

***DROSOPHILA MELANOGASTER* VE *DROSOPHILA*
SIMULANS'DA (DIPTERA: DROSOPHILADAЕ)
VÜCUT BÜYÜKLÜĞÜ VE STRES DİRENCİNİN
YÜKSEKLİĞE BAĞLI DEĞİŞKENLİĞİ**

**ALTIDUDINAL VARIATION FOR BODY SIZE AND
STRESS RESISTANCE IN *DROSOPHILA*
MELANOGASTER AND *DROSOPHILA SIMULANS*
(DIPTERA:DROSOPHILIDAE)**

MURAT YILMAZ

Hacettepe Üniversitesi

Lisanüstü Eğitim-Öğretim ve Sınav Yönetmeliğinin

BİYOLOJİ anabilim dalı için

öngördüğü DOKTORA TEZİ olarak hazırlanmıştır

2012

Fen Bilimleri Enstitüsü Müdürlüğü'ne,

Bu çalışma jürimiz tarafından **BİYOLOJİ ANABİLİM DALI** 'nda **DOKTORA TEZİ** olarak kabul edilmiştir.

Başkan :.....
Prof. Dr. Aykut KENCE

Üye (Danışman) :.....
Doç. Dr. Ergi Deniz ÖZSOY

Üye :.....
Prof. Dr. Hacer ÜNLÜ

Üye :.....
Prof. Dr. Selim Sualp ÇAĞLAR

Üye :.....
Prof. Dr. Salih Bülent ALTEN

ONAY

Bu tez Hacettepe Üniversitesi Lisansüstü Eğitim-Öğretim ve Sınav Yönetmeliği'nin ilgili maddeleri uyarınca yukarıdaki jüri üyeleri tarafından 25/01/2012 tarihinde uygun görülmüş ve Enstitü Yönetim Kurulunca/...../..... tarihinde kabul edilmiştir.

Prof.Dr. Adil DENİZLİ
Fen Bilimleri Enstitüsü Müdürü

DROSOPHILA MELANOGASTER VE DROSOPHILA SIMULANS'DA (DİPTERA: DROSOPHILIDAE) VÜCUT BÜYÜKLÜĞÜ VE STRES DİRENCİNİN YÜKSEKLİĞE BAĞLI DEĞİŞKENLİĞİ

Murat Yılmaz

ÖZ

Drosophila melanogaster ve *Drosophila simulans* türlerinin çevresel stres faktörlerine verdikleri cevaplar ve vücut büyüklüğü değişkenliği, Adana il sınırları içinde bulunan ve rakımsal değişkenlik gösteren 4 farklı bölgeden örneklenen populasyonlarda çalışılmıştır. Enlemsel ve rakımsal klinlerin varlığı *Drosophila*'da bir çok kantitatif özellik için gösterilmiştir. Her iki tür açısından da yüksek bölgelere çıkıldıkça vücut büyüklüğünün arttığı gösterilmiştir. İncelenen stres faktörleri ise birbirinden oldukça farklı örüntüler sergilemişlerdir. Soğuk toleransı rakımsal artışla paralel bir şekilde artarken, açlık direnci ve susuzluk direnci rakımsal artışla ilişkili bir örüntü göstermemektedir. *D.melanogaster* türü soğuk toleransı ve susuzluk direnci açısından *D.simulans*'a üstünlük sağlarken, *D.simulans* açlığa daha dirençlidir. Her iki türde de soğuk toleransı açlık direnciyle karşılaştırıldığında daha yüksek genetik değişkenlik göstermektedir. Bununla birlikte, soğuk toleransı ve açlık direnci arasında zayıf bir genetik korelasyon görülmektedir.

Anahtar kelimeler: *Drosophila melanogaster*, *Drosophila simulans*, çevresel stres faktörü, rakımsal değişkenlik, vücut büyüklüğü, soğuk toleransı, açlık direnci, susuzluk direnci.

ALTITUDINAL VARIATION FOR BODY SIZE AND STRESS RESISTANCE IN *DROSOPHILA MELANOGASTER* AND *DROSOPHILA SIMULANS* (DIPTERA: DROSOPHILIDAE)

Murat Yılmaz

ABSTRACT

Body size variation and responses to environmental stress factors have been investigated in *D.melanogaster* and *D.simulans* populations which were sampled from four localities showing an altitudinal gradient in Adana province . The presence of latitudinal and altitudinal clines have been demonstrated for various quantitative traits in *Drosophila*. Body size appeared to increase towards the high regions for both species. However, the stress factors under investigation showed a quite different pattern from each other. Despite cold tolerance increased in parallel with the increase in altitude, starvation and desiccation resistance did not show any pattern with the increasing altitude. *D.melanogaster* was superior to *D.simulans* in cold tolerance and desiccation resistance, however *D.simulans* was found to be more resistant to starvation. Both species seem to harbour much more genetic variation for cold tolerance when compared to starvation resistance. Although, there is a weak genetic correlation between cold tolerance and starvation resistance.

Keywords: *Drosophila melanogaster*, *Drosophila simulans*, environmental stress factors, altitude, body size, cold tolerance, starvation resistance, desiccation resistance.

TEŞEKKÜR

Öncelikle doktora öğrenimim ve tez çalışmam sırasında bilgi ve tecrübesiyle yol gösterdiği ve akademik gelişimime yaptığı önemli katkılardan dolayı, tez danışmanım Doç. Dr. Ergi Deniz ÖZSOY'a teşekkür ederim.

Bilimsel serüvenimin başlamasında ve bugünlere gelmemde en büyük katkıyı yapan, değerli bilim adamı Prof. Dr. Ali Nihat BOZCUK'a en derin teşekkürlerimi sunarım.

Destek ve görüşlerini çalışmalarım boyunca eksik etmeyen ve her konuda destek olan değerli hocam ve tez izleme komitesi üyesi Prof. Dr. Hacer ÜNLÜ'ye çok teşekkür ederim.

Değerli fikirleri ve her konuda verdiği önemli destekten dolayı saygıdeğer hocam ve tez izleme komitesi üyesi Prof. Dr. Selim Sualp ÇAĞLAR'a çok teşekkür ederim.

Yakın ilgisini ve desteğini her zaman hissettiğim, her konuda yardımını gördüğüm ve bilimsel enerjisine hayranlık duyduğum sevgili hocam Prof. Dr. Salih Bülent ALTEN'e çok teşekkür ederim.

Sevgili dostum ve çalışma arkadaşım Dr. Banu Şebnem ÖNDER'e her konuda verdiği destek, tüm paylaşımları ve her şeyden önemlisi arkadaşlığı için çok teşekkür ederim.

Değerli hocam ve laboratuvarındaki sıkıntılarımızda başvurduğumuz yegane kişi olan Dr. Güzin EMECEN'e her türlü desteği ve yardımı için, bunun yanında beni dinlediği ve ablalığı için çok teşekkür ederim.

Akademik hayatımın başlamasına vesile olan Prof. Dr. Nazım ARSLAN ve Dr. Naci İLERİ'ye sonsuz teşekkür ederim.

Yoğun ve zor deneysel aşamalarda bana verdiği inanılmaz desteğini hiçbir zaman unutmayacağım ve önünde parlak bir bilimsel gelecek olduğunu gördüğüm değerli çalışma arkadaşım Esra DURMAZ'a çok teşekkür ederim.

Deneysel çalışmalarımда emeklerini esirgemeyen değerli arkadaşlarım Bahar PATLAR, Başak KOÇ, Çiğdem TUNÇKANAT ve Dilşat'a teşekkürü bir borç bilirim.

Arazi alıřmalarımızın gizli ve gerek kahramanı, abim, dostum sevgili İbrahim ARSLAN'a, bana yapmıř olduėu tm yardımlar ve gsterdiėi hořgrden dolayı sonsuz teřekkr ederim.

Doktora bařlangıcından bu yana her zaman birlikte olmaktan byk mutluluk duyduėum deėerli arkadaşlarım Fatih DİKMEN, Doruk ARACAGK, Fatih MANGIT, Taylan AKAL, Mahmut KABALAK, Burcu řABANOėLU, Yavuz TURAN, İsmail Kudret SAėLAM, Utku PERKTAř, Barıř ZDOėRU, Mustafa KORKMAZ, Darius MAJİDİ, Baran YOėURTUOėLU'na, deėerli abim ve hemřerim Erdal AYTEKİN'e, teknik desteėinden dolayı Vedat MUTLU'ya ok teřekkr ederim.

Benim bugnlere gelmemde en byk katkısı olan, beni her zaman destekleyen, yaptıėı fedakarlıkları hibir zaman deyemeyeceėim sevgili annem Fatma YILMAZ'a ve hep yanımda olan dert ortaėım, arkadaşım canım ablam Sema ERDOėAN'a sonsuz teřekkr ederim.

Son olarak, tm gzelliklerin kendinde toplandıėı, sadece varlıėı dahi benim iin mutluluk kaynaėı olan, hayatıma girdiėi andan itibaren gerekten yařamanın ve nefes almanın ne olduėunu anlamamı saėlayan ve tezimin her ařamasında bana verdiėi destekten byk g aldıėım, tek ařkım biricik eřim Didem YCEL YILMAZ'a sonsuz teřekkkr ederim.

İÇİNDEKİLER DİZİNİ

	<u>Sayfa</u>
ÖZ	iii
ABSTRACT	iv
Teşekkür.....	v
İçindekiler Dizini.....	vii
Şekiller Dizini	xi
Çizelgeler Dizini	xiii
Simgeler ve Kısaltmalar dizini.....	xviii
1. GİRİŞ	1
2. GENEL BİLGİLER	3
2.1. <i>Drosophila melanogaster</i> , <i>Drosophila simulans</i> : Çok Benzer Ama Bir O Kadar da Farklı İki Sibling Tür.	3
2.2. Soyhatları (Isofemale Line) ve Önemi.....	5
2.3. <i>Drosophila</i> 'da Vücut Büyüklüğü ve Klinal Değişimi.....	6
2.4. Soğuk Stresi ve <i>Drosophila</i> 'da Soğuk Toleransı.....	9
2.5. Çevresel Stres Faktörleri Olarak Açlık Direnci ve Susuzluk Direnci.....	15
3. GEREÇ ve YÖNTEM.....	24
3.1. <i>Drosophila</i> Soylarının Doğadan Toplanması ve Kültürü	24
3.2. <i>Drosophila</i> Soylarının Kültürü	26
3.3. Deneylerin Yapılışı.....	27
3.3.1. Vücut Büyüklüğü Ölçümleri.....	27
3.3.2. Stres Faktörü Deneylerinde Kullanılacak Bireylerin Elde Edilmesi	28
3.3.3. Soğuk Toleransı Deneyi	29
3.3.4. Açlık Direnci Deneyi.....	30
3.3.5. Susuzluk Direnci Deneyi.....	30
3.4. İstatistiksel Yöntemler	30

4. BULGULAR	33
4.1. Vücut Büyüklüğü Açısından Türler Arası ve Tür İçi Karşılaştırma Sonuçları . 33	
4.1.1. Doğadan Getirilen Örneklerle Gerçekleştirilen Türler Arası Vücut Büyüklüğü Karşılaştırmaları	33
4.1.2. Doğadan Elde Edilen <i>D.melanogaster</i> Türüne Ait Populasyonlar Arası Vücut Büyüklüğü Karşılaştırmalarına İlişkin Bulgular.....	35
4.1.3. Doğadan Örneklenen <i>D.simulans</i> Türüne Ait Populasyonlar Arası Vücut Büyüklüğü Karşılaştırmalarına İlişkin Bulgular.....	37
4.1.4. Vücut Büyüklüğünün Türler Arasında Doğadan Örneklenen Populasyonların 1. Laboratuvar Kuşaklarının Kullanılarak Karşılaştırılması	40
4.1.5. <i>D.melanogaster</i> Populasyonlarının 1. Laboratuvar Kuşakları Kullanılarak Vücut Büyüklüğü Açısından Karşılaştırılmaları	42
4.1.6 <i>D.simulans</i> Populasyonlarının 1. Laboratuvar Kuşakları Kullanılarak Vücut Büyüklüğü Açısından Karşılaştırılmaları	44
4.2. Soğuk Komasından Uyanma Süreleri Açısından Tür İçi ve Türler Arası Karşılaştırma Sonuçları	46
4.2.1. I. Deney Grubu <i>D.melanogaster</i> Populasyonlarının Soğuk Komasından Uyanma Sürelerine İlişkin İstatistiksel Veri ve Bulgular	46
4.2.2 I. Deney Grubu <i>D.melanogaster</i> Populasyonlarının Soğuk Komasından Uyanma Sürelerinin Populasyon İçi Değişkenliklerinin Soyhatları Bağlamında İncelenmesi	48
4.2.3. I. Deney Grubu <i>D.simulans</i> Populasyonlarının Soğuk Komasından Uyanma Sürelerine İlişkin İstatistiksel Veri ve Bulgular.....	50
4.2.4 I. Deney Grubu <i>D.simulans</i> Populasyonlarının Soğuk Komasından Uyanma Sürelerinin Populasyon İçi Değişkenliklerinin Soyhatları Bağlamında İncelenmesi	52
4.2.5 Soğuk Komasından Uyanma Süreleri Açısından Türler Arası Karşılaştırma Sonuçları	53
4.2.6. II. Deney Grubu <i>D.melanogaster</i> Populasyonlarının Soğuk Komasından Uyanma Sürelerine İlişkin İstatistiksel Veri ve Bulgular	55
4.2.7. II. Deney Grubu <i>D.melanogaster</i> Populasyonlarının Soğuk Komasından Uyanma Sürelerinin Soyhatları Bağlamında Populasyon İçi Değişkenliklerinin İncelenmesi	57

4.2.8. II. Deney Grubu <i>D.simulans</i> Populasyonlarının Soğuk Komasından Uyanma Sürelerine İlişkin İstatistiksel Veri ve Bulgular.....	58
4.2.9. II. Deney Grubu <i>D.simulans</i> Populasyonlarının Soğuk Komasından Uyanma Sürelerinin Soyhatları Bağlamında Populasyon İçi Değişkenliklerinin İncelenmesi	61
4.2.10 Soğuk Komasından Uyanma Süreleri Açısından Türler Arası II. Deney Grubu Karşılaştırma Sonuçları	62
4.3. Açlık Direnci Açısından Tür İçi ve Türler Arası Karşılaştırma Sonuçları	63
4.3.1. I. Deney Grubuna Ait <i>D.melanogaster</i> Populasyonlarının Açlık Dirençlerine İlişkin İstatistiksel Veri ve Bulgular	63
4.3.2 I. Deney Grubuna Ait <i>D.melanogaster</i> Türünün Açlık Direnci Açısından Soyhatları Bağlamında Populasyon İçi Değişkenliklerinin İncelenmesi	66
4.3.3. I. Deney Grubuna Ait <i>D.simulans</i> Populasyonlarının Açlık Dirençlerine İlişkin İstatistiksel Veri ve Bulgular	67
4.3.4. I. Deney Grubu <i>D.simulans</i> Türünün Açlık Direnci Açısından Soyhatları Bağlamında Populasyon İçi Değişkenliklerinin İncelenmesi	69
4.3.5. Açlık Direnci Açısından I. Deney Grubu Türler Arası Karşılaştırma Sonuçları	70
4.3.6. II. Deney Grubuna Ait <i>D.melanogaster</i> Populasyonlarının Açlık Dirençlerine İlişkin İstatistiksel Veri ve Bulgular	72
4.3.7 II. Deney Grubu <i>D.melanogaster</i> Türünün Açlık Direnci Açısından Soyhatları Bağlamında Populasyon İçi Değişkenliklerinin İncelenmesi	74
4.3.8. II. Deney Grubu <i>D.simulans</i> Populasyonlarının Açlık Dirençlerine İlişkin İstatistiksel Veri ve Bulgular	75
4.3.9. II. Deney Grubu <i>D.simulans</i> Türünün Açlık Direnci Açısından Soyhatları Bağlamında Populasyon İçi Değişkenliklerinin İncelenmesi	76
4.3.10. Açlık Direnci Açısından II. Deney Grubu Türler Arası Karşılaştırma Sonuçları	77
4.4. Susuzluk Direnci Açısından Tür İçi ve Türler Arası Karşılaştırma Sonuçları..	79
4.4.1. II. Deney Grubu <i>D.melanogaster</i> Populasyonlarının Susuzluk Dirençlerine İlişkin İstatistiksel Veriler ve Bulgular	79
4.4.2. II. Deney Grubuna Ait <i>D.simulans</i> Populasyonlarının Susuzluk Dirençlerine İlişkin İstatistiksel Veriler ve Bulgular	81

4.4.3. Susuzluk Direnci Açısından II. Deney Grubu Türler Arası Karşılaştırma Sonuçları”82	
4.5. Kantitatif Özelliklerin Varyasyon Katsayıları ve Özellikler Arası İlişkiler	84
4.6 I. Deney Grubu Populasyonlarının Soğuk Komadan Uyanma Süreleri ve Açlık Direnci İçin Hesaplanan Dar Anlamlı Kalıtsallıklar, Genetik Varyasyon Katsayıları ve Bu İki Kantitatif Özellik Arasındaki Genetik İlişki	86
5. TARTIŞMA	89
5.1. <i>D.melanogaster</i> ve <i>D.simulans</i> Populasyonlarında Vücut Büyüklüğünün Rakımsal Değişkenliği	89
5.2. <i>D.melanogaster</i> ve <i>D.simulans</i> Populasyonlarında Çevresel Stres Faktörlerine Verilen Cevabın Değişkenliği	92
KAYNAKLAR	102
EKLER.....	115
ÖZGEÇMİŞ	123

ŞEKİLLER DİZİNİ

Sayfa

Şekil 3.1. Arazilerin gerçekleştirildiği lokalitelerin harita üzerinde gösterimi.....	24
Şekil 3.2. <i>D.melanogaster</i> kanadı ve üzerindeki yer işaretleri (landmark).	28
Şekil 4.1. Doğadan elde edilen her iki türün populasyonlarına ait vücut büyüklüğü ortalamaları ve %95 güven aralıkları	35
Şekil 4.2. Doğadan örneklenen <i>D.melanogaster</i> türüne ait populasyonların vücut büyüklüğü ortalamaları ve %95 güven aralıkları	37
Şekil 4.3. Doğadan örneklenen <i>D.simulans</i> türüne ait populasyonların vücut büyüklüğü (mm^2) ortalamaları ve %95 güven aralıkları	38
Şekil 4.4. Her iki türün populasyonlarına ait vücut büyüklüğü ortalamaları ve %95 güven aralıkları (Laboratuvar I. kuşak bireyler).....	42
Şekil 4.5. <i>D.melanogaster</i> türüne ait populasyonların vücut büyüklüğü ortalamaları (mm^2) ve %95 güven aralıkları (Laboratuvar I. kuşak bireyler)	43
Şekil 4.6. <i>D.simulans</i> türüne ait populasyonların vücut büyüklüğü ortalamaları (mm^2) ve %95 güven aralıkları (I. kuşak bireyler)	45
Şekil 4.7. Soğuk komasından uyanma süreleri açısından I. deney grubu <i>D.melanogaster</i> populasyonların ortalamaları ve $\pm$ %95 güven aralıkları.....	48
Şekil 4.8. I. deney grubu <i>D.simulans</i> populasyonlarının soğuk komasından uyanma süreleri ortalamaları ve $\pm$ %95 güven aralıkları	51
Şekil 4.9. Her iki türün I. deney grubu populasyonlarına ait soğuk komasından uyanma ortalamaları ve %95 güven aralıkları.....	54
Şekil 4.10. Soğuk komasından uyanma süreleri açısından II. deney grubu <i>D.melanogaster</i> populasyonların ortalamaları ve $\pm$ %95 güven aralıkları.....	57
Şekil 4.11. II. deney grubu <i>D.simulans</i> populasyonlarının soğuk komasından uyanma süreleri ortalamaları ve $\pm$ %95güven aralıkları	60
Şekil 4.12. Her iki türün II. deney grubu populasyonlarına ait soğuk komasından uyanma ortalamaları ve %95 güven aralıkları.....	63
Şekil 4.13. I. deney grubuna ait <i>D.melanogaster</i> populasyonların açlık direnci ortalamaları ve $\pm$ %95 güven aralıkları	65
Şekil 4.14. I. deney grubuna ait <i>D.simulans</i> populasyonların açlık direnci ortalamaları ve $\pm$ %95 güven aralıkları	69

Şekil 4.15. Her iki türün I. deney grubu populasyonlarına ait açlık direnci ortalamaları ve %95 güven aralıkları	71
Şekil 4.16. II. deney grubu <i>D.melanogaster</i> populasyonların açlık direnci ortalamaları ve $\pm$ %95 güven aralıkları	73
Şekil 4.17. II. deney grubu <i>D.simulans</i> populasyonların açlık direnci ortalamaları ve $\pm$ %95 güven aralıkları	76
Şekil 4.18. Her iki türün II. deney grubuna ait populasyonlarına ait açlık direnci ortalamaları ve %95 güven aralıkları	78
Şekil 4.19. II. deney grubu <i>D.melanogaster</i> populasyonların susuzluk direnci ortalamaları ve $\pm$ %95 güven aralıkları	80
Şekil 4.20. II. deney grubuna ait <i>D.simulans</i> populasyonların susuzluk direnci ortalamaları ve $\pm$ %95güven aralıkları	82
Şekil 4.21. Her iki türün II. deney grubundaki populasyonlarına ait susuzluk direnci ortalamaları ve %95 güven aralıkları	83

ÇİZELGELER DİZİNİ

Sayfa

Çizelge 2.1. <i>D.melanogaster</i> 'e ait soğuk toleransı aday genleri ve soğuk toleransı ile ilişkisi	12
Çizelge 2.2. <i>D.melanogaster</i> 'e ait açlık direnci aday genleri ve açlık direnci ile ilişkisi	17
Çizelge 3.1. Örnekleme istasyonlarının yükseklikleri, enlem ve boylam değerleri, yıllık ortalama sıcaklıkları	25
Çizelge 3.2. 2010 ve 2011 yıllarında arazilerinde toplanan türlerin lokalitelere göre örneklem sayıları	26
Çizelge 4.1. Doğadan elde edilen örneklerin vücut büyüklüklerinin türler ve populasyonlar arasındaki değişkenliğini gösteren ANOVA sonuçları	33
Çizelge 4.2. Doğadan elde edilen örneklerin türlere ve populasyonlara ait vücut büyüklüğü ortalamaları (mm^2), standart hataları, standart sapmaları ve örneklem sayılarına ilişkin veriler	34
Çizelge 4.3. Doğadan örneklenen <i>D.melanogaster</i> populasyonlarına ait vücut büyüklüğü ortalamaları (mm^2) standart hataları, standart sapmaları ve örneklem sayılarına ilişkin veriler	35
Çizelge 4.4. Doğadan elde edilen <i>D.melanogaster</i> populasyonları arasındaki vücut büyüklüğü değişkenliğini gösteren ANOVA sonuçları	36
Çizelge 4.5. Vücut büyüklüğü değişkenliğinin doğadan örneklenen <i>D.melanogaster</i> populasyonları arasında karşılaştırıldığı Bonferroni <i>post hoc</i> sonuçları (rakamlar p değerlerini gösteriyor).	36
Çizelge 4.6. Doğadan örneklenen <i>D.simulans</i> populasyonlarına ait vücut büyüklüğü ortalamaları (mm^2), standart hataları, varyasyon katsayıları ve örneklem sayılarına ilişkin veriler	38
Çizelge 4.7. Doğadan örneklenen <i>D.simulans</i> populasyonları arasındaki vücut büyüklüğü değişkenliğini gösteren ANOVA sonuçları.	39
Çizelge 4.8. Doğadan örneklenen <i>D.simulans</i> populasyonlarının vücut büyüklüğü değişkeni açısından karşılaştırıldığı Bonferroni <i>post hoc</i> testi sonuçları (rakamlar p değerlerini göstermektedir)	39

Çizelge 4.9. Türler ve populasyonlara ait vücut büyüklüğü ortalamaları (mm ²) standart hataları, standart varyasyon katsayıları ve örneklem sayılarına ilişkin veriler (Laboratuvar I. kuşak bireyler).	40
Çizelge 4.10. Vücut büyüklüğünün türler ve populasyonlar arasındaki değişkenliğini gösteren ANOVA sonuçları (Laboratuvar I. kuşak bireyler).....	40
Çizelge 4.11. <i>D.melanogaster</i> populasyonlarına ait vücut büyüklüğü ortalamaları (mm ²), standart hataları, varyasyon katsayıları ve örneklem sayılarına ilişkin veriler (Laboratuvar I. kuşak bireyler)	42
Çizelge 4.12. <i>D.melanogaster</i> populasyonları arasındaki vücut büyüklüğü değişkenliğini gösteren ANOVA sonuçları (Laboratuvar I. kuşak bireyler).....	43
Çizelge 4.13. <i>D.simulans</i> populasyonlarına ait vücut büyüklüğü ortalamaları (mm ²), standart hataları, varyasyon katsayıları ve örneklem sayılarına ilişkin veriler (Laboratuvar I. kuşak bireyler)	44
Çizelge 4.14. <i>D.simulans</i> populasyonları arasındaki vücut büyüklüğü değişkenliğini gösteren ANOVA sonuçları (Laboratuvar I. kuşak bireyler)	44
Çizelge 4.15. I. deney grubu <i>D.melanogaster</i> populasyonlarının soğuk komasından uyanma sürelerine ait tanımsal istatistik veriler	46
Çizelge 4.16. I. deney grubu <i>D.melanogaster</i> populasyonlarının soğuk komasından uyanma sürelerine ilişkin ANOVA sonuçları	47
Çizelge 4.17. Soğuk komasından uyanma süreleri açısından I. deney grubu <i>D.melanogaster</i> populasyonlarının karşılaştırıldığı Bonferroni <i>post hoc</i> testi sonuçları (rakamlar p değerlerini göstermektedir).	47
Çizelge 4.18. I. deney grubu <i>D.melanogaster</i> populasyon içi ANOVA sonuçları ..	49
Çizelge 4.19. I. deney grubu <i>D.simulans</i> populasyonlarının soğuk komasından uyanma sürelerine ait tanımsal istatistik veriler	50
Çizelge 4.20. I. deney grubu <i>D.simulans</i> populasyonlarının soğuk komasından uyanma sürelerine ilişkin ANOVA sonuçları	50
Çizelge 4.21. Soğuk komasından uyanma süreleri açısından I. deney grubu <i>D.simulans</i> populasyonlarının karşılaştırıldığı Bonferroni <i>post hoc</i> testi sonuçları (rakamlar p değerlerini göstermektedir)	51
Çizelge 4.22. I. deney grubu <i>D.simulans</i> populasyon içi ANOVA sonuçları.....	52
Çizelge 4.23. I. deney grubu <i>D.melanogaster</i> ve <i>D.simulans</i> türlerinin soğuk komasından uyanma sürelerine ait tanımsal istatistik veriler	53

Çizelge 4.24. I. deney grubu <i>D.melanogaster</i> ve <i>D.simulans</i> türlerinin soğuk komasından uyanma sürelerine ait ANOVA sonuçları	54
Çizelge 4.25. II. deney grubu <i>D.melanogaster</i> populasyonlarının soğuk komasından uyanma sürelerine ait tanımsal istatistik veriler	55
Çizelge 4.26. II. deney grubu <i>D.melanogaster</i> populasyonlarının soğuk komasından uyanma sürelerine ilişkin ANOVA sonuçları	56
Çizelge 4.27. Soğuk komasından uyanma süreleri açısından II. deney grubu <i>D.melanogaster</i> populasyonlarının karşılaştırıldığı Bonferroni post hoc testi sonuçları (rakamlar p değerlerini ifade etmektedir).....	56
Çizelge 4.28. II. deney grubu <i>D.melanogaster</i> türü populasyon içi ANOVA sonuçları	58
Çizelge 4.29. II. deney grubu <i>D.simulans</i> populasyonlarının soğuk komasından uyanma sürelerine ait tanımsal istatistik veriler	59
Çizelge 4.30. II. deney grubu <i>D.simulans</i> populasyonlarının soğuk komasından uyanma sürelerine ilişkin ANOVA sonuçları	59
Çizelge 4.31. Soğuk komasından uyanma süreleri açısından II. deney grubu <i>D.simulans</i> populasyonlarının karşılaştırıldığı Bonferroni post hoc testi sonuçları (rakamlar p değerlerini göstermektedir)	60
Çizelge 4.32. II. deney grubu <i>D.simulans</i> populasyon içi ANOVA sonuçları.....	61
Çizelge 4.33. II. deney grubu <i>D.melanogaster</i> ve <i>D.simulans</i> türlerinin soğuk komasından uyanma sürelerine ait tanımsal istatistik veriler	62
Çizelge 4.34. II. deney grubu <i>D.melanogaster</i> ve <i>D.simulans</i> türlerinin soğuk komasından uyanma sürelerine ait ANOVA sonuçları	62
Çizelge 4.35. I. deney grubuna ait <i>D.melanogaster</i> populasyonlarının açlık direnci tanımsal istatistik verileri.....	64
Çizelge 4.36. I. deney grubuna ait <i>D.melanogaster</i> populasyonlarının açlık direnci ANOVA sonuçları.	64
Çizelge 4.37. Açlık direnci açısından I. deney grubuna ait <i>D.melanogaster</i> populasyonlarının karşılaştırıldığı Bonferroni post hoc testi sonuçları (rakamlar p değerlerini göstermektedir).....	65
Çizelge 4.38. Açlık direnci açısından I. deney grubuna ait <i>D.melanogaster</i> populasyonlarının karşılaştırıldığı Tukey HSD post hoc testi sonuçları.	65

Çizelge 4.39. I. deney grubu <i>D.melanogaster</i> populasyon içi açlık direnci ANOVA sonuçları	66
Çizelge 4.40. I. deney grubuna ait <i>D.simulans</i> populasyonlarının açlık direnci tanımsal istatistik verileri.....	67
Çizelge 4.41. I. deney grubu <i>D.melanogaster</i> populasyonlarının açlık direnci ANOVA sonuçları.	68
Çizelge 4.42. Soğuk komasından uyanma süreleri açısından I. deney grubu <i>D.melanogaster</i> populasyonlarının karşılaştırıldığı Tukey HSD <i>post hoc</i> testi sonuçları (rakamlar p değerlerini göstermektedir).	68
Çizelge 4.43. I. deney grubu <i>D.simulans</i> türü populasyon içi açlık direnci ANOVA sonuçları	70
Çizelge 4.44. I. deney grubu <i>D.melanogaster</i> ve <i>D.simulans</i> türlerinin açlık direnci cevaplarına ait tanımsal istatistik veriler	71
Çizelge 4.45. I. deney grubu <i>D.melanogaster</i> ve <i>D.simulans</i> türlerinin açlık direnci cevaplarının karşılaştırıldığı ANOVA sonuçları	71
Çizelge 4.46. II. deney grubuna ait <i>D.melanogaster</i> populasyonlarının açlık direnci tanımsal istatistik verileri.....	72
Çizelge 4.47. II. deney grubuna ait <i>D.melanogaster</i> populasyonlarının açlık direnci ANOVA sonuçları.	72
Çizelge 4.48. Açlık direnci açısından II. deney grubu <i>D.melanogaster</i> populasyonlarının karşılaştırıldığı Bonferroni <i>post hoc</i> testi sonuçları (rakamlar p değerlerini göstermektedir).	73
Çizelge 4.49. II. deney grubu <i>D.melanogaster</i> populasyon içi açlık direnci ANOVA sonuçları.....	74
Çizelge 4.50. II. deney grubuna ait <i>D.simulans</i> populasyonlarının açlık direnci tanımsal istatistik verileri.....	75
Çizelge 4.51. II. deney grubuna ait <i>D.simulans</i> populasyonlarının açlık direnci ANOVA sonuçları	75
Çizelge 4.52. II. deney grubu <i>D.simulans</i> populasyon içi açlık direnci ANOVA sonuçları.....	77
Çizelge 4.53. II. deney grubu <i>D.melanogaster</i> ve <i>D.simulans</i> türlerinin açlık direnci cevaplarına ait tanımsal istatistik veriler.	77

Çizelge 4.54. II. deney grubu <i>D.melanogaster</i> ve <i>D.simulans</i> türlerinin açlık direnci cevaplarının karşılaştırıldığı ANOVA sonuçları.	78
Çizelge 4.55. II. deney grubu <i>D.melanogaster</i> populasyonlarının susuzluk direnci tanımsal istatistik verileri.	79
Çizelge 4.56. II. deney grubu <i>D.melanogaster</i> populasyonlarının susuzluk direnci ANOVA sonuçları.	79
Çizelge 4.57. Susuzluk direnci açısından II. deney grubu <i>D.melanogaster</i> populasyonlarının karşılaştırıldığı Bonferroni <i>post hoc</i> testi sonuçları (rakamlar p değerlerini göstermektedir)	80
Çizelge 4.58. II. deney grubu <i>D.simulans</i> populasyonlarının susuzluk direnci tanımsal istatistik verileri.	81
Çizelge 4.59. II. deney grubu <i>D.simulans</i> populasyonlarının susuzluk direnci ANOVA sonuçları	81
Çizelge 4.60. II. deney grubu <i>D.melanogaster</i> ve <i>D.simulans</i> türlerinin susuzluk direnci cevaplarına ait tanımsal istatistik veriler.	82
Çizelge 4.61. II. deney grubu <i>D.melanogaster</i> ve <i>D.simulans</i> türlerinin susuzluk direnci cevaplarının karşılaştırıldığı ANOVA sonuçları	83
Çizelge 4.62. İncelenen üç kantitatif özelliğe ait varyasyon katsayılarının(%) tür ve populasyon seviyesinde aldıkları değerler.	85
Çizelge 4.63. Açlık direnci ve soğuk toleransına ilişkin kalıtsallık, genetik varyasyon katsayısı ve genetik korelasyon katsayısı	87

SİMGELER VE KISALTMALAR DİZİNİ

m	Metre
mm	Milimetre
V_G	Genetik Varyans
V_b	Soyhatları Arası Varyans (Between Line variance)
V_w	Soyhatları İçi Varyans (Within Line variance)
V_A	Birikimsel Genetik Varyans (Additive Genetic Variance)
F	Kendileşme Katsayısı (Inbreeding Coefficient)
h^2	Dar Anlamlı Kalıtsallık (Narrow Sense Heritability)
QTL	Kantitatif Özellik Lokusları (Quantitative Trait LOci)
GVK	Genetik Varyasyon Katsayısı
r	Genetik Korelasyon Katsayısı (Coefficient of Genetic Correlation)
cov	Kovaryans (Covariance)
μ	Aritmetik Ortalama
N	Örneklem Sayısı
SKU	Soğuk Komasından Uyanma
AD	Açlık Direnci
SD	Susuzluk Direnci
ANOVA	Varyans Analizi (Analysis of Variance)

1. GİRİŞ

Drosophila melanogaster (Meigen, 1830) ve *Drosophila simulans* (Sturtevant, 1919) gerek yaşam alanları, gerekse morfolojik ve diğer yaşam öyküsü özellikleri açısından birbirine çok benzer olan ve bugüne kadar üzerlerinde en çok çalışılan sibling tür çiftidir. Özellikle *D.melanogaster* yaklaşık 100 yıldır genetik, fizyolojik, yaşam öyküsü ve kantitatif özellikleri ile ekolojik ve evrimsel özellikleri açısından en çok çalışılan model organizmadır. Yapılan çalışmalar sadece organizmanın kendisiyle ilgili bilgilerin değil aynı zamanda biyolojik olgularla ilgili bir çok bilginin elde edilmesini sağlamıştır (Roberts, 2006).

D.melanogaster'in tüm genomu 2000 yılında çıkarılmış, bunun ardından *D.simulans*'ın da aralarında bulunduğu 12 ayrı *Drosophila* türünün genom çalışmaları da 2007'de tamamlanarak evrimsel genetik çalışmaları açısından bir dönüm noktası olmuştur. Elde edilen yoğun genetik bilgiyle birlikte *Drosophila* türleriyle yapılan çalışmalar gittikçe artmaktadır. Özellikle evrimsel ve ekolojik genetik çalışmalar son yıllarda bir çok kantitatif özelliğin genetik temellerinin aydınlatılmasında çok önemli mesafeler kaydedilmiştir.

Drosophila türleri çok farklı habitatları işgal etmiş; tropik bölgelerde, ılıman alanlarda ve hatta çok soğuk iklimlerde dahi bulunabilmektedirler. *D.melanogaster* ve *D.simulans* kozmopolit türler olup, hemen hemen insan aktivitesinin olduğu tüm coğrafyalarda bu iki türe rastlanmaktadır. Bu iki sibling tür bu yüzden çok farklı çevresel koşullara maruz kalabilmektedirler. Çevresel stres doğal seçilimin önemli kaynaklarından birisidir ve stresin yaratacağı sonuçları hafifletmek ve azaltmak için bir çok özgül adaptasyon evrimleşmiştir (Randall et al., 1997). Bu sibling türler çok farklı habitatlarda yaşadıkları için çevresel stres çalışmalarına da oldukça fazla konu olmuşlardır.

Çevresel değişimlerle ortaya çıkan en önemli stres faktörleri sıcaklık, besin kıtlığı ve kuraklıktır (Matzkin et al., 2009). Seçilim baskısı yaratan bu faktörler karşısında ise organizmalar; sıcak ve soğuk toleransı, açlık direnci ve susuzluk direnci adaptasyonlarıyla hayatta kalma yollarını aramakta ve bulmaktadır (Sarup et al., 2009).

Enlemsel ve rakımsal kademeli deęişimler aynı şekilde çevresel ve iklimsel deęişikliklerin ortaya çıktığı coęrafi kesitlerdir. Yüksek enlem ve rakımlara doğru çıkıldıkça sıcaklığın azaldığı ve besin kaynaklarının deęiştii çok iyi bilinmektedir. Bundan dolayı enlemsel ve rakımsal klinler, soęuk-sıcak toleransı, açlık direnci ve susuzluk direncini çalışmak için çok uygun olanaklar sunmaktadır. Bugüne kadar birçok farklı türde ve özellikle *Drosophila* türlerinde enlemsel kademeli deęişimlerin gerçekteştięi coęrafyalarda soęuk toleransı, açlık direnci ve susuzluk direnci çok yaygın bir şekilde çalışılmıştır.

Stres faktörlerinin yanı sıra, Bergman kuralı (Bergman, 1847) perspektifinde artan enlemler ve rakımlarda vücut büyüklüğündeki deęişkenlik de birçok çalışmanın konusu olmuştur ve düşük sıcaklıklara sahip bölgelere doğru vücut büyüklüğünün arttığı birçok farklı çalışma tarafından ortaya konmuştur (Partridge and Coyne, 1997). Soęuk toleransının da, istisnaları olmakla birlikte, benzer bir örüntü sergilediğine dair yapılmış çok sayıda çalışma vardır (Ohtsu et al., 1998; Goto and Kimura, 1998; Kenny et al., 2008). Açlık direnci ve susuzluk direncinin de klinal deęişkenlik gösterdikleri çok iyi bilinmektedir. Ancak açlık direnci artışı enlemsel ve rakımsal artışa ters bir örüntü oluşturmakta, susuzluk direnci ise yükseklik artışına paralel olarak artmaktadır (Parkash et al., 2005; Parkash and Aggarwal, 2012).

Tüm yapılan bu çalışmalar arasında genel görüntünün tersine sonuçlarla da karşılaşmış, özellikle açlık ve susuzluk direnci deęişkenliğinin çalışmanın yapıldığı coęrafyanın sahip olduęu çevre ve iklim özelliklerine baęlı olarak farklılıklar gösterdiği bilinmektedir (Goenaga et al., 2010).

Bahsedilen dört kantitatif özellik açısından da rakımsal deęişkenlik bağlamında yapılan çalışma sayısının enlemsel kesitte yapılan çalışmalardan çok az olduęu görölmektedir. Bununla birlikte, her ne kadar *D.melanogaster* ve *D.simulans* yaygın olarak çalışılmış olsalar dahi, çevresel stres faktörlerinin deęişkenliğini bu iki türle karşılaştırmalı olarak inceleyen bir çalışma yoktur. Bu çalışma vücut büyüklüğünün, soęuk toleransının, açlık direncinin ve susuzluk direncinin *D.melanogaster* ve *D.simulans*'da, rakımsal deęişkenlik gösteren bir kesitte gerçekteştirilen ilk çalışmadır.

2. GENEL BİLGİLER

2.1. *Drosophila melanogaster*, *Drosophila simulans*: Çok Benzer Ama Bir O Kadar da Farklı İki Sibling Tür

Yakın akraba türlerin karşılaştırılması, ortak atadan ayrılmalarından itibaren meydana gelen farklılıkları anlayabilmek için çok güçlü bir yaklaşımdır. Sibling türler olan *D.melanogaster* (Meigen, 1830) ve *D.simulans* (Sturtevant, 1919) tür çifti muhtemelen haklarında en çok genetik bilgiye sahip olunan organizmalardır. *D.melanogaster* ve *D.simulans* türlerinin her ikisi de kozmopolit insan kommensalleridir ve çoğunlukla aynı coğrafi alanda hatta aynı larval besin kaynağı içinde birarada bulunabilirler (Capy et al., 2004). Çoğunlukla simpatrik olarak bulunmalarına rağmen, küçük ölçekte önemli farklılıkları barındırmaktadırlar: örneğin *D.simulans* türü sibling türünden farklı olarak evlerde yaşamaz (Rouault and David, 1982).

D.melanogaster ve *D.simulans* Afrika kökenlidir ve ayrılma zamanları yaklaşık 3 milyon yıl önce olmuştur. Biyocoğrafyaları ve mtDNA çeşitliliklerine bakıldığında *D.melanogaster*'in Orta Afrika'da, *D.simulans*'ın ise Afrika'nın batı kıyısı boyunca ya da Madagaskar'da türediği iddia edilmektedir (Lachaise and Silvain, 2004). Bugünkü görüşe göre *D.melanogaster* türleşmesi 2-3 milyon yıl önce gerçekleşmiştir. Ancak *D.simulans*'ın türleşme tarihi daha tartışmalıdır ve net bir türleşme zamanı ortaya konamamıştır (Hey and Kliman, 1993). Her şeye karşın *D.melanogaster* sibling türüne göre daha yaşlıdır (Lachaise and Silvain, 2004).

Bu sibling türlerin çiftleşmesinden sağlıklı bireyler elde edilememektedir. *D.melanogaster* dişisi ile *D.simulans* erkeği çiftleştiğinde erkek yavru dölleri ölür, dişiler ise kısır olmaktadır. Resiprokal çaprazında ise dişi yavru dölleri yaşamazken, erkek yavru dölleri kısır olmaktadır (Sturtevant, 1920). Bu sibling türler morfolojik açıdan birbirlerine çok benzerler ve dişileri morfolojik olarak birbirinden ayırmak mümkün değildir. İki tür birbirinden yalnızca erkeklerin dış genital organları arasındaki farklılıklardan ayırt edilebilirler (Sturtevant, 1920; Coyne, 1985).

Fizyolojik analizler *D.simulans*'ın daha az yerleşik, strese daha duyarlı ve sıcağa daha iyi adapte olduğunu ortaya çıkarmıştır. Her iki türün farklı özellikleri bakımından gösterdikleri reaksiyon normlarının şekilleri genelde benzerdir. Ancak her iki türün ortalama değerleri, fenotipik ve genetik değişkenlikleri oldukça farklıdır (Gibert et al., 2004). Örneğin *D.simulans* çok daha küçüktür ve morfolojik özellikler açısından populasyonlar arası ve içi çok daha az genetik değişkenlik göstermektedir.

Her iki tür rekabet halindeyken *D.melanogaster* genelde *D.simulans*'a rekabete açık birçok faktör açısından üstünlük sağlamaktadır. Eliminasyon dinamikleri her koşul altında aynı değildir ve düşük sıcaklıklarda *D.simulans* elimine olmamaktadır (Gibert et al., 2004). Ayrıca, parazitoid yaban arılarının varlığında sıcaklığa bağlı olarak *D.simulans* *D.melanogaster*'i elimine edebilmesini sağlamaktadır (Fleury et al., 2004).

Her iki tür aynı zamanda kromozomal inversiyon polimorfizleri ve genomlarında bulunan transpozon kopya sayısı açısından da önemli farklılıklar göstermektedir. *D.melanogaster*'de çok daha fazla kromozomal inversiyon gözlenmiştir (Aulard et al., 2004) . Rusya'da (SSCB) 1937'de yayınlanmış öncü bir makalede ortaya konulduğu gibi *D.melanogaster* için tüm dünyadan 500 farklı kromozomal düzenleme olduğu gösterilmiştir (Dubinin et al., 1937). Coğrafi dağılımlarına ve frekanslarına bağlı olarak bu kromozomal düzenlemeler kozmopolit veya endemik olarak adlandırılmıştır (Inoue and Igarashi, 1994). *D.simulans*'da ise sadece 14 inversiyon gösterilmiştir ve hiç birisinin *D.melanogaster*'de karşılığı yoktur (Aulard et al., 2004).

D.melanogaster ve *D.simulans* türleri birbirinden çok farklı kütiküler hidrokarbon profili göstermektedirler. Kütiküler hidrokarbonlar kısmen feromon olarak işlev gösterirler. *D.melanogaster* iki eşey arasında kütiküler hidrokarbon bileşenleri açısından farklı profiller sergilenirken, *D.simulans*'da hidrokarbon bileşikleri eşeyler arasında fark göstermemektedir (Rouault et al., 2004).

D.melanogaster ve *D.simulans*'ın genetik ve bazı fizyolojik özelliklerinin çok iyi çalışılmış olmasına rağmen, her iki türü biyocoğrafi, ekolojik ve populasyon

dinamikleri açısından inceleyen çalışma yok denecek kadar azdır (Capy et al., 2004).

2.2. Soyhatları (Isofemale Line) ve Önemi

Yabanıl dişilerle kurulan soyhatları (isoline- isefemale line) *Drosophila* doğal popülasyonlarının genetik yapılarının araştırılmasında temel ve çok kullanışlı bir araçtır (David et al., 2005).Teoride bu soyhatlarını oluşturmak oldukça kolaydır; doğadan elde edilen her bir dişi tek bir tüpe alınmakta ve yavrudölleri kuşaklar boyunca kendi içlerinde çiftleşerek soyhattının devamını sağlamaktadır. Bu yolla tek bir dişiden gelen genetik değişkenlik takip edilebilmektedir (Markow and O'Grady, 2006). Birçok temel laboratuvar soyu bu yolla elde edilmiştir; Oregon ve Canton-S soyları bunlardan en önemlilerindendir.

Doğadan alınan döllenmiş dişilerden soyhatlarını oluşturmak bir açıdan sorunludur. Doğada dişiler çoğunlukla çoklu çiftleşmeler gerçekleştirmektedir. Bu sebepten dolayı oluşturulan soyhattının tek anneye ama iki ya da daha fazla babaya ait genomu taşıma ihtimali ortaya çıkmaktadır. Dolayısıyla bu soyhatlarıyla yapılacak deneyler yanıltıcı sonuçlar ortaya çıkarabilirler. Bu sorunu aşmanın birkaç yolu vardır. Doğadan döllenmemiş dişilerin laboratuvarda tek bir erkekle çiftleştirilmeleri, ki bu yöntem doğada çiftleşmemiş dişi elde etmenin zorluğundan dolayı oldukça zaman alıcı ve etkin olmayan bir yoldur. İkinci olarak çoklu çiftleşmede bulunan dişilerin öncelikle son çiftleştikleri erkeğe ait döller vereceği bilindiğinden dolayı (Simmons, 2001) doğada çiftleşmiş dişiler tüpe alındıktan yaklaşık 24 saat içinde tüpten uzaklaştırıldığında vermiş oldukları yavru döller tek bir erkeğe ait olacaktır.

Her bir soyhattı teoride belli bir genotipik durumu ifade ettiğinden dolayı soyhatlarının oluşturulması sırasında dikkat edilmesi gereken bir başka durum da doğadan örnekler elde edilirken mümkün olduğunca aynı popülasyonu temsil edecek şekilde farklı bahçelere kurulmuş birçok tuzaktan örneklemenin gerçekleştirilmesidir. Aksi halde aynı tuzaktan çok sayıda birey elde edildiğinde birbiriyle yakın akraba olma ihtimalleri artacak ve aynı genotipik durum çok defa örneklenmiş olacağından, popülasyonda temsil edilen genetik değişkenlik

azalacak ve deneylerin sonuçları olumsuz olarak etkilenecektir (David et al., 2005).

Doğru bir şekilde örneklendiğinde soyhatları, moleküler genetik analizler, davranış çalışmaları, morfolojik farklılıkların anlaşılması, reaksiyon normu perspektifinde yapılacak çalışmalar, evrimsel ve ekolojik kantitatif özelliklerin çalışılmasında çok önemli ve iyi sonuçlar veren bir yöntemdir. Her bir soyhattı aynı genetik kökene sahip olduğu için farklı kantitatif özellikler aynı soyhattının farklı bireyleri üzerinde çalışılarak, bu özellikleri karşılaştırma şansı da vermektedir.

2.3. *Drosophila*'da Vücut Büyüklüğü ve Klinal Değişimi

Çok hücreli organizmaların oluşumu, gelişim süreçleri boyunca farklılaşmayı ve morfogenezi de içeren oldukça karmaşık bir süreçtir (Carreira et al., 2009). Organizmalar vücut büyüklükleri açısından sadece türler arasında değil çevresel ve genetik faktörlerden dolayı tür içinde de önemli değişkenlikler gösterirler (Edgar, 2006). *Drosophila*'da vücut büyüklüğünün gösterdiği genetik değişkenlik yaklaşık yüzyıldır büyük ilgi uyandırmaktadır (Imai, 1933; Robertson, 1955; Partridge and Fowler, 1993).

Vücut büyüklüğü, eşleşme başarısı, ömür uzunluğu, soğuk toleransı ve açlık direnci gibi uyum gücü bileşenleriyle de yakından ilişkilidir (Stearns, 1992). Dolayısıyla dolaylı ve doğrudan seçilimin hedefidir. Genetik ve ekofizyolojik çalışmalar, doğal seçilimin bir hedefi olarak vücut büyüklüğünün genetik temellerinin anlaşılmasında önemli katkılar yapmıştır (Arendt, 2007).

D.melanogaster'de vücut büyüklüğünün genetik yapısını etkileyen bir faktör kozmopolit inversiyon polimorfizmleridir. Weeks ve arkadaşları (2002), kozmopolit inversiyon *In(3R)Payne*'in de içinde bulunduğu üçüncü kromozomun sağ kolunda bulunan bir bölgeyle vücut büyüklüğü arasında çok sıkı bir ilişki olduğunu göstermişlerdir. *In(3R)Payne* kozmopolit inversiyon polimorfizminin aynı zamanda klinal varyasyon gösterdiği de bilinmektedir (Anderson et al., 2005). *D.simulans*'ın ise kozmopolit inversiyonları barındırmadığı bilinmektedir. İnversiyonların kendisinin mi yoksa inversiyon bölgesi içinde bulunan bireysel genlerin mi seçilimin hedefi olduğu tam olarak belirlenemediğinden, *D.simulans* gibi

kozmpolit inversiyonları barındırmayan ve *D.melanogaster*'le aynı coğrafi bölgelerde benzer vücut büyüklüğü örüntüsüne sahip olan bir tür, vücut büyüklüğü ile ilişkili genetik yapı ve süreçlerin anlaşılması açısından çok önemlidir (van Heerwaarden and Sgro, 2010).

Vücut büyüklüğüyle doğrudan ilişkili tek gen mutasyonlarının olduğu da gösterilmiştir. *D.melanogaster chico* geni mutantlarının oldukça küçük vücut büyüklüğüne sahip oldukları gösterilmiştir (Clancy et al., 2001). Ancak bu mutantların doğal populasyonlarda bulunup bulunmadıkları ve fenotipik durumları hakkında hiçbir çalışma yapılmamıştır.

D.melanogaster'de kanat büyüklüğünü etkilediği ortaya çıkarılan bir başka gen de *dca*'dır. Genin promotor bölgesindeki bir polimorfizm (*Dca-237*)'in frekansının, kanat büyüklüğünün daha küçük olduğu tropiklere doğru arttığı gösterilmiş ve klinal kanat büyüklüğü varyasyonunun büyük bir kısmından sorumlu olduğu ortaya konmuştur (McKehnie et al., 2010).

Vücut büyüklüğünü etkileyen bir çok çevresel faktör perspektifinde yapılan çok sayıda çalışma vardır (Partridge et al., 1994; De Moed et al., 1999; Trotta et al., 2006). Enlem artışına paralel olarak hayvanların vücut büyüklüğünün artması bugüne kadar defalarca gözlenen önemli fenomenlerden biridir (Partridge and Coyne, 1997). Bu örüntüye ilk defa endotermik canlılarda Carl Bergman tarafından dikkat çekilmiş (Bergman, 1847) ancak o günden bu yana yapılan çalışmalar ektotermik canlılar için de benzer örüntünün olduğunu göstermiştir (Adams and Church, 2008). Ancak enlem tek başına sadece coğrafi lokasyonu belirtir, gerçekte önemli olan enlemlerin değişimiyle ortaya çıkan çevresel değişimlerdir (Hawkins and Diniz-Filho, 2004).

Çevresel sıcaklık enlemsel değişime bağlı olarak kademeli bir şekilde değiştiğinden dolayı, artan enlemlerde kademeli olarak azalan çevresel sıcaklığın artan vücut büyüklüğünün nedenlerinden olduğu bilinmektedir (Stillwell, 2010). Yine de vücut büyüklüğünün enlemsel artışa paralel olarak artmasıyla ilgili farklı sonuçları ortaya koyan birçok çalışma vardır. Bir çok ektotermik organizmada vücut büyüklüğünün enlemsel artışla paralellik göstermediği ortaya konmuştur (Pinchira-Donoso et al., 2008). Yine de ektotermik canlılar açısından enlemsel

pozitif bir klin olduğuna dair yapılan çalışmaların sayısı çok daha fazladır (Stevenson, 1985; Blanckenhorn et al., 2006).

Drosophila melanogaster'in vücut büyüklüğü değişimini bir çok farklı coğrafi bölgede inceleyen çok sayıda çalışmaya göre meyve sineğinin vücut büyüklüğü enlemsel artışa paralel olarak artmaktadır (Coyne and Beecham, 1987; Capy et al., 1993; James et al., 1995; Kennington and Hoffmann, 2010). *D.melanogaster*'le yapılmış çok sayıda çalışmaya karşın *D.simulans* türü için vücut büyüklüğü klinlerinin araştırıldığı çalışma sayısı oldukça azdır. Son yıllarda yapılmış olan bir çalışma batı Avustralya'da bulunan enlemsel bir hat boyunca vücut büyüklüğünün değişimini incelemiştir. Bu çalışmada, hem dişiler hem de erkekler açısından vücut büyüklüğü enlemsel artışa paralel bir şekilde artış göstermiştir (Arthur et al., 2008). Yine Avustralya' nın batı kıyılarından enlemsel bir hat üzerinden örneklenen popülasyonlarla yapılan bir başka çalışmada, hem *D.melanogaster* hem de *D.simulans* türlerinin vücut büyüklüğü değişkenlikleri incelenmiş ve her iki türün de vücut büyüklüklerinin enlemsel artışla pozitif bir korelasyon gösterdikleri ortaya konmuştur (van Heerwaarden and Sgro, 2010).

Önemli rakımsal farklılıklar kısa mesafelerde gerçekleşebileceğinden, aynı mesafe ölçeğinde gerçekleşecek enlemsel değişikliklerle karşılaştırıldığında çok daha büyük çevresel değişikliklerin ortaya çıktığı görülebilmektedir. Kısa mesafe aralıklarında bulunan ancak aralarında önemli yükseklik farkı bulunan iki bölge arasında da özellikle sıcaklık gibi çevresel koşullarda çok büyük değişiklikler meydana gelebilmektedir (Baur and Raboud, 1988). Ancak rakımsal değişkenlikler ve vücut büyüklüğü arasındaki ilişkiler çok daha az sayıda çalışmaya konu olmuştur. İsrail'de bulunan 'Evrin Kanyonu'nda gerçekleştirilen bir çalışmada 30 m-120 m arası yükseklik farklarından örneklenen *D.melanogaster* popülasyonları çalışılmış ve yükseklikle artış gösteren vücut büyüklüğü örüntüsünü destekleyecek bir kanıt bulunmamıştır (Wayne et.al., 2005). Yine *D.melanogaster* türü Avustralya popülasyonlarıyla gerçekleştirilen benzer bir çalışma görece daha yüksek rakımlarda gerçekleştirilmiş (10 m-1296 m) ve rakımsal artışla paralellik gösteren bir vücut büyüklüğü örüntüsü tespit edilememiştir (Collinge et al., 2006). *D.simulans*'da vücut büyüklüğü değişimini rakımsal farklılıklar düzeyinde inceleyen çalışma ise Kanarya Adaları popülasyonlarıyla gerçekleştirilmiş ve rakımsal bir

klinin oluşmadığı gösterilmiştir (Bubliy and Loeschcke, 2005). Enlemsel vücut büyüklüğü klinlerinin var olduğu bağımsız birçok çalışmayla gösterilmiş olmasına rağmen, rakımsal değişkenlik bağlamında vücut büyüklüğü değişimini *D.melanogaster* ve *D.simulans* türleri açısından inceleyen çalışma sayısı çok azdır.

2.4. Soğuk Stresi ve *Drosophila*'da Soğuk Toleransı

Organizmalar şiddetli kış şartlarıyla başa çıkabilmek için soğuk toleransı mekanizmaları evrimleştirmemiş olsalardı, ılıman ve arktik bölgelerin kolonizasyonu hiçbir zaman başarılı olmazdı (Ohtsu et al., 1998). Bununla birlikte, soğuk toleransının altında yatan biyokimyasal ya da moleküler mekanizmalar tam olarak anlaşılamamıştır. Şimdiye kadar, aşırı dondurucu soğuklarda hayvanların hayatta kalma kapasitesi çok fazla dikkat çekmiş ve soğuktan donmayı önleyici çok sayıda bileşik bir çok türde bulunmuştur (Precht et al., 1973; Cossins and Bowler, 1987; Somme, 1995). Böceklerde, kışlayan bireylerin, dondurucu ve aşırı soğuk koşullar altında hayatta kalabilmek için vücutlarında gliserol, sorbitol, inositol, gibi düşük molekül kütleli donmayı önleyici bileşikler biriktirdikleri bilinmektedir (Lee et al., 1986; Storey and Storey, 1991). Buna karşın, buna benzer donmaktan koruyucu moleküller soğuk toleransına karşı geliştirilen tek mekanizma değildir ve bir çok türün donma noktalarının çok üzerindeki sıcaklıklarda dahi öldükleri bilinmektedir (Gibert et al., 2001). Soğuk iklim, sıcak iklim ve subtropik iklimde yaşayan *Drosophila* türleriyle yapılan bir çalışmaya göre de türler sonbaharda trehaloz biriktirmektedir. Ancak trehaloz miktarı türlerin soğuk toleranslarıyla ilişkili değildir (Kimura et al., 1992).

Soğuğun bir başka etkisi de soğuk koması olarak adlandırılan bir uyuşma durumudur. Komanın gözlemlendiği sıcaklık türlerin soğuk toleranslarını tahmin etmek için kullanılan bir metoddur (Schenker, 1984; Leather et al., 1993; Convey, 1997). Soğuk muamelesi çok uzun bir süre boyunca gerçekleştirilmedikçe, soğuk koması tersinebilir bir durumdur ve soğuk komasından geri dönüş ortam sıcaklığında gözlenebilir. Böceklerde soğuk komasının bazı muhtemel mekanizmaları olduğu düşünülmektedir. Bunlardan bir tanesi oksijen ve kapasiteyle sınırlanan termal tolerans hipotezidir. Bu hipotez deniz canlılarında solunum ve dolaşım

sistemlerinin termal toleransı sınırlandırdığını öne sürmektedir. Buna göre termal limitler, oksijenin dokulara etkin bir şekilde götürülmesinin yetersizleşmesiyle belirlenmektedir ve kritik termal sınırlar aerobik solunumdan anaerobik solunuma kronik bir geçişle ilişkilidir. Ancak böceklerin sistem fizyolojileri çok daha farklı olduğundan dolayı, solunum ve dolaşım sistemleri üzerinde etkili olacak bir sıcaklık yoluyla böceklerde minimum kritik sıcaklığın belirlenmesi çok olası görünmemektedir (Mac Millan and Sinclair, 2011). Bir başka olası mekanizma da, sinir sisteminin aksiyon potansiyelleri oluşturmaması ve kasların kasılmalarındaki yetersizliğin soğuk komasının nedeni olabileceğidir. *D.melanogaster* ve başka bir çok türle yapılan çalışmalar sinir ve kas sistemlerinin her ikisinin de düşük sıcaklık limitlerinin belirlenmesinde rol oynadıklarını göstermektedir (Hosler et al., 2000). Üçüncü olası bir mekanizma da iyon regülasyonunun bozulmasıyla ilgilidir ve iyon dağılımının düzenlenmesinin böceklerin soğuk şartlarda hayatta kalmaları için çok önemli olduğu gösterilmiştir (Zachariassen et al., 2004).

Soğuk toleransının genetiği de özellikle son 10 yıldır aday genlerle ve kantitatif özelliklerin kalıtımından sorumlu olan genlerin yer aldığı QTL olarak adlandırılan gen bölgeleri açısından oldukça geniş bir şekilde incelenmiştir. Bugüne kadar yapılmış çalışmaların önemli bir kısmının tablo şeklindeki bir özeti Çizelge 2.1’de verilmiştir (<http://cesar.org.au>). Çizelge 2.1’den de açıkça görüldüğü üzere bir çok gen farklı çalışma grupları tarafından ve farklı genetik analiz yöntemleriyle incelenmiştir. Çok sayıda ve farklı yöntemlerle çalışılan bazı genlerin analiz sonuçları birbiriyle uyumlu görünmemektedir. Bunun sebepleri olarak, kullanılan genetik analiz yönteminin farklılığı, deneylerde doğal populasyonların, oldukça kendileşmiş laboratuvar soylarının veya genetik olarak manipüle edilmiş örneklerin kullanılmış olması sayılabilir. Örneğin frost geniyle soğuk toleransı ilişkisinin incelendiği iki ayrı çalışmada farklı sonuçlar elde edilmiştir (Goto, 2001; Rako et al., 2007). Goto’nun frost geniyle yapmış olduğu çalışma gen ekspresyonu yöntemiyle gerçekleştirilmiş ve ilgili genin ekspresyonunun soğuk komasından uyanma sürecinde arttığı belirlenmiştir. Aynı zamanda soğuğa maruz kalınan sürenin artmasıyla da bu artışın indüklendiği gösterilmiştir (Goto, 2001). Rako ve arkadaşlarının yapmış oldukları çalışmada ise Avustralya’dan örneklenen tek bir popülasyonda belli genetik belirteçler ve enlemler boyunca klinal bir değişkenlik

gösteren özellikler arasındaki ilişkileri incelenmiş, sonuç olarak frost geninin alelik polimorfizmler açısından soğuk toleransı ile ilişkisi olmadığı gösterilmiştir (Rako et al., 2007). Açıkça görüldüğü gibi her iki çalışma da gen ve soğuk toleransı özelliği arasındaki ilişkiye çok farklı bir açıdan yaklaşmışlardır. Bu farklı sonuçlar, bir genin klinal değişkenlik gösteren polimorfizm durumu ile aynı genin ekspresyonu arasında her zaman pozitif bir ilişki görülmeyebileceğine işaret etmektedir.

Çizelge 2.1. *D.melanogaster*'e ait soğuk toleransı aday genleri ve soğuk toleransı ile ilişkisi

Gen	Kromozom Üzerindeki Yeri	Referans	Kullanılan Genetik Analiz Metodu	Soğuk Stresi ile İlişkili Olma Durumu
Heat shock protein 68	3R95D11	Rako et al 2007	Assosiyasyon	-
Heat shock RNA ω	3R93D4	Anderson et al 2003	Assosiyasyon	+
Heat shock RNA ω	3R93D4	Rako et al 2007	Assosiyasyon	+
Heat shock RNA ω	3R93D4	Weeks et al 2002	Assosiyasyon	-
Heat shock RNA ω	3R93D4	Singh and Lakhotia 1984	Assosiyasyon	+
Senescence marker protein-30	3R88D2	Sinclair et al 2007	Ekspresyon	+
Senescence marker protein-30	3R88D2	Rako et al 2007	Assosiyasyon	-
Senescence marker protein-30	3R88D2	Qin et al 2005	Mikroarray	+
Senescence marker protein-30	3R88D2	Goto 2000	Ekspresyon	+
Desat2	3R87B10	Sinclair et al 2007	Ekspresyon	-
Desat2	3R87B10	Greenberg et al 2003	Assosiyasyon	+
Desat2	3R87B10	Coyne and Elwyn 2006	Assosiyasyon	-
Desat2	3R87B10	Morgan and Mackay	QTL	+

Gen	Kromozom Üzerindeki Yeri	Referans	Kullanılan Genetik Analiz Metodu	Soğuk Stresi ile İlişkili Olma Durumu
		2006		
Ect3	3R87A4	Morgan and Mackay 2006	QTL	+
Ect3	3R87A4	Qin et al 2005	Mikroarray	+
Heat shock protein 70	3R87A2-87B15	Weeks et al 2002	Assosiyasyon	-
Heat shock protein 70	3R87A2-87B15	Kelty & Lee 2001	Ekspresyon	-
Heat shock protein 70	3R87A2-87B15	Morgan and Mackay 2006	QTL	+
Heat-shock-protein-70Aa	3R87A2	Sinclair et al 2007	Ekspresyon	+
Heat shock protein 70Aa	3R87A2	Morgan and Mackay 2006	QTL	+
Frost	3R85E2	Morgan and Mackay 2006	QTL	+
Frost	3R85E2	Rako et al 2007	Assosiyasyon	-
Frost	3R85E2	Qin et al 2005	Mikroarray	+
Frost	3R85E2	Goto et al 2001	Ekspresyon	+
Frost	3R85E2	Sinclair et al 2007	Ekspresyon	+

Gen	Kromozom Üzerindeki Yeri	Referans	Kullanılan Genetik Analiz Metodu	Soğuk Stresi ile İlişkili Olma Durumu
multi-protein bridging factor 1	3L73A9	Qin et al 2005	Mikroarray	+
Heat shock protein 23	3L67B3	Sinclair et al 2007	Ekspresyon	-
Heat shock protein 23	3L67B3	Rako et al 2007	Assosiyasyon	-
Heat shock protein 23	3L67B3	Qin et al 2005	Mikroarray	+
Heat shock protein 26	3L67B2	Qin et al 2005	Mikroarray	+
Heat shock protein 26	3L67B2	Rako et al 2007	Assosiyasyon	-
Heat shock protein 83	3L63B11	Qin et al 2005	Mikroarray	+
Heat shock protein 83	3L63B11	Rako et al 2007	Assosiyasyon	-
Heat shock factor	2R55B7-55B8	Fujikake et al 2005	Ekspresyon	+
Heat shock factor	2R55B7-55B8	Nielsen et al 2005	Mutation	+
Alcohol dehydrogenase	2L35B3	Weeks et al 2002	Assosiyasyon	-
Alcohol dehydrogenase	2L35B3	Norry et al 2007a	QTL	+
Glycerol 3 phosphate dehydrogenase	2L26A3	Barnes et al 1989	Assosiyasyon	+
Glycerol 3 phosphate dehydrogenase	2L26A3	Weeks et al 2002	Assosiyasyon	-
Glycerol 3 phosphate dehydrogenase	2L26A3	Barnes et al 1989	Assosiyasyon	+

Omurgasız canlıların yaygın olarak iklimsel adaptasyon açısından klinal örüntüler sergiledikleri çeşitli çalışmalarda gösterilmiştir (James et al., 1995; Bradshaw et al., 2003; Hoffmann et al., 2005). Farklı *Drosophila* türlerinde ve enlemsel klinler üzerinden örneklenen populasyonlarla gerçekleştirilen soğuk toleransı çalışmalarında, sıcak bölgelerden soğuk bölgelere doğru gidildikçe organizmaların soğuğa karşı gösterdikleri toleransın açık bir şekilde arttığı ortaya konmuştur (Ohtsu et al., 1998; Goto and Kimura, 1998; Kenny et al., 2008). Soğuk toleransının enlemsel klinal değişkenliği daha çok çalışılmış olmasına rağmen rakımsal klinler boyunca soğuk toleransının değişkenliği hakkında çok az şey bilinmektedir. Az sayıdaki çalışmalardan birinde gösterildiği gibi rakımsal bir klin boyunca yükselerek çıkıldıkça düşen çevresel sıcaklıkla birlikte organizmaların soğuk toleranslarının arttığına dair kanıtlar bulunmaktadır (Bridle et al., 2009).

2.5. Çevresel Stres Faktörleri Olarak Açlık Direnci ve Susuzluk Direnci

Çevresel stres doğal seçilimin önemli kaynaklarından birisidir ve stresin yaratacağı sonuçları hafifletmek ve azaltmak için bir çok özgül adaptasyon evrimleşmiştir (Randall et al., 1997). Çok sık rastlanan çevresel stres faktörlerinden bir tanesi de besin kalitesinin düşüklüğü ve besin kıtlığıdır. Birçok tür dönem dönem yetersiz beslenme ve açlıkla karşı karşıya kaldığı gibi aynı zamanda toksik olan ikincil metabolitlerle de başa çıkmak durumundadır (White, 1993). Enerjinin organizmalar açısından merkezi bir önemi olmasından dolayı, açlığa gösterilen artan direnç hücre içi biyokimyasal haberleşmeden yaşam öyküsü özelliklerine kadar değişen fenotipik seviyelerdeki değişimi içerir (Rion and Kawecki, 2007).

Drosophila'da yapılmış olan hemen hemen tüm açlık direnci çalışmaları, ergin bireyin besinden tamamen yoksun bırakıldığı akut açlık direnci odaklıdır. Sinekler dehidrasyona daha duyarlı olduklarından dolayı, deneyler esnasında su kaynağı olarak suya doyurulmuş pamuk, filtre kağıdı veya besin değeri taşımayan agaroz kullanılmıştır. Açlık direnci genellikle organizmaların bu şartlar altında ölene kadar geçirdikleri süre üzerinden değerlendirilir. İncelenen soya, seçilim geçmişine, önceden bulunduğu ortamın besiyeri özelliklerine ve eşeye bağlı olarak açlık şartları altında ölene kadar geçirdikleri ortalama süre 20 saat ile 200 saat arasında değişebilmektedir (Chippindale et al., 1993; Baldal et al., 2005; Harbison et al.,

2005). Açlık direnci ile ilgili deneysel seçim çalışmalarında ise bireylerin %50-90'ı ölene kadar ergin bireylerin besinden yoksun bırakılmaları ve bir sonraki kuşağın hayatta kalan bireylerden yetiştirilmesiyle gerçekleştirilir (Chippindale et al., 1996; Djawdan et al., 1997).

Akut açlık direncine alternatif olarak kronik besin kısıtlaması gösterilebilir, ancak kronik besin kısıtlaması bağlamında yapılan çalışmalar daha çok yaşlanmayla olan ilişkisi açısından gerçekleştirilmiştir (Partridge et al., 2005).

Açlık direnci fizyolojik mekanizmalar ve cevaplar açısından da incelenmiştir. Organizmanın barındırdığı toplam enerji ve organizmada enerjinin kullanımı açısından değerlendirilecek olursa, açlık direncine artışı gerçekleştirmenin üç önemli yolu olduğu düşünülmektedir. 1- Enerji kaynaklarını ayırmak, 2- Açlık koşulları altında kullanılan kaynakların kullanım hızının azaltılması ve 3- Hayatta kalmayı sağlayacak şekilde vücutta bazı organlara daha az enerji harcanması (Rion and Kaweck, 2007). *Drosophila*'da açlık direncinin artmasında enerji kaynaklarında özellikle de yağ depolarındaki artışla ilişkili yaygın bir mekanizma olduğu deneysel evrim çalışmalarında gösterilmiştir (Borash and Ho, 2001; Hoffman et al., 2005a). Bunun yanı sıra, yapılan iki ayrı çalışmada organizmada bulunan yağ miktarı ve açlık direnci açısından doğrudan bir ilişki bulunamamış, açlık direncini etkilemeksizin larvaların yoğun bir şekilde birarada bulundukları ortamda da vücuttaki yağ oranının attığı gösterilmiştir (Hoffman et al., 2001; Baldal et al., 2005). Her ne kadar laboratuvar ortamında gerçekleştirilen açlık direnci seçim deneylerinde daha çok kaynağın depolanması yaygın bir adaptasyon olarak görünse de yüksek yağ oranlarının artan açlık direnci ile doğrudan bir ilişkisi yoktur (Rion and Kaweck, 2007).

Açlık direncinin *D.melanogaster* populasyonlarında önemli miktarda genetik varyasyon barındırdığına ilişkin kanıtlar laboratuvar ortamında gerçekleştirilen seçim deneyleriyle ve aynı doğal populasyonlarda kurulan soyhatları arasındaki değişkenliklerin yüksek olduğunu gösteren çalışmalardan elde edilmiştir (Hoffman et al., 2001; Archer et al., 2003). Bunun yanı sıra, *D.melanogaster*'de açlık direnciyle ilişkili olabileceği düşünülen çok sayıda aday gen çalışması da gerçekleştirilmiştir. Bu çalışmaların önemli bir kısmı Çizelge 2.2'de verilmektedir.

Çizelge 2.2. *D.melanogaster*'e ait açlık direnci aday genleri ve açlık direnciyle ilişkisi.

Gen	Kromozom Üzerindeki Yeri	Referans	Kullanılan Genetik Analiz Metodu	Açlık Stresi ile İlişkili Olma Durumu
Alcohol dehydrogenase	2L35B3	Oudman et al 1994	Assosiyasyon	+
Alcohol dehydrogenase	2L35B3	Vieira et al 2000	QTL	+
Carbonic anhydrase 2	3L69A1	Harbison et al 2005	Mikroaray	+
Cyclic-AMP response element binding protein A	3L71E1	Vieira et al 2000	QTL	+
Cyclic-AMP response element binding protein A	3L71E1	Vieira et al 2000	QTL	+
Cyclic-AMP response element binding protein A	3L71E1	Harbison et al 2005	Mikroaray	+
Cyclic-AMP response element binding protein A	3L71E1	Harbison et al 2004	QTL	+
Cyclic-AMP response element binding protein A	3L71E1	Sorensen et al 2007	Mikroaray	+
Cytochrome P450-4e3	2L30C7	Zinke et al 2002	Mikroaray	+
Cytochrome P450-4e3	2L30C7	Harbison et al 2005	Mikroaray	+
Cytochrome P450-4e3	2L30C7	Harbison et al 2004	QTL	+
Cytochrome P450-6a8	2R51D1	Harbison et al 2005	Mikroaray	+

Gen	Kromozom Üzerindeki Yeri	Referans	Kullanılan Genetik Analiz Metodu	Açlık Stresi ile İlişkili Olma Durumu
Cytochrome P450-6a9	2R51D1	Harbison et al 2005	Mikroaray	+
Desat2	3R87B10	Greenberg et al 2003	Assosiyasyon	+
Desat2	3R87B10	Sinclair et al 2007	Ekspresyon	-
Esterase 6	3L69A1	Harbison et al 2005	Mikroaray	+
Fatty acid (long chain) transport protein	2L31F4-31F5	Harbison et al 2005	Mikroaray	+
Fatty acid (long chain) transport protein	2L31F4-31F5	Vieira et al 2000	QTL	+
Fatty acid (long chain) transport protein	2L31F4-31F5	Harbison et al 2004	QTL	+
Frost	3R85E2	Harbison et al 2005	Mikroaray	+
Frost	3R85E2	Sinclair et al 2007	Ekspresyon	-
Glycerol 3 phosphate dehydrogenase	2L26A3	Oudman et al 1994	Assosiyasyon	+
Hexokinase C	2R51E7	Harbison et al 2005	Mikroaray	+
Insulin-like receptor	3R93E4	Zinke et al 2002	Mikroaray	+
Insulin-like receptor	3R93E4	Harbison et al 2005	Mikroaray	+
Lipid storage droplet-1	3R95B1	Harbison et al 2005	Mikroaray	+

Gen	Kromozom Üzerindeki Yeri	Referans	Kullanılan Genetik Analiz Metodu	Açlık Stresi ile ilişkili Olma Durumu
Lipid storage droplet-2	X13A8-13A9	Harbison et al 2005	Mikroaray	+
Ornithine decarboxylase 1	2R44A2	Vieira et al 2000	QTL	+
Ornithine decarboxylase 1	2R44A2	Sorensen et al 2007	Mikroaray	+
Phosphoenolpyruvate carboxykinase	2R55D3	Harbison et al 2005	Mikroaray	+
Phosphoenolpyruvate carboxykinase	2R55D3	Zinke et al 1999	Ekspresyon	+
Phosphogluconate mutase	3L72D8	Harbison et al 2005	Mikroaray	+
Phosphoglucose isomerase	2R44F6	Vieira et al 2000	QTL	+
Phosphoglucose isomerase	2R44F6	Harbison et al 2004	QTL	+
Phosphoglucose isomerase	2R44F6	Harbison et al 2004	P-element insersiyonu	+
Phosphoglycerate kinase	2L23A3	Sorensen et al 2007	Mikroaray	+
Phosphoglyceromutase	3R99A1	Sorensen et al 2007	Mikroaray	+
Phospholipase A2 activator protein	2L21F1	Sorensen et al 2007	Mikroaray	+
Phosphoribosylamidotransferase 2	3L65D2-65D3	Harbison et al 2005	Mikroaray	+

Gen	Kromozom Üzerindeki Yeri	Referans	Kullanılan Genetik Analiz Metodu	Açlık Stresi ile ilişkili Olma Durumu
Pyruvate dehydrogenase kinase	2R45D5-45D7	Harbison et al 2004	QTL	+
Pyruvate dehydrogenase kinase	2R45D5-45D7	Vieira et al 2000	QTL	+
Pyruvate dehydrogenase kinase	2R45D5-45D7	Harbison et al 2005	Mikroaray	+
Pyruvate kinase	3R94A6	Sorensen et al 2007	Mikroaray	+
Serine pyruvate aminotransferase	X6B1	Harbison et al 2005	Mikroaray	+
Serine pyruvate aminotransferase	X6B1	Zinke et al 2002	Mikroaray	+
Thor	2L23F3	Zinke et al 2002	Mikroaray	+
Thor	2L23F3	Harbison et al 2005	Mikroaray	+
chico	2L31B1	Harbison et al 2004	QTL	+
chico	2L31B1	Vieira et al 2000	QTL	+
chico	2L31B1	Clancy et al 2001	P-element insersiyonu	+
lip3	3R87E8	Zinke et al 2002	Mikroaray	+
lip3	3R87E8	Zinke et al 1999	Ekspresyon	+

Gen	Kromozom Üzerindeki Yeri	Referans	Kullanılan Genetik Analiz Metodu	Açlık Stresi ile ilişkili Olma Durumu
lysosomal enzyme receptor protein	3R97D2-D3	Harbison et al 2005	Mikroarray	+
methuselah	3L61C1	Lin et al 1998	P-element insersiyonu	+
methuselah	3L61C1	Baldal et al 2006	Assosiyasyon	+
misato	X20A1	Sorensen et al 2007	Mikroarray	+
mitochondrial carnitine palmitoyltransferase I	2R47A9-47A11	Zinke et al 2002	Mikroarray	+
mitochondrial carnitine palmitoyltransferase I	2R47A9-47A11	Vieira et al 2000	QTL	+

Çizelge 2.2'den de açık bir şekilde görüldüğü üzere açlık direnci ile ilişkili genlerin büyük bir çoğunluğu metabolik yollarla ilişkilidir. Bunun yanı sıra soğuk toleransı ile ilişkilendirilen *frost* geni ve *Drosophila*'da vücut büyüklüğüyle ilişkisi ortaya konan *chico* ve *Insulin-like Receptor* gibi genlerin aynı zamanda açlık direnciyle de ilişkili olduklarının gösterilmesi, bu kantitatif özelliklerin en azından bir ölçüde birbirleriyle ilişkili olduğuna işaret etmektedir.

Drosophila türlerinin doğada değişen çevresel koşullar altında en azından belli dönemlerde besin azlığı ve dolayısıyla açlık stresiyle karşılaşması kuvvetle muhtemeldir. Çevresel koşulların yarattığı bu besin yokluğundan kaynaklanan stres ortamı aynı zamanda açlık direncinin doğal seçilime maruz kalacağına işaret eder (Rion and Kawecki, 2007) . Böyle bir seçim popülasyonlar arasında açlık direnci açısından önemli farklılıklar yaratacaktır. Beklenen bu tarz farklılıkların en iyi ortaya konduğu çalışmalar geniş bir coğrafi ölçekte gerçekleştirilmiştir. Farklı kıtalarda ve birbirinden farklı iklimsel özellikler gösteren bölgelerde yapılan çalışmalar birbirinden farklı sonuçlar göstermektedir. Hindistan'da yapılan 5 ayrı çalışmada açlık direncinin enlemsel klinler oluşturduğu gösterilmiştir (Hoffman and Harshman, 1999; Parkash and Munjal, 2000). Bu sonucun tersini gösteren, enlemsel artışla paralel bir açlık direnci artışına işaret eden çalışmaların yanı sıra açlık direncinin hiçbir klinal varyasyon göstermediğini ortaya koyan çalışmalar da vardır (Robinson et al., 2000; Schmidt et al., 2005; Hoffman et al., 2005b). Bunun yanı sıra farklı türlerde de farklı açlık direnci örüntülerine rastlanmıştır. Avustralya'da *D.serrata* ile gerçekleştirilen bir çalışmada enlemsel bir ilişki gösterilemezken (Hallas et al., 2002) , aynı bölgede *D.birchii* türünün enlemsel artışla pozitif bir korelasyon içinde olduğu gösterilmiştir (Griffiths et al., 2005). Açlık direncinin coğrafi değişkenliğinin çalışılan bölgeye ve incelenen türe bağlı olarak farklılık gösterdiği görülmektedir (Rion and Kawecki, 2007).

Kurak bölgelerde yaşayan türlerde düşük nem ve su kaynaklarına artan direnç gösterenlerin doğal seçim yoluyla seçileceğinin beklenmesinden dolayı, susuzluk direnci böceklerde yaygın bir şekilde çalışılmıştır. Çok farklı habitatlarda yaşamaları ve çoğu türün laboratuvar şartlarında yetiştirilmelerinin, deneylerinin yapılmasının diğer organizmalarla karşılaştırıldığında çok daha kolay olması, susuzluk direncinin genetik, moleküler ve ekolojik temellerinin araştırılması için *Drosophila* cinsine ait türlerin yaygın olarak kullanılmasına neden olmuştur (Matzkin et al., 2007).

Drosophila için tür içi ve türler arası seviyelerde susuzluk direncinin değişkenlik gösterdiği bilinmektedir (Gibbs, 2002; van Herrewege and David, 1997).

Tür içi ve türler arası seviyelerde gerçekleştirilen çalışmalarda susuzluk direncinin çevresel değişkenliklerle olan ilişkisi çok açık ve belirgin bir örüntü oluşturmada da *Drosophila* türleri için kurak bölgelerde bulunan sineklerin susuzluk direncine daha dirençli oldukları söylenebilir (Gibbs and Matzkin, 2001). Ayrıca, türler arasında susuzluk direnci için genetik değişkenlik seviyesinin önemli farklılıklar gösterdiği ve bu farklılığın iklimsel değişikliklerde hayatta kalma açısından türler üzerinde farklı seviyelerde etkisinin olabileceği öne sürülmüştür (Hoffman and Parsons, 1993).

Bunun yanında böceklerde vücut suyunun korunmasıyla ilgili bazı hipotezler öne sürülmüştür; 1- Su kaybının azaltılması (Gibbs et al., 1997) 2- Çok fazla su kaybına karşı fizyolojik bir toleransın olması (Gibbs and Matzkin, 2001) 3-Hemolimfte daha çok su biriktirilmesi (Kolk et al., 2001) ve 4-Kütiküler lipidlerin kompozisyonu ve miktarındaki değişiklikler (Rourke, 2000) yoluyla böcekler susuzlukla başa çıkabilir.

Kütiküllerden su kaybının, kütiküler lipiler aracılığıyla azaltılabileceği birçok farklı böcek türünde gösterilmiştir (Toolson, 1984; Zacchariessen, 1996). Ancak laboratuvarında seçilerek susuzluğa dirençli hale getirilmiş *D.melanogaster* soylarında kütiküler lipidler ve kütiküler su kaybı arasında bir ilişki görülememiştir (Gibbs, 2002). Son yıllarda yapılan bir başka çalışmada da kütiküler lipid miktarının *Z.indianus* türünde genetik değişkenlik gösterdiği ancak aynı durumun *D.melanogaster* için gözlenmediği belirtilmiştir. Bunun yanında her iki tür için de susuzluk direnci ile kütiküler su kaybı arasında negatif bir korelasyon olduğu ama kütiküler geçirgenliklerinin altında farklı mekanizmaların yattığını iddia etmişlerdir (Parkash et al., 2008).

Açlık direncinde görüldüğü gibi susuzluk direnci açısından klinal değişkenlikler çalışılmış ve çalışılan bölgelere göre kısmen farklı sonuçlar elde edilmiştir. Rakımsal değişkenlik bağlamında yapılan iki çalışmada susuzluk direncinin yüksek rakımda bulunan popülasyonlarda daha fazla olduğu gösterilmiştir (Parkash et al., 2005; Parkash ve Aggarwal, 2012). Enlemsel kesitte yapılan başka bir çalışmada da susuzluk direncinin yüksek enlemlerde daha yüksek olduğu belirtilmiştir (Dev Karan et al.,1998). Genel görüntü itibarıyla açlık direnci ve susuzluk direnci aynı bölgelerde birbirine ters klinler oluşturmakta, açlık direnci düşük enlemlerde artarken susuzluğa gösterilen direnç yüksek enlemlerde daha fazladır.

3. GEREÇ ve YÖNTEM

3.1. *Drosophila* Soylarının Doğadan Toplanması ve Kültürü

Tez çalışmasında kullanılan *D.melanogaster* ve *D.simulans* türlerine ait popülasyonların soyhatları 2010 ve 2011 yıllarının Eylül ayında Türkiye'nin Akdeniz Bölgesi'nde bulunan Adana ilinde yapılan arazi çalışmalarında toplanmıştır.

Tez kapsamında, çevresel stres faktörleri açısından incelenen dört farklı kantitatif özelliğin tür içi ve türler arası değişkenlik düzeyleri araştırıldığından dolayı, Adana ili coğrafyasında çevresel ve iklimsel farklılıkların ortaya çıkabileceği düşünülen beş farklı yükseklik belirlenerek örneklemeler yapılmıştır. Örneklemelerin gerçekleştirildiği istasyonlar harita üzerinde Şekil 3.1'de; istasyonların yükseklik, sıcaklık, enlem ve boylam bilgileri Çizelge 3.1'de gösterilmiştir.



Şekil 3.1. Arazilerin gerçekleştirildiği lokalitelerin harita üzerinde gösterimi.

Çizelge 3.1. Örnekleme istasyonlarının yükseklikleri, enlem ve boylam değerleri, yıllık ortalama sıcaklıkları.

Populasyon	Yükseklik	Enlem (Kuzey)	Boylam (Doğu)	Yıllık Ortalama Sıcaklık(°C)
Adana	50 m	37° 01' 49"	35° 19' 17"	18,4
Düzağaç	500 m	37° 34' 8"	35° 49' 6"	19,2
Horzum	700 m	37° 37' 32"	35° 50' 8"	16,2
Saimbeyli	1000 m	37° 39' 17"	36° 35' 29"	10,4
Tufanbeyli	1400 m	38° 15' 29"	36° 13' 11"	7,9

Arazi çalışmalarında, örneklemlerin sağlıklı bir şekilde elde edilebilmesi için coğrafi koşullar elverdiği ölçüde her bir bölgede birbirine belli bir mesafede (en az 100 m) bulunan meyve bahçelerine 15-50 metre arası tuzak kurulmuş ve bu yolla farklı tuzaklardan örneklenen populasyonların birbiriyle yakın akraba bireylerden oluşmasının önüne geçilmeye çalışılmıştır. Küçük bir alanda bir ya da birkaç tuzaktan örnekleme yapıldığında toplanan bireylerin yakın akraba olma şansı artmakta ve aynı genetik yapıya sahip bireylerden meydana gelen bir populasyon elde edilebilmektedir (David et al., 2005).

Arazi çalışmalarında, içinde fermente olmuş besin içeren 1 litrelik petri şişelerinden yapılmış tuzaklar kullanılmıştır. Tuzaklarda sinekleri çekmek için kullanılan besin ortamı, ince dilimler halinde kesilmiş muz parçalarının kuru maya ile az miktarda su kullanılarak karıştırılmaları ve yaklaşık 24 saat boyunca fermente olmaları sağlanarak hazırlanmıştır. Pet şişelerinin üst kısımlarına yakın bölgede açılan küçük bir pencereden hazırlanan besiyerinin koyulduğu tuzaklar, doğrudan güneş ışığına maruz kalmayacak ve yerden yaklaşık 1 metre yukarıda olacak şekilde ağaçlara asılmıştır. Tuzakların koyuldukları yerlerin özellikle şeftali, incir, üzüm, elma gibi meyve ağaçlarının bulunduğu bahçeler olmasına dikkat edilmiştir.

Çizelge 3.2. 2010 ve 2011 yıllarında arazilerinde toplanan türlerin lokalitelere göre örneklem sayıları.

	<i>Drosophila melanogaster</i>		<i>Drosophila simulans</i>	
	2010	2011	2010	2011
Adana	15	21	89	93
Düzağaç	5	4	54	56
Horzum	3	21	19	35
Saimbeyli	13	26	13	32
Tufanbeyli	53	47	43	53

Tuzaklar olabildiğince sinek aktivitesinin başladığı erken saatlerde ağaçlara asılmış ve bu saatler genelde bütün bölgelerde saat 07.00-09.00 arasındaki zaman dilimine karşılık gelmiştir. Ağaçlara asılan tuzaklar, tuzaklara giren sineklerin çoklu çiftleşmeleri olasılığını olabildiğince azaltmak için aynı günün akşamı, tuzağın asılmasından itibaren yaklaşık 10-12 saat sonra toplanmıştır. Toplanan tuzaklar içinde bulunan sinekler en kısa zaman aralığında içinden alınarak, eterle bayıltıldıktan sonra dişi bireyler her tüpte bir tane olacak olacak şekilde içinde taze besiyeri bulunan yeni ortamlarına aktarılmıştır. Örneklem yapılan tüm bölgelerden yeterli sayıda birey elde edildikten sonra Hacettepe Üniversitesi'ndeki *Drosophila* çalışmalarını gerçekleştirdiğimiz laboratuvara getirilmiş ve uygun koşulların sağlandığı *Drosophila* kültür odasına yerleştirilmişlerdir.

3.2. *Drosophila* Soylarının Kültürü

Laboratuvara getirilen tüm soylar Grotech GR2 marka iklim odasında 23°C sıcaklık, 45-55% nem ve 12 saat aydınlık-12 saat karanlık periyodunda tutulmuştur. Araziden toplanan dişiler, bırakıldıkları tüplerde- ilk bırakılma tarihinden en fazla 2 gün geçtikten sonra- larval hareketlilik görüldüğünde tüplerden alınarak, daha sonra kanat preperatları yapılmak üzere ependorf tüplerinde -80°C'de saklanmıştır. Yavru dölleri çıkış yaptıktan sonra, her bir lokaliteye ait popülasyonların soyhatlarının bulunduğu tüpler tek tek boşaltılmış ardından elde edilen yavrudölleri düşük düzeyde CO₂'le bayıltılarak erkek bireylerin genitalyalarının incelenmesiyle tür teşhisleri gerçekleştirilmiştir. *Drosophila melanogaster* ve *Drosophila simulans* sibling türlerdir ve dişileri morfolojik olarak ayırt edilememektedir. Ancak her iki türün erkek bireylerinin genitalyaları farklı morfolojik yapılara sahip olduğundan sadece erkek bireylerden tür teşhisi mümkün olabilmektedir (Sturtevant, 1920). *D.simulans*

erkeklerinin genital organlarında yay şeklinde bir yapı bulunurken, *D.melanogaster* erkeklerinde bu yapı kanca şeklindedir ve mikroskop altında kolayca ayırt edilebilir.

Teşhisi gerçekleştirilen her bir soyhattından 5 dişi ve 5 erkek birey alınarak içinde taze besiyeri bulunan yeni tüplere alınmak suretiyle soyhatlarının devamlılığı sağlanmıştır. Soyhatları her 14 günde bir standart *Drosophila* besiyeri bulunan yeni tüplere aktarılarak devam ettirilmişlerdir (Markow and O'Grady, 2006).

3.3. Deneylerin Yapılışı

Deneyler iki farklı yıla (2010 ve 2011) ait örneklerle gerçekleştirilmiştir. 2010 yılında araziden elde edilen örnekler deneye alınmadan önce 24 kuşak boyunca laboratuvar ortamında kendileşmiştir. 2011 yılına ait örnekler ise üçüncü kuşakta deneye alınmıştır. Tezin geri kalan bölümünde I. arazi (2010 yılı) örnekleri I. deney grubu, II. arazi (2011 yılı) örnekleri ise II. deney grubu olarak adlandırılacaktır.

3.3.1. Vücut Büyüklüğü Ölçümleri

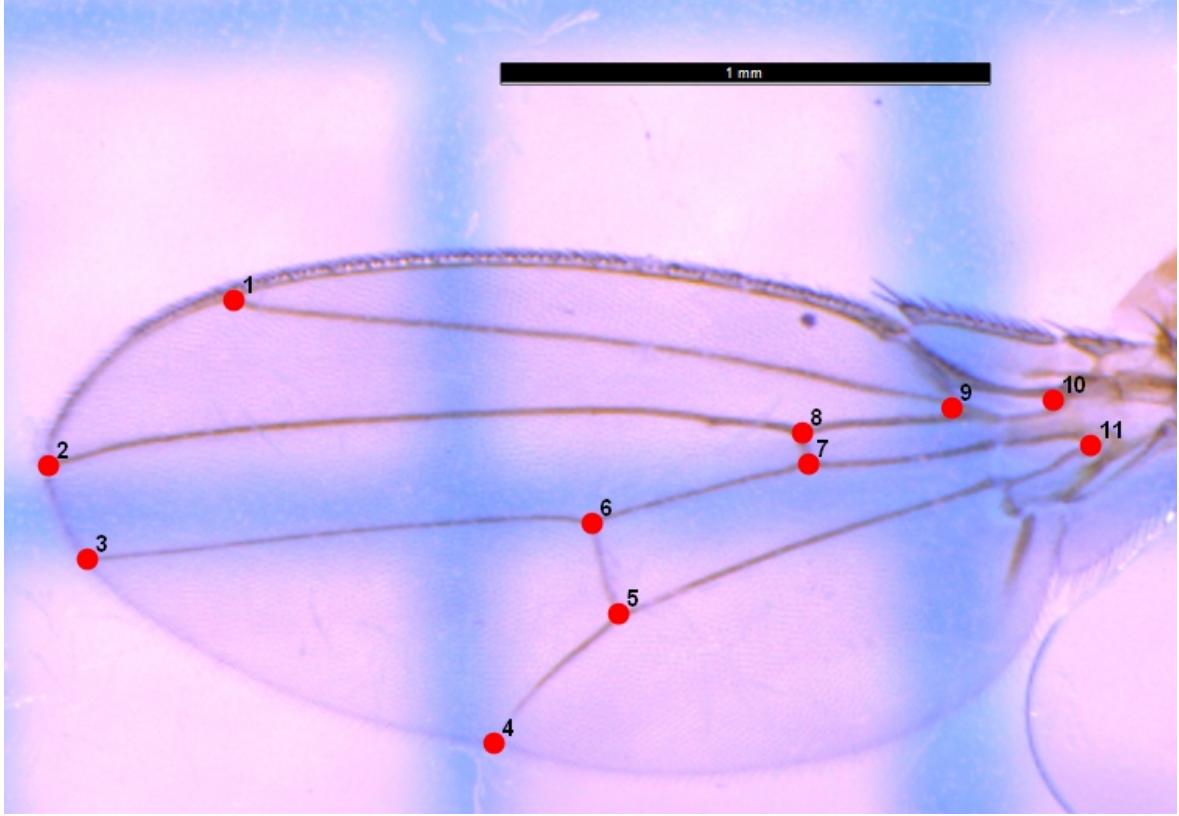
Araziden getirilen dişiler hangi soyhattına ait olduğu belli olacak şekilde etiketlenerek -80°C'de saklanmıştır. Bu dişilerin yavru döllerine ise ilk transferleri birinci kuşakta yapılırken, tüpten çıkan bireylerin fazlası hangi soyhattına ait olduklarını gösterecek şekilde etiketlenerek -80°C'de saklanarak, preparatlarının yapılacağı zamana kadar saklanmıştır. Tüm vücut büyüklükleri sadece dişiler için hesaplanmıştır.

Vücut büyüklüğü kanat büyüklüğü ile doğrudan korelasyon gösterdiğinden dolayı, kanat büyüklüğü vücut büyüklüğünü tahmin etmek için kullanılmıştır. Araziden toplanan ve -80°C'de saklanan bireyler ve birinci kuşak laboratuvar soylarının kanat preparatları hazırlanmıştır. Derin dondurucudan çıkartılan ölü bireyler %99 alkole alınmış ve mikroskop altında kanat diseksiyonları gerçekleştirilmiştir. Kanatlar ince uçlu pensler yardımıyla, toraksa bağlandığı en uç noktadan kopararak alınmış, entellan damlatılmış lam üzerinde doğru pozisyona getirildikten sonra lamelle üzeri kapatılarak sabitlenmiştir. Kanat preparatları elde edildikten sonra Leica MZ16A marka yüksek büyütme mikroskopta fotoğrafları çekilmiştir. Tüm fotoğrafların çekimi aynı ölçekte (1 mm) ve büyütmede (x4) yapılmıştır.

Elde edilen fotoğraflar F. James Rohlf tarafından geliştirilen TPSUtil programı (James Rohlf, <http://life.bio.sunysb.edu/morph/>) aracılığıyla uygun formatta elde edilmiş ve

TPSDig programı yardımıyla dijitize edilmiş yer işaretleri (landmark) her bir kanatta ayrı ayrı konularak analize hazır hale getirilmiştir.

Her bir kanat fotoğrafı üzerine 11 adet yer işareti (landmark) konulmuştur. *D.melanogaster* kanadı üzerine koyulan yer işaretlerini (landmark) gösteren bir fotoğraf Şekil 3.2'de verilmiştir.



Şekil 3.2. *D.melanogaster* kanadı ve üzerindeki yer işaretleri (landmark).

Bütün fotoğraflarda 11 dijitize yer işareti (landmark) koyulduktan sonra yine F. James Rohlf tarafından geliştirilen TPSRelw aracılığıyla her bir kanadın büyüklüğüne ait sentroid büyüklüklerinin değerleri elde edilmiştir.

3.3.2. Stres Faktörü Deneylerinde Kullanılacak Bireylerin Elde Edilmesi

Soğuk toleransı, açlık direnci ve susuzluk direnci deneylerinde I. araziden (2010 yılı) toplanan populasyonların 24 kuşak boyunca kendileşmiş soyhatları kullanılırken, II. araziden (2011 yılı) toplanan populasyonların 3. kuşakta olan ve kendileşmemiş soyhatları kullanılmıştır. I. ve II. deney gruplarına ait populasyonlarla gerçekleştirilen deneyler 2 hafta arayla yapılmıştır. Her bir arazi grubu için açlık direnci, susuzluk

direnci ve soğuk toleransı deneyleri ise aynı deney grubunda eş zamanlı olarak gerçekleştirilmiştir. Her üç deneyde kullanılan bireyler yumurta toplama dizaynı ile elde edilmiştir. Çok sayıda yumurta toplayabilmek amacıyla deneyden bir önceki kuşakta her bir soyhattı 3'er tekrar haline getirilmiş ve çoğaltılan bireyler, içinde % 0.5'lik agar bulunan yumurta toplama kaplarına bırakılarak 16-18 saatlik yumurtlama süreci geçirmesi sağlanmıştır. Yaklaşık 18 saat sonra kontrol edilen yumurta toplama kapları yumurta sayısının yeterli görülmesi durumunda, içinde % 0.5'lik agar bulunan kapaklar yenisiyle değiştirilerek üzerinde yumurta bulunan kapaklardan yumurtalar toplanmıştır. Toplanan yumurtalar içinde standart besiyeri bulunan tüplere her birinde 40 tane yumurta olacak şekilde ekilmiştir. Her bir populasyon ve her bir soyhattı için aynı yöntem uygulanmıştır ve her bir tüpte bulunan yumurta sayısı eşit tutularak larval yoğunluktan kaynaklanabilecek olası bir deneysel yanlılık ortadan kaldırılmaya çalışılmıştır. Her bir soyhattı için toplamda 400-500 arası yumurta toplanmıştır. Yumurtalar besiyerine ekildikten hemen sonra standart şartlar altında kültür odasında tutulmuştur.

Ekilen yumurtaların pupasyona geçtiği görüldükten sonra her bir tüp 8 saatte bir kontrol edilerek çıkan erginlerin hepsi virjin olacak şekilde toplanmıştır. Toplanan virjinler deney başlatılana kadar yine standart kültür odası ortamında tutulmuşlardır. Deneylerin sonuçlarının güvenilirliği açısından tüm deneylerde 2 ve 3 günlük erginler kullanılmıştır. Ayrıca deney yükünün çok fazla olmasından dolayı tüm deneyler sadece dişi bireyler ile gerçekleştirilmiştir.

3.3.3. Soğuk Toleransı Deneyi

Her bir tür, populasyon ve soyhattı için toplanan 2-3 günlük virjin dişiler her bir soyhattı için 30 birey olmak üzere boş tüplere alınmış, içinde kar tipi buz bulunan kaplara tüpler yerleştirilerek 16 saat boyunca bireylerin 0°C'ye maruz kalmaları sağlanmıştır (David et al., 1998; MacMillian and Sinclair, 2011). 0°C'de buza konan bireylerin saniyeler içinde komaya girdikleri görülmüştür. 16 saat sonra buzdan çıkarılan tüpler içinde bulunan sinekler, vakit kaybetmeden hemen oda sıcaklığında içi boş olan petri kaplarına boşaltılmış ve kronometre aracılığıyla sineklerin uyanma süreleri tespit edilmiştir. Bir birey tamamen ayakları üzerinde durduğu zaman tam olarak komadan uyandığı kabul edilmiş ve komadan çıktığı süre dakika olarak kaydedilmiştir. Deney tüm bireyler uyanana kadar sürdürülmüş ve uyanma süreleri

kaydedilmiştir. Ancak 2.5 saat sonra uyanmayan bireyler olduğunda bu bireylerin gözlenmesi bırakılmıştır. Uyanmayan bireylerin yaşayıp yaşamadıkları 3 saat boyunca yarım saatlik aralıklarla gözlenerek ölü olup olmadıkları anlaşılmaya çalışılmıştır. Bulgular deney sonuçlarına dahil edilmemiştir. Çok az soyhattında çok az sayıda birey öldüğünden dolayı deneyin sonuçlarını etkileyecek bir durum oluşmamıştır.

3.3.4. Açlık Direnci Deneyi

Açlık direnci deneyi, içinde besleyici bir özelliği olmayan ve sadece sineklerin su ihtiyaçlarını karşılamak için hazırlanmış olan % 0.5'lik agar bulunduran tüplerde gerçekleştirilmiştir (Matzkin et al., 2009). Her bir tür, populasyon ve soyhattı için toplanan 2-3 günlük virjin dişiler, içinde % 0.5'lik agar bulunan tüplere her bir tüpe 10 virjin dişi ve üç tekrar halinde alınmıştır. Deney başladıktan sonra ilk ölüm gerçekleşene kadar 12 saatte bir tüpler kontrol edilmiş, ilk ölüm görüldükten sonra tüpler iki saatte bir kontrol edilerek ölen bireylerin verileri deneyin başladığı andan ölüm anına kadar geçen süre saat olarak kaydedilmiştir. Deney en son birey ölene kadar sürdürülmüştür.

3.3.5. Susuzluk Direnci Deneyi

Susuzluk deneyi için her bir soyhattından 10'ar dişi boş bir tüpe alınarak, toplamda üçer tekrar olacak şekilde alınmıştır. Bireyler her hangi bir su kaynağından tamamen uzak kalmaları için boş tüplere alınmış ve pamuk tıplar tüpün ortasına kadar itilerek üzerlerine yaklaşık 10 gr silika jel topları eklenip, bireylerin dışarıdan nem almamaları için tüm tüpler parafilmle sıkıca kaplanmıştır (Parkash et al., 2005). Susuzluk direnci deneyi, deney başladıktan dört saat sonra her iki saatte bir gözlemlemek suretiyle ölen bireylerin kayıtları alınarak son birey ölene kadar sürdürülmüştür.

3.4. İstatistiksel Yöntemler

D.melanogaster ve *D.simulans* türlerinde populasyonlarında ve soyhatlarında incelenen dört farklı kantitatif özelliğe ait veriler öncelikle varyans homojenlikleri ve normal dağılım grafikleri incelenerek, daha sonra uygulanacak olan varyans analizinin temel kabullerine uygunlukları test edilmiştir. Uç değerler tespit edilerek verilerden çıkarılmıştır. *D.melanogaster* ve *D.simulans* türlerinde populasyonlarında ve soyhatlarında incelenen 4 farklı kantitatif özelliğe ait aritmetik ortalamalar ayrı ayrı

hesaplanmıştır. Ortalamalar arasındaki farkların anlamlılığı, türler arasında ,populasyonlar arasında ve populasyonlar içinde soyhatları arasında gerçekleştirilen temel varyans analizi (ANOVA) ardından uygun *post hoc* testler kullanılarak incelenmiştir.

Türler arası farkların ve tür-populasyon etkileşimlerinin incelendiği analizde Nested-ANOVA kullanılmıştır. Soyhatları tamamen populasyona özgü olduğu için ve bir populasyona ait soyhattının diğer populasyonlarda bir karşılığı olmamasından dolayı, soyhatları ait oldukları populasyonlara nest (içine katılmış) edilmiştir. Tür içi populasyonlar arası karşılaştırmalarda da Nested ANOVA kullanılmıştır. Soyhatları populasyonların içine dahil edilmiştir. Populasyon içi soyhatları arası varyans analizleri ise tek yönlü-ANOVA kullanılarak yapılmıştır.

Türler, populasyonlar ve soyhatları için her bir kantitatif özelliğin gösterdiği değişkenlik düzeyinin görülebilmesi ve karşılaştırılabilmesi amacıyla varyasyon katsayıları hesaplanmıştır.

I. deney grubu populasyonlarının soğuk toleransı ve açlık direnci kantitatif özelliklerinin dar anlamlı kalıtsallıkları da hesaplanmıştır. Dar anlamlı kalıtsallık, birikimsel genetik varyansın toplam fenotipik varyans içindeki oranıdır (Lynch and Walsh, 1998). Toplam fenotipik varyans ise genetik ve çevresel varyansların toplamı şeklinde ifade edilir. Tek yönlü-ANOVA ile hesaplanan soyhatları arası ve soyhatları varyans bileşenleri hesaplanarak, çevresel varyans (soyhatları içi varyans) ve genetik varyans soyhatları arası varyans bileşeni değeri üzerinden $V_G=(V_b-V_w)/n$ formülü ile hesaplanır. Kendileşmiş soylar için hesaplanan genetik varyans $V_G=2 \times F \times V_A$ şeklinde hesaplanır ve kendileşmiş soylar için $F=1$ olduğundan $V_A=V_G/2$ olarak bulunur. Dar anlamlı kalıtsallığın hesaplandığı formül ise $h^2=V_A/V_T$ şeklindedir.

Dar anlamlı kalıtsallığın yanı sıra birikimli genetik varyans üzerinden Genetik Varyasyon Katsayısı (Coefficient of Genetic Variation) ya da başka bir deyişle evrilebilirlik (evolvability) değerleri yine soğuk toleransı ve açlık direnci için tüm populasyonlarda hesaplanmıştır. Genetik varyasyon katsayısı $GVK=(V_A^{1/2} / \mu) \times 100$ şeklinde hesaplanır (Houle, 1992).

Bunun yanı sıra kantitatif özelliklerin birbirleriyle olan genetik ilişkisi hakkında fikir sahibi olmak için açlık direnci ve soğuk toleransı arasındaki populasyonlara ait genetik korelasyon (r) değerleri hesaplanmıştır.

Genetik korelasyon r değeri iki özelliğin kovaryanslarının, her iki özelliğe ait varyans komponentlerinin aritmetik ortalamasıyla bulunur ve formül olarak şu şekilde ifade edilir: $r = \text{cov}_{\text{Ö12}} / (S_{\text{Ö1}} \times S_{\text{Ö2}})$ (Jumbo-Lucioni et al., 2010). ($\text{cov}_{\text{Ö12}}$: 1. ve 2. Özelliklerin kovaryans değerleri; S : Her bir özelliğin varyansının karekökü)

4. BULGULAR

4.1. Vücut Büyüklüğü Açısından Türler Arası ve Tür İçi Karşılaştırma Sonuçları

4.1.1. Doğadan Getirilen Örneklerle Gerçekleştirilen Türler Arası Vücut Büyüklüğü Karşılaştırmaları

I. arazide (2010 yılı) toplanmış olan ve aynı bölgelerden örneklenmiş üçer popülasyonla türler arası vücut büyüklüğü karşılaştırmaları, istatistiksel analizler yapılarak gerçekleştirilmiştir. Türler arası vücut büyüklüğü değişkenliğine ait varyans analizi sonuçları ve vücut büyüklüğü ortalamaları ve ortalamalara ait standart hataları sırasıyla Çizelge 4.1'de ve Çizelge 4.2'de gösterilmektedir. Ayrıca her iki türün popülasyonlarına ait vücut büyüklüğü ortalamaları grafik olarak Şekil 4.1'de verilmiştir.

Çizelge 4.1. Doğadan elde edilen örneklerin vücut büyüklüklerinin türler ve popülasyonlar arasındaki değişkenliğini gösteren ANOVA sonuçları

	Kareler Toplamı	Serbestlik Derecesi	Ortalama Kare	F
Tür	0,7762	1	0,7762	30,15^{***}
Popülasyon	0,8394	2	0,4197	16,30^{***}
Tür*Popülasyon	0,0325	2	0,0163	0,63
Hata	5,1497	200	0,0257	

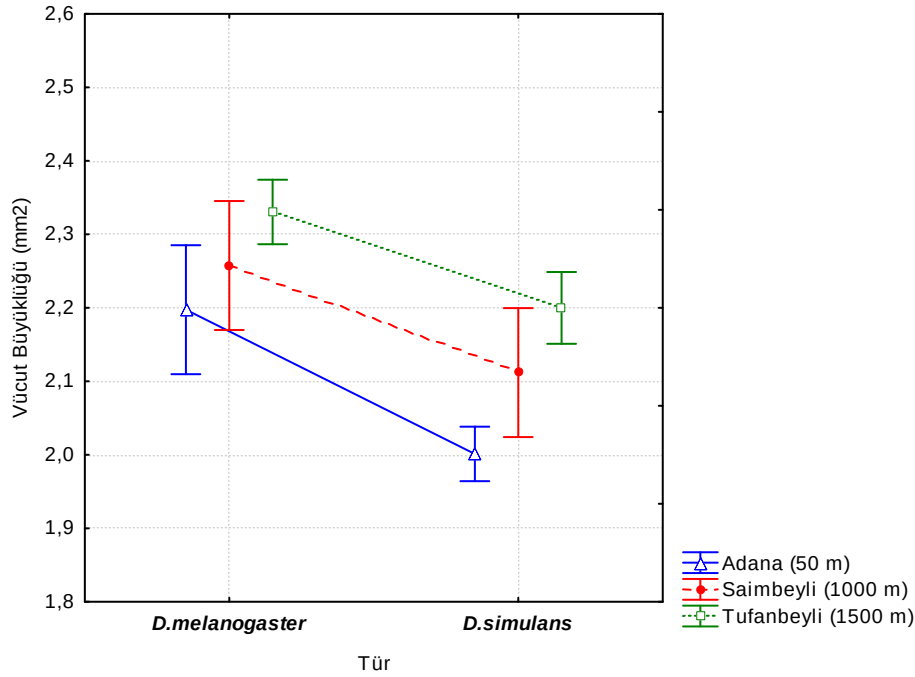
***p<0,001

ANOVA sonuçlarına göre *D.melanogaster* ve *D.simulans* türleri vücut büyüklükleri açısından değerlendirildiğinde, istatistiksel olarak yüksek anlamlılık derecesinde farklılık göstermektedir. *D.melanogaster* türüne ait bireyler her üç popülasyon açısından da *D.simulans* türüne ait bireylerle karşılaştırıldıklarında daha büyüktür (Çizelge 4.2). Popülasyonlar arası vücut büyüklükleri karşılaştırıldığında da ortaya çıkan fark yüksek anlamlılık düzeyindedir. Rakımsal farklılık temelinde seçilen bölgelerden örneklenen popülasyonların gösterdikleri vücut büyüklüğü farklılıkları tür içi analizlerde daha detaylı bir şekilde ele alınacaktır ancak burada kısa bir şekilde değinilecek olursak; her iki türde de vücut büyüklüğünün, coğrafi bölgeler arasındaki kademeli rakım artışıyla yakın ilişkili bir şekilde arttığı gözlenmiştir.

Çizelge 4.2. Doğadan elde edilen örneklerin türlere ve populasyonlara ait vücut büyüklüğü ortalamaları (mm²), standart hataları, standart sapmaları ve örneklem sayılarına ilişkin veriler

Tür	Populasyon	N	Ortalama ±Standart Hata	Standart Sapma
<i>D.melanogaster</i>		78	2,30±0,019	0,17
<i>D.simulans</i>		128	2,08±0,016	0,18
<i>D.melanogaster</i>	Adana	13	2,20±0,043	0,15
<i>D.melanogaster</i>	Saimbeyli	13	2,26±0,041	0,15
<i>D.melanogaster</i>	Tufanbeyli	52	2,33±0,023	0,16
<i>D.simulans</i>	Adana	73	2,00±0,017	0,14
<i>D.simulans</i>	Saimbeyli	13	2,11±0,043	0,16
<i>D.simulans</i>	Tufanbeyli	42	2,20±0,029	0,19

Varyans analizi sonuçlarına göre Tür-Populasyon etkileşimi istatistiksel olarak anlamlı değildir. Şekil 4.1'den de açık bir şekilde görüldüğü üzere her iki türe ait populasyonlar vücut büyüklüğü açısından aynı örüntüyü göstermektedirler. Her iki türde de vücut büyüklüğü düşük rakımdan yüksek rakıma doğru artmaktadır ve bu durum türler arasında bir farklılık göstermemektedir.



Şekil 4.1. Doğadan elde edilen her iki türün popülasyonlarına ait vücut büyüklüğü ortalamaları ve %95 güven aralıkları

4.1.2. Doğadan Elde Edilen *D.melanogaster* Türüne Ait Popülasyonlar Arası Vücut Büyüklüğü Karşılaştırmalarına İlişkin Bulgular

Doğadan elde edilen *D.melanogaster*'e ait beş popülasyondan yeterli örneklem sayısına sahip olan üç popülasyon istatistiksel analizlere dahil edilmiş, düşük örneklem sayısına sahip olan Düzağaç (n=5) ve Horzum (n=3) popülasyonları analizlerde kullanılmamıştır. Popülasyonlara ait örneklem sayıları, vücut büyüklüğü ortalamaları, standart hataları ve standart sapmaları Çizelge 4.3'te gösterilmektedir.

Çizelge 4.3. Doğadan örneklenen *D.melanogaster* popülasyonlarına ait vücut büyüklüğü ortalamaları (mm^2), standart hataları, standart sapmaları ve örneklem sayılarına ilişkin veriler.

Popülasyon	N	Ortalama± Standart Hata	Standart Sapma
Adana	13	2,20±0,04	0,15
Saimbeyli	13	2,26±0,04	0,15
Tufanbeyli	52	2,33±0,02	0,16

D.melanogaster populasyonlarının vücut büyüklüğü değişkeni açısından analizi tek yönlü varyans analizi kullanılarak gerçekleştirilmiş ve ANOVA sonuçları Çizelge 4.4'te gösterilmektedir.

Çizelge 4.4. Doğadan elde edilen *D.melanogaster* populasyonları arasındaki vücut büyüklüğü değişkenliğini gösteren ANOVA sonuçları

	Kareler Toplamı	Serbestlik Derecesi	Ortalama Kare	F
Populasyon	0,2072	2	0,1036	4,07*
Hata	1,9079	75	0,0254	

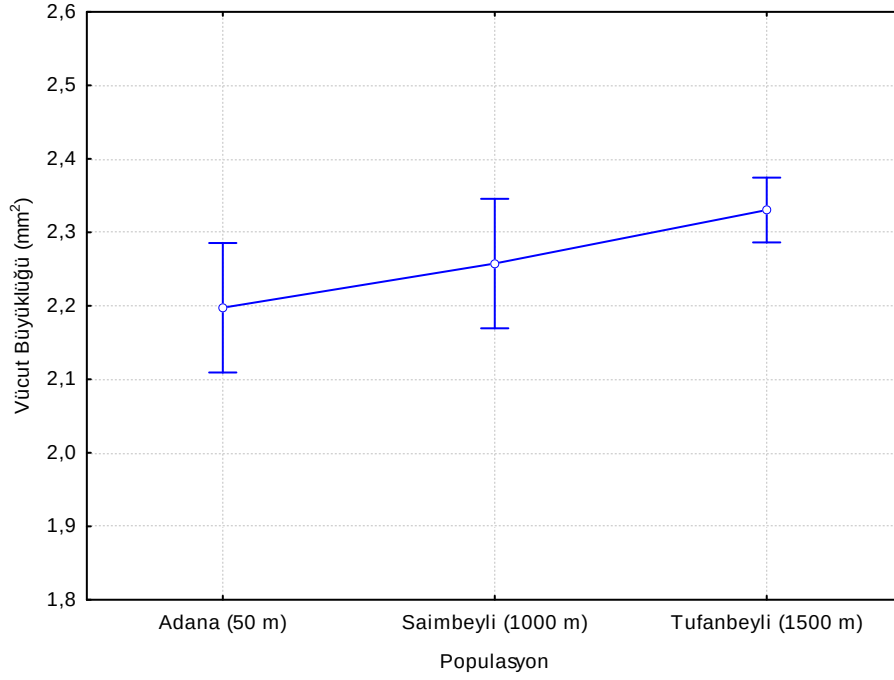
*p<0.05

ANOVA sonuçlarına göre vücut büyüklüğü populasyonlar arasında farklılık sergilemektedir. Populasyonlar arasında ortaya çıkan bu farklılık kabul edilen istatistiksel anlamlılık derecesinin ($p<0.05$) altında olmakla birlikte, yapılan *post hoc* testleri ANOVA sonucunda ortaya çıkan populasyonlar arası farkın sadece Adana-Tufanbeyli arasındaki farktan kaynaklandığını göstermektedir. Populasyonlar arası *post hoc* testlerinin sonuçları Çizelge 4.5'te verilmiştir.

Çizelge 4.5. Vücut büyüklüğü değişkenliğinin doğadan örneklenen *D.melanogaster* populasyonları arasında karşılaştırıldığı Bonferroni *post hoc* sonuçları (rakamlar p değerlerini gösteriyor).

Populasyon	Adana	Saimbeyli	Tufanbeyli
Adana		1,000	0,026*
Saimbeyli	1,00		0,430
Tufanbeyli	0,026*	0,430	

Beş ayrı *post hoc* testi gerçekleştirilerek populasyonlar arasında fark olup olmadığı kapsamlı bir şekilde incelenmiştir. Beş testten dört tanesinin aynı sonucu gösterdiği görülmüş ve bu testlerden Bonferroni testi sonuçları tez bulgularında kullanılmak üzere seçilmiştir. Populasyonların ikili karşılaştırmaları değerlendirildiğinde populasyonlar arası vücut büyüklüğü farkının sadece rakımları arasındaki farkın en yüksek olduğu iki populasyon (Adana-Tufanbeyli) arasında ortaya çıktığı görülmektedir. Bu farklılık Şekil 4.2'de de açık bir şekilde görülmektedir.



Şekil 4.2. Doğadan örneklenen *D.melanogaster* türüne ait populasyonların vücut büyüklüğü ortalamaları ve %95 güven aralıkları

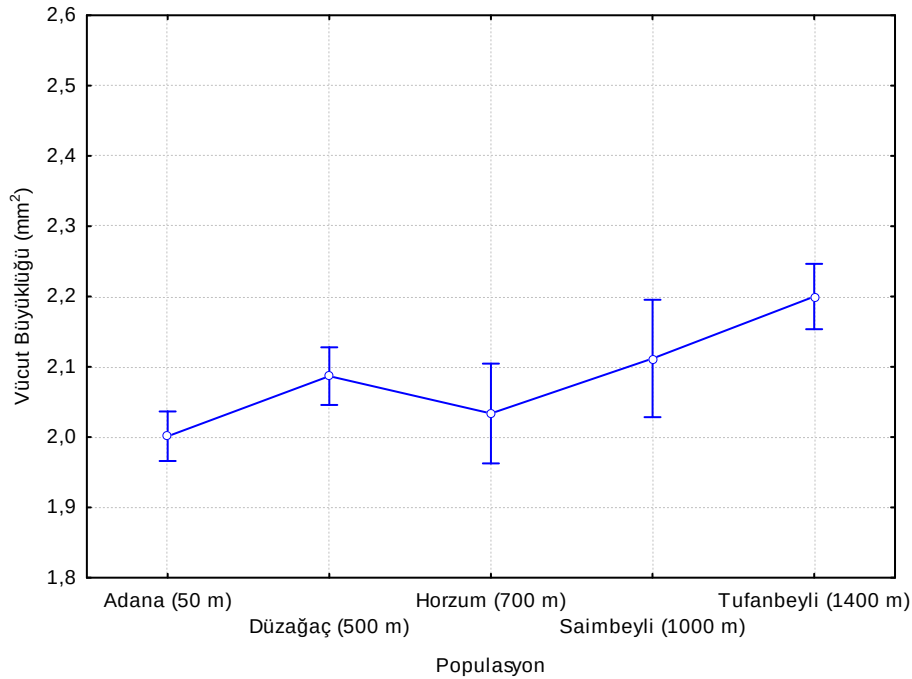
Adana-Saimbeyli ve Saimbeyli-Tufanbeyli populasyonları arası farklar Bonferroni *post hoc* testine göre istatistiksel olarak anlamsız bulunmuştur.

4.1.3. Doğadan Örneklenen *D.simulans* Türüne Ait Populasyonlar Arası Vücut Büyüklüğü Karşılaştırmalarına İlişkin Bulgular

I. arazi (2010 yılı) çalışmalarından elde edilen *D.simulans*'ın beş populusyona ait vücut büyüklüğü ortalamaları ve diğer tanımsal istatistik verileri Çizelge 4.6'da verilmiştir. Ayrıca populasyonların vücut büyüklüğü ortalamaları Şekil 4.3'de grafik üzerinde gösterilmiştir. Populasyonların vücut büyüklüğü ortalamaları arasında farklılıklar tespit edilmiştir (Çizelge 4.6, Şekil 4.3).

Çizelge 4. 6. Doğadan örneklenen *D.simulans* populasyonlarına ait vücut büyüklüğü ortalamaları (mm^2), standart hataları, varyasyon katsayıları ve örneklem sayılarına ilişkin veriler.

Populasyon	N	Ortalama $\pm$ Standart Hata	Standart Sapma
Adana	73	2,00 $\pm$ 0,02	0,14
Düzağaç	54	2,08 $\pm$ 0,02	0,12
Horzum	18	2,03 $\pm$ 0,04	0,17
Saimbeyli	13	2,11 $\pm$ 0,04	0,16
Tufanbeyli	42	2,20 $\pm$ 0,03	0,19



Şekil 4.3. Doğadan örneklenen *D.simulans* türüne ait populasyonların vücut büyüklüğü (mm^2) ortalamaları ve %95 güven aralıkları.

Populasyonlar arasında vücut büyüklüğü ortalamaları bakımından farklılıkların görülmesinin yanısıra, Şekil 4.3 incelendiğinde, populasyonlara ait vücut büyüklüğü ortalamalarının yüksek rakımlı bölgelere doğru bir artış gösterdiği görülmektedir. Gözlenen bu artışın populasyonlar arasında istatistiksel olarak anlamlı bir fark yaratıp

yaratmadığını görmek için tek yönlü ANOVA uygulanmıştır. Varyans analizi sonuçları Çizelge 4.7’de verilmiştir.

Çizelge 4.7. Doğadan örneklenen *D.simulans* populasyonları arasındaki vücut büyüklüğü değişkenliğini gösteren ANOVA sonuçları.

	Kareler Toplamı	Serbestlik Derecesi	Ortalama Kare	F
Populasyon	1,1090	4	0,2772	11,89***
Hata	4,5450	195	0,0233	

***p<0.001

ANOVA sonuçları *D.simulans* türü populasyonlarının vücut büyüklüğü açısından istatistiksel olarak anlamlı derecede farklı olduğunu göstermektedir. Populasyonlar arasındaki farkın hangi populasyon ya da populasyonlardan kaynaklandığını görmek için *post hoc* testleri uygulanmış ve sonuçları Çizelge 4.8’de verilmiştir.

Çizelge 4.8. Doğadan örneklenen *D.simulans* populasyonlarının vücut büyüklüğü değişkeni açısından karşılaştırıldığı Bonferroni *post hoc* testi sonuçları (rakamlar p değerlerini göstermektedir)

Populasyon	Adana	Düzağaç	Horzum	Saimbeyli	Tufanbeyli
Adana		0,02*	1,00	0,17	<0,001***
Düzağaç	0,02*		1,00	1,00	0,004***
Horzum	1,00	1,00		1,00	0,002**
Saimbeyli	0,17	1,00	1,00		0,71
Tufanbeyli	<0,001***	0,004	0,002**	0,71	

Bonferroni *post hoc* sonuçları açık bir şekilde populasyonlar arası vücut büyüklüğü farkının Tufanbeyli populasyonundan kaynaklandığını, Tufanbeyli populasyonunun Saimbeyli populasyonu hariç diğer üç populasyondan vücut büyüklüğü açısından istatistiksel olarak anlamlı derecede farklı olduğunu göstermektedir. Adana ve Düzağaç arasında ortaya çıkan istatistiksel fark ise daha dikkatli ele alınmalıdır, zira Saimbeyli populasyonu vücut büyüklüğü ortalaması Düzağaç populasyonuna göre daha yüksek olmasına rağmen Adana ve Saimbeyli populasyonları arasında istatistiksel olarak anlamlı bir fark görülmemektedir. Şekil 4.3 incelendiğinde

görüldüğü üzere Adana ve Saimbeyli populasyonlarına ait vücut büyüklüğü ortalamaları 95% güven aralıkları yüksek oranda çakışmaktadır. Adana ve Düzağaç populasyonları karşılaştırıldığında ise, vücut büyüklüğü %95 güven aralıkları çakışmamaktadır. Bu duruma rağmen analizler sonucunda ortaya çıkan farklılığın kaynağı açık bir şekilde en düşük vücut büyüklüğü ortalamasına sahip Adana populasyonu ve en yüksek vücut büyüklüğü ortalamasına sahip olan Tufanbeyli populasyonlarıdır.

4.1.4. Vücut Büyüklüğünün Türler Arasında Doğadan Örneklenen Populasyonların 1. Laboratuvar Kuşaklarının Kullanılarak Karşılaştırılması

I. arazide toplanmış olan populasyonlara ait atasal bireylerden çoğaltılan ve gelişim sürecini laboratuvarda geçirmiş olan birinci kuşak yavru dölleri kullanılarak vücut büyüklüğü değişkeni türler arasında karşılaştırılmıştır. Her iki türe ve populasyonlarına ait tanımsal istatistik verileri Çizelge 4.9'da, türler arası vücut büyüklüğü değişkenliğinin karşılaştırılmasının yapıldığı ANOVA sonuçları Çizelge 4.10'da verilmiştir. Ayrıca her iki türün populasyonlarına ait vücut büyüklüğü ortalamaları grafik olarak Şekil 4.4'de verilmiştir.

Çizelge 4.9. Türler ve populasyonlara ait vücut büyüklüğü ortalamaları (mm^2), standart hataları, standart varyasyon katsayıları ve örneklem sayılarına ilişkin veriler (Laboratuvar I. kuşak bireyler).

	N	Ortalama $\pm$ Standart Hata	Standart Sapma
<i>D.melanogaster</i>	74	2,56 $\pm$ 0,007	0,055954
<i>D.simulans</i>	75	2,29 $\pm$ 0,006	0,050157
<i>D.melanogaster</i> Adana	15	2,54 $\pm$ 0,011	0,043135
<i>D.melanogaster</i> Düzağaç	5	2,57 $\pm$ 0,017	0,037395
<i>D.melanogaster</i> Saimbeyli	14	2,55 $\pm$ 0,016	0,059261
<i>D.melanogaster</i> Tufanbeyli	40	2,57 $\pm$ 0,009	0,059754
<i>D.simulans</i> Adana	31	2,29 $\pm$ 0,011	0,059448
<i>D.simulans</i> Düzağaç	16	2,30 $\pm$ 0,012	0,047761
<i>D.simulans</i> Saimbeyli	9	2,28 $\pm$ 0,014	0,042833
<i>D.simulans</i> Tufanbeyli	19	2,29 $\pm$ 0,009	0,040053

Tanımsal istatistik bulgular incelendiğinde (Çizelge 4.9.) açıkça görüldüğü üzere türler vücut büyüklüğü açısından farklılık göstermektedir. *D.melanogaster* türü *D.simulans* türüne göre daha büyüktür. İki tür arasında görülen bu farklılık ANOVA sonuçlarında daha net bir şekilde görülmektedir.

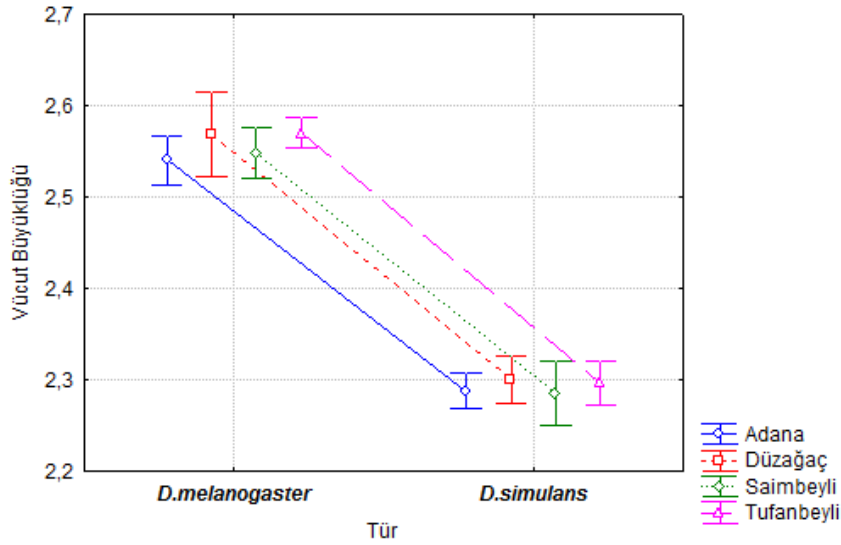
Çizelge 4.10. Vücut büyüklüğünün türler ve populasyonlar arasındaki değişkenliğini gösteren ANOVA sonuçları (Laboratuvar I. kuşak bireyler).

	Kareler Toplamı	Serbestlik Derecesi	Ortalama Kare	F
Tür	1,7969	1	1,7969	632,9***
Populasyon	0,0111	3	0,0037	1,3
Tür*Populasyon	0,0025	3	0,0008	0,3
Hata	0,4003	141	0,0028	

***p<0,001

İki tür vücut büyüklüğü açısından laboratuvarında gelişen birinci kuşaklar kullanılarak karşılaştırıldığında da doğadan toplanan atasal soylarda olduğu gibi sibling türler arasında istatistiksel olarak hayli anlamlı bir fark görülmektedir. Tür-populasyon etkileşimi yine istatistiksel olarak önemsiz bulunmuştur. Şekil 4.4'de görüldüğü üzere her iki türe ait populasyonlar tamamen aynı örüntüyü göstermekte ve türler arasında herhangi bir popülasyona bağlı olarak ortaya çıkan bir farklılık görülmemektedir. Dikkati çeken bir başka nokta da birinci kuşak yavrudöllerin vücut büyüklüklerinin köken aldıkları doğadan toplanan atalarına göre oldukça artmış olduğudur. Bu artış türler arasında farklılık göstermekle birlikte *D.melanogaster* türüne ait populasyonlarda %10-%15 arasında, *D.simulans* türüne ait populasyonlar içinse %5-%11 arasında gerçekleşmiştir. Ortaya çıkan bu artış aynı zamanda doğadan toplanan atasal populasyonlar arasında görülen vücut büyüklüğü farkını laboratuvarında gelişen birinci kuşak yavru döllerde ortadan kaldıracak şekilde populasyonlar arasında bir dağılım göstermektedir. Daha küçük vücut büyüklüğüne sahip popülasyonda daha

yüksek bir artış olurken, büyük vücutlu olan populasyonlar daha düşük bir artış yüzdesi göstermektedir.



Şekil 4.4. Her iki türün populasyonlarına ait vücut büyüklüğü ortalamaları ve %95 güven aralıkları (Laboratuvar I. kuşak bireyler).

4.1.5. *D.melanogaster* Populasyonlarının 1. Laboratuvar Kuşakları Kullanılarak Vücut Büyüklüğü Açısından Karşılaştırılmaları

Laboratuvar koşullarında gelişen birinci kuşak bireylerinden oluşan populasyonlarla gerçekleştirilen vücut büyüklüğü analizlerine ait tanımsal istatistik veriler ve tek yönlü ANOVA sonuçları sırasıyla Çizelge 4.11 ve Çizelge 4.12'de verilmiştir. Populasyonların vücut büyüklüğü ortalamaları da grafik şeklinde Şekil 4.5'de gösterilmiştir.

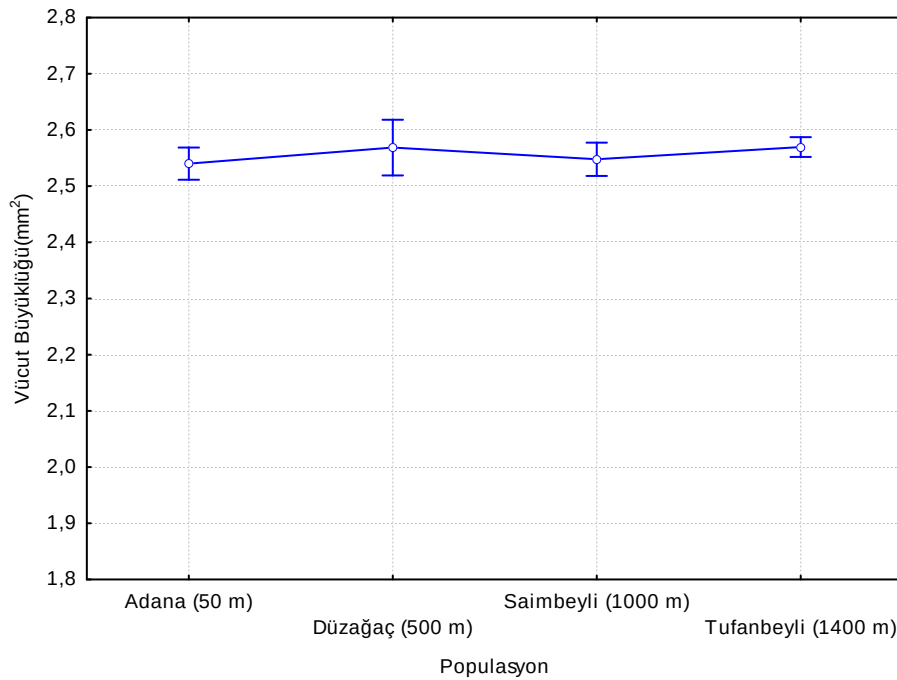
Çizelge 4.11. *D.melanogaster* populasyonlarına ait vücut büyüklüğü ortalamaları (mm²), standart hataları, varyasyon katsayıları ve örneklem sayılarına ilişkin veriler (Laboratuvar I. kuşak bireyler).

	N	Ortalama±Standart Hata	Standart Sapma
Adana	15	2,54±0,011	0,043135
Düzağaç	5	2,57±0,017	0,037395
Saimbeyli	14	2,55±0,016	0,059261
Tufanbeyli	40	2,57±0,009	0,059754

Çizelge 4.12. *D.melanogaster* populasyonları arasındaki vücut büyüklüğü değişkenliğini gösteren ANOVA sonuçları (Laboratuvar I. kuşak bireyler).

	Kareler Toplamı	Serbestlik Derecesi	Ortalama Kare	F
Populasyon	0,0120	3	0,0040	1,29
Hata	0,2165	70	0,0031	

Laboratuvar koşullarında gelişen birinci kuşak bireyler üzerinden yapılan vücut büyüklüğü varyans analizi karşılaştırmaları populasyonlar arasında bir fark olmadığını göstermektedir. Tanımsal istatistik tablosunda da görüldüğü gibi populasyonlara ait vücut büyüklüğü ortalamaları en fazla % 1'lik bir fark göstermektedir. Atasal bireylerden oluşan populasyonların açık bir şekilde gösterdiği rakımsal artışla birlikte gözlenen vücut büyüklüğü artışı laboratuvar koşullarında gelişen bireylerden oluşan populasyonlarda ortadan kalkmaktadır. Bu durum Şekil 4.5'de açıkça görülmektedir.



Şekil 4.5. *D.melanogaster* türüne ait populasyonların vücut büyüklüğü ortalamaları (mm²) ve %95 güven aralıkları (Laboratuvar I. kuşak bireyler).

Tüm *D.melanogaster* populasyonlarının, toplandıkları lokalitelerden bağımsız bir şekilde laboratuvarında gelişen bireyler açısından aynı vücut büyüklüğüne sahip oldukları görülmektedir ve incelenen populasyonlar köken aldıkları coğrafi yerlerin düşük ya da yüksek rakımlı olmasından bağımsız bir örüntü sergilemektedir.

4.1.6 *D.simulans* Populasyonlarının 1. Laboratuvar Kuşakları Kullanılarak Vücut Büyüklüğü Açısından Karşılaştırılmaları

Laboratuvar koşullarında gelişen birinci kuşak bireylerinden oluşan populasyonlarla gerçekleştirilen vücut büyüklüğü analizlerine ait tanımsal istatistik veriler, tek yönlü ANOVA sonuçları sırasıyla Çizelge 4.13 ve Çizelge 4.14'de verilmiştir. Populasyonların vücut büyüklüğü ortalamaları da grafik şeklinde Şekil 4.6'da gösterilmiştir.

Çizelge 4.13. *D.simulans* populasyonlarına ait vücut büyüklüğü ortalamaları (mm²), standart hataları, varyasyon katsayıları ve örneklem sayılarına ilişkin veriler (Laboratuvar I. kuşak bireyler).

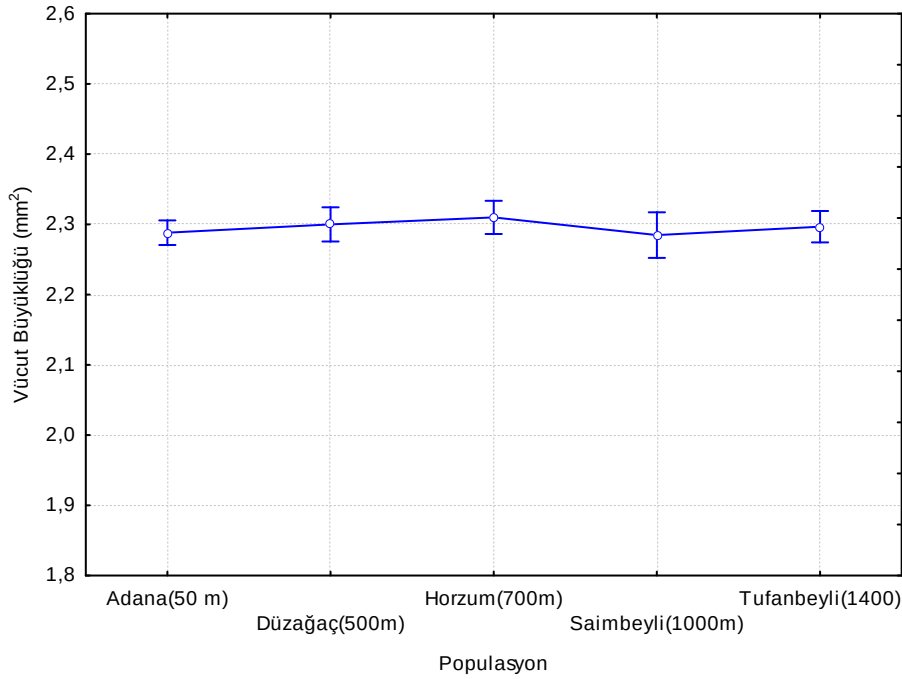
Populasyon	N	Ortalama± Standart Hata	Standart Sapma
Adana	31	2,29±0,011	0,059
Düzağaç	16	2,30±0,012	0,048
Horzum	17	2,31±0,009	0,039
Saimbeyli	9	2,28±0,014	0,043
Tufanbeyli	19	2,30±0,009	0,040

Çizelge 4.14. *D.simulans* populasyonları arasındaki vücut büyüklüğü değişkenliğini gösteren ANOVA sonuçları (Laboratuvar I. kuşak bireyler).

	Kareler Toplamı	Serbestlik Derecesi	Ortalama Kare	F
Populasyon	0,0066	4	0,0017	0,7
Hata	0,2092	87	0,0024	

D.simulans türüne ait laboratuvar koşullarında gelişimini tamamlamış birinci kuşak bireylerinin oluşturduğu populasyonlar vücut büyüklüğü değişkeni açısından karşılaştırıldığında, *D.melanogaster* türünde de ortaya konulduğu gibi, anlamlı hiçbir istatistiksel fark bulunamamıştır. Atasal doğadan toplanan populasyonlarda gözlenen vücut büyüklüğü farklılıkları laboratuvar birinci kuşak bireylerde ortadan kalkmaktadır.

D.simulans türü populasyonları da laboratuvar ortamında yetiştirildiklerinde, köken aldıkları atasal populasyonların gösterdikleri vücut büyüklüğü profilinden uzaklaşmakta ve laboratuvar ortamında populasyonlar aynı vücut büyüklüğüne sahip olmaktadır. Populasyonların vücut büyüklüğü ortalamaları grafik olarak Şekil 4.6'da gösterilmiştir.



Şekil 4.6. *D.simulans* türüne ait populasyonların vücut büyüklüğü ortalamaları (mm²) ve %95 güven aralıkları (I. kuşak bireyler).

4.2. Soğuk Komadan Uyanma Süreleri Açısından Tür İçi ve Türler Arası Karşılaştırma Sonuçları

4.2.1. I. Deney Grubu *D.melanogaster* Populasyonlarının Soğuk Komadan Uyanma Sürelerine İlişkin İstatistiksel Veri ve Bulgular

I. deney grubunun *D.melanogaster* populasyonları maruz bırakıldıkları soğuk şoku sonrası soğuk komasından uyanma süreleri açısından karşılaştırılmıştır. Deneyde kullanılan I. deney grubu *D.melanogaster* populasyonlarının örneklem sayıları, soğuk komasından uyanma sürelerinin ortalamaları, ortalamalara ait standart hata ve varyasyon katsayıları Çizelge 4.15'te verilmiştir.

Dört populasyon soğuk komasından uyanma sürelerinin ortalamaları açısından incelendiğinde Adana, Düzağaç ve Tufanbeyli populasyonlarının ortalamalarının aynı olduğu, Saimbeyli populasyonunun ise en yüksek ortalama ile soğuk komasından en geç uyanan populasyon olarak ortaya çıktığı görülmektedir.

Çizelge 4.15. I. deney grubu *D.melanogaster* populasyonlarının soğuk komasından uyanma sürelerine ait tanımsal istatistik veriler

Populasyon	N	SKU(dak.)±St.H.	Varyasyon Katsayısı(%)
Adana	125	26,71±0,59	25
Düzağaç	66	26,97±0,74	22,4
Saimbeyli	91	34,34±0,75	20,8
Tufanbeyli	97	26,47±0,67	24,8

SKU:Soğuk Komadan Uyanma N: Örneklem Sayısı St.H.:Standart Hata

Saimbeyli populasyonunun soğuk komasından diğer üç populasyona göre daha geç uyanmasının istatistiksel olarak anlamlı bir farka neden olup olmadığını görmek için populasyonlar, varyans analizi ve ANOVA sonrası *post hoc* testleri ile karşılaştırılmış ve sonuçları sırasıyla Çizelge 4.16 ve 4.17'de gösterilmiştir.

Çizelge 4.16. I. deney grubu *D.melanogaster* populasyonlarının soğuk komasından uyanma sürelerine ilişkin ANOVA sonuçları.

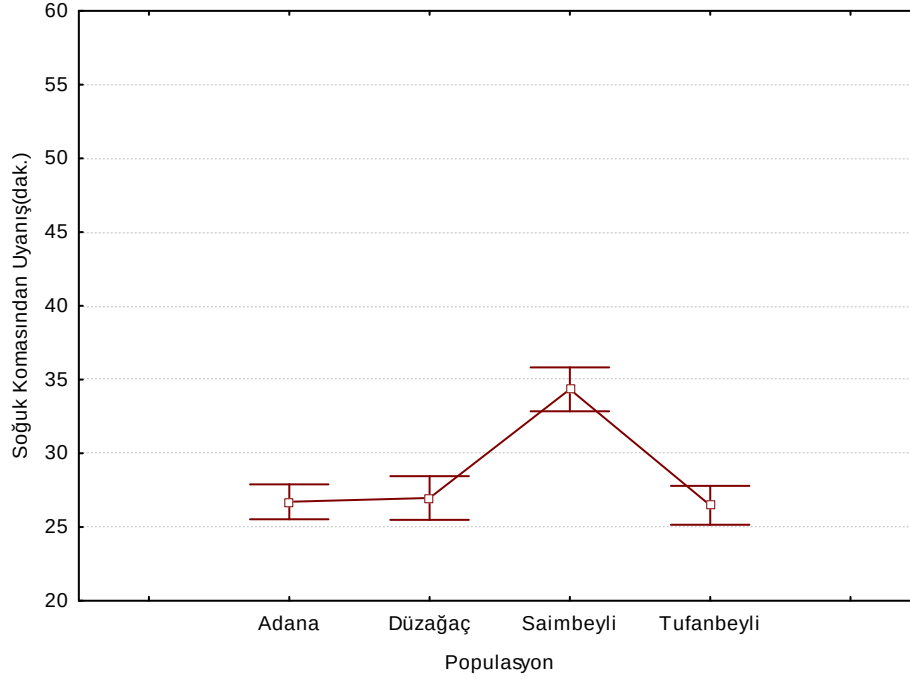
	Kareler Toplamı	Serbestlik Derecesi	Ortalama Kare	F
Populasyon	3706,3	3	1235,4	4,0121*
Soyhattı(Populasyon)	4133,1	13	317,9	9,2301***
Hata	12469,1	362	34,4	

*p<0.05.***p<0.001

Çizelge 4.17. Soğuk komasından uyanma süreleri açısından I. deney grubu *D.melanogaster* populasyonlarının karşılaştırıldığı Bonferroni *post hoc* testi sonuçları (rakamlar p değerlerini göstermektedir).

Populasyon	Adana	Düzağaç	Saimbeyli	Tufanbeyli
Adana		1,0	<0,01**	1,0
Düzağaç	1,0		<0,01**	1,0
Saimbeyli	<0,01**	<0,01**		<0,01**
Tufanbeyli	1,0	1,0	<0,01**	

Varyans analizi sonuçlarına göre hem populasyonlar hem de populasyonlara ait soyhatları arasında soğuk komasından uyanma süreleri bakımından istatistiksel olarak anlamlı ve önemli farkların olduğu görülmektedir. Soyhatları arasındaki farkın populasyonlar arasındaki farktan çok daha yüksek olduğu ANOVA sonuçlarının verildiği çizelgeden anlaşılmaktadır. Populasyonlar arasında görülen istatistiksel farkın tek kaynağının ise Saimbeyli populasyonu olduğu Çizelge 4.17 incelendiğinde açık bir şekilde ortaya çıkmaktadır. Tüm populasyonlar değerlendirildiğinde soğuk komasından uyanma süreleri açısından populasyonların belli bir örüntü sergilemediği grafik olarak Şekil 4.7’de gösterilmiştir.



Şekil 4.7. Soğuk komasından uyanma süreleri açısından I. deney grubu *D.melanogaster* populasyonlarının ortalamaları ve $\pm$ %95 güven aralıkları.

4.2.2 I. Deney Grubu *D.melanogaster* Populasyonlarının Soğuk Komasından Uyanma Sürelerinin Populasyon İçi Değişkenliklerinin Soyhatları Bağlamında İncelenmesi

I. araziden toplanan ve laboratuvar koşullarında 24 kuşak boyunca kendileşmiş soyhatlarından oluşan populasyonların (I. deney grubu) kendi içlerinde soğuk komasından uyanma süreleri bağlamında gösterdikleri değişkenlikler araştırılmıştır. Tez kapsamında verilen bulguların takibinin daha kolay olması için ve çok sayıda çizelge ve şeklin karmaşıklık yaratacağı düşünüldüğünden, bu kısımda sadece populasyon içi soyhattı farklılıklarını yansıtan varyans analizi tabloları verilecektir. Populasyonların soyhatlarına ait soyhatlarının karşılaştırıldığı *post hoc* testlerinin sonuçlarına ait çizelgeler tezin ek kısmında verilmektedir.

I. deney grubu *D.melanogaster* türü populasyonları kendi içinde soyhatları bağlamında değerlendirildiğinde tek yönlü ANOVA sonuçlarına göre dört populasyondan Adana, Düzağaç ve Saimbeyli populasyonlarının soyhatlarının soğuk komasından uyanma süreleri açısından anlamlı farklılık gösterdikleri ancak

Tufanbeyli populasyonunun soyhatları arasında fark olmadığı görülmektedir (Çizelge 4.18.).

Çizelge 4.18. I. deney grubu *D.melanogaster* populasyon içi ANOVA sonuçları

Populasyon		Kareler Toplamı	Serbestlik derecesi	Ortalama Kare	F
Adana	Soyhattı	2151,18	4	537,79	19,216***
	Hata	3358,45	120	27,99	
Düzağaç	Soyhattı	796,19	3	265,40	10,420***
	Hata	1502,79	59	25,47	
Saimbeyli	Soyhattı	1001,0	3	333,7	8,060***
	Hata	3601,5	87	41,4	
Tufanbeyli	Soyhattı	329,24	3	109,75	2,690
	Hata	3794,94	93	40,81	

.***p<0.001

Soğuk komasından uyanma süreleri bakımından Adana, Düzağaç ve Saimbeyli populasyonları kendi içlerinde istatistiksel olarak anlamlı farklar taşımalarına rağmen, her bir populasyonda soyhatları arasında ortaya çıkan farklılığın derecesi populasyondan populasyona değişkenlik göstermektedir. Adana populasyonunda soyhatları arasında görülen farklılığın kaynağı sadece tek bir soyhattı (A33) iken Düzağaç ve Saimbeyli populasyonlarında her bir soyhattı en az bir soyhattından farklılık göstermektedir. Adana populasyonunda yüksek farklılığı yaratan soyhattı (A33) analiz dışında bırakıldığında populasyon içi istatistiksel fark ortadan kalkmaktadır. Tufanbeyli populasyonunda ise iki soyhattı (T13-T34) arasında istatistiksel olarak anlamlı bir fark olmasına rağmen, bu iki soyhattı arasındaki farklılık populasyon içi anlamlı bir istatistiksel fark yaratacak kadar büyük değildir (p=0.04). Populasyonların soyhatlarına ait *post hoc* sonuçları EK 1’de verilmiştir.

4.2.3. I. Deney Grubu *D.simulans* Populasyonlarının Soğuk Komasından Uyanma Sürelerine İlişkin İstatistiksel Veri ve Bulgular

Kendileşmiş soyhatlarından oluşturulan I. deney grubuna ait *D.simulans* populasyonlarının soğuk komasından uyanış süreleri arasındaki değişkenlik populasyonlar arası ve soyhatları arası farkları ortaya çıkarmak amacıyla varyans analizi yöntemiyle incelenmiştir. ANOVA sonuçlarına göre *D.simulans* populasyonları ve populasyonlara ait soyhatları arasında istatistiksel olarak anlamlı farklar vardır. Populasyonlara ait tanımsal istatistik veriler ve varyans analizi sonuçları sırasıyla Çizelge 4.19'da ve 4.20'de verilmiştir. Ayrıca populasyonların soğuk komasından uyanma sürelerinin ortalamaları ve güven aralıkları Şekil 4.3'de grafik üzerinde gösterilmiştir.

Çizelge 4.19. I. deney grubu *D.simulans* populasyonlarının soğuk komasından uyanma sürelerine ait tanımsal istatistik veriler.

Populasyon	N	SKU(dak.)±St.H.	Varyasyon Katsayısı(%)
Adana	124	47,70±1,10	25,6
Düzağaç	109	49,74±0,73	15,3
Saimbeyli	98	50,78±0,97	19,0
Tufanbeyli	80	53,59±1,09	18,2

SKU:Soğuk Komasından Uyanma N: Örneklem Sayısı St.H.:Standart Hata

Çizelge 4.20. I. deney grubu *D.simulans* populasyonlarının soğuk komasından uyanma sürelerine ilişkin ANOVA sonuçları

	Kareler Toplamı	Serbestlik Derecesi	Ortalama Kare	F
Populasyon	2274	3	758	13,57***
Soyhattı(Populasyon)	19157	14	1368	24,50***
Hata	21950	393	56	

.***p<0.001

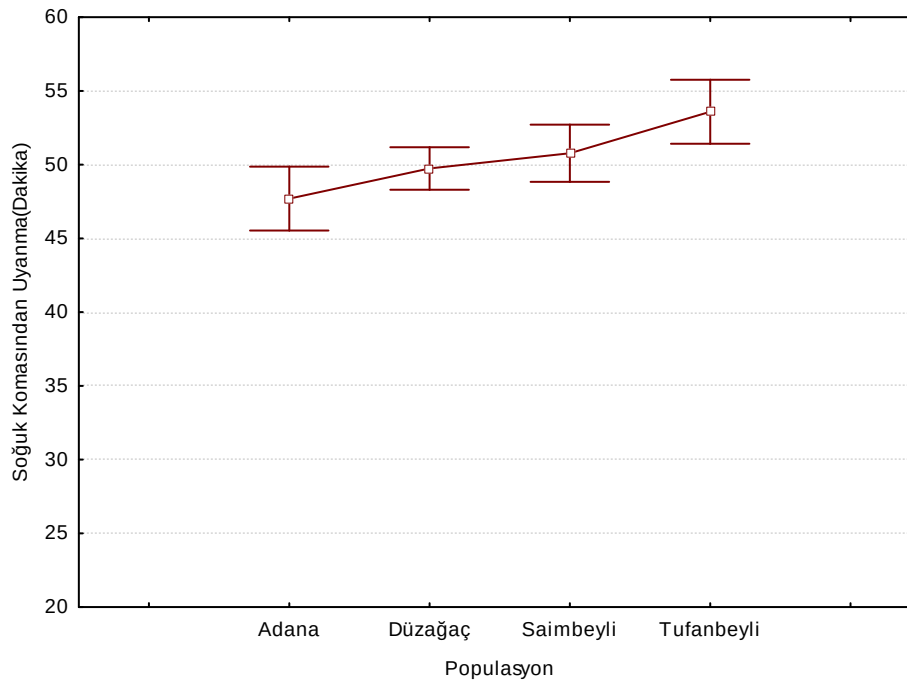
Soyhatları arası farkın populasyonlar arası farktan daha büyük olduğu görülmektedir. Populasyonlar arası ilişkiler incelendiğinde ise Adana populasyonunun hem Saimbeyli hem de Tufanbeyli populasyonundan farklı olduğu, Düzağaç populasyonunun ise yalnızca Tufanbeyli populasyonuyla karşılaştırdığında soğuk komasından uyanma süresi açısından farklılık gösterdiği görülmektedir. Adana-

Düzağaç ve Saimbeyli-Tufanbeyli populasyonlar arası ikili karşılaştırmaları sonucu ise istatistiksel bir fark ortaya çıkmamaktadır (Çizelge 4.21.).

Çizelge 4.21. Soğuk komasından uyanma süreleri açısından I. deney grubu *D.simulans* populasyonlarının karşılaştırıldığı Bonferroni *post hoc* testi sonuçları (rakamlar p değerlerini göstermektedir).

Populasyon	Adana	Düzağaç	Saimbeyli	Tufanbeyli
Adana		0,228	0,015*	<0.01**
Düzağaç	0,228		1,0	0,003**
Saimbeyli	0,015*	1,0		0,078
Tufanbeyli	<0.01**	0,003**	0,078	

Şekil 4.8 incelendiğinde ise *D.simulans* populasyonlarının soğuk komasından uyanma süreleri ortalamalarının, düşük rakımlı lokaliteden gelen populasyondan yüksek rakımlı lokaliteye ait populasyona doğru kademeli bir artış içinde olduğu görülmektedir. Kendileşmiş populasyonlarla gerçekleştirilen bu deney sonucuna göre yüksek rakıma doğru populasyonlar soğuk komasından daha geç uyanmaktadır.



Şekil 4.8. I. deney grubu *D.simulans* populasyonlarının soğuk komasından uyanma süreleri ortalamaları ve $\pm$ %95 güven aralıkları.

4.2.4 I. Deney Grubu *D.simulans* Populasyonlarının Soğuk Komadan Uyanma Sürelerinin Populasyon İçi Değişkenliklerinin Soyhatları Bağlamında İncelenmesi

I. arazide (2010 yılı) toplanan ve laboratuvar koşullarında yirmi dört kuşak boyunca kendileşen soyhatlarından oluşturulan *D.simulans* populasyonları (I. deney grubu), soğuk komasından uyanma süreleri açısından kendi içlerinde soyhatları değişkenliği bağlamında incelenmiştir. Her bir populasyona ait varyans analizi sonuçları tek bir tabloda gösterilmiştir (Çizelge 4.22).

Çizelge 4.22. I. deney grubu *D.simulans* populasyon içi ANOVA sonuçları

Populasyon		Kareler Toplamı	Serbestlik derecesi	Ortalama Kare	F
Adana	Soyhattı	13064,0	4	3266,0	74,255***
	Hata	5234,0	119	44,0	
Düzağaç	Soyhattı	1913,0	4	478,3	11,514***
	Hata	4319,8	104	41,5	
Saimbeyli	Soyhattı	880,8	3	293,6	3,373*
	Hata	8182,3	94	87,0	
Tufanbeyli	Soyhattı	3299,4	3	1099,8	19,835***
	Hata	4214,0	76	55,4	

.***p<0.01.*p<0.05.

Dört populasyonun kendi içinde değerlendirildikleri varyans analizi sonuçlarında görüldüğü üzere, *D.simulans*'a ait tüm populasyonlar soğuk komasından uyanma süreleri açısından kendi içlerinde istatistiksel olarak anlamlı farklara sahiptir. Tüm incelenen populasyonlarda farklılık görülmesine rağmen her bir populasyonun kendi içinde gösterdiği değişkenlik düzeyi farklılık göstermektedir. Adana populasyonunda deneyde kullanılan beş soyhattından sadece ikisi arasında fark gözlenmezken (A1-A7) benzer bir durum Tufanbeyli populasyonu için de geçerlidir. Tufanbeyli populasyonunda da deneyde kullanılan dört soyhattından sadece iki soyhattı arasında fark görülmemekte (T16-T45) ancak diğer tüm soyhatları arası

karşılaştırmalar yüksek derecede farklılığa işaret etmektedir. Düzağaç ve Saimbeyli populasyonları ise soyhatları arası değişkenlikler açısından daha farklı bir profil göstermektedirler. Düzağaç populasyonunda deneyde kullanılan beş soyhattından sadece D37 soyhattı diğer tüm soyhatlarından önemli farklılıklar göstermekte, Düzağaç populasyonuna ait diğer soyhatları arasında yapılan karşılaştırmalarda ise istatistiksel olarak anlamlı bir fark görülmemektedir. Saimbeyli populasyonunda ise sadece iki soyhattı (S3-S26) arasında soğuk komasından uyanma süreleri açısından bir fark bulunmuş ($p=0,02$) ancak diğer tüm soyhattı karşılaştırmalarında bulunan fark önemsizdir. Soyhatları arası Bonferroni post-hoc testi sonuçları EK 2’de verilmiştir.

4.2.5 Soğuk Komasından Uyanma Süreleri Açısından Türler Arası Karşılaştırma Sonuçları

Laboratuvar koşullarında bir yıl boyunca kendileşmiş soyhatlarından oluşan populasyonların soğuk komasından uyanış süreleri *D.melanogaster* ve *D.simulans* türleri arasında karşılaştırılmıştır. Türlerin soğuk komasından uyanma sürelerine ait ortalamalar, ortalamaların standart hataları, varyasyon katsayıları ve kullanılan örneklem sayıları Çizelge 4.23’de verilmiştir.

Çizelge 4.23. I. deney grubu *D.melanogaster* ve *D.simulans* türlerinin soğuk komasından uyanma sürelerine ait tanımsal istatistik veriler.

Tür	N	SKU(dak.) $\pm$ St.H.	Varyasyon Katsayısı(%)
<i>D.melanogaster</i>	379	28,53 $\pm$ 0,38	25,9
<i>D.simulans</i>	411	50,12 $\pm$ 0,50	20,4

SKU:Soğuk Komasından Uyanma N: Örneklem Sayısı St.H.:Standart Hata

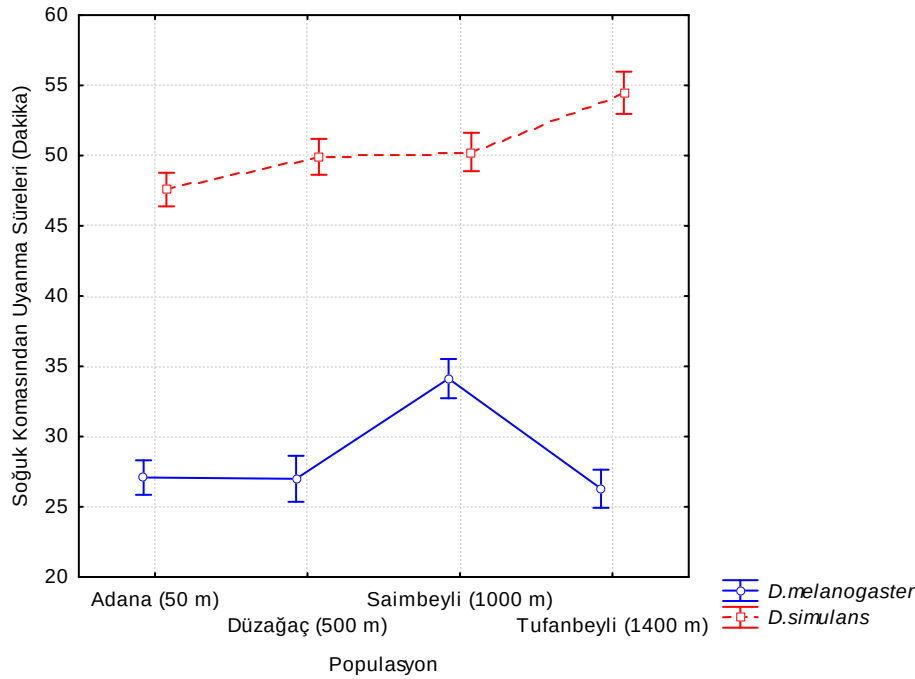
İki sibling tür soğuk komasından uyanış sürelerine ait tanımsal istatistiklerin verildiği çizelgede görülen ortalamaları açısından incelendiğinde; *D.melanogaster* türünün *D.simulans* türüne göre çok daha kısa sürede soğuk komasından uyandığı görülmektedir. Türler arasında görülen bu farkın istatistiksel olarak da yüksek anlamlılık düzeyinde olduğu varyans analizi sonuçlarında görülmektedir (Çizelge 4.24).

Çizelge 4.24. I. deney grubu *D.melanogaster* ve *D.simulans* türlerinin soğuk komasından uyanma sürelerine ait ANOVA sonuçları.

	Kareler Toplamı	Serbestlik Derecesi	Ortalama Kare	F
Tür	89552	1	89552	1964,37***
Populasyon	2768	3	923	20,24***
Soyhattı(Tür*Populasyon)	23290	27	863	18,92***
Tür*Populasyon	3382	3	1127	24,73***
Hata	34419	755	46	

.***p<0.01.

Varyans analizi sonuçları açık bir şekilde soğuk komasına verdikleri uyanma süreleri cevabı açısından türler arasında istatistiksel olarak çok yüksek anlamlı bir fark olduğuna işaret etmektedir. Bunun yanı sıra populasyonlar ve soyhatları arası farklılıklar da yüksek anlamlılık derecesindedir. ANOVA sonuçları içerisinde görülen Tür-Populasyon etkileşimi istatistiksel olarak yüksek anlamlılık düzeyindedir. Bu etkileşim her tür için populasyonların soğuk komasına verdikleri cevapların farklı bir örüntü sergilemesinden kaynaklanmaktadır (Şekil 4.9).



Şekil 4.9. Her iki türün I. deney grubu populasyonlarına ait soğuk komasından uyanma ortalamaları ve %95 güven aralıkları.

Grafikten de açık bir şekilde görüldüğü üzere türler populasyonları arası ilişkiler açısından farklılıklara sahiptir. *D.melanogaster* türü populasyonlarından Adana, Düzağaç ve Tufanbeyli populasyonları aynı komadan uyanma sürelerine sahipken, Saimbeyli populasyonu en geç uyanandır ve diğer populasyonlardan istatistiksel olarak farklıdır. *D.simulans* türü populasyonları ise daha farklı bir yapı göstermektedir. *D.simulans* türü populasyonları farklı uyanma süresi ortalamalarına sahip olmakla birlikte, göreceli de olsa yüksek rakıma ait populasyondan düşük rakıma ait populusyona doğru soğuk komasından uyanma süresi ortalamaları azalmaktadır.

4.2.6. II. Deney Grubu *D.melanogaster* Populasyonlarının Soğuk Komasından Uyanma Sürelerine İlişkin İstatistiksel Veri ve Bulgular

II. deney grubundaki *D.melanogaster* populasyonları, I. deney grubunun kendileşmiş populasyonlarından farklı olarak, kendileşme geçirmeden üçüncü kuşakta deneye alınmışlardır. Deneyde kullanılan II. deney grubu *D.melanogaster* populasyonlarının örneklem sayıları, soğuk komasından uyanma sürelerinin ortalamaları, ortalamalara ait standart hata ve varyasyon katsayıları Çizelge 4.25'te verilmiştir.

Çizelge 4.25. II. deney grubu *D.melanogaster* populasyonlarının soğuk komasından uyanma sürelerine ait tanımsal istatistik veriler.

Populasyon	N	SKU(dak.)±St.H.	Varyasyon Katsayısı(%)
Adana	145	53,30±1,00	22,7
Horzum	186	48,48±0,77	21,8
Saimbeyli	179	44,80±0,84	25,1
Tufanbeyli	182	41,53±0,77	25,1

SKU:Soğuk Komasından Uyanma N: Örneklem Sayısı St.H.:Standart Hata

II. deney grubu *D.melanogaster* populasyonlarının soğuk komasından uyanma süreleri incelendiğinde tüm populasyonların farklı ortalamalara sahip oldukları, Adana populasyonunun soğuk komasından en geç uyanan, Tufanbeyli populasyonunun ise soğuk komasından en erken uyanan populasyon olduğu görülmektedir. Populasyonların farklı ortalamalara sahip olmalarına karşın, görünen bu farkın istatistiksel olarak anlamlı olup olmadığı ANOVA testi ile araştırılmıştır. Varyans analizi sonuçları Çizelge 4.26'da verilmiştir.

Çizelge 4.26. II. deney grubu *D.melanogaster* populasyonlarının soğuk komasından uyanma sürelerine ilişkin ANOVA sonuçları.

	Kareler Toplamı	Serbestlik Derecesi	Ortalama Kare	F
Populasyon	12647	3	4216	37,07***
Soyhattı(Populasyon)	8248	23	359	3,15***
Hata	75628	665	114	

.***p<0.001.

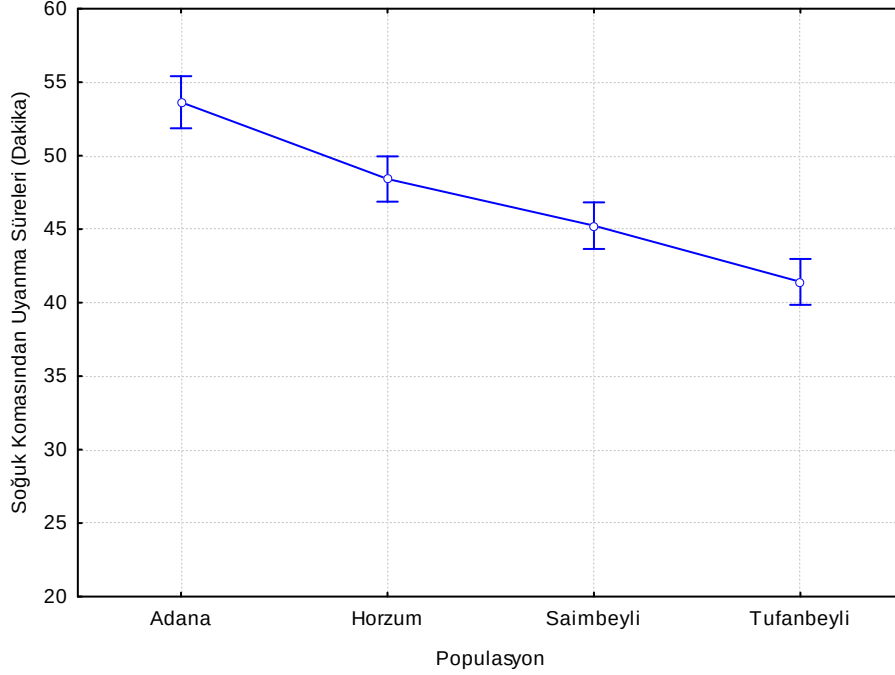
ANOVA çizelgesinden de açık bir şekilde görüldüğü üzere populasyonlar ve soyhatları arasında istatistiksel olarak önemli farklılıklar görülmektedir. I. deney grubuna ait populasyonlarla gerçekleştirilen deneylerden farklı olarak populasyonlar arası farkın soyhatları arası farktan daha yüksek olduğu görülmektedir. Populasyonlar arası farkın hangi populasyonlar arasında ortaya çıktığını görmek için *post hoc* testleri yapılmış ve sonuçları Çizelge 4.27’de verilmiştir.

Çizelge 4.27. Soğuk komasından uyanma süreleri açısından II. deney grubu *D.melanogaster* populasyonlarının karşılaştırıldığı Bonferroni *post hoc* testi sonuçları (rakamlar p değerlerini ifade etmektedir).

Populasyon	Adana	Horzum	Saimbeyli	Tufanbeyli
Adana		<0.001***	<0.001***	<0.001***
Horzum	<0.001***		<0.001***	<0.001***
Saimbeyli	<0.001***	<0.001***		0,02*
Tufanbeyli	<0.001***	<0.001***	0,02*	

Bonferroni ikili karşılaştırmalarından da açıkça görüldüğü üzere, II. deney grubu *D.melanogaster* populasyonları soğuk komasından uyanma süreleri açısından birbirinden tamamen farklıdır. Saimbeyli ve Tufanbeyli arasında çıkan fark (p=0,02) dışında diğer tüm populasyonlar arası karşılaştırmalar istatistiksel olarak yüksek farklılıklar (p<0,001) göstermektedir. Populasyonlar Çizelge 4.25’de verilen ortalama uyanma süreleri açısından incelendiğinde, populasyonların uyanma sürelerinin düşük rakımlı bölgeye ait populasyondan yüksek rakımlı bölgeye ait populasyona doğru azalarak devam etmektedir. Populasyonların sergilediği bu örüntü Şekil 4.10’da çok daha açık bir şekilde görülmektedir.

Şekil 4.10'da açık bir şekilde görüldüğü üzere populasyonların soğuk komasına verdikleri cevap açısından yükseklikle ters orantılı bir klin sergilemektedir. En yüksek rakımdan toplanan populasyon soğuk komasından en kısa sürede uyanmaktadır. Deniz seviyesinden toplanan Adana populasyonu içinse bu durumun tam tersi ortaya çıkmakta ve soğuk komasından en geç uyanmaktadır.



Şekil 4.10. Soğuk komasından uyanma süreleri açısından II. deney grubu *D.melanogaster* populasyonlarının ortalamaları ve $\pm$ %95güven aralıkları.

4.2.7. II. Deney Grubu *D.melanogaster* Populasyonlarının Soğuk Komasından Uyanma Sürelerinin Soyhatları Bağlamında Populasyon İçi Değişkenliklerinin İncelenmesi

II. arazide toplanan ve üçüncü kuşakta deneye alınan *D.melanogaster* populasyonların (II. deney grubu) kendi içlerinde soğuk komasından uyanma süreleri ortalamalarının soyhatları bağlamında gösterdikleri değişkenlikler araştırılmıştır. Populasyon içi değişkenliğe ilişkin varyans analizine ait sonuçlar tüm populasyonlar için birarada olmak üzere Çizelge 4.28'de verilmiştir. Populasyon içi varyans analizi sonuçlarına göre Adana populasyonu soyhatları ve Horzum populasyonu soyhatları kendi içinde hiçbir değişkenlik göstermemektedir. Saimbeyli populasyonunda ortaya

ıkan deęiřkenlięin kaynaęı ise sadece tek bir soyhattıdır (S52) Saimbeyli populasyonundaki S52 soyhattı bir soyhattı (S62) hari dięer tm soyhatlarından farklıdır. Saimbeyli populasyonuna ait dięer soyhatları arasında ise hibir farklılık grlmemektedir. Tufanbeyli populasyonunda da Saimbeyli populasyonuna benzer bir durum grlmektedir. T112 soyhattı dięer  soyhattından (T38,T60,T110) istatistiksel anlamda farklıdır. Populasyonların soyhatlarına iliřkin Bonferroni post-hoc test sonuları EK 3’de verilmiřtir.

izelge 4.28. II. deney grubu *D.melanogaster* tr populasyon ii ANOVA sonuları.

Populasyon		Kareler Toplamı	Serbestlik derecesi	Ortalama Kare	F
Adana	Soyhattı	995,3	5	199,1	1,381
	Hata	20041,0	139	144,2	
Horzum	Soyhattı	778,1	6	129,7	1,171
	Hata	19820,4	179	110,7	
Saimbeyli	Soyhattı	4154,8	6	692,5	6,469***
	Hata	18411,4	172	107,0	
Tufanbeyli	Soyhattı	2320,0	6	386,7	3,899***
	Hata	17355,3	175	99,2	

.***p<0.01.

4.2.8. II. Deney Grubu *D.simulans* Populasyonlarının Soęuk Komasından Uyanma Srelerine İliřkin İstatistiksel Veri ve Bulgular

II. deney grubuna ait *D.simulans* populasyonlarının soęuk komasından uyanıř sreleri ortalamaları, ortalamalara ait standart hataları, varyasyon katsayıları ve rneklem byklkleri izelge 4.29’da verilmiřtir.

Çizelge 4.29. II. deney grubu *D.simulans* populasyonlarının soğuk komasından uyanma sürelerine ait tanımsal istatistik veriler.

Populasyon	N	SKU(dak.)±St.H.	Varyasyon Katsayısı (%)
Adana	141	61,25±1,37	26,6
Horzum	168	65,23±1,44	28,6
Saimbeyli	135	55,88±1,36	28,2
Tufanbeyli	141	55,24±1,16	25

SKU:Soğuk Komasından Uyanma N: Örneklem Sayısı St.H.:Standart Hata

Tanımsal istatistiklerin verildiği çizelgede görüldüğü üzere Tufanbeyli ve Saimbeyli populasyonları soğuk komasından uyanma süreleri açısından aynı ortalamalara sahiptirler. Adana ve Horzum populasyonları ise daha yüksek ortalamalara sahip ve diğer populasyonlardan farklıdır. Saimbeyli ve Tufanbeyli populasyonları soğuk komasından uyanma süreleri bakımından en düşük ortalamalara sahiptirler. Adana populasyonu ise soğuk komasından uyanma süresi açısından en geç cevap veren populasyon olarak göze çarpmaktadır. II. deney grubu *D.simulans* populasyonları ve soyhatlarının varyans analizi sonuçlarına göre (Çizelge 4.30) hem populasyonlar hem de soyhatları soğuk komasından uyanma süreleri açısından istatistiksel olarak önemli farklara sahiptirler.

Çizelge 4.30. II. deney grubu *D.simulans* populasyonlarının soğuk komasından uyanma sürelerine ilişkin ANOVA sonuçları.

	Kareler Toplamı	Serbestlik Derecesi	Ortalama Kare	F
Populasyon	9617	3	3206	13,501***
Soyhattı(Populasyon)	22167	21	1056	4,446***
Hata	132963	560	237	

*p<0.05.

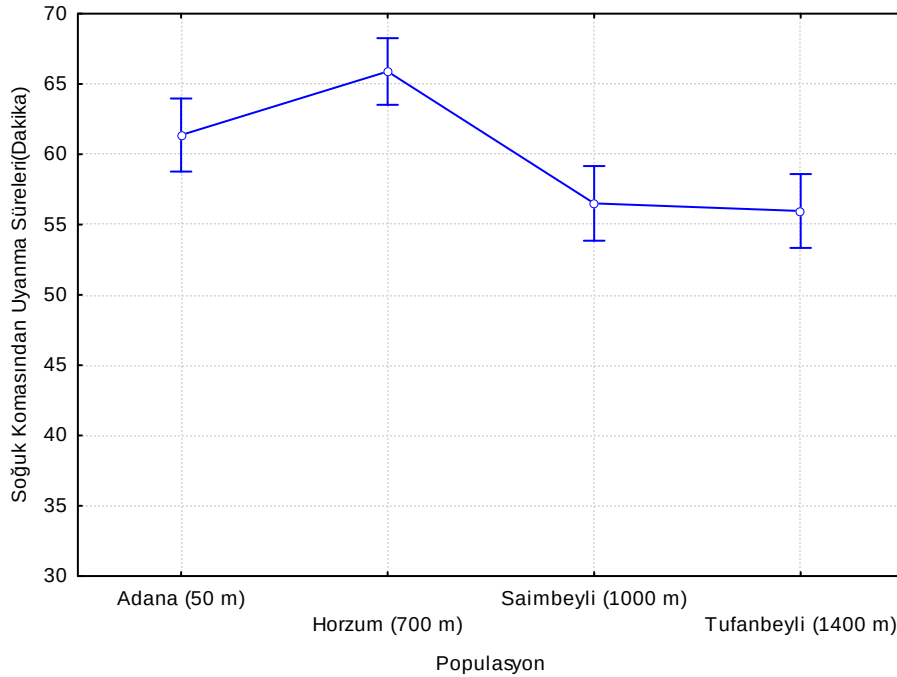
ANOVA sonrası *post hoc* testlerinin sonuçlarına göre (Çizelge 4.31) populasyonlar arası farklılık görece daha yüksek rakımdan elde edilen iki populasyonun (Saimbeyli-Tufanbeyli) daha düşük rakımdan toplanan iki populasyondan (Adana-Horzum)

soğuk komasından uyanma süreleri açısından çok daha düşük uyanma süresi ortalamalarına sahip olmalarından kaynaklanmaktadır.

Çizelge 4.31. Soğuk komasından uyanma süreleri açısından II. deney grubu *D.simulans* populasyonlarının karşılaştırıldığı Bonferroni *post hoc* testi sonuçları (rakamlar p değerlerini göstermektedir).

Populasyon	Adana	Horzum	Saimbeyli	Tufanbeyli
Adana		0,14	0,02*	<0,01**
Horzum	0,14		<0,01**	<0,01**
Saimbeyli	0,02*	<0,01**		<0,01**
Tufanbeyli	<0,01**	<0,01**	<0,01**	

Adana ve Horzum populasyonları arasında ise anlamlı bir fark görülmemektedir. Her ne kadar II. deney grubu *D.melanogaster* türü populasyonlarında olduğu kadar açık bir kademeli artış ya da azalış görülmese de II. deney grubu *D.simulans* populasyonları arasında da düşük rakımlı lokaliteye ait populasyondan yüksek rakımlı lokaliteye ait populasyona doğru soğuk komasından uyanma süresi ortalamaları azalma görülmektedir ancak Horzum populasyonu bu doğrusal örüntüyü bozmaktadır. Populasyonlar arası bu ilişki Şekil 4.11’de daha iyi görülmektedir.



Şekil 4.11. II. deney grubu *D.simulans* populasyonlarının soğuk komasından uyanma süreleri ortalamaları ve $\pm$ %95 güven aralıkları.

4.2.9. II. Deney Grubu *D.simulans* Populasyonlarının Soğuk Komasından Uyanma Sürelerinin Soyhatları Bağlamında Populasyon İçi Değişkenliklerinin İncelenmesi

II. deney grubu *D.simulans* populasyonları, soğuk komasından uyanma süreleri için kendi içlerinde soyhatları değişkenliği bağlamında incelenmiştir. Her bir populasyona ait varyans analizi sonuçları tek bir tabloda gösterilmiştir (Çizelge 4.32). Populasyonlar soyhatları açısından kendi içlerinde karşılaştırıldıklarında hepsinin kendi içinde soğuk komasından uyanma süreleri açısından istatistiksel olarak farklılıklar taşıdıkları görülmektedir.

Çizelge 4.32. II. deney grubu *D.simulans* populasyon içi ANOVA sonuçları.

Populasyon		Kareler Toplamı	Serbestlik derecesi	Ortalama Kare	F
Adana	Soyhattı	6082,1	5	1216,4	5,304***
	Hata	30962,3	135	229,4	
Horzum	Soyhattı	6796,2	6	1132,7	3,551***
	Hata	51355,7	161	319,0	
Saimbeyli	Soyhattı	5656,8	4	1414,2	6,668***
	Hata	27571,3	130		
Tufanbeyli	Soyhattı	3632,2	6	605,4	3,516***
	Hata	23073,6	134	172,2	

***p<0.001.

Varyans analizi sonuçları tüm populasyonların kendi içinde istatistiksel olarak önemli farklılıklar taşıdığını göstermektedir. Çizelge 4.32'den de görüleceği üzere Adana ve Saimbeyli populasyonlarında görülen değişkenlik seviyesi daha yüksektir. Hem Adana hem de Saimbeyli'de görülen populasyon içi farklılığın kaynağı birden fazla soyhattıdır. Horzum ve Tufanbeyli populasyonları ise sadece bir soyhattının yarattığı bir değişkenlik seviyesi göstermektedir. Populasyonlara ait *post hoc* sonuçları Ek 4'te verilmiştir.

4.2.10 Soğuk Komadan Uyanma Süreleri Açısından Türler Arası II. Deney Grubu Karşılaştırma Sonuçları

II. deney grubu için tür içi populasyonlar arası ve populasyon içi analizlerin sonuçları yukarıda verilmiş ve her iki tür açısından da soğuk komadan uyanma süreleri açısından populasyonlar arası ve populasyon içi önemli farklılıklar bulunmuştur. Türler arası ilişki incelendiğinde ise aralarındaki fark I. deney grubu örnekleriyle gerçekleştirilen deneydeki kadar yüksek olmasa da II. deney grubu örnekleri açısından da *D.melanogaster* ve *D.simulans* türlerinin soğuk komasına verdikleri cevap farklılık göstermektedir (Çizelge 4.33.).

Çizelge 4.33. II. deney grubu *D.melanogaster* ve *D.simulans* türlerinin soğuk komasından uyanma sürelerine ait tanımsal istatistik veriler.

Tür	N	SKU(dak.)±S.H.	Varyasyon Katsayısı
<i>D.melanogaster</i>	692	46,71±0,44	25,8
<i>D.simulans</i>	585	59,71±0,70	28,2

SKU:Soğuk Komadan Uyanma N: Örneklem Sayısı St.H.:Standart Hata

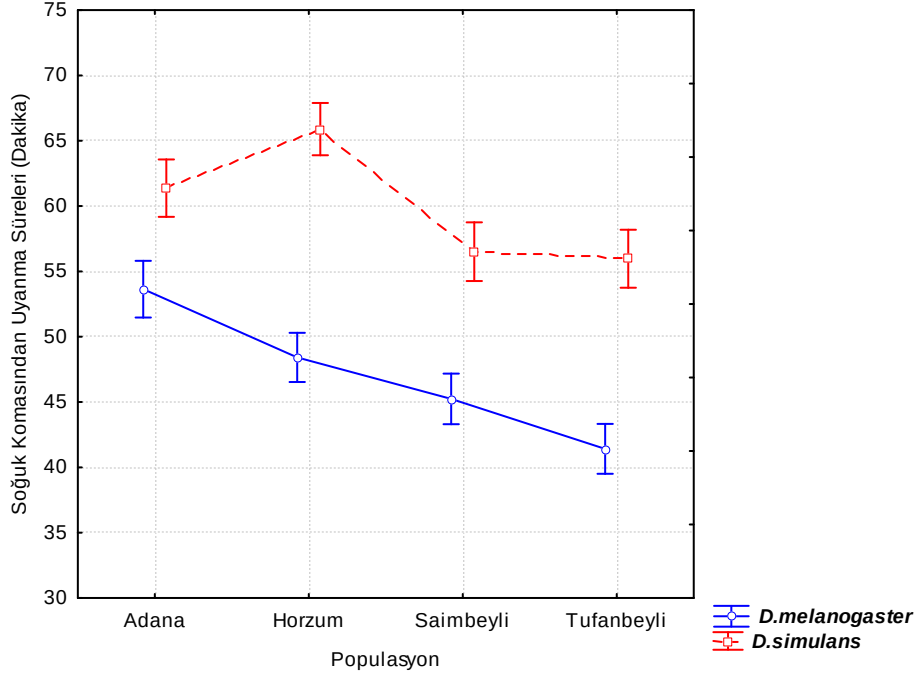
Tanımsal istatistik verilerine ait çizelgeden de görüldüğü üzere *D.melanogaster* türü *D.simulans*'a göre soğuk komasından daha erken uyanmaktadır. Bu bulgu I. arazi örnekleri için gerçekleştirilen deneyin bulgularıyla uyumludur. Her iki deneyde de *D.melanogaster* türü daha kısa sürede komadan uyanmıştır. II. deney grubunda komadan uyanma süreleri arasında ortaya çıkan fark istatistiksel olarak hayli anlamlıdır (Çizelge 4.34).

Çizelge 4.34. II. deney grubu *D.melanogaster* ve *D.simulans* türlerinin soğuk komasından uyanma sürelerine ait ANOVA sonuçları.

	Kareler Toplamı	Serbestlik Derecesi	Ortalama Kare	F
Tür	49860	1	49860	292,81***
Populasyon	18125	3	6042	35,48***
Soyhattı(Tür*Populasyon)	30415	44	691	4,06***
Tür*Populasyon	4052	3	1351	7,93***
Hata	208591	1225	170	

***p<0.001.

II. deney grubunun analiz sonuçlarına göre her iki türde de populasyonların soğuk komasından uyanma süreleri ortalamaları, düşük rakımdan gelen populasyonlardan yüksek rakımdan gelen populasyonlara doğru azalmaktadır. *D.melanogaster* türü populasyonları bu kademeli düşüşü net bir şekilde gösterirken *D.simulans* türü için Horzum populasyonunun Adana populasyonuna göre komadan daha geç uyanması bu örüntüyü kısmen değiştirmektedir (Şekil 4.12).



Şekil 4.12. Her iki türün II. deney grubu populasyonlarına ait soğuk komasından uyanma ortalamaları ve %95 güven aralıkları.

4.3. Açlık Direnci Açısından Tür İçi ve Türler Arası Karşılaştırma Sonuçları

4.3.1. I. Deney Grubuna Ait *D.melanogaster* Populasyonlarının Açlık Dirençlerine İlişkin İstatistiksel Veri ve Bulgular

Kendileşmiş soyhatlarından oluşturulan I. deney grubuna ait *D.melanogaster* populasyonlarının açlığa gösterdikleri direnç açısından sahip oldukları değişkenlik populasyonlar arası ve soyhatları arası farkları ortaya çıkarmak amacıyla varyans analizi yöntemiyle incelenmiştir. Populasyonlara ait açlık direnci ortalamaları incelendiğinde Düzağaç, Saimbeyli ve Tufanbeyli populasyonlarının sahip oldukları ortalamalarının aynı olduğu Adana populasyonunun ise açlığa en yüksek direnci

gösterdiği görülmektedir (Çizelge 4.35). ANOVA bulguları hem populasyonlar hem de soyhatları arasında önemli derecede istatistiksel farklar olduğuna işaret etmektedir (Çizelge 4.36).

Çizelge 4.35. I. deney grubuna ait *D.melanogaster* populasyonlarının açlık direnci tanımsal istatistik verileri.

Populasyon	N	AD(saat)±St.H.	Varyasyon Katsayısı (%)
Adana	137	72,83±0,70	20,2
Düzağaç	61	67,38±1,54	17,8
Saimbeyli	161	67,64±1,21	22,7
Tufanbeyli	85	67,04±1,62	22,3

AD:Açlık Direnci Ortalamaları N: Örneklem Sayısı St.H.:Standart Hata

Çizelge 4.36. I. deney grubuna ait *D.melanogaster* populasyonlarının açlık direnci ANOVA sonuçları.

	Kareler Toplamı	Serbestlik Derecesi	Ortalama Kare	F
Populasyon	3790	3	1263	6,96***
Soyhattı(Populasyon)	17224	15	1148	6,32***
Hata	77182	425	182	

.***p<0.001.

Populasyonlar arası karşılaştırmalar yapıldığında populasyonlar arası açlık direnci farkının Adana populasyonunun Saimbeyli ve Tufanbeyli populasyonlarından önemli derecede farklılığa sahip olmasından kaynaklandığı görülmektedir. Adana ve Düzağaç populasyonları arasındaki fark ise istatistiksel olarak sınırdadır ve Bonferroni *post hoc* testine göre anlamsızdır. Tukey HSD ve Fisher LSD *post hoc* test sonuçlarına göre ise Adana ve Düzağaç populasyonları arasında ortaya çıkan istatistiksel fark marjinal de olsa önemlidir. Şekil 4.12'den de açıkça görüldüğü gibi Adana ve Düzağaç populasyonları ortalamaları birbirinden çok farklıdır ve 95% güven aralıkları çakışmamaktadır. Bundan dolayı hem Bonferroni hem de Tukey HSD *post hoc* test sonuçlarının verilmesinin daha uygun olacağı düşünülmüştür. Bonferroni ve Tukey HSD *post hoc* sonuçlarına ilişkin sonuçlar sırasıyla Çizelge 4.37 ve 4.38'de

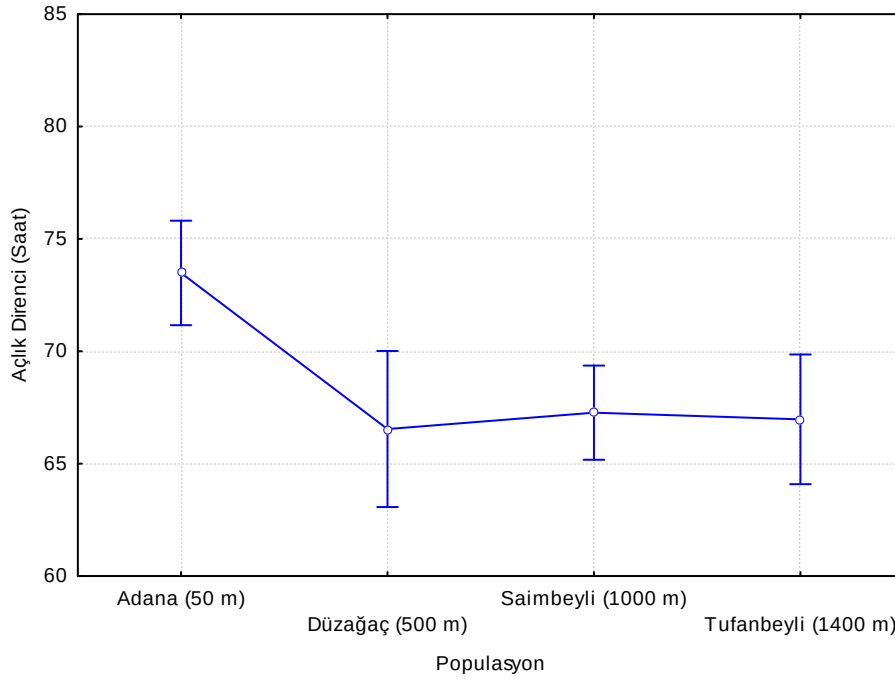
verilmiştir. Ayrıca populasyonların açlık direnci ortalamaları ve 95% güven aralıkları Şekil 4.13'de gösterilmiştir.

Çizelge 4.37. Açlık direnci açısından I. deney grubuna ait *D.melanogaster* populasyonlarının karşılaştırıldığı Bonferroni *post hoc* testi sonuçları (rakamlar p değerlerini göstermektedir).

Populasyon	Adana	Düzağaç	Saimbeyli	Tufanbeyli
Adana		0,053	<0,01**	0,01**
Düzağaç	0,053		1,0	1,0
Saimbeyli	<0,01**	1,0		1,0
Tufanbeyli	0,01**	1,0	1,0	

Çizelge 4.38. Açlık direnci açısından I. deney grubuna ait *D.melanogaster* populasyonlarının karşılaştırıldığı Tukey HSD *post hoc* testi sonuçları.

Populasyon	Adana	Düzağaç	Saimbeyli	Tufanbeyli
Adana		0,042*	<0,01**	0,01**
Düzağaç	0,042*		1,0	1,0
Saimbeyli	<0,01**	1,0		1,0
Tufanbeyli	0,01**	1,0	1,0	



Şekil 4.13. I. deney grubuna ait *D.melanogaster* populasyonlarının açlık direnci ortalamaları ve $\pm$ %95 güven aralıkları.

D.melanogaster populasyonları açlığa karşı verdikleri cevap açısından değerlendirildiklerinde Adana populasyonunun açık bir şekilde en yüksek direnci göstermekte, Düzağaç, Saimbeyli ve Tufanbeyli populasyonları arasında ise istatistiksel olarak anlamlı bir fark görülmemektedir. I. deney grubuna ait *D.melanogaster* populasyonları açlık direnci açısından rakımsal farklılıklara bağlı klinal bir değişkenlik göstermemektedir ancak en düşük rakımlı lokaliteye ait Adana populasyonunun daha yüksek dirence sahip olduğu anlaşılmaktadır.

4.3.2 I. Deney Grubuna Ait *D.melanogaster* Türünün Açlık Direnci Açısından Soyhatları Bağlamında Populasyon İçi Değişkenliklerinin İncelenmesi

I. deney grubuna ait ve laboratuvar koşullarında yirmi dört jenerasyon boyunca kendileşen soyhatlarından oluşan *D.melanogaster* populasyonları, açlık dirençleri açısından kendi içlerinde soyhatları değişkenliği bağlamında incelenmiştir. Her bir populasyona ait varyans analizi sonuçları tek bir tabloda gösterilmiştir (Çizelge 4.39.)

Çizelge 4.39. I. deney grubu *D.melanogaster* populasyon içi açlık direnci ANOVA sonuçları

Populasyon		Kareler Toplamı	Serbestlik derecesi	Ortalama Kare	F
Adana	Soyhattı	4730,1	5	946	5,044***
	Hata	24571,1	131	187,6	
Düzağaç	Soyhattı	914,1	2	457,1	3,415*
	Hata	7762,2	58	133,8	
Saimbeyli	Soyhattı	8881,3	5	1776,3	9,582***
	Hata	28733,9	155	185,4	
Tufanbeyli	Soyhattı	1901,5	3	633,8	3,518*
	Hata	14054,1	78	180,2	

.***p<0.001.*p<0.05.

Populasyon içi açlık direnci değişkenlikleri incelendiğinde dört populasyonun da önemli düzeyde değişkenlik gösterdiği görülmektedir. Ancak Düzağaç populasyonu açısından ortaya çıkan anlamlı istatistiksel farkın sınır değerinde olduğu belirtilmelidir. Düzağaç populasyonu için soyhatları arası *post hoc* karşılaştırmaları yapıldığında Bonferroni sonuçları iki soyhattı arasındaki istatistiksel farkın sınırda ve anlamsız olduğunu bunun aksine Tukey HSD *post hoc* testi ise sınırda ancak anlamlı olduğunu göstermektedir. Tek tek diğer populasyonlar ele alındığında Adana populasyonunun bir soyhattının (A4) iki soyhattından (A33,A66), Saimbeyli populasyonunun bir soyhattının (S14) dört soyhattından (S8,S16,S26,S32) anlamlı farka sahip olması ve Tufanbeyli populasyonunda ise iki soyhattı (T25-T31) arasındaki istatistiksel olarak anlamlı fark, populasyon içi değişkenliklerin kaynağı olarak ortaya çıkmaktadır. Populasyon içi *post hoc* istatistiklere ait veriler EK 5’de verilmiştir.

4.3.3. I. Deney Grubuna Ait *D.simulans* Populasyonlarının Açlık Dirençlerine İlişkin İstatistiksel Veri ve Bulgular

D.simulans populasyonları açlık direncine verdikleri cevaplar açısından ele alındığında farklı değerlere sahiptirler. Adana populasyonu en yüksek dirence sahipken Tufanbeyli populasyonu en düşük direnci göstermektedir (Çizelge 4.40).

Çizelge 4.40. I. deney grubuna ait *D.simulans* populasyonlarının açlık direnci tanımsal istatistik verileri.

Populasyon	N	AD(saatt)±S.H.	Varyasyon Katsayısı (%)
Adana	100	79,20±1,49	18,8
Düzağaç	82	74,00±1,56	19,1
Saimbeyli	61	76,59±2,24	22,9
Tufanbeyli	64	69,75±1,67	19,2

AD:Açlık Direnci Ortalamaları N: Örneklem Sayısı St.H.:Standart Hata

Populasyonlar arası açlık direnci değişkenlikleri değerlendirildiğinde ise populasyonlar arası önemli bir fark vardır (Çizelge 4.41). Bu farklılığın kaynağı Adana ve Tufanbeyli populasyonları arasında görülen istatistiksel yüksek anlamlı farktır. Bonferroni *post hoc* test sonuçlarına göre (Çizelge 4.42) Saimbeyli ve Tufanbeyli arasındaki fark istatistiksel anlamlılık açısından sınırdadır.

Çizelge 4.41. I. deney grubu *D.melanogaster* populasyonlarının açlık direnci ANOVA sonuçları.

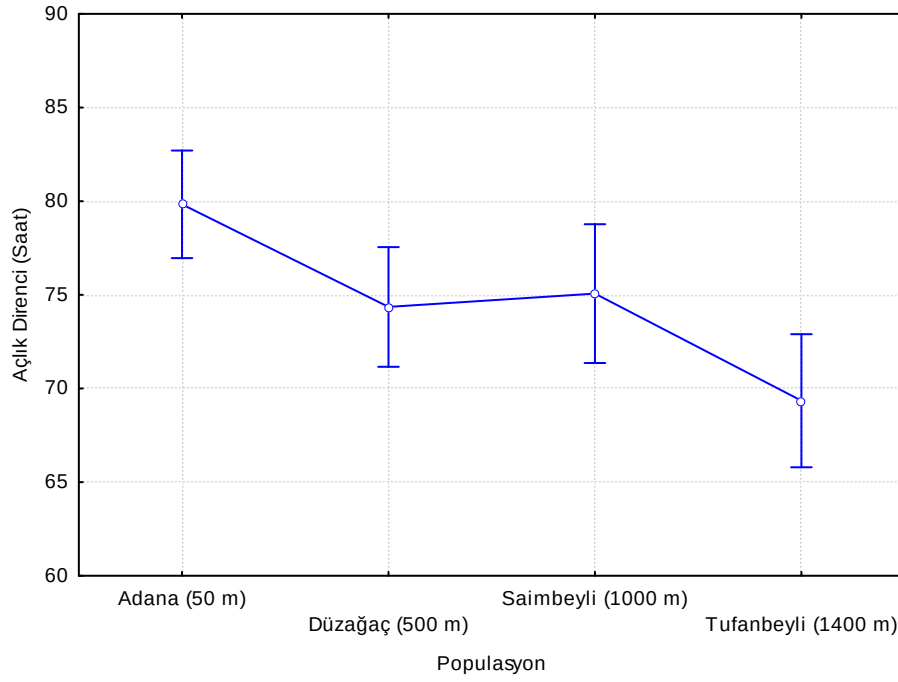
	Kareler Toplamı	Serbestlik Derecesi	Ortalama Kare	F
Populasyon	4296	3	1432	6,960***
Soyhattı(Populasyon)	7694	10	769	3,739***
Hata	60288	293	206	

.***p<0.001.

Çizelge 4.42. Soğuk komasından uyanma süreleri açısından I. deney grubu *D.melanogaster* populasyonlarının karşılaştırıldığı Tukey HSD *post hoc* testi sonuçları (rakamlar p değerlerini göstermektedir).

Populasyon	Adana	Düzağaç	Saimbeyli	Tufanbeyli
Adana		0,09	1,0	<0.001***
Düzağaç	0,09		1,0	0,46
Saimbeyli	1,0	1,0		0,05*
Tufanbeyli	<0,001***	0,46	0,05*	

I. deney grubuna ait *D.simulans* populasyonları analizi sonucunda da *D.melanogaster* populasyonlarında olduğu gibi en yüksek açlık direncini Adana populasyonu göstermektedir (Şekil 4.14). Analiz sonuçları aynı zamanda çok net olmamakla birlikte düşük rakımlı populasyona doğru artan açlık direncine işaret etmektedir.



Şekil 4.14. I. deney grubuna ait *D.simulans* populasyonlarının açlık direnci ortalamaları ve $\pm$ %95 güven aralıkları.

4.3.4. I. Deney Grubu *D.simulans* Türünün Açlık Direnci Açısından Soyhatları Bağlamında Populasyon İçi Değişkenliklerinin İncelenmesi

Populasyonlar açlık direnci cevapları bakımından kendi içlerinde değerlendirildiklerinde Adana ve Düzağaç populasyonlarına ait soyhatlarının populasyon içi değişkenliği ortaya çıkaracak önemli bir farka sahip olmadıkları, Saimbeyli ve Tufanbeyli populasyonlarının ise soyhatları bağlamında populasyon içi istatistiksel olarak anlamlı farklar barındırdıkları görülmektedir (Çizelge 4.43).

Çizelge 4.43. I. deney grubu *D.simulans* türü populasyon içi açlık direnci ANOVA sonuçları.

Populasyon		Kareler Toplamı	Serbestlik derecesi	Ortalama Kare	F
Adana	Soyhattı	1439,4	3	479,8	2,235
	Hata	20610,6	96	214,7	
Düzağaç	Soyhattı	1385,3	3	461,8	2,433
	Hata	14806,7	78	189,8	
Saimbeyli	Soyhattı	3702,3	2	1851,1	7,301**
	Hata	14706,5	58	253,6	
Tufanbeyli	Soyhattı	1167,3	2	583,7	3,503*
	Hata	10164,7	61	166,6	

.**p<0.01.*p<0.05

Saimbeyli ve Tufanbeyli populasyonlarında görülen farlılık her iki populasyonda da iki soyhattı arasında ortaya çıkmaktadır (Saimbeyli populasyonunda S3-S26, Tufanbeyli populasyonunda T16-T45) Soyhatları arası karşılaştırmalara ait post hoc sonuçları EK 6'da verilmiştir.

4.3.5. Açlık Direnci Açısından I. Deney Grubu Türler Arası Karşılaştırma Sonuçları

I. deney grubunun iki türüne ait örneklerin açlık direnci cevapları arası benzerlik ve farklılıklar incelenmiştir. Tanımsal istatistik tablosundan *D.simulans* türünün *D.melanogaster* türüne göre daha yüksek açlık direncine sahip olduğu görülmektedir. Varyans analizi sonuçları da iki tür arasında görülen açlık direnci cevabı farkının istatistiksel olarak anlamlı olduğunu göstermektedir. ANOVA sonuçlarına göre populasyonlar ve soyhatları arasında da yüksek anlamlı farklar görülmektedir. İki türe ait tanımsal istatistikler ve ANOVA sonuçları sırasıyla Çizelge 4.44 ve 4.45'de verilmiştir.

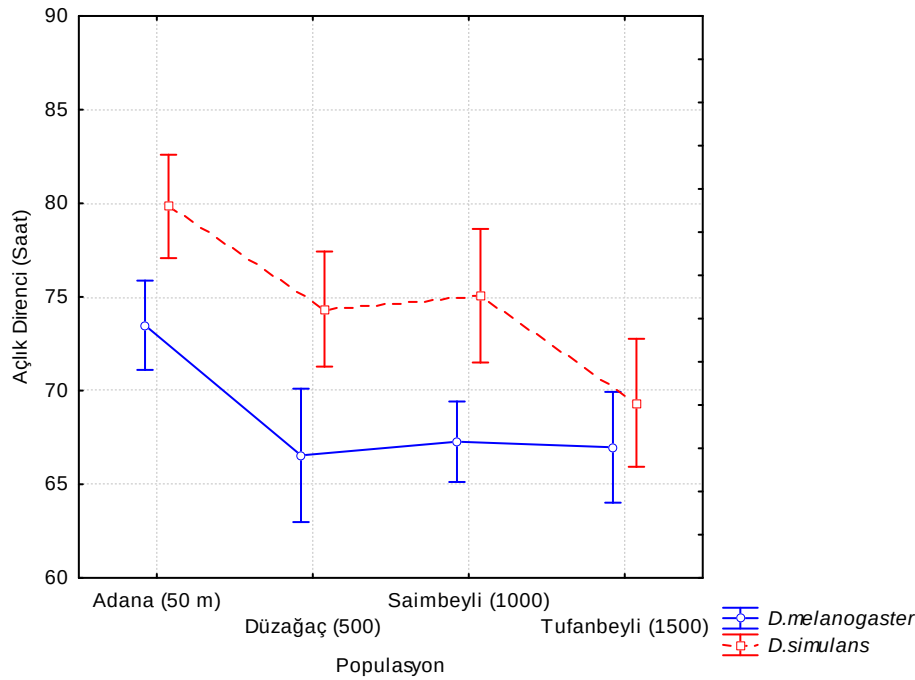
Çizelge 4.44. I. deney grubu *D.melanogaster* ve *D.simulans* türlerinin açlık direnci cevaplarına ait tanımsal istatistik veriler.

Tür	N	AD(Saat)±St.H.	Varyasyon Katsayısı (%)
<i>D.melanogaster</i>	444	69,09±0,56	20,3
<i>D.simulans</i>	307	75,32±0,70	21,4

Çizelge 4.45. I. deney grubu *D.melanogaster* ve *D.simulans* türlerinin açlık direnci cevaplarının karşılaştırıldığı ANOVA sonuçları.

	Kareler Toplamı	Serbestlik Derecesi	Ortalama Kare	F
Tür	6058	1	6058	31,64***
Populasyon	7363	3	2454	12,82***
Soyhattı(Tür*Populasyon)	24918	25	997	5,21***
Tür*Populasyon	724	3	241	1,26
Hata	137470	718	191	

.***p<0.001



Şekil 4.15. Her iki türün I. deney grubu populasyonlarına ait açlık direnci ortalamaları ve %95 güven aralıkları.

İki tür açlık direnci açısından farklıdır. Ancak Tür-Populasyon etkileşiminin de istatistiksel olarak anlamsız olduğu dikkat çekmektedir. Bu durum bize her iki tür açısından populasyonların benzer bir örüntü oluşturdıklarını düşündürmektedir ve Şekil 4.15’de bu durum açık bir şekilde görülmektedir. Her iki türde de Adana populasyonu en yüksek açlık direncini göstermektedir. Diğer populasyonlar da iki tür açısından çok büyük benzerlikler taşırken tek farklılık *D.simulans* türü Tufanbeyli populasyonunun Düzağaç ve Saimbeyli populasyonlarından daha düşük dirence sahip olmasıdır. *D.melanogaster* türünde ise Düzağaç, Saimbeyli ve Tufanbeyli populasyonları aynı ortalamalara sahiptir.

4.3.6. II. Deney Grubuna Ait *D.melanogaster* Populasyonlarının Açlık Dirençlerine İlişkin İstatistiksel Veri ve Bulgular

II. deney grubuna ait ve deneyleri üçüncü jenerasyonda gerçekleştirilen *D.melanogaster* populasyonları açlık direncine verdikleri cevaplar açısından incelenmiştir. Populasyonlara ilişkin tanımsal istatistikler ve populasyonlar arası değişkenliklere ait ANOVA sonuçları sırasıyla Çizelge 4.46 ve 4.47’de verilmiştir.

Çizelge 4.46. II. deney grubuna ait *D.melanogaster* populasyonlarının açlık direnci tanımsal istatistik verileri.

Populasyon	N	AD(saatt)±S.H.	Varyasyon Katsayısı (%)
Adana	100	66,7±1,14	17,1
Horzum	105	68,7±1,22	18,2
Saimbeyli	148	73,6±1,05	17,3
Tufanbeyli	121	66,3±1,00	16,5

AD:Açlık Direnci Ortalamaları N:Örneklem Sayısı St.H.:Standart Hata

Çizelge 4.47. II. deney grubuna ait *D.melanogaster* populasyonlarının açlık direnci ANOVA sonuçları.

	Kareler Toplamı	Serbestlik Derecesi	Ortalama Kare	F
Populasyon	3284	3	1275	11,20***
Soyhattı(Populasyon)	15930	17	937	8,23***
Hata	51568	453	114	

.***p<0.001.

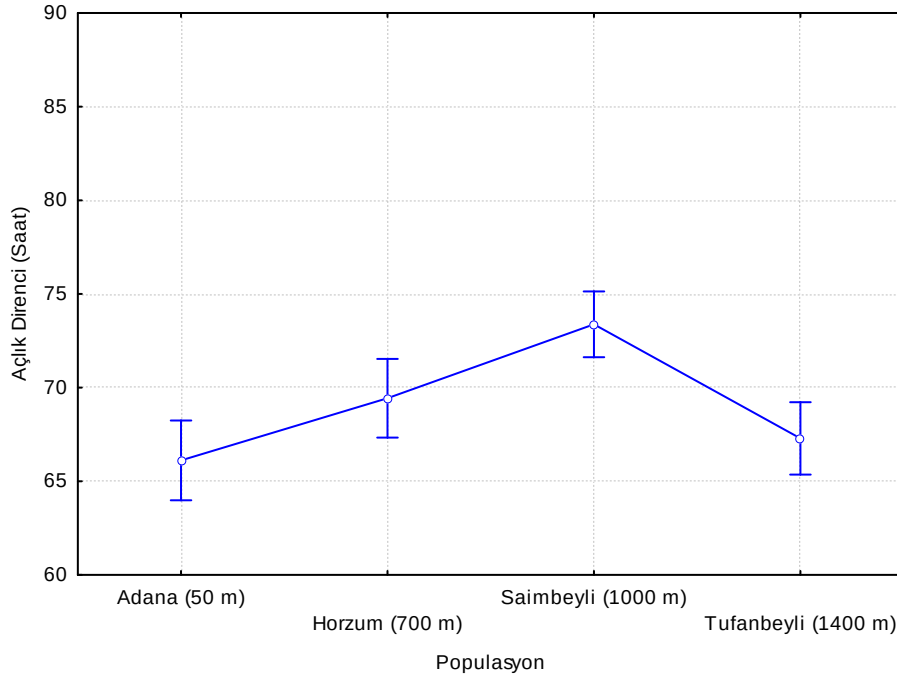
Varyans analizi sonuçları açık bir şekilde populasyonlar arası farka işaret etmektedir. Saimbeyli populasyonu Çizelge 4.46’dan da görüldüğü üzere açlık direnci en yüksek

olan populasyonudur. Adana, Horzum ve Tufanbeyli populasyonlarına ait ortalamalar birbirine oldukça yakındır. Bonferroni *post hoc* sonuçları da bu üç populasyon arasında fark olmadığını göstermektedir (Çizelge 4.48). Saimbeyli populasyonu diğer üç populasyondan istatistiksel önemli derecede farklıdır.

Çizelge 4.48. Açlık direnci açısından II. deney grubu *D.melanogaster* populasyonlarının karşılaştırıldığı Bonferroni *post hoc* testi sonuçları (rakamlar p değerlerini göstermektedir).

Populasyon	Adana	Horzum	Saimbeyli	Tufanbeyli
Adana		1,0	<0,001***	1,0
Horzum	1,0		<0,01**	0,53
Saimbeyli	<0,001***	<0,01**		<0,001***
Tufanbeyli	1,0	0,53	<0,001***	

Populasyonlar ortalamaları açısından coğrafi kökenleri dikkate alınarak değerlendirildiğinde belli bir örüntü görülmemektedir, ancak küçük de olsa düşük rakımdan gelen populasyondan yüksek rakıma doğru küçük bir artış göze çarpmakta ama en yüksek rakımlı lokalite olan Tufanbeyli açısından ortalama yine düşmektedir (Şekil 4.16).



Şekil 4.16. II. deney grubu *D.melanogaster* populasyonların açlık direnci ortalamaları ve $\pm$ %95 güven aralıkları

4.3.7 II. Deney Grubu *D.melanogaster* Türünün Açlık Direnci Açısından Soyhatları Bağlamında Populasyon İçi Değişkenliklerinin İncelenmesi

Üçüncü kuşakta deneyleri gerçekleştirilen *D.melanogaster* populasyonları, açlık dirençleri açısından kendi içlerinde soyhatları değişkenliği bağlamında incelenmiştir. Her bir populasyona ait varyans analizi sonuçları tek bir tabloda gösterilmiştir (Çizelge 4.49).

Çizelge 4.49. II. deney grubu *D.melanogaster* populasyon içi açlık direnci ANOVA sonuçları.

Populasyon		Kareler Toplamı	Serbestlik derecesi	Ortalama Kare	F
Adana	Soyhattı	4107,9	4	1027	11,169***
	Hata	8735,1	95	91,9	
Horzum	Soyhattı	1309	4	327,2	2,189
	Hata	14948	100	149,5	
Saimbeyli	Soyhattı	4549,7	5	909,9	6,646***
	Hata	19442,6	142	136,9	
Tufanbeyli	Soyhattı	5963,2	4	1490,8	20,485***
	Hata	8442,1	116	72,8	

.***p<0.001.

D.melanogaster populasyonları kendi içlerinde değerlendirildiklerinde görülmektedir ki Horzum populasyonu hariç diğer üç populasyon da yüksek düzeyde değişkenlik göstermektedir. Kendi içinde önemli değişkenliğe sahip olan populasyonların her biri en az üç soyhattı açısından istatistiksel olarak anlamlı fark göstermektedir. (EK 7).

4.3.8. II. Deney Grubu *D.simulans* Populasyonlarının Açlık Dirençlerine İlişkin İstatistiksel Veri ve Bulgular

Üçüncü kuşakta deneye alınan *D.simulans* türü populasyonları açlık direnci cevapları açısından incelendiğinde varyans analizi sonuçları populasyonlar arasında farklılık olmadığını ancak soyhatları arasında istatistiksel olarak önemli ve anlamlı farkın olduğunu göstermektedir. Tanımsal istatistikler incelendiğinde de *D.simulans* populasyonlarının açlık direnci ortalamalarının sayısal olarak birbirine çok yakın oldukları görülmektedir. Tanımsal istatistik veriler ve ANOVA sonuçları sırasıyla Çizelge 4.50 ve 4.51’de sırasıyla verilmiştir.

Çizelge 4.50. II. deney grubuna ait *D.simulans* populasyonlarının açlık direnci tanımsal istatistik verileri.

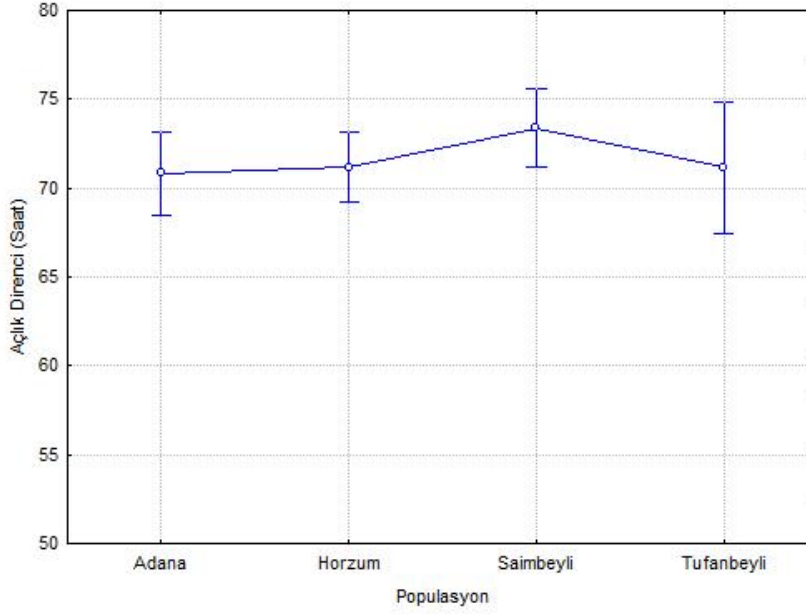
Populasyon	N	AD(saat)±S.H.	Varyasyon Katsayısı (%)
Adana	87	70,74±1,12	14,8
Horzum	124	71,08±1,13	17,6
Saimbeyli	101	73,64±1,19	16,2
Tufanbeyli	36	72,28±2,30	19,1

AD:Açlık Direnci Ortalamaları N: Örneklem Sayısı S.H.:Standart Hata

Çizelge 4.51. II. deney grubuna ait *D.simulans* populasyonlarının açlık direnci ANOVA sonuçları.

	Kareler Toplamı	Serbestlik Derecesi	Ortalama Kare	F
Populasyon	369	3	123	1,03
Soyhattı(Populasyon)	10211	14	729	6,10***
Hata	39485	330	120	

.***p<0.001.



Şekil 4.17. II. deney grubu *D.simulans* populasyonların açlık direnci ortalamaları ve $\pm$ %95 güven aralıkları.

Kendileşmemiş soyhatlarından oluşan *D.simulans* populasyonları birbirleriyle aynı açlık direnci cevabına sahiptirler. Bunun yanında varyans analizi sonuçlarından anlaşıldığı üzere açlık direnci açısından esas önemli fark soyhatları açısından ortaya çıkmaktadır.

4.3.9. II. Deney Grubu *D.simulans* Türünün Açlık Direnci Açısından Soyhatları Bağlamında Populasyon İçi Değişkenliklerinin İncelenmesi

Her ne kadar *D.simulans* türü populasyonları açlık direnci cevaplarına ilişkin değişkenlik göstermese de varyans analizi tablosu soyhatları arası önemli farklara işaret etmiştir. Her bir populasyon kendi içinde incelendiğinde Adana populasyonu soyhatlarının aralarında fark göstermedikleri bununla birlikte Horzum, Saimbeyli ve Tufanbeyli populasyonlarının kendi içlerinde en az bir soyhattının diğerlerinden farklı olduğu ortaya çıkmaktadır.

Populasyonların kendi içlerinde soyhatları açısından incelendikleri ANOVA sonuçları Çizelge 4.52’de verilmiştir.

Çizelge 4.52. II. deney grubu *D.simulans* populasyon içi açlık direnci ANOVA sonuçları.

Populasyon		Kareler Toplamı	Serbestlik derecesi	Ortalama Kare	F
Adana	Soyhattı	137,6	3	45,9	0,411
	Hata	9255,4	83	111,5	
Horzum	Soyhattı	4459,9	5	892	7,085***
	Hata	14855,3	118	125,9	
Saimbeyli	Soyhattı	4080,4	4	1020,1	9,576***
	Hata	10226,8	96	106,5	
Tufanbeyli	Soyhattı	1533,4	2	766,7	4,915*
	Hata	5147,8	33	156	

.***p<0.001.

4.3.10. Açlık Direnci Açısından II. Deney Grubu Türler Arası Karşılaştırma Sonuçları

Her iki türe ait istatistik veriler ve ANOVA sonuçları sırasıyla Çizelge. 4.53 ve 4.54'de verilmiştir. II. deney grubuna ait ve üçüncü jenerasyonda deneyleri gerçekleştirilen iki sibling tür populasyonları açısından değerlendirildiklerinde I. deney grubu sonuçlarında olduğu gibi *D.simulans* sibling türü *D.melanogaster*'e göre daha dirençli görünmektedir. Ancak sibling türler arasındaki fark birbirine daha yakındır. Açlık direnci cevapları açısından sayısal olarak birbirine yakın ortalamalara sahip olmalarına rağmen ANOVA sonuçları yine de sibling türler birbirinden farklı olduklarına işaret etmektedir.

Çizelge 4.53. II. deney grubu *D.melanogaster* ve *D.simulans* türlerinin açlık direnci cevaplarına ait tanımsal istatistik veriler.

Tür	N	AD(Saat)±S.H.	Varyasyon Katsayısı(%)
<i>D.melanogaster</i>	474	69,21±0,57	17,8
<i>D.simulans</i>	348	71,86±0,65	16,7

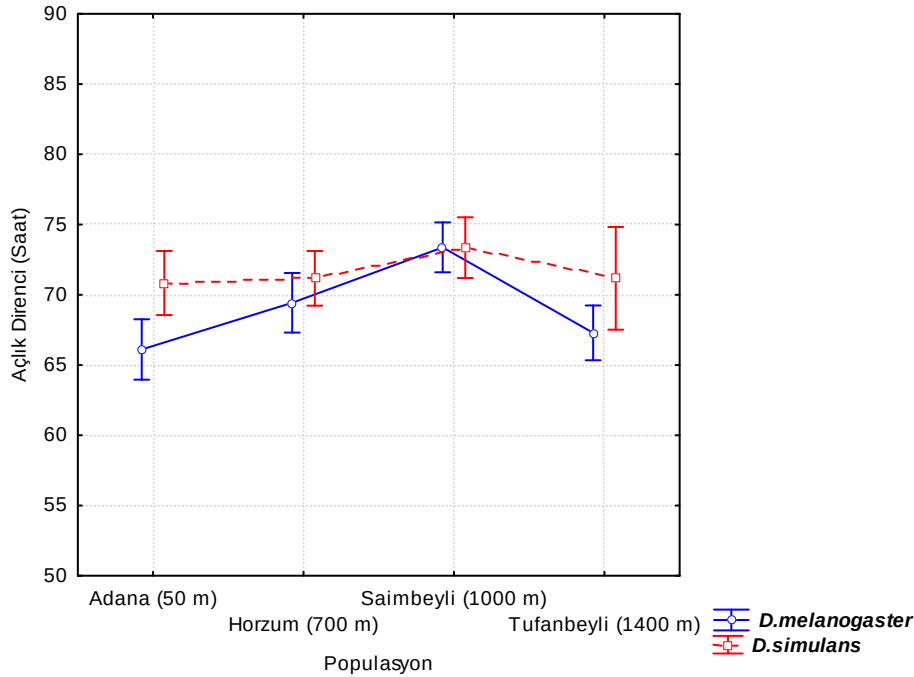
AD:Açlık Direnci Ortalamaları N: Örneklem Sayısı S.H.:Standart Hata

Çizelge 4.54. II. deney grubu *D.melanogaster* ve *D.simulans* türlerinin açlık direnci cevaplarının karşılaştırıldığı ANOVA sonuçları.

	Kareler Toplamı	Serbestlik Derecesi	Ortalama Kare	F
Tür	1092	1	1092	9,39**
Populasyon	2866	3	955	8,22***
Soyhattı(Tür*Populasyon)	26141	31	843	7,25***
Tür*Populasyon	659	3	220	1,89
Hata	91053	783	116	

p<0.01. *p<0.001.

Varyans analizi tablosunda görüldüğü gibi Tür*Populasyon etkileşimi istatistiksel olarak önemsizdir. Şekil 4.18'de her iki tür için de populasyonların aynı örüntüyü sergiledikleri, Saimbeyli populasyonunun iki sibling tür için de en yüksek açlık direncine sahip olduğunu, diğer populasyonların da Saimbeyli populasyonundan önemli derecede farklı oldukları görülmektedir.



Şekil 4.18. Her iki türün II. deney grubuna ait populasyonlarına ait açlık direnci ortalamaları ve %95 güven aralıkları.

4.4. Susuzluk Direnci Açısından Tür İçi ve Türler Arası Karşılaştırma Sonuçları

4.4.1. II. Deney Grubu *D.melanogaster* Populasyonlarının Susuzluk Dirençlerine İlişkin İstatistiksel Veriler ve Bulgular

II. deney grubuna ait *D.melanogaster* populasyonları susuzluk direncine verdikleri cevaplar açısından değerlendirilmiştir. Populasyonlara ilişkin tanımsal istatistikler ve populasyonlar arası değişkenliklere ait ANOVA sonuçları sırasıyla Çizelge 4.55 ve 4.56'da verilmiştir.

Çizelge 4.55. II. deney grubu *D.melanogaster* populasyonlarının susuzluk direnci tanımsal istatistik verileri.

Populasyon	N	SD(saat)±S.H.	Varyasyon Katsayısı(%)
Adana	110	20,17±0,27	14,1
Horzum	74	19,88±0,35	15,1
Saimbeyli	158	21,59±0,25	14,5
Tufanbeyli	97	20,41±0,32	15,5

SD:Susuzluk Direnci Ortalamaları N: Örneklem Sayısı St.H.:Standart Hata

Çizelge 4.56. II. deney grubu *D.melanogaster* populasyonlarının susuzluk direnci ANOVA sonuçları.

	Kareler Toplamı	Serbestlik Derecesi	Ortalama Kare	F
Populasyon	223,4	3	74,5	9,68***
Soyhattı(Populasyon)	815,3	15	54,4	7,07***
Hata	3230,1	420	7,7	

.***p<0.001.

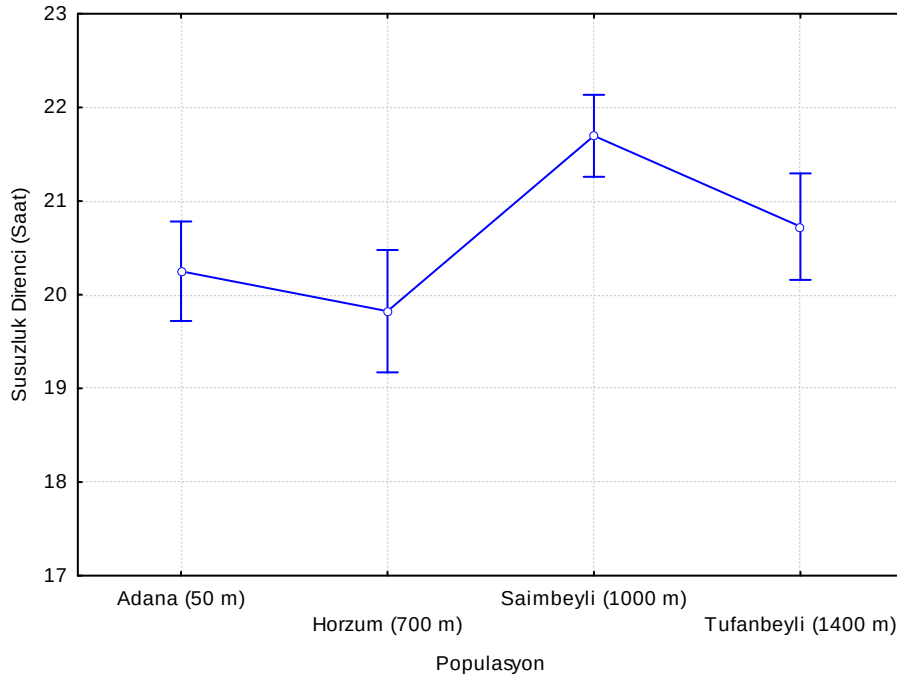
Populasyonlara ait susuzluk direnci ortalamalarının sayısal olarak birbirine oldukça yakın olduğu tespit edilmiştir (Çizelge 4.55). Buna karşın varyans analizi sonuçları populasyonlar arasında istatistiksel olarak anlamlı farklılıkların olduğunu göstermektedir. Bu farklılığın temelini Saimbeyli populasyonu oluşturmaktadır ve yapılan *post hoc* testleri bu populasyonun deneyde yer alan diğer üç populasyondan da önemli derecede farklı olduğunu ortaya koymuştur (Çizelge 4.57). Ayrıca

D.melanogaster populasyonlarının susuzluk direncine verdikleri cevaplar grafik üzerinde de Şekil 4.19'de gösterilmiştir.

Çizelge 4.57. Susuzluk direnci açısından II. deney grubu *D.melanogaster* populasyonlarının karşılaştırıldığı Bonferroni *post hoc* testi sonuçları (rakamlar p değerlerini göstermektedir).

Populasyon	Adana	Horzum	Saimbeyli	Tufanbeyli
Adana		1,0	<0,001***	1,0
Horzum	1,0		<0,001***	1,0
Saimbeyli	<0,001**	<0,001***		<0,01**
Tufanbeyli	1,0	1,0	<0,01**	

Susuzluk direncine ilişkin elde edilen bu veriler açlık direncinde olduğu gibi belli kademeli bir rakımsal örüntü sergilemekten uzaktır. Ancak en yüksek rakımdan elde edilen iki populasyon (Saimbeyli-Tufanbeyli) düşük rakım kökenli iki populusyona göre sayısal olarak az da olsa susuzluk direnci açısından görece olarak daha dirençli görünmektedir.



Şekil 4.19. II. deney grubu *D.melanogaster* populasyonların susuzluk direnci ortalamaları ve $\pm$ %95 güven aralıkları.

4.4.2. II. Deney Grubuna Ait *D.simulans* Populasyonlarının Susuzluk Dirençlerine İlişkin İstatistiksel Veriler ve Bulgular

II. deney gruna ait *D.simulans* populasyonlarının susuzluk direncine verdikleri cevaplar değerlendirilmiş ve populasyonlara ilişkin tanımsal istatistikler ve populasyonlar arası değişkenliklere ait ANOVA sonuçları sırasıyla Çizelge 4.58 ve 4.59'da verilmiştir.

Çizelge 4.58. II. deney grubu *D.simulans* populasyonlarının susuzluk direnci tanımsal istatistik verileri.

Populasyon	N	SD(saat)±St.H.	Varyasyon Katsayısı(%)
Adana	65	17,09±0,30	14,3
Horzum	103	14,84±0,25	17,1
Saimbeyli	86	16,96±0,29	16
Tufanbeyli	54	16,74±0,33	14,5

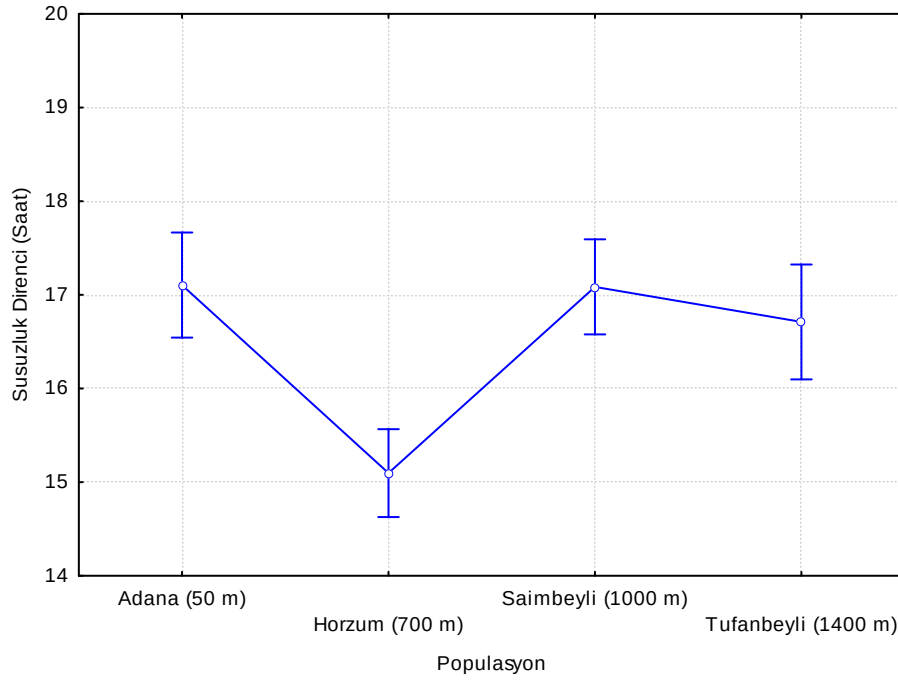
SD:Susuzluk Direnci Ortalamaları N:Örnekleme Sayısı St.H.:Standart Hata

Çizelge 4.59. II. deney grubu *D.simulans* populasyonlarının susuzluk direnci ANOVA sonuçları.

	Kareler Toplamı	Serbestlik Derecesi	Ortalama Kare	F
Populasyon	230,6	3	76,9	14,68***
Soyhattı(Populasyon)	442,6	11	40,2	7,68***
Hata	1534,3	293	5,2	

.***p<0.001.

Çizelge 4.58. de görüldüğü üzere populasyonlara ait susuzluk direnci ortalamalarının sayısal değerleri birbirine oldukça yakındır. Bunun yanında varyans analizi sonuçları populasyonlar arasında istatistiksel olarak önemli farklılıkların olduğunu göstermektedir. Yapılan *post hoc* testleri bu farklılığın temelini Horzum populasyonu olduğunu göstermektedir. (Çizelge 4.59). Ayrıca *D.simulans* populasyonlarının susuzluk direncine verdikleri cevaplar grafik üzerinde de Şekil 4.20'da gösterilmiştir.



Şekil 4.20. II. deney grubuna ait *D.simulans* populasyonların susuzluk direnci ortalamaları ve $\pm$ %95 güven aralıkları.

4.4.3. Susuzluk Direnci Açısından II. Deney Grubu Türler Arası Karşılaştırma Sonuçları

Sibling türler olan *D.melanogaster* ve *Disimulans* susuzluk direncine verdikleri cevaplar açısından ele alındıklarında *D.melanogaster*'in çok açık bir şekilde susuzluğa daha dirençli olduğu görülmektedir. Sibling türlerin susuzluk direnci ortalamaları, ortalamaların standart hata ve sapmaları ile örneklem sayılarının verildiği tanımsal istatistik verileri Çizelge 4.60'da verilmiştir. Tür, populasyon, soyhattı değişkenliğinin ve Tür-Populasyon etkileşimlerinin araştırıldığı varyans analizi sonuçları da Çizelge 4.61'de verilmiştir.

Çizelge 4.60. II. deney grubu *D.melanogaster* ve *D.simulans* türlerinin susuzluk direnci cevaplarına ait tanımsal istatistik veriler.

Tür	N	SD(Saat) $\pm$ S.H.	Varyasyon Katsayısı(%)
<i>D.melanogaster</i>	439	20,68 $\pm$ 0,15	15,1
<i>D.simulans</i>	308	16,24 $\pm$ 0,16	16,8

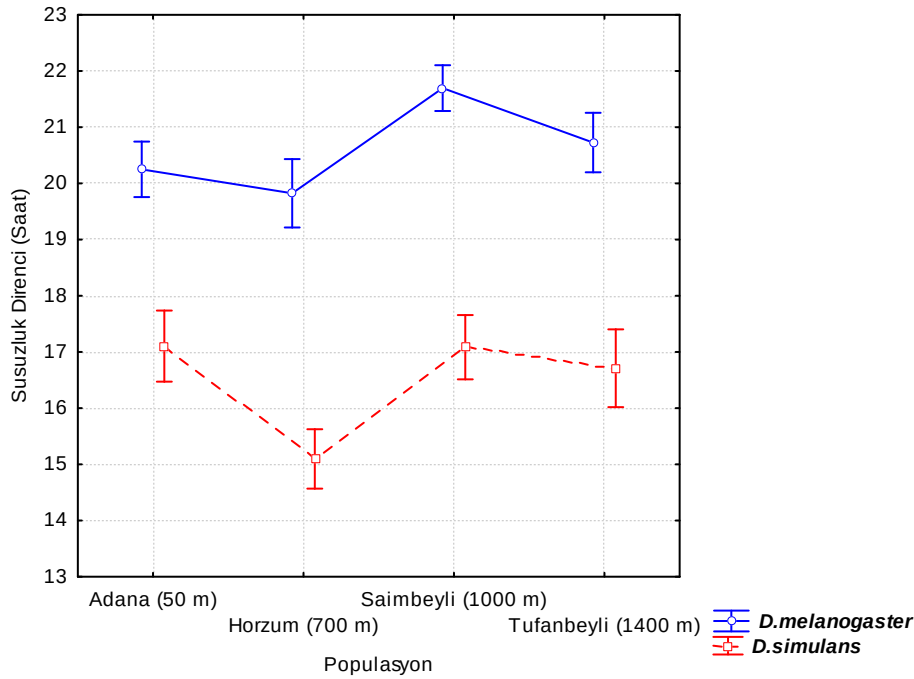
SD:Susuzluk Direnci Ortalamaları N: Örneklem Sayısı St.H.:Standart Hata

Çizelge 4.61. II. deney grubu *D.melanogaster* ve *D.simulans* türlerinin susuzluk direnci cevaplarının karşılaştırıldığı ANOVA sonuçları.

	Kareler Toplamı	Serbestlik Derecesi	Ortalama Kare	F
Tür	2788,7	1	2788,7	417,33***
Populasyon	345,5	3	115,2	17,24***
Soyhattı(Tür*Populasyon)	1257,9	26	48,4	7,24***
Tür*Populasyon	65,2	3	21,7	3,25*
Hata	4764,4	713	6,7	

*p<0.05. ***p<0.001.

Varyans analizi sonuçları açık bir şekilde susuzluk direnci açısından türler arasında istatistiksel olarak çok yüksek bir fark olduğuna işaret etmektedir. Bunun yanı sıra populasyonlar ve soyhatları arası farklılıklar da yüksek anlamlılık derecesindedir. ANOVA sonuçları içerisinde görülen Tür-Populasyon etkileşimi istatistiksel olarak anlamlıdır. Bu etkileşim her türe ait populasyonların susuzluğa verdikleri cevap açısından farklı bir örüntü sergilemelerinden kaynaklanmaktadır (Şekil 4.21).



Şekil 4.21. Her iki türün II. deney grubundaki populasyonlarına ait susuzluk direnci ortalamaları ve %95 güven aralıkları.

Her ne kadar ilk bakışta her iki türün populasyonlarının da benzer bir yapı gösterdikleri düşünülse de *D.melanogaster* türünde Saimbeyli populasyonunun en yüksek *D.simulans* türünde ise Horzum populasyonunun en düşük dirence sahip olmaları tür-populasyon etkileşiminin anlamlı çıkmasını açıklamakta ve türlerin ortaya koyduğu benzer yapıyı bozmaktadır. Bunun yanında rakımsal farklılık temelinde oluşturulan populasyonların susuzluk direnci açısından klinal bir değişkenlik oluşturmadıkları, daha çok susuzluk stresi açısından türe ve populasyonların çevresel ve genetik arka planlarına bağlı olduğu düşünülebilecek dalgalı bir yapı sergiledikleri söylenebilir.

4.5. Kantitatif Özelliklerin Varyasyon Katsayıları ve Özellikler Arası İlişkiler

Bulgularda bu bölüme kadar her bir kantitatif özellik ayrı ayrı tür içi ve türler arası analizleri yapılarak değerlendirilmiş, her bir kantitatif özelliğin tür ve populasyon seviyesindeki değişkenlikleri ifade edilmiştir. Elde edilen bütün bu bulguların yanı sıra kantitatif özelliklerin sergiledikleri varyasyon seviyeleri arasında karşılaştırma yapabilmek amacıyla her bir özellik için populasyon ve tür seviyesinde varyasyon katsayıları elde edilmiştir. Varyasyon katsayısı, formül gereği özellik ortalamasıyla standardize edilmiş olduğu ve herhangi bir ölçü birimine sahip olmadığı için, aynı biyolojik örneklem içinde farklı özelliklerin gösterdikleri varyasyon seviyelerinin karşılaştırılması için uygun bir yöntemdir. I. ve II. gruplarına ait örneklerin tür ve populasyonlarına ait varyasyon katsayıları Çizelge 4.62’de verilmiştir.

Çizelge 4.62. İncelenen üç kantitatif özelliğe ait varyasyon katsayılarının(%) tür ve populasyon seviyesinde aldıkları değerler.

Deney Grubu	Tür	Populasyon	SKU	AD	SD
I. Deney Grubu	<i>D.melanogaster</i>		25,9	21,4	
		Adana	25,0	20,2	
		Düzağaç	22,4	17,8	
		Saimbeyli	20,8	22,7	
		Tufanbeyli	24,8	20,3	
	<i>D.simulans</i>		20,4	20,3	
		Adana	25,6	18,8	
		Düzağaç	15,3	19,1	
		Saimbeyli	19,0	22,9	
		Tufanbeyli	18,0	19,2	
II. Deney Grubu	<i>D.melanogaster</i>		25,3	17,8	15,1
		Adana	22,7	17,1	14,1
		Horzum	21,8	18,2	15,1
		Saimbeyli	25,1	17,3	14,5
		Tufanbeyli	25,1	16,5	15,5
	<i>D.simulans</i>		28,2	16,7	16,8
		Adana	26,6	14,8	14,3
		Horzum	28,6	17,6	17,1
		Saimbeyli	28,2	16,2	16,0
		Tufanbeyli	25,0	19,1	14,5

SKU: Soğuk Komadan Uyanma AD: Açlık Direnci SD: Susuzluk Direnci

Kantitatif özelliklere ait varyasyon katsayıları I. deney grupları türler açısından incelendiğinde soğuk komasından uyanma süreleri ve açlık direnci arasında kayda değer bir değişkenlik farkı göze çarpmamaktadır. *D.melanogaster* türü soğuk komasından uyanma süreleri açısından açlık direncine göre nispeten daha yüksek bir değişkenlik göstermekte (% 4,5 daha yüksek), *D.simulans* türü açısından ise her iki özellikte aynı değişkenlik düzeyine sahiptir (% 20,4-%20,3). Her iki tür populasyonları seviyesinde incelendiğinde soğuk toleransı ve açlık direnci arasındaki değişkenlik farkının ve yüksek değişkenliğe sahip olma yönünün populasyondan popülasyona değiştiği görülmektedir. Her iki türde de Saimbeyli popülasyonu açlık direnci açısından soğuk komasından uyanma süresine göre daha yüksek değişkenliğe

sahiptir. Bununla birlikte *D.simulans* Düzağaç popülasyonunda da aynı durum görülmekte, bunun dışında kalan diğer tüm popülasyonlarda soğuk komasından uyanma süreleri açlık direncine göre düşük bir düzeyde de olsa daha yüksek değişkenlik göstermektedir.

II. deney grubuyla gerçekleştirilen deneylerin sonuçlarına göre ise her bir özelliğe ait varyasyon katsayısı daha farklı bir örüntü göstermektedir. Hiçbir istisnası olmaksızın her iki sibling türde de tüm popülasyonlar soğuk komasından uyanma süreleri açısından hem açlık direncine hem de susuzluk direncine göre çok daha yüksek değişkenlik göstermektedir ve soğuk komasından uyanma süreleri karşılaştırıldığında *D.simulans* türünün sibling türü *D.melanogaster*'e göre daha yüksek varyasyon katsayısına sahip olduğu görülmektedir. Açlık direnci ve susuzluk direnci varyasyon katsayıları açısından ise kayda değer bir farklılık görülmemektedir.

4.6 I. Deney Grubu Popülasyonlarının Soğuk Komasından Uyanma Süreleri ve Açlık Direnci İçin Hesaplanan Dar Anlamlı Kalıtsallıklar, Genetik Varyasyon Katsayıları ve Bu İki Kantitatif Özellik Arasındaki Genetik İlişki

Sibling türlerin popülasyonlarına ait soğuktan uyanma süreleri ve açlık direncine ait dar anlamlı kalıtsallık geçerleri, genetik varyasyon katsayıları ve her iki kantitatif özellik arasındaki genetik korelasyon değerleri Çizelge 4.63'de verilmiştir.

Çizelge 4.63. Açlık direnci ve soğuk toleransına ilişkin kalıtsallık, genetik varyasyon katsayısı ve genetik korelasyon katsayısı.

Tür	Populasyon	Soğuk Komasından Uyanma Süreleri		Açlık Direnci		Genetik Korelasyon Katsayısı
		h^2	GVK	h^2	GVK	R
<i>D.melanogaster</i>	Adana	0,232	12,03	0,089	5,63	0,05
	Düzağaç	0,157	8,89	0,056	4,24	0,10
	Saimbeyli	0,155	7,39	0,126	4,96	0,10
	Tufanbeyli	0,033	4,52	0,073	6,07	0,15
	<i>D.melanogaster</i>	0,144	8,21	0,086	5,23	0,10
<i>D.simulans</i>	Adana	0,459	16,93	0,024	2,92	0,01
	Düzağaç	0,174	6,38	0,034	3,52	0,15
	Saimbeyli	0,046	4,07	0,132	8,29	0,13
	Tufanbeyli	0,277	9,65	0,086	5,75	0,15
	<i>D.simulans</i>	0,239	9,26	0,069	5,12	0,11

h^2 : Dar anlamlı kalıtsallık GVK:Genetik Varyasyon Katsayısı

Tüm kalıtsallık değerleri 0-1 arasında olduğundan dolayı anlamlıdır. Burada hesaplanan dar anlamlı kalıtsallık sonuçları birikimsel genetik varyasyonun toplam fenotipik varyansa olan oranıdır ve iki kantitatif özelliğin fenotipine katkıda bulunan birikimsel genetik etkinin ne ölçüde gerçekleştiği tahminlenmeye çalışılmıştır.

Her iki kantitatif özelliğe ait dar anlamlı kalıtsallık değerlerinin tür ortalamaları değerlendirildiğinde birikimsel genetik varyansın soğuk komasından uyanma süreleri ve açlık direncinde, stresle ilişkili kantitatif özelliklerden beklendiği üzere oldukça düşük bulunmuştur. Bununla birlikte soğuk komasından uyanma sürelerine ilişkin dar anlamlı kalıtsallığın her iki türde de açlık direncine göre daha yüksek olduğu görülmektedir.

Soğuk komasından uyanma süreleri için hesaplanan dar anlamlı kalıtsallık değerleri populasyonlar arasında her iki türde de önemli varyasyon göstermektedir. Her ne kadar *D.simulans* Tufanbeyli populasyonu dışında h^2 değerlerinin düşük rakıma ait populasyondan yüksek rakımlı populusyona doğru azaldığı görölse de, seçilimin üzerinde işleyeceđi genetik değışkenlik oranının Adana populusyonunda çok yüksek olduğunu ihtiyatla söylemek gerekir. Kendileşmiş soyhatlarının laboratuvar da maruz kalmış olabilecekleri seçim, soyhatlarının devamının sağlanması sırasında ortaya çıkabilecek genetik sürüklenme, dar anlamlı kalıtsallığın hesaplanmasında düşük sayıda soyhattı kullanılması elde edilen sonuçları etkilemiş olabilir. Buna karşın ayrıca hesaplanan genetik varyasyon katsayıları da Adana populusyonunun diğer populusyonlara göre seçilimin üzerinde işleyebileceđi daha yüksek bir katsayıya sahip olduğuna işaret etmektedir.

Açlık direnci bakımından populusyonların barındırdığı birikimsel genetik varyansın ise oldukça düşük olduğu ve populusyonlar arasında çok az değışkenlik gösterdiği görölmektedir.

Her iki türde açlık direnci ve soğuk komasından uyanma süreleri arasında genetik ilişki olup olmadığının anlaşılması için iki kantitatif genetik özelliğın genetik korelasyon katsayıları hesaplanmıştır (Çizelge 4.62). Elde edilen genetik korelasyon katsayıları çok düşüktür ve 0.01 ile 0.15 arasında değışmektedir. Bu sonuçlar her iki özelliğın genetik temelleri anlamında büyük oranda birbirinden bağımsız arkaplanlarının olduğunu ve maruz kalacakları seçilimsel etkenlerin de farklı olabileceğini düşündürmektedir.

5. TARTIŞMA

Önemli rakımsal farklılıklar kısa mesafelerde gerçekleşebileceğinden dolayı, aynı mesafe ölçeğinde gerçekleşecek enlemsel değişikliklerle karşılaştırıldığında çok daha büyük çevresel değişikliklerin ortaya çıktığı görülebilmektedir. Kısa mesafe aralıklarında bulunan ancak aralarında önemli yükseklik farkı bulunan iki bölge arasında da özellikle sıcaklık gibi çevresel koşullarda çok büyük değişiklikler meydana gelebilmektedir (Baur and Raboud, 1988). Böyle önemli derecede bir sıcaklık farkının görülebileceği rakımsal değişim ölçeğinde gen akışının devam etmesi, benzer enlemsel bir değişim ölçeğinde meydana gelecek gen akışından çok daha olasıdır (Blanckenhorn, 1997). Rakımsal değişime bağlı olarak ortaya çıkan genetik farklılık, kurucu etkisi gibi adaptif olmayan süreçlerden ziyade doğal seçilime izafe edilebilir. Örneğin verilen kısa mesafe aralığında meydana gelen rakımsal değişim bağlamında sıcaklık oldukça kuvvetli bir seçim ajanı olabilmektedir. Buna karşın *Drosophila*'da enlemsel değişimler rakımsal değişimlere göre çok daha fazla çalışılmıştır.

Bu çalışmada, Akdeniz bölgesinde önemli rakımsal farklılıklara sahip ve farklı ortalama sıcaklıklara sahip (Çizelge 3.1) dört ayrı lokaliteden örneklenen *D.melanogaster* ve sibling türü *D.simulans*'ta vücut büyüklüğü değişkenliği ve bu organizmaların çevresel stres faktörleri olarak bilinen soğuk toleransı, açlık direnci ve susuzluk direncine verdikleri cevaplar iki ayrı yılda gerçekleştirilen arazilerde toplanan iki ayrı deney grubunda incelenmiştir.

5.1. *D.melanogaster* ve *D.simulans* Populasyonlarında Vücut Büyüklüğünün Rakımsal Değişkenliği

Belli rakımsal farklılıklar göz önünde bulundurularak örneklenen *D.melanogaster* ve *D.simulans* sibling türlerine ait populasyonların vücut büyüklüğü değişkenlikleri türler ve populasyonlar arasında önemli farklılıkları ortaya koymaktadır. Laboratuvar soylarının atası olan araziden getirilen bireylerin kullanıldığı ölçümler sonucunda her iki tür açısından da populasyonlar arasında önemli farklar tespit edilmiştir (Çizelge 4.1) ve her iki türün de rakımsal değişkenlik bağlamında bir klin oluşturdıkları görülmektedir. Düşük rakımdan yüksekliklere doğru çıkıldıkça populasyonların vücut büyüklüğü ortalamalarının arttığı görülmektedir. Ancak her iki tür açısından da vücut büyüklüğü farklılıklarının sadece en düşük ve en yüksek rakımlı populasyonlar

arasında istatistiksel olarak anlamlı olması oldukça dikkat çekicidir (Çizelge 4.5 ve 4.8).

Bugüne kadar *Drosophila*'da klinal değişimler perspektifinde incelenen vücut büyüklüğü değişkenliğine ait çalışmaların tamamına yakını enlemsel klinler üzerinden gerçekleştirilmiştir. Enlemsel klinler bağlamında yapılan bu çalışmalarda *Drosophila* vücut büyüklüğünün sıcak bölgelerden soğuk bölgelere doğru artış gösterdiği bulunmuştur (James et al., 1997; Azevedo et al., 1998; Loeschcke et al., 2000; Gilchrist et al., 2004; Arthur et al., 2008; Liefting et al., 2009; Kennington et al., 2010; McKechnie et al., 2010). Bütün bu çalışmalardan elde edilen verilere göre devamlı bir klin boyunca vücut büyüklüğünün paralel artış göstermesi, bu özelliğin termal seçim baskısı altında olduğu fikrini akla getirmektedir. Farklı kıtalarda ve farklı *Drosophila* türlerinde gerçekleştirilmiş yukarıda adı geçen çalışmalarda da benzer sonuçlara ulaşılmıştır.

Rakımsal değişkenlik bağlamında yapılan iki çalışmanın (Wayne et al., 2005; Collinge et al., 2006) sonuçları ise, aynı perspektifte gerçekleştirilen bu tez çalışmasından farklı olarak, *D.melanogaster* türünde vücut büyüklüğünün rakımsal değişime paralel bir artış ortaya koymadığını göstermektedir. Ancak bahsedilen iki çalışmanın da yapılan bu tez çalışmasından, incelenen coğrafi bölgeler açısından önemli farkları vardır. Wayne ve arkadaşları tarafından yapılan çalışma sadece 30m-120m arasında değişen yükseklikler için vücut büyüklüğü değişimini incelerken, Collinge ve arkadaşları tarafından yapılan diğer çalışmada ise yaklaşık 20°'lik enlemsel bir aralıkta 10 m ile 1296 m arasında değişen yüksekliklerden elde edilen popülasyonların vücut büyüklüğü değişimi incelenmiştir. Yine aynı çalışmanın sonuçları vücut büyüklüğü artışının enlemsel artışla paralellik gösterdiğini, ancak düşük ve yüksek rakımlar arasında benzer bir örüntü olmadığını işaret etmektedir, bununla beraber artan enlemlerde (34°K-37°K) düşük rakımdan yüksek rakıma doğru vücut büyüklüğünde artış olduğu gösterilmiştir. Kanarya Adaları'nda (28°K-19°D) yapılan diğer bir çalışmada rakımsal değişkenlik (20 m-886 m) bağlamında *D.buzzatii* ve *D.simulans* türlerinin vücut büyüklüğü değişimleri incelenmiş ve rakımsal bir kline ait herhangi bir kanıt bulunamamıştır (Bubliy and Loeschke, 2005). Bulgular kısmında bahsedildiği gibi hem *D.melanogaster* hem de *D.simulans* popülasyonlarında vücut büyüklüğünün, en yüksek rakımsal farkın olduğu (50m-1400m) popülasyonlar arasında istatistiksel olarak anlamlı bir farka sahip olduğu gösterilmiştir (Çizelge 4.5

ve Çizelge 4.8). Wayne et al., 2005 ve Collinge et al., 2006 tarafından yapılan her iki çalışmada da, coğrafi olarak düşük enlemler ve bu tez çalışması ile karşılaştırıldığında ise nispeten daha düşük rakımlar çalışılmıştır. Bu durum bize rakımsal artışa paralel bir vücut büyüklüğü klininin, hem büyük yükseklik farkları olduğunda hem de yüksek enlemlerde ortaya çıkabileceğini düşündürmektedir. Bununla birlikte rakımsal değişkenlik düzeyinde yapılmış çalışmaların azlığından dolayı daha kesin bir yorum ancak farklı coğrafi bölgelerde yapılacak daha kapsamlı çalışmalarla mümkün olabilecektir.

Bunun yanısıra, *Drosophila*'da nispeten soğuk ortamlarda gelişen sineklerin daha büyük vücutlu olduğuna dair ortaya konan hipotez konusu çok daha iyi bir şekilde çalışılmış ve belgelenmiştir (David et al., 1994; Morin et al., 1996; Petavy et al., 1997). Coğrafi varyasyon tek başına doğrudan doğal seçilime kanıt teşkil etmeyebilir; sürüklenme ve gen akışı da klinal varyasyonu şekillendiren etkenler olabilirler. Buna rağmen bir çok farklı kıtada yapılan değişik çalışmalarda ortaya çıkan benzer vücut büyüklüğü klinlerinde vücut büyüklüğünün aynı yönde (soğuk bölgelere doğru artarak) değişim göstermesi (James et al., 1995; van't Land et al., 1999) ve laboratuvar ortamında yüksek sıcaklıklara maruz bırakılan popülasyonların vücut büyüklüklerinin azalması, sıcaklık adaptasyonun en azından kısmen de olsa görülen klinal varyasyondan sorumlu olabileceğini düşündürmektedir (Loeschke et al., 2000). Vücut büyüklüğünün uzun zamandır uyum gücü bileşenleriyle kuvvetli bir ilişki içinde olduğu (Roff, 1992) ve *D.melanogaster*'le laboratuvar ortamında gerçekleştirilen bir çok çalışmaya göre de dişi feküditisi (Robertson, 1957), erkek eşleşme başarısı (Ewing, 1961) ve ergin ömür uzunluğuyla (Partridge and Fowler, 1992) vücut büyüklüğünün pozitif korelasyon gösterdiği bilinmektedir. Bundan dolayı düşük sıcaklıklarda büyük vücutlu olmak uyum gücü açısından bir avantaj sağlıyorsa ergin vücut büyüklüğü termal seçilimin hedefi olabilir. Diğer dipter türleriyle yapılan çalışmalarda bu hipotezi destekleyen önemli kanıtlar bulunmuş olsa da (Günay et al., 2011), *Drosophila* açısından bu hipotezi destekleyecek doğrudan kanıtlar çok azdır (James et al., 1995). Buna karşın son yıllarda moleküler genetik verilerle desteklenen çalışmalar kademeli çevresel değişimlerin morfolojik karakterler üzerindeki etkisini açıklamada önemli bir destek oluşturmaktadır. Yaklaşık 2000 km'lik bir kesit boyunca onbir farklı enlemsel lokaliteden örneklenen *D.melanogaster* popülasyonlarıyla yapılan bir çalışma , enlemsel kademeli değişimlerin moleküler varyasyonla karşılaştırıldığında

morfolojik varyasyon üzerinde daha büyük etkisinin olduğunu göstermiş, dolayısıyla mevcut morfolojik varyasyonun sadece populasyonların evrimsel tarihine ve yapılanmasına bağlı olarak ortaya çıkabilecek olan moleküler varyasyonla korelasyon göstermeden, seçim yoluyla şekillenebileceğini söylemektedir(Gockel et al., 2001).

Bu tez çalışmasında elde edilen ve her iki tür açısından da vücut büyüklüğünü tahmin etmede kullanılan kanat büyüklüğüne ait bulgular değerlendirildiğinde en önemli çevresel değişkenlerden olan sıcaklığın, rakımsal ölçekte ortaya çıkan vücut büyüklüğü klinini açıklamak için en kuvvetli aday olduğu söylenebilir. Her ne kadar populasyonların sahip oldukları moleküler genetik varyasyon hakkında bilgimiz olmasa da her iki tür için de aynı klinal varyasyonun görülmesi çevresel sıcaklık etkeninin en önemli çevresel stres faktörlerinden biri olduğunu düşündürmektedir. Aynı zamanda bu çalışmada elde edilen sonuçlar, iki sibling türün sergiledikleri vücut büyüklüğü değişkenliğinin rakımsal değişkenlikle paralellik gösterdiğini ortaya koyan ilk çalışma olması bakımından oldukça önemlidir. Elde edilen sonuçlar kısa ölçekte meydana gelen keskin çevresel değişimlerin büyük ölçekte incelenen enlemsel klinlerdeki benzer bir şekilde *Drosophila*'da vücut büyüklüğü klini oluşturduğuna kuvvetle işaret etmektedir.

5.2. *D.melanogaster* ve *D.simulans* Populasyonlarında Çevresel Stres Faktörlerine Verilen Cevabın Değişkenliği

Ekstrem çevresel koşullar ve bu koşullar altında ortaya çıkan stres faktörleri organizmaların fizyolojik özellikleri üzerinde olduğu kadar, yaşam öyküsü özellikleri üzerinde de çok önemli olumsuz etkiler gösterebilmektedir. Stres bir organizmanın uyum gücünü azaltacak her hangi bir çevresel faktör olabilir. Bundan dolayı, tanım gereği çevresel stres doğal seçilimin en önemli kaynaklarından (Rion and Kawecki, 2007). Türlerin ekolojik adaptasyonları ve dağılımlarının anlaşılmasında böyle stres oluşturabilecek koşulların analizi büyük önem taşımaktadır. (Hoffman and Parsons, 1991,1997; Bijlsma and Loeschcke, 1997).

Belirli coğrafi örüntülerin uyum başarısı üzerine etkileri anlaşıldığında ve bununla beraber çevresel koşullarla yakın ilişkili kantitatif özellikler ve bu özelliklerle ilintili genler belirlendiğinde, seçim açısından güçlü kanıtlar elde etmek için klinal varyasyon oldukça elverişli bir araçtır (Arthur et al., 2008). Enlemsel ve rakımsal klinlerin özellikle sıcaklık farklılıkları, besin kaynakları, nem ve su kaynakları

aısından nemli deęiřkenlikler barındırdıęı bilinmektedir (Hoffman et al., 2003; Sarup et al., 2009).

Bu tez alıřmasında da rakımsal deęiřkenlik gsteren bir kesitte sıcaklık, besin kaynakları, nem ve su kaynaklarında meydana gelecek deęiřikliklerin ortaya ıkaracaęı stres faktrlerinin ve bu faktrlerin populusyonlar arasında yaratabileceęi farklılıklar, soęuk toleransı, alık direnci ve susuzluk direnci baęlamında iki sibling trde incelenmiřtir.

Yapılan bu alıřmada *D.melanogaster* ve *D.simulans* trlerinde rakımsal deęiřkenlik gsteren bir kesit boyunca rneklenen populusyonlarla gerekleřtirilen soęuk toleransı deneylerinin sonuları, klinal perspektif aısından deęerlendirildięinde deneylerde kullanılan soyhatlarının kendileřmiř ve kendileřmemiř olmalarına gre farklılık gstermektedir. Kendileřmiř soyhatlarıyla gerekleřtirilen deneyin sonularına gre, her iki tr arasında grlen en nemli bulgu *D.melanogaster*'in soęuk komasından *D.simulans*'a gre yaklařık iki kat daha hızlı uyanmasıdır (izelge 4.23). Kendileřmiř soyhatları soęuk toleransı aısından hem *D.melanogaster*'de hem de *D.simulans*'da farklı rntler gstermektedir. *D.melanogaster* trne ait kendileřmiř populusyonlar klinal rntden tamamen uzak bir yapı sergilerken, *D.simulans* tr populusyonları soęuk direncinin dřk rakımlı blgeye doęru arttıęı bir klinal yapı sergilemektedir (řekil 4.7 ve řekil 4.8).

Bugne kadar farklı trlerle yapılmıř bir ok alıřma, soęuk toleransının soęuk blgelere doęru artıř gsterdięi klinal bir deęiřkenlięin olduęunu net bir řekilde gstermiřtir (Gibert et al., 2001; Hallas et al., 2002 Sisodia and Singh., 2010). Gibert ve arkadaşlarının yapmıř oldukları alıřma olduka geniř kapsamlı olup, toplamda 84 *Drosophila* trnn soęuk toleransları incelenmiřtir. Bahsedilen alıřmada tropik iklimde ve ılıman iklimde yařayan trlerin yanı sıra, kozmopolit trler de kullanılmıř ve sonuta ılıman iklim trlerinin soęuk komasından ok daha kısa srede uyandıkları belirtilmiřtir (Gibert et al., 2001). Bununla birlikte, birok laboratuvar populusyonları da geliřim dnemlerinde maruz bırakıldıkları farklı sıcaklıklar baęlamında reaksiyon normu perspektifinde alıřılmıř ve dřk sıcaklıkta geliřen bireylerin soęuęa daha toleranslı olduęu gsterilmiřtir (Hoffman et al., 2005; Karan and David, 2000).

Kendileşmiş soyhatlarıyla gerçekleştirdiğimiz soğuk toleransı deneyinde kullanılan tüm populasyonlar laboratuvara özgü optimum sıcaklık koşullarında tutuldukları, laboratuvarda geçirdikleri yirmi dört kuşak boyunca soyhatlarının farklı seçilimlere maruz kalmış olabilecekleri ve bunun yanısıra kuvvetli bir laboratuvar adaptasyonunun oluşmuş olabileceğinden dolayı populasyonlar arasında beklenen soğuk toleransına ilişkin örüntü ortadan kalkmış olabilir (Kimura et al., 1994; Hori and Kimura, 1998; Hoffman et al., 2001; Ayrinhac et al., 2004). Kendileşmemiş soyhatlarını kullandığımız ikinci deneye ait sonuçlar bu iddiayı doğrular niteliktedir. Üçüncü kuşakta deneye alınan her iki tür benzer bir örüntü ortaya koymuş ve köken aldıkları bölgeler itibariyle nispeten soğuk bölgeden gelen populasyonların soğuk komasından daha kısa sürede uyandıkları görülmüştür. *D.melanogaster* türü için daha açık görülmekle birlikte her iki türün de rakımsal klinal bir örüntüye sahip oldukları gösterilmiştir (Çizelge 4.11). *D.simulans* türü doğrusal olmayan bir klinal yapı sergilemektedir. Doğrusal olmayan bu klinal yapı her iki türün iklimsel faktörlerden farklı derecede etkilendiklerinin, bunun sonucunda her iki türün sıcaklık değişimine verdikleri cevapların ve türlerin geçirmiş oldukları soğuk adaptasyonlarının farklı olabileceğine işaret etmektedir (Arthur et al., 2008). Bu durumu yansıtan bir şekilde *D.melanogaster* lehine bir soğuk toleransı farkı görülmektedir. Her iki tür arasında görülen farklılıklara rağmen yükseklik değişimine bağlı olarak bir soğuk toleransı klini açıkça görülmektedir. Bu tez çalışmasının sonuçları da, çoğunluğu enlemsel değişim perspektifinde yapılmış olan diğer çalışmaların sonuçlarıyla uyumludur. Ancak bu çalışmalar farklı *Drosophila* türleriyle gerçekleştirilmiştir (Ohtsu et al., 1998; Goto and Kimura, 1998; Kenny et al., 2008). Bunun yanında yine farklı türlerle rakımsal klinal varyasyon bağlamında yapılan çalışmalarda da benzer sonuçlar bulunmuştur (Bridle et al., 2009). Bahsedilen çalışmalar aynı sonuçlara işaret etmekle birlikte Avustralya, Güney Amerika, Hindistan gibi çok farklı coğrafi bölgelerde gerçekleştirilmiştir. Coğrafi farklılıklara karşın aynı sonuçların elde edilmesi, çevresel değişikliklerin ortaya çıkardığı soğuk stresinin tüm coğrafyalar için benzer olduğu fikrini ortaya koymaktadır.

Sürekli olarak soğuğa maruz kalmanın *D.melanogaster*'de yavrudöl sayısı ve kalitesini etkilediği de çok açık bir şekilde ortaya konulmuştur (MacAlpine et al., 2011). Her ne kadar tek bir populasyonla gerçekleştirilmiş bir çalışma olsa da, bu bulgu soğuk komasının uyum gücü ile yakın ilişkili ve seçilime açık bir özellik

olduğunu göstermektedir. Ancak klinal bir kesitte soğuk toleransı ve uyum gücü bileşenlerinin daha çok sayıda populasyonla ve kapsamlı bir şekilde incelenmesi gerekmektedir.

Çizelge 4.63'de gösterildiği gibi kendileşmiş soyhatlarıyla gerçekleştirilen soğuk koması deneyi sonuçları üzerinden hesaplanan populasyonlara ait dar anlamlı kalıtsallık değerleri de populasyonlar arasında önemli farklılıklar göstermektedir. Özellikle her iki türde de populasyonlar sıcaklık seçiliminin üzerinde işleyebileceği oldukça yüksek birikimsel genetik varyansa sahiptir. Her ne kadar seçim baskısı altında ve çevresel değişimlerle ilişkili olan soğuk toleransı, soğuk komasından uyanma süreleri ölçülerek geniş bir şekilde çalışılmış olsa da, bu özelliğin mekanistik açıklaması tam anlamıyla bilinmemektedir. Soğuk komasının altında yatan fizyolojik, biyokimyasal, genetik süreçler bilinmeden, türler ve populasyonların sadece soğuk stresine verdikleri cevaplar değerlendirilmesi ile çevresel ve iklimsel değişimlerin açıklanması ve evrimsel süreçlerin izahı önemli ölçüde eksik olacaktır (MacMillian and Sinclair, 2011).

Hayvanlar açısından oldukça sık rastlanan çevresel stres faktörlerinden bir tanesi de besin kıtlığı ve besin kalitesinin düşüklüğüdür (Rion and Kawecki, 2012). Birçok tür periyodik olarak besin kıtlığı veya açlıkla karşı karşıya kalabilmekte ve bu çevresel stresle başa çıkmak için farklı adaptasyonlar göstermektedir (White, 1993). Buna ilaveten, besin stresine karşı verilen fizyolojik cevabın moleküler mekanizmasının hayvanlar alemi boyunca büyük ölçüde korunduğu düşünülmektedir (Tatar et al., 2003; Partridge et al., 2005). Bundan dolayı, *Drosophila* çalışmalarından elde edilecek sonuçlar sadece dipter veya böcekler için değil, hayvanların geneli için açlığa karşı oluşan adaptasyonun genetiği ve fizyolojisi hakkında ışık tutacaktır. Bugüne kadar açlık direnci fizyolojisi, plastisitesi, yaşam öyküsü özellikleriyle ilişkisi, evrimsel genetiği, ekolojik önemi gibi bir çok farklı perspektifte çalışılmıştır (Chippindale et al., 1993; Leroi et al., 1994; Borash and Ho, 2001; Kennington et al., 2001; Archer et al., 2003; Bubliy and Loeschcke, 2005).

Rakımsal değişkenlik bağlamında açlık ve susuzluk direncinin incelendiği iki önemli çalışma oldukça kayda değer ve önemli sonuçlar ortaya koymaktadır (Parkash et al., 2005; Parkash and Aggarwal, 2012). Farklı *Drosophila* türleriyle gerçekleştirilen bu çalışmaların ilkinde *Drosophila takahashii* ve *Drosophila nepalensis* türleri 219 m-

2202 m arasındaki bir yükseklik klininden örneklenirken, ikinci çalışmada *D.melanogaster* türü Batı Himalaya'larda 512 m-2500m arasında altı ayrı yükseklikten örneklenmiştir. Her iki çalışmada farklı türler kullanılmış olmasına karşın aynı sonuçlar elde edilmiştir; düşük rakımlı populasyonlar açlığa daha dirençli bulunurken, susuzluk direnci tam tersi bir ilişki içindedir.

Bu tez çalışmasından elde edilen bulgular ise açlık ve susuzluk direnci açısından benzer bir örüntü sergilemekten kısmen uzaktır. Kendileşmiş soyhatlarıyla gerçekleştirilen açlık direnci sonuçları incelendiğinde hem *D.simulans* hem de *D.melanogaster* yukarıda adı geçen çalışmalar ile (Parkash et al., 2005; Parkash and Aggarwal, 2012) kısmen benzerlik göstermekte ve her iki türde de en düşük rakımdan örneklenen Adana populasyonlarının en yüksek açlık direncine sahip olduğu ortaya koyulmuştur. Hatta *D.melanogaster* türünde en yüksek rakımdan elde edilen Tufanbeyli populasyonu da en düşük açlık direncini göstermektedir. *D.simulans* türüne ait 500m- 1400m arasında bulunan üç populasyon arasında açlık direnci açısından herhangi bir farklılık ortaya çıkmamıştır. Ancak II. araziden örneklenen ve üçüncü kuşakta deneye aldığımız her iki türe ait populasyonlarla gerçekleştirdiğimiz açlık direnci ve susuzluk direnci deneylerinin sonuçları ters bir örüntü ortaya çıkarmaktadır. Her iki türde de Adana (50m) populasyonları en düşük açlık direncine sahipken, 1000 m'den örneklenen Saimbeyli populasyonu en yüksek açlık direncini göstermektedir. Susuzluk direnci deneyi ise kendileşmiş soylarda teknik bir sebepten gerçekleştirilememiş ve sadece II. araziden örneklenen populasyonlar kullanılmıştır. Susuzluk direnci açısından da diğer çalışmalarda rakımsal değişkenlikle paralel bir şekilde susuzluk direncinin arttığına dair elde edilen sonuçlar bu tez çalışmasında elde edilen sonuçlarla uyuşmamaktadır. Susuzluk direnci her iki tür açısından da klinal bir örüntüden uzak, daha çok popülasyona ve türe özgü bir değişkenlik göstermektedir.

Rakımsal klin bağlamında yapılan ve yukarıda değinilen iki farklı çalışmanın (Parkash et al., 2005; Parkash and Aggarwal, 2012) yanı sıra enlemsel kesitte yapılan çalışma sayısı çok daha fazladır. *D.ananassae*, *D.melanogaster* ve *Zaprionus indianus* türleriyle gerçekleştirilen bir başka çalışmada ise, hem enlemsel hem de rakımsal farklılıklara sahip olan populasyonlar şeklinde örneklemeler elde edilerek, açlık ve susuzluk direnci açısından ortaya çıkan cevaplar türler arasında ve tür içinde incelenmiştir (Dev Karan et al., 1998). Ancak rakımsal değişkenliğin enlemsel

değişkenlikle pozitif korelasyon göstermesi ve rakımsal değişkenliklerin yaklaşık 15°'lik enlemsel bir kesitten elde edilmiş olmasından dolayı, çalışmada sadece enlemsel değişkenlik dikkate alınmış ve stres faktörleri enlemsel farklılıklar üzerinden değerlendirilmiştir. Bahsedilen bu çalışmaya göre sıcak bölgelere doğru gidildikçe açlık direncinin arttığı, ve susuzluk direncinin açlık direncinin tersine bir yapı oluşturduğu açıkça gösterilmektedir (Dev Karan et al.,1998). Benzer sonuçların elde edildiği diğer çalışmalar *D.kikkawai* türü için (Karan and Parkash, 1998) ve altı farklı tropik drosophilid türünde gerçekleştirilmiştir(Parkash and Munjal, 1999). 2010 yılında yayınlanan bir başka çalışmada ise Arjantin'de *D.melanogaster* türüne ait dokuz popülasyonun açlık direnci bulgularının enlemsel ya da rakımsal değişkenlikle ilişkili doğrusal bir örüntü oluşturmadığı gösterilmiştir (Goenaga et al., 2010). Ekolojik ve filogenetik olarak birbirinden çok farklı olan 23 *Drosophila* türünde her iki stres faktörünün incelendiği bir çalışma, stres direncinin evriminin açıklanmasına önemli bir katkıda bulunmuştur (Matzkin et al., 2009). Bahsedilen çalışma (Matzkin et al., 2009) *Drosophila* cinsinin üç alt cinsine (*Dorsilopha*, *Sophophora* ve *Drosophila*) ait türlerle gerçekleştirilmiş ve alt cinsler arasında *Drosophila* alt cinsi lehine olmak üzere açlık direnci açısından üç kat, susuzluk direnci açısından ise altı kat fark olduğunu göstermişlerdir. *Drosophila* alt cinsi türleri, *Sophophora* alt cinsi türleriyle karşılaştırıldığında çöl vb. gibi daha stresli çevreleri kolonize etmişlerdir. *Drosophila* alt cinsi türleri hem açlık hem de susuzluk direnci bakımından diğer iki alt cinsin türlerinden çok daha dirençlidir. Susuzluk ve açlık direnci bu alt cinsde oldukça yüksek pozitif bir korelasyon göstermektedir. Bu durum, her iki kantitatif özelliğin birbirinden farklı seçilimlere maruz kaldıklarını ve evrimsel süreçlerinin birbirinden bağımsız olduğunu gösteren bazı yapay seçim çalışmalarının (Graves et al., 1992; Passanati et al., 2004a) aksine doğada belli çevresel koşullar altında açlık ve susuzluk direnci mekanizmalarının bir arada ve aynı yönde şekillenebileceğine işaret etmektedirler (Matzkin et al., 2009).

Yukarıda bahsedilen ve açlık direncinin ekolojik bir perspektifte çalışıldığı çok sayıda çalışma, birkaç istisnası olmakla birlikte genelde aynı sonuçları göstermiş ve açlık direncinin düşük rakımlarda ve enlemlerde daha yüksek olduğuna işaret etmektedir. Bu tez kapsamında yapılan çalışmanın sonuçları ise genelin işaret etmiş olduğu örüntüye tam olarak uymamaktadır. I. deney grubuna ait ve kendileşmiş olan soyhatlarıyla gerçekleştirilen deneyin sonuçları, her iki tür açısından da en düşük

rakımlı olan Adana popülasyonunun en yüksek açlık direnci cevabını verdiğini göstermekte, hatta *D.melanogaster*'de en yüksek rakımdan örneklenen Tufanbeyli popülasyonunun da en düşük açlık direncine sahip olduğunu ortaya koymaktadır. II. deney grubunun aynı lokalitelerden örneklenen ve kendileşmemiş üçüncü kuşak soyhatlarıyla gerçekleştirilen deneyin sonuçları ise birinci deneyin sonuçlarından farklı ve tersine bir örüntüye sahiptir. Bu çatışan sonuçlar şu şekilde yorumlanabilir; açlık direnci ortamdaki besin azlığı ve kalitesiyle ilişkilidir. Buna karşın laboratuvar şartlarında tüm popülasyonlar optimum besin ortamında tutulmakta, larval gelişimler zengin besiyeri ortamında tamamlanmaktadır ve muhtemelen bu sebepten dolayı popülasyonlar arasında görülmesi beklenen genetik farklılıklar açlık direnci deneyinin sonuçlarına yansımamaktadır.

Uzun dönem kendileşmiş olan soyhatlarından oluşan popülasyonlarda ise her bir soyhattı ve popülasyon belli genetik özellikler açısından homozigotlaşmakta ve I. deneyin sonuçlarında görüldüğü gibi stres direnci açısından farklı cevapları gösterebilmektedir. Kendileşmemiş soylar ise genetik açıdan daha heterojen olduklarından dolayı popülasyonlar arası fark açık bir şekilde ortaya çıkmayabilir. Ancak bu hipotez laboratuvar koşullarında hangi popülasyonun ve hangi soyhattının ne şekilde bir laboratuvar seçilimine maruz kaldığı bilinmediğinden, soyhatlarının devamının sağlanması aşamasında kazara bir genetik sürüklenmeye sebep olunabileceği ve vücut büyüklüğü ile soğuğa gösterilen toleransın uzun dönem laboratuvar soylarında ortadan kalktığını iyi bir şekilde belgelediğimizden dolayı oldukça tartışmalı ve zayıf görünmektedir.

İkinci bir açıklama olarak, yapılmış çalışmaların birbirinden çok farklı coğrafi bölge ve ölçeklerde gerçekleştirilmiş olması ve çalışılan coğrafi bölge ölçeği aynı olsa bile, gösterdikleri sıcaklık değişimleri birbirine çok benzer olabilirken özellikle besin miktarı ve çeşitliliği çok daha büyük değişkenlikler gösterebilir. Besin kaynaklarının uygunluğu klinal bir yapı göstermemektedir (Goenaga et al., 2010). Çalışılan coğrafi bölgeler açlık direnci açısından çok farklı seviyelerde seçim baskısı oluşturabilir, dolayısıyla her bir çalışmada popülasyonların izlediği örüntü de doğal seçilimin gücü bağlamında farklılıklar gösterebilir. Bunun yanında *D.melanogaster* ve *D.simulans* kozmopolit türlerdir ve insan komensalidirler. Çok sert şartlar oluşmadığı sürece yüksek bir açlık stresiyle karşı karşıya kalmayabilirler. Zira, kişisel gözlem olarak arazi çalışmalarının gerçekleştirildiği tüm bölgelerin meyve bahçeleri açısından

birbirine yakın zenginlikte olduğunu söyleyebiliriz. Özellikle II. deney grubundan elde ettiğimiz sonuçlar ışığında yüksek rakımsal farklılıkların aynı düzeyde açlık stresi yaratmadığını, dolayısıyla populasyonlar arasında ortaya çıkan farkın tamamen populusyona özgü olduğunu söylemek daha doğru olacaktır. Ancak daha doğru yorumların yapılabilmesi için populasyonlar farklı besin ve sıcaklık ortamlarında reaksiyon normları açısından değerlendirilmelidir. Bu çalışmada açlık direnci açısından ortaya konulan bir diğer önemli bulgu da *D.simulans* türünün *D.melanogaster*'e göre daha dirençli olmasıdır. Vücut büyüklükleri açısından değerlendirildiğinde *D.melanogaster* *D.simulans*'a göre çok daha büyüktür. Bu durum vücut büyüklüğü ve açlık direnci açısından doğrudan bir ilişki olmadığını göstermektedir.

Bulgularda ortaya konduğu gibi soğuk toleransı ve açlık direnci arasında çok düşük düzeyde bir genetik korelasyon görülmektedir. Bu sonuç her iki özelliğin de farklı seçim güçleri ile şekillendirileceğine işaret etmektedir. Soğuk toleransı açısından populasyonlar rakımsal değişkenliğe paralel bir artışı ortaya koyarken aynı populasyonlar açlık direnci açısından belli bir örüntüden uzak yapı göstermektedir. Bu sonuç her iki özelliğin farklı genetik kökenleri olduğuna ve farklı evrimsel süreçlerle şekillenebileceğine işaret etmektedir.

Tüm sonuçlar bir arada değerlendirildiğinde, incelenen dört kantitatif karakter açısından da kendileşmiş ve kendileşmemiş populasyonların ortaya koyduğu değişkenlik profilleri açısından çok farklı sonuçlar elde edilmiştir. Bilhassa vücut büyüklüğü özelliğinde, çok çabuk bir şekilde gelişen laboratuvar adaptasyonu sonucu, araziden toplanıp doğrudan analizleri gerçekleştirilen atasal örneklerden farklı olarak populasyonlar arasındaki vücut büyüklüğü farkının daha birinci kuşakta ortadan kalktığı görülmektedir. Benzer bir durum soğuk toleransı açısından da gözlemlenmiştir. Her ne kadar soğuk toleransı kendileşmiş populasyonlarda birbirini takip eden kuşaklarda incelenmemiş olsa da üçüncü kuşakta deneyleri gerçekleştirilen populasyonlarla karşılaştırıldığında her iki deney grubunun sergilediği birbirinden çok farklı örüntüler, soğuk toleransının da uzun süre laboratuvar ortamında bulunan populasyonlarda, laboratuvar adaptasyonu ve laboratuvar seçiminden etkilenebileceğine işaret etmektedir. Kendileşmiş soylarla yapılacak deneylerin reaksiyon normu perspektifinde gerçekleştirilmesi, populasyonların

barındırdıkları genetik farklılıkların ortaya çıkarılması açısından daha doğru bir yöntem olacaktır.

Bu tez çalışmasında, incelenen kantitatif özellikler açısından türler arası ve tür içi önemli farklılıklar bulunmuştur. *D.melanogaster* türü *D.simulans*'a göre üç kantitatif özellik açısından üstünlük göstermektedir. *D.melanogaster*, sibling türü *D.simulans*'la karşılaştırıldığında daha büyük vücutludur, soğuk ve susuzluk stres faktörlerine de daha yüksek direnç göstermektedir. Açlık direncine verdikleri stres cevapları açısından değerlendirildiklerinde ise *D.simulans* az da olsa *D.melanogaster*'e göre daha dirençlidir.

Rakımsal değişkenlik ve bu değişkenliğin oluşturması beklenen çevresel stres faktörlerine verdikleri cevaplar incelendiğinde, her iki tür vücut büyüklüğü değişkenliği bağlamında ve sıcaklık değişimine bağlı soğuk toleransları açısından incelendiğinde, her iki özelliğin de aynı şekilde rakımsal bir klin oluşturduğu görülmektedir. Hem vücut büyüklüğü hem de soğuk direnci rakımsal artışla paralel bir biçimde artmaktadır. Soğuk bölge popülasyonları açık bir şekilde soğuğa karşı daha toleranslıdır.

Açlık direnci ve susuzluk direnci türler arası ve tür içi farklılıkları yansıtmakta ancak rakımsal değişkenliğe bağlı bir klin oluşturmamaktadır. Sıcaklık stresinin aksine rakımsal değişimin oluşturduğu coğrafi kesit, açlık ve susuzluk stresi açısından kuvvetli bir farklılığa yol açmamaktadır, daha çok türe ve popülasyona özgü değişimler göze çarpmaktadır. Aynı rakımsal kesitte stres faktörlerinin seçim gücü birbirinden çok farklıdır ve popülasyonların stres faktörlerine verdikleri cevaplar çok farklı yönlerde ortaya çıkmaktadır.

Varyasyon katsayıları ve dar anlamlı kalıtsallık değerlerinden anlaşıldığı üzere incelenen kantitatif özellikler birbirinden oldukça farklı değişkenlik düzeylerine sahiptir ve evrilebilirlik düzeyleri arasında da önemli farklılıklar vardır. Soğuk toleransı ve açlık direnci arasındaki genetik korelasyon sabiti her iki tür ve popülasyonları açısından oldukça düşüktür, bu durum her iki kantitatif özelliğin genetik yapılarının farklı olduğunu ve birbirinden bağımsız bir evrimleşme sürecine sahip olduklarına işaret etmektedir.

Bu alıřma, rakımsal farklılıklar perspektifinde drt farklı kantitatif zellięin hem *D.melanogaster* hem de *D.simulans*'ın birarada incelendięi ve soęuk toleransı, alık direnci karakterlerinin populyasyona baęlı kalıtsallıkları arasındaki farklılıęı yansıtan ilk alıřma olması aısından olduka nemlidir. Farklı coęrafi blgelerde, daha yksek populyasyon sayısı ve molekler genetik yntemlerle ileride yapılacak alıřmalar, incelenen zelliklerin daha iyi anlařılmasını saęlayacaktır.

KAYNAKLAR

- Adams, C.D., and Church, J.O., 2007, Amphibians Do Not Follow Bergmann's Rule, *Evolution*, 62-2: 413–420.
- Anderson, A.R., Collinge, J.E., Hoffmann, A.A., Kellett, M., McKechnie, S.W., 2003, Thermal tolerance trade-offs associated with the right arm of chromosome 3 and marked by the *hsr-omega* gene in *Drosophila melanogaster*, *Heredity*, 90: 195-202.
- Archer, M.A., Phelan, J.P., Beckman, K.A. Rose, M.R., 2003, Breakdown in correlations during laboratory evolution. II. Selection on stress resistance in *Drosophila* populations, *Evolution*, 57: 536–543.
- Arendt, J., 2007, Ecological correlates of body size in relation to cell size and cell number: patterns in flies, fish, fruits and foliage, *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.*, 82: 241–256.
- Arthur, A.L., Weeks, A.R., Sgrò, C.M., 2008, Investigating latitudinal clines for life history and stress resistance traits in *Drosophila simulans* from eastern Australia, *J. Evol. Biol.*, 21: 1470–1479.
- Aulard, S., Monti, L., Chaminade, N., Lemeunier, F., 2004, Mitotic and polytene chromosomes: comparisons between *Drosophila melanogaster* and *Drosophila simulans*, *Genetica*, 120: 137-150.
- Ayrinhac, A., Debat, V., Gibert, P., Kister, A.G., Legout, H., Moreteau, B., Vergilino, R., David, J.R., 2004, Cold adaptation in geographical populations of *Drosophila melanogaster*: phenotypic plasticity is more important than genetic variability, *Functional Ecology*, 18: 700–706.
- Azevedo, R.B.R., James, A.C., McCabe, J., Partridge, L., 1998, Latitudinal variation of wing: thorax size ratio and wing-aspect ratio in *Drosophila melanogaster*, *Evolution*, 52: 1353–1362.
- Baldal, E.A., Baktawar, W., Brakefield, P.M., Zwaan, B.J., 2006, Methuselah life history in a variety of conditions, implications for the use of mutants in longevity research, *Experimental Gerontology*, 41: 1126-1135.
- Baldal, E.A., van der Linde, K., van Alphen, J.J.M., Brakefield, P.M., Zwaan, B.J., 2005, The effects of larval density on adult life-history traits in three species of *Drosophila*, *Mech. Ageing Dev.*, 126: 407–416
- Barnes, P.T., Holland, B., Courreges, V., 1989, Genotype-by-Environment and Epistatic Interactions in *Drosophila-Melanogaster* - the Effects of Gpdh Allozymes, Genetic Background and Rearing Temperature on Larval Developmental Time and Viability, *Genetics*, 122: 859-868.
- Baur, B., Raboud, C., 1988, Life History of the Land Snail *Arianta arbustorum* Along an Altitudinal Gradient, *Journal of Animal Ecology*, 57: 71-87.

- Bergmann, C., 1847, Über die Verhältnisse der Wärmeökonomie der Thiere zu ihrer Grösse. Gött. Stud, 1595-1708.
- Bijlsma, R., and Loeschecke, V., 1997, Environmental Stress, Adaptation and Evolution, Birkhauser-Verlag, Switzerland.
- Blanckenhorn, W. U., Stillwell, R. C., Young, K. A., Fox, C. W., Ashton, K. G. , 2006, When Rensch meets Bergmann: Does sexual size dimorphism change systematically with latitude?, *Evolution*, 60: 2004-2011.
- Blanckenhorn, W.U., 1997, Altitudinal life history variation in the dung flies *Scathophagastercoraria* and *Sepsis cynipsea*, *Oecologia*, 109: 342–352.
- Borash, D.J., and Ho, G.T., 2001, Patterns of selection: stress resistance and energy storage in density-dependent populations of *Drosophila melanogaster*, *J. Insect. Physiol.*, 47: 1349–1356.
- Bradshaw, W.E., Quebodeaux, M.C., Holzapfel, C.M., 2003, Circadian rhythmicity and photoperiodism in the pitcher-plant mosquito: adaptive responses to the photic environment or correlated responses to the seasonal environment?, *American Naturalist*, 161: 735–748.
- Bridle, J.R., Gavaz, S., Kennington, W.J., 2009, Testing limits to adaptation along altitudinal gradients in rainforest *Drosophila*. *Proc. Biol. Sci.*, 276: 1507-1515.
- Bubliy, O.A., and Loeschcke, V., 2005, Correlated responses to selection for stress resistance and longevity in a laboratory population of *Drosophila melanogaster*, *J. Evol. Biol.*, 18: 789–803.
- Bubliy, O.A., and Loeschcke, V., 2005, Variation of life-history and morphometrical traits in *Drosophila buzzatii* and *Drosophila simulans* collected along an altitudinal gradient from a Canary island, *Biol. J. Linn. Soc.*, 84: 119-136.
- Capy, P., and Gibert, P., 2004, *Drosophila melanogaster*, *Drosophila simulans*: so similar yet so different, *Genetica*, 120: 5-16.
- Capy, P., Pla, E., David J.R., 1993, Phenotypic and genetic along variability of morphometrical traits in natural populations of *Drosophila melanogaster* and *Drosophila simulans*. *Geographic variations*, *Evolution*, 25: 517–536.
- Carreira, V., Mensch, J., Fanara, J.J., 2009, Body size in *Drosophila*: genetic architecture, allometries and sexual dimorphism, *Heredity*, 102: 246–256.
- Chippindale, A.K., Chu, T.J.F., Rose, M.R., 1996, Complex trade-offs and the evolution of starvation resistance in *Drosophila melanogaster*, *Evolution*, 50: 753–766.
- Chippindale, A.K., Leroi, A.M., Kim, S.B., Rose, M.R., 1993, Phenotypic plasticity and selection in *Drosophila* life history evolution. 1. Nutrition and the cost of reproduction, *J. Evol. Biol.*, 6: 171–193.

- Clancy, D.J., Gems, D., Harshman, L.G., Oldham, S., Stocker, H., Hafen, E., Leevers, S.J., Partridge, L., 2001, Extension of life-span by loss of CHICO, a *Drosophila* insulin receptor substrate protein, *Science*, 292: 104-106.
- Collinge, J.E., Hoffmann, S.W., McKechnie, S.W., 2006, Altitudinal patterns for latitudinally-varying traits and polymorphic markers in *Drosophila melanogaster* from eastern Australia, *Journal of Evolutionary Biology*, 19: 473-482
- Convey, P., 1997, How are the life history strategies of antarctic terrestrial invertebrates influenced by extreme environmental conditions?, *J. Therm. Biol.*, 22: 429–440.
- Cossins, A.R., and Bowler, K., 1987, *Temperature biology of animals*. Chapman and Hall, London.
- Coyne, J. A., and Beecham, E., 1987, Heritability of two morphological characters within and among natural populations of *Drosophila melanogaster*, *Genetics*, 117: 727–737.
- Coyne, J.A. and Elwyn, S., 2006, Does the desaturase-2 locus in *Drosophila melanogaster* cause adaptation and sexual isolation?, *Evolution*, 60: 279-291.
- Coyne, J.A., 1985, Genetics studies of three sibling species of *Drosophila* with relation to theories of speciation, *Genet. Res.*, 46: 169-192.
- David, J.R., Allemand, R., Capy, P., Chakir, M., Gibert, P., Pétavy, G., Moreteau, B., 2004, Comparative life histories and ecophysiology of *Drosophila melanogaster* and *D. simulans*, *Genetica*, 120: 151–163.
- David, J.R., Gibert, P., Legout, H., Pétavy, G., Capy, P., Moreteau, B., 2005, , Isofemale lines in *Drosophila*: an empirical approach to quantitative trait analysis in natural populations, *Heredity*, 94: 3-12.
- David, R.J., Gibert, P., Pla, E., Petavy, G., Karan, D., Moreteau, B., 1998, Cold stress tolerance in *Drosophila*: analysis of chill coma recovery in *D.melanogaster*, *Journal of Thermal Biology*, 23: 291-299.
- De Moed, G.H., De Jong, G., Scharloo, W., 1997, Environmental effects on body size variation in *Drosophila melanogaster* and its cellular basis. *Genet. Res.*, 70: 35–43.
- Djawdan, M., Rose, M.R., Bradley, T.J., 1997, Does selection for stress resistance lower metabolic rate?, *Ecology*, 78: 828– 837.
- Dubinín, N.P., Sokolov, N.N., Tiniakov, G.G., 1937, Intraspecific chromosome variability, *Biologicheskii Zhurnal*, 6: 1007-1054.

- Edgar, B.A., 2006, How flies get their size: genetics meets physiology, *Nat. Rev. Genet.*, 7: 907–916.
- Endler, J., 1977, *Geographic Variation, Speciation and Clines*, Princenton University Press.
- Ewing, A.W., 1961, Body size and courtship behaviour in *Drosophila melanogaster*, *Anim. Behav.*, 9: 93-99.
- Fleury, F., Ris, N., Allemand, R., Fouillet, P., Carton, Y., Bouletreau, M., 2004, Ecological and genetic interections in *Drosophila*-parasitoids communities: a case study with *D.melanogaster*, *D.simulans* and their common *Leptopilina* parasitoids in South-eastern France, *Genetica*, 120: 181-194.
- Folk, D.G., Han, C., Bradley, T.J., 2001, Water acquisition and partitioning in *Drosophila melanogaster* :effects of selection for desiccation resistance, *J. Exp. Biol.*, 204: 3323-3331.
- Fujikake, N., Nagai, Y., Popiel, H.A., Kano, H., Yamaguchi, M., Toda, T., 2005, Alternative splicing regulates the transcriptional activity of *Drosophila* heat shock transcription factor in response to heat/cold stress, *Febs Letters*, 579: 3842-3848.
- Gibbs, A.G., 2002a, Water balance in desert *Drosophila*: lessons from non-charismatic microfauna, *Comp. Biochem. Physiol.*, A 133: 781–789.
- Gibbs, A.G., 2002b, Lipid melting and cuticular permeability: new insights into an old problem, *J. Insect Physiol.*, 48: 391-400.
- Gibbs, A.G., and Matzkin, L.M., 2001, Evolution of water balance in the genus *Drosophila*, *J. Exp. Biol.*, 204: 2331–2338.
- Gibbs, A.G., Chippindale, A.K., Rose, M.R., 1997, Physiological mechanisms of evolved desiccation resistance in *Drosophila melanogaster*, *J. Exp. Biol.*, 200: 1821-1832.
- Gibert, P., Capy, P., Imasheva, A., Moreteau, B., Morin, J.P., Petavy, G., David, J.R., 2004, Comparative analysis of morphological traits among *Drosophila melanogaster* and *D.simulans*: genetic variability, clines and phenotypic plasticity, *Genetica*, 120: 165-179.
- Gibert, P., Moreteau, B., Petavy, G., Karan,D., David, J.R., 2001, Chill-coma tolerance,a major climatic adaptation among *Drosophila* species, *Evolution*, 55: 1063 -1068.
- Gilchrist, G.W., Huey, R.B., Balanyà, J., Pascual, M., Serra, L., 2004, A Time Series of Evolution In Action: Latitudinal Cline in Wing Size in South American *Drosophila subobscura*, *Evolution*, 58: 768-780.

- Gockel, J., Kennington, W.J., Hoffmann, A., Goldstein, D.B., Partridge, L., 2001, Nonclinality of molecular variation implicates selection in maintaining a morphological cline of *Drosophila melanogaster*, *Genetics*, 158: 319 – 323.
- Goenaga, J., Fanara, J.J., Hasson, E., 2010, A quantitative genetic study of starvation resistance at different geographic scales in natural populations of *Drosophila melanogaster*, *Genet. Res.*, 92: 253-259.
- Goto, S.G., 2000, Expression of *Drosophila* homologue of senescence marker protein-30 during cold acclimation, *Journal of Insect Physiology*, 46:1111-1120.
- Goto, S.G., 2001, A novel gene that is up-regulated during recovery from cold shock in *Drosophila melanogaster*, *Gene*, 270: 259–264.
- Goto, S.G., and Kimura, M.T., 1998, Heat- and cold-shock responses and temperature adaptations in subtropical and temperate species of *Drosophila*, *J. Insect. Physiol.*, 44: 1233–1239.
- Graves, J.L., Toolson, E.C., Jeong, C., Vu, L.N., Rose, M.R., 1992, Desiccation, flight, glycogen, and postponed senescence in *Drosophila melanogaster*. *Physiological Zoology*, 65: 268–286.
- Greenberg, A.J., Moran, J.R., Coyne, J.A., Wu, C.I., 2003, Ecological adaptation during incipient speciation revealed by precise gene replacement, *Science*, 302: 1754-1757.
- Griffiths, J. A., Schiffer, M., Hoffmann, A.A., 2005, Clinal variation and laboratory adaptation in the rainforest species *Drosophila birchii* for stress resistance, wing size, wing shape and development time, *Journal of Evolutionary Biology*, 18: 213–222.
- Günay, F., Alten, B., Özsoy, E.D., 2011, Narrow-sense heritability of body size and its response to different developmental temperatures in *Culex quinquefasciatus* (Say 1923), *Journal of Vector Ecology*, 36 (2) : 348-354.
- Hallas, R., Schiffer, M., Hoffmann, A.A., 2002, Clinal variation in *Drosophila serrata* for stress resistance and body size, *Genetics Research*, 79: 141 -148.
- Harbison, S.T., Chang, S., Kamdar, K.P., Mackay, T.F.C., 2005, Quantitative genomics of starvation stress resistance in *Drosophila*, *Genome Biol.*, 6: R36.
- Harbison, S.T., Yamamoto, A.H., Fanara, J.J., Norga, K.K., Mackay, T.F.C., 2004, Quantitative trait loci affecting starvation resistance in *Drosophila melanogaster*, 166: 1807-1823.
- Hawkins, B.A., and Diniz-Filho, J.A.F., 2004, 'Latitude' and geographic patterns in species richness, *Ecography*, 27: 268–272.

- Hey, J., and Kliman, R.M., 1993, Population genetics and phylogenetics of DNA sequence variation at multiple loci within the *Drosophila melanogaster* species complex, *Mol. Biol. Evol.*, 10: 804-822.
- Hoffman, A.A., and Parsons, P.A., 1991, *Evolutionary Genetics and Environmental Stress*, Oxford University Press, Oxford.
- Hoffmann, A.A., and Harshman, L.G., 1999, Desiccation and starvation resistance in *Drosophila*: patterns of variation at the species, population and intrapopulation levels. *Heredity*, 83: 637–643.
- Hoffmann, A.A., Hallas, R., Anderson, A.R., Telonis-Scott, M., 2005a, Evidence for a robust sex-specific trade-off between cold resistance and starvation resistance in *Drosophila melanogaster*, *J. Evol. Biol.*, 18: 804–810.
- Hoffmann, A.A., Hallas, R., Sinclair, C., Mitrovski, P., 2001, 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.
- Hoffmann, A.A., Parsons, P.A., 1993, Selection for adult desiccation resistance in *Drosophila melanogaster*-fitness components, larval resistance and stress correlations, *Biol. J. Linn. Soc.*, 48: 43–54.
- Hoffmann, A.A., Shirriffs, J., Scott, M., 2005b, Relative importance of plastic vs genetic factors in adaptive differentiation: geographical variation for stress resistance in *Drosophila melanogaster* from eastern Australia, *Functional Ecology*, 19: 222 -227.
- Hoffmann, A.A., Sorensen, J.G., Loeschcke, V., 2003, Adaptation of *Drosophila* to temperature extremes: bringing together quantitative and molecular approaches, *J. Therm. Biol.*, 28: 175–216.
- Hori, Y., and Kimura, M.T., 1998, Relationship between cold stupor and cold tolerance in *Drosophila* (Diptera: Drosophilidae), *Environmental Entomology*, 27: 1297–1302.
- Hosler, J.S., Burns, J.E., Esch, H.E., 2000, Flight muscle resting potential and species specific differences in chill-coma, *Journal of Insect Physiology*, 46: 621–627.
- Houle, D., 1992, Comparing evolvability and variability of quantitative traits, *Genetics*, 130: 195-204.
- Imai, T., 1933, The influence of temperature on variation and inheritance of bodily dimensions in *Drosophila melanogaster*, *Wilhelm Roux' Archiv für Entwicklungs-mechanik*, 128: 634-660.

- Inoue, Y., and Igarashi, Y., 1994, On the category of naturally occurring inversions of *Drosophila melanogaster*, Jpn. J. Genet., 69: 105-118.
- James, A.C., Azevedo, R.B.R., Partridge, L., 1995, Cellular basis and developmental timing in a size cline of *Drosophila melanogaster*, Genetics, 140: 659–666.
- James, A.C., Azevedo, R.B.R., Partridge, L., 1997, Genetic and environmental responses to temperature of *Drosophila melanogaster* from a latitudinal cline, Genetics, 146: 881–890.
- Jumbo-Lucioni, P., Ayroles, J.F., Chambers, M.M., Jordan, K.W., Leips, J., Mackay, T.F., De Luca, M., 2010, Systems genetics analysis of body weight and energy metabolism traits in *Drosophila melanogaster*, BMC Genomics, 11: 297.
- Karan, D., and David, J.R., 2000, Cold tolerance in *Drosophila*: adaptive variations revealed by the analysis of starvation survival reaction norms, Journal of Thermal Biology, 25: 345-351.
- Karan, D., and Parkash, R., 1998, Desiccation Tolerance and Starvation Resistance Exhibit Opposite Latitudinal Clines in Indian Geographical Populations of *Drosophila Kikkawai*, Ecological Entomology, 23: 391-396.
- Karan, D., Dahiya, N., Munjal, A.K., Gibert, P., Moreteau, B., Parkash, R., David, J.R., 1998, Desiccation and Starvation Tolerance of Adults *Drosophila*: Opposite Latitudinal Clines in Natural Populations of Three Different Species, Intl. J. Org. Evolution, 52: 825-831.
- Kelty, J.D., and Lee, R.E., 2001, Rapid cold-hardening of *Drosophila melanogaster* (Diptera: Drosophilidae) during ecologically based thermoperiodic cycles, Journal of Experimental Biology, 204: 1659-1666.
- Kennington, W.J., and Hoffmann, A.A., 2010, The genetic architecture of wing size divergence at varying spatial scales along a body size cline in *Drosophila melanogaster*, Evolution, 64: 1935-1943.
- Kennington, W.J., Gilchrist, A.S., Goldstein, D.B., Partridge, L., 2001, The genetic bases of divergence in desiccation and starvation resistance among tropical and temperate populations of *Drosophila melanogaster*, Heredity, 87: 363–372.
- Kenny, M.C., Wilton, A., Ballard, J.W.O., 2008, Seasonal trade-off between starvation resistance and cold resistance in temperate wild-caught *Drosophila simulans*. Australian Journal of Entomology, 47: 20-23.
- Kimura, M.T., Awasaki, T., Ohtsu, T., Shimada, K., 1992, Seasonal changes in glycogen and trehalose content in relation to winter survival of four temperate species of *Drosophila*, J. Insect. Physiol., 38: 871-875.

- Kimura, M.T., Ohtsu, T., Yoshida, T., Awasaki, T., Lin, F.J., 1994, Climatic adaptations and distributions in the *Drosophila takahashii* species subgroup (Diptera: Drosophilidae), *Journal of Natural History*, 28: 401–409.
- Lachaise, D., and Silvain, J.F., 2004, How two Afrotropical endemics made two cosmopolitan human commensals: the *Drosophila melanogaster*-*Drosophila simulans* palaeogeographic riddle, *Genetica*, 120: 17-39.
- Leather, S.R., Walters, K.F.A., Bale, J.S., 1993, *The ecology of insect overwintering*, Cambridge Univ. Press, Cambridge, U.K.
- Lee, R.E., Jr, Ring, R. A., Baust, J.G., 1986, Low temperature tolerance in insect and other terrestrial arthropods : Bibliography II, *Cryo. Lett.*, 7: 113-126.
- Leroi, A.M., Kim, S.B., Rose, M.R., 1994, The evolution of phenotypic life-history trade-offs – an experimental study using *Drosophila melanogaster*, *Am. Nat.*, 144: 661–676.
- Liefting, M., Hoffmann, A.A., Ellers, J., 2009, Plasticity versus environmental canalization: population differences in thermal responses along a latitudinal gradient in *Drosophila serrata*, *Evolution*, 63: 1954–1963.
- Lin, Y.J., Seroude, L., Benzer, S., 1998, Extended life-span and stress resistance in the *Drosophila* mutant methuselah, *Science*, 282: 943-946.
- Loeschcke, V., Bundgaard, J., Barker, J.S.F., 2000, Variation in body size and life history traits in *Drosophila aldrichi* and *D. buzzatii* from a latitudinal cline in eastern Australia, *Heredity*, 85: 423-433.
- Lynch, M., and Walsh, B., 1998, *Genetics and analysis of quantitative traits*, Sinauer Associates, Inc. Publishers, Sunderland, MA, USA.
- MacAlpine, J.L.P., Marshall, K.E., Sinclair, B.J., 2011, The effects of CO₂ and chronic cold exposure on fecundity of female *Drosophila melanogaster*. *Journal of Insect Physiology*, 57: 35-37.
- MacMillan, H.A., Sinclair, B.J., 2011, Mechanisms underlying insect chill-coma. *Journal of Insect Physiology*, 57: 12-20.
- Markow, T.A., and O'Grady, P.M., 2006, *Drosophila: A guide to species identification and use*, Elsevier Inc., Academic Press, 259p.
- Matzkin, L.M., Watts, T.D., Markow, T.A., 2007, Desiccation resistance in four *Drosophila* species: sex and population effects, *Fly* 1, 268–273
- Matzkin, L.M., Watts, T.D., Markow, T.A., 2009, Evolution of stress resistance in *Drosophila*: Interspecific variation in tolerance to desiccation and starvation. *Functional Ecology*, 23: 521-527.

- McKechnie, S.W., Blacket, M.J., Song, S.V., Rako, L., Carroll, X., Johnson, T.K., Jensen, L.T., Lee, S.F., Wee, C.W., Hoffmann, A.A., 2010, A clinally varying promoter polymorphism associated with adaptive variation in wing size in *Drosophila*, *Mol. Ecol.*, 19: 775-784.
- Morgan, T.J., and Mackay, T.F.C., 2006, Quantitative trait loci for thermotolerance phenotypes in *Drosophila melanogaster*, *Heredity*, 96: 232-242.
- Morin, J.P., Moreteau, B., Petavy, G., Imasheva, A.G., David, J.R., 1996, Body size and developmental temperature in *Drosophila simulans*: comparison of reaction norms with sympatric *Drosophila melanogaster*. *Genet. Sel. Evol.*, 28: 415-436.
- Nielsen, M.M., Overgaard, J., Sorensen, J.G., Holmstrup, M., Justesen, J., Loeschcke, V., 2005, Role of HSF activation for resistance to heat, cold and high-temperature knock-down, *Journal of Insect Physiology*, 51:1320-1329.
- Norry, F.M., Gomez, F.H., Loeschcke, V., 2007a, Knockdown resistance to heat stress and slow recovery from chill coma are genetically associated in a quantitative trait locus region of chromosome 2 in *Drosophila melanogaster*, *Molecular Ecology*, 16: 3274-3284.
- Ohtsu, T., Kimura, T., Katagiri, C., 1998, How *Drosophila* species acquire cold tolerance, Qualitative changes of phospholipids, *European Journal of Biochemistry*, 252: 608-611.
- Oudman, L., Vandelden, W., Kamping, A., Bijlsma, R., 1991, Starvation Resistance in *Drosophila-Melanogaster* in Relation to the Polymorphisms at the Adh and Alpha-Gpdh Loci, *Journal of Insect Physiology*, 40:709-713.
- Parkash, R., and Aggarwal, D.D., 2012, Trade-off of energy metabolites as well as body color phenotypes for starvation and desiccation resistance in montane populations of *Drosophila melanogaster*, *Comp. Biochem. Physiol., Part A*, 161: 102-113.
- Parkash, R., and Munjal, A.K., 2000, Evidence of independent climatic selection for desiccation and starvation tolerance in Indian tropical populations of *Drosophila melanogaster*, *Evol. Ecol. Res.*, 2: 685-699.
- Parkash, R., Munjal, A.K., 1999, Climatic selection of starvation and desiccation resistance in populations of some tropical drosophilids, *J. Zool. System. Evol. Res.*, 37: 195-202.
- Parkash, R., Rajpurohit, S., Ramniwas, S., 2008, Changes in body melanisation and desiccation resistance in highland vs. lowland populations of *D. Melanogaster*, *J. Insect. Physiol.*, 54: 1050-1056.
- Parkash, R., Tyagi, P.K., Sharma, I., Rajpurohit, S., 2005, Adaptations to environmental stress in altitudinal populations of two *Drosophila* species. *Physiol. Entomol.*, 30: 353-361.

- Partridge, L., and Coyne, J. A., 1997, Bergmann's rule in ectotherms: Is it adaptive? *Evolution*, 51:632-51635.
- Partridge, L., and Fowler, K., 1992, Direct and correlated responses to selection on age at reproduction in *Drosophila melanogaster*, *Evolution*, 46: 76-91.
- Partridge, L., and Fowler, K., 1993, Responses and Correlated Responses to Artificial Selection on Thorax Length in *Drosophila melanogaster*, *Evolution*, 47: 213-226.
- Partridge, L., Barrie, B., Fowler, K., French, V., 1994, Evolution and development of body size and cell size in *Drosophila melanogaster* in response to temperature, *Evolution*, 48: 1269–1276.
- Partridge, L., Piper, M.D.W., Mair, W., 2005, Dietary restriction in *Drosophila*, *Mech. Ageing. Dev.*, 126: 938–950.
- Passananti, H.B., Beckman, K.A., Rose, M.R., 2004a, Relaxed stress selection in *Drosophila melanogaster*. *Methuselah Flies: A Case Study in the Evolution of Aging* (eds M.R.Rose, H.B.Passananti & M.Matos), pp. 323–352, World Scientific, Singapore.
- Passananti, H.B., Deckert-Cruz, D.J., Chippindale, A.K., Le, B.H., Rose, M.R., 2004b, Reverse evolution of aging in *Drosophila melanogaster*. *Methuselah Flies: A Case Study in the Evolution of Aging* (eds M.R.Rose, H.B.Passananti & M.Matos), pp. 297–322, World Scientific, Singapore.
- Petavy, G., Morin, J.P., Moreteau, B., David, J.R., 1997, Growth temperature and phenotypic plasticity in two *Drosophila* sibling species: probable adaptive changes in flight capacities, *J. Evol. Biol.*, 10: 875–887.
- Pincheira-Donoso, D., Hodgson, D.J., Tregenza, T., 2008, The evolution of body size under environmental gradients in ectotherms: why should Bergmann's rule apply to lizards?, *BMC Evol. Biol.*, 8: 68.
- Precht, H., Christophersen, J., Hensel, H., Larcher, W., 1973, *Temperature and life*. Springer Verlag, Berlin.
- Qin, W., Neal, S.J., Robertson, R.M., Westwood, J.T., Walker, V.K., 2005, Cold hardening and transcriptional change in *Drosophila melanogaster*, *Insect Molecular Biology*, 14: 607-613.
- Rako, L., Blacket, M.J., McKechnie, S.W., Hoffmann, A.A., 2007, Candidate genes and thermal phenotypes: identifying ecologically important genetic variation for thermotolerance in the Australian *Drosophila melanogaster* cline, *Molecular Ecology*, 16: 2948–2957.
- Randall, D., Burggren, W., French, K., 1997, *Eckert Animal Physiology: Mechanisms and Adaptations*, 4th edn. W.H. Freeman & Company, New York.

- Rion, S., and Kawecki, T.J., 2007, Evolutionary biology of starvation resistance: what we have learned from *Drosophila*, J. Evol. Biol., 20: 1655-1664.
- Roberts, D.B., 2006, *Drosophila melanogaster*: the model organism, Entomologia Experimentalis et Applicata, 121: 93-103.
- Robertson, F. W., 1955, Selection response and the properties of genetic variation, Cold. Spr. Harb. Symp. Quant. Biol., 20: 166–177.
- Robertson, F.W., 1957, Studies in quantitative inheritance. XI. Genetic and environmental correlation between body size and egg production in *Drosophila melanogaster*, J. Genet., 55: 428-443.
- Robinson, S.J.W., Zwaan, B., Partridge, L., 2000, Starvation resistance and adult body composition in a latitudinal cline of *Drosophila melanogaster*, Evolution, 54: 1819–1824.
- Roff, D.A., 1992, The Evolution of Life Histories: Theory and Analysis. Chapman and Hall, New York.
- Rouault, J., and David, J.R., 1982, Evolutionary biology of *Drosophila melanogaster* and *Drosophila simulans*: a behavioural divergence in microhabitat selection, Acta Oecol. Gen., 3: 331-338.
- Rouault, J.D., Marican, C., Wicker-Thomas, C., Jallon, J.-M., 2004, Relations between cuticular hydrocarbon (HC) polymorphism, resistance against desiccation and breeding temperature; a model for HC evolution in *D.melanogaster* and *D.simulans*, Genetica, 120: 195-212.
- Rourke, B.C., 2000, Geographical and altitudinal variation in water balance and metabolic rate in a California Grasshopper, *Melanoplus sanguinipes*, J. Exp. Biol., 203: 2699-2712.
- Sarup, P., Frydenberg, J., Loeschcke, V., 2009, Local adaptation of stress related traits in *Drosophila buzzatii* and *Drosophila simulans* in spite of high gene flow, J. Evol. Biol., 22: 1111-1122.
- Schenker, R., 1984, Effect of temperature acclimation on cold-hardiness of antarctic microarthropods, Rev. Ecol. Biol. Sol., 21: 205–220.
- Schmidt, P.S., Matzkin, L., Ippolito, M., Eanes, W.F., 2005, Geographic variation in diapause incidence, life-history traits, and climatic adaptation in *Drosophila melanogaster*, Evolution, 59: 1721–1732.
- Simmons, L.W., 2001, Sperm Competition and its Evolutionary Consequences in the Insects. Princeton University press: Princeton and Oxford.
- Sinclair, B.J., Gibbs, A.G., Roberts, S.P., 2007, Gene transcription during exposure to, and recovery from, cold and desiccation stress in *Drosophila melanogaster*, Insect Molecular Biology, 16: 435-443.

- Singh, A.K., and Lakhotia, S.C., 1984, Lack of Effect of Microtubule Poisons on the 93d or 93d-Like Heat-Shock Puffs in *Drosophila*, Indian Journal of Experimental Biology, 22: 569-576.
- Sisodia, S., and Singh, B.N., 2010, Influence of developmental temperature on cold shock and chill coma recovery in *Drosophila ananassae*: acclimation and latitudinal variations among Indian populations, Journal of Thermal Biology, 35: 117-124.
- Somme, L., 1995, Invertebrates in hot and cold arid environments, Springer Verlag, Berlin.
- Sorensen, J.G., Nielsen, M.M., Loeschcke, V., 2007, Gene expression profile analysis of *Drosophila melanogaster* selected for resistance to environmental stressors, Journal of Evolutionary Biology, 20: 1624-1636.
- Stearns, S.C., 1992, *The Evolution of Life Histories*. Oxford University Press: Oxford
- Stevenson, R.D., 1985, Body size and limits to daily range of body temperature in terrestrial ectotherms, Am. Nat., 125:102-117.
- Stillwell, R.C., 2010, Are latitudinal clines in body size adaptive?, Oikos, 119: 1387–1390.
- Storey, K.B., and Storey, J.M., 1991, Biochemistry of cryoprotectants, in Insects at low temperature (Lee, R. E. Jr & Denlinger, D. L., eds) pp. 64-93, Chapman & Hall, New York.
- Sturtevant, A.H., 1920, Genetic studies on *Drosophila simulans*. I. Introduction. Hybrids with *Drosophila melanogaster*, Genetics, 5: 488-500.
- Tatar, M., Bartke, A., Antebi, A., 2003, The endocrine regulation of aging by insulin-like signals, Science, 299: 1346–1351.
- Toolson, E.C., 1984, Interindividual variations in epicuticular hydrocarbon composition and water loss rates of the cicada, *Tibicen dealbatus* (Homoptera: cicadidae), Physiol. Zool., 57: 550-556.
- Trotta, V., Calboli, F.C.F., Ziosi, M., Guerra, D., Pezzoli, M.C., David, J.R., et al. 2006, Thermal plasticity in *Drosophila melanogaster*: a comparison of geographic populations, BMC Evol. Biol. 6: 67–79.
- van Heerwaarden, B., and Sgrò, C.M., 2010, The effect of developmental temperature on the genetic architecture underlying size and thermal clines in *Drosophila melanogaster* and *D. simulans* from the east coast of Australia, Evolution, 65: 1048-1067.
- van Herrewege, J., and David, J.R., 1997, Starvation and desiccation tolerance in *Drosophila*: comparison of species from different climatic origins, Ecoscience, 4: 151–157.

- Van't Land, J., van Putten, P., Zwaan, B., Kamping, A., van Delden, W., 1999, Latitudinal variation in wild populations of *Drosophila melanogaster*: heritabilities and reaction norms, *J. Evol. Biol.*, 12: 222–232.
- Vieira, C., Pasyukova, E.G., Zeng, Z.B., Hackett, J.B., Lyman, R.F., Mackay, T.F.C., 2000, Genotype-environment interaction for quantitative trait loci affecting life span in *Drosophila melanogaster*, *Genetics*, 154: 213-227.
- Wayne, M. L., Korol, A., Mackay, T.F.C., 2005, Microclinal variation for ovariole number and body size in *Drosophila melanogaster*, *Genetica*, 123: 263-270.
- Weeks, A.R., McKechnie, S.W., Hoffmann, A.A., 2002, Dissecting adaptive clinal variation: markers, inversions and size/stress associations in *Drosophila melanogaster* from a central field population, *Ecol. Lett.*, 5: 756–763.
- White, T.C.R., 1993, *The Inadequate Environment: Nitrogen and the Abundance of Animals*, Springer-Verlag, Berlin and Heidelberg.
- Zachariassen, K.E., 1996, The water conserving physiological compromise of desert insects, *European Journal of Entomology*, 93: 359-367.
- Zachariassen, K.E., Kristiansen, E., Pedersen, S.A., 2004, Inorganic ions in coldhardiness, *Cryobiology*, 48:126–133.
- Zinke, I., Kirchner, C., Chao, L.C., Tetzlaff, M.T., Pankratz, M.J., 1999, Suppression of food intake and growth by amino acids in *Drosophila*: the role of pumpless, a fat body expressed gene with homology to vertebrate glycine cleavage system *Development*, 126: 5275-5284.
- Zinke, I., Schutz, C.S., Katzenberger, J.D., Bauer, M., Pankratz, M.J., 2002, Nutrient control of gene expression in *Drosophila*: microarray analysis of starvation and sugar-dependent response, *Embo Journal*, 21: 6162-6173.

EKLER

Ek 1. Soğuk komasından uyanma süreleri açısından I. deney grubu *D.melanogaster* populasyonlarının soyhatları arası Bonferroni *post hoc* testi sonuçları (Sayısal değerler istatistiksel önem derecelerini göstermektedir. Koyu ve italik yazılan sayısal değerler istatistiksel olarak far olduğuna işaret etmektedir)

ADANA	Soyhattı	A2M	A4M	A10M	A33M	A66M
	A2M	0,072945 1,000000 0,000000 0,133849				
	A4M	0,072945	0,807132 0,000000 1,000000			
	A10M	1,000000	0,807132	0,000000 1,000000		
	A33M	0,000000	0,000000	0,000000	0,000000	
	A66M	0,133849	1,000000	1,000000	0,000000	

DÜZAĞAÇ	Soyhattı	D16M	D56M	D59M	D68M
	D16M	0,000010 0,010756 0,514441			
	D56M	0,000010	0,140595		0,002186
	D59M	0,010756	0,140595	0,736406	
	D68M	0,514441	0,002186	0,736406	

SAİMBEYLİ	Soyhattı	S4M	S8M	S16M	S32M
	S4M	0,055833 0,604861 0,077015			
	S8M	0,055833	0,000868 0,998934		
	S16M	0,604861	0,000868	0,001337	
	S32M	0,077015	0,998934	0,001337	

TUFANBEYLİ	Soyhattı	T13M	T25M	T31M	T34M
	T13M	0,688889 0,826619 0,036682			
	T25M	0,688889	1,000000 1,000000		
	T31M	0,826619 1,000000	1,000000		
	T34M	0,036682 1,000000	1,000000		

Ek 2. Soğuk komasından uyanma süreleri açısından I. deney grubu *D.simulans* populasyonlarının soyhatları arası Bonferroni *post hoc* testi sonuçları (Sayısal değerler istatistiksel önem derecelerini göstermektedir. Koyu ve italik yazılan sayısal değerler istatistiksel olarak far olduğuna işaret etmektedir).

ADANA	Soyhattı	A1S	A7S	A9S	A11S	A40S
	A1S	0,988350	0,000114	0,000114	0,001092	
	A7S	0,988350		0,000114	0,000114	0,001189
	A9S	0,000114	0,000114		0,000122	0,000114
	A11S	0,000114	0,000114	0,000122		0,000138
	A40S	0,001092	0,001189	0,000114	0,000138	

DÜZAĞAÇ	Soyhattı	D12S	D19S	D25S	D37S	D42S
	D12S	0,393368	1,000000	0,000000	0,397079	
	D19S	0,393368		1,000000	0,000396	1,000000
	D25S	1,000000	1,000000		0,000009	1,000000
	D37S	0,000000	0,000396	0,000009		0,000289
	D42S	0,397079	1,000000	1,000000	0,000289	

SAİMBEYLİ	Soyhattı	S3S	S24S	S26S	S31S
	S3S	0,663863	0,039579	0,717271	
	S24S	0,663863		0,213955	0,999715
	S26S	0,039579	0,213955		0,267330
	S31S	0,717271	0,999715	0,267330	

TUFANBEYLİ	Soyhattı	T16S	T18S	T45S	T85S
	T16S	0,038781	1,000000	0,000040	
	T18S	0,038781		0,020823	0,000000
	T45S	1,000000	0,020823		0,000478
	T85S	0,000040	0,000000	0,000478	

Ek 3. Soğuk komasından uyanma süreleri açısından II. Deney grubu *D.melanogaster* popülasyonlarının soyhatları arası Bonferroni *post hoc* testi sonuçları (Sayısal değerler istatistiksel önem derecelerini göstermektedir. Koyu ve italik yazılan sayısal değerler istatistiksel olarak far olduğuna işaret etmektedir)

ADANA	SoyHattı	A1M	A3M	A4M	A6M	A26M	A46M
	A1M	0,988104	0,582504	0,428901	0,422047	0,780463	
	A3M	0,988104		0,913095	0,796398	0,860365	0,996797
	A4M	0,582504	0,913095		0,999580	1,000000	0,993744
	A6M	0,428901	0,796398	0,999580		0,999893	0,959327
	A26M	0,422047	0,860365	1,000000	0,999893		0,982269
	A46M	0,780463	0,996797	0,993744	0,959327	0,982269	

HORZUM	SoyHattı	H1M	H21M	H22M	H30M	H41M	H47M	H64M
	H1M	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000
	H21M	1,000000		0,432392	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000
	H22M	1,000000	0,432392		1,000000	1,000000	1,000000	1,000000
	H30M	1,000000	1,000000	1,000000		1,000000	1,000000	1,000000
	H41M	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000		1,000000	1,000000
	H47M	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000		1,000000
	H64M	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	

SAİMBEYLİ	SoyHattı	S25M	S36M	S52M	S56M	S60M	S62M	S66M
	S25M	1,000000	0,003968	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000
	S36M	1,000000		0,000065	1,000000	1,000000	0,524276	1,000000
	S52M	0,003968	0,000065		0,000327	0,000025	0,300901	0,012237
	S56M	1,000000	1,000000	0,000327		1,000000	0,891363	1,000000
	S60M	1,000000	1,000000	0,000025	1,000000		0,121719	1,000000
	S62M	1,000000	0,524276	0,300901	0,891363	0,121719		1,000000
	S66M	1,000000	1,000000	0,012237	1,000000	1,000000	1,000000	

TUFANBEYLİ	SoyHattı	T17M	T36M	T38M	T55M	T60M	T110M	T112M
	T17M	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	0,114522
	T36M	1,000000		0,464033	1,000000	0,350743	0,403654	1,000000
	T38M	1,000000	0,464033		1,000000	1,000000	1,000000	0,015966
	T55M	1,000000	1,000000	1,000000		0,960668	1,000000	1,000000
	T60M	1,000000	0,350743	1,000000	0,960668		1,000000	0,010384
	T110M	1,000000	0,403654	1,000000	1,000000	1,000000		0,011197
	T112M	0,114522	1,000000	0,015966	1,000000	0,010384	0,011197	

Ek 4. Soğuk komasından uyanma süreleri açısından II. deney grubu *D.simulans* populasyonlarının soyhatları arası Bonferroni *post hoc* testi sonuçları (Sayısal değerler istatistiksel önem derecelerini göstermektedir. Koyu ve italik yazılan sayısal değerler istatistiksel olarak far olduğuna işaret etmektedir)

ADANA	SoyHattı	A16S	A17S	A18S	A19S	A36S	A43S
	A16S	0,031973	1,000000	0,417692	0,443859	0,000077	
	A17S	0,031973	0,808491	1,000000	1,000000	1,000000	
	A18S	1,000000	0,808491	1,000000	1,000000	0,007747	
	A19S	0,417692	1,000000	1,000000	1,000000	0,964356	
	A36S	0,443859	1,000000	1,000000	1,000000	0,217504	
	A43S	0,000077	1,000000	0,007747	0,964356	0,217504	

HORZUM	SoyHattı	H4S	H10S	H13S	H35S	H43S	H69S	H77S
	H4S	0,465859	0,981579	0,786032	0,990151	0,706739	0,935075	
	H10S	0,465859	0,960495	0,021008	0,108448	0,027564	0,974816	
	H13S	0,981579	0,960495	0,262597	0,729119	0,246685	0,999999	
	H35S	0,786032	0,021008	0,262597	0,990362	0,999935	0,197878	
	H43S	0,990151	0,108448	0,729119	0,990362	0,963792	0,565059	
	H69S	0,706739	0,027564	0,246685	0,999935	0,963792	0,191564	
	H77S	0,935075	0,974816	0,999999	0,197878	0,565059	0,191564	

SAİMBEYLİ	SoyHattı	S7S	S18S	S33S	S41S	S46S
	S7S		0,000817	1,000000	0,676090	0,027714
	S18S	0,000817		0,000687	0,121758	1,000000
	S33S	1,000000	0,000687		1,000000	0,038801
	S41S	0,676090	0,121758	1,000000		1,000000
	S46S	0,027714	1,000000	0,038801	1,000000	

TUFANBEYLİ	SoyHattı	T9S	T43S	T75S	T83S	T108S	T115S	T125S
	T9S	1,000000	1,000000	0,806026	1,000000	1,000000	0,097257	
	T43S	1,000000	1,000000	0,508550	1,000000	1,000000	0,052839	
	T75S	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	
	T83S	0,806026	0,508550	1,000000	0,168102	0,189385	1,000000	
	T108S	1,000000	1,000000	1,000000	0,168102	1,000000	0,018967	
	T115S	1,000000	1,000000	1,000000	0,189385	1,000000	0,019394	
	T125S	0,097257	0,052839	1,000000	1,000000	0,018967	0,019394	

EK 5. Açlık direnci açısından *D.melanogaster* I. deney grubuna ait populasyonların soyhatlarının karşılaştırıldığı Bonferroni *post hoc* testi sonuçları

ADANA	Soyhattı	A2M	A4M	A9M	A10M	A33M	A66M
	A2M		0,282501	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000
	A4M	0,282501		1,000000	1,000000	0,000471	0,003833
	A9M	1,000000	1,000000		1,000000	0,177300	0,715341
	A10M	1,000000	1,000000	1,000000		0,119347	0,497077
	A33M	1,000000	0,000471	0,177300	0,119347		1,000000
	A66M	1,000000	0,003833	0,715341	0,497077	1,000000	

DÜZAĞAÇ	Soyhattı	D16M	D56M	D68M
	D16M		0,230964	0,081529
	D56M	0,230964		0,855191
	D68M	0,081529	0,855191	

SAİMBEYLİ	Soyhattı	S4M	S8M	S14M	S16M
	S4M		0,000142	0,128016	0,482572
	S8M	0,000142		0,000000	0,000227
	S14M	0,128016	0,000000		1,000000
	S16M	0,482572	0,000227	1,000000	

TUFANBEYLİ	Soyhattı	T13M	T25M	T31M	T34M
	T13M		0,967869	0,118417	0,366225
	T25M	0,967869		0,041602	0,148733
	T31M	0,118417	0,041602		0,911550
	T34M	0,366225	0,148733	0,911550	

EK 6. Açlık direnci açısından *D.simulans* I. deney grubuna ait populasyonların soyhatlarının karşılaştırıldığı Bonferroni *post hoc* testi sonuçları.

ADANA	Soyhattı	A1S	A7S	A11S	A42S
	A1S	0,888945	0,161622	0,999984	
	A7S	0,888945		0,436350	0,873408
	A11S	0,161622	0,436350		0,152016
	A42S	0,999984	0,873408	0,152016	

DÜZAĞAÇ	Soyhattı	D19S	D25S	D37S	D42S
	D19S	1,000000	0,156950	1,000000	
	D25S	1,000000		0,153440	1,000000
	D37S	0,156950	0,153440		0,167612
	D42S	1,000000	1,000000	0,167612	

SAİMBEYLİ	Soyhattı	S3S	S26S	S31S
	S3S	0,001518	0,828685	
	S26S	0,001518		0,065562
	S31S	0,828685	0,065562	

TUFANBEYLİ	Soyhattı	T8S	T16S	T45S
	T8S	0,376516	0,745159	
	T16S	0,376516		0,033155
	T45S	0,745159	0,033155	

EK 7. Açlık direnci açısından *D.melanogaster* II. deney grubuna ait populasyonların soyhatlarının karşılaştırıldığı Bonferroni *post hoc* testi sonuçları

ADANA	SoyHattı	A1M	A4M	A6M	A26M	A46M
	A1M	1,000000	0,000615	0,000065	0,004249	
	A4M	1,000000	0,000565	0,000061	0,003705	
	A6M	0,000615	0,000565	1,000000	1,000000	
	A26M	0,000065	0,000061	1,000000	1,000000	
	A46M	0,004249	0,003705	1,000000	1,000000	

HORZUM	SoyHattı	H1M	H21M	H22M	H41M	H64M
	H1M	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	
	H21M	1,000000	1,000000	0,183362	1,000000	
	H22M	1,000000	1,000000	0,144673	1,000000	
	H41M	1,000000	0,183362	0,144673	1,000000	
	H64M	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	

SAİMBEYLİ	SoyHattı	S25M	S36M	S56M	S60M	S62M	S66M
	S25M	0,000911	0,000530	0,000277	1,000000	0,292510	
	S36M	0,000911	1,000000	1,000000	0,067291	1,000000	
	S56M	0,000530	1,000000	1,000000	0,043233	1,000000	
	S60M	0,000277	1,000000	1,000000	0,027662	1,000000	
	S62M	1,000000	0,067291	0,043233	0,027662	1,000000	
	S66M	0,292510	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	

TUFANBEYLİ	SoyHattı	T38M	T55M	T110M	T112M	T117M
	T38M	0,000000	0,000006	0,000415	0,000000	
	T55M	0,000000	0,082184	0,010184	1,000000	
	T110M	0,000006	0,082184	1,000000	0,012309	
	T112M	0,000415	0,010184	1,000000	0,001330	
	T117M	0,000000	1,000000	0,012309	0,001330	

EK 8. Açlık direnci açısından *D.simulans* II. deney grubuna ait populasyonların soyhatlarının karşılaştırıldığı Bonferroni *post hoc* testi sonuçları

ADANA	SoyHattı	A18S	A19S	A36S	A43S
	A18S	1,000000	1,000000	1,000000	
	A19S	1,000000	1,000000	1,000000	
	A36S	1,000000	1,000000	1,000000	
	A43S	1,000000	1,000000	1,000000	

HORZUM	SoyHattı	H10S	H13S	H35S	H43S	H69S	H77S
	H10S	1,000000	1,000000	0,340530	0,332568	1,000000	
	H13S	1,000000	0,295427	1,000000	0,023659	0,623713	
	H35S	1,000000	0,295427	0,000523	1,000000	1,000000	
	H43S	0,340530	1,000000	0,000523	0,000015	0,005367	
	H69S	0,332568	0,023659	1,000000	0,000015	1,000000	
	H77S	1,000000	0,623713	1,000000	0,005367	1,000000	

SAİMBEYLİ	SoyHattı	S7S	S18S	S33S	S41S	S46S
	S7S	0,000010	0,000007	0,003546	0,000892	
	S18S	0,000010	1,000000	1,000000	1,000000	
	S33S	0,000007	1,000000	1,000000	0,822389	
	S41S	0,003546	1,000000	1,000000	1,000000	
	S46S	0,000892	1,000000	0,822389	1,000000	

TUFANBEYLİ	SoyHattı	T9S	T75S	T125S
	T9S	0,025708	0,063099	
	T75S	0,025708	1,000000	
	T125S	0,063099	1,000000	

ÖZGEÇMİŞ

Adı Soyadı : Murat YILMAZ

Doğum Yeri :Hamburg (Almanya)

Doğum Yılı :1976

Medeni Hali :Evli

Eğitim ve Akademik Durumu :

Lise 1991-1994 Ankara Kocatepe Mimar Kemal Lisesi

Lisans 1995-2000 Ankara Üniversitesi Fen Fakültesi Biyoloji Bölümü

Bilim Uzmanlığı 2003-2006 Hacettepe Üniversitesi Fen Bilimleri Enstitüsü Biyoloji Anabilim Dalı

Yabancı Dil: İngilizce

İş Tecrübesi : 2005-....Hacettepe Üniversitesi Biyoloji Bölümü Araştırma Görevlisi