

Türleşme Mekanizmaları

Prof. Dr. Bektaş TEPE

Genel Biyoloji

Bölüm 16

Türleşmenin Gizemi: Yeni Türler Nasıl Ortaya Çıkar?

- “Yeni türler nereden gelir?” sorusu, biyologların uzun yıllardır en çok merak ettiği konulardan biridir.
- Örneğin, Hylidae familyasına ait ağaç kurbağaları tropik bölgelerde yaygın olsa da, Amazon havzasında çok daha fazla tür birlikte yaşar.
- John Wiens ve arkadaşlarının (2011) yaptığı bir analiz, bu çeşitliliğin iklim koşullarından çok, kurbağaların bölgeye kaç kez ve ne kadar erken yerleştiğiyle ilişkili olduğunu göstermiştir.
- Sonuç olarak, bir bölgeye erken ve tekrarlayan kolonizasyonlar, günümüzde o bölgede daha fazla türün birlikte yaşamasına yol açar.



Yeryüzündeki Türlerin Sayısı

- Bugüne kadar tanımlanan canlı türlerinin sayısı yaklaşık 1,9 milyon civarındadır.
- Ancak yapılan tahminler, tanımlı ve tanımsız türlerin toplam sayısının 9 milyon civarında olabileceğini göstermektedir.
- Bazı araştırmalar bu sayının 100 milyona kadar çıkabileceğini öne sürmektedir.
- Bu bölümde, bu türlerin nasıl oluştuğunu ve evrimsel değişim mekanizmalarının yeni türlerin ortaya çıkmasına nasıl yol açtığını inceleyeceğiz.

Türleşmenin Önemi

- Türleşme, yaşam tarihinin en temel olaylarından biridir ve milyarlarca yıldır sayısız kez gerçekleşmiştir.
- Türleşme süreci yalnızca evrimsel açıdan değil, biyolojik çeşitliliğin korunması açısından da büyük önem taşır.
- Türlerin nasıl tanımlandığını ve nasıl oluştuğunu anlamak, doğayı koruma çalışmalarının merkezinde yer alır.
- Şimdi şu soruyla başlayalım: “Tür nedir?”

Tür Kavramları: Tanımlama Zorlukları

- İnsanlar tarih boyunca benzer canlıları gruplandırarak adlandırmıştır; ancak bilim, bu gözlemleri test edilebilir bir temele oturtmaya çalışır.
- Çoğu biyolog, türü “evrimsel olarak bağımsız en küçük birim” olarak tanımlar.
- Bu bağımsızlık, mutasyon, doğal seçim, gen akışı ve genetik sürüklenme gibi süreçlerin popülasyonlar üzerinde ayrı ayrı etkili olmasıyla ortaya çıkar.
- Türler arasındaki sınırlar, gen akışının kesilmesiyle belirlenir; böylece her tür kendi evrimsel yolunu izler.

Türleşmeyi Tanımlamanın Zorlukları

- Türlerin evrimsel bağımsızlığını tanımlamak teorik olarak kolay görünse de, pratikte oldukça güçtür.
- Bu nedenle, bilim insanları türleri tanımlamak için farklı kriterlere dayalı üç ana kavram geliştirmiştir.
- Her üç yaklaşım da türlerin gen akışının kesilmesiyle birbirinden ayrıldığını kabul eder, ancak bu ayrılığı tespit etme ölçütleri farklıdır.
- Şimdi bu üç önemli tür kavramını yakından inceleyelim.

Morfospecies (Morfolojik Tür) Kavramı

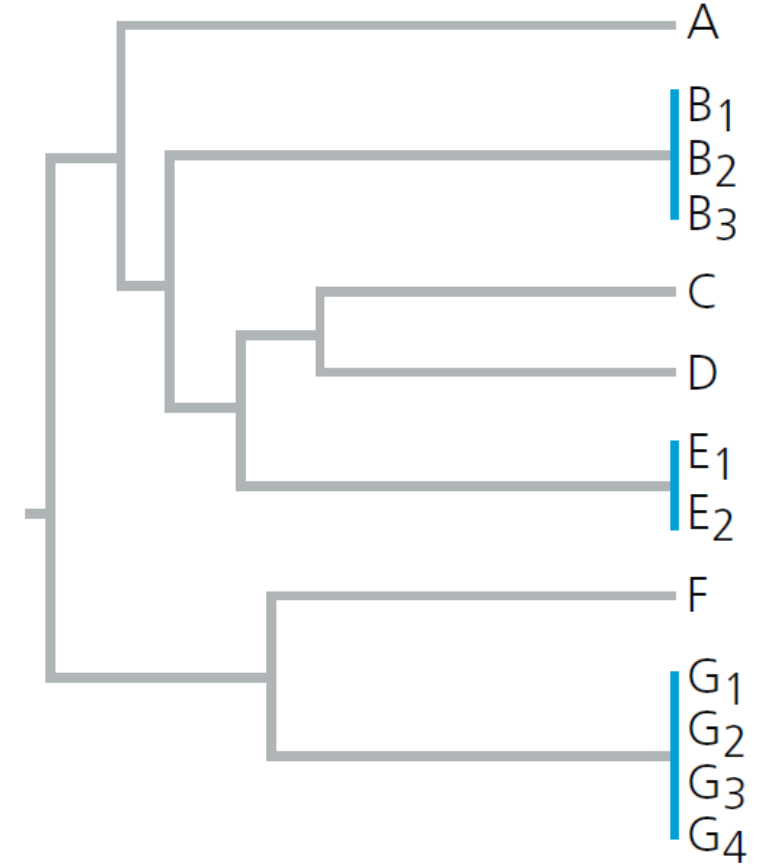
- Geleneksel olarak insanlar, canlıları görünüşlerindeki benzerlik ve farklılıklara göre sınıflandırmıştır.
- Biyolojide de morfospecies kavramı, fenotipik (morfolojik) özelliklerin dikkatli analizine dayanır.
- Bu yaklaşımın en büyük avantajı, hem yaşayan hem de fosil türlere, ayrıca eşeyli ya da eşeysiz çoğalan canlılara uygulanabilir olmasıdır.
- Ancak dikkatli uygulanmadığında, farklı araştırmacıların tanımladığı türler birbirleriyle örtüşmeyebilir veya keyfi olabilir.

Morfolojik Tür Kavramının Sınırları

- Bakteri, arkea ve birçok mantar gibi mikroskopik canlılarda morfolojik özellikler sınırlı olduğundan bu kavram uygulanmakta zorluk çıkarır.
- Paleontologlar da fosil türleri tanımlarken renk veya yumuşak doku gibi özellikleri kullanamadıkları için kısıtlamalarla karşılaşır.
- Görünüşte aynı olan, ancak şarkı, sıcaklık toleransı, habitat tercihi veya kur davranışı gibi özelliklerde farklılık gösteren popülasyonlar vardır.
- Bu tür popülasyonlar kriptik türler olarak adlandırılır; morfolojik olarak benzer görünseler de genetik olarak birbirlerinden bağımsızdırlar.

Filogenetik Tür Kavramı

- Filogenetik tür kavramı, türleri “monofili” ilkesine göre tanımlar.
- Monofiletik gruplar, tek bir ortak atadan türemiş tüm torun bireyleri kapsayan soy hatlarıdır.
- Bu kavrama göre, birbirine yakın popülasyonların filogenisi çıkarılır ve en küçük monofiletik gruplar tür olarak kabul edilir.
- Eğer popülasyonlar filogenetik ağaçta ayırt edilebiliyorsa, yani kendilerine özgü türemiş özellikler taşımakta iseler, ayrı türler olarak değerlendirilirler.



Filogenetik Tür Kavramının Dayandığı Temel Mantık

- Popölasyonlar, ancak gen akışı kesildiğinde ve genetik olarak farklılaştığında filogenetik ağaçta ayırt edilebilir hâle gelir.
- Yani, bağımsız tür olabilmeleri için yeterince uzun süre evrimsel olarak ayrı kalmaları gerekir.
- Aynı tür içindeki popölasyonlar ortak türemiş özellikler taşıırken, farklı türler birbirlerinden bu özelliklerle ayrılır.
- Bu nedenle filogenetik tür kavramı, evrimsel bağımsızlığın izlerini doğrudan filogenetik ağaçlar üzerinden gözlemlememizi sağlar.



Filogenetik Tür Kavramının Uygulanabilirliği ve Sınırlamaları

- Filogenetik tür kavramı, hem eşeysiz canlılarda hem de fosillerde kullanılabilir olması açısından büyük bir avantaja sahiptir.
- Ayrıca test edilebilir bir yöntemdir; çünkü türler, istatistiksel olarak anlamlı farklılıklar gösteren özellikler üzerinden tanımlanır.
- Ancak hangi özelliklerin kullanılacağına karar vermek çoğu zaman öznel bir süreçtir ve farklı veri kaynakları çelişkili filogeniler oluşturabilir.
- Bu durum, filogenetik tür kavramına göre tür tanımlarında karışıklıklara neden olabilir.

Filogenetik Tür Kavramı ve Tür Sayısının Artışı

- Filogenetik Tür Kavramının yaygın olarak uygulanması, isimlendirilmiş türlerin sayısını iki katına çıkarabilecek potansiyele sahiptir.
- Bu artış bazı biyologlar için kafa karıştırıcı olsa da, kavramın savunucuları bunun biyolojik gerçekliği yansıttığını düşünür.
- Nitekim son yıllarda yapılan analizler, daha önce tek tür kabul edilen birçok grubun aslında birden fazla kriptik tür içerdiğini göstermiştir.
- Özellikle mantar türlerinde filogenetik tür kavramı, olası tür sınırlarının deneysel olarak test edilmesine büyük katkı sağlamıştır.

Biyolojik Tür Kavramının Temeli

- Biyolojik tür kavramına göre, iki popölasyon düzenli olarak çiftleşmiyor ya da çiftleşmeler bile verimli yavrular oluşturmuyorsa, bu popölasyonlar birbirinden üreme açısından izole olmuş kabul edilir.
- Bu kavram, Ernst Mayr tarafından 1942'de sistemleştirilmiş ve o zamandan beri geniş kabul görmüştür.
- Günümüzde birçok biyolog tarafından kullanılmakta ve Amerika Birleşik Devletleri'nde 1973 tarihli Nesli Tehlike Altındaki Türler Yasası'nda yasal tür tanımı olarak benimsenmiştir.
- Biyolojik tür kavramı, türlerin bağımsızlığını belirlemede gen akışının yokluğunu esas alır; bu da onu evrimsel olarak anlamlı bir ölçüt hâline getirir.

Biyolojik Tür Kavramının Güçlü ve Zayıf Yanları

- Biyolojik tür kavramının en güçlü yönü, üreme izolasyonunun doğrudan gen akışının kesildiğini göstermesidir.
- Bu özellik, özellikle eşeyli çoğalan organizmalarda evrimsel bağımsızlığın test edilmesini sağlar.
- Ancak uygulamada zorluklar da vardır.
- Komşu popülasyonlar doğal ortamda hiç karşılaşmıyorsa, bunların gerçekten üreme açısından izole olup olmadığını belirlemek güçleşir.
- Bu durumlarda, araştırmacılar genellikle popülasyonların gelecekte karşılaşsalar bile çiftleşmeyecek kadar farklılaştığı varsayımını yaparak onları ayrı türler olarak adlandırır.

Biyolojik Tür Kavramının Uygulama Sınırlamaları

- Bu tür varsayımlara dayalı kararlar test edilmesi güç tür tanımlarına yol açabilir.
- Ayrıca, biyolojik tür kavramı fosil canlılarda uygulanamaz ve eşeysiz üreyen organizmalar için de geçerli değildir.
- Tüm bu sınırlamalara rağmen, biyolojik tür kavramı türleşmenin mekanik temellerini anlamak açısından en yararlı yaklaşımlardan biridir.
- Çünkü bu kavram, popülasyonların evrimsel durumunu keyfi olmayan bir çerçevede değerlendirme olanağı sağlar.

Bakteri ve Arkelerde Tür Kavramı

- Biyolojik tür kavramı, üreme izolasyonunu temel aldığı için, eşeysiz üreyen organizmalarda (örneğin bakteri ve arkelerde) doğrudan uygulanamaz.
- Bu canlılarda genetik materyal alışverişi, çoğalma sırasında değil, genellikle küçük DNA parçalarının bir hücreden diğerine aktarımıyla gerçekleşir.
- Bu gen akışı tek yönlü olabilir ve genetik rekombinasyon yoluyla yeni allel kombinasyonlarının ortaya çıkmasına yol açar.
- Dolayısıyla, bu organizmalarda “üreme izolasyonu” değil, gen alışverişinin biçimi ve sıklığı türleşme sürecinde belirleyici rol oynar.

Bakterilerde Gen Akışının Doğası

- Araştırmalar, bakteri ve arke türleri arasında gen transferinin çeşitli yollarla gerçekleşebildiğini ortaya koymuştur.
- Üstelik bu gen akışı, genom dizilerinde %16'ya kadar farklılığa sahip türler arasında bile gözlenebilmektedir.
- Buna karşılık, ökaryotlarda gen alışverişi genellikle %2'den az genom farklılığı olan türlerle sınırlıdır.
- Bu durum, bakterilerde gen akışının evrimsel süreçte çok daha farklı bir rol oynadığını göstermektedir.

Bakterilerde Eşeyssel Üreme Yokluğu

- Bakteri ve arkelerde, bizim “normal eşey” olarak bildiğimiz, yani mayoz ve karşılıklı gen değişiminin yaşandığı bir süreç bulunmaz.
- Bu nedenle gen akışı, bu organizmalarda popülasyonlar arasındaki allel frekanslarını eşitlemekte çok sınırlı bir etkiye sahiptir.
- Bunun yerine, bazı hücreler diğerlerinden tek yönlü gen transferiyle avantaj sağlayan genleri kazanabilir.
- Örneğin, antibiyotik direnci ya da yeni bir enerji kaynağını kullanabilme yeteneği kazandıran genlerin aktarımı bu yolla gerçekleşir.

Bakterilerde Türleşme: Yatay Gen Transferi Hipotezi

- Lawrence ve Ochman (1998), bakterilerde yeni allellerin yatay gen transferiyle kazanılmasının türleşmenin temel mekanizması olabileceğini ileri sürmüştür.
- Bu hipoteze göre, gen akışı bakterilerde farklı popülasyonların birbirinden ayrılmasını tetiklerken, ökaryotlarda bunun tersi olur.
- Dolayısıyla, bazı bakteri türleri yakın zamanda ortak bir atadan türemiş, fakat artık gen akışı yaşamayan hücrelerden oluşabilir.
- Bu yaklaşım, bakteriyel tür kavramının evrimsel süreç açısından yeniden değerlendirilmesini gerektirir.

Güncel Yaklaşımlar: Gen İçeriği ve Ekolojik Tür Tanımı

- Daha yeni çalışmalar, aynı bakteri türüne ait farklı suşların tüm genomlarının karşılaştırılmasıyla benzer sonuçlara ulaşmıştır.
- Konstantinidis ve Tiedje (2005), bakteriyel ve arkeal türlerin “hangi genleri taşıdıklarına” göre tanımlanması gerektiğini önermiştir.
- Bu görüşe göre, türleri tanımlarken ekolojik özellikler yani belirli bir ortamda yaşamlarını sürdürebilme yetenekleri dikkate alınmalıdır.
- Çünkü belirli besin kaynaklarını kullanabilmeyi sağlayan genler çoğunlukla gen akışıyla kazanılır; bu da bakterilerde gen akışının türleşmeyi tetiklediğini destekler.

Tür Kavramlarının Uygulanması

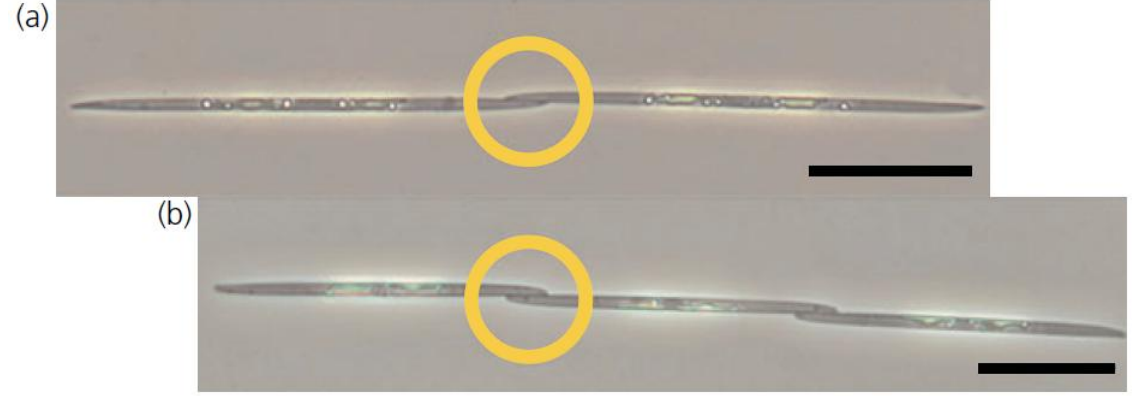
- Türlerin tanımlanmasında tek bir ölçütün her durumda geçerli olması gerçekçi değildir.
- Ancak farklı tür kavramlarını uygun koşullarda birlikte kullanmak, biyolojik çeşitliliği anlamada oldukça verimli sonuçlar verir.
- Son yıllarda yapılan iki örnek çalışma, bu yaklaşımın hem tür çeşitliliğini hem de koruma stratejilerini nasıl geliştirdiğini açıkça göstermiştir.
- Bu örneklerden ilki deniz fitoplanktonlarında, ikincisi ise tehlike altındaki bir vatoz türünde gerçekleştirilmiştir.

Deniz Fitoplanktonlarında Kriptik Türler

- Okyanus ekosistemlerinin temelinde, fotosentez yapan tek hücreli canlılar olan fitoplanktonlar yer alır.
- Bazı fitoplankton türleri belirli bölgelerde aşırı çoğalarak “alg patlamaları”na yol açar.
- Bu patlamaların bir kısmı, nörotoksin üreten türler nedeniyle diğer canlılar için ölümcül olabilir.
- Örneğin, Kuzey Amerika’nın batı kıyılarında yaşayan *Pseudo-nitzschia* cinsi diyatomlar, deniz ürünlerinde biriken domoik asit üretimiyle tanınır.

Morfolojik Türlerin Yeniden Değerlendirilmesi

- Tarihsel olarak, *Pseudo-nitzschia* popülasyonları mikroskobik görünümlerine göre türlerine ayrılmıştır.
- Alberto Amato ve ekibi (2007), iki morfospecies'i modern mikroskopi ve moleküler tekniklerle yeniden incelemiştir.
- Bu türlerin iğne biçimli hücreleri ve zincir oluşturma biçimleri temel ayırt edici özelliklerdir, ancak farklar oldukça incedir.
- Araştırmacılar, gerçekten iki farklı tür mü yoksa tek türün varyantları mı olduğunu anlamak için üç tür kavramını birlikte uygulamıştır.

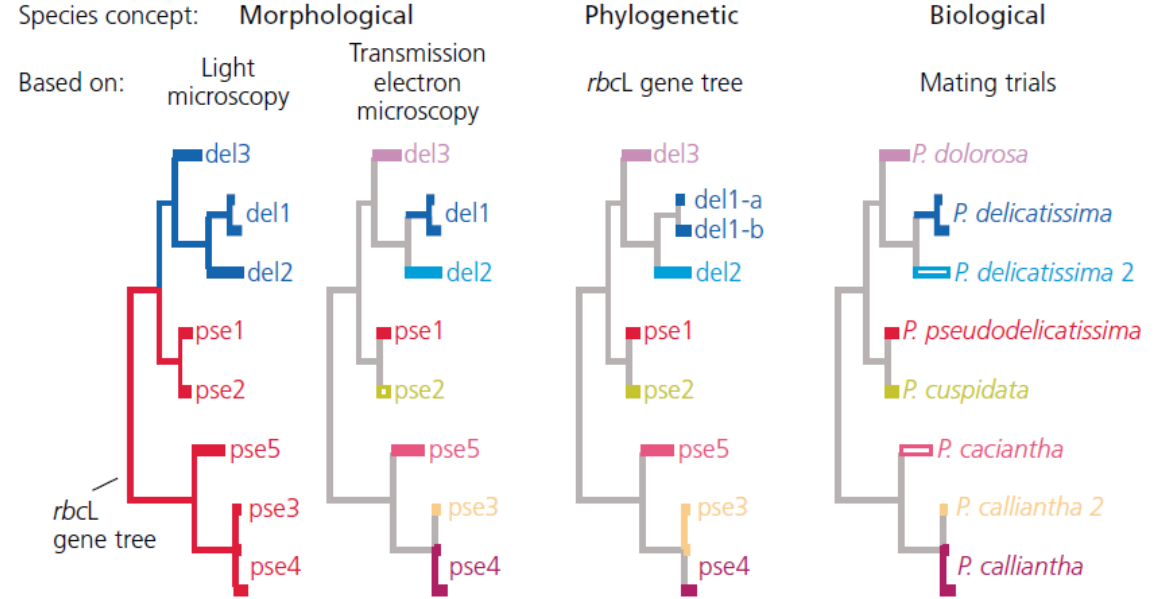


Üç Tür Kavramının Birlikte Kullanımı

- Morfospecies kavramını test etmek için hücreler yüksek çözünürlüklü transmisyon elektron mikroskopuyla incelenmiştir.
- Filogenetik tür kavramı için DNA dizilerinden filogenetik ağaçlar oluşturulmuştur.
- Şaşırtıcı biçimde, bu fitoplanktonlarda eşeyli üreme indüklenebilmiş ve biyolojik tür kavramı da çaprazlama deneyleriyle test edilmiştir.
- Böylece, aynı popülasyonlarda üç farklı tür kavramı bir arada uygulanabilmiştir.

Bulgular: Sekiz Yeni Türün Keşfi

- Araştırmanın sonuçları, birleştirilmiş tür kavramlarının gücünü net biçimde göstermiştir.
- Önceden iki morfospecies olarak bilinen gruplarda toplam sekiz ayrı soy hattı tanımlanmıştır.
- Elektron mikroskopisiyle tespit edilen ince morfolojik farklar, gen ağaçlarıyla tam bir uyum göstermiştir.
- Üreme deneyleri de aynı sonucu doğrulamış ve bu sekiz hattın birbirinden bağımsız türler olduğunu kanıtlamıştır.



Tür Çeşitliliği ve Ekolojik Önemi

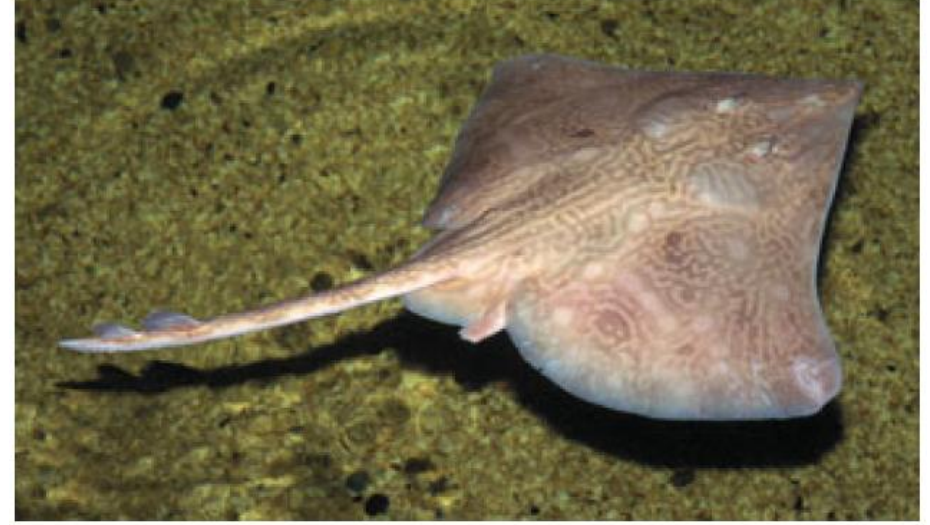
- Diatomlar gibi birçok mikroorganizma grubunda tür çeşitliliğinin sanılandan çok daha fazla olduğu ortaya çıkmıştır.
- Bu farkındalık, farklı tür kavramlarının birlikte kullanılmasının biyolojik çeşitliliği anlamada ne kadar değerli olduğunu gösterir.
- Pseudo-nitzschia türleri arasında nörotoksin üretim miktarı büyük farklılıklar gösterdiği için, tür sınırlarının doğru belirlenmesi ekosistem yönetimi açısından kritiktir.
- Dolayısıyla bu araştırma yalnızca akademik bir çalışma değil, insan sağlığı ve çevre güvenliği açısından da önemlidir.

Nesli Tehlike Altındaki Türlerin Korunması

- Dünya genelinde yaklaşık 20.000 türün yok olma tehlikesiyle karşı karşıya olduğu bilinmektedir.
- Koruma biyologları için temel hedeflerden biri, genetik çeşitliliği koruyarak uzun vadeli tür devamlılığını sağlamaktır.
- Genetik çeşitliliğin fenotipik çeşitlilikle ilişkili olduğu durumlarda, farklı genetik hatların korunması türün uyum yeteneğini artırır.
- Bu yaklaşım, “Evrimsel Olarak Önemli Birim (ESU)” kavramının da temelini oluşturur.

Avrupa Vatozu: Kaybolmaya Yüz Tutmuş Bir Dev

- Aşırı avlanma nedeniyle yok olma tehlikesi en yüksek deniz türlerinden biri, Avrupa vatozu (*Dipturus batis*)'dur.
- Yaklaşık 2,5 metreye ulaşabilen bu tür, vatozlar ve köpekbalıklarıyla akraba kıkırdaklı bir balıktır.
- 30 yıldan uzun süre önce, ticari avcılığın bir türü yok olma noktasına getirdiği ilk kayıtlı balık olarak tanımlanmıştır.
- Günümüzde yalnızca Britanya Adaları'nın batı kıyıları ve Norveç çevresinde sınırlı popülasyonlar hâlinde yaşamaktadır.

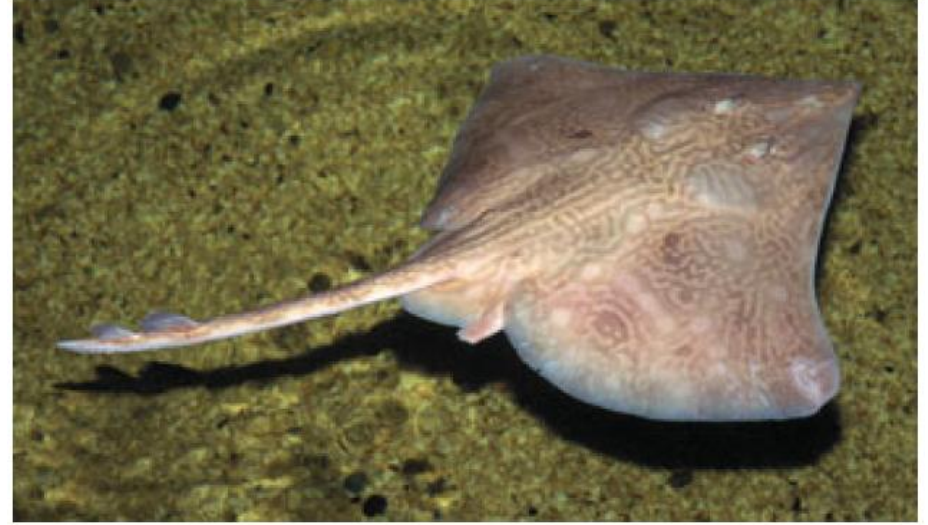


European common skate, *Dipturus batis*
(erroneous 1926 classification)



Tür Tanımında Tarihsel Karmaşa

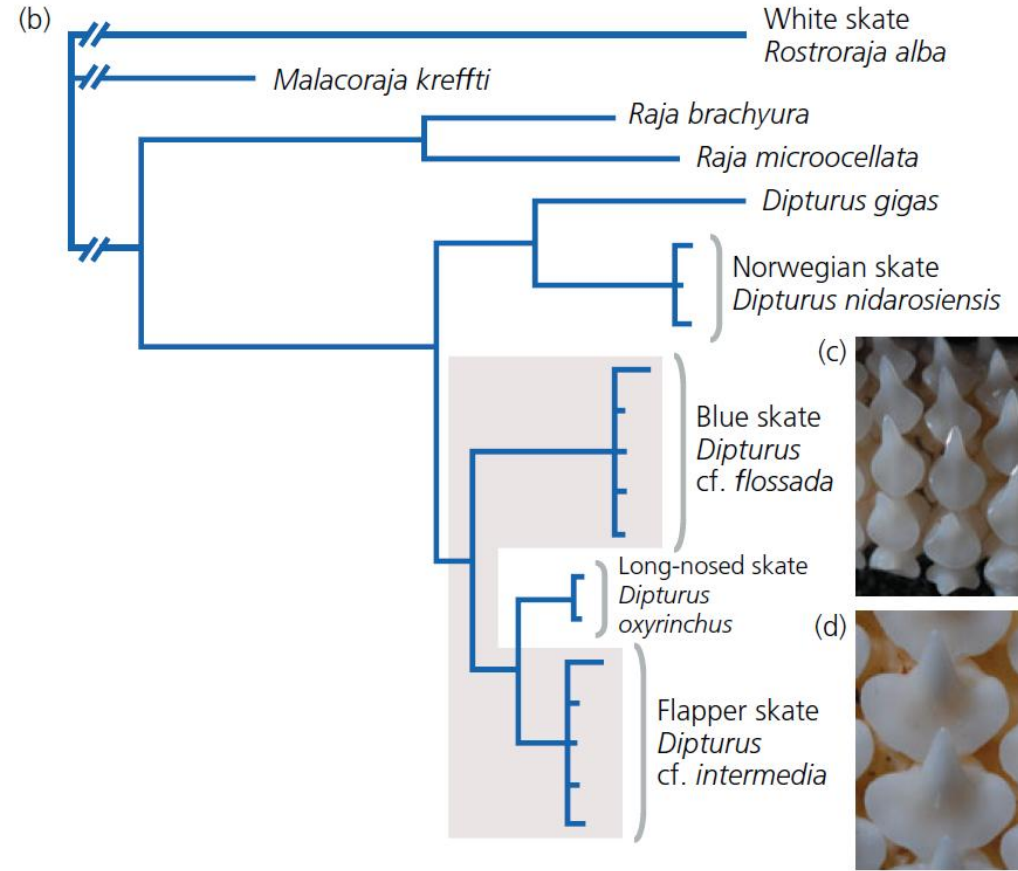
- Avrupa vatozunun taksonomik geçmişi uzun süredir karışıklık içindedir.
- 1920'lere kadar bu canlı “mavi vatoz” ve “flapper vatoz” olarak iki farklı tür kabul edilmiştir.
- Ancak 1926'da bu iki tür birleştirilmiş ve uzun yıllar boyunca tek tür olarak değerlendirilmiştir.
- Son dönemde yapılan moleküler analizler bu sınıflandırmayı sorgulamış ve yeni bir tablo ortaya koymuştur.



European common skate, *Dipturus batis*
(erroneous 1926 classification)

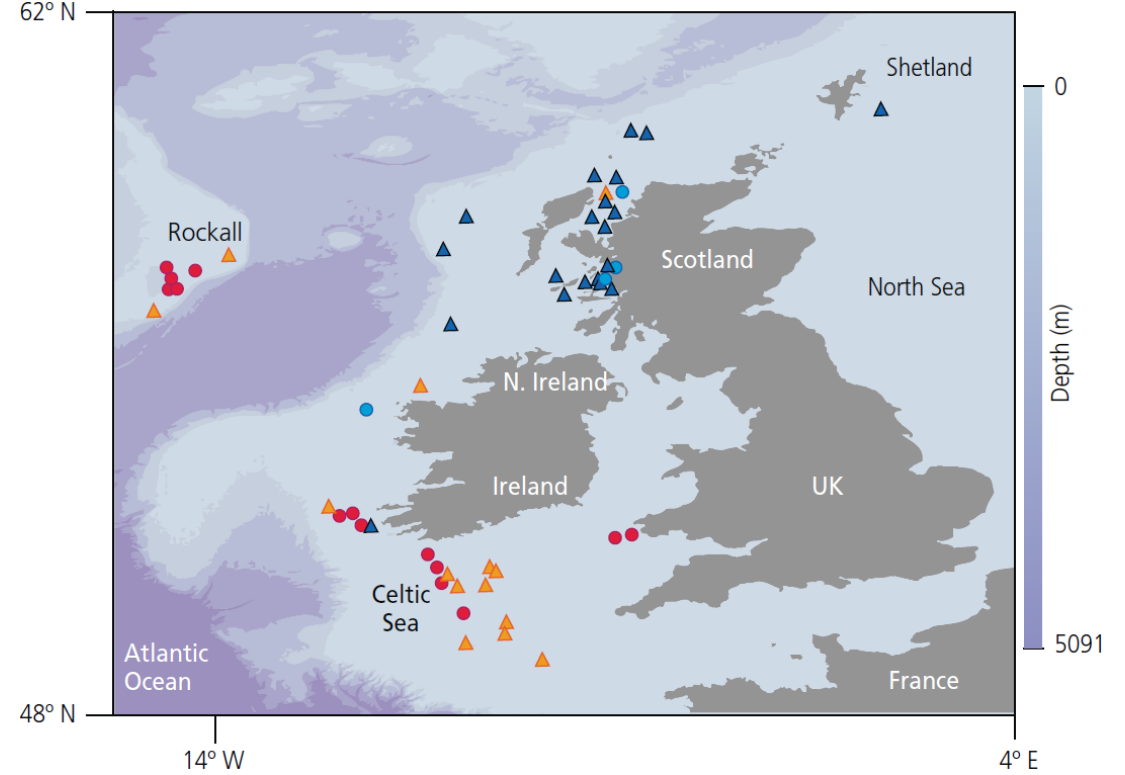
Moleküler Bulgular ve Tür Ayrımı

- İki bağımsız çalışma, DNA dizisi verilerini kullanarak bu balığın aslında iki ayrı tür olduğunu ortaya koymuştur (b).
- Araştırmalardan biri, diş şekillerinin türleri ayırt etmekte kullanılabileceğini göstermiştir (c ve d).
- Diğer çalışma ise iki türün coğrafi dağılımlarını incelemiş ve kuzey ile güney soy hatları arasında neredeyse hiç örtüşme olmadığını bulmuştur.
- Bu iki farklı veri türü, filogenetik sınıflandırmayı morfolojik ve ekolojik kanıtlarla desteklemiştir.



Tür Ayrımının Koruma Açısından Önemi

- Yandaki şekilde gösterildiği gibi, kuzey ve güney popülasyonları farklı sıcaklık aralıklarında yaşamaktadır.
- Bu durum, her iki türün farklı ısısal adaptasyonlara sahip olabileceğini düşündürmektedir.
- Dolayısıyla, her iki türün genetik çeşitliliğinin korunması, gelecekteki çevresel değişimlere uyum şansını artıracaktır.
- Bu örnek, birden fazla tür kavramının birlikte kullanılmasının, koruma stratejilerini bilimsel olarak netleştirdiğini göstermektedir.



Türleşme Mekanizmalarına Giriş

- Artık türleri nasıl tanımlayabileceğimizi gördükten sonra, sıradaki soru yeni türlerin nasıl oluştuğudur.
- Klasik olarak türleşme, üç aşamalı bir süreç olarak düşünülür.
- İlk aşama popülasyonların birbirinden ayrılması, ikinci aşama çiftleşme sistemi ya da habitat kullanımı gibi özelliklerde farklılaşma ile ilgilidir.
- Son aşama ise bu farklılaşmış popülasyonlar tekrar karşılaştığında üreme izolasyonunun ortaya çıkmasıdır.

Türleşmenin Üç Aşamalı Modeli

- Bu modele göre izolasyon ve farklılaşma genellikle farklı coğrafi bölgelerde ve zaman içinde gerçekleşir.
- Son aşama olan ikincil temas, ayrılmış popülasyonların yeniden fiziksel olarak bir araya gelmesi ile yaşanır.
- Doğada bu süreç yaygın olmakla birlikte, tüm türleşme olayları bu kalıba uymak zorunda değildir.
- Yine de izolasyon–farklılaşma–ikincil temas modeli, türleşmeyi anlamak için yararlı bir çerçeve sunar.

İzolasyonun Kavramsal Çerçevesi

- Bu kısımda odaklandığımız nokta, türleşmenin ilk adımı olan izolasyondur.
- İzolasyon, basitçe iki popülasyon arasındaki gen akışının azalması ya da kesilmesi anlamına gelir.
- Çoğu durumda bu, popülasyonların fiziksel olarak birbirinden ayrılmasıyla ortaya çıkar.
- Ancak çiftleşme olasılığını veya başarısını azaltan her etken, izolasyona ve dolayısıyla türleşme sürecine katkı sağlayabilir.

Gen Akışı Azalınca Ne Olur?

- Kromozom sayısındaki deęişiklikler gibi genetik olaylar da izolasyona yol açabilir.
- Gen akışı büyük ölçüde azaldığında ya da tamamen durduğunda popülasyonlar evrimsel olarak bağımsız hale gelir.
- Bu bağımsızlık, mutasyon, doğal seçim ve genetik sürüklenmenin her popülasyonda ayrı ayrı işlemesine olanak verir.
- Böylece türleşme süreci başlayabilir ve zamanla kalıcı hale gelebilir.

Fiziksel İzolasyon ve Gen Akışına Engel

- Gen akışı, popülasyonlar arasındaki allel frekanslarını benzeştirme eğilimindedir ve farklılaşmayı azaltır.
- Erie Gölü'ndeki ana kara ve ada su yılanları, gen akışı ve doğal seçilimin birlikte nasıl işlediğine dair klasik bir örnektir.
- Adalarda bantlı olmayan yılanlar seçim avantajına sahiptir, ancak ana karadan gelen bantlı bireyler sürekli gen akışına neden olur.
- Bu nedenle ada popülasyonları, gen akışı devam ettiği sürece ana karadan tamamen ayrı bir hat haline gelemez.

Düşünce Deneyi ve İzolasyonun Etkisi

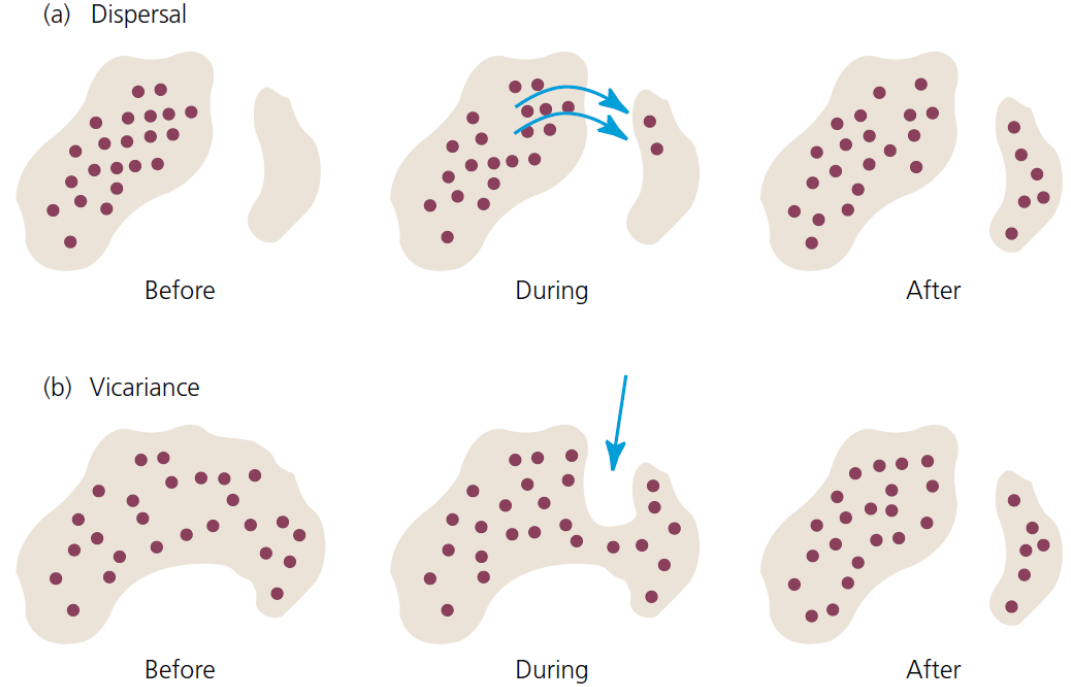
- Bir düşünce deneyi yapalım, eğer göl akıntıları değişse ve bantlı yılanların adalara geçişi tamamen dursa ne olurdu?
- Bu durumda gen akışı kesilir ve göçle gelen bantlılık allelleri ada popülasyonuna taşınmaz hale gelirdi.
- Artık ada popülasyonu mutasyon, doğal seçim ve genetik sürüklenme etkisiyle bağımsız olarak evrimleşebilirdi.
- Bu senaryo, türleşmenin fiziksel izolasyonla nasıl başlayabileceğini somut biçimde gösterir.

Allopatrik Türleşme Modeli

- Anlatılan bu süreç, Mayr'ın tanımladığı klasik allopatrik türleşme modelinin özünü oluşturur.
- “Allopatrik” ifadesi, kelime anlamı olarak farklı bölge veya farklı yurt anlamına gelir.
- Modelin temel fikri, fiziksel izolasyonun gen akışını engelleyen etkili bir bariyer oluşturmaktır.
- Pek çok çalışmada, coğrafi izolasyonun genetik ve ekolojik farklılaşmayı tetikleyen önemli bir başlangıç noktası olduğu gösterilmiştir.

Coğrafi İzolasyonun İki Temel Yolu

- Coğrafi izolasyon iki ana mekanizma ile ortaya çıkabilir.
- Birincisi, fiziksel bir bariyeri aşarak yeni bir habitat ya da adaya göç eden bireylerin orada yeni bir popülasyon kurmasıdır.
- İkincisi ise mevcut yaşam alanının, yol, nehir, dağ ya da okyanus gibi yeni bir fiziksel engel ile bölünmesidir.
- Bu iki süreç, yanda şematik olarak gösterilen dağılım ve yarıma senaryolarını oluşturur.



Dağılma ve Kolonizasyonla Türleşme: Hawaii *Drosophilalar*

- Hawaii *Drosophila*'ları, böcekler arasında en dikkat çekici uyumsal yayılımlardan birini temsil eder.
- Bu sinekler deniz seviyesinden dağ zirvelerine, kurak alanlardan yağmur ormanlarına kadar çok farklı habitatlarda yaşar.



Drosophila hemipeza



Drosophila planitibia



Drosophila heteroneura

Dağılma ve Kolonizasyonla Türleşme: Hawaii *Drosophila*'ları

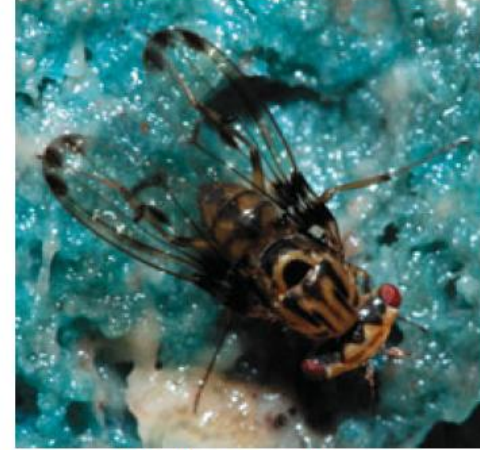
- Türler, yumurta bırakma ve larva gelişimi için kullandıkları bitkiler de dahil olmak üzere çok çeşitli besin ve yaşam kaynaklarına uyum sağlamıştır.
- Bir kısmı kanat desenleri ve baş yapıları gibi gösterişli özellikler geliştirerek savaş ve kur davranışlarında bu yapılarını kullanır.



Drosophila hemipeza



Drosophila planitibia



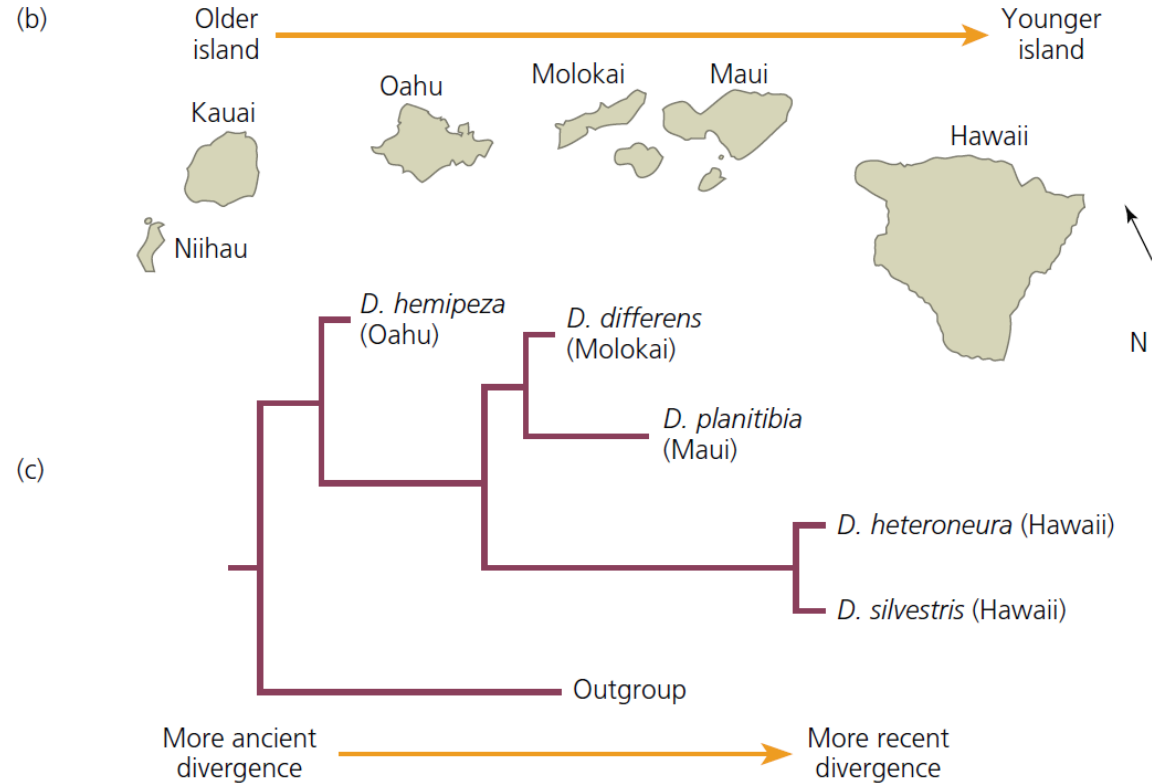
Drosophila heteroneura

Ada Endemizmi ve Kurucu Etki

- Pek çok Hawaii *Drosophila*'sının yalnızca tek bir adada yaşaması, ada endemiğini göstermektedir.
- Küçük bir grup bireyin ya da tek bir döllenmiş dişinin yeni bir adaya ulaşması, orada yeni bir popülasyonun kurulmasına yol açabilir.
- Bu yeni popülasyon, atalarından coğrafi olarak tamamen ayrıldığı için gen akışı kesilir.
- Kurucu etkisi, genetik sürüklenme ve doğal seçilimle birlikte bu popülasyonun hızla farklılaşmasına neden olur.

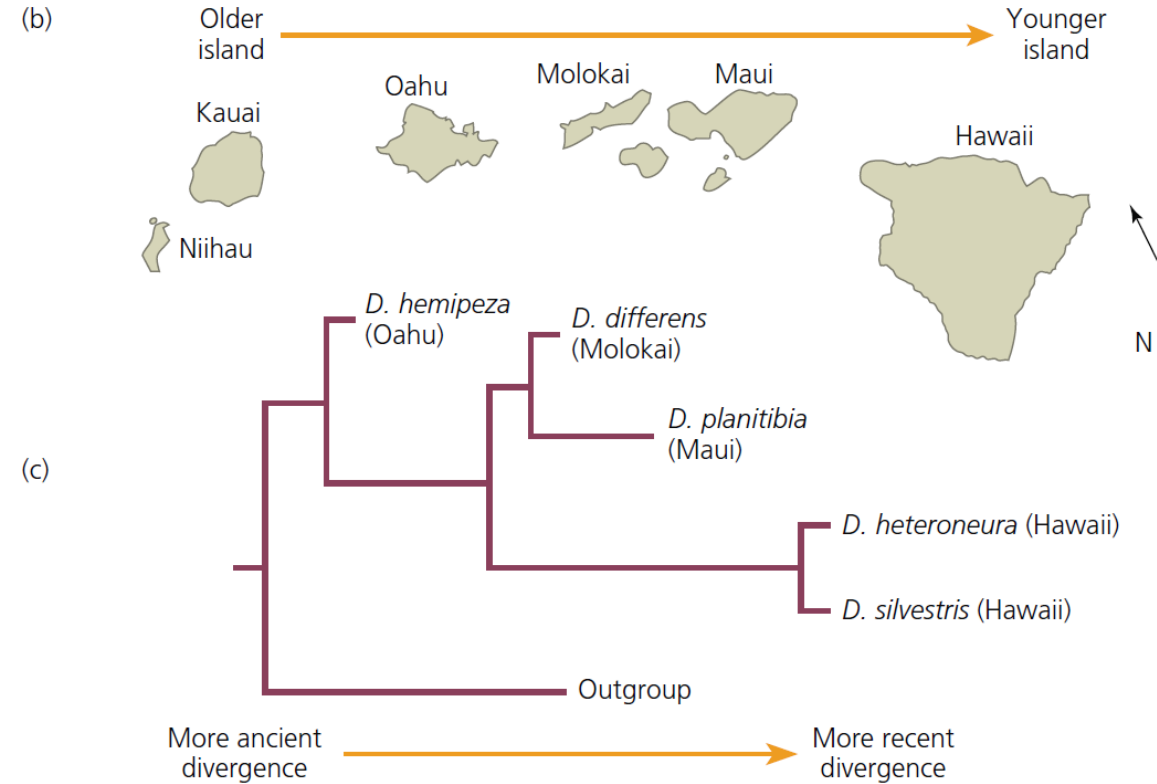
Hawaii Adalarının Jeolojisi ve Türleşme Öngörülleri

- Hawaii adaları, sabit bir volkanik sıcak noktanın zaman içinde Pasifik Plakası altında magma üretmesiyle sıralı olarak oluşmuştur (b).
- Adalar oluştuğca kuzeybatıya doğru kayar, yaşlandıkça aşınır ve giderek alçalan yapılar haline gelir.



Hawaii Adalarının Jeolojisi ve Türleşme Öngörülleri

- Bu jeolojik süreç, yakın akraba türlerin ardışık adalarda bulunacağı ve soy ağacındaki dallanma sırasının ada oluşum sırasıyla uyumlu olacağı öngörüsünü sağlar.
- James Bonacum ve ekibinin DNA verileriyle oluşturduğu filogenetik ağaçlar, bu öngörülleri doğrulamış ve türleşmede dağılma-kolonizasyon modelini desteklemiştir (c).



Dağılma ve Kolonizasyonun Genel Önemi

- Yeni habitatlara dağılma ve orada kolonizasyon, sadece okyanus adalarında değil birçok farklı ortamda türleşmeyi tetikleyebilir.
- Sıcak su kaynakları, derin deniz bacaları, bataklıklar, mağaralar, dağ tepeleri ve izole göller ekolojik ada örnekleri olarak düşünülebilir.
- Bu tür izole ortamlar, yeni popülasyonların bağımsız evrimleşmesi için uygun zemin oluşturur.
- Sonuç olarak dağılma ve kolonizasyon, türleşmeyi başlatan genel ve güçlü bir mekanizma olarak karşımıza çıkar.

Vikaryans Yoluyla Coğrafi İzolasyon

- Vikaryans olayları, bir türün dağılım alanını iki ya da daha fazla bölgeye ayırarak gen akışını azaltır veya durdurur.
- Bu olaylar, yavaş gelişen dağ oluşumlarından ani lav akıntılarına kadar farklı biçimlerde gerçekleşebilir.
- Sonuçta popülasyonlar birbirinden fiziksel olarak ayrılır ve evrimsel olarak bağımsız hale gelir.
- Türleşme süreci genellikle bu tür coğrafi bölünmelerle başlar.

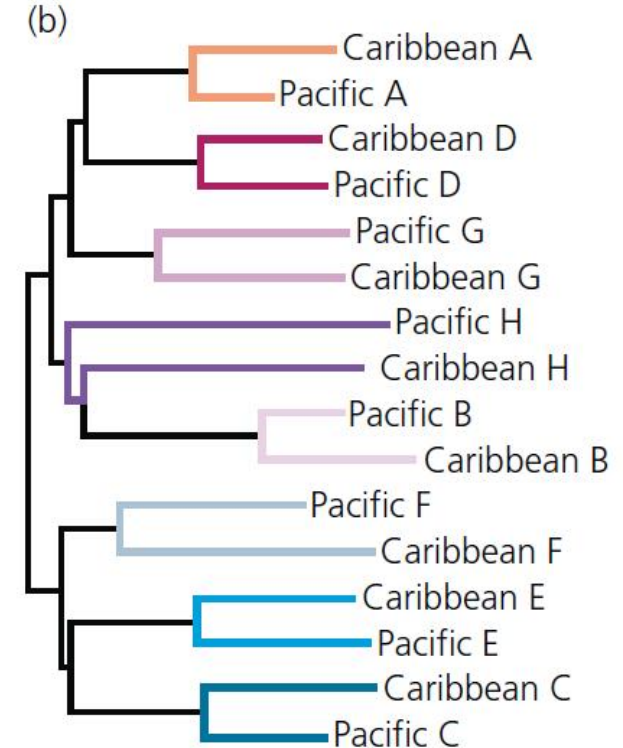
Panama Kıstağı: Klasik Bir Vikaryans Örneği

- Nancy Knowlton ve ekibi, Orta Amerika'nın iki yanında yaşayan deniz canlılarının ayrılmasını incelemiştir.
- Jeolojik verilere göre, Panama Kıstağı yaklaşık 3 milyon yıl önce yükselerek Atlantik ve Pasifik okyanuslarını ayırmıştır.
- Bu kara köprüsünün oluşumu, kıstığın iki yanında kalan popülasyonların birbirinden ayrılmasına neden olmuştur.
- Araştırma, bu ayrılan popülasyonların zamanla yeni türler oluşturup oluşturmadığını test etmeyi amaçlamıştır.



Kopan Popölasyonlar ve Tür Çiftleri

- Araştırmacılar, kıstığın iki tarafında yaşayan *Alpheus* cinsi karideslerden örnekler toplamıştır (a).
- Morfospecies kavramına göre bu örnekler, her biri bir Atlantik ve bir Pasifik türünden oluşan yedi “kardeş tür” çiftini temsil etmektedir.
- DNA dizilerinden oluşturulan filogenetik ağaç (b), bu morfolojik eşleşmeyi doğrulamıştır.
- Her bir kardeş tür çifti, genetik olarak birbirine en yakın akraba türlerdir; bu sonuç, vikaryans hipotezini desteklemektedir.



Genetik Mesafe ve Üreme Başarısı Arasındaki İlişki

- Deneylerde, farklı tür çiftlerinden erkek ve dişiler bir araya getirilmiş ve çiftleşme davranışları gözlenmiştir.
- Türler arasındaki genetik uzaklık arttıkça, çiftleşme ilgisi azalmıştır.
- Genetik olarak daha uzun süre ayrı kalmış türler birbirine daha az ilgi göstermiştir.
- Ayrıca, gözlenen çiftlerin neredeyse hiçbiri verimli yumurta üretememiştir; bu da üç tür kavramına göre de ayrı tür olduklarını kanıtlamaktadır.

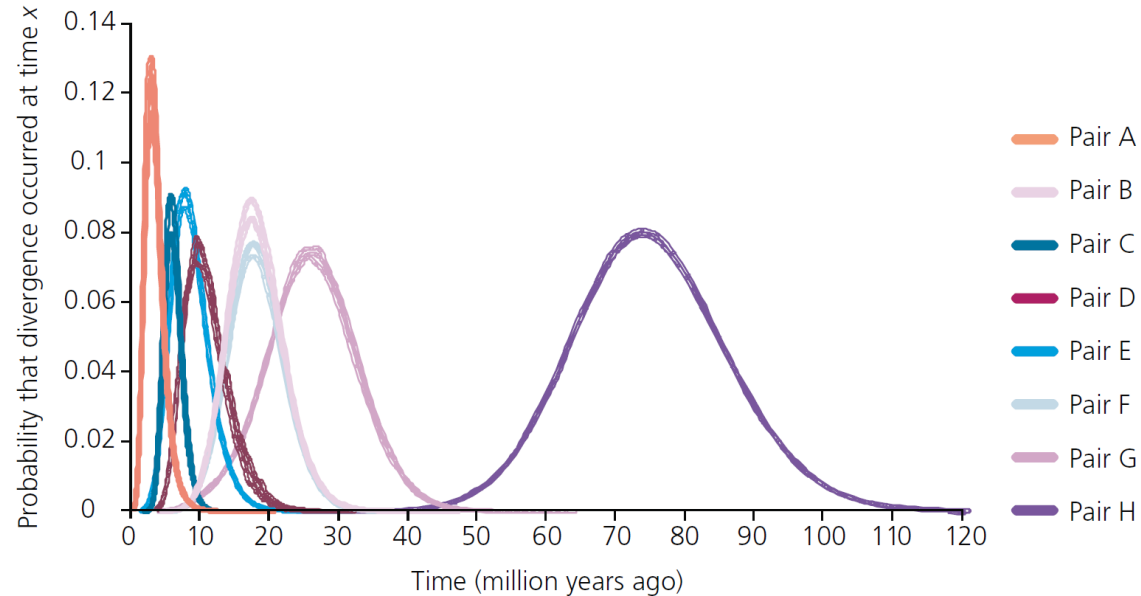


Beklenmeyen Bulgular: Farklı İzolasyon Zamanları

- Başlangıçta, kara köprüsünün hızla oluştuğu varsayılmış ve tüm tür çiftlerinin aynı anda ayrıldığı tahmin edilmiştir.
- Ancak DNA dizisi farklılıkları %6,5'ten %19'un üzerine kadar değişiklik göstermektedir.
- Bu durum, kıstağın ani değil, kademeli olarak yükseldiğini göstermektedir.
- Türlerin ayrılma zamanları, yaşadıkları su derinliği ve larva hareketliliği gibi faktörlere bağlı olarak farklılık göstermiştir.

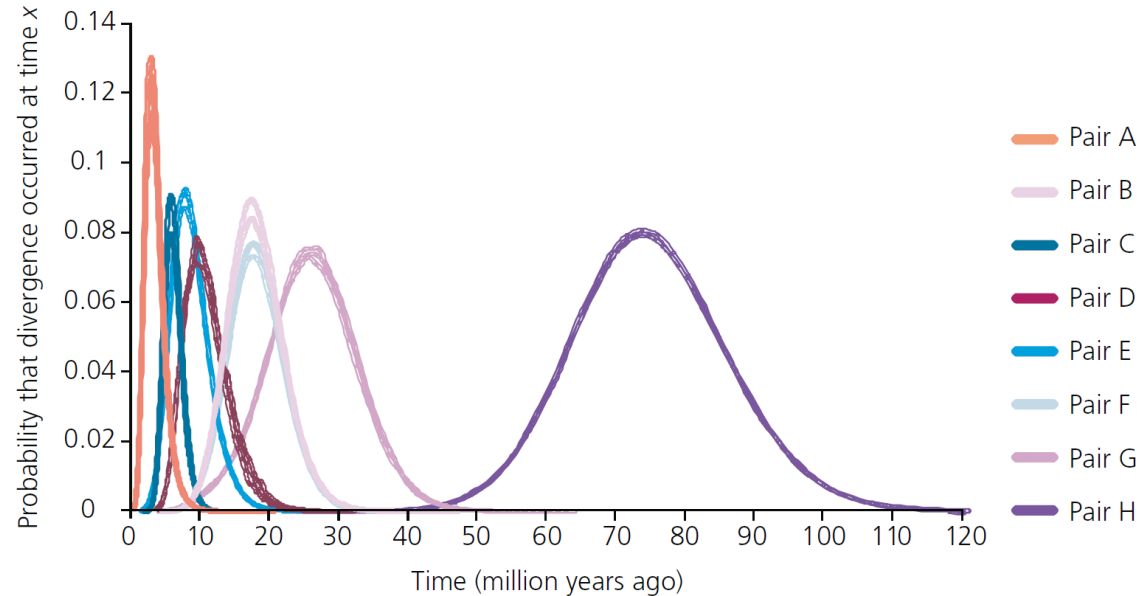
Derinlik ve Ayrılma Zamanı İlişkisi

- Carla Hurt ve ekibi, karideslerin genomlarından elde edilen DNA verilerini kullanarak her tür çiftinin ne zaman ayrıldığını tahmin etmiştir.
- Aşağıdaki şekil, dört tür çiftinin benzer zamanda ve yakın geçmişte, diğerlerinin ise daha eski dönemlerde ayrıldığını göstermektedir.



Derinlik ve Ayrılma Zamanı İlişkisi

- Derin sularda yaşayan türler daha erken, sığ sularda yaşayanlar ise daha geç ayrılmıştır.
- Yakın geçmişte ayrılan türler, muhtemelen 3 milyon yıl önce iki okyanusun “son kez” tamamen ayrılmasını yansıtmaktadır.



Vikaryansın Evrimdeki Önemi

- Benzer çalışmalar, vikaryansın birçok farklı canlı grubunda türleşmeyi başlatan önemli bir mekanizma olduğunu göstermektedir.
- Örneğin, yaklaşık 1 milyon yıl önce Baja California Yarımadası'nı kuzey ve güney olarak ayıran deniz geçidi buna örnektir.
- Ayrıca Pleistosen dönemi boyunca buzullaşma olayları da habitatların parçalanmasına neden olmuştur.
- Tüm bu olaylar, coğrafi bariyerlerin türleşmede ne kadar güçlü bir rol oynadığını kanıtlamaktadır.

Mutasyonların Rolü: Poliploidi ve Kromozom Değişimleri

- Türleşme genellikle coğrafi izolasyonla başlasa da, bazen fiziksel ayrılık olmadan da gen akışı azalabilir.
- Özellikle poliploidleşme gibi mutasyonlar, anında üreme izolasyonu yaratabilir.
- Örneğin, diploid bir atadan ($2n$) türeyen tetraploid bir soy ($4n$) ile ana popülasyon arasında çiftleşme, kromozom uyumsuzluğu nedeniyle başarısız olur.
- Bu nedenle poliploidi, bazı bitki türlerinde türleşmenin doğrudan tetikleyicisi olarak görülür.

Poliploidleşmenin Yaygınlığı

- Yaklaşık 300.000 kara bitkisi türünün %2–4’ü doğrudan poliploidi olaylarından türemiştir.
- Poliploidi hayvanlarda daha nadir görülse de, bazı tatlı su balıkları, kurbağalar ve kertenkelelerde belgelenmiştir.
- Bu örnekler, kromozom sayısındaki ani değişikliklerin gen akışını keserek türleşmeyi başlatabileceğini gösterir.
- Dolayısıyla poliploidi, özellikle bitkilerde “ani türleşme” mekanizmasının açık bir örneğidir.

Küçük Ölçekli Kromozomal Değişimlerin Etkisi

- Poliploidi kadar dramatik olmayan kromozom farklılıkları da üreme izolasyonuna yol açabilir.
- *Agrodiaetus* cinsi kelebeklerde kromozom sayısı türden türe 10 ile 134 arasında değişir.
- Bu farkların, aynı bölgede yaşayan türler arasındaki sınırları korumada önemli bir rol oynadığı düşünülmektedir.
- Benzer kromozom sayısına sahip türlerin birlikte yaşaması nadirdir; çünkü gen akışı olmadıkça türleşme tamamlanabilir.

Kromozomal Değişimlerin Yorumlanması

- Yakın akraba türler karşılaştırıldığında, küçük ölçekli kromozomal farklılıklar oldukça yaygındır.
- Ancak bu farklılıkların türleşmenin nedeni mi yoksa sonucu mu olduğu çoğu zaman belirsizdir.
- Bazı çalışmalar, bu değişikliklerin türleşmeden sonra ortaya çıktığını öne sürmektedir.
- Yine de araştırmalar, kromozom yapısındaki farklılıkların popülasyon ayrışmasına nasıl katkı sağladığını araştırmaya devam etmektedir.

İzolasyon Mekanizmalarının Çeşitliliği

- Doğada, coğrafi engellerin yarattığı fiziksel izolasyon ve kromozomal farklılıkların yol açtığı üreme uyumsuzluğu yaygındır.
- Ancak izolasyon yalnızca bu iki mekanizma ile sınırlı değildir; farklı türlerde çok çeşitli biçimlerde ortaya çıkabilir.
- Özellikle bitkilerde, çiçeklenme zamanlarındaki farklılıklar veya farklı tozlayıcı türlerine bağımlılık sık görülen izolasyon nedenlerindendir.
- Bu farklılıklar, türler arasında gen akışını engelleyerek onları genetik olarak birbirinden ayırabilir.

Maymun Çiçekleri ve Tozlayıcı Uzmanlaşması

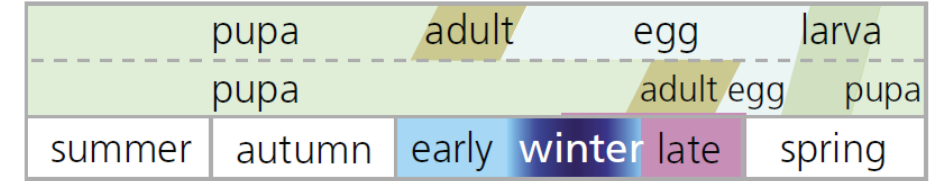
- Daha önce (Bölüm 9) gördüğümüz gibi, iki farklı maymun çiçeği türü morfolojik olarak birbirinden farklıdır.
- Bu türlerden biri arılar, diğeri ise sinek kuşları tarafından tozlaştırılır.
- Arılar ve sinek kuşları yalnızca kendi türlerine ait çiçekleri ziyaret ettiğinden, polen aktarımı türler arasında gerçekleşmez.
- Bu durumda türler, tozlayıcı uzmanlaşması yoluyla genetik olarak izole hale gelmiştir.

Hayvanlarda İzolasyon: Japon Kış Güvesi

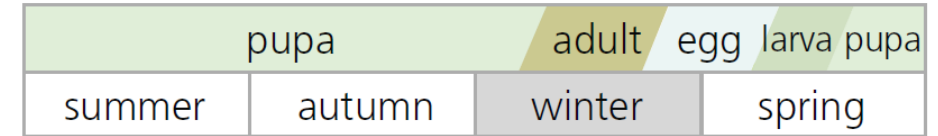
- İzolasyonun bir başka biçimi, hayvanlarda üreme zamanlamasındaki farklılıklardan kaynaklanabilir.
- Japonya'da yaşayan *Inurois punctigera* adlı güve, genetik olarak izole iki popülasyona sahiptir.
- Bu iki tür, coğrafi olarak aynı bölgede yaşasa da, farklı üreme dönemlerine sahiptir.
- Biri sonbahar–erken kış döneminde, diğeri ise geç kış–erken ilkbaharda yumurtlayarak zamansal izolasyon göstermektedir.

(a)

Northerly sites have temporally distinct adult populations



Southerly sites have just one population



Kış Mevsiminde Üreme Zamanlaması

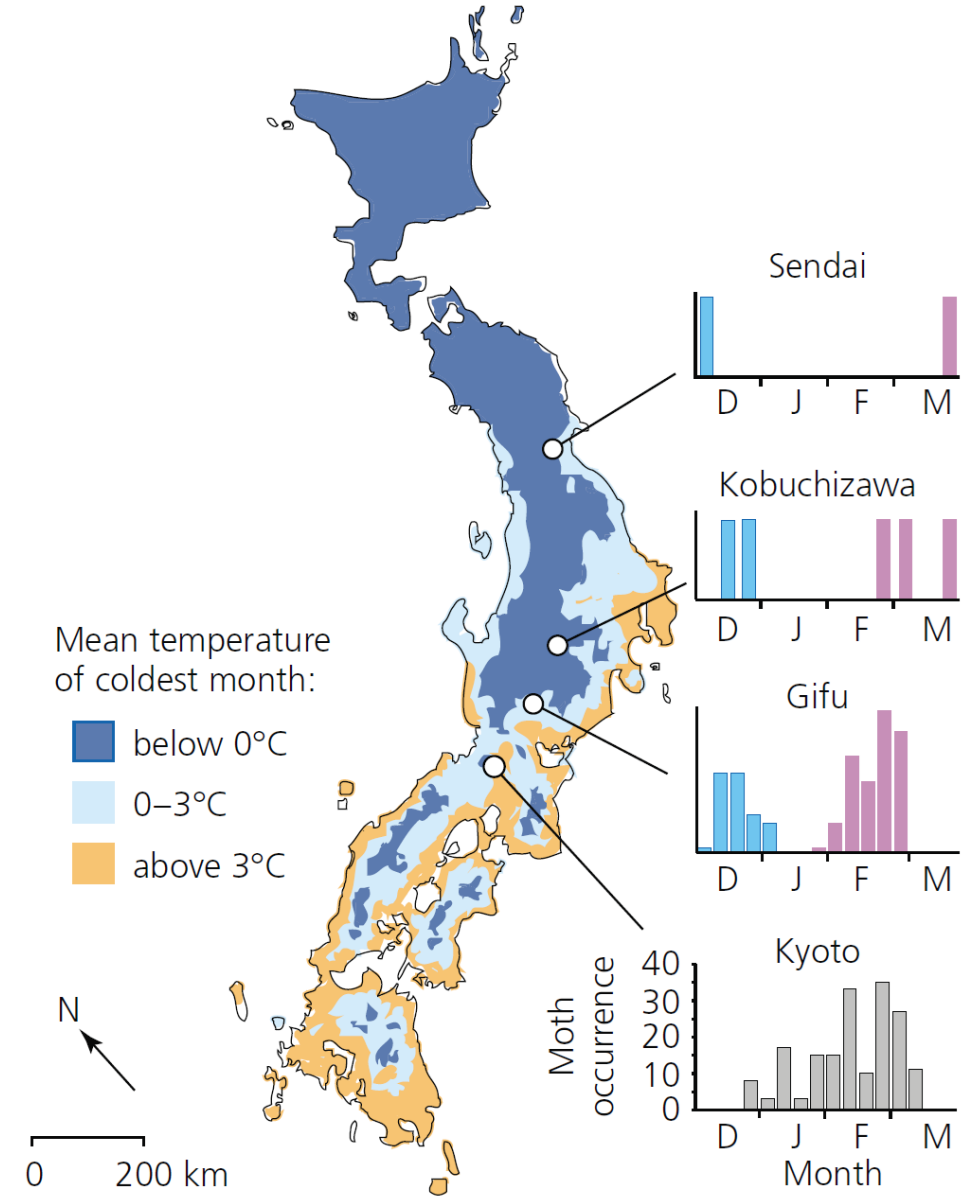
- Her iki tür de soğuk kış koşullarında etkinleşir, ancak yoğun kar ve aşırı soğuk, ortada bir “ölü dönem” yaratır.
- Bu dönem boyunca hiçbir tür aktif olamaz; böylece erken ve geç kış türleri birbirinden tamamen ayrılır.
- Sonuç olarak iki popülasyonun üreme zamanları çakışmadığı için, gen akışı ortadan kalkar.
- Böylece, coğrafi engel olmadan yalnızca üreme zamanlaması farkıyla türleşme gerçekleşmiştir.

Alternatif Olasılıklar ve Test Edilebilirlik

- Elbette bu iki güve türü yalnızca zaman farkı nedeniyle değil, başka faktörlerle de izole olmuş olabilir.
- Örneğin, farklı kış koşullarına uyum sağlama ya da feromon farklılıkları çiftleşmeyi engelliyor olabilir.
- Ancak bu olasılıkların dışında da zamansal izolasyon hipotezi doğrudan test edilebilir.
- Bunun için Japonya'nın farklı bölgelerinde, kış şiddetinin değiştiği enlemler karşılaştırılmıştır.

Enleme Baęlı Deęişim

- Güney Japonya'daki daha ılıman bölgelerde güveler kış boyunca üreyebilmekte ve popülasyonlar iç içe geçmektedir.
- Araştırmacılar, bu bölgelerde iki tür arasındaki genetik farkın ortadan kalktığını gözlemiştir.
- Kuzeydeki soğuk alanlarda ise mavi ve mor çubuklarla gösterilen genetik olarak ayrı türler hâlâ mevcuttur.
- Güneydeki popülasyonların tek bir karışık tür hâline gelmesi, zamansal izolasyonun temel mekanizma olduğunu kanıtlamıştır.



Beklenmedik Bir İzolasyon Türü: Salyangozlarda Spiral Yönü

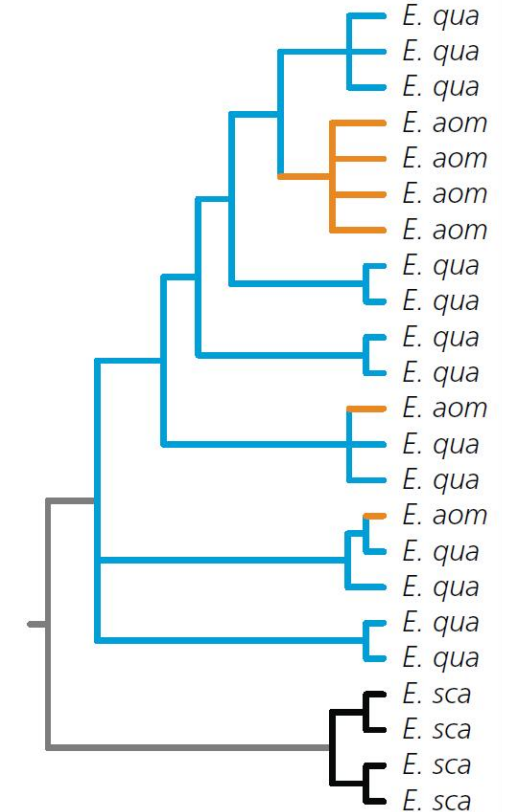
- İzolasyon bazen hiç tahmin edilmeyecek biçimlerde de ortaya çıkabilir.
- Japonya’da yaşayan *Euhadra* cinsi kara salyangozlarında, kabuğun dönüş yönünü belirleyen tek bir gen bulunur.
- Bu gendeki bir mutasyon, kabuğun yönünü “sağa” veya “sola” çevirebilir.
- Fakat zıt yönlü sarmala sahip bireyler, üreme organları hizalanmadığı için çiftleşemez.



— *E. quaesita* Left-handed



— *E. aomoriensis* Right-handed



Tek Bir Mutasyonla Türleşme

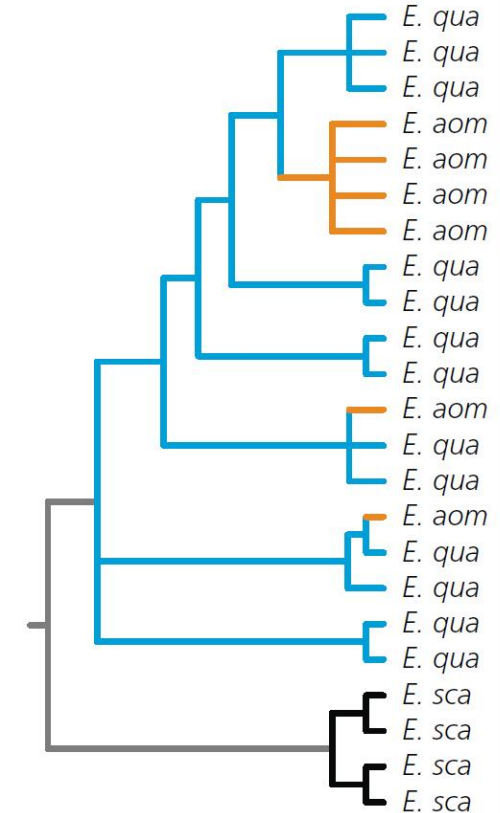
- Bu durum, yalnızca tek bir genetik değişikliğin anında üreme izolasyonuna yol açabileceğini göstermektedir.
- *Euhadra quaesita* türü içinde, sağ sarmallı bireylerin farklılaşarak yeni bir tür (*E. aomoriensis*) oluşturduğu düşünülmektedir.
- Filogenetik analizler, bu türleşmenin aynı mekanizma ile birden fazla kez gerçekleştiğini göstermektedir.
- Böylece, tek bir mutasyon bile fiziksel uyumsuzluk üzerinden kalıcı türleşmeye neden olabilir.



- *E. quaesita* Left-handec



- *E. aomoriensis* Right-handec



Türleşmede Farklılaşma Mekanizmaları

- Coğrafi izolasyon, vikaryans, poliploidi ve kromozomal değişiklikler popülasyonları ayırarak türleşmenin ilk adımını oluşturur.
- Ancak biz türleri günlük hayatta gen akışının yokluğuyla değil, farklı fenotipik özellikleriyle tanırız.
- Yakından ilişkili türlerde bile, dikkatle bakıldığında morfolojik farklar ortaya çıkar.
- İzolasyon tek başına yeterli değildir; tam bir türleşme için farklılaşmanın (divergence) da gerçekleşmesi gerekir.

Farklılaşmayı Hangi Etkenler Tetikler?

- Günümüzde biliyoruz ki, ekolojik faktörler türler arası farklılaşmanın en yaygın nedenidir.
- Bu faktörler, popülasyonlar arasında doğal seçilimin yönünü ve şiddetini değiştirir.
- Genetik sürüklenmenin tek başına türleşmeye yol açabileceği öne sürülmüş olsa da, bu iddia zayıf kalmıştır.
- Çoğu evrim biyoloğu, popülasyonlar arasındaki farklılaşmanın temel itici gücünün doğal seçim olduğu görüşündedir.

Farklı Habitatlara Uyumun Rolü

- Farklı yaşam alanlarında yaşayan popülasyonların doğal seçimle fenotipik olarak farklılaştığına dair kanıtlar çok güçlüdür.
- Hem tek hücreli mikroorganizmalardan hem de çok hücreli hayvan ve bitkilerden sayısız örnek bulunmaktadır.
- Ekolojik faktörler, rekabet, avcılık ya da iklim gibi hem biyotik hem de abiyotik etmenleri içerir.
- Bir tür farklı habitatlarda yaşarsa ve gen akışı sınırlanırsa, bu durum genetik ve fenotipik ayrışmaya, dolayısıyla türleşmeye yol açabilir.

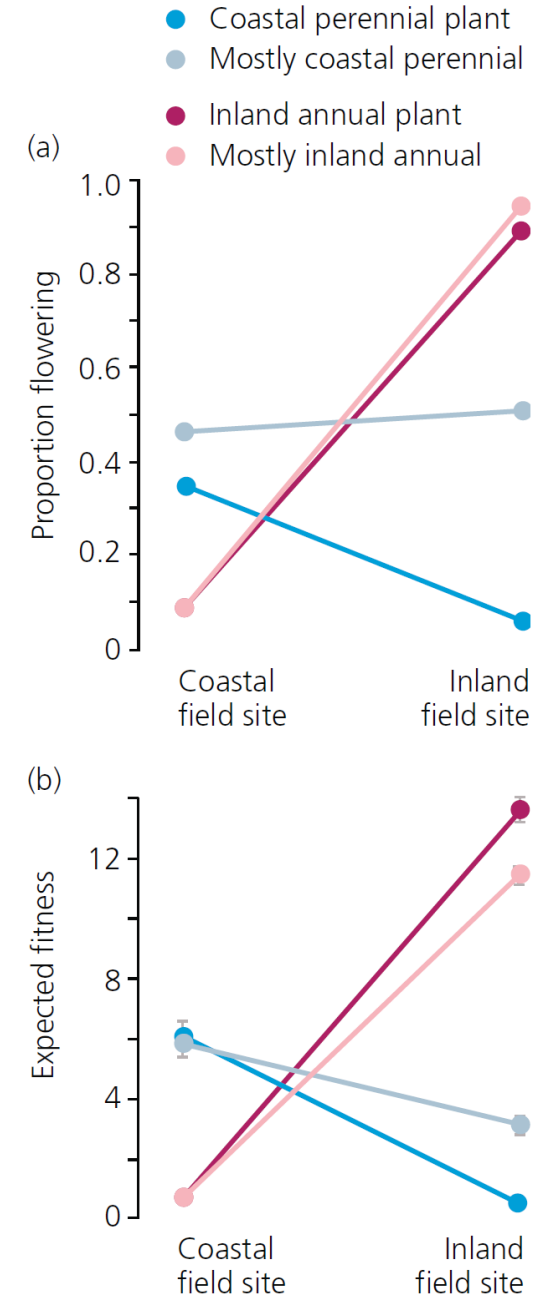
Sarı Maymun Çiçeği (*Mimulus guttatus*) Örneği

- Kuzey Amerika'nın batısında yaşayan *Mimulus guttatus*, türleşme sürecinin ara aşamasında olan iki farklı ekotipe sahiptir.
- Kıyı bölgelerinde yaşayan ekotip çok yıllık (perennial) bir yaşam döngüsüne sahiptir ve yıl boyu nemli toprakta yaşar.
- İç bölgelerdeki ekotip ise tek yıllık (annual) bir döngüye sahiptir; erken yazda çiçek açar, tohum oluşturur ve kurak dönemde ölür.
- Bu iki yaşam stratejisi, yanda görüldüğü gibi belirgin morfolojik ve ekolojik farklara yol açmaktadır.



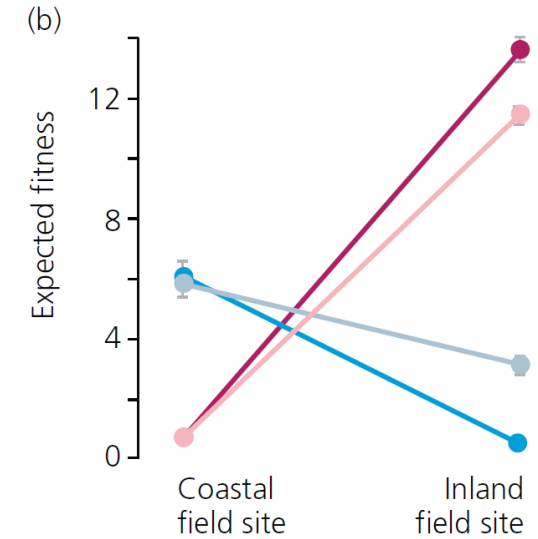
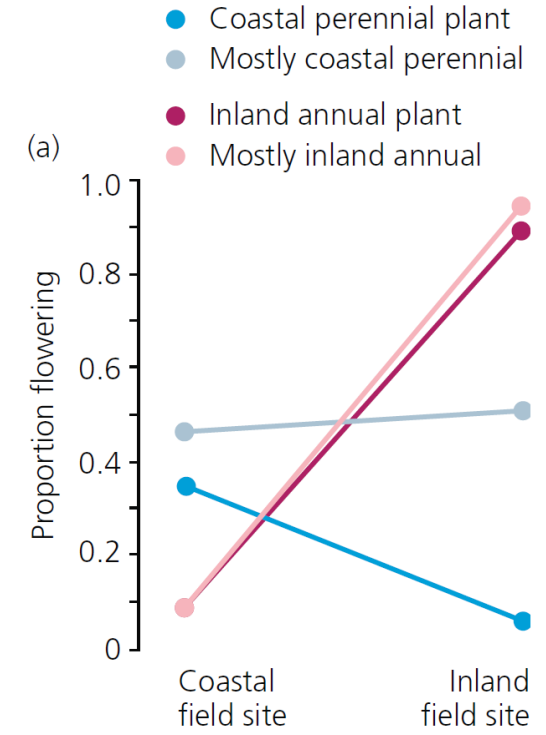
Ortak Bahe Deneyi ve Doęal Seilim

- David Lowry ve John Willis, iki ekotipi hem kendi habitatlarında hem de birbirlerinin habitatında yetiřtirerek ortak bahe deneyi yapmıřtır.
- Hipoteze gre, her habitatta o evreye zg yařam stratejisine sahip bitkiler daha yksek yařama ve reme bařarısı gstermelidir.
- Yanda grldę zere, gerekten de her habitatta en bařarılı bitkiler o habitatın yerli ekotipleridir.
- Bu sonu, doęal seilimin habitat kořullarına uygun yařam stratejilerini destekledięini doęrulamaktadır.



Genetik Mozaikler ve Uyum Düzeyi

- Araştırmacılar ayrıca genetik mozaikler oluşturarak belirli bir kromozom bölgesinin etkisini test etmiştir.
- Bir popülasyona ait genomun içine diğer popülasyondan yalnızca tek bir kritik bölge aktarılmıştır.
- Bu mozaik bitkiler, ebeveyn popülasyonlar arasında ara uyum değerleri göstermiştir.
- Bu bulgu, yaşam stratejilerindeki farklılıkların belirli gen bölgeleri tarafından güçlü biçimde kontrol edildiğini göstermektedir.



Kromozomal Ters Dönme (İnversiyon) ve İzolasyon

- İlginç biçimde, bu kritik gen bölgesi iki ekotipte kromozomal olarak ters yönde dizilmiştir.
- Çok yıllık ekotipte DNA dizisi bir yönde okunurken, tek yıllık ekotipte aynı bölge tersine çevrilmiştir.
- Bu kromozomal inversiyon, mayoz sırasında eşleşme hatalarına yol açar ve bu bölgede rekombinasyonu engeller.
- Böylece bu bölgede bulunan tüm genler birlikte aktarılır, iki ekotip arasında karışmadan nesiller boyunca korunur.

Kromozomal Değişimlerin Türleşmeye Katkısı

- Lowry ve Willis'in bulgusu yalnızca doğal seçilimin önemini değil, aynı zamanda kromozomal yapıların rolünü de ortaya koymuştur.
- Bu tür inversiyonlar, habitat uyumuna katkı sağlayan gen kombinasyonlarını bir arada tutarak farklılaşmayı güçlendirir.
- Dolayısıyla kromozomal inversiyonlar, bazen adaptif farklılaşmayı ve hatta türleşmeyi tetikleyen faktörler olabilir.
- Bu durum, kromozomal yapı değişimlerinin evrimsel süreçte beklenenden daha aktif bir rol oynayabileceğini göstermektedir.

Eş Seçimi ve Türleşme Arasındaki Bağlantı

- Türleşmeyi kolaylaştıran farklılaşma yollarından biri, eşleşme davranışlarıyla ilgilidir.
- Yalnızca eşeyli üreyen türlerde başarılı üreme, uygun bir eş bulmayı ve seçmeyi gerektirir.
- Bu süreçte eşeyssel seçim, eş seçimini etkileyen fenotipler üzerinde etki gösterir.
- Bazı durumlarda bu seçim, benzer özelliklere sahip bireylerin birbirini tercih ettiği eşeyssel eşleşme (assortative mating) biçiminde ortaya çıkar.

Assortative Mating'in Türleşmeye Katkısı

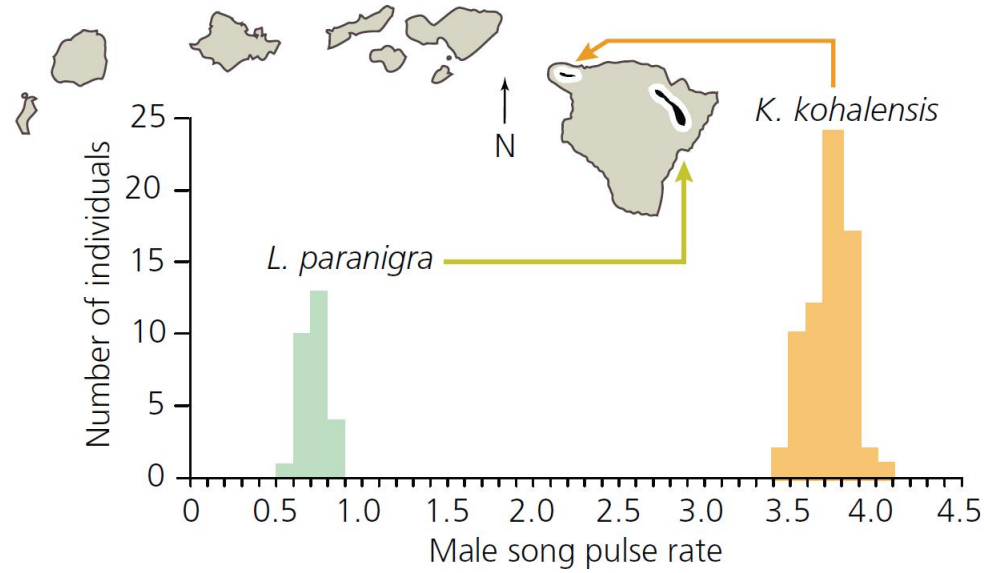
- Belirli özelliklere sahip bireylerin yalnızca kendilerine benzeyenlerle çiftleşmesi, gen akışını sınırlar.
- Bu durum yeterince güçlü olduğunda, popülasyonlar arasında üreme izolasyonu gelişebilir.
- Zamanla bu izolasyon kalıcı hale gelir ve türleşmeye zemin hazırlar.
- Bu mekanizmanın en güzel örneklerinden biri, Hawaii cırcır böceklerinde (*Laupala* cinsi) görülür.



Hawaii Cırcır Böceklerinde Şarkı ve Eş Seçimi

- Dişi *Laupala* böcekleri, erkekleri kanat yapılarıyla ürettikleri şarkılara göre seçer.
- Erkek şarkıları, düzenli titreşim darbelerinden oluşur ve bu vuruş (pulse) hızı türler arasında belirgin biçimde farklıdır.

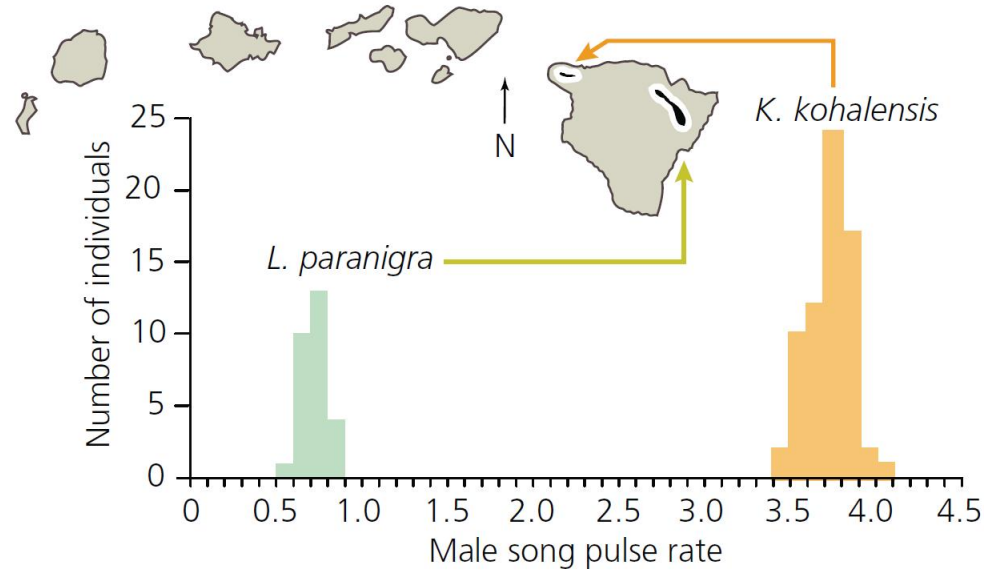
(a)



Hawaii Cırcır Böceklerinde Şarkı ve Eş Seçimi

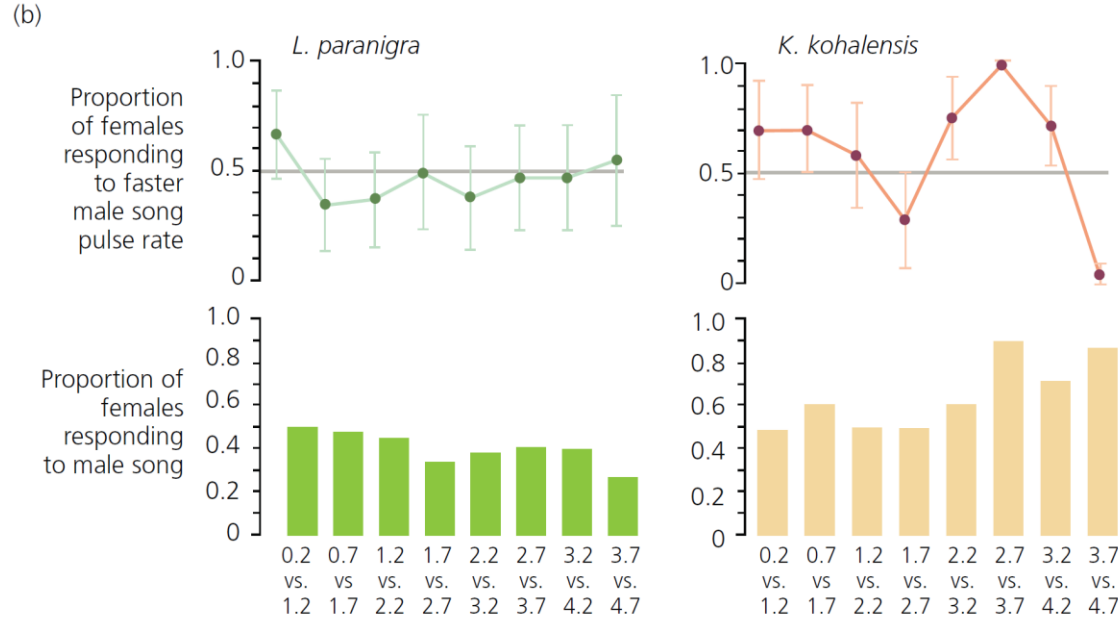
- Kimi türler hızlı, kimileri ise yavaş tempolu şarkılar üretir.
- Her türün dişisi, genellikle kendi türüne özgü vuruş hızına sahip şarkıları tercih eder.

(a)



Şarkı Tercihi ve Üreme İzolasyonu

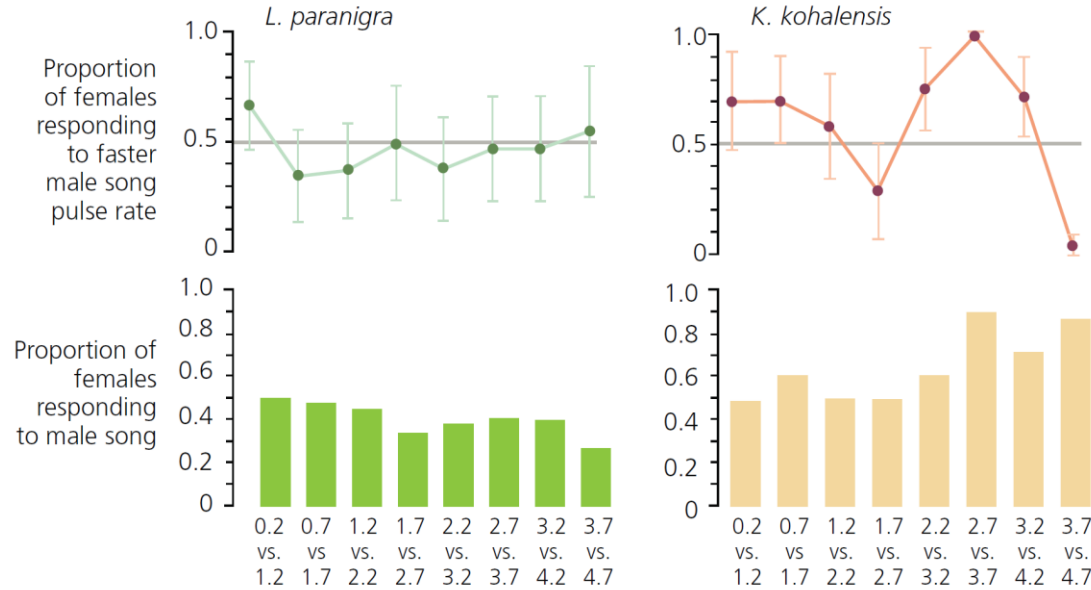
- Bu tercih, 38 türden oluşan *Laupala* cinsinde türlerin birbirinden izole kalmasını sağlar.
- Örneğin, *L. kohalensis* erkekleri, *L. paranigra*'ya göre daha hızlı şarkı söyler.



Şarkı Tercihi ve Üreme İzolasyonu

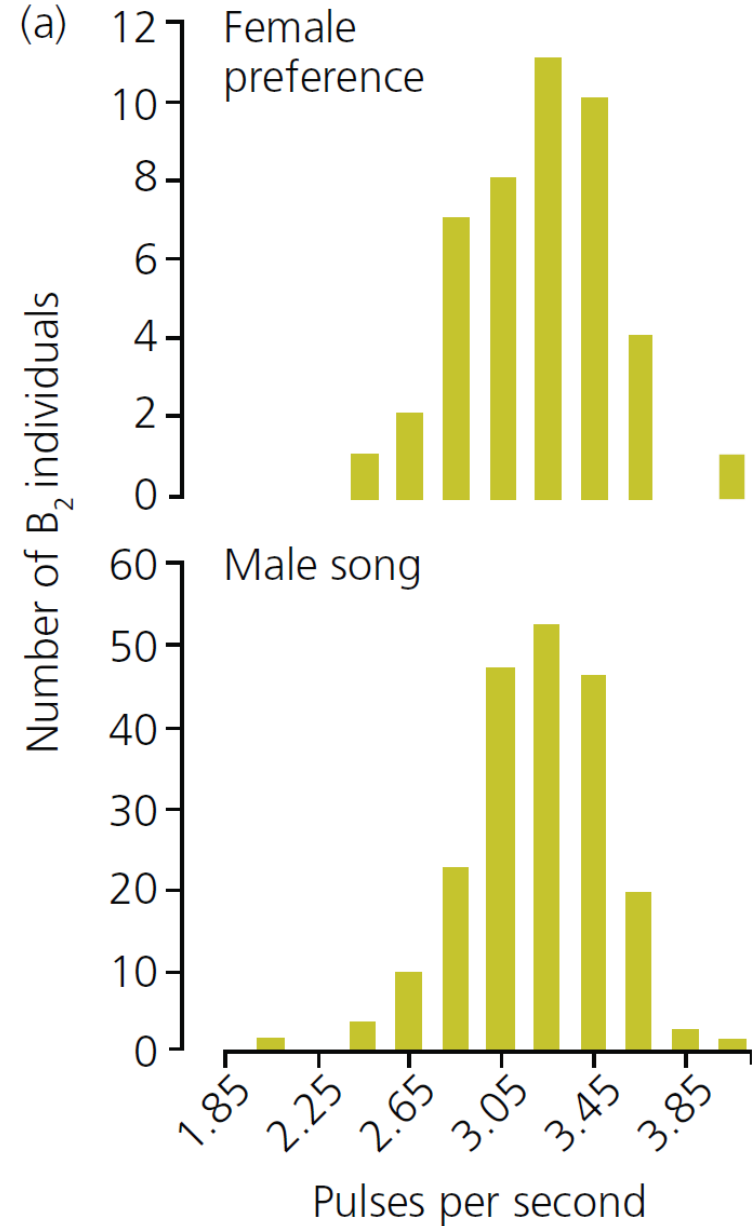
- Aşağıdaki şekil, dişilerin kendi türlerindeki erkeklerin şarkı hızını açıkça tercih ettiğini gösterir.
- Dolayısıyla, erkek şarkısı ve dişi tercihi birlikte tür sınırlarını koruyan önemli özelliklerdir.

(b)



Genetik Temel ve Melezleme Deneyleri

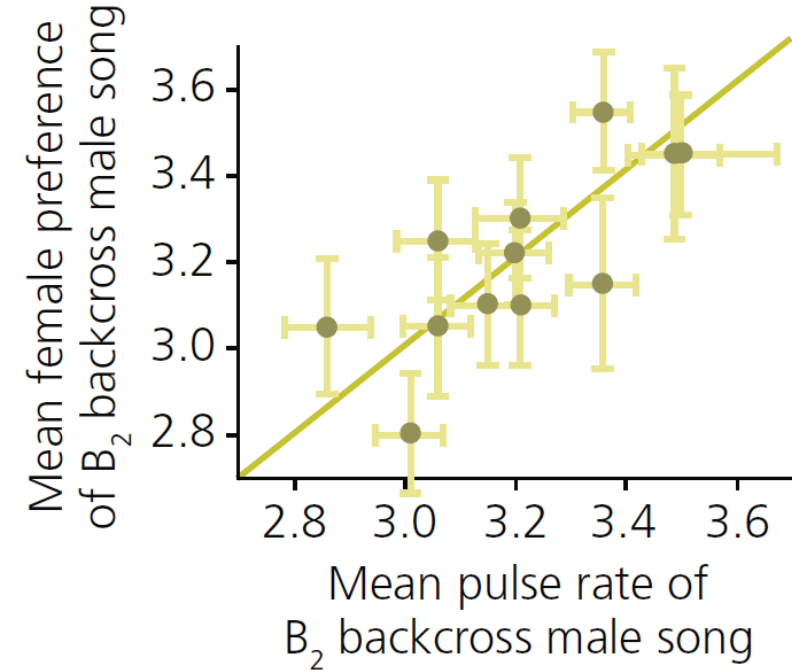
- Önceki çalışmalar, hem erkek şarkısının hem de dişi tercihinin çok sayıda gen tarafından kontrol edildiğini göstermiştir.
- Chris Wiley ve Kerry Shaw, bu iki özelliğin genetik ilişkisini anlamak için melezleme deneyleri yapmıştır.
- *L. kohalensis* ile *L. paranigra* arasında hibritler üretilmiş, ardından hibritler tekrar *L. kohalensis* bireyleriyle çaprazlanmıştır.
- Böylece, genetik olarak çoğunlukla *L. kohalensis*'e benzeyen ancak farklı gen kombinasyonlarına sahip aileler oluşturulmuştur.



Şarkı ve Tercih Arasındaki Güçlü Bağlantı

- Her hibrit ailede erkek şarkı hızı ve dişi tercihi ölçülmüştür.
- Sonuçlar şaşırtıcıdır: Hızlı şarkı söyleyen erkeklere sahip ailelerde dişiler de hızlı şarkılara daha fazla ilgi göstermiştir.
- Tekrarlanan mayoz ve geri çaprazlamalara rağmen bu iki özellik birbirinden ayrılmamıştır.
- Erkek şarkısı ve dişi tercihi güçlü genetik bağlarla ilişkilidir ve bu bağ, türleşmeyi destekleyen bir mekanizma olarak çalışır.

(b)



Genetik Bağlantının Özelliği

- İlginç biçimde, bu güçlü genetik bağlantı birkaç etkili genle açıklanamaz.
- Şarkı ve tercih özelliklerinin genetik temeli, genom genelinde birçok lokusa dağılmıştır.
- Buna rağmen, bu genetik karışıklık bile erkek şarkısıyla dişi tercihini birbirinden ayıramamıştır.
- Bu durum, türler arası genetik farklılaşmanın oldukça derin ve bütüncül olduğunu göstermektedir.

Eşeyssel Seçilimin Türleşmedeki Rolü

- Erkek şarkısı ve dişi tercihinin birlikte evrimleşmesi, yeni türlerin oluşmasını hızlandırabilir.
- Her yeni şarkı biçimi, ona uygun bir dişi tercihiyle eşleştiğinde, popülasyonlar arasında kalıcı üreme izolasyonu gelişir.
- Böylece, *Laupala* cırcır böcekleri ekolojik farklılıklardan çok eşeyssel seçim yoluyla çeşitlenmiştir.
- Bu örnek, eşeyssel seçilimin türleşme sürecinde ne kadar güçlü bir motor olabileceğini etkileyici biçimde göstermektedir.

Habitat ve Eş Seçiminin Birlikte Etkisi

- Önceki örneklerde gördüğümüz gibi, habitat koşulları türler arasında fenotipik farklılaşma yaratabilir.
- Cırcır böcekleri örneği ise eşeyssel seçilimin, türleşmede benzer biçimde etkili olabileceğini göstermişti.
- Birçok canlı grubunda bu iki etki —ekolojik ve eşeyssel seçilim— birlikte işleyerek farklılaşmayı hızlandırır.
- Bu etkileşime en iyi örneklerden biri, Afrika'daki Victoria Gölü çiklit balıklarıdır.

Işık Ortamı ve Görsel Adaptasyon

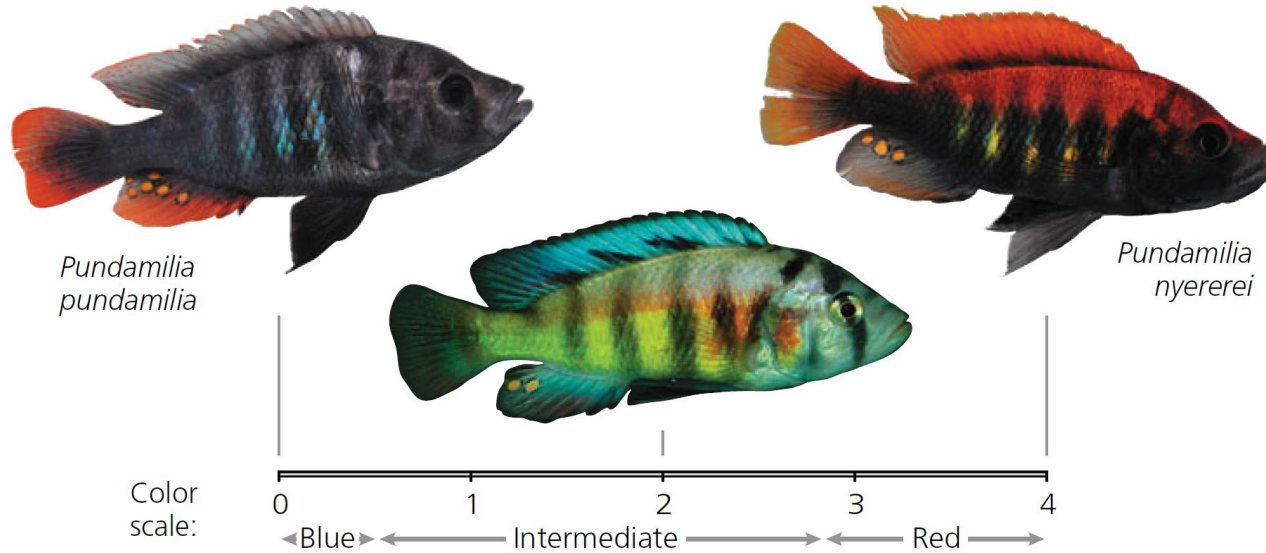
- Victoria Gölü'nde, mavi ışık yüzeye yakın katmanlarda soğurulurken kırmızı ve sarı ışık daha derinlere ulaşır.
- Bu nedenle, gölün derin kısımlarında görsel ortam kırmızı ve sarı tonlardan oluşur.
- Araştırmalar, farklı derinliklerde yaşayan çiklit türlerinin, LWS adlı opsin geninin farklı allellere sahip olduğunu göstermiştir.
- Derin bölgelerde yaşayan türlerin LWS allelleri, kırmızı ışığa daha duyarlıdır.

Doğal Seçilim ve Opsin Geni

- LWS geninde tespit edilen varyasyonlar, habitat koşullarına göre güçlü doğal seçim altında evrimleşmiştir.
- Böylece, her tür kendi derinlik katmanındaki ı ışık koşullarına uygun renk görüşüne sahip olmuştur.
- Bu adaptasyon, hem beslenme hem de eş seçimi davranışlarını etkileyen önemli bir faktördür.
- Bu süreçler sonucunda, renk farklılıklarına dayalı türleşme için zemin hazırlanmıştır.

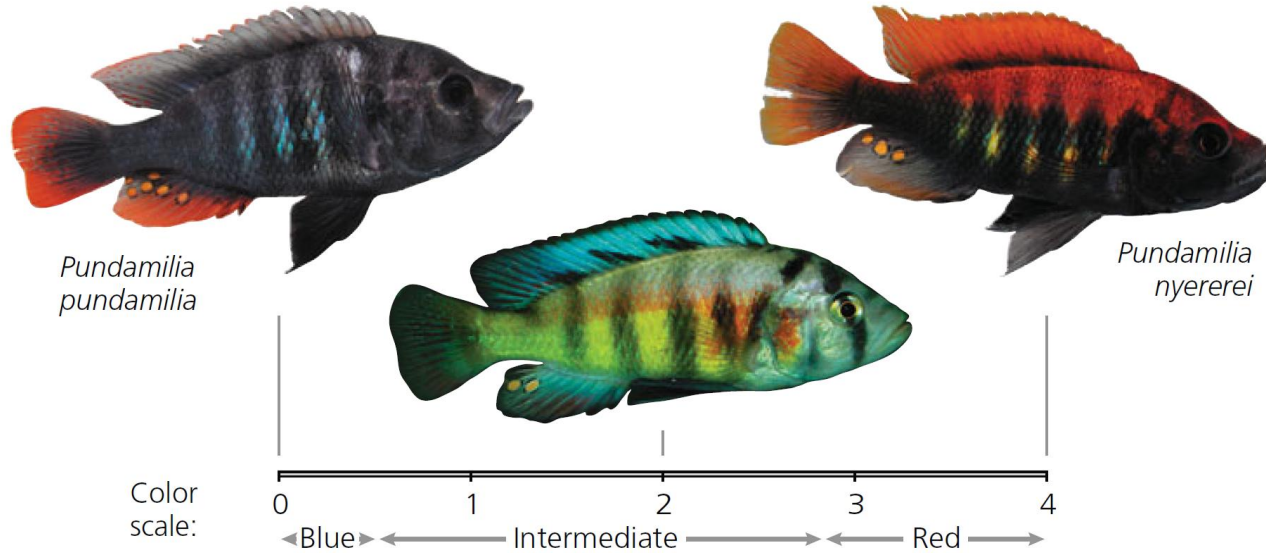
İki Yakın Tür: Mavi ve Kırmızı Çiklitler

- Victoria Gölü çevresindeki adalarda iki yakın tür sıkça birlikte yaşar: *Pundamilia pundamilia* (mavi tür) ve *P. nyererei* (kırmızı tür).
- Mavi tür erkekleri mavi-gri, kırmızı tür erkekleri ise sarı ve parlak kırmızı renkli olur.



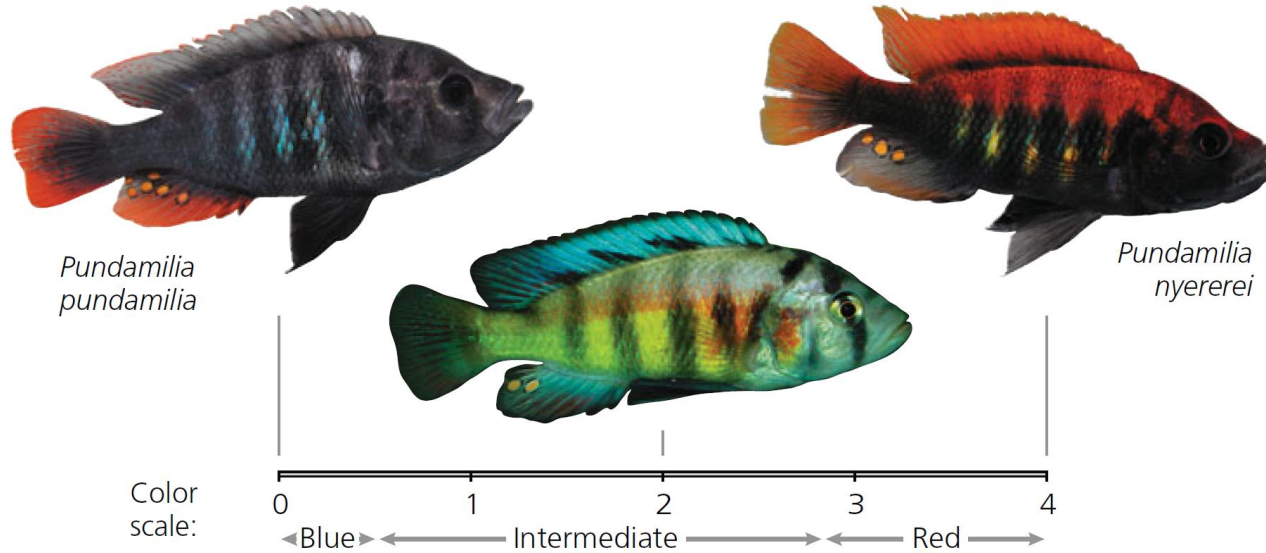
İki Yakın Tür: Mavi ve Kırmızı Çiklitler

- Ancak bazı adalarda suyun bulanıklığı arttıkça bu renk farkı daha az belirgindir.
- Buna karşın, su berraklaştıkça iki türün fenotipleri ve yaşadıkları derinlik katmanları daha net ayrılır.



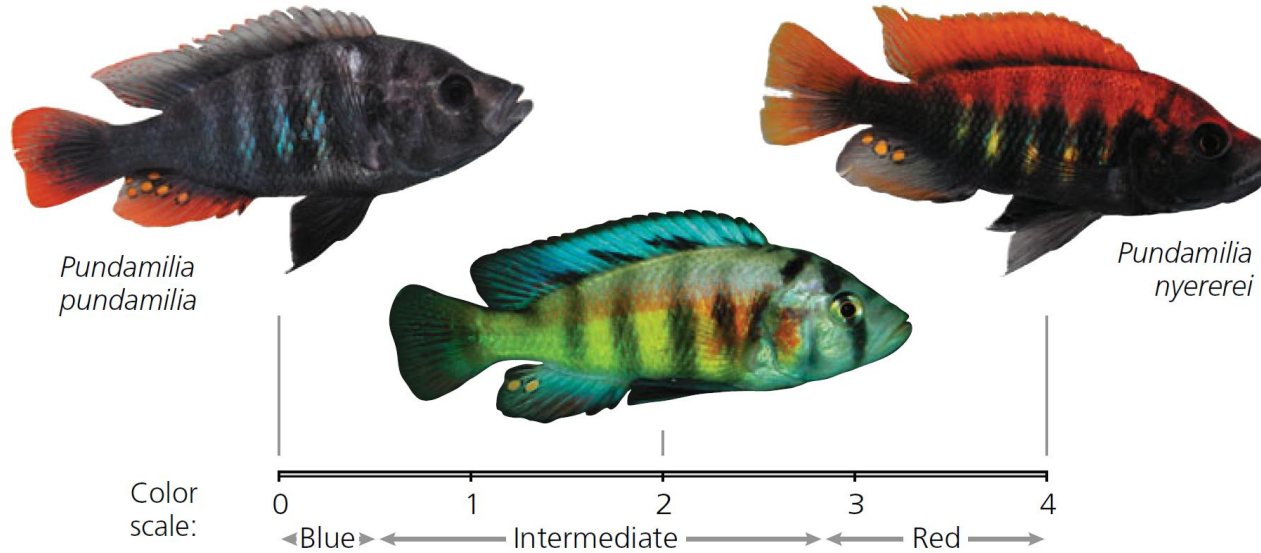
Su Berraklığı ve Derinlik Farkı

- Bulanık sularda iki tür benzer görünür ve aynı sığ bölgelerde yaşar.
- Fakat berrak sularda, kırmızı tür daha derin, mavi tür ise sığ sularda bulunur.



Su Berraklığı ve Derinlik Farkı

- Bu ortam farklılıkları, renk algısı ve eş seçimi davranışlarını doğrudan etkiler.
- Böylece, habitat koşullarıyla birlikte renk temelli izolasyon da güçlenir.



Duyusal Sürüklenme (Sensory Drive) Hipotezi

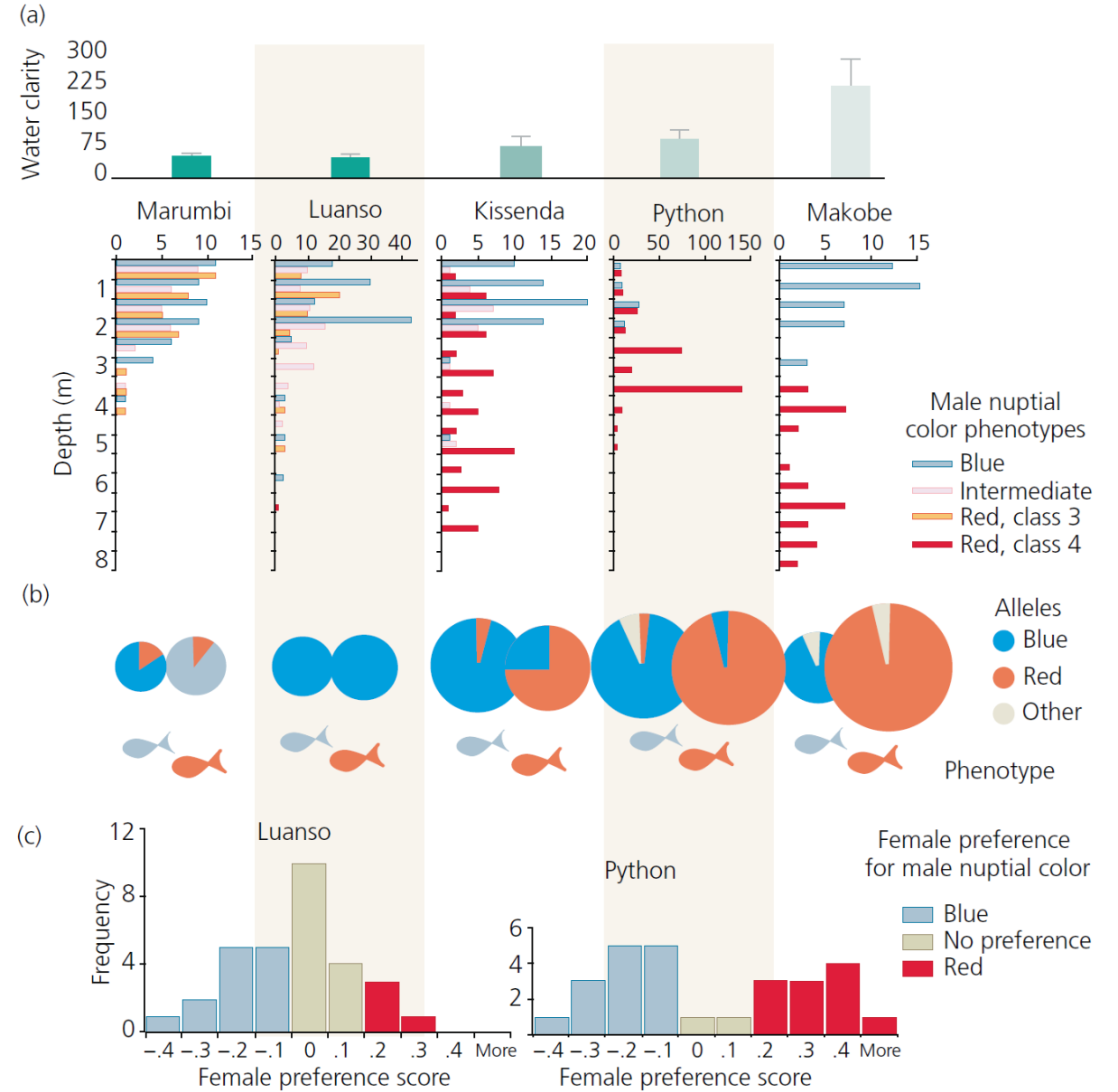
- Ole Seehausen ve ekibi, bu ilişkiyi açıklamak için duyusal sürüklenme (sensory drive) hipotezini geliştirdi.
- Bu hipoteze göre, farklı habitat koşulları organizmaların duyusal sistemlerini farklı yönlerde evrimleştirir.
- Farklı duyusal yetenekler (örneğin renk algısı), bireylerin eş seçimini de etkiler.
- Böylece, doğal seçim ve eşeysel seçim birlikte çalışarak türleşmeye neden olur.

Hipotezin Üç Temel Öngörüsü

- 1. Daha derin sularda yaşayan türlerde kırmızı ışığa duyarlı LWS allelleri daha sık görülür ve erkekler genellikle kırmızıdır.
- 2. Dişilerin renk tercihi, kendi LWS allelllerine bağlıdır; kırmızı allellere sahip dişiler kırmızı erkekleri seçer.
- 3. Su berraklığının yüksek olduğu bölgelerde, renk farkı, LWS allel dağılımı ve eş seçimi arasındaki ilişki daha belirgindir.

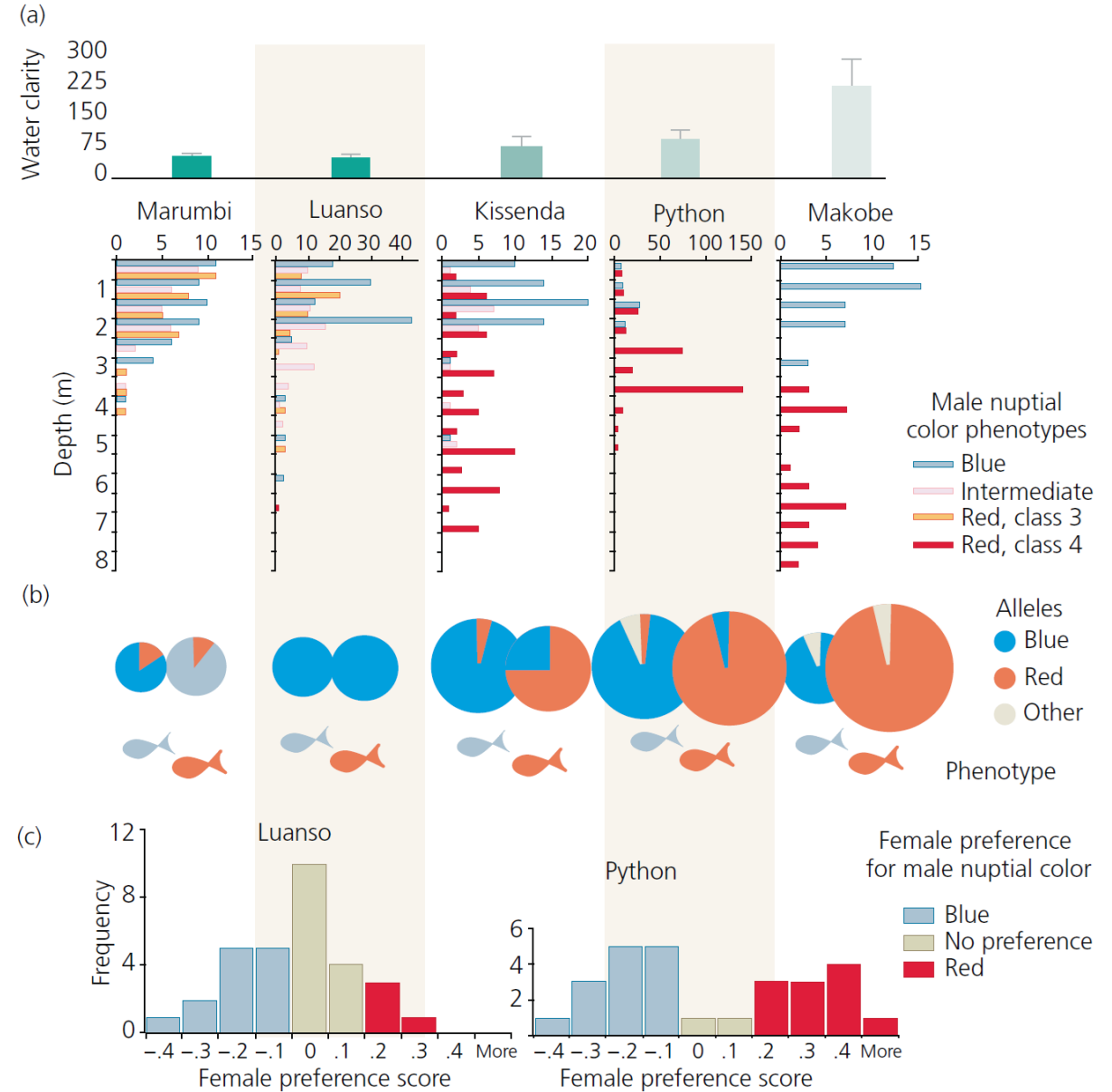
Deneyisel Test ve Örneklem

- Araştırmacılar, beş adada farklı derinliklerden erkek çiklitler toplamışlardır.
- Her adada erkeklerin renkleri, su derinliği ve LWS allel sıklıkları ölçülmüştür.
- Ayrıca iki adada, dişilerin renk tercihi de test edilmiştir.
- Bulgular, yanda gösterilmiştir.



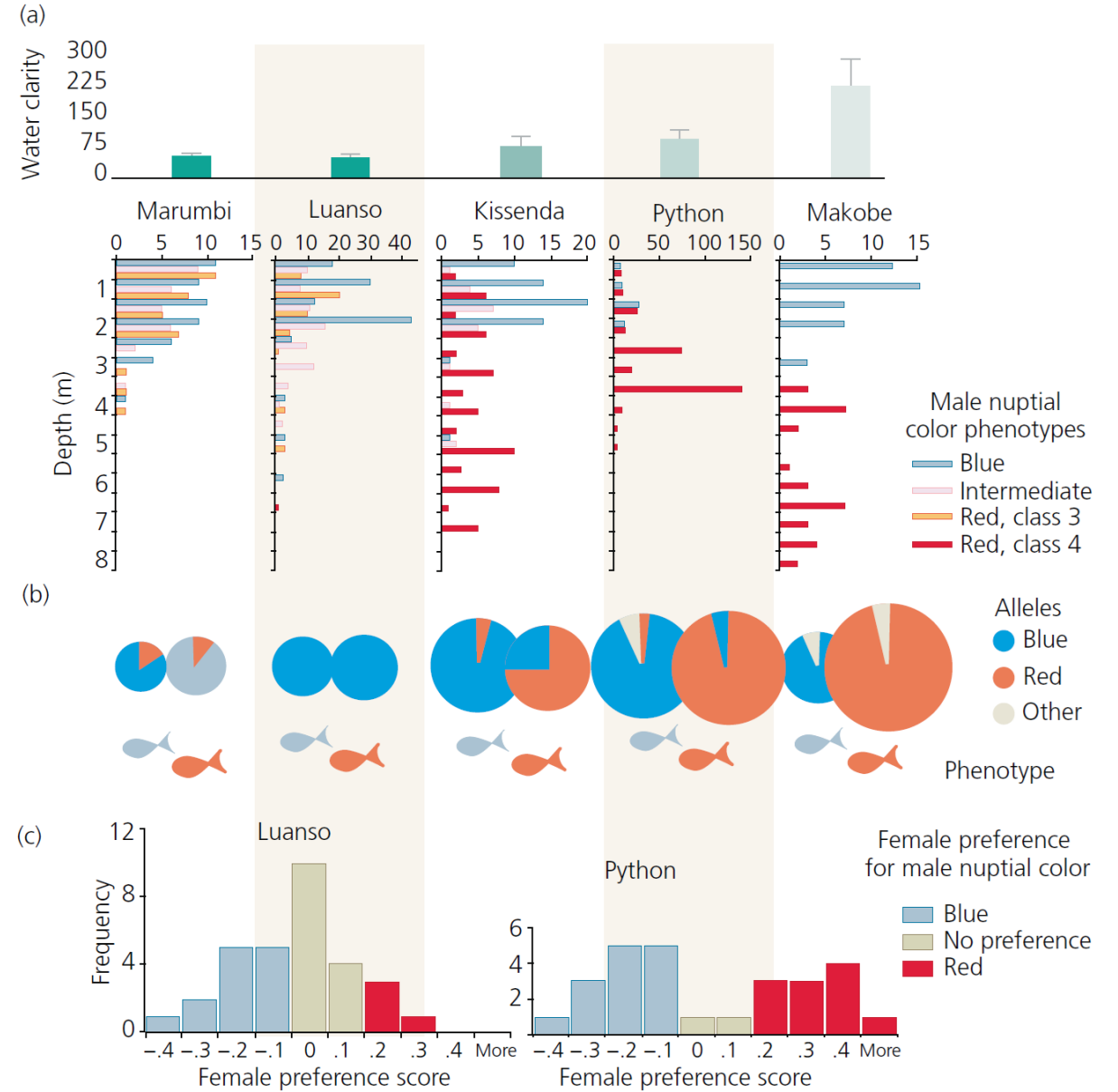
Bulgular: Doğal ve Cinsel Seçilimin Etkileşimi

- Su berraklığı arttıkça, hem erkek rengi hem de LWS allel sıklığı arasındaki fark daha belirgin hale gelmiştir (a,b).
- En bulanık adalarda iki türün erkekleri benzer görünürken, berrak adalarda renk farkı keskinleşmiştir.



Bulgular: Doğal ve Cinsel Seçilimin Etkileşimi

- Aynı şekilde, berrak sulardaki dişilerde renk tercihleri daha güçlü biçimde gözlenmiştir (c).
- Bu durum, doğal seçim (görsel adaptasyon) ile eşeysel seçilimin (eş seçimi) birlikte çalıştığını göstermektedir.



Duyusal Sürüklenme ile Türleşme

- Görsel adaptasyon, her türün farklı ışık koşullarına uyum sağlamasına yol açmıştır.
- Bu fark, dişilerin renk tercihlerini de yönlendirerek gen akışını sınırlandırmıştır.
- Zamanla bu süreç, kırmızı ve mavi çiklitlerin birbirinden üreme izolasyonu kazanmasına neden olmuştur.
- Bu örnek, doğal ve eşeysel seçilimin birlikte işleyerek türleşmeyi tetiklediği çarpıcı bir kanıt sunmaktadır.

Türler Arası Melezleşme ve Gen Akışı

- İki popülasyon farklı türler olarak kabul edilse de aralarında gen akışı gerçekleşebilir.
- Türleşme coğrafi izolasyonla ortaya çıktıysa, göç ya da coğrafi değişikliklerle yeniden ikincil temas (secondary contact) oluşabilir.
- Aynı bölgede yaşayan türlerde ise gen akışı her zaman potansiyel olarak mümkündür.
- Bu durumda ortaya çıkan melezleşme (hybridization) farklı ve önemli evrimsel sonuçlara yol açabilir.

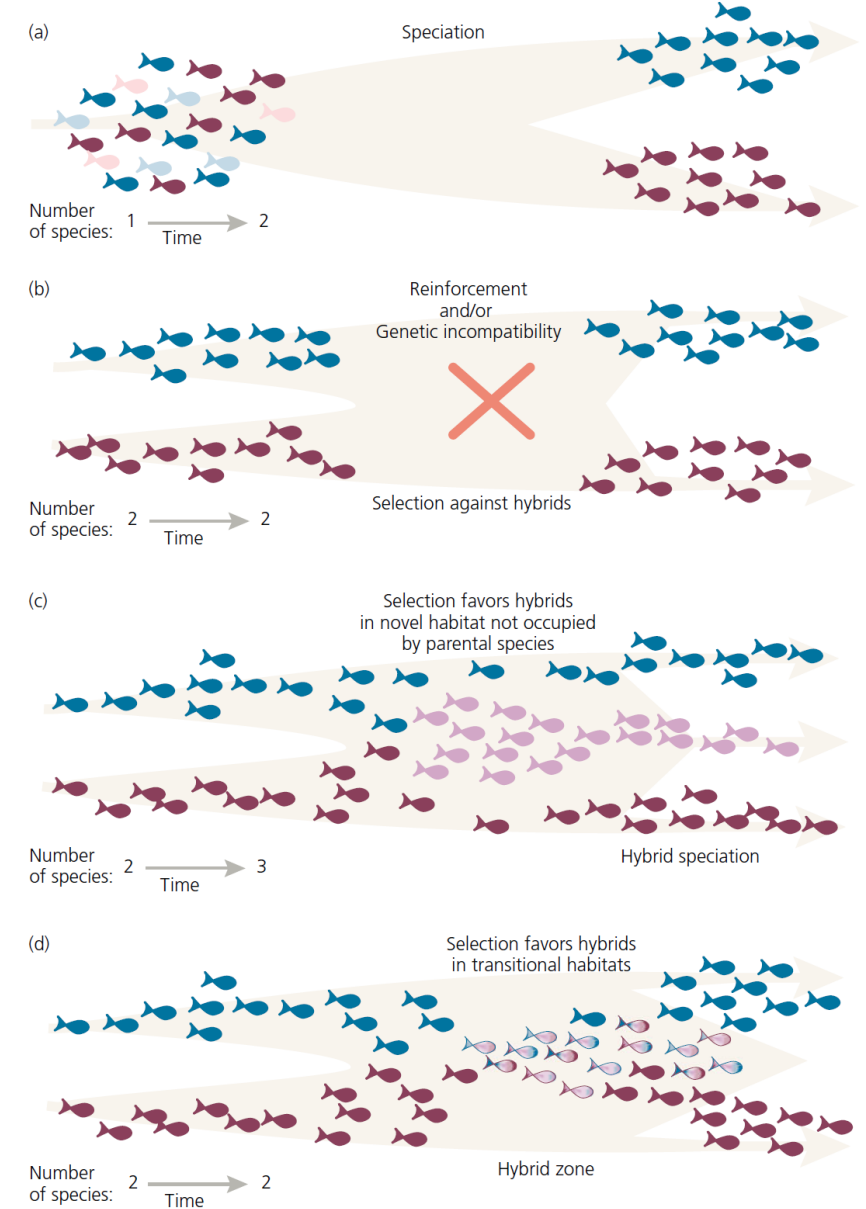


Bitkilerde Melezleşme Örnekleri

- Yeni türleşmiş popülasyonlar arasında melezleşme özellikle bitkilerde oldukça yaygındır.
- Örneğin, Britanya Adaları'na sonradan giren 700'den fazla bitki türü yerli türlerle zaman zaman melezleşmiştir.
- Bu melezlerin yaklaşık yarısı verimli döller verebilmektedir.
- Melez bireylerin kaderi, türleşmenin yönünü belirleyebilir — bazen ayrımı ortadan kaldırır, bazen de yeni bir popülasyonun doğmasına yol açar.

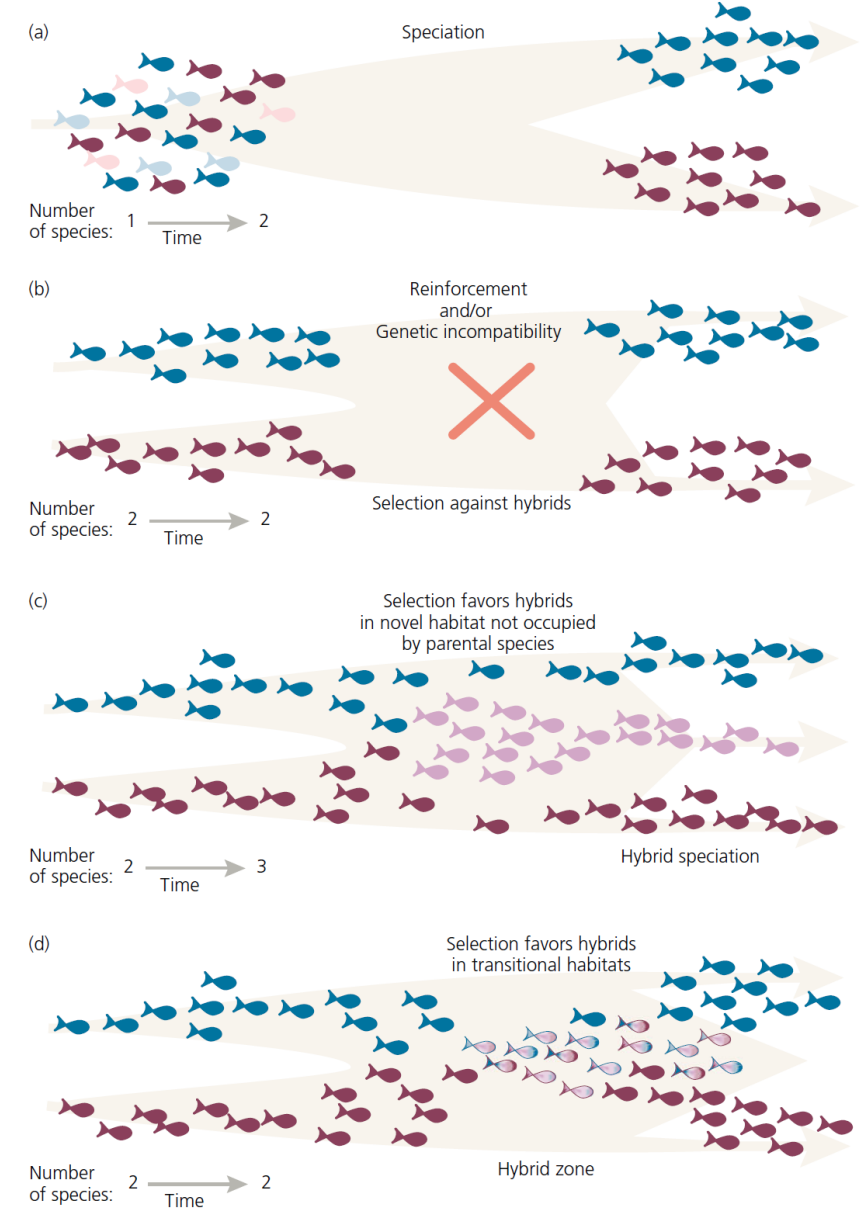
Tür Teması Sonrası Olası Sonuçlar

- İki yakın tür aynı coğrafyada buluştuğunda, çiftleşme ve gen akışı potansiyeli yeniden doğar.
- Bu durumda türleri ayrı tutan mekanizmalar devreye girer:
 - Prezigotik izolasyon:** Farklı türlerin çiftleşmemesi veya döllenmenin hiç gerçekleşmemesi.
 - Postzigotik izolasyon:** Melez yavruların düşük yaşama gücü, kısırlılık ya da düşük uyum göstermesi.
- Türler arası temasın evrimsel sonuçları arasında pekiştirme (reinforcement), melez türleşme ve kararlı melez zonları yer alır.



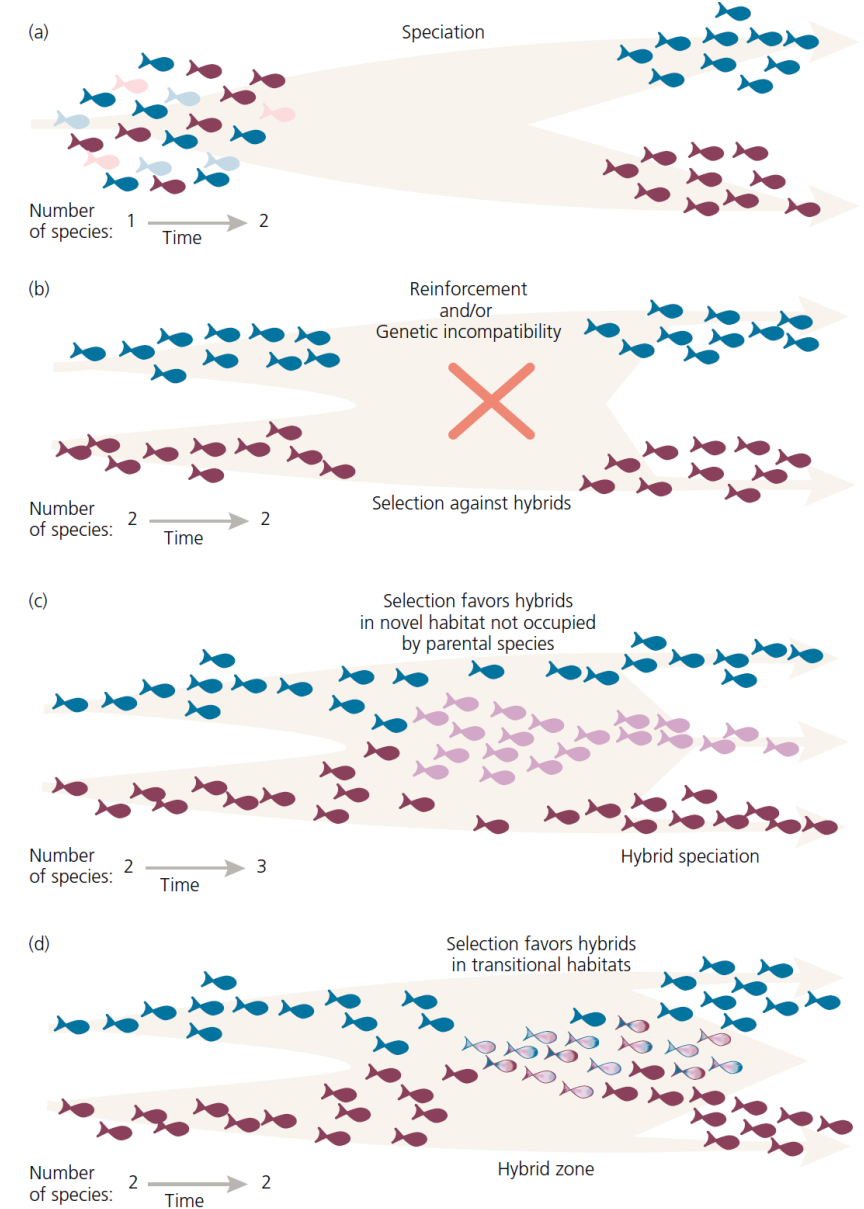
Pekiştirme (Reinforcement) Kavramı

- Theodosius Dobzhansky (1937), farklı bölgelerde evrimleşen türlerin melez yavrularının genellikle düşük uyum göstereceğini öne sürmüştür.
- Eğer türler farklı habitatlara, çiftleşme sistemlerine veya genetik kombinasyonlara uyum sağladıysa, melezler dezavantajlı hale gelir.
- Bu durumda, doğal seçilim kendi türünden eş seçen bireyleri destekler.
- Böylece, melezleşmeyi azaltan bu seçilim biçimi reinforcement olarak adlandırılır.



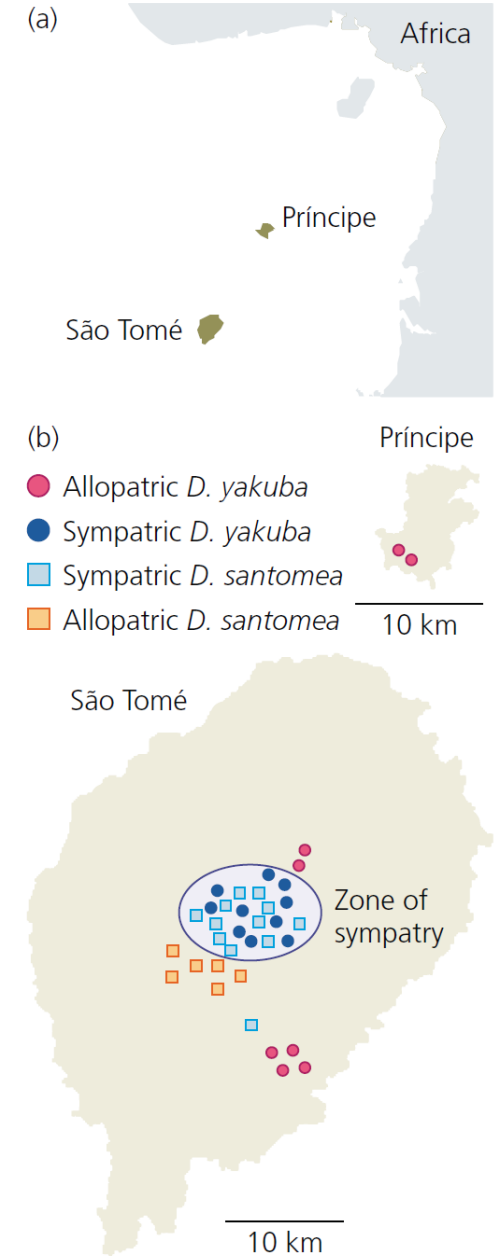
Pekiştirmenin Evrimsel Anlamı

- Pekiştirme hipotezine göre, yakın akraba türler temas edip melezleştğinde melezleşmeyi azaltan özellikler seçilimle güçlenir.
- Örneğin, eş seçimi, üreme zamanı ya da davranışlarda değişiklikler ortaya çıkabilir.
- Bu değişiklikler döllenmeyi engeller ve prezigotik izolasyonu güçlendirir.
- Çiftleşme gerçekleşse bile döllenmenin önlenmesi mümkündür — buna gametik izolasyon da dahil olur.



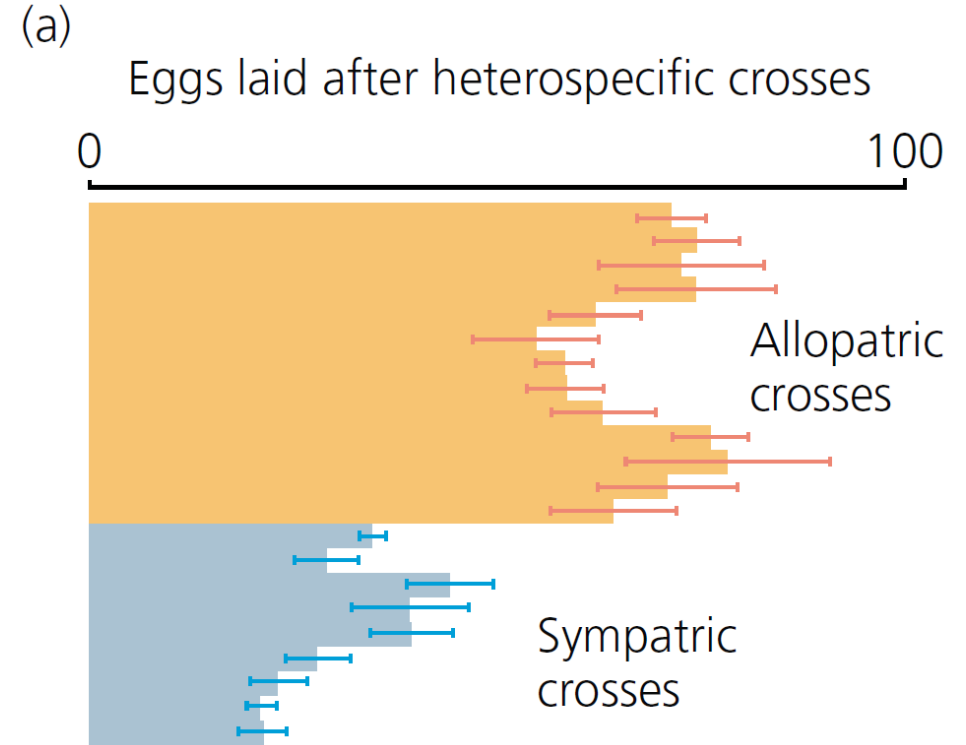
Drosophila Türlerinde Melezleşme

- Çarpıcı bir pekiştirme örneği, Afrika kıyılarındaki São Tomé ve Príncipe adalarında yaşayan *Drosophila yakuba* ve *D. santomea* türlerinde görülür.
- Bu iki tür hem sempatrik (aynı bölgede yaşayan) hem de allopatrik (ayrı bölgelerde yaşayan) popülasyonlara sahiptir.
- Sempatrیده türler düzenli olarak melezleşir ve bir melez zonu oluşturur.
- Ancak tüm melez erkeklerin kısır olması, bu melezleşmenin ciddi bir üreme maliyeti olduğunu göstermektedir.



Matute'nin Pekiştirme Deneyi

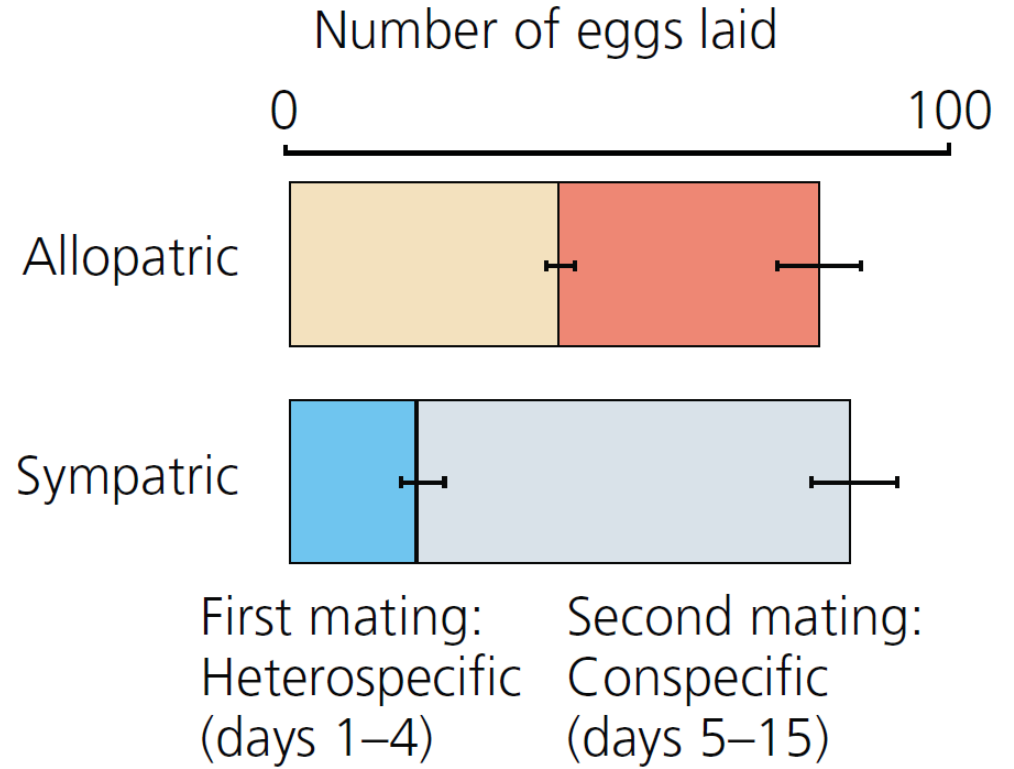
- Daniel Matute (2010), bu iki tür arasında pekiştirmenin gerçekleştiğini test etmek için laboratuvar çiftleşmeleri yapmıştır.
- Deneyde, her iki türün dişileri hem semp. hem allopat. bölgelerden alınmıştır.
- Yanda görüldüğü gibi, sempatrik *D. yakuba* dişileri, diğer tür erkekleriyle çiftleştiğinde çok daha az yumurta bırakmıştır.
- Bu durum, prezigotik izolasyonun semp. popülasyonlarda doğal seçimle güçlendiğini ortaya koymaktadır.



Gametik İzolasyonun Güçlenmesi

- Matute ayrıca dişilerin, ardışık çiftleşmelerde hangi erkekten döl aldığını test etmiştir.
- Allopatrik dişiler, iki tür erkekten de benzer sayıda yavru üretmiştir.
- Ancak sempatrik dişiler, neredeyse yalnızca kendi türlerinden erkeklerin spermeleriyle döllenmiş yumurtalar üretmiştir.
- Bu durum, aynı tür gametlerinin tercihli seçilmesi anlamına gelir ve gametik izolasyon olarak tanımlanır.

(b)

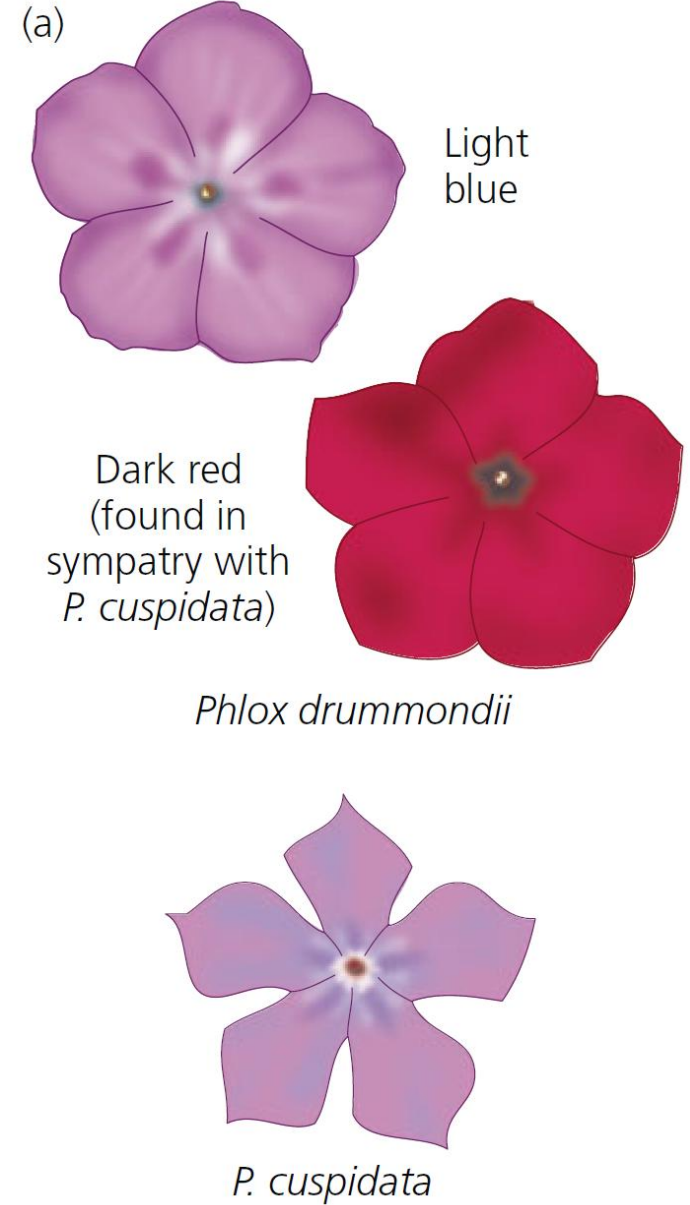


Pekiştirmenin Sonucu: Türlerin Sınırlarının Korunması

- Bu örnek, melezleşme sonrasında türlerin genetik bütünlüğünün nasıl korunduğunu göstermektedir.
- Düşük uyumlu melezler seçim baskısı yaratır ve aynı tür bireylerin çiftleşmesi desteklenir.
- Böylece türler arasındaki sınır pekişir ve gen akışı en aza iner.
- Pekiştirme, türleşmenin tamamlanmasında kritik bir evrimsel aşama olarak değerlendirilir.

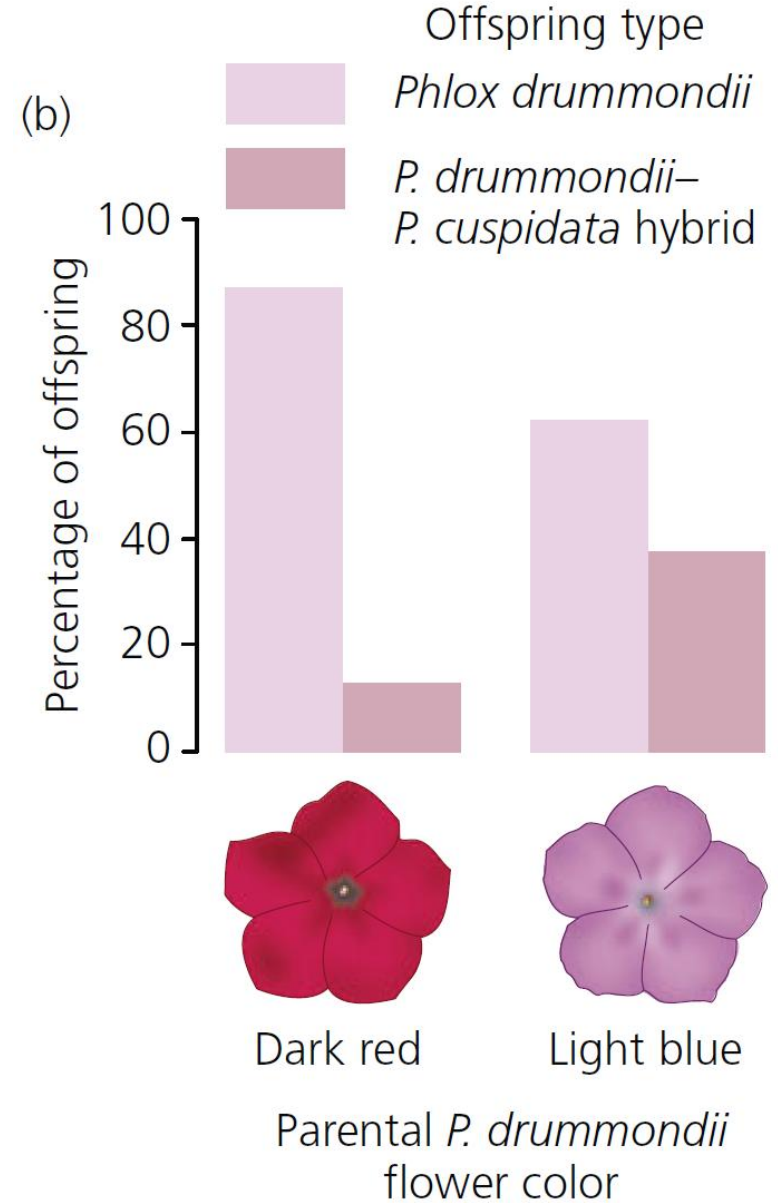
Phlox Türlerinde Üreme İzolasyonunun Moleküler Temeli

- *Drosophila* örneğinde gametik izolasyonun genetik temeli bilinmese de, bazı sistemlerde üreme izolasyonu belirli genlerle ilişkilendirilmiştir.
- Bunun dikkat çekici bir örneği, Teksas'ta yaşayan *Phlox drummondii* ve *Phlox cuspidata* türleridir.
- Bu iki türün doğal alanlarında çiçekleri genellikle açık mavi renklidir ve her ikisi de aynı kelebek ve güve türleri tarafından tozlaştırılır.
- Ancak, iki türün birlikte yaşadığı (sempatrik) bölgelerde *P. drummondii* koyu kırmızı çiçekler üretir.



Çiçek Renginin Üreme İzolasyonundaki Rolü

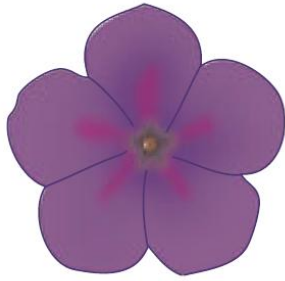
- Donald Levin, bu kırmızı çiçeklerin melezleşmeyi azaltıp azaltmadığını test etmek için bir deney yaptı.
- Açık mavi ve koyu kırmızı çiçekli *P. drummondii* bitkilerini, doğal bir *P. cuspidata* popülasyonuna yerleştirdi.
- Sonuçlar, yanda görüldüğü üzere, kırmızı çiçekli bitkilerin çok daha az melez tohum ürettiğini gösterdi.
- Melez yavruların genellikle kısır olması nedeniyle, seçim kırmızı çiçekli bireyleri desteklemiş ve premating izolasyon pekişmiştir.



Çiçek Renginin Genetik Temeli

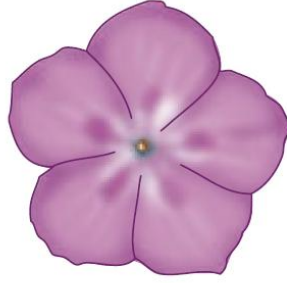
- Robin Hopkins ve Mark Rausher (2011), kırmızı çiçek renginin hangi genetik değişikliklerle oluştuğunu araştırdı.
- İki türü melezleyip F_2 neslinde dört farklı çiçek rengi elde ettiler.

(a)



Dark blue

341



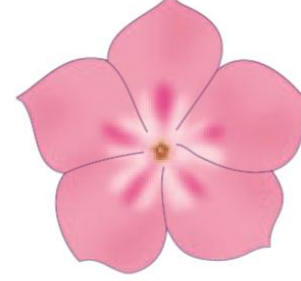
Light blue

115



Dark red

118



Light red

44

Number of F_2
phenotypes

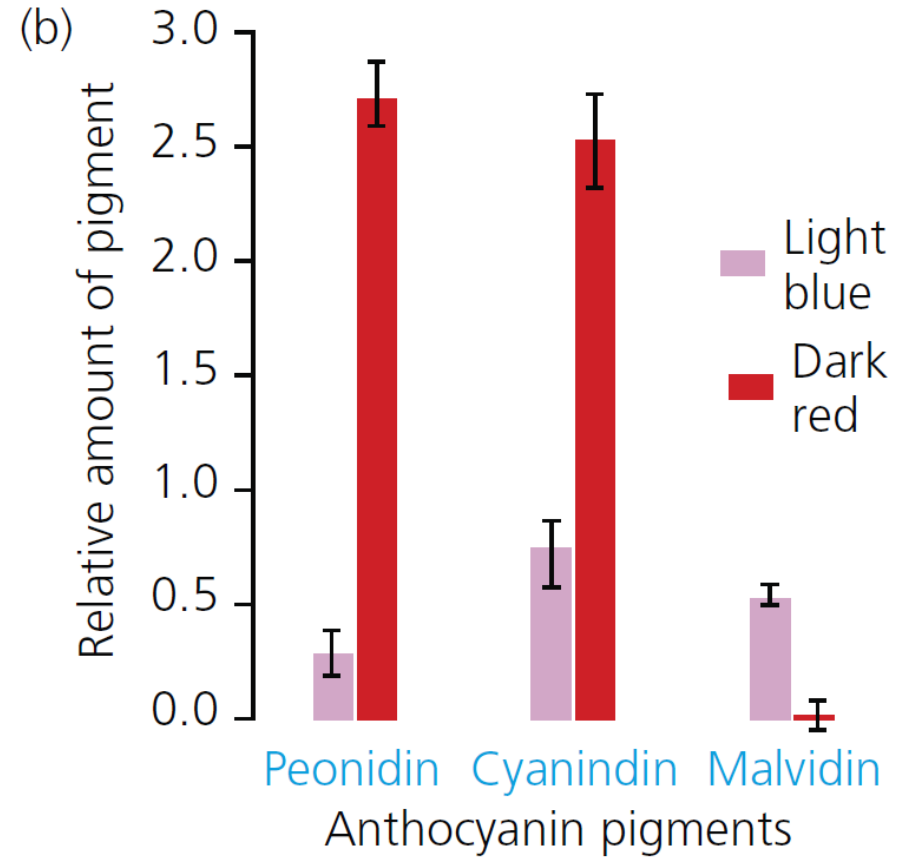


Bektaş Tepe
gezimania_tr



Çiçek Renginin Genetik Temeli

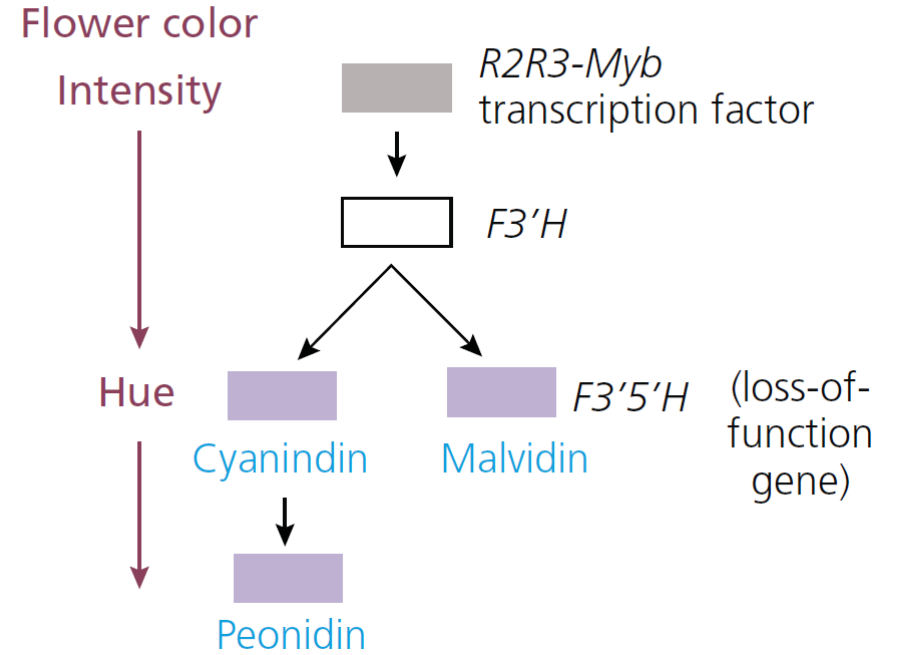
- Renklerin 9:3:3:1 oranında dağılması, bu özelliğin iki gen tarafından kontrol edildiğini ortaya koydu.
- Pigment analizleri, açık mavi çiçeklerde maldivin, peonidin ve siyanidin bulunduğunu; kırmızı çiçeklerde ise maldivin'in yok olup peonidin ve siyanidinin arttığını gösterdi.



Antosiyanin Biyosentez Yolu

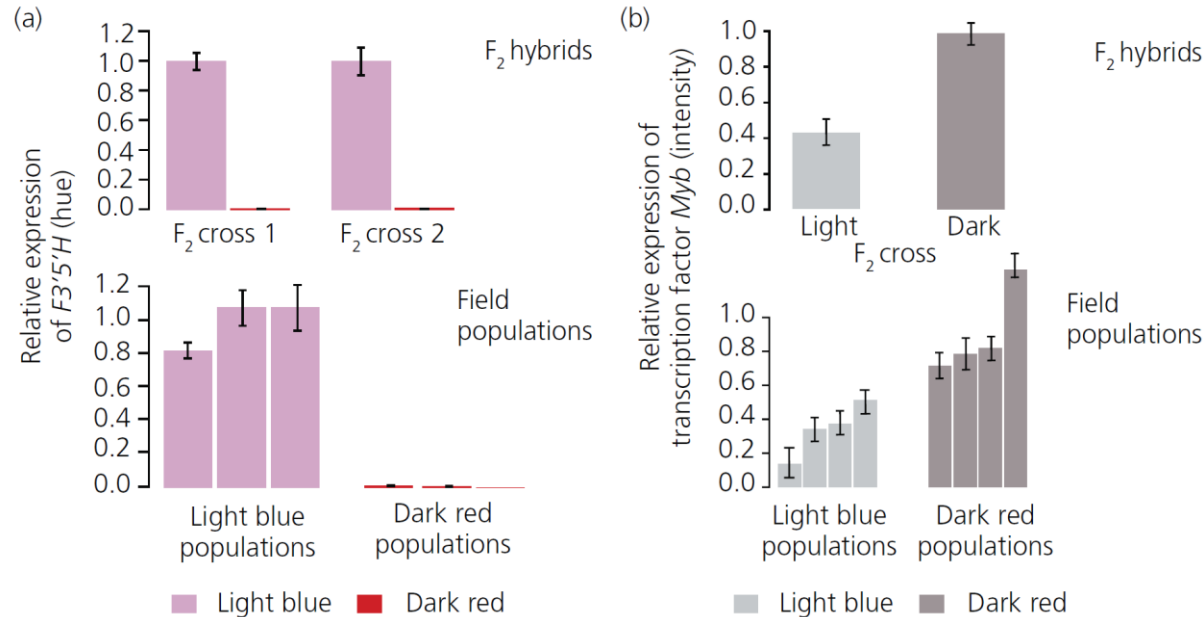
- Çiçek rengi farkı, iyi bilinen antosiyanin biyosentez yolundaki iki farklı dalın aktivitesine bağlıdır.
- Bir dal maldivin üretirken, diğer dal peonidin ve siyanidin üretir.
- Araştırmacılar, açık maviden kırmızıya geçişi açıklamak için iki mutasyon öne sürdü:
 - İlki, maldivin üretimini durdurarak renk tonunu değiştirir.
 - İkincisi, tüm pigment üretimini artırarak renk yoğunluğunu artırır.
- Bu iki gen bölgesi, sırasıyla hue (ton) ve intensity (yoğunluk) lokusları olarak adlandırılmıştır.

(c) Anthocyanin biosynthetic pathway



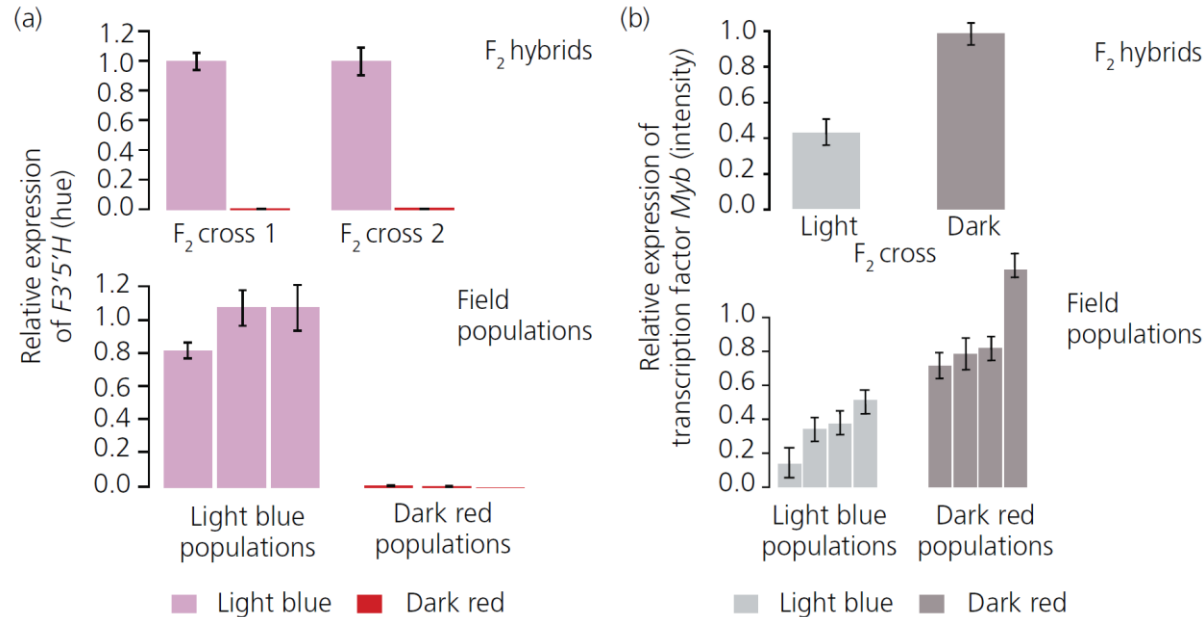
Gen Adayları ve Moleküler Kanıtlar

- Hue lokusu için üç olası aday gen incelendi; bunlardan biri olan F3'5'H geni, maldivin sentezinin tamamlanmamasına yol açabilir.
- Intensity lokusu için iki enzim geni ve bir Myb transkripsiyon faktörü değerlendirildi.



Gen Adayları ve Moleküler Kanıtlar

- Moleküler analizler, F3'5'H geninin çiçek renginin tonunu, Myb geninin ise renk yoğunluğunu kontrol ettiğini gösterdi.
- Böylece, yalnızca iki genetik değişikliğin *Phlox* çiçek rengini mavi tonlardan koyu kırmızıya dönüştürdüğü anlaşıldı.



Pekiştirmenin (Reinforcement) Evrimsel Önemi

- *Drosophila* ve *Phlox* örnekleri, pekiştirmenin iki temel biçimini açıkça göstermektedir.
- *Phlox*'ta, çiçek rengindeki değişim çiftleşme öncesi (premating) izolasyonu güçlendirir.
- *Drosophila*'da ise, gamet düzeyindeki mekanizmalar çiftleşme sonrası (postmating) izolasyona yol açar.
- Ayrıca, üreme izolasyonunun genetik temeli karmaşık değil, basit mutasyonlarla açıklanabilir — yalnızca iki mutasyon bile hibritleşmeyi büyük ölçüde azaltabilir.

Melezleşme Yoluyla Yeni Türlerin Oluşumu

- Melez yavruların düşük uyuma sahip olduğu durumlarda pekiştirme (reinforcement) gerçekleşir.
- Ancak bazı melez yavrular hayatta kalır ve başarılı biçimde ürerse, evrimsel sonuçlar farklı olabilir.
- Eğer melezler ebeveyn türlerin yaşamadığı yeni bir habitatta avantaj sağlarsa, bu popülasyon yeni bir tür hâline gelebilir.
- Bu olasılık hem bitkilerde hem hayvanlarda belgelenmiş olup, doğada nadir ama önemli bir olaydır.

Melez Türleşmenin İki Türü

- Melez türleşme, iki ana biçimde incelenir: poliploid ve homoploid türleşme.
- Poliploid türleşmede, melezlerde kromozom sayısı artar ve bu da ebeveyn türlerle üreme izolasyonu yaratır.
- Homoploid türleşmede ise kromozom sayısı sabit kalır; bu durumda izolasyon kromozomal değil, genetik ve ekolojik temellidir.
- Genomik analiz tekniklerinin gelişmesiyle, doğada homoploid türleşme örnekleri artık tespit edilebilmektedir.

Güneş Çiçeklerinde (*Helianthus*) Melez Türleşme

- İlk güçlü homoploid türleşme örneklerinden biri *Helianthus* cinsi (ayçiçekleri) ile ortaya konmuştur.
- Loren Rieseberg ve ekibi (1996), *H. annuus* ile *H. petiolaris* melezlerinin, doğal tür olan *H. anomalus* ile genetik olarak eşleştğini göstermiştir.
- Sonraki çalışmalar, *H. deserticola* ve *H. paradoxus* türlerinin de aynı ebeveynlerden türediğini ortaya koymuştur.
- Bu bulgular, doğada homoploid melez türleşmenin gerçekten meydana geldiğini kanıtlayan ilk örneklerdendir.

Oxford Ragwort Örneđi

- Bir diđer örnek, Britanya Adaları'nda görülen Oxford ragwort (*Senecio squalidus*) türüdür.
- Sicilya'daki *S. aethnensis* ve *S. chrysanthemifolius* türlerinin doğal melezlerinden türemiştir.
- Bu hibritler Britanya'ya taşındıktan sonra coğrafi izolasyonla ebeveynlerinden bağımsız bir tür hâline gelmiştir.
- Şaşırtıcı biçimde, *S. squalidus* ebeveynlerine kıyasla gen ekspresyonunda büyük farklılıklar göstermiştir.

Bitkilerde Melez Türleşmenin Yaygınlığı

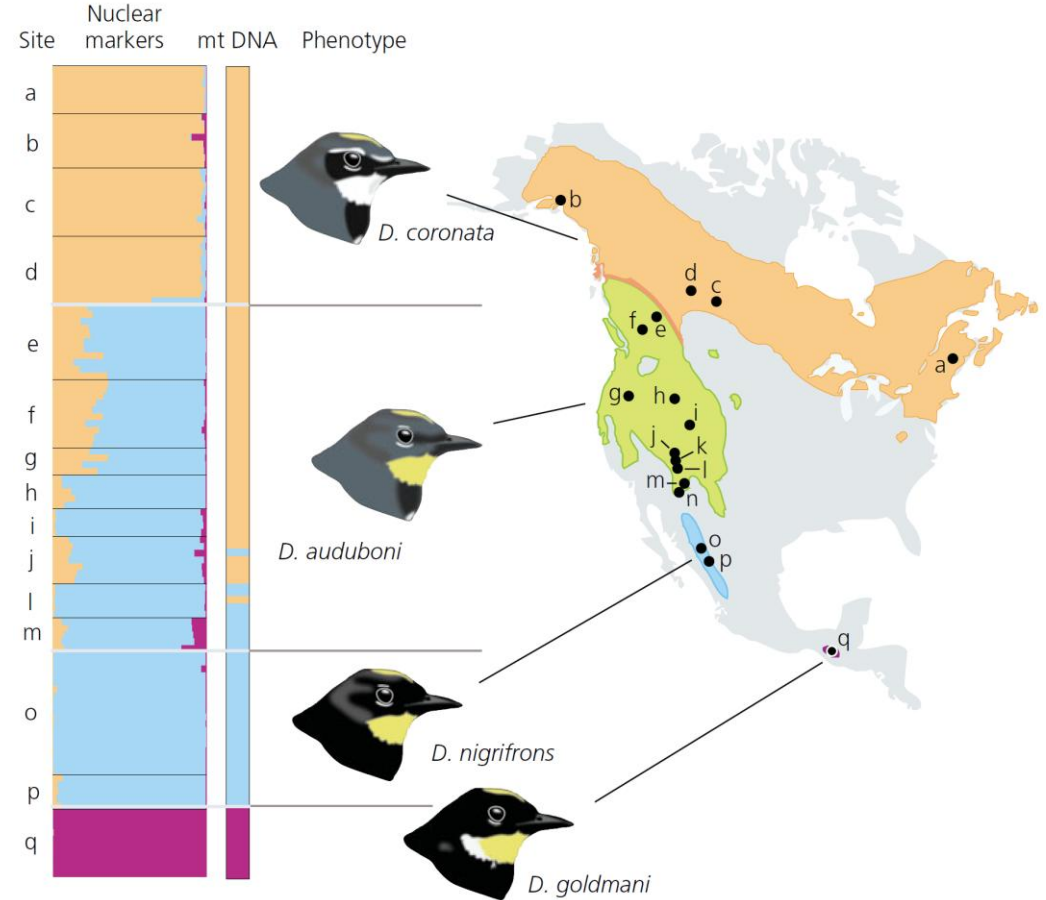
- Homoploid melez türleşme, poliploid türleşmeye göre çok daha seyrek.
- Bugüne dek bitkilerde yaklaşık 20 kadar güçlü homoploid türleşme olayı tanımlanmıştır.
- Bu türleşmelerde genellikle gen ifadesindeki değişiklikler ve çevresel uyumun yeniden düzenlenmesi rol oynar.
- Bu süreç, bitkilerin yeni habitatlara hızla adaptasyon göstermesini sağlayabilir.

Hayvanlarda Homoploid Melez Türleşme

- Uzun süre yalnızca bitkilere özgü sanılan homoploid türleşme, artık hayvanlarda da gözlenmektedir.
- İlk güvenilir örnek, 2005'te bildirilen tephritid meyve sinekleri olmuştur.
- Sonrasında *Heliconius* ve *Lycaeides* kelebekleri, Caribbean yarasaları ve sculpin balıkları gibi birçok farklı grup için benzer örnekler bulunmuştur.
- Bu veriler, melez türleşmenin hayvan evriminde önemli bir rol oynayabileceğini göstermektedir.

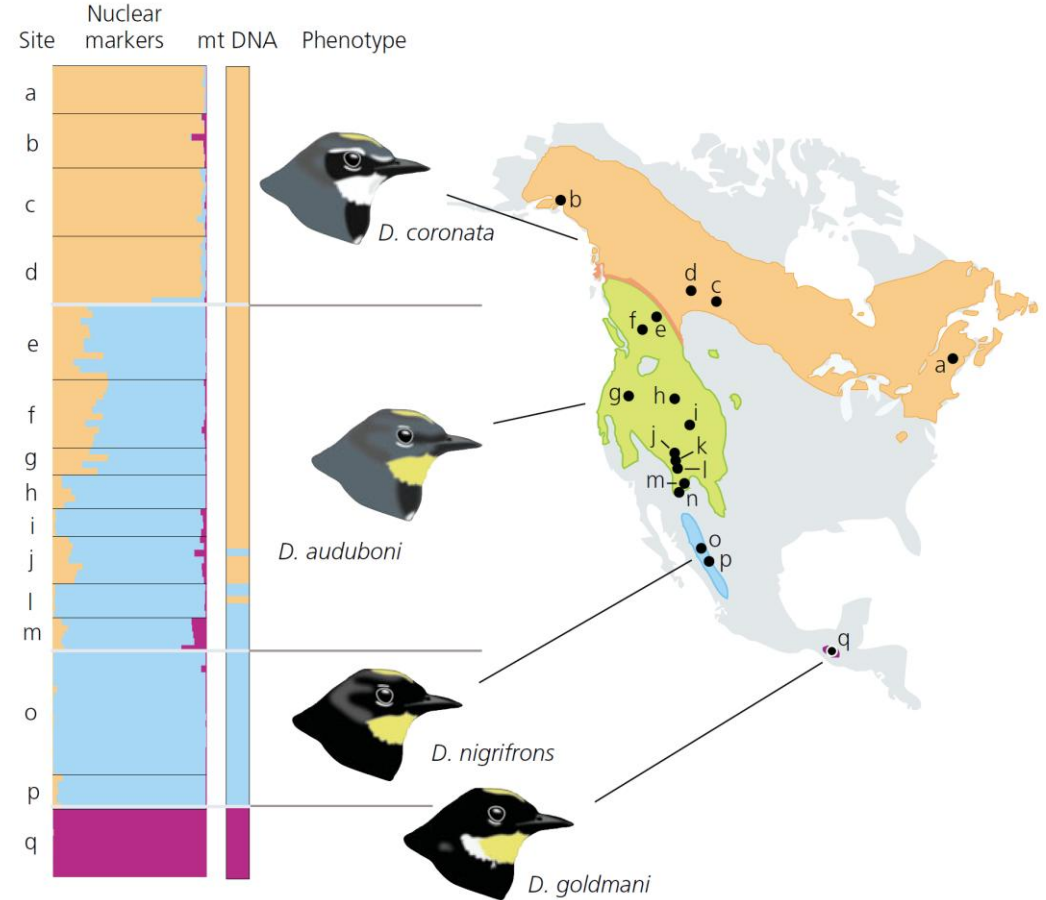
Audubon's Ötleğeni: Kuşlarda Melez Türleşme

- Kuşlarda bilinen tek homoploid türleşme örneği Audubon's ötleğeni (*Dendroica auduboni*)'dir.
- Bu tür, sarı-boğazlı (yellow-rumped) ötleğen kompleksine dâhildir ve *D. coronata*, *D. nigrifrons* ve *D. goldmani* ile akrabadır.
- Alan Brelsford ve ekibi, Audubon's ötleğenin melez kökenli olabileceği hipotezini test etti.
- Bunun için dört türün farklı bölgelerinden DNA örnekleri ve fenotipik ölçümler toplandı.



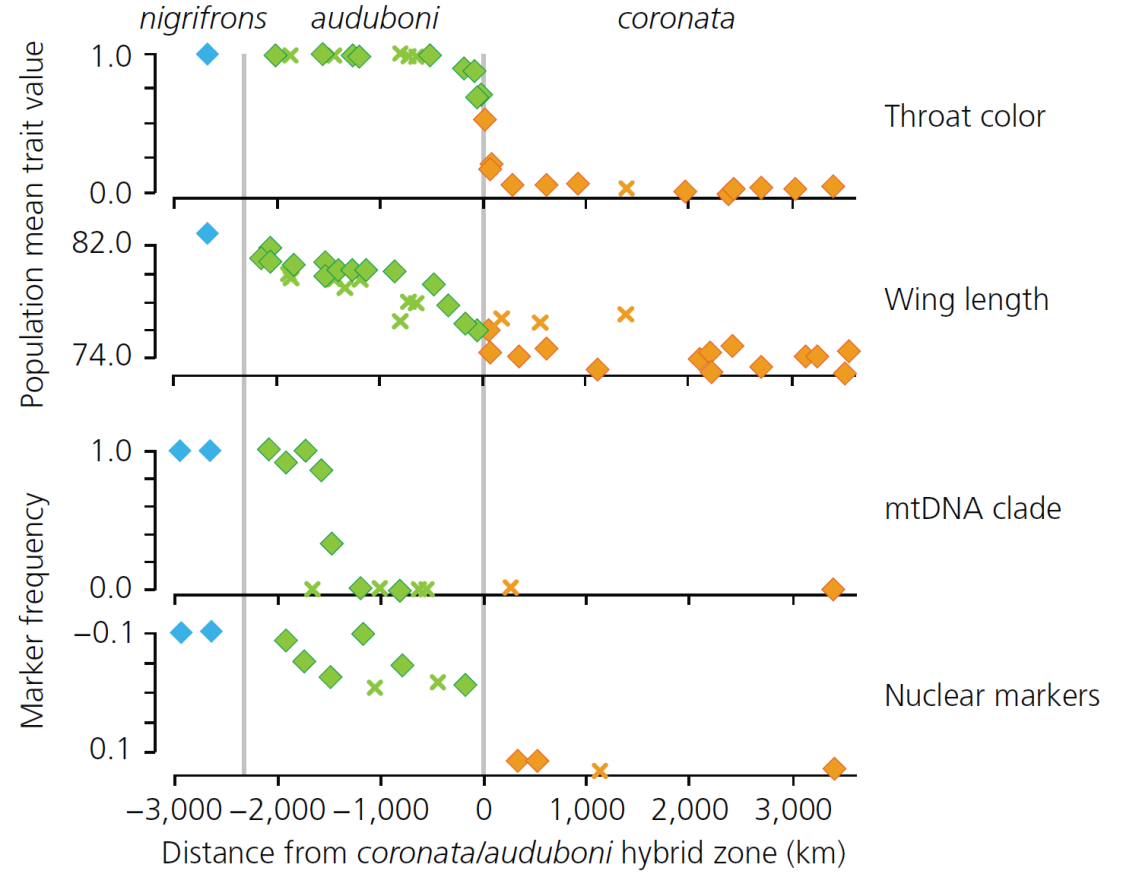
Genetik Kümeleme Analizi

- Mitokondriyal ve nükleer DNA verileri, genetik kümelerin sayısını belirlemek üzere analiz edildi.
- Eğer türler tamamen ayırıysa dört farklı genetik küme beklenirdi; ancak daha az sayıda küme, melez kökeni düşündürür.
- Yandaki şekil, *D. coronata*, *D. nigrifrons* ve *D. goldmani*'nin net kümeler oluşturduğunu; buna karşın *D. auduboni*'nin iki türün genetik bileşiminden oluştuğunu göstermektedir.



Coğrafi Geçişler ve Fenotipik Farklılıklar

- Yandaki şekil, kuzeyden güneye doğru bazı özelliklerin ani, bazılarının ise kademeli değiştiğini gösterir.
- Örneğin, boğaz rengi ve mitokondriyal DNA hızlı bir coğrafi geçişe sahiptir, fakat bu geçişler aynı noktada gerçekleşmez.
- Kanat uzunluğu ve nükleer belirteç frekansları ise daha yavaş ve sürekli bir değişim sergiler.
- Bu durum, *D. auduboni*'nin hem genetik hem fenotipik olarak karma bir kökene sahip olduğunu kanıtlar.



Audubon's Ötleğeninin Evrimsel Önemi

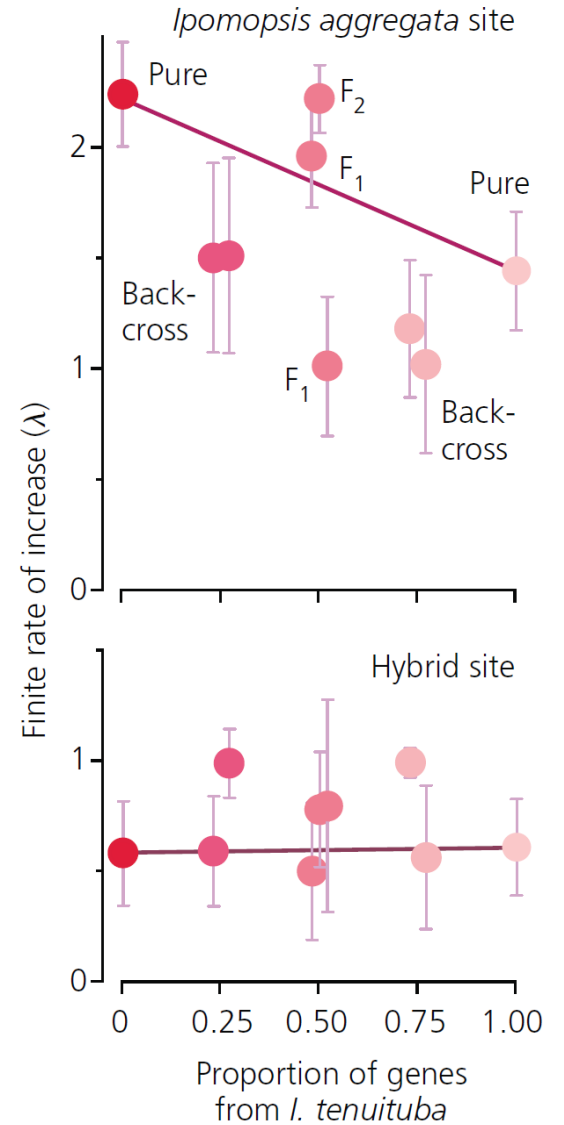
- Elde edilen veriler, *D. auduboni*'nin homoploid bir melez tür olduğunu güçlü biçimde desteklemektedir.
- Bu tür, kuzeydeki *D. coronata* ve güneydeki *D. nigrifrons*'tan genetik materyalin birleşmesiyle oluşmuştur.
- Türleşme, klasik izolasyondan ziyade genetik karışım ve seçilim yoluyla gerçekleşmiştir.
- Bu örnek, melezleşmenin yalnızca gen akışını artırmakla kalmayıp, yeni türlerin evrimini de başlatabileceğini göstermektedir.

Hibrit Zonların Tanımı

- Hibrit zon, farklılaşmış iki popülasyonun bir araya gelerek çiftleştiği ve hibrit yavruların yaygın olduğu bölgelerdir.
- Bu zonlar genellikle, allopatrik olarak evrimleşmiş türlerin yeniden temasa geçmesiyle ortaya çıkar.
- Hibrit yavruların uyum başarısı (fitness) düşük, yüksek ya da ortalama olabilir; her durumda sonuç farklıdır.
- Bu farklı sonuçlar arasında pekiştirme, yeni tür oluşumu veya kararlı bir hibrit zonun devamı yer alır.

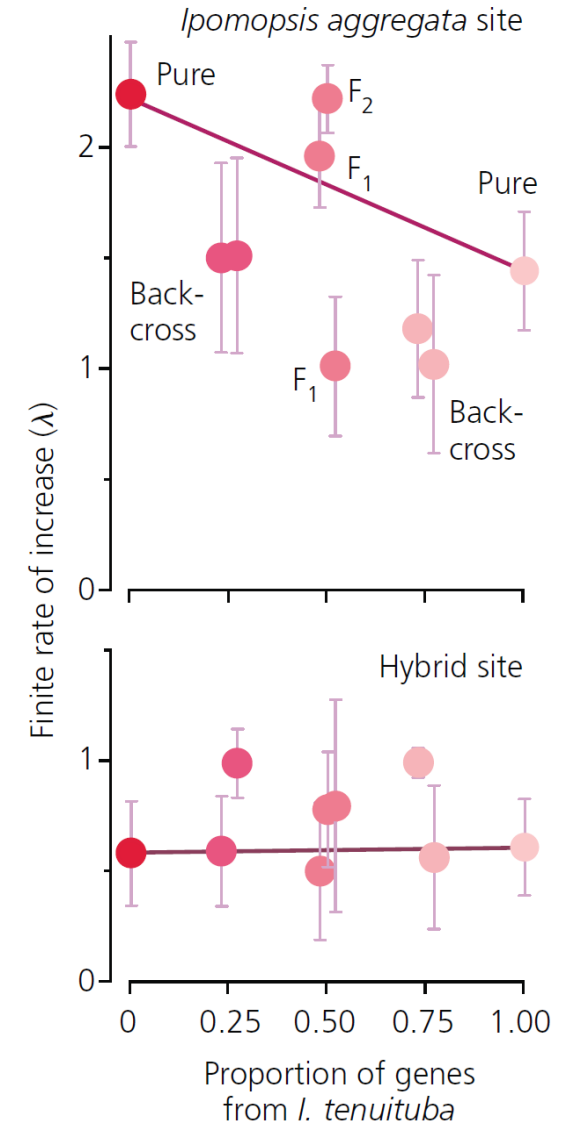
Ipomopsis Türlerinde Hibritleşme

- Diane Campbell ve ekibi, Colorado'da yaşayan dağ bitkileri *Ipomopsis aggregata* ve *I. tenuituba* üzerine bir çalışma yürüttü.
- Bu iki kardeş tür, Kuzeybatı Amerika'da birçok bölgede birlikte yaşar ancak yalnızca bazı yerlerde kararlı hibrit zonlar oluşturur.
- Araştırmacılar, F₁, F₂ ve geri melezleri hem doğal hibrit zon içinde hem de yalnızca *I. aggregata*'nın bulunduğu alanda yetiştirdi.
- Tüm bitkilerde yaşam boyu üreme başarısı ölçülerek popülasyon artış oranı (λ) hesaplandı.



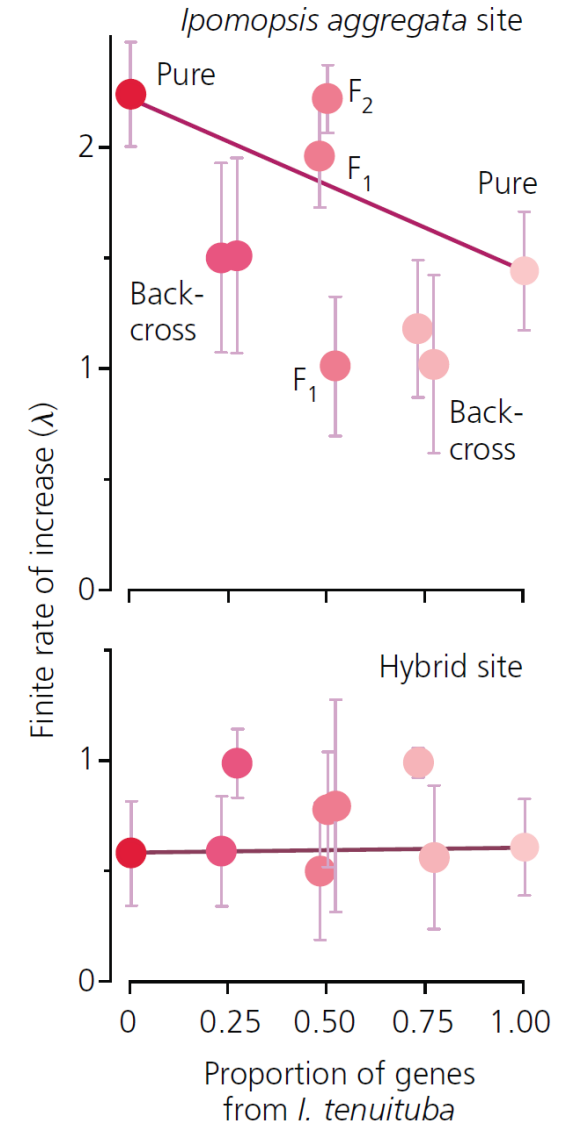
Hibritlerin Uyum Başarısındaki Çevresel Etki

- Hibritlerin başarısı, bulundukları çevreye bağlı olarak değişmiştir.
- Sadece *I. aggregata*'nın bulunduğu bölgede, hibritlerin çoğu ebeveyn türüne göre daha düşük uyum göstermiştir.
- Ancak hibrit zon içindeki örneklerde, hibritlerin birçoğu ebeveyn türlerden daha yüksek uyum başarısı sergilemiştir.
- Bu durum, hibritlerin uygun geçiş habitatlarında baskın hâle gelerek kararlı hibrit zonlar oluşturabileceğini göstermektedir.



F₂ Hibritlerinin Beklenmedik Başarısı

- Önceden birçok biyolog, F₁ hibritlerin avantajlı ama F₂ bireylerin genetik uyumsuzluklar nedeniyle dezavantajlı olacağını varsaymıştı.
- Ancak bu çalışmada, F₂ hibritler hibrit zon dışında dahi yüksek uyum başarısı göstermiştir.
- Bu bulgu, hibritleşmenin doğada sanılandan daha esnek ve çevresel faktörlere duyarlı olabileceğini ortaya koymuştur.
- Sonuç olarak, hibritlerin kaderi yalnızca genetik yapıya değil, yaşadıkları ortam koşullarına da bağlıdır.



Türleşmenin Temel Bileşeni: Üreme İzolasyonu

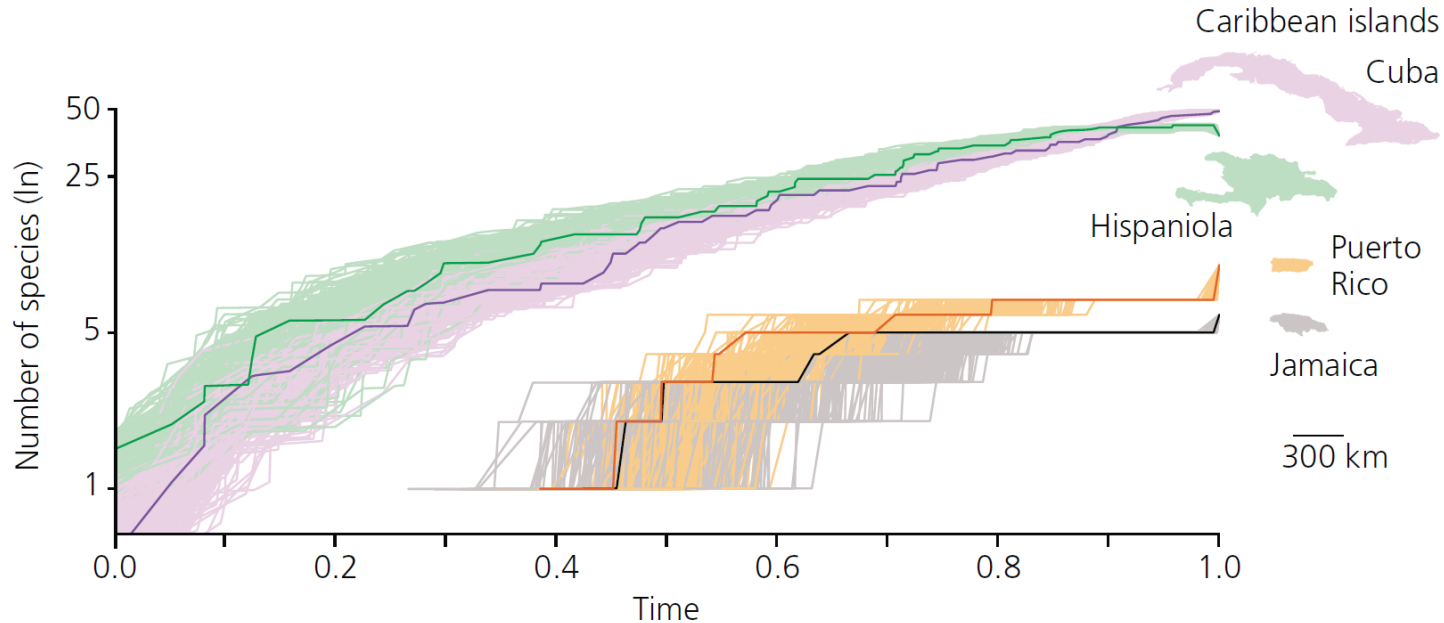
- Yeni türlerin oluşması için gerekli en temel koşul, popülasyonlar arasında üreme izolasyonunun gelişmesidir.
- İzolasyonun ardından, çevresel faktörler genellikle fenotipik farklılaşmayı yönlendirir.
- Ancak türleşme hızı zaman içinde sabit değildir; bazı dönemlerde hızlı çeşitlenme (radiation) yaşanır.
- Bu farklı hızları açıklamak için çevresel, genetik ve ekolojik faktörlerin birlikte ele alınması gerekir.

Çeşitlenme Hızını Belirleyen Faktörler

- Evrimsel çeşitlenme, tarih boyunca dönemsel dalgalanmalar göstermiştir.
- Uzun süren durağan dönemleri, hızlı türleşme dönemleri izlemiştir.
- Bu farklılıklar, çevresel değişimler veya yeni ekolojik fırsatların açılmasıyla ilişkilendirilebilir.
- Araştırmacılar, bu süreçleri anlamak için genomik verileri filogenetik analizlerle birleştirmektedir.

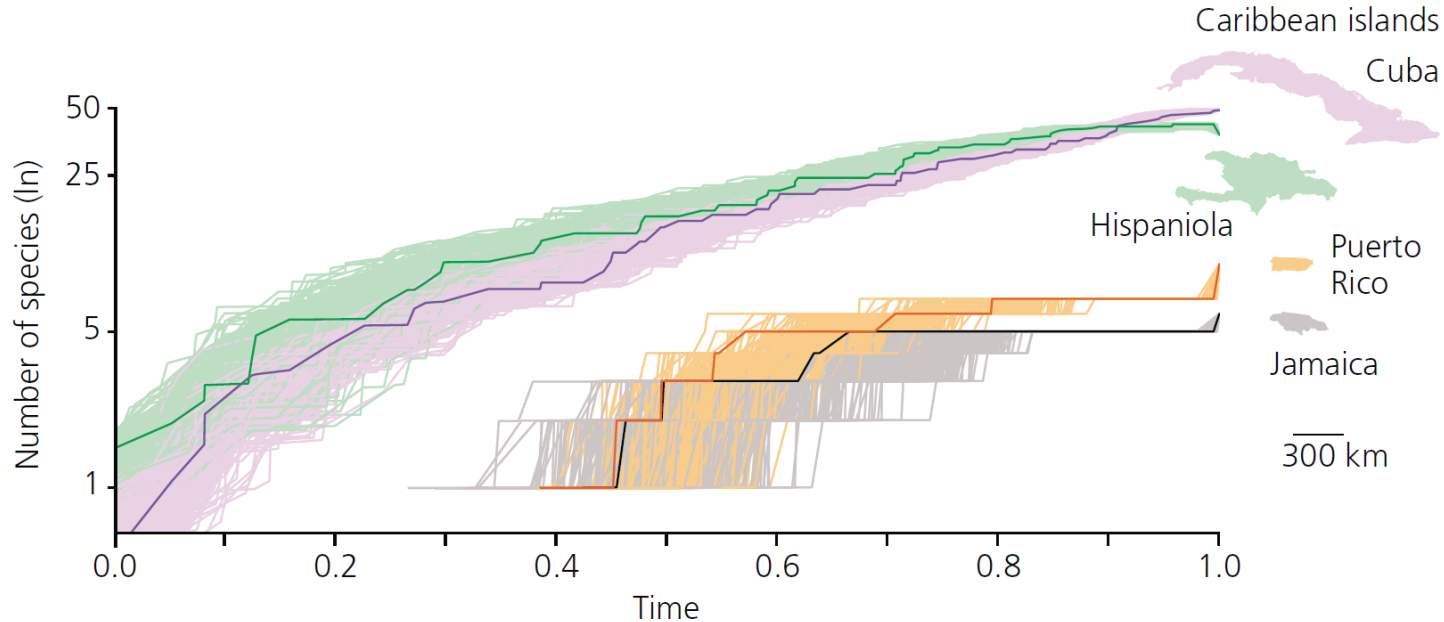
Karayip *Anolis* Kertenkelelerinde Ekolojik Çeşitlenme

- Daniel Rabosky ve Richard Glor, Karayip adalarındaki *Anolis* kertenkelelerinin türleşme hızını incelediler.
- Her ada için, tür sayısının zamana göre değişimini gösteren soy birikim eğrileri oluşturuldu.



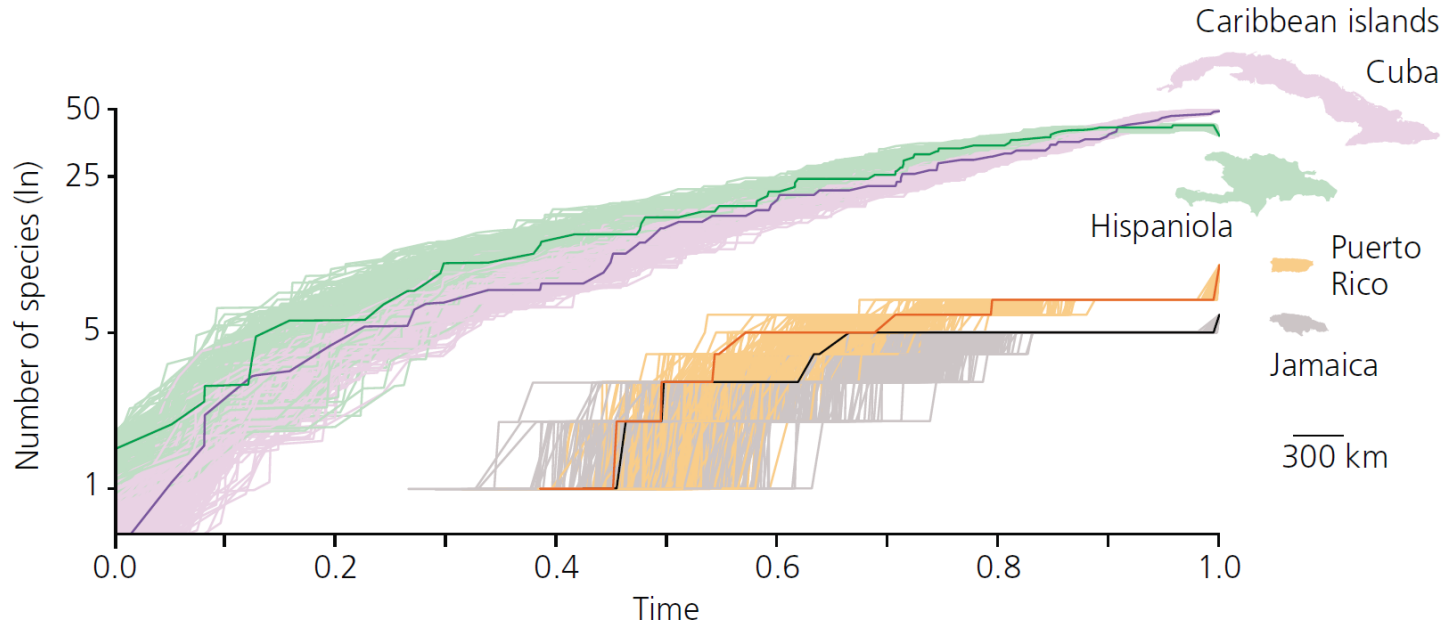
Karayip *Anolis* Kertenkelelerinde Ekolojik Çeşitlenme

- Jamaika ve Porto Riko gibi küçük adalarda eğriler daha erken plato yaparken, Küba ve Hispaniola'da tür sayısı daha yüksektir.
- Ancak büyük adalarda bile eğriler zamanla doygunluğa yaklaşıldığını, yani çeşitlenmenin sınırına ulaşıldığını göstermektedir.



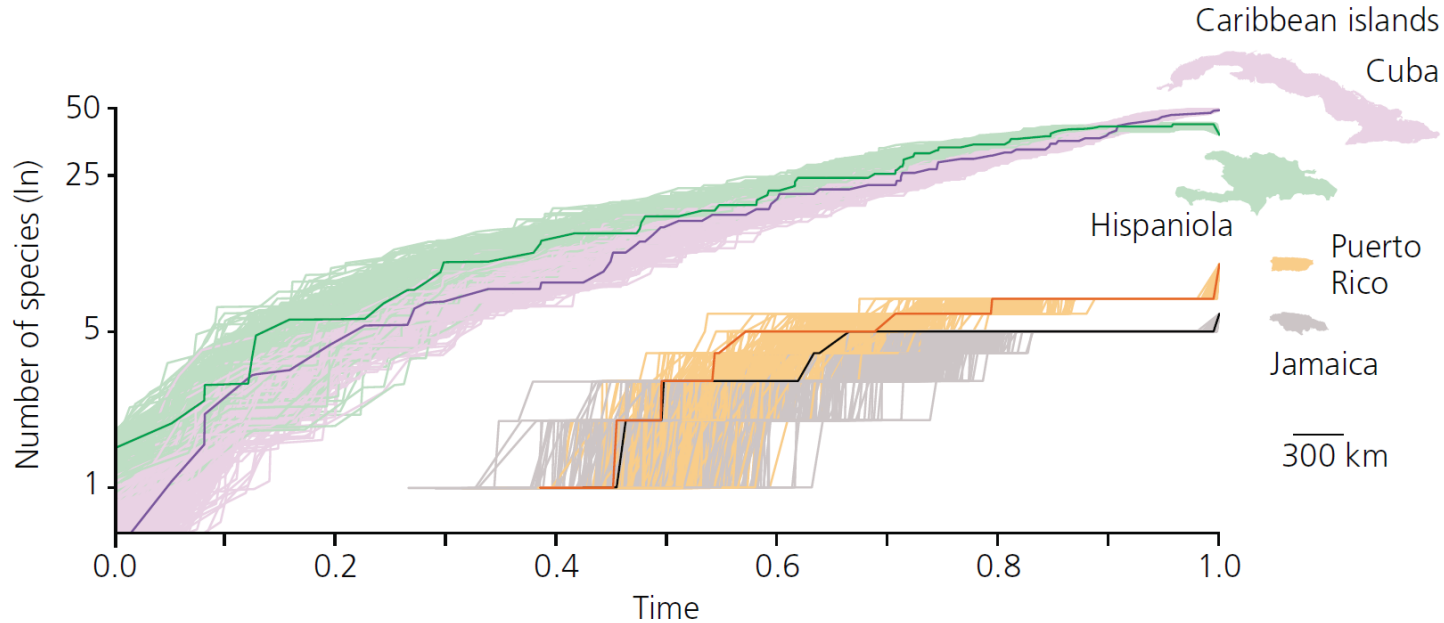
Ekolojik Taşıma Kapasitesi ve Tür Zenginliği

- Sonuçlar, türleşme hızının sabit olmadığını; çevresel sınırlarla kısıtlandığını göstermektedir.
- Küçük adalar daha az tür barındırırken, büyük adalar daha yüksek ekolojik taşıma kapasitesine sahiptir.



Ekolojik Taşıma Kapasitesi ve Tür Zenginliği

- Zamanla, her adada yeni türlerin oluşma oranı düşer ve sistem bir dengeye ulaşır.
- Bu bulgular, çeşitlenmenin yalnızca evrimsel değil, ekolojik faktörlerce de kontrol edildiğini ortaya koyar.



Türleşme Hızını Etkileyen Faktörler

- Bir soy hattının çeşitlenme eğilimi; yayılma kapasitesi, coğrafi dağılımı ve fenotipik özellikleri gibi faktörlere bağlıdır.
- Küçük yayılım alanına ve düşük hareket kabiliyetine sahip türler, yeni çevresel koşullara daha az maruz kalır.
- Ancak aşırı yayılma yeteneği de türleşmeyi engelleyebilir, çünkü popülasyonlar arasında gen akışı devam eder.
- Bu dengeyi anlamak için, kara kurbağalarının (toad) dünya çapındaki çeşitlenme örüntüleri incelenmiştir.

Van Bocxlaer ve Ekibinin Hipotezi

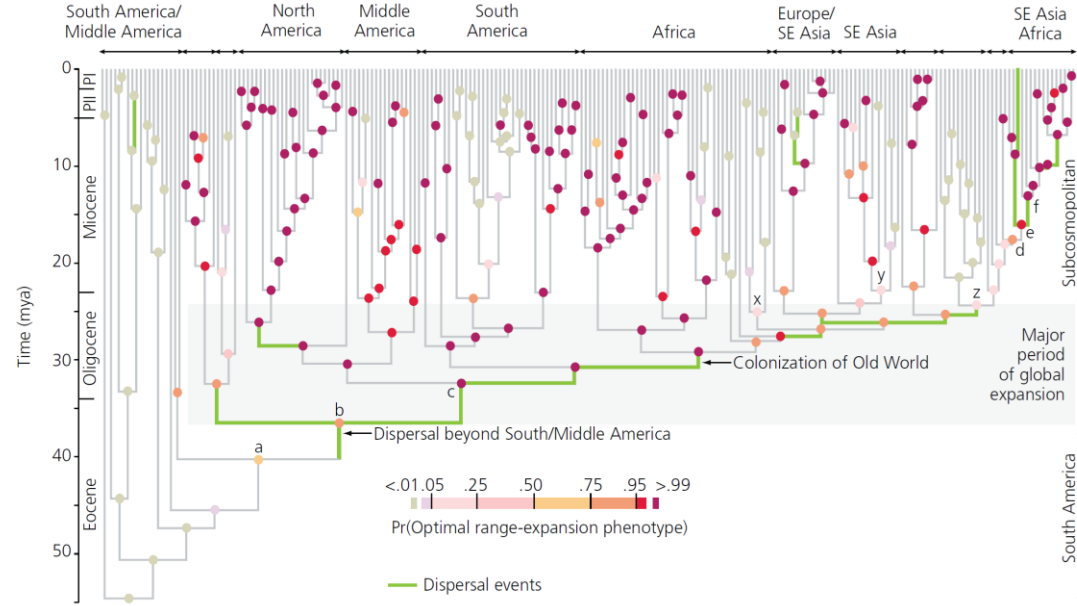
- Ines Van Bocxlaer ve çalışma arkadaşları, geniş coğrafi alana yayılan kurbağaların daha fazla türleştiğini öne sürdü.
- Bu hipoteze göre, yeni çevreleri kolonileştirme becerisi, türleşmeyi hızlandıran bir özelliktir.
- Geniş alanlara yayılmayı sağlayan fenotipler; büyük vücut boyu, zehir ve su tutma bezleri, yağ depolama yeteneği ve geniş yumurtlama stratejileridir.
- Ayrıca, farklı ortamlarda yumurta bırakabilme ve çok sayıda yavru üretebilme de bu avantajlı fenotipler arasında yer alır.

Yayılma Yeteneğinin Nicel Olarak Ölçülmesi

- Araştırmacılar, her türün sahip olduğu “yayılma potansiyeli”ni tek bir değerde özetleyen p adlı bir indeks geliştirdiler.
- Bu değer 0 ile 1 arasında değişir; 0, yayılmayı artıran özelliğin hiç bulunmadığı, 1 ise en yüksek yayılma potansiyelini temsil eder.
- Tüm kurbağa türlerinin filogenetik ağacı çıkarıldı ve bu p değerleri soy ağacına yerleştirildi.
- Ayrıca, ataların fenotipleri torunların özelliklerinden yola çıkarılarak ataların yeniden inşası (ancestral reconstruction) yöntemiyle tahmin edildi.

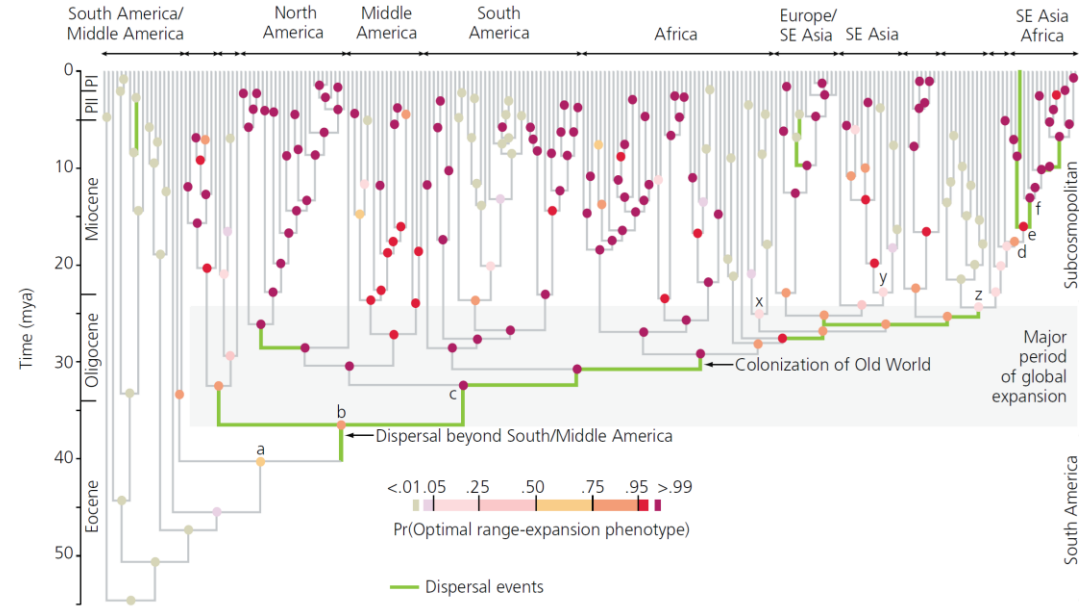
Kurbağaların Yayılma ve Türleşme Örüntüsü

- Aşağıda görüldüğü üzere, kurbağalar Güney Amerika dışına yayılmadan önce yayılmayı artıran fenotiplere sahip değildi.
- Ancak yeni kıtalara göç eden soylar, önce bu özellikleri kazanmış ve ardından hızlı türleşme göstermiştir.



Kurbağaların Yayılma ve Türleşme Örüntüsü

- Şekildeki düğüm noktaları (a–f), bu fenotip değişimlerinin ve çeşitlenme hızındaki artışın ilişkisini ortaya koymaktadır.
- İlginç biçimde, küresel kolonizasyonun sonlarına doğru bazı soylar yeniden dar yayılımlı fenotiplere geri dönmüştür (x, y, z).



Fenotip ve Çeşitlenme Arasındaki İlişki

- Bu bulgular, hızlı türleşme dönemlerinin her zaman çevresel değişimlerle açıklanamayacağını göstermektedir.
- Yaklaşık 35 milyon yıl önce, bazı kurbağa soyları geniş alanlara yayılma yeteneği kazanarak kendiliğinden çeşitlenmeye başlamıştır.
- Yani çevre değişmemiştir; değişen, kurbağaların fenotipik kapasitesidir.
- Sonuç olarak, türleşme hızındaki artış, çevresel değil, organizmanın kendi evrimsel özellikleri tarafından yönlendirilmiştir.

Dışsal ve İçsel Faktörlerin Rolü

- Karayip *Anolis* kertenkelelerinde, türleşme hızı adaların büyüklüğü gibi ekolojik faktörlerle belirlenmiştir.
- Bu durum, dışsal (ekolojik) kontrolün çeşitlenme üzerindeki etkisine örnektir.
- Kurbağa örneği ise tam tersini gösterir: çeşitlenme oranı organizmanın kendi özelliklerinden kaynaklanmıştır.
- Dolayısıyla, yaşam tarihinde çeşitlenmeyi hem ekolojik koşullar hem de içsel fenotipik özellikler şekillendirmiştir.

Türleşmeyi Etkileyen Diğer Güncel Bulgular

- Paul Martin ve ekibi (2010), son 3 milyon yılda yüksek enlemlerdeki kuşların menzillerinin daha çok örtüştüğünü göstermiştir.
- Bu durum, tropik kuşlara kıyasla daha fazla renk/desen çeşitlenmesine yol açmıştır.
- Öte yandan, Afrika'daki mormyrid elektrik balıkları örneğinde çeşitlenmenin nedeni çevre değil, beyin yapısındaki evrimsel değişikliklerdir.
- Bu örnekler, türleşmenin bazen çevresel koşullarla, bazen de organizmanın kendi davranışsal ve anatomik yenilikleriyle tetiklendiğini göstermektedir.

Genel Sonuç: Türleşmenin Çift Yönlü Dinamikleri

- Tür çeşitliliğini şekillendiren süreçler iki ana grupta incelenebilir:
 - **1. Dışsal (ekolojik) faktörler:** Habitat büyüklüğü, iklim ve coğrafi fırsatlar
 - **2. İçsel (endogenous) faktörler:** Organizmanın fenotipik veya genetik kapasitesi
- Evrimsel tarihte her iki mekanizma da dönemsel olarak farklı ağırlıklarda etkili olmuştur.
- Çeşitlenme, çevreye verilen tepkiler kadar, organizmaların kendi yenilik üretme yeteneklerine de bağlıdır.

Teşekkür ederim

Prof. Dr. Bektaş TEPE

