

***Drosophila melanogaster* İZOSOYLARINDA BESİN
KISITLAMASININ GELİŞİM SÜRESİ VE YUMURTA
VERİMİNİN EKLEMELİ GENETİK VARYANSLARINA
ETKİLERİNİN ARAŞTIRILMASI**

**THE EFFECT OF FOOD RESTRICTION ON THE GENETIC
VARIANCES OF DEVELOPMENT TIME AND FECUNDITY
IN *Drosophila melanogaster* ISOLINES**

NAZLI AYHAN

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

Nazlı Ayhan'ın hazırladığı "*Drosophila melanogaster* İzosoylarında Besin Kısıtlamasının Gelişim Süresi ve Yumurta Veriminin Eklemeli Genetik Varyanslarına Etkilerinin Araştırılması" adlı bu çalışma aşağıdaki jüri tarafından **BİYOLOJİ ANABİLİM DALI**'nda **YÜKSEK LİSANS TEZİ** olarak kabul edilmiştir.

Prof. Dr. Selim S. ÇAĞLAR

Başkan

.....

Doç. Dr. Ergi Deniz ÖZSOY

Danışman

.....

Prof. Dr. Bülent ALTEN

Üye

.....

Prof. Dr. İrfan KANDEMİR

Üye

.....

Yar. Doç. Hakan GÜR

Üye

.....

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

Prof. Dr. Fatma SEVİN DÜZ
Fen Bilimleri Enstitüsü Müdürü

Her zaman yanumda 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 değişiklik yapmadığımı,
- ve bu tezin herhangi bir bölümünü bu üniversite veya başka bir üniversitede başka bir tez çalışması olarak sunmadığımı beyan ederim.

10 / 12 / 2013

Nazlı AYHAN

ÖZET

***Drosophila melanogaster* İZOSOYLARINDA BESİN KISITLAMASININ GELİŞİM SÜRESİ VE YUMURTA VERİMİNİN EKLEMELİ GENETİK VARYANSLARINA ETKİLERİNİN ARAŞTIRILMASI**

NAZLI AYHAN

Yüksek Lisans, Biyoloji Bölümü

Tez Danışmanı: Doç. Dr. Ergi DENİZ ÖZSOY

Aralık 2013, 73 sayfa

Bir canlının doğaya olan uyum başarısı, yaşam döngüsü boyunca değişen çevre şartlarına karşı ürettiği yaşam öyküsü stratejilerin başarısına bağlıdır. Yaşam öyküsü karakterlerinin organizmanın doğaya olan uyum başarısında kritik rolü bulunmaktadır. Bu karakterlerin değişen çevre koşulları altında ürettikleri farklı uyumsal değişimleri çalışmak, evrimsel stratejilerin nasıl şekillendiğini anlamak açısından önemlidir.

Çalışmamız, organizmanın doğaya olan uyum başarısı üzerinde etkili dört yaşam öyküsü karakteri ile gerçekleştirilmiştir. Bunlar, gelişim süresi, hayatta kalma başarısı, dişi yumurta verimi ve açlık direncidir. Bu karakterler üzerinde bir çevresel stres faktörü olan besin kısıtlamasının etkisi araştırılmıştır. Yüksek düzeyde kendileşmiş olan *Drosophila melanogaster* izodişi soyhatları ile gerçekleştirilen çalışmada temel hedef normal ve stres koşulları altında gelişim süresi, hayatta kalma başarısı, dişi yumurta verimi ve açlık direnci karakterlerine ait eklemeli genetik varyans, dar-anlamlı kalıtsallık ve evrimleşebilirlik değerlerinin nasıl değiştiğini araştırmaktır.

Elde ettiğimiz veriler, eklemeli genetik varyans, kalıtsallık ve evrimleşebilirlik değerlerinin çalışılan yaşam öyküsü karakterine özgü değerler aldığı gösterilmiştir. Eklemeli genetik varyans gelişim dönemi beslenmesi temelinde incelenen gelişim süresi ve açlık direnci karakterleri kısıtlı besinde standart besine göre yüksek bulunmuştur. Yumurta verimi deneyi için ise kısıtlı besin ortamında genetik ifadenin baskılanmasının bir sonucu olarak

eklemeli genetik varyansta düşüş gözlenmiştir. Hayatta kalma karakterine ait hem eklemeli genetik varyans hemde evrimleşebilirlik değeri oldukça düşüktür. Bu durum hayatta kalma için yüksek bir tamponlanmaya işaret etmektedir. Evrimleşebilirlik değeri hayatta kalma başarısı dışında diğer tüm yaşam öyküsü karakterleri için stres koşulları altında artış göstermiştir. Bu durum kısıtlı koşullar altında özelliklerin seçilime cevap verme potansiyelinin arttığını göstermektedir. Özellikle açlık direnci karakteri diğer karakterlere göre daha yüksek evrimleşebilirlik değerine sahiptir bunun bir sebebi gelişim döneminde ki besin kısıtlaması stresine ek olarak ergin dönem açlık stresinin tamponlanma kapasitesinin üstünde olmasıdır. Kalıtsallık değerlerine bakıldığında ise hayatta kalma başarısı, dişi yumurta verimi ve açlık direnci karakterleri için normal ve stres koşulları altında fark gözlenmezken, gelişim süresinin kısıtlı besin ortamında kalıtsallığında artış olduğu ortaya konmuştur. Artış, özellikle larvadan pupaya geçiş döneminde kritik düzeydedir. Bu artışın muhtemel sebebi genetik ifadenin larvadan pupaya geçiş döneminde artmasıdır. Pupadan ergine gelişim döneminde ise genetik ifade tamponlanma eğilindedir.

Anahtar Kelimeler: yaşam öyküsü karakterleri, besin kısıtlanması, eklemeli genetik varyans, dar-anlamlı kalıtsallık, evrimleşebilirlik.

ABSTRACT

THE EFFECT OF FOOD RESTRICTION ON THE GENETIC VARIANCES OF DEVELOPMENT TIME AND FECUNDITY IN *Drosophila melanogaster* ISOLINES

NAZLI AYHAN

Yüksek Lisans, Biyoloji Bölümü

Tez Danışmanı: Doç. Dr. Ergi DENİZ ÖZSOY

December 2013, 73 pages

An organism's adaptation in nature depends on lifetime strategies it can produce against changing environmental conditions. Life history traits have important roles in organism's fitness. Studies on different life history trait's strategies under changing environments are crucial to understand how evolution shapes the organism.

In our study we investigated four life history traits which should impact on fitness. The chosen traits are developmental time, viability, fecundity and starvation resistance. We used dietary restriction as an environmental stress factor and looked for the effects of dietary restriction on these life history traits. The main aim of our research is to show how narrow-sense heritability, additive genetic variance and evolvabilities of the traits change under stressful conditions.

Our results of additive genetic variance, heritability and evolvability values indicate difference responses for each life history trait. Additive genetic variance increased under restrictive conditions compare to normal conditions for developmental time and starvation resistance. Both developmental time and starvation resistance depend on nutrition intake in preadult developmental stage. As for the fecundity, possibly as a result of restricted genetic expression under dietary restriction, additive genetic variance was decreased. Viability showed considerably lower values for both additive genetic variance and evolvability. Evolvability increased under stressful environment for each life history trait other than viability.

Especially, starvation resistance under dietary restriction has a higher value for evolvability. A possible reason is that starvation resistance has two stress components, one in development and the other in the starvation. These two stress factors may cause the suppression of the homeostatic buffering because of the double stressing.

For heritability values, fecundity, starvation resistance and viability showed no differences between dietary restricted and standard diet groups whereas the heritability increased for developmental time under stressful conditions. In particular, dietary stress seems to have created a critical increase in heritability for the larvae to pupae component of the developmental time. This could be due to lower genetic robustness of that developmental component which may result in the decanalization of the related genetic variance which in turn can rise the phenotypic variance of that component.

Keywords: life history traits, dietary (nutrition) restriction, additive genetic variance, narrow-sense heritability, evolvability.

TEŞEKKÜR

Lisans eğitimimden beri yanımda olan, sonsuz enerjisi, sabrı ve akademik merakı ile beni yönlendiren Dr. Banu Şebnem ÖNDER'e teşekkürü bir borç bilirim. Tezim, sadece akademik desteğini değil aynı zamanda dostluğunu ve sevgisini her zaman hissettiğim benim için akademik hayatımın en büyük şansı olan Dr. Banu Şebnem ÖNDER'in büyük katkıları ile gerçekleştirilmiştir.

Akademik bilgi birikimine olan hayranlığımın büyük olduğu, evrimsel biyoloji çalışmalarına olan ilgimi fark etmemi sağlayan, tezimin temellerinin oluşmasında ve şekillenmesinde büyük katkısı bulunan Doç. Dr. Ergi Deniz ÖZSOY'a teşekkür ederim.

Bilgi birikimlerini ve güler yüzlerini esirgemeyen, destekleriyle her zaman yanımda sevgili hocalarım Prof. Dr. Hacer ÜNLÜ ve Uzman Dr. Güzin EMECEN'e çok teşekkür ederim. Değerli bilimsel görüşlerini paylaşarak desteğini esirgemeyen Dr. Özge ERİSÖZ KASAP'a teşekkür ederim.

Birlikte çalışmaktan inanılmaz keyif aldığım, güler yüzü, dostluğu, arkadaşlığı ile yüksek lisansımın en büyük kazancı olan Pınar GÜLER'e sonsuz teşekkür ederim. Canım dostumun tez çalışmalarında benim kadar büyük emeği bulunmaktadır. Her şeyin en güzelinin gelecekte onunla olmasını dilerim.

Her zaman yanımda olan çalışkan, yardım sever ve çok kıymetli Can KOŞUKÇU'ya birlikte çalışmaktan mutluluk duyduğum, hiçbir zaman yardımlarını esirgemeyen Bahar PATLAR, Özge SEZER, Hadi ESHRAGHİ ve Alper ORHAN'a teşekkür ederim.

Tezime yaptıkları katkılarından dolayı sayın jüri üyeleri, Prof. Dr. Selim Sualp ÇAĞLAR, Prof. Dr. Bülent ALTEN, Prof. Dr. İrfan KANDEMİR, Yrd. Doç. Dr. Hakan GÜR'e çok teşekkür ederim.

Yüksek lisans hayatımı daha güzel hale getiren, desteklerini her daim hissettiğim, güzel insanlara, canım arkadaşlarıma sonsuz teşekkür ederim. İyi ki varsınız.

İyi, kötü her anımda benimle olan, benim için çok değerli Emrah YILMAZ'a çok teşekkür ederim.

En önemlisi başta annem Selma AYHAN ve babam Yüksel AYHAN olmak üzere tüm aileme desteklerinden dolayı sonsuz teşekkür ederim.

İÇİNDEKİLER

	<u>Sayfa</u>
ÖZET	i
ABSTRACT	iii
TEŞEKKÜR	v
İÇİNDEKİLER	vi
ŞEKİLLER DİZİNİ	viii
Sayfa.....	x
1. GİRİŞ	1
2. GENEL BİLGİ	2
2.1 Yaşam Öyküsü Karakterlerinin Evrimi.....	2
2.2 Dar Anlamlı Kalıtsallık ve Evrimleşebilirlik	15
3. MATERYAL VE METOD	19
3.1 Arazi Çalışmaları	19
3.1.1 Çalışma Alanı : Fırtına Vadisi.....	19
3.1.2 Örneklerin Toplanması	19
3.2 Laboratuvar Çalışmaları.....	20
3.2.1 İzosoyların (Isofemale Line) Türetilmesi	20
3.2.2 Kullanılan Soylar ve Soy Hatlarının Kültürü	20
3.2.3 Kendileştirmenin Doğrulanması.....	21
3.2.3.1 Kanat Uzunluğu Ölçümleri.....	22
3.2.3.2 Duyu Kılı Sayımı	23
3.2.4 Besin Kısıtlaması	25
3.2.5 Gelişim Süresi Deneyi	25
3.2.6 Hayatta Kalma Deneyi.....	26

3.2.7	Yumurta Verimi Deneyi.....	26
3.2.8	Açlık Direnci Deneyi	27
3.3	İstatistiksel Analizler	27
4.	BULGULAR	30
4.1	Kendileşmenin Test Edilmesi.....	30
4.2	Yaşam Öyküsü Karakterlerinin Ölçülmesi	32
4.2.1	Gelişim Süresi	32
4.2.2	Hayatta Kalma Başarısı.....	35
4.2.3	Dişi Yumurta Verimi	37
4.2.4	Açlık Direnci	40
4.3	Yaşam Öyküsü Karakterlerinin Dar Anlamlı Kalıtsallıkları.....	43
5.	SONUÇ VE TARTIŞMA	52
6.	KAYNAKLAR.....	63
	ÖZGEÇMİŞ.....	73

ŞEKİLLER DİZİNİ

Sayfa

Şekil 2.1. Disposable soma teorisi, Y modellemesi [9].	4
Şekil 2.2. Hayatta kalma ile yumurta verimi arasındaki negatif korelasyonun (trade-off) gösterilmesi [15].	4
Şekil 2.3. Üretkenlik ile hayatta kalma arasındaki kaynak dağılımı [15].	4
Şekil 2.4. Genotip çevre etkileşimi sonucu gözlenebilen cevaplar [15].	7
Şekil 2.5. Değişen sıcaklığa bağlı olarak <i>Drosophila melanogaster</i> 'in vücut büyüklüğü açısından fenotipik esnekliği [15].	7
Şekil 2.6. Çevresel değişime bağlı olarak fenotipik karakterlere ait değerlerin gelişimsel kararlılık ve gelişimsel esneklik kapasitesine göre değişiminin şematik gösterimi [53].	9
Şekil 2.7. <i>Drosophila melanogaster</i> 'de besine bağlı ortalama ömür uzunluğu üretkenlik gösterimi [79].	14
Şekil 2.8. Dört karakter için kümülatif frekans dağılımı. (Y=Yaşam öyküsü karakterleri, D= Davranış karakterleri, F=Fizyolojik karakterler, M=Morfolojik karakterler) [102].	18
Şekil 3.1. <i>Drosophila melanogaster</i> yaşam döngüsü.	21
Şekil 3.2. <i>Drosophila melanogaster</i> kanat görüntüsü.	23
Şekil 3.3. <i>Drosophila melanogaster</i> abdominal bölge sternit ve duyu kılı görünümü.	23
Şekil 3.4. Tez kapsamında gerçekleştirilen kendileşme deney düzeneğinin şematik olarak gösterimi.	24
Şekil 3.5. <i>Drosophila melanogaster</i> gelişim dönemlerinin gösterimi. Birinci larval dönem (L1), ikinci larval dönem (L2), üçüncü larval dönem (L3), pupa (P), ergin (E) olarak gösterilmiştir.	26
Şekil 4.1. Besin tipine bağlı olarak gelişim süresi gösterimi [46].	33
Şekil 4.2. Kısıtlı ve standart besiyerinde larvadan ergine ortalama gelişim süreleri (saat) ve %95 güven aralıkları	34
Şekil 4.3. Soy hatlarının standart ve kısıtlı ortamda a) larvadan pupaya, b) pupadan ergine yaşayabilirlik verileri.	36
Şekil 4.4. Standart besi ortamında 10 soy hattına ait dişilerin ortalama yumurta verimi. ...	38
Şekil 4.5. Kısıtlı besin ortamında 10 soy hattına ait dişilerin ortalama yumurta verimi.	39

Şekil 4.6. a) Gelişimini kısıtlı ve standart besinde geçirmiş erkek bireylerin ortalama açlık direnci.b) Gelişimini kısıtlı ve standart besinde geçirmiş dişi bireylerin ortalama açlık direnci.....42

ÇİZELGELER DİZİNİ

Sayfa

Çizelge 3.1. Deneyde kullanılan soy hatlarının toplandığı bölgenin genel özellikleri.	19
Çizelge 3.2. Standart ve kısıtlı besiyeri bileşenleri.	25
Çizelge 4.1. Her izosoy hattı için baba ve erkek yavru kanat uzunluklarına ve duyu kılı sayılarına ait korelasyon katsayıları (r).	31
Çizelge 4.2. Kendileşme deneyi sonrası seçilen 10 soy hattının korelasyon katsayıları (r).	32
Çizelge 4.3. Standart besinde her soy hattına ait larvadan pupaya (L-P), pupadan ergine (P-E) ve larvadan ergine (L-E) ortalama (\bar{x}) gelişim süreleri \pm standart hata değerleri (S.H.) ve Varyasyon Katsayılarını (CV) gösteren çizelge.	32
Çizelge 4.4. Kısıtlı Besinde her soy hattına ait larvadan pupaya (L-P), pupadan ergine (P-E) ve larvadan ergine (L-E) ortalama (\bar{x}) gelişim süreleri \pm standart hata değerleri (S.H.) ve varyasyon katsayılarını (CV) gösteren çizelge.	33
Çizelge 4.5. Standart besin ortamında larvadan pupaya ve pupadan ergine hayatta kalma yüzdeleri, standart hata (S.H.) değerleri ve varyasyon katsayıları (CV).	35
Çizelge 4.6. Kısıtlı besin ortamında larvadan pupaya ve pupadan ergine hayatta kalma yüzdeleri ve standart hata (S.H.) değerleri ve varyasyon katsayıları (CV).	36
Çizelge 4.7. Standart ve kısıtlı besin ortamında her soy hattına ait dişilerin günlük yumurta veriminin ortalama (\bar{x}), standart hata (S.H.) değerleri ve varyasyon katsayısı (CV).	38
Çizelge 4.8. Standart besin ortamında gelişimini tamamlamış dişi ve erkek bireylerin saat olarak açlık direnci ortalamaları (\bar{x}), standart hata (S.H.) değerleri ve varyasyon katsayıları (CV)	40
Çizelge 4.9. Kısıtlı besin ortamında gelişimini tamamlamış dişi ve erkek bireylerin saat olarak açlık direnci ortalamaları (\bar{x}), standart hata (S.H.) değerleri ve varyasyon katsayıları (CV)	41
Çizelge 4.10. Gelişim süresi dar-anlamlı kalıtsallık hesaplamasında kullanılan varyans bileşenlerinin elde edildiği ANOVA sonuçları.	44
Çizelge 4.11. Hayatta kalma dar-anlamlı kalıtsallık hesaplamasında kullanılan varyans bileşenlerinin elde edildiği ANOVA sonuçları.	44
Çizelge 4.12. Dişi yumurta verimi dar-anlamlı kalıtsallık hesaplamasında kullanılan varyans bileşenlerinin elde edildiği ANOVA sonuçları.	45

- Çizelge 4.13.** Açlık direnci dar-anlamlı kalıtsallık hesaplamasında kullanılan varyans bileşenlerinin elde edildiği ANOVA sonuçları.46
- Çizelge 4.14.** Standart ve kısıtlı besin ortamında larvadan pupaya, pupadan ergine ve larvadan ergine gelişim sürelerinin varyans komponentleri, kalıtsallık değerleri, eklemeli genetik varyasyon katsayısı ve evrimleşebilirlik değerleri.46
- Çizelge 4.15.** Standart ve kısıtlı besin ortamında larvadan pupaya, pupadan ergine hayatta kalma başarısının varyans komponentleri, kalıtsallık değerleri, eklemeli genetik varyasyon katsayısı ve evrimleşebilirlik değerleri.47
- Çizelge 4.16.** Standart ve kısıtlı besin ortamında 12 günlük, ilk 6 ve son 6 günlük, ilk 3 ve son 9 günlük dişi yumurta veriminin varyans komponentleri, kalıtsallık değerleri, eklemeli genetik varyasyon katsayısı ve evrimleşebilirlik değerleri.47
- Çizelge 4.17.** Standart ve kısıtlı besin ortamında gelişen bireylerin açlık direnci verilerinin varyans komponentleri, kalıtsallık değerleri, eklemeli genetik varyasyon katsayısı ve evrimleşebilirlik değerleri.48
- Çizelge 4.18.** Gelişim süresi, yaşayabilirlik, yumurta verimi, açlık direnci deneylerinde standart (S) ve kısıtlı (K) besi ortamında dar-anlamlı kalıtsallık (h^2) değerleri49

SİMGELER VE KISALTMALAR

Kısaltmalar

N	Örneklem sayısı
\bar{x}	Örneklem ortalaması
S.H.	Standart Hata
P	İstatistiksel anlamlılık değeri
ANOVA	Varyans Analizi (Analysis of Variance)
V_b	Gruplar Arası Varyans (Between-Group Variance)
V_w	Grup İçi Varyans (Within-Group Variance)
V_A	Eklemeli Genetik Varyans (Additive Genetic Variance)
V_E	Çevresel Varyans (Environmental Variance)
V_G	Genetik Varyans (Genetic Variance)
V_P	Fenotipik Varyans (Phenotypic Variance)
h^2	Dar-Anlamlı Kalıtsallık (Narrow-Sense Heritability)
r	Korelasyon Katsayısı (Coefficient of Correlation)
F	Kendileşme Katsayısı (Inbreeding Coefficient)
L1	Birinci Larval Periyod
L2	İkinci Larval Periyod
L3	Üçüncü Larval Periyod
P	Pupa
E	Ergin
L-P	Larvadan Pupaya Gelişim Dönemi

L-E	Larvadan Ergine Gelişim Dönemi
P-E	Pupadan Ergine Gelişim Dönemi
Dtime	Gelişim Süresi
Grate	Büyüme Oranı
Asize	Ergin Vücut Büyüklüğü
CV	Varyasyon Katsayısı
CV_A	Eklemeli Genetik Varyasyon Katsayısı (Coefficient of Additive Genetic Variation)
$e_\mu (I_A)$	Evrimleşebilirlik (Evolvability)

1. GİRİŞ

Yaşam öyküsü karakterleri temel olarak organizmanın yaşam döngüsünü ve bu döngülerin değişen çevre koşulları karşısında oluşturdukları uyumsal stratejileri konu edinmektedir. Üreme başarısı ve hayatta kalma iki önemli yaşam öyküsü karakteridir. Bu karakterler organizmanın çevresine olan uyum başarısını belirlediğinden bu özelliklerin değişen çevre şartlarına karşı gösterdikleri farklı stratejiler evrimsel biyolojinin önemli çalışma konularından biri olmuştur.

Uyum başarısı bileşenlerinden olan gelişim zamanı, yaşlanma ve üreme başarısı yaşam öyküsü karakterlerinin türe özgü ya da genel nitelikli evrimsel hipotezler çerçevesinde çalışılması, uygun model organizmaların varlığını gerektirmektedir. Bu tez kapsamında çalışılan *Drosophila melanogaster* (meyve / sirke sineği) ise populasyon genetiği çalışmalarında sıkça kullanılan ideal bir model organizmadır. *D. melanogaster* populasyonlarının kullanılmasıyla, uyum başarısı bileşenlerinin değişkenliğini ortaya koymak mümkündür.

Bu çalışmada, bir çevresel stres faktörü olarak besin kısıtlanması ele alınmıştır ve besin ortamının izosoylarda (tek bir dişiden gelen ve kendi içinde genetik olarak homojen soy hatları) önemli yaşam öyküsü karakterleri olan gelişim süresi, hayatta kalma başarısı, dişi yumurta verimi ve açlık direnci üzerine etkileri araştırılmıştır. Tezin hedefi, uyum başarısı üzerinde oldukça etkili olduğu bilinen bu karakterlerin, genotipik ve fenotipik varyanslarının iki farklı besin tipinde (standart ve kısıtlı) nasıl değiştiğinin ortaya konmasıdır. Bu çerçevede, temel soru eklemeli genetik varyansın bir fonksiyonu olan dar-anamlı kalıtsallık (h^2) değerlerinin normal ve stres koşulları altında nasıl değişeceğidir. Evrimsel süreçte bir karakterin stresten nasıl etkilendiğinin yanı sıra karakterin kalıtılabilirliğinin önemi de büyüktür. Kalıtsallık çalışması ile, ilgili karakterler açısından bir sonraki nesile yapılan katkının ortaya konması amaçlanmıştır. Bu yolla kalıtsallık değerlerinin normal ve stres koşulları altında nasıl değiştiği ve hangi yaşam öyküsü karakterlerinin kalıtsallığının besin stresinden daha çok etkilendiği sorularına yanıt aranmıştır. Ayrıca, evrimleşebilirlik değerlerinin de hesaplanması ile araştırılan karakterlerden hangisinin doğal seçilime cevap oluşturabilme potansiyelinin daha yüksek olduğu ve bunun çevre stresi altında nasıl değiştiğinin ortaya konması temel hedeftir.

2. GENEL BİLGİ

2.1 Yaşam Öyküsü Karakterlerinin Evrimi

“Öldürmeyen şey, güçlü kılar.” Friedrich Wilhelm Nietzsche.

Yeryüzü birçok farklı canlı türüne ve bu türlerin kendi populasyonları içinde birçok karakter açısından çok fazla çeşitliliğe sahiptir. Dünya üzerinde, farklı fizyolojilere, boyutlara, yaşam öyküsü karakterlerine sahip çok sayıda organizma yaşamaktadır. Evrimsel biyoloji bu çeşitliliğin nasıl ortaya çıktığı ve nasıl evrimleştiği sorularına cevap aramaktadır [1, 2].

Yaşam öyküsü karakterlerinin evrimi araştırmaları, organizmanın temel fenotipik özellikleri ile doğum oranı, yaşa bağlı üreme başarısı, yaşa bağlı ölüm oranı, gelişim süresi gibi yaşam döngüsü karakterlerini ve bu karakterlerin değişen çevre şartları karşısında hayatta kalabilme ve üreme başarısını hangi seçilimsel stratejilerle optimize ettiği üzerine yoğunlaşmaktadır [3].

Klasik yaşam öyküsü karakteri çalışmaları Stearns [4] tarafından 1992’de şöyle sıralanmıştır;

- Doğum oranı
- Büyüme örüntüsü
- Eşeyssel olgunluk yaşı ve büyüklüğü
- Yaşa ve büyüklüğe bağlı üreme başarısı
- Yaşa ve büyüklüğe bağlı ölüm oranı
- Ömür uzunluğu

Bugün klasik yaşam öyküsü karakterleri çalışmalarının kapsamı genişletilmiş ve bu karakterlere ek olarak uyum başarısını doğrudan ya da dolaylı yoldan etkilediği bilinen morfolojik, fizyolojik ve davranışsal karakterler de yaşam öyküsü karakteri şemsiyesi altına alınmıştır.

Yaşam öyküsü karakterleri, doğal seçilimin etkisi ile şekillenmektedir. Darwin “*On the Origin of Species by Means of Natural Selection*” (Türlerin Kökeni) kitabında [5] doğal seçilimin etki ettiği iki temel bileşen olarak; *hayatta kalma* ve *üreme başarısına* işaret etmiştir. Bu iki karakter aynı zamanda canlının doğaya olan uyum başarısının göstergesi olduğundan populasyon çalışmalarında büyük öneme sahiptir.

Bir organizma, çevresine olan uyumunu (fitness) arttırabildiği ölçüde hayatta kalabilmektedir. Organizmanın uyumu, büyüme, üretkenlik ve ömür uzunluğu gibi parametreler için enerji alım ve enerji dağıtım stratejilerini optimum hale getirebilmesi ile gerçekleşmektedir.

Üretkenlik, gelişim süresi ve ömür uzunluğu gibi karakterler organizmanın temel yaşam öyküsü parametreleridir. Bu parametreler bize bireylerin yaşadıkları çevreye olan uyumunu göstermekte ve populasyonun büyüme oranı hakkında bilgi sahibi olmamızı sağlamaktadır [6].

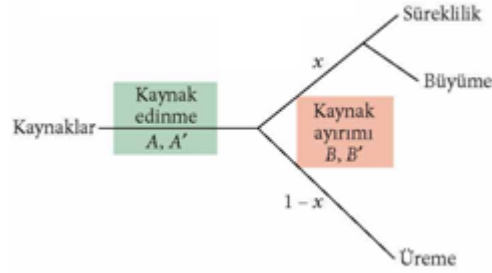
Yaşam öyküsü karakterleri karmaşık, demografik yapı tarafından şekillenen, kantitatif olarak kalıtılan ve çok genli (poligenik) karakterlerdir [7]. Bugün yapılan çalışmalarla, kantitatif genetik, doğal/yapay seçilim ve fenotipik varyasyon kullanarak yaşam öyküsü stratejileri hakkında açıklama getirilmeye çalışılmaktadır.

Yaşam öyküsü bir canlının doğumundan ölümüne kadar olan yaşa bağlı gelişim, üreme, hayatta kalma ve ölüm gibi özelliklerinin tamamını kapsamaktadır. Yaşam öyküsü çalışmalarının temel amaçları; evrim, ekolojik değişimler karşısında organizmanın genlerini bir sonraki kuşağa aktarma başarısını nasıl şekillendirdiğini ortaya koymak ve doğal seçilimin üreme başarısını arttırma stratejilerinin diğer yaşam öyküsü karakterlerini nasıl ve neden etkilediğini anlayabilmektir.

Doğal seçilimin bir sonucu olan yaşam öyküsü karakterleri, mevcut varyasyonu açıklamanın yanı sıra bu karakterlerin nasıl şekillendiğini ve karakterler arasındaki uzlaşıları (trade-off) da açıklamamızı sağlamaktadır [3].

Organizma doğada kısıtlı kaynaklara sahiptir. Bu durum enerjinin yaşam öyküsü karakterleri arasında yer değiştirmesine bir anlamda ödün bedel ilişkisine sebep olmaktadır. Değişen çevre şartları ya da organizmanın yaşam evresi enerjinin bir yaşam öyküsü karakterinden diğerine kaymasına sebep olabilmektedir. Bu durum 1979 yılında Kirkwood ve Holliday tarafından “*disposable soma*” teorisi ile açıklanmıştır [8]. Bu teoriye göre, kaynak (enerji) dağılımı vücut hücreleri ile üreme hücreleri arasında olmaktadır. Eğer enerji organizmanın büyüme, süreklilik, onarımda görevli soma hücrelerinden alınıp üremeye yönlendirilirse o canlının üreme başarısı (örneğin; ürettiği yumurta sayısı) artarken ömür uzunluğu, hayatta kalma gibi yaşam öyküsü karakterleri azalmaktadır (Şekil 2.1). Bu teorinin genetik temelleri, üreme genlerinin ve hücresel işlev

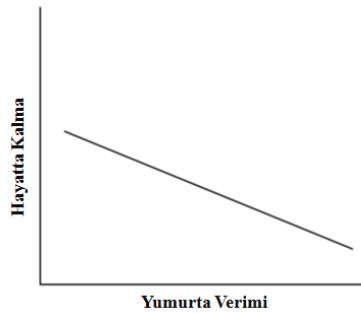
gören genlerin pleiotropik genler olması ile açıklanmaktadır. Yani aynı gen grupları iki karakter üzerine de etki etmektedir.



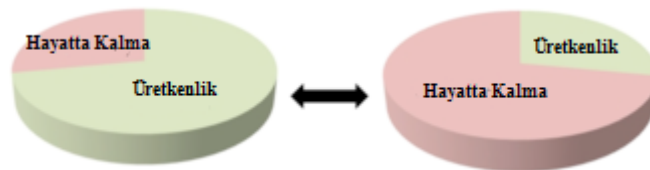
Şekil 2.1. Disposable soma teorisi, Y modellemesi [9].

Yaşam öyküsü karakterleri arasındaki uzlaşma ilişkileri, maliyeti en düşük şekilde ortama en iyi uyum sağlayabilecek en avantajlı olan karaktere yönelir. Eğer karakterler arasında bir negatif korelasyon yoksa tüm karakterler, doğal seçilimin bir sonucu olarak uyumu yükseltecek şekilde aynı yönde artış ya da azalış eğilimi gösterir. Bununla birlikte, yapılan çalışmalar, birçok yaşam öyküsü karakterinin birbiri ile ilişkili olduğunu ve birçok karakterin arasında uzlaşma ilişkisi olduğunu gösterilmiştir [10].

Üreme ve ömür uzunluğu arasındaki negatif korelasyon farklı türlerle yapılan birçok çalışma ile ortaya konulmuştur [4, 11 - 14]. (Şekil 2.2, Şekil 2.3).



Şekil 2.2. Hayatta kalma ile yumurta verimi arasındaki negatif korelasyonun (trade-off) gösterilmesi [15].



Şekil 2.3. Üretkenlik ile hayatta kalma arasındaki kaynak dağılımı [15].

Yapılan birçok çalışmaya rağmen yaşam öyküsü karakterleri arasındaki Y modellemesine dayanan uzlaşma ilişkisi hala tam olarak açıklanamamış değildir.

Yaşam öyküsü karakterleri ile yapılan birçok çalışma, bu karakterlerdeki genetik varyasyonun morfolojik özellikler gibi nötral karakterlere göre daha düşük düzeyde olduğunu göstermiştir [16]. Yaşam öyküsü karakterlerinin sahip olduğu genetik varyasyonun düşük olması, bu karakterlerin uyum başarısını en yüksek düzeye çıkarabilmesi için yüksek seçim baskısı altında olmalarından kaynaklanmaktadır. Bu karakterlerin genetik varyasyonu genelde düşük olmasına rağmen hala birçok popülasyonda mevcuttur. Varyasyonun varlığı mutasyon-seçilim dengesi, yaşam öyküsü karakterleri arasındaki negatif korelasyonlar ve dengeleyici seçim ile açıklanmaktadır [17]. Dengeleyici seçim içinde öne çıkan senaryo, çevresel değişkenlere bağımlı overdominansidir. Bu durumda çevresel varyasyon yaşam öyküsü karakterlerini etkilemekte ancak tüm genotipler aynı şekilde ve aynı oranda etkilenmemektedir. Örneğin, bir genotip bir çevrede başarılı iken diğer çevrede aynı oranda başarılı olamayabilir. Çevresel koşulların, genotipin doğaya olan uyumuna etkisi yaşam öyküsü karakterleri için genetik varyasyonun korunması anlamına gelmektedir [3].

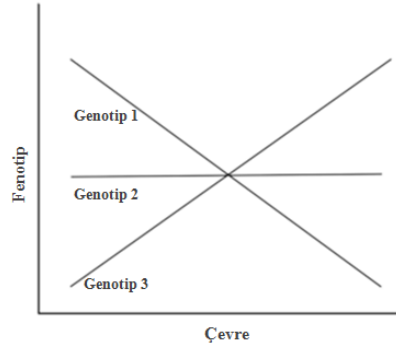
Yaşam öyküsü karakterleri için genetik çeşitliliğin varlığı ve çevresel koşulların değişiminden etkilendikleri birçok çalışma ile ortaya konulmuştur [16, 18]. Bu karakterleri etkileyen temelde üç çevresel değişken bulunmaktadır; fotoperiyod, sıcaklık ve besin. Fotoperiyodun birçok organizmada gelişim süresi ve üreme zamanı üzerine etki ettiği birçok çalışmada gösterilmiştir [19]. Sıcaklık özellikle soğuk kanlı canlılarda etkisini daha yoğun biçimde göstermekte ve gelişim süresi, üretkenlik, ömür uzunluğu gibi karakterleri etkilemektedir. Son olarak besinin yaşam öyküsü karakterlerine olan etkisi üzerine birçok araştırma bulunmaktadır.

Çevresel stres tanımlarına evrimsel ekoloji çerçevesinde bakacak olursak, 1989 yılında Koehn ve Bayne tarafından yapılan stres tanımı “organizmanın doğaya olan uyum başarısını düşüren her türlü çevresel değişim” şeklindedir [20]. Benzer şekilde Hoffman ve Parsons 1991 yılında stresi, biyolojik sistemde zararlı olan bir değişim yaratan, çevresel faktör olarak tanımlamışlardır [21]. Bu tanımlar bağlamında, stres sonucu oluşan uyum başarısı düşüşü; organizma ve popülasyon tarafından genetik ve fenotipik olarak cevap oluşturularak tamponlanmaktadır. Yani evrimsel adaptif mekanizmalar stresin yıkıcı etkisini ortadan kaldıracak şekilde karakterleri biçimlendirmektedir [22].

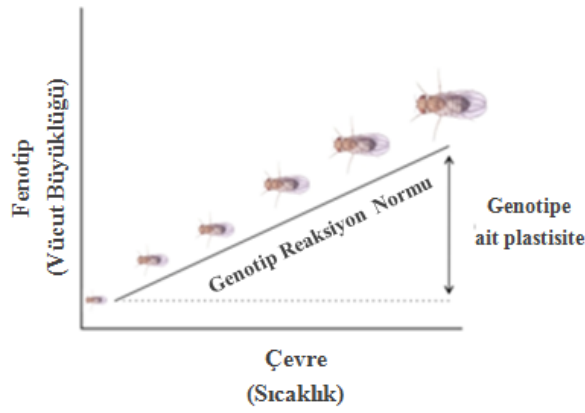
Burada gen-çevre etkileşiminin önemi ortaya çıkmaktadır. Tek bir gen çevresel faktörlerin etkisi ile birçok fenotip oluşturabilmektedir. Çok genli özellikler içinse bu süreç, gen-gen ve gen-çevre etkileşimleri ile açıklanmaktadır (Şekil 2.5) Değişen çevre koşulları gen ifadesinin; ifade düzeyini, ifade edilme süresini ve ifade edilme yerini etkileyebilmekte, böylece organizmanın fenotipi üzerinde kritik sonuçlar doğurabilmektedir. Ancak farklı çevrelere karşı üretilen cevap gelişimsel ve jüvenil evrelerde seçim süzgeçlerinden geçerek evrimsel olarak uyum başarısına katkı sağlayabilecek şekilde biçimlenmektedir.

Her organizmanın farklı karakter için gösterdiği fenotipik cevap aynı değildir. Bu durum, o canlının ilgili karakter için sahip olduğu fenotipik esnekliğine bağlı olarak değişmektedir. *Fenotipik esneklik* (fenotipik plastisite), genotipin değişen çevre şartları altında farklı fenotipler üretebilme kapasitesidir [23] (Şekil 2.5). Organizma, değişen çevresel varyasyona fenotipik esneklik potansiyeline bağlı olarak morfolojik, fizyolojik, davranışsal karakterleri değiştirerek cevap oluşturur. Genetik cevabın değişen çevre koşulları altında oluşturduğu fenotipik karakterler matematiksel olarak *reaksiyon normu* fonksiyonları ile açıklanmaktadır. Örneğin Şekil 2.4’de değişen sıcaklığa bağlı olarak *D. melanogaster* ‘de artan vücut büyüklüğünün fenotipik esnekliği verilmiştir.

Yaşam öyküsü karakterleri çoğunlukla çevresel değişkenlerden (sıcaklık, besin, predatör) etkilenir. Yaşam öyküsü karakterlerinde görülen bu esnekliğin evrimsel biyoloji açısından üç temel önemi bulunmaktadır. Bunlardan ilki; bir yaşam öyküsü karakteri için esneklik, genetik cevabı etkileyerek fenotipi oluşturduğundan ve karakterler arasındaki genetik korelasyona etki ettiğinden farklı çevre şartları arasında genetik cevabın seçilimi üzerinde rol oynamaktadır. İkinci olarak, oluşturulmuş olan esneklik cevabı genotipler arasında adaptif bir farklılığa sahipse, seçim farklı çevre koşulları için uyumu en yüksek olan optimum reaksiyon normunu gösteren genotipi seçecektir. Son olarak, çevresel etkiler sonucu indüklenmiş esneklik, homeostatik olarak tamponlanarak bir karakter için artarken diğer bir karakter için azalarak uyum başarısını arttıracak şekilde biçimlenecektir [4, 23 - 27].



Şekil 2.4. Genotip çevre etkileşimi sonucu gözlenebilen cevaplar [15].



Şekil 2.5. Değişen sıcaklığa bağlı olarak *Drosophila melanogaster*'in vücut büyüklüğü açısından fenotipik esnekliği [15].

Çevresel stres fenotipik esneklik çalışmalarında sıkça kullanılmaktadır. Bu stres koşullarından, besin stresi organizma için kritik öneme sahip olan önemli çevresel bir stres koşuludur. Doğada enerji kaynakları kısıtlıdır ve canlılar doğal ortamlarında dönem dönem besin stresi ile karşı karşıya kalmaktadır. Besin stresini aşma kapasitesi, canlının dispersal yeteneği ve/veya strese karşı oluşturduğu fenotipik cevap ile ilişkilidir. Besin azaldığında ya da besin üzerine olan rekabet arttığında organizmanın bulunduğu çevreyi terk etme eğilimi artmaktadır. Canlının çevrede başka besin kaynağına yönelmesi dispersal yarı-çapına ve çevrede alternatif enerji kaynağı olup olmamasına göre değişmektedir. Bu ilişki kendi içinde uzlaşma içermektedir. Dispersal yeteneği daha düşük olan organizmalar ortamı değiştirmek yerine, popülasyon dinamiklerini değiştirerek ortama olan uyumlarını arttırma yoluna giderler. Bunlar yaşam öyküsü karakterlerinin değişimini de içermektedir. Ömür uzunluğu, yaşayabilirlik, gelişim süresi, yumurta verimi gibi karakterler ortamda besin olup olmamasına göre ve organizmanın fenotipik esnekliğine bağlı olarak şekillenmektedir [28 - 32].

Laboratuvar ortamında besin kısıtlamasına bağı yaşam öyküsü karakterlerindeki deęişim ilk defa 1935 yılında McCay ve arkadaşları tarafından ortaya konmuştur [33]. McCay ve arkadaşları, fareler ile yaptıkları çalışmada besin miktarı ile ömür uzunluğu arasında ilişki olduğunu göstermişlerdir. Bu çalışma ile az besinle beslenen farelerin ömür uzunluğunda artış olduğu bulunmuştur. Bu çalışmayı takiben besin kısıtlamasının ömür uzunluğunu arttırdığı maya [34, 35], nematod [36], meyve sineği [37, 38], fare [39], köpek [40] ve primatlarda [41, 42] gösterilmiştir. Bu mekanizmanın birçok taksonda korunmuş olması konvergent evrime örnek olarak gösterilmektedir [43].

Akademik olarak besin kısıtlamasının ömür uzunluğuna etkisini ilk gösteren McCay olsa bile tarihte bu ilişkiyi ondan daha önce dile getirenler bulunmaktadır. 1464’de İtalya’da doğmuş olan Luigi Carnaro yazdığı “*La Vita Sorba*” (Uzun Yaşama Sanatı) kitabı ile az beslenmenin ömür uzunluğunu arttıracığını söylemiş. Bunu hayata geçirdiğinden olsa gerek Avrupa’da o dönem ortalama ömür uzunluğu 30 iken Luigi 102 yaşına kadar yaşamıştır [44]. Henüz insanlar için besin kısıtlaması ile ömür uzunluğu ilişkisi tam olarak gösterilememiş olsa bile besinin sadece ömür uzunluğu değil, yumurta verimi, gelişim süresi, vücut büyüklüğü, yaşayabilirlik gibi birçok yaşam öyküsü karakteri üzerinde etkili olduğu yapılan birçok çalışma ile ortaya konulmuştur [32, 45, 46].

Besin kısıtlaması çalışmalarında kritik olan kısıtlanacak besin miktarının ve tipinin belirlenmesidir. Deneyde kullanılan besin miktarı bir ön çalışmaya dayanmıyor ise aslında o canlı için kısıtlanmış bir ortam oluşturamayabilir. Benzer şekilde kontrol grubunun zengin besin içermesi, temel hedef iken özellikle memeli çalışmalarında besin bolluğu obeziteye sebep olarak yan etkiler ortaya çıkarabilmektedir [47]. Bu bağlamda, *D. melanogaster* için tüm laboratuvarlarda kullanılacak standart bir besin önerisi getirmek amacıyla Londra’da Bass ve arkadaşları *D. melanogaster*’de besin optimizasyon çalışması gerçekleştirmişlerdir [48]. Tez kapsamında kullanılan standart besin bu makalede önerilmiş olan optimum besindir. Yapılan diğer çalışmalarda ise kısıtlanacak olan besinin içeriği üzerine de yoğunlaşmış ve özellikle protein miktarının besin çalışmalarında kritik olduğu ortaya konmuştur [49]. Bu araştırmalara dayandırılarak, tez deneylerinde kullanılan kısıtlı besin grubu, standart besin grubunun protein miktarının kısıtlanmış biçimidir.

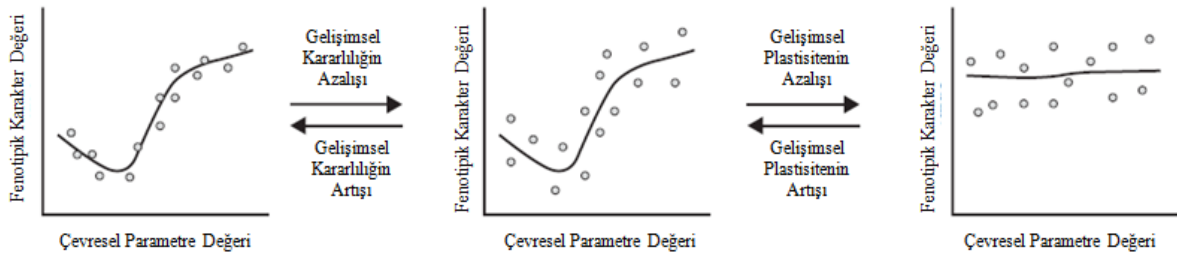
Gelişim süresi, organizmanın embriyodan ergin döneme ulaşmaya kadar geçen zamanı kapsamaktadır. Tüm organizmalarda gelişim süresi, canlının doğaya olan uyumu ile yakından ilişkilidir [4]. Özellikle *Drosophila* cinsi gibi ephemeral habitatlarda yaşayan

holometabol (tam başkalaşım geçiren) canlılarda gelişim süresi o canlı için daha kritik bir evrimsel öneme sahiptir. Stephan Jay Gould *Ontogeni ve Filogeni* kitabında “Ergin hale gelmek için geçen süre yaşam öyküsü stratejileri içinde birincil öneme sahiptir. Biz sadece gelişim süresinin morfolojik sonuçları üzerine değil aynı zamanda gelişim süresinin kendisine önem atfetmeliyiz.” demiştir [50].

Bir organizmanın doğaya olan uyum başarısı kritik olarak büyüme ve gelişim dönemine dayanmaktadır. Gelişim süresinin kısalması, eşeyssel olgunluğa daha çabuk ulaşarak jenerasyon süresini kısaltırken aynı zamanda predatör saldırılarına daha açık olan riskli ergin öncesi dönemi kısaltarak hayatta kalma başarısını arttırmaktadır. Öte yandan gelişim süresinin uzaması daha uzun büyüme süresi ve daha büyük vücut büyüklüğü anlamına gelmektedir ki bu durum eşleşme başarısını arttırarak erken dönem üreme başarısında artışa neden olmaktadır [4, 51].

Gelişim süresi, birçok gen tarafından kontrol edilen oldukça karmaşık bir karakterdir. Yapılan çalışmalar gelişim süresi ile birçok ergin yaşam öyküsü karakteri arasında negatif korelasyon olduğunu göstermiştir. Bu durum erken gelişim döneminde ifade olan genlerin ergin dönem karakterlerine pleiotropik etkisi olabileceğini göstermiştir [52].

Gelişim süresinin genetik mimarisinin ortaya konulması araştırmaları, sadece bu süreçte hangi genlerin katıldığını bulmak üzerine değil aynı zamanda gen ifadelerinin farklı çevresel etkenlere nasıl cevap verdiği üzerine de yoğunlaşmıştır (fenotipik esneklik). Şekil 2.6’da çevresel değişime bağlı olarak fenotipik karakterlere ait değerlerin gelişimsel kararlılık ve gelişimsel esneklik kapasitesine göre değişimi gösterilmektedir.



Şekil 2.6. Çevresel değişime bağlı olarak fenotipik karakterlere ait değerlerin gelişimsel kararlılık ve gelişimsel esneklik kapasitesine göre değişiminin şematik gösterimi [53].

Gelişim süresi özellikle holometabol canlılarda büyük öneme sahiptir. Evrimsel süreçte, ilkin böcekler ametabol (başkalaşım geçirmeyen) organizmalar iken daha sonra gelişimi görece daha karmaşık olan hemimetabol (yarı başkalaşım geçiren) canlılar evrimleşmişlerdir. Tam başkalaşım ise bundan yaklaşık olarak 300 milyon yıl önce

hemimetabol atadan evrimleşmiştir [54]. Holometabol canlılar ekolojik açıdan diğer başkalaşım geçiren canlılara göre daha avantajlılardır. Ametabol ve hemimetabol canlılarda nimf ile ergin aynı besin kaynağı için rekabet halindeyken holometabol organizmalarda larva ve ergin farklı nişlerde dağılım gösterebilmekte böylece kaynak rekabeti ortadan kalkmaktadır [55]. Bu bağlamda holometabol canlılarda gelişim süresi o canlının aynı zamanda niş değiştireceği süre anlamına geldiğinden önemi daha da büyüktür.

Aynı zamanda larval gelişim döneminde ergin birey özelliklerine ait birçok karakter şekillenmektedir. Ergin dönem vücut ve organ büyüklüğü, büyüme süresi ve oranı ile ilişkili mekanizmalar tarafından kontrol edilmektedir [46]. Roff tarafından 2000 yılında yapılan çalışma ile gelişim süresi, vücut büyüklüğü ve büyüme oranı arasındaki fonksiyon matematiksel olarak modellenmiştir [56]. Buna göre gelişim süresi (Dtime), büyüme oranı (Grate) ve ergin vücut büyüklüğü (Asize) arasındaki ilişki şu şekildedir;

$$V(Dtime) = V(Asize) + V(Grate) \pm 2 Cov(Asize, Grate) \quad (2.1)$$

Bu değişkenler aynı zamanda çevresel koşullardan da etkilenmektedir. Gelişim süresi çevresel koşullar tarafından düzenlenmekte ve bu düzenlenme organizmanın fenotipik esneklik düzeyine göre şekillenmektedir.

Yapılan birçok çalışma ile sıcaklık ve besin ile gelişim süresinin ilişkisi ortaya konulmuştur. Yüksek sıcaklık gelişim süresini kısaltarak daha küçük vücutlu bireylerin gelişmesine neden olur [57, 58]. Besin ile yapılan çalışmalarda ise besin kısıtlamasının gelişim süresinin uzamasına neden olduğu ortaya konmuştur [46, 59].

D. melanogaster'de beslenen enerji kaynağında bulunan protein miktarındaki artışın gelişim süresi ile negatif korelasyon gösterdiği ortaya konmuştur [60]. Larval dönemde ortamda yeterli protein kaynağının bulunmamasının larvadan pupaya geçiş süresini kritik olarak uzattığı bulunmuştur. Bu durum larvanın kritik vücut büyüklüğüne ulaşmadan pupasyona geçememesi ile ilişkilidir [46]. Larva yeterli proteini alarak belli bir büyüme oranına ulaşana kadar beslenme davranışını sürdürmektedir. Kısıtlı besin ortamında pupasyona geçişini sağlayacak kadar proteini alarak büyüme oranını bir seviyeye getirmek optimal besin ortamına göre daha uzun sürmektedir. Bu da gelişim döneminin özellikle larvadan pupaya geçiş periyodunu uzatarak gelişim süresinin artışına neden olmaktadır.

Gelişim döneminin diğer yaşam öyküsü karakterleri ile olan ilişkisi de araştırma konularından biri olmuştur. Gelişim dönemi ile ömür uzunluğu arasındaki korelasyon fare ve *D. melanogaster*'de gösterilmiştir [61, 62]. *D. melanogaster*'de larval yoğunluğa bağlı olarak, gelişim süresi ile ergin dönem ömür uzunluğu arasında pozitif korelasyon olduğu bulunmuştur [63].

Gelişim döneminin kritik olmasının bir diğer sebebi ise ergin öncesi dönemin yüksek seçim baskısı altında olmasıdır. Bu bağlamda gelişim dönemleri arası hayatta kalma başarısı organizma için büyük öneme sahiptir. Gelişim dönemlerinin tamamında hayatta kalabilen bireyler ergin hale gelebilmektedir. *D. melanogaster*'de özellikle larval periyod çevresel faktörlerden yüksek oranda etkilenmekte ve bu durum bireylerin yaşayabilirlikleri üzerinde kritik sonuçlar doğurmaktadır. Gelişim dönemi ve hayatta kalabilme başarısı ile gelişim süresi ve ömür uzunluğu arasındaki ilişki yapılan çalışmalarla gösterilmiştir. *D. melanogaster*'de ömür uzunluğu yüksek olan soy hatlarının düşük gelişim dönemi yaşayabilirlik değerine sahip olduğu ortaya konmuştur [64]. Yine *D. melanogaster* çalışmaları, gelişim süresi ile hayatta kalma başarısı arasındaki ilişkinin ortaya konulması amacıyla yapay seçim gerçekleştirilerek elde edilen gelişim süresi kısa soy hatlarının daha yüksek ergin öncesi yaşayabilirlik değerlerine sahip olduğunu göstermiştir [65].

Yaşam öyküsü teorisinin temel noktalarından biri doğal seçilimin üreme başarısını arttırmak için organizmayı nasıl şekillendirdiğine açıklama getirmektir [2, 4]. Bu çerçevede üreme mekanizmasının altında yatan üretkenliğin zamanlanması, üreme dönemi süresi, üreme oranı, yavru döl sayısı, yavru döl büyüklüğü, üretkenliğin yaşa bağlı değişimi gibi birçok parametre üreme başarısını anlayabilmek için kullanılan anahtarlardır.

Diptera (çift kanatlılar) takımının üyelerinde larval dönem beslenmesi, ergin dönem vücut büyüklüğünü etkileyerek üretkenlik üzerine etki etmektedir. Çevresel etkenler vücut büyüklüğü varyasyonunu uyararak dört üretkenlik parametresi üzerine etki etmektedir. Bunlardan ilki larval beslenmenin ovaryum büyüklüğü ve ovariol sayısı ile olan ilişkisidir. Ovariol sayısı ile üreme başarısı arasındaki pozitif korelasyon birçok Diptera takımı üyesi türde gösterilmiştir [66]. Benzer şekilde *D. melanogaster* popülasyonlarında, popülasyon içi ovariol sayısı varyasyonunun popülasyon verimliliği ile ilişkisi ortaya konmuştur [67] Hodin ve Riddiford yaptıkları çalışma ile *D. melanogaster* larval beslenmesi ile ovariol sayısındaki pozitif korelasyonu göstermişlerdir [18].

İkinci olarak, larval dönemde edinilen besin çoğu zaman ergin birey üreme başarısı için gereklidir. Larval dönem enerji alımı yüksek olan bireylerin ürettikleri yumurta sayısının fazla olduğu gösterilmiştir [68]. Bununla birlikte, larval dönem besin alımı ergin dönem vücut büyüklüğü ile ergin vücut büyüklüğü de ergin bireyin aldığı besin miktarı ile ilişkilidir. Alınan besin miktarı büyüklüğü ile ergin birey yumurta üretebilme başarısı arasındaki pozitif korelasyon gösterilmiştir. Ergin birey için besin büyüklüğü, bireyin tek seferde ulaşılabilir kaynağın büyüklüğünü belirlediğinden üreme ile ilişkilidir. Bunun örnekleri *Anopheles* cinsi sivrisineklerde ergin birey abdomen büyüklüğü ile ergin bireyin aldığı kan miktarı arasındaki ilişki ile gösterilmiştir [69].

Ayrıca *D. melanogaster* ile yapılan çalışmalar larval beslenmenin ergin birey vücut büyüklüğü üzerine etki ettiğini göstermiştir. Ergin birey dişi ve erkek vücut büyüklüğü eşeysel seçimi başarısını etkileyerek birey için üreme başarısının artışı yada azalışına sebep olmaktadır. Erkek vücut büyüklüğünün dişi eş seçilimi üzerinde etkili olduğu birçok çalışma ile ortaya konulmuştur [70]. Bu durum dişi yumurta verimini doğrudan etkilemektedir. Aynı şekilde iri vücut büyüklüğüne sahip erkek bireyler kısa bir zaman periyodunda birçok dişi ile eşleşebilme olanağına sahiptir. Böceklerde spermin sınırlı olduğu bilindiğinden [71, 72] dişi başına aktarılan sperm sayısı azalmaktadır. Bu durum erkek bireyin toplam üreme başarısını arttırırken dişi bireylerin potansiyel üreme başarısını düşürmektedir. Bununla birlikte küçük vücutlu erkeklerin daha uzun kopulasyon süresine sahip oldukları yapılan çalışmalarla gösterilmiştir [73, 74]. Uzun kopulasyon süresi daha fazla sperm aktarımı anlamına geldiğinden dişi verimliliğini arttırmaktadır.

Üreme başarısının kendi içindeki artış ve azalışının ele alınmasının yanı sıra diğer yaşam öyküsü karakterleri ile olan ilişkileri de incelenmektedir. Stearns [10] tarafından 1989'da bunlardan bir kaç şöyle sıralanmıştır;

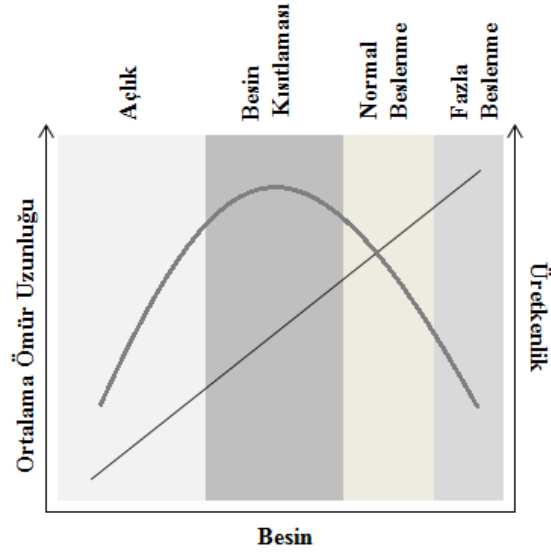
- Üreme oranı ve hayatta kalma
- Anlık ve gelecekteki üreme oranı
- Yavru döllerin sayısı ve büyüklüğü

Hayatta kalma, ömür uzunluğu gibi karakterler üreme ile negatif korelasyon gösteren yaşam öyküsü karakterleridir ve bu durum “üreme maliyeti” olarak adlandırılmaktadır [3]. Fizyolojik uzlaşmalar bir birey için geçerli olmakta ve enerji kaynağına bağlı olarak esnek cevap oluşturmaktadır [4]. Örneğin, bir organizma enerji kaynağının zengin olarak bulunduğu bir ortamdaysa anlık üreme oranını arttırarak gelecekteki kuşağa aktaracağı

genetik materyalin hayatta kalma ve üreme başarısına yatırım yapmaktadır. Besinin ortamda bulunmadığı durumda ise enerjisini üremeye harcamak yerine koruyarak, hayatta kalma oranını yükseltip kaynakların ileride artması ihtimaline yatırım yapmaktadır. Esnek cevap oluşturma yetisi organizmanın üreme oranını geçerli duruma göre şekillendirmesini sağlamaktadır. Bu fenotipik esnekliğin kendisi de evrimsel stratejinin ürünüdür. Bu durum anlık üreme başarısı ile gelecek üreme başarısı arasında bir uzlaşmaya sebep olmaktadır.

Aynı zamanda fizyolojik maliyetin hormonlar ve besine bağlı ağlardan etkilendiği çalışmalarla gösterilmiştir. Bu bağlamda fizyolojik maliyet besin edinme modellerine göre iki grupta incelenmektedir. Bunlardan ilki, “*income breeders*” adı verilen organizmanın enerji rezervine sahip olmadığı grubu içermektedir. Bu canlıların anlık üreme oranı tamamiyle anlık besin alımına bağlı olarak gerçekleşmektedir [75]. Herhangi bir besin deposu olmayan organizmaların yaşam öyküsü karakterleri arasındaki ilişki, bu canlıların anlık besin arama davranışına dayanmaktadır. Diğer taraftan “*capital breeders*” olarak adlandırılan canlılar stoklanmış enerji rezervlerine sahiptirler. Bu rezervler gelişimin herhangi bir evresinde kaynakların bol olduğu zaman oluşturulmuşlardır. Bu durumda üreme başarısı direkt olarak anlık enerji kaynaklarına bağlı değildir. Enerji rezervine sahip canlılarda yaşam öyküsü karakterlerine aktarılan kaynak stratejisi çok daha kompleksdir. Doğada bazı canlılar bu iki karakterin arasında olabilmektedir. Örneğin, *D. melanogaster* bir miktar enerji rezervine sahip olmasına rağmen, üreme aktivitesi dış kaynaklı enerji kaynaklarına oldukça bağımlıdır [76].

Besinin üreme başarısı üzerindeki rolü ortaya konmuş olmasına rağmen henüz diğer yaşam öyküsü karakterleri ile arasındaki tüm bağlantılar ayrıntılı olarak anlaşılabilmiştir [77]. Bu konuda elde edilen bilginin büyük çoğunluğu ömür uzunluğu ve üreme başarısı bağlantılı çalışmalardan gelmektedir. *D. melanogaster* çalışmaları besin ortamında bulunan protein (maya) miktarındaki artışının ömür uzunluğunun kısılması ve yumurta veriminin artışı ile sonuçlandığını göstermiştir (Şekil 2.7). Sükrozun (şeker) ise ömür uzunluğu üzerindeki etkisinin çok düşük olduğu gösterilmiştir [43, 78].



Şekil 2.7. *Drosophila melanogaster*'de besine bağlı ortalama ömür uzunluğu üretkenlik gösterimi [79]. Doğrusal gösterim üretkenliğe aitken çan eğrisi gösterimi ömür uzunluğunu temsil etmektedir.

Bir çevresel stres olarak açlık ve susuzluğa karşı gösterilen direnç ile yaşam öyküsü karakterlerinin ilişkisi de araştırma konularının bir dalını oluşturmaktadır. Açlık direnci ile birçok yaşam öyküsü karakteri arasında ilişkisi gösterilmiştir. Bunlardan ilki, *D. melanogaster* ergin birey vücut yağ oranı ile açlık direncinin pozitif korelasyonudur [80]. Canlı vücudundaki yağları açlık durumunda enerji kaynağı olarak kullanabilmekte böylece açlığa olan direnci artmaktadır. Dişi ve erkek *D. melanogaster* vücut yağ oranları farklı olduğundan açlık direnci eşeyssel farklılık göstermektedir ve yapılan çalışmalarla, dişilerin açlığa daha dirençli olduğu gösterilmiştir [81].

Açlık direncinde katkısı olduğu gösterilen diğer bir faktör vücut ağırlığıdır. Vücut yağ oranı ve vücut ağırlığı özellikle larval dönem beslenmesi ile ilişkili olduğundan besine erişimin özellikle larval dönemde önemi büyüktür. Benzer şekilde larval dönem beslenmeye bağlı gelişim süresi ile ergin dönem stres direnci arasındaki ilişki Andersen'in 2010 yılında yaptığı çalışma ile ortaya konmuştur. Andersen çalışmasında larval dönemde karbonhidrat ağırlıklı ya da protein ağırlıklı beslenmenin ergin dönemde sıcaklık ve susuzluk direnci ile korelasyonunu göstermiştir [82].

Birbirinden bağımsız olarak Chippindale ve Harsh tarafından yapılan çalışmalar gelişim süresi ile açlık direnci arasında doğrusal ilişki olduğunu göstermiştir. Yani organizma larval ve pupal gelişim süresini ne kadar uzun tutarsa ergin dönemde karşı karşıya kaldığı açlık durumuna o kadar direnç gösterebilmektedir [80, 83].

Larval dönemde karşılaşılan açlık ile ilgili çalışmalar, larvanın karşılaşılan açlığa karşı beyinden salgılanan insülin benzeri peptidler ile beslenme oranının düzenlendiğini göstermiştir [84].

2.2 Dar Anlamlı Kalıtsallık ve Evrimleşebilirlik

Evrimsel süreçte bir değişimin olabilmesi için, ilgili özelliğin doğal seçilime cevap oluşturabilmesi ve kalıtılabilir bir varyasyona sahip olması gerekmektedir [85]. Bir özelliğin dar-anlamlı kalıtsallığı, eklemeli genetik varyansın fenotipik varyansa oranı (V_A/V_P) olarak ifade edilmektedir [86].

Özelliklerin kalıtsallık değerlerinin sabit değerler olmadığı, gen frekans değişimleri ve çevresel koşullara göre değiştiği bilinmektedir [86]. Farklı çevrelerdeki genetik ve fenotipik varyasyonu bilmek, popülasyon dinamiklerini ortaya koymak ve evrimleşebilirlik potansiyelini ortaya koymak için önemlidir [21, 87, 88]. Bu bilgiler değişen çevre şartları altında popülasyon değişimlerini modelleyebilmemizi sağlamaktadır [89].

Son dönemde değişen çevre şartlarının kalıtılabilir varyasyonu nasıl etkilediği üzerine birçok tartışma bulunmaktadır. Bu tartışmalardan çoğu normal ve stres koşulları altında kalıtsallık değerinin artması veya azalması üzerine yoğunlaşmaktadır. Bu konuyu açıklayabilmek için üç temel hipotez ortaya atılmıştır. Bu hipotezlerden ilki, stres koşulları altında genetik varyasyonun mutasyon ve rekombinasyondaki artışa bağlı olarak artacağı yönündedir [85]. Genetik çeşitlilik kaynağı olarak mutasyon ve rekombinasyon, adaptasyon ve uzun dönem evrimsel değişimleri anlamak için önemli olsa da farklı çevre koşulları arasındaki kalıtsallık değeri farkını açıklamakta yetersiz kalmaktadır [86]. İkinci hipotez, farklı çevresel koşullar altında oluşan kalıtsallık farkının, seçilimin düşük uyum başarısına sahip alelleri popülasyondan elemesi sonucunda olduğu yönündedir. Bu hipotezin iki alternatif önerisi bulunmaktadır bunlardan birincisi; normal koşullar altında kalıtılabilir varyasyonun uyum başarısına bağlı olarak hızlı bir düşüş gösterdiği şeklindedir. Stres koşulları altında seçilimin aleller üzerinde etkisi sonucu düşük uyum başarısına sahip alellerin daha az etkili olacağı ve böylece kalıtılabilirliğin bu koşullar altında artacağı yönündedir [90].

İkinci alternatif ise mutasyon birikim teorisine dayanmaktadır [88]. Yapılan son çalışmalar zararlı mutasyonların özellikle stres koşulları altında etkilerini gösterdiğini ortaya koymuştur [91]. Öldürücü mutasyonlar normal koşullar altında seçilimin etkisi ile popülasyondan elenmektedirler ancak zararlı mutasyonların çoğu etkisini normal koşullar

altında göstermezken stres koşulları altında ifade olurlar [92]. Bu şekilde farklı çevre koşulları altında ifade olan zararlı mutasyonlar dolaylı yoldan kalıtsallık farkına neden olmaktadır.

Üçüncü ve son hipotez ise seçilimin normal koşullar altında ilgili özelliği tek bir yere kanalize ettiği temeline dayanmaktadır. Waddington [93] ve son dönemde Pal [94] tarafından önerilen modele göre seçim, çevresel koşullar değişip yeni adaptif alanlar oluşana kadar (normal koşullar altında) varyasyonu baskı altında tutmaktadır. Bu nedenle fenotipik varyasyon, genotipin oluşturduğu fenotipik cevap normal koşullar altında optimum koşullara kanalize olarak azalmaktadır. Farklı fenotipler ise stres koşulları altında açığa çıkma eğilimine girmektedir. Bu durum kalıtsallık değerleri arasında fark oluşmasına neden olmaktadır.

Bu üç hipotez de kalıtılabilirliğin stres koşulları altında artacağı yönünde görüş vermektedirler. Ancak bunun karşıtı olan hipotezler de bulunmaktadır. Bunlardan ilki; stres koşulları altında çevresel varyans artacağından kalıtılabilirliğin düşeceğini önermektedir. Bu hipotez tarım çalışmalarını dayanak almaktadır [95]. Değişen çevre şartları, çevresel varyansı o da fenotipik varyansı etkileyerek kalıtsallık üzerine etki etmektedir. Hipotez, stres koşulları altında evrimleşebilirlik görece sabitken, hem çevresel hem de fenotipik varyansın arttığını söylemektedir [86]. Conner [96] tarafından *Raphanus raphanistrum* bitkisi ile 2003 yılında yapılan çalışmada birçok karakteri için arazi ve sera ortamında bulunan bitkiler karşılaştırılmıştır. Bu çalışmada seranın standart ortam olduğu kabulüyle, eklemeli genetik varyansın stresli kabul edilen arazi ortamında azalırken çevresel varyansın arttığı bulunmuştur.

Dar anlamlı kalıtsallığın farklı çevresel koşullar altında değişimine diğer bir yaklaşım biçimi ise, seçilen özelliğe göre kalıtılabilirliğin normal ve stres koşulları altında değişebileceği yönündedir. Bu görüş, genotipin özellik esnekliği üzerindeki etkisinin, genotipin özelliğin ortalamasına olan etkisinden bağımsız olduğu kabulüne dayanır ve böylece kalıtsallık değişiminin tahmin edilemez olduğunu savunmaktadır [86].

Tüm bu hipotezlere bakıldığında kalıtılabilirliğin farklı çevre şartları altında değişimini tahmin etmenin birçok parametreye bağlı olduğu açıktır.

Kalıtılabilirliğe dair yapılan çalışmaların çoğu morfolojik çalışmalara dayanmaktadır. Stres koşullarının yaşam öyküsü karakterlerinin kalıtılabilirliğine dair yapılmış olan çalışmalar

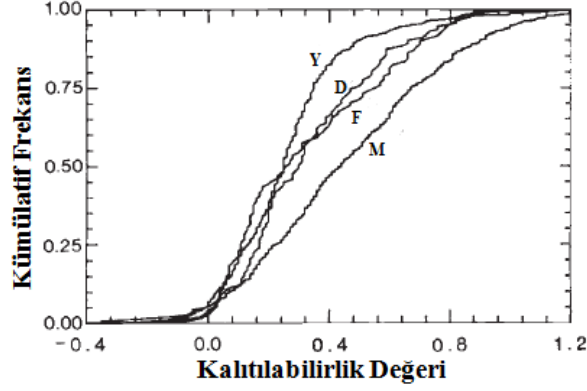
az olmasına rağmen farklı sonuçlar üretmişlerdir. *D. melanogaster* ile gerçekleştirilen gelişim süresi çalışması stres koşulları altında kalıtılabilirliğin düşüş gösterdiği yönündedir [97]. *Dysdercus fasciatus* ile yapılan yumurta verimi çalışması da benzer bir sonuç göstermiştir [98]. İki çalışmada da kalıtsallığın düşüşü genetik varyanstaki azalma ile ilişkilendirilmiştir. *Culex quinquefasciatus* ile gerçekleştirilen diğer bir kalıtsallık çalışması ise artan sıcaklığın fenotipik varyansı artırarak kalıtsallık değerinin düşüşüne neden olduğunu ortaya koymuştur [99].

Kalıtsallık çalışmaları bazı temel teknikler kullanılarak gerçekleştirilmektedir. Bunlar; ebeveyn-yavru regresyonu, tam ve yarı sib (kardeş) dizaynlardır. Tek bir dışıdan gelen yavruların jenerasyonlar boyunca kendi içinde eşleştirilmesi ile elde edilen soy hatları yani izodışı soy hatları populasyon genetiği çalışmalarında büyük öneme sahiptir [67]. Bu yol, her bir soy hattı için belli bir jenerasyon sonra kendi içinde genetik olarak homojen bireyler meydana getirirken soy hatları arasında genetik sürüklenmenin bir sonucu olarak heterojen genotiplerin ortaya çıkmasını sağlamaktadır. Bu durum, soy hatları ile kantitatif özelliklerin değişen çevre şartları altında ölçülmesine ve geniş kapsamlı olarak ele alınabilmesine izin vermektedir [67]. Bu metod, farklı çevre şartları altında meydana gelen fenotipik farklılığın temelleri hakkında yorum yapabilmemizi sağlamaktadır.

Çevresel bir faktörün genetik değişkene bağlı olarak oluşturduğu fenotipik reaksiyona ait altı adet senaryo bulunmaktadır: 1) çevresel ve genetik faktörlere fenotipik bir cevabın oluşmaması, 2) genetik varyasyonun fenotipin ortalamasında değişim meydana getirmesi ancak bunun değişen çevreyle değişmemesi, 3) her genotip için fenotipin ortalamasında eklemeli bir değişimin çevreye bağlı olarak gerçekleşmesi, 4) gen-çevre ilişkisine dayalı her soy hattı ortalamasında değişim meydana gelmesi, 5) fenotipik varyansın yeni çevresel koşullarda artması ya da 6) azalması [100].

Morfolojik özelliklerin ve yaşam öyküsü karakterlerinin kalıtsallığı çalışmaları genel olarak yaşam öyküsü karakterlerinin kalıtsallık değerlerinin morfolojik özelliklere göre daha düşük olduğunu göstermiştir (Şekil 2.8.). Eklemeli genetik varyansın (V_A) bir fonksiyonu olarak hesaplanan dar-anlamlı kalıtsallık değerinin ($h^2 = V_A/V_P$) yaşam öyküsü karakterleri için düşük olması ilk olarak eklemeli varyansın düşük olması şeklinde yorumlanmış ancak daha sonra laboratuvar soyları ve doğal populasyonlarla yapılan çalışmalar eklemeli varyansın yaşam öyküsü karakterleri için yüksek olduğunu göstermiştir. V_A 'nın yüksek olmasının bir nedeni yaşam öyküsü karakterlerinin birçok

lokus tarafından etkilenen kompleks, karakterler olmalarıdır [101]. Buna rağmen kalıtılabilirliğin yaşam öyküsü karakterlerinde düşük olması yüksek oranda çevresel varyanstan etkilenmelerinde yatmaktadır [101].



Şekil 2.8. Dört karakter için kümülatif frekans dağılımı. (Y=Yaşam öyküsü karakterleri, D= Davranış karakterleri, F=Fizyolojik karakterler, M=Morfolojik karakterler) [103].

Özellikle kendileşmiş soy hatları yüksek homozigotluk içerdiklerinden gelişim döneminde daha az kararlı olmaktadır [104]. Bu da çevresel varyansın kendileşmiş soylarda çok daha yüksek oranda görülmesine neden olmaktadır [105]. Ayrıca çevresel varyansın artışı, fenotipik varyansın artmasına ve kalıtılabilirliğin düşmesine neden olmaktadır.

Özetle, kalıtsallık bir sonraki nesile yapılan katkı değerini gösterdiğinden popülasyon dinamiklerinin ortaya konulması ve çevresel değişimlere verilen cevabın evrimsel süreçte öneminin gösterilmesi için önemli çalışma alanlarından birini oluşturmaktadır.

Evrimleşebilirlik bir özellik için adaptif genetik çeşitlilik anlamına gelmektedir. Bir karakterin adaptif olması, doğal seçilimin sonucu olarak evrimleştiğini göstermektedir [106]. Bir başka deyişle, evrimleşebilirlik popülasyonun genetik varyasyon üretebilme ve doğal seçilime cevap oluşturabilme kapasitesidir [106].

Stres koşulları altında genom stabilitesi azalmaktadır. Strese bağlı olarak gerçekleşen tek nükleotidlik değişimler, delesyonlar, insersiyonlar, transpozon hareketleri birçok çalışmada gösterilmiştir. Genomda meydana gelen bu değişimler, doğal seçilimin gerçekleşmesi için gerekli eklemeli genetik varyansı yani çeşitliliği arttırdığından evrimleşebilirlik değerinin artışına neden olurlar [107]. Bu çerçevede stres koşulları altında evrimleşebilirliğin artması beklenmektedir.

3. MATERYAL VE METOD

3.1 Arazi Çalışmaları

3.1.1 Çalışma Alanı : Fırtına Vadisi

Tez çalışmasında kullanılan *D. melanogaster* türüne ait populasyonların soy hatları 2009 yılında Dr. Banu Şebnem Önder tarafından toplanmıştır. Arazi çalışmaları Türkiye'nin Kuzey Doğu bölgesinde yer alan Rize ili sınırları içinde gerçekleştirilmiştir. Ardeşen'den ve devamında Fırtına Vadisi'nden örnekler toplanmıştır (Çizelge 3.1).

Fırtına Havzası, Rize - Çamlıhemşin ve Ardeşen ilçe sınırları içerisinde yer almakta olup Fırtına Deresi kollarının kapsadığı, Hala ve Hemşin dereleri ile vadinin alt kesimlerinde Fırtına'ya katılan Tunca ve Durak Dereleri'nin havzalarından oluşmaktadır. Havza, 1177,03 km²'lik yüzölçümü ile Doğu Karadeniz'deki en büyük akarsu havzalarından biridir.

Karadeniz kıyısında meydana gelen ani yükselmeler denizden gelen hava akımının yükselmesine ve yağış bırakmasına neden olur. Bu da kısa mesafelerde ani iklim değişikliklerine sebep olmaktadır. Vadinin deniz seviyesinden yaklaşık 4.000 m'ye kadar olan yükselişi, dünyadaki en dik yamaçlardan birini oluşturur.

Vadinin yıllık ortalama sıcaklığı 13,5°C derece iken en yüksek sıcaklık Temmuz ve Ağustos aylarında 21,7°C olarak kendini gösterir. Fırtına Havzası, Türkiye genelinde en fazla yağış alan bölgelerden biridir yıl boyunca ortalama aldığı yağış miktarı 1296,5 mm'dir ve buna bağlı olarak yıllık ortalama nem miktarı %73-82 gibi yüksek değerlere sahiptir.

3.1.2 Örneklerin Toplanması

D. melanogaster bireylerini toplayabilmek amacıyla fermente olmuş muz ve mayadan oluşan besin pet şişelere yerleştirilmiş, pet şişe üzerinde açılan pencereler ile tuzaklar oluşturulmuştur.

Çizelge 3.1. Deneyde kullanılan soy hatlarının toplandığı bölgenin genel özellikleri.

Populasyon	Yükseklik (m)	Enlem (K)	Boylam (D)
1. Ardeşen	4m	41,19	40,99
2. Akkaya Köyü	90m	41,14	41,01
3. Çamlı Hemşin	400m	41,01	40,99
4. Zilkale Köyü	880m	40,92	40,94

Hazırlanan tuzaklar her bir istasyon için iki farklı alana kurulmuştur. Her bir bölge için ilki; eğer varsa ev ve evsel atık bulunan yerler, ikincisi ise yerleşim yerlerinden uzak, ormanlık alanlardır. Her iki alanda da tuzaklar 10 metre çaptaki bir alanı çevreleyecek şekilde konulmuştur.

Besin tuzakları diğer böceklerin de yakalanmasını önlemek için tel ile ağaçlara asılmıştır. Kurulan tuzaklar *D. melanogaster* aktivitesinin yüksek olduğu sabah erken saatlerde asılmış ve aynı gün, gün batımından önce toplanmıştır.

Tuzak içerisinde bulunan dişi bireyler her tüpe bir tane olacak şekilde taze besiyeri ortamına alınmıştır. Böylece izosoy hatları (bir dişiden gelen yavrudöl hattı) oluşturulmuştur. Bölgeden 100 kadar birey elde edildikten sonra örnekler Hacettepe Üniversitesi Evrimsel ve Ekolojik Genetik Grubu Laboratuvarı'ndaki SANYO marka iklim dolabına konulmuşlardır. İklim dolabı 12:12 saat aydınlık:karanlık ışık periyodunda, 25°C sabit sıcaklık ve %55 ± 5 nemde standart koşullarını sağlamaktadır.

3.2 Laboratuvar Çalışmaları

3.2.1 İzosoyların (Isofemale Line) Türetilmesi

Doğadan toplanan dişiler ile kurulan soy hatları populasyon genetiği çalışmalarında oldukça sık kullanılan bir yöntemdir [67]. Soy hatları, tek bir dişinin yavru döllerinin alınarak, kuşaklar boyunca kendi içlerinde çiftleştirilmesi sonucunda elde edilir. Bu yöntemle aynı genetik alt yapıya sahip bireylerden oluşan ve tek bir dişinin genetik değişkenliğine sahip izosoylar elde edilir [108].

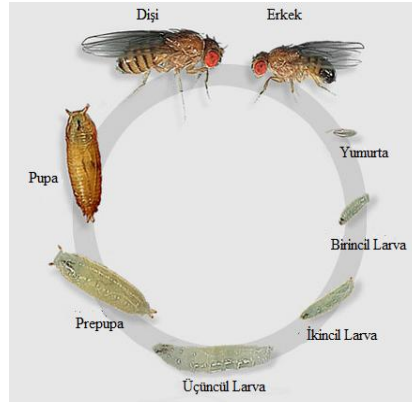
Temelde izosoylar oluşturmak, dişi *D. melanogaster* bireyleri doğada çok sayıda erkek birey ile eşleşebildiğinden sıkıntılı olabilmektedir. Tek bir dişi ile tek bir erkeğin yavru döllerinin elde edildiğinden emin olabilmek için dişinin doğadan alındığında ilk 24 saat içinde son çiftleştiği erkeğe ait yavruları verdiği bilindiğinden [109] bu süre sonrası dişiler tüpten uzaklaştırılmıştır.

3.2.2 Kullanılan Soylar ve Soy Hatlarının Kültürü

“Tüm hayvanlar eşittir ama bazıları daha eşittir” George Orwell.

D. melanogaster populasyon genetiği çalışmalarında sıkça kullanılan model organizmalardan biridir. Diptera takımının *Drosophilidae* familyasına ait olan *D. melanogaster*, yaşam döngüsünün kısa olması, çok sayıda yavru vermesi ve laboratuvar

ortamında kolay üretilmesi özellikleri ile en çok kullanılan model organizmalardan biri haline gelmiştir.



Şekil 3.1. *Drosophila melanogaster* yaşam döngüsü.

Gelişimi standart koşullar altında, 1 gün yumurta, 1 gün birinci larval dönem, 1 gün ikinci larval dönem, 2 gün üçüncü larval dönem ve 5 günlük pupal dönem sonrası ergin birey oluşumu ile toplamda 10 gün sürmektedir (Şekil 3.1).

Araziden toplanan, soy hatları stokları, 100 g mısır unu, 20 g maya, 50 g şeker, 6 g agar, %10'luk 15 ml Nipagin, 6 ml asit karşımı (83 ml ortafosforik asit : 836 ml propiyonik asit), 1 l su içeren besiyerinde kültüre edilmektedir. Soy hatları her 14 günde bir taze besi ortamına alınmış, ergin dişi bireylerin 2 gün boyunca yumurtlamaları beklenmiş ve 2 gün sonrasında besin ortamından uzaklaştırılmışlardır. Bu yolla kuşakların birbiri ile çakışmaları önlenmiştir (non-overlapping). Ortamda bulunan yumurtalar yaklaşık 10 gün içinde larval ve pupal aşamalarını tamamlayarak ergin bireye dönüşmektedir.

3.2.3 Kendileştirmenin Doğrulanması

Tezin temel hedefi, besin kısıtlamasına yanıt veren fenotipik varyasyona katkıda bulunan toplam genetik varyasyon düzeyini tanımlamaktır. Bu nedenle öncelikle izosoyların yeteri kadar homojen bir hale getirilmiş olmaları gerekmektedir. *D. melanogaster* 25 kuşaklık bir kendileştirmeye tamamen homojen hale gelebilmektedir [110]. Elimizde 2009 yılında Fırtına Vadisi'nden Çizelge 3.1.'de gösterilen örneklem noktalarından toplanmış *D. melanogaster* soy hatları bulunmaktadır. Bu soy hatları yaklaşık olarak 45 kuşaktır laboratuvar ortamında kültüre edilmektedir.

Tez çalışmamız kapsamında yaklaşık 45 kuşaktır birbiri ile eşleştirilen izosoyların yeterince kendileştiğinden emin olabilmek için ön çalışma gerçekleştirilmiştir.

Elimizde bulunan soy hatlarından rastgele seçilen 20 adet soy hattı için kendileşmenin doğrulanması deneyi kurulmuştur. Her soy hattından 5 dişi 5 erkek birey standart besi ortamına alınarak her 48 saatte bir yeni bir besiyerine aktarılmış ve yumurta bırakmaları sağlanmıştır. Bu yumurtalar yaklaşık olarak 10 gün sonrasında ergin bireye dönüşmüştür. Gerçekleştirilen 6 saatlik kontrollerle pupadan yeni çıkmış ve eşleşmemiş dişi ve erkek bireyler toplanmıştır. Bu bireyler eşeyssel olgunluğu ulaştığı 3-5 yaş aralığında her bir izosoydan bir dişi bir erkek çiftleştirilerek toplam 12 adet aile oluşturulmuştur (Şekil 3.4). Bu bireyler 24 saatte bir yeni besiyerine aktararak yumurta bırakmaları sağlanmıştır. 3. aktarmanın sonunda erkek bireyler %95 ethanol içeren ependorf tüplerine alınarak etiketlenmiş ve -20°C'de saklanmıştır. Her aileden meydana gelen 6 erkek yavru eşeyssel olgunluğa erişme yaşına kadar beklenmiş daha sonra %95 ethanol içeren ependorflara alınarak etiketlenmiş ve -20°C'de saklanmıştır.

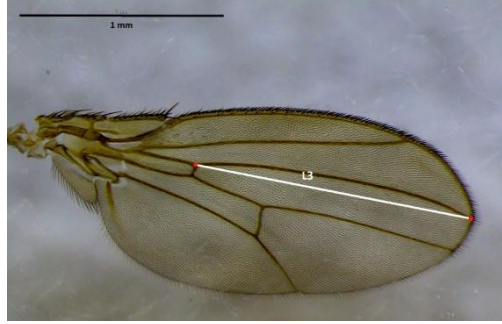
İncelenen 20 izosoyun belirtilen kuşak sayısı ölçüsünde kendileşerek homojen hale gelip gelmedikleri baba ve oğul bireylerinin iki bağımsız morfolojik özellikleri için kontrol edilmiştir.

Bu morfolojik özelliklerden birincisi vücut büyüklüğü indeksi olarak kullanılan *kanat uzunluğu* diğeri ise duyu sensorü olarak görev yapan *duyu kılı sayısıdır*.

3.2.3.1 Kanat Uzunluğu Ölçümleri

Kurulan kendileşme deneyi sonucunda elde edilen baba ve her babaya ait 6 erkek yavru etiketlenerek %95 ethanol içeren ependorflara alınmış -20°C'de saklanmıştır. Bu bireyler kanat preparatları gerçekleştirilmek üzere derin dondurucudan alınmış ve mikroskop altında kanat diseksiyonları gerçekleştirilmiştir. Kanatlar, kanadın toraks ile birleştiği noktadan kopararak entellan damlatılmış lam üzerine alınmış ve lamelle uygun pozisyonda sabitlenmiştir. Tüm erkek bireyler için kanat preparatları hazırlanarak etiketlenmiştir. Kanat fotoğrafları Leica marka mikroskoba bağlı M205 C model kamera ile dijital ortama aktarılmıştır. Tüm fotoğrafların çekimi aynı ölçek ve büyütmede yapılmıştır.

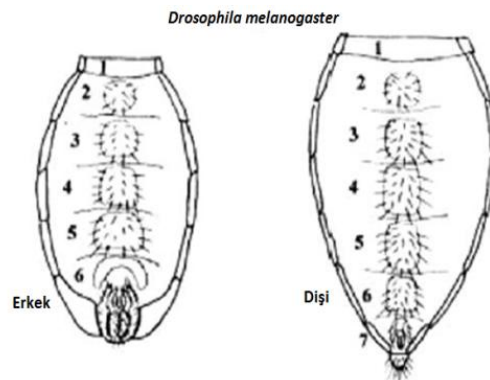
Elde edilen fotoğraflar TPS Programı (F. James Rohlf, versiyon 1.56) ile uygun formata getirilmiştir. Kanat uzunluğu longitudinal kanat damarı ile anterior çapraz damar kesişme noktasına kadar olan uzunluk olarak belirlenmiş [111] (Şekil 3.2.) ve bu bölgenin ölçümü TPS programı ile gerçekleştirilmiştir.



Şekil 3.2. *Drosophila melanogaster* kanat görüntüsü.

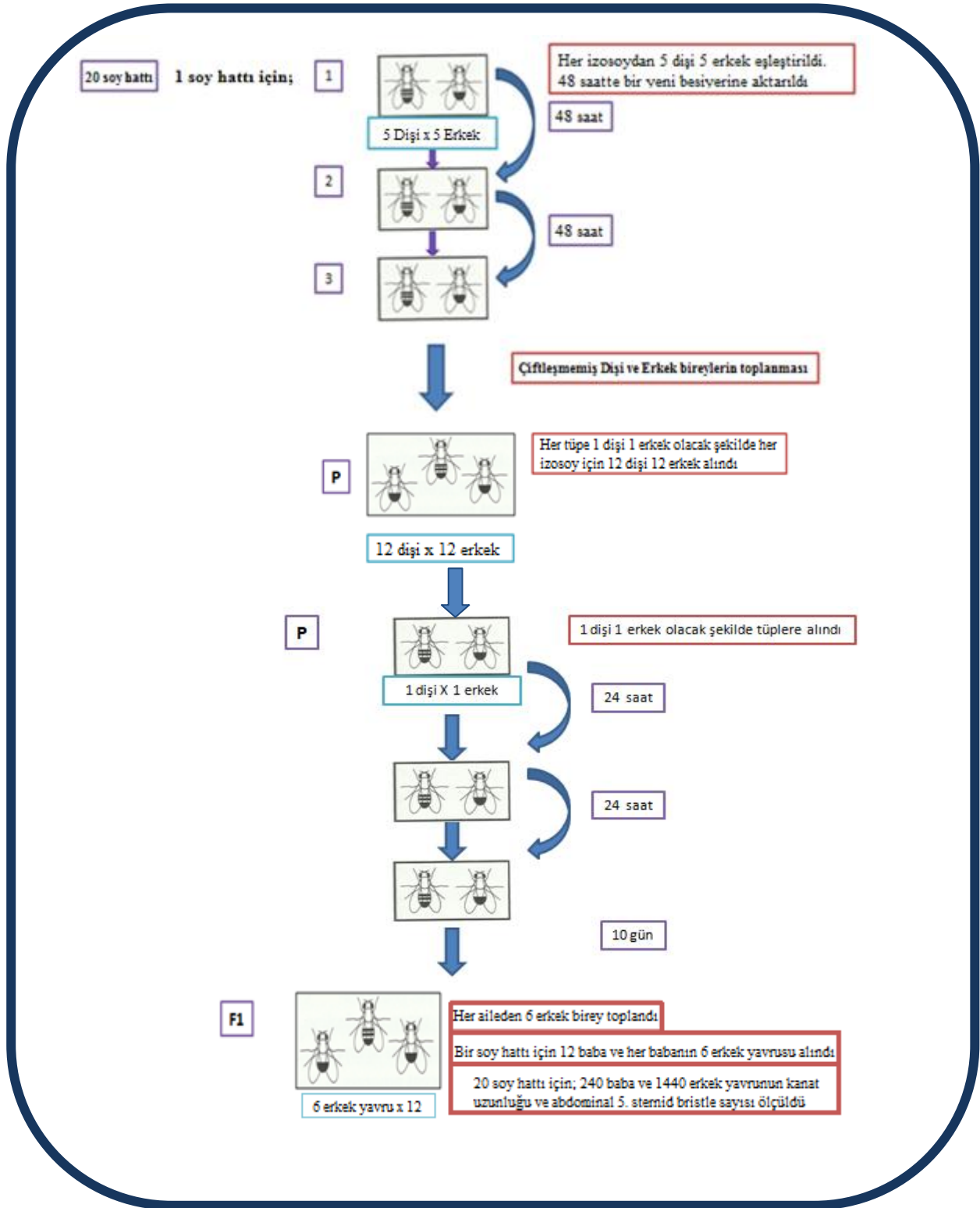
3.2.3.2 Duyu Kılı Sayımı

Drosophilidae ailesi üyesi bireylerin toraks ve abdomen bölgelerinde bristle adı verilen kıl yapıları bulunmaktadır. Bu yapılar aynı zamanda duyu sensörü olarak görev yapmaktadır. Kurulan kendileşme deneyi sonucunda elde edilen baba ve her babaya ait 6 erkek yavru etiketlenerek %95 ethanol içeren ependorflarda alınmış -20°C 'de saklanmıştır. Daha sonra bu bireylerin kanat diseksiyonları bölüm 3.2.3.1'de anlatıldığı şekilde gerçekleştirilmiştir. Kanat preparatları yapılmış olan bireylerin abdominal ventral bölgelerinde bulunan 5. sternit (Şekil 3.3.) duyu kılı sayıları sayılmak üzere Leica marka mikroskobun altında incelenmeye alınmıştır. Baba ve erkek yavruların abdominal 5. sternit duyu kılı sayıları sayılarak kaydedilmiştir. Erkek bireylerde bulunan 6 sternitten son sternit hariç hepsi duyu kılı taşıırken 5. sternit erkek bireylerde tespit edilmesi en kolay ve diseksiyon esnasında zarar görmesi ihtimali en düşük olan sternit olduğundan seçilmiştir. Deney kapsamında erkek bireylerin 5. sternitleri ölçülmüştür.



Şekil 3.3. *Drosophila melanogaster* abdominal bölge sternit ve duyu kılı görünümü.

Kendileşmenin Doğrulanması Denei Düzenegi;



Şekil 3.4. Tez kapsamında gerçekleştirilen kendileşme denei düzeneginin şematik olarak gösterimi.

3.2.4 Besin Kısıtlaması

Besin kısıtlaması deneyleri, kritik olarak protein miktarındaki azalma ile gerçekleştirilmiştir. Standart ve kısıtlı besin, Bass ve arkadaşları'nın [48] yaptıkları, *D. melanogaster*'de besin kısıtlamasının optimizasyonu çalışmasında önerdikleri standart besiyeri ve kısıtlı besiyeri olarak seçilmiştir. Buna göre önerilen 50 gram maya içeren besiyeri standart besin grubunu, 10 gram maya içeren besiyeri ise kısıtlanmış besin grubunu oluşturmaktadır (Çizelge 3.2).

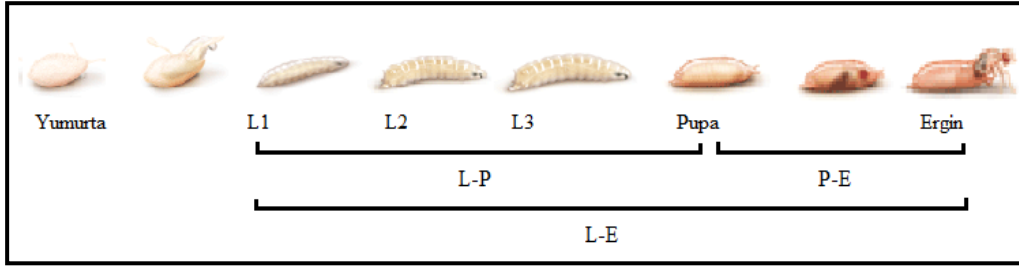
Çizelge 3.2. Standart ve kısıtlı besiyeri bileşenleri.

	Standart	Kısıtlı
Maya	50 g	10 g
Şeker	50 g	50 g
Agar	10 g	10 g
Propionik Asit	3 ml	3ml
Nipajin	30ml (%10'luk)	30ml (%10'luk)
Su	1 litre	1 litre

3.2.5 Gelişim Süresi Deneyi

Kendileşme deneyi sonucunda elde edilen verilerin analizlerine göre seçilen 10 *D. melanogaster* soyu, ile gelişim süresi deneyi kurulmak üzere yumurtlama kaplarına alınmıştır. Yumurtlama kaplarına %0.6'lık agarlar hazırlanmış ve agar plaklarının ortasına yumurtlamayı stimüle etmek için maya konulmuştur. Yumurtlama periyodu olan 24 saatin ardından petri kapları alınmış ve birincil larval (L1) dönemde olan bireyler ince uçlu pens ile toplanmıştır. Her bir izosoy için toplanan larvalar standart besin için 10 teknik tekrar, kısıtlı besin ortamı için 15 teknik tekrarla gerçekleştirilmiştir. Kısıtlı besin için bazı soylarda yeterli sayıda birinci larval dönemde birey toplanamadığından teknik tekrar sayısı 15'den düşüktür. Hem standart hem kısıtlı besin ortamı için tüp başına 20 larva besin ortamına bırakılmıştır.

12 saatte bir deney tüpleri kontrol edilerek gelişim zamanı bileşenleri olan; larvadan-pupaya (L-P), pupadan-ergine (P-E), larvadan-ergine (L-E) gelişim süreleri kaydedilmiştir (Şekil 3.5).



Şekil 3.5. *D. melanogaster* gelişim dönemlerinin gösterimi. Birincil larval dönem (L1), ikinci larval dönem (L2), üçüncü larval dönem (L3), pupa (P), ergin (E) olarak gösterilmiştir.

3.2.6 Hayatta Kalma Deneyi

Kendileşme deneyi sonucunda elde edilen verilerin analizlerine göre seçilen 10 *D. melanogaster* soyu ile hayatta kalma deneyi kurulmak üzere yumurtlama kaplarına alınmıştır. Yumurtlama kaplarına %0.6'lık agarlar hazırlanmış ve agar plakların ortasına yumurtlamayı stimüle etmek için maya konulmuştur. Yumurtlama periyodu olan 24 saatin ardından petri kapları alınmış ve birincil larval (L1) periyotta olan bireyler ince uçlu pens ile toplanmıştır. Her bir izosoy için toplanan larvalar standart besin için 10 teknik tekrar, kısıtlı besin ortamı için 15 teknik tekrarla gerçekleştirilmiştir. Kısıtlı besin ortamında bazı soy hatlarına ait teknik tekrar sayısı yeterli larvanın toplanamaması nedeniyle 15'den düşük sayıdadır. Her bir tüpe 20 adet L1 bireyi besin ortamına bırakılmıştır. Böylece standart besinde tek soy hatları için toplamda 200 L1 besin ortamına bırakılırken, kısıtlı besin ortamında ise 15 teknik tekrarla gerçekleştirilen soy hatları için 300 L1 besin ortamına bırakılmıştır.

Her 12 saatte yapılan kontrollerle ekilen larvaların pupalaşma ve erginleşme oranları hesaplanmıştır.

3.2.7 Yumurta Verimi Deneyi

Kendileşme deneyi sonucunda elde edilen verilerin analizlerine göre seçilen 10 *D. melanogaster* soyunun yumurta verimi deneyi kurulmak üzere 50 g maya içeren standart besiyerine yumurta bırakmaları sağlanmıştır. Her izosoydan, pupadan yeni çıkmış olan eşleşmemiş dişi ve erkekler Çizelge 3.1.'de gösterilen standart ve kısıtlı besi ortamlarına alınmıştır. Bu işlem eşleşmeyi önlemek amacıyla dişi ve erkek bireyler ayrı tüplere alınarak gerçekleştirilmiştir. Yumurta verimi deneyi eşeyssel olgunluğa erişme yaşı olduğu bilinen 3-5 günlük bireyler ile gerçekleştirilmiştir. Her bir dişinin yanına, aynı izosoydan gelen 2 erkek yerleştirilmiş, böylece eş seçimi baskısının ortadan kaldırılması

hedeflenmiştir. Deneyde, her soy hattı için 12 dişi ve 24 erkek birey kullanılmıştır. Her bir eşleşme tüpündeki bireyler 24 saatte bir yeni besi ortamına alınmış ve tüpte bulunan yumurta sayısı sayılmıştır. Bir eşleşme sonucu dişinin ne kadar yumurta bırakacağı ise 12 gün boyunca yapılan aktarımlar sonucunda her bir güne ait yumurta sayısı şeklinde ifade edilmiştir.

Elde edilen veriler, soylar-arası ve soy-içi günlük yumurta farklarını belirlemek üzere uygun istatistiksel modeller çerçevesinde değerlendirilmiştir.

3.2.8 Açlık Direnci Deneyi

Kendileşme deneyi sonucunda elde edilen verilerin analizlerine göre seçilen tüm soylar Çizelge 3.1’de gösterilen standart ve kısıtlı besin ortamına yumurtlatılmak üzere alınmıştır. Gelişimini iki farklı besin ortamında tamamlayan larvalar pupaya geçmiş ve pupadan çıkan eşleşmemiş dişi ve erkek bireyler toplanarak ayrı tüplere alınmıştır. Bireyler 3-5 günlük olup eşeyssel olgunluğa ulaştıklarında kontrollü şekilde 24 saat eşleştirilmiştir. 24 saatin sonunda her soy hattından 50 dişi ve 50 erkek birey ayrılarak her tüpte 10 birey olacak şekilde %0.6’lık agar içeren tüplere alınmıştır. Böylece bireylerin gereksinimi olan nemi alabilmeleri ancak besine ulaşamamaları hedeflenmiştir.

Her 12 saatte bir deney tüpleri kontrol edilerek ölen bireyler kaydedilmiş böylece larval dönem beslenmesinin ergin dönem açlık direnci üzerine etkisi ölçülmüştür.

3.3 İstatistiksel Analizler

Kendileşmenin doğrulanması deneyinde, 20 izosoy, her soy hattından baba ve yavru erkek bireyler için kanat uzunluğu ve abdominal 5. sternit duyu kılı sayı verileri kaydedilerek aritmetik ortalamaları ve ortalamaların standart hataları hesaplanmıştır.

Baba ve erkek yavru bireyler arasındaki örüntünün değişip değişmediğini ve örüntüde benzerlik varsa örüntü benzerliğinin örneklenen populasyondan görece bağımsız bir özellik dağılımı durumuna işaret edip etmediğini belirlemek için her populasyon için *Pearson korelasyon* katsayıları (r) %1 anlam düzeyinde hesaplanmış ve soy hatları arası karşılaştırmalar yapılmıştır. Kanat uzunluğu ve duyu kılı sayısı için korelasyon katsayıları elde edilerek 20 soy hattından istatistiksel olarak anlamlı olmayan korelasyon değerlerine sahip 10 soy hattı seçilmiştir. Seçilen bu soyhatları için besine bağlı gelişim süresi, yaşayabilirlik, yumurta verimi ve açlık direnci deneyleri yapılmıştır. Tüm yaşam öyküsü karakterleri için istatistiksel analizlerde ilk önce normal dağılım durumları ve varyanslarının

homojen olup olmadığı kontrol edilmiş, standart sapma değerleri yüksek olan uç değerler saptanarak çıkarılmıştır.

Gelişim süresi deneyinde her soy hattı için standart ve kısıtlı besin ortamında larvadan pupaya ve larvadan ergin döneme geçen süreler kaydedilerek elde edilen verilerin aritmetik ortalamaları ve ortalamaların standart hataları hesaplanmıştır. Kısıtlı ve standart besin ortamları arasında anlamlı bir farklılık olup olmadığını belirlemek için tek yönlü varyans analizi (ANOVA) kullanılmıştır.

Hayatta Kalma (Yaşayabilirlik) deneyinde her soy hattı için standart ve kısıtlı besin ortamına aynı sayıda birincil larval dönemdeki birey konulmuştur. Pupasyona geçen ve metamorfozu tamamlayıp erginleşebilen birey sayıları kaydedilmiş ve bu değerler transforme (arcsin transformasyon) edilerek aritmetik ortalamaları ve ortalamaların standart hata değerleri hesaplanmıştır. Besin tipleri arasında anlamlı bir farklılık olup olmadığını belirlemek için tek yönlü varyans analizi (ANOVA) gerçekleştirilmiştir.

Yumurta verimi deneyinde her soy hattı için standart ve kısıtlı besin ortamına bir dişi karşısında iki erkek birey konularak 12 gün boyunca günlük yumurta sayıları sayılarak kaydedilmiştir. Her soy hattı için bu verilerin aritmetik ortalamaları ve ortalamaların standart hataları hesaplanmıştır.

Açlık direnci (starvation) deneyinde her soy hattı için standart ve kısıtlı besin ortamında gelişimini tamamlamış olan bireyler besin içermeyen ortama alınmış ve hayatta kalma süreleri kaydedilmiştir. Her soy hattı için bu verilerin aritmetik ortalamaları ve ortalamaların standart hataları hesaplanmıştır. Besiyerleri arasında anlamlı bir farklılık olup olmadığını belirlemek için tek yönlü varyans analizi (ANOVA) kullanılmıştır.

Dar-anlamlı kalıtsallık, eklemeli genetik varyansın toplam fenotipik varyansa oranı olarak tanımlanır [7]. Fenotipik varyans ise genetik varyans ve çevresel varyansın toplamına eşittir [85]. Her bir deney için ayrı ayrı, farklı besin grupları için yapılan tek yönlü varyans analizinden (ANOVA) elde edilen soylar arası ve soy içi varyans bileşenleri kullanılarak hesaplamalar gerçekleştirilmiştir. Varyans analiziyle elde edilen soy içi varyans, her soy hattının tek bir genotipi temsil ettiği varsayıldığından, çevresel varyansa (V_E) eşit olduğu kabul edilmektedir. 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 edilmektedir. Kendileşmiş soylarda genetik varyans $V_G = 2 \times F \times V_A$ olarak tanımlanır [7]. F , kendileşme katsayısıdır ve bu deneyde kullanılan

soyların yeterince kendileşmiş olduğu kendileşme deneyi ile sınındığından F , 1'e eşittir. Bu sebeple eklemeli genetik varyans (V_A), genetik varyansın yarısına eşit olur ($V_A = V_G / 2$). Dar-anlamlı kalıtsallık değeri eklemeli genetik varyansın fenotipik varyansa oranı ($h^2 = V_A / V_P$) olarak hesaplanmıştır. Fenotipik varyans genotipik varyans ve çevresel varyansın toplamı olduğundan, eklemeli genetik varyansın genotipik varyans ve çevresel varyansın toplamına oranı şeklinde ($h^2 = V_A / V_G + V_E$) hesaplanmıştır.

Gelişim süresi, yaşayabilirlik, yumurta verimi ve açlık direnci deneylerinde yüksek sapma gösteren soy hatları çıkarılarak, standart ve kısıtlı besin ortamında kalıtsallık değerleri hesaplanmıştır ve kalıtsallığa ait standart hata değerleri elde edilmiştir.

$$V_G = (V_b - V_w) / n \quad (3.1)$$

$$V_G = 2 \times F \times V_A \quad F=1 \quad V_A = V_G / 2 \quad (3.2)$$

$$V_E = V_w \quad (3.3)$$

$$h^2 = V_A / V_P \quad \rightarrow \quad h^2 = V_A / V_G + V_E \quad (3.4)$$

$$S.H. \quad T = n \text{ (soy)} \times R \text{ (replika)} \quad X = 16 \times h^2 / T \quad S.H. = \sqrt{X} / T \quad (3.5)$$

Evrimleşebilirlik, populasyonların doğal seçilim ya da eşeysel seçilime cevap verebilme potansiyeli olarak tanımlanır. Bu da özelliğin ifadesinin altında yatan eklemeli genetik varyasyon miktarıyla ilişkilidir [112]. Houle'un önerdiği eklemeli genetik varyasyon katsayısı (CV_A) evrimleşebilirliğin standardize edilmiş ölçümlerinden yola çıkarak farklı özellikler arasında karşılaştırma yapmayı sağlar. CV_A , eklemeli genetik varyasyonun kare kökünün özelliğin fenotipik ortalamasına bölünmesiyle elde edilir (Eşitlik 3.6). Evrimleşebilirliğin bir diğer standardize edilmiş ölçüsü de e_μ (eski literatürde: I_A) olarak tanımlanır ve eklemeli genetik varyasyon katsayısının karesine (CV_A^2) eşittir (Eşitlik 3.7). CV_A ve e_μ birbirleriyle ilişkili olmalarına rağmen farklı niceliklerdir [112]. e_μ seçilimin gücü altında beklenen oransal değişim olarak yorumlanabilir ve bu sebeple de evrimleşebilirliğin ölçüsü olarak e_μ 'nın kullanılması tercih edilir [113].

$$CV_A = \frac{\sqrt{V_A}}{\bar{X}} \quad (3.6)$$

$$e_\mu = CV_A^2 \times 100 \quad (3.7)$$

4. BULGULAR

4.1 Kendileşmenin Test Edilmesi

Tezin temel amacı, bir çevresel stres olarak besin kısıtlamasının bazı önemli yaşam öyküsü karakterlerinin kalıtsallığına etkisinin araştırılmasıdır. Kalıtsallıkları hesaplamak için tercih edilen yöntem gereği, kullanılan soy hatlarının kendi içinde genetik olarak homojen olduğunu göstermek önemlidir. Tam kendileşmenin düzeyini ölçmek için birbirinden bağımsız iki morfolojik özellik kullanılmıştır. Bunlardan ilki, kanat uzunluğu, ikincisi ise, nörosensör işlevi gören duyu kılı sayısıdır. Seçilen her iki morfolojik karakterin, baba ve yavrudöl (oğul) arasındaki fenotipik korelasyonları incelenmiştir.

Bu çerçevede gerçekleştirilen deneylerin sonuçlarında elde edilen değerlerle korelasyon analizi gerçekleştirilmiştir. Yapılan Pearson korelasyon testi ile her soy hattı için her iki karakterin korelasyon katsayıları Çizelge 4.1.'de verilmektedir.

Çizelge 4.1 Her izosoy hattı için baba ve erkek yavru kanat uzunluklarına ve duyu kılı sayılarına ait korelasyon katsayıları (r).

Soy Hattı	Kanat Uzunluğu (r)	Duyu kılı Sayısı (r)
103	0,175	0,122
105	0,174	0,273
109	0,022	- 0,317
113	0,721*	-0,263
120	- 0,071	- 0,185
126	- 0,091	0,391
135	0,476	0,003
203	0,557*	0,669*
210	0,141	- 0,166
214	0,441	0,228
225	0,291	- 0,485
228	-0,061	- 0,355
229	0,102	0,222
231	0,497	- 0,247
234	0,383	- 0,355
301	- 0,269	- 0,285
309	0,144	0,590*
403	0,374	- 0,091
406	0,465	0,144
407	0,250	- 0,163

* p<0,05

Erkek ata ile erkek yavru birey arasındaki özellik çakışma düzeyi ölçüldüğünde, kendileşme yeteri kadar gerçekleşmişse, istatistiksel olarak anlamlı olmayan korelasyon katsayılarının bulunması beklenir; bu durum, *soy-içi* fenotipik varyasyonun sebebinin genetik olmayıp, çevresel olduğu anlamına gelir ki bu da soy içindeki bireyleri birbirinden farklı kılan genetik faktörlerin bulunmadığı, bir başka deyişle soyun tamamen homojen hale geldiğinin bir göstergesidir [114].

Buna göre izosoy hatlarından hem kanat hem duyu kılı sayısı için istatistiksel olarak anlamlı olmayan 10 soy hattı seçilmiştir. Seçilen izosoy hatları Çizelge 4.6.'de gösterilmektedir. Bir tek 113 kodlu soy hattı, tek özellik için anlamlı korelasyon göstermesine rağmen diğer soy hatları kendileşme çöküntüsüne bağlı olarak düşük yumurta verimi ve hayatta kalma oranı gösterdiğinden deney kapsamına alınmıştır.

Çizelge 4.2. Kendileşme deneyi sonrası seçilen 10 soy hattının korelasyon katsayıları (r).

İzosoy Hattı*		Kanat Uzunluğu	Duyu Kılı Sayısı
		r	r
1	103	0,175	0,122
2	113	0,721	-0,263
3	126	-0,091	0,391
4	135	0,476	0,003
5	210	0,141	-0,166
6	214	0,441	-0,228
7	225	0,291	-0,485
8	234	0,383	-0,355
9	301	-0,269	-0,285
10	407	0,250	-0,163

* Bu deney sonrasında soy hatları ilk sütunda verildiği şekilde kodlanmıştır.

4.2 Yaşam Öyküsü Karakterlerinin Ölçülmesi

4.2.1 Gelişim Süresi

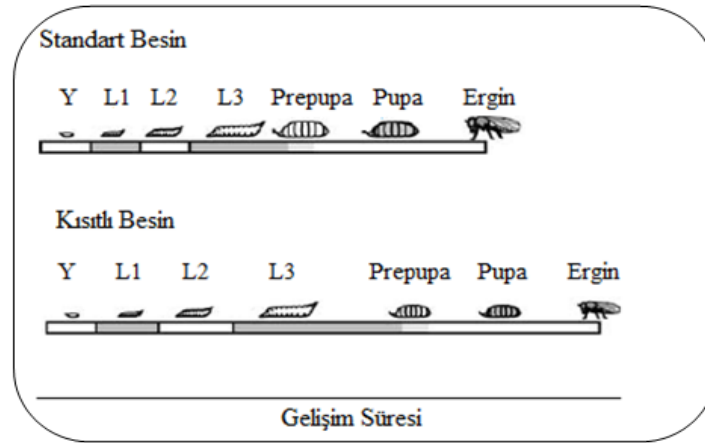
Gelişim süresi deneyi, kendileşme deneyi sonucunda elde edilen verilerin analizlerine göre seçilen 10 *D. melanogaster* soyu ile gerçekleştirilmiştir (Çizelge 4.2). Bu 10 izosoyun kısıtlı ve standart besin ortamında larvadan pupaya (L-P), pupadan ergine (P-E) ve larvadan ergine (L-E) gelişim sürelerine ait veriler Çizelge 4.3. ve Çizelge 4.4.'de gösterilmektedir.

Çizelge 4.3. Standart besinde her soy hattına ait larvadan pupaya (L-P), pupadan ergine (P-E) ve larvadan ergine (L-E) ortalama (\bar{x}) gelişim süreleri (saat) \pm standart hata değerleri (S.H.) ve varyasyon katsayılarını (CV) gösteren çizelge.

Soy Hattı	Replika	N	L-P		P-E		L-E	
			$\bar{x} \pm$ S.H.	CV	$\bar{x} \pm$ S.H.	CV	$\bar{x} \pm$ S.H.	CV
1	10	147	118,34 \pm 2,81	7,53	102,05 \pm 1,97	6,11	220,39 \pm 3,49	5,02
2	10	107	130,71 \pm 5,48	13,28	101,01 \pm 1,81	5,69	231,72 \pm 5,89	8,04
3	10	143	121,94 \pm 2,07	5,39	95,40 \pm 1,72	5,70	217,34 \pm 2,64	3,85
4	10	110	129,81 \pm 3,10	7,56	101,16 \pm 1,29	4,05	230,98 \pm 2,29	3,14
5	10	70	115,20 \pm 3,33	9,15	98,04 \pm 2,23	7,21	213,24 \pm 3,00	4,45
6	10	132	110,58 \pm 2,67	7,66	95,99 \pm 0,85	2,81	206,58 \pm 2,87	4,41
7	10	111	115,47 \pm 2,45	6,73	96,38 \pm 1,82	6,00	211,75 \pm 2,95	4,41
8	10	121	119,15 \pm 4,46	11,86	95,46 \pm 1,68	5,59	214,61 \pm 4,86	7,17
9	10	133	116,64 \pm 2,14	5,82	93,88 \pm 1,00	3,40	210,52 \pm 2,05	3,08
10	10	148	114,81 \pm 2,30	6,35	101,10 \pm 0,78	2,46	215,91 \pm 2,68	3,93
Toplam	100	1222	119,25 \pm 1,16	9,76	98,05 \pm 0,55	5,71	217,30 \pm 1,31	6,04

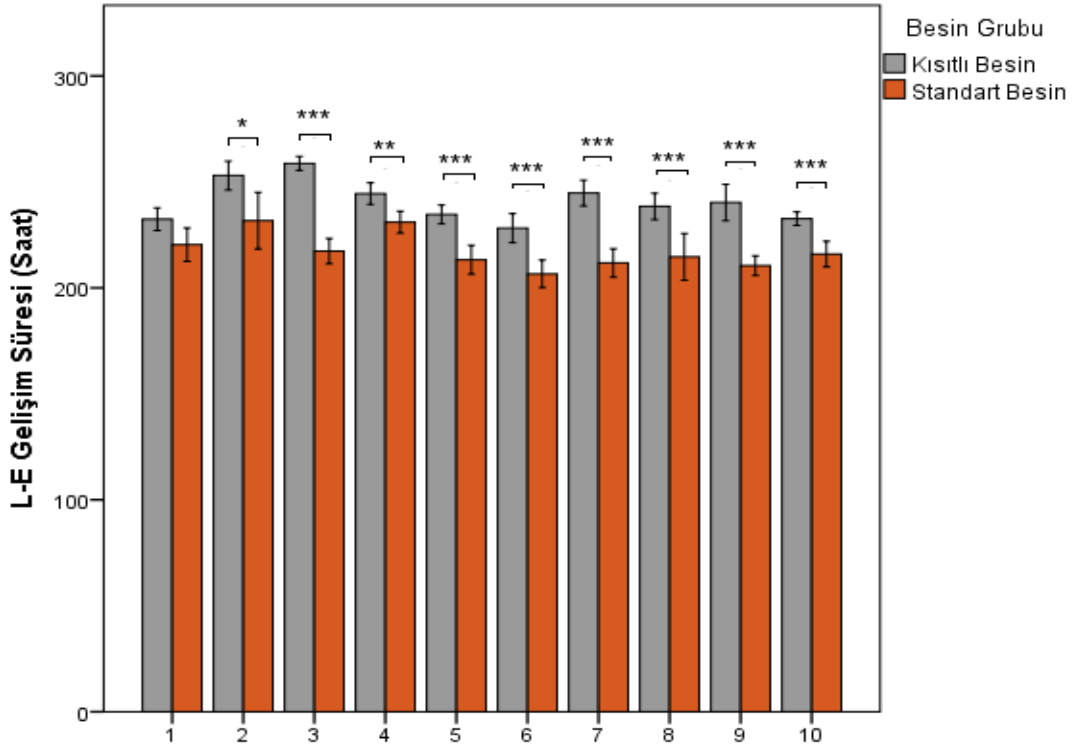
Çizelge 4.4. Kısıtlı besinde her soy hattına ait larvadan pupaya (L-P), pupadan ergine (P-E) ve larvadan ergine (L-E) ortalama (\bar{x}) gelişim süreleri (saat) \pm standart hata değerleri (S.H.) ve varyasyon katsayılarını (CV) gösteren çizelge.

Soy Hattı	Replika	N	L-P		P-E		L-E	
			$\bar{x} \pm$ S.H.	CV	$\bar{x} \pm$ S.H.	CV	$\bar{x} \pm$ S.H.	CV
1	14	206	129,31 \pm 1,96	5,69	103,12 \pm 1,02	3,71	232,43 \pm 2,48	4,00
2	15	180	147,53 \pm 3,23	8,49	105,44 \pm 1,21	4,47	252,98 \pm 3,18	4,88
3	15	190	150,66 \pm 1,05	2,72	108,05 \pm 1,02	3,69	258,72 \pm 1,52	2,28
4	15	169	139,46 \pm 1,80	5,00	105,02 \pm 1,11	4,12	244,48 \pm 2,36	3,74
5	15	182	131,37 \pm 1,41	4,17	103,28 \pm 1,08	4,05	234,66 \pm 2,07	3,42
6	6	56	126,10 \pm 4,02	7,81	102,06 \pm 2,13	5,13	228,16 \pm 2,66	2,86
7	15	149	138,79 \pm 2,57	7,19	105,94 \pm 1,08	3,96	244,74 \pm 2,81	4,45
8	15	144	138,65 \pm 2,48	6,95	99,79 \pm 1,21	4,70	238,44 \pm 2,88	4,69
9	12	95	134,16 \pm 3,40	8,79	106,09 \pm 1,95	6,39	240,26 \pm 3,90	5,63
10	15	170	125,36 \pm 1,23	3,81	107,28 \pm 1,02	3,72	232,64 \pm 1,49	2,49
Toplam	137	1541	136,89 \pm 0,98	8,42	104,75 \pm 0,43	4,80	241,00 \pm 1,10	5,37



Şekil 4.1. Besin tipine bağlı olarak gelişim süresi gösterimi [46].

Gelişim süresi deneyi sonucunda elde edilen veriler, tüm soy hatları için kısıtlı besin ortamında gelişen bireylerin gelişim süresinin standart besiyerinde gelişen bireylere göre daha uzun olduğunu göstermiştir. *D. melanogaster*'de pupasyona geçmek için larvanın ulaşması gereken kritik vücut büyüklüğünün en önemli koşulu beslenmedir. Çizelge 4.3. ve 4.4.'de görüldüğü üzere gelişim süresi kısıtlı besin ortamında özellikle larvadan pupaya geçiş süresini uzatmaktadır (Şekil 4.1).



Soy Hattı

Şekil 4.2. Kısıtlı ve standart besiyerinde larvadan ergine ortalama gelişim süreleri (saat) ve %95 güven aralıkları. (* $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$)

Gelişim süresi deneyi sonucu elde edilen verilere bakıldığında besin tipine bağlı olarak artan gelişim süresinin özellikle larvadan pupaya geçişte önem kazandığı görülmektedir. Larvadan pupasyona kadar geçen süre besin tipine göre değişkenlik göstermekte ve artan besinle birlikte kısalmaktadır. Bu durum larvanın kritik vücut büyüklüğüne ulaşmadan pupasyona geçememesi ile ilişkilidir [46]. Larva kritik vücut büyüklüğüne ulaşana kadar beslenme davranışını devam ettirmekte böylece kısıtlı besin ortamında ihtiyacı olan yeterli miktarda proteine erişimi azaldığından beslenme davranışı büyüme oranını dolayısı ile gelişim süresini etkileyerek arttırmaktadır.

Bu gecikme süresi pupasyon süresinde bir miktar tamponlanma eğiliminde olsa da genel olarak metamorfozun tamamlanarak ergin birey durumuna geçiş kısıtlı besinde standart besine oranla daha uzun sürmektedir. Birinci soy hattı dışındaki tüm soy hatlarında standart ve kısıtlı besin ortamında gelişim süresi farkı istatistiksel olarak anlamlıdır (Şekil 4.2). Aynı zamanda her besin tipi için soy hatları arasında yapılan ANOVA testi sonuçları tüm gelişim dönemleri için soy hatları arasında istatistiksel olarak anlamlı farkların olduğunu göstermiştir ($p < 0,01$). Bu durum her soy hattının kendine özgül genetik alt yapısının bir sonucu olarak karşımıza çıkmaktadır.

Gelişim dönemleri için gelişim süresi varyasyon katsayılarına bakıldığında, larvadan pupaya gelişim süresine ait varyasyon katsayısının her iki besin ortamında da pupadan ergine olan gelişim süresi varyasyon katsayısına göre yüksek olduğu gösterilmiştir (Çizelge 4.3 ve 4.4). Bu durum temelde larvadan ergine kadar olan varyasyonu oluşturan gelişim döneminin larvadan pupaya kadar olan gelişim süresi olduğuna işaret etmektedir. İki besin ortamı için ise gelişim dönemleri varyasyon katsayıları tek tek ele alındığında standart ve kısıtlı besin ortamı için büyük bir farkın olmadığı gösterilmiştir (Çizelge 4.3 ve 4.4).

4.2.2 Hayatta Kalma Başarısı

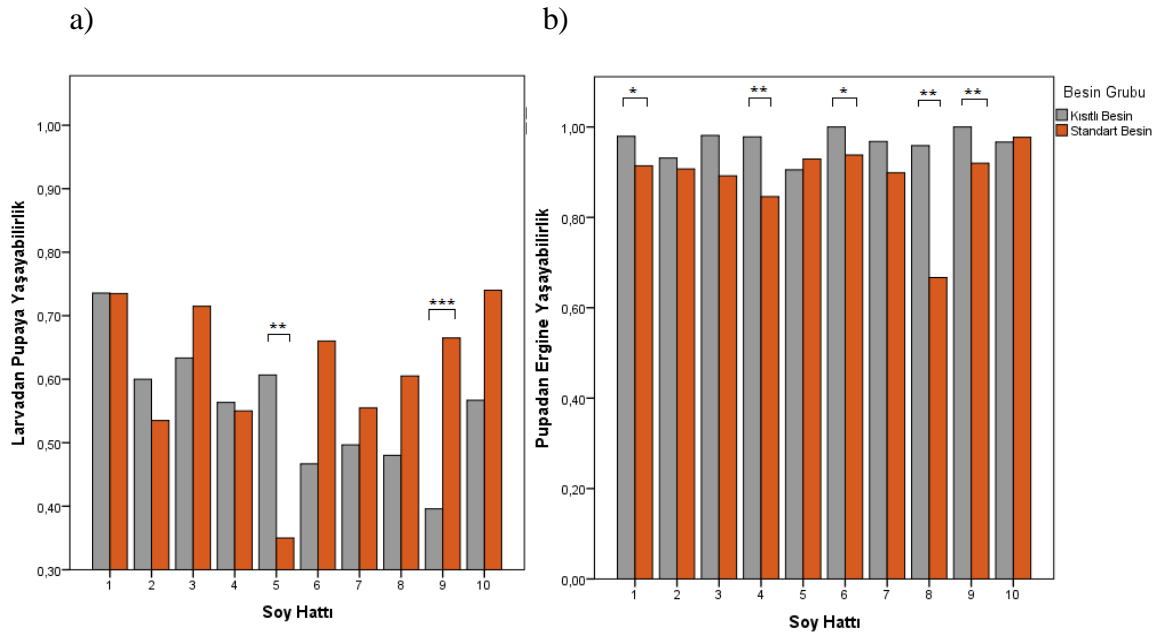
Gelişim süresi deneyinden elde edilen verilerle kısıtlı ve standart besin ortamına ekilen larvalardan pupasyona geçen ve metamorfozu tamamlayarak ergin birey haline gelen bireylerin sayısı hesaplanmıştır. Daha sonra bu veriler transforme edilerek analiz edilmiştir. Çizelge 4.5 ve 4.6'da sırası ile standart ve kısıtlı besiyerinde larvadan pupaya ve pupadan ergine yüzde hayatta kalma değerleri ve varyasyon katsayıları verilmektedir.

Çizelge 4.5. Standart besin ortamında larvadan pupaya ve pupadan ergine hayatta kalma yüzdeleri, standart hata (S.H.) değerleri ve varyasyon katsayıları (CV).

Standart Besin							
Hayatta Kalma			L-P		P-E		
Soy Hattı	Replika	N	Yüzde ± S.H.	CV	N	Yüzde ± S.H.	CV
1	10	147	73,50±4,48	18,44	133	91,30±2,60	9,01
2	10	107	53,50±7,11	42,04	100	90,62±3,91	13,65
3	10	143	71,50±5,05	22,37	127	89,19±3,84	13,62
4	10	110	55,00±4,83	27,77	92	84,58±4,05	15,17
5	10	70	35,00±6,83	61,72	63	92,82±4,80	16,36
6	10	132	66,00±5,09	24,43	124	93,75±1,79	6,04
7	10	111	55,50±3,53	20,12	102	89,84±4,26	14,99
8	10	121	60,50±4,11	21,50	81	66,75±9,17	43,49
9	10	133	66,50±4,28	20,38	122	91,86±3,26	11,26
10	10	148	74,00±5,41	23,14	145	97,67±1,57	5,10
Toplam	100	1222	61,10±1,93	31,63	1089	88,83±1,55	17,52

Çizelge 4.6. Kısıtlı besin ortamında larvadan pupaya ve pupadan ergine hayatta kalma yüzdeleri ve standart hata (S.H.) değerleri ve varyasyon katsayıları (CV).

Kısıtlı Besin							
Hayatta Kalma			L-P		P-E		
Soy	Replika	N	Yüzde ± S.H.	CV	N	Yüzde ± S.H.	CV
1	14	206	73,57±4,87	24,78	201	97,94±0,77	2,97
2	15	180	60,00±4,14	26,73	163	93,12±3,81	15,88
3	15	190	63,33±3,86	23,62	187	98,15±1,39	5,50
4	15	169	56,33±3,06	21,08	165	97,80±0,98	3,89
5	15	182	60,66±4,07	26,04	163	90,53±2,72	9,72
6	6	56	46,66±5,57	29,28	56	100,00±0,00	0,00
7	15	149	49,66±2,90	22,66	145	96,77±1,89	7,59
8	15	144	48,00±4,10	33,13	137	95,81±1,97	7,97
9	12	95	39,58±4,05	35,51	95	100,00±0,00	0,00
10	15	170	56,66±4,43	30,32	163	96,59±1,70	6,83
Toplam	137	1541	56,24±1,46	30,53	1475	96,37±0,65	8,00



Şekil 4.3. Soy hatlarının standart ve kısıtlı ortamda a) larvadan pupaya, b) pupadan ergine yaşayabilirlik verileri. (* p<0,05; ** p <0,01; *** p<0,001)

Yapılan analizler sonucunda kısıtlı besin ortamında larvadan pupaya geçişin standart besin ortamına göre daha düşük olduğu, ancak kısıtlı besin ortamında pupasyona geçebilen bireylerin pupasyonu tamamlayarak ergin birey haline gelme oranının standart besine göre daha yüksek olduğu görülmüştür (Şekil 4.3).

Elde edilen veriler değerlendirildiğinde genel bir örüntü olarak larvadan pupaya hayatta kalma değerlerinin pupadan ergine hayatta kalma değerlerine göre çok daha düşük olduğu

görülmektedir. Bu durum seçim baskısının en yoğun olduğu dönemin larval dönem olduğuna işaret etmektedir (Çizelge 4.5 ve 4.6). Larvadan pupaya geçme değeri tüm soy hatları için standart besinde ortalama %61,10 olarak elde edilirken kısıtlı besin ortamında %56,24'dir. Bu da yaklaşık olarak larvaların yarısının seçilerek hayatta kalmayı başarabildiğini göstermektedir. Pupasyonu tamamlayarak ergin hale gelebilme değeri ise soy hatları için ortalama olarak; standart besinde %88,83 ve kısıtlı besinde %96,37 gibi yüksek yüzdelerle temsil edilmektedir. Larvadan pupaya geçme yüzdesi standart besiyerinde görece daha yüksek iken kısıtlı besiyerinde ise pupadan ergine yaşayabilirliğin yüksek olduğu görülmektedir (Şekil 4.3).

Hayatta kalabilme yüzdelerinin varyasyon katsayı değerleri incelendiğinde her iki besiyerinde de larvadan pupaya yaşayabilirliğin varyasyon katsayısının, pupadan ergine olan varyasyon katsayısından daha yüksek olduğu ortaya konmuştur. Bu durum pupasyon öncesi gelişim döneminin yüksek varyasyona sahip olduğu ve hayatta kalabilme başarısı açısından kritik öneme sahip olduğunun bir göstergesidir. Aynı zamanda iki besiyerinde de larvadan pupaya hayatta kalma varyasyon katsayıları benzer değerlere sahiptir (Çizelge 4.5 ve 4.6). Pupadan ergine yaşayabilirlik varyasyon katsayısı ise standart besiyerinde kısıtlı besiyerine göre çok daha yüksektir (Çizelge 4.5 ve 4.6). Bu durum kısıtlı besiyerinde pupasyona geçebilen bireylerin yüksek oranda ergin birey haline geçmesi ile ilişkilidir.

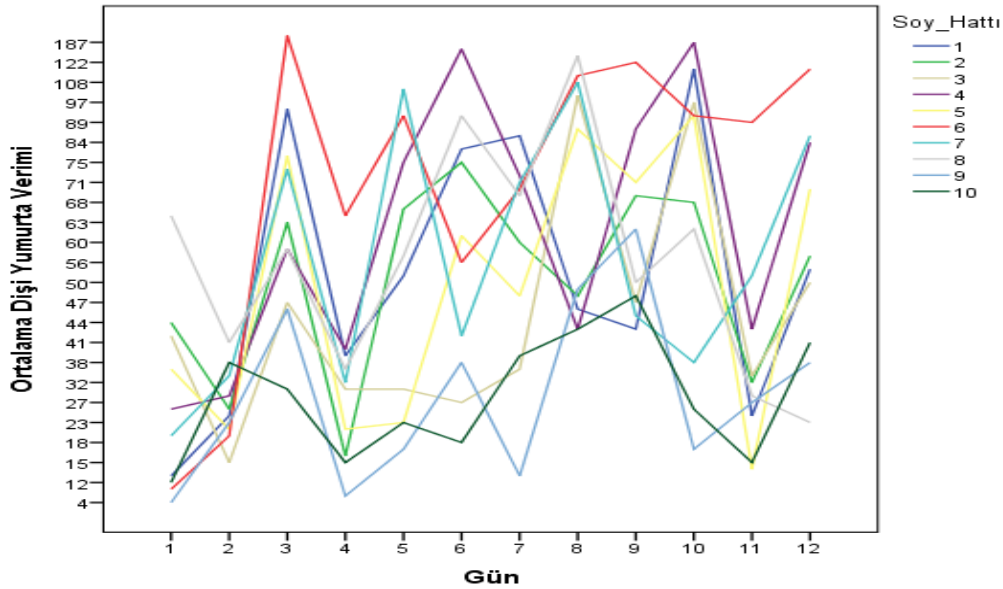
4.2.3 Dişi Yumurta Verimi

Önemli bir yaşam öyküsü karakteri olan yumurta veriminin bir stres faktörü olarak seçilen besin kısıtlamasına bağlı olarak genetik ve çevresel varyanslarının hesaplanması amacıyla seçilen 10 *D. melanogaster* soyu kullanılmıştır. Yumurta verimi deneyinde hem standart hem de kısıtlı besiyerinde her bir dişi birey iki erkek birey ile birlikte tüplere alınmış ve 12 gün boyunca dişiye ait yumurta sayımları gerçekleştirilmiştir. Standart ve kısıtlı besin ortamında her soy hattından 12 dişiye ait yumurta verimi ortalama, standart hata ve varyasyon katsayı değerleri Çizelge 4.7'de verilmiştir.

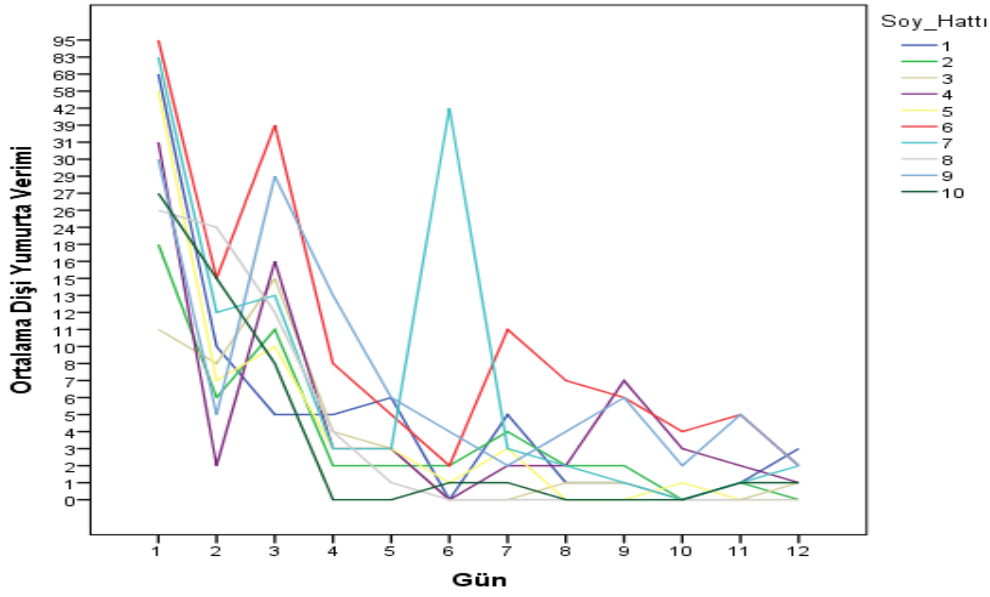
Çizelge 4.7. Standart ve kısıtlı besin ortamında her soy hattına ait dişilerin günlük yumurta veriminin ortalama (\bar{x}), standart hata (S.H.) değerleri ve varyasyon katsayısı (CV).

Standart Besin				Kısıtlı Besin			
SoyHattı	N	$\bar{x} \pm S.H.$	CV	SoyHattı	N	$\bar{x} \pm S.H.$	CV
1	12	55,83±9,18	57,88	1	12	8,75±5,45	43,08
2	12	51,83±5,47	33,74	2	12	4,17±1,53	62,58
3	12	46,50±7,69	14,60	3	12	3,67±1,44	82,40
4	12	76,42±15,15	23,20	4	12	6,00±1,44	76,92
5	12	52,00±8,10	52,56	5	12	7,17±4,70	49,91
6	12	86,92±14,56	34,23	6	12	16,58±7,69	42,45
7	12	58,58±8,40	25,24	7	12	13,75±7,14	49,72
8	12	59,42±8,46	16,30	8	12	5,58±2,80	62,53
9	12	28,33±5,27	56,69	9	12	9,00±2,89	30,48
10	12	28,92±3,62	37,55	10	12	4,50±2,42	42,36
Toplam	120	54,47±3,24	44,07	Toplam	120	7,91±1,39	64,22

Yumurta verimi deneyi verilerine bakıldığında dişinin üreme başarısının besin stresinden yüksek oranda etkilendiği, eğer ortamda yeteri miktarda besin yoksa enerjisini koruma eğiliminde olup yumurta üretimine yatırım yapmadığı görülmektedir. Aynı soy hattının azalan protein miktarına bağlı olarak yumurta üretimindeki düşüşü kritik düzeyde olmaktadır (Çizelge 4.7).



Şekil 4.4. Standart besi ortamında 10 soy hattına ait dişilerin ortalama yumurta veriminin 12 günlük gösterimi.



Şekil 4.5. Kısıtlı besi ortamında 10 soy hattına ait dişilerin yumurta veriminin ortalama 12 günlük gösterimi.

Yumurta veriminin standart besin ortamında soy hattına özgü cevap oluşturduğu görülmüştür. Kısıtlı besin ortamında ise aniden bir besin stresi ile karşı karşıya gelmenin beklenen bir sonucu olarak ilk gün tüm soy hatlarında yüksek yumurta verimi gözlenmiştir. Bu durum 2. gün düşme eğilimine girmesine rağmen 3. gün artış göstermiştir. 3. günün sonrasında ise yaklaşık tüm soy hatlarında yüksek düşüş gerçekleşmiştir (Şekil 4.6).

Standart ve kısıtlı besin arasındaki fark karşılaştırıldığında soy hatları arasında besin kısıtlanmasından yumurta verimi açısından en çok etkilenen soy hattı 3. ve 4. soy hatları olmuştur. Bu soy hatlarının standart ve kısıtlı besinde ürettikleri günlük ortalama yumurta farkı %92'yi bulmaktadır. Besin stresinden en az etkilenen soy hattı ise zaten standart besin ortamında da düşük yumurta üretimine sahip 9. soy hattıdır. Bu soy hattının standart ve kısıtlı besinde ürettiği günlük yumurta sayısı arasındaki fark %68,24 oranındadır.

Dişi yumurta verimi için varyasyon katsayıları incelendiğinde (Çizelge 4.7) kısıtlı besin ortamında varyasyon katsayısının standart besine göre daha yüksek olduğu görülmektedir.

4.2.4 Açlık Direnci

Diğer bir önemli yaşam öyküsü karakteri olan açlık direnci kendileşme deneyi sonucunda elde edilen verilerin analizlerine göre seçilen 10 soy hattı ile gerçekleştirilmiştir. Kısıtlı ile standart ortamda gelişimini tamamlamış olan ergin bireyler susuz kalmaları engellenecek ve sadece besin yoksunluğu çekecekleri agar ortamına konulmuş ve hayatta kalma süreleri kaydedilmiştir.

Daha önce yapılmış olan açlık direnci çalışmaları ile bu yaşam öyküsü karakterinin ciddi bir eşeyssel dimorfizm gösterdiği bilinmektedir. Açlık direncinin vücut yağ oranı ile ilişkili olduğu buna bağlı olarak dişilerin açlığa daha yüksek direnç gösterdikleri ortaya konmuştur [81]. Elde ettiğimiz veriler de bu bilgiyi destekler niteliktedir. Özellikle standart besin ortamında gelişimini tamamlamış bireylerde tüm soy hatları ortalamalarına bakıldığında dişilerin erkeklere oranla açlığa neredeyse iki kat daha dirençli olduğu görülmektedir (Çizelge 4.8). Aynı şekilde kısıtlı besin ortamında gelişimini tamamlamış dişilerin de erkeklere göre daha dirençli olduğu ortaya konmuştur (Çizelge 4.9).

Çizelge 4.8. Standart besin ortamında gelişimini tamamlamış dişi ve erkek bireylerin saat olarak açlık direnci ortalamaları (\bar{x}), standart hata (S.H.) değerleri ve varyasyon katsayıları (CV)

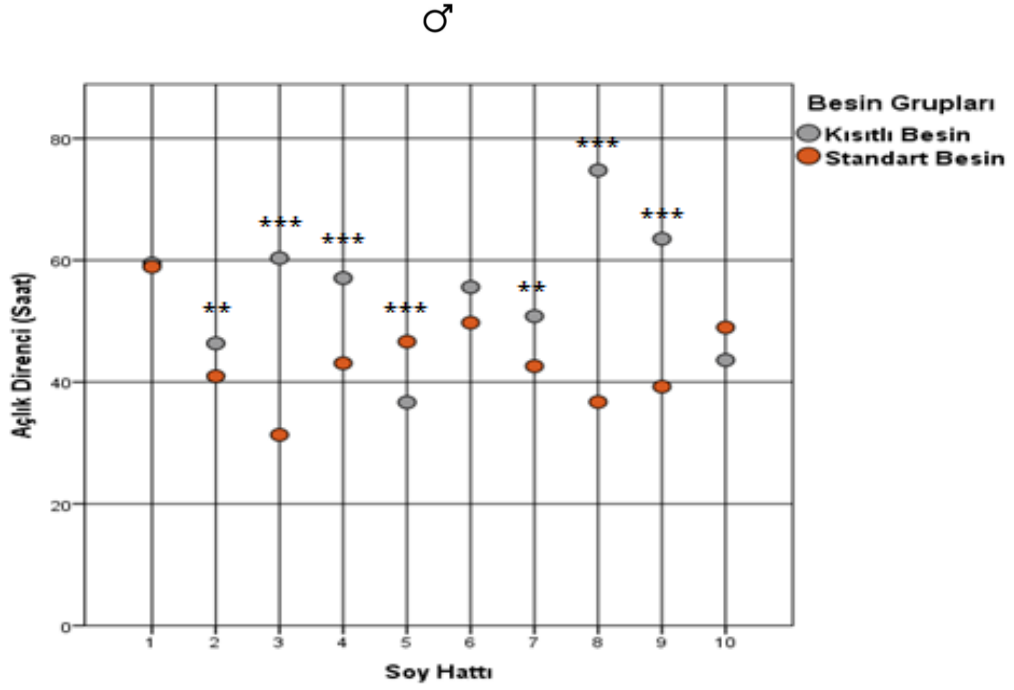
Standart Besin - Erkek Bireyler				Standart Besin - Dişi Bireyler			
Soy Hattı	N	$\bar{x} \pm$ S.H.	CV	Soy Hattı	N	$\bar{x} \pm$ S.H.	CV
1	61	58,94 \pm 1,54	20,49	1	58	88,03 \pm 2,93	25,42
2	57	40,93 \pm 1,42	26,29	2	58	76,34 \pm 2,92	29,14
3	45	31,33 \pm 1,20	25,78	3	39	87,69 \pm 4,49	32,04
4	39	43,07 \pm 1,93	28,02	4	27	87,77 \pm 3,45	20,43
5	48	46,63 \pm 3,53	52,51	5	48	85,25 \pm 5,15	41,93
6	38	49,73 \pm 2,40	29,80	6	50	89,04 \pm 2,71	21,58
7	50	42,60 \pm 2,30	21,72	7	49	69,30 \pm 2,17	22,01
8	58	36,72 \pm 1,61	33,54	8	50	76,20 \pm 2,84	26,44
9	50	39,24 \pm 1,45	26,25	9	50	69,24 \pm 3,84	39,31
10	50	48,96 \pm 1,63	23,54	10	49	84,48 \pm 2,76	22,91
Toplam	496	43,98 \pm 0,67	34,35	Toplam	478	80,91 \pm 1,11	30,22

Çizelge 4.9. Kısıtlı besin ortamında gelişimini tamamlamış dişi ve erkek bireylerin saat olarak açlık direnci ortalamaları (\bar{x}), standart hata (S.H.) değerleri ve varyasyon katsayıları (CV)

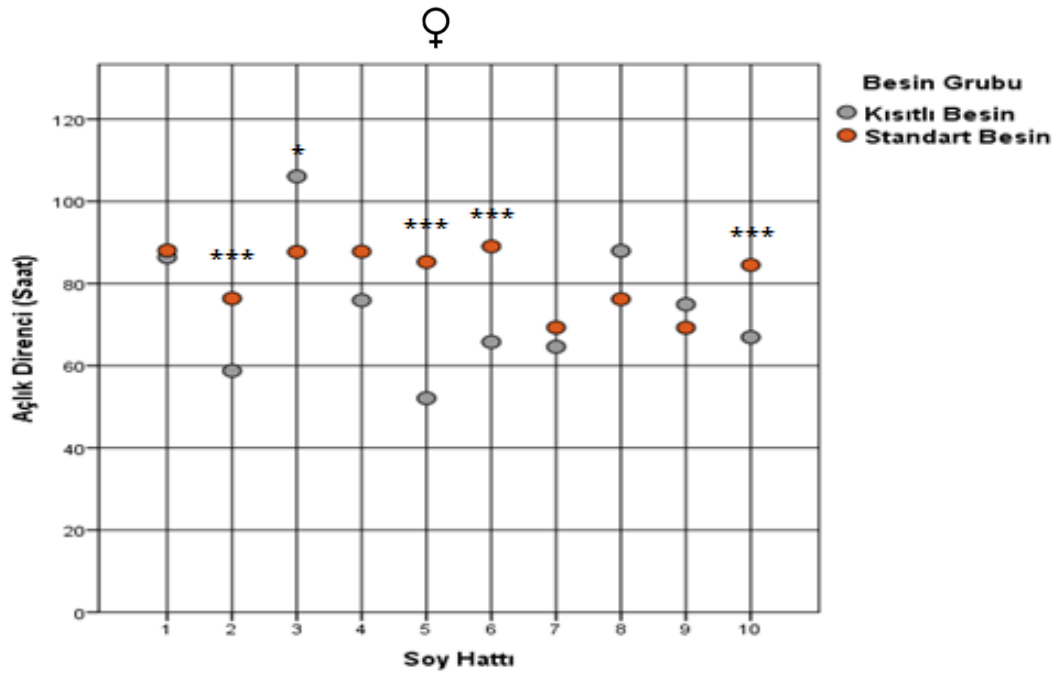
Kısıtlı Besin - Erkek Bireyler				Kısıtlı Besin - Dişi Bireyler			
Soy	N	$\bar{x} \pm S.H.$	CV	Soy	N	$\bar{x} \pm S.H.$	CV
1	22	59,45±3,32	26,23	1	30	86,40±4,49	28,52
2	47	46,34±1,47	21,88	2	48	58,75±3,38	39,91
3	53	60,33±2,18	26,34	3	53	106,07±5,31	36,45
4	55	57,05±2,68	34,87	4	40	75,90±4,48	37,36
5	36	36,66±2,10	34,50	5	50	52,08±2,48	33,68
6	38	55,57±3,36	37,29	6	51	65,76±3,73	40,55
7	45	50,80±2,70	35,75	7	43	64,60±3,27	33,23
8	52	74,76±2,98	38,42	8	35	87,94±7,00	47,21
9	53	63,50±5,43	62,27	9	35	74,91±5,00	39,49
10	45	43,60±2,43	37,39	10	51	66,94±3,55	37,92
Toplam	446	55,50±1,15	43,88	Toplam	436	73,21±1,54	44,13

Larval dönem beslenmesinin ergin dönem stres direncinde etkili olabileceği farklı çalışmalarda da gösterilmektedir [82]. Yaptığımız çalışma da bu bilgiyi pekiştirmektedir. Özellikle erkeklerde genel bir örüntü olarak, gelişimini kısıtlı besin ortamında tamamlamış olan bireyler açlığa daha fazla direnç göstermektedirler (Şekil 4.6.a). Bu durum doğal seçilimin bir sonucu olarak larval dönemde besin stresi altında gelişimini tamamlayarak hayatta kalmayı başaran bireylerin açlığa daha dirençli olması şeklinde açıklanabilmektedir. Ayrıca iki soy hattı dışında tüm soy hatlarında kısıtlı besin ve standart besinde gelişimini tamamlamış erkek bireylerin açlığa direnç değerleri arasındaki fark istatistiksel olarak anlamlıdır (Şekil 4.6.a). Şekil 4.7.b’de görüldüğü gibi dişiler için genel eğilimden bahsetmek zor olmasına rağmen 4 soy hattı için standart besinde gelişimini tamamlamış bireylerin açlık direncinin daha yüksek olduğu ve iki besin arasındaki farkın istatistiksel olarak anlamlı olduğu gösterilmiştir ($p < 0,001$) (Şekil 4.6. b).

a)



a)



Şekil 4.6. a) Gelişimini kısıtlı ve standart besinde geçirmiş erkek bireylerin ortalama açlık direnci gösterimi (saat olarak). b) Gelişimini kısıtlı ve standart besinde geçirmiş dişi bireylerin ortalama açlık direnci gösterimi (saat olarak). (* $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$)

Soy hatları arasında gelişim dönemi beslenmesinin hem dişi hem erkek bireyler için en az etki ettiği soy hattı 1. izosoy olarak gösterilmektedir. Öyle ki bu soy hattına ait erkek bireylerin verileri Şekil 4.7.a'da çakışmaktadır. Bu soy hattında azalan protein miktarında gelişimi tamamlamış olmak ergin dönem açlık direnci üzerine neredeyse hiç etki etmemektedir (Şekil 4.7.a). Bu soy hattı aynı zamanda besin kısıtlamasının gelişim süresi

üzerinde istatistiksel olarak anlamlı bir fark yaratmadığı bir soy hattı olarak karşımıza çıkmaktadır (Şekil 4.2). Gelişim süresi ve açlık direnci arasında var olan ilişki, birbirinden bağımsız olarak Chippindale (1996) ve Harsh (1999) tarafından yapılan çalışmalar ile gösterilmiştir [80, 83]. Bu çalışmaları destekler nitelikte, erkek bireylerde kısıtlı ve standart besinde gelişimini tamamlamış bireyler arasındaki açlık direnci farkı en yüksek olan soy hatlarından biri olan 3. soy hattının aynı zamanda gelişim süresi verileri de kısıtlı ve standart durumda farkı en yüksek olan izosoy hattıdır (Şekil 4.2, Şekil 4.7) . Bu veriler ışığında, ergin öncesi beslenmesinin hem gelişim süresi hem ergin dönem açlık direnci üzerinde benzer örüntüler gösterebildiğini söylemek mümkündür.

Aynı zamanda elde edilen varyasyon katsayıları incelendiğinde besin grupları içinde dişi ve erkek bireylerin varyasyon katsayıları benzer olduğu görülmüştür. Ancak besin tipleri karşılaştırıldığında hem dişi hem erkek bireyler için kısıtlı besin ortamında gelişmiş bireylerin açlık direnci varyasyon katsayılarının standart ortamda gelişmiş bireylerin açlık direnci varyasyon katsayılarına göre daha yüksek olduğu gösterilmiştir (Çizelge 4.8. ve Çizelge 4.9).

4.3 Yaşam Öyküsü Karakterlerinin Dar Anamlı Kalıtsallıkları

Kendileşme deneyi sonrası seçilen 10 izosoy kullanılarak iki besin grubu ile yapılan gelişim süresi, hayatta kalma başarısı, yumurta verimi ve açlık direnci deneyleri sonucunda elde edilen veriler kullanılarak her karakter için dar anlamlı kalıtsallık değerleri hesaplanmıştır. Seçilen bu yaşam öyküsü karakterlerinin standart ve kısıtlanmış besin ortamında elde edilen varyans bileşenleri Çizelge 4.10 - 4.13'de verilmiştir.

Çizelge 4.10. Gelişim süresi dar-anlamlı kalıtsallık hesaplamasında kullanılan varyans bileşenlerinin elde edildiği ANOVA sonuçları.

	Kareler Toplamı	Serbestlik Derecesi	Ortalama Kare
Gelişim Süresi			
Standart Diet:			
Larva-Pupa			
Soylar Arası	2367,671	7	338,239
Soy İçi	5051,983	72	70,166
Pupa-Ergin			
Soylar Arası	818,312	9	90,924
Soy İçi	2283,094	90	25,368
Larva-Ergin			
Soylar Arası	3895,180	7	556,454
Soy İçi	5574,037	72	77,417
Kısıtlı Diet:			
Larva-Pupa			
Soylar Arası	8786,038	9	976,226
Soy İçi	9270,842	127	72,999
Pupa-Ergin			
Soylar Arası	792,635	9	88,071
Soy İçi	2653,406	127	20,893
Larva-Ergin			
Soylar Arası	10966,17	9	1218,483
Soy İçi	11928,41	127	93,925

Çizelge 4.11. Hayatta kalma dar-anlamlı kalıtsallık hesaplamasında kullanılan varyans bileşenlerinin elde edildiği ANOVA sonuçları.

	Kareler Toplamı	Serbestlik Derecesi	Ortalama Kare
Hayatta Kalma			
Standart Diet:			
Larva-Pupa			
Soylar Arası	2,240	9	0,249
Soy İçi	5,197	90	0,058
Pupa-Ergin			
Soylar Arası	2,388	9	0,265
Soy İçi	9,958	90	0,051
Kısıtlı Diet:			
Larva-Pupa			
Soylar Arası	2,130	9	0,237
Soy İçi	5,808	127	0,046
Pupa-Ergin			
Soylar Arası	1,186	9	0,132
Soy İçi	6,555	127	0,052

Çizelge 4.12. Dişi yumurta verimi dar-anlamlı kalıtsallık hesaplamasında kullanılan varyans bileşenlerinin elde edildiği ANOVA sonuçları.

	Kareler Toplamı	Serbestlik Derecesi	Ortalama Kare
Dişi Yumurta Verimi			
Standart Diet:			
12 gün			
Soylar Arası	212,035	9	23,559
Soy İçi	303,482	99	3,065
İlk 6 Gün			
Soylar Arası	185,750	9	20,639
Soy İçi	339,109	102	3,325
Son 6 Gün			
Soylar Arası	226,666	9	25,185
Soy İçi	631,947	99	6,383
İlk 3 Gün			
Soylar Arası	139,811	9	15,535
Soy İçi	590,406	102	5,788
Son 9 Gün			
Soylar Arası	243,714	9	27,079
Soy İçi	442,011	100	4,420
Kısıtlı Diet:			
12 gün			
Soylar Arası	10,860	9	1,207
Soy İçi	16,798	92	0,183
İlk 6 Gün			
Soylar Arası	32,185	9	3,576
Soy İçi	60,578	91	0,666
Son 6 Gün			
Soylar Arası	2,064	9	0,229
Soy İçi	5,115	87	0,059
İlk 3 Gün			
Soylar Arası	78,557	9	8,729
Soy İçi	244,909	91	2,691
Son 9 Gün			
Soylar Arası	2,487	9	0,276
Soy İçi	8,589	90	0,095

Çizelge 4.13. Açlık direnci dar-anlamlı kalıtsallık hesaplamasında kullanılan varyans bileşenlerinin elde edildiği ANOVA sonuçları.

	Kareler Toplamı	Serbestlik Derecesi	Ortalama Kare
Açlık Direnci			
Standart Diet:			
Erkek			
Soylar Arası	2788,085	8	348,511
Soy İçi	697,749	36	19,382
Dişi			
Soylar Arası	2627,900	8	328,487
Soy İçi	1475,934	35	42,170
Kısıtlı Diet:			
Erkek			
Soylar Arası	4676,916	8	584,615
Soy İçi	2330,744	32	72,836
Dişi			
Soylar Arası	9005,785	8	1125,723
Soy İçi	7818,776	32	244,337

Bölüm 3’de verildiği üzere 3.1. eşitliği kullanılarak bu karakterlerden elde edilen varyans bileşenleri ile genetik varyans (V_G) elde edilmiştir. Eşitlik 3.2 kullanılarak eklemeli genetik varyans (V_A) hesaplanmıştır. Soy içi varyansın (V_w) çevresel varyansa (V_E) eşit olduğu kabul edilmektedir (Eşitlik 3.3). Eşitlik 3.4. kullanılarak elde edilen verilerle dar anlamlı kalıtsallıkları (h^2) hesaplanmıştır (Çizelge 4.14- 4.17)

Çizelge 4.14. Standart ve kısıtlı besin ortamında larvadan pupaya, pupadan ergine ve larvadan ergine gelişim sürelerinin varyans komponentleri, kalıtsallık değerleri, eklemeli genetik varyasyon katsayısı ve evrimleşebilirlik değerleri.

	Gelişim Süresi					% CV_A	% eu
	V_G	V_A	V_E	V_P	h^2		
Standart Diet							
Larva-Pupa	26,81	13,40	70,17	96,98	0,138	3,100	0,138
Pupa-Ergin	6,55	3,27	25,37	31,92	0,102	1,840	0,034
Larva-Ergin	48,10	24,05	77,42	125,52	0,190	2,250	0,050
Kısıtlı Diet							
Larva-Pupa	69,47	34,73	72,99	142,47	0,240	4,305	0,185
Pupa-Ergin	4,93	2,46	20,89	25,82	0,095	1,497	0,022
Larva-Ergin	82,50	41,25	93,92	176,42	0,233	2,666	0,071

Çizelge 4.15. Standart ve kısıtlı besin ortamında larvadan pupaya, pupadan ergine hayatta kalma başarısının varyans komponentleri, kalıtsallık değerleri, eklemeli genetik varyasyon katsayısı ve evrimleşebilirlik değerleri.

	Hayatta Kalma						% <i>CV_A</i>	% <i>eu</i>
	<i>V_G</i>	<i>V_A</i>	<i>V_E</i>	<i>V_P</i>	<i>h²</i>			
Standart Diet								
Larva-Pupa	0,0191	0,0095	0,0580	0,0771	0,1230	0,159	2,52 x 10 ⁻⁴	
Pupa-Ergin	0,0154	0,0077	0,1110	0,1264	0,0600	0,098	0,97 x 10 ⁻⁴	
Kısıtlı Diet								
Larva-Pupa	0,0140	0,0070	0,0460	0,0600	0,1160	0,148	2,21 x 10 ⁻⁴	
Pupa-Ergin	0,0058	0,0029	0,0520	0,0578	0,0500	0,055	0,31 x 10 ⁻⁴	

Çizelge 4.16. Standart ve kısıtlı besin ortamında 12 günlük, ilk 6 ve son 6 günlük, ilk 3 ve son 9 günlük dişi yumurta veriminin varyans komponentleri, kalıtsallık değerleri, eklemeli genetik varyasyon katsayısı ve evrimleşebilirlik değerleri.

	Dişi Yumurta Verimi						% <i>CV_A</i>	% <i>eu</i>
	<i>V_G</i>	<i>V_A</i>	<i>V_E</i>	<i>V_P</i>	<i>h²</i>			
12 Günlük Analiz								
Standart Diet	1,880	0,940	3,065	4,945	0,190	3,350	0,112	
Kısıtlı Diet	0,099	0,049	0,183	0,282	0,176	4,919	0,241	
İlk 6 Gün Analizi								
Standart Diet	1,562	0,781	3,325	4,887	0,159	1,900	0,036	
Kısıtlı Diet	0,286	0,140	0,666	0,952	0,150	2,680	0,072	
Son 6 Gün Analizi								
Standart Diet	1,712	0,856	6,383	8,095	0,105	1,481	0,022	
Kısıtlı Diet	0,017	0,008	0,005	0,023	0,113	4,808	0,231	
İlk 3 Gün Analizi								
Standart Diet	0,871	0,435	5,788	6,659	0,0653	1,535	0,023	
Kısıtlı Diet	0,599	0,299	2,691	3,290	0,0903	2,310	0,053	
Son 9 Gün Analizi								
Standart Diet	2,061	1,030	4,420	6,481	0,158	1,740	0,003	
Kısıtlı Diet	0,017	0,009	0,095	0,112	0,079	3,543	0,125	

Çizelge 4.17. Standart ve kısıtlı besin ortamında gelişen bireylerin açlık direnci verilerinin varyans bileşenleri, kalıtsallık değerleri, eklemeli genetik varyasyon katsayısı ve evrimleşebilirlik değerleri.

	Açlık Direnci					%	%
	V_G	V_A	V_E	V_P	h^2	CV_A	$e\mu$
Standart Diet							
Dişi	57,263	28,630	42,170	99,433	0,277	6,613	0,437
Erkek	65,830	32,913	19,382	85,202	0,336	13,180	1,738
Kısıtlı Diet							
Dişi	224,270	112,135	244,337	468,607	0,249	14,63	2,140
Erkek	111,498	55,749	72,836	184,334	0,302	13,860	1,922

Çizelge 4.18. Gelişim süresi, yaşayabilirlik, yumurta verimi, açlık direnci deneylerinde standart (S) ve kısıtlı (K) besi ortamında dar-anlamlı kalıtsallık (h^2) değerleri.

		h^2	S.H.	V_G	V_A	V_E	V_P	% CV_A	% eu
Gelişim Süresi									
Larva-Pupa	S	0,138	0,00133	26,81	13,40	70,17	96,98	3,100	0,138
	K	0,240	0,00122	69,47	34,73	72,99	142,47	4,305	0,185
Pupa-Ergin	S	0,102	0,00127	6,55	3,27	25,37	31,92	1,840	0,034
	K	0,095	0,00077	4,93	2,46	20,89	25,82	1,497	0,022
Larva-Ergin	S	0,190	0,00107	48,10	24,05	77,417	125,51	2,250	0,050
	K	0,233	0,00120	82,50	41,25	93,92	176,42	2,666	0,071
Hayatta Kalma									
Larva-Pupa	S	0,123	0,00140	0,0191	0,0095	0,0580	0,0771	0,159	$2,52 \times 10^{-4}$
	K	0,116	0,00085	0,0140	0,0070	0,0460	0,0600	0,148	$2,21 \times 10^{-4}$
Pupa-Ergin	S	0,060	0,00098	0,0154	0,0077	0,1110	0,1264	0,098	$0,97 \times 10^{-4}$
	K	0,050	0,00056	0,0058	0,0029	0,0520	0,0578	0,055	$0,31 \times 10^{-4}$
Dişi Yumurta Verimi									
12 gün	S	0,190	0,00153	1,880	0,940	3,065	4,945	3,350	0,112
	K	0,176	0,00160	0,099	0,049	0,183	0,282	4,919	0,241
İlk 6 Gün	S	0,159	0,00136	1,562	0,781	3,325	4,887	1,900	0,036
	K	0,150	0,00150	0,286	0,140	0,666	0,952	2,680	0,072
Son 6 Gün	S	0,105	0,00112	1,712	0,856	6,383	8,095	1,481	0,022
	K	0,113	0,00139	0,017	0,008	0,005	0,023	4,808	0,231
İlk 3 Gün	S	0,065	0,00086	0,871	0,435	5,788	6,659	1,535	0,023
	K	0,090	0,00119	0,599	0,299	2,691	3,290	2,310	0,053
Son 9 Gün	S	0,158	0,00138	2,061	1,030	4,420	6,481	1,740	0,003
	K	0,079	0,00111	0,017	0,009	0,095	0,112	3,543	0,125
Açlık Direnci									
Dişi	S	0,277	0,00354	57,263	28,63	42,170	85,20	6,61	0,437
	K	0,249	0,00429	224,270	112,13	244,337	468,60	14,63	2,140
Erkek	S	0,336	0,00352	65,820	32,913	19,382	85,20	13,18	1,738
	K	0,302	0,00253	111,498	55,749	72,836	184,33	13,86	1,922

Gelişim süresi deneyi dar-anlamlı kalıtsallık değerlerine bakıldığında değerlerin hem gelişim dönemleri, hem de besin tipi arasında değişkenlik gösterdiği ortaya çıkmaktadır (Çizelge 4.14.). L-P gelişim döneminde, kısıtlı besin ortamında gelişim süresinin kalıtılabilirliğinin standart besin ortamındaki gelişim süresinin kalıtılabilirliğine göre daha yüksek olduğu gösterilmiştir. Bunun kümülatif bir sonucu olan L-E gelişim süresinin kalıtılabilirliği de kısıtlı besin ortamında yüksektir. P-E dönemde ise tam tersi bir örüntü söz konusudur. Gelişim dönemleri ele alındığında L-P gelişim süresinin kalıtsallık değeri P-E gelişim süresine göre daha yüksektir. L-E gelişim süresinin kalıtsallık değerinin yüksek olması da temelde L-P gelişim süresi kalıtsallık değeri ile ilişkisinden ileri

gelmektedir. Evrimleşebilirlik değerleri incelendiğinde en yüksek evrimleşebilirlik kısıtlı besinde larvadan pupaya gelişim süresinde görülmüştür. Bu durum gelişim döneminde besin stresi ile birlikte yeni gen yolaklarının ifade olması ile evrimleşebilirlik potansiyelinin artışı şeklinde yorumlanabilir (Çizelge 4.14.).

Dar anlamlı kalıtsallık değerleri için hayatta kalma deneyine bakıldığında (Çizelge 4.15.) gelişim dönemleri arası hayatta kalma kalıtsallık değerlerinde fark görülürken besin tipleri arasında yaşayabilirlik kalıtsallık değerleri benzer değerler vermiştir. Gelişim dönemleri arasında, L-P hayatta kalma dar anlamlı kalıtsallık değeri P-E hayatta kalma kalıtsallık değerine göre daha yüksektir. Bu durum larval dönemin hayatta kalabilme yaşam karakteri için kritik olduğuna işaret etmektedir. Yaşayabilirlik yaşam öyküsü karakteri için evrimleşebilirlik değerleri ise oldukça düşüktür (Çizelge 4.15.).

Dişi yumurta verimi deneyi kalıtsallık değerleri besin tipinin dışında gün faktörü de göz önüne alınarak hesaplanmıştır (Çizelge 4.16.). Deneyin tamamını içeren 12 günlük veri ile bu verinin ikiye bölünmesi ile elde edilen ilk 6 ve son 6 günlük ile ilk 3 gün ve son 9 günlük yumurta verimi değerlerinin kalıtsallıkları hesaplanmıştır. 12 günlük kalıtsallık değerlerinde iki besin tipi için çok büyük bir fark olmamasına rağmen standart besinin kalıtılabilirliği kısıtlı gruba göre daha yüksektir. İlk 6 ve son 6 günlük kalıtılabilir değerleri ise gün grubuna göre fark gösterirken besin grubuna göre yüksek farklılık göstermemektedir. İlk 6 günlük dişi yumurta veriminin kalıtılabilirliği son 6 güne göre daha yüksektir. Bu durum yaşa bağlı yumurta verimindeki dalgalanmanın bir sonucu olarak karşımıza çıkmaktadır. İlk 3 gün ve sonraki 9 günlük verilere bakıldığında ilk 3 günde kalıtsallıklar benzer sonuçlar verirken sonraki 9 gün için kısıtlı ortamın kalıtılabilirliği standart ortama göre oldukça düşüktür. Bu durum gen ifadesinin kısıtlı durumda özellikle ilk 3 gün sonrasında yüksek düşüş gösterdiğine işaret etmektedir. Yumurta verimi yaşam öyküsü karakteri için evrimleşebilirlik değeri incelendiğinde, kısıtlı besin ortamında evrimleşebilirliğin standart besin ortamına göre daha yüksek olduğunu göstermiştir. (Çizelge 4.16.).

Kalıtsallık verileri için açlık direnci deneyi ele alındığında besin tipi ve eşey için ayrı değerler hesaplanmıştır (Çizelge 4.17.). Besin tipine bağlı yüksek bir değişkenlik gözlenmezken eşeye göre kalıtsallık değerleri değişmektedir. Açlık direnci süresi kalıtsallık değeri erkek bireylerde dişilere göre daha yüksektir buna rağmen evrimleşebilirlik verileri tersi bir örüntü göstererek dişilerde daha yüksek olarak karşımıza

çıkılmaktadır. Ayrıca kısıtlı besin ortamında gelişimini tamamlamış hem dişi hem erkek bireylerin evrimleşebilirliklerinin standart besin ortamında gelişimini tamamlamış bireylere göre daha yüksek olduğu görülmüştür (Çizelge 4.17.).

Kalıtıllık değerleri çalışılan yaşam öyküsü karakterine özgü cevaplar doğururken, tüm deney gruplarına bakıldığında besin tipine göre kalıtıllık değeri yüksek derecede değişkenlik gösteren deney grubu gelişim süresi yaşam öyküsü karakteridir (Çizelge 4.18.).

5. SONUÇ VE TARTIŞMA

Yaşam öyküsü teorisinin temel amacı, yaşam öyküsü karakterlerinin stratejileri arasındaki çeşitliliği ortaya koyarak bu stratejilerin organizmanın çevresine olan uyum başarısı üzerine olan etkilerini göstermektir. Doğal seçilimin bir sonucu olan yaşam öyküsü karakterleri, mevcut varyasyonu açıklamanın yanı sıra bu karakterlerin nasıl şekillendiğini ve karakterler arasındaki uzlaşıları açıklamamızı sağlamaktadır [3].

Yaşam öyküsü karakterlerinin farklı çevresel değişkenlere göre strateji değiştirmeleri temelde canlının o yaşam öyküsü karakterleri için sahip olduğu fenotipik esnekliğine bağlıdır.

Tez kapsamında bir çevresel değişken olarak besin miktarı kullanılmıştır. Bir organizma için besin stresinin oluşturulabilmesi için o canlının doğadaki temel besin maddesinin ne olduğunu iyi bilmek gerekir. *D. melanogaster* doğal ortamında çürümüş meyveler üzerinde beslenmektedir. Temel olarak protein kaynağı *Saccharomyces cerevisiae* (maya) iken karbonhidrat kaynağı olarak meyve şekeri olan früktozu kullanmaktadır. Yürüttüğümüz deneylerde standart besin olarak, Londra'da yapılmış olan *D. melanogaster* besin optimizasyon protokolü çalışmasında önerilen besiyeri kullanılmıştır [48]. Besin kısıtlaması stresi ise protein miktarının kısıtlanması ile oluşturulmuştur. *D. melanogaster*'de besin kaynakları arasında protein miktarının azalışının kritik olduğu literatürdeki çalışmalar ile gösterilmiştir [49].

Çevresel stres olarak besin kısıtlamasının, önemli yaşam öyküsü karakterlerinden olan gelişim süresi, hayatta kalma başarısı, yumurta verimi ve açlık direnci üzerine etkileri incelenmiştir. Aynı zamanda bu karakterler için kalıtsallıkların (h^2) hesaplanmasıyla, stres koşulları ve normal koşullar altında ilgili özelliklerin bir sonraki kuşağa olan evrimsel katkısının nasıl değiştiği araştırılmıştır.

Ayrıca, yukarıda bahsedilen yaşam öyküsü karakterleri için iki besin koşulunda, genotipik (V_G) ve çevresel (V_E) varyans değerleri hesaplanmıştır. Genetik varyansın tahminlenmesi teorik olarak kolay olsa da pratikte o kadar da kolay değildir. Ne genetik varyans ne de çevresel varyans tek bir popülasyonun gözlenmesi ile tahmin edilemez. Ancak iki değişkenden birinin sabit kılınması ile bir diğeri hakkında bilgi edinilebilmektedir. Bu parametrelerden genetik varyansın sabitlenmesi deneysel olarak mümkündür. Genetik olarak tamamiyle aynı olan bireylere ait soy hatları, temelde tek bir bireyin klonları olarak

kabul edilir. Bu durumda soy hatları genetik olarak homojen (kendileşmiş), aynı olduğundan bu bireylerin kendi içinde ilgili özellik için gösterdikleri varyans çevresel varyansa eşit olmaktadır [7]. Çalışılan yaşam öyküsü karakterleri için hesaplanan genetik ve çevresel varyansların bir fonksiyonu olan kalıtsallık hesaplarının güvenilir olabilmesi, kullanılan soy hatlarının genetik olarak tamamen homojen olduğunun gösterilmesi ile olabilir. Bu bağlamda ilk öncelikle kendileşmenin doğrulanması deneyi gerçekleştirilmiştir. Bu deneyde birbirinden bağımsız iki morfolojik özellik için baba ve erkek yavru arasında, düşük korelasyon gösteren soy hatları seçilmiştir. Bu seçimin temelinde, yüksek düzeyde kendileşmiş olan soy hatlarının kendi içinde yüksek varyasyon taşıyabileceği bilgisi yatmaktadır [115]. Kendileşmiş izosoylar genetik olarak yüksek homozigotluk gösterdiklerinden gelişim döneminde daha az kararlılık göstermektedirler (Şekil 2.6.). Bu nedenle çevresel varyasyonun etkisi kendileşmiş soy hatlarında çok daha yüksek olmaktadır. Çevresel varyasyonun etkisinin fazla olması sonucunda fenotipik varyasyon ($V_P = V_G + V_E$) artmakta bu da gözlenen fenotipik çeşitlilik düzeyinde artışa neden olmaktadır [115 - 117]. Ayrıca fenotipik varyansın artışı kendileşme değerinde ($h^2 = V_A / V_P$) düşüşe yol açmakta böylece eğer soyda yeterince kendileşme gerçekleştiyse baba ile erkek yavru arasında düşük korelasyon değeri elde edilmektedir. Bu çerçevede seçilmiş ve çalışmanın güvenilirliğini arttıracak, kendileştigiğine emin olunan genetik olarak homojen izosoylarla ile besin kısıtlamasının yaşam öyküsü karakterlerine olan etkisi araştırılmıştır.

Besin kısıtlaması stresinin çalışılmamızda yer alan yaşam öyküsü karakterleri üzerindeki etkisini genel bir çerçevede ele aldığımızda, çevresel değişimlerin organizmanın morfolojik, fizyolojik, davranışsal özelliklerini değiştirerek yaşam öyküsü karakterleri üzerinde farklı stratejilerin ortaya çıkmasına neden olduğunu görmekteyiz. Bu morfolojik, fizyolojik, davranışsal değişimlerin değişim düzeyini belirleyen kavram ise fenotipik esneklik olarak karşımıza çıkmaktadır. *Fenotipik esneklik* (fenotipik plastisite), genotipin değişen çevre şartları altında farklı fenotipler üretebilme kapasitesi olarak tanımlanmaktadır [23]. Bir organizmanın sahip olduğu karakterler söz konusu organizmanın genomu ile dış çevre arasındaki zamansal ilişkiye bağlıdır ve bu durum canlının yaşamı boyunca maruz kaldığı rastlantısal çevresel değişimlerin dokularda meydana getirdiği moleküler etkileşimlerle kendini gösterir [118]. Çalışmamızda seçilen 10 soy hattında yaşam öyküsü karakterlerinin besin kısıtlamasına bağlı olarak fenotipik esneklikleri ortaya konulmuştur.

Tez kapsamında deneyi gerçekleştirilen yaşam öyküsü karakterlerini tek tek ele alacak olursak; ‘Gelişim’ kavramı ‘gelişim genetiği’nden çok daha geniş bir anlamı kapsamaktadır. Gelişim dönemindeki varyasyon, kritik şekilde çevresel değişkenlerden etkilenmekte, bu etki canlının ekolojisi ve türün evrimsel tarihine göre belirlenmektedir [119]. Çevresel koşullara bağlı olarak gelişim plastisinin farklı genotiplerde nasıl değiştiğini görmek mümkün olabilmektedir.

Örneğin gelişim süresi, besin stresinden yüksek oranda etkilenen karakterlerden biri olarak karşımıza çıkmaktadır. Çalışma kapsamında her izosoy için kısıtlı ve standart besin ortamına birincil larval dönemde olan bireyler bırakılmış ve bu bireylerin birincil larval dönemden pupaya ve pupadan ergine geçiş süreleri kaydedilmiştir. Böylece tüm izosoylar için gelişim sürelerinin iki besin grubunda nasıl değiştiğine dair veriler elde edilmiştir (Çizelge 4.3 ve 4.4.). Tüm soy hatları için genel örüntüye bakıldığında beklenildiği üzere, gelişim süresi besinin kısıtlanması ile birlikte uzamıştır. Bir enerji kaynağı olarak protein miktarındaki azalış, organizmanın özellikle larvadan pupaya geçiş döneminde gelişim süresini uzatarak kritik bir etki meydana getirmektedir. Pupasyon döneminde larval dönemden kaynaklanan gecikme tamponlanıyor gibi görünse de, bu tamponlama larvadan ergine geçiş süresinin kısıtlı besin ortamında standart besine göre daha uzun sürmesini engelleyecek boyutta olmamaktadır. Bu genel örüntü tüm soy hatları için gösterilmesine rağmen soy hatları arasında yapılan tek yönlü varyans analizi izosoylar arasındaki farkın hem standart hem kısıtlı besin için anlamlı olduğunu göstermiştir ($p < 0,001$). Bu da, soy hatlarının fenotipik esneklik kapasitesinin birbirinden farklı olduğuna işaret etmektedir. Örneğin 1. soy hattında iki farklı besin tipinde larvadan ergine gelişim süresinin farkı istatistiksel olarak anlamlı değildir. Bu soy hattının besin kısıtlamasına bağlı gelişim süresi için fenotipik esnekliğinin düşük olduğu şeklinde yorumlanabilir. Aynı zamanda, gelişim süresi yaşam öyküsü karakteri açısından enerji kaynağındaki azalışa bağlı meydana gelen strese diğer soy hatlarına göre daha dirençli olduğuna işaret etmektedir.

Hayatta kalma başarısı organizmanın doğaya olan uyum başarısını doğrudan etkilediğinden önemli yaşam öyküsü karakterlerinden biridir. Organizmanın yaşayabilirliği o canlının bir sonraki nesline olan genetik katkısı ile ilişkili olduğundan evrimsel açıdan büyük öneme sahiptir. Tez kapsamında besin stresinin, *D. melanogaster* soyları için larvadan pupaya ve pupadan ergine olan hayatta kalma başarısını nasıl etkilediği araştırılmıştır. Larvadan pupaya geçiş yüzdesi hem kısıtlı hem standart besiyerinde oldukça düşüktür. Bu durum ergin öncesi gelişim döneminin yoğun seçilim altında olduğunun bir göstergesidir.

Özellikle protein miktarının kısıtlı olması preadult (ergin öncesi) dönem hayatta kalma başarısını yarı yarıya düşürmektedir. Bu durum temelde dişilerin kısıtlı besin ortamında yumurta üretme eğilimindeki düşüş ile açıklanmaktadır. Besin kaynakları kısıtlandığında ortama bırakılan yavruların ancak yarısı hayatta kalabilmektedir. Bu nedenle dişi, yumurta üretmek için harcayacağı enerjiyi, besin kaynaklarının artma ihtimaline saklamaya yönelmektedir. Hayatta kalma verileri için pupadan ergine geçiş değerlerine bakıldığında kısıtlı besin ortamında hayatta kalarak pupasyona geçmeyi başaran bireylerin neredeyse tamamı pupadan ergine geçebildikleri gözlenmiştir. Pupadan ergine geçişte kısıtlı besinde yetişmiş bireyler standart besiyerinde yetişmiş bireylere göre çok daha başarılıdırlar. Soy hatları için besin tipleri arasındaki farkın anlamlılık düzeyi Şekil 4.4.'de gösterilmiştir. Yaşayabilirlik değerleri için soy hatlarının kendi arasındaki anlamlılık düzeyi incelendiğinde her soy hattının hem kısıtlı hem standart besin ortamında kendine özgü bir yanıt gösterdiği görülmektedir ($p < 0,001$).

Üreme başarısı, organizmanın bir sonraki nesline aktaracağı genetik materyal miktarı ile doğrudan ilişkili olduğundan evrimsel biyoloji çalışmalarında büyük öneme sahiptir. Tez çerçevesinde seçilen 10 soy hattı için ergin dönem beslenmesinin dişi yumurta verimi üzerindeki etkisi çalışılmıştır. Standart besin ortamında soy hattına özgü ve dalgalanan bir grafik gözlenirken (Şekil 4.5.) kısıtlı besin ortamı için (Şekil 4.6.) önce yüksek daha sonra hızla düşen yumurta verimi değerleri görülmüştür. İki besin tipi arasında görülen yüksek üreme başarısı farkı *D. melanogaster*'in üreme aktivitesinin dış kaynaklı enerji miktarına bağımlı olduğunun göstergesidir. Standart besin gibi yüksek protein miktarının bulunduğu ortamda birey üreme oranını arttırarak gelecekteki kuşağa aktaracağı genetik materyalin hayatta kalma ve üreme başarısına yatırım yapmaktadır. Kısıtlı besin gibi proteinin oldukça kısıtlı bulunduğu durumda ise enerjisini üremeye harcamak yerine koruyarak, kaynakların ileride besinin artması olasılığına yatırım yapmaktadır. Fenotipik esneklik kapasitesi, organizmanın üreme oranını mevcut duruma göre şekillendirebilme becerisini belirlemektedir. Esnekliğin kendisi de evrimsel bir stratejinin ürünüdür. Standart besin ortamında üretilen yumurta sayısı soy hatları arasında istatistiksel olarak anlamlı farklılık gösterirken ($p < 0,001$), kısıtlı besin ortamında tüm soy hatlarının gösterdiği tepki birbiri ile benzer bir örüntüye sahiptir ($p = 0,498$). Bu analiz standart besin ortamında soy hatlarının kendi genetik alt yapılarına özgü bir esneklik gösterdiği şeklinde yorumlanabilir. Oysa kısıtlı besin koşulları dişi yumurta verimi için tüm soylarda kritik bir etkiye sahiptir. Bu durum sadece dişinin yumurta üretme başarısı ile ilgili olmayabilir. Olası diğer nedenler

kısıtlı besin ortamında kur davranışında başarısızlık, kopulasyonun gerçekleşmemesi, dişinin erkeği red etmesi veya aktarılan sperm sayısında düşüş gibi bileşenlerden oluşan eşleşme başarısında düşme olabilir. Özellikle feromon olarak mayanın dişilerde eşleşme ve yumurtlama davranışını etkilediği bilindiğinden kısıtlı besin ortamında tüm bunlara bağlı olarak yumurta sayısı ilerleyen günlerle düşüş göstermesi olasıdır.

Ergin öncesi gelişim döneminde canlının içinde bulunduğu çevresel koşulların bireyin ergin dönem karakterlerine olan etkisi önemlidir. Kelebeklerin gelişim dönemlerini geçirdikleri mevsimsel dönemin sıcaklık ve nem oranına göre kanatlarında bulunan benek büyüklüklerindeki değişim [120] sürüngenlerin gelişim periyodunun geçtiği dönemin sıcaklığına bağlı olarak bireyin eşeyinin belirlenmesi [121] gibi çalışmalar bu duruma örnek teşkil etmektedir. Aynı zamanda stres ile ilişkili karakterlerdeki varyasyonu gösteren çalışmalar böcekler üzerine yoğunlaşmıştır. Bunun sebebi böceklerin birçok uç çevresel koşullarda yaşayabilme başarılarıdır. Tez kapsamında deneyi gerçekleştirilen açlık direnci çalışması, gelişim dönemde besin açısından farklı çevresel ortamlara tabii tutulan aynı soydan bireylerin, ergin dönemde maruz kaldıkları açlık durumuna gösterdikleri direnç ölçülmüştür. Çalışma kapsamında her soy hattından gelişimini kısıtlı ve standart ortamda geçirmiş bireyler eşleşmeden toplanmış, eşeyssel olgunluk yaşına ulaştıklarında ‘eşleşmeme stresini’ ortadan kaldırmak amacıyla 24 saat kontrollü bir şekilde eşleştirilmiş ve daha sonra eşeyler ayrılarak besin içermeyen ortamlara alınmış ve açlık dirençleri ölçülmüştür. Elde edilen verilere göre dişilerin erkeklere oranla açlığa olan dirençlerinin çok daha yüksek olduğu görülmüştür. Bu durum literatürdeki, açlık direncinin bireyin içerdiği lipid oranı ile yüksek ilişkili olduğu bilgisi ile tutarlılık göstermektedir. Çünkü *D. melanogaster*'de dişi bireyler erkeklere göre daha yüksek lipid içeriğine sahiptirler bu anlamda vücut içeriklerinde görülen dimorfizm yaşam öyküsü karakteri içinde bir eşeyssel farklılık yaratmaktadır. Erkek birey verileri kendi içinde ele alındığında genel bir örüntü olarak kısıtlı besin ortamında gelişimini tamamlamış bireylerin ergin dönemlerinde açlığa daha dirençli olduğu ve birçok soy hattı için istatistiksel olarakta anlamlı olduğu görülmektedir (Şekil 4.7.a). Kısıtlı besinden gelen bireylerin açlığa daha dirençli olması, bireylerin larval dönemde yüksek bir seçilime maruz kaldığının ve ancak kısıtlı besine dirençli bireylerin gelişimini tamamlayarak ergin hale gelebildiği ve böylece bu bireylerin ergin dönemde de açlığa daha yüksek direnç gösterdikleri şeklinde yorumlanabilir. Ancak dişilere ait verilere bakıldığında bu eğilimden dişiler için söz edilememektedir. Aksine dişilerde standart koşullarda gelişimini tamamlayan bireylerin ergin dönemde açlığa daha

dirençli olduğu görülmektedir (Şekil 4.7.b). Bu sonucun bir nedeni dişilerin yumurta üretimi için vücut yağ oranını arttırma eğiliminin yüksek olması ve bunun da larval dönemde yüksek protein ile beslenmesi ile mümkün olabileceğidir. Böylece dişi gelişim döneminde standart koşullarda yüksek oranda protein ile beslenerek vücut yağ oranını arttırmakta, vücut yağ oranının artışı aynı zamanda açlık direnci süresinin uzamasına neden olmaktadır. Bu karakter aynı zamanda soy hatları arasında farklılık göstermektedir. Diğer bir deyişle izosoy hatları kendilerine özgü bir fenotipik esneklik cevabı oluşturmaktadır. Tezin temel hedefi, bir çevresel stres faktörü olarak besin kısıtlamasının canlının gelişim süresi, hayatta kalma başarısı, dişi yumurta verimi ve açlık direnci gibi yaşam öyküsü karakterleri için genotipik ve fenotipik varyansının ortaya konması ile bu değerlerin bir fonksiyonu olan dar-anlamlı kalıtsallığın hesaplanmasıdır.

Uyum başarısı üzerinde oldukça etkili olduğu bilinen bu yaşam öyküsü karakterlerinin çalışılmasıyla, genotipik ve fenotipik varyanslarının çevresel faktörlere bağlı olarak değişimlerinin nasıl olacağı sorusuna cevap aranmıştır.

Ayrıca, yanıt aranan sorulardan bir diğeri ise kalıtsallık ve evrimleşebilirlik değerlerinin normal ve stres koşulları altında nasıl değiştiği ve hangi yaşam öyküsü karakterlerinin kalıtsallığının besin stresinden daha çok etkilendiğidir. Bu sorulara ek olarak besin değişkenine maruz bırakılmış izosoyların kullanılmasıyla, soy hattına özgü yanıtların hem fenotipik hem de genetik olarak nasıl değişimler göstereceği sorusuna cevap aranmıştır.

Fisher, 1930 yılında yazdığı “Doğal Seçilimin Temel Teoremi” kitabında “Organizmanın doğaya olan uyum başarısındaki artış oranı populasyonun o anki genetik varyansına eşittir.” demiştir [6]. Bu cümle beraberinde doğal seçilimin bir sonucu olarak organizmanın doğaya olan uyum başarısı ile yakından ilişkili olan karakterlerin eklemeli genetik varyansının (V_A) daha düşük olacağı çözümlenmesini beraberinde getirmiştir [122]. Ancak daha sonra laboratuvar soyları ve doğal populasyonlarla yapılan çalışmalar eklemeli varyansın yaşam öyküsü karakterleri için yüksek olduğunu göstermiştir. V_A 'nın yüksek olmasının bir nedeni yaşam öyküsü karakterlerinin birçok lokus tarafından etkilenen kompleks ve kantitatif karakterler olmalarıdır [101]. Aynı zamanda, doğal populasyonlarda, bazı özellikler uyum başarısı ile sıkı ilişki halindedir. Ancak buna rağmen anlamlı oranda eklemeli genetik varyansa sahip olmasının olası mekanizmaları, yüksek oranda nötral mutasyon [123, 124] heterozigot üstünlüğü [7], dalgalanan çevre [125] ve göç [126] olarak sıralamak mümkündür.

Ayrıca yapılan birçok çalışma, genel olarak yaşam öyküsü karakterlerinin kalıtsallık değerlerinin morfolojik özelliklere göre daha düşük olduğunu göstermiştir (Şekil 2.3.). Yaşam öyküsü karakterlerinin kalıtsallık değerlerinin düşük olmasının nedenleri ise yaşam öyküsü karakterleri için eklemeli genetik varyans değerinin yüksek olmasına rağmen (V_A) fenotipik varyansın (V_P) ondan çok daha yüksek olmasında yatmaktadır. V_P değeri eklemeli genetik varyansın bir fonksiyonunu ve çevresel varyansı içermektedir (V_E) [102]. Farklı çevrelerdeki genetik ve fenotipik varyasyonu bilmek, populasyon dinamiklerini ve evrimleşebilirlik potansiyelini ortaya koymak için önemlidir [21, 87, 88].

Çalışmada iki farklı besin ortamında yaşam öyküsü karakterlerine ait elde edilen veriler kullanılarak hesaplanan eklemeli genetik varyans, eklemeli genetik varyasyon katsayısı, evrimleşebilirlik ve kalıtsallık değerlerini inceleyecek olursak hayatta kalma yaşam öyküsü karakterinin larvadan pupaya yaşayabilirlik açısından kısıtlı ve standart besin koşulları karşılaştırıldığında kalıtsallık, fenotipik varyans, eklemeli genetik varyans, eklemeli genetik varyasyon katsayısı ve evrimleşebilirlik değerleri aynıdır. Ancak pupadan ergine hayatta kalma standart ve kısıtlı besin ortamları karşılaştırıldığında tüm bu değerler açısından standart besin koşullarında yaklaşık iki katı kadar daha yüksektir. Bu sonuçlar larvadan pupaya hayatta kalmada bir kanalizasyon olduğunu ancak pupadan ergine hayatta kalmada standart koşullarda daha çok genin ifade olduğunu göstermektedir. Tüm diğer karakterlere göre kısıtlı besinde daha düşük değerlere sahip olması besin kısıtlamasına karşı homeostatik tamponlamanın yüksek olduğuna işaret etmektedir.

Eklemeli genetik varyans değerinin kısıtlı besin ortamında standart besin ortamına göre arttığı özellikler, gelişim süresi ve açlık direnci karakterleridir. Hem gelişim süresi hem açlık direnci deneyleri ergin öncesi gelişim döneminde standart ve kısıtlı besin ortamının etkisinin incelendiği karakterlerdir. İki karakter için de eklemeli genetik varyansın kısıtlı besin ortamında artması ergin öncesi dönem beslenmesi ile ilişkili bir artış gerçekleşmiş olabileceği fikrini doğrulamaktadır. Bu durum gelişim döneminde bu yaşam öyküsü karakterlerinin belirlenmesinde ortamda bulunan protein miktarındaki düşüşün karakterlere normal şartlarda etki eden alellerle beraber, ifade olunmayan ve gizli kalan ilişkili genetik varyansın etkilerini ortaya çıkardığına işaret etmektedir. Başka bir deyişle, gelişim süresi ve açlık direnci karakterleri için kısıtlı ortamda eklemeli genetik varyansın yüksek olması, karakterlere etki eden gen ifadesi düzeylerini yaratan alelik katkı miktarındaki artış ile ilişkilendirilebilir.

Gelişim süresi tek başına ele alındığında eklemeli genetik varyans için, özellikle larvadan pupaya gelişim döneminde bu karakter ile ilişkili genlerde ifadenin yüksek oranda salındığı görülmektedir. Pupadan ergine geçiş ise bu durumun tersine bir örüntü göstermektedir. Bu dönem ergine geçiş için kritiktir ve besin kısıtlanması stresine karşı bir kanalizasyon gerçekleştirerek stres cevapları bu dönemde tamponlanmaktadır. Larvadan pupaya ve pupadan ergine gelişim sürelerinin toplamını oluşturan, larvadan ergine gelişim süresi yine kısıtlı besin ortamında yüksektir. Kalinka tarafından 2010 yılında [127] *D. melanogaster* embriyonik döneminde microarray tekniği ile ölçülen tüm genom gen ifadesi çalışması sonucunda önerdiği kum saati modeli, benzer bir örüntünün larvadan ergine kadar geçen gelişim dönemi için de geçerli olabileceği fikrini doğurmaktadır. Bu model gen ifadesinin emriyogenezin başında yüksek oranda olduğu ancak ortasında azaldığı sonucuna dayandırılmaktadır. Elde ettiğimiz verilerde larvadan pupaya olan dönemde gen ifadesindeki artışın pupadan ergine olan dönemde düştüğü yönündedir. Ancak larvadan pupaya olan dönemin hangi aşamasında gen ifadesinin yüksek olduğuna dair bir verimiz bulunmamaktadır.

Açlık direnci için eklemeli genetik varyans değerleri arasındaki fark incelendiğinde, kısıtlı ve standart besiyerinde hem dişi hem erkek bireylerde farkın oldukça yüksek olduğu görülmektedir. Bu durumun bir sebebi, gelişim dönemindeki besin kısıtlaması stresine ek olarak, ergin dönem açlık stresine tabii tutulan bireyler için stres yoğunluğunun tamponlanma kapasitesinin üstünde olmasıdır. Başka bir deyişle, iki stresin üst üste gelmesi o karakter için genetik ifadenin salınmasını ve yüksek bir kanalizasyonu sağlamıştır.

Yumurta verimi yaşam öyküsü karakteri ise sadece ergin dönem beslenmesine dayandırılarak incelendiğinden bu yönüyle teknik olarak diğer yaşam öyküsü karakterlerinden ayrılmaktadır. Bununla birlikte standart besin ortamında eklemeli genetik varyansın kısıtlı besin ortamına göre oldukça yüksek olduğu görülmektedir. Kısıtlı besin grubunda ilk üç gün ani stresin sonucu dişi mevcut potansiyelini kullanarak, cevap olarak yüksek yumurta üretimi göstermesine rağmen, ilk üç gün sonrası yumurta üretiminde yüksek bir düşüş gerçekleşmiştir. Bu örüntüden dolayı yumurta verimine ait veriler bölünerek analiz edilmiştir. Özellikle ilk 3 gün ve sonrasında ayrı analizleri önemli sonuçlar göstermiştir (Çizelge 4.18.). Eklemeli genetik varyans ilk üç gün için yüksek bir fark yaratmazken, sonraki 9 günün analizleri eklemeli genetik varyansın yüksek düzeyde düştüğünü göstermektedir. Besinin varlığı birçok genetik yolağı aktive ederek yumurta

üretebilmek için katalizör görevi görmekte ve genlerin yüksek düzeyde ifade olmasını sağlamaktadır. Kısıtlı besin ortamında eklemeli genetik varyansın düşük olması ise organizmanın mevcut enerjisini hayatta kalma yönünde kullanarak yumurta üretimi ile ilgili genlerin ifadesini oldukça düşük düzeyde tutması şeklinde yorumlanabilmektedir.

Literatüre bakıldığında genel bir örüntü olarak uyum başarısı ile bağlantılı olan karakterlerin düşük kalıtsallık değerine sahip olduğunu görülmektedir. Yüksek kalıtılabilirliğe sahip karakterler ise genel olarak doğal seçilimin yoğun baskısı altında olmayan biyolojik karakterler olarak ele alınır [7]. Çalışmamız kapsamında elde edilen kalıtsallık değerlerine bakıldığında tüm yaşam öyküsü karakterleri için kalıtsallık değerlerinin düşük olduğu görülmektedir. Bu durum gelişim süresi, hayatta kalma, dişi yumurta verimi ve açlık direnci karakterlerinin organizmanın doğaya olan uyum başarısı üzerinde etkilerinin yüksek olduğuna işaret etmektedir.

Tez kapsamında yanıt aranan temel soru kalıtsallık değerlerinin normal ve stres koşulları altında nasıl değiştiği ve hangi yaşam öyküsü karakterlerinin kalıtsallığının besin stresinden daha çok etkilendiğidir. Elde edilen kalıtsallık değerlerinin standart ve kısıtlı besiyerindeki karşılıklarına bakacak olursak (Çizelge 4.18.) seçilen özelliklerin literatürü destekler biçimde morfolojik, özelliklerin kalıtsallık değerlerine göre düşük olduğu görülmektedir. Hayatta kalma, yumurta verimi, açlık direnci karakterlerinin kısıtlı ve standart ortamda kalıtsallık değerleri birbiri ile benzerlik göstermektedir. Ayrıca yumurta veriminin standart besin ortamındaki kalıtsallık değeri daha önceki çalışmalarla benzerlik taşımaktadır [128]. Söz konusu çalışmada yumurta veriminin kalıtsallık değeri 0,20 olarak gösterilmektedir. Bizim çalışmamızda da yumurta verimi için standart besin ortamında 0,19 kalıtsallık hesaplanmıştır. Diğer tüm yaşam öyküsü karakterleri iki besin durumunda birbirine yakın kalıtsallık değerine sahip olmasına rağmen, gelişim süresi karakteri için larvadan pupaya ve larvadan ergine gelişim dönemlerinde kalıtılabilirliğin kısıtlı besin ortamında daha yüksek olduğu görülmektedir. Temelde, kalıtsallık değerinin stres koşullarına bağlı olarak artış ve/veya azalış göstermesinin ya da değişmemesinin seçilen karaktere bağlı olduğu görülmektedir. Her genotip her özellik için farklı esnekliklere sahip olduğu gibi kalıtılabilirliğinin normal ya da stres koşullarda değişimi de o özelliğe özgüdür.

Sonuçlarımız besin stresinden yüksek oranda etkilenen karakterin kritik olarak gelişim süresi olduğunu ortaya koymuştur. Kalıtsallık farkının özellikle larvadan pupaya geçişte kritik düzeyde olduğu görülmektedir (Çizelge 4.18). Kalıtsallık hesaplamasına (Eşitlik

3.4.) göre eklemeli genetik varyans büyüdükçe kalıtsallık değeri yüksek çıkmaktadır. Gelişim süresi için kısıtlı besin ortamında elde edilen V_A değerinin görece yüksek olması kalıtsallık değerinin de yüksek çıkmasına neden olmaktadır. Bu bağlamda larval periyotta gen ifadesinin kısıtlı koşullarda arttığını söylemek mümkündür. Bu sav iki farklı hipotezle desteklenebilmektedir. Bunlardan birincisi, nötral alel teorisine dayanmaktadır [129]. Bu teoriye göre organizma genetik olarak bazı nükleotid değişimleri taşımakta ancak bunların organizmanın çevresine olan uyum başarısı üzerinde bir etkisi bulunmamaktadır. Normal koşullar altında nükleotid değişimleri tamponlanarak korunmaktadır. Ancak çevresel koşullar değiştiğinde genomda bulunan bazı nükleotid değişimleri ifade olabilmektedir [92]. Böylece kısıtlı koşullarda gen ifadesinde artış görülmektedir. İkinci hipotez ise seçilimin normal koşullar altında ilgili özelliği tek bir yöne kanalize ettiği temeline dayanmaktadır [93, 94]. Buna göre genotipik cevabın bir sonucu olarak fenotip normal koşullar altında optimum şartlara kanalize olmakta ve fenotipik varyans böylece azalmaktadır. Bununla birlikte, fenotipik varyasyon stres koşullarında arttığı bilinmektedir. Bunun temel nedeni ise, tamponlanan ve aynı fenotipik duruma kanalize edilen genetik varyasyonun açığa çıkmasıdır. Böylece stres koşulları altında gen ifadesinin artması da beklenmektedir.

Eklemeli genetik varyasyon katsayısı (CV_A) ve evrimleşebilirlik (e_μ) değerleri incelendiğinde, hayatta kalma başarısı ve pupadan ergine gelişim süresi dışında tüm yaşam öyküsü karakterleri için e_μ ve CV_A değerlerinin kısıtlı besin ortamında arttığı görülmüştür (Çizelge 4.18). Bu durum kısıtlı koşullar altında genetik ifadenin salınımla birlikte yeni genetik yolların ortaya çıkması şeklinde yorumlanabilir. Aynı zamanda evrimleşebilirlik değerinin stres koşulları altında yüksek olması gelişim süresi, yumurta verimi ve açlık direnci karakterlerinin doğal seçilime cevap verebilme potansiyelinin kısıtlı koşullarda arttığına da işaret etmektedir. Sıcaklık stresi kullanılarak e_μ ve CV_A değerlerinin stres koşulları altında arttığını gösteren çalışmalar mevcuttur [130]. Kısıtlı koşullarda en yüksek e_μ ve CV_A değerine sahip olan açlık direnci için bu durumun temel sebebi gelişim dönemi besin kısıtlamasına ek olarak ergin dönemde de açlık stresi ile karşılaşmasıdır. İki stresin üst üste eklenmesi tamponlama eşiğinin üstüne çıkılmasına neden olmuştur.

Özetle, tez kapsamında çevresel bir stres faktörü olarak kullanılan besin kısıtlanmasının farklı yaşam öyküsü karakterleri üzerindeki eklemeli genetik etkileri incelenmiştir. Deneysel, 10 farklı soy hattı (genotip) için gerçekleştirilerek her genotip için fenotipik esneklik kapasiteleri ortaya konmuştur. Soylar arası ve soy içi varyasyonun değerlendirilmesi

ile eklemeli genetik varyans ve çevresel varyans değerleri elde edilmiş ve bunların normal ve stres koşulları altında her karakter için nasıl değiştiği ortaya konularak tartışılmıştır. Mevcut diğer çalışmalar daha çok çevresel stres koşulları altında morfolojik karakterlerin kalıtsallıkları üzerine yoğunlaşmıştır. Bu nedenle bu çalışmada dört farklı yaşam öyküsü karakterinden elde edilen kalıtsallık sonuçları literatüre önemli katkılar sunacaktır. Elde edilen kalıtsallık ve evimleşebilirlik değerlerinin besin kısıtlaması altında değişimlerinin çalışılması ile her bir özellik için besin çevresel stresinin bu değerler üzerine etkisinin nasıl olduğu gösterilmiştir.

Dört farklı yaşam öyküsü karakterinin besin kısıtlaması karşısında gösterdiği farklı kalıtsallık değerleri, yaşam öyküsü karakterlerinin çevresel strese bağlı olarak yüksek yada düşük değer alabileceklerini göstermektedir. Diğer bir deyişle, yaşam öyküsü karakterleri strese karşı her zaman artan bir kalıtsallıkla cevap vermemektedir. Bu cevaplar karşılaştıkları stres koşuluna bağlı olarak değişebilmektedir. Çevresel stres koşulları altında organizmanın yaşam öyküsü kalıtsallıklarını ortaya koymak evrimsel süreçleri anlamamızı sağlamaktadır. Bu nedenle çalışmalar farklı çevresel stres faktörleri ve daha çok sayıda yaşam öyküsü karakterleri ile devam ettirilmelidir.

Ayrıca, gelişim süresi yaşam öyküsü karakteri için farklı larval periyodlar çalışılarak kritik larval periyodu ortaya koymak mümkün olabilir. Besin tipleri arasındaki kalıtsallık farkı, toplam genetik ifadenin artışı savına dayandığından tüm gen ifadesi düzeylerine bakılabilir. Özellikle larvadan pupaya gelişim dönemlerinin kendi içinde farklı aşamalarında microarray tekniği kullanarak tüm genom gen ifadesi düzeyleri ortaya konulmalıdır. Bu tip bir çalışma ile besin kısıtlamasına bağlı artan gelişim süresi ile ilişkili aday genler gösterilebilir. İleri bir aşamada ise ifade artışı gözlenen genler ile tek gen ekspresyon profilleri çıkarılarak larval gelişim ve beslenme ilişkisinin dayandığı genetik yollar daha yüksek çözünürlükte ortaya konulabilir.

6. KAYNAKLAR

- [1] Freeman, S., Herron, J.C., *Evolutionary Analysis*, 4th edition, NJ: Pearson, Prentice Hall, **2007**.
- [2] Roff, D. A., *The Evolution of Life Histories: Theory and Analysis*, New York, Chapman & Hall, **1992**.
- [3] Flatt, T., Heyland, A., *Mechanisms of Life History Evolution The Genetics and Physiology of Life History Traits and Trade-Offs*, Oxford University Press, **2011**.
- [4] Stearns, S. C., *The Evolution of Life Histories*, Oxford, Oxford University Press, **1992**.
- [5] Darwin C., *On the Origin of Species by Means of Natural Selection*, London, **1859**.
- [6] Fisher, R. A., *The Genetical Theory of Natural Selection*, Oxford, Clarendon Press, **1930**.
- [7] Falconer, D. S., Mackay, T. F. C., *Introduction to Quantitative Genetics*, Edition 4. Longmans Green, Harlow, Essex, UK., 463., **1996**.
- [8] Kirkwood, T. B. L., Holliday, R., The evolution of ageing and longevity, *Proceedings of the Royal Society of London, Series B. Biological Sciences*, 205, 531-546, **1979**.
- [9] Futuyma, D. J., *Evolution*, 2nd Edition, Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, **2009**.
- [10] Stearns, S. C., Trade-offs in life-history evolution, *Functional Ecology*, 3, 259-268, **1989**.
- [11] Chippindale A. K., Leroi A. M., Kim S. B., Rose M. R., Phenotypic plasticity and selection in *Drosophila* life-history evolution. 1. Nutrition and the cost of reproduction, *Journal of Evolutionary Biology*, 6, 171–193, **1993**.
- [12] Tatar, M., Carey, J. R., Nutrition mediates reproductive trade-offs with age-specific mortality in the beetle *Callosobruchus maculatus*, *Ecology*, 76, 2066–2073, **1995**.
- [13] Zwaan, B., Bijlsma, R., Hoekstra, R. F., Direct selection on life span in *Drosophila melanogaster*, *Evolution*, 49, 649–659, **1995**.
- [14] Messina, F. J., Fry, J. D., Environment-dependent reversal of a life history trade-off in the seed beetle *Callosobruchus maculatus*, *Journal of Evolutionary Biology*, 16, 501–509, **2003**.

- [15] Fabian, D., Flatt T., Life history evolution. nature education knowledge, *Nature*, 3-24, **2012**.
- [16] Roff., D. A., *Life History Evolution*, Sunderland, Sinauer Associates, **2002**.
- [17] Charlesworth, B., Hughes, K. A., The maintenance of genetic variation in life history traits, *Evolutionary Genetics: From Molecules to Morphology*, Cambridge, U.K., Cambridge University Press, **2000**.
- [18] Hodin, J., She shapes events as they come: plasticity in insect reproduction, *Insect and Phenotypic Plasticity*, Enfield, Science Publishers, **2009**.
- [19] Rathcke, B., Lacy, E. P., Phenological patterns of terrestrial plants, *Annual Review of Ecology and Systematics*, 16, 179-214, **2003**.
- [20] Koehn, R. K., Bayne, R. L., Towards a physiological and genetical understanding of the energetics of the stress response, *Biological Journal of the Linnean Society*, 37, 157-171, **1989**.
- [21] Hoffmann, A. A., Parsons, P. A., *Evolutionary Genetics and Environmental Stress*, Oxford University Press, Oxford, U.K., **1991**.
- [22] Bijlsma, R., Loeschcke, V., Environmental stress, adaptation and evolution: an overview, *Journal of Evolutionary Biology*, 18, 744-749, **2005**.
- [23] Pigliucci, M., Murren, C. J., Schlichting, C. D., Phenotypic plasticity and evolution by genetic assimilation, *Journal of Experimental Biology*, 209, 2362-2367, **2006**.
- [24] Streans, S. C., Koella, J. C., The evolution of phenotypic plasticity in life-history traits- predictions of reaction norms for age and size at maturity, *Evolution*, 40, 893-913, **1986**.
- [25] Streans, S. C., The effects of phenotypic plasticity on genetic correlations, *Trends in Ecology and Evolution*, 6, 122-126, **1991**.
- [26] Nylin, S., Gotthard, K., Plasticity in life-history traits, *Annual Review of Entomology*, 43, 63-83, **1998**.
- [27] Flatt, T., The evolutionary genetics of canalization, *Quaryely Review of Biology*, 80, 287-316, **2005**.
- [28] Burger, J. M. S., Hwangbo, D. S., Corby-Harris, V., Promislow, D. E. L., The functional costs and benefits of dietary restriction in *Drosophila*, *Aging Cell*, 6, 63-71, **2007**.
- [29] Bass, T. M., Grandison, R. C., Wong, R., Martinez, P., Partridge, L., Piper, M. D. W., Optimization of dietary restriction protocols in *Drosophila*, *The Journals of Gerontology Series A: Biological Sciences and Medical Sciences*, 62, 1071-108, **2007**.

- [30] Partridge, L., Piper, M. D. W., Mair, W., Dietary restriction in *Drosophila*, *Mechanisms of Ageing and Development*, 126, 938-950, **2005**.
- [31] Tu, M. P., Tatar, M., Juvenile diet restriction and the aging and reproduction of adult *Drosophila melanogaster*, *Aging Cell*, 2, 327-333, **2003**.
- [32] Chippindale, A. K., Leroi, A. M., Saing, H., Borash., D. J., Rose, M. R., Phenotypic plasticity and selection in *Drosophila* life history evolution. 2. Diet, mates and the cost of reproduction, *Journal of Evolutionary Biology*, 10, 269-293, **1997**.
- [33] McCay, C. M., Crowell, M. F., Maynard, L. A., The effect of retarded growth upon the length of lifespan and upon the ultimate body size, *Journal Nutrition*, 10, 63-79, **1935**.
- [34] Jiang J. C., Jaruga E., Repnevskaya M. V., Jazwinski S. M., An intervention resembling caloric restriction prolongs life span and retards aging in yeast, *FASEB Journal*, 14, 2135-2137, **2000**.
- [35] Lin S. J., Kaeberlein M., Andalis A. A., Sturtz L. A., Defossez P. A., Calorie restriction extends *Saccharomyces cerevisiae* life span by increasing respiration, *Nature*, 418, 344-348, **2002**.
- [36] Klass, Aging in the nematode *Caenorhabditis elegans*: Major biological and environmental factors influencing life span, *Mechanism of Ageing and Development*, 6, 413-429, **1977**.
- [37] Chippindale, A. K., Leroi, A. M., Kim, S. B., Rose, M. R., Phenotypic plasticity and selection in *Drosophila* life-history evolution. I. nutrition and cost of reproduction, *Journal of Evolutionary Biology*, 6, 171-193, **1993**.
- [38] Chapman T., Partridge L., Female fitness in *Drosophila melanogaster*: An interaction between the effect of nutrition and of encounter rate with males, *Proceedings B is the Royal Society*, 263, 755-759, **1996**.
- [39] Weindruch R., Walford R. L., Dietary restriction in mice beginning at 1 year of age: effect on life-span and spontaneous cancer incidence, *Science* 215, 1415-1418, **1982**.
- [40] Kealy R.D., Lawler D.F., Ballam J.M., Mantz SL, Biery D. N., Effects of diet restriction on life span and age-related changes in dogs, *Journal of the American Veterinary Medical Association*, 220, 1315-1320, **2002**.
- [41] Roth G. S., Ingram D. K., Lane M. A., Calorie restriction in primates: will it work and how will we know?, *Journal of the American Geriatrics Society* , 47, 896-903, **1999**.
- [42] Lane M. A., Tilmont E. M., De Angelis H., Handy A., Ingram D. K., Short-term calorie restriction improves disease-related markers in older male rhesus

- monkeys (*Macaca mulatta*), *Mechanisms of Ageing and Development*, 112, 185–196, **2000**.
- [43] Mair, W., Piper, M. D. W., Partridge, L., Calories do not explain extension of life span by dietary restriction in *Drosophila*, *PLoS Biology*, 3, 223, **2005**.
- [44] Speakman, J. R., Mitchell, S. E., Caloric restriction, *Molecular Aspects of Medicine*, 32, 159-221, **2011**.
- [45] Robertson, F. W., The ecological genetics of growth in *Drosophila* 1. Body size and developmental time on different diets 1. Body size and developmental time on different diets, *Genetics Research*, 1, 288-304, **1960**.
- [46] Shingleton, A. W., Christen K. M., Peter, W. B., Developmental model of static allometry in holometabolous insects, *Proceedings of the Royal Society B: Biological Science*, 1645, 1875-1885, **2008**.
- [47] Speakman, J. R., Mitchell, S. E., Caloric restriction, *Molecular Aspects of Medicine*, 32, 159-221, **2011**.
- [48] Bass, T. M., Grandison, R. C., Wong, R., Martinez, P., Partridge, L., Piper, M. D. W., Optimization of dietary restriction protocols in *Drosophila*, *The Journals of Gerontology Series A: Biological Sciences and Medical Sciences*, 62, 1071-1081, **2007**.
- [49] Simpson, S. J., Raubenheimer, D., Macronutrient balance and lifespan, *Aging-Us*, 1, 875-880, **2009**.
- [50] Gould, S.J., *Ontogeny and Phylogeny*, Belknap Press of Harvard University, **1977**.
- [51] Stearns, S. C., Ackermann, M., Doebeli, M., Kaiser, M., Experimental evolution of aging, growth, and reproduction in fruitflies, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 7, 3309-3313, **2000**.
- [52] Zwaan, B., Bijlsma, R., Hoekstra, R. F., Artificial selection for developmental time in *Drosophila melanogaster* in relation to the evolution of aging: direct and correlated responses, *Evolution*, 49, 635-648, **1995**.
- [53] Fusco, G., Minelli, A., Phenotypic plasticity in development and evolution: facts and concepts. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365, 547-556, **2010**.
- [54] Kristen, N.P., Phylogeny of endopterygota insects, the most successful lineage of living organisms, *European Journal of Entomology*, 96, 237-253, **1999**.
- [55] Erezyilmaz D. F., The genetic and endocrine basis for the evolution of metamorphosis in insects, In *Mechanisms of Life History Evolution, The Genetics and Physiology of Life History Traits and Trade-Offs*, (eds: Flatt T., Heyland, A), Oxford University Press, 56-71, **2011**.

- [56] Roff, D. A., Trade-offs between growth and reproduction: an analysis of the quantitative genetic evidence, *Journal of Evolutionary Biology*, 3, 434-445, **2000**.
- [57] Davidowitz, G., Frederik, N. H., The physiological basis of reaction norms: the interaction among growth rate, the duration of growth and body size, *Integrative and Comparative Biology*, 6, 443-449, **2004**.
- [58] Linde, V. D., Jan G. S., Local adaptation of developmental time and starvation resistance in eight *Drosophila* species of the Philippines, *Biological Journal of the Linnean Society*, 1, 115-125, **2006**.
- [59] Layalle, S., Arquier, N., Léopold, P., The TOR pathway couples nutrition and developmental timing in *Drosophila*, *Developmental Cell*, 15, 568-577, **2008**.
- [60] Güler, P., Ayhan, N., Koşukçu, C., Önder, B.Ş., Besin kısıtlamasının *D. melanogaster*'de gelişim süresine etkisinin araştırılması, *21. Ulusal Biyoloji Kongresi*, 3-7 Eylül, İzmir, **2012**.
- [61] Lints, F. A., *Genetics and Ageing. Interdisciplinary Topics in Gerontology*, Karger, Basel, **1978**.
- [62] Mayer, P. J., Baker, T., Genetic aspects of *Drosophila* as a model system of eukaryotic aging, *International Review of Cytology*, 95, 61-102, **1985**.
- [63] Lints, F. A., Lints, C. V., Influence of preimaginal environment on fecundity and ageing in *Drosophila melanogaster* hybrids. I. preimaginal population density, *Experimental Gerontology*, 4, 231-244, **1969**.
- [64] Buck, S., Vettraino, J., Force, A. G., Arking, R., Extended longevity in *Drosophila* is consistently associated with a decrease in developmental viability, *The Journals of Gerontology Series A: Biological Sciences and Medical Sciences*, 55, 292-301, **2000**.
- [65] Prasad, N. G., Shakarad, M., Anitha, D., Rajamani, M., Joshi, A., Correlated responses to selection for faster development and early reproduction in *Drosophila*: the evolution of larval traits, *Evolution*, 55, 1363-1372, **2001**.
- [66] Honěk, A., Intraspecific variation in body size and fecundity in insects: a general relationship, *Oikos*, 3, 483-492, **1993**.
- [67] David, J. R., Gibert, P., Legout, H., Petavy, G., Capy, P., Moreteau, B., Isofemale lines in *Drosophila*: an empirical approach to quantitative trait analysis in natural populations, *Heredity*, 94, 3-12, **2005**.
- [68] Bergland, A. O., Mechanisms of nutrient-dependent reproduction in dipteran insects, In *Mechanisms of Life History Evolution, The Genetics and Physiology of Life History Traits and Trade-Offs*, (eds: Flatt T., Heyland, A.), Oxford University Press, 137-153, **2011**.

- [69] Roitbert, B. D., Gordon, I., Does the anopheles blood meal fecundity curve, curve?, *Journal of Vector Ecology*, 30, 83-86, **2005**.
- [70] McLachlan, A. J., Allen, D. F., Male mating success in diptera: advantages of small size, *Oikos*, 48, 11-14, **1987**.
- [71] Bretman, A., Fricke, C., Chapman, T., Plastic responses of male *Drosophila melanogaster* to the level of sperm competition increase male reproductive fitness, *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276, 1705-1711, **2009**.
- [72] Wigby, S., Sirot, L. K., Linklater, J. R., Buehner, N., Calboli, F. C. F., Bretman, A., Chapman, T., Seminal fluid protein allocation and male reproductive success, *Current Biology*, 19, 751-757, **2009**.
- [73] Pitnick, S., Male size influences mate fecundity and remating interval in *Drosophila melanogaster*, *Animal Behaviour*, 41, 735-745, **1991**.
- [74] Kelic, V., Obradovic, T., Pavkovic L.S., Growth temperature, mating latency, and duration of copulation in *Drosophila melanogaster*, *Drosophila Information Service*, 90, 111-113, **2007**.
- [75] Sibly, R., P. Calow., Why breeding earlier is always worthwhile, *Journal of Theoretical Biology*, 3, 311-319, **1986**.
- [76] Edward, D. A., Chapman, T., Mechanisms underlying reproduction trade-off: cost of reproduction, In *Mechanisms of Life History Evolution, The Genetics and Physiology of Life History Traits and Trade-Offs*, (eds: Flatt T., Heyland, A.), Oxford University Press, 137-153, **2011**.
- [77] Flatt, T., Paul S.S., Integrating evolution and molecular genetics of aging, *Biochimica et Biophysica Acta General Subjects*, 10, 951-962, **2009**.
- [78] Min, K.J., Tatar, M., Restriction of amino acids extends lifespan in *Drosophila melanogaster*, *Mechanisms of Ageing and Development*, 127, 643-646, **2006**.
- [79] Johannes, H. B., Stephen L. H., The genetics of dietary modulation of lifespan, In *Mechanisms of Life History Evolution, The Genetics and Physiology of Life History Traits and Trade-Offs*, (eds: Flatt T., Heyland, A.), Oxford University Press, 137-153, **2011**.
- [80] Chippindale, A. K., Chu, T. J. F., Rose, M. R., Complex trade-offs and the evolution of starvation resistance in *Drosophila melanogaster*, *Evolution*, 50, 753-766, **1996**.
- [81] Hoffmann, A. A., Hallas, R., Sinclair, C., Mitrovski, P., Levels of variation in stress resistance in *Drosophila* among strains, local populations, and geographic regions: patterns for desiccation, starvation, cold resistance, and associated traits, *Evolution*, 55, 1621-1630, **2001**.

- [82] Andersen, L. H., Kristensen, T. N., Loeschcke, V., Toft, S., Mayntz, D., Protein and carbohydrate composition of larval food affects tolerance to thermal stress and desiccation in adult *Drosophila melanogaster*, *Journal of Insect Physiology*, 56, 336-340, **2010**.
- [83] Harshman, G., Hoffmann, A. A., Clark, A. G., Selection for starvation resistance in *Drosophila melanogaster*: physiological correlates, enzyme activities and multiple stress responses, *Journal of Evolutionary Biology*, 12, 370-379, **1999**.
- [84] Wu, P., Shen, Q., Dong, S., Xu, Z., Tsien, J. Z., Hu, Y., Calorie restriction ameliorates neurodegenerative phenotypes in forebrain-specific presenilin-1 and presenilin-2 double knockout mice, *Neurobiology of aging*, 29, 1502-1511, **2008**.
- [85] Lynch, M., Walsh, B., *Genetic and the Analysis of Quantitative Traits*, Sinauer Associates, Sunderland, MA., **1998**.
- [86] Hoffmann, A. A., Merilä, J., Heritable variation and evolution under favourable and unfavourable conditions, *Trends in Ecology & Evolution*, 14, 96-101, **1999**.
- [87] Kawecki, T., Demography of source-sink populations and the evolution of ecological niches, *Evolutionary Ecology*, 9, 38-44, **1995**.
- [88] Kawecki, T., Barton, N.H., Fry J.D., Mutational collapse of fitness in marginal habitats and the evolution of ecological specialisation, *Journal of Evolutionary Biology*, 10, 407-429, **1997**.
- [89] Lynch, M., Lande R., Evolution and Extinction in Response to Environmental Change, *Biotic Interactions and Global Change*, 251-266, **1993**.
- [90] Holloway, G. J., Povey, S. R., Sibly, R.M., The effect of new environment on adapted genetic architecture, *Heredity*, 64, 323-330, **1990**.
- [91] Kondrashov, A. S., Houle, D., Genotype-environment interaction and estimation of the genomic mutation rate in *Drosophila melanogaster*, *Proceedings B is the Royal Society*, 258, 221-227, **1994**.
- [92] Holt, R., Gaines, M., Analysis of adaptation in heterogeneous landscapes: Implications for the evolution of fundamental niches, *Evolutionary Ecology*, 6, 433-447, **1992**.
- [93] Waddington C. H., Genetic Assimilation, *Advance Genetic*, 10, 257-293, **1961**.
- [94] Pal, C., Plasticity, memory and the adaptive landscape of the genotype, *Proceedings B is the Royal Society*, 265, 1319-1323, **1998**.
- [95] Blum, A., *Plant Breeding For Stress Environments*, CRC Press, **1988**.

- [96] Conner, J. K., Franks, R., Stewart, C., Expression of additive genetic variances and covariances for wild radish floral traits: comparison between field and greenhouse environments, *Evolution*, 57, 487-495, **2003**.
- [97] Imasheva A. G., Stressful temperatures and quantitative variation in *Drosophila melanogaster*, *Heredity*, 81, 246-253, **1998**.
- [98] Kasule, F.K., Quantitative variation in adult size and fecundity of the cotton stainer bug *Dysdercus fasciatus*, *Heredity*, 66, 273-279, **1991**.
- [99] Günay, F., *Farklı Sabit Sıcaklıklarda Culex quinquefasciatus (Diptera: Culicidae) 'un Reaksiyon Normu ve Kalıtsallığı*, Yüksek Lisans Tezi, Hacettepe Üniversitesi Fen Bilimleri Enstitüsü, Ankara, **2009**.
- [100] Gibson, G., Van Helden, S., Is function of the *Drosophila* homeotic gene ultrabithorax canalized?, *Genetics*, 147, 1155-1168, **1997**.
- [101] Houle, D., Comparing evolvability and variability of quantitative traits, *Genetics*, 130, 195-204, **1992**.
- [102] Norry, F., Vilardi, J., Hasson, E., Genetic and phenotypic correlations among size-related traits, and heritability variation between body parts in *Drosophila buzzatii*, *Genetica*, 101, 131-139, **1997**.
- [103] Mousseau, T. A., Roff, D.A., Natural selection and the heritability of fitness components, *Heredity*, 59, 181-197, **1987**.
- [104] 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**.
- [105] Whitlock, M. C., Fowler, K., The changes in genetic and environmental variance with inbreeding in *Drosophila melanogaster*, *Genetics*, 152, 345-353, **1999**.
- [106] Colegrave, N., Collins, S., Experimental evolution: experimental evolution and evolvability, *Heredity*, 100, 464–70, **2008**.
- [107] Rodrigo S. Galhardo, P. J. Hastings, Susan M. Rosenberg, Mutation as a stress response and the regulation of evolvability, *Critical Reviews in Biochemistry and Molecular Biology*, 42, 399–435, **2007**.
- [108] Markow T. A., O'Grady P. M., *Drosophila: A guide to species identification and use*, Elsevier Inc., Academic Press, 259, **2006**.
- [109] Simmons, L. W., *Sperm competition and its evolutionary consequences in the insects*, Princeton University Press, **2001**.

- [110] Reed L.K., Williams, S., Springston, M., Brown, J., Freeman, K., DesRoches, C. E., Gibson, G., Genotype-by-diet interactions drive metabolic phenotype variation in *Drosophila melanogaster*, *Genetics*, 185, 1009-1019, **2010**.
- [111] Joubert, D., Bijlsma R., Interplay between habitat fragmentation and climate change: inbreeding affects the response to thermal stress in *Drosophila melanogaster*, *Climate Research*, 43, 57-70, **2010**.
- [112] Houle, D., Comparing evolvability and variability of quantitative traits. *Genetics*, 130,195-204, **1992**.
- [113] Hansen, T.,F., Pélabon, C., Houle, D., Heritability is not evolvability, *Evolutionary Biology*, 38, 258-277, **2011**.
- [114] Charlesworth, B., Hughes, K.A., The maintenance of genetic variation in life history traits, *Evolutionary Genetics: From Molecules to Morphology*. Cambridge, U.K., Cambridge University Press, **2000**.
- [115] Lerner, I.M., *Genetic Homeostasis*, Oliver and Boyd, Edinburg, **1954**.
- [116] Wright, S., Evolution and Genetics of Populations, *Experimental Results and Evolutionary Deductions*, University of Chicago Press, Chicago, **1977**.
- [117] Fowler, K., Whitlock, M.C., The distribution of phenotypic variance with inbreeding, *Evolution*, **1999**.
- [118] Lewontin, R., *Üçlü Sarmal Gen, Organizma ve Çevre*, (çev: Ergi Deniz Özsoy) TÜBİTAK Yayınları, **2007**.
- [119] Gilbert, S. F., McDonald, E., Boyle, N., Buttino, N., Gyi, L., Mai, M., Prakash., N., Robinson, J., Symbiosis as a source of selectable epigenetic variation: taking the heat for the big guy, *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365, 671–678, **2010**.
- [120] Brakefield, P. M., Frankino, W. A., Polyphenisms in Lepidoptera: multidisciplinary approaches to studies of evolution, *In Phenotypic plasticity in insects, Mechanisms and consequences*, Plymouth, UK: Science Publishers, 121–151, **2007**.
- [121] Janzen, F. J., Phillips, P. C., Exploring the evolution of environmental sex determination, especially in reptiles, *Journal of Evolutionary Biology*, 19, 1775–1784, **2006**.
- [122] Hegmann, J., Dingle, H., Phenotypic and genotypic covariance structure in milkweed bug life history traits, *Evolution and Genetics of Life Histories*, Springer-Verlag, New York, **1982**.
- [123] Lande, R., The maintenance of genetic variability by mutation in a polygenic character with linked loci, *Cambridge Journals Online - Genetics Research*, 26, 221-235, **1976**.

- [124] Turelli, M., Heritable genetic variation via mutation-selection balance: Lerch's zera meets the abdominal duyu kılı, *Population Theory*, 25, 138- 193, **1984**.
- [125] Ewing, E., Genetic variation in a heterogeneous environment. VII. Temporal and spatial heterogeneity in infinite populations, *Nature*, 114, 197-212, **1979**.
- [126] Felsenstein, J., The theoretical population genetics of variable selection and migration, *Annual Review of Genetics*, 10, 253-280, **1976**.
- [127] Kalinka, A. T., Varga, K. M., Gerrard, D. T., Preibisch, S., Corcoran, D. L., Jarrells, J., Ohler, U., Bergman, C. M., Tomancak, P., Gene expression divergence recapitulates the developmental hourglass model, *Nature*, 811-814, **2010**.
- [128] Robertson A., The nature of quantitative genetic variation, *Heritage From Mendel University of Wisconsin Press*, 265-280, **1967**.
- [129] Kimura, M., Evolutionary rate at the molecular level, *Nature*, 217, 624–626, **1968**.
- [130] Bublik, O.A., Loeschke, V., Effect of low stressful temperature on genetic variation of five quantitative traits in *Drosophila melanogaster*, *Heredity*, 80, 70-75, **2002**.

ÖZGEÇMİŞ

Kimlik Bilgileri

Adı Soyadı : Nazlı AYHAN

Doğum Yeri : Çankaya – ANKARA

Medeni Hali : Bekar

E-posta : nazliayhann@gmail.com

Adresi : Bağlar Cad. Deniz Apt. 189/8 Büyük Esat Çankaya / ANKARA

Eğitim

Lise : Çağrıbey Anadolu 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

-