. melanogaster*) ile bu temaların ele alınmasını sağlayacak bir çerçeve oluşturmaktadır.

KAYNAKLAR

- [1] Mackay, T.,F.,C., The nature of quantitative genetic variation revisited: lessons from *Drosophila* bristles, *BioEssays*, 18, 113-121, **1996**.
- [2] Jan, Y.,N., Jan, L.,Y., Genetic control of cell fate specification in *Drosophila* peripheral nervous system, *Annual Review of Genetics*, 28, 373-393, **1994**.
- [3] Gendre, N., Lüer, K., Friche, S., Grillenzoni, N., Ramaekers, A., Technau, G.,M., Stocker, R.,F., Integration of complex larval chemosensory organs into the adult nervous system of *Drosophila*, *Development*, 131, 83-92, **2003**.
- [4] Mackay, T.,F.,C., Lyman, R.,F., *Drosophila* bristles and the nature of quantitative genetic variation, *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 360, 1513-1527, **2005**.
- [5] Falconer, D., S., Mackay, T.,F.,C., *Introduction to Quantitative Genetics*, Ed. 4. Longmans Green, Harlow, Essex, UK., 463 p., **1996**.
- [6] Clayton, G., A., Morris, J.,A., Robertson, A., An experimental check on quantitative genetical theory I. Short-term responses to selection, *Journal of Genetics*, 55, 131-151, **1957**.
- [7] Frankham, R., Sex and selection for a quantitative character in *Drosophila*. I. Single-sex selection, *Australian Journal of Biological Sciences*, 21, 1215-1223, **1968**.
- [8] Clayton, G.,A., Robertson, A., An experimental check on quantitative genetical theory II. The long-term effects of selection, *Journal of Genetics*, 55, 152-170, **1957**.
- [9] Keightley, P.,D., Mackay, T.,F.,C., Caballero, A., Accounting for bias in estimates of the rate of polygenic mutations, *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 253, 291-296, **1993**.
- [10] Breese, E.,L., Mather, K., The organization of polygenic activity within a chromosome of *Drosophila* I. Hair characters, *Heredity*, 11, 373-395, **1957**.
- [11] Lindsley, D.,L., Zimm, G.,G., *The Genome of Drosophila melanogaster*, Academic Press, San Diego, **1992**.
- [12] Norga, K.,K., Gurganus, M.,C., Dilda, C.,L., Yamamoto, A., Lyman, R.,F., Patel, P.,H., Rubin, G.,M., Hoskins, R.,A., Mackay, T.,F., Bellen, H.,J., Quantitative analysis of bristle number in *Drosophila* mutants identifies genes involved in neural development, *Current Biology*, 13, 1388-1397, **2003**.
- [13] Mackay, T.,F.,C., The genetic architecture of quantitative traits, *Annual Review of Genetics*, 35, 303-339, **2001**.
- [14] Brakefield, P.,M., French, V., Zwaan, B.,J., Development and the genetics of evolutionary change within insect species, *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 34, 633-660, **2003**.

- [15] Kearsey, M.,J., The principles of QTL analysis (a minimal mathematics approach), *Journal of Experimental Botany*, 49, 1619-1623, **1998**.
- [16] Shrimpton, A., E., Robertson, A., The isolation of polygenic factors controlling bristle score in *Drosophila melanogaster*, I. Allocation of third chromosome sternopleural bristle effects to chromosome sections, *Genetics*, 118, 445-459, **1988**.
- [17] Shrimpton, A., E., Robertson, A., The isolation of polygenic factors controlling bristle score in *Drosophila melanogaster*, II. Distribution of third chromosome bristle effects within chromosome sections, *Genetics*, 118, 437-443, **1988**.
- [18] Lai, C., Lyman, R.,F., Long, A.,D., Langley, C.,H., Mackay, T.,F.,C., Naturally occurring variation in bristle number and DNA polymorphisms at the *scabrous* locus of *Drosophila melanogaster*, *Science*, 266, 1697-1702, **1994**.
- [19] Mackay, T.,F.,C., The genetic basis of quantitative variation: number of sensory bristles of *Drosophila melanogaster* as a model system, *Trends in Genetics*, 11, 464-470, **1995**.
- [20] Long, A.,D., Lyman, R.,F., Morgan, A.,H., Langley, C.,H., Mackay, T.,F.,C., Two sites in the *delta* gene region contribute to naturally occurring variation in bristle number in *Drosophila melanogaster*, *Genetics*, 149, 999-1017, **1998**.
- [21] Long, A.,D., Lyman, R.,F., Morgan, A.,H., Langley, C.,H., Mackay, T.,F.,C., Both naturally occurring insertions of transposable elements and intermediate frequency polymorphisms at the *achaete-scute* complex are associated with variation in bristle number in *Drosophila melanogaster*, *Genetics*, 154, 1225-1269, **2000**.
- [22] Dilda, C.,L., Mackay, T.,F.,C., The genetic architecture of *Drosophila* sensory bristle number, *Genetics*, 169, 1655-1674, **2002**.
- [23] Araripe, L.,O., Yassin, A., Klaczko, L.,B., Moréteau, B., David, J.,R., Divergent abdominal bristle patterns in two distantly related drosophilids: antero-posterior variations and sexual dimorphism in a modular trait, *Genetica*, 134, 211-222, **2008**.
- [24] Coquillett, D.,W., New Diptera from Southern Africa, *Proceedings of the United States National Museum*, 24, 27-32, **1902**.
- [25] Okada, T., Carson, H.,L., The genera *Phorticella* Duda and *Zaprionus* Coquillett (Diptera, Drosophilidae) of the Oriental region and New Guinea, *Kontyu*, 51, 539-533, **1983**.
- [26] Yassin, A., Araripe, L.,O., Capy, P., DaLage, J.-L., Klaczko, L.,B., Maisonhaute, C., Ogereau, D., and David, J.,R., Grafting the molecular phylogenetic tree with morphological branches to reconstruct the evolutionary history of the genus *Zaprionus* (Diptera: *Drosophilidae*), *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 47, 903-915, **2008**.
- [27] Tsacas, L., Lachaise, D., David, J.,R., *Composition and biogeography of the Afrotropical drosophilid fauna*, In: Ashburner, M., Carson, H.,L.,I.,

- Thompson, J.,N., (eds) *The Genetics and Biology of Drosophila*, Academic Press, London, vol 3, pp 197-259, **1981**.
- [28] Chassagnard, M.,T., Kraaijeveld, A.,R., The occurrence of *Zaprionus* sensu stricto in the Palearctic region (Diptera: Drosophilidae), *Annales de la Société Entomologique de France*, 27, 495-496, **1991**.
- [29] Wynn, S., Toda, M.,J., *Drosophilidae*(Diptera) in Burma, IV. The genus *Zaprionus*, *Kontyû*, 56, 843-851, **1988**.
- [30] Gupta, K.,K., Gupta, J., P., Four new and two unrecorded species of *Drosophilidae* from India (Insecta, Diptera), *Proceedings of the Zoological Society (Calcutta)*, 44, 110-126, **1991**.
- [31] Yassin, A, Capy, P., Madi-Ravazzi, L., Ogereau, D., David, J., R., DNA barcode discovers two cryptic species and two geographical radiations in the invasive drosophilid *Zaprionus indianus*, *Molecular Ecology Notes*, 8, 491-501, **2008**.
- [32] Chassagnard M.,T., Tsacas, L., Le sous-genre *Zaprionus* S.Str.: définition de groupes d'espèces et révision du sous-groupe vittiger (Diptera: Drosophilidae), *Annales de la Société Entomologique de France*, 29, 173-194, **1993**.
- [33] Yassin, A., David, J., R., Revision of the afrotropical species of *Zaprionus* (Diptera, *Drosophilidae*), with descriptions of two new species and notes on internal reproductive structures and immature stages, *Zookeys*, 51, 33-72, **2010**.
- [34] Yassin, A., Molecular and morphometrical revision of the *Zaprionus tuberculatus* species subgroup (Diptera: *Drosophilidae*), with descriptions of two cryptic species, *Annals of the Entomological Society of America*, 101, 978-988, **2008**.
- [35] Commar, L.,S., Galego, L.,G.,C., Ceron, C.,R., Carareto, C.,M.,A., Taxonomic and evolutionary analyses of *Zaprionus indianus* and its colonization of Palearctic and Neotropical regions, *Genetics and Molecular Biology*, 35, 2, 395-406, **2012**.
- [36] Lachaise D., Cariou M.,L., David, J.,R., Lemeunier, F., Tsacas, L., Ashburner, M., Historical biogeography of the *Drosophila melanogaster* species subgroup, *Evolutionary Biology*, 22,159-225, **1988**.
- [37] Lachaise D., Silvain, J.,F., How two Afrotropical endemics made two cosmopolitan human commensals: the *Drosophila melanogaster*- *D. simulans* palaeogeographic riddle, *Genetica*,120,17-39, **2004**.
- [38] Markow,T.,A., O'Grady, P.,M., *Drosophila*, A Guide to Species Identification and Use, Elsevier, Amsterdam, 272 pp, **2006**.
- [39] Krietman, M.,E., Nucleotide polymorphism at the *alcohol dehydrogenase* locus of *Drosophila melanogaster*, *Nature*, 304, 412-417, **1983**.
- [40] Turelli, M., Orr, H., A., Dominance, epistasis and the genetics of postzygotic isolation, *Genetics*, 154, 1663-1679, **2000**.
- [41] Turelli, M., Barton, N.,H., Coyne, J.,A., Theory and speciation, *Trends in Ecology & Evolution*, 16, 330-343, **2001**.

- [42] Kopp, A., True, J.,R., Phylogeny of the Oriental *Drosophila melanogaster* species group: a multilocus reconstruction, *Systematic Biology*, 51, 786-805, **2002**.
- [43] Kopp, A., True, J.,R., Evolution of male sexual characters in the Oriental *Drosophila melanogaster* species group, *Evolution and Development*, 4, 278-291, **2002**.
- [44] de Setta, N., Van Sluys ,M.,A., Capy, P., Carareto, C.,M., Multiple invasions of Gypsy and Microplasmid retroelements in genus *Zaprionus* and *melanogaster* subgroup of the genus *Drosophila*, *BMC Evolutionary Biology*, 9, 279, **2009**.
- [45] Maruyama, K., Hartl, D.,L., Evidence for interspecific transfer of the transposable element *mariner* between *Drosophila* and *Zaprionus*, *Journal of Molecular Evolution*, 33, 514-524, **1991**.
- [46] Bakula, M., Persistence of a microbial flora during postembryogenesis of *Drosophila melanogaster*, *Journal of Invertebrate Pathology*, 14, 365, **1969**.
- [47] Gilbert, D.,G., Dispersal of yeasts and bacteria by *Drosophila* in a temperate forest, *Oecologia*, 46, 135-137, **1980**.
- [48] Chassagnard, M.,T., McEvey, S.,F., The *Zaprionus* of Madagascar, with descriptions of five new species (Diptera: Drosophilidae), *Annales de la Société Entomologique de France*, 28, 317-335, **1992**.
- [49] Patlar, B., Koc, B., Yilmaz, M., Ozsoy, E.,D., First records of *Zaprionus tuberculatus* (Diptera: Drosophilidae) from the Mediterranean Region, Turkey, *Drosophila Information Service*, 95: 94-96, **2012**.
- [50] Madhavan, M.,M., Madhavan, K., Morphogenesis of the epidermis of adult abdomen of *Drosophila*, *Journal of Embryology and Experimental Morphology*, 60, 1-31, **1980**.
- [51] Morata, G., Lawrence, P., A., Control of compartment development by the *engrailed* gene in *Drosophila*, *Nature*, 255, 614-617, **1975**.
- [52] Lee, J.,J., von Kessler, D.,P., Parks, S., Beachy, P., A., Secretion and localized transcription suggest a role in positional signaling for products of the segmentation gene *hedgehog*, *Cell*, 71, 33-50, **1992**.
- [53] Ingham, P.,W., Localized *hedgehog* activity controls spatial limits of *wingless* transcription in the *Drosophila* embryo, *Nature*, 366, 560-562, **1993**.
- [54] Sanicola, M., Sekelsky, J.,S.,E., Gelbart, W.,M., Drawing a stripe in *Drosophila* imaginal disks: Negative regulation of *decapentaplegic* and *patched* expression by *engrailed*, *Genetics*, 139, 745-756, **1995**.
- [55] Alexandre, C., Jacinto, A., Ingham, P.,W., Transcriptional activation of *hedgehog* target genes in *Drosophila* is mediated directly by the *Cubitus interruptus* protein, a member of the GLI family of zinc finger DNA-binding proteins, *Genes & Development*, 10, 2003-2013, **1996**.
- [56] Hepker, J., Wang, Q.,T., Motzny, C.,K., Holmgren, R., Orenic, T.,V., *Drosophilacubitus interruptus* forms a negative feedback loop with *patched*

- and regulates expression of *Hedgehog* target genes, *Development*, 124, 549-558, **1997**.
- [57] Lewis, E.,B., A gene complex controlling segmentation in *Drosophila*, *Nature*, 276, 565-570, **1978**.
- [58] Maeda R.,K., Karch, F., The ABC of the BX-C: the *bithorax* complex explained, *Development*, 133, 1413-1422, **2006**.
- [59] Bate, C.,M., *Development of sensory systems in Arthropods*, In Handbook of Sensory Physiology, Volume IX,(eds: Jacobson M.), Berlin: Springer Verlag, pp. 1-53, **1978**.
- [60] Hertweck, H., Anatomie und Variabilität des Nervensystems und der Sinnesorgane von *Drosophila melanogaster* (Meigen), *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*, 139, 560-663, **1931**.
- [61] Wigglesworth, V.,B., The origin of sensory neurones in an insect, *Rhodnius prolixus* (Hemiptera), *The Quarterly Journal of Microscopical Science*, 94, 93-112, **1953**.
- [62] Blair, S.,S., Ralston, A., Smoothed-mediated *Hedgehog* signalling is required for the maintenance of the anterior-posterior lineage restriction in the developing wing of *Drosophila*, *Development*, 124, 4053-4063, **1997**.
- [63] Bate, C., M., Embryogenesis of an insect nervous system I. A map of the thoracic and abdominal neuroblasts in *Locusta migratoria*, *Journal of Embryology & Experimental Morphology*, 35, 107-123, **1976**.
- [64] Palka, J., Schubiger, M., Hart, H.,S., The path of axons in *Drosophila* wings in relation to compartment boundaries, *Nature*, 294, 447-449, **1981**.
- [65] Shirras, A.,D., Couso, J.,P., Cell fates in the adult abdomen of *Drosophila* are determined by *wingless* during pupal development, *Developmental Biology*, 175, 24-36, **1996**.
- [66] Fabre, C.,C.,G., Casal, J., Lawrence, P.,A., The abdomen of *Drosophila*: does planar cell polarity orient the neurons of mechanosensory bristles?, *Neural Development*, 30, 3-12, **2008**.
- [67] Lawrence P.,A., Development and determination of hairs and bristles in the milkweed bug *Oncopeltus fasciatus* (Lygaeidae, Hemiptera), *Journal of Cell Science*, 1, 475-498, **1966**.
- [68] Lees, A.,D., Waddington, C.,H., The development of the bristles in normal and some mutant types of *Drosophila melanogaster*, *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 131, 87-110, **1943**.
- [69] Hartenstein, V., Posakony, J.,W., Development of adult sensilla on the wing and notum of *Drosophila melanogaster*, *Development*, 107, 389-405, **1989**.
- [70] Overton, J., The fine structure of developing bristles in wild type and mutant *Drosophila melanogaster*, *Journal of Morphology*, 122, 367-380, **1967**.
- [71] Appel, L.,F., Prout, M., Abu-Shumays, R., Hammonds, A., Garbe, J.,C., Fristrom, D., Fristrom, J., The *Drosophilastubble-stubbleoid* gene encodes

- an apparent transmembrane serine protease required for epithelial morphogenesis, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 90,4937-4941, **1993**.
- [72] Fabre, C.,C.,G., Casal, J., Lawrence, P.,A., Mechanosensilla in the adult abdomen of *Drosophila*: *engrailed* and *slit* help to corral the peripheral sensory axons into segmental bundles, *Development*, 137, 2885-2894, **2010**.
- [73] Simpson, P., Lateral inhibition and the development of the sensory bristles of the adult peripheral nervous system of *Drosophila*, *Development*, 109, 509-519, **1990**.
- [74] Brewster, R., Bodmer, R., Origin and specification of type II sensory neurons in *Drosophila*, *Development*, 121, 2923-2936, **1995**.
- [75] Hill, W.,G., Caballero, A., Artificial selection experiments, *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 23, 287-310, **1992**.
- [76] Clayton, G., A., Robertson, A., Mutation and quantitative variation, *The American Naturalist*, 89,151-158, **1955**.
- [77] Mather, K., Variation and selection of polygenic characters, *Journal of Genetics*, 41, 159-193, **1941**.
- [78] Long, A.,D., Mullaney, S.,L., Reid, L.,A., Fry, J.,D., Langley, C.,H., Mackay, T.,F.,C., High resolution mapping of genetic factors affecting abdominal bristle number in *Drosophila melanogaster*, *Genetics*, 139, 1273-1291, **1995**.
- [79] Morgan, T.,H., Bridges, C.,B., Schultz, J., Constitution of the germinal material in relation to heredity, *Carnegie Institution of Washington Year Book*, 37, 304-309, **1938**.
- [80] Martinez,C., Modolell, J., Cross-regulatory interactions between the proneural *achaete* and *scute* genes of *Drosophila*, *Science*, 251, 1485-1487, **1991**.
- [81] Campuzano, S., Modolell, J., Patterning of the *Drosophila* nervous system: the *achaete-scute* gene complex, *Trends in Genetics*, 8, 202-207, **1992**.
- [82] Artavanis-Tsakonas, S., Matsuno, K., Fortini, M.,E., *Notch* signaling, *Science*, 268, 225-232, **1995**.
- [83] Heitzler, P., Simpson, P., The choice of cell fate in the epidermis of *Drosophila*, *Cell*, 64, 1083-1092, **1991**.
- [84] Vassin, H., Bremer, K.,A., Knust,E., Campos-Ortega, J., The neurogenic gene *Delta* of *Drosophila melanogaster* is expressed in neurogenic territories and encodes a putative transmembrane protein with EGF-like repeats, *The European Molecular Biology Organization Journal*, 6, 3431-3440, **1987**.
- [85] Parks, A., L., Muskavitch, M., A., *Delta* function is required for bristle organ determination and morphogenesis in *Drosophila*, *Developmental Biology*, 157, 484-496, **1993**.

- [86] Maier, D., Stumm, G., Kuhn, K., Preiss, A., *Hairless*, a *Drosophila* gene involved in neural development, encodes a novel, serine rich protein, *Mechanisms of Development*, 38, 143-156, **1992**.
- [87] Bang, A.,G., Hartenstein, V., Posakony, J.,W., *Hairless* is required for the development of adult sensory organ precursor cells in *Drosophila*, *Development*,111, 89-104, **1991**.
- [88] Tartof, K.,D., Redundant genes, *Annual Review of Genetics*, 9, 355-385, **1975**.
- [89] Van Doren, M., Ellis, H.,M., Posakony, J.,W., The *Drosophila extramachrochaetae* protein antagonizes sequence-specific DNA binding by *daughterless/achaete-scute* protein complexes,*Development*, 113, 245-255, **1991**.
- [90] Long, A.D., Mullaney, S.,L., Mackay, T.,F.,C., Langley, C.,H., Genetic interactions between naturally occurring alleles at quantitative trait loci andmutant alleles at candidate loci affecting bristle number in *Drosophila melanogaster*, *Genetics*, 144, 1497-1510, **1996**.
- [91] Ohsako, S., Hyer, J., Panganiban, G., Oliver, I., Caudy, M., *hairy* function as a DNA-binding helix-loop-helix repressor of *Drosophila* sensory formation, *Genes & Development*, 8, 2743-2755, **1994**.
- [92] Ingham, P.,W., Pinchin, S.,M., Howard, K.,R., Ish-Horowicz, D., Genetic analysis of the *hairy* locus in *Drosophila melanogaster*, *Genetics*, 111, 463-486, **1985**.
- [93] Lynch, M., Walsh, B., Genetic and the analysis of quantitative traits, Sinauer Associates, Sunderland, MA., 980 p., **1998**.
- [94] Kristensen, T.,N., Sørensen, A.,C., Sorensen, D., Pedersen, K.,S., Sørensen J.,G., Loeschcke, V., A test of quantitative genetic theory using *Drosophila*-effects of inbreeding and rate of inbreeding on heritabilities and variance components, *Journal of Evolutionary Biology*, 18, 763-770, **2005**.
- [95] Houle, D., Comparing evolvability and variability of quantitative traits,*Genetics*,130, 195-204, **1992**.
- [96] Roff, D.,A., Mousseau, T.,A., Quantitative genetics and fitness: lessons from *Drosophila*, *Heredity*, 58, 103-118, **1987**.
- [97] Coyne, J.,A., Beecham, E., Heritability of two morphological characters within and among natural populations of *Drosophila melanogaster*, *Genetics*, 117, 727-737, **1987**.
- [98] Hoffman, A.,A., Schiffer, M., Changes in the heritability of five morphological traits under combined environmental stresses in *Drosophila melanogaster*, *Evolution*, 52, 1207-1212, **1998**.
- [99] Bublik, O.,A., Loeschcke, V., Effect of low stressful temperature on genetic variation of five quantitative traits in *Drosophila melanogaster*, *Heredity*, 89, 70-75, **2002**.
- [100] Imasheva, A.,G., Bublik, O.,A., Quantitative variation of four morphological traits in *Drosophila melanogaster* under larval crowding, *Hereditas*, 138, 193-199, **2003**.

- [101] Garcia-Gonzalez, F., Simmons, L.,W., Tomkins, J.,L., Kotiaho, J.,S., Evans, J.,P., Comparing evolvabilities: Common errors surrounding the calculation and use of coefficients of additive genetic variation, *Evolution*, 66, 2341-2349, **2012**.
- [102] Hansen, T.,F., Pélabon, C., Houle, D., Heritability is not evolvability, *Evolutionary Biology*, 38, 258-277, **2011**.
- [103] Bennet-Clark, H.,C., Leroy, Y., Tsacas, L., Species and sex-specific songs and courtship behaviour in the genus *Zaprionus* (Diptera: *Drosophilidae*), *Animal Behaviour*, 28, 230-255, **1980**.
- [104] Sen, B.,K., Robertson, A., An experimental examination of methods for the simultaneous selection of two characters, using *Drosophila melanogaster*, *Genetics*, 50, 199-209, **1964**.
- [105] Bublly, O., A., Loeschcke, V., High stressful temperature and genetic variation of five quantitative traits in *Drosophila melanogaster*, *Genetica*, 110, 79-85, **2001**.
- [106] Waddington, C.,H., Canalization of development and the inheritance of acquired characters, *Nature*, 150, 563-565, **1942**.
- [107] Schlichting, C.,D., Pigliucci, M., *Phenotypic Evolution : A Reaction Norm Perspective*, Sunderland, MA: Sinauer Associates, **1998**.

EKLER

Ek 1. Standart *Drosophila* Medium

Madde	Miktarı
Mısır Unu	102 gr
Şeker	46 gr
Kuru Bira Mayası*	28 gr
Agar	6 gr
Nipajin**	25 ml
Distile Su	1lt

**Zaprionus*'un üremesini artırmak amacıyla standart *Drosophila* besiyerine konulan miktarın 1,5 katı kullanılmıştır.

** Nipajin konsantrasyonu: 250 gr/1 lt ethanol

ÖZGEÇMİŞ

Kimlik Bilgileri

Adı Soyadı : Özge SEZER

Doğum Yeri : Altındağ – ANKARA

Medeni Hali : Bekar

E-posta : sezer06@hacettepe.edu.tr

Adresi : Adnan Menderes Mah. 1064. Sokak No:11/12 Keçiören/ANKARA

Eğitim

Lise : Çankaya Yabancı Dil Ağırlıklı Lisesi (2002-2006)

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

Yüksek Lisans : Hacettepe Üniversitesi Fen Bilimleri Enstitüsü Genel Biyoloji
Anabilim Dalı (2011-2013)

Yabancı Dil ve Düzeyi

İngilizce: Çok iyi

İş Deneyimi

-

Deneyim Alanları

-

Tezden Üretilmiş Projeler ve Bütçesi

-

Tezden Üretilmiş Yayınlar

-

Tezden Üretilmiş Tebliğ ve/veya Poster Sunumu ile Katıldığı Toplantılar

-